



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

SISTEMÁTICA DE *PITHECELLOBIUM* MART.
SECCIÓN *SPICATAE* L. RICO Y TAXONOMÍA DE
P. LANCEOLATUM (WILLD.) BENTH.
(LEGUMINOSAE)

Tesis que presenta

SERGIO LEONEL GARCÍA LARA

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS
(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México.
Octubre 2013





RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado “Sistemática de *Pithecellobium* Mart. sección *Spicatae* L. Rico y taxonomía de *P. lanceolatum* (Willd.), Benth. (Leguminosae)”, fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. Rodrigo Duno de Stefano, dentro de la Opción Recursos Naturales perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

Dr. Felipe A. Vázquez Flota
Coordinador de Docencia
Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.

Mérida, Yucatán, México; a 11 de octubre del 2013.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento, proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

: 
Nombre: Sergio Leonel García Lara

DEDICATORIA

Para Dios

Para mi familia

Para Angélica

Para Darwin y Wallace, que se atrevieron a hacer públicas sus ideas

Para Henning, que dilucidó un método para ver filogenias

Para Gould, cuya prosa ha sido motivo de inspiración

AGRADECIMIENTOS

Elaborar una tesis es, necesariamente, un trabajo en equipo y quisiera dar gracias a las instituciones y a las personas que colaboraron conmigo para su realización:

Agradezco al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada con el número de apoyo 327165.

Al Dr. Rodrigo Duno de Stefano por asesorarme, por apoyarme en mi formación de la parte estadística y por mantener, siempre, su puerta abierta al diálogo.

A los miembros del comité tutorial, en orden alfabético, Dra. Rosaura Grether González y Dra. Ivón Ramírez Morillo, sus comentarios, sugerencias y críticas, junto a las de mi asesor, en cada etapa del proceso hicieron posible dar forma a esta versión final de la tesis.

A los miembros del Comité Revisor de Tesis y Sinodo de Examen de grado por los comentarios realizados, en orden alfabético: Dr. Germán Carnevali, Dr. Rodrigo Duno, Dra. Rosaura Grether, Dra. Ivón Ramírez y Dr. Gustavo A. Romero.

A la Fundación Telmex por el apoyo brindado.

A Samuel Campos, por la información que recogió de los miembros de *Pithecellobium* sección *Spicatae*, la cual fue un importante punto de comparación.

Al Dr. Efraín de Luna, por resolver mis dudas sobre morfometría.

Al Dr. Jeremie Bardín quien aclaró mis dudas sobre la ejecución de la Función GapW.

A los Doctores José Luis Hernández Stefanoni y Jorge Montero por sus enseñanzas en estadísticas y en el manejo del programa R.

Al Coordinador de la Opción en Recursos Naturales Dr. Juan Manuel Dupuy por examinar el formato de tesis.

A los miembros del Herbario CICY que siempre atendieron mis dudas y peticiones, por orden alfabético: Lilia Can Itzá, Dolores Chan Puc, Silvia Hernández-Aguilar y José Luis Tapia.

A los integrantes del Departamento de Posgrado, con los que estuve en contacto, que siempre me atendieron con una sonrisa: Lic. Gilma Michell, Alejandra Arceo, Landy Rodríguez Solís, Liligelia García, Nancy Sulub y a Marco Chalé.

Al personal de la Biblioteca del CICY por su atención y servicio Narce Gamboa y Sergio de Jesús Pérez.

A mis compañeros (estudiantes, profesores y técnicos) de la línea en Sistemática y Florística con quienes en seminarios, clases o pasillos, pude despejar dudas y debatir temas apasionantes: Gregorio Amílcar Castillo, Germán Carnevalli, Lilia Can, Willy Cetzal, Janett Escobedo, Silvia Hernández, Esther Herrera, Rodrigo Duno, Carlos Jiménez, Cindy Kantún, Carlos Leopardi, Enrique López, Rafael Navarrete, Julián Parra, Flor Pech, Manuel Pool, Eliseo Pool, Lizandro Peraza, Juan Pablo Pinzón, Ivón Ramirez, Iliam Rivera, José Luis Tapia, Jorge Carlos Trejo y Rufina Uh.

A Lily y a Enrique por su paciencia y enseñanzas en el laboratorio.

A Carlos Leopardi por sus contribuciones a la parte de estadística multivariada.

A Doña Doly y a Carlos Jiménez con quienes en nuestra "oficina" en el herbario podía platicar un breve instante, antes de regresar a la concentración que requiere la morfometría.

A los curadores de los diferentes herbarios por el material prestado.

A los recolectores botánicos por su invaluable labor.

A Iliam Rivera por el apoyo brindado desde TEFH.

A los compañeros con los que aprendí estadística en R: Carlos, Gerardo, Julian, Rodrigo, Raymundo, Saul y Yari.

A los amigos: Aaron, Ale, Angélica, Ana, David, Ederd, Cesi, Daniel, Mario, Eduardo P., Eduardo F., George, Gloria, Laura, Lilian, Lizie, Luis Ma., Mariela, Magui, Martha, Nidelvia, Karem, Raul, Roberto, Roger, Pao, Rafa, Sheila. De igual manera, gracias por los buenos momentos: Angélica, Ana, Andrés, Arely, Frank, Henry e Isaura.

ÍNDICE DE FIGURAS.....	ix
ÍNDICE DE CUADROS.....	xi
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO I.	5
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES GENERALES	7
Clasificación e historia nomenclatural del género <i>pithecellobium</i>	7
Familia Leguminosae (Fabaceae)	7
Subfamilia Mimosoldeae.....	8
Tribu Ingeae.....	8
Alianza <i>Pithecellobium</i>	8
Género <i>Pithecellobium</i>	8
<i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i>	9
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	11
Marco teórico	11
El papel de la sistemática y la taxonomía en la comprensión de la diversidad orgánica	11
Conceptos de especie: un fenómeno percibido desde varias aristas requiere un concepto unificador.....	12
Cladística: sesgos y aportaciones a la sistemática.....	15
La lógica del análisis cladístico	18
Etapa I. Hacia la construcción de la matriz de caracteres	19
Etapa II. Hacia una hipótesis filogenética	20

OBJETIVOS.....	22
Objetivo general.....	22
Objetivos particulares	¡Error! Marcador no definido.
HIPÓTESIS.....	23
REFERENCIAS	23
CAPÍTULO II. SISTEMÁTICA DE <i>PITHECELLOBIUM</i> MART. SECCIÓN SPICATAE	
L. RICO Y TAXONOMÍA DE <i>P. LANCEOLATUM</i> (WILLD.) BENTH.	
(LEGUMINOSAE).....	
	29
INTRODUCCIÓN	29
Morfometría aplicada en taxonomía, un enfoque multivariado.....	29
Morfometría aplicada en sistemática.....	30
MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
Materiales de herbario.....	31
Tratamiento taxonómico	31
Descripciones morfológicas	32
Evaluación del estado de conservación	32
Mapas	33
Morfometría aplicada a taxonomía y sistemática	33
Delimitación taxonómica con estadísticas multivariadas	33
Análisis filogenético con caracteres morfométricos.....	36
Consideraciones de los métodos morfométricos	40
Métodos Multivariados aplicados en taxonomía.....	40
Análisis de conglomerados.	40
Análisis de componentes principales	40

Análisis lineal discriminante	41
Métodos de codificación cuantitativa empleados en Sistemática	41
ANOVA-MRT	41
Gap weighting	43
RESULTADOS	44
Taxonomía en <i>pithecellobium</i> sección <i>spicatae</i>	44
Resultados del análisis de conglomerados	44
Resultados del análisis de componentes principales	46
Resultados del análisis lineal discriminante	48
Filogenia de <i>pithecellobium</i> sección <i>spicatae</i>	51
Filogenia basada en datos morfológicos cualitativos	51
Filogenia basada en caracteres continuos codificados con ANOVA MRT 52	
Filogenia basada en caracteres continuos codificados con Gap Weighting	59
Filogenia basada en caracteres discretos y caracteres continuos “discretos”	62
DISCUSIÓN	63
Discusión taxonómica	63
Discusión filogenética	65
REFERENCIAS	67
CAPÍTULO III. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	73
Conclusiones	73
Perspectivas	75
ANEXO I. Tratamiento taxonómico	77

<i>Pithecellobium</i> sección <i>spicatae</i>	77
Clave para las especies del género <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i>	80
<i>Pithecellobium bipinnatum</i> L. Rico	81
<i>Pithecellobium furcatum</i> Benth	83
<i>Pithecellobium hymenaeifolium</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth.	86
<i>Pithecellobium insigne</i> Micheli ex Donn. Sm.....	92
<i>Pithecellobium johansenii</i> Standl.	96
<i>Pithecellobium lanceolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth.....	99
<i>Pithecellobium macrandrium</i> Donn. Sm.	116
<i>Pithecellobium peckii</i> S. F. Blake.	120
<i>Pithecellobium winzerlingii</i> Britton & Rose	123

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Filogenia del género <i>Pithecellobium</i> (16 especies grupo interno) basada en un análisis de parsimonia de 33 caracteres morfológicos.	10
Figura 2. Especiación.....	14
Figura 3. Filogenias y cladogramas de seis procesos evolutivos.....	16
Figura 4. Incompatibilidad entre el sistema de clasificación linneano y la cladística... ..	17
Figura 5. Representación de una prueba de rangos múltiples.....	43
Figura 6. Dendrograma del complejo <i>Pithecellobium lanceolatum</i>	45
Figura 7. Análisis de componentes principales del complejo <i>Pithecellobium lanceolatum</i>	46
Figura 8. Variables del PCA del complejo <i>Pithecellobium lanceolatum</i>	47
Figura 9. Análisis lineal discriminante del complejo <i>Pithecellobium lanceolatum</i>	49
Figura 10. Bootstrap del único árbol más parsimonioso de <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i> basado en caracteres morfológicos discretos.....	51
Figura 11. Bootstrap para los clados de <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i> excluyendo a <i>P. furcatum</i> . Método de codificación	58
Figura 12. Árbol de consenso de la filogenia de <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i> . Método de codificación Gap Weighting.	60
Figura 13. Bootstrap de la filogenia de <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i> . Método de codificación Gap Weighting.....	61
Figura 14. Bootstrap del análisis filogenético de <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i> . Caracteres discretos y “discretos” continuos (ANOVA-MRT).. ..	62
Figura 15. Bootstrap del análisis filogenético de la <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i> . Caracteres discretos y “discretos” continuos (Gap Weighting).	63
Figura 16. Ideogramas florales de los miembros de <i>Pithecellobium</i> sección <i>Spicatae</i>	79

Figura17. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium bipinnatum</i> L. Rico.	82
Figura18. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium furcatum</i> Benth.	86
Figura19. Distribución geográfica de <i>Pithecellobim hymenaeifolium</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth.	92
Figura20. Distribución de <i>Pithecellobim insigne</i> Micheli ex Donn. Sm.	96
Figura21. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium johansenii</i> Standl.	99
Figura22. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium lanceolatum</i> (Willd.) Benth.	116
Figura23. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium macradrium</i> Donn. Sm.	120
Figura 24. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium peckii</i> S. F. Blake.	123
Figura 25. Distribución geográfica de <i>Pithecellobium winzerlingii</i> Briton & Rose	127

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Caracteres considerados en los análisis multivariados.....	34
Cuadro 2. Porcentaje de valores ausentes por carácter para cada especie putativa..	35
Cuadro 3. Caracteres morfológicos discretos y estados de carácter de <i>Pithecellobium</i> Mart. sección <i>Spicatae</i> L. Rico.....	36
Cuadro 4. Contribución de cada variable al componente principal uno (PC1) y al Componente Principal dos (PC2) del complejo <i>Pithecellobium lanceolatum</i> ..	48
Cuadro 5. Coeficientes de la función lineal discriminante complejo <i>P. lanceolatum</i> ...	49
Cuadro 6. Tabla de validación cruzada del complejo <i>Pithecellobium lanceolatum</i>	50
Cuadro 7. Número de observaciones por UTO/Carácter.....	55
Cuadro 8. Promedio en milímetros por UTO/Carácter.....	55
Cuadro 9. Promedio en escala logarítmica base 10 por UTO/Carácter.	56
Cuadro 10. Resultados ANOVA-MRT y matriz de caracteres morfométricos..	57
Cuadro 11. Matriz de caracteres codificados con Gap Weighting.....	59
Cuadro 12. Comparación de los análisis filogenéticos de la sección <i>Spicatae</i> del género <i>Pithecellobium</i> , basados en datos morfológicos continuos y discretos.....	66

RESUMEN

Sistemática y taxonomía son dos disciplinas íntimamente relacionadas, ambas forman una importante herramienta para el estudio de la diversidad orgánica. En la actualidad, estas disciplinas han cobrado relevancia dentro de la crisis de biodiversidad, al ser las encargadas de nombrar, describir y estudiar las relaciones entre las especies (y taxa más inclusivos). No se puede proteger lo que no se conoce. En esta tesis, sistemática y taxonomía se combinaron con la morfometría tradicional para resolver dos problemas. En la parte taxonómica, se estudió a *Pithecellobium lanceolatum* (Willd.) Benth. desde un enfoque estadístico y multivariado. Esta especie presenta una amplia distribución desde el sur de América del Norte (México) hasta la parte norte de América del Sur (Colombia y Venezuela). Además, para algunos taxónomos, incluye varias entidades biológicas. En la parte sistemática, se propuso una hipótesis de las relaciones ancestro-descendientes (filogenia), entre las especies que constituyen *Pithecellobium* sección *Spicatae* (dentro de la cual se incluye a *P. lanceolatum*). Se emplearon características morfológicas cualitativas y cuantitativas (morfométricas), en análisis independientes y combinados. Todas las mediciones se realizaron en especímenes de herbario, sólo algunas se obtuvieron de la literatura. Los resultados de los análisis multivariados: conglomerados, componentes principales y discriminante soportan la existencia de al menos, dos especies dentro del concepto de *P. lanceolatum*. No obstante, un estudio más detallado, que incluyera un mayor número de especímenes sudamericanos, sería necesario para descartar la existencia de más especies bajo este mismo nombre. Los resultados de los análisis sistemáticos (cladísticos), con dos técnicas de codificación de caracteres morfométricos (ANOVA-MRT y Gap Weighting) presentan baja señal filogenética para *Pithecellobium* sección *Spicatae*, porque los clados presentan porcentajes de soporte (bootstrap) menores o iguales a 50%. A pesar de esta situación, se rescató un clado formado por las especies de *Pithecellobium* con más de un par de pinnas por hoja. La morfometría aun podría aportar una mejor comprensión de las relaciones internas entre los miembros de la sección *Spicatae* con hojas bigeminadas, al incrementar el tamaño muestral para las mediciones de algunas especies, y empleando morfometría geométrica, un enfoque relativamente nuevo que trabaja con los contornos de las estructuras biológicas. Se incluyó un tratamiento taxonómico que actualizó la información de *Pithecellobium* sección *Spicatae*, a través de una clave y descripciones taxonómicas para cada miembro de la sección.

ABSTRACT

Systematics and taxonomy are closely related, both are important tools the study for the organic diversity. Curently, these disciplines have become important in the biodiversity crisis, being in charge of naming, describing and studying the relationships between species (and more inclusive taxa). You can not protect what you do not know. In this thesis, systematics and taxonomy are combined with traditional morphometry to solve two problems. In the taxonomic section a species called *Pithecellobium lanceolatum* (Willd.) Benth. is studied from a multivariate statistical approach. This is species has a wide distribution from southern North America (Mexico) to northern South America (Colombia y Venezuela). For some taxonomists, this taxon includes several valid species. In the systematic section a hypothesis about ancestor-descendant relationships (phylogeny) among the species that constitute *Pithecellobium* section *Spicatae* (within which *P. lanceolatum* is also included) was proposed one. Qualitative and quantitative morphological (morphometric) characters in separate and combined analysis were made. All measurements were made on herbarium specimens, only very few were obtained from the literature. The results of the multivariate analysis: cluster analysis, principal component analysis and discriminant analysis supported the existence of at least two valid species within the concept of *P. lanceolatum* proposed by Barneby and Grimes (1997). However, a more detailed study, which included a larger number of South American specimens, would be necessary to rule out the existence of more valid species with the same name. The results of systematic analysis (cladistic) with two morphometric coding techniques (ANOVA-MRT and Gap Weighting) show that such data showed low phylogentic signal for the genus *Pithecellobium* section *Spicatae* because they produce cladograms with low bootstrap support (minor o equal to 50%). However this analysis recovered a clade consisting of *Pithecellobium* species with more than one pair of pinnae per leaf. Morphometry could provide a better understanding of the internal relations between members with bigeminate leaf but it will be necessary: 1) increasing the sample size for measurements of some species and 2) using geometric morphometrics, a relatively new approach that works with the shape of biological structures. Finnally, a taxonomic treatment of *Pithecellobium* section *Spicatae* is included, updating the information for the taxa and including a key and a description for each species.

INTRODUCCIÓN

Pithecellobium Mart. forma parte de la familia Leguminosae, subfamilia Mimosoideae, tribu *Ingeae*, alianza *Pithecellobium* (Lewis y Rico Arce, 2005). La tribu *Ingeae* fue establecida por Bentham (1875), para incluir a todas las Mimosoideae con estambres unidos en un tubo (Barneby y Grimes, 1996). *Pithecellobium* se distingue dentro de ella porque sus frutos presentan un arilo carnoso (Britton y Rose, 1928). Cuando el fruto está en dehiscencia, sus semillas quedan suspendidas por un funículo ariliforme que puede ser de color rojo, rosado o blanco, funcionando como eleosoma, atractivo para las aves y, además, comestible para el hombre (Barneby y Grimes, 1997).

El género ha sido dividido en dos secciones: *Pithecellobium* sección *Pithecellobium* (= *P.* sección *Unguis-cati* Benth.) y *P.* sección *Spicatae* L. Rico (Rico Arce, 1991). Más tarde, Barneby y Grimes (1997) presentaron una filogenia para el género basada en datos morfológicos cualitativos. Sin embargo, no estudiaron las relaciones entre todos los miembros de la sección *Spicatae*, al excluir a *P. johansenii* Standl. y *P. bipinnatum* L. Rico, debido a que los caracteres morfológicos empleados no permitían resolver las relaciones con *P. lanceolatum* (Willd.) Benth. y *P. peckii* Blake ,respectivamente.

Pithecellobium lanceolatum incluye una amplia sinonimia, abarcando poblaciones en México, Centro América y norte de Sudamérica (Barneby y Grimes, 1997). Una revisión general de especímenes de herbario, identificados con este nombre, sugiere la idea de una especie polimórfica, cuya variación no se asocia con un patrón geográfico determinado. Sin embargo, contraria a la opinión de que *P. lanceolatum* es una sola especie (Barneby y Grimes 1997; Zamora 1991), algunos investigadores opinan que bajo el mismo nombre, se encuentran más de una especie (Duno de Stefano 2011, com. pers.; Grether, 2007).

La presente investigación se propuso a realizar un nuevo análisis filogenético, que incluyó a las especies excluidas en el trabajo de Barneby y Grimes (1997), explorando una fuente de información, que no había sido considerada en trabajos previos: la morfología cuantitativa o morfometría. La principal razón, para seleccionarla, fue que en el nivel taxonómico que se trabajó, una fuente importante de variación son cambios en las dimensiones de las estructuras. Además en este estudio, se resaltó la necesidad de emplear diferentes métodos de codificación de caracteres cuantitativos e.g. ANOVA-MRT (Guerrero *et al.* 2003; Sosa y De Luna 1998), Gap Weighting (Thiele, 1993), de tal manera, que los resultados obtenidos se comparen para producir

un marco de referencia, que permita evaluar su utilidad caso (grupo taxonómico) por caso (grupo taxonómico).

La distinción de *P. lanceolatum* como una sola especie o como un nombre taxonómico aplicado a más de una especie, hasta ahora, no había sido sometida a prueba, y se había basado en opiniones de expertos. Por tal motivo, aplicando análisis estadísticos multivariados a datos morfométricos, colectados en una muestra amplia de especímenes de herbario, se consiguió un resultado objetivo que comprobó la estabilidad (o no) de esta entidad taxonómica.

Se reconoce que la realidad biológica es compleja, y que presenta múltiples dimensiones (ecológica, morfológica, molecular). Los resultados que se ofrecen están basados en una dimensión: la morfología. Esto no quiere decir que los resultados estén equivocados, la historia es una, y cuando se recorre el camino correcto, diferentes tipos de evidencia deben, ser capaces, de reconstruirla. Sin embargo, las historias reconstruidas, a través de la exploración de diferentes fuentes de información, requieren contrastarse, pero esta es una actividad que requiere de trabajo conjunto e interdisciplinario. Por lo tanto, esta tesis es una aportación a la sistemática y a la taxonomía de *P. lanceolatum*, que necesitará, en el futuro, ser contrastada.

Por último, este capítulo se ha organizado de la siguiente manera. Los antecedentes generales se han dividido en dos apartados principales: en el primero se presenta una revisión de la historia nomenclatural del género *Pithecellobium*, que incluye información general sobre la clasificación supra-genérica de esta entidad taxonómica, información detallada del origen de su nombre, de las secciones que la conforman y de la problemática que envuelve a *P. lanceolatum*. En el segundo se presenta un marco teórico en el que se presentan y discuten conceptos que son importantes para la comprensión de la sistemática actual. Además este capítulo presenta los objetivos y las hipótesis de investigación.

ANTECEDENTES GENERALES

Clasificación e historia nomenclatural del género *pithecellobium*

Familia Leguminosae (Fabaceae)

Las leguminosas son un grupo de angiospermas cuyo rasgo más distintivo es el tipo de fruto, una legumbre (Polhill, 1994)¹. Además presentan: un alto metabolismo de nitrógeno (Judd *et al.* 2002) y la migración del gen *rp122* del cloroplasto al núcleo (Stevens, 2001 onward), entre otros caracteres.

Las leguminosas se dividen en tres grupos y existen dos posturas en cuanto al rango taxonómico que deben recibir. Para algunos autores, entre ellos Cronquist (1981), constituyen 3 familias: Mimosaceae, Caesalpiniaceae y Papilionaceae. Para otros autores, es una sola familia con tres subfamilias: Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilinoideae (e. g. APG 2009; Klitgaard y Bruneau, 2003; Raven y Polhill, 1981). Lewis y Schrire (2003) ofrecen dos argumentos a favor de esta última postura: 1) Mimosoideae y Papilinoideae son linajes que surgen independientemente dentro una gran alianza basal y no monofilética de Caesalpinioideae y no son comparables al mismo nivel jerárquico y 2) Caesalpinioideae, como tradicionalmente se conoce, está pasando por un detallado escrutinio y su separación en taxa más pequeños y comparables con las otras dos subfamilias es inevitable.

Las leguminosas tienen dos nombres alternativos: Fabaceae y Leguminosae². En la presente tesis, se siguen las propuestas de Lewis y Schrire (2003) de considerarlas una sola familia denominada Leguminosae dividida en tres subfamilias³. Además, al seguir estas propuestas se aprecia su importancia como la tercera familia más grande de angiospermas (ca. de 19,300 especies) después de las Orchidaceae y Asteraceae (Lewis *et al.* 2005) y la segunda después de las Poaceae en términos de importancia económica (Judd *et al.*, 2002).

¹La palabra legumbre (latín *legumen*) designa a un fruto monocarpelar seco y dehiscente por la sutura ventral y el nervio dorsal del carpelo (Font Quer, 2001:651).

² Ambos nombres son válidos de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura (ICN, siglas en inglés) desde 1978 cuando se admitieron los nombres sancionados por la costumbre.

³ Fabaceae puede significar 1) los tres grupos o 2) sólo uno de los grupos (la subfamilia Papilinoideae que contiene el género Faba). Esta ambigüedad dificultaría la comunicación entre investigadores con diferentes puntos de vista acerca del estatus taxonómico de las leguminosas.

Subfamilia Mimosoideae

Una diferencia notable entre las tres subfamilias se observa en la forma de la flor y el número de estambres. Caesalpinioideae y Papilionoideae presentan flores zigomórficas, la primera posee 5 ó 10 estambres y la segunda presenta estambres unidos (10 monadelfos o 9+1 diadelfos), mientras que la subfamilia Mimosoideae se distingue por tener flores actinomórficas, estambres 4, 5, 8, 10, más de 10 o numerosos, libres o fusionados en la base (Grether, 2007; Lewis y Rico Arce, 2003).

Las Mimosoideae comprenden actualmente 77 géneros y 3,000 especies (Lewis y Rico Arce, 2005). Según Wojciechowski (2003) es la más pequeña de las subfamilias, pero probablemente la menos entendida desde una perspectiva filogenética, es decir que las relaciones evolutivas entre sus miembros no están esclarecidas. Sus géneros, se distribuyen a través de las regiones tropicales, subtropicales, áridas, semiáridas y zonas de clima templado, de todo el mundo. Esta subfamilia incluye cuatro tribus; *Acacieae*, *Ingeae*, *Mimoseae* y *Mymozygantheae* (Lewis y Rico Arce, 2005).

Tribu Ingeae

Bentham (1875) estableció formalmente seis tribus en las que agrupó 46 géneros de la subfamilia Mimosoideae de las cuales las principales son: *Adenanthereae*, *Mimoseae*, *Acacieae* e *Ingeae*. La tribu *Ingeae* actualmente incluye de ca. 1,000 especies en 36 géneros (Brown 2008). Esta se diferencia de las otras tribus de la subfamilia porque sus miembros tienen numerosos estambres unidos en la base formando un tubo (Barneby y Grimes, 1996; Elias, 1981). Nielsen (1981) observó que la mayoría de los géneros se definen por el agente dispersor del fruto (aves, viento, agua, mamíferos), por tal motivo los llamó géneros-legumbre.

Alianza Pithecellobium

Dentro de la tribu *Ingeae* se encuentra un grupo informal de géneros estrechamente relacionados con *Pithecellobium* y que recibe el nombre de Alianza Pithecellobium; compuesto además por *Ebenopsis* Britton y Rose, *Havardia* Small, *Painteria* Britton y Rose y *Sphinga* Barneby y Grimes. La alianza *Pithecellobium* constituyen un clado que se caracteriza por tener espinas estipulares y braquiblastos (Barneby y Grimes, 1996).

Género Pithecellobium

En el año de 1829, Carl Friedrich Philipp von Martius propuso el nombre genérico *Pithecellobium* al conjugar dos palabras griegas: *pithecos* (mono) y *ellobiom* (aro u

oreja), pero desde su publicación hasta 1844, experimentó dos cambios ortográficos. El primero fue hecho por el mismo Martius (1837) donde el nombre se volvió *Pithecollobium* y siete años más tarde, Bentham presentó otra modificación: *Pithecolobium* siendo este último nombre adoptado, en palabras de Standley y Steyermark (1946), prácticamente por todos los autores.

Acerca de los cambios nomenclaturales en el género *Pithecellobium*, Sprague (1929) sugiere que el primero pudo deberse a un error tipográfico o a un intento de enfatizar fonéticamente la palabra mono. Por otro lado, el segundo cambio es injustificable, debido a que modificó no solo la forma sino también el sentido de la palabra porque *lobium* es un diminutivo de *lobós* que significa el lóbulo de la oreja. Tomando en cuenta la incertidumbre que motivó el primer cambio, lo injustificable del segundo y aplicando el principio de prioridad del Código Internacional de Nomenclatura, se acepta como válido: *Pithecellobium*.

Martius (1829) estableció *Pithecellobium* para incluir aquellas especies de *Inga* de Willdenow y las de de Candolle que tenían una legumbre retorcida, y las semillas encerradas en un arilo carnosos. Más recientemente, Barneby y Grimes (1997) señalaron que el género *Pithecellobium*, tal como fue definido por Britton y Rose (1928), difiere de otros linajes de *Ingeae* en un carácter: el funículo de la semilla modificado en un arilo esponjoso, que cubre un tercio o la mitad de la semilla y en la fase de dehiscencia, la semilla es suspendida en el funículo ariliforme de color rojo, rosado o blanco. Además, el género se caracteriza, con una excepción (*P. keyense*), por la presencia obligada o al menos potencial, de estípulas lignificadas. Este cambio afecta notablemente la circunscripción del género, reduciéndolo a sólo 18 especies.

Pithecellobium sección *Spicatae*

Bentham (1875) dividió las 75 especies que, en aquel entonces, conformaban el género *Pithecellobium* en grupos que denominó secciones: 1) *Unguis-cati*; 2) *Concordia*; 3) *Abaremotemon*; 4) *Clypearia*; 5) *Cathormion*; 6) *Caulanthon*; 7) *Samanea*; y 8) *Chloroleucon*, siendo las dos primeras y la última espinosas y las demás inermes. En fechas más recientes, Rico Arce (1991) reafirmó y propuso cambios nomenclaturales para las secciones del género: 1) *Pithecellobium* sección *Pithecellobium* Benth. (= *P.* sección *Unguis-cati* Benth.), con inflorescencia en espiga muy corta o capítulo (menos de 2 cm de largo), semilla con testa coriácea, con línea fisural y rodeada por un arilo rosado o blanco y 2) *Pithecellobium* sección *Spicatae* L.

Rico, con inflorescencia espigada (más de 3 cm de largo), semilla con testa papirácea, sin línea fisural y rodeada con un arilo rojo.

Pithecellobium sección *Pithecellobium* incluye a: *P. circinale* (L.) Benth., *P. cynodonticum* Barneby y Grimes, *P. diversifolium* Benth., *P. dulce* (Roxb.) Benth., *P. excelsum* (Kunth) Mart., *P. histrix* (A. Rich.) Benth., *P. keyense* Britton, *P. roseum* (Vahl) Barneby y Grimes, *P. unguis-cati* (L.) Benth. y un híbrido: *P. x bahamense* Northr. Las especies de *Pithecellobium* sección *Spicatae* son: *P. bipinnatum* L. Rico, *P. furcatum* Benth., *P. hymenaeifolium* (Willd.) Benth., *Pithecellobium insigne* Micheli ex Donn. Sm., *P. johansenii* Standl., *P. lanceolatum* (Willd.) Benth., *P. macrandrium* J. D. Smith., *P. peckii* Blake y *P. winzerlingii* Britton y Rose. En la filogenia del género de Barneby y Grimes (1997), *Pithecellobium* sección *Spicatae* es un grupo monofilético y *P. dulce* es la especie hermana, mientras que la sección *Pithecellobium* resultó parafilética. El cladograma muestra además una topología tipo escalera con las siguientes relaciones: (*P. peckii* (*P. lanceolatum* (*P. winzerlingii* (*P. hymenaeifolium* (*P. furcatum*, *P. macrandrium*)) (Figura 1).

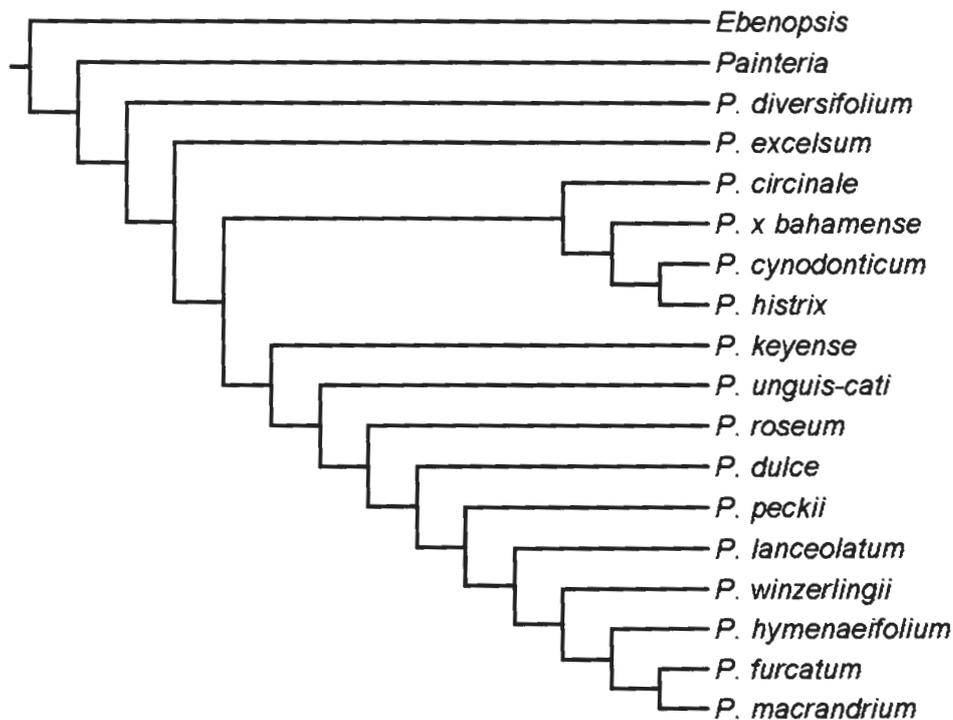


Figura 1. Filogenia del género *Pithecellobium* (16 especies grupo interno) basada en un análisis de parsimonia de 33 caracteres morfológicos. Realizado en el programa PAUP. Único árbol más parsimonioso. (L=70, IC=0.58, IR=0.83). Modificado de Barneby y Grimes (1997).

Pithecellobium lanceolatum

Barneby y Grimes (1997) consideraron que *P. lanceolatum* es una especie polimórfica, cuya variación en el largo: del ovario, la corola y el androceo es insignificante en el contexto del género. Dentro de la lista de sinónimos taxonómicos que los autores presentan, se encuentra *Pithecellobium insigne*. Los autores apoyaron su punto de vista en Zamora (1991) quien igualó provisionalmente a *P. insigne* (y *P. calostachys* un sinónimo taxonómico de este último) con *P. lanceolatum*; este autor basó su opinión en que: *la "única" diferencia evidente es que las flores de estos últimos tienen el tubo estaminal relativamente largo-exerto* (Zamora, 1991, énfasis mío). Sin embargo, Grether (2007) recuperó de la sinonimia a *P. insigne*, al observar tres diferencias morfológicas con respecto a *P. lanceolatum*: 1) espigas con mayor número de flores (60 a 90), 2) brácteas florales lineares a lanceoladas más largas (1.5 a 2.5 mm) y persistentes aún en la fructificación y 3) tubo estaminal largamente exerto (de 3 a 6(8) mm sobresaliendo de la corola). En contraste, *P. lanceolatum* presenta: 1) espigas con 50 flores o menos, 2) las brácteas forales deltoides, de 0.5 a 1 mm de largo y caen con mayor facilidad; 3) la parte externa del tubo estaminal es de 0.5 a 3.5 mm. Además existen diferencias en sus áreas de distribución (la información acerca de los sinónimos taxonómicos y el área de distribución de ambas especies, se describe ampliamente en el capítulo del tratamiento taxonómico).

Marco teórico

El papel de la sistemática y la taxonomía en la comprensión de la diversidad orgánica

Dentro de la biología, existe una disciplina que cumple una función, de suma importancia, en la articulación de todo el campo de estudio con el mundo natural. Para algunos esta área es denominada taxonomía, para otros sistemática; para algunos son dos campos diferentes, pero íntimamente relacionados de manera complementaria, suplementaria o subordinada (Nieto, 1999). Independientemente de la postura que se tome lo importante es dejarla en claro.

En esta tesis se está de acuerdo con la postura de Crisci (2006) en cuanto a las funciones que desempeñan. La taxonomía se encarga de: describir, nombrar y clasificar a los organismos, así como del mejoramiento y la consolidación de las clasificaciones. La sistemática, por su parte, determina las relaciones filogenéticas entre las entidades biológicas, haciendo más comprensible la biodiversidad.

Partiendo de esta definición, podemos apreciar, la importancia que la taxonomía tiene en ordenar un conjunto de información biológica de tal magnitud, que sería imposible manejarla de otra manera. Esta actividad, es de suma importancia tomando en cuenta los millones de especies que existen y han existido.

Sistemática y taxonomía cumplen funciones específicas, sin embargo entran en conflicto como resultado de la búsqueda de alcanzar un objetivo propuesto por Darwin (1859:348): *I believe that the arrangement of the groups within each class, in due subordination and relation to the other groups, must be strictly genealogical in order to be natural.* En otras palabras las clasificaciones de los organismos deben reflejar sus filogenias. Aquella aspiración se comenzó a materializar con el enfoque conceptual propuesto por Henning en la década de 1960, conocido como Cladística que en la actualidad es considerado el paradigma dominante en sistemática.

Los taxónomos han clasificado a los organismos por más de 250 años, con el sistema linneano, fundado en el principio de similitud, es decir entidades similares se colocan en el mismo grupo, y los grupos se reagrupan en categorías cada vez más inclusivas. Sin embargo, en algunos casos los grupos taxonómicos no reflejan la filogenia, porque no cumplen con el principio de ordenamiento cladístico: la monofilia. No se pretende profundizar en este problema, sin embargo, se considera adecuado revisarlo, junto con algunos conceptos claves (e.g. especie, homología, caracteres, estados de carácter entre otros).

Conceptos de especie: un fenómeno percibido desde varias aristas requiere un concepto unificador

Los conceptos son abstracciones, que pretenden capturar elementos de nuestro entorno, enfatizando alguna(s) propiedad(es) percibida(s) en ellos. Los conceptos funcionan como dispositivos de comunicación, que influyen en nuestra percepción del mundo. Dentro de la biología, uno de los conceptos más importantes es el concepto de especie. Entre los siglos XVIII y XIX es posible observar dos posturas: para algunos autores como Lamarck, este concepto no reflejaba entidades reales, sino que las especies eran artificio de los naturalistas, para hacer cortes a lo largo de una serie continua de variación entre organismos. Para otros como Linnaeus, Bentham, Darwin, Watson, Hooker entre otros las especies existían en la naturaleza (Stevens, 2002). La segunda postura, ha sido la más aceptada y en la actualidad la especie es

considerada una unidad fundamental de estudio comparable a los genes, las células y los organismos (de Queiroz, 2007).

En torno a la definición de especie, han surgido diferentes posturas que discuten ¿cómo definir las? en otras palabras ¿cuáles son las propiedades que definen a las especies y que deben ser incluidas en nuestro concepto? y más importante ¿cómo podemos reconocerlas en la naturaleza? Pese a su importancia, hasta ahora no se ha llegado a un acuerdo.

Históricamente, lo que se ha observado es el surgimiento de conceptos que enfatizan una propiedad diferente y que surgen, como una reacción a una definición anterior. Por ejemplo: uno de los conceptos más populares es el de aislamiento reproductivo de Mayr (1970): las especies son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan y están aisladas reproductivamente de otras especies. Paterson (1985) criticó este concepto, porque consideró que confundía una causa con una consecuencia de la especiación y propuso el concepto de reconocimiento⁴. Templeton (1989) criticó ambos conceptos porque sobredimensionan la importancia del sexo, dejando de lado a todos los organismos asexuados y propuso el concepto cohesivo, que afirma que la especie es la población más inclusiva de individuos, que poseen el potencial para la cohesión fenotípica, a través de mecanismos intrínsecos.

Los diferentes conceptos pretenden incluir la propiedad o mecanismo causal que da origen a las especies: aislamiento y reconocimiento reproductivo, cohesión fenotípica etc., indicando que las especies son fenómenos biológicos con muchas aristas, en otras palabras que pueden presentar más de una propiedad relevante para su definición. Entonces, se requiere una definición más compleja que capture más propiedades de la especie. Pero ¿cómo justificar una definición de ese tipo?

de Queiroz (2007), resaltó la dimensión temporal de las especies, como linajes de metapoblaciones evolucionando separadamente unas de otras, esta característica la llamó propiedad primaria. En el curso de su evolución, los linajes se separan, tomando su propio camino evolutivo y es entonces cuando emergen propiedades secundarias (morfológica, ecológica, aislamiento reproductivo, sistemas de apareamiento etc.), propiedades que no necesariamente surgen simultáneamente. Esta situación explica porque los conceptos de especie no han podido abarcar a todos los organismos y

⁴ La especie es la población más inclusiva de organismos biparentales, que comparten un sistema de fertilización común

justifica porque es necesario un concepto unificador, que tome en cuenta las diferentes propiedades emergentes de un linaje (Figura 2).

El concepto unificado de especie tiene implicaciones importantes para el quehacer taxonómico. En este contexto, el taxónomo no determina que un grupo de organismos es una especie, sino que propone una hipótesis de especie a partir de una línea de evidencia concreta (ecología, etología, morfología, biología molecular etc.). Esta postura se denomina: taxonomía integrativa (Dayrat, 2005) y está en concordancia con el concepto unificador de especie (de Queiroz, 2007). En algún momento, las hipótesis emanadas de diferentes fuentes deberán ser contrastadas entre sí, para un mejor entendimiento de la historia evolutiva de cada especie.

Se debe señalar, que cada investigador es libre de trabajar sobre alguna o varias de las líneas de aproximación al problema de definir una especie. El enfoque de múltiples líneas de evidencia, es posible porque la historia evolutiva es una. Las aparentes contradicciones, que puedan surgir entre dos o más líneas estimulan la exploración de otras fuentes de información, produciendo hipótesis de especie más estables.

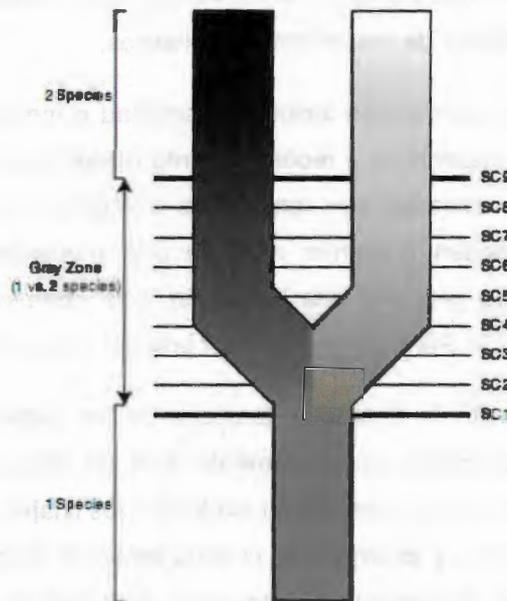


Figura 2. Especiación. En la parte de abajo no hay duda es una sola especie al igual que en la parte de arriba (dos especies); pero en la zona gris es donde los diferentes conceptos de especie (por sus siglas en inglés SC) entran en conflicto, las líneas horizontales representan diferentes criterios enfatizados por distintos SC (según de Queiroz, 2007).

Cladística: sesgos y aportaciones a la sistemática

Históricamente, se han desarrollado dos escuelas de sistemática en franca competencia por ofrecer el esquema más adecuado para ordenar la biodiversidad: 1) fenética o taxonomía numérica y 2) cladística. La primera surgió en 1950; su principio lógico era que las clasificaciones deberían estar basadas en el grado de similitud total entre organismos. Su creciente aceptación estuvo acompañada por el desarrollo de herramientas estadísticas y enfoques cuantitativos para estudiar la variación organismal (Henderson, 2006). En la década de 1970, fue desplazada por la cladística, que consideraba que era necesario distinguir entre tipos de similitud (la heredada y la no heredada) y que las clasificaciones deberían estar basadas en un tipo especial de similitud que Hening denominó sinapomorfía (Mishler, 2009).

El surgimiento de la cladística es considerado como un evento notable (Stuessy, 2009) e incluso paradigmático en la historia de la sistemática (Mishler, 2009) porque ofreció un método para elaborar clasificaciones que reflejen las relaciones de ancestro y descendencia. No obstante, su aceptación trajo consigo un doble sesgo: metodológico y conceptual. El sesgo I (metodológico) es una aversión a la morfometría. La cladística se caracterizó en sus inicios por un rechazo absoluto a la sistemática numérica, no sólo, a su principio lógico de agrupación que se reconoce era inapropiado para reflejar filogenias, sino también a los datos cuantitativos y a la estadística multivariada que habitualmente se utiliza para analizarlos. Sin embargo, el enfoque cuantitativo es útil para: 1) la delimitación de especies (e.g. Henderson 2006, 2005, 2004) y 2) los análisis filogenéticos (e.g. García-Cruz y Sosa, 2006; Guerrero *et al.* 2003; Wiens, 2001; Sosa y de Luna, 1998; Thiele, 1993).

El sesgo II (conceptual) es la reducción de los procesos evolutivos a cladogénesis, que resulta de interpretar literalmente los cladogramas o diagramas de árbol filogenético. La interpretación literal significa, según Hörandl (2006), que una especie progenitora origina dos especies hijas y luego la primera se extingue. Pero la cladogénesis es uno de varios procesos evolutivos. Para ilustrar su argumento, la misma autora utilizó el ejemplo de dos especies hermanas con seis historias evolutivas alternativas: 1) especiación de una de ellas con persistencia de la especie progenitora; 2) especiación de una de las especies hermanas con extinción de la especie progenitora; 3) hibridación con especiación del híbrido y persistencia de ambas especies parentales; 4) hibridación con especiación del híbrido y persistencia de ambas especies parentales; 5) hibridación con especiación del híbrido y extinción de una especie

parental; 6) división de ambas especies parentales en dos especies hijas, con extinción de las especies progenitoras. Cuando estas historias se representan en cladogramas (Figura 3) solamente el proceso seis (cladogénesis) se representa correctamente mientras que en los demás cladogramas las relaciones sí están bien resueltas (con excepción del proceso 3 que presenta una politomía) pero el proceso evolutivo subyacente no logra ser capturado.

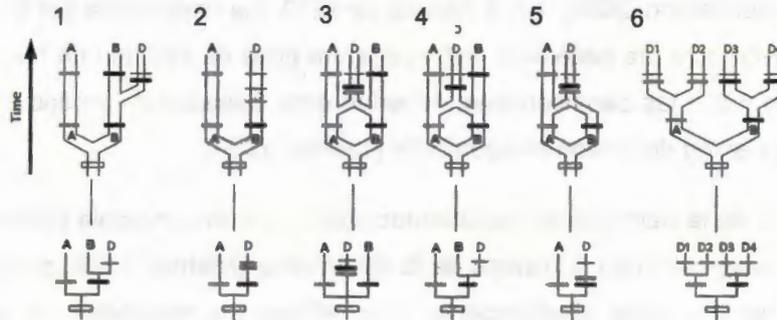


Figura 3. Filogenias y cladogramas de seis procesos evolutivos. A y B son dos especies hermanas, D es una especie hija; la barra transparente es una simpleisiomorfia para todo el grupo, la barra gris es el estado heredado por A (en el pasado) a su descendencia actual, la barra negra es el estado heredado por B (en el pasado) a su descendencia actual, y la línea negra es una autapomorfia de D. En la fila de arriba se observan las filogenias y en la fila de abajo los cladogramas (según Hörandl, 2006).

Sin embargo, se debe mencionar que los cladistas han solucionado este inconveniente al reconocer que: 1) filogenia no es lo mismo que cladograma, el cladograma es, además de una representación gráfica de las relaciones de ancestro descendencia, una hipótesis que necesita someterse a prueba y 2) los cladogramas no necesariamente se tienen que interpretar en términos de procesos cladogenéticos, se acepta que los posibles procesos evolutivos subyacentes son varios.

Aparte de estos sesgos, se ha elevado una crítica sobre la falta de adecuación lógica, entre la taxonomía linneana y la sistemática cladista. Brummitt (2002) explica esta incompatibilidad con el ejemplo de un clado, donde uno de los descendientes del ancestro común del clado completo, presenta una modificación formando un subclado (Figura 4). Supongamos que por esta novedad evolutiva se define como un género, por lo tanto los otros descendientes del ancestro común, que no desarrollaron la novedad, deben ser agrupados en otro género, porque en el sistema linneano de clasificación, entidades similares se agrupan juntas y vice versa. Pero sí separamos los descendientes en dos géneros, entonces el género representado por el

descendiente que no desarrolla la innovación evolutiva será parafilético, porque no incluirá a todos los miembros del clado y esta posición está en conflicto con el principio de ordenamiento cladista, que requiere el reconocimiento de taxa monofiléticos, es decir todos y sólo los descendientes de un ancestro.

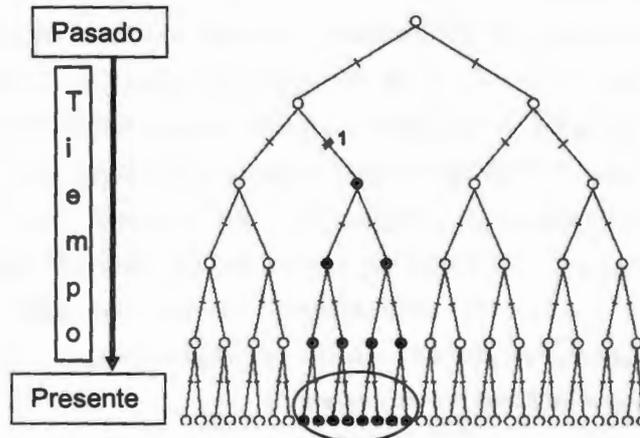


Figura 4. Incompatibilidad entre el sistema de clasificación linneano y la cladística. Encerrados en un óvalo, se encuentran los descendientes actuales del ancestro, que presenta una novedad evolutiva (modificado de Brummitt, 2002).

Esta situación ha provocado la reacción de algunos sistemáticos como por ejemplo: Mayr y Bock (2002) que han llegado a afirmar que la cladística no es un sistema de clasificación en el sentido estricto porque viola el principio de agrupamiento de entidades similares, aunque reconocen que sí es un sistema de ordenamiento. Hörandl (2007) comparte la opinión de estos autores, de reconocer formalmente taxa parafiléticos, porque considera que de mantener taxa distintos por satisfacer el principio de monofilia, se estaría perdiendo información del evento de especiación que permitió el desarrollo de la distinción evolutiva.

El sistema de Linneo se ha mantenido para la clasificación de los seres vivos, porque resultó eficiente para agrupar, resumir, almacenar y recuperar información, identificar entidades desconocidas y predecir sus características. En síntesis, sigue siendo un marco de referencia para describir la naturaleza.

El cladismo por su parte, busca representar la filogenia y pese a las críticas que enfrenta, representa una manera sencilla y práctica de hacerlo. Han surgido, otras propuestas de clasificación, que no se restringen al uso de cladogramas, para representar los procesos evolutivos (Hörandl, 2007) pero implican un incremento en la complejidad del sistema que puede ser no deseable. La discusión se centra en la

cantidad de información que se puede almacenar y recuperar del sistema de clasificación sin que pierda funcionalidad. Lo importante en este punto es estar consciente de las limitaciones del método cladista.

Por último, las coincidencias entre los grupos linneanos y los grupos monofiléticos podrían estar siendo subestimadas por aquellos que promueven el abandono del sistema de clasificación de Linneo. En otras palabras, es posible que exista un alto porcentaje de grupos linneanos monofiléticos. En este punto, Backlund y Bremer (1998) consideran que para los taxónomos sería imposible abandonar las categorías linneanas porque están fuertemente arraigadas en su lenguaje. Estos autores promueven la integración de la taxonomía de Linneo con la cladística. Elevando el principio monofilia como principio de ordenamiento primario, apoyado en cuatro principios secundarios (máxima estabilidad, máxima información filogenética, máximo apoyo a la monofilia, máxima facilidad de identificación).

La lógica del análisis cladístico

La cladística es, en la actualidad, el método más empleado para reconstruir las filogenias entre los taxa. Las filogenias se observan, esquemáticamente, a través de cladogramas, habitualmente se dice que en un cladograma se ven relaciones de ancestro-descendencia. Sin embargo, en la mayoría de los casos, no se conoce al ancestro de los grupos bajo estudio y lo que se observa son relaciones entre taxa actuales, en otras palabras en las filogenias reconstruidas a partir de taxa modernos lo que se observa en los cladogramas son relaciones de grupos hermanos y en forma menos precisa relaciones de ancestro-descendencia.

El análisis cladístico se divide en dos etapas: 1) análisis de caracteres y 2) construcción y selección del cladograma (de Luna *et al.* 2005; Guerrero *et al.* 2003; Wiens, 2001; Hawkins *et al.* 1997; de Luna y Mishler, 1996; Thiele, 1993). La primera etapa abarca tres actividades: 1) observar la variación, 2) postular empíricamente homologías y 3) construir la matriz de datos, lo cual incluye seleccionar caracteres y delimitar sus estados. En la segunda etapa se analiza la matriz de datos, al final del proceso se pueden obtener: uno o varios cladogramas y entonces se selecciona entre ellos al más parsimonioso. Es posible que se obtengan varios árboles igualmente parsimoniosos, entonces se produce un árbol de consenso o compromiso. La finalidad del análisis cladístico es producir cladogramas resueltos (dicotómicos) que representen grupos monofiléticos es decir grupos conformados única y exclusivamente

por los descendientes de un ancestro común, agrupados por homologías derivadas de este ancestro común reciente (sinapomorfías).

Etapas I. Hacia la construcción de la matriz de caracteres

Un concepto de suma importancia para el análisis cladístico es el de homología. Para de Luna y Mishler (1996), es necesario resaltar que el origen común o compartido de las partes es el elemento definitorio del concepto de homología y en ese sentido distinguen entre: 1) homología iterativa que es la correspondencia histórica que existe entre diferentes estructuras o procesos del mismo organismo y 2) homología filogenética, correspondencia histórica entre características o procesos de diferentes organismos. A su vez, la homología filogenética se puede dividir en: 1) táxica cuando el rasgo está presente y sin modificación en diferentes organismos debido a la herencia a partir de un ancestro común y 2) transformacional, dos o más rasgos diferentes en organismos distintos mantienen una correspondencia histórica. Por lo tanto las homologías filogenéticas táxicas se pueden entender como aquellos rasgos que dan cohesión a los grupos bajo estudio, en tanto que las homologías filogenéticas transformacionales permiten inferir filogenias (relaciones) entre grupos de organismos.

Para hacer más específico el concepto de homología, Hawkins *et al.* (1997) lo dividió en: primaria y secundaria dependiendo de la etapa del análisis en la que se postulan. Las homologías primarias, se formulan en la etapa I, son los caracteres y sus estados. Las homologías secundarias, son el resultado obtenido en la etapa II, en otras palabras, son una hipótesis de homología legitimada al finalizar el análisis. En este sentido, el mismo autor señala que la matriz de datos es un conjunto de declaraciones de homologías primarias porque en ella se registran los caracteres (definen columnas) y sus estados (la variación dentro de las columnas) que se presume reflejan relaciones filogenéticas, pero estas hipótesis no se respaldan o refutan hasta concluir el análisis cladístico (Hawkins *et al.* 1997). Al definir caracteres y delimitar sus estados estamos formulando hipótesis de homología primaria.

Para reconocer homologías, tradicionalmente se han propuesto tres criterios: 1) similitud (topografía, geometría y relaciones con otras partes del organismo); 2) conjunción (si dos estados diferentes se observan por separado en dos taxa, pero en un tercer taxon ambos se presentan juntos. La presencia conjunta de dos estados discretos de un carácter en el mismo organismo permite entonces deducir que se trata de dos caracteres independientes); y 3) congruencia.

Las homologías se formulan como caracteres en la matriz, su delimitación en estados es otro paso crucial en el análisis cladístico. Freudenstein (2005), afirmó que la unidad fundamental del análisis: el carácter (porque se utiliza para formalizar hipótesis de homología) y su división en estados fue una aportación de la taxonomía numérica.

Un carácter se puede definir, siguiendo a Thiele (1993), como un concepto que debería limitarse a los taxa y no extenderse a los individuos. Los individuos están compuestos de atributos y la variación entre ellos se denomina rasgo (e.g. en un individuo con ojos cafés el atributo es ojo y el rasgo es café), se debe enfatizar que estos términos se refieren a un individuo en particular. Los estados de carácter, por su parte, se refieren a la distribución de frecuencias de rasgos en un atributo. Un buen carácter taxonómico muestra mayor variación entre unidades taxonómicas, que dentro de ellas (de Luna y Mishler, 1996). Por lo tanto, un carácter es un sistema de al menos dos homologías transformacionales o estados discretos (Stevens, 1991).

La matriz de caracteres resulta de asignar a cada taxon, el estado de carácter que presenta en un carácter determinado (Arnedo, 1999), los caracteres según el número de estados que presentan se dividen en: 1) binarios (dos estados) y 2) multiestado presentan más de dos estados (López Caballero y Pérez Suárez, 1999).

En síntesis, durante la Etapa I del análisis cladista se infiere una homología filogenética primaria es decir una hipótesis de origen histórico entre partes de organismos. Esta hipótesis se postula a partir de observar que entre los atributos que poseen los individuos de los grupos (taxa) de estudio existe variación. A partir de estas observaciones se construyen estados de carácter que básicamente son un resumen de las frecuencias de los atributos observados. Posteriormente las hipótesis de homología (de matriz de datos) se someten a prueba en la etapa II.

Etapa II. Hacia una hipótesis filogenética

El proceso de selección y evaluación de los caracteres (hipótesis de homología primaria) se denomina análisis cladístico y su resultado es un cladograma. Ciertamente, los cladogramas funcionan como un marco de referencia histórico para el estudio de la biodiversidad (de Luna *et al.* 2005). Arnedo (1999) ha distinguido el cladograma y la interpretación filogenética: el primero es la representación esquemática de relaciones de grupos hermanos y el segundo se refiere a los fenómenos de especiación e identificación de antepasados, que originaron a los taxa estudiados. Un mismo cladograma puede representar diferentes procesos evolutivos.

A partir del mismo conjunto de datos se pueden construir varios cladogramas que explican la distribución de estados carácter en el grupo de estudio. Para seleccionar entre ellos el más adecuado existen dos enfoques: 1) métodos probabilísticos (máxima verosimilitud y probabilidad bayesiana) y 2) parsimonia. En este apartado, sólo se tratará este último porque es el que se aplicará en el análisis filogenético.

El principio de parsimonia, parte del supuesto de que la naturaleza siempre opera de la manera más económica; es decir el árbol más corto (menor número de cambios) es el más adecuado para soportar una hipótesis filogenética. Existen diferentes algoritmos de parsimonia que afectan la topología final del árbol así como su longitud. En la actualidad el software Tree New Technology (TNT) implementa parsimonia para la realización de análisis filogenéticos.

El principal problema del análisis filogenético es la búsqueda del árbol o los árboles más parsimoniosos, porque a medida que se trabaja con un número mayor de taxa el número de árboles incrementa al infinito, por ejemplo para 10 taxa existen 3.5×10^7 árboles dicotómicos sin raíz. Para localizar los árboles más parsimoniosos se pueden utilizar algoritmos exactos y heurísticos, los primeros garantizan hallar el árbol más corto pero su aplicación está limitada a 20 taxa terminales. Los algoritmos heurísticos, se usan cuando resulta imposible usar métodos exactos; tienen la ventaja de obtener un resultado en un tiempo razonable pero no se tiene la certeza de que sean los árboles más parsimoniosos (López Caballero y Pérez Suárez 1999).

Un paso importante durante el análisis cladístico es reconocer entre los estados de caracteres aquellos que representan: plesiomorfías y apomorfías y dentro de estas últimas distinguir entre sinapomorfías y autapomorfías. Para poder reconocerlas se introduce un grupo cercano filogenéticamente al grupo de estudio (interno) que se denomina grupo externo (Simpson, 2006). La introducción del grupo externo permite la polarización de los caracteres del grupo interno. Se infiere que el estado más antiguo es aquel que se presenta en el grupo externo (López Caballero y Pérez Suárez, 1999) de esta forma las series de transformación se orientan en una dirección, permitiendo distinguir entre caracteres derivados (apomórficos) y ancestrales (plesiomórficos).

La parsimonia puede además ser evaluada con otros estadísticos: 1) el índice de consistencia (IC, Kluge y Farris, 1969) y 2) el índice de retención (IR, Farris, 1989). El

primero indica la cantidad de sinapomorfias (o grado de homoplasia),⁵ IC con valores igual a 1 indica ausencia de homoplasia. Se debe señalar que su valor mínimo no es 0, sino que se ajusta en torno al valor 0.2; 2. El segundo, cuantifica la homoplasia observada en un carácter, en función de la homoplasia posible. Se calcula para todo un cladograma.⁶ (Morrone, 2003; López Caballero y Pérez Suárez, 1999).

Al finalizar el análisis de la matriz de datos se pueden obtener varios árboles igualmente parsimoniosos (misma longitud, índice de consistencia y de retención), en estos casos se busca optimizar las diferentes topologías localizando el árbol de consenso o compromiso que produce una representación única diferenciando las partes concordantes y las discordantes entre los distintos árboles. Existen tres técnicas principales: 1) el árbol de consenso estricto o de Nelson, 2) compromiso semiestricto y 3) compromiso mayoritario. Ninguno es la hipótesis idónea pero reflejan el grado de acuerdo o desacuerdo entre los varios árboles obtenidos después de un análisis filogenético (Morrone, 2003; López Caballero y Pérez Suárez, 1999).

OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es contribuir al conocimiento sistemático y taxonómico de *Pithecellobium* sección *Spicatae*.

Objetivos particulares

- I. Someter a prueba el estatus particular de *P. lanceolatum* como una especie polimórfica con amplia distribución en el Neotrópico, cuya variación en principio no se asocia con un patrón geográfico determinado

- II. Realizar un análisis filogenético de la sección *Spicatae* que incluya los taxa que no fueron empleados en el análisis por Barneby y Grimes (1997). En otras palabras, se responden dos preguntas: 1) ¿El concepto taxonómico de *P. lanceolatum* corresponde a una o a varias especies? y 2) ¿Cuáles son las relaciones de grupos hermanos en *Pithecellobium* sección *Spicatae*?

⁵ IC= S / L. S= número mínimo de transformaciones para los estados de todos los caracteres y L=el número efectivo de transformaciones en el árbol considerado.

⁶ IR= (G-S) / (G-L). G=mayor cantidad posible de cambios que podrían tener los caracteres en el cladograma. S y L igual que en IC

HIPÓTESIS

Con respecto al primer objetivo se proponen tres hipótesis:

-H₁ *P. lanceolatum* es una especie polimórfica de amplia distribución en el sur de América del Norte, Centro América y norte de América del Sur.

-H₂ *P. insigne* es una especie distinta a *P. lanceolatum* las diferencias entre ambas se encuentran en el largo: 1) de las brácteas florales y 2) del tubo estaminal. *P. insigne* presenta dimensiones mayores.

-H₃ Dentro de *P. lanceolatum* existen tres especies definidas por su ubicación geográfica: 1) Vertiente del Golfo de México, 2) Vertiente del Pacífico Mexicano hasta Costa Rica y Panamá y 3) norte de Sudamérica.

Con respecto al segundo objetivo, se plantea la siguiente hipótesis:

-H₄ Las especies con más de un par de pinnas por hoja y varios folíolos por pinna deben ser más cercanas entre sí, lo mismo ocurrirá con las especies que presentan un solo par de pinnas por hoja y un solo par de folíolos por pinna.

REFERENCIAS

- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105-121.
- Arnedo, M. A. (1999). Cladismo, la reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26, 57-84.
- Backlund, A. A. y K. Bremer. (1998). To be or not to be- principles of classification and monotypic plant families. *Taxon*, 47, 391-400.
- Barneby, R. C. y J. W. Grimes. (1996). *Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A Generic System For the Synandrous Mimosaceae of the Americas. Part I. Abarema, Albizia and Allies*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, New York. 292 p.

- Barneby, R. C. y J. W. Grimes. (1997). *Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part II. Pithecellobium, Cojoba, and Zygia*. Memoirs of the New York Botanical Garden, New York. 161 p.
- Bentham, G. (1837). Pithecolobium. *The London Journal of Botany*, 3, 195.
- Bentham, G. (1875). Revision of the suborder Mimoseae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 30, 335-669.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. (1928). *North American Flora* 23. The New York Botanical Garden, 349 p.
- Brown, G. K. (2008). Systematics of the tribe Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae) over the past 25 years. *Muelleria*, 26, 27-42.
- Brummitt, R. K. (2002). How to chop up a tree, *Taxon*, 51, 31-41.
- Crisci, J. V. (2006). One-Dimensional Systematist: Perils in a Time of Steady Progress *Systematic Botany*, 31, 217-221.
- Cronquist, A. (1981). *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. New York. 1292 p.
- Darwin, C. (1997 [1859]) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Elecbook. London. 422 p.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407-415.
- Dickinson, W. (1981). The evolutionary relationships of the Leguminosae, en: *Advances in Legume Systematics 1*, Polhill, R.M. y Raven, P.H. (eds). Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 35-54.
- de Luna, E. y B. Mishler. (1996). El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59, 1-16.
- de Luna, E., J. A. Guerrero y T. C. Taracena. (2005). Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica*, 15, 351-370.

- de Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56, 879-886.
- Elias, T. S (1981). Mimosideae, en: *Advances in Legume Systematics 1*, Polhill, R.M. y Raven P. H. (eds). Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 143-152.
- Farris, J. (1989). The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 123-125.
- Font Quer, P. (2001). *Diccionario de Botánica*. Península, Barcelona. 1244 p.
- Freudenstein, J. V. (2005). Characters, states and homology. *Systematic Biology*, 54, 965-973.
- García-Cruz, J. y V. Sosa. (2006). Coding quantitative character data for phylogenetic analysis: a comparison of five methods. *Systematic Botany*, 31, 302-309.
- Grether, R. (2007). *Pithecellobium* Mart., en: *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*, Fascículo 150, Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. (eds.). Instituto de Ecología A. C., Jalapa. pp. 196-202.
- Guerrero, J. A., de Luna E., y C. Sanchez-Hernández (2003) Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 45-55.
- Hawkins J. A., Hughes, C. E. y Scotland R. W. (1997). Forum Primary Homology Assessment, Characters and Character States. *Cladistics*, 13, 275-283.
- Hörandl, E. (2006). Paraphyletic versus monophyletic taxa-evolutionary versus cladistic classifications. *Taxon*, 56, 564-570.
- Hörandl, E. (2007). Neglecting evolution is bad taxonomy. *Taxon*, 56, 1-5.
- Henderson, A. J. (2004). A multivariate analysis of *Hyospathe* (Palmae). *American Journal of Botany*, 91, 953-965.
- Henderson, A. J. (2005). The methods of herbarium taxonomy. *Systematic Botany*, 30, 456-469.

- Henderson, A. J. (2006). Traditional morphometric in plant systematic and its role in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 103-111.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. (2002). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Sunderland, Massachuset. 576 p.
- Klitgaard, B.B. y A. Bruneau (ed). (2003) *Advances in Legume Systematics 10*. Royal Botanic Gardens Kew. 422 p.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18, 1-32.
- Lewis, G. P. y Rico Arce, L. (2005). Tribe Ingeae, en: *Legumes of the World*, Lewis, G., Schrire, B., Macinker, B. y Lock, M. (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 193-210.
- Lewis, G. P. y Schrire, B. D. (2003). Leguminosae or Fabaceae?, en: *Advances in Legume Systematics 10*, Klitgaard, B. B y Bruneau A. (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 1-3.
- Lewis, G.P., Schrire, B. MacKinder y M. Lock (eds). (2005). *Legumes of the world*. Royal Botanical Gardens, Kew. 577 p.
- López Caballero, E. y G. Pérez Suárez. (1999). Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26, 57-84.
- Martius, Karl Friedrich Philip von. (1837). *Pithecollobium*. *Flora oder Botanische Zeitung*. 2, 114
- Mayr, E. (1970). *Populations, Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge MA. 453 p.
- Mayr, E. y Bock, W. J. (2002). Classifications and other ordering systems. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 40, 169-194.
- Mishler, Brent D. (2009). Three centuries of paradigm changes in biological classification: is the end in sight?, *Taxon* 58, 61-67.
- Morrone, J. (2003). *El Lenguaje de la Cladística*. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. México D.F. 109 p.

- Nieto Nafria, J. M. Sistemática, Taxonomía y otros términos relacionados. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 26, 57-84.
- Nielsen, I. C. (1981). Ingeae, en: *Advances in Legume Systematics 1*, Polhill, R. M. y Raven, P. H. (eds.), Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 173-179.
- Paterson, H. E. H. (1985). The recognition concept of species, en *Species and speciation*, Vrba E. (ed). Transvaal Museum Mongraph 4, Pretoria. pp: 21-29.
- Polhill, R. M. (1994). Classification of the Leguminosae, en: *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae*, Bisby, F. A., Buckingham, J. and J. B. Harborne (eds). Chapman and Hall, New York. pp. xxxv–xlviii.
- Raven, P.H. y R.M. Polhill. (1981). Biogeography of the Leguminosae, en: *Advances in Legume Systematics 1*, Polhill, R. M. y P. H. Raven (editores.). Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 27-34.
- Rico Arce, M. de L. (1991). New species, combinations and synonyms for *Zygia*, *Cojoba*, *Marmaroxylon* and *Pithecellobium* (Leguminosae: Mimosoideae, Ingeae). Kew Bulletin, 46, 493-521.
- Sosa, V. y E. de Luna. (1998). Morphometrics and character state recognition for cladistic analyses in the *Bletia reflexa* complex (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 212, 185-213.
- Standley P. C. y J. A. Steyermark (1946). *Flora of Guatemala*, Volume 24, Part V. Chicago Natural History Museum, Chicago. 522 p.
- Stevenes, P.F. (1991). Character state, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany*, 16, 553-583.
- Stevens, P. F. (2001, onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]
Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
[Acceso 30 03 2013].
- Stevens, P. F. (2002). Why do we name organisms? Some reminders from the past. *Taxon*, 51, 11-26.
- Simpson, M. G. (2006). *Plant Systematics*. Elsevier Academic Press. 608 p.

- Sprague T. A. (1929). The Correct Spelling of Certain Generic Names: V. Bulletin of Miscellaneous Information Royal Gardens, Kew 1929, 241-243.
- Stuesy, T. F. (2009). Paradigms in biological classification (1707–2007): Has anything really changed?. *Taxon*, 58, 68–76.
- Templeton, A. (1989). The meaning of species and speciation: a genetic perspective, en: *Speciation and its Consequences*, Otte D. and J. Endler J (eds). Sianuer, Sunderland. pp. 159-185.
- Thiele, K. (1993). The holy grail of the perfect carácter: The cladistic tratment of morphometric data. *Cladistics*, 9, 275-304.
- Wojciechowski, M. F. (2003). Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective, en: *Advances in Legume Systematics 10*. Klitgaard, B. B y Bruneau A. (eds.). Royal Botanic Garden, Kew. pp 5-35.
- Zamora V., N. 1991. Tratamiento de la familia Mimosaceae (Fabales) de Costa Rica. *Brenesia*, 36, 63-149.

SISTEMÁTICA DE *PITHECELLOBIUM* MART. SECCIÓN SPICATAE L. RICO Y TAXONOMÍA DE *P. LANCEOLATUM* (WILLD.) BENTH. (LEGUMINOSAE)

INTRODUCCIÓN

La morfometría o morfología cuantitativa, se define como la descripción, análisis e interpretación cuantitativa de las formas biológicas (Rohlf, 1990). En contraste con la morfología cualitativa (donde las estructuras se describen con palabras que no denotan números), en morfometría se describen numéricamente. Se debe señalar que la diferencia se encuentra en la manera en que conceptualizan las formas, e.g. Hickey (1976) estableció una terminología para la arquitectura de las hojas donde describió la forma con términos cualitativos como: oblongo, elíptico, ovado y obovado. Para Thiele (1993) estos términos son expresiones semánticas que expresan valores del radio dimensional que se puede calcular midiendo la distancia de la base de la hoja al punto más ancho dividida entre el largo. Según Wiley (1981) cualitativo y cuantitativo se refieren a modos de expresión del dato más que cualidades intrínsecas en ellos. Para algunos autores (e.g. Wiens, 2001) la codificación cuantitativa tiene ventajas: 1) reduce la ambigüedad generada por los términos cualitativos y 2) permiten analizar los datos estadísticamente.

En la actualidad la morfometría se divide en dos enfoques, cuya diferencia se encuentra en la manera como estudian la forma biológica: 1) la morfometría tradicional, se enfoca en las medidas de distancias como: largo, ancho, alto y ángulos (Toro Ibacache *et al.* 2010); y 2) la morfometría geométrica, abstrae la geometría de la forma en sistemas de coordenadas, en espacios de dos o tres dimensiones (Rohlf y Marcus, 1993). Ambos enfoques emplean estadísticas descriptivas e inferenciales.

En la presente tesis se emplea morfometría tradicional en la resolución de los objetivos propuestos. Este capítulo pone en evidencia que los datos morfométricos pueden ser aplicados en diferentes tipos de problemas biológicos, a continuación se ejemplifica su utilidad en sistemática y taxonomía.

Morfometría aplicada en taxonomía, un enfoque multivariado

La morfometría tradicional se ha empleado para delimitar especies mediante el tratamiento de datos cuantitativos con métodos de estadística multivariada. Este enfoque alcanzó su auge con la taxonomía numérica. Sin embargo, con el rechazo de este paradigma y el establecimiento de la cladística también se rechazó la

morfometría, en parte por la aversión que los datos continuos provocaron en algunos cladistas (de Bivort *et al.* 2010). No obstante, como señaló Henderson (2006), era el principio filosófico en el que se fundaba la fenética lo incorrecto y no sus métodos.

Henderson (2005) ha criticado que el estudio de especímenes de herbario para la delimitación de especies, se realice sin seguir un método cuantitativo, objetivo, repetible y explícito. Muchas veces, asignar un espécimen a una especie descansa en la experiencia del taxónomo (e.g. en el género *Hyospathe* Mart. (Arecaceae) el número de especies que lo integran oscila entre 2 y 18 (Henderson, 2004).

Morfometría aplicada en sistemática

En sistemática existe una discusión acerca de la utilidad de caracteres continuos en estudios filogenéticos y sobre ¿cómo deben ser empleados? Para algunos autores, los datos morfométricos, solo deben emplearse, cuando no se cuenta con suficientes datos cualitativos (Chappill, 1989). No obstante ejemplos tanto de morfometría tradicional como geométrica (Soto-Vivas *et al.* 2011; Guerrero *et al.* 2003; Wiens, 2001; Thiele, 1993) han demostrado la utilidad de los datos cuantitativos para resolver filogenias, incluso con valores de apoyo más altos que datos morfológicos cualitativos o moleculares. En la morfometría tradicional, se han desarrollado varios métodos de codificación, que permiten manejar los caracteres continuos como caracteres discretos e.g. simple gaps (Almeida y Bisby, 1984), gap weighting (Thiele, 1993), step-matrix gaps weighting (Wiens, 2001) y ANOVA-MRT (Sosa y de Luna 1998) entre otros.

Este capítulo se divide en tres apartados principales. En el primero se describen los materiales y, además, se explican los métodos empleados para: responder las preguntas de investigación y para la elaboración del tratamiento taxonómico, de las especies que conforman a *Pithecellobium* sección *Spicatae*. En el segundo se presentan los resultados obtenidos con la aplicación de los métodos en la delimitación taxonómica de *P. lanceolatum* y en la filogenia de la sección *Spictae*. En el tercero se discuten estos resultados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales de herbario

Los métodos empleados en este trabajo son, en líneas generales, los recomendados por Leenhouts (1968). El estudio de caracteres morfológicos, fue realizado con la revisión de ejemplares de los herbarios: A, AUU, CICY, CIQR, ENCB, EAP, G, GH, GOET, IBUG, INB, K, MEXU, MO, NY, OAX, P, TEFH, UAMIZ, UCAM, US, VEN y XAL. Los especímenes se examinaron con una lupa binocular y bajo la luz de un microscopio estereoscópico marca ZEISS modelo Stemi 2000-C. Las mediciones se hicieron con una regla y un micrómetro. Las observaciones se realizaron sistemáticamente, siguiendo el orden habitual: partes vegetativas, flores y frutos.

En los estudios morfométricos, se emplearon ejemplares correspondientes, a las siguientes especies: *P. furcatum* (n=14, donde n= número de ejemplares revisados), *P. hymenaeifolium* (n=33), *P. insigne* (n=42), *P. johansenii* (n=7), *P. lanceolatum* (n=42), *P. macrandrium* (n=15), *P. peckii* (n=2) y *P. winzerlingii* (n=12). Por lo general, se tomó más de una medición por espécimen, para poder realizar los estudios estadísticos. Se debe mencionar, que para *P. insigne* y *P. lanceolatum* se examinó una cantidad mayor de especímenes, pero por cuestiones de tiempo, sólo se midieron los reportados en el paréntesis. La información de *P. bipinnatum* y una parte de la información de *P. peckii* se obtuvo de Barneby y Grimes (1997) y Rico Arce (1991) ya que no se consiguieron ejemplares del primero y del segundo sólo se obtuvieron muestras vegetativas. A cada ejemplar revisado, se le asignó un número de referencia y se recogió la siguiente información: 1) identidad taxonómica, 2) localidad, 3) fecha de colecta, 4) colector, 5) número de colecta, 6) observaciones fenológicas y 7) herbario.

Tratamiento taxonómico

El tratamiento taxonómico, que se presenta en el final de la tesis, resalta la relevancia de los ejemplares de herbario, para recuperar información: de los organismos, de su entorno, de su relación con el ser humano y de su distribución. El tratamiento está conformado por una clave general para *Pithecellobium* sección *Spicatae* y por descripciones para cada uno de los miembros de la sección, que incluyen: descripciones de su morfología, ejemplares de herbario revisados, información sobre el medio ambiente de cada especie, su fenología, su estado de conservación, los nombres folk y mapas con su distribución geográfica. La información de los ejemplares

Tipo se transcribió literalmente de la información de las publicaciones originales, cuando fue necesario añadir información, para clarificar la descripción, esta se añadió entre corchetes. A continuación se detallan algunos de los temas mencionados.

Descripciones morfológicas

En las descripciones taxonómicas se detallan, cualitativamente y cuantitativamente, varias partes de los organismos. Las mediciones se presentan con el siguiente orden: el promedio de las partes medidas, seguido de la desviación estándar y de los valores extremos entre paréntesis. Cuando no fue posible obtener mediciones de alguna parte se colocó la información encontrada en la literatura académica. En las flores, las medidas se hicieron sobre material rehidratado proveniente de material de herbario. Para la rehidratación, las flores fueron empapadas en hidróxido de amonio concentrado durante un 1 minuto, después se lavaron con agua hasta que el tejido estaba suave y listo para su estudio bajo el microscopio de disección. Siempre que fue necesario, las flores rehidratadas se conservaron temporalmente en una solución de 70% de etanol / 5% de glicerina para su posterior estudio, finalmente, secadas y devueltas a la muestras de herbario.

Adicionalmente y para el tratamiento taxonómico se elaboraron ideogramas que consisten básicamente en una representación gráfica de las flores (cáliz, corola y androceo) que permite observar el tamaño relativo de cada parte, el tamaño relativo de la sección unida y libre y las relaciones entre distintos organos. Este gráfico permite visualizar y comparar rápidamente características florales (ver tratamiento taxonómico).

Evaluación del estado de conservación

A escala global la mejor fuente de información para determinar el riesgo de amenaza de una especie, es la Lista Rojas de Especies Amenazadas (IUCN, 2011). La Lista Roja está diseñada para determinar el riesgo relativo de extinción de una especie en base a nueve categorías (siglas en ingles): Extinción (EX), Extinción en la naturaleza (EW), En Peligro Crítico (CR), Peligro (EN), Vulnerable (VU), Cerca de amenaza (NT), Preocupación menor (LC), Datos deficientes (DD) y No evaluada (NE).

Para asignar objetivamente un taxon a una determinada categoría se utilizan cinco criterios: 1) disminución de la población en el tiempo; 2) distribución de la especie junto con factores que influyen en su supervivencia; 3) población pequeña y disminución

continua; 4) poblaciones muy pequeñas y áreas de distribución muy pequeñas; 5) evaluación cuantitativa del riesgo de extinción (e.g. modelado). Las evaluaciones son siempre realizadas utilizando la mayor información disponible, aunque frecuentemente sólo se cuente con información parcial.

En la evaluación del estado de conservación, los especímenes de herbario son, en muchos casos, la única fuente de información disponible (Rivers *et al.* 2011). Existe un amplio consenso en relación al papel que los herbarios tienen en dicha estimación usando la distribución como fuente principal de información (Criterio B de la IUCN, 2011). Se realizó una evaluación preliminar del estado de conservación de las especies del género *Pithecellobium* sección *Spicatae* a través de los cálculos de: extensión de presencia (EOO) y área de ocupación (AOO), con la ayuda de Geospatial Conservation Assessment Tool (GeoCat) (Bachman *et al.* 2011). Para calcular el AOO se utilizó un valor de la cuadrilla que corresponde al 10%, de la distancia mayor que genera el polígono de la extensión de presencia estimado (Willis *et al.* 2003).

Mapas

Cuando fue posible, las colecciones botánicas fueron georeferenciadas con la ayuda de Google Earth (Google Inc., 2009), de Tropicos (2013) y, en el caso específico de México, del mapa virtual de la república mexicana GAIA (INEGI, 2013). Los mapas fueron elaborados en línea con el programa SimpleMappr (Shorthouse, 2010).

Morfometría aplicada a taxonomía y sistemática

Delimitación taxonómica con estadísticas multivariadas

Para la delimitación taxonómica de *P. lanceolatum*, se utilizaron los siguientes métodos de estadística multivariada: análisis de conglomerados, análisis de componentes principales y análisis lineal discriminante (CA, PCA y LDA respectivamente por sus siglas en inglés). Los dos primeros métodos se consideran exploratorios y el último confirmatorio.

Estos métodos evaluaron 14 variables morfométricas (Cuadro 1). Los análisis de estadística multivariada incluyeron una matriz con observaciones de 84 especímenes identificados previamente como *P. lanceolatum* (n=42) y *P. insigne* (n=42), aquí estas entidades se denominarán complejo *Pithecellobium lanceolatum*. Para reconocer cada especie putativa se tomaron en cuenta tres características: 1) largo de la parte exerta del tubo del androceo, 2) largo de la bráctea floral y 3) grosor del fruto. Ningún

especímen se utilizó dos veces en los análisis multivariados, con excepción del ejemplar tipo de *P. insigne*, se emplearon dos observaciones.

Cuadro 1. Caracteres considerados en los análisis multivariados.

Variable	Descripción
Largo del pecíolo	Desde la parte más proximal a la rama hasta su ápice
Largo de la raquilla	Desde la parte más proximal al pecíolo hasta su ápice
Largo de la lámina foliolar	Desde la parte más proximal a la raquilla hasta su ápice
Largo de la inflorescencia	Desde la base del pedúnculo hasta la punta del eje florífero
Largo de la bráctea floral	Desde la base de la bráctea hasta su ápice
Largo del cáliz	Desde la base del cáliz hasta su lóbulo más distante
Largo de la corola	Desde la base del cáliz su lóbulo más distante
Largo del lóbulo de la corola	Desde el vértice que comparten dos lóbulos (triangulares) hasta el vértice más distal de uno de ellos
Largo del androceo	Desde la base del cáliz hasta la punta del estambre más largo
Largo del tubo del androceo	Desde la base del cáliz hasta el borde del tubo
Largo de la parte exerta del tubo del androceo	Desde el ápice del lóbulo de la corola hasta el borde del tubo
Largo del gineceo	Desde la base del cáliz hasta el estigma
Largo del ovario	Desde la base del estípite hasta la punta del cuerpo del ovario
Fruto grosor	Grosor máximo de la legumbre

Los análisis multivariados no se pueden realizar cuando la matriz presenta valores ausentes. La proporción de valores ausentes en las variables medidas para ambas especies putativas fue similar (Cuadro 2), ninguna excedió el 30% de los casos, con una excepción: el grosor del fruto. Sin embargo, se mantuvo en los análisis por cuatro

razones: 1) es un rasgo conspicuo que separa *P. insigne* y *P. lanceolatum*, 2) no se había considerado previamente, 3) en más de las mitad de los casos los especímenes que conservaban sus frutos también conservaron sus brácteas y 4) observaciones en campo asocian un tipo de fruto a un tipo de bráctea (Duno de Stefano 2011, com. pers.). Las celdas vacías en la matriz fueron imputadas, colocando en ellas el promedio de las celdas con información por carácter (Leps y Smilauer, 2003).

Cuadro 2. Porcentaje de valores ausentes por carácter para cada especie putativa.

Variable	<i>P. lanceolatum</i>	<i>P. Insigne</i>
Largo del peciolo	4.8%	2.3%
Largo de la raquilla	4.8%	2.3%
Largo de la lámina foliolar	4.8%	0%
Largo de la inflorescencia	28.5%	19%
Largo de la bráctea floral	0%	11.9%
Largo del cáliz	26.1%	21.4%
Largo de la corola	26.1%	21.4%
Largo del lóbulo de la corola	26.1%	21.4%
Largo del androceo	26.1%	26.1%
Largo del tubo del androceo	26.1%	23.8%
Largo de la parte exerta del tubo del androceo	26.1%	23.8%
Largo del gineceo	35.7%	42.8%
Largo del ovario	28.5%	23.8%
Fruto grosor	64.2%	54.7%

Antes de realizar los análisis estadísticos multivariados, los valores fueron multiplicados por 10, cambiando la unidad de medida a una décima de milímetro. Posteriormente fueron transformados a logaritmo en base 10. La multiplicación se realizó para evitar valores muy bajos (cerca de cero) de lo contrario al transformarlos se obtienen valores negativos e incluso ceros, lo cual no es

recomendable para los análisis posteriores (Sokal y Rohlf, 1979). La transformación logarítmica se realizó porque: 1) los datos presentaban valores con diferentes órdenes de magnitud (e.g. el largo de la lámina foliolar podía ser hasta 10 veces más grandes que los más pequeños, e.g. largo del ovario) y 2) algunos autores sugieren, que hacerlo mejora las propiedades estadísticas de los datos (Strauss, 2010).

Análisis filogenético con caracteres morfométricos

Para evaluar el valor de los caracteres morfológicos continuos en el análisis filogenético, se realizó un análisis basado en caracteres morfológicos discretos. El Cuadro 3 resume los 22 caracteres discretos utilizados. Con el fin de polarizar los estados de caracteres en plesiomórficos y apomórficos, se utilizaron dos especies como grupo externo: *Pithecellobium roseum* y *P. unguis-cati*. La selección de estas dos especies, se basó en la hipótesis filogenética de Barneby y Grimes (1997).

La matriz de datos se elaboró en el programa Winclada (Nixon, 2002), los taxa que presentaron caracteres con más de dos estados, fueron codificados como multiestados. El análisis de parsimonia, fue ejecutado con el programa NONA (Goloboff, 1999); los datos fueron considerados no aditivos (Fitch, 1971) y de igual peso. Para la identificación de las topologías más parsimoniosas, se utilizó el algoritmo heurístico con 1000 iteraciones y un carácter muestreado en cada iteración. Los estadísticos utilizados para las comparaciones fueron la longitud del árbol (L), el índice de consistencia (IC) (Kluge y Farris, 1969) y el índice de retención (IR) (Farris, 1989). Para conocer los niveles de confiabilidad en los clados, el árbol generado fue evaluado mediante el método de bootstrap con 1000 réplicas (Felsenstein, 1985).

Cuadro 3. Caracteres morfológicos discretos y estados de carácter de *Pithecellobium* Mart. sección *Spicatae* L. Rico.

1. Tipo de hoja: 0= un par de pinnas, 1= dos o más pares de pinnas.

El género presenta hojas compuestas de dos tipos en relación al número de pinnas; con un solo par de ellas= 0 y con dos o más pares= 1.

2. Número folíolos por hoja: 0= cuatro, 1= más de cuatro.

Las especies pueden tener un sólo par de pinnas y un par de folíolos por pinna, en total cuatro folíolos por hoja= 0. [También hay hojas con un par de pinnas y con dos o más pares de folíolos por pinna con un total de 8 o 12 folíolos ausente en este análisis ya que no corresponde a ninguna de estas especies]; por último, hojas con dos o más pares de

pinnas y cada una con muchos pares de folíolos= 1.

3. Color de folíolos: 0= monocromáticos, 1= bicoloros.

Generalmente la cara abaxial y adaxial de los folíolos tiene el mismo tono de verde= 0, pero ocasionalmente la cara abaxial es conspicuamente más clara= 1.

4. Estípites del nectario: 0= sésil, 1= estipitado.

Estas plantas cuentan con nectarios cupulares que pueden estar entre cada par de pinnas, al final del peciolo o del raquis de cada pinna, este nectario puede ser sésil= 0 y ocasionalmente cortamente estipitado= 1.

5. Inflorescencia: 0= capítulo, 1= espiga.

Las especies de *Pithecellobium* sección *Pithecellobium* cuentan con una inflorescencia en capítulo= 0; mientras que las especies de *P.* sección *Spicatae* presentan inflorescencias en racimos con flores casi sésiles o espigas= 1.

6. Pseudoracimos axilares: 0= ausentes, 1= presentes.

Las especies de *P.* sección *Spicatae* no presentan pseudoracimos axilares= 0; mientras que las dos especies del grupo externo presentan un sistema de inflorescencias complejo que incluye varios capítulos a lo largo de un eje= 1.

7. Relación largo del androceo/tubo del androceo: 0= tubo mayor que la parte libre de los estambres, 1= tubo menor que la parte libre de los estambres.

El androceo cuenta con dos partes, una porción basal formando un tubo elemento distintivo de la tribu *Ingeae* y una porción libre. Este carácter es una manera sencilla de transformar un carácter continuo en uno discreto, con dos estados de carácter: tubo largo en relación al largo total= 0, o más corto que la parte libre del androceo= 1.

8. Relación largo del tubo del androceo respecto a la corola: 0= más corto que la corola, 1= más o menos la misma longitud que la corola, 2= más largo que la corola.

El tubo del androceo puede estar a tres alturas en relación al limbo de la corola; por debajo en todas las especies de *P.* sección *Pithecellobium*= 0, al mismo nivel= 1 en varias especies de *P.* sección *Spicatae* y por arriba, también en varias especies de *P.* sección *Spicatae*= 2.

9. Forma del fruto antes de la dehiscencia: 0= recto o ligeramente curvado, 1= torcido una o dos veces.

En las especies de *P.* sección *Spicatae* los frutos son rectos o ligeramente curvados, formando un letra "C" en el caso más extremo= 0. En las especies de *P.* sección *Pithecellobium* el fruto se tuerce formando una pequeño espiral con una o dos vueltas= 1.

10. Mesocarpo: 0= más grueso que el endo- y exocarpo, 1= más o menos igual al endo- y exocarpo.

Las especies de *P.* sección *Spicatae* tienen un mesocarpo desarrollado, conspicuamente más grueso que el endo- y exocarpo= 0; mientras que en las especies de *P.* sección *Pithecellobium* el mesocarpo se ve poco desarrollado y más o menos igual que el endo- y exocarpo= 1.

11. Valvas: 0= papiráceas y flexibles, 1= coriáceas y firmes.

Las especies de *P.* sección *Pithecellobium* tiene valvas papiráceas y flexibles; mientras que las especies de *P.* sección *Spicatae* tienen las valvas coriáceas y duras= 0.

12. Suturas: 0= inmersas, 1= sobresaliendo y formando un marco.

Las especies de *P.* sección *Pithecellobium* presentan suturas inmersas poco desarrolladas= 0; mientras que las especies de *P.* sección *Spicatae* presentan una sutura más desarrollada y conspicua formando un marco= 1.

13. Endocarpo: 0= continuo, 1= interrumpido y fracturado.

En la mayor parte de las especies el endocarpo es continuo= 0 pero en algunas especies el endocarpo se interrumpe por ruptura en delgadas láminas= 1.

14. Dehiscencia: 0= a través de ambas suturas, 1= a través de ambas suturas pero primero la ventral.

Los frutos de las especies de *P.* sección *Pithecellobium* se abren por ambas suturas simultáneamente= 0; mientras que los frutos de las especies de *P.* sección *Spicatae* se abren primero por la ventral y luego por la dorsal= 1.

15. Superficie general del fruto: 0= verrucosa o rugosa, 1= o lisa.

La superficie del exocarpo puede ser lisa= 0 pero ocasionalmente se forma un sistema de protuberancias= 1.

16. Cámara de las semillas: 0= poco o no visible, 1= visible.

Las especies de *P.* sección *Spicatae* tiene un fruto lignificado y las semillas al desarrollarse no dejan una impresión clara= 0; las especies de *P.* sección *Pithecellobium*

las semillas al desarrollarse dejan un impresión clara y visible en el exocarpo= 1.

17. Forma del fruto en sección transversal: 0= linear, 1= subterete.

Las especies de *P.* sección *Pithecellobium* tienen la legumbreina linear en sección transversal= 0; mientras que las especies de *P.* sección *Spicatae* se engrosan y son subteretes en sección transversal= 1.

18. Ápice del fruto: 0= acuminado, 1= apiculado.

El ápice del fruto en general es acuminado= 0 y ocasionalmente se extiende en una pequeña punta, siendo apiculado= 1.

19. Semilla forma: 0= lentiforme, 1= engrosadas.

Las especies de *P.* sección *Pithecellobium* tienen semillas aplanadas con forma lentiforme= 0; mientras que las especies de *P.* sección *Spicatae* tienen semillas engrosadas= 1.

20. Arilo: 0= unido o envolviendo al sarcostema, 1= unido al rafe.

Las especies de *P.* sección *Pithecellobium* tiene un arilo que está unido al sarcostema= 0; mientras que las especies de *P.* sección *Spicatae* tiene semillas cuyo arilo esta unido al rafe= 1.

21. Línea fisural: 0= ausente, 1= presente.

Las especies de *P.* sección *Spicatae* tiene semillas carece de una línea fisural= 0; las especies de *P.* sección *Pithecellobium* tienen semillas con una clara fisura seminal= 1.

22. Testa: 0= papirácea, 1= coriácea.

En general la semilla es papirácea= 0 pero ocasionalmente puede ser coriácea= 1.

El análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos continuos incluyó el mismo grupo interno y externo del análisis anterior. Las características que se midieron fueron discretizadas, para fines comparativos, con dos métodos desarrollados para trabajar con datos morfométricos: 1) ANOVA-MRT (Guerrero *et al.* 2003; Sosa y de Luna, 1998) y 2) Gap-Weighting (Thiele, 1993). Los análisis estadísticos que requiere el primer método (Análisis de varianza y pruebas post-hoc) se realizaron en el programa de licencia libre R versión 3.0.1. La función GapW (Bardin sin publicar), ejecutable en R, se utilizó para aplicar la fórmula de Gap-Weighting.

La matriz de caracteres se elaboró en el programa TNT sin límite de taxa (Goloboff *et al.* 2000). Los caracteres fueron considerados aditivos (Farris, 1970) y de igual peso. Para la identificación de las topologías más parsimoniosas, se utilizó una búsqueda exacta ó enumeración implícita y se usaron los mismos estadísticos que en la sección anterior: longitud del árbol, índice de consistencia, índice de retención y bootstrap.

Consideraciones de los métodos morfométricos

En este apartado se explican cada uno de los métodos empleados en la delimitación taxonómica de *P. lanceolatum* y en el análisis filogenético de *Pithecellobium* sección *Spicatae*, aunque es algo inusual en una tesis, se consideró apropiado presentar esta información por las siguientes razones: 1) se justifica el empleo de cada método; 2) permite comprender la manera como cada unos se empleó; y 3) se sintetizó información proveniente de varias fuentes por lo tanto esta sección constituye un marco referencia para los interesados en morfometría.

Métodos Multivariados aplicados en taxonomía

El tratamiento multivariado de datos morfométricos intenta reducir la subjetividad en la delimitación de especies (Henderson, 2006, 2005, 2004). A continuación se explican los métodos multivariados empleados en la tesis.

Análisis de conglomerados.

El análisis de conglomerados consiste en ubicar objetos similares en grupos que son re-agrupados de manera cada vez más inclusiva (Henderson, 2006) basado en un gran número de variables (McGarial *et al.* 2000). Al realizar las sucesivas rondas de agrupamiento CA impone una estructura jerárquica a los datos (Chandler y Crisp, 1998) que se visualiza en un dendrograma. Existen varios algoritmos de encadenamiento. En taxonomía el más empleado es el método no ponderado de grupos de pares con media aritmética (UPGMA) porque es más conservativo espacialmente y muestra la correlación cofenética más alta (Sokal y Sneath, 1973).

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales es una técnica de ordenamiento que tienen por meta resumir una gran cantidad de información en solamente una pocas dimensiones (Pimentel, 1981). Para conseguir este objetivo PCA crea combinaciones lineales de las variables originales es decir, los componentes principales, que son orientadas en direcciones que describen la variación máxima entre entidades de muestreo

individuales (McGarial *et al.* 2000). Los componentes principales se representan como los ejes de un sistema de coordenadas donde el primer eje (el primer componente principal) pasa por la dimensión más grande del enjambre de puntos, explicando la mayor cantidad de varianza que cualquier otro eje. El segundo componente, ortogonal al primero explica la mayor cantidad de varianza residual (Henderson, 2006). PCA presenta una relación inversa entre simplicidad y precisión a medida que las entidades muestreadas (e.g. especímenes) aumentan se incrementa la precisión pero es más complicado visualizar e interpretar el gráfico que se obtiene (Chandel y Crisp, 1998).

Análisis lineal discriminante

El análisis lineal discriminante o análisis discriminante es un procedimiento analítico acoplado y su objetivo es describir las diferencias entre dos o más grupos pre definidos y predecir la probabilidad que una entidad de origen desconocido pertenezca a uno de ellos, basado en características discriminantes (McGarial *et al.* 2000). En otras palabras LDA evalúa grupos identificados *a priori*, se considera acoplado porque el análisis se divide en dos partes: la primera es un MANOVA que tiene como hipótesis nula que el centroide de los grupos es el mismo. Si se rechaza la hipótesis nula (los centroides de los grupos son significativamente diferentes) y se pasa a la siguiente parte LDA clasifica y discrimina (Henderson, 2006).

En la práctica los tres métodos se respaldan y se complementan, por un lado como señalan de Bivort *et al.* (2010), los diagramas de ordenamiento que generan los PCA revelan agrupamientos taxonómicos que son respaldados con los resultados de CA y por otro lado los grupos observados en CA se complementan con los gráficos del PCA donde se identifican las fuentes de variación entre las entidades muestreadas.

Métodos de codificación cuantitativa empleados en Sistemática

ANOVA-MRT

ANOVA-MRT es un método de codificación de caracteres continuos que trabaja con los promedios de cada carácter por taxon. El método se divide en dos partes: 1) un análisis de varianza (ANOVA) que se realiza a cada carácter por taxon. Si en esta prueba se rechaza la hipótesis nula o de igualdad de varianza (H_0) entonces se continúa a la siguiente parte. 2) Prueba de rangos múltiples (MRT). Se practica una prueba *post-hoc* que permitirá reconocer estados de carácter. A continuación se explica el procedimiento:

Cuando se quiere inferir si las medidas descriptivas calculadas en las muestras, habitualmente medias, coinciden con las medidas descriptivas poblacionales se utilizan pruebas de hipótesis. El ANOVA se emplea cuando se comparan más de dos poblaciones y trabaja con dos hipótesis: H_0 =las diferencias entre las medias muestrales son producto del azar y H_1 = las diferencias entre las medias muestrales reflejan diferencias poblacionales. Si se rechaza H_0 entonces se considera que la prueba fue significativa porque el nivel observado de significancia (p) es menor que el nivel de significancia (α , definido por el investigador) en otras palabras se rechaza la H_0 cuando $p < \alpha$. Si se rechaza la hipótesis nula podemos hacer la prueba de rangos múltiples. El método MRT complementa el ANOVA porque, cuando esta última es estadísticamente significativa, no indica cuál o cuáles son distintas. MRT busca identificar grupos homogéneos de medias.

La implicación filogenética del ANOVA-MRT es la siguiente, cuando se trabaja con morfometría lo que se obtiene en un primer momento es una matriz numérica de medidas de distancia o coordenadas de caracteres por taxon. Cuando se aplica la estadística inferencial lo que se pretende probar, a partir del contraste de hipótesis, es si las diferencias registradas entre caracteres por taxa reflejan realmente diferencias entre las poblaciones a las cuales pertenecen las muestras. Si la prueba de ANOVA por carácter no es estadísticamente significativa entonces ese carácter se excluye en la matriz que será sometida al análisis filogenético.

Por el contrario si las diferencias entre el carácter por taxon sí son significativas entonces se realiza el MRT el cual agrupa las medias en al menos dos grupos. En el contexto de la cladística cada grupo de media homogénea de un carácter representa un estado de ese carácter. Es posible que la media de un carácter se agrupe en más de un grupo esto se ha interpretado de diferentes manera: según de Luna (com. pers. 2012) esto significa que la prueba empleada no pudo discernir con precisión a cual grupo pertenece. En la matriz de datos esto se codifica con un signo de interrogación “?” Otra interpretación que se podría dar es que las medias que pertenecen a dos grupos se introducen a la matriz como caracteres polimórficos, para evaluar esta suposición se requiere que los especímenes se agrupen por poblaciones.

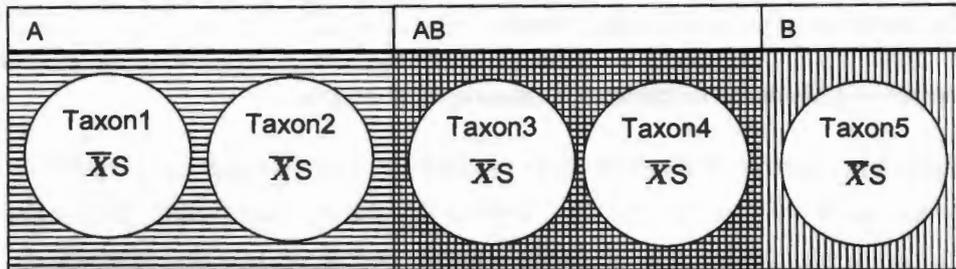


Figura 5. Representación de una prueba de rangos múltiples. Cada círculo representa una media muestral (\bar{X}) medida en el mismo carácter (S) de cinco taxa. Cada rectángulo enmarca un grupo de medias. En el ejemplo las medias de los taxa 1 y 2 forman parte del mismo grupo de medias homogéneas A (líneas horizontales) y la media del taxon 5 es suficientemente diferente para ser agrupada en otro grupo (B líneas verticales). En el caso de las medias de los taxa 3 y 4 MRT no pudo discernir el grupo al cual pertenecen.

Gap weighting

El método de pesaje de gaps (Thiele, 1993) es un método de codificación de caracteres morfométricos que emplea estadísticas descriptivas (rangos, promedios) para pesar los estados de carácter explícitamente usando la suposición de que las transformaciones entre estados ampliamente separados son más informativas que entre aquellos estrechamente separados y se divide en cinco pasos principales:

1. Los datos se presentan como estados ordenados arrojándolos de acuerdo a los valores de sus medias. Si las varianzas no son iguales los datos deben ser estandarizados mediante transformación logarítmica habitualmente ($\log(x+1)$). Todos los datos deben ser medidos en la misma unidad.
2. Los caracteres pueden ser probados por significancia usando la prueba t de Student for pairwise entre los taxa con la media más baja y la segunda más alta y la media más alta y la segunda más baja, solo se aceptan caracteres donde ambos pares muestren variación estadísticamente significativa.
3. Se estandarizan el rango de los datos (medias de los caracteres que presentaron diferencias significativas) con la fórmula: $X_s = n(x - \min / \max - \min)$, donde "x" es la media de un carácter de un taxon determinado que será estandarizada, "min" es la media de ese carácter con el valor mínimo de, "max" es la media de ese carácter con el valor máximo y "n" es el número máximo de estados ordenados que permite el software empleado. La lógica del análisis de los rasgos continuos es que mientras más estados se empleen la variación se corta de manera más fina.

4. El valor estandarizado se redondea al entero más cercano.
5. El carácter se trata como un carácter ordenado multi-estado.

El GW divide la variación observada en un carácter en un gran número de segmentos y los tratan como estados de carácter ordenados, dando mayor peso a grandes diferencias entre las medias de las especies y menor peso a las pequeñas diferencias, según Wiens (2001) el GW tiene la ventaja sobre otros métodos de codificación cuantitativa de incorporar información de las distancias entre estados, pesando cambios de acuerdo a diferencias entre los valores de la media de cada taxa. Una desventaja del método de Thiele (1993) era el número de estados de carácter que se podían calcular en aquella época eran 32. Esta situación provocó que Wiens (2001) elaborara una variante del método que se calcula con una matriz de pasos.

Recientemente esta limitación fue superada por la función GapW (Bardin sin publicar) que transforma los datos a una resolución máxima de 65,000 estados de carácter. GapW se ejecuta en el programa R produciendo un archivo que se puede guardar en formato nexus o tnt para después ser ejecutado en los programas PAUP o TNT respectivamente. La función está disponible desde la página en internet del Laboratorio de Informática y Sistemática (LYS por sus siglas en francés).

RESULTADOS

Taxonomía en *pithecellobium* sección *spicatae*

Resultados del análisis de conglomerados

Las rondas iniciales de CA permitieron corregir algunas observaciones, después de corroborarlas directamente en los especímenes. Se retiraron algunos, porque no correspondían con las definiciones de *P. lanceolatum* y *P. insigne* (ver discusión), pero cuidando mantener el tamaño de la muestra por especie putativa (reemplazándolos por otros especímenes). La métrica euclídeana se empleó para medir la distancia, el método de encadenamiento o agrupamiento fue el de pares no ponderado utilizando media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés). También se calculó el coeficiente de correlación cofenético (Sokal y Rohlf, 1981). Este índice mide si el dendrograma refleja el agrupamiento natural de los datos, por lo tanto, mide la coherencia entre la matriz de datos y el agrupamiento obtenido. Valores >0.9 son muy buenos, entre 0.9-0.8 buenos, entre 0.8-0.7 pobres y <0.7 muy pobres (Zambrano *et al.* 2003).

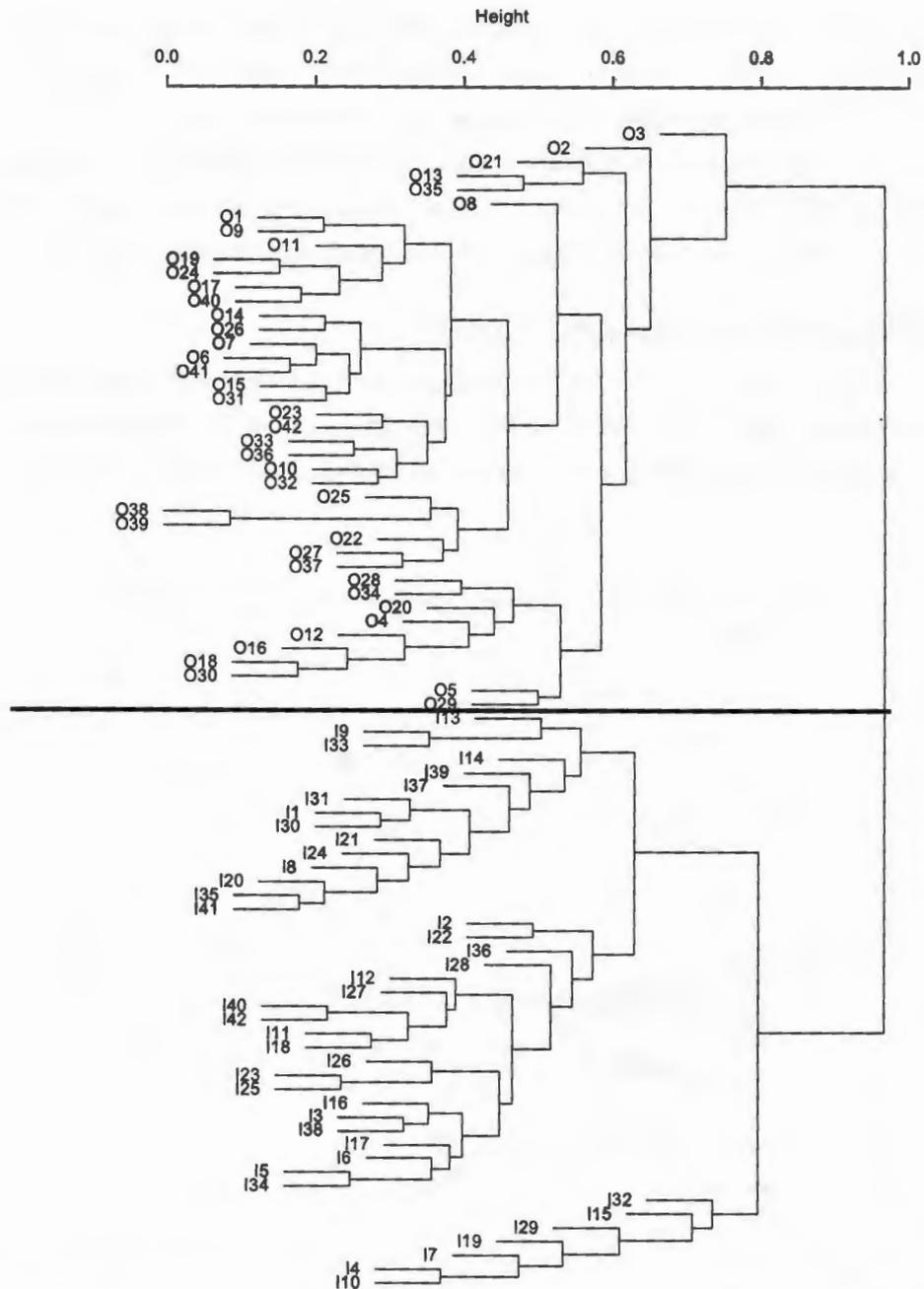


Figura 6. Dendrograma del complejo *Pitechellobium lanceolatum*. Distancia Euclidea, UPGMA, coeficiente de correlación cofenética= 0.8. O = *P. insigne*, I = *P. lanceolatum*. La línea negra central divide ambos grupos.

El resultado obtenido en la Figura 6 muestra claramente dos grupos principales, que se separan a una altura (similitud) de aproximadamente 0.9. Estos grupos representan las dos especies putativa: *P. insigne* y *P. lanceolatum*. El coeficiente de correlación

cofenético fue de 0.804. El grupo de *P. lanceolatum* se dividió en dos subconjuntos a una altura de 0.8 (bueno), uno de los cuales se dividió, nuevamente, en dos a una altura de 0.7. El grupo principal de *P. insigne* se comienza a dividir a una altura cercana a 0.8, sin embargo, no se formaron subconjuntos con un número considerable de miembros, hasta descender a una altura cercana a 0.6. Este resultado respaldó la hipótesis de que *P. lanceolatum* y *P. insigne* son dos entidades biológicas diferentes.

Resultados del análisis de componentes principales

En el PCA los datos no se llevaron a la misma escala porque fueron expresados en las mismas unidades (Claude *et al.* 2009). El PCA explicó cerca del 70% de la varianza del grupo de estudio, en sus dos primeros ejes (PC1 55.24%, PC2 14.42%, Figura 7).

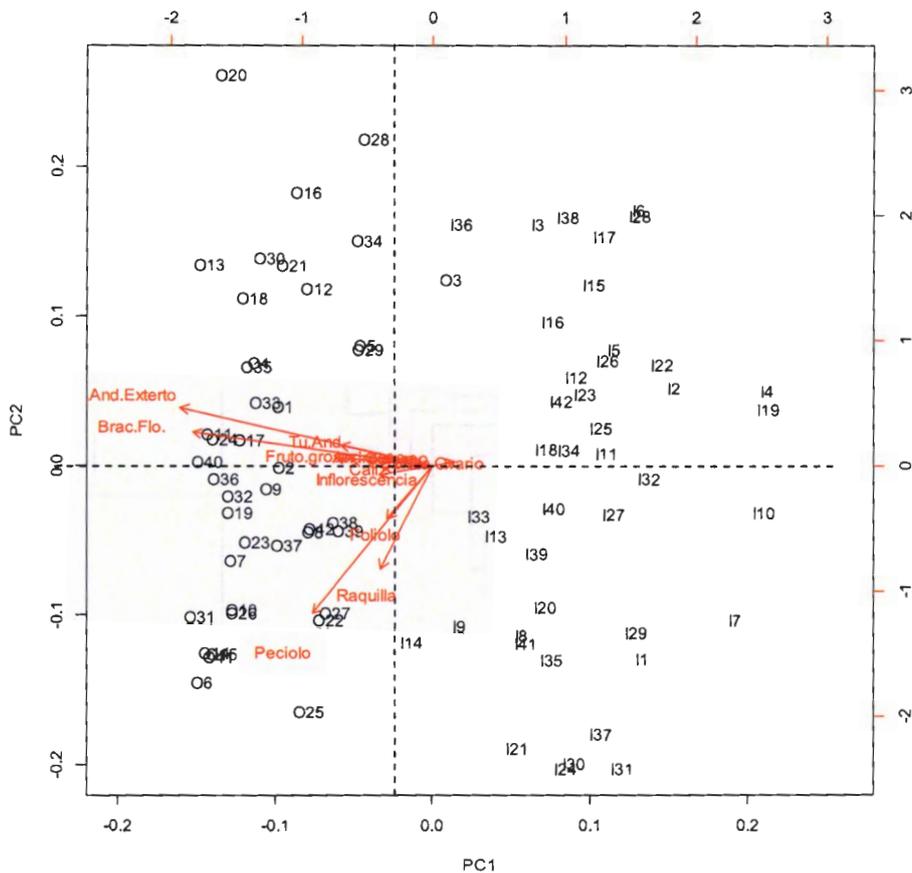


Figura 7. Análisis de componentes principales del complejo *Pithecellobium lanceolatum*. PC1=55.24%, PC2=14.42%. El largo de las flechas es una consecuencia de proyectar varias dimensiones en un solo plano. Las flechas, que se observan, más cortas están en una posición más ortogonal al plano y las que observan más largas se encuentran más cerca de él.

Al enfocarse solamente en las variables (Figura 8), se observó que algunas se acercaron, lo que indicó que estaban más correlacionadas positivamente entre sí. Las correlaciones se dieron entre: folíolo y pecíolo; lóbulo de la corola, androceo, grosor del fruto y largo de la bráctea floral; corola, gineceo, tubo del androceo y parte exerta del tubo del androceo. Las variables: largo del ovario y largo de la inflorescencia estaban correlacionadas negativamente, porque apuntan en direcciones opuestas.

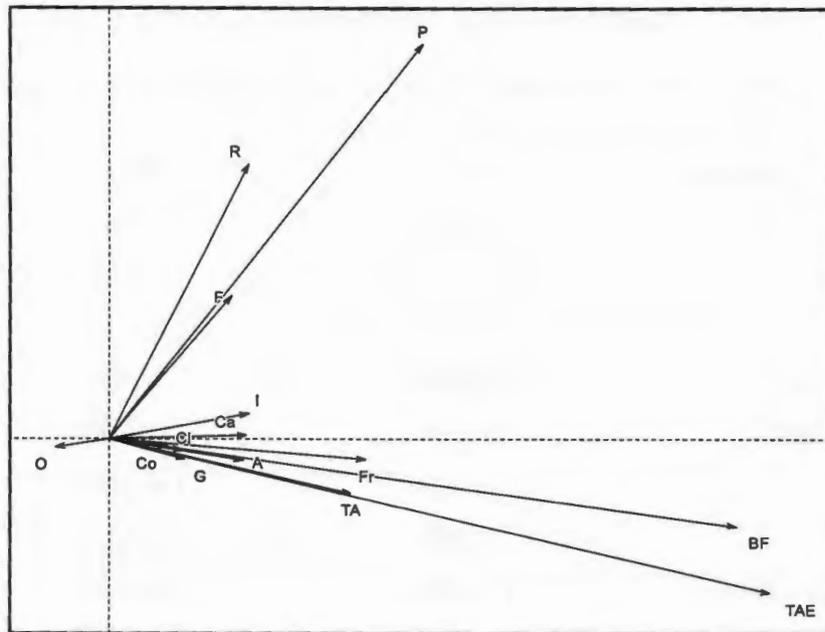


Figura 8. Variables del PCA del complejo *Pithecellobium lanceolatum*. A= androceo, BF= bráctea floral, Ca= cáliz, Co= corola, Cl= corola lóbulo, Fr = grosor del fruto, G= gineceo, O= ovario P= Pecíolo R=raquilla, TA= tubo del androceo, TAE = parte exerta del tubo androceo.

La proximidad de las flechas a los ejes, reflejó el grado de relación que tienen las variables originales con cada uno. En este sentido, se pudo observar que las variables vinculadas con las hojas (pecíolo, raquilla, folíolo) estaban más relacionadas con el componente principal dos y las variables vinculadas con la flor y el fruto con el componente principal uno. Estas observaciones se respaldaron mutuamente con los valores de rotación, que reflejaron la contribución de cada variable original a cada componente (Claude *et al.* 2008). En el Cuadro 4 se observó que pecíolo, raquilla y folíolo se proyectaron negativamente sobre el componente principal dos y presentaron los valores más altos, es decir su contribución fue la más importante para conformar este componente. Por otra parte, en el componente principal uno, la bráctea floral y la parte exerta del tubo del androceo son las variables que más contribuyeron.

Cuando se observó la distribución de los especímenes en el espacio multivariado (Figura 7), se percibieron dos agrupaciones de puntos, que se diferenciaron sobre el componente principal uno. Tomando en cuenta los valores de rotación se pudo afirmar que, las variables que separan los grupos, son: la bráctea floral y la parte exerta del tubo del androceo. Por otra parte, sobre el componente principal dos, se observó que la nube de puntos fue continua, de arriba hacia abajo y, por lo tanto, las variables de más peso en ese componente no contribuyen en la distinción de los grupos.

Cuadro 4. Contribución de cada variable al componente principal uno (PC1) y al Componente Principal dos (PC2) del complejo *Pithecellobium lanceolatum*.

Valores de rotación	PC1	PC2
Pecíolo	-0.2902	-0.7328
Raquilla	-0.1287	-0.5116
Folíolo	-0.1129	-0.2671
Inflorescencia	-0.1299	-0.0464
Bráctea floral	-0.5827	0.16467
Cáliz	-0.1274	-0.00698
Corola	-0.0540	0.01573
Lóbulo de la corola	-0.0681	0.02272
Androceo	-0.1241	0.04064
Tubo del androceo	-0.2245	0.10201
Parte exterta del tubo del androceo	-0.6133	0.29039
Gineceo	-0.0703	0.03909
Ovario	0.05001	0.01711
Fruto grosor	-0.23784	0.03917

Resultados del análisis lineal discriminante

El análisis discriminante en sus diferentes etapas, confirmó la existencia de los dos grupos previamente reconocidos en CA y PCA. Para comenzar, el histograma del LDA colocó ambos taxa en lados opuestos (Figura 9). Dentro de la función discriminante la variable con mayor peso fue, en valor absoluto, el largo de la bráctea (Cuadro 5). También tuvieron un papel importante el grosor del fruto y el tubo del androceo.

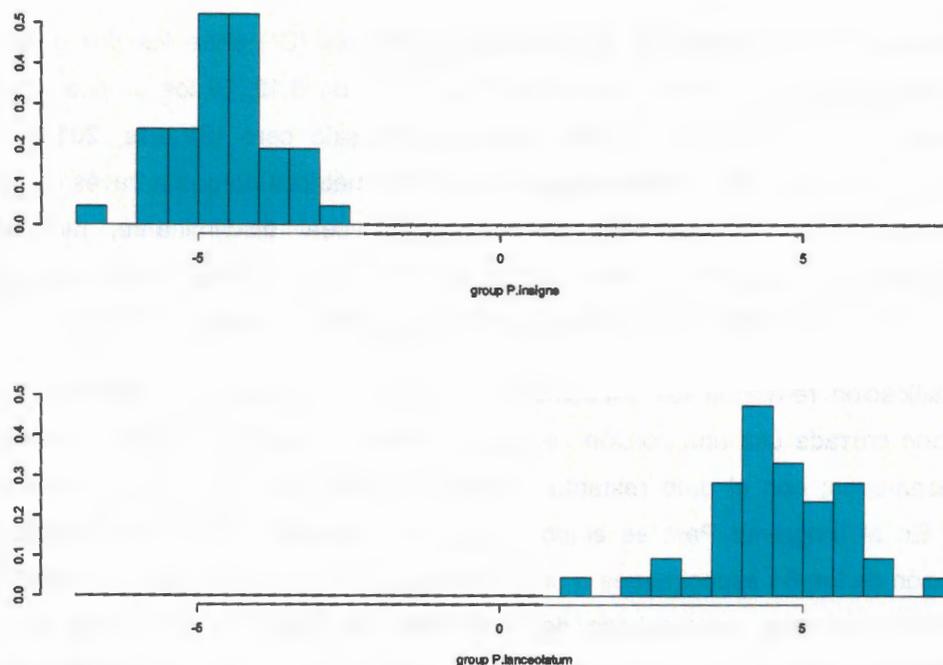


Figura 9. Análisis lineal discriminante del complejo *Pithecellobium lanceolatum*.

Cuadro 5. Coeficientes de la función lineal discriminante del complejo *P. lanceolatum*

Variable	Coefficiente lineal de discriminación
Bractea floral	-10.8439
Fruto.grosor	-10.1595
Tubo del androceo	-7.6774
Gineceo	3.3824
Androceo	3.1696
Inflorescencia	2.7767
Lóbulo de la corola	2.6919
Corola	2.1883
Raquilla	-1.5430
Cáliz	-1.2304
Parte exterta del tubo del androceo	-1.0365
Foliolo	0.9499
Ovario	0.9413
Pecíolo	-0.4595

Adicionalmente, se computó la distancia de Mahalanobi (D^2) entre los dos grupos, arrojando una distancia entre el centroide de ambos de 9.12. Si los grupos fueran idénticos entre sí, la distancia entre ellos hubiera sido cero (Strauss, 2010). La distancia D^2 es bastante útil para estudiar datos morfométricos porque a través de ella, se puede evaluar la efectividad de la función lineal discriminante, mediante clasificación y/o validación cruzada, porque calcula la probabilidad de que cualquier observación pertenezca a uno de los grupos (Strauss, 2010; Claude *et al.* 2008).

La clasificación re-asigna los especímenes a uno de los grupos predefinidos y la validación cruzada usa una porción de los datos para construir un modelo y estimar sus parámetros; con el dato restante se evalúa la ejecución del modelo (Strauss, 2010). En el programa Past se elaboró una matriz de clasificación que evaluó la asignación de los 84 especímenes a uno de los grupos (*P. lanceolatum* o *P. insigne*). La clasificación tuvo un resultado de asignación de 100% de efectividad. En el programa R se generó un modelo que tomó en cuenta 37 de las 42 observaciones por grupo. Los 5 especímenes de cada grupo, que no se emplearon en la elaboración del modelo, fueron seleccionados por representar el área de distribución de ambas especies putativas. El modelo asignó los 10 especímenes a uno de los dos grupos con un 100% de efectividad (Cuadro 6).

Cuadro 6. Tabla de validación cruzada del complejo *Pithecellobium lanceolatum*.

Identificación previa	Localidad	Probabilidad posterior de pertenecer a una de las dos especies putativas	
		<i>P. insigne</i>	<i>P. lanceolatum</i>
<i>P. insigne</i>	Campeche	1.000000e+00	3.34e-14
<i>P. insigne</i>	Honduras	1.000000e+00	2.63e-14
<i>P. insigne</i>	Tabasco	1.000000e+00	8.02e-18
<i>P. insigne</i>	Veracruz	1.000000e+00	8.86e-20
<i>P. insigne</i>	Oaxaca	1.000000e+00	4.24e-18
<i>P. lanceolatum</i>	Guerrero	9.639211e-32	1.00e+00
<i>P. lanceolatum</i>	Venezuela	9.372489e-24	1.00e+00
<i>P. lanceolatum</i>	Campeche	7.519158e-25	1.00e+00
<i>P. lanceolatum</i>	Nayarit	3.430474e-34	1.00e+00
<i>P. lanceolatum</i>	Sinaloa	8.673585e-31	1.00e+00

Finalmente se realizó un Análisis de Varianza Multivariada (MANOVA por sus siglas en inglés), para evaluar si las diferencias entre los dos grupos eran significativas, esto quiere decir que las diferencias observadas entre las muestras no son producto de azar. La H_0 (la media de la igualdad de centroides), fue rechazada, debido a que el nivel observado de significancia ($p = 2.2e-16$) fue menor que el nivel esperado de significancia ($\alpha = 0.05$). En otras palabras $p < \alpha$. Se considera que las diferencias entre ambos grupos no son producto del azar. Este resultado validó los resultados de CA, PCA, LDA, D^2 y la evaluación de LDA, ya sea por clasificación o validación cruzada. Las variables claves para distinguir ambas entidades son el largo brácteas, el grosor del fruto y el largo del tubo del androceo. Las tres variables habían sido señaladas como importantes para distinguir entre *P. insigne* y *P. lanceolatum* y los análisis estadísticos confirmaron estas apreciaciones.

Filogenia de *Pithecellobium* sección *spicatae*

Filogenia basada en datos morfológicos cualitativos

El análisis filogenético basado en caracteres morfológicos discretos arrojó un sólo árbol (L= 27 pasos, IC= 0.85 e IR = 0.87) y *Pithecellobium* sección *Spicatae* resultó monofilética apoyado por 16 sinapomorfías. Sin embargo, la resolución interna fue baja, en el análisis de bootstrap sólo se mantuvo un clado, formado por las tres especies con hojas con más de un par de pinnas (*P. bipinnatum*, (*P. peckii*, *P. macrandrium*)) con valores de soporte de 83 y 62 respectivamente (Figura 10).

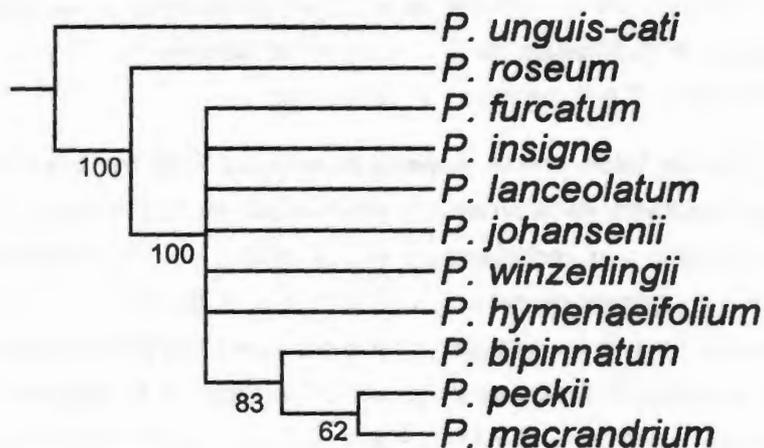


Figura 10. Bootstrap del único árbol más parsimonioso de *Pithecellobium* sección *Spicatae* basado en caracteres morfológicos discretos. Se indican los clados con más de 50% de soporte.

Filogenia basada en caracteres continuos codificados con ANOVA MRT

A continuación se listan los resultados de la evaluación de las variables con el método ANOVA-MRT. En las pruebas estadísticas los datos están transformados a $\log(x+1)$. El tamaño muestral por taxon/carácter y el desglose de los valores mencionados en el texto se muestran del Cuadro 7 al Cuadro 9.

Variable 1. Largo del pecíolo, $n= 239$, la media mínima fue 11.94 mm y la media máxima fue 38.75 mm. Los resultados de la prueba de ANOVA con $\alpha= 0.05$, fueron $F= 7.638$, $p = 1.68e-10$. Por lo tanto, $p<\alpha$, rechazando la H_0 . La prueba post hoc de Scheffé encontró dos grupos homogéneos de medias: a (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10) y b (2, 8, 10, 11). La prueba de Scheffé no pudo asignar, de manera precisa a las medias de los taxa 2, 8, y 10. La codificación de estados de carácter fue: 0= b (11), 1= a (1, 3, 4, 5, 7, 9), y "?" = ab (2, 8, 10).

Variable 2. Largo de la raquilla, $n= 299$, la media máxima fue 7.12 mm y la media máxima 53.88 mm. *P. furcatum* ($p= 0.03$) y *P. johansenii* ($p= 0.002$) fueron los únicos grupos que rechazaron la H_0 en la prueba de Shapiro-Wilk ($\alpha= 0.05$). El ANOVA, con $\alpha= 0.05$, se realizó excluyéndolos, sin que esta decisión afecte la homocedasticidad de la varianza. En este conjunto de datos $n= 251$, los resultados del ANOVA fueron $F= 45.176$, $p= 2.2e-16$. La prueba de Scheffé asignó las UTOs evaluadas en dos grupos principales: a (1, 2, 5, 6, 8, 11) y b (3, 9, 10). Estos dos grupos representan los taxa con, solamente, un par de pinnas por hoja y aquellos que tienen más de un par de pinnas. Los taxa que fueron retirados del análisis seguramente se agruparían con el segundo grupo. La codificación de los estados del carácter fue: 0 = b, 1= a y se codifico con el signo "?" a *P. furcatum* y *P. johansenii*.

Variable 3. Largo del folíolo, $n=312$, la media máxima fue 74.06 mm y la media mínima 8.75 mm. Los resultados de la prueba de ANOVA con $\alpha= 0.05$ fueron $F= 208.5$, $p = 2.2e-16$. Por lo tanto, $p<\alpha$, rechazando la H_0 . La prueba post hoc de Scheffé definió cuatro grupos homogéneos de medias: a (1, 2, 4, 5, 6, 7, 8), b (2, 3, 11), c (3, 10) y d (9). La prueba de Scheffé no distinguió de manera específica la ubicación de algunos taxa (2 y 3), asignándolo a más de un grupo. La codificación de estados de carácter fue la siguiente: 0 = bcd (3, 9, 10 y 11), 1 = a (1, 4, 5, 6, 7, 8) y "?"= (2). Se decidió unir los miembros de los grupos b, c y d porque forman un grupo biológicamente coherente que se caracteriza por la reducción en el largo de sus folíolos.

Variable 4. Largo del pedúnculo, $n = 222$, la media mínima fue 11 mm y la media máxima fue 73 mm. Los resultados de la prueba de ANOVA con $\alpha = 0.05$ fueron $F = 44.01$, $p = 2.2e-16$. Por lo tanto, $p < \alpha$, rechazando la H_0 . La prueba post hoc de Scheffé definió cuatro grupos homogéneos de medias: a (9), b (1, 5, 6, 8), c (1, 5, 8, 11) y d (1, 2, 3, 4, 7, 11). La prueba no distinguió de manera específica la ubicación de algunos taxa (1, 5, 8, 11), asignándolos a más de un grupo. La codificación de estados de carácter fue la siguiente: 0 = d (2, 3, 4, 7), 1 = b (6), 2 = a (9) y “?” = bc (5, 8) bcd (1) y cd (11). No se obtuvo ninguna medición, de esta variable, para *P. peckii*, su estado de carácter es, en consecuencia “?”.

Variable 5. Largo del eje florífero, $n = 222$, la media mínima fue 3.21 mm y la media máxima fue 49.91 mm. Los resultados de la prueba de ANOVA con $\alpha = 0.05$ fueron $F = 82.459$, $p = 2.2e-16$. Por lo tanto, $p < \alpha$, rechazando la H_0 . La prueba post hoc de Sheffe definió cuatro grupos homogéneos de medias: a (3, 5, 6, 8, 9), b (3, 4, 7, 11), c (2, 4) y d (1, 2). La prueba no distinguió de manera específica la ubicación de algunos taxa (2, 3, 4), asignándolos a más de un grupo. La codificación de estados de carácter fue la siguiente: 0 = cd (1, 2), 1 = b (7, 11), 2 = a (5, 6, 8, 9) y “?” = ab (3) y bc (4). Se decidió unir los miembros de los grupos “b” y “c” porque forman un grupo biológicamente coherente, que se caracteriza por una reducción de la superficie del eje que porta las flores. No se obtuvo ninguna medición, de esta variable, para *P. peckii* su estado de carácter es, en consecuencia “?”.

Variable 6. Largo de la bráctea floral, $n = 233$, la media mínima fue 0.5 mm y la media máxima fue 2.45 mm. La prueba de Shapiro-Wilk, para la mayor parte de los grupos, arrojó un valor de $p < \alpha$ (0.05). *P. peckii* ($p = 2.2e-16$) fue el taxon que más se alejó del nivel de significancia. También se transformaron los datos a raíz cuadrada y box-cox sin mejorar sus resultados. No se realizó la prueba de ANOVA para este carácter.

Variable 7. Largo del cáliz, $n = 217$, la media mínima fue 1.2 mm y la media máxima 5.5 mm. Esta variable no cumplió con los requisitos de la prueba de ANOVA. El resultado de la prueba de Levene fue $p = 0.02$, siendo este valor menor que α (0.05), se rechaza la H_0 y no se admite homocedasticidad de varianza. No se realizó la prueba de ANOVA para este carácter.

Variable 8. Largo de la corola, $n = 212$, la media mínima fue 4.3 mm y la media máxima fue 12.18mm. Esta variable no cumplió con el requisito de normalidad que

requiere la prueba ANOVA. *P. bipinnatum* fue el grupo que más se alejó del valor de significancia ($\alpha = 0.05$). Su resultado en la prueba de Shapiro-Wilk fue $2.2e-16$.

Variable 9. Largo del lóbulo de la corola, $n = 213$, la media mínima fue 1.45 y la media máxima fue 3.4. Esta variable no cumplió con el requisito de homocedasticidad de varianza, la prueba de Levene arrojó un resultado de $p = 0.0001$, por lo tanto se rechaza la H_0 de igualdad de varianzas. No se realizó el ANOVA en esta variable.

Variable 10. Largo del androceo, la media mínima fue 10.56 mm y la media máxima 49.44 mm. Esta variable no cumplió con el requisito de homocedasticidad de varianza, la prueba de Levene arrojó un resultado de $4.715 \cdot 10^{-5}$, por lo tanto se rechaza la H_0 de igualdad de varianzas. No se realizó el ANOVA en esta variable.

Variable 11. Largo del tubo del androceo, $n = 207$, la media mínima fue 3.5 mm y la media máxima fue 27.71 mm. *P. furcatum* (0.009), *P. macrandrium* (0.004) y *P. winzerlingii* (0.00003) grupos se desviaron del valor significativo de α (0.05). Estos grupos fueron retirados de la matriz de datos. De esta forma se alcanzó normalidad y homocedasticidad de varianza en el conjunto restante. Sin embargo se redujo el tamaño de la muestra a 8 UTOs ($n = 118$). Los resultados de la prueba de ANOVA con $\alpha = 0.05$ fueron $F = 100.97$, $p = 2.2e-16$. Por lo tanto, se rechaza la H_0 al ser $p < \alpha$. La prueba post hoc de Sheffe definió cuatro grupos homogéneos de medias: a (5, 7), b (3, 7), c (1, 3, 6, 8, 10) y d (2). La prueba no distinguió de manera específica la ubicación de los taxa 3 y 7 asignándolos a más de un grupo. La codificación de estados de carácter fue la siguiente: 0 = d (2), 1 = c (1, 6, 8, 10), 2 = ab (5, 7) y "?" = bc (3). Los tres grupos que no se incluyeron se les asignó el signo "?" como estado de carácter.

Variable 12. Largo de la estípita del ovario, $n = 193$, la media mínima fue 0.25 mm y la media máxima fue 3.16 mm. No se cumplieron con los principios de homocedasticidad, Además varios grupos rechazaron la H_0 en la prueba de Shapiro-Wilk, no cumpliendo el principio de normalidad. No se realizó la prueba ANOVA para esta variable.

Variable 13. Largo del cuerpo del ovario, $n = 200$, la media mínima fue 1.18 mm y la media máxima fue 2.47 mm. La prueba de Levene rechazó la H_0 , implicando heterocedasticidad de varianza, Además varios grupos, también rechazaron la H_0 en la prueba de Shapiro-Wilk, no cumpliendo el principio de normalidad. No se realizó la prueba ANOVA para esta variable.

Cuadro 7. Número de observaciones por UTO/Carácter. El signo "X" significa "valor ausente".

UTO	Pr*	Pu	Pb	Pf	Ph	Pi	Pj	Pl	Pm	Pp	Pw
Pecíolo	8	5	4	30	35	39	18	41	30	7	22
Raquilla	9	5	4	30	35	39	18	41	80	9	29
Folículo	9	5	3	30	36	39	18	42	87	12	31
Pedúnculo	6	5	3	30	34	29	18	34	35	X	28
Eje florífero	6	5	3	30	34	29	18	34	35	X	28
Bráctea floral	6	5	3	30	33	41	18	37	33	3	24
Cáliz	6	5	3	30	33	41	18	37	30	3	24
Corola	6	5	3	27	31	30	16	33	29	X	32
Lóbulo de la corola	6	5	3	27	31	30	16	33	29	X	33
Androceo	6	5	4	25	28	28	9	31	24	3	29
Tubo androceo	6	5	3	27	29	30	10	32	29	3	33
Estípito ovario	6	5	X	26	30	29	9	31	23	3	31
Ovario	6	5	3	27	30	29	12	30	26	X	32

Cuadro 8. Promedio en milímetros por UTO/Carácter. El signo "X" significa "valor ausente".

UTO	Pr	Pu	Pb	Pf	Ph	Pi	Pj	Pl	Pm	Pp	Pw
Pecíolo	30.3	18.6	38.8	25	27.2	29	29.4	20.5	17.5	23.1	11.9
Raquilla	9.9	7.8	53.9	10.5	15.7	13.9	9.3	11.6	45.8	41.1	7.1
Folículo	36	65.4	31.2	59.6	74.1	62.9	72.3	53.9	8.7	15.3	35.3
Pedúnculo	18.3	11.0	12.2	13.7	27.3	37.9	13.0	25.2	73.1	X	18.2
Eje Florífero	3.2	4.0	20.2	8.8	39.8	46.3	15.2	46.9	42.5	X	14.8
Bráctea floral	0.9	1.0	0.5	1.2	1.0	2.4	2.5	0.7	1.8	1	0.8
Cáliz	2.3	1.6	1.4	5.6	2.2	3	3.7	2.3	2.3	1.2	1.4
Corola	7.7	4.3	7.8	12.2	10.2	5.7	8.9	5.4	9.9	X	5.8
Lóbulo de la corola	2.1	1.5	2.1	2.6	3.0	1.6	2.6	1.4	3.4	X	1.7
Androceo	19.7	10.6	24.8	48.3	49.4	17.5	41	15.2	41.2	18.5	20
Tubo androceo	7.3	3.5	11.5	24.4	27.7	10.0	21.3	7.3	15.9	8.2	11.3
Estípito ovario	3.2	1.2	X	0.5	0.5	0.3	0.3	0.3	0.6	0.3	0.4
Ovario	2.1	1.38	1.9	1.5	1.9	1.2	1.7	1.2	2.5	X	1.3

* Las unidades taxonómicas operativas (UTOs) están abreviados de la siguiente manera; Pr = *Pithecellobium roseum*; Pu = *P. unguis-cati*; Pb = *P. bipinnatum*; Pf = *P. furcatum*; Ph = *P. hymenaeifolium*; Pi = *P. insigne*; Pj = *P. johansenii*; Pl = *P. lanceolatum*; Pm = *P. macrandrium*; P. peckii = Pp; *P. winzerlingii* = Pw.

Cuadro 9. Promedio en escala logarítmica base 10 por UTO/Carácter. "X" = "valor ausente".

UTO	<i>Pr</i>	<i>Pu</i>	<i>Pb</i>	<i>Pf</i>	<i>Ph</i>	<i>Pi</i>	<i>Pj</i>	<i>Pl</i>	<i>Pm</i>	<i>Pp</i>	<i>Pw</i>
Pecíolo	1.5	1.3	1.6	1.4	1.4	1.4	1.4	1.3	1.2	1.4	1.0
Raquilla	1	0.9	1.7	1.0	1.2	1.1	1.0	1.1	1.6	1.6	0.9
Foliolo	1.8	1.6	1.5	1.8	1.9	1.8	1.9	1.7	1	1.2	1.5
Pedúnculo	1.1	1.3	1.1	1.1	1.4	1.6	1.1	1.4	1.8	X	1.3
Eje Florífero	0.6	0.7	1.3	1.0	1.6	1.6	1.2	1.7	1.6	X	1.2
Bráctea floral	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.5	0.5	0.2	0.4	0.2	0.3
Cáliz	0.5	0.4	0.4	0.8	0.5	0.6	0.7	0.5	0.5	0.3	0.4
Corola	0.9	0.7	0.9	1.1	1.0	0.8	1.0	0.8	1.0	X	0.8
Lóbulo de la corola	0.5	0.4	0.5	0.6	0.6	0.4	0.5	0.4	0.6	X	0.8
Androceo	1.3	1.1	1.4	1.7	1.7	1.3	1.6	1.2	1.6	1.3	1.3
Tubo androceo	0.9	0.6	1.1	1.4	1.4	1.0	1.3	0.9	1.2	1.0	1.1
Estípite ovario	0.6	0.4	X	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1
Ovario	0.5	0.4	0.5	0.4	0.5	0.3	0.4	0.3	0.5	X	0.4

De las 13 variables morfométricas evaluadas, sólo seis presentaron diferencias significativas y no violaron los principios de homocedasticidad y normalidad, requeridos por la prueba de ANOVA. Estas variables se utilizaron para elaborar una matriz de caracteres (Cuadro 10), concluyendo de este modo la etapa I del análisis cladístico. La siguiente etapa: el análisis filogenético, se realizó con el programa TNT sin límite de taxa (Goloboff *et al.* 2000). La matriz se analizó con la opción enumeración implícita, que se emplea cuando se trabaja con un número pequeños de taxa, en este caso 11. Los estados de carácter se consideraron como aditivos.

Cuadro 10. Resultados ANOVA-MRT y matriz de caracteres morfométricos. GHM= grupo homogéneo de media, ECC = estado de carácter codificado. "?" = valor ausente.

UTO	Pr	Pu	Pb	Pf	Ph	Pi	Pj	Pl	Pm	Pp	Pw
Pecíolo GHM	a	ab	a	a	a	a	a	ab	ab	ab	b
ECC	1	?	1	1	1	1	1	?	?	?	0
Raquilla GHM	b	b	a		b	b		b	a	b	b
ECC	0	0	1	?	0	0	?	0	1	1	0
Foliolo GHM	a	ab	bc	a	a	a	a	a	d	c	b
ECC	1	?	0	1	1	1	1	1	0	0	0
Pedúnculo GHM	bcd	d	d	d	bc	b	d	bc	a		cd
ECC	?	0	0	0	?	1	0	?	2	?	?
Eje Florífero GHM	d	cd	ab	bc	a	a	b	a	a		b
ECC	0	0	?	?	2	2	1	2	2	?	1
Tubo androceo GHM	c	d	bc	x	a	c	ab	c	x	c	
ECC	1	0	?	?	2	1	2	1	?	1	?

El análisis filogenético basado en seis variables arrojó 100 árboles igualmente parsimoniosos (L= 12, IC= 0.75, IR= 0.72). En el análisis de bootstrap con 1000 réplicas ningún clado recibió soporte > 50%. Sin embargo, se formó un clado con 7% de soporte donde *P. winzerlingii* es el grupo hermano de un clado, con relaciones no resueltas, formado por las especies de hojas con más de un par de pinnas (*P. bipinnatum*, *P. macrandrium*, *P. peckii*), este grupo recibió un soporte del 30%. La mayor parte de los árboles apoyaron la monofilia del grupo. Cuando el grupo apareció parafiletico, fue porque *P. furcatum* se interpuso entre *P. unguis-cati* y *P. roseum*. Este taxon fue el que presentó la posición más inestable, variando en cada uno de los árboles producidos. Al retirarlo de la matriz, las hipótesis filogenéticas se redujeron a 42 árboles igualmente parsimoniosos (L= 12, IC= 0.75, IR= 0.72), en todos ellos el

grupo interno apareció como monofilético. El porcentaje de apoyo en bootstrap (Figura 11), para el clado de *P. peckii*, *P. macrandrium* y *P. bipinnatum*, se incrementó a 39%, además se formaron dos clados: el primero mostró a *Pithecellobium* sección *Spicatae* como monofilético (49%) y en el segundo (aunque con un soporte bajo de 9%) *P. johansenii* y *P. hymenaeifolium* aparecieron como hermanos.

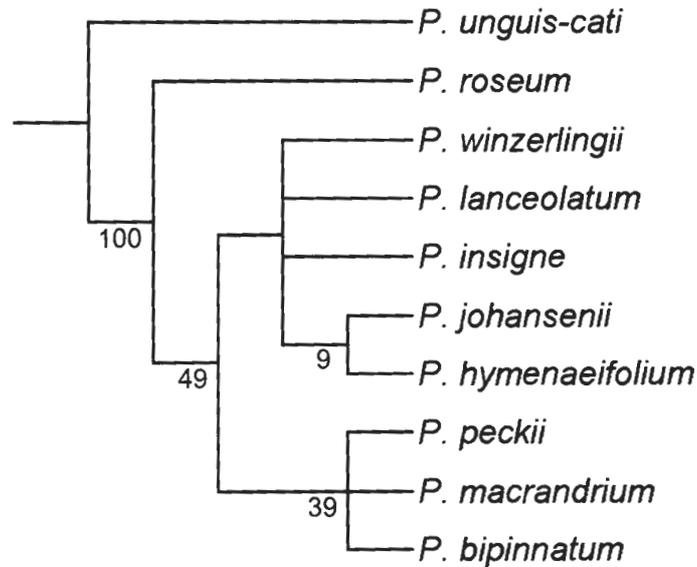


Figura 11. Bootstrap para los clados de *Pithecellobium* sección *Spicatae* excluyendo a *P. furcatum*. Método de codificación ANOVA-MRT. L= 12, IC= 0.75, IR= 0.72.

En este análisis, la monofilia de *Pithecellobium* sección *Spicatae* fue apoyada por una sinapomorfía: el estado 1 del carácter eje florífero, en el nodo anterior el estado era 0. Esto se interpretó como un incremento en la superficie portadora de las flores con respecto a los miembros del grupo externo. Esta sinapomorfía respaldó uno de los rasgos taxonómicos que se emplean para distinguir a *Pithecellobium* sección *Pithecellobium* de *P.* sección *Spicatae*: el tipo de inflorescencia, en la primera es un capítulo y en la segunda es una espiga. El clado formado por *P. bipinnatum*, *P. macrandrium* y *P. peckii* fue apoyado por una sinapomorfía: el estado 1 del carácter largo de la raquilla, en el nodo anterior era 0, por lo tanto esta transformación se interpretó como un incremento, en la estructura mencionada. La sinapomorfía que respaldó el clado de *P. johansenii* y *P. hymenaeifolium* fue el estado uno del carácter tubo del androceo, que reflejó un incremento con respecto al nodo anterior que tenía el estado 0. Aunque los valores de soporte para estos dos últimos grupos fueron bajos, ambas interpretaciones tienen coherencia biológica.

Filogenia basada en caracteres continuos codificados con Gap Weighting

Se evaluaron las mismas variables que se utilizaron con ANOVA-MRT. Antes de aplicar la fórmula de Gap Weighting (Thiele, 1993) los datos fueron transformados a $\log(x+1)$, para que la varianza de los grupos fuera igual a cero. Sin embargo, cinco variables no cumplieron con este requisito, reduciendo su número para el estudio a ocho. El número máximo de estados de carácter se definió en 11, considerando que cada taxon puede tener un estado diferente. La codificación de los caracteres en la matriz se realizó con el código IUPAC, que emplea los números de 0-9 para los estados de carácter 0-9 y las letras A-V para los estados de carácter de 10-31. Los estados, en su conjunto, si se ordenan de manera ascendente (31=V) o descendente (0=V) representan incrementos o reducciones, en el tamaño de un carácter, respectivamente. En este trabajo la ordenación fue ascendente.

Cuadro 11. Matriz de caracteres codificados con Gap Weighting.

<i>P. roseum</i>	9	1	A	0	0	4	6	4
<i>P. unguis-cati</i>	6	0	7	3	1	4	0	0
<i>P. bipinnatum</i>	B	B	6	0	7	0	6	7
<i>P. furcatum</i>	7	1	A	0	4	4	B	B
<i>P. hymenaeifolium</i>	7	4	B	5	A	4	8	B
<i>P. insigne</i>	7	3	A	8	A	B	3	6
<i>P. johansenii</i>	7	1	B	0	6	B	8	A
<i>P. lanceolatum</i>	6	3	9	5	B	0	3	4
<i>P. macrandrium</i>	4	A	0	B	A	7	8	8
<i>P. peckii</i>	7	A	2	?	?	0	?	6
<i>P. winzerlingii</i>	0	0	6	3	6	4	3	7
	Pecíolo	Raquilla	Folíolo	Pedúnculo	Eje Florífero	Bráctea floral	Corola	Tubo androceo

El análisis produjo 3 árboles igualmente parsimoniosos con L= 155, IC= 0.56 y un IR= 0.51, en ninguna de las hipótesis filogenéticas se recuperó a *Pithecellobium* sección *Spicatae* como un grupo monofilético. En las tres hipótesis se recuperó el clado de *Pithecellobium* con más de un par de pinas por hoja. En cada una de ellas la relación entre las tres especies de este grupo (*P. bipinnatum*, *P. macrandrium* y *P. peckii*) cambia. Además, en todas las hipótesis apareció la relación de *P. johansenii* y *P. furcatum* como especies hermanas. A su vez, se presentó a *P. roseum* (miembro grupo externo) como el grupo hermano de este clado. En el árbol de consenso (Figura 12) estas relaciones fueron evidentes, y además se añadió la relación no resuelta entre *P. insigne*, *P. lanceolatum* y *P. hymenaeifolium*. Al aplicar la técnica de remuestreo bootstrap, con 1000 repeticiones, el único clado con apoyo del 100% fue la politomía, que no incluía a *P. unguis-cati*, el taxon que sirvió para enraizar el árbol. Aunque se recuperaron cuatro clados, con muy bajos valores de soporte (Figura 13): el primero excluye a *P. winzerlingii* y a *P. unguis-cati* (7%), el segundo estaba compuesto por *P. johansenii* y *P. furcatum* (12%), en el tercero *P. bipinnatum* aparece como grupo hermano del cuarto clado formado por *P. peckii* y *P. macrandrium* (27% y 11%), respectivamente.

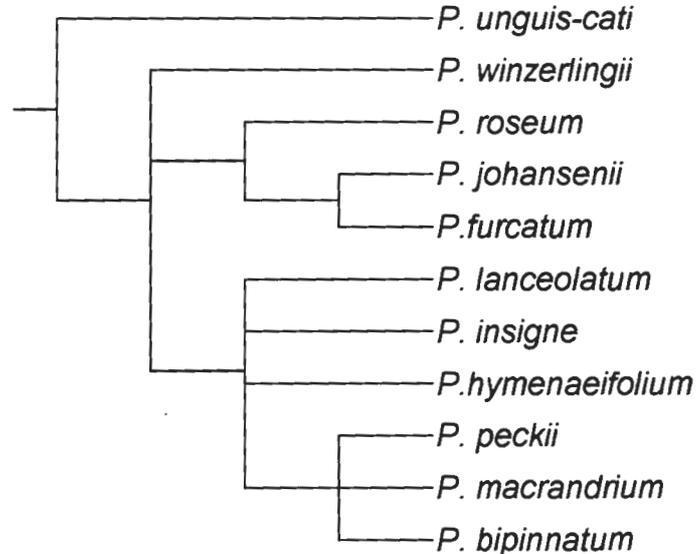


Figura 12. Árbol de consenso de la filogenia de *Pithecellobium* sección *Spicatae*. Método de codificación Gap Weighting. L= 155, IC= 0.56 y un IR= 0.51

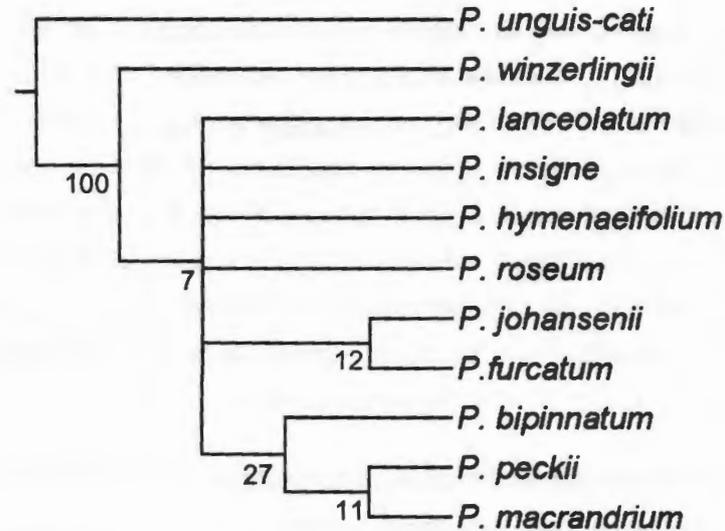


Figura 13. Bootstrap de la filogenia de *Pithecellobium* sección *Spicatae*. Método de codificación Gap Weighting. Valores de soporte debajo de los nodos. L= 155, IC= 0.56 y un IR= 0.51

Existen tres caracteres que hubieran podido apoyar la monofilia del grupo, y que taxonómicamente se utilizan para distinguir entre las secciones del género *Pithecellobium*: 1) tipo de inflorescencia, 2) color de la semilla y 3) tipo de testa de la semilla (Rico Arce, 1991), pero no se incluyeron en el análisis filogenético, porque no se pueden cuantificar. No obstante el tipo de inflorescencia fue codificado en cierto modo en dos caracteres: 1) largo del pedúnculo y 2) largo del eje florífero. Un carácter morfométrico que sugiere una diferencia entre los miembros de ambas secciones, es el largo del estípite del ovario, en los especímenes evaluados los miembros de la sección *Pithecellobium* presentaron un estípite más largo, que los de la sección *Spicatae*. Sin embargo, este carácter no se incluyó, porque no se pudieron homogenizar las varianzas de los grupos.

El grupo con más de un par de pinnas por hoja, estaba apoyado por dos: 1) el estado 4, 5, o 6 del carácter folíolo. El nodo anterior presentó el estado 9 o el estado A. Este cambio se interpretó como una reducción en el largo del folíolo. La segunda, el estado A del carácter raquilla, el nodo anterior presentaba el estado 3, reflejando un incremento en el largo de esta estructura. El grupo no resuelto de *P. insigne*, *P. lanceolatum* y *P. hymenaeifolium* es soportado por tres sinapomorfías en los caracteres: raquilla (estado 1, el nodo anterior presentaba el estado 3), pedúnculo (estado 5, el nodo anterior presentaba el estado 3) y eje florífero (estado A, el nodo anterior presentaba el estado 4 o 5 o 6). Al comparar el estado previo de estos

caracteres, se observó que la raquilla sufrió una reducción en su longitud y la inflorescencia (pedúnculo más eje florífero) un incremento. Los clados resueltos *P. roseum*, (*P. Johansenii*, *P. furcatum*) son apoyados por dos sinapomorfías cada uno. El primer grupo es soportado por dos sinapomorfías: el estado 6 del carácter corola, el nodo anterior presentó el estado 3, por lo tanto se infiere una incremento con respecto al ancestro previo; y el estado 0 del pedúnculo, el nodo anterior presentó el estado 3, reflejando una reducción en esta estructura. En el segundo grupo la corola y el tubo del androceo incrementaron sus longitudes, con respecto al nodo previo, al pasar de los estados 6 al 8 y 4 o 5 o 6 o 7 al A respectivamente.

Filogenia basada en caracteres discretos y caracteres continuos “discretos”

Cuando se combinaron los caracteres discretos con los caracteres “discretos” continuos con ANOVA-MRT se produjeron: tres árboles igualmente parsimoniosos, L= 39, IC= 82 e IR= 83. Cuando se evalúan los soportes de los clados (bootstrap), entonces se produjo un árbol de topología similar al de los caracteres discretos, los porcentajes de soporte para los clados (*P. bipinnatum* (*P. macrandrium*, *P. peckii*)) fueron 84% y 60% (Figura 14, comparar con Figura 10).

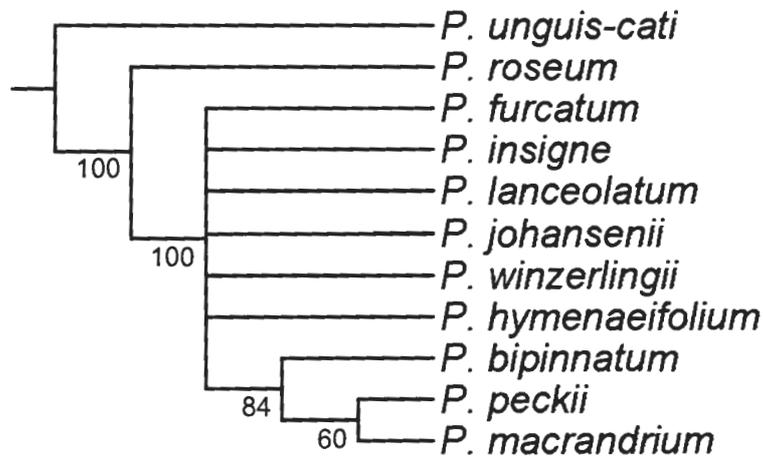


Figura 14. Bootstrap del análisis filogenético de *Pithecellobium* sección *Spicatae*. Caracteres discretos y “discretos” continuos (ANOVA-MRT). Señalando los clados con valores de apoyo \geq 50% (comparar con la Figura 10).

Cuando los caracteres discretos se combinaron con los caracteres “discretos” continuos codificados con Gap Weighting se produjo un solo árbol más parsimoniosos, con L= 185, IC= 60, IR= 56. Cuando la robustez relativa de cada clado se probó con bootstrap se obtuvo un árbol de topología idéntica, al conseguido con caracteres

morfológicos discretos, pero los valores para las relaciones de (*P. bipinnatum*, (*P. peckii*, *P. macrandrium*)) bajaron a 52% y 51% respectivamente, así como el porcentaje de soporte para la monofilia del grupo que descendió a 92% (ver Figura 15, comparándola con la Figura 10).

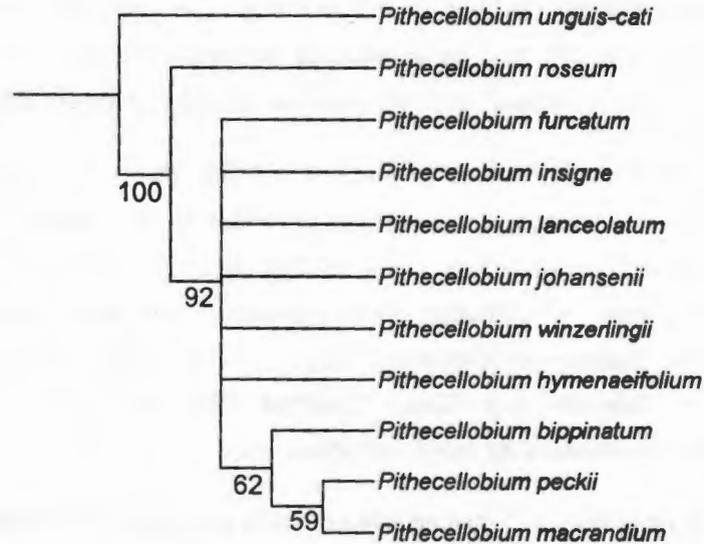


Figura 15. Bootstrap del análisis filogenético de la *Pithecellobium* sección *Spicatae*. Caracteres discretos y “discretos” continuos (Gap Weighting). Señalando los clados con valores de apoyo \geq 50% (comparar con la Figura 10).

DISCUSIÓN

Discusión taxonómica

El enfoque estadístico multivariado permitió reconocer dos grupos taxonómicos, validando la distinción entre *Pithecellobium insigne* y *P. lanceolatum*. Sin embargo, fue necesario preguntarse si estas entidades eran dos especies diferentes o bien representaban dos formas de la misma especie. Para responder esta pregunta, se necesitó definir que es una especie. Aunque ya se había fijado una postura al respecto, fue necesario revisar el concepto filogenético de Nixon y Wheeler (1990) que definieron una especie como “la agregación más pequeña de poblaciones... diagnosticable por una única combinación de estados de carácter en individuos comparables”. Según Henderson (2005), este concepto presenta de manera consistente un marco teórico y operativo, que se ajusta al tipo de evidencia que estudian los taxónomos.

Aplicando este concepto al problema del complejo *P. lanceolatum* y tomando en cuenta los resultados estadísticos multivariados, se reconocen los dos taxa como especies diferentes. Por un lado, cada una estaba representada por individuos pertenecientes a diferentes poblaciones, esto se dedujo porque en la muestra se incluyeron especímenes de varias localidades, que además eran distantes geográficamente y, por otro lado, cada taxon se reconoció por una única combinación de rasgos: largo de las brácteas, largo del tubo del androceo y grosor del fruto.

El concepto filogenético de especie no entra en conflicto con el concepto unificado de especie. El último, se necesitó para explicar la existencia de algunos individuos que presentaron brácteas cortas y tubo del androceo largo; lo opuesto también ocurrió brácteas largas y tubo del androceo corto, ejemplares con estas características se colectaron en los estados de Campeche (e.g. *C. Chan 1169*), Oaxaca (e.g. *Mario Sousa 8692*) y Tabasco (e.g. *Celso Gutiérrez Báez 7077*). Don explicaciones alternativas para la presencia de estos individuos son:

La primera *P. lanceolatum* y *P. insigne* son la misma especie, por lo tanto, al aplicar el principio de prioridad, *P. insigne* sería un sinónimo taxonómico de *P. lanceolatum*. Al hacer esto se estaría reconociendo que el largo del tubo del androceo de ambas entidades taxonómicas es un rasgo que se puede traslapar completamente, careciendo de relevancia para distinguirlas. Sin embargo, esta explicación no es satisfactoria, porque no estaría tomando en cuenta el resultado de las pruebas estadísticas multivaridas que señalan a este rasgo como la característica más discriminante para separar *P. insigne* y *P. lanceolatum*.

La segunda *P. lanceolatum* y *P. insigne* son dos especies distintas. Existen dos razones para proponer a manera de hipótesis, que los especímenes con rasgos mezclados, pueden ser híbridos: 1) su escaso número en el material revisado, fueron pocos los especímenes que presentaron esta condición, aunque se reconoce que algunos híbridos establecen poblaciones estables a lo largo del tiempo, especialmente en plantas; 2) un argumento más sólido fue su ubicación geográfica unida a la fenología de ambas entidades, los lugares donde fueron colectados estaban en el área de distribución compartida de *P. insigne* y *P. lanceolatum*; sí además se toma en cuenta que *P. lanceolatum* está en flor todo el año y *P. insigne* la mayor parte del año (no ha sido colectado en agosto y septiembre) se incrementa la posibilidad de cruce entre ambas especies.

Dos linajes al separarse, según el concepto unificado de especie (de Queiroz, 1997), no presentan de manera inmediata las autapomorfías que les darán identidad propia, en especial cuando la separación es "reciente" y las circunstancias de su entorno se han mantenido estables, lo cual no permite a cada linaje acumular diferencias, incluso levantar barreras reproductivas.

La morfometría ha permitido reconocer dos morfoespecies con algunas formas intermedias en zonas geográficas específicas. Por lo tanto, *P. insigne* y *P. lanceolatum* son dos especies válidas. En el futuro, siguiendo con la propuesta de una taxonomía integrativa (Dayrat, 2005), se podría abordar el mismo problema incluyendo otras fuentes información, de manera que se respalden o se refuten los resultados expuestos en este trabajo.

Discusión filogenética

Los datos cuantitativos han sido criticados, al considerarlos de escasa utilidad en los análisis filogenéticos. Diferentes autores han señalado, por el contrario, la presencia de señal filogenética en ellos y han propuesto distintos métodos de codificación, para incorporarlos a los análisis cladísticos (Guerrero y de Luna, 2003; Wiens, 2001; Wiens y Poe, 2000; Thiele, 1993). No obstante, los escasos estudios comparativos (García-Cruz y Sosa, 2006), demuestran que diferentes métodos de codificación empleados en los mismos datos, producen hipótesis filogenéticas diferentes, no sólo en topología sino también en valores como IC, IR, bootstrap. Por otro lado, también hay ejemplos, en grupos concretos, en los que los caracteres morfométricos son inapropiados en la reconstrucción filogenética (Hendrixson y Bond, 2009).

La complejidad de la vida, seguramente garantiza, que en algunos grupos los caracteres morfométricos proporcionen una adecuada reconstrucción filogenética (largo del árbol relativamente corto; valores de bootstrap >50%; IC e IR cercanos a uno). Mientras en otros, producirán demasiadas hipótesis filogenéticas, igualmente parsimoniosas, con bajos valores de apoyo. Esta situación lleva a probar la utilidad de los caracteres continuos grupo por grupo y con diferentes métodos.

En el análisis filogenético de *Pithecellobium* sección *Spicatae* el método de codificación ANOVA-MRT produjo más árboles que el método Gap Weighting. La construcción de varias hipótesis filogenéticas, igualmente parsimoniosas, dificulta la elección de una, aunque este problema no es exclusivo ni de los datos morfométricos ni del grupo estudiado. Algo evidente fue que la presencia de taxa cuya posición

filogenética es inestable, repercutió notablemente de dos formas: 1) incrementando el número de árboles igualmente parsimoniosos y 2) aumentando la longitud de los árboles. Con respecto a los valores de IC e IR ANOVA-MRT obtuvo valores más altos que Gap Weighting. En ambos casos, ningún nodo fue apoyado con valores adecuados de bootstrap ($\geq 50\%$).

Cuadro 12. Comparación de los análisis filogenéticos de la sección *Spicatae* del género *Pithecellobium*, basados en datos morfológicos continuos y discretos.

Tipo de dato	Continuo	Continuo	Discreto
Método de codificación	ANOVA-MRT	Gap Weighting	ninguna
Dato codificado	Discreto	Discreto	Discreto
Árboles igualmente parsimoniosos	100	3	1
Número de caracteres del análisis	6	8	22
Longitud del árbol	12	155	28
Índice de consistencia	0.75	0.56	0.85
Índice de retención	0.72	0.51	0.87
Nodos con valores de bootstrap. <50	1	1	4

Cuando se compararon los resultados anteriores con la filogenia basada en caracteres morfológicos cualitativos (Cuadro 12) se observó, en general, que esta última presentó mejores resultados: valores más altos de IC e IR, produjo una sola hipótesis filogenética y se recuperaron cuatro clados con valores de bootstrap por arriba del 50%, incluido el grupo formado por los taxa con más de un par de pinnas por hoja, con un valor de apoyo ligeramente mayor a 80 %. Tomando en cuenta estos resultados, se apreció, que los caracteres morfológicos discretos conducen a hipótesis mejor respaldadas, que los caracteres morfológicos continuos transformados con ANOVA-MRT y Gap Weighting, en *Pithecellobium* sección *Spicatae*. En lo único donde ANOVA-MRT obtuvo mejores resultados, fue en producir árboles más cortos (L= 12).

Cuando se revisan los resultados obtenidos con los análisis que combinan, en una misma matriz, caracteres discretos y caracteres “discretos” continuos se observa que los datos morfométricos no mejoran los valores de apoyo (inclusive disminuyeron e.g.

IC, IR), que previamente se habían recuperado con la filogenia basada en caracteres discretos. Se debe destacar que ambos análisis con las matrices combinadas rescataron la monofilia del grupo de estudio, esta situación como se ha señalado antes, era de esperarse porque entre ambas secciones hay diferencias notables en rasgos que no pudieron ser caracterizados por morfometría. También, se respaldó el clado de las especies de *Pithecellobium* sección *Spicatae* con más de un par de pinnas por hoja y reducción en el tamaño de folíolos. Para las demás especies es difícil inferir sus relaciones de manera precisa. Aunque se observó, en varias hipótesis, que *P. insigne* y *P. lanceolatum* mantiene una relación más próxima entre sí, lo mismo ocurrió con *P. johansenii*, *P. furcatum* e *P. hymenaeifolium*, estos tres taxa se caracterizan por presentar de manera general las flores más grandes.

Para finalizar, se puede afirmar que la efectividad de los caracteres morfométricos no solo depende de los datos en sí, sino también de los métodos que se han empleado para discretizarlos. Los resultados obtenidos, en este trabajo, resaltan que el empleo de datos morfométricos no es aplicable a todos los grupos. Esto fue evidente en el caso específico de *Pithecellobium* sección *Spicatae* donde en términos generales, se obtuvieron mejores resultados empleando caracteres morfológicos discretos. ANOVA-MRT obtuvo resultados más adecuados que Gap Weighting, además fueron los caracteres continuos codificados con el primero, los que afectaron menos los resultados obtenidos con los caracteres discretos. Pareciera que los datos morfométricos no presentan una fuerte señal filogenética, esto no es así en todo los casos, existen ejemplos (e.g. Guerrero et al. 2003) donde solamente el uso de caracteres continuos codificados con ANOVA-MRT lleva a la elaboración de hipótesis filogenéticas mejor apoyadas que las propuestas a partir de datos morfológicos cualitativos y datos moleculares.

REFERENCIAS

- Almeida, M. T. y E. A. Bisby. (1984). A simple method for establishing taxonomic characters from measurement data. *Taxon* 33: 405-409.
- Barneby, R. C. y J. W. Grimes. (1997). *Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part II. Pithecellobium, Cojoba, and Zygia*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, New York. 161 p.

- Bachman, S., Moat, J, Hill, A. W., de la Torre, J. y Scott, B. (2011). Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys*, 150, 117–126.
- de Bivort, B. L., R. M. Clouse y G. Giribet. (2010). A morphometrics-based phylogeny of the temperate Gondwanan mite harvestmen (Opiliones, Cyphophthalmi, Pettalidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48, 294–309.
- Chandler, G. T. y M. D. Crisp. (1998). Morphometric and phylogenetic analysis of the *Daviesia ulicifolia* complex (Fabaceae, Mirbelieae). *Plant Systematics and Evolution*, 209, 93-122.
- Chappill, J. A. (1989). Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*, 5, 217-234.
- Claude J., M. Baylac, T. Stayton (2008). Traditional statistics for morphometrics, en: *Morphometric with R*, Claude J. (ed). Springer, New York. pp. 69-132.
- García-Cruz, J. y V. Sosa. (2006). Coding quantitative character data for phylogenetic analysis: a comparison of five methods. *Systematic Botany*, 31, 302-309.
- Guerrero, J. A., de Luna E., y C. Sanchez-Hernández (2003) Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 45–55.
- Goloboff, P., S. Farris, and K. Nixon. (2000). TNT (Tree analysis using New Technology)
Disponible en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt/>
[Acceso 19 Agosto 2013].
- Google Inc. (2009). Google Earth.
Disponible en: <http://www.google.com.mx/intl/es/earth/>
[Acceso 10 mayo 2013].
- Henderson, A. J. (2004). A multivariate analysis of *Hyospathe* (Palmae). *American Journal of Botany*, 91, 953-965.

- Henderson, A. J. (2005). The methods of herbarium taxonomy. *Systematic Botany*, 30, 456-469.
- Henderson, A. J. (2006). Traditional morphometric in plant systematic and its role in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 103-111.
- Hendrixson, B. E. y J. E. Bond (2009), Evaluating the efficacy of continuous quantitative characters for phylogenetic reconstruction: an empirical example using a group of morphologically homogeneous spiders (Araneae, Mygalomorphae, Antrodiaetidae, Antrodiaetus). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 300-313.
- Farris, J. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 23, 548-554.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 783–791.
- Fitch, W. M. (1971). Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20, 406-416.
- Hickey, L. (1976). Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. *American Journal of Botany*, 60, 17-33.
- INEGI (2013). Mapa Digital de México GAIA
 Disponible en: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm5/viewer.html>
 [Acceso 10 mayo 2013].
- Leenhouts, P. W. (1968). *A Guide to the Practice of Herbarium Taxonomy*. International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, Utrecht. 60 p.
- Leps, J. y P. Smilauer. (2003). *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press. New York. 262 p.
- McGarigal, K., S. Cushman y S. Stafford. (2000). *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer, New York. 283 p.
- Nixon, K. C. (1999-2002). WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, Nueva York.

- Pimentel, R. A. (1981). A comparative study of data and ordination techniques based on a hybrid swarm of sand verbenas (*Abronia* Juss.). *Systematic Zoology*, 30, 250–267.
- Rico Arce, M. de L. (1991). New species, combinations and synonyms for *Zygia*, *Cojoba*, *Marmaroxylon* and *Pithecellobium* (Leguminosae: Mimosoideae, Ingeae). *Kew Bulletin*, 46, 493-521.
- Rivers, M. C., Taylor, Lin, Brummitt, N.A., Meagher, T.R., Roberts, D.L., Lughadha, E.N. (2011). How many herbarium specimens are needed to detect threatened species? *Biological Conservation*, 144, 2541–2547.
- Rohlf, J. F. (1990). Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 21, 299-316.
- Rohlf, J. M. y L. F. Marcus (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 129-132.
- Shorthouse, D. P. (2010). SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps.
Disponible en: <http://www.simplemappr.net>
[Acceso 13 Mayo 2013].
- Sokal, R. R. y Peter H. A. Sneath. (1973). *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco. 573 p.
- Sokal R. R y Rohlf J.F. (1979). *Biometría: Principios y Metodos Estadísticos de la Investigación Biológica*. Madrid, Editorial H. Blume. 832 p.
- Sokal R. R., y Rohlf J.F., (1981). *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W. H. Freeman, San Francisco. 859 p.
- Soto-Vivas, A., Jonathan L. y E. de Luna (2011). Morfometría geométrica y filogenia en *Rhodniini* (Hemiptera, Reduviidae) de Venezuela. *Acta Zoológica, Mexicana*, 27, 87-102.
- Sosa, V. y E. de Luna. (1998). Morphometrics and character state recognition for cladistic analyses in the *Bletia reflexa* complex (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 212, 185-213.

- Strauss, R. E. (2010). Discriminating groups of organisms, en: *Morphometrics for Nonmorphometricians*, Elewa, A. M. (ed). Springer-Verlag, Berlin. pp. 73-91.
- Thiele, K. (1993). The holy grail of the perfect carácter: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9, 275-304.
- Toro Ibacache, M. V., G. Manriquez Soto y I., Suazo Galdames (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la Morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28, 977-990.
- Tropicos (2013). Specimens.
Disponible en www.tropicos.org
[Acceso 10 mayo 2013].
- Wiens, J. J. (2001). Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology*, 50: 689-699.
- Wiley, E. O. (1981). *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetics Systematics*. J. Wiley & Sons, New York. 439 p.
- Willis, F., J. Moat y A. Paton (2003). Defining a role for herbarium data in Red List assessments: a case study of *Plectranthus* from eastern and southern tropical Africa. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1537–1552.
- Zambrano, A. Y., J. R. Demey, F. Fuenmayor, V. Segovia y Z. Gutiérrez. Diversidad genética de una colección de yuca a través de marcadores moleculares rapds. *Agronomía Tropical*. 53, 157-174

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Conclusiones

En sistemática y taxonomía, la respuesta a preguntas de investigación, acerca de las relaciones filogenéticas (sistemática) y la delimitación taxonómica (taxonomía), requiere de la exploración de, al menos, una fuente de información (biología molecular, anatomía, palinología, morfología, etología, entre otras). Los sistemáticos y los taxónomos pueden recorrer los diferentes niveles de organización biológica en busca de evidencia que refute o respalde sus hipótesis. Cada fuente de información es igualmente legítima para ser explorada.

En esta tesis, se revisó la información que la morfología proporcionaba para responder dos preguntas principales: ¿es una o son varias especies lo que actualmente se reconoce, por algunos taxónomos, bajo el nombre de *P. lanceolatum*? (objetivo 1) y ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas dentro de *Pithecellobium* sección *Spicatae*, incluyendo a *P. johansenii* y *P. bipinnatum*? (objetivo 2). Ligadas a estas preguntas de investigación se formularon cuatro hipótesis, las tres primeras relacionadas al primer objetivo. Con respecto al segundo objetivo, se formuló solo una hipótesis, sin embargo como parte de la discusión de este objetivo se sometió a prueba la monofilia del grupo y la utilidad de los caracteres morfológicos continuos codificados con ANOVA-MRT y Gap Weighting, para proponer hipótesis filogenéticas.

Las hipótesis acerca del número de especies válidas que pudieran estar bajo el nombre de *P. lanceolatum* se sometieron a prueba con estadística multivariada. Los resultados del análisis de conglomerados, análisis de componentes principales y análisis lineal discriminante respaldan la H₂: *P. insigne* Micheli ex Donn. Sm. es una especie distinta a *P. lanceolatum* (Willd.) Benth., las diferencias entre ambas se encuentran en: 1) el largo de las brácteas florales y 2) del tubo estaminal y 3) el grosor del fruto. En las tres características, *P. insigne* presenta las dimensiones más grandes.

Los análisis multivariados no encontraron nuevas variables a las que previamente se han empleado para distinguir a *P. lanceolatum* y *P. insigne*, pero respaldan estadísticamente estas observaciones. Además, se debe señalar que hasta ahora no se conoce ninguna publicación, para esta especie, que haya utilizado un tamaño de muestra similar al empleado en este estudio. No se encontró evidencia para apoyar a la H₁ que afirmaba la existencia de una sola especie polimórfica de amplia distribución,

ni para la H₃ que afirmaba la existencia de al menos tres especies, incluida una de procedencia Sudamericana. No obstante se reconoce que se contó con pocos especímenes de esta región.

La hipótesis del segundo objetivo, acerca de la existencia de un clado con hojas con más de un par de pinnas, fue corroborada por los diferentes análisis filogenéticos realizados (con caracteres morfológicos discretos, con caracteres morfológicos continuos codificados con ANOVA-MRT, con caracteres morfológicos continuos codificados con Gap-Weighting y los que combinaron los caracteres morfológicos discretos con los caracteres “discretos” continuos). Esta explicación es más parsimoniosa que la sugerida por la hipótesis filogenética de Barneby y Grimes (1997) que considera que *P. macrandrium* y *P. peckii* son polifiléticos al no compartir, en su cladograma, un común ancestro más reciente. En este trabajo se propone que las dos especies mencionadas y *P. bipinnatum* comparten un ancestro común más reciente.

De manera adicional se revisó la monofilia de *Pithecellobium* sección *Spicatae*, dos tercios de los análisis filogenéticos la respaldan (las excepciones son los análisis realizados con los caracteres continuos codificados con Gap Weighting y ANOVA-MRT con *P. furcatum*, cuya posición es inestable) con niveles de bts $\geq 50\%$. El análisis filogenético basado en caracteres discretos aportó 16 sinapomorfías y los estudios morfométricos una, que representa un incremento del eje florífero con respecto al grupo externo. Otras relaciones que son apoyadas son: la relación entre *P. furcatum*, *P. hymenaeifolium* y *P. johansenii* que forman un grupo taxonómico (junto con *P. macrandrium*) que se caracteriza por tener las flores más grandes; también la relación de *P. insigne* y *P. lanceolatum* (especies que integran un grupo con las flores más pequeñas de la sección). Aunque estas hipótesis son atractivas y biológicamente coherentes, las filogenias que las presentan recibieron poco soporte de bootstrap. La posición de *P. winzerlingii* es más incierta, las filogenias elaboradas con ANOVA-MRT vinculan esta especie con el clado de las hojas con una par de pinnas, uno de los grupos más derivados, y las elaboradas con Gap Weighting la colocan como el miembro de la sección más cercano al grupo externo (grupo ancestral).

El empleo de caracteres morfométricos prometía esclarecer las relaciones entre los miembros de *Pithecellobium* sección *Spicatae* debido a que en este nivel taxonómico, el tamaño en estructuras (muy similares) es una fuente importante de variación. Sin embargo, los resultados obtenidos, exclusivamente con este tipo de datos, sugieren que para este grupo no contienen una fuerte señal filogenética. También se expuso

que estos métodos son sensibles al número de observaciones por espécimen y esto limita su ejecución. En particular cuando hay especies que han sido poco colectadas o de las que no se pudo conseguir mayor cantidad de material herborizado por otros motivos. Esto señala, la importancia de propuestas como la ciber-taxonomía que consiste en poner al alcance de los investigadores, en cualquier parte del mundo, información (e.g. descripciones de especímenes, fotografías de alta resolución con escala) que puede ser incorporada a las matrices de datos.

Perspectivas

La morfometría tiene todavía información que aportar al conocimiento, en general, de *Pithecellobium* sección *Spicatae* y, en particular, *P. lanceolatum*. En el primer caso, un incremento en el tamaño de las muestras de *P. johansenii*, *P. peckii* y *P. bipinnatum* podrían fortalecer las hipótesis filogenéticas, mejorando la resolución entre los miembros de la sección. Además, la morfometría geométrica se podría aplicar al contorno de la lámina foliolar, si bien este rasgo es muy variable dentro las especies, también es cierto que las especies tienden a una forma promedio e.g. *P. winzerlingii* tiende a una forma con el ápice redondeado, *P. lanceolatum* tiende a producir hojas con el ápice marcadamente agudo y la forma general de la hoja tiende a ser delgada, en tanto que *P. hymenaeifolium* presenta un ápice menos agudo y forma más asimétrica. Formas, que son difíciles de describir con palabras que transmitan adecuadamente la variación observada, pero que puede ser capturada fácilmente con las técnicas de la morfometría geométrica. Otro rasgo donde se podría utilizar esta metodología es en la forma del cáliz y la corola.

En el segundo caso, se podrían incrementar las muestras de *P. lanceolatum* provenientes de Sudamérica, lo cual permitiría reconocer, si existiera, algún patrón morfológico que justificara reconocer un tercer grupo, antes de tratar los valores ausentes en la matriz de datos, un sesgo que es infranqueable en este tipo de análisis. Unido a la morfometría, la revisión de otras fuentes de información (e.g. datos moleculares), para ambos casos, es una alternativa, que debería realizarse para obtener una visión más completa y compleja de la taxonomía y la sistemática en *Pithecellobium*.

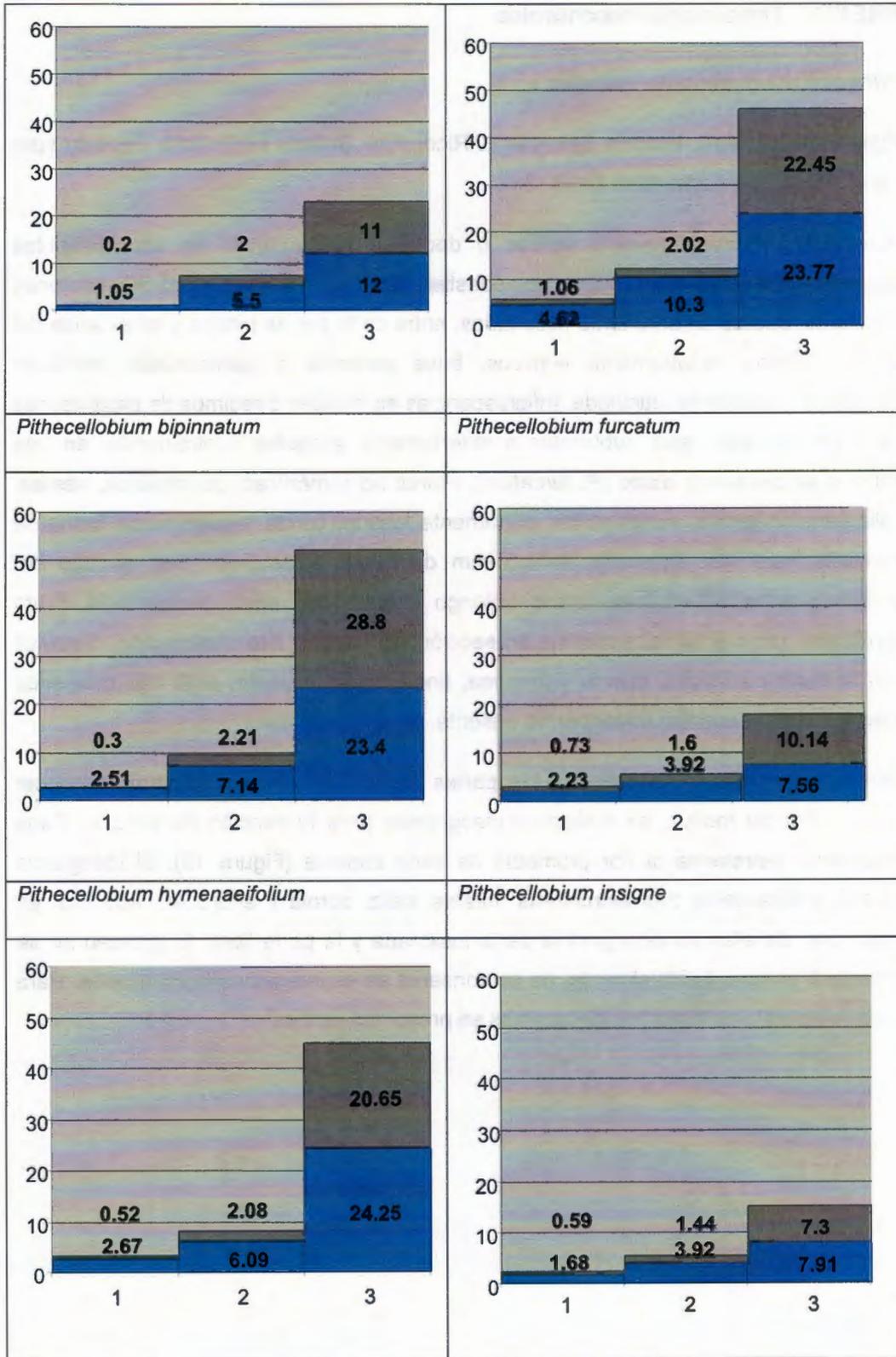
ANEXO I. Tratamiento taxonómico

Pithecellobium sección *spicatae*

Pithecellobium Mart. sección *Spicatae* L. Rico, *Kew Bulletin* 46(3): 518. Especie tipo: *Pithecellobium macrandrium* Donn. Sm.

Arbustos o árboles siempre verdes o deciduos hasta 10 m de alto. Estípulas espinescentes presentes. Hojas compuestas, alternas, fórmula i-xii/1-30; nectarios cupulares, sésiles o cortamente estipitados, entre cada par de pinnas y en el ápice del raquis; folíolos variadamente elípticos, base cuneada o semicordada, venación pinnada y usualmente reticulada. Inflorescencias en espigas o racimos de espigas más de 3 cm de largo, ejes subteretes o abiertamente surcados centralmente, en una especie ampliamente alado (*P. furcatum*). Flores homomórficas, pentámeras, sésiles; cáliz campanulado o subcilíndrico, cortamente lobado, corola tubular o con forma de trompeta, rara vez turbinada, 4-14.5 mm de largo, estambres 18-8, el tubo del androceo entre 5.5-46 mm; ovario oblongo o elipsoidal, sésil, óvulos 8-14. Fruto lignificado, recto o curvo, subterete en sección transversal, liso o verrucoso. Semillas con la testa papirácea, blanca y lustrosa, línea fisural ausente, arilo rojo cubriendo gran parte de la semilla; endospermo ausente.

Dentro del género el tamaño de las partes florales es importante para reconocer grupos. Por tal motivo, se realizaron ideogramas para la sección de estudio. Cada ideograma representa la flor promedio de cada especie (Figura 16). El ideograma mostró gráficamente tres estructuras florales: cáliz, corola y androceo. Además, en cada una de ellas se distinguió la parte fusionada y la parte libre. El gineceo no se consideró porque, habitualmente, no se conserva en especímenes herborizados. Para fines comparativos todos los ideogramas se presentan juntos.



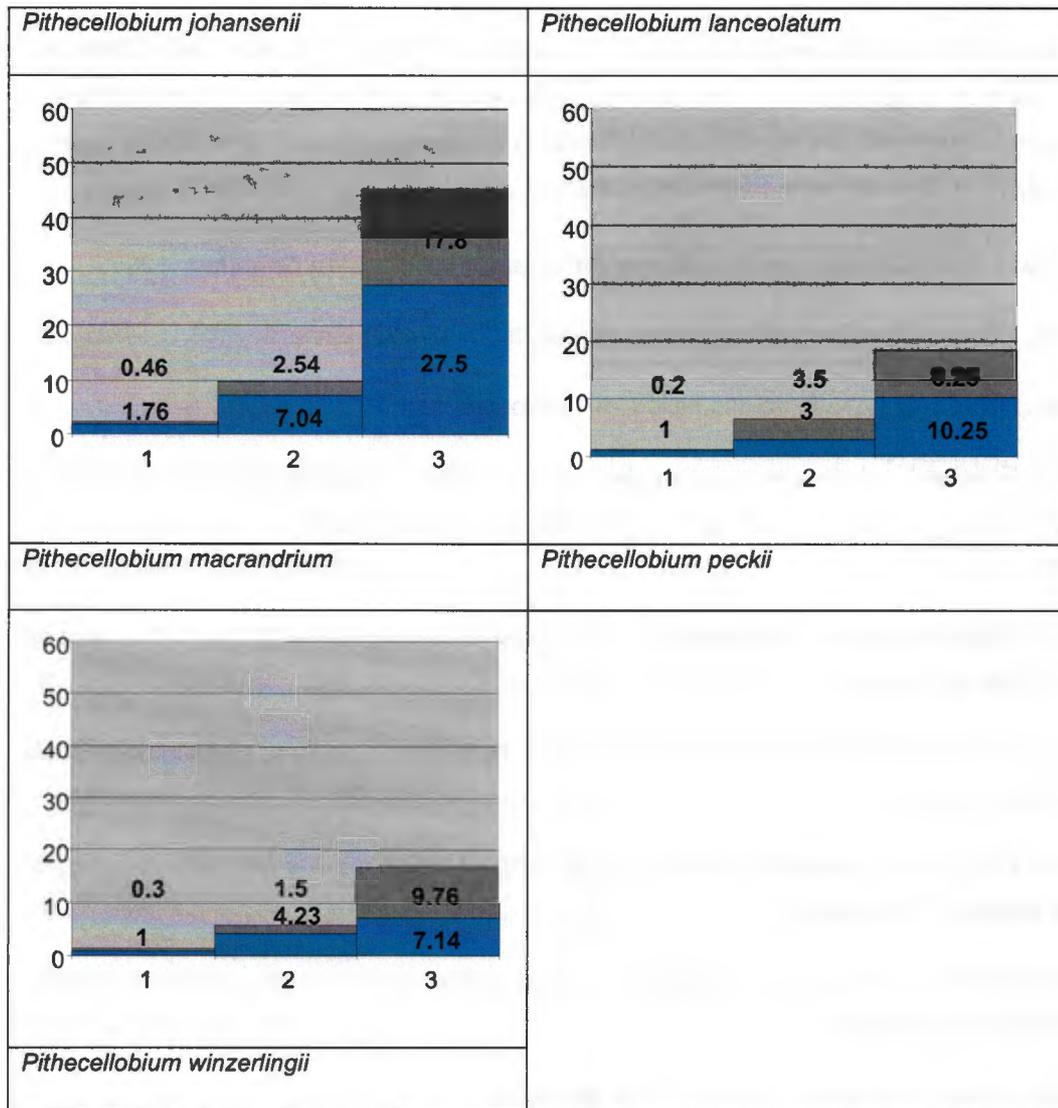


Figura 16. Ideogramas florales de los miembros de *Pithecellobium* sección *Spicatae*. Los números debajo las columnas indican: 1= cáliz, 2= corola y 3= tubo del androceo. La parte azul corresponde a la porción unida y la parte gris a la porción libre (lóbulos o estambres) de cada parte floral. Los números en o sobre las columnas indican el tamaño (mm) de cada porción.

En los ideogramas se observó una clara discontinuidad en el largo de la flor, al formar dos grupos, el primero con flores >40 mm de largo (*P. furcatum*, *P. hymenaeifolium*, *P. johansenii* y *P. macrandrium*) y el segundo con flores <25 mm de largo (*P. bipinnatum*, *P. insigne*, *P. lanceolatum*, *P. peckii* y *P. winzerlingii*). En el primer grupo *P. hymenaeifolium* tuvo la flor más larga, también se distinguió a *P. macrandrium* que presentó un tubo del androceo más largo y exerto que las otras especies. En el segundo grupo *P. bipinnatum* tuvo la flor más grande y la proporción entre la porción

libre y el tubo fue casi idéntica (ca. 1). *P. peckii* y *P. winzerlingii* mostraron lóbulos del cáliz muy pequeños (<0.3 mm de largo). En relación a *P. insigne* y *P. lanceolatum*, la primera presentó el tubo del androceo más largo, pero el tamaño de la corola fue muy similar en ambas, por lo tanto el tubo del androceo se ve más exerto en *P. insigne*.

Clave para las especies del género *Pithecellobium* sección *Spicatae*

- 1a. Hojas bipinnadas con más de dos pares de folíolos por pinna..... 2
- 1b. Hojas bipinnadas con dos pares de folíolos por pinna..... 4
- 2a. Folíolos bicoloros, no mayores de 3 cm de largo; 5-12 pares de pinnas; 6-18 pares de folíolos por pinna, restringido al Sureste de México (Chiapas y Tabasco), Belice y Guatemala*Pithecellobium macrandrium*
- 2b. Folíolos unicoloros, mayores de 3 cm de largo; 2-5 pares de pinnas, 2-11 pares de folíolos por pinna..... 3
- 3a. Dos pares de pinnas por hoja; 2-4 pares de folíolos por pinna, restringida a Costa Rica *Pithecellobium bipinnatum*
- 3b. Dos a cinco pares de pinnas por hoja; 7-10 pares de folíolos por pinna, restringido a Belice y Guatemala.....*Pithecellobium peckii*
- 4a. Hojas con el pecíolo y el raquis principal alados, restringido al sureste de México, Belice y Guatemala*Pithecellobium furcatum*
- 4b. Hojas con el pecíolo y el raquis no alados.....5
- 5a. Flores con el androceo 23-60 mm de largo; fruto con la superficie siempre lisa 6
- 5b. Flores con el androceo 14-21 mm de largo; fruto con la superficie lisa o rugosa7
- 6a. Ramas jóvenes, pecíolo y raquis de las hojas densamente pilosos; cáliz 3.1-4.1 mm de largo; corola 6-11 mm de largo, androceo 23-51 mm de largo; fruto 5-13 cm de largo, restringido a Belice y Honduras*Pithecellobium johansenii*
- 6b. Ramas jóvenes, pecíolo y raquis de las hojas glabros; cáliz 1.1-2.8 mm de largo; corola de 7-13 mm de largo, androceo 40-60 mm de largo; fruto 6-11.2 cm de largo,

México, Centro América y norte de Sudamérica (Colombia y Venezuela)
 *Pithecellobium hymenaeifolium*

7a. Fruto con la superficie rugosa; restringido al Sureste de México (Campeche, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán) y Belice.....*Pithecellobium winzerlingii*

7b. Fruto con la superficie lisa; desde México hasta el norte de Sudamérica8

8a. Brácteas florales lineares a lanceoladas, 1.5-3.5 mm de largo, persistentes aún en la fructificación; espigas con 60 a 90 flores; tubo estaminal largamente exerto, 3-6(-8) mm de largo; grosor máximo del fruto 52-71 cm *Pithecellobium insigne*

8b. Brácteas florales deltoides, 0.5 a 1 mm de largo, caen con mayor facilidad; espigas con menos de 50 flores; tubo estaminal exerto entre 0.5-3.5 mm de largo; grosor máximo del fruto entre 22-40 cm..... *Pithecellobium lanceolatum*

Pithecellobium bipinnatum L. Rico, *Kew Bull.* 46: 518, fig. 6 (F-J). 1991. **Tipo:** COSTA RICA. Prov. of Guanacaste, 2 km southwest of La Cruz, 10 m, 11°04' N, 85°40' W, remnant forest along stream, 29 January 1978, *Liesner* 4631. Holotipo, K!; Isotipos, MEXU, MO!. (Figura 17).

Árbol pequeño y armado de 8 m de alto; ramas jóvenes glabras; estípulas espiniformes y rectas, de 3 mm; pecíolo 25-30 mm de largo, acanalado, hojas con más de dos pares de pinnas, hasta 120 mm de largo, glabrescentes; raquis cerca de 30 mm de largo, acanalado; dos pares de pinnas, hasta 70 mm de largo, glándula en forma de cono, estipitada entre cada par de pinnas, 1 mm de diámetro; peciólulo menor a 1mm de largo; folíolos entre 2-4 pares por pinna, 28-34 mm de largo, 9-20 mm de ancho, elípticos a obovados, agudos hacia el ápice, base oblicua, glabros excepto por un área flocosa en la base de la superficie abaxial, venación broquidódroma, conspicua en ambas superficies. **Inflorescencia** de 2-3 espigas fasciculadas cada una de 30-40 mm de largo, eje glabro. **Flores** pentámeras, amarillas, sésiles, brácteas florales glabras, deltoides-trianguulares, de ca. 0.5 mm de largo, persistentes después de la antésis; cáliz cilíndrico, hasta 1.4 mm de largo, glabro en ambas caras; corola campanulada, de ca. 7.5 mm de largo, lóbulos de ca. 2 mm de largo, glabros en ambas caras; estambres 30-40, 24-27 mm de largo, tubo estaminal de 12 mm de largo, exerto; ovario de 1.8-2 mm de largo; estípita de 0.5 mm de largo, glabro sin nectario intraestaminal. **Fruto** desconocido (las mediciones de las partes de esta especie se basaron en Barneby & Grimes, 1997; Rico Arce, 1991).

Material examinado: COSTA RICA: Guanacaste: Cantón de La Cruz. P.N. Santa Rosa. Golfo de Santa Elena. Sector Santa Rosa, Carbonal arriba camino al lleno del gengibril, 10°53'24" N, 85°36'36" W, 250 m, 28 Enero 1998, N. Zamora V. et al.

273 (MO).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium bipinnatum* sólo se conoce de la vertiente del Pacífico de Costa Rica, en las llanuras de la Provincia de Guanacaste. Crece en bosque seco y húmedo entre 0 y 400 m. Sólo ha sido colectada con flores en enero.

Discusión. — El único clado que se recupera en los análisis filogenéticos morfológicos está formado por las especies con más de dos pares de pinnas por hoja, varios y pequeños folíolos por pinna. Este grupo incluye a: *P. bipinnatum*, *P. macrandrium* y *P. peckii*. De las tres especies *P. bipinnatum*, presenta los folíolos de mayor tamaño (2.8-3.4 cm de largo), seguida, en orden decreciente, por *P. peckii*. (0.8-3 cm) y *P. macrandrium* (0.2-1.8 cm). La adscripción de *P. bipinnatum* al género *Pithecellobium* y a la sección *Spicatae*, está basada en la inflorescencia en espiga y el hábito ripario de la planta.

Estatus de conservación (IUCN): (DD) *Pithecellobium bipinnatum* no cuenta con datos suficientes para realizar una evaluación de su estado de conservación. Sin embargo, el hecho de ser una especie endémica y circunscrita a una pequeña provincia en Costa Rica sugiere que está en riesgo.

Nombre común y usos: Desconocidos.



Figura17. Distribución geográfica de *Pithecellobium bipinnatum* L. Rico (●).

Pithecellobium furcatum Benth. *London J. Bot.* 5: 106. 1846. **Tipo:** [México, Tabasco] on the Rio Teapa in South Mexico, [1840, J.] *Linden, n.* 723. (holotipo: K-15527!; isotipo F [sin número de colección de *Linden*!]). (Figura 18).

Arbusto o árbol de 3-12 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas conspicuas, glabrescentes; estípulas espiniformes, 1.47 ± 0.38 (0.5-2.3) mm de largo, diminutas, glabras y triangulares; hoja bigeminadas, con cuatro folíolos, 95.8 ± 23.01 (60-145) mm de largo; pecíolo de 25.6 ± 8.8 (10-39) mm de largo, no canaliculado, alado, glabrescente, prolongado en una proyección espiniforme corta en el extremo apical y abaxial de 1.25 ± 0.34 (0.7-1.8) mm, una glándula crateriforme de ca. 1 mm de diámetro en el extremo terminal y adaxial, sésil o ligeramente estipitada y un pulvínulo en el extremo distal, fuertemente plegado, glabro; raquis ausente; raquilla de 12.32 ± 3.38 (7-19) mm de largo, no canaliculada, alada, glabrescente, prolongada en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, una glándula de 7.42 ± 0.53 (7-8) mm, estipitada en el extremo terminal y adaxial y un pulvínulo en el extremo distal, fuertemente plegado; peciólulo casi siempre ausente; láminas opuestas, elípticas, obovadas, 54 ± 17.25 (32-91) mm de largo, 21.85 ± 8.88 (10-41) mm de ancho, base atenuada, asimétrica, ápice acuminado, glabro en ambas caras, nervadura broquidódroma, 7-12 nervios secundarios. **Inflorescencias** racimos de espigas cortas, solitarias, axilares y/o terminales, 21.74 ± 8.1 (14-41) mm largo; pedúnculo 13.7 ± 5.9 (6-29) mm de largo, pubescente, con líneas o canales longitudinales; bráctea floral triangular, persistente, 1.19 ± 0.2 (0.8-1.6) mm largo, ápice agudo, estrangulosa en la cara abaxial. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado-alargado, 5.68 ± 0.69 (4.5-6) mm de largo, lóbulos diminutamente triangulares, 1.06 ± 0.27 (0.7-1.5) mm de largo, densamente seríceo pubescente externamente, corola trompetiforme, 12.31 ± 1.36 (10.5-14.5) mm largo, ligeramente seríceo pubescente en la cara abaxial, glabra en la cara adaxial; lóbulos triangular-ovado, 2.02 ± 0.36 (1.5-2.6) mm de largo; estambres 36-70, 46.22 ± 7.35 (35.5-60) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 22.45 ± 2.98 (17-28) mm de largo; ovario cilíndrico, densamente indumentado, sésil. **Fruto** sésil, oblongo en perfil, ligeramente recurvado, $\pm 50 \times 20$ mm, comprimido lateralmente pero regordete, dehiscencia folicular a través de la sutura ventral; funículo como una cinta, dilatado en un arilo cubriendo casi la mitad de la semilla, siempre y cuando no esté maduro.

Material examinado: MÉXICO: Chiapas: sin localidad exacta, 15 Agosto 1890, *J. N. Rovirosa* 941 (NY). Oaxaca: Juchitan, A 17 km al NE de Real de Sarabia, carr. a

Uxpanapa [16°25'58" N, 95°01'04" W], 10 m, 22 Febrero 1978, (fl.), *M. Sousa S. et al.* 9216 (MEXU, MO). **Tabasco:** Municipio Teapa, Ejido Guanal, Vicente Guerrero, [18°23'26" N, 92°53'41" W], 100 m, 11 Noviembre 1988, (fl.), *A. Guadarrama et al.* 1053 (OAX, ENCB, UAMIZ); Macuspana, 17°40'56" N, 92°21'42" W, 20 m, 8 Diciembre 1981, (fl.), *M. Sousa S. et al.* 12281 (MO). **Veracruz:** a lo largo del río Cuechapa, después de pasar Salinas rumbo a Colonia Sánchez Taboada, Municipio Minatitlán, 29 Agosto 1983, *M. Cházaro B.* 3304 (MEXU, XAL); Brecha hnos. Cedillo-Agustín Melgar, Hidalgotitlán 17°15'W, 94°40'W, 140 m, 25 Octubre 1974, (fl.), *B. Dorantes* 3630 (MEXU, MO); 17°00'03" N, 94°00'02" W, 140 m, 28 Octubre 1974, (fl.), *B. Dorantes* 3687 (MEXU, MO), Km 0-6 del camino Hnos Cedillo-La Laguna, 15 Julio 1974, *J. Dorantes* 3462 (MEXU); alrededores del campamento Hernández Cedillo, 20 Junio 1982, *I. García* 543 (MEXU); Municipio de Minatitlán. Río Uxpanapa, desde el poblado de Uxpanapa arriba, hasta los límites con Oaxaca, 130 m, 17°12" N, 94°10'W, 14 Julio 1980, (fl.), *T. Wendt* 2565 (MEXU, MO); Municipio Minatitlán 13.7 km al E de la Laguna sobre la terracería a Uxpanapa, después 8 km sobre el camino nuevo (no completo) al N a Belisario Domínguez, 26 Septiembre 1980, (fl.), *T. Wendt* 2748 (MEXU); Hnos. Cedillo-La Escudra por el río Solosuchil, Hidalgotitlán, 17°18'N, 94°38'W, 150 m, 20 Octubre 1974, (fl.), *B. Vázquez* 1223 (GUADA, MEXU, MO, UCAM); Hnos. Cedillo-La Escudra por el río Solosuchil, Hidalgotitlán, 17°18'N, 94°38'W, 150 m, 17 Agosto 1974, (fl.), *B. Vázquez* 918 (GUADA, MEXU, MO, UCAM); Hnos. Cedillo La Escudra por el camino a Pancho Villa, Jesús Carranza, 150 m, 17°16' N, 94°37' W, 20 Octubre 1974, (fl.), *B. Vázquez* 1235 (MEXU, MO, UCAM); Municipio Hidalgotitlán, río soloxuchul entre Hnos. Cedillo y La Escudra, 150 m, 17°16' N, 94°36' W, 23 Agosto 1974 *M. Vázquez et al.* 982 (XAL); Ejido F. J. Mina, 1.5 km al N de pob. 2, 9 Marzo 1984, *O. Zambrano* 1207 (MEXU). **GUATEMALA: Alta Verapaz:** Chahal, bording Río Chiyu, in Tzetsol village, 3.5 km. from airfield, [15°47'21" N, 89°36'11" W], 10 Octubre 1968, (fr.), *E. Contreras* 7777 (NY). **BELICE: Distrito Toledo:** near Crique Cueva, 15 Junio 1946, (fl.), *P. H. Glente* 5591 (US). **HONDURAS: Cortés:** highway near Puerto Cortés, [15°50' 52" N, 87°55'30" W], 16 Septiembre 1962, (fl.), *J. D. Dickson* 877 (EAP). **Yoro:** 5 miles north of El Progreso, [15°23'40" N, 87°48' 46" W], 23 Julio 1962, (fl.), *J. D. Dickson* 957 (EAP). **NICARAGUA: Atlantico Sur:** bank of Río Escondido, [12°11'43" N, 84°16'34" W], 25 Mayo 1948, (fl.), *L. E. Long* 179 (EAP), drenajes de los ríos Punta Gorda y Zapote, [11°29' 28" N, 83°54'28" W], 30 m, 5 Diciembre 1981, *P. J. Shank & A. Molina R.* 4939 (EAP), drenajes de los ríos Punta Gorda, Alemán y Zapote, 30 m, 5 Diciembre 1981, (fl., fr.), *P. J. Shank & A. Molina R.*

4987 (EAP). **COSTA RICA: Guanacaste:** La Cruz, Estación Pitilla, Sta. Cecilia 9 km S, 11°02'53" N, 85°37'55" W, 5 Septiembre 1993, E. López s.n. (INB).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium furcatum* crece en México (Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz), Guatemala (Alta Verapaz), Belice (Toledo), Nicaragua (Atlántico Sur) y Costa Rica (Guanacaste). Crece en selva alta perennifolia, vegetación secundaria y selva ribereña junto con especies del género *Ficus*, *Inga* y *Lindenia*. Alt. 0-150 m. Florece entre mayo y diciembre y fructifica octubre a diciembre.

Discusión. — Los análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos, no resuelven las relaciones entre las especies con hojas bigeminadas (un par de pinnas y cuatro folíolos): *P. furcatum*, *P. hymenaeifolium*, *P. insigne*, *P. johansenii*, *P. lanceolatum* y *P. winzwerlingii*. Sin embargo, desde un punto de vista estrictamente fenético, *P. furcatum* tiene flores grandes como *P. hymenaeifolium* y *P. johansenii*, pero se distingue de ellos porque tiene hojas con el pecíolo y la raquilla conspicuamente aladas, además que su caliz es más largo.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium furcatum* tiene una extensión de ocurrencia (EOO) de 351,780 km² basada en 16 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 16 km y el valor final de 3,072 km², que corresponde a la categoría de casi amenazada (NT). En conclusión ambas variables asociadas al criterio de distribución dejan a la especie fuera de amenaza.

Nombre común: en México se le conoce como "Amezquita" (*M. Cházaro B. 3304*) y "Muchite" (*Brigada Vázquez 1223*).



Figura 18. Distribución geográfica de *Pithecellobium furcatum* Benth. (●)

Pithecellobium hymenaeifolium (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth. *London J. Bot* 3: 198. 1844 — *Inga hymenaeaeifolia* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Sp. Pl.* 4: 1008. 1806—*Mimosa hymenaeaeifolia* Willd. *Poiret, Encycl. Suppl* 1: 38. 1810—*Feuilleea hymenaeaeifolia* (Willd.) O. Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 1: 188. 1891. **Tipo:** [Venezuela, Estado Sucre] Habita in Nova Andalusia, Humboldt & Bonpland [579, s.f.]. Holotipo: B-Willd 19013!. (Figura 19).

-*Mimosa macrostachys* Vahl, *Eclog. Amer.* 3: 34, t. XXCI. 1807. — *Inga macrostachya* (Vahl) Steudel ex de Candolle, *Prodr.* 2: 437. 1825. **Tipo** [Guayana Francesa], Habita in Cajenna, von Rohr. [s.n., s.f.]. Lectotipo: C (49-2, 1), designado por Barneby 1990, isotipo: C (49-2, 2.).

-*Pithecolobium panamense* Walper & Duchassaing, *Linnaea* 23: 746. 1851. **Tipo:** [Panamá], Crescit in isthmo Panamensis, [Duchassaing s.n., s.f.]. Lectotipo: Pl, designado por Bentham 1875.

-*Pithecellobium macrosiphon* Standl., *Contr. U.S. Natl. Herb.* 20. 191. 1919. **Tipo:** collected between Tumbala and El Salto, Chiapas, México, October 29, 1895, by W. W. Nelson (no. 3398). Holotipo: US!

-*Pithecellobium hondurensense* Britton & Rose, *N. Amer. Fl.* 23(1): 18. 1928. **Tipo:** [Belize, Distrito Toledo], Low forest, Moho River, British Honduras, March 16, 1907, M. E. Peck 721. Holotipo: US!

Arbusto o árbol de 1.5-7 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas conspicuas,

ligeramente pilosas y glabrescentes; estípulas espiniformes 6.31 ± 2.54 (2.5-12) mm de largo, con lenticelas diminutas hacia la base, glabras o escasamente pilosas, rectas, dispuesta en un ángulo de ca. 45° . Las poblaciones de Panamá, Colombia y Venezuela con espinas 4.5 ± 1.18 (3-6) mm de largo, con lenticelas diminutas hacia la base, glabras o escasamente pilosas, rectas dispuesta en un ángulo de ca. 45° curvas hacia abajo; hoja bigeminada, con cuatro folíolos, 117.1 ± 43.67 (48-170) mm de largo; pecíolo de 27.17 ± 15.23 (10-66) mm de largo, canaliculado y abierto, glabro, prolongado en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, de 2.41 ± 0.97 (3.7-0.8), una glándula crateriforme de ca. 1 mm de diámetro en el extremo terminal y adaxial, sésil; raquis ausente; raquilla de 15.67 ± 6.77 (7-36) mm de largo, canaliculado, glabra, prolongada en proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, glándula en el extremo terminal y adaxial más pequeña que la anterior, sésil, peciólulo ausente con un pulvínulo en el extremo basal, fuertemente plegado, glabro; láminas opuestas, elípticas, obovada-elípticas, ovadas, 74.05 ± 27.08 (33-187) mm de largo, 34.80 ± 12.17 (18-58) mm de ancho, base atenuada, ligeramente cordada, asimétrica, ápice agudo hasta agudo-redondeado, glabro en ambas caras, nervadura broquidódroma conspicua en ambas superficies, 9-14 nervios secundarios. **Inflorescencias** racimos de espigas, solitarias, 97.91 ± 20.55 (70-116) mm largo; pedúnculo 23.33 ± 8.24 (23-45) mm de largo, glabro o ligeramente pubescente, con líneas o canales longitudinales; bráctea floral triangular, persistente, 1-1.1 mm de largo, ápice agudo, estrangulosa en la cara abaxial. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado, 2.24 ± 0.64 (3.6-1.2) mm de largo, lóbulos diminutamente triangulares, 0.3 ± 0.08 (0.2-0.4) mm de largo, densamente seríceo pubescente externamente, glabra internamente; corola trompetiforme, 10.22 ± 1.83 (7-12) mm largo, ligeramente seríceo pubescente en la cara abaxial, glabra en la cara adaxial; lóbulos ovados, 2.21 ± 0.41 (1.5-3.4) mm de largo; estambres 32-64, 52.2 ± 12.09 (34-68) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 28.8 ± 8.64 (20-46) mm de largo; ovario cilíndrico, densamente indumentado, sesil. **Fruto** 1-3 por pedúnculo, sésiles, 71.5 ± 24.6 (50-115) mm de largo, leñoso, curvado $\frac{1}{4}$ - $\frac{3}{4}$, sub-terete lateralmente, con el ápice agudo; verrucoso, y diminutamente indumentado en la cara abaxial, suturas dorsales no prominentes; semilla, negras, hasta 6, (escasos frutos bien desarrollados), 10-15 mm largo, 11-15 mm de ancho, arilo cubriendo hasta la mitad de la semilla.

Material examinado: MÉXICO: Chiapas: on the road from Ocosingo to Palenque, 15 km to the Routh of Palenque in the foothills, $17^\circ 25' N$, $91^\circ 59' W$, 300 m, *D.J. Macqueen* 326 (NY); between Hacienda Juncana & San Vicente, 1400-2000 m, 12 Diciembre

1895, (fl.), *E. W. Nelson 3498* (NY). **Oaxaca:** Distric of Tuxtepec: Chiltepec and vicinity, 20 m, [17°57'45" N, 96°07'56" W], julio 1940-febrero 1941, (fl.), *G. Martínez-Calderón 203* (US); Municipio Santa María Jacatepec, predio la Joya del Obispo, [17°51'07" N, 96°13'47" W], 30 de Mayo 1990, (fr.), *C. H. Ramos y E. Martínez S. 459* (ENCB); Distrito de Tuxtepec, 5 km al W de la Patricia, camino a Temascal, 30 m, [18°14'16" N, 96°23'57" W], 2 Julio 1982, (fl.), *R. Torres C. y R. Cedillo T. 726* (ENCB). **Veracruz:** Rancho Novara carretera Cosamaloapan a Ciudad Alemán, [18°20'15" N, 95°49'37" W], 3 Octubre 1975, (fl.), *J. I. Calzada 2034* (OAX; ENCB, UCAM); lower E slopes of Sierra de los Tuxtlas along Gulf of Mexico coast: vic. of pueblito Balzapote, 13 km (by rd.) NW of Playa Escondita, 2 km by (by the same dirt rd.) SE of Mondita, 23 km (by air) N of Catemaco, 18°38'N, 95°06'W, 25-100 m, 23 Julio 1978, (fl.), *T. S. Cochran et al. 8624* (NY); Jesús Carranza, Julio 1936, (fl., fr.), *E. Matuda 25* (US); Parcela Luis Juan, Ejido de Balzapote, 18°37'N, 95°04'W, 200 m, 16 julio 1990, *G. Ibarra Manríquez 3502* (ENCB); San Andres Tuxtla, within 2 km of UNAM's tropical research station, 18°35' N, 95°04'W, 10 julio 1993, (fl.), *M. Ricker 151* (NY), Balzapote, [18°37'N, 95°04'W, 200 m], 3 Febrero 1982, (fl.), *A. Rosa 323* (FCME), congregación de Tescaltitlán, región de los Tuxtlas, 220 m, 29 Agosto 1967, (fl.), *M. Sousa 3207* (ENCB); Playa Escondida, región de los Tuxtlas, 10 Septiembre 1973, (fl.), *M. Sousa 4272* (GH, MEXU). **BELICE:** **El Cayo:** Chial Road and Beneque road, 17°06'N, 89°05'W, 15 Mayo 1989, *R. Arvigo & G. Shropshire 216* (NY, US); a 3.8 km al SO de San Antonio, sobre el camino a Pine Ridge Mountain, 9 Marzo 1985, (fl.), *E. Cabrera et al. 7732* (CIQRO); aA 1 km al S de Georgeville, en la carretera a Agustine, 80 m, 29 Noviembre 1981, (fl.), *M. Sousa et al. 12085* (CIQRO). **Toledo:** Moho river, [16°07'94" N, 89°02'13" W], 16 Marzo 1907, (fl.), *M. E. Peck 721* (NY). **GUATEMALA:** **Petén:** 2-3 kms north of Modesto Mendez, [15°52'32" N, 89°19'41" W], 14 Marzo 1970, *W. E. Harmon & J. A. Fuentes 2094* (NY); Río Pasión, El Pucte Camp on Río El Pucte, below Sayaxche, [16°31'04" N, 90°11'45" W], 6 Marzo 1964, (fl., fr.), *C. L. Lundell 18297* (NY); along Río Machaquilla, north of El Cambio, 75-100 m, 25 Abril 1942, (fr.), *J. A. Steyermark 45992* (NY). **COSTA RICA:** **Puntarenas:** Garabito, P. N. Carara, Cuenca del Tárcoles, 3.5 km del cruce a Jacó, camino hacia Jacó, 09°48'20" N, 84°34'50" W, 150 m, 11 Enero 2000, (fl.), *L. Acosta et al. 259* (NY); Curu, 09°46'-48'N, 84°54'-58' W, 0-200 m, 21 Agosto 1995 (Fl.), *A. C. Sander et al. 17652* (NY). **San José:** Cantón de Turrubares. R. B. Caraca. Cuenca del Tárcoles, Faldas Lomas Entierros, 09°49'20" N, 84°33'50" W, 150 m, 23 Julio 1996, (fl.), *Q. Jiménez et al. 2135* (NY). **PANAMÁ:** **Darién:** between Río Membrillo and Río Subcuti, 22 Agosto 1966, (fr.), *J. A. Duke 8594*

(US). **Panamá:** Panamá la Vieja, Agosto 1932, (fl.), *Bro. Paul* 92 (US); along road to Cerro campana, 25 Mayo 1971, (fl.), *B. Croat* 14671 (NY); Perlas Archipiélago, Isla de Pedro Gonzáles, 20 Agosto 1961, (fl.), *J. D. Dwyer* 1696 (GH); laguna de Portala, near Chepo, 50 m, Octubre 1911, (fl.), *H. Pittier* 4772 (GH, NY, US); Juan Díaz, 11 Enero 1924, *P. C. Standley* 30511 (US); Cocoli, 15 Junio 1924, (fl.), *L. A. M. Riley* 130 (US); Old Panama, 16 junio 1924, (fl.), *L. A. M. Riley* 146 (US); Old Panama, 16 Junio 1924, (fl.), *L. A. M. Riley* 147 (US); Isla de Taboga, 23-24 Julio 1938, (fl.), *R. E. Woodson, Jr. et al.* 1538 (US). **Zona del Canal:** about 2 miles west of Balboa, 31 Agosto 1945, (fr.), *D. S. Correll* 12249 (GH, NY); Barro Colorado, 25 Febrero 1969, (fl.), *T. B. Croat* 8176 (NY, US); Farfan Beach area, 27 Julio 1972, *W. G. D'Arcy & J. J. D'Arcy* 6063 (US); near Farfan beach, 4 Agosto 1971, (fl., fr.), *A. Gentry* 1400 (NY); sin localidad precisa, Julio 1923, (fl.) *H. Johansen* 7 (US); between Miraflores and Pedro Miguel, 20-40 m, 17 Julio 1911, (fl.), *H. Pittier* 3969 (GH, NY, US); Balboa, [08°57'01" N, 79°33'45" W], Noviembre 1923-Enero 1904, (vg.), *P. C. Standley* 27140 (US); along the old Las Cruces trail, between Fort Clayton and Corozal, 31 Diciembre 1923, (vg.), *P. C. Standley* 29213 (US); Barro Colorado, Miller Point, [09°09'22" N, 79°50'46" W], 18 Julio 1934, (fl.), *Shattuck* 991 (US); road K9, 90 m, 31 Mayo 1957, (fl.), *W. L. Stearn & K. L. Chambers* 40 (NY, US); along R. Chagres, between junction with R. Pequeñí and with R. Indio, 66 m, 5 Diciembre 1934, (fl.), *J. A. Steyermark & P. H. Allen* 16790 (GH); vicinity of Salamacana, Hydrographic Station, Rio Pequeni, [09°20'00" N, 79°35'42" W], ca. 80 m, 28-29 Julio 1938, (fl.), *E. E. Woodson, Jr. et al.* 1567 (A, NY, US); Isla Taboga, [08°47'30" N, 79°33'43" W], 0-186 m, 23-24 Julio 1938, (fl.), *R. E. Woodson, Jr.* 1539 (NY). **Sin Localidad Precisa:** north end of island, 28 Junio 1938, (fl.), *P. White* 124 (US). **COLOMBIA:** **Atlántico:** región de Usiacurí; cerca de arroyo de Aguafría, 200-230 m, 4 Agosto 1935, (fl.), *A. Dugand* 888 (US); orilla de la laguna de Luruaco, [10°36'39" N, 75°08'53" W], 50 m, Julio 19 38, (fl.), *A. Dugand* 1197 (US); Los Pendales, cerca de la laguna de Sabaló, 10-30 m, 6 Enero 1941, (fl.), *A. Gudand & R. Jaramillo* 2709 (US); entre Baranoa y Galapa, 100 m, 2 Abril 1961, (vg.), *A. Dugand* 5644 (US-2). **Bolívar:** along the caño Chacagua, north to Los Piñones, island o Mompos, land of Loba, Abril-Mayo 1916, (fl.), *H. M. Curran* 225 (GH, US); vicinity of Estrella, Caño Papayal, lands of Loba, [08°31'03" N, 73°12'21" W], Abril-Mayo 1918, *H. M. Curran s.n.* (US); Municipio de Corozal, corregimiento Los Palmitos, Septiembre 1963, (fr.), *R. Romero-Castañeda* 9757 (AUU). **Sucre:** alrededores de Sincé, [09°15'22" N, 75°09'06" W], 6 Septiembre 1963, (fl.), *R. Romero-Castañeda* 9784 (AUU). **Magdalena:** roadside 10 km south of Codazzi, 100 m, 2 Noviembre 1943, (fl.),

O. Haught 3798 (A, US); Santa Marta, [11°14'16" N, 74°12'07" W], s.f. (fl.), *H. H. Smith s.n.* (A); **Sin localidad precisa**: sin localidad precisa, 1898-1901, (fl.), *H. H. Smith* 105 (GH, NY, US-2); sin localidad precisa, 1898-1901, (fl.), *H. H. Smith* 105a (NY). **VENEZUELA: Barinas**: Bosque experimental Caimital (8 km de Barrancas) [08°46'27" N, 70°05'51" W], 24-25 Mayo 1966, (fl.), *J. P. Schulz & L. Rodriguez P.* 410 (NY). **Carabobo**: cerca de los caminos de Palma Sola, 12 Diciembre 1968, (fl.), *V. Vareschi* 8384 (VEN). **Falcón**: Municipio Silva, S slope of cerro Chichiriviche, S of Golfete de Guare, 10 km E of 67 on Route 3, S of Sanare (N of Tucacas), [10°52'15" N, 68°20'35" W], 13 Agosto 2002, *L. J. Dorr* 9094 (NY, US); Distrito Silva: cerro Chichiriviche, cumbre, cerca del extremo occidental, 10°51'N, 68°20'W, 200 m, 5 Septiembre 1974, (vg.), *J. A. Steyermark & B. Jose Manara* 110796a (NY). **Miranda**: alrededores de Río Chico, [10°20'10" N, 65°58'01" W], 10 m, Noviembre 1959, (fl.), *L. Aristeguieta* 4006 (NY, US, VEN). **Trujillo**: en Agua Viva, al lado de la carretera, 0.5 km al norte de la alcabala, [09°33'58" N, 70°35'35" W], 24 Junio 1978, (fl.), *G. S. Bunting* 6499 (NY, VEN); entre Valera y Motatán, 23 Noviembre 1929, (fl.), *Christ* 72 (NY, VEN); vicinity of Motatán, [09°22'46" N, 70°33'44" W], 26 Noviembre 1922 (US), 26 Noviembre 1922, (fl.), *H. Pittier* 10795 (GH, US); between casa de Dini and bridge on Carache, [09°42'27" N, 70°11'35" W], (fl.), 9 Enero 1929, (fl.), *H. Pittier* 13123 (A, NY; VEN); cerca de Valera, Agosto 1941, (fl.), *F. Tamayo* 1695 (VEN). **Zulia**: Distrito Baralt, cerca de Mena Grande, [09°48'52" N, 70°56'15" W], 8 Mayo 1980, (fl.), *L. Aristeguieta* 12600 (NY, US); Dto. Páez; cerca de la Misión de Guana, entre la carretera y km 4 del camino que sale rumbo al este de la carretera Carrasquero-Guana-Guarero, ósea que desvía a la derecha directamente frente a la Misión de Guana, 100-150 m, 27 Junio 1977, (fl., fr.), *G. S. Bunting* 5210 (NY); Dto. Páez; cerca de la Misión de Guana, entre la carretera y km 4 del camino que sale rumbo al este de la carretera Carrasquero-Guana-Guarero, ósea que desvía a la derecha directamente frente a la Misión de Guana, 100-150 m, 27 Junio 1977, (fl., fr.), *G. S. Bunting* 5210 (NY, VEN); Dto. Perijá: carretera San Ignacio-Barranquitas, unos 40 km al sureste del empalme con carretera Maracaibo-Perijá, ósea 15 km al noreste de Barranquita, 70 m, 1 Septiembre 1977, (fl.), *G. S. Bunting* 5476 (NY, VEN); Dto. Mara: vía que conduce entre la represa Socuy-Tulé y el valle del río Socuy, trayecto de unos 25 km al SO de la represa, 6 Julio 1981, (fl.), *G. S. Bunting* 9982 (NY); Municipio La Cañada de Urdaneta, cuenca baja del río Palmar. Campo Boscán. Finca Grano de Oro, 10°19'10" N, 72°04'48", 10 m, Noviembre 2004, (vg.), *A. Fernández et al.* 20918 (VEN); Distrito Colón; Municipio Santa Bárbara del Zulia: Finca de Cacao, km 8 de la vía férrea de Santa Bárbara-El

Vigía, 40 m, 5 Septiembre 1967, (vg.), J. A. Steyermark & E. Rincón Velasco 100199 (NY, VEN); vicinity of Perijá, [09°57'44" N, 72°37' 51" W], s. f., (fl.), E. Tejera 233 (US); vicinity of Perijá, s. f., (fr.), E. Tejera 240 (US).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium hymenaeifolium* se distribuye ampliamente en el sureste mexicano (Chiapas, Oaxaca y Veracruz), Belice (El Cayo y Toledo), Guatemala (Alta Verapaz), Honduras (Yoro), Costa Rica (Puntarenas y San José), Panamá (Panamá y Darién), y norte de Sudamérica en Colombia (Atlántico, Bolívar, La Guajira y Magdalena) y Venezuela (a lo largo de la costa desde el estado Zulia hasta Sucre). Crece en vegetación de selva decidua y semidecidua, selva alta perennifolia y vegetación secundaria entre 0-400 m y ocasionalmente hasta 700 m. Hasta la fecha no ha sido colectada en Honduras, Nicaragua y Costa Rica lo que implica la existencia de una disyunción de cerca de 700 kilómetros. Ha sido colectada en flores entre mayo hasta enero y en fruto de marzo a agosto.

Discusión. *Pithecellobium hymenaeifolium* presenta hojas bigeminadas, con un par de pinnas, que la diferencian claramente del grupo con más de dos pares pinnas por hoja (*P. bipinnatum*, *P. macrandrium* y *P. peckii*). Esta característica, la comparte con *P. furcatum*, *P. insigne*, *P. johansenii*, *P. lanceolatum* y *P. winzerlingii*. Sin embargo, se distingue de cada una, por las siguientes características: carece del pecíolo y las raquillas aladas de *P. furcatum*; no presenta hojas indumentadas como *P. johansenii*; su fruto es verrucoso a diferencia de los frutos lisos de *P. insigne* y *P. lanceolatum*, aunque esta característica la presenta también *P. winzerlingii*, se distingue de ella porque sus flores siempre son más grandes. El tamaño de la flor, también separa a *P. hymenaeifolium* de *P. insigne* y *P. lanceolatum*, que tienen flores comparativamente más pequeñas.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium hymenaeifolium* tiene una extensión de ocurrencia (EOO) de 1,474,878 km² basada en 34 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 50 km y el valor final de 60,000 km², que corresponde a la categoría de preocupación menor (LC). En conclusión ambas variables asociadas al criterio de distribución dejan a la especie fuera de amenaza.

Nombre común y usos: En Costa Rica se conoce como pico de loro (Zamora 2000), en Colombia como barba de ángel (Dugand & Jaramillo 2709), uña de tigre (Curran 225) y en Venezuela como guamo cabello de ángel (Pittier 10795), maíz cocido

(Barneby y Grimes, 1997) y uña de loro (*Steyermark 100199*). Sin uso conocido.



Figura 19. Distribución geográfica de *Pithecellobium hymenaeifolium* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth. (●).

Pithecellobium insigne Micheli ex Donn. Sm., *Bot. Gaz.* 20(7): 285. 1895. **Tipo:** San Pedro Sula, Depart. S. Bárbara, Honduras alt. 600 ft., Apr. 1890, C. Thieme, no. 5208. Holotipo: US 942409!; Isotipo: NY! (Figura 20).

-*Pithecellobium calostachys* Standl., *Contr. U.S. Natl. Herb.* 20(6): 190–191. 1919. **Tipo** in the U.S. National Herbarium, no. 46327, collected in the vicinity of Tampico, Tamaulipas, México, altitude about 15 meters, April 1919, by Edward Palmer (no. 307). Holotipo: US 463247!; Isotipo: NY!=NY Neg. 10368.

Arbusto o árbol de 2-15 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas conspicuas, ligeramente pilosas o glabrescentes; estípulas espiniformes 8.45 ± 6.28 (2.5-25) mm de largo, con lenticelas diminutas hacia la base, glabras o escasamente pilosas, rectas, dispuesta en un ángulo de ca. 45° a ca. 90° ; hoja bigeminada, con cuatro folíolos, 105.76 ± 28.75 (59-157) mm de largo; peciolo de 29.31 ± 10.67 (12-41) mm de largo, canaliculado, glabro, prolongado en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial de ca. 1 mm, una glándula crateriforme de ca. 1 mm de diámetro en el extremo terminal y adaxial, sesil; raquis ausente; raquilla de 14 ± 5.18 (6-27) mm de largo, canaliculada, glabra, prolongada en proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, glándula en el extremo terminal y adaxial de ca. 0.5 mm, sésil, peciólulo ausente con un pulvínulo en el extremo basal, fuertemente plegado, glabro; láminas opuestas, elípticas, obovada-elípticas, ovadas, 62.44 ± 19.31 (29-89) mm de largo,

29.42 ± 11.79 (11-41) mm de ancho, base atenuada, ligeramente cordada, asimétrica, ápice agudo hasta agudo-redondeado, glabro en ambas caras, nervadura broquidódroma conspicua en ambas superficies, 9-13 nervios secundarios. **Inflorescencias** espigas axilares y/o terminales, solitarias, 82.61 ± 21.32 (38-127) mm largo; pedúnculo 37.5 ± 12.01 (15-60) mm de largo, glabro o ligeramente pubescente, con líneas o canales longitudinales; bráctea floral lanceolada, persistente, 2.38 ± 0.43 (1.3-3.3) mm mm de largo, estingulosa en la cara abaxial. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado, 2.96 ± 0.61 (2-4) mm de largo, lóbulos diminutamente triangulares, 0.7 ± 0.2 (0.3-1.1) mm de largo, densamente seríceo pubescente externamente, glabra internamente; corola campanulada, 5.72 ± 0.72 (4.4-7 mm) de largo, ligeramente seríceo pubescente en la cara abaxial, glabra en la cara adaxial; lóbulos ovados y agudos, 1.6 ± 0.26 (1.2-2.2) mm de largo; estambres 33-74, 17.7 ± 2.92 (12.3-23) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 10.14 ± 2.06 (8-14) mm de largo; ovario cilíndrico, densamente indumentado, sésil. **Fruto** sésiles, 71.5 ± 24.6 (50-115) mm de largo y 56.28 ± 8.59 (41-71) mm de grosor, leñoso, curvado ¼ - ¾, sub-terete lateralmente, con el ápice agudo; liso y diminutamente indumentado en la cara abaxial, suturas dorsales no prominente; semilla, negras, cubiertas hasta la mitad por arilo.

Material examinado: MÉXICO: Chiapas: En la cueva "ne chén cruz pilal", municipio de Tenejapa, alt. 900 m, 11 Mayo de 1982, (fl.), *Alush Shillom Ton 4278* (ENCB); río Cruz Pilal, municipio Tenejapa, alt. 800 m, 30 Enero 1983, (fl.), *Alush Mendez Ton 5398* (ENCB); a 3km al SE de Santo Domingo, camino a Lacanja Tzeltal, municipio Ocosingo, altitud 450 m, 15 Abril 1986, (fl.), *E. Martínez 18196* (XAL); En el cruceo Corozal, sobre el camino Palenque-Boca Lacantum, municipio Ocosingo, alt. 250msm, 29 junio 1986, (fr.), *E. Martínez S. 19131* (ENCB); Ocosingo. Estación Chajul sobre el río Lacantun 16° 7' 12" N, 90° 55' 36" W, Alt. 150msnm, 09 Septiembre 1992, (fl.), *E. Martínez S., C. H. Ramos y R. Lombera 25288* (XAL); **Oaxaca:** Departamento Juchintan, recorrido del cruceo a Laguna Oax., el cruceo está a 8km al S de Matías Romero, 16° 49' N, 95° 04' W, 15 Abril 1988, (fl.), *Cipriano Martínez R. 1369* (XAL); 2 km al O de Lázaro de Cárdenas, camino al Mezquite, carr. Santa María Chimalapa-El Mezquite. 16° 44' N, 94° 50' W, municipio Lázaro Cárdenaz, 22 Enero 1988, (fl.), *Rafael Torres C. 11240* (MEXU); **Puebla:** 4km al N de Mecapalapa, mpio. Pantepec, sierra norte de los 20° 7' a 20° 20', Lat. N, 97° 33" a 98° 18' Long. W, 20 Abril 1980, (fl.), *Pablo Basurto y Gurberto Durán 581* (XAL); El Ojite, Municipio de Pantepec, 01 Junio 1980, (fl.), *Pablo Basulto y Gusberto Durán 601* (MEXU); Municipio

de Agua Fria, alt. 200 m, 20 MAYO 1969, (fl.), *H. Puig 4661* (ENCB); **Querétaro:** Tangojón, en la orilla del Río Moctezuma, municipio de Landa de Matamoros, 21° 10' 58" N, 99° 07' 15" W, 15 Abril 1988, (fl.), *S. Zamudio R. 6305* (XAL); **San Luis Potosí:** 2km al W de El Naranjo, municipio de Ciudad Maíz, 22 Marzo 1956, (fl.), *Rzedowski 7345* (ENCB); **Tabasco:** En el km 10.1, de la Villa Tecolutilla hacia el campo Tupilco, 08 Noviembre 1982, (fl., fr.), *M.A. Magaña & A. Suárez F. 656* (XAL); Municipio Cárdenas km.50, carretera cuota Cardenas-Coatzacoalcos, pasando el poblado de San Miguel 18° 02' 08" N, 93° 50' 25" W, alt 10 m, 03 Diciembre 2009, (fl.), *R. Duno de Stefano, J. Ramírez, W. Tezara y colaboradores 2310* (CICY); a 6km (3.6mi) de Emiliano Zapata en el camino hacia Tenosique, 12 Mayo 1984, (fr.), *Clark P. Cowan y R. Curiel 4703* (ENCB); Islote del río Usumacinta, frente a Emiliano Zapata., 17° 44' 15" N, 91° 46' 30" W, Alt. 20 m, 10 Diciembre 1998, (fl.), *Celso Gutiérrez B. 6136* (XAL); a 3km al S. de Villahermosa, en la carr., a Teapa, altitud 60 m, 07 Marzo 1981, (fr.), *M. Sousa, T. Ramamoorthy, H. Hernández y L. Cortés 11760* (IBUG); El Arenal, municipio Huimanguillo, 18 Marzo 1983, (fl.), *F. Ventura A. 20044* (ENCB); **Tamaulipas:** Collections from gallery forest and tropical deciduous forest along the Río Sabina, 3km, west of the town of Encino on Hwy 85, 24 Marzo 1980, (fl.), *D. G. LeDoux & K. Robertson 2523* (ENCB); El Bordo cerca de Tampico, 19 Mayo 1966, (fl.), *D. García Saucedo* sin número de colecta, (ENCB); **Veracruz:** Antes de llegar a Gilgard Muñoz, municipio de Papantla 20° 24" N, 97° 23" W, Alt. 80 m, 17 Febrero 1985, (fr.), *B. Andrade F. 28* (XAL); Desviación a la estación experimental El Morro de La Mancha, Actopan 19°-35'N, 96°-23'W, Alt. 10msnm, 1979 Mayo 23, (fr.), *G. Williams 56* (XAL); Cerrito de la Cruz, Mozomboa, municipio Actopan 19° 31' N, 96° 29' W, Alt. 50 m, 19 Noviembre 1984, (fl.), *R. Acosta P. y N. Acosta B.92* (XAL); Camino terracería Faisán-Hatito a 2km del Faisán, municipio Paso de Ovejas, 29 Octubre 1987, (fr.), *J. E. Gonzales H. 170* (XAL); Salmoral, Camino a los cañales, a 1km del Salmoral, municipio La Antigua 19° 20' 40" N, 96° 21' 43" W, 1988 Abril 06, (fl., fr.) *J.E. González H. 270* (XAL); Misantla, col. Linda Vista-Espaldilla, 19° 57' 29" N, 96° 50' 43" W, 1993 Junio 05, (fr.); *M. Ambrosio M. 312* (XAL); 6km delante de Cosamaloapan por la carretera de ciudad Alemán, Alt. 40msnm, 04 Mayo 1975, (fr.), *W. Márquez R. & R. Hernández M. 318* (XAL); Plan de Hidalgo municipio Papantla, 13 Julio 1983, (fl.), *M. E. Cortés 550* (XAL); Los Robles, Cosamaloapan alt. 60m, 05 Marzo 1971, (fl.), *R. Hernández M. y R. Cedillo T. 1082* (XAL); Ranchería Nevería, carretera antigua nacional Xalapa-Veracruz 19° 11' N, 96° 18" W, alt. 50 m, 04 Noviembre 1982, (fl., fr.), *C. Gutierrez B.1245* (XAL); La Pureza, camino La Pureza-San José Ingenieros, 2km después de la pureza,

Municipio: La Antigua, 26 Marzo 1987, (fl.), M.G. Zolá B.1895 (XAL); Terracería, 3km al S de El Higo., municipio El Higo, 04 Octubre 2000, (fr.) A. Rincón G. & C. Durán E.1954 (XAL); La Víbora, Carretera El Faisán-La Víbora a 500m del Faisán, municipio: Paso de Ovejas, 19° 18' 29" N, 96° 22' 19" W, 16 junio 1987, (fr.), M. G. Zolá B. et al. 2137 (XAL); Al sureste del poblado de Juchique de ferrer, carretera para Plan de las Hayas, Alt. 360msnm, 1977 Julio 07, (fl., fr.), J. I. Calzada 3245 (XAL); Los Arroyo Blanco, municipio de Nautla 18 Marzo 1971 (fr.), F. Ventura A. 3615 (MICH); Camino Revendadero a Temapache, municipio Pánuco, 07 Septiembre 1980, (fr.); J. I. Calzada, M. Ayala, J. Alvarado 6240 (XAL); Laguna Verde, municipio de Alto Lucero, 31 Marzo 1978, (fl.), F. Ventura A. 15130 XAL.; **GUATEMALA: Petén:** Santa Teresa, Subin Pass, 26 Abril 1935, (fl.), Mercedes Aguilar (MICH). **HONDURAS: Santa Bárbara:** San Pedro Sula, Honduras, Alt. 600 m, Abril 1890, (fl.) C. Thieme 5208.

Distribución y ecología.— *Pithecellobium insigne* se distribuye en México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Querétaro, Puebla, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz), Belice (Cayo), Guatemala (sur del Petén) y Honduras (Santa Bárbara). Crece en selva alta perennifolia, selva baja caducifolia, en áreas cercanas a los ríos, en regiones pantanosas, en laderas de calizas y a orillas de los caminos, de 0 a 1200 m. ha sido colectado en flor durante los meses de marzo a julio y noviembre-diciembre. Se ha colectado en fruto de marzo a julio y de septiembre a noviembre.

Discusión. — *P. insigne* forma parte del grupo de los miembros de la sección *Spicatae* del género *Pithecellobium* con hojas bigemindas y dos pares de folíolos. Se distingue con facilidad de *P. furcatum* porque no presenta ni el pecíolo ni las raquillas aladas; no se confunde con *P. johansenii* por la ausencia de densa pilosidad sobre las ramas jóvenes y la hoja; *P. insigne* (junto con *P. lanceolatum*) se encuentra, en un punto intermedio, en cuanto al tamaño de la flor y de los folíolos, entre *P. hymenaeifolium* (alcanza las longitudes más grandes) y *P. winzerlingii* (presenta las longitudes más pequeñas). Además, ninguna de estas especies presenta las brácteas lanceoladas de *P. insigne*. Algunos autores han considerado a *P. insigne* como un sinónimo taxonómico de *P. lanceolatum* (e. g. Barneby y Grimes 1997). Sin embargo, el estudio estadístico realizado en esta tesis, respalda la separación de ambas entidades taxonómicas empleando las características enfatizadas por Grether (2007) y Duno de Stefano (coms.pers. 2011): largo del tubo del androceo, largo de las brácteas florales y grosor del fruto. *P. insigne* presenta longitudes más grandes que *P. lanceolatum*.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium insigne* tiene una extensión de

ocurrencia (EOO) de 699,790.97 km² basada en 84 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 15 km y el valor final de 13,725.00 km², que corresponde a la categoría de preocupación menor (LC). En conclusión, *P. insigne* es considerada una especie en preocupación menor.

Nombre común y usos: En México, recibe una amplia variedad de nombres: palo de humo (*Pablo Basulto y Gusberto Durán 601; M. E. Cortés 550*), palo blanco (*B. Andrade F. 28*), Guamuchil (*G. Williams 56*), espino blanco (*J. I. Calzada 6240*), huamúchil hogador (*Rzedowski 7345*) y en maya Tzetzal: "b.sakil chish té" (*Alush Shillom Ton 4278*). Se ha documentado su uso como cerca viva (*M. G. Zolá B. et al. 2137*), en la construcción y como leña (*M. Ambrosio M. 312*).



Figura 20. Distribución de *Pithecellobium insigne* Micheli ex Donn. Sm. (●).

Pithecellobium johansenii Standl. *Trop. Woods* 16: 47. 1928., como "*Pithecolobium johansenii*" **Tipo:** Honduras La Ceiba, December, 1927, *Holger Johansen l.* Holotipo, F. 572609!. (Figura 21).

-*Pithecellobium telense* Britton, *N. America Fl.* 23(3): 192-193. 1928. **Tipo:** [Honduras, departamento Atlántida] wooden swamp, vicinity of Tela, Atlántida, Honduras, December 1927-March 1928, [*P. C.*]. *Standley 54741*. Holotipo, NY!

Árbol o arbusto hasta 8 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas conspicuas, pubescentes; estípulas espiniformes 5.5 ± 4.32 (1.7-15) mm de largo, rectas o ligeramente curvas, densamente pilosas, dispuesta en un ángulo de ca. 45 grados o

ca. 90 grados; hojas bigeminadas, con cuatro folíolos, 111.06 ± 33.97 (62-173) mm de largo; pecíolo de 29.44 ± 15.91 (10-57) mm de largo, canaliculado, piloso, prolongado en una espina en el extremo apical y abaxial y una glándula crateriforme de ca. 1mm de diámetro en el extremo terminal y adaxial, glándula sésil, raquis ausente; raquilla de 9.33 ± 3.8 (4-17) mm de largo, pilosa, peciólulo casi ausente con un pulvínulo en el extremo basal fuertemente plegado, prolongado en una proyección en forma de hoja (espiniforme) en el extremo apical y abaxial, glándula en el extremo terminal y adaxial estipitada y crateriforme de 0.77 ± 0.23 (0.4-1) mm de diámetro; láminas opuestas, obovadas, ovadas, asimétricas, acuminadas, 72.27 ± 19.67 (48-111) mm de largo, 35.33 ± 11.54 (31-65) mm de ancho, nervio principal notablemente pubescente en ambas caras, nervios secundarios pubescentes, 7-12 nervios secundarios 8-13, base asimétrica, ápice acuminado, atenuado, nervadura broquidódroma, conspicua en ambas superficies. **Inflorescencias** racimos de espigas, 28.22 ± 12.04 (8-51) mm de largo, pedúnculo 13 ± 7.03 (7-25) mm de largo; bráctea floral linear-triangular de 2.45 ± 0.43 (1.8-3.1) mm de largo, persistente. **Flor** cáliz campanulado, 3.68 ± 0.41 (3.1-4.2) mm de largo, lóbulos triangulares, 0.91 ± 0.21 (0.5-1.2) mm de largo, densamente seríceo pubescente externamente, glabra internamente; corola campanulada, 8.93 ± 1.14 (6.6-11) mm de largo; lóbulo triangular, 2.56 ± 0.51 (1.6-3.5) mm de largo, estambres 37-44, 40.95 ± 7.88 (23-50.8) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 21.38 ± 5.93 (11-31) mm de largo; gineceo 39.57 ± 1.17 (38.3-41) mm; ovario cilíndrico, densamente indumentado, sésil, 1.68 ± 0.18 (1.4-1.9). **Fruto** de 123 ± 9.89 (116-130) mm de largo, leñoso, verrucoso, diminutamente indumentado, ligeramente curvo; semillas $\pm 18 \times 14 \times 12$ mm pleurograma ausente, el arilo cubriendo cerca de $\frac{3}{4}$, testa papirácea café oscuro sin pleurograma.

Material examinado: BELICE: Belice, $17^{\circ}18'07''$ N, $88^{\circ}33'31''$ W, 5-20 m, 7 Septiembre 1980, (fl.), C. Whitefoord 2367 (MO). El Cayo: Cocquericot, $17^{\circ}25'3.54''$ N, $88^{\circ}36'55''$ W, 16 de marzo de 1931, (fl.), H.H. Bartlett 12027 (MICH), Cocquericot, $17^{\circ}25'03''$ N, $88^{\circ}36'55''$ W, 19 Marzo 1931, (fl.), H.H. Bartlett 12070 (US, MICH). HONDURAS: Atlántida: entrada principal Jardín Botánico de Lancerilla, 0 m, bosque húmedo tropical, $15^{\circ}08'N$, $88^{\circ}05'W$, 3-5 Marzo 1994 (fr.), C. Nelson & R. Andino 17752 (TEFH); entrada principal Jardín Botánico de Lancerilla, 0 m, bosque húmedo tropical, $15^{\circ}08' N$, $88^{\circ}05' W$, 24 Febrero 1994 (fr.), C. Nelson & R. Andino 17669 (TEFH); vicinity of Tela, $5^{\circ}46'21'' N$, $87^{\circ}27'21'' W$, 1 m, 14 Diciembre 1927 al 15 de Marzo 1928, P. C. Standley 53741 (US); cerca de Tela en el valle Lancetilla, $15^{\circ}46' 21'' N$, $87^{\circ}27'21'' W$, 20-600 m, 6 Diciembre 1927 al 20 Marzo 1928, P. C. Standley 55321

(US, GH). **NICARAGUA: Atlántico Sur:** Drenajes de los Ríos Punta Gorda y Almacén; matorrales húmedas, 200 m, 11°34'N, 84°27' W, 5 Dic iembre 1951, (fl.), *P. J. Shank & A. Molina R. 4939* (MO); orillas de Río Zapote, 11°32' N, 84°26' W, 1 50 m, 8 Diciembre 1951, (fl.), *P. J. Shank & Antonio Molina R. 4987* (GH, MO, US); Ciudad Rama, localidad de San Agustín, al SE de Rama, 12°09' N, 84°12' W, 60 m, 22 Mayo 1984, (fl.), *W. Robleto T. 549* (MO); Municipio El Castillo, comunidad Las Maravillas, Río Romerón, 3 km al este, 11°07'15" N, 84°21'04" W , 100 m, 20 Enero 2005, *R. Guzmán 2096* (MO); Municipio El Castillo, Comunidad El Padilla, 2 km al S de la comunidad, 11°07'45" N, 84°18'27" W, 183 m, 15 Juli o 2005, *R. Guzmán 4596* (MO). **COSTA RICA: Alajuela:** San Carlos, 10°39'36" N, 84°21'00" W, 20 julio 19 85, (fl.), *N. Zamora V. & L. J. Póveda Álvarez 1017* (MO). **Puntarenas:** Garabito, 09°48'N, 84°35'24" W, 100 m, 28 Septiembre 1993, (fr.), *Q. Jiménez et al. 1364* (MO); Garabito, 09°46'35" N, 84°36'29" W, 50 m, 23 Junio 2003, (fl.), *B. E. Hammel 22818* (MO); Garabito, 09°49'02" N, 84°36'34" W, 100-200 m, 11 J ulio 2004, (fl.), *D. Solano 1188* (MO); Garabito, 09°48'05" N, 84°35'12" W, 26 m, 10 Agosto 2006, (fl.), *L. D. Vargas 1589* (MO). **PANAMÁ: Chiriquí:** 08°11'N, 82°53" W, 50-150 m, Marzo 1973, *R. L. Liesner 484* (MO).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium johansenii* crece en Belice (Belice, El Cayo), Costa Rica (Alajuela, Guanacaste), Honduras (Atlántida), Nicaragua (Atlántico Sur) y Panamá (Chiriquí) Alt. 0-200 m en selva húmeda y en vegetación secundaria.

Discusión: *Pithecellobium johansenii* forma parte del grupo con solamente un par de pinnas por hoja. Se distingue fácilmente de los demás miembros, porque ha desarrollado una autapomorfía: densa pubescencia sobre la superficie de la hoja. Esta característica está ausente, no solo en los otros miembros con hojas bigeminadas, sino también en los miembros del grupo con más de dos pares de pinnas por hoja.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium johansenii* tiene una extensión de ocurrencia (EOO) de 136,326 km² basada en 18 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 12 km y el valor final de 1,440 km², que corresponde a la categoría de vulnerable amenazada (VU) ya que además este valor de área de ocupación es menor a 2,000 km², está asociado al menos a dos de los puntos a-c: severamente fragmentada (a) y una disminución continua, observada, inferida o proyectada en los criterios i-v. En conclusión, *P. johansenii* es considerada una especie vulnerable (VU) según los criterios B2ab(i-v).

Nombre comunes y usos: En Honduras recibe el nombre de huiscanal (*Cirilo Nelso y Roberto Andino 17752*)



Figura21. Distribución geográfica de *Pithecellobium johansenii* Standl. (●).

Pithecellobium lanceolatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Benth. *London J. Bot.* 5: 105 — *Inga lanceolata* Humboldt & Bonpland ex Willd., *Sp. Pl.* 4: 1005. 1806 — [Venezuela, Sucre] "Habita in Nova-Barcelona in Regno Novae Andalusiae, prope Cumaná" Holotipo: B-Willd 19019, isotipo: P-2. (Figura 22).

-*Pusaetha scandens* (Linnaeus) var. *acutifolia* O. Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 1: 2004.1891.—"Venezuela: Puerto Cabello." Holotipo: NY (hb. Kuntze.).

-*Pithecollobium pachypus* Pittier, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 20: 457. 1922. — "...collected in the vicinity of San Salvador, El Salvador, in 1905, by Carlos Renson (no. 218)." - Holotipo, US 399510!; Isotipo, NY! = NY Neg. 10364.

-*Pithecollobium spinulosum* Pittier, *Contr. U. S. Natl. Herb.* 20: 459. 1922. — [Colombia, Bolívar] "...colectada en las tierras de loba, departamento de Bolivar, Colombia, Abril o Mayo, 1916, por H. M. Curran (no. 169)." Holotipo: US 970123!; isotipo, NY!.

-*Pithecellobium velutinum* Britton & Rose, *N. Amer. Fl.* 23: 19. 1928. — [México, Sinaloa] "cerca de Labradas, Sinaloa [México], 18 de Septiembre, 1925, Roxana S. Ferris & Ynes Mexia 5084." Holotipo: DS 145678 in CAS; isotipo: US 1265907.

-*Pithecellobium albicaule* Britton & Rose, *N. Amer. FL.* 23: 19. 1928. — [México, Sucre] "Panuro [=Pánuco], Veracruz, Abril, 1888, [Ed.] *Seler* 690. Holotipo: US;

-*Pithecolobium campechense* Lundell, *Phytologia* 1: 481. 1941. "MEXICO: Campeche, Palizada, July 25-28, 1939, Eizi Matuda 3866." _ Holotipo, MICH n.v.; Isoyipo, NY.!

Arbusto o árbol de 1.5-20 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas conspicuas, ligeramente pilosas y glabrescentes; estípulas espiniformes 7.78 ± 4.45 (14-3) mm de largo, con lenticelas diminutas hacia la base, glabras o escasamente pilosas, rectas, dispuesta en un ángulo de ca. 45° y de ca. 90° ; hojas bigeminadas, con cuatro folíolos, 88 ± 21.55 (48-126) mm de largo; peciolo de 20.51 ± 10.96 (8-47) mm de largo, canaliculado glabro, prolongado en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, una glándula crateriforme de ca. de 1 mm de diámetro en el extremo terminal y adaxial, sésil; raquis ausente; raquilla de 11.63 ± 3.82 (5-16) mm de largo, canaliculada, glabra, prolongada en proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, glándula en el extremo terminal y adaxial más pequeña que la anterior, sésil, peciólulo ausente con un pulvínulo en el extremo basal, fuertemente plegado, glabro; láminas opuestas, elípticas, obovadas-elípticas, ovadas, 53.88 ± 14.37 (45-81) mm de largo, 22.07 ± 6.67 (14-40) mm de ancho, base atenuada, ligeramente cordada, asimétrica, ápice agudo hasta agudo-redondeado, glabro en ambas caras, nervadura broquidódroma conspicua en ambas superficies, 8-13 nervios secundarios. **Inflorescencias** espigas, solitarias, axilares y terminales 72.1 ± 26.18 (48-145) mm largo; pedúnculo 25.19 ± 11.92 (14-71) mm de largo, glabro o ligeramente pubescente, con líneas o canales longitudinales; bráctea floral triangular, persistente, 0.7 ± 0.18 (0.5-1.3) mm de largo, ápice agudo, estrangulosa en la cara abaxial. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado, 2.27 ± 0.61 (1.5-3.5) mm de largo, lóbulos diminutamente triangulares, 0.59 ± 0.21 (0.5-1) mm de largo, densamente seríceo pubescente externamente, glabra internamente; corola campanulada, 5.36 ± 0.69 (4-7) mm largo, ligeramente seríceo pubescente en la cara abaxial, glabra en la cara adaxial; lóbulos ovado, 1.4 ± 0.32 (1.3-2) mm de largo; estambres 28-50, 15.21 ± 2.62 (11.8-20.3) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 7.3 ± 1.36 (5.5-9) mm de largo; ovario cilíndrico, densamente indumentado, sesil. **Fruto** sésil, 114.6 ± 37.14 (73-227.5) mm de largo, 33.68 ± 7.12 (26-40) mm de grosor, leñoso, ligeramente curvo, terete, con el ápice agudo; superficie lisa, suturas dorsales no prominentes; semillas negras, arilo de color rojo cubriendo la semilla.

Material examinado.— MÉXICO: Campeche: Narciso Mendoza, zona urbana, 18°13'40" N, 89°27'12" W, 8 Enero 1998, (fr.), *D. Álvarez M. 602-A* (CICY); 14 km al O de Nuevo Becal, 18°38'N, 89°24' W, 160 m, 16 Enero 1997, (fr.), *P. Alvaro & F. Trejo 692* (MEXU); Unidad de Evaluación y Monitoreo de la Biodiversidad de Hampolol, 19°55'35" N, 90°23'23" W, 25 Mayo 2003, (fl., fr.), *G. G. Cabrera 129* (UCAM); 8-10 km al E Xmaben, 19°14'3" N, 89°14'23" W, 14 Mayo 2004, (fl.), *G. G. Cabrera 256* (UCAM); rumbo a la Aguada Xpayche'3 km de Xmaben, 19°14'53" N, 89°17'14" W, 30 Marzo 2005, (fl.), *G. G. Cabrera 477* (UCAM); a 6 km al sur de Champotón, sobre el camino a Uxmal y Felipe Carrillo Puerto, 28 Marzo 1982, *E. Cabrera & H. de Cabrera 2292* (CIQRO); a 3 Km al sur de la carretera Champotón-Campeche, sobre el camino a El Zapote, 18 Abril 1982, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 2388* (XAL); a 70 Km al este de Escárcega, 21 Abril 1982, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 2447* (CIQRO); 23 km al oeste de Francisco Escárcega, cerca del entoque a Sabancuy, 17 Agosto 1983, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 5326* (CIQRO); 4 km al SE de Conhuas, sobre el camino al Centro ceremonial de Calakmul, aprox. en el km 98 de la carretera Escárcega-Chetumal, 19 Mayo 1985, (fl.), *E. Cabrera et al. 8440* (MEXU); a 15 km al S de Champotón, sobre el camino a Escárcega, 19°07'25" N, 90°43'55" W, 25 Enero 1986, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 10920* (CICY, CIQRO); 10 km al E de Silvictuc, sobre carretera Francisco Escárcega-Chetumal, 26 Enero 1986, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 10947* (CIQRO); 3 km al E de Silvictuc, sobre carretera 186 tramo Escárcega-Chetumal, 21 Noviembre 1986, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 12597* (CIQRO); 3 km al SO de Sabancuy, sobre la carretera Sabancuy-Escárcega, 29 Julio 1987, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 14466* (CIQRO, XAL); 8 km al SO de Sabancuy, sobre la carretera Sabancuy-Escárcega, 21 Septiembre 1987, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 14120* (CIQRO); en la entrada a Calakmul, sobre el km 98 de la carretera Escárcega-Chetumal, 30 Julio 1987, (fr.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 14168* (CIQRO); 8 km al SE de Sabancuy, sobre el camino a la carretera Francisco Escárcega-Villahermosa, 21 Septiembre 1987, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 14466* (CICY, CIQRO, MEXU); Municipio Hopelchen, Xkahi, 19°36'41" N, 89°47'72" W, 18 Abril 2006, (fl.), *G. G. Cabrera 640* (UCAM); 1.8 km al S de Zoh-Laguna, 18°34'41" N, 89°24'38" W, 12 Mayo 2002, (fr.), *J. Calónico Soto & D. Álvarez 23612* (UCAM); 9,5 km al NE de Conhuás, 17 Mayo 2002, (fl.), *J. Calónico Soto & D. Álvarez 23761* (CICY, UCAM); 5.66 km al N de Pioneros, 78 m, 17°55'50" N, 89°11'47" W, 17 Mayo 2002, (fr.), *J. Calónico Soto & D. Álvarez 23797* (UCAM); Río Candelaria, lugar llamado Pejelagarto, ca. 2 km al W de población de Candelaria, 18°08'00" N, 91°00'34" W, 0 m,

18 Mayo 2000, (fr.), *G. Carnevali et al. 6135* (CICY); Yohaltún, segunda brecha ± a 10 kms al sur, 18°57'00" N, 90°18'00" W, 8 Abril 1981, (fl.), *C. Chan 328* (CICY); la Joya, 19°28'50" N, 90°40'21" W, 0 m, 26 Junio 1981, (fr.), *C. Chan & J. S. Flores 498* (CICY); 6-7 km después de Yohaltún, 18°58'20" N, 90°17'30" W, 12 m, *C. Chan & J. S. Flores 591* (CICY, XAL); carretera Sabancuy-Díaz Ordaz, 18°55'N, 91°12'W, 2 m, 8 Febrero 1982, (fl.), *C. Chan 1169* (XAL); aguada de Hampolol, 19°55'33" N, 90°42'04" W, 0 m, 25 Agosto 1982, (fr.), *C. Chan 1706* (CICY); alrededores de las grutas de Xtacambixunas, 19°59'45" N, 89°45'25" W, 6 Abril 1982, (fl., fr.), *C. Chan & M. Burgos 1941* (CICY); Palizada, 18°15'12" N, 92°05'18" W, 16 Enero 1982, (fl.), *C. Chan 1136* (CICY); alrededores del poblado de Canasayab, 19°17'50" N, 90°34'00" W, 10 m, *C. Chan 2403* (CICY); camino a Palizada km 35 desde el entronque de la carretera a Villahermosa, 18°03'45" N, 92°01'00", 10 Agosto 1983, (fl.), *C. Chan 2763* (CICY); Rancho Sr. Andrés V. 9 km de Palizada, 18°10'15" N, 92°08'00" W, 6 m, 17 Agosto 1983, (fl.), *C. Chan 2783* (CICY, XAL); camino a Justo Sierra después del río Candelaria, 18°08'N, 91°01'W, 26 Junio 1984, (fr.), *C. Chan 3747* (CICY); camino blanco entre San Isidro y el Ejido Pital, 18°38'00" N, 91°03'00", 9 Octubre 1984, (Fl., fr.), *C. Chan 4124* (CICY); Municipio Champotón, entre Yacasay y Pustunich, en el camino, 12 m, 19°08'40" N, 90°26'10" W, 13 Febrero 1985, (fl.), *C. Chan 4614* (CICY); Km 30 de la desviación carretera Escárcega-Villahermosa rumbo a Palizada, 18°03'35" N, 91°58'00" W, 25 Febrero 1985, (fl.), *C. Chan 4695* (CICY); Palizada, río Palizada rumbo a Palizada, 18°03'30" N, 91°53'30" W, 22 Abril 1986, (fl.), *C. Chan 6483* (CICY); Palizada, Sta. Adelaida rumbo a Palizada, 18°00'52" N, 91°48'10" W, 10 Abril 1986, (fl.), *C. Chan 6513* (CICY); Ejido de Yohaltun, 19°00'40" N, 90°18'49" O, 30 Mayo 1981, (fr.), *J. S. Flores & C. Chan 8711* (CICY); de Nuevo Coahuila a El Ramonal, 17°53'28" N, 90°46'46" W, 10 Mayo 1983, (fl.), *E., Congora 458* (CICY, XAL); cerca de Canasayab, camino a San Dimas, 19°17'50" N, 90°34'00" W, 21 Junio 1983, (fl.), *E., Congora 636* (CICY); Km 72.2 carretera Escárcega-Chetumal, 18°35'58" N, 90°05'10", 2 Diciembre 1996, (fr.), *R. Durán et al. 2813* (CICY); Km 72.2 carretera Escárcega-Chetumal, 18°35'58" N, 90°05'10" W, 2 Diciembre 1996, (fr.), *R. Durán et al. 2815* (CICY-2, UCAM); km 7 entre Conhuas y carretera a Calakmul, 18°31'42" N, 89°52'28" W, 150 m, 2 Julio 1995, (fr.), *C. Gutiérrez 4340* (CICY, UCAM); Rancho Viejo, 9 km al Sur de Conhuas, 18°31'00" N, 89°56'20" W, 5 Julio 1995, (fl.), *C. Gutiérrez 4447* (CICY, UCAM); Rancho Viejo, 2 km NO de Chiná, 19°47'06" N, 90°30'19" W, 8 m, 1 Mayo 1998, (fl.), *C. Gutiérrez 5760* (CICY, UCAM); Vicente Guerrero, 19°12'50" N, 90°43'41" W, 8 m, 2 Mayo 1998, (fl.), *C. Gutiérrez 5789* (CICY, UCAM, XAL); 2 km NO

de Chiná, 19°47'06" N, 90°30'19" W, 8 m, 20 Agosto 1998, (fl.), *C. Gutiérrez 5917* (CICY, UCAM); por el aeropuerto, ciudad de Campeche, 19°48'30" N, 90°30'10" W, 8 m, 28 Marzo 1999, (fl.), *C. Gutiérrez 6404* (UCAM); 2 km NO de Chiná, 19°47'06" N, 90°30'19" W, 8 m, 7 Septiembre 2000, (fl.), *C. Gutiérrez 6968* (UCAM); El Tormento, 18°36'30" N, 90°46'50" W, 8 m, 16 Noviembre 2003, (fl.), *C. Gutiérrez 8034* (UCAM); 18 km al Este de la Ciudad del Carmen, 18°42'30" N, 91°40'10" W, 0 m, 28 Diciembre 2004, (fl.), *C. Gutiérrez 8406* (UCAM); 2 km NO de Chiná, 19°47'06" N, 90°30'19" W, 8 m, 27 Febrero 2006, (fl.), *C. Gutiérrez 9076* (UCAM); Los Ángeles, 18°13'00" N, 89°12'00" W, 200 m, 8 Abril 2006, (fl.), *C. Gutiérrez 9102* (UCAM); Estación Biológica de Hampolol, 19°56'34" N, 90°22'35" W, 09 Mayo 1998, (fl.), *R. V. Quero González & P. Zamora 14* (UCAM); 5 km desviación rumbo a Palizada, 17°58'00" N, 91°46'00" W, 4 Agosto 1992, (fl.), *P. Simá et al. 1643* (CICY); 16 km de Palizada hacia el entonque a Escárcega, 18°09'00" N, 92°07'25" W, 2 Diciembre 2000, (fl.), *P. Simá et al. 2552* (CICY); 3 brazos, carretera Villahermosa-Escárcega, 18°13'27" N, 91°28'37" W, 9 Junio 1983, (fr.), *E. Góngora 595* (CICY); El Bomal, 19°19'30" N, 90°42'40" W, 0 m, 14 Agosto 1983, (fr.), *E. Góngora 1126* (CICY); Calakmul área ruinas aguada principal, 18°07'00" N, 89°48'40" W, 23 Febrero 1994, (fr.), *J. M. Kantún 272* (UCAM); 8 km al N de Calakmul, 18°08'47" N, 89°47'00" W, 199 m, 13 Julio 1997, (fr.), *E. Martínez et al. 27704* (UCAM); 3 km al NE de Narciso Mendoza, 18°15'00" N, 89°26'00" W, 250 m, 13 Marzo 1998, (vg.), *E. Martínez et al. 30364* (UCAM); 3 km al NE de Narciso Mendoza, 18°15'00" N, 89°26'00" W, 250 m, 14 Marzo 1998, (fl.), *E. Martínez et al. 30403* (UCAM); Palizada, 2-28 Julio 1939, (fl.), *E. Matuda 3837* (A, MEXU, NY); Km 17 carretera Champotón a Escárcega, 19°11'50" N, 90°43'45" W, *F. May et al. 881* (CICY); Km 28 carretera Champotón a Escárcega, 19°06'00" N, 90°43'40" W, 3 Agosto 1993, (fr.), *F. May et al. 884* (CICY); Km 10 al W del límite Campeche-Tabasco, p. Usumacinta, 18°37'00" N, 90°50'50" W, 3 Agosto 1993, (fl.), *F. May et al. 902* (CICY); a 3.5 km del poblado e Bethania, 19°54'20" N, 90°20'50" W, 12 Mayo 2010, (fr.), *E. C. Puc Garrido et al. 6* (UCAM); 3 km antes de Nuevo Coahuila, junto al puente del río Candelaria, 17°53'30" N, 90°47'35" W, 27 Junio 1984, *A. Puch 1352* (CICY); 5 km desviación rumbo a Palizada, 17°58'00" N, 91°46'00" W, 0 m, 4 Agosto 1992, (fr.), *P. Sima et al. 1643* (CICY); Champotón, [19°21'39" N, 90°42'41" W], 7-15 Julio 1932, (fl.), *W. C. Steere 1911* (MICH); Champotón, [19°21'39" N, 90°42'41" W], 7-15 Julio 1932, (fl.), *W. C. Steere 1917* (MICH); Champotón, [19°21'39" N, 90°42'41" W], 7-15 Julio 1932, (fl.), *W. C. Steere 1925* (MICH, NY); Poxilá, 18°55'30" N, 90°43'50" W, 80 m, 20 Mayo 1985, (fr.), *E. Ucán 3948* (CICY, UCAM); Carretera blanca de Moquel y Zapote,

19°19'N, 90°35' W, 26 Mayo 1982, (fl., fr.), *P. Yam 217* (CICY, CIQRO); camino a Calakmul antes de llegar al km 12, 18°25'55" N, 89°53'00" W, 12 Mayo 1995, (fr.), *P. Zamora & J. A. Hernández 4339* (UCAM); Unidad de Evaluación y Monitoreo de la Biodiversidad de Hampolol, 19°56'34" N, 90°22'35" W, 16 Abril 1996, (fl.), *P. Zamora 4973* (CICY, UCAM); Calakmul, camino a la Aguada Grande, 18°07'00" N, 89°49'20" W, 8 Mayo 1996, (fr.), *P. Zamora & D. Menéndez 5031* (CICY, UCAM); Municipio Candelaria, a orilla de carretera y potrero, 6 Agosto 1996, (fr.), *P. Zamora 5192* (CICY); entre Candelaria y Venustiano Carranza, 17°54'25" N, 90°51'35" W, 9 Agosto 1996, *P. Zamora & D. Méndez 5335* (CICY, UCAM). **Chiapas:** Municipio Pichucalco, along east bank of Rio Coamapa above Rancheria Coamapa, 13 Septiembre 1944, (fl.), *C.L. Gilly & E. Hernández X.* (GH); Municipio Chicomuselo, 12 km AL NNO de Frontera Comalapa, camino a Chicomuselo, 660 m, 8 Abril 1985, (fr.), *R. Grether 1876* (OAX); a 5 km al NO de Crucero Corozal, [16°48'26" N, 90°55'33" W], 170 m, 14 Junio 1985, (fl.), *E. Martínez & G. Aguilar 15010b* (UCAM); Municipio Ocosingo, en estación Chajul a orillas del rio Lacantún, 150 m, 22 Julio 1992 (fl., fr.), *E. Martínez 25111* (XAL); Municipio de Tapachula, Puerto Madero, 0 m, 22 mayo 1986, (fl.), *E. Ventura & E. López 3706* (OAX). **Colima:** 24 km al E de Manzanilla, sobre la carretera a Tecomán, alt. 20msnm, 30 Junio 1961, (fl.), *Rzedowski 15488* (ENCB); **Guerrero:** Municipio Cuajinicuilapa, Punta Maldonado, [16°20'28" N, 98°32'43" W], 35 m, 26 Junio 1981, (fl., fr.), *J. Almazán & G. Campos 206* (FCME); Municipio Cuajinicuilapa, Punta Maldonado, [16°20'28" N, 98°32'43" W], 5 m, 26 Junio 1981, (fl., fr.), *J. Almazán & G. Campos 221* (FCME); Municipio José Azueta, Playa Linda, Zihuatanejo, [17°37'35" N, 101°32'41" W], 60 m, 6 Julio 1985, (fr.), *T. Chehaibar 59* (ENCB); El Cochero, Laguna de Coyuca, 18°00" N, 101°00", 1 m, 9 Mayo 2010, (fl.), *G. Díaz Garduño 70* (FCME); Municipio La Unión, 2.5 km al NE de El Sandial, [17°47'37" N, 101°37'42" W], 17 Enero 1989, (fl., fr.), *A. Díaz et al. 78* (FCME); Municipio Acapulco, Fraccionamiento Playa Escondida, orilla de la laguna de Tres Palos, [16°49'38" N, 99°45'57" W], 15 m, 5 Junio 1987, (fl.), *N. Diego 4029* (FCME); Municipio Acapulco, El Embarcadero, orilla de la laguna de Tres Palos, [16°49'38" N, 99°45'57" W], 10 m, 5 Junio 1987, (fl., fr.), *N. Diego 4049* (FCME); Municipio Acapulco, Ciudad de Tres Palos, orilla de la laguna de Tres Palos, [16°49'38" N, 99°45'57" W], 10 m, 8 Junio 1987, (fl., fr.), *N. Diego 4192* (FCME); Municipio Petatlán, Laguna el Carrizal, [17°11'47" N, 100°47'14" W], 20 m, 4 Julio 1989, (fl.), *N. Diego 5235* (FCME); Municipio Petatlán, Cerro del Carrizal, [17°11'24" N, 100°44'19" W], 10 m, 4 Julio 1989, (fl., fr.), *N. Diego 5329* (FCME); Municipio Cuajinicuilpa, 6 km al SE de Marquelia, rumbo a Tecoaapa, orillas del rio

Tila, [16°37'26" N, 98°50'04" W], 10 m, 28 Febrero 1991, (fl.), *R. M. Fonseca* 1945 (FCME); Ometepec, 29 Abril 1982, (fl., fr.), *G. Gaxiola* 453 (FCME); Cerca del poblado de la Parota, [18°21'34" N, 101°01'48" W], 170 m, 7 Mayo 1986, (fl.), *M. A. Gómez & L. Marquez* 109 (FCME); Municipio de la Unión, El Petatillo, 12 Agosto 1993, (fr.), *E. Guizar Nolazco* 2848 (UAMIZ); Isla Cuata, Laguna de tres palos, municipio de Acapulco, altitud 5 m, 29 Agosto 1984, (fl., fr.), *S. Gil* 98 (FCME); Municipio José Azueta, 1.5 km al NO del poblado El Sandial, 17°47' 50" N, 101°37'35" W, 260 m, 29 Marzo 1995, (fl., fr.), *M. Gual* 614 (FCME); Las Salinas, [17°25'31" N, 101°11'24" W], 9 Mayo 1898, (fl.), *E. Langlassé* 151 (G, US); Municipio Coyuca de Benítez, Llano Real, laguna de Mitla, [17°04'03" N, 100°20'13" W], 3 m, 31 Agosto 1984, (fl., fr.), *L. Lozada* 76 (FCME); Municipio Coyuca de Benítez, Arroyo el Zapote, laguna de Mitla, [17°04'03" N, 100°20'13" W], 5 m, 81 Julio 1985, (f l.), *L. Lozada* 539 (FCME); Municipio Coyuca de Benitez, El Carrizal (canal), Laguna de Mitla, 07 Septiembre 1985, (fr.), *L. Lozada* 678 (FCME); Municipio Benito de Juárez, camino entre Arenal de Pacos y las Salinas, 10 m, 3 Agosto 1986, (fl.), *L. Lozada* 951 (FCME); Municipio Coyuca de Benítez, Los Tamarindos, isla, laguna de Mitla, 18°99'99" N, 101°99'99" W, 04 Agosto 1986, (fl.), *L. Lozada* 999 (FCME); Municipio San Marcos, 0.5 km camino a Pesquería, laguna de Tecomate, [16°42'45" N, 99°20'34" W], 26 Septiembre 1990, (fr.), *L. Lozada* 1380 (FCME); Municipio San Marcos, Las Peñas, laguna de Chautengo, [16°39'00" N, 99°07'30" W], 28 Septiembre 1990, (fr.), *L. Lozada* 1420 (FCME); Municipio Cruz Grande, Camino a los Tamarindos-Cruz Grande, [16°39'23" N, 99°07'52" W], 400 m, 26 Abril 1986, (fl.), *F. Morales* 62 (FCME); Municipio Petatlán, EL Chical, margen de la laguna San Valentín, 1 m, 9 Julio 1990, (fl., fr.), *L. Rico A.* 6060 (FCME); Municipio Acapulco de Juárez, SE de Punta de Casa, 13 Junio 1994, (fl.), *G Rivas* 96 (FCME); Municipio Coyuca de Benítez, 3 km de Coyuca, desviación las Salina, 16°58'06" N, 100°03'06" W, 5 m, 21 Noviembre 1986, (fl.), *L. Rodríguez* 320 (FCME); Municipio de Acapulco, orilla de la Laguna de tres Palos, [16°49'38" N, 99°45'57" W], 6 Julio 1966, (fl.), *Rzedowski* 22697 (ENCB); 10 km al este de San Jerónimo carretera Acapulco-Zihuatanejo, altitud 15 m, 30 Marzo 1982 (vg.), *Ma. De L. Segura V.* 64 (FCME); Municipio Acapulco, En Llano Largo, 3 km al SE de Puerto Marqués, 10 m, 28 Mayo 1986, (fl., fr.), *J. C. Soto Núñez* 12861 (IBUG). **Jalisco:** Municipio La Huerta, campos experimentales de la Escuela de Agricultura, 380 m, 21 Abril 1978, (fl.), *S. Carvajal Hernández* 748 (IBUG, XAL); Municipio La Huerta, México 19°26'00" N, 105°01'00" W, 3 m, 24 Septiembre 1992, (fl., fr.), *G. Castillo-Campos et al.* 9137 (XAL); Municipio La Huerta, La Manzanilla, 19°18'10" N, 104°48'30" W, 1 m, 7 Abril 1993, (fr.), *G. Castillo-*

Campos et al. 10847 (UCAM); Municipio Casimiro Castillo, Laguna del Rosario, 19°31'00" N, 104°31'40" W, 1450 m, 29 Junio 1993, (fl.), *G. Castillo-Campos et al. 11285* (UCAM, XAL); Arroyo de Chamela, 02 Julio 1974, s.f. (fl.), *Ch. Castellanos* (FCME); Municipio Cihuatlán, 2 km al NE de Melaque, [19°13'32" N, 104°42'13" W], 0-10 m, 2 Enero 1986, (fr.), *R. Cuevas y L. Guzmán H. 938* (IBUG, XAL); Municipio de La Huerta, La Manzanilla, [19°16'52" N, 104°47'16" W], 0 m, 29-30 Octubre 1997, (fr.), *E. Esparza et al. s.n.* (IBUG); Municipio de La Huerta, La Huerta, en el campo albergue de la Universidad de Guadalajara, Facultad de Agricultura, 15 Julio 1983, (fl.), *A. Flores N. 24* (IBUG); Río Chamela del dique del mar, 3 Agosto 1979, (fl.), *M. G. G. 170* (UAMIZ); Municipio de Casimiro Castillo, Rancho las Ramas, primera sección, 450 m, 14 Abril 1975, (fl.), *García González 1994* (IBUG); Ejido las Juntas, a 5 km noroeste de Vallarta, [20°41'49" N, 105°15'09" W], 8 Junio 1986 (fl.), *R. Herrera Llamas s.n.* (IBUG); Estación de investigación, experimentación y difusión Chamela, 15 Julio 1977, (fl., fr.), *J. A. S. Magallanes 703* (ENCB); Municipio La Huerta, Chamela (Propiedad del Dr. Uruqiza), 4 Julio 1978, (fl., fr.), *J.A.S. Magallanes 1120* (ENCB); Just east of Barra de Navidad, 19°14'N, 104°42'W, 0 m, 7 Abril 1951, (fl.), *R. Mcvaugh 11850* (US); Crucero de Tecomates, carretera Guadalajara-Barra de Navidad, [19°33'27" N, 104°30'08" W], 20 Septiembre 1980, (fl.), *R. Ochoa Vásquez s.n.* (IBUG); Municipio de La Huerta, ejido la Fortuna al NW de Chamela, [19°33'02" N, 105°3'24" W], 14 Agosto 1976, (fl.), *L. M. V. de Puga 16252* (IBUG); Municipio de La Huerta, en la Huerta poniente como a 30 m de el establo, 360 m, 6 Mayo 1981, (fl.), *G. Quintero Mora s.n.* (IBUG); Municipio Autlán, 3 km al S de Autlán, 19°44'15.48" N, 104°22'08" W, 15 Mayo 1976, (fl.), *S. Quintero N. s.n.* (IBUG); Municipio El Tuito, 1 km del crucero de Tehuamixtle, [20°14'37" N, 105°34'25" W], 30 m, 29 Mayo 1990, (fl.), *R. Ramírez Delgadillo et al. 2058* (IBUG, XAL); Municipio Vallarta, Boca Negra, 15 Septiembre 1996, (fl.), *R. Ramírez-Delgadillo et al. 3777* (IBUG); Municipio de La Huerta, La Huerta de la Universidad de Guadalajara, 9 Mayo 1981, (fl.), *Robles González s.n.* (IBUG); Municipio de La Huerta, albergues de la Huerta, 2 Mayo 1981, (fl.), *J. Sánchez Martínez s.n.* (IBUG); Municipio de La Huerta, La Huerta, [19°29'00" N, 104°39'00" W], 360 m, 5 Mayo 1981, (fl.), *H. Sánchez & H. René s.n.* (); Municipio La Huerta, La Huerta, [19°29'00" N, 104°39'00" W], 900 m, 14 Mayo 1981, (fl.), *C. Sánchez s.n.* (IBUG); 3-4 km al SE de Casimiro Castillo, potrero del Tepejilote, 19°38'10" N, 104°23'49" W, 26 Mayo 1989, (fr.), *F. J. Santana et al. 4421* (IBUG); winding road from Puerto Vallarta to Mascota through Las Palmas & Milpillas, 9 Abril 1980, (fl.), *R. Spjut & C. Edson 6132* (US); Municipio Tomatlán, estero de Mahajuas, 19°50'34" N,

105°22'08" W, 0 m, 15 Mayo 1998, (fl., fr.), *I. H. Toro et al.* 52 (IBUG); Municipio de La Huerta, La Huerta, en los campos experimentales de Universidad de Guadalajara, 400 m, 6 Mayo 1981, (fl.), *U. G. Torres Lara s.n.* (IBUG); Playa Melaque, [19°13'31" N, 104°42'15" W], 20 Mayo 1967, (fl.), *L. M. Villareal de Puga* 859 (IBUG); Municipio La Huerta, Boca de Iguanas, Bahía de Tenacatita, 6 Octubre 1974, (fl.), *L. M. Villareal* 6825 (IBUG); Municipio de Casimiro Castillo, al sendero del potrero de Casimiro Castillo, 350 m, 15 febrero 1977, (fr.), *s.c., s.n.* (IBUG). **Michoacán:** Distrito de Huetamo, Tacupa, [18°24'13.99" N, 100°40'47.82" W], 2-12-1934, (fl.), *G. B. Hinton* 5614 (G); Distrito de Huetamo, Tacupa, [18°24'13.99" N, 100°40'47.82" W], 3-23-1934, (fl.), *G. B. Hinton* 5819 (G, US); Villa Victoria, 300 m, 7 Octubre 1939, (fl.), *G. B. Hinton* 13904 (US). Ravines south of Coahuayana, 3-6 km north of San Juan de Lima, [18°45'30" N, 103°36'42" W], 50-120 m, 15 Marzo 1965 (fl.), *R. McVaugh* 23010 (ENCB); 1 mile a west of Coahuayana, 20 miles southeast of Tecoma, 25 Junio 1950, (fr.), *B. L. Turner*, 1970 (ENCB). **Nayarit:** Municipio Bahía de Bandera, Bahía de Banderas, 20°47'N, 105°15'W, 50 m, 25 Julio 1990, (fr.), *G. Castillo C & P. Zamora C.* 5806 (XAL). Vicinity of San Blas, 2 Octubre 1925, (fl., fr.), *R. S. Ferris* 5321 (US); Tepic, 20 Abril 1897, (fl.), *F. S. Maltby* 17 (US); María Magdalena, 26 Mayo 1897, (fl.), *T. S. Maltby* 164 (US-2); The Tres Marias Island, María Magdalena island, 26-28 Mayo 1897, (fl.), *E. W. Nelson* 4314 (US); San Blas, Tepic, 6 Junio 1897, (fl.), *E. W. Nelson* 4347 (US); Municipio Compostela a las fueras de Lo de Marcos, camino a las Playas Venados y Minería, 20°58' N, 105°23' W, 30 Julio 1990, (fl.), *O. Tellez V.* 12720 (FCME); San Blas, Tuxpan, 50 m, Mayo 1931, (fl.), *H. W. Viereck* 1189 (US). **Oaxaca:** Distrito Pochutla, El Botazo, La Bocana De Copalita, Bosque de galería 15°47'34" N, 96°3'39" W Altitud 40msnm, 05 Marzo 2003, (fl.), *M. Elorsa C.* 6437 (XAL); Municipio Tututepec, Laguna Pastoria, 0 m, 3 Agosto 1984, (fl.), *R. López G* 109 (OAX); Municipio Santiago Astata, Barra de la Cruz, Laguna del Potreron, 15°50'22" N, 95°58'20" W, 50 m, 31 Mayo 1998, (fl.), *J. Rivera H. et al.* 718 (OAX); 11 km al S de Pinotepa Nacional, 0 m, 18 Abril 1976, (fl.), *M. Sousa et al.* 5526 (US); El Llano a 20 km al E de Pinotepa Nacional, [16°12'35" N, 97°58'14" W], 220 m, 19 abril 1976, (fl.), *M. Sousa et al.* 5536 (ENCB, US); San Antonio a 17 km al W de Pochutla, 10 m, 21 Abril 1976, (fl.), *M. Sousa et al.* 5575 (US); Distrito de Juchitán, Las Anonas Chimalapa, a 4 km al SW de San Miguel Chimalapa, [16°41'48" N, 94°45'52" W], 100 m, 28 Octubre 1977 (fl.), *M. Sousa* 8692 (ENCB). **Quintana Roo:** a 2.78 km al N del poblado Zafarrancho, 19°32'14" N, 88°52'23" W, 88 m, 19 Marzo 2004, (fl.), *D. Álvarez & A. Ramirez* 8448 (MEXU); San Andrés, 4 km hacia Noh-Cah, 19°25'N, 88°09'W, 15-

16 m, 23 Septiembre 1985, *F. Balam* 326 (CICY); 9 km al N de Estero Franco, sobre el camino Ucum-La Unión, 17 Mayo 1985, (fl., fr.), *E. Cabrera et al.* 8401 (MEXU); a 1 km al S de Parque Chancanab, Isla Cozumel, 20°25'15" N, 87°00'50" W, 14 enero 1986, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera* 10514 (CICY, CIQRO); Ejido Caobas, 2 km al oeste de la caseta del ejército en el desvío de La carretera Tres Garantías-Tomas Garrido, 18°05'58" N, 89°03'55" W, 27 Mayo 1998, (fr.), *G. Carnevali et al.* 5081 (CICY, XAL); Ejido Caobas, 3-4 km al norte de Dos Aguadas por la vía hacia Caobas, 18°09'00" N, 89°10'20" W, 27 Mayo 1998, (fl.), *G. Carnevali et al.* 5091 (CICY); Ejido Caobas, un desvío de unos 7 km por carretera de terracería al oeste de la carretera hacia Tres Garantías, 18°47'18" N, 88°59'47" W, 28 Abril 1999, (fl.), *G. Carnevali et al.* 5441 (CICY); La Unión, campo militar, 17°53'50" N, 88°52'42" W, 29 Septiembre 1992, (fl., fr.), *G. Campos et al.* 2871 (CICY-2, UCAM); El Palmar, en el Río Hondo, 18°26'48" N, 88°31'47" W, 11 Mayo 1982, (fl.), *C. Chan & M. Burgos* 1470 (CICY); La Muertica, cerca de Tres Garantías, desviación carretera Chetumal-Escárcega, 19°08'00" N, 88°55'00" W, 20 m, 1 Agosto 2006, (fr.), *R. Duno de Stefano et al.* 2099 (CICY, MEXU, US); saliendo de Chetumal a Escárcega, 18°31'00" N, 88°29'00" W, 26 Marzo 1984, (fl.), *J. S. Flores* 10164 (CICY); camino a la estación de flora y fauna silvestre San Felipe Bacalar, 31 Marzo 1992, (fl.), *P. Macario & R. Ceballos* 224 (CICY); Ejido López Mateos, 18°38'19" N, 90°17'52" W, 22 m, 10 Agosto 1983, (fl.), *A. Puch* 1247 (CICY); San José de la Montaña, en la carretera al N de Tomás Garrido, 120 m, 9 Mayo 1982, (fr.), *M. Sousa et al.* 12363 (MEXU); a 10 km al S-SW de San José de la Montaña, 120 m, 9 Mayo 1982, (fr.), *M. Sousa et al.* 12367 (MEXU); A 18 kms al SE de Chunhuhub, 19°25'00" N, 88°34'10" W, 12 Abril 1980, (fl.), *O. Téllez* 2018 (CICY, CIQRO); a 31 km al Norte del entronque carretera Mérida via corta con carretera Chetumal-Felipe Carrillo Puerto, 19°03'00" N, 88°25'20" W, 9 Mayo 1980, (fl.), *O. Téllez & E. Cabrera* 2178 (CICY); a 18 kms al Norte de Chetumal, 18°38'30" N, 88°17'30", 10 Junio 1980, (fl.), *O. Téllez & E. Cabrera* 2461 (CICY); a 23 m al sur de laguna OM, sobre camino a Tomás Garrido, 7 Agosto 1980, (fr.), *O. Téllez & E. Cabrera* 3071 (CICY, NY). **Sinaloa:** Rio Piaxtla, 7 Marzo 1918, (vg.), *M. Narvaez Montes & A. Salazar* 159 (US); Municipio Mazatlán, Poblado de Barrón, Huerto familiar en orilla de cerco, 23°14'11" N, 106°24'15" W, 27 Mayo 1994, (fl., fr.), *E. Guízar Nolazco* 3177 (XAL); El Zapote, Mazatlán, s.f. (fl.), *J. G. Ortega* 1262 (ENCB); La Cruz, 1921 (fl.), *J. G. Ortega* 4156 (US); La Ramada, 1922, (fl., fr.), *J. G. Ortega* 4479 (US); Balboa, 1923, (fl.), *J. G. Ortega* 5143 (US); El Zapote, 1923, (fl., fr.), *J. G. Ortega* 5219 (US); Mazatlan, [23°13'33" N, 106°24'29" W], 1925, (fl.), *J. G., Ortega* 5617 (US);

Mazatlan, [23°13'33" N, 106°24'29" W], 1922, (fl.), *J. G. Ortega 4659* (US); Coacoyolitos, 20 m, 1925, (fl., fr.), *J. G. Ortega 5856* (US); vicinity of Culiacán, [24°48'22" N, 107°24'27" W], s. f. (fl.), *J. G. Ortega 6704* (US); Municipalidad de Culiacán, Sindicatura Baila, Santa María, [24°45'37.56" N, 107°43'6.69" W], 10 m, Diciembre 1926 (fl.), *J. González Ortega 6707* (G); Municipalidad de Mazatlán, Sindicatura Mar, Rincón de Urias, [23°14'7.31" N, 106°23'12.39" W], 20 m, Septiembre 1932 (fl.), *J. González Ortega 7077* (G); Municipalidad de Mazatlán, Sindicatura Mar, Mazatlán, [23°13'53.62" N, 106°24'31.29" W], Julio 1934 (Fl.), *J. González Ortega 7199* (G); Municipio de Mazatlán, Rancho de los Canobbio, Juantillos comunidad de San Marcos, sindicatura de la Noria, 10 Abril 1994, (fl.), *E. Guizar Nolazco 3144* (UAMIZ); Acaponeta, territorio de Tepic, 25 Junio 1897, (fr.), *J. N. Rose 1470* (US); Rosario, 6-10 Julio 1897, (fl.), *J. N. Rose 3162* (US); Rosa Morado, Tepic, 23 Junio 1897, (fl., fr.), *E. W. Nelson 4358* (US); vicinity of Mazatlan, [23°13'33" N, 106°24'29" W], 1 Abril 1910, (fl.), *J. N. Rose et al. 13852* (US); vicinity of Villa Union, 2 Abril 1910, (fl.), *J. N. Rose et al. 13950* (US); vicinity of Rosario, 4 Abril 1910, (fl.), *J. N. Rose et al. 14520* (US). **Tabasco:** Municipio Balancán, por la carretera w-0, por el ejido Apatzingan, Balancán, alt. 150 m, 04 Diciembre 1976, (fl.), *J. I. Calzada 2383* (ENCB); Municipio Centro, Carretera Ciudad del Carmén-Villahermosa a 30 kms al sur de Villahermosa, cerca de la població El Espino 18°15'11" N, 92°49'56" W, 10 m, 06 Agosto 2009, (fl.), *R. Duno de Stefano y Diego Angulo 2394* (CICY); 5 km al suroeste de Chablé, 17°49'00" N, 91°48'W, 50 m, 21 Enero 1999, (fl.), *C. Gutiérrez 6260* (UCAM, XAL); 2 km al suroeste de Chablé, 17°54'13" N, 91°47'59" W, 50 m, 31 Marzo 2001, (fl.), *C. Gutiérrez 7078* (UCAM). **Veracruz:** Municipio Tempoal, El Mirador, presa Paso de Piedras, 21°39' N, 98°07'W, 40 m, *J.I. Calzada et al. 6152* (XAL); Santa Fé, [19°12'35.47" N, 96°15'59.92" W], Marzo-Junio 1840, (fl.), *H. Galeotti 3252* (G); Parada San Andrés, Ejido Juan del Alfaro, 2 km SO de Paso del Toro (Desviación Alvarado-Vera-Cruz o Córdoba), 19°00" N, 96°10'W, 40 m, 14 Julio 1988, *G. Ibarra Manríquez 3243* (XAL). **Yucatán:** ± 7 km al sur de Yohaltun, sobre la carretera, 18°58'20" N, 90°17'30", 20 Febrero 1981, (fl.), *C. Chan 226* (CICY); borde de la aguada de Xnobekan, 30 enero 1956, (fl.), *O. G. Enríquez 383* (US). **GUATEMALA:** **Petén:** La Libertad and vicinity [16°46'50" N, 90°07'02" W], Agosto-Noviembre 1933, *M. Aguilar 21* (MICH); Santa Cruz, [16°17'52" N, 89°17'55" W], 27 -28 Marzo 1931, *H.H. Bartlett 12364* (MICH); Uaxactun to San Clemente, 30 Abril 1931, *H.H. Bartlett 12790* (MICH); Little Mountain Pine Ridge, [16°59'03" N, 88°48'16" W], 6 Mayo 1931, *H.H. Bartlett 13061* (MICH); Remate, Lake Petén, [17°01'17" N, 89°47'28" W], 25 Marzo 1933, (fl.),

C. L. Lundell 2090 (MICH); San Andrés, [16°58'02" N, 89°54'39" W], 6 Mayo 1933 (fl.), *C.L. Lundell 3182* (MICH); Remate, lake Petén, [17°01'44" N, 89°49'39" W], 6 Mayo 1933 (fr.), *C.L. Lundell 3242* (G, MICH); lake Petén, [17°01'44" N, 89°49'39" W], 6 Mayo 1933 (fr.), *C.L. Lundell 3243* (MICH); Little Cocquericot, [17°25'04" N, 88°36'55" W], 25 Mayo 1933 (fl.), *C. L. Lundell 4372* (MICH); laguna Petexbatúm (Láguna México), south of Sayaxché, 50 m, *J.A. Steyermark 46219* (MICH); Tikal, Parque Nacional, 5 Diciembre 1970, *R. Tún Ortiz 442* (MICH); Santa Elena, en alrededores de la aldea de Sacpuy, en km 23, [16°59'10" N, 90°03'13" W] 19 Mayo 1970 (fl.), *R. Tún Ortiz 1101* (EAP); nordwestliche Umgebung des Lago Petén Itzá: Sekundär-vegetation entlang der Straße ca. 0.1 km N der Lokalität, La Providencia (=La Trinidad), das ist ca. 2-3 km NNE-NE San José, ca. 150 m, 17°00'01" N, 89°53' W, 7.8.1993 (fl., fr.), *B. Wallnöfer & R. O. Frisch 5807* (M); NW-Ufer des Lago Petén Itzá: Sekundär-vegetation am Seeufer-Abhang direkt N des Chakmamantok-Felsen das ist 0,5 km NNW Zentrum von San José, 130-140 m, 16°59'12" N, 89°53-54' W, 30.11.1994 (fr.), *B. Wallnöfer 9574* (M). **Santa Rosa:** Pazifikküste, 3 km SE von Monterrico (ca. 20 km S von Taxisco) in Richtung Hawaii, 13°54'07" N, 90°27'55" W, 0-5 m, 23 September 1999, (fl., fr.), *H Förther et al. 10701* (M). **BELICE: Belice:** Gracie Rock, 27-28 Mayo 1974, (fl.), *J. D. Dwyer 12496* (TEFH). **Corozal:** Vicinity of Little Belize, 18°12' N, 88°24' W, 60m, 17 Marzo 1987, (fl.), *Gerrit Davidse & Alan E. Brant 32597* (ENCB); sin localidad precisa, 1931-1932, (fr.), *P. H. Gentle 207* (MICH); sin localidad precisa, s.f. (fl.), *P. H. Gentle 500* (MICH); sin localidad precisa, 1931-1932, (fl.), *P. H. Gentle 518* (MICH); San Andrés, Septiembre 1933, (fl.), *C. L. Lundell 5005* (MICH). **EL SALVADOR: Ahuachapán:** El Charcón, al Embarcadero Guayapa, 18 Julio 1979, (vg.), *K. de Riener 1608* (US-2). **Colón:** Abicinia, 60 km al NE de Sonaguera, 200 m, 6 Junio 1996, (fl.), *N. Pastor Estrada 1151* (EAP). **Comayagua:** Río Humuya, 7 kms al noreste de la Paz, la Paz de Comayagua, [14°18'56" N, 87°41'00" W], 7 enero 1982, (fl.), *B. K. Holst 694* (TEHF); Las Cañitas, 4 kms al este de Lejamaní, [14°22'33" N, 87°40'22" W], 18 Marzo 1983, (fl., fr.), *B. K. Holst 957* (TEHF); Valle de Comayagua, por las Cañas, 4 kms al sur de Comayagua, [14°25'17" N, 87°39'09" W], 30 Abril 1984 (fl., fr.), *B. K. Holst 1736* (TEFH). **Morazán:** matorrales de quebrada El Chimbo, SO de Tegucigalpa, 1800 m, 17 Marzo 1957, (fl.), *A. Molina R. 7759* (US); 1 km al NE de Valle de Ángeles, [14°9'5.20" N, 87°2'20.48" W], 12 .III.1963, (fl.), *A. Molina 11310* (G). alrededores la UNAH, Tegucigalpa, [14°05'10" N, 87°13'06" W], 30 Abril 1975, (fr.), *M. Sierra 80* (TEFH). **Santa Ana:** Municipio Metapán. Río Chimalapa, ca de 3-4 km al N de Metapán, cerca del Jícarao, 14°21' N, 88°28' W, 500 m, 18 marzo 2000, (fl., fr.), *J.*

L. Linares & C. A. Martínez 4991 (EAP). **Sin localidad precisa:** Sonsonate, Julio 1923, (fr.), *S. Calderón* 1695 (US); **HONDURAS: Choluteca;** vicinity of Cedeños, Fonseca gulf, [13°13'19" N, 87°26'49" W], 11 Octubre 1970 *A. Molina R. & A. R. Molina* 25883 (US). **Cortés:** Ulúa valley, near Villa Nueva, [14°01'46" N, 87°08'03" W], 60 m, 8 febrero 1952, (fl.), *P. H. Allen* 6355 (EAP); road to San Manuel, vicinity La Lima, [15°26'08" N, 87°55'23" W], 75 m, 29 Septiembre 1952, (fl.), *P. H. Allen & A. Chable* 6587 (EAP); pastures at roadside at Calpules, [14°44'32" N, 86°21'28" W], 2 Septiembre 1962, (fl.), *J. D. Dickson* 843 (EAP); roadside at junction of highway La Lima-Progreso with that to San Manuel, [15°24'23" N, 87°50'01" W], 3 Septiembre 1962, (fl.), *J. D. Dickson* 844 (EAP); Lima Vieja, 30 m, 20 Abril 1947, (fl.), *L. O. William & A. Molina R.* 12452 (EAP); Finca Zapote near La Lima, 30 m, 20 Abril 1947, (fl.), *L. O. William & A. Molina R.* 12466 (EAP). **Santa Barbará:** San Pedro Sula, [15°30'35" N, 88°01'39" W], 200 m, Enero 1890, (fl.), *C. Thieme* 5210 (US). **Yoro:** Coyoles Central. Dry roadside through thorny scrub, 22 May 1987 (fl., fr.), [15°24'35" N, 86°41'53" W], *S. Blackmore & M. Chorley* 4083 (TEFH); Camino a las Guanchias, 21 Abril 1971, *J. Mancías y J. Hernández* 1020 (TEFH). **NICARAGUA: Boaco:** N slope of cerro Mombachito and adjacent plain, between Cerro and main road (Boaco-Camoapa, 12°24'-25'N, 85°32'-33'W, 500 m, 8 Octubre 1979, (fr.), *W. D. Stevens & A. Grijalva* 14703 (US). **Managua:** along Hwy 8, ca. 4.7 Km NE of Masachapa, 11°48' N, 86°29' W, 60 m, 3 Diciembre 1978, (fl.), *W. D. Stevens* 11038 (S, US). **COSTA RICA: Guanacaste:** chaparral cercano a la playa de Samara, al sur de Nicoya, Pcia. Guanacaste, 23 Marzo 1963, (fl.), *A. Jiménez M.* 525 (US); Nicoya, Abril 1900, *Tonduz* 13892 (US-2); a large swampy area in the savanna region where the road to Bahía Sta. Elena leaves the Panamericana Highway about 10 km east of Bahía Santa Elena and about 20 km south of La Cruz, [10°54'10" N, 85°40'48" W], 250 m, 5 Enero 1964, *L. O. Williams et al.* 26676 (EAP). **PANAMÁ: Darién:** Río Lara, 6 Octubre 1966, (fl.), *J. A. Duke* 8848 (US). **COLOMBIA: Atlántico:** sabanas y vegas anegadizas del río Magdalena, 60 m, 10 Febrero 1934, *A. Dugand* 520 (US); orilla Ciénega de Sabanillita, 40-50 m, 22 Octubre 1943, (fl.), *A. Dugand* 729 (US); cerca de Arroyo Piedras, orilla de la laguna Guájaro en "Los Palmiches", 5 m, [10°28'19" N, 75°07'13" W], 15 Enero 1941, (fl.), *A. Dugand & R. Jaramillo* 2823 (US-2); entre Molinero y Arroyo de Piedras, 27 Julio 1943, (fl.), *A. Dugand & R. Jaramillo* 3299 (US); entre Palmar de Varela y Ponedera, finca "El Paraiso", [10°44'34" N, 74°44'39" W], 3 Febrero 1945, (fl.), *A. Dugand* 3657 (US); entre Palmar de Varela y Ponedera, hacienda El Paraiso, orillas del río Magdalena, [10°44'34" N, 74°44'39" W], 10 m, 8-10 Enero 1954, (fl.), *A. Dugand*

4714 (US); carretera a Puerto Colombia, en el "Bajo del Caney", kilómetro 8 a 9,5, [11°00'43" N, 74°51'20" W], 16 Julio 1961, (fl.), *A. Dugand* 5729 (US); Barranquilla and vicinity, [10°58'14" N, 74°50'12" W], 250 m, Julio 1927, (fl.), *Bro. Elias* 246 (US); Barranquilla and vicinity, [10°58'14" N, 74°50'12" W], Agosto 1929, (fl.), *Bro. Elias* 284 (US); Barranquilla and vicinity, [10°58'14" N, 74° 50'12" W], s.f., (fl.), *Bro. Elias* 1451 (US). **Bolívar:** Vicinity of Cartagena, [10°25'45" N, 75°29'34" W] , 1919, (fl.), *Bro. Heriberto* 267 (US); Calamar, [10°15'38" N, 74°55'39" W], 20 m, 23-24 Noviembre 1926, (fl., fr.), *E. P. Killip & A. C. Smith* 14700 (US); Soplaviento and vicinity, 5-10 m, [10°19'35" N, 75°04'28" W], 16 Noviembre 1926 (fl.) , *E. P. Killip & A. C. Smith* 14585 (US); Magangué, 40-45 m, [9°15'00" N, 74°46'00" W], 18-19 Enero 1928, (fl., fr.), *F. W. Pennel* 3936 (US). **Boyacá:** Maripí, [5°33'00" N, 74°01'00" W], Julio 1936, (f l.), *H. García* 5172 (US). **Cundinamarca:** 3 kilometers NW of Villeta along highway to Guaduas, [5°01'45" N, 74°31'55" W], 1150 m, 14 Agosto 1972, *A. S. Barclay et al.* 3684 (US); Villeta, sobre el ferrocarril, [5°00'11" N, 74°28'20" W], 1 Agosto 1944, (fl.), *H. García-Barriga* 11611 (US). **Guajira:** llanura al SE de Riohacha, km 8 a 10 de la carretera a Maicao, 10 m, [11°30'43" N, 72°50'12" W], 28-30 Enero 1964, (vg.), *A. Dugand* 6657 (US); en las márgenes del río Ranchería; 6 km al sur de Riohacha, [11°29'12" N, 72°54'18" W], 21 Abril 1964, (fl.), *C. Saravia T. & M. E. Saravia* 3687 (US). **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, 300 m, [11°10'43" N, 74°03'46" W], 19 Julio 1948, (fl.), *A. Barkley & J. Araque M.* 52 (US); Barro Blanco, [9°23'01" N, 74°37'55" W], 28 Noviembre 1945, (fl.), *O. Haught* 4743 (US); Santa Marta, Santa Marta, 11°10'43" N, 74°12'27" W, 1852 o 1853, (fl.) , *J. Linden* 940 (G); ciénaga, alrededores de Aguacoca, 50 m, 24 Mayo 1961, (fl.), *R. Romero-Castañeda* 9011 (AAU); Santa Marta, [11°14'33.48" N, 74°12'27.44" W], 33 m, 1899-1901, (fl.), *H. H. Smith* 104 (G, US); Gallinero en Socorro, 1851-1857, (fl.), *J. Triana* 4483 (US); Valle del Magdalena, 1866, (fl.), *J. Triana s.n.* (G). **Nariño:** Río Patia at the ford of camino between Rosario and Mercaderes, [1°40'20" N, 78°39' 14" W], 26-30 Julio 1944, (fl.), *J. A. Ewan* 15965 (US). **Santander:** Puerto Wilches, [7°20'47" N, 73°53'56" W], 29 diciembre 1936, (fr.), *Bro. Daniel* 1176 (US); San Bernadino, near Puerto Wilches, [7°20'47" N, 73°53'56" W], 29 Diciembre 1936, (fl.) *Bro. Daniel* 1180 (US). **Sucre:** Municipio Tolú; Arroyo Pichilin, carretera Tolú-Coveñas, Golfo de Morrosquillo, 0-5 m, 09°40'-50'N, 75°60'-70'W, 19 Septiembre 1990 (fr.), *M. B. Julio Betancur* 1931 (US); Municipio Tolú; Arroyo Villero, 20.5 Km Tolú-Coveñas, Golfo de Morrosquillo, 0-5 m, 09°40'-50'N, 75°60'-70'W, 18 Septiembre 1990 (fr.), *M. B. Julio Betancur* 1977 (US); Caño Ajiz (dat. De lat., y long., correspondientes a Carupano) Altitud: 580 m, 10°41' N,

63°33' W, 16 agosto 1997, (fr.), *Argelia Silva* 1381 (VEN). **Tolima:** Armero, entre Potreritos, 400 m, [4°58'10" N, 74°54'00" W], 6 Octubre 1940, (fl.), *J. Cuatrecasas* 10533 (US); Chicoral, 28 Febrero 1949, (fl., fr.), *O. Haught* 6326 (US). **Valle:** Plan del Valle, extremo N, entre Zaragoza y la Victoria, 950 m, 18 Noviembre 1946 (fl. fr.), *J. Cuatrecasas* 22991 (US); Plana del valle; Zarzal, Hacienda de el Medio, 100 m, 7 Octubre 1946, (fl.) *J. Cuatrecasas* 22130 (US); Municipio de Buga, margen derecha del río Cauca, junto a la Laguna de Sonsó, 900 m, 25 Febrero 1969 (fr.), *J. Cuatrecasas et al.* 27516 (US); sin localidad precisa, 1000 m, (vg.), *Frau E. Dryander* 619 (US); Palmira, 100 m, [3°34'59" N, 76°15'09" W], Septiembre 1937, (fl.), *J. M. Duque* 1543 (US); Tulúa, El Silencio, 1000 m, [4°05'20" N, 76°11'45" W], 4 Abril 1943, (fl., fr.), *E. Dryander* 2723 (US); Hacienda El Trejo, north of Palmira, 1050 m, 28 Diciembre 1938 – 5 Enero 1939, (fr.), *H. García B.* 6399 (US); "Guayabal", Zarzal, 900-920 m, [4°23'46" N, 76°03'49" W], 20 Julio 1922 (fl., fr.), *E. P. Killip & T. E. Hazen* 8374 (US); Cuenca del río Cali, cercanías de Peñas Blancas, 23 Enero 1963 (fl.), *López Figueras* 8434 (US); El Trejo, entre El Cerrito y Palmira, 1500 m, [3°40'25" N, 76°24'58" W], 28 Diciembre 1938-5 Enero 1939, (fl.), *H. García Barriga* 6376 (AAU); Hacienda El Trejo, north of Palmira, 1050 m, 28 Diciembre 1938 a 5 Enero 1939, (fl.), *H. García B.* 6404 (US); Guanabanal, along río Cauca, 1020-1040 m, 2 junio 1922 (fl.), *E. P. Killip* 6242 (US); Buga, "El Vínculo", government owned undisturbed preserved 2°forest, 950 m, [3°53'46" N, 76°16'50" W], 5 Mayo 1982, (fl.) *H. Murphy* 363 (US); Cerca de Calí, margen carretera, [3°25'00" N, 76°31'22" W], 19 Agosto 1939, (fl.), *E. Pérez Arbeláez & J. Cuatrecasas* 6335 (US). **Sin localidad precisa:** sin localidad precisa, 1760-1808, (fl.), *J. C. Mutis* 3540 (US); sin localidad precisa, 1760-1808, (fl.), *J. C. Mutis* 4917 (US). **VENEZUELA: Anzoátegui:** Caicara, [7°38'52" N, 66°10'30" W], 15 Enero 1950, (fl), *Hermano Gines* 4394 (US); en las orillas del río Neverí, cercanías de Barcelona, [10°06'58" N, 64°39'56" W], Enero 1942, (fl.), *F. Tamayo* 2080 (US). **Apure:** near la Guama, S of San Fernando de Apure, on road to San Juan de Payara, [7°53'28" N, 67°28'22" W], 18 Mayo 1964 (fl.), *F. R. Fosber* 45319 (US). **Aragua:** La Victoria, [10°14'05" N, 67°20'01" W], Mayo 1898, (fl.), *A. Jahn* 213 (US). **Carabobo:** Puerto Cabello, [10°27'55" N, 68°11'00" W], 24 Junio 1917, (fl), *H. M. Curran & M. Haman* 1142 (US); Mariara, [10°16'46" N, 67°42'50" W], 1893-1894, *Macquerys s. n.* (US); prope Colonia Tovar, [10°24'18" N, 67°17'26" W], 1856-1857, (fl.), *H. Pittier* 1875 (G); between Valencia and Maracay, 31 enero 1918, (fl.), *H. Pittier* 7725 (US); Maracay, [10°14'47" N, 67°35'45" W], 1928 (fl), *P. C. Vogel* 626 (M). **Distrito Federal:** around Caracas, [10°29'17" N, 66°54'33" W], 13 Agosto 1922, (fl., fr.), *H. Pittier*

10426 (G, US). **Falcón:** camino de El Alto a Tocuyo, fuera del parque y del refugio, 31 agosto-23 Noviembre 1993, *M. A. Ballester* 205 (VEN); Morón, [10°28'31" N, 68°12'35" W], 18 julio 1952, (fl.), *Hermano Gines* 4233 (US). **Guárico:** Río Guárico debajo de la represa, 11 Noviembre 1961 11, (fl.), *J. Blydenstein* 320 (VEN); along road to Calabozo, vicinity of El Sombrero, [9°23'01" N, 67°03'21" W], 19 febrero 1924, (fl.), *H. Pittier* 11452 (US); alrededores de Calabozo, [9°23'01" N, 67°03' 21" W], 24 febrero 1941, (fl.), *H. Pittier* 14735 (US). **Lara:** Dto. Palavecino. Buria. 330 m, 23 Marzo 1989, (fl., fr.), *Francisco Delascio-Luz Mara de Delascio* 13867 (VEN); near Barquisimeto, [10°03'39" N, 69°18'32" W], 18 Septiembre 1923, (fl.), *H. Pittier* 11178 (US); vicinity Barquisimeto, [10°03'39" N, 69°18'32" W], 1923, (fl.), *J. Saer* 38 (US). **Miranda:** Santa Lucía, [10°18'03" N, 66°40'33" W], 19 Junio 1917, (fr.), *H. M. Curran & M. Haman* 1101 (US); Tacarigua, 4 noviembre 1951, (fl.), *Hermano Gines* 4514 (US); Guinad Estate (Cardenas), Siquire valley, 500-1000 m, 19-24 Marzo 1913, (fl., fr.), *H. Pittier* 6002 (US); La Marquesa, near Guatire, [10°28'21" N, 66°3 2'06" W], 320 m, 12 Mayo 1918, (fl.), *H. Pittier* 7841 (US). **Monagas:** Zamuro Woods, 10 Km. north of Maturín, [9°49'56" N, 63°12'40" W], 23 Octubre 1948, (fl), *B. Maguire et al.* 27222 (US); along río Amana, NE of Santa Barbara, [9°35'47" N, 63°36'57" W], 180 -190 m, 11 Abril 1967, (fl.), *R. A. Pursell et al.* 8680 (US); eroded river botton between la Toscana and Chagumaryl, [9°49'09" N, 63°21'37" W], 100-125 m, 11 Mayo 1967, (fl.), *R. A. Pursell et al.* 8843 (US); Caicara, [10°06'37" N, 64°44'24" W], 15 Abril 1950, (fl., fr.), *F. D. Smith* 136 (US); Caicara, [10°06'37" N, 64°44'24" W], 1 Mayo 1950, (fl.), *F. D. Smith* 164 (US). **Nueva Esparta:** Salamanca, [11°03'19" N, 63°51'25" W], Agosto 195 3, (fl.), *Hermano Gines* 3661 (US); El Valle, [10°59'03" N, 63°53'00" W], 1 Jul io 1901,(fl.), *J. R. Johnston* 38 (M, US); El Valle, [10°59'03" N, 63°53'00" W], 30 J ulio 1901,(fl.), *O. O. Miller & J. O. Johnmston* 121 (US); El Valle, [10°59'03" N, 63°53'00" W], 30 Jul io 1901,(fl.), *O. Miller & J. O. Johmston* 242 (US). **Portuguesa:** Woods of the Mision de Turen, [9°14'55" N, 69°07'55" W], 8 Abril 1925, (fl.), *H. Pittier* 11738 (G, M, US). **Yaracuy:** sabana de Parra bei Yaritagua, östlinch Barquisimeto, [10°04'54. " N, 69°07'51" W], 400 m, 23 Marzo 1969, *B & F. Oberwinkler* 15162 (M); sin localidad precisa, 1920, (fl., fr.), *H. Pittier* 8757 (US). **Zulia:** Cultivado en el jardín botánico de Maracaibo y originario del Distrito Miranda: carretera Maracaibo-Altigracia, en el km 4 al norte del desvío de la carretera Maracaibo-Coro, [10°40'12" N, 71°38'02" W], 8 Septi embre 1977, (fl., fr.), *G. S. Bunting* 5380a (VEN); Dtto. Miranda: Carretera Maracaibo-Altigracia, en el km 4 al norte del desvío de la carretera Maracaibo-Coro, 08 Septiembre 1977, (fl., fr.), *George S. Butting* 5380b (VEN); Dtto. Colón carretera entre Encotrados y Santa Bárbara del Zulia, en km

9 al este de Encontrados, 23 Junio 1978, (fl.) *George S. Butting* 6498 (VEN); Dtto. Mara: vía entre Carrasquero y Playa Bonita, en el trayecto entre la carretera Carrasquero-Maracaibo y km 12 hacia Playa Bonita. Alt. 0-50 m, 11 Julio 1981, (fl., fr.), *George S. Butting* 10032 (VEN); sin localidad precisa, 1893-1894, (fl.), *Macquerrys s.n.* (US). **Sin Localidad Precisa:** sin localidad precisa, 31 Julio 1891, (fl.), *Egger* 3528 (US).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium lanceolatum* se distribuye en México (Campeche, Guerrero, Jalisco, Quintana Roo, Michoacán, Nayarit, Oaxaca y Veracruz), Guatemala (Petén y Santa Rosa), Belice (Belice y Corozal), El Salvador (Ahuachapán, Colón, Comayagua, Cortés, Morazán, Santa Ana, Santa Barbará y Yoro), Nicaragua (Boaco, Managua), Costa Rica (Guanacaste), Panamá (Darién) y en Sur América en Colombia (Atlántico, Bolívar, Boyaca, Cundinamarca, Guajira, Magdalena, Nariño, Santander, Sucre, Tolima, Valle) y Venezuela (Anzoátegui, Aragua, Carabobo, Falcón, Miranda, Nueva Esparta, Sucre, Yaracuy y Zulia). Crece en vegetación de selva decidua y semidecidua. Alt. 0-800 m. Sin embargo, en la costa Pacífico de México hay colecciones hasta los 1400 m. Ha sido colectada en flores y fruto durante todo el año en: vegetación secundaria, selva secas, selva baja inundable (tintal, solo en México), selva subcaducifolias y perennifolias.

Discusión. — *Pithecellobium lanceolatum* presenta hojas bigeminadas que la diferencian claramente del grupo con más de un par de pinnas por hoja (*P. bipinnatum*, *P. macrandrium* y *P. peckii*). Por el número de pinnas es similar a *P. furcatum*, *P. hymenaeifolium*, *P. insigne*, *P. johansenii* y *P. winzerlingii*. Carece del pecíolo y las raquillas aladas de *P. furcatum* o las hojas indumentadas de *P. johansenii*, los frutos son lisos y ligeramente curvos (rasgos ausentes en *P. winzerlingii* y *P. hymenaeifolium*). Sin duda, su mayor parecido es con *P. insigne*, que se ha llegado considerar un sinónimo. Sin embargo, existen diferencias entre ambos linajes (ver discusión *P. insigne*) que permiten reconocerlos como dos especies.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium lanceolatum* tiene una extensión de ocurrencia (EOO) de 5,031,585.35 km² basada en 211 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 50 km y el valor final de 267,500.00, que corresponde a la categoría de preocupación menos (LC). En conclusión, *P. lanceolatum* es considerada una especie en preocupación menor.

Nombre comunes y usos: *Pithecellobium lanceolatum* en Colombia recibe el nombre de espino de mono (José Cuatrecasas, Victor M. Patino, Ida Caldos 27516), en México en Campeche se le conoce como tucy (C. Chan 1136) y dziuche (C. Chan y J.S. Flores 498) y en Guerrero como timunché (Salvador Gil 98). Se emplea como leña (Misael Elorsa C. 6437) y como melífera (C. Chan 4614).



Figura22. Distribución geográfica de *Pithecellobium lanceolatum* (Willd.) Benth. (●).

Pithecellobium macrandrium Donn. Sm., *Bot. Gaz.* 40(1): 3. 1905.— TIPO: [Guatemala. Alta Verapaz] in silvis Cubilqu[ü]itz, Depart. Alta Verapaz, Guat., alt 350m, Jul. 1902, Nov. 1904, *Tuerckheim*, nn. 8193, 8667, ex Pl. Guat., etc., quas ed Donn. Sm. Lectotipo *Tuerckheim* 8193 (US576512), seleccionado por Barneby y Grimes (1997), isotipo: NY!, M!. (Figura 23)

Arbusto o árbol de 7 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas diminutas, ferrugíneas o glabrescentes; estípulas espiniformes 6.26 ± 3.13 (3-11) mm de largo, rara vez diminutas, glabras o escasamente pilosas, rectas, dispuesta en un ángulo de ca. 45 grados; hoja con más de un par de pinas y con muchos folíolos, 138.85 ± 54.46 (334-54) mm de largo, pecíolo de 17.53 ± 9.66 (4-23) mm de largo, suavemente canaliculado, ligeramente pubescente, una glándula crateriforme de ca. 1 mm de diámetro entre el primer par de pinas en posición adaxial, sésil o cortamente estipitada; raquis 80.34 ± 39.81 (35-212) mm de largo, ligeramente canaliculado, prolongado en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, glándulas entre pinas sobre la superficie adaxial 0.35 ± 0.09 (0.2-0.6) mm; la distancia entre raquillas se reduce en dirección proximal-distal, habitualmente de forma secuencial, raquilla proximal 36.84 ± 19.08 (9-

74) mm de largo, raquilla medial 51.32 ± 25.07 (18-118), raquilla distal 49.15 ± 20.85 (98-13), ligeramente caniculadas, pubescentes, glándulas estipitadas, diminutas, hacia el extremo distal, prolongadas en una proyección espiciforme en el extremo apical y abaxial; peciólulo casi ausente con un pulvínulo en el extremo basal, fuertemente plegado, glabro; láminas opuestas; lámina proximal 5.9 ± 1.63 (4.2-8.4) mm de largo, 2.38 ± 0.84 (0.8-3.3) mm de ancho, lámina medial 10.33 ± 2.42 (5.2-12) mm de largo, 3.18 ± 1.01 (1.4-4.3) mm de ancho, lámina distal 10 ± 2.69 (5-18) mm de largo, 3.27 ± 1.28 (1.6-4.6) mm de ancho; base asimétrica, redondeada, ápice mucronado cuando la forma de la lámina es oblonga y agudo cuando la forma de la lámina es ovada, glabro en ambas caras, nervadura broquidodroma en ambas superficies, 7-10 nervios secundarios. **Inflorescencias** espigas solitarias y faniculadas, axilares o terminales, 115.05 ± 33.97 (74-195) mm de largo; pedúnculo 72.47 ± 27.21 (35-128) cm, pubescente, canales o líneas longitudinales; bráctea floral triangular, persistente, 1.78 ± 0.31 (1.1-2.4) mm, ápice agudo, diminutamente seríceo en la cara abaxial. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado, 2.26 ± 0.33 (1.8-3.3) mm de largo, lóbulos diminutamente triangulares, 0.84 ± 0.15 (0.6-1.1) mm de largo, densamente seríceos en la cara abaxial, glabros en la cara adaxial; corola trompetiforme, 9.89 ± 1.24 (7.7-12.2) mm de largo, seríceo en la cara abaxial, glabra en la cara adaxial; lóbulos triangular-ovado, 3.38 ± 0.44 (2.5-4.2) mm de largo; estambres 44-84, androceo 40.65 ± 13.09 (25-68.5) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 15.81 ± 3.39 (11-21) mm de largo; ovario glabro sésil, estrechamente elipsoide. Fruto sesil, en perfil ondulado oblongo-estrecho o linear-amplio, comprimido, recto o ligeramente recurvado, obtuso, $5.5-9.5 \times 1.2-1.8$ cm, estrechamente elipsoide, ligeramente surcado lateralmente, glabro, 3-8 semillas, oblicuas, semi-imbricadas, elipsoides alcanzando de $14-18 \times 9.5-10$ mm, arilo cubriendo 50% de la semilla, pleurograma ausente

Material examinado: MÉXICO: Chiapas: a 2 km al N del Nuevo Guerrero, $16^{\circ}59'57''$ N, $91^{\circ}17'48''$ W, 190 m, 22 Junio 2002, (fr.), *G. Aguilar et al. 1534* (UCAM, MEXU); A 1 km de Nuevo México, al norte del poblado, $17^{\circ}01'04''$ N, $91^{\circ}19' 00''$ W, 176 m, 9 Julio 2002, (fl.), *G. Aguilar 1749* (UCAM, MEXU); Rancho Santa Teresita, a 1 km al O de la carretera Fronteriza del Sur, rumbo al arroyo, $16^{\circ}59'36''$ N, $91^{\circ}18'03''$ W, 166 m, 16 Julio 2002, (fl.), *G. Aguilar et al. 1894* (NY, M, MEXU); A 2 km al E de Lacanjá Chasayab, $16^{\circ}45'52''$ N, $91^{\circ}06'57''$ W, 325 m, 11 Agosto 2002, (fl.), *G. Aguilar M. 2091b* (UCAM, MEXU); Municipio Ocosingo, a 1 km al n del crucero da San Javier, 10 septiembre 2002, (fr.), *G. Aguilar et al. 2699* (MEXU); Municipio Ocosingo, alrededores del viejo poblado de Bonfil, $16^{\circ}49'N$, $91^{\circ}19'W$, 520 m, 17 diciembre 1976, (fl.), *J. I.*

Calzada 2968 (ENCB); Municipio Ocosingo, a 3 km al S de Benemérito de Las América, [16°28'42" N, 90°38'59" W], 100 m, 14 agosto 1984, (fr.), *E. Martínez & G. Aguilar et al. 7202* (MEXU); Municipio Ocosingo, a 2.02 km al NO del poblado de Nuevo Guerrero, 16°59'47" N, 91°18'01" W, 87 m, 7 diciembre 2003, (fl.), *G. Aguilar y G. López 8726* (MEXU); west side toll bridge across Rio Usumacinta along MEX 186, 22 Julio 1971, (fl.), *J. Dwyer et al. 207* (GH, NY); A 5 km al S de Crucero Corozal, sobre la carretera fronteriza del sur, 250 m, 21 Abril 1985, (fl.), *E. Martínez S. M-12228* (UCAM); Municipio Palenque, a 20 km al SE de Palenque camino Chacala, [17°24'44" N, 91°49'24" W], 120 m, 6 septiembre 1985, (fl.), *E. Martínez 13347* (ENCB); a 5 km al SE de Crucero Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum, 200 m, 12 Junio 1985 (fl.), *E. Martínez & G. Aguilar 12449* (CIQRO); a 5 km al NO de Crucero Corozal, 170 m, 14 Junio 1985, (fl.), *E. Martínez S. & G. Aguilar 15044b* (UCAM); Municipio Ocosingo, en arroyo Agua Azul de 3 m al W de Frontera Corozal, [16°48'53" N, 90°53'12" W], 110 m, 15 Enero 1986, (fl.), *E. Martínez 16260* (ENCB); Municipio de Ocosingo, Centro Arqueológico Bonampak, [16°42'19" N, 91°03'51" W], 4 junio 1982, (fl.), *J. Meave et al. 587* (ENCB); Municipio Ocosingo, 2 km al SW de Sto. Domingo, [15°49'53" N, 92°02'06" W], 30 Junio 1982, (fl.), *J. M. Quintanilla y A. Méndez 20* (GH); en ladera de camino a 2 km de Agua Azul, 19 septiembre 1979, (vg.), *O. Téllez y E. Martínez 835* (ENCB); Municipio Ocosingo, camino al poblado de Bonfil, 520 m, 22 noviembre 1976, (fl.), *P. E. Valdivia 2282* (ENCB); Municipio Ocosingo, 250 m, 23 noviembre 1976, (fl.), *P. E. Valdivia 2325* (ENCB). **Quintana Roo:** 7 km al S del entroke de carr. Villahermosa-Chetumal, sobre carr. a Balancán, (fl., fr.), *O. Téllez & E. Martínez 934* (BM). **Tabasco:** Acahual mediano al lado de la carretera Emiliano Zapata hacia Tenosique, 1 100 m antes del Puente Boca del Cerro, a 12 km de Arena de Hidalgo, [17°27'24" N, 91°36'01" W], 7 Octubre 1980 (fr.), *C. Cowan & M. A. Magaña 3224* (NY); a 5 km al N de Tenosique, [17°31'41" N, 91°25 '32.02" W], 22 septiembre 1979, (fr.), *O. Téllez & E. Martínez 928* (ENCB); Km 28.5 carretera Tenosique-Zapata, 3 Diciembre 1966, (fl.), *L. González & P. Hernández 226* (ENCB). **BELICE:** **Belice:** Old Northern Highway, mile 40.5, 17°53'N, 88°19'W., (fl., fr.), *R. Arvigo 650* (GH, MEXU, NY); 1.5 mi. W of Bermudian Landing, 17°34'01" N, 88°38' W, 13 Marzo 1992, (fl.), *M. J. Balick et al. 3305* (NY); mile 20 to 35, Northern Highway, 2 June 1974, (fl.), *J. D. Dwyer 12601* (ENCB, US); mile 34-35 Northern Highway, road leading from vicinity St. Anne, [17°51'30" N, 88°18'42" W], 3 June 1974, (fl.), *J. D. Dwyer 12628* (US); western highway, mile 30 Parrots' Wood, 17 September 1980, (fr.), *C. Whitefoord 2585* (BM, MEXU). **El Cayo:** Hummingbird Highway, south of Belmopan at ca. mile 38, 21 Junio

1973, (fl.), *J. D. Dwyer 11344* (NY); 2-5 miles north of Blancaneaux Lodge, Mount Pine Ridge, [17°02'13" N, 88°57'13" W], 12 Julio 1973, (fl.), *J. D. Dwyer 11639* (US); Camp 6, Junio-Agosto 1936, (fl.), *C. L. Lundell 6536* (NY); along dirt road from Georgesville into the foothills of the Maya Mountains 2 mi. S of the turn-off to San Antonio, [17°04'39" N, 89°01'30" W], 1 Diciembre 1977. (fl.), *C. H. Ramos A. & V. A. Funk 518* (NY, MEXU); 24 km al N de Augustine, [17°10'53" N, 88°58'9" W], 350 m, 2 Septiembre 1973, (fr.), *M. Sousa 4189* (ENCB, MEXU); a 7 km al N de la desviación a San Antonio, en el camino a Augustine, 90 m, 29 noviembre 1981, (fr.), *M. Sousa et al. 12094* (MEXU). **Orange Walk:** between London and Rancho along the old Northern Highway to Maskall; ca. 17°58' N, 88°24' W, 50 m, 20 March 1987, (fl.), *G. Davidse & A. E. Brant 32909* (MEXU, NY); a 25 km al S de Orange Walk, 31 Agosto 1973, *M. Sousa 4163* (MEXU); a 10 km antes de Orange Walk, en Brasil Farm, 30 Abril 1982, (fr.), *O. Téllez V. 5644* (MEXU); Hillbank, sin fecha, (fl.), *H. W. Winzerling* [tree n° 107]. **Toledo:** On the road 34 km to the north of the Esso Petrol station between Punta Gorda and San Antonio toward Belmopan and Belice City, 11 Marzo 1992, (fl.), *D. J. Macqueen 476* (K, MEXU, NY); Punta Gorda, [16°05'50" N, 88°48'36" W], 9 Octubre 1933 (fl.), *W. A. Schipp 1218* (A, NY). **GUATEMALA: Alta Verapaz:** vicinity of Secanquím, 250-600 m, *O.F. Cook & C. B. Doyle 85* (US); vicinity of Secanquím, 300 m, 21 mayo 1905, (fl.), *H. Pittier 332* (NY, US); along río levolay between río Apia and río Soctelá, 8-10 miles northwest of Cubilgüitz, 200-210 m, 14 Marzo 1942, (fr.), *J. A. Steyermark 45035* (US); along río levolay, north and south of Finca Cubilqüitz to Quebrada Diablo, 300-350 m, 06 Marzo 1942, (vg.), *J. A. Steyermark 44747* (GH); Cubilqüitz, [15°40'12" N, 90°25'41" W], 350 m, Agosto 1907, (fl.), *H. von Tuerckheim II 1884* (US-4); Cubilqüitz, 350 m, Noviembre 1904, (fl.), *H. von Tuerckheim 8667* (US-4). **Izabal:** sin localidad precisa, 8 Julio 1975, (fl.), *Dunn & LeDouex 21983* (ENCB, NY); río Motagua, km 221 on CA-9, near Los Amates, [15°15'18" N, 89°05'52" W], 30 junio 1970, (fl.), *W. E. Harmon & J. D. Dwyer 2862* (ENCB, US). **Petén:** Dolores, in bajo west of the road, between km 85/86, [16°31'24" N, 89°25'16" W], 28 Septiembre 1961, (fr.), *E. Contreras 2987* (LL, NY); La Cumbre, km 138 on Cadenas Road, [16°04'37" N, 89°20'36" W], 3 Agosto 1969, (fl.), *E. Contreras 8845* (NY); Santa Elena, en orillando el camino para Santa Ana, a km 23, lado saliente, fl. 3 Noviembre 1970, (fl.) *R. Tún Ortíz 1424*, (BM, US).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium macrandrium* se distribuye en México (Chiapas y Tabasco), Belice (Belice, El Cayo, Orange Walk District y Toledo) y Guatemala (Alta Verapaz, Izabal y Petén). Crece en sabanas con *Pinus* y palmas, en

selvas alta perenifolia y ribereñas y en vegetación secundaria. Atl. 0-350 metros.

Discusión. — *P. macrandrium* forma parte del grupo de las especies del género *Pithecellobium* sección *Spicatae* con más de un par de pinnas por hoja. Se distingue de los otros miembros, de este grupo, en los siguientes rasgos: a diferencia de *P. bipinnatum* y *P. peckii* sus folíolos son más pequeños y presenta mayor número de pinnas.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium macrandrium* tiene una extensión de ocurrencia (EOO) de 74,792 km² basada en 23 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 5 km y el valor final de 500,00 km², que corresponde a la categoría de vulnerable amenazada (VU) ya que además este valor de área de ocupación menor a 2,000 km² esta asociado al menos dos de los puntos a-c: severamente fragmentada (a) y una disminución continua, observada, inferida o proyectada en las criterios i-v. En conclusión, *P. macrandrium* es considerada una especie vulnerable (VU) según los criterios B2ab(i-v).

Nombre comunes y usos: En Belice se conoce como puma (*Arvigo 650*) y prickle wood (*Winzerling [tree n° 107]*), motilla en Guatemala y saquil cuix en México (Barneby y Grimes, 1997). Se usa como antipirético en casos de niños con sarampión (*Arvigo 650*).



Figura23. Distribución geográfica de *Pithecellobium macradrium* Donn. Sm. (●).

Pithecellobium peckii S. F. Blake. *Contr. Gray Herb.*, 52:71. 1917. Tipo: "BRITISH

HONDURAS [Belice]: in wet ground, without definite locality, 1905-07, M. E. Peck 738, Holotipo: GH.!" (Figura 24).

-*Pithecellobium piistacifolium* Standley, Paul. *Publ. Carnegie Inst. Wash.* 461(4): 59-60. 1935. As "*Pithecolobium*"-"British Honduras: River bank Rio Grande, January 3, 1934, W. A. Shipp 1260 (No. 733,653 type)"- Holotipo, FI; isotipos, BM! K!.

Árbol, hasta 10 m de alto, armado en cada nodo de ramas grises caniculadas con lenticelas pálidas, con un par de estípulas espinescentes engrosadas conforme ascienden, glabrescentes, excepto por pubescencia microscópica cerca del área de pinna-pulvinio y pulvinio y por un pequeño penacho en el ángulo basal anterior del nervio central; estípulas espiniformes 2.55 ± 1.22 (1.4-5) mm de largo, glabras o escasamente pilosas, rectas, dispuesta en un ángulo de ca. 45 grados; hoja compuesta, portando de 56 a 66 folíolos distribuidos en raquillas de 4 a 6 por hoja, 96.1 ± 11.48 (88-109) mm de largo; pecíolo de 23.14 ± 8.11 (13-27) mm de largo y raquis 24.3 ± 9.2 (14.5-32) mm, caniculados, glabros. El raquis termina en una proyección espiniforme corta en el extremo apical y abaxial y presenta glándulas crateriformes y estipitadas, entre raquillas, 0.56 ± 0.15 (0.4-0.7) mm; raquillas acrescentes, raquilla proximal 30.5 ± 1.73 (29-33) mm de largo, raquilla distal 49.6 ± 9.3 (37-56) mm de largo caniculadas, prolongadas en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, ligeramente pubescente en especial en la base o glabra y con un pulvínulo fuertemente plegado en la unión de la lámina foliolar, glándulas entre folíolos son ausentes, en la mayoría de los casos, a veces se encuentran una o dos estipitadas en el apice; peciólulo casi ausente; láminas opuestas, elípticas, obovada-elípticas, angostamente elíptica, folíolos generalmente acrescentes, folíolo proximal 12 ± 3.1 (8-16.5) mm de largo, 5.56 ± 1.62 (4-8.3) mm de ancho, folíolo distal 17.71 ± 3.59 (13-23) mm de largo, 57.14 ± 1.28 (4-8) mm de ancho, base atenuada, asimétrica, ápice obtuso, rara vez retuso, glabro en ambas caras, o ligera y diminutamente indumentado, nervadura broquidódroma conspicua en ambas superficies, 5-6 venas secundarias. **Inflorescencias** en espigas, solitarias, 15-35 mm de largo; bráctea floral triangular, persistente, 0.6-0.9 mm de largo. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado, 1.1-1.3mm de largo, 1-1.2 mm ancho, lóbulos diminutamente triangulares ± 0.2 mm de largo; Corola 6.5 mm, lóbulos 1-1.5mm, estambres 30-32, estambres 18-19 mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 7.5-9 mm de largo; ovario oblongo ovoide, densamente indumentado elevado sobre una estípita

0.2-0.3 mm. **Fruto** sésil fuertemente decurvado, 110-175 mm de largo, valvas coriáceas portando de 10 a 12 semillas, 7.5-15 mm largo, 6-12 mm ancho, arilo cubriendo una porción importante de la semilla, pleurograma ausente.

Material examinado: BELICE: Distrito De Toledo: *Percy H. Gentle 5154* (US); Punta Gorda, 16°10'26" N, 88°53'50" W, 20 m, 17 Abril 2009, (vg.), *S. W. Brewer 4814* (MO). **Sin Localidad Precisa:** *M. E. Peck 829* (GH).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium peckii* se distribuye en Belice (Toledo). Crece en bosques ribereños de las tierras bajas en Pine Ridge a lo largo de los ríos Grande y Golden. Su fenología es poco conocida, ha sido colectada en flor enero, se han observado pocos frutos.

Discusión. —*P. peckii* forma parte del grupo de las especies del género *Pithecellobium* sección *Spicatae* con más de un par de pinnas por hoja. Se distingue de los otros miembros en los siguientes rasgos: a diferencia de *P. macrandrium* porque sus folíolos son más grandes y se presentan en menor número por pinna. Se distingue de *P. bipinnatum* por que sus folíolos son más pequeños y se presentan en mayor número por pinna.

Estatus de conservación (IUCN): (DD) *Pithecellobium peckii* no cuenta datos suficientes para realizar una evaluación de su estado de conservación. Sin embargo, el hecho de ser una especie endémica y circunscrita a una pequeña área del distrito de Toledo en Belice sugiere su riesgo.

Nombre comunes y usos: En Belice se conoce como palo de espina (*Gentle 5154*) y waika beans (Barneby & Grimes, 1997).



Figura 24. Distribución geográfica de *Pithecellobium peckii* S. F. Blake. (●).

Pithecellobium winzerlingii Britton & Rose, *N. Amer. Fl.* 23(3): 193. 1928. como "*Winzerlingii*". **Tipo:** [Belize. Orange Walk Distric], Western part of Orange Walk Dist., Marzo 1926, [Harry Williams] *Winzerling* 12 (US). (Figura 25).

-*Pithecellobium brownii* Standl., *Tropical Woods* 18: 30. 1929. **Tipo:** British Honduras [Belice]: Hillbank, 29 Julio, 1928, C. S. Brown 28 (F).

Arbusto o árbol de 5 m de alto; ramas jóvenes con lenticelas conspicuas, glabrescentes; estípulas espiniformes 7.2 ± 3.50 (2-14) mm de largo, rara vez diminutas, glabras o escasamente pilosas, rectas, dispuesta en un ángulo de ca. 45 grados; hoja bigeminadas, con cuatro folíolos, 57.5 ± 27.91 (19.9-113) mm de largo; peciolo de 11.26 ± 6.24 (4-30) mm de largo, profundamente canaliculado, ligeramente pubescente en especial en la base, prolongada en una proyección espiniforme corta en el extremo apical y abaxial, una glándula crateriforme de ca. 1 mm de diámetro en el extremo terminal y adaxial, estipitada o cortamente estipitada y con un pulvínulo en extremo distal fuertemente plegado, glabro; raquis ausente; raquilla de 8.13 ± 5.51 (4-30) mm de largo, profundamente canaliculado, prolongada en una proyección espiniforme en el extremo apical y abaxial, glándula en el extremo terminal y adaxial ausente, ligeramente pubescente en especial en la base o glabro y con un pulvínulo en extremo distal fuertemente plegado, glabro; peciólulo casi ausente; láminas opuestas, elípticos, obovado-elípticos, angostamente elíptico, $37.19.19 \pm 28.22$ (14.5-107) mm de largo, 17.75 ± 8.3 (7-50) mm de ancho, base atenuada, asimétrica, ápice obtuso, rara vez retuso, glabro en ambas caras, o ligera y diminutamente indumentado,

nervadura broquidódroma conspicua en ambas superficies, 7-9 nervios secundarios. **Inflorescencias** racimosos de espigas, solitarias, 34.09 ± 13.12 (16.5-63) mm largo; pedúnculo 18.24 ± 7.78 (5-37) mm de largo, ligeramente pubescente, con líneas o canales longitudinales; bráctea floral triangular, persistente, ca. 0.05 mm de largo, ápice agudo, estrangulosa en la cara abaxial. **Flores** pentámeras, perfectas; cáliz campanulado, 1.3 ± 0.25 (0.9-1.9) mm de largo, lóbulos diminutamente triangulares, 0.4 ± 0.1 (0.3-0.5) mm de largo, densamente seríceo pubescente externamente, glabra internamente; corola trompetiforme, 5.75 ± 0.6 (4.7-7) mm largo, ligeramente seríceo pubescente en la cara abaxial, glabra en la cara adaxial; lóbulos triangular-ovado, 1.7 ± 0.3 (1.1-2.5) mm de largo; estambres 18-46, 20.03 ± 3.5 (11-27) mm de largo, unidos en la base formando un tubo de 11.33 ± 2.3 (5.7-13.8) mm de largo; ovario cilíndrico, densamente indumentado, sesil. **Fruto** usualmente uno, rara vez dos, sésiles, de 55.53 ± 4.48 (50-85) mm de largo, leñoso, curvado $\frac{1}{2}$ - $\frac{3}{4}$, sub-terete lateralmente, con el ápice muy agudo; verrucoso y diminutamente indumentado en la cara abaxial, hasta 8 semilla, oblongo-obovoides, 0.95-1.4 cm largo, 0.65-1 cm ancho, arilo cubriendo 50% de la semilla, pleurograma ausente.

Material examinado: MEXICO: Campeche: en los alrededores de la Ciudad del Carmen, sobre Avenida Camarón, Isla del Carmen, $18^{\circ}38'36''$ N, $91^{\circ}49'51''$ W, 0 m, 21 Septiembre 1987, (fl.), *E. Cabrera & H. de Cabrera 14540* (NY); en la ciudad del Carmen, $18^{\circ}38'36''$ N, $91^{\circ}49'51''$ W, 0 m, 23 noviembre 1987, (fl., fr.), *E. Cabrera 14861* (CICY); muy cerca de Atasta, carretera Ciudad del Carmen-Frontera, aprox. 26 kms al E de Ciudad del Carmen, $18^{\circ}37'15''$ N, $92^{\circ}04'15''$ W, 1 m, 9 Julio 2008, (fl., fr.), *R. Duno de Stefano et al. 2264* (CICY); ident, *R. Duno de Stefano et al. 2265, 2266, 2267* (CICY); km 6 carretera Ciudad del Carmen-Atasta, al final del puente sobre la Laguna de Términos, muy cerca del faro, $18^{\circ}07'38''$ N, $91^{\circ}54'04''$ W, 1 m, 3 Diciembre 2009, (fl.), *R. Duno de Stefano et al. 2308* (CICY); Ciudad del Carmen, carretera Ciudad del Carmen-Champotón, entrada al Jardín Botánico, $18^{\circ}38'34''$ N, $91^{\circ}48'45''$ O, 5 m, 7 Diciembre 2009, (fl.), *R. Duno de Stefano et al. 2330* (CICY, UCAM); Ciudad del Carmen, carretera del Carmén-Champotón, cerca de la entrada del Jardín Botánico, $18^{\circ}38'34''$ N, $91^{\circ}48'45''$ O, 5 m, 3 Noviembre 2009, (fr.), *R. Duno de Stefano et al. 2423* (CICY, UCAM); Atasta, carretera de Frontera a Zacatal, 26 diciembre 1976, (fl.), [$18^{\circ}37'15''$ N, $92^{\circ}04'15''$ W], 26 diciembre 1976, (fr.), *R. Grether 506* (MEXU); km 40 hacia la zona arqueológica de Calakmul, $18^{\circ}16'40''$ N, $89^{\circ}48'00''$ W, 16 marzo 1992, (fl.), *E. Ucán y L. M. Ortega 8102* (CICY). **Quintana Roo:** $\frac{1}{2}$ km al W de Ubero, $18^{\circ}57'13''$ N, $87^{\circ}37'07''$ W, 1 m, *R. Grether et al. 1309* (MEXU). **Tabasco:** a la orilla de

la carretera, km 436 de Villahermosa a Frontera, km 6.4 al sur del entronque a Ceiba, 18°19'45" N, 92°47'30" W, 5 noviembre 1978, 8fl.), *C. Cowan et al.* 1696 (CICY); arroyo Pantoja, 18°16'35" N, 92°38'40" W, 24 mayo 1999, (fl.), *M. A. Guadarrama* 6773 (CICY); lagunas de Mecoacán, [18°14'04" N, 93°04'48" W], 5 Agosto 1979 (fl., fr.), *J. López P. s.n* (ENCB-2); Nacajuca 18°20'24" N, 92°58'41" W, 15-20 m, 14 junio 1997, (fl., fr.), *A. Novelo R. & L. Ramos V.* 1937 (MO); 150 m al Sur del camino cruzando el río por un puente, a pie Km 45 rumbo de Paraíso a la Barra de Tupilco, 14 junio 1979, (fl., fr.), *M. A. Magaña & C. Cowan* 2308 (NY); río Tonalá, entre Agua Dulce y las Choapas, 18°10'04" N, 94°06'56" W, 5 m, 10 junio 1997, (fl.), *A. Novelo R. & L. Ramos V.* 1852 (MEXU, MO); aprox. 12 km al sur de la estación Biológica Tres Brazos, 18°25'15" N, 92°38'35" W, 5 m, 9 Julio 1998, (fl., fr.), *A. Novelo R. & L. Ramos V.* 2769 (MEXU, MO). **Veracruz:** Río Huezatlán Viejo. Laguna el Ostión, [18°09'255" N, 94°47'30" W], 0 m, 19 Diciembre 1971, (fl., fr.), *A. Lot* 1659 (MEXU, MO). **BELICE:** **Belice Distric:** carretera Orange Walk-Belmopan, 50 kilómetros al sur de Orange Walk, 17°42'27" N, 88°26'09" W, 15 Dic. 2012, (fl., fr.), *R. Duno de Stefano et al.* 2508 (CICY); road 1-1/2 miles past Belice City Cemetery, western Highway, 17°30'200", 88°12'58" W N, 21 Enero 1974, *J. D. Dwyer & R. Liener* 12049 (MO, US); western Highway near mile 4, 17°28'40" N, 88°14'48" W, 1 m, 26 Enero 1970, (fr.), *D. L. Spellman* 1494 (MO); entre la carretera y 7 millas camino a San Agustín, 6 Mayo 1982, *O. Téllez V. et al.* 5750 (CICY); along road from Belice City to Ladyville near the Haulover Bridge, 17°33'N, 88°15'W, 1 m, 9 Agosto 1992, (fl.), *R. D. Worthington* 21215 (NY). **Corozal:** sin localidad exacta, 1931-1932, (fl., fr.), *P. H. Gentle* 125 (NY, US). **El Cayo:** ca. 2 mi from Central Farm at Spanish Lookout, 17°13'43" N, 88°59'23" W, 80 m, 17 Marzo 1974, *L. Dieckman* 116 (MO). **Orange Walk:** 10 km después de Belice, por la carretera Belice-Orange Walk, 17°32'30" N, 88°16'00" W, 0 m, 15 Noviembre 1980, (fr.), *J. I. Calzada et al.* 6920 (CICY); Northern River, Diciembre 1933, (fr.), *P. Gently* 989 (NY, MICH, MO, P); western part of Orange Walk District, Marzo 1926, (fl.), *H. U. Winzerling* 12 (US); sin localidad precisa, 1926, (fl.), *H. W. Winzerling* III.8 (US). **Stann Creek:** Stann Creek Beach, Ocean Beach, 0-5 m, 22 Marzo 1967, (fr.), *T. S. Elias et al.* 511 (MO); Mullins River-Stann Creek road [17°06'43" N, 88°19'25" W], 10 Agosto 1940, (fl.), *P. Gently* 3366 (NY); Stann Creek, 3 m, [16°36'07" N, 88°31'40" W], 2 Octubre 1929, (fl.), *W. A. Schipp* 339 (MICH, NY). **Sin Localidad Precisa:** sin localidad precisa, s.f. (fl.), *P. H. Gently* 484 (MICH). **HONDURAS: Atlántida:** Refugio de Cuero y Salado, barra de Salado a Barra de Cuero, 10 Julio 1991, (fl.), *C. Nelson* 11212 (TEFH); Refugio Nacional de Vida Silvestre, Barra de Cuero y Salado, 32 km oeste de

la Ceiba, estero de García y Toro, [15°46'41" N, 87°29'22" W], 0 m, Mayo-Agosto 1989, (fl., fr.), C. Soto V. 1072 (TEFH). **Colón:** Trujillo, [15°54'59.12" N, 85°57'21.20" W], 13 Agosto 1980, (fl.), J. Saunders 571 (NY). **Islas de la bahía:** Islas de Roatán, camino al O de Flowers Bay, [16°18'36" N, 86°33'19" W], 17 Septiembre 1982, (fl.), C. Nelson 8483 (TEFH).

Distribución y ecología.— *Pithecellobium winzerlingii* se distribuye en México (Campeche, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán), Belice (Corozal, El Cayo, Orange Walk y Stann Creek) y Honduras (Colón e islas de la bahía). Crece en vegetación tipo manglar, selva subperennifolia inundable o ribereña, Alt. 0–25 m. Es bastante abundante a lo largo de la Laguna de Términos y toda la vertiente del Golfo del Istmo de Tehuantepec hasta Coatzacoalcos (Veracruz) y en Belice hasta en norte de Honduras. Ha sido colectada en flores y fruto en noviembre, marzo y julio.

Discusión. — *Pithecellobium winzerlingii* fue incluida en la sinonimia de *P. lanceolatum* (Standley, 1946; Schery 1950; Stevens *et al.* 2001). Sin embargo, se diferencian por tener una inflorescencia más corta, con menos flores y dispuestas hacia el ápice y no a lo largo de la misma. Además las flores son más pequeñas, los lóbulos del cáliz más pequeños y sobre todo el fruto tiene la superficie verrucosa (vs. lisa). El tipo de *Pithecellobium brownii* Standley (Belice) muestran una densa pubescencia en los folíolos ausente en los especímenes mexicanos y un fruto más verrucoso (Dwyer & Liener 12049 y Percy 125 NY). Esta es la diferencia cualitativa más evidente entre ambas poblaciones pero también tiene estructuras reproductivas más pequeñas: inflorescencia 20-30 mm de largo vs. 30-90, cáliz 0.6 mm de largo vs. 0.6-1.7, tubo de los estambres 10-12 mm vs 9-11 mm.

Estatus de conservación (IUCN): *Pithecellobium winzerlingii* tiene una extensión de ocurrencia (EOO) de 169,378 km² basada en 23 registros, correspondiente a una categoría de preocupación menor (LC). En el caso del área de ocupación (AOO), el tamaño de la celda asignado fue de 10 km y el valor final de 1,900 km², que corresponde a la categoría de vulnerable (VU) ya que además este valor de área de ocupación menor a 2,000 km² esta asociado al menos dos de los puntos a-c: severamente fragmentada (a) y una disminución continua, observada, inferida o proyectada en las criterios i-v. En conclusión, *P. winzerlingii* es considerada una especie vulnerable (VU) según los criterios B2ab(i-v).

Nombre común y usos: En Belice se conoce como red fowl (C. S. Brown 28), bastard

logwood y lagwood bush (*Gentle 3366*). Sin uso conocido.



Figura 25. Distribución geográfica de *Pithecellobium winzerlingii* Briton & Rose (●).

