

KLAR ON BERTT ATRE
ADTOLNTE AJ SO



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis filogenético del género
Brachistus Miers (Solanaceae).**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JUAN CARLOS MONTERO CASTRO

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARIO SOUSA PEÑA

MEXICO. D.F.

FEBRERO

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Ciudad Universitaria 16 noviembre del 2000

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Análisis Filogenético del
Género Brachistus Miers. (Solanaceae)"

realizado por Juan Carlos Montero Castro

con número de cuenta 8119598-1 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

/ Director de Tesis
Propietario

Dr. Mario Sousa Peña

/ Propietario

M. en C. Jaime Jiménez Ramírez

/ Propietario

M. en C. Martha J. Martínez Gordillo

/ Suplente

M. en C. Rosa María Fonseca Juárez

/ Suplente

M. en C. Susana Valencia Avalos

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología



Edna María Suárez Díaz

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

Dra. Edna María Suárez Díaz

Análisis filogenético del género *Brachistus* Miers (Solanaceae).

JUAN CARLOS MONTERO CASTRO.

Instituto de Biología

Universidad Nacional Autónoma de México

A mi hija, por la fuerza que me trasmite día a día.

Agradecimientos.

Al Director del IBUNAM Dr. Héctor M. Hernández Macías y al Jefe de Departamento de Botánica del IBUNAM Dr. Miguel Ulloa Maldonado, por permitir la realización de este trabajo en sus instalaciones.

Al Secretario Técnico del IBUNAM Dr. Guillermo Salgado Maldonado, por permitir el acceso al Microscopio Electrónico de Barrido.

A La Biol. Sara Fuentes Soriano, por el asesoramiento técnico en el uso del Microscopio Electrónico de Barrido.

A Dr. Mario Sousa Peña por la dirección de este trabajo y su apoyo académico que me ha permitido seguir adelante.

Al Jefe del Herbario Nacional de México M. en C. Mario Sousa Sánchez por su cooperación y apoyo con el que he contado durante todo este tiempo.

A la Encargada del programa de préstamos del Herbario Nacional de México Biol. Ma. del Rosario García Peña, por conseguir el material herborizado de los diferentes herbarios de México y el extranjero.

A los Curadores de los siguientes herbarios MEXU, XAL, ENCB, CHAPA MO, US, GH, A, F, UC, P, BM, NY, por el préstamo del material herborizado.

Al Dr. Oswaldo Téllez Valdéz, por su ayuda con las salidas al campo.

Al M. en C. Pedro Mercado Ruaro por su asesoría técnica en el laboratorio.

Al M. en C. Jaime Jiménez Ramírez, a la M. en C. Martha J. Martínez Gordillo, a la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez y a la M. en C. Susana Valencia Avalos, por la revisión de este trabajo y sus acertados comentarios.

Al Biol. Carlos Gómez Hinojosa y al Biol. Enrique Ortiz Vermudez por su ayuda en la elaboración de los mapas de distribución geográfica.

Al Biol. Alfredo Wong León y al Ing. Isaias Miguel García por su asesoría en los programas de computación.

A la M. en C. Verónica Juárez Jaimes y a la M. en C. Rosalinda Medina Lemos por sus consejos.

CONTENIDO

	RESUMEN	1
1.	INTRODUCCIÓN	
	1.1.1 La Familia Solanaceae	2
	1.1.2 El grupo en estudio <i>Brachistus</i> Miers	3
1.2	Antecedentes	
	1.2.1 Ubicación de <i>Brachistus</i> en la familia	4
	1.2.2 Historia de <i>Brachistus</i> Miers	4
	1.2.3 Usos tradicionales de las especies incluidas en <i>Brachistus</i>	6
1.3	Justificación del estudio	6
1.4	Hipótesis de trabajo	8
1.5	Objetivos	
	1.5.1 Objetivos Generales	8
	1.5.2 Objetivos Particulares	8
2	MATERIAL Y MÉTODO	
	2.1 Metodología general	9
	2.2 Tipo de análisis realizado	11
	2.3 Especies analizadas	12
	2.4 Caracteres usados en el análisis	13
3	RESULTADOS	
	3.1 Resultados del análisis cladístico	20
	3.2 Tratamiento taxonómico	
	3.2.1 Clave dicotómica	24
	3.2.2 Descripciones	26
4	DISCUSIÓN	43
5	CONCLUSIONES	49
6	BIBLIOGRAFÍA	51
7	TABLAS Y FIGURAS	55

RESUMEN

La monofilia del género *Brachistus* Miers (Solanaceae) se pone a prueba por medio de un análisis cladístico de caracteres morfológicos. El grupo interno incluye a las especies, que al momento de realizar el estudio, forman parte de este género (*B. affinis*, *B. nelsonii*, *B. hunzikeri*, *B. spruceanus* y *B. stramonifolius*), además se incorporó una especie de Panamá por describir. Estas seis especies poseen lóbulos en el cáliz, carácter que ha sido el criterio principal para separar a éstas de *Witheringia* que incluye especies de cáliz truncado (Hunziker 1969, D' Arcy 1981). El grupo externo está conformado por *Chamaesaracha cernua*, *Deprea orinocensis*, *Witheringia coccoloboides* y *W. solanacea*. El cladograma producto del análisis agrupa en un clado *B. affinis*, *B. nelsonii* y *B. stramonifolius*. Por su parte *B. spruceanus* forma un grupo con *C. cernua* y *Physalis microcarpa*. En cambio *B. hunzikeri* y la especie por describir forma un clado con las dos especies de *Witheringia*. Esto cuestiona seriamente el criterio de separar a *Brachistus* de *Witheringia* con base en la presencia de lóbulos en el cáliz. Por otro lado, las especies que quedaron incluidas en *Brachistus* (*B. affinis*, *B. nelsonii* y *B. stramonifolius*) y el clado que abarca a las dos especies de *Witheringia*, *B. hunzikeri* y la especie sin describir se encuentran unidas por varias sinapomorfias, lo que da pie a dos hipótesis: *Brachistus* es el grupo hermano de *Witheringia*, o *Brachistus* y *Witheringia* constituyen un sólo género. De cualquier forma los resultados de este estudio apoyan la subtribu *Witheringinae* propuesta por Hunziker (2000).

1. INTRODUCCIÓN

1.1.1. La Familia Solanaceae

Las Solanaceae, la familia donde se ubica el género que se trabajó en este estudio *Brachistus* Miers, se distribuye en todos los continentes, la mayoría de las especies se encuentran en climas tropicales, siendo el mayor centro de diversidad Sudamérica, donde hay cerca de 50 géneros endémicos (D' Arcy, 1991). En Mesoamérica, Gentry y D' Arcy (1986) consideran que existen 27 géneros y 272 especies, de las cuales el 18 % son endémicas para esta región geográfica. En México el número de especies y géneros no se conoce con exactitud, estimaciones aproximadas, lo ubican en 40 géneros y 560 especies (Sousa-Peña com. pers.).

Esta familia incluye hierbas, arbustos, árboles, trepadoras y epífitas; inermes o armadas, tricomas simples, ramificados o estrellados; hojas alternas o geminadas, simples o compuestas; peciolo presentes; estípulas ausentes; inflorescencias pseudoterminales, internodales o axilares, cimosas, racemosas, umbeliformes o paniculadas, a veces reducidas a una sola flor; brácteas o brácteolas a veces presentes; flores perfectas o unisexuales, generalmente pentámeras, actinomorfas o zigomorfas, gamosépalas y gamopétalas; estambres epipétalos, alternos a los lóbulos corolinos, anteras ditecas, dehiscencia longitudinal o poricida; ovario súpero, principalmente bilocular, placentación axial, con un solo pistilo; fruto una baya, cápsula o raramente drupa; semillas prismáticas o comprimidas, embrión recto, curvado o espiralado y con endospermo carnososo. (con base en Nee 1986).

La familia Solanaceae está dividida, según Hunziker (1979), en la subfamilia Solanoideae, y la subfamilia Cestroideae; D' Arcy (1979), considera una tercera subfamilia, Nolanoideae, aunque Mesa (1986), quien ha trabajado por varios años con estas plantas, opina que este grupo conforma una familia independiente. En lo que respecta a la partición a nivel de tribu, D' Arcy (1991), reconoce la existencia de 14 ellas, pero D' Arcy y Averett (1996)

agregan dos tribus más (ver tabla 1.1); por otro lado, en lo que respecta a los géneros, señalan que el número de éstos sigue creciendo ya que en 1976 sólo se reconocían 83 y para 1991 se reconocen 96, así también consideran la existencia de 2300 especies.

Algunos integrantes de esta familia son bien conocidos por su importancia alimenticia, por ejemplo: *Physalis philadelphica* Lam. (tomate verde), *Capsicum annum* L. (chile), *Lycopersicon esculentum* Mill. (tomate rojo), *Solanum tuberosum* L. (papa), *Solanum melongena* L. (berenjena), etc. Según Hawkes (1991), *Solanum tuberosum* L. ocupa el cuarto lugar en producción mundial después del maíz, trigo y arroz. Nee (1991) menciona que en géneros como *Physalis* L., *Solanum* L., *Cyphomandra* Sendt. y *Lycianthes* (Dun.) Hassl., entre otros, se presentan otras especies con un potencial alimenticio que no ha sido valorado. Por otro lado, las solanáceas son muy importantes en la obtención de drogas de uso médico. Roddick (1991), quien ha trabajado ampliamente en aspectos químicos de estas plantas, enfatiza la gran importancia que tiene en la obtención de alcaloides para la industria farmacológica, pone como ejemplo que una gran proporción de las prescripciones médicas, en los países desarrollados, corresponde a sustancias extraídas de estas plantas. Asimismo, reconoce que en los países en vías de desarrollo estas plantas son ampliamente utilizadas en medicina tradicional; este mismo autor también discute el efecto negativo en la salud mundial provocado por el abuso del consumo de *Nicotiana tabacum* L.

1.1.2. El grupo en estudio: *Brachistus* Miers

El género *Brachistus* Miers, incluye hierbas, arbustos y árboles pequeños; de ramas geniculadas, con tricomas multicelulares, lineares, sin glándulas o capitados con ellas; hojas simples, geminadas de diferente tamaño; inflorescencias axilares, pedúnculo corto, (4) 10 - 20 (25) flores pediceladas, flores pentámeras, cáliz lobulado, anteras con dehiscencia longitudinal, adnatas al tubo de la corola de un tercio a tres cuartos de la longitud de este

último. El fruto es una baya subglobosa encerrada la mitad o más por un cáliz acrescente, semilla comprimida lentiforme o faviforme, faveolada. (con base en D' Arcy *et al.* 1981).

Este grupo de plantas se distribuye en bosques mesófilos de montaña y selvas húmedas de México y Centroamérica. Sólo una especie, *Brachistus spruceanus* (Hunz.) D'Arcy, incluida en el género en 1993 se distribuye en Perú, Bolivia, y Brasil. Tres de las especies del género (*B. affinis* (C. Morton) D'Arcy, J. L. Gentry et Averett; *B. hunzikerii* (D'Arcy) Sousa-Peña; *B. nelsonii* (Fernald) D'Arcy, J. L. Gentry et Averett) son endémicas de Mesoamérica; en cambio, *B. stramonifolius* (Kunth) Miers es la especie de más amplia distribución llegando al hasta los estados de Chihuahua y Sonora.

1.2. Antecedentes

1.2.1. Ubicación de *Brachistus* Miers en la familia

El género *Brachistus* Miers ha sido ubicado tradicionalmente en la subfamilia Solanoideae, tribu Solaneae; sin embargo, D'Arcy y Averett (1996) establecieron dos nuevas tribus, Capsiceae y Physaleae, basado en un estudio de la estructura del cáliz hecho por él primer autor en 1986 y consideraciones de Averett (1979), Bernardello y Hunziker (1987) y Axelius (1996); ubicó a *Brachistus* en Physaleae. Posteriormente, Hunziker (2000) divide a la tribu Solaneae en 5 subtribus: Capsicinae Yamazaki, lochrominae (Miers) Hunz., Physalinae (Miers) Hunz., Solaninae Hunz. y Witheringinae (Miers) Hunz., ubicando a *Brachistus* en Witheringinae (ver tabla 1.2.1).

1.2.2. Historia de *Brachistus* Miers

La primera especie descrita para la ciencia de *Brachistus* Miers fué nombrada *Witheringia stramonifolia* por Kunth (1818) quien amplió el concepto original de *Witheringia* acuñado por L' Héritier (este último autor solo considera especies de cáliz tetralobados) al

aceptar dentro de *Witheringia* a plantas con verticilos florales pentámeros. La descripción de esta especie se basó en un ejemplar de la localidad La Banderilla, en Jalapa, Veracruz, México, colectado por Humboldt y Bonpland. Esta misma especie, junto con otras 14 que se encontraban en el género *Witheringia* L'Hérit. fueron empleadas por Miers (1849) para conformar el género *Brachistus*, tomando en cuenta caracteres como cáliz urceolado, margen entero o raramente dentado, acréscente en el fruto; corola de tubo muy corto, limbo profundamente partido y rotado, estambres ensanchados surgiendo de una expansión triangular y ovario rodeado por un disco anular. Seguramente por considerar que lo corto del tubo de la corola tenía gran importancia en la delimitación de este género; ocupa esta característica para dar nombre a éste, *Brachistus* significa brevísimo en griego. Este mismo autor, en cambio, entiende a *Witheringia* con un cáliz campanular, no acréscente y bayas más pequeñas a las que considera en *Brachistus*. En la actualidad las 14 especies antes mencionadas pertenecen a los géneros *Physalis* L., *Capsicum* L. y *Cuatresia* Hunz.

Posteriormente Dunal (1852) transfiere el tipo del género (*B. stramonifolius*) a *Witheringia* y sigue ocupando el nombre acuñado por Miers a las especies restantes (actualmente ninguna de éstas especies está incluídas en *Brachistus*). Bentham y Hooker (1876) y Wettstein (1891) aceptan a *Brachistus* como fué constituido por Miers. Kuntze (1891) transfiere a *Witheringia* (junto con *B. stramonifolius*) a *Capsicum*, criterio que dominó por 78 años. Standley (1924), transfiere a *C. stramonifolius* a *Bassovia stramonifolia*. Hunziker (1969) considera a *Brachistus* como una sección de *Witheringia*, esta sección queda formada por *W. affinis*, *W. nelsonii* y *W. stramonifolia*. D'Arcy et al. (1981), tomando en cuenta las diferencias entre las especies *Witheringia* y *Brachistus* en cuanto a la venación del cáliz; separan a estas últimas en un género independiente que quedá constituido por *B. affinis*, *B. nelsonii* y *B. stramonifolius*. Posteriormente el mismo D'Arcy (1993) incluye en *Brachistus* a especímenes de Perú y Bolivia anteriormente considerados como *Physalis*

spruceana Hunz. Recientemente Sousa-Peña (2000) estableció el binomio *B. hunzikeri* sustituyendo el nombre originalmente acuñado por D'Arcy en 1973 como *W. hunzikeri*. Por último, *B. nelsonii*, *B. stramonifolius* y *B. hunzikeri* fueron ocupadas como parte del grupo externo, en el análisis filogenético del género *Witheringia* hecho por Sousa - Peña y Anderson (2000), en este estudio resultaron ser el grupo hermano de *Witheringia*.

1.2.3. Usos tradicionales de las especies de *Brachistus*.

Para el género *Brachistus* se tiene referencia del uso tradicional de *B. stramonifolius*, en Chiapas por los siguientes ejemplares de recolecta: L. González G. 652 (MO), señala su utilización contra las llagas en la comunidad Tzotzil de San Andrés Larráinzar; E. Sántiz C. 26 (MEXU), menciona su utilización contra la fiebre en la comunidad Tzeltal de San Juan Cancuc; Jonh Brett 547 (MO) y 815 (XAL) describe su utilización en la comunidad Tzeltal San Juan Cancuc, contra el dolor de estómago y las quemaduras, respectivamente. En el caso de *B. nelsonii* sólo se encontró un reporte de su uso tradicional por la colecta 49184 de *Steyermark* realizada en el Cerro Chiblac de la Sierra de los Cuchumates en el Departamento de Huehuetenago en Guatemala, donde es usada para calmar la fiebre. Si bien no son numerosos los ejemplos del uso de estas plantas, el que se encuentren algunos reportes de su utilización podría alentar a una investigación más detallada en ese sentido.

1.3. Justificación del estudio

Debido a los problemas nomenclaturales que ha tenido *Brachistus* a lo largo de su historia, es necesario una revisión de sus relaciones tanto intragenéricas como intergenéricas. Por otro lado, las especies que constituyen el género *Brachistus* son un componente de la biodiversidad de la región (Mesoamérica), la cual aún está lejos de ser conocida, pues una alta proporción de especies no han sido descritas y muchas de ellas son a menudo

confundidas. Por lo tanto, la biodiversidad sólo se conocerá con certeza si se tienen bien delimitados e identificados los diferentes taxa. Desde el punto de vista fitogeográfico, cada especie constituye un elemento de la fitogeografía de la región y el primer paso para entender su ubicación en este contexto, es su delimitación como entidades discretas, así como el entendimiento de las relaciones de parentesco entre las especies dentro del género y el entendimiento a su vez de las relaciones de éstas con los géneros cercanos a ellas. Así también, no hay que olvidar que el poner en claro las relaciones de las especies de un taxon determinado da la posibilidad de realizar estudios confiables del mismo, en campos como ecología, biología reproductiva, estudios químicos etc. En cuestiones prácticas el entendimiento de las relaciones entre las especies provee las herramientas para la toma de decisiones en cuanto a la explotación de los recursos, elección de reservas bióticas, control de plagas, mejoramiento genético, etc.

1.4. Hipótesis de trabajo.

Se espera confirmar que las especies incluidas en el género *Brachistus* Miers al momento de empezar el estudio, constituyen un género monofilético.

1.5. Objetivos

1.5.1. Objetivo General

Determinar por medio de un análisis cladístico si el género *Brachistus* es un grupo monofilético, así como, sus relaciones filogenéticas con otros géneros.

1.5.2. Objetivos Particulares

1. Determinar con mayor precisión la distribución geográfica de las especies que se consideren dentro del género *Brachistus*.
2. Valorar la utilidad taxonómica de los diferentes caracteres utilizados.
3. Realizar claves dicotómicas para distinguir cada una de las especies del género *Brachistus*, así como, las descripciones de las especies que resulten pertenecientes al mismo.

2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1. Metodología general

Se realizó una **búsqueda bibliográfica** consistente en la consulta de la descripción original del género y las descripciones originales de todas las especies pertenecientes a él; se revisaron las descripciones de los sinónimos nomenclaturales y taxonómicos. Así también, se revisaron floras, listados florísticos y revisiones taxonómicas que mencionan a las especies que están incluidas en el género.

Se revisó el material herborizado de las especies que se estudiaron, depositado en MEXU, XAL, ENCB, CHAPA y 10 herbarios del extranjero (MO, US, GH, A, F, UC, P, BM, NY, G). De este material se obtuvo la información de sus etiquetas de colecta la misma que se capturó en una base de datos (Microsoft ACCESS).

Se realizaron colectas de *B. stramonifolius* en el poblado de Otilpan, Municipio de San Andrés Tlanelhuayocan del Estado de Veracruz. De estos ejemplares y de otros ya procesados de *Brachistus* y especies incluidas en el grupo externo se realizó una selección para tener representantes de las distintas regiones donde se distribuyen las especies que se estudiaron, para tomar en cuenta la variabilidad, producto de las condiciones geográficas de cada región, por lo tanto, las especies mejor colectadas tuvieron un número de muestra mayor que aquéllas que se distribuyen en sólo una región. Como medida para homogeneizar la "edad" de las estructuras florales a analizar, siempre que fue posible, se trató de tomar muestras correspondientes a la quinta inflorescencia a partir del ápice.

Con ayuda de la base de datos se localizaron las colectas que tuvieran coordenadas geográficas, en el caso contrario se recurrió a la información publicada por la United States Board on Geographic Names (1984) que refiere las localidades a coordenadas en grados, minutos y segundos. Con esta información **se elaboraron mapas de distribución** de las

especies que conforman el género con ayuda del programa CAMRIS versión 3.46. (Ecological Consulting, Inc., 1989-1992).

Las hojas se sometieron a un proceso de diafanización para **estudiar su arquitectura foliar**. Dicha diafanización se realizó mediante una modificación a la técnica referida por Barrera (1992) que consiste en colocar la hoja en una solución de NaOH al 10 % a 80° C durante 10 minutos para después tratarla con una solución de hipoclorito de sodio al 5 % hasta lograr que se transparente totalmente; la tinción se llevó a cabo mediante soluciones alcohólica de safranina O y fucsina básica para después montar en bálsamo de Canadá. Las observaciones de la venación mayor se llevaron a cabo mediante un microscopio estereoscópico Olympus SZ60; las de venación menor con un microscopio óptico ZEISS. Se tomaron fotos con una cámara fotográfica PENTAX K-1000. Se tomaron en cuenta los caracteres propuestos por Hickey (1974) de los cuales sólo uno de ellos fue consistente y por lo tanto utilizable en el análisis, por lo que se propusieron otros (ver sección 2.4).

En el caso de las semillas fue necesario descartar de cada fruto las semillas más pequeñas para evitar trabajar con semillas inmaduras. Debido a que las semillas se encuentran cubiertas de una sustancia mucilaginoso, todas las muestras observadas se sometieron al mismo proceso de limpieza basado en el propuesto por Lester y Durrands (1984), que consiste en sumergir la semilla por 30 min. en una solución de hipoclorito de sodio al 2.5 %; enjuagar y someterla a una mezcla 50/50 de Pectinasa al 40 % y Celulasa al 1 % durante 24 h. a 30° C. Los **caracteres en semilla** se basaron en los descritos por Gunn & Gaffney (1974) y Axelius (1992) para detalles ver la sección 2.4.

Se efectuaron **disecciones de las partes reproductivas** en flores perfectamente abiertas (con anteras abiertas). Todas las mediciones se realizaron en material herborizado pero rehidratado. La terminología de estructuras florales se basó a la descrita por Moreno (1984) y Font Quer (1979). Siempre que fue posible, se descartaron caracteres continuos y

los que se ocuparon se trató que sus estados de carácter fueran evidentemente discretos (tabla 2.1).

2.2. Tipo de análisis realizado.

El análisis efectuado en este estudio, fue en conformidad con dos principios fundamentales de la taxonomía cladista: por un lado, se consideró que la filogenia de un grupo puede inferirse a partir del estudio comparado de toda la información disponible para las especies en estudio, haciendo uso de las similitudes causadas por ancestría común. Por otro lado se toma en cuenta el principio de parsimonia, consistente en aceptar las agrupaciones que minimicen las hipótesis innecesarias (Nixon y Ochoterena 2000). Se utilizó el programa PAUP ver. 3.1.1 hecho por Swofford (1990) en búsqueda exhaustiva, procedimiento que considera todos los árboles posibles, con optimización ACCTRAN (predeterminada por el programa); este tipo de optimización es la vía más usada para asignar de forma óptima los caracteres a los nodos (antecesores hipotéticos) de acuerdo a la topología del árbol, asegurando que el largo del árbol es minimizado. La forma en que actúa este algoritmo favorece las reversiones por encima de los paralelismos. A ningún carácter se le asignó peso y los estados de carácter no fueron ordenados para así evitar favorecer de antemano alguna propuesta evolutiva. En el caso de la estadística se tomaron en cuenta el índice de consistencia y el índice de retención por considerarlos complementarios, ya que, a pesar de que ambos cuantifican la homoplasia relativa de cada carácter, el primero es independiente de la topología del árbol pero es afectado por las autapomorfias. El otro índice, toma en cuenta la peor alternativa posible eliminando el efecto producido por las autapomorfias, pero en cambio es sensible al número y distribución de los terminales. Si los estados posibles del carácter ocurren sólo una vez (ausencia de homoplasia) entonces los índices valen 1 si los estados de carácter ocurren más de una vez (presencia de homoplasia)

entonces el índice tiende a cero. Para evaluar el apoyo de cada clado se realizó un análisis de bootstrap (Felsenstein 1985).

2.3. Especies analizadas

El grupo interno que se consideró en este análisis es el que conforman las especies que se encontraban incluidas en el género *Brachistus* hasta 1999 (*B. affinis*, *B. hunzikerii*, *B. nelsonii*, *B. spruceanus* y *B. stramonifolius*). Adicionalmente a las especies ya mencionadas se incluyó una especie endémica de Panamá que en este estudio se encontró determinada erróneamente como *B. stramonifolius*, por no estar aún descrita la referiremos como "especie X". Con respecto a los grupos externos se consideraron en primer lugar a integrantes del género *Witheringia* pues por muchos años *Brachistus* fue incluido dentro del mismo, para ello se decidió tomar en cuenta a dos especies, que conforme con los resultados de Sousa-Peña y Anderson (2000), pertenecen sin lugar a dudas a ese género: *W. solanacea* L'Hér. y *W. coccoloboides* (Dammer) Hunz., estas especies se escogieron por presentar diferencias notables en la flor. Como es recomendable ocupar varios grupos externos (pues da más puntos de referencia), fue necesario considerar algunas especies de otros géneros: *Chamaesaracha cernua* (Donn. Sm.) Hunz., *Physalis microcarpa* Urban et Ekman y *Deprea orinocensis* (Kunth) Raf. Los géneros de estas especies en el esquema de D'Arcy, se encuentran con *Brachistus* en la tribu Physaleae, en cambio, en el esquema de Hunziker, *Brachistus*, *Witheringia* y *Deprea* se encuentran dentro de la subtribu *Witheringinae* y *Physalis* y *Chamaesaracha* se encuentran en la subtribu *Physalinae* (ver tabla 1.2). Las especies del grupo externo y las seis especies consideradas dentro del género *Brachistus*, hacen un total de 11 taxa que se integrarán al análisis.

2.4. Caracteres usados en el análisis.

1. **Patrón de ramificación predominante:** en todas las especies consideradas en este estudio se observó que el brote floral aparentemente se origina en la axila entre dos hojas, sin embargo, se observa que en algunas de las especies estudiadas, al ir madurando sus flores, en la yema axilar de una de las hojas se desarrolla una rama, mientras que en la yema axilar de la otra hoja no, lo que ocasiona que la estructura reproductiva quede ubicada entre dos ramas y una hoja. A este comportamiento Child (1979) le nombra, "unidades simpódicas ramificadas dicasiamente" (estado 0). En el otro comportamiento observado, que el autor antes mencionado llama como "unidades simpódicas difoliadas de ramificación monopódica", ninguna de las dos hojas que acompañan a la inflorescencia producen una rama durante todo el desarrollo de las estructuras reproductivas (estado 1). Si bien hay casos donde es posible encontrar los dos tipos de ramificación, es fácilmente observable que uno predomina sobre el otro. (ver figura 2.4.1.).

2. **Grosor de la vena primaria de la lámina foliar:** este carácter se determinó según el procedimiento descrito por Hickey (1974) en el cual se valora, a la mitad de la lámina foliar, el grosor de la vena primaria (aV) y se divide entre el ancho de la lámina de la hoja (aH) y el resultado del cociente se multiplica por 100, $(aV / aH \times 100)$ el valor resultante se compara con los valores predeterminados por el autor antes mencionado. Cuando el resultado está entre 2 y 4 % se considera una vena fuerte (estado 1); cuando se encuentra entre 1.25 - 1.9 % se le considera moderada (estado 0); cuando es menor a 1.25 % se le considera débil. (ver figura 2.4.2.).

3. **Disposición de las drusas en relación a la areola:** dentro del mesófilo de la hoja se presentan unas estructuras que Benitez (1997) describe como arenas cristalíferas. Observando con cuidado se puede apreciar que son agregados esféricos de prismas

cristalinos, mejor conocidos como drusas. Entre las especies estudiadas se encontró que las drusas se disponen dentro de la areola (área más pequeña del tejido foliar rodeada por venas) en tres formas claramente diferentes; el más común es aquél en el cual las drusas se disponen sin un patrón determinado dentro de la areola (estado 0); en otro caso el 90 % de las drusas se localiza al centro de las areolas o por lo menos alejado de orillas de éstas (estado 2); el otro estados de carácter, al contrario del anterior el 90 % de las drusas se encuentran pegadas a las orillas de las areolas (estado 1). (ver figura 2.4.3.).

4. Número máximo de flores producidas por axila floral: las inflorescencias que se presentan en las plantas estudiadas son del tipo indeterminada, por lo tanto, para lograr una mejor valoración de este carácter, además de contar el número de flores o frutos aún presentes, fue necesario adicionalmente contar las cicatrices que quedaban al caer los pedicelos de los frutos. Se evitó la valoración de este carácter en las inflorescencias más ápicales para evitar el sesgo producido por las inflorescencias "jóvenes". Se encontró que las especies se pueden agrupar en las que llegan a presentar cinco o menos flores (estado 0) y las especies que presentan 10 o más flores (estado 1).

5. Grosor del cáliz floral: se realizaron mediciones de este carácter a la altura de la mitad de la parte fusionada de éste, asimismo, se procuró que las mediciones se realizaran fuera del curso de alguna vena principal para evitar que pudiera verse afectada la estimación adecuada de este carácter. El estado de carácter que se encontró con más frecuencia en las especies estudiadas es aquél en el cual el grosor del cáliz se encuentra entre los 50 a 90 μ (estado 0); el estado alternativo en cambio presenta un grosor de 265 a 335 μ , (estado 1).

6. Presencia ausencia de lóbulos en cáliz: este carácter, en el caso de las especies que se estudiaron presentan dos estados perfectamente delimitados, puesto que en las especies con lóbulos, estos se presentan bien desarrollados y por lo tanto evidentes (estado

0), en cambio en las especies sin lóbulos el margen del cáliz se presenta sin ninguna protuberancia prominente, (margen truncado) (estado 1). (ver figura 2.4.3.).

7. **Porcentaje de crecimiento del cáliz en fruto:** el caso más característico es el de *Physalis microcarpa* en el cual el tamaño del cáliz sobrepasa por mucho al del fruto formando una estructura inflada o arrugada que envuelve completamente a la baya (estado 2). En otro caso el cáliz sólo cubre del 25 al 30 % del fruto (estado 1). Por último se observa un tercer caso, en el cual el cáliz cubre del 40 % al 90 % del fruto (estado 0). (ver figura 2.4.4.).

8. **Forma de la parte fusionada de la corola:** las especies incluidas en este estudio como la mayoría de las Solanaceae, presentan un tipo de flor gamopétala, compuesta de un tubo (zona basal fusionada) y una zona terminal de lóbulos libres. Se pudo manejar este carácter en tres grupos discretos en base a la relación entre diámetro de la parte basal del tubo con respecto a su parte apical. En el carácter que se definió como parte fusionada de tipo campanulada, el diámetro del tubo cercano a los lóbulos de la corola es dos veces más ancho que el diámetro a la altura de la base (estado 1); en la parte fusionada de tipo tubular, el diámetro del tubo cercano a los lóbulos es casi igual a todo lo largo de su recorrido (estado 2); en lo que respecta a la parte fusionada de tipo rotado, se diferencia en un limbo amplio presentando un diámetro 3 - 4 veces más ancho que la zona basal del tubo (estado 0). (ver figura 2.4.5.).

9. **Grosor de pétalos:** este carácter se valoró a la mitad del lóbulo de la corola. En el estado más común los pétalos son muy delgados semejantes a las hojas de la cebolla (membranacea), pues a través de ellos se observan los estambres, su grosor de 24 - 34 μ (estado 0); en otro caso (cartáceo) los pétalos presentan grosor es de 54 - 74 μ (estado 1); por último se observó un estado en el cual los pétalos presentan un grosor de 359 - 409 μ (carnoso) (estado 2).

10. **Ápice cuculado en lóbulos de corola** : en *W. coccoloboides* y la especie X se presenta un ápice totalmente doblado hacia el interior de la flor (cuculado) formando una "capucha" este doblez se conserva al madurar la flor (estado 1). Este estado de carácter es tan peculiar que es imposible confundirlo con la curvatura que presentan los pétalos en etapas inmediatamente posteriores a la anthesis de la flor, la cual nunca es mayor a un cuarto de círculo (a 90°) y que además se va perdiendo al madurar la flor (estado 0). (ver figura 2.4.6.).

11. **Patrón que presentan las venas laterales en la venación de la corola**: la corola en las Solanaceae se encuentra inervada por 5 venas primarias (una por lóbulo), de éstas se desprenden basalmente (antes de llegar a los lóbulos) un par de venas laterales. Estas venas laterales se encuentran en tres arreglos diferentes. El caso más comúnmente encontrado es aquél en el que las venas laterales conservan su independencia (sin ramificarse o anastomosarse) incursionando paralelas a los márgenes (aunque separada de éstos) hasta un 70-95% dentro de los lóbulos (estado 2); en otro caso las venas laterales, tiende a ramificarse desde una zona muy por debajo de los lóbulos, en un gran número delgadas venas que parten en ángulo agudo (30°) hacia la zona intermedia entre dos lóbulos vecinos (estado 0). Por último se presenta un estado en el cual las venas laterales conservan perfectamente su identidad sólo en la parte fusionada de la corola, ya que al llegar al lóbulo se ponen en contacto con las venas secundarias perdiendo su identidad, lo único que se llega a observar son la formación de arcos paralelas a los márgenes (estado 1). (ver figura 2.4.7.).

12. **Proporción entre el largo del lóbulo de la corola y el largo de la parte fusionada de la corola**: la parte fusionada de la corola se mide a partir del punto donde se une al receptáculo hasta el punto en que se inician los lóbulos libres, punto donde a su vez se empieza a medir la longitud del lóbulo y termina en el ápice del mismo. En el estado más común entre las especies consideradas (estado 0) el lóbulo es igual o mayor que la parte

fusionada de la corola (lóbulo / tubo ≥ 1) ; en el estado alternativo (estado 1) el lóbulo es más pequeño que la parte fusionada (lóbulo / tubo < 1). (ver figura 2.4.7.)

13. Tipo de tricomas presentes dentro del tubo de la corola: en los dos estados encontrados los tricomas son formados de varias células, más sin embargo, en algunas especies se presentan predominantemente tricomas lineales (estado 0), en otras en cambio los tricomas que se presentan en esa zona tienden a ramificarse de forma dendrítica (estado 1). (ver figura 2.4.8).

14. Abundancia de tricomas dentro del tubo de la corola: En uno de los estados de este carácter, es tan grande el número de tricomas que están presentes en esta zona que tienden a entrelazarse formando una maraña haciendo imposible contarlos (estado 1); en cambio en el otros estados se observan los tricomas como unidades independientes y se podría determinar el número de tricomas existentes los cuales nunca superan los 50 elementos por zona de inserción de filamento.(estado 0); en otro caso las especies presentan una garganta casi glabra (estado 2).

15. Punto de inserción de los estambres en el tubo de la corola: la longitud del tubo de la corola se cuantifica a partir del sitio donde se une al receptáculo hasta el punto donde empiezan los lóbulos, esta distancia se divide a la mitad y constituye el lugar que se toma como referencia para el punto a partir del cual el filamento deja de estar unido a la corola. En algunas especies que se estudiaron se pudo apreciar que la inserción de los filamentos siempre se encuentra en el primer tercio basal. En cambio en otras la inserción se presenta, indistintamente, a la mitad o por encima de la mitad, por lo que se decidió considerarlos como dos caracteres: inserción por debajo de la mitad del tubo de la corola (estado 0) e inserción en la mitad o por encima de la mitad del tubo de la corola (estado 1). (ver figura 2.4.9)

16. Relación entre el tamaño de la parte libre del filamento y la longitud de la antera: el filamento está compuesto por una parte adnata a la corola y otra parte que se encuentra libre, esta parte libre se mide desde el punto en que deja de estar pegada a la corola, hasta el punto en que se pone en contacto con la antera y se compara con la longitud del eje mayor de la antera. En el estado más común (estado 1) la antera es más larga que la parte libre del filamento ($\text{longitud del filamento} / \text{longitud de la antera} < 1$); el estado alternativo (estado 0), en cambio, presenta un filamento notablemente más largo que la antera ($\text{longitud del filamento} / \text{longitud de la antera} > 1$). No se encontraron anteras de igual tamaño que la parte libre del filamento.

17. Tipo de ápice de la antera: Se consideraron dos tipos de ápice, uno se denominó retuso, donde las tecas superan el conectivo formando dos lóbulos (estado 0); en el otro en cambio el conectivo llega a nivel de las tecas y en la mayoría de los casos supera con creces a éstas formando un apículo (estado 1). (ver figura 2.4.10.).

18. Forma del ovario: este carácter se determina al valorar la relación entre el eje horizontal y el eje vertical del ovario. En el caso más común (estado 1) el ovario es igual o más ancho que alto ($\text{ancho} / \text{alto} \geq 1$); el otro estado (estado 0) el ovario es más alto que ancho ($\text{ancho} / \text{alto} < 1$). (ver figura 2.4.1.).

19. Forma del corte de la semilla perpendicular al hilo: el corte se realizó a través de una línea perpendicular al hilo sobre la cara lateral. La observación se realizó sobre la superficie del corte, encontrando dos estados de este carácter, aquéllos donde la superficie del corte describe un contorno ovado, además, en esta vista, en este tipo de semillas el eje mayor es dos veces más grande que el menor (estado 1); en el otro estado la forma del corte de la semilla es elíptica, además tienen en común que su eje mayor es hasta cuatro veces más largo que su eje menor (estado 0). (ver figura 2.4.12. y figura 2.4.13.).

20. **Forma del contorno del hilo:** se alcanzan a diferenciar claramente dos formas de hilo. En la más común el hilo describe una estructura ovada o elíptica (estado 1); la otra forma encontrada es una estructura más compleja que Gunn y Gaffney (1974) describen como de cerradura en la que se presenta una zona ovada que se continúa con una zona lineal (estado 0). Un caso especial se presenta en *W. coccoloboides*, pues desarrolla células de la testa de paredes anticlinales con estructuras con forma de tricomas tan largos y desordenadas alrededor del hilo que fue imposible apreciar la forma del contorno, en este caso sólo se le asignó un signo de interrogación. (ver figura 2.4.12.)

21. **Estructuras accesorias alrededor del hilo:** las estructuras referidas en el carácter en forma de tricomas muy largos se consideraron como el estado 2 en este carácter. Adicionalmente se tomó en cuenta dos estados más, aquél en el cual las estructuras que rodean al hilo forman un collar (estado 1) y aquél en el cual se presentan estructuras rudimentarias alrededor del hilo (estado 0). (ver figura 2.4.12.)

22. **Crecimiento de las paredes anticlinales de las celdas en la zona contraria al hilo de la semilla:** las paredes anticlinales de las celdas localizadas en la zona contraria al hilo tienden a crecer más que las paredes de las células de otras regiones de las semillas, pero en algunos casos este crecimiento tiende a ser exagerado produciendo paredes anticlinales más grandes que el eje mayor, dando un aspecto geométrico (estado 0), en otras especies se puede encontrar que estas paredes anticlinales no superen en longitud al eje mayor de las células que las originan, además su contorno es ondulado (estado 1). (ver figura 2.4.12. y figura 2.4.13.).

Para ver resumen de caracteres revisar la tabla 2.4.1.

3. RESULTADOS

3.1 Análisis Cladístico

Con base en los caracteres enumerados en la tabla 2.1 se obtuvo la matriz mostrada en la tabla 3.1, donde se resumen los diferentes estados de carácter que presenta cada especie, de ésta se deduce que el análisis cladístico involucró 11 especies y 22 caracteres, produciendo una matriz de 242 combinaciones carácter / especie. Sólo dos combinaciones carácter / especie no fueron conocidas lo que representó que el 0.8 % fueran codificadas como datos ausentes ("?"). Se puede observar que: no hay caracteres con un solo estado o representando autapomorfias, es decir, todos ellos son informativos; de los cuales 7 (3, 7, 8, 9, 11, 14, 21) son multiestado, pues presentan 3 estados independientes, estos fueron interpretados como polimorfismos;). Los demás caracteres sólo presentan dos estados de carácter. Tanto en *Brachistus hunzikeri* como en *B. nelsonii* se tuvieron que codificar como un estado combinado en el carácter 13 (estado 0 = garganta con tricomas simples; estado 1 = garganta con tricomas ramificados), es decir, se les asignó simultáneamente cero y uno pues presentan los dos tipos de tricomas en la garganta. Algo similar se presentó en el carácter 12 (estado 0 = lóbulos igual o más largos que el tubo; estado 1 = lóbulos más chicos que el tubo) con *B. hunzikeri*, pues en esta especie se encuentran individuos que presentan un estado e individuos que presentan el otro estado de carácter.

El análisis en búsqueda exhaustiva sólo produjo dos árboles igualmente parsimoniosos de 44 pasos cada uno, con un índice de consistencia de 0.727 y un índice de retención de 0.769. (estos valores caen dentro de lo aceptable). En la Fig. 3.1.2 se presentan estos árboles, mostrando los diferentes caracteres que inciden en cada clado. Se le indicó al programa que *W. solanacea*, *W. coccoloboides*, *Deprea orinocensis*, *Chamaesaracha cernua* y *Physalis microcarpa* pertenecían al grupo externo y éste asignó a *Deprea orinocensis* la posición más basal. En términos generales la topología que presentan

estos dos cladogramas sólo cambia en algunos caracteres y en la posición de *B. spruceanus* con respecto a *Chamaesaracha cernua*, y *Physalis microcarpa*, motivo por el cual al realizar el análisis de consenso estricto (Fig. 3.1.1) se sigue presentando la misma topología del clado que incluye a las especies de *W. solanacea*, *W. coccoloboides*, la especie X, *B. affinis*, *B. stramonifolius* y *B. nelsonii*. Pero este clado con respecto a *B. spruceanus*, *C. cernua* y *P. microcarpa*, no se resuelve, por lo que forman un politomía.

El clado que incluye a *Witheringia solanacea*, *W. coccoloboides*, la especie X, *B. hunzikeri*, *B. affinis*, *B. stramonifolius* y *B. nelsonii*, (que por comodidad se nombrará como "principal"), conserva la misma disposición espacial en los dos árboles, sólo cambiando puntualmente en algunos caracteres. En el caso del árbol 1 esta rama es apoyada por ocho caracteres: ramificación en unidades simpódicas difoliadas (carácter 1, estado 1); parte fusionada de la corola de forma campanulada (carácter 8, estado 1); grosor de pétalos de 54 - 74 μ , cartáceo (carácter 9, estado 1); venas laterales de la corola forman arcos al incursionar en los lóbulos (carácter 11, estado 1); garganta pilosa (carácter 14, estado 0); longitud del filamento, menor a la longitud antera (carácter 16, estado 1); conectivo de la antera a nivel de las tecas o sobresaliendo formando un apículo (carácter 17, estado 1); ovarios igual o más anchos que altos (carácter 18, estado 1). En el árbol 2, en lugar del carácter 8 se presenta el carácter referente a inflorescencias con más de 10 flores (carácter 4, estado 1). Se obtiene para este clado un valor del 100 % en el análisis de bootstrap, lo que indica que con los datos que se utilizaron en este análisis este clado es totalmente confiable.

Este clado a su vez se divide en otros dos, por un lado se agrupan *Witheringia solanacea*, *W. coccoloboides*, *Brachistus hunzikeri*, y la especie X, y por el otro se incluyen a *B. stramonifolius*, *B. nelsonii* y *B. affinis*. El primer conjunto es apoyado en el árbol 1, por tres caracteres: parte soldada de la corola tubular (carácter 8, estado 2); testa de la semilla con celdas poligonales muy profundas (carácter 22, estado 1); venas laterales independientes

dentro de los lóbulos (carácter 11, estado 2). Este mismo conjunto en el árbol 2 sólo es apoyado por los caracteres 8 y 22, ya que en este caso el carácter 11 apoya al clado hermano. El valor del análisis de bootstrap para este clado, resulta inferior al 50 %. Desde este punto de la rama hasta el final de la misma los dos árboles presentan la misma disposición de caracteres. *B. hunzikeri* es separada de las restantes especies de este clado porque no comparte dos caracteres que tienen estas últimas, lóbulos de la corola con ápice cuculado (carácter 10, estado 1), e hilo con proyecciones muy largas en forma de pelos (carácter 21, estado 2). En cambio *B. hunzikeri* presenta como autopomorfias la vena primaria de consistencia fuerte (carácter 2, estado 1); drusas sobre el borde de la areola (carácter 3, estado 1); cáliz carnosos (carácter 5, estado 1). La especie X presenta garganta tomentosa (carácter 14, estado 1) y no presenta los siguientes 3 caracteres mismos que unifican a *W. solanacea* y *W. coccoloboides*: el cáliz truncado (carácter 6, estado 1); cáliz del fruto cubriendo menos del 30 % de éste (carácter 7, estado 1); la inserción del filamento a la mitad o por encima de la mitad del tubo de la corola (carácter 15, estado 1). Por su parte *W. solanacea* queda definida por los caracteres de lóbulos de la corola con ápice ligeramente curvado (carácter 10, estado 0); lóbulos de la corola más largos que el tubo (carácter 12, estado 0); estructuras accesorias al hilo en forma de collar (carácter 21, estado 1). *W. coccoloboides* en cambio, presenta la vena primaria fuerte (carácter 2, estado 1); cáliz carnosos (carácter 5, estado 1); pétalos carnosos (carácter 9, estado 2).

El otro conjunto que incluye a tres especies de *Brachistus* es apoyado en el árbol 1, por los caracteres de lóbulos más largos que el tubo (carácter 12, estado 0); tricomas de la garganta ramificados (carácter 13, estado 1); hilo con proyecciones en forma de collar (carácter 21, estado 1). En el árbol 2 este conjunto es apoyado adicionalmente por el carácter sobre las venas laterales incursionando en los lóbulos formando arcos marginales (carácter 11, estado 1) mismo carácter que en su estado alternativo apoya al clado hermano

en el otro árbol. En este conjunto el arreglo es el siguiente *B. nelsonii* se dispone en la posición basal por lo que *B. stramonifolius* y *B. affinis* forman un clado que en los dos árboles está apoyado por los caracteres de garganta tomentosa (carácter 14, estado 1), e inserción de los estambres en la mitad o por encima de la mitad del tubo de la corola (carácter 15, estado 1). En el análisis de bootstrap se obtiene un valor para este clado del 66 %. El único carácter que separa a *B. stramonifolius* de *B. affinis* es la reversión al hilo simple (carácter 21, estado 0) que se presenta en la primera especie.

En el árbol 1, el carácter de inflorescencias multifloras (carácter 4, estado 1) une a *Brachistus spruceanus* con el clado principal, sin embargo, como ya se comentó, están definitivamente separados por los ocho caracteres que apoyan al clado principal, además del carácter que presenta esta especie sobre la disposición de las drusas al centro de la areola (carácter 3, estado 2). El clado que forman *B. spruceanus* y el clado principal está unido a *Chamaesaracha cernua* por el carácter sobre el plano de corte de semilla en forma ovada (carácter 19, estado 1) y el carácter de contorno del hilo de forma ovada o elíptica (carácter 20, estado 1), en este punto el análisis de bootstrap brinda un valor del 56 %. En el nivel más basal *Physalis microcarpa* forma un clado con la rama anteriormente descrita, apoyado por el carácter que se refiere el tubo de forma rotada (carácter 8, estado 0) y el carácter sobre la pérdida de identidad de las venas laterales por debajo de los lóbulos (carácter 11, estado 0).

En cambio en el árbol 2, *Brachistus spruceanus* forma un clado con *Physalis microcarpa*, unidos por el carácter referente a la disposición periférica de las drusas con respecto a las areolas (carácter 3, estado 2). Este clado a su vez es el grupo hermano de *C. cernua*, pues comparten dos caracteres que tiene que ver con la corola, el tubo de forma rotada (carácter 8, estado 0) y el carácter sobre la pérdida de identidad de venas laterales de la corola muy por debajo de los lóbulos (carácter 11, estado 0).

3.2 Tratamiento Taxonómico

En el análisis realizado se encontró que el género *Brachistus* está constituido por *B. affinis*, *B. nelsonii*, *B. stramonifolius*. Antes de proceder a la descripción de estas especies, se presenta una clave dicotómica que tiene como objetivo la fácil identificación de las especies que se incluyen, ya que, con frecuencia son confundidas. En ningún momento se trato de reflejar grupos naturales, pues los caracteres que pudieran servir para tal objetivo complicarían la identificación.

3.2.1. Clave dicotómica de las especies de los géneros *Witheringia* y *Brachistus* que se consideraron en este estudio.

- 1a. Cáliz truncado.....2
 - 2a. Longitud del tubo de la corola similar a longitud de los lóbulos; pétalos con ápice cuculado.....*W. coccoloboides*
 - 2b. Longitud del tubo de la corola inferior a la mitad de la longitud de los lóbulos; pétalos con ápice ligeramente doblado (no cuculado).....*W. solanacea*
- 1b. Cáliz lobado.....3
 - 3a. Tricomas dendroides eglandulares cubriendo ramas, peciolo, láminas, pedicelos, cáliz y fruto; flor tetrámera..... *W. hunzikeri*
 - 3b. Tricomas lineares glandulares o eglandulares sobre ramas, peciolo, láminas, pedicelos y cáliz; frutos glabros; flor pentámera, en raras ocasiones tetramera.4
 - 4a. Filamentos adnatos a la mitad o por arriba de la mitad del tubo de la corola.....5

- 5a. Abundancia de tricomas capitados (con glándulas ciatiformes);
hojas comúnmente con 1 ó 4 lóbulos de cada lado del margen,
de base redondeada, cordata; raramente truncada o cuneada.....*B. stramonifolia*
- 5b. Abundancia de tricomas eglandulares rara vez con con glándula
cilíndricas; hojas con margen entero o ligeramente sinuado,
base cordata.....*B. affinis*
- 4b. Filamentos adnatos por debajo de la mitad del tubo de la corola.....6
 - 6a. Tubo de la corola más corto que los lóbulos; anteras sin apículo o
con apículo de longitud inferior a $\frac{1}{2}$ del ancho de una teca.....*B. nelsonii*
 - 6b. Tubo de la corola de longitud mayor a los lóbulos; anteras con
apículo de longitud similar a el ancho de una teca.....*sp. X*

3.2.2 Descripciones

Brachistus stramonifolius (Kunth) Miers, Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. II, 3(16): 236.1849

Witheringia stramonifolia Kunth, Nov. Gen. Sp. Pl. 3: 13. 1818. *Capsicum stramonifolium* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 450. 1891. *Bassovia stramonifolia* (Kunth) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 23: 1303. 1924. TIPO: México, Veracruz, Jalapa; *Bonpland s.n.* (foto del Holótipo de F, en MEXU!).

Witheringia fournieri Van Heurck et Müll. Arg., Obs. Bot. et Descr. Pl. Nov. pág. 94. 1870.

TIPO: México, Jalapa; *Schiede s.n.* (Sólo se consultó la descripción original).

Bassovia donnell-smithii J. Coulter, Bot. Gaz. 16 (5): 145. 1891. TIPO: Guatemala,

Zacatepequez, Dueñas; *Smith 2258* (Holótipo GH!; Isótipo US!).

Capsicum malacophyllum Standl., Publ. Field Columbian Mus. Bot. Ser. 4:260. 1929. TIPO:

México, Jalisco; *Mexia 1780* (Holótipo reportado en F., Isótipos

BM! A! NY! MO! G!).

Capsicum subulatum Standl. et C. V. Morton, Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8: 1044-1045.

1937. TIPO: Guatemala, San José, Santa Ma. Dota; *Standley y Valerio 43257* (Sólo se consultó la descripción original).

Athenaea locuples Standl. et Steyer., Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 22: 375. 1940. TIPO:

Guatemala, San Marcos, Faldas del Volcán Tajumulco; *Steyermark 37953* (Holótipo F foto!).

Arbustos o árboles pequeños, 2.0-6.0 m de alto, con tricomas lineares y capitados con glándulas ciatiformes. Hojas geminadas, membranáceas, hoja mayor con pecíolo 2.0-9.0 cm de largo, lámina 4.0-23.0 cm de largo, 2.0-14.0 cm de ancho, ovada o raramente lanceolada, base asimétrica, redondeada raramente cordata, truncada o cuneada, ápice agudo o acuminado, margen con 1-4 lóbulos deltoides por lado, a veces ausentes; la hoja menor con

pecíolo 0.7-3.5 cm de largo, lámina 2.5-17.5 cm de largo, 1.5-11.5 cm de ancho, ovada o raramente lanceolada, base asimétrica, redondeada raramente cuneada, truncada o cordata; ápice agudo o acuminado, margen con 1-2 lóbulos deltoides por lado, a veces ausentes. Inflorescencia (4) 10-20 (25) flores, pedúnculo 2.0-8.0 mm; pedicelos 11.0-19.0 mm; cáliz 2.0-3.0 mm de profundidad, 2.5-3.0 mm de ancho, 5-lobado, lóbulos deltoides o triangulares 0.5-1.5 mm. de largo, 0.5-0.8 mm de ancho, separados por senos concavilíneos amplios; corola 5-lobada, tubular-campanulada, crema o amarillo verdoso, tubo 3.5-5.1 mm de largo; lóbulos oblongos, convexilíneos, 6.0-8.5 mm de largo, 2.3-2.6 mm de ancho, cara abaxial puberulenta, cara adaxial glabrescente con manchas verdes en su base, garganta tomentosa con tricomas dendroides, base de inserción de filamentos pubescente con tricomas lineares; filamentos adnatos a la mitad o por arriba de la mitad del tubo, la parte libre de los filamentos 1.6-2.0 mm de largo, cubierta por tricomas dendroides, anteras oblongas, 2.4-3.0 mm de longitud, 0.9-1.1 mm de ancho, ligeramente apiculadas, color amarillo y púrpura, sobresalen en su totalidad del tubo; ovario 1.3-1.8 mm de alto, 1.7-2.1 mm de ancho, estilo 6.0-7.0 mm de largo. Fruto esférico-deprimido 5.5-6.5 mm de alto, 5.8-7.2 mm de ancho, glabro; cáliz acrescente 5.0-6.0 mm de profundidad, 5.5-7.2 mm de ancho, cubre al fruto un 40-60%; 40-90 semillas y 2-8 idioblastos esclerosos por fruto, semillas 1.0-1.3 mm por su cara plana, 0.3-0.4 mm de grosor, testa con ornamentación sinuosa de poca profundidad, con hilo sin estructura accesoria. (ver figura 3.2.1.).

Ejemplares Examinados

COSTA RICA. ALAJUELA: San Juanillo, Canton Naranja, 10°07'N-84°24'W, alt. 1450 m, 29 diciembre 1940, *Smith 10003* (F); Zarcero, Alfaro Ruiz, 10°11'N-84°20'W, alt. 1900 m, 23 abril 1940, *Smith 2649* (F, NY); Alajuela, Zarcero, Canton Alfaro Ruiz, 10°11'N-84°24'W, alt. 1800 m, 4 febrero 1948, *Smith 161* (F). GUANACASTE: Cerro de San José, 10°22'N-84°57'W, alt. 850 m, 15 febrero 1930, *Dodge 6443* (F, MO); Tilarán sobre al camino a la Hacienda Quebrada Azul, 10°28'N-84°58'W, 19 febrero 1930, *Dodge 6179* (GH). PUNTARENAS: E de Monteverde, en la costa del Pacífico, 10°18'N-84°48'W, alt. 1300 m, 25 febrero 1977, *J. Gentry 3798* (MEXU, F, MO). SAN JOSÉ: Santa María Dota, 9°35'N-83°58'W, alt. 1650 m, diciembre

1925, *Standley 43257 et al.* (NY); Minas a 15 km al N de Samala, 10°12'N-84°24'W, alt. 1350 m, 6 junio 1975, *Smith 458* (F, MO).

EL SALVADOR. AHUACHAPÁN: Lado N de la Sierra de Apaneca, cerca de Apaneca, 15°52'N-89°48'W, alt. 1300 m, 24 junio 1947, *Standley 3010 et al.* (F); Lado N de la Sierra de Apaneca, cerca de Apaneca, 15°52'N-89°48'W, alt. 1500 m, 24 junio 1947, *Standley 2973 et al.* (F); Lado N de la Sierra de Apaneca, cerca de Apaneca, 15°52'N-89°48'W, alt. 1500 m, 24 junio 1947, *Standley 2996 et al.* (F); cercanías de Ataco, 13°52'N-89°51'W, alt. 1300 m, 19 junio 1947, *Standley 2725 et al.* (F). ESCUINTLA, cerca de Palín, 14°24'N-90°42'W, alt. 1500 m, 16 diciembre 1938, *Standley 60110* (F). LA LIBERTAD: cercanías de Santa Tecla, 13°41'N-89°17'W, alt. 850 m, 10 abril 1922, *Standley 23067* (GH, NY); parqueo del Boquerón, 13°41'N-89°51'W, alt. 1880 m, 4 febrero 1998, *Renderos 405* (NY). SAN SALVADOR: El Boquerón, Bosque El Picacho, 14°00'N-89°22'W, alt. 1950 m, 1 marzo 1968, *Molina 21840 et al.* (F, NY); El Picacho, lado N de San Salvador, 14°00'N-89°22'W, alt. 1950 m, 1 marzo 1938, *Molina 21855 et al.* (F, NY). SANTA ANA: Lado E del Cerro del Aguila, 13°54'N-89°42'W, alt. 1680 m, abril 1942, *Tucker 1267* (F, US, G); EL Común, NE del Volcán Santa Ana, 13°52'N-89°48'W, 1928, *Calderón 2439* (F); La Cumbre y El Olimpo, faldas del cerro EL Aguila, 15°34'N-48°42'W, alt. 1500 m, 31 marzo 1993, *Linares 1260* (MEXU); Cerro Verde, 13°45'N-89°40'W, alt. 1800 m, 20 febrero 1968, *Molina 21529 et al.* (F); Volcán Santa Ana, 13°51'N-89°38'W, alt. 1700 m, 21 diciembre 1947, *Williams 13582* (GH, F); El Común, Ladera NE del Volcán Santa Ana, 13°54'N-89°38'W, alt. 1875 m, 26 abril 1958, *Allen 6877* (NY, F); El Común, 13°54'N-89°38'W, alt. 1950 m, 25 septiembre 1958, *Allen 6950* (NY); Finca Pílon, Cerro de los Naranjos, 13°41'N-89°58'W, alt. 1670 m, 16 enero 1949, *Williams 15175* (GH); Cerro de los Naranjos, Volcán Santa Ana, 13°51'N-89°38'W, alt. 1670 m, 16 junio 1949, *Williams 15175* (GH). SONSONATE: Cerro Verde, 13°45'N-89°40'W, alt. 1800 m, 20 febrero 1968, *Molina 21732* (F, NY); Volcán San Salvador, 13°45'N-89°16'W, alt. 1450 m, 7 abril 1922, *Standley 22903* (GH, NY); Volcán San Salvador, 13°45'N-89°16'W, abril 1922, *Calderón 456* (NY).

GUATEMALA. ALTA VERAPAZ: Cobán, cercanías, 15°29'N-90°22'W, alt. 1350 m, 15 abril 1939, *Standley 69302* (F); 10 km al S de Cobán, 15°25'N-90°20'W, alt. 1450 m, 25 enero 1969, *Williams 40099* (F, GH, G); Río Chió 3 km al SW de Cobán, 15°18'N-90°50'W, alt. 1350 m, 31 enero 1969, *Williams 40357* (F); Río Cobán, 5 km al SE de Tactic, 15°19'N-90°15'W, alt. 1400 m, 6 febrero 1969, *Williams 40602* (F); Laguna San Cristobal, 15°23'N-90°24'W, alt. 1400 m, 3 febrero 1969, *Williams 40543* (F); carretera a Quiché, 12 km al W de San Cristóbal, 15°25'N-91°20'W, alt. 1100 m, 24 marzo 1941, *89740* (F); Carretera a Quiché, 12 km al W de San Cristóbal, 15°25'N-91°20'W, alt. 1100 m, 24 marzo 1941, *Standley 89740* (US); Tactic, cerca de Río Frio, 15°20'N-90°18'W, alt. 1450 m, 6 marzo 1941, *Standley 90286* (F); Río Carchá entre Cobán y San Pedro, 15°29'N-90°17'W, alt. 1350 m, 26 marzo 1941, *Standley 89767* (F); Cobán, 15°29'N-90°19'W, alt. 1350 m, agosto 1907, *Türckheim 11719* (NY); camino entre San Cristobal y Chixoy, 15°23'N-90°30'W, alt. 1350 m, 19 febrero 1942, *Steyermark 43892* (F, NY); El Progreso, entre El Jute de Cobana y la Finca Piamonte, 14°55'N-91°00'W, alt. 2000 m, 3 febrero 1942, *Steyermark 43383* (F, NY); San Juan Chamelco, 15°20'N-90°17'W, alt. 1400 m, febrero 1969, *Wilson 40767* (F); San Juan Chamelco, 15°20'N-90°17'W, alt. 1400 m, febrero 1969, *Wilson 40769* (F); Pansamala, alt. 1140 m, abril 1889, *Donnell Smith 1842* (GH); a Sebal, Chinchilá, 15°47'N-89°56'W, 3 marzo 1971, *Contreras 10595* (F); Cobán, 15°29'N-90°22'W, alt. 1400 m, abril 1903, *Donnell Smith 8436* (F, GH); alt. 1350 m, agosto 1907, *Türckheim 11719* (F, GH); entre San Pedro Carchá y Socoyou, 15°46'N-90°36'W, alt. 1300 m, 5 noviembre 1936, *Molina 12050* (F, NY). AMATITLÁN: Moran, 15°29'N-90°32'W, 11 febrero 1905, *Kellerman 4836* (MEXU). BAJA VERAPAZ: Minas a 15 km al N de Samala, 15°16'N-90°17'W, alt. 1700 m, 6 junio 1973, *Williams 42170* (F); Sierra de las

Minas a 15 km al N de Samala cerca de Patín, 15°16'N-90°17'W, alt. 1700m, 5 enero 1973, *Williams 42164* (F); Sierra de las Minas cerca de Patín, 15°16'N-90°17'W, alt. 1700 m, 5 enero 1973, *Williams 42170* (GH); Río Samala a 3 km del poblado, 15°12'N-90°21'W, alt. 940m, 1 octubre 1972, *Molina 27769* (F); 22 km al W de Unión Barrios, 5°12'N-90°10'W, 18 agosto 1975, *Lundell 19682* (F); Unión Barrios, 15°12'N-90°10'W, 22 febrero 1972, *Lundell 10986* (F); Unión Barrios, 15°12'N-90°10'W, 19 agosto 1975, *Lundell 19684* (F, MO).

CHIMALTENANGO: Finca La Alameda cerca de Chimaltenango, 14°50'N-91°58'W, alt. 1830 m, 15 diciembre 1940, *Standley 79823* (F); Los Positos cerca de Las Calderas, 14°20'N-90°36'W, alt. 2300 m, 16 diciembre 1940, *Standley 80255* (F); San Lorenzo, 14°37'N-90°46'W, 14 junio 1937, *Solenston 732* (F); Finca La Alameda cerca de Chimaltenango, 14°50'N-91°58'W, alt. 1830 m, 7 diciembre 1938, *Standley 59145* (F); Quisache, 14°32'N-90°56'W, alt. 1800 m, 6 junio 1939, *Standley 62015* (F). ESCUINTLA: Quebrada al NE de Escuintla, 14°18'N-90°47'W, alt. 800 m, 15 marzo 1941, *Standley 89528* (F); Entre Santa María de Jesús y Palín, 14°28'N-90°42'W, alt. 1800 m, 29 diciembre 1938, *Standley 61288* (F); 15°10'N-91°00'W, alt. m, 1942, *Aguilar 1663* (F). GUATEMALA: Entre San Lucas y la ciudad de Guatemala, 14°37'N-90°39'W, alt. 2000 m, *Molina 16653* (F, NY); Carretera vieja a San Lucas, cercanías de San Rafael, 14°20'N-90°31'W, alt. 1800 m, 27 septiembre 1972, *Molina 27603* (F). Km 20 al NW de la Ciudad de Guatemala, 14°42'N-90°45'W, alt. 1800 m, 18 mayo 1963, *Molina 12401* (F, NY); Guatemala, 14°38'N-90°31'W, alt. 1500 m, febrero 1890, *Donnell Smith 2270* (US, G); Al W de la Ciudad de Guatemala, 14°40'N-90°48'W, alt. 1800m, 26 diciembre 1975, *Illis* (F, MO). HUEHUETENANGO: vecindades de Aguacatán, cerca del spring de San Juan, 15°21'N-91°18'W, alt. 1600 m, 27 diciembre 1940, *Standley 81358* (F); San Rafael Petzal, 15°25'N-91°40'W, alt. 1500 m, 14 septiembre 1971, *Molina 26452* (F, ENCB, NY); Cañón del Río Blanco, 5 km al W de Aguacatán, 15°21'N-91°25'W, alt. 2000m, 11 enero 1974, *Molina 30233* (F, MO, NY); El Tapón por la carretera a La Mesilla, 15°37'N-91°59'W, alt. 1350 m, 9 enero 1974, *Molina 30179* (F, MO); Río Selegua a 47 km de Huehue-tenango, entre Puente Cuevas y Los Monos, 15°42'N-91°55'W, alt. 1400 m, 20 noviembre 1967, *Molina 21402* (F, NY); Río Seligua, El Tapon cerca de Monos, 15°42'N-90°05'W, alt. 1150 m, 17 diciembre 1972, *Williams 41145* (F, NY); vecindades de Aguacatán, 15°21'N-91°18'W, alt. 1200 m, 14 febrero 1939, *Standley 62564* (F); San Rafael Petzal, 15°25'N-91°40'W, alt. 1500 m, 14 septiembre 1971, *Molina 26452* (ENCB). IZABAL: Escoba, enfrente de Puerto Barrios, 15°41'N-88°38'W, 3 mayo 1939, *Standley 72927* (F). PETÉN: Templo de las Inscripciones, Tikal, 17°13'N-89°38'W, alt. 300 m, 15 noviembre 1965, *Molina 15762* (F, NY); camino a Ceibal a 8 km al SE de Sayaxché, 16°33'N-90°03'W, alt. 1350 m, 13 junio 1973, *Ortiz 2682* (F); Tikal, camino al Remate, 17°15'N-89°38'W, 11 enero 1972, *Ortiz 2195* (F, NY); Puerto Chimono, Laguna Petexbatún, 20 km al S de Sayaxché, 16°34'N-90°14'W, alt. 110 m, 31 marzo 1990, *H. Zomer 157* (F); Chinchila, camino a Sebal, 14°25'N-89°39'W, 5 marzo 1971, *Contreras 10594* (F).

QUEZALTENANGO: Central Hidroeléctrica Santa María, 14°45'N-91°32'W, 22 enero 1987, *Croat 63416 et al.* (MEXU, NY); Río Samalá, cerca de Santa María de Jesús, 14°35'N-91°37'W, alt. 1575 m, 25 enero 1941, *Standley 84690* (F); entre la Finca Pirineos y Patzulín, 14°42'N-91°26'W, alt. 1300 m, 9 febrero 1941, *Standley 87142* (F); Volcán Zunil cerca de Aguas Amargas, 14°44'N-91°27'W, alt. 2600 m, 14 enero 1941, *Standley 83334* (F); Volcán Zunil cerca de Aguas Amargas, 14°44'N-91°27'W, alt. 2600 m, 17 febrero 1939, *Standley 65393* (F); Cerca de Santa María de Jesús, 14°43'N-91°32'W, alt. 1650 m, 1 marzo 1939, *Standley 67189* (F); Cerca de Sta. María de Jesús, 14°43'N-91°32'W, alt. 1650 m, 1 marzo 1939, *Standley 67265* (F); Volcán Zunil cerca de Aguas Amargas, 14°44'N-91°27'W, alt. 2600m, 14 enero 1941, *Standley 83334* (F); Volcán Zunil, 14°44'N-91°27'W, alt. 1700 m, 8 agosto 1934, *Skutch 972* (US, F, A, NY). QUICHÉ: Río el Tesoro a 3 km de Chichicastenango, 14°56'N-91°07'W,

alt.2000 m, 19 septiembre 1971, *Molina 26625 (F)*; Finca San Francisco, Cotzal, 15°48' N-89°58' W, alt.1140 m; 8 diciembre 1934, *Skutch 1872 (US, F, A, NY)*; Nebaj, 15°24' N-91°08' W, alt. 1770 m, 22 noviembre 1934, *Skutch 1765 (F, A)*; Río las Violetas, 3 miles al N de Nebaj, 15°24' N-91°08' W, alt. 1620 m, 25 junio 1964, *Proctor 25541 (F, MO)*. SACATEPEQUEZ: Cuesta " Las Canas", Santa Lucía Milpas Altas, 14°34' N-90°40' W, alt. 1900 m, 2 diciembre 1992, *Castillo 1647 (F)*; Nacimiento del Cangrejo, Cuesta de las Cañas, 14°40' N-91°58' W, alt. 1650 m, 3 febrero 1949, *Molina 15431 (GH, NY)*; Nacimiento del Cangrejo, Cuesta de las Cañas, 14° 44' N-91°27' W, alt. 1350 m, 6 junio 1939, *Molina 26452 (F)*; Santa Lucía Milpas Altas. Al E del pueblo cerca de la Iglesia protestante, 14°35' N-90°41' W, alt. 1400 m, 19 diciembre 1992, *Soejarto 7878 (F)*; 2.3 miles al SW de Alotenango, 14°15' N-90°40' W, alt. 1300 m, 26 julio 1977, *Croat 41949 (MO)*; Cerca de Santa María, 14°30' N-90°43' W, alt. 1500 m, 27 enero 37, *Hunnewell 14826 (GH)*; al W de Antigua, alt. 1200 m, 24 enero 1937, *Hunnewell 14824 (GH)*; Aguacatepec, alt. 1300 m, marzo 1892, *Donnell Smith 2675 (F, GH)*; Río Guacalate entre Antigua y Chimaltenango, 14°37' N-90°50' W, alt. 1600 m, 23 diciembre 1940, *Standley 81007 (F)*; cerca de las Calderas, 14°25' N-90°36' W, alt. 1800 m, 15 diciembre 1938, *Standley 59974 (F)*; cerca de Antigua, 14°34' N-90°44' W, alt. 1550 m, febrero 1939, *Standley 61711 (F)*; Cerca de Antigua, 14°34' N-90°44' W, alt. 1550 m, febrero 1939, *Standley 60383 (F)*; 5 km al E de Antigua, 14°34' N- 90°34' W, alt. 1700 m, 24 mayo 1970, *Harmon 2360 (GH, MO)*; barranco cerca de Dueñas, 14°31' N-90°48' W, alt. 1700 m, 21 febrero 1939, *Standley 63243 (F)*; barranco cerca de Dueñas, 14°31' N-90°48' W, alt. 1650 m, 21 enero 1939, *Standley 63238 (F)*; Finca Carmona, SE de Antigua, 14°20' N-90°30' W, alt. 1750 m, 27 enero 1939, *Standley 63691 (F)*; Quebrada sobre Barranco Hondo, 14°28' N-89°44' W, alt. 1200 m, 11 abril 1941, *Standley 88922 (F)*; Finca El Hato al NE de Antigua, 14°47' N-90°10' W, alt. 2000 m, 28 diciembre 1938, *Standley 61162 (F)*; cerca de Antigua, 14°44' N-91°27' W, alt. 1350 m, 6 junio 1939, *Standley 81358 (F)*; cerca de las Calderas, 14°25' N-90°36' W, alt. 1800 m, 15 diciembre 1938, *Standley 59989 (F)*; Santa Lucía Milpas Altas, 14°35' N-90°41' W, 2 octubre 1992, *Castillo 1647 et al. (NY)*. SAN MARCOS: Finca el Porvenir, Río Cabús, Volcán Tajumulco, 14°40' N-91°58' W, alt. 1400 m, 16 marzo 1940, *Steyermark 37953 (F)*. SANTA ROSA: Santa Rosa, 14°12' N-89°52' W, alt. 900 m, diciembre 1892, *Donnell Smith 4259 (F, GH, MO, G)*; Santa Rosa, 14°12' N-89° 52' W, alt. 1050 m, abril 1892, *J. Donnell Smith 3444 (F, US, GH, MO, NY)*. SOLOLÁ: Panajachel, por la carretera a Sololá, 15°16' N-90°02' W, alt. 2200 m, 23 junio 1966, *Molina 16257 et al. (F, NY)*; Río Molino, 4 km al E de Godínez, 14°42' N-91°06' W, alt. 1800 m, 21 diciembre 1972, *Williams 41524 (F, MO)*; Lago Atitlán, 4 km al W de Panajachel, 14°44' N-91° 12' W, alt. 2100 m, 6 diciembre 1963, *Williams 25327 (F, NY)*; Río Molino, 14° 41' N-90°31' W, alt. 1800 m, 21 diciembre 1972, *Williams 41524 (MO)*. SUCHITEPÉQUEZ: Pueblo Nuevo, 14 °39' N-91°32' W, alt. 750 m, 1 marzo 1939, *Standley 66977 (F)*. ZACATEPEQUEZ: Dueñas, 14 °31' N-90°48' W, alt. 1500 m, abril 1890, *Donnell Smith 2258 (GH, US)*. Barranco de Santa Catarina Pinúla, 14°40' N-90°30' W, alt. 1400 m, 9 marzo 1987, *Yonquer 3 (MEXU)*; Volcán Acatenango, 14°29' N-90° 53' W, alt. 2000 m, 14 febrero 1993, *M. Véliz 2686 (MEXU)*; Purulhá, Biotopo del Quetzal, 15° 16' N-90°12' W, alt. 2000 m, 21 septiembre 1995, *BCJLMNR 5204 (MEXU)*.

HONDURAS. MORAZÁN: El Achote, 14°55' N-89°02' W, alt. 1350 m, julio 1936, *Yuncker 6364 (F, NY)*; entre La Labranza y la cima del Cerro Uyuca, 14°01' N-87°04' W, alt. 1950 m, febrero 1995, *Linares 2212 (MEXU)*; Montaña Grande entre Santa Lucía y Valle de Angeles, 14°10' N-87°05' W, alt. 1800 m, 26 septiembre 1950, *Molina 3313 (F)*; Montaña Uyuca, 14°01' N-87°05' W, alt. 1600 m, 3 agosto 1960, *Molina 10008 (F, NY)*.

MÉXICO. CÓLIMA: Comala, Rancho El Jabalí, al SW del Volcán de Colima, 19°26' N-103°40' W, alt. 1400 m, 9 enero 1991, *Sanders 10470 (NY)*; Comala, Rancho El Jabalí, cerca

del Lago Epazote, 19°27' N-103°41' W, alt. 1400 m, 20 marzo 1991, *Sanders 10732* (NY); Comala, Rancho, El Jabalí, 22 km al NNW de Colima, al SW de las faldas de El Volcán de Colima, 21°27.1' N-103°41.6' W, alt. 1350 m, 9 enero 1991, *Sanders 10434* (MEXU, NY); CHIAPAS: 12 km al S de Ocosingo sobre la carretera a San Cristóbal de las Casas, 17°00' N-92°15' W, 5 abril 1985, *Cabrera 8091* (MEXU); Bombaña, 16°57' N-93°2' W, alt. 660 m, 12 marzo 1957, *Schubert 1413 et al.* (A); Volcán Tacana, 15°08' N-92°06' W, alt. 1500 m, agosto 1938, *Matuda 2475* (F, NY, A); El Zapotal, al SE de Tuxtla Gutiérrez, 16°45' N-95°2' W, alt. 660 m, 23 enero 1988, *Palacios 300* (XAL, MEXU); Finca Prusia, por el camino a Mapastepec cerca de El Triunfo al S de Jaltengo, 15°26' N-92°53' W, 24 febrero 1951, *Miranda 7003* (MEXU); San Nicolas Monte-cristo, 15°42' N-92°29' W, enero 1938, *Matuda 1932* (F, MO, GH); entre el Rizo de Oro y Cerro Baul, Col. Rodolfo Figueroa, 15°58' N-92°29' W, alt. 1350 m 15 febrero 1979, *Croat 47592* (NY); Sierra Madre, alt. 1500 m, 20 enero 1899, *Langla-ssé 1769* (GH); Río al E de Bochil, 16°59' N-92°45' W, alt. 1560 m, 6 abril 1968, *Méndez 3995* (NY); Rte. 199, 46 km from Rte. 190, toward Ocosingo, alt. 1765 m, 6 octubre 1984, *Huft 2358* (NY, MO); 8 k al N de San Juan Cancuc, alt. 1050 m, 17 marzo 1988, *Sántiz 506* (NY); San Andrés Larráinzar, alt. 1650 m, 23 enero 1988, *González 387* (NY, MEXU); San Andrés Larráinzar, alt. 1800 m, 24 junio 1988, *González 652* (MO); Cerro Baúl, cerca de Rodolfo Figueroa, 17°38' N-100°19' W, alt. 1400 m, 15 abril 1979, *Croat 47590* (MO); San Juan Cancuc, alt. 1350 m, 14 febrero 1992, *Brett 815* (MO); San Andrés Larráinzar, alt. 1800 m, 4 febrero 1988, *González 527* (MO); San Juan Cancuc, alt. 1740 m, 26 septiembre 1991, *Brett 547* (MO); Mpio. Angel Albino Corzo, Laderas cercanas a Rancho Viejo en la Finca Prusia, 15°30' N-92°45' W, alt. 720 m, 23 enero 1968, *Méndez 3584* (F); Mpio. Angel Albino Corzo, Río Cuztepeques, 16°03' N-92°47' W, alt. 720 m, 26 marzo 1968, *Méndez 3845* (NY); Mpio. Angel Albino Corzo, Finca Cuxtepec, 16°10' N-93°15' W, alt. 1370 m, 11 junio 1982, *Breedlove 56995* (MO); Mpio. Berriozábal, Finca el Suspiro, Pozo-Turipache, alt. 1000 m, 24 junio 1972, *Breedlove 26353* (MO); Mpio. Bochil, Laderas de Pinus y Liquidambar, carr. Bonchil-Simojovel, 4.5 millas al NE de Bochil, 16°70' N-92°40' W, alt. 1350 m, 31 mayo 1965, *Breedlove 10207* (F, G); Mpio. Bochil, Laderas de Pinus y Liquidambar a lo largo de la carretera Bochil-Simojovel, 4 millas al NE de Bochi, 16°70' N-92°40' W, alt. 1350 m, 11 febrero 1965, *Breedlove 8818* (F, ENCB); Mpio. Bochil, Sobre el Río al este de Bochil, 16°59' N-92°40' W, alt. 1560 m, 27 junio 1967, *Méndez 2566* (F); Mpio. Bochil, Rancho Puy Ukum, a 2 km de Bochil, 16°59' N-92°55' W, alt. m, 25 abril 1986, *Méndez 8944* (MEXU); Mpio. Cintalapa, 16 al NW del Rizo de Oro, ° N-° W, alt. 1600 m, 21 abril 1972, *Breedlove 24752* (MO); Mpio. Jitotol, Laderas de Quercus y Pinus 3 millas al S de Jitotol, 16°90' N-92°52' W, alt. 1050 m, 29 mayo 1965, *Breedlove 10108* (F); Mpio. Motozintla, Rancho Nuevo, 6 km al SE de El Rosario, 15°4' N-92°31' W, alt. 2800 m, 2 febrero 1987, *Ventura 4266* (XAL, ENCB); Mpio. Motozintla, camino de Toliman a Niquabrilil, 15°15' N-92°15' W, alt. 2000 m, 14 diciembre 1976, *Breedlove 42643* (MO); Mpio. Motozintla, 45-50 km al NE de Huixtla, 15°09' N-92°28' W, alt. 1900 m, 18 diciembre 1972, *Breedlove 31091* (MO); Mpio. Ocosingo, 9.2 km del entronque Cuxulja, camino a Virginia, 16°53' N-92°10' W, alt. 1570 m, 20 marzo 1995, *Mejia 150* (MEXU); Mpio. Ocosingo, Río Cascada, sobre la carretera a Ocosingo, 17°04' N-92°15' W, alt. 1250 m, 15 abril 1986, *Méndez 9020* (MEXU, NY); Mpio. Ocosingo, 7 km al E de El Carmen Pataté, camino monte libano, 17°45' N-93°30' W, alt. 900 m, 10 abril 1991, *Martínez 24593 et al.* (MEXU); Mpio. Ocozocoautla, Bajada del Macho al N por la rivera del Río Cintalapa, Reserva del Ocote 16°46' N-93°22' W, alt. 380 m, 5 mayo 1983, *Calzada 1646* (XAL); Mpio. Ocozocoautla, 32 km al N de Ocozocoautla, a Mal Paso, 14°59' N-92°14' W, alt. 750 m, 19 octubre 1965, *Breedlove 13589* (NY); Mpio. Ocozocoautla 20 km al S de Ocozocoautla, 17°25' N-93°51' W, alt. 1350 m, 16 octubre 1972, *Breedlove 29174* (ENCB); Mpio. Ocozocoautla de Espinosa, 32 km al N de Ocozocoautla por la carr. a Mal Paso, 16°80' N-92°22' W, alt. 750 m, 19 octubre 1965, *Breedlove 13595* (F); Mpio. Oxchuc, La Cascada

Mesbiljaz, 16°50'N-92°25'W, alt. 1250 m, 15 octubre 1985, *Méndez 8508 (MEXU, NY)*; Mpio. Oxchuc, La Cascada, Río Corralito, alt. 2000 m, 7 marzo 1945, *Matuda 5206 (F, MO)*; Mpio. Oxchuc, La Cascada, Río Corralito, 16°50'N-92°25'W, alt. 1250 m, 10 abril 1983, *Méndez 5814 (MEXU, MO)*; Mpio. Oxchuc, La Cascada, Río Corralito, 16°50'N-92°25'W, alt. 1250 m, 20 abril 1986, *Méndez 8928 (MEXU, NY)*; Mpio. Oxchuc, Paraje Corralito, 16°50'N-92°25'W, alt. 1250 m, 10 enero 1986, *Méndez 8704 (MEXU, NY)*; Mpio. Oxchuc, La Cascada, Wesbitja, 16°50'N-92°25'W, alt. 1250 m, 29 noviembre 1982, *Méndez 5113 (MEXU, MO)*; Mpio. Oxchuc, Finca Prusia, por el camino a Mapastepec, cerca de Triunfo al S de Jaltengo, 15°26'N-92°53'W, alt. 1250 m, 24 febrero 1951, *Miranda 7003 (MEXU)*; Mpio. Rayón, 2.5 km al NO de Rayón camino a Tapalapa, 17°12'N-93°00'W, alt. 1500 m, 10 abril 1989, *Martínez 24155 (MEXU)*; Mpio. Rayón, El caminero en selva negra, 17°12'N-93°00'W, 8 julio 1988, *Ventura 2026 (MEXU)*; Mpio. San Andrés Larrázar, Paraje Bik'tal huk'maltik 1 km al oeste de bajovertik, alt. 1800 m, 9 noviembre 1987, *González 206 (MEXU)*; Mpio. San Fernando, camino de Tuxtla Gutiérrez a Chicoasen, 16°46'N-93°00'W, alt. 950 m, 9 septiembre 1976, *Martínez 39989 (NY)*; Mpio. San Fernando, Camino de Tuxtla a Chicoasen, 16°58'N-93°06'W, alt. 950 m, 9 septiembre 1976, *Breedlove 38989 (MO)*; Mpio. San Juan Cancuc, arriba de Cancuc, 16°55'N-92°29'W, alt. 1370 m, 14 febrero 1992, *Brett 815 (XAL)*; Mpio. San Juan Cancuc, Xinxitonil, 2 km al N del pueblo de Cancuc, 16°55'N-92°29'W, alt. 960 m, 11 agosto 1987, *Sántiz 26 (MEXU)*; Mpio. Tenejapa, Laderas del sumidero en el centro de Tenejapa, 16°49'N-92°31'W, alt. 2010 m, 16 abril 1965, *Breedlove 9779 (F)*; Mpio. Tenejapa, Ojo del Río Yashanal, 16°49'N-92°31'W, alt. 1700 m, 20 agosto 1982, *Méndez 4492 (NY)*; Mpio. Tila, Colonia Chewupaj, 17°24'N-92°29'W, alt. 1000 m, 10 enero 1983, *Méndez 5347 (MEXU, MO)*; Mpio. Tila, Colonia Jolnopa-Belisario, camino de terracería de Tila al Salto de Agua, 17°25'N-92°32'W, alt. 1150 m, 15 agosto 1977, *Calzada 3309 (XAL)*; Mpio. Tumbala, Ejido Miguel Hidalgo, Camino Yajalon-Tumbala, 17°18'N-92°19'W, alt. 650 m, 18 agosto 1977 *Calzada 3787 (XAL)*; Mpio. Tuxtla Gutiérrez, por el camino al Sumidero de Tuxtla, 20 km al N de Tuxtla Gutiérrez, 16°65'N-92°07'W, alt. 1300 m, 16 febrero 1965, *Breedlove 9042 (F)*; Mpio. Unión Juárez, Llalú, 6 km al S del Talquian, 15°5'N-92°5'W, alt. 2000 m, 14 noviembre 1987, *Ventura 4882 et al. (F, ENCB)*; Mpio. Unión Juárez, Córdova, 15°5'N-92°5'W, alt. 1350 m, 8 marzo 1985, *Ventura 1289 y E. López (XAL, CHAPA)*; Mpio. Unión Juárez, Talquian, alt. 1650 m, 2 octubre 1985, *Ventura 2503 (MEXU)*; Mpio. Unión Juárez, Entre Talquian y Chiquihuite, 15°05'N-92°05'W, alt. 1800 m, 28 abril 1987, *Martínez 20429 (MO)*; Mpio. Unión Juárez, Talquian Chico, 15°05'N-92°05'W, alt. 1800 m, 4 enero 1988, *Ventura 4977 (CHAPA)*; Mpio. Venustiano Carranza, Laderas de Quercus y Pinus, 3 millas al S de Aguacatenangó, carr. Pinola-Las Rosas, 16°80'N-92°20'W, alt. 1680 m, 25 junio 1965, *Breedlove 10573 (F)*; Mpio. Venustiano Carranza, Ladera de Quercus sobre la carr. a Pinola, 2 km al SW de Aguacatenango, 16°90'N-94°30'W, alt. 1650 m, 18 diciembre 1964, *Breedlove 7928 (F, ENCB)*; Mpio. Venustiano Carranza, Ladera cerca de Soyatitán en el camino de Las Rosas a Pugilitik, 16°18'N-92°51'W, alt. 1020 m, 25 octubre 1967, *Méndez 3139 (F)*; Mpio. Venustiano Carranza, Cerca de Socolte-nango, 16°13'N-92°15'W, alt. 1170 m, 18 abril 1981, *Breedlove 51001 (MO)*; Mpio. Villa Corzo, Cerro Bola, 15°55'N-93°36'W, alt. 1500 m, 9 febrero 1972, *Breedlove 24003 (MO)*; Mpio. Yajalón, cerca de Yajalón, 17°14'N-92°20'W, alt. 1200 m, 6 abril 1973, *Breedlove 34553 (MO)*; Mpio. Zinacantán, San Isidro, alt. 1540 m, 17 febrero 1981, *Breedlove 49809 (MO)*; Mpio. Zinacantán, Camino del centro de Zinacantán a San Lucas en Juniotstik, 16°45'N-92°42'W, alt. 1200 m, 24 abril 1966, *Laughlin 767 (F)*; Mpio. Zinacantán, camino al centro de San Lucas Vitstik, 16°45'N-92°42'W, alt. 1200 m, 24 abril 1966, *Laughlin 1767 (MEXU)*. CHIHUAHUA: Mpio. La Bufa, cerca del Arroyo San Fernando, 28°5'N-106°22'W, alt. 1350 m, 27 junio 1982, *Tilton Davis 1110 (MEXU, MO)*; Mpio. Batopilas, Barrancas de Batopilas, 26°51'N-107°50'W, alt. 1400 m, 23 abril 1973, *Bye 3561 (MO)*; Mpio. Batopilas, S de la Barranca de Batopilas, W de la Bufa, alt. 1400 m, 7 junio 1973, *Bye 4021*

(MO, NY); DURANGO: Cañones del Río Tamazula, entre La Bajada y La Junta, 24°59'N-106°47'W, alt.1300 m, 20 marzo1972, *Breedlove 21530* (MEXU); Río Tamazula, 24°59'N-106°47'W, alt.1300 m, 20 abril1972, *Breedlove 24530* (MO, MEXU). GUERRERO: Mpio., 24 km al N de Valle de Zaragoza, alt.1650 m, 26 marzo1983, *Martínez 3713* (XAL, MO); cerca de Nueva Deli entre Atoyac y Filo de Caballo, 17°24'N-100°17'W, alt.1400 m, 1 febrero1983, *Miller 596* (ENCB); Mpio.Atoyac, Nueva Delhi, 23 km al NE de Paraiso, 17°15'N-100°20'W, alt.1510 m, 1 febrero1983, *Tenorio 3220* (MEXU); Mpio.Montes de Oca, San Antonio - Monte del Bálsamo, 5 febrero1938, *B. Hinton 14065* (US, GH, NY). JALISCO: Sierra de Manantlán Occidental, camino al Durazno frente de la Cumbre, a 6 km del Durazno, 19°32'N-104°14'W, alt.1960 m, 19 abril 1989, *Wetter 2018* (XAL, CHAPA, F, MEXU, NY, GH); Barranca de Beltran, 6 junio1893, *Pringle 4378* (GH, G, MEXU, MO, F); San Sebastián, hacia la Hacienda de Otoñal, Sierra Madre Occidental, 20°35'N-103°22'W, alt.1425 m, 2 marzo1929, *Mexia 1780* (F, NY, G); 30 km al N de la Mascota, 20°41'N-105°15'W, alt.1600 m, 3 abril 1970, *Anderson 5972* (ENCB); Coralitos, Ladera NW Sierra de Manantlán, camino a Ahuacapan, 19°37'N-104°18'W, alt.1800m, 11 marzo1987, *Iltis 29440* (MEXU, F); arroyo la Calera, 9 km al N de Casimiro Castillo, camino a Autlán, 19°41'N-104°25'W, alt.780 m, 7 enero1985, *Judziewics 5172 y et al.* (NY); lado W de la Sierra de San Sebastián, 20°32'N-104°50'W, alt.1600 m, 2 marzo1970, *Anderson 5972* (NY); Mpio.Autlán, Barranca de Beltran, 19°34'N-103°30'W, alt.1800 m, 6 junio1893, *Ramírez 1095 et al.* (MEXU); Mpio.Cuatitlán, 16.5 km al NE de Cuatitlán, 1.5 km al SW de la Cumbre, Cañada de los Ocotes, 19°33'N-104°14'W, alt.1800 m, 10 marzo 1991, *Cuevas 4100 et al.* (MEXU); Mpio.Cuatitlán, 16.5 km al NE de Cuatitlán, 2 km al SW de la Cumbre, 19°33'N-104°14'W, alt.2000 m, febrero1989, López 78 (MEXU); Mpio.Cuatitlán, 21.5 km al SSE de Autlán, 16-17 km al E de Casimiro Castillo, 19°34'N-104°16'W, alt.1750 m, 8 marzo1991, *Cuevas 4054* (MEXU); Mpio.Tecalitlán, km 46 de la carr. Cd Guzman-Pihuamo, 19°28'N-103°18'W, alt.1750 m, 14 mayo1988, *Fuentes 52* (MO); Mpio. Tecalitlán, 10 km al SE de Llanitos por la Brecha a Plan de Lego, 19°26'N-103°20'W, alt.1800 m, 7 noviembre1989, *Villa 223 et al.* (NY); Mpio.Zapotitlán, 18 km al N de San Antonio, brecha El playon, 19°37'N-103°27'W, alt.1400 m, 17 junio1988, *Morones 281* (MO); Mpio.Zapotitlán, 8 km al N de la Hacienda San Antonio, 21°10'N-104°51'W, alt.1500 m, 18 abril1990, *Villa 699 et al.* (NY). MICHOACAN: Mpio.Uruapan, Tancitaro, 7 millas al SW de Uruapan, 19°00'N-102°4'W, alt.1800 m, 3 junio19, *Leavenworth 1259 et al.* (F, MO); Mpio.Uruapan, Tzaráracua, 10 km al S de Uruapan, barranca húmeda, 18°80'N-102°0'W, alt.1500 m, 17 marzo 1985, *Soto Núñez 7725 et al.* (MEXU); NAYARIT: Isla María Madre, 21°35'N-106°33'W, 25 mayo1897, *Nelson 4232* (F); Mpio.Tepic, Cerro San Juan 10 km al E de la desviación al Caurentefío, 21°28.15'N-105°00.18'W, alt.1400 m, 6 abril 1994, *Calzada 19239* (MEXU, XAL). OAXACA: Cerro del Machete, Pochutla, 17°17'N-93°53'W, alt.1220 m, febrero1941, *Reko 6104* (F); Mpio.Juchitán, Cañada de Buenos Aires al Río Porta Monedas, 16°37'N-94°30'W, 29 marzo 1985, *Rico 801* (NY); Mpio.Juquila, Km 183 carretera Oaxaca- P. escondido, 4 km al S de Lachao, 16°14'N-97°9'W, alt.1850 m, 13 abril 1965, *Rzedowski 19530* (F, ENCB, MEXU); Sta. Ma. Chimalapa, Arroyo de las Yeguas, en la Desembocadura, 3.5 km al NE de Benito Juárez, 16°44'N-94°7'W, alt.1000 m, 3 marzo1986, *Maya 2951* (MEXU); Mpio. San Miguel Chimalapa, 2 km al S de la Congregación Benito Juárez, 16°42'N-94°08'W, alt.900 m, 31 julio1984, *Maya 1308* (NY, CHAPA); Mpio.San Miguel Chimalapa, Cerro entre arroyo Caracol y arroyo Hierba Santa, ladera S de Cerro Guayabitos, 16°43'N-94°10'W, alt.1250 m, 29 abril 1985, *Maya 1582* (MEXU); Mpio.Sn. Miguel Chimalapa, cabecera del Arroyo de las Señoritas, 16°45'N-94°11'W, alt.1500 m, 26 abril 1987, *Maya 14322* (MEXU). SONORA: Tepopa, Río Mayo, Alta Sonora, 26°45'N-109°47'W, 3 junio1936, *H. S. Gentry 2223* (MEXU, F, MO). VERACRUZ: Mpio.Acatlán, alt.1450 m, 20 febrero1976, *Ventura 12480* (ENCB); Mpio. Banderilla, Piletas de Banderilla, 19°35'N-96°59'W, alt.2100 m, 6 abril 1983, *Vásquez 847* (

XAL); Mpio. Banderilla, Piletas antes de Banderilla, 19°35' N-96°59' W, alt. 1600 m, 11 enero 1973, *Hernández 1764* (F); Mpio. Coatepec, Congregación Zoncuantla, 19°27' N-96°57' W, alt. 1400 m, 11 junio 1994, *Castillo 12351* (MEXU); Mpio. Coatepec, Cerca de Rancho Viejo, 19°30' N-96°58' W, alt. 1340 m, 16 abril 1979, *Ortega 1332* (XAL, MEXU, F); Mpio. Jalapa, Jardín Botánico Fco. Javier Clavijero, 2 km al S de Jalapa por la carr. a Coatepec, 19°30' N-96°56' W, alt. 1400 m, 22 febrero 1977, *Calzada 3062* (F); Mpio. Jalapa, Jardín Botánico Fco. Javier Clavijero, 2 km al S de Jalapa por la carr. a Coatepec, 19°30' N-96°56' W, alt. 1250 m, 22 abril 1981, *Ortega 1844* (F); Mpio. Jalapa, Jardín Botánico Fco. Javier Clavijero, 2 km al S de Jalapa por la carr. a Coatepec, 19°30' N-96°56' W, alt. 1300 m, 27 octubre 1981, *Nee 22455* (GH, XAL, F, MEXU, G); Mpio. Jalapa, Jardín Botánico Fco. Javier Clavijero, 2 km al S de Jalapa por la carr. a Coatepec, 19°30' N-96°56' W, alt. 1350 m, 23 diciembre 1987, *Aaron Rodrigues C. 5237* (GH); Mpio. Jalapa, Jardín Botánico Fco. Javier Clavijero, 2 km al S de Jalapa por la carr. a Coatepec, 19°30' N-96°56' W, alt. 1250 m, 25 febrero 1981, *Ortega 1839* (F); Mpio. Jalapa, Cerro Martinica, alt. 1600 m, 10 febrero 1976, *Ortega 159* (NY); Mpio. Jalapa, Macuiltepec, 18°10' N-92°50' W, alt. 1500 m, 22 junio 1974, *Ventura 10178* (ENCB); Mpio. Jalapa, Macuiltepetl, 19° 32' N-96°55' W, alt. 1300 m, 22 abril 1974, *Ventura 10178* (F); Mpio. Jalapa, Luz del Barrio, alt. 1320 m, 1894, *Smith 1808* (F, NY); Mpio. Jalapa, El Salto del Gato, 19°32' N-96°35' W, alt. 1300 m, 7 enero 1980, *Ventura 16702* (MEXU, XAL, F); Mpio. Jalapa, El Salto del Gato, 19°32' N-96°35' W, alt. 1350 m, 10 marzo 1973, *Gandara 32* (F); Mpio. Jalapa, Luz del Barrio, 19°32' N-96°55' W, alt. 1300 m, 6 enero 1977, *Márquez 911* (F, XAL); Mpio. Jilotepec, Jilotepec, 19°40' N-97°0' W, alt. 1350 m, 19 marzo 1974, *Ventura 9750* (F, XAL); Mpio. Jilotepec, Km 1 de la carretera Banderilla-Misantla, 19°38' N-95°57' W, alt. 1400 m, 20 octubre 1977, *Ortega 723* (F, XAL); Mpio. Jilotepec, Jilotepec, 3 km al Oeste, alt. 1300 m, 10 mayo 1976, *Ortega 246* (XAL, F); Mpio. Jilotepec, Jilotepec, 3 km al Oeste, 19°56' N-99°30' W, alt. 1300 m, 10 mayo 1976, *Zola 409* (F, XAL); Mpio. Jilotepec, Rincón del Muerto, 19°36' N-96° 56' W, alt. 1400 m, 26 abril 1971, *Ventura 3506* (MEXU, XAL); Mpio. Naolinco, Cascadas de Naolinco, 19°39' N-96°51' W, alt. 1450 m, 4 febrero 1971, *Ventura 3056* (NY); Mpio. San Andrés Tlalnahuayocan, San Antonio, alt. 1400 m, 27 junio 1974, *Ventura 9962* (ENCB, XAL, F); Mpio. San Andrés Tlalnahuayocan, San Antonio, 19°41' N-96°47' W, alt. 1400 m, 27 abril 1974, *Ventura 9962* (XAL); Mpio. San Andrés Tlalnahuayocan, Otilpan, 19°32' N-96°57' W, alt. 1500 m, 6 abril 1979, *Ventura 16164* (XAL, F); Mpio. San Andrés Tlalnahuayocan, Naranjillo, 19°34' N-96°57' W, alt. 1500 m, 24 octubre 1987, *Gutiérrez 2833* (XAL, MO).

Observaciones

En términos generales la especie presenta caracteres constantes, sin embargo, varían un poco dependiendo de la región en la que se encuentra, por ejemplo: los ejemplares colectados en el occidente de México suelen ser de hoja más ancha y con frutos grandes; en cambio algunos ejemplares de Chiapas presentan hojas lanceoladas de frutos pequeños. Un caso especial de variación se presenta en los siguientes ejemplares: México, Chiapas, El Zapotal, 16° 45' N 95° 02' W, *Palacios 300* (XAL, MEXU); El Salvador, Ahuachapán, El

Imposible, 13° 49' N 89° 56' W, Sandoval 174 (MO), los cuales presentan hojas con muy pocos tricomas y un cáliz peculiar de lóbulos largos y delgados. Sería conveniente realizar más colectas en estas localidades para investigar la posibilidad de que se trate de variedades ecológicamente bien establecidas.

Distribución Geográfica

Esta especie con frecuencia es colectada en altitudes que van de 1200 - 2000 m, aunque se han encontrado algunos ejemplares a menor altitud, (un caso peculiar es de la recolecta 4232 de E. W. Nelson en las Islas Mariás). Las recolectas se reportan en bosques mesófilos de Sonora, Chihuahua, Durango, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, así como en vegetación similar en Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, y Costa Rica. Los ejemplares colectados en Nicaragua (que se consultaron) determinados como esta especie resultaron ser *Witheringia solanacea* L' Hér. Lo que podría indicar una falta de colecta en ese país. En otro caso similar D'Arcy (1973) menciona la existencia de *B. stramonifolius* en Panamá, pero los ejemplares que se colectaron en este país son en realidad una nueva especie del género *Witheringia* de la cual se ha hablado. (ver figura 3.2.2.).

Brachistus nelsonii (Fernald) D'Arcy, J. L. Gentry et Averett, Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 227. 1981. *Athenaea nelsonii* Fernald, Proc. Am. Acad. Arts 35 (25): 560. 1900., *Witheringia nelsonii* (Fernald) Hunz., Kurtziana 5:160-162. 1969. TIPO: México, Chiapas, entre Tumbala y El Salto, 460-1385 m.s.n.m. *Nelson* 3395 (Holótipo GH !; Isótipo US !). *Capsicum viscidum* Standl., Publ. Carnegie Inst. Wash. 461: 84. 1935. *Athenaea viscida* (Standl.), Standl. et Steyerl., Publ. Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 23: 18. 1943. TIPO: Guatemala, Peten, Uaxactum, *Bartlett* 1260 (Holótipo F !; Isótipos A !, G !)

Arbustos o árboles pequeños, 1.5-4.0 m de alto, con tricomas lineares capitados por glándulas ovoides. Hojas geminadas, membranáceas, hoja mayor con pecíolo 4.5-11.5 cm, lámina 8.0-21.0 cm de largo, 5.0-14.0 cm de ancho, ovada, base cordata, ligeramente asimétrica, ápice agudo o acuminado, margen entero o excepcionalmente con 1-2 lóbulos deltoides por lado, hoja menor con pecíolo 0.7-3.5 cm, lámina 2.5-17.5 cm de largo, 1.5-11.5 cm de ancho, ovada, base cordata ligeramente asimétrica, ápice agudo o acuminado, margen entero o excepcionalmente con 1-2 lóbulos deltoides por lado. Inflorescencia (4)10-20 flores, pedúnculo 1.0-3.0 mm; pedicelos 15.0-26.0 mm; cáliz 3.0-4.5 mm de profundidad, 4.0-5.0 mm de ancho, 5-lobado, lóbulos triangulares 2.0-2.5 mm. de largo, 1.9-2.2 mm de ancho, separados por senos concavilíneos estrechos; corola 5-lobada, tubular-campanulada, color crema, tubo de 4.1-5.8 mm de largo, lóbulos ovados, 6.0-7.2 mm de largo, 3.5-5.0 mm. de ancho, cara abaxial puberulenta, cara adaxial glabrescente con manchas púrpuras en su base, garganta pilosa con tricomas lineares, zona de inserción de filamentos glabra; los filamentos adnatos sobre el tercio basal del tubo, parte libre de filamentos 0.8-1.5 mm de largo, cubierta por tricomas lineares, anteras oblongas o ligeramente ovadas, 2.4-2.9 mm de largo, 1.3-1.5 mm de ancho, ligeramente apiculadas o no, color amarillo y púrpura, sobresalen del tubo menos de un tercio de su longitud; ovario 1.5-1.9 mm de alto, 1.9-2.1 mm de ancho, estilo

6.0-7.6 mm de largo. Fruto esférico-deprimido, 6.5-7.0 mm de alto, 6.8-7.3 mm de ancho, glabro; cáliz acrescente, 5.5-6.5 mm de profundidad, 5.8-7.3 mm de ancho, cubre al fruto 70 - 90 %; 80-155 semillas y 2 idioblastos por fruto, semillas 1.0-1.3 mm por su cara plana, 0.3-0.4 mm de grosor, testa con ornamentación reticulada, hilo con anillo a su alrededor. (ver figura 3.2.3.).

Ejemplares Examinados

BELICE. EL CAYO: Humming Bird, 48 miles section, 2 mayo 1956, *Gentle 9080* (F, MO); Humming Bird, 35 miles section, 17°03'N-88°33'W, 18 octubre 1955, *Gentle 8904* (F, CHAPA, MO); Humming Bird, Blue Hole section, 17°03'N-88°41'W, 14 noviembre 1955, *Gentle 8944* (F, CHAPA, MO, NY). TOLEDO: Columbia Forest Station to Esperanza, 16°40'N-88°40'W, alt. 300 m, 13 junio 1973, *Gentry 8185* (MO); camino de Columbia Forest Station a la Esperanza, 3 millas al O de camino a San José, 16°20'N-89°05'W, alt. 240 m, 13 junio 73, *Gentry 8185* (GH);

GUATEMALA. ALTA VERAPAZ: Finca Mercedes, Telemán, Panzos, Sierra de las Minas, quebrada Mercedes, 15°21'N-89°43'W, alt. 100 m, 14 junio 1988, *Martínez 22744* (MEXU, MO); Entre Chirrichacté y Semococh, 15°40'N-89°50'W, 10 abril 1942, *Steyermark 46335* (F, NY). BAJA VERAPAZ: Unión Barrios, 15°12'N-90°10'W, 18 agosto 1975, *Lundell 19682 et al.* (MO). HUEHUETENANGO: Cerro Chiblac, Sierra de los Cuchumates, 15°49'N-91°12'W, 22 julio 1942, *Steyermark 49184* (F, NY). IZABAL: Chahal, camino a Sebal sobre El Mago, 15°45'N-89°34'W, 30 septiembre 1968, *Contreras 7770* (F, MO); a 5 km de Seja, 200 m de Río Dulce, 15°42'N-88°80'W, 12 junio 1970, *Contreras 10211* (F, ENCB, MO); El Estor, 15°32'N-89°21'W, 18 marzo 1972, *Contreras 11384* (F, NY); Entre El Benque y El Charro, 18 marzo 1972, *Tun 2449* (F). PETEN: Dos Lagunas, Uaxactum, 17°42'N-89°32'W, alt. 300 m, 27 octubre 1960, *Contreras 566* (MO, F); Sayaxche, San Juan Acul, 16°31'N-90°10'W, 16 marzo 1964, *Contreras 4056* (F); Uaxactum, 17°24'N-89°90'W, 22 abril 1931, *Bartlett 12690* (A, F, G); Parque Nacional Tikal, camino junioejo al Remate, 8 enero 1969, *Tun 30* (F); Parque Nacional Tikal, templo # 1, 17°13'N-89°23'W, 29 septiembre 1970, *Tun 336* (F, MO, NY); Parque Nacional Tikal, 24 abril 1959, *Lundell 1590* (F, MO); Parque Nacional Tikal a 55 km del camino del Zocotal, 17°14'N-89°37'W, 10 junio 1971, *Tun 1832* (F, NY); Sayaxche, 3 km al S de El Escarbadero, 10 abril 1964, *Contreras 4165* (F, MO); Parque Nacional Tikal, Templo 4, 17°13'N-89°38'W, 28 agosto 1970, *Tun 246* (F); Uaxactum, 17°24'N-89°39'W, 22 abril 1931, *Bartlett 12690* (F, A, G).

MÉXICO. CAMPECHE: Mpio. Calakmul, 1 km al N de Rancho El Sacrificio, 17°59'N-89°23'W, alt. 60 m, 5 agosto 1997, *Martínez 28097* (MEXU, NY); Mpio. Calakmul, 3 km al W de la Unión 20 de Junio, Mancolona, camino a Nueva Vida, 18°48'N-89°19'W, alt. 350 m, 2 junio 1997, *Martínez 27535* (MEXU, NY); Mpio. Calakmul, 2 km W de la Malacona, camino a la Nueva Vida, 18°48'N-89°18'W, alt. 300 m, 25 octubre 1997, *Martínez 29339 et al.* (MEXU). CHIAPAS: Entre Tumbala y El Salto, 17°18'N-92°19'W, 29 octubre 1985, *Nelson 3395* (US, GH); A 37 km del Tzisco, 8 km de Amparo Agua Tinta, camino Montebello-Ixcán, 16°08'N-91°29'W, 8 abril 1983, *Téllez et al. 6645* (MEXU); Mpio. de Berriozábal, Finca El Suspiro a 13 km al N de Berriozábal, 16°48'N-93°16'W, alt. 1000 m, 24 julio 72, *Bredlove 26351* (ENCB, MO, NY); Mpio. Ocozingo, 70 km al SW de Palenque, 17°15'N-92°30'W, alt. 550 m, 12 abril 1981,

Martínez 5862 (ENCB); Mpio. Ococingo, 6 km al SE de Benemérito de las Américas, Marqués de Comillas, 16°07'N-90°28'W, alt. 160 m, 9 octubre 1984, *Martínez 8124 (MO, NY)*; Mpio. Ococingo, Bonfil, 17°04'N-92°15'W, alt. 520 m, 23 noviembre 1976, *Valvis 3210 (XAL)*; Mpio. Ococingo, Ejido Cintalapa, 16°55'N-92°43'W, alt. 510 m, 29 noviembre 1976, *Valvis 2362 (XAL)*; Mpio. Ococingo, a 5 km al SW de Santo Domingo, 16°57'N-92°55'W, alt. 600 m, 13 abril 1982, *Davidse 20446 (MEXU)*; Mpio. Ococingo, A 2 km al SO de Lacanjá-Chansayab, 16°57'N-91°17'W, alt. 400 m, 11 junio 1990, *González-Espinosa 1127 (XAL, CHAPA)*; Mpio. Ococingo, cruceo Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum, 17°58'N-92°32'W, alt. 180 m, 5 abril 1985, *Martínez 11511 (MEXU)*; Mpio. Ococingo, A 5 km al N de la desviación a Las Cascadas de Agua Azul por la carretera Ococingo -Palenque, 16°49'N-90°54'W, 30 junio 1982, *Cabrera 3106 (MEXU, NY)*; Mpio. Palenque, 6-12 km al S de Palenque, 17°25'N-92°01'W, alt. 300 m, 12 octubre 1972, *Breedlove 28843 (MO, ENCB)*; Entre Tumbala y El Salto, 17°18'N-92°19'W, alt. 1500 m, 29 octubre 1895, *Nelson 3395 (US)*. OAXACA: Mpio. Chimalapa, cabecera del arroyo Huahuagtzá, 5 km al E de Santa María, 16°55'N-94°39'W, alt. 300 m, 22 mayo 1987, *Hernández 2474 (CHAPA, NY)*; Mpio. Juchitán, Arroyo Pita, 23 km al SE de Lázaro Cárdenas, 16°55'N-94°41'W, alt. 330 m, 11 marzo 1982, *Cedillo 1142 (F, MO)*; Mpio. San Pedro Ixcatlán, Cerro El Quemado, cerca del poblado, 16°10'N-91°17'W, alt. 140 m, 10 febrero 1984, *Calzada 10333 (XAL)*; Mpio. Tuxtepec. Sta Ma. Jacatepec, predio La Joya del Ovispo, 17°52'N-96°14'W, alt. m, 12 agosto 1990, *Ramos 441 et al. (XAL)*. TABASCO: Retiro, Tenosique, 17°29'N-91°23'W, 25 junio 1939, *Matuda 3447 (A, US, F, MEXU, MO, NY)*. VERACRUZ: Km 25 de la carretera Tuxtepec-Valle Nacional, 10 junio 1964, *Chavelas 359 (ENCB)*; Catemaco, 16 agosto 1972, *Haber 15 (MO)*; alt. 300 m, 24 junio 1947, *Breedlove 26351 (ENCB, MO, NY)*; Río Uruceca, 8°10'N-77°50'W, noviembre 1967, *Bristan 1448 (US)*; Mpio. Soteapan, A 1 km al O de Magallanes, 18°22'N-94°49'W, alt. 500 m, 15 mayo 1986, *Acosta 1109 (XAL)*; Mpio. Catemaco, A 5 km al N de Coyame, 18°27'N-95°01'W, alt. 250 m, 15 septiembre 1978, *Calzada 4792 (F, MEXU, NY)*; Mpio. Hidalgotitlán, Benito Juárez segundo, 17°47'N-94°39'W, alt. 100 m, 2 noviembre 1978, *Castillo 373 (F, ENCB)*; Mpio. Jusús Carranza, A 37 km al NE de Real de Sarabia, 17°27'N-95°02'W, alt. 250 m, 7 marzo 1978, *Perino 3219 (XAL, MEXU, NY)*; 2 km al N del poblado de Francisco Javier Mina, 17°16'N-94°40'W, alt. 120 m, 28 julio 1983, *Vázquez 2640 (CHAPA)*; Mpio. Minatlán, a 6.6 km al N de la Laguna Río Grande, camino a Belisario Domínguez, 17°20'N-94°22'W, alt. 130 m, 13 junio 1980, *Went 2546 et al. (MEXU, MO)*; Mpio. Pajapan, Faldas del cerro San Martín a 5 km de Pajapan, 18°17'N-94°43'W, alt. 700 m, 3 noviembre 1981, *Nee 22742 (XAL, F, GH, NY)*; Mpio. San Andrés Tuxtla, a 10 km al NE de Tapalapan, 18°35'N-95°13'W, alt. 450 m, 31 mayo 1972, *Beaman 6016 (MEXU, F, NY)*; Mpio. San Andrés Tuxtla, Estación de Biología, Laguna El Zacatal camino a Cárdenas, 18°34'N-95°07'W, alt. 300 m, 4 junio 1985, *Sinaca 121 (MEXU)*; San Andrés Tuxtla, Estación de Biología, Laguna El Zacatal, Camino a Cárdenas, 18°34'N-95°07'W, alt. 300 m, 12 marzo 1984, *Cedillo 2663 et al. (MEXU, MO)*; Mpio. San Andrés Tuxtla, Estación de Biología Laguna El Zacatal, camino a Cárdenas, 18°35'N-95°07'W, alt. 150 m, 31 agosto 1983, *Ibarra 854 (MEXU)*; Soteapan, Entre San Fernando y Santa Martha, 18°20'N-94°53'W, alt. 1000 m, 29 junio 1982, *Zavaleta 17 (XAL)*.

PANAMA. DARIEN: Tezonapa, febrero 1892, *Smith 137 (MO)*

Observaciones

Si bien esta especie presenta características constantes, puede variar en la abundancia de tricomas y las dimensiones de éstos. Sin embargo, siempre es posible observar glándulas apicales. Un caso especial es la recolecta de *Breedlove* 26351 (ENCB, MO, NY) en la Finca El Suspiro 13 km al N de Berriozábal, alt. 1000 m Municipio de Berriozábal, Chiapas, la cual presenta tricomas más abundantes y largos que lo común.

Algunos ejemplares determinados como esta especie resultaron ser *Leucophysalis viscosa* (Schrad.) Hunz, pues tienen en común la hoja ovada de base cordata, pero es fácil distinguirlos pues *L. viscosa* presenta una flor rotada, de limbo pentagonal y un olor desagradable.

Distribución Geográfica

Esta especie se encuentra en claros de selvas medianas y selvas altas en altitudes de 50 a 600 msnm, muy raramente se encuentran en altitudes superiores, aunque colectas como la anteriormente mencionada de *Breedlove* y la de *Zavaleta* 17 en Soteapan, Veracruz, se encontraron a 1000 msnm, rompen la regla. Las recolectas revisadas incluyen los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Campeche, Chiapas, así como Belice, Guatemala y una única recolecta (*Smith* 137) en Panamá. En el caso de este último ejemplar debido a su ubicación tan separada de las otras poblaciones de la misma especie, se tuvo especial cuidado en confirmar su determinación. Debido a que en los países Centroamericanos donde hasta el momento no se presentan recolectas de esta especie, haya vegetación similar a los nichos que necesita *B. nelsonii*. para prosperar, es posible que se pueda encontrar en alguno de estos países. Otra observación es la ausencia de recolectas en zonas cercanas a la costa del Océano Pacífico. (ver figura 3.2.4.).

Brachistus affinis (C. V. Morton), D'Arcy, J. L. Gentry et Averett, Ann. Missouri Bot. Gard.

68: 227. 1981. *Witheringia affinis* (C. V. Morton) Hunz. Kurtziana 5: 162. 1969. *Athenaea affinis* C. V. Morton, Contr. Univ. Michigan Herb. 4: 24. 1940. TIPO: Belice, El Cayo, Cohune Ridge. *Lundell 6452* (Holótipo **US** !; Isótipos **US** ! **MO** ! **F** ! **A** !).

Capsicum lundellii C. V. Morton, Contr. Univ. Michigan Herb. 4: 25. 1940. Belice, El Cayo, Cohune Ridge, *Lundell 6453* (Holótipo **US** ; Isótipo **MICH**, se consultó la descripción original !).

Arbustos o árboles pequeños, 2.0-6.0 m alto, con tricomas lineares, no capitados o raramente capitados. Hojas geminadas, membranáceas, hoja mayor con pecíolo 4.0-7.0 cm, lámina 7.0-17.5 cm de largo, 5.0-11.0 cm de ancho, ovada, base cordata, ligeramente asimétrica, ápice agudo o acuminado, margen entero o ligeramente sinuado, hoja menor con pecíolo 1.5-4.0 cm, lámina 4.5-8.5 cm de largo, 2.5-6.0 cm de ancho, ovada, base cordata, ligeramente asimétrica, ápice agudo o acuminado, margen entero o ligeramente lobulado. Inflorescencia 4-15 flores, pedúnculo 2.0-5.0 mm; pedicelos 13.0-25.0 mm, cáliz 2.2-2.5 mm de profundidad, 3.0-3.5 mm de ancho, 5-lobado, lóbulos deltoides o triangulares, 0.8-2.0 mm de largo, 1.8-2.0 mm de ancho, separados por senos concavilíneos amplios; corola 5-lobada, tubular-campanulada, color crema, tubo 4.5-5.5 mm de largo, lóbulos oblongos convexilíneos 4.5-6.0 mm de largo, 2.5-3.3 mm de ancho, cara abaxial puberulenta, cara adaxial glabrescente, immaculada, garganta tomentosa con tricomas dendroides, zona de inserción de filamentos pubescente con tricomas lineares; filamentos adnatos sobre más de la mitad del tubo, parte libre de filamentos 0.6-1.2 mm de largo, cubierta por tricomas dendroides, anteras oblongas, 2.2-2.8 mm de largo, 1.3-1.4 mm de ancho, apiculadas, color no reportado, sobresalen casi totalmente del tubo; ovario 1.3-1.4 mm de alto, 16-18 mm de ancho, estilo 6.5-7.0 mm de largo. Fruto esférico-deprimido, 3.5-5.2 mm de alto, 4.5-6.2 de ancho, glabro;

cáliz acrescente, 5.3-6.3 mm de profundidad, 5.8-6.8 mm de ancho; cubre al fruto 50-75%, 45-60 semillas y 2-8 idioblastos por fruto, semillas 0.9-1.1 mm por su cara plana, 0.3-0.4 mm de grosor, testa con ornamentación reticulada, hilo con anillo a su alrededor. (ver figura 3.2.5.).

Ejemplares Examinados

BELICE. DISTRITO DEL CAYO: Vaca Plateau, Blue Hole Camp, 16°51'N-89°07'W, alt. 600 m, 5 agosto 1980, *Whiteford* 2038 (MEXU).

GUATEMALA. PETEN: Tikal, 17°15'N-89°38'W, 24 abril 1959, Lundell 15909 (MO, F); Parque Nacional de Tikal, km 64 del camino al Remate, a 75 m del camino al lado W, 11 enero 1972, *Tún* 2195 (NY, F); Tikal, Templo de Inscripciones, 15 noviembre 1965, *Molina* 15762 (MO, F); Parque Nacional de Tikal, km 55 del camino al Zocotzal, lado W del camino, 10 junio 1971, *Tún* 1832 (NY, F); Sitio arqueológico Ceibal, 8 km al SE de Sayaxché, 13 junio 1973, *Tún* 2682 (F); Ruinas de Ceibal, alt. 240 m, 18 junio 1971, *Harmon* 5776 et al. (MO); Chinchilá, camino a Sebal, 14°25'N-89°39'W, 5 abril 1971, *Contreras* 10595 (F). Chinchilá, camino a Sebal, 14°25'N-89°39'W, 3 abril 1971, *Contreras* 10594 (F).

Observaciones:

Se ha cuestionado la existencia de esta especie debido a que sólo se había reportado dos recolectas en la localidad tipo, así como a su gran parecido a *Brachistus nelsonii*. Sin embargo, en este estudio fue posible determinar sus diferencias (ver clave), así como encontrar varios ejemplares de estas especies (uno de ellos identificado como *Witheringia affinis* por J. L. Gentry y los demás identificados erróneamente como *Witheringia nelsonii*). Por otro lado en la misma región en la que se distribuye esta especie también se presentan especímenes de *Witheringia nelsonii* y *Witheringia stramonifolia* existe la posibilidad de que esté ocurriendo algún evento de hibridación.

Distribución Geográfica

Las localidades de recolecta se presentan en altitudes no mayores a los 600 m a las orillas de selvas altas de Belice y Guatemala. Las recolectas en Guatemala se concentran al norte de ese país en el departamento del Petén y muy particularmente en las zonas aledañas a las ruinas de Tikal, aunque esto último se podría deber a que esa zona ha sido de las más exploradas de aquella región. (ver figura 3.2.4.).

4. DISCUSION

En un principio se discutirá la utilidad de los caracteres más novedosos y controversiales usados en este estudio, para posteriormente discutir los resultados del análisis. En el caso de los caracteres de hoja se consideraron inicialmente todos aquéllos descritos por Hickey (1974), pero la mayoría de ellos no fueron aplicables a las especies que se estudiaron, pues resultaron ser muy variables y de límites poco precisos. Un ejemplo de esto fue el caso de los órdenes de venación mayores: Benítez (1997) considera que *Witheringia solanacea* posee sólo venación de quinto orden (sólo encontró cinco diferentes grosores de vena), en cambio en este estudio se apreciaron, en la mayoría de los especímenes analizados de esta especie, hojas con sexto orden de venación. Este tipo de incongruencias pueden ser debidas a que hay diferencias reales entre los ejemplares que esta autora observó con respecto a los ejemplares que se observaron en este estudio o pueden ser debidas a que los límites entre cada orden de venación están sujetos a la interpretación de cada observador. El único carácter propuesto por Hickey que a pesar de ser continuo, se ocupó, fue el *grosor* de la vena primaria (carácter 2), gracias a que los límites propuestos por este autor son fáciles de interpretar. Sin embargo este carácter no fue de mucha utilidad pues sólo representó un paralelismo entre *Brachistus hunzikeri* y *W. coccoloboides*.

Independientemente a los caracteres propuestos por Hickey, se encontró que la disposición de las drusas en las areolas (carácter 3), son de utilidad taxonómica, ya que se obtuvieron tres estados claramente independientes: al centro de la areola, sin un patrón determinado y sobre la orilla de la areola, al menos en uno de los árboles el primer estado representó una sinapomorfia para *B. spruceanus* y *Physalis microcarpa*.

En el caso de la semilla sólo dos caracteres de los propuestos por Axelius (1992) fueron incluidos: la profundidad de las paredes de las celdas de la testa y el grado de

ondulaciones que presentan éstas. En las especies que se estudiaron se encontró que entre más profundas son las paredes más rectas (menos onduladas) se presentan y viceversa, por lo que fueron tomados como un solo carácter (carácter 22). Este carácter en su estado de celdas profundas y poligonales es una sinapomorfia para el clado que incluye a *Brachistus hunzikeri*, la especie X y las especies de *Witheringia* (incluidas en el análisis). Aunque este carácter también es usado por Sousa-Peña y Anderson (2000), estos autores codificaron la semilla de *Brachistus hunzikeri* como de celdas poco profundas. Creo que la diferente apreciación que ellos realizaron fue hecha sin someter a las semillas al proceso de limpieza recomendado por Lester y Durrands (1984), que elimina las impurezas que impiden la apreciación del interior de las celdas. Este carácter también es utilizado por Axelius (1996) con dos estados, pared muy ondulada (estado 0) y pared no muy ondulada (estado 1), este último representó en su análisis una sinapomorfia para todos los géneros phisaloides (cercaños a *Physalis*). Sin embargo Axelius no delimita claramente los dos estados de carácter que propone.

El carácter propuesto por Gunn y Gaffney (1974), sobre la forma del hilo, resultó de utilidad, pues de éste se derivaron dos caracteres independientes: la forma del contorno del hilo en sí (carácter 20), y las estructuras accesorias a éste (carácter 21). El primer carácter en su estado ovado-elíptico es una sinapomorfia para la rama que une al clado principal, *Brachistus spruceanus* y *Chamaesaracha cernua*. El carácter 21, en el estado de estructuras asociadas al hilo en forma de pelos, es un sinapomorfia que une las especies de *Witheringia* (incluidas en el análisis) con la especie X.

Adicionalmente se encontró que las semillas de estas especies brindan información taxonómica al diferenciarlas de acuerdo a que tan comprimidas están (carácter 19), esto se puede apreciar mejor si son partidas a la mitad, ya que el plano del corte describe formas elípticas (cuando están más aplanadas) y formas ovadas (en el caso alternativo) este último

estado es una sinapomorfia de la rama que integra al clado principal con *Brachistus spruceanus* y *Chamaesaracha cernua*.

Los caracteres florales fueron los más utilizados; uno se refiere al número de flores por axila, tres fueron de cáliz, siete de corola, tres de estambres y uno de ovario, en total se ocuparon 15 en el análisis. En relación al estado de carácter de cáliz cubriendo menos del 30 % del fruto (carácter 7, estado 1) representa una sinapomorfia para las especies de *Witheringia* (incluidas en el análisis) este resultado concuerda con el punto de vista de Hunziker (1969) quien considera que este carácter sirve para diferenciar secciones dentro de *Witheringia*. También concuerda con los resultados de Sousa-Peña y Anderson (2000) donde se comporta como una sinapomorfia para la totalidad de las especies de *Witheringia*.

El carácter que se refiere a lóbulos más largos que el tubo (carácter 12, estado 1) sólo representa un paralelismo entre *Witheringia solanacea* y el clado que integra a *Brachistus affinis*, *B. nelsonii*, y *B. stramonifolius*. Un carácter similar fue utilizado por Axelius (1996) y representó una de las sinapomorfias que une a las especies de *Leucophysalis* Rybd. y las especies de *Physaliastrum* Makino. Sin embargo, esta autor no estableció con exactitud los límites de cada estado de carácter, ya que se refiere a ellos como "lóbulos más cortos que el tubo" y "lóbulos ligeramente más cortos que el tubo", ¿que tanto es más corto y que tanto es ligeramente más corto?, no lo especifica.

Con respecto al carácter relacionado con la inserción de los filamentos por encima de la mitad del tubo de la corola (carácter 15, estado 1) éste se presentó en este estudio como un paralelismo que comparten el clado *Brachistus affinis*-*B. stramonifolius* y el clado *Witheringia solanacea* -*W. coccoloboides*. En cambio en los resultados de Sousa-Peña y Anderson (en prensa) este carácter es una sinapomorfia para el clado que une a las especies de *Witheringia* y las especies de *Brachistus*.

En el caso del carácter que se refiere al conectivo de la antera formando un apículo (carácter 17, estado 1) es una sinapomorfia del clado principal que une a las dos especies *Witheringia* con cinco especies del grupo interno. En cambio este carácter en el estudio de Sousa-Peña y Anderson (2000) es un paralelismo que apoya el clado que une a las especies de *Witheringia* y a su vez se presenta en *Brachistus hunzikeri*. Se considera que esta diferencia se debe en parte a que estos autores codificaron a *B. nelsonii* y *B. stramonifolius* como ausentes de apículo. Si bien en el estudio que se está presentando, se pudo observar que algunos ejemplares de estas especies no desarrollan esta estructura, lo común en ellas es la presencia evidente de un apículo.

El grupo interno como originalmente fue considerado al principio de este estudio no es monofilético pues *Brachistus hunzikeri* y *B. spruceanus* aparecen siempre fuera del clado que integra (en base a dos paralelismos y una sinapomorfia) a *B. affinis*, *B. nelsonii*, y *B. stramonifolius*. Estas tres especies fueron las mismas que consideraron D' Arcy *et al.* (1981) cuando decidieron reconstituir a este género con base únicamente en la presencia de lóbulos en el cáliz. Sin embargo, en este estudio las especies que se incluyen en este clado no están totalmente separadas de la especies de *Witheringia*, ya que el clado principal que se obtuvo en el análisis (apoyado hasta por 7 sinapomorfias), incluye tanto a la rama de *B. affinis* - *B. nelsonii* - *B. stramonifolius* como la rama de *B. hunzikeri* - la especie X - *W. coccoloboides* - *W. solanacea*. Por otro lado, este resultado parece apoyar la visión de Hunziker (1969), en la cual *Brachistus* constituye sólo una sección de *Witheringia*, pero la diferencia principal entre los resultados que aquí se obtuvieron con respecto al arreglo propuesto por Hunziker, consiste, en que Hunziker, de manera similar a D' Arcy *et al.* (1981), separaron a las especies de la sección *Brachistus* con base en la presencia de lóbulos en el cáliz. En cambio, en este estudio *B. hunzikeri* y la especie X presentan lóbulos en el cáliz y, sin embargo, se agrupan

junto a las dos especies de *Witheringia*, lo cual hace inaplicable que la presencia / ausencia de lóbulos, pueda delimitar grupos dentro del clado principal que se obtuvo en este análisis.

El estudio aquí presentado tiene dos controversias principales con respecto al estudio de Sousa-Peña y Anderson (2000); por una parte estos autores consideran que *Brachistus* y *Witheringia* son entidades totalmente independientes, en cambio con los resultados encontrados en este estudio, esta afirmación no puede confirmarse, ya que, siete sinapomorfias unen a los dos géneros. Por otro lado, Sousa-Peña y Anderson (2000) encuentran a *B. hunzikeri* como integrante del clado que incluye a las especies de *Brachistus*. En este estudio en cambio se encontró a *B. hunzikeri* dentro del clado que integra a las especies de *Witheringia* (incluidas en el análisis). Puede ser que un motivo de estas diferencias tenga que ver con la forma como se interpretan los caracteres que los dos estudios tienen en común. Por lo tanto, es conveniente realizar un nuevo análisis con todas las especies que los dos estudios contemplan e incluyendo todos los caracteres de ambos estudios, así como, revisar aquellos donde existen diferencias en la asignación de los estados de carácter. Hasta que lo anterior no se realice sólo se puede afirmar que *Brachistus* y *Witheringia*, como están constituidos hasta ahora, son parafiléticos y por lo tanto, constituyen un taxon natural.

Brachistus spruceanus sin duda no constituye un grupo con las especies de *Witheringia* y *Brachistus*; sin embargo aún no se puede determinar su ubicación taxonómica exacta, pues en un cladograma se encuentra formando un grupo con *Physalis microcarpa* (hay que recordar que Hünziker (1961) la consideraba perteneciente al género *Physalis*) y en cambio, en el otro árbol, se ubica entre *Chamaesaracha cernua* y el clado principal (el análisis de bootstráp apoya en un 56 % de los casos a este clado), dejando a *P. microcarpa* en posición basal.

Por otro lado, tanto los resultados de este estudio y los de Sousa-Peña y Anderson (en prensa) no apoyan las delimitaciones tribales realizadas por D' Arcy (1996), quien tomando en cuenta las diferencias del cáliz, coloca a *Brachistus* en la misma tribu que *Physalis*, y en cambio a *Witheringia* la coloca en la misma tribu que *Capsicum* (ver tabla 1.2). En relación a las divisiones subtribales realizadas por Hunziker (2000) los dos estudios antes mencionados, están de acuerdo, pues este autor ubica juntos a *Witheringia* y *Brachistus* dentro de la subtribu *Witheringinae*.

5. CONCLUSIONES

De los caracteres de hoja, sólo un carácter resultó con clara utilidad taxonómica, la disposición de las drusas con respecto a la areola. En el caso de los caracteres de la testa de la semilla, tres caracteres fueron sinapomorfias para tres clados diferentes (la forma del contorno del hilo, las estructuras relacionadas al hilo y la profundidad de las paredes de las celdas). Además, las semillas de estas especies nos brindan información taxonómica al diferenciarlas en el grado de aplanamiento que presentan. Sin embargo, los caracteres que tuvieron más éxito en delimitar grupos fueron los caracteres florales, ya que de 15 que se ocuparon, 13 representaron sinapomorfias.

El género *Brachistus* como estaba conformado cuando se empezó el estudio (*B. affinis*, *B. hunzikeri*, *B. nelsonii*, *B. spruceanus*, *B. stramonifolius*, y la "especie X") no es un grupo monofilético, pues, *B. hunzikeri*, *B. spruceanus* y la especie X se agrupan fuera del clado que une a las otras tres especies del grupo interno. Las especies que permanecen unidas (*B. affinis*, *B. nelsonii*, y *B. stramonifolius*) comparten dos sinapomorfias: venas laterales, formando arcas al incursionar en los lóbulos y estructura alrededor del hilo en forma de collar.

Brachistus hunzikeri y la "especie X" forman un clado junto con las especies de *Witheringia* incluidas en el análisis. La cohesión de este clado está dada principalmente por los caracteres: parte fusionada de la corola de forma tubular y paredes de las celdas de la testa muy profundas. Por otra parte *B. spruceanus* no presenta una posición definida pues en los diferentes árboles obtenidos en el análisis su posición cambia, pero definitivamente, nunca se integra al clado que incluye a las especies de *Brachistus*.

Por otra parte, el resultado del análisis no deja claro la independencia del clado que incorpora a *Brachistus affinis*, *B. nelsonii*, y *B. stramonifolius* con respecto al clado que incluye a *B. hunzikeri* y la especie X y las especies de *Witheringia* (consideradas en el

análisis), ya que ambos clados comparten hasta siete sinapomorfias. Desde este punto de vista, con el análisis aquí realizado se podrían inferir dos alternativas, por un lado se podría decir que *B. hunzikeri* y la especie X realmente pertenecen a *Witheringia*, por lo tanto, este género con *Brachistus* son géneros hermanos, lo que implica, que como está constituido *Witheringia* (hasta antes de este estudio) es parafilético y *Brachistus* (como ya se mencionó) es polifilético. Por otro lado, se puede decir que *Brachistus* y *Witheringia* se necesitan mutuamente para constituir un grupo natural, por lo tanto, separados son parafiléticos.

A este respecto en ambos casos las consideraciones de D' Arcy *et al.* (1981), quienes rehabilitan el género *Brachistus* con base en las diferencias en el cáliz, están seriamente cuestionadas. Sin embargo, todo esto no se puede afirmar con certeza hasta que no se realice un estudio donde se incluyan todas las especies pertenecientes a *Witheringia*.

Si bien este estudio, apoya en parte las consideraciones de Hunziker (1969), quien, por un lado considera a *B. affinis*, *B. nelsonii*, y *B. stramonifolius*, como parte de *Witheringia*, por otro lado, el criterio que este autor aplica de utilizar al cáliz (con o sin lóbulos) para delimitar secciones dentro del género, no es apoyado con los resultados de este estudio, debido a que *B. hunzikeri* y la "especie X" (las cuales tienen lóbulos) se separaran de las otras especies del grupo interno (mismas que también presentan lóbulos) y en cambio, forman un clado con las especies de *Witheringia* (las cuales tiene un cáliz truncado).

Lo que no se cuestiona es la gran afinidad que se encontró entre los géneros *Brachistus* y *Witheringia*, misma que los resultados de Sousa-Peña y Anderson (en prensa) también apoyan. Por lo tanto, los resultados de estos dos estudios están en contra de las delimitaciones tribales de D' Arcy (1996) quien pone a estos dos géneros en tribus diferentes. En cambio, estos mismos dos trabajos están a favor de las delimitaciones propuestas por Hunziker (2000) quien agrupa a estos géneros en la misma subtribu.

6 BIBLIOGRAFÍA.

- Averett, J. E. 1979. Biosystematics of the physaloid genera of the Solaneae in North America. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester y A. D. Skelding (eds.) The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Academic Press Inc., Londres, Gran Bretaña. 493-512.
- Axelius, B. 1992. Testa patterns in some species of *Physalis* L. and some other genera in the tribu Solaneae (Solanaceae). Intl. J. Plant. Sci. 153(3): 488-502.
- Axelius, B. 1996. The phylogenetic relationships of the physaloid genera (Solanaceae) based on morphological data. Amer. J. Bot. 83: 118-124.
- Barrera, E. M. 1992. Arquitectura foliar de arboles chilenos. I. Subclase Magnoliidae. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 43: 41-54.
- Bernardello, L. M. y A. T. Hunziker. 1987. Estudios sobre Solanaceae XXXIII. El género *Lycianthes* en la Argentina. Darwiniana 31: 17-34.
- Benítez de R., C. 1997. El género *Witheringia* (Solanaceae) en Venezuela. Bioliana. (edición especial) 6: 243-261.
- Bentham, G. y J. D. Hooker. 1876. *Genera plantarum*. 2 (2). Londres, Gran Bretaña.
- Child, A. 1979. A review of branching patterns in the Solanaceae. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester y A. D. Skelding (eds.) The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Academic Press Inc., Londres, Gran Bretaña. 345-356.
- D'Arcy, W. G. 1973. Flora of Panama IX: Family 170. Solanaceae. Ann. of Missouri Bot. Gard. 60(3): 573-780.
- D'Arcy, W. G. 1979. The classification of the Solanaceae. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester y A. D. Skelding (eds.) The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Academic Press Inc., Londres, Gran Bretaña. 3-48
- D'Arcy, W. G., J. L. Gentry y E. Averett. 1981. Recognition of *Brachistus* (Solanaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 226-227.
- D'Arcy, W. G. 1986. The calyx in *Lycianthes* and some other genera. Ann. Missouri Bot. Gard. 73: 117-127.
- D'Arcy, W. G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee y N. Estrada. (eds.) Solanaceae 3: Taxonomy-Chemistry- Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew. Gran Bretaña. 75-137

- D' Arcy, W. G. 1993. Solanaceae. En: Brako, L y J. L. Zarucchi, Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 45: 1259.
- D' Arcy, W. G. and J. E. Averett 1996. Recognition of tribes Capsiceae and Physaleae, Subfamily Solanoideae, Solanaceae. Phytologia 80 (4): 273-275.
- United States Board on Geographic Names. 1982. Gazetteer. Defense Mapping Agency. Washington, D. C., E.U.A.
- Dunal, M. F. 1852. Solanaceae. DC. Prodr. Syst. Nat. Regn. Veget. 13(1): 1-741.
- Ecological Consulting, Inc. 1989-1992. CAMRIS, Computer Assited Mapping and Resources Inventory System.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39 : 783-791.
- Font Quer, P. 1979. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. Barcelona, España. 1244 p.
- Gentry, J. L. y W. G. D' Arcy 1986. Solanaceae of Mesoamerica. En: W. G. D' Arcy (eds.) Solanaceae: Biology and Systematics. Columbia University Press. New York. E. U. A. 15-26.
- Grisebach, A. H. R. 1964. Flora of the British West Indian Island. I-XVI: 789 p.
- Gunn, C. R. y F. B. Gaffney. 1974. Seed characteristics of the 42 economically important species of Solanaceae in the United States. USDA, Technical Bulletin. E.U.A. 1471:1-33.
- Hawkes, J. H. 1991. The evolution of tropical american root and tuber crops with special reference to potatoes. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee y N. Estrada. (eds.) Solanaceae 3: Taxonomy-Chemistry-Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew. Gran Bretaña. 347-356.
- Hickey, L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. Bol. Soc. Argent. Bot. 16(1-2): 1-26.
- Hunziker, A. T. 1961 Estudios sobre Solanaceae III. Notas sobre los géneros *Physalis* L. y *Capsicum* L., con la descripción de dos nuevas especies sudamericanas. Kurtziana 1: 207-216.
- Hunziker, A. T. 1969. Estudios sobre Solanaceae V. Contribución al conocimiento de *Capsicum* y géneros afines (*Witheringia*, *Acnistus*, *Athenaea*, etc.) primera parte. Kurtziana 5: 101-179.

- Hunziker, A. T. 1979. South American Solanaceae: a synoptic survey. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester y A. D. Skelding (eds.) *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press Inc., Londres, Gran Bretaña. 49-85.
- Hunziker, A. T. 2000. Two novelties for the tribe Solanaceae (Solanaceae). *Kurtziana* 28(1): 65-68.
- Kunth, C. S., F. A. Humboldt, y A. Bonpland. 1818. *Nova genera et species plantarum* III : 13-44.
- Kuntze, O. 1891. *Revisio Generum Plantarum*. Leipzig, Alemania. part 2: 377-1011.
- Lester, R. N. y P. Durrands. 1984. Enzyme Treatment as an Aid in the Study of Seed Surface Structures of *Solanum* Species. *Ann. Bot.* 53: 129-131.
- Mesa, A. 1986. The Classification of the Nolanaceae. En: W. G. D'Arcy (eds.) *Solanaceae: Biology and Systematics*. Columbia University Press. New York. E. U. A. 86-90.
- Miers, J. 1849. Contributions to the botany of South America. *Ann. Mag. Nat. Hist.* Ser. 3 (16): 261-269.
- Moreno, N. P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. I.N.I.R.E.B. Ed: Continental. Xalapa, Veracruz. México. 300 p.
- Nee, M. 1986. *Solanaceae I, Flora de Veracruz, fascículo 49*. I.N.I.R.E.B., Xalapa, Veracruz, México. 191 p.
- Nee, M. 1991. The systematics of lesser known edible Solanaceae of the New World. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee y N. Estrada. (eds.) *Solanaceae 3: Taxonomy- Chemistry- Evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew. Gran Bretaña. 365-368.
- Nixon, C. K. y H. Ochoterena. 2000. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. En: H. M. Hernández, A. N. García Aldrete, F. Alvarez y M. Ulloa (eds.). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología. U.N.A.M., D. F., México. 15-37.
- Olmstead, R. G. y J. D. Palmer. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and character evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79 : 346-360.

- Rydberg, P. A. 1896. The North American species of *Physalis* and related genera. Mem. Torrey. Bot. Club 4: 318 p.
- Roddick, J. G. 1991. The importance of the Solanaceae in medicine and drug therapy. En: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee y N. Estrada. Solanaceae 3: Taxonomy-Chemistry- Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew, Gran Bretaña. 7-24.
- Sousa-Peña, M. y G. J. Anderson. 2000. Systematics of the Genus *Whitheringia* L'Hér. (Solanaceae). Systematic Botany. (En prensa)
- Sousa-Peña, M. 2000. Nomenclatural changes in Mesoamerican *Brachistus* (Solanaceae). Brittonia. (En prensa)
- Standley, P. C. 1924. Trees and Shrubs of México. Contributions from the National Herbarium. 23 (4): 1304.
- Swofford, D. L. 1990. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois, E. U. A.
- Wettstein, R. von. 1891. Solanaceae. vol. 4 (3b): 4-38. En Engler & K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, Alemania.

Tabla 1.2.1. Especies ubicadas en la tribu Capsiceae y Physaleae, D'Arcy (1996) y la subtribu Witheringinae (Miers) Hunz.(2000).

Tribu Capsiceae D'Arcy y Averett (1996)	Tribu Physaleae D'Arcy y Averett (1996)	Subtribu Witheringinae (Miers) Hunz. (2000)
--	--	--

<i>Capsicum</i> L.	<i>Physalis</i> L.	<i>Witheringia</i> L'Hér.
<i>Lycianthes</i> Bitter	<i>Chamaesaracha</i> A. Gray	<i>Acnistus</i> Sendtn.
<i>Acnistus</i> Schott.,	<i>Brachistus</i> Miers	<i>Discopodium</i> Hochst.
<i>Aureliana</i> Sendt.,	<i>Archiphysalis</i> Kuang	<i>Exodeconus</i> Raf.
<i>Dunalia</i> Kunth	<i>Deprea</i> Raf.	<i>Deprea</i> Raf.
<i>Iochroma</i> Benth	<i>Jaltomata</i> Schtdl.	<i>Brachistus</i> Miers
<i>Saracha</i> Ruiz y Pav.	<i>Leucophysalis</i> Rybd.	<i>Notocestrum</i> A. Gray
<i>Tubocapsicum</i> Makino	<i>Mellisia</i> Hook.	<i>Cuatresia</i> Hunz.
<i>Vassobia</i> Rusby	<i>Quincula</i> Raf.	<i>Jaltomata</i> Schtdl.
<i>Witheringia</i> L'Hér.	<i>Physaliastrum</i> Makino	
	<i>Withania</i> Pauquy	

Tabla 2.4.1. Caracteres utilizados en el análisis y sus estados de carácter correspondientes.

	CARÁCTER	ESTADOS DE CARÁCTER
1	Patrón de ramificación predominante en la rama floral	0 Difurcación dicasial 1 Unidades simpódicas difoliadas monopódicas
2	Grosor de vena primaria de la lámina foliar	0 Moderado 1 Fuerte.
3	Disposición de las drusas en relación a la areola	0 Sin un patrón determinado. 1 Sobre el borde de la areola. 2 Al centro de la areola.
4	Número máximo de flores producidas por axila floral	1 10 o más flores 0 5 flores o menos
5	Grosor del cáliz floral	0 50 - 90 μ (Membranáceo) 1 265 - 335 μ (Carnoso)
6	Presencia / ausencia de lóbulos en cáliz	0 Con lóbulos 1 Sin lóbulos
7	Porcentaje de crecimiento del cáliz en fruto	0 Cubriendo el 35 % al 90 % del fruto 1 Cubriendo menos del 30 % del fruto 2 Cáliz con crecimiento muy superior al fruto
8	Forma de la parte fusionada de la corola	1 Campanulada 2 Tubular 0 Rotada
9	Grosor de pétalos	0 24 - 34 μ (Membranáceo) 1 54 - 74 μ (Cartáceo) 2 359 - 409 μ (Carnoso)
10	Apice cuculado en lóbulos	1 Cuculado 0 Plano - ligeramente curvado.

Análisis filogenético de *Brachistus* Miers

11	Patrón que presentan las venas laterales en la venación de la corola	2 Conservan su integridad dentro de los lóbulos 0 Ramifican debajo de los lóbulos perdiendo identidad 1 Forman arcos al llegar a los lóbulos.
12	Proporción entre el largo del lóbulo y el largo de la parte fusionada de la corola	0 Lóbulos igual o más largos que el tubo. 1 Lóbulos más cortos que el tubo.
13	Tipo de tricomas presentes dentro del tubo de la corola	0 Simples 1 Ramificados
14	Abundancia de tricomas en la garganta	0 Piloso 1 Tomentoso 2 Glabrescente
15	Punto de inserción de los estambres en el tubo de la corola	0 Por debajo de la mitad del tubo. 1 En la mitad o por encima de la mitad del tubo.
16	Tamaño de la parte libre del filamento vs. la longitud de la antera	1 Parte libre del filamento menor que la antera. 0 Parte libre del filamento mayor que la antera.
17	Tipo de ápice de la antera	0 Conectivo no sobrepasa las tecas 1 Conectivo al nivel de las tecas o apiculado
18	Forma del ovario	1 Ovario igual o más ancho que alto. 0 Ovario más alto que ancho.
19	Forma del plano de corte de la semilla en el sentido del canal del hilo	0 Elíptico 1 Ovado.
20	Forma del contorno del hilo	1 Ovado o elíptico 0 Forma de cerradura
21	Estructuras accesorias alrededor del hilo	0 Sin estructuras accesorias 1 Estructura en forma de collar 2 Estructuras en forma de pilares alargados
22	Profundidad de las celdas de la zona contraria al hilo de la semilla	0 Profundidad menor al tamaño de la celda. 1 Profundidad mayor al tamaño de la celda.

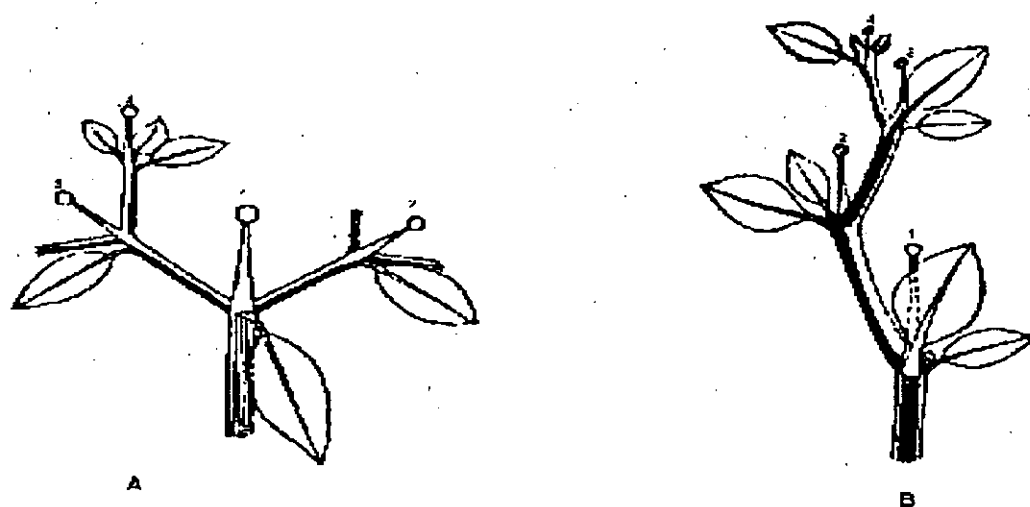


Fig. 2.4.1. Patrón de ramificación predominante: en A, se observan unidades simpódicas ramificadas dicasioalmente (estado 0); en "B" se observan unidades simpódicas difoliadas de ramificación monopódica" (estado 1). Dibujos tomados de Child (1979).

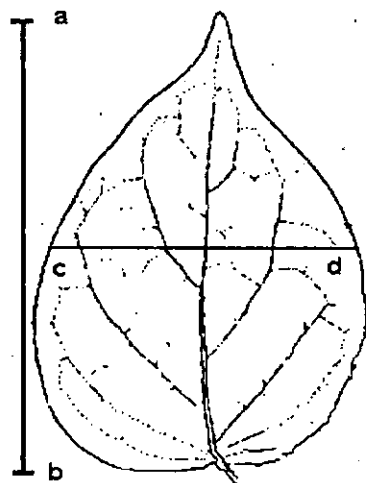


Fig. 2.4.2. Grosor de la vena primaria de la lámina foliar: a la mitad de la lámina foliar($a, b / 2$), se mide el grosor de la vena primaria (aV) y se divide entre el ancho de la lámina de la hoja ($aH = c, d$), el resultado del cociente se multiplica por 100, ($aV / aH \times 100$). De 2 - 4 % se considera una vena fuerte (estado 1); cuando se encuentra entre 1.25 - 1.9 % se le considera moderada (estado 0); cuando es menor a 1.25 % se le considera débil. Dibujo de J. C. Montero.

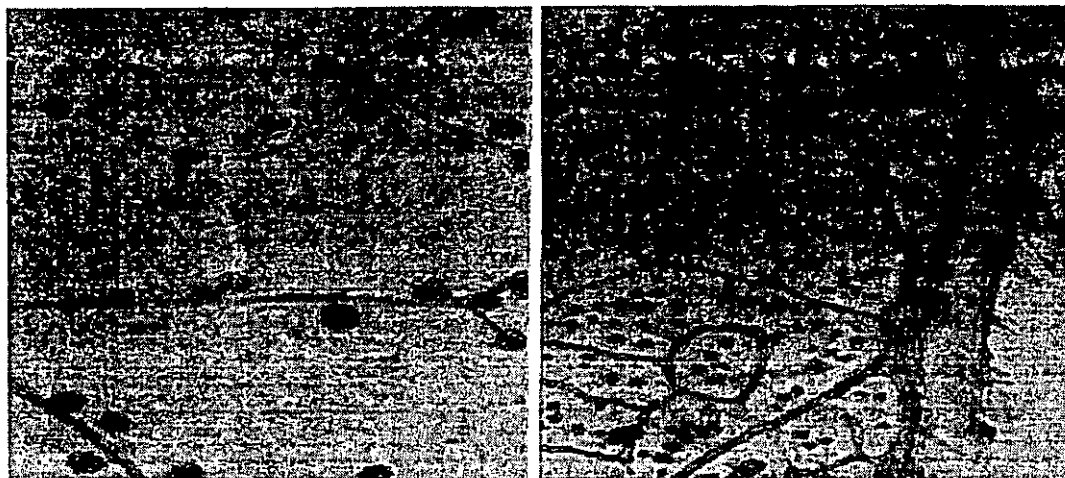


Fig. 2.4.3. Disposición de las drusas en relación a la areola : Se observan dos de los patrones de disposición de las drusas: a la izquierda se observa el 90% de las drusas pegadas a las orillas de las areolas (estado 1); a la derecha se observa que el 90 % de las drusas se localiza al centro de las areolas o por lo menos alejadas de las orillas de éstas (estado 2).

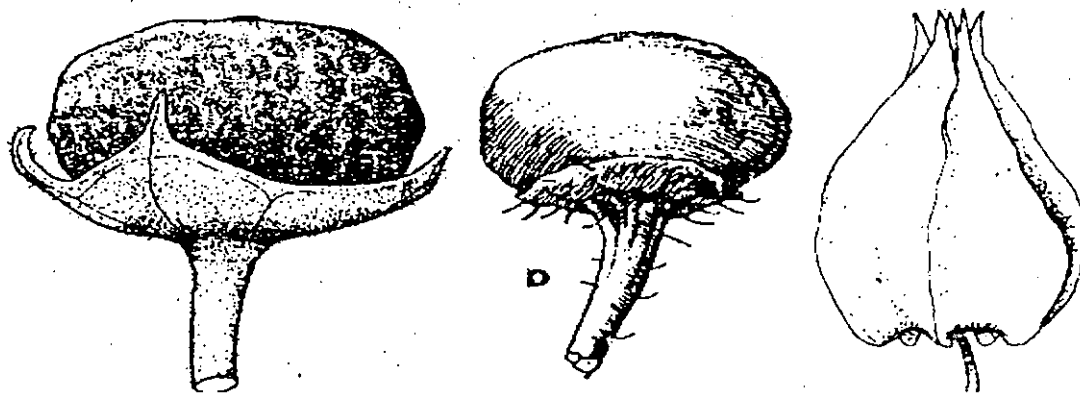


Fig. 2.4.4. Presencia ausencia de lóbulos en cáliz: a la derecha se observa un cáliz con lóbulos bien desarrollados y por lo tanto evidentes (estado 0), al centro se observa un cáliz truncado (estado 1). En esta figura también se puede apreciar el porcentaje de crecimiento del cáliz en fruto: a la derecha se observa un cáliz inflado que envuelve completamente a la baya (estado 2); al centro se observa un cáliz que sólo cubre del 25 % del fruto (estado 1); a la derecha se observa un cáliz que cubre del 40 % del fruto (estado 0). El dibujo de la izquierda fue tomado de Martínez (1998), los otros dos tomados de Hunziker (1969).

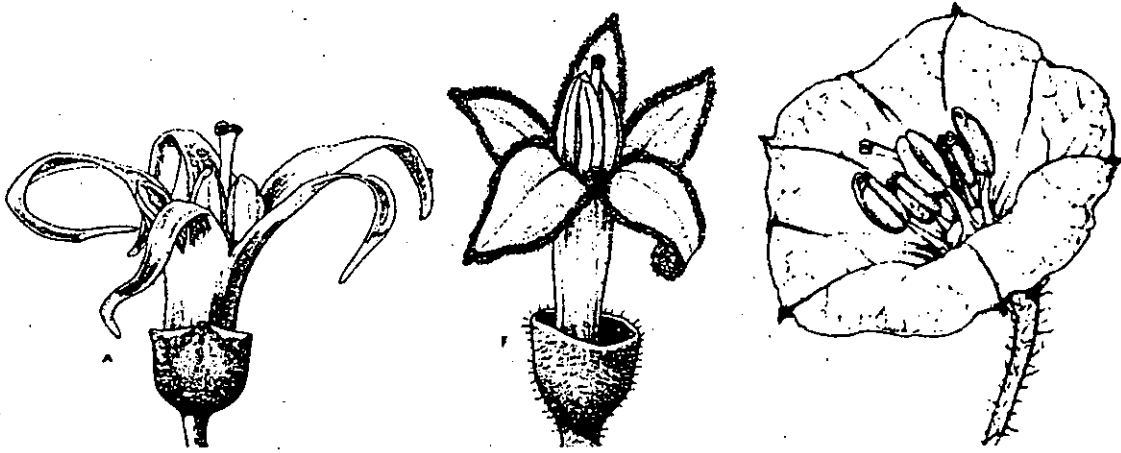


Fig. 2.4.5. **Forma de la parte fusionada de la corola:** en el carácter que se nombró como parte fusionada de tipo campanulada, el diámetro del tubo cercano a los lóbulos de la corola es dos veces más ancho que el diámetro a la altura de la base (estado 1); en la parte fusionada de tipo tubular, el diámetro del tubo cercano a los lóbulos es casi igual a todo lo largo de su recorrido (estado 2); en lo que respecta a la parte fusionada de tipo rotado, se diferencia en un limbo amplio presentando un diámetro 3 - 4 veces más ancho que la zona basal del tubo (estado 0). Dibujo tomado de Hunziker (1969).

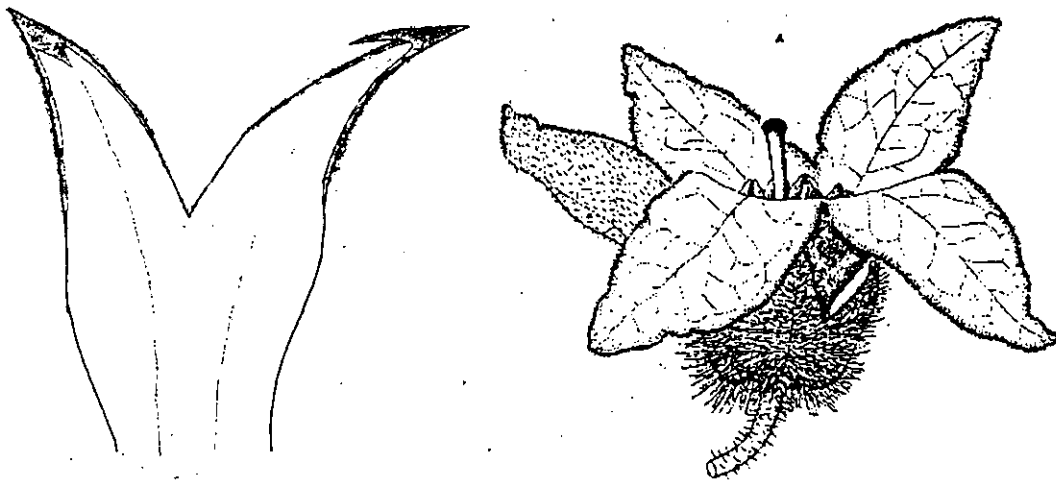


Fig. 2.4.6 **Ápice cuculado en lóbulos de corola:** a la izquierda se observan dos lóbulos con un ápice totalmente doblado hacia el interior de la flor (cuculado) formando una "capucha" este doblado se conserva al madurar la flor (estado 1); el carácter alternativo es el de ápice sin doblado alguno "plano" (estado 0). Dibujo de la izquierda tomado de Hunziker (1969).

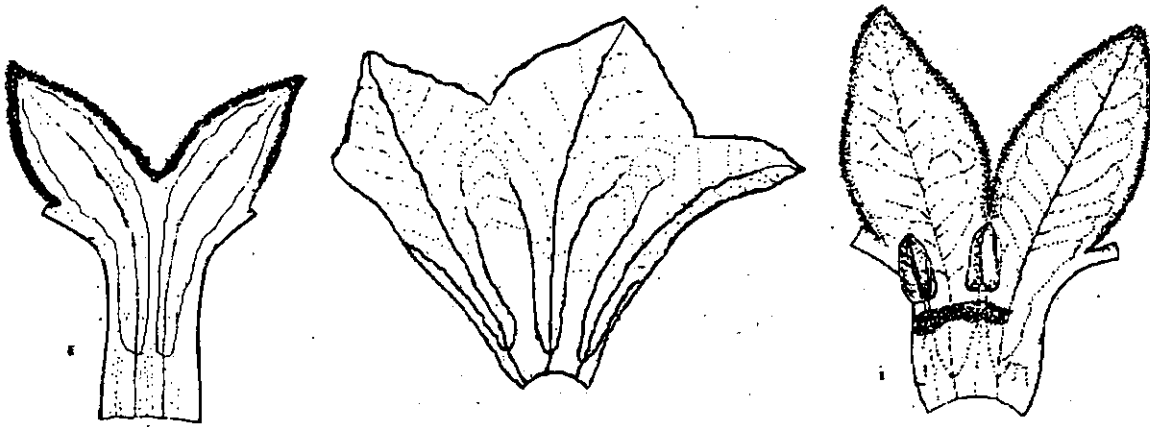


Fig. 2.4.7. Patrón que presentan las venas laterales en la venación de la corola: se observan de izquierda a derecha ; las venas laterales conservan su independencia (sin ramificarse o anastomosarse) incurSIONANDO paralelas a los márgenes hasta un 70-95% dentro de los lóbulos (estado 2); en otro caso las venas laterales, tiende a ramificarse desde una zona muy por debajo de los lóbulos (estado 0) ; en otro caso las venas laterales forman arcos paralelas a los márgenes (estado 1). Asimismo, se puede observar la **proporción entre los lóbulos y la corola**, en los dibujos de la izquierda y al centro los lóbulos más pequeño que la parte fusionada (lóbulo / tubo <1)(estado 1); y a la derecha se observa los lóbulos es iguales o mayores que la parte fusionada de la corola (lóbulo / tubo \geq 1)(estado 0). Dibujos tomados de Hunziker (1969).

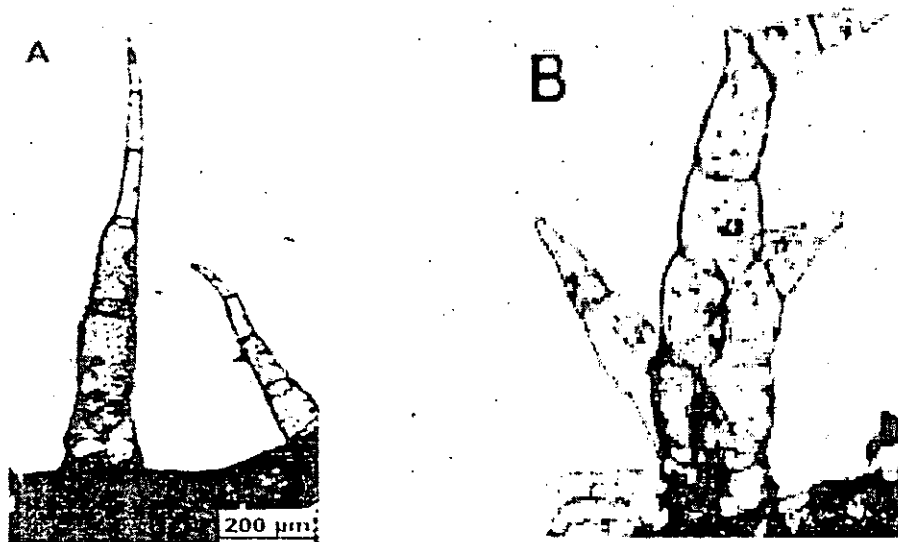


Fig. 2.4.8. Tipo de tricomas presentes dentro del tubo de la corola: en "A" se observan tricomas lineares (estado 0), en "B" tricomas ramificados de forma dendrítica (estado 1). Dibujo tomado de Barboza (2000).

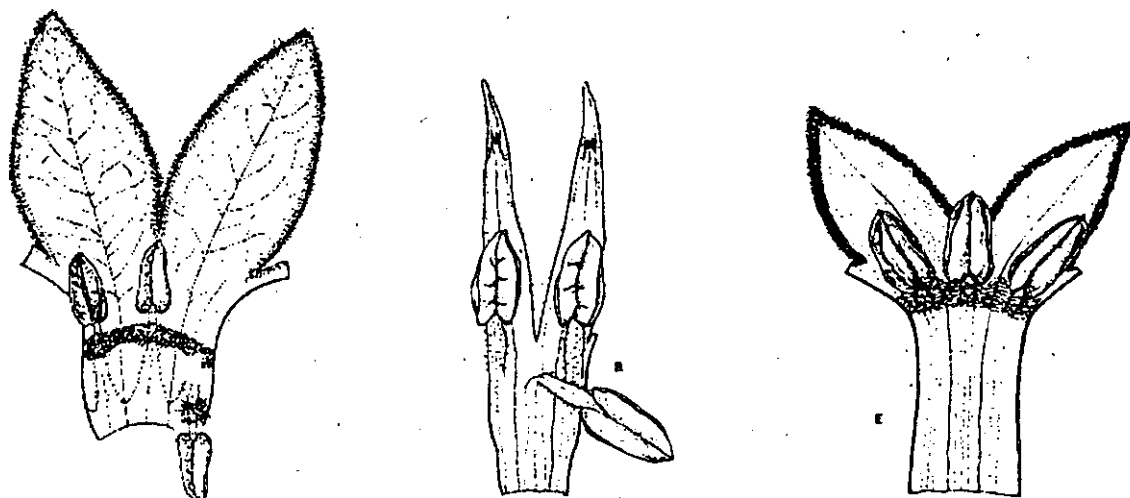


Fig. 2.4.9. Punto de inserción de los estambres en el tubo de la corola: en el dibujo de la derecha se observa la inserción por debajo de la mitad del tubo de la corola (estado 0); en los otros dos casos se observa la inserción en la mitad o por encima de la mitad del tubo de la corola (estado 1). Dibujos tomados de Hunziker (1969).



Fig. 2.4.10. Relación entre el tamaño de la parte libre del filamento y la longitud de la antera: a la izquierda se observa la antera es más larga que la parte libre del filamento (longitud del filamento / longitud de la antera < 1) (estado 1); a la derecha en cambio se presenta un filamento notablemente más largo que la antera (longitud del filamento / longitud de la antera > 1) (estado 0). Tipo de ápice de la antera: también se puede observar los tipos de ápice, a la derecha se observa el retuso, donde las tecas superan el conectivo formando dos lóbulos (estado 0); a la izquierda se observa que el conectivo llega a nivel de las tecas y en la mayoría de los casos supera con creces a éstas formando un apículo (estado 1). Dibujos de J. C. Montero.

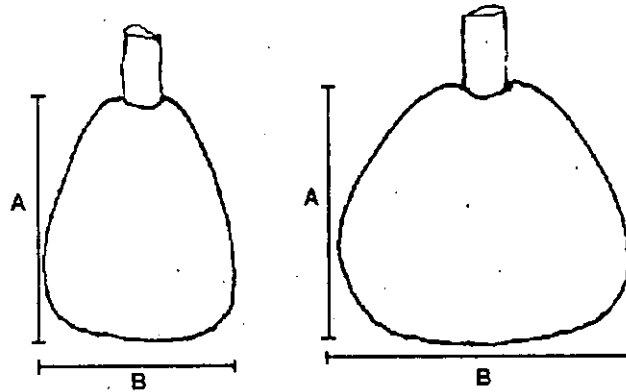


Fig. 2.4.11. **Forma del ovario:** este carácter se determina al valorar la relación entre el eje horizontal (B) y el eje vertical (A) del ovario; a la izquierda se representa un ovario más alto que ancho (ancho/ alto < 1) (estado 0); a la derecha se observa un ovario es igual o más ancho que alto (ancho/ alto \geq 1) (estado 1).

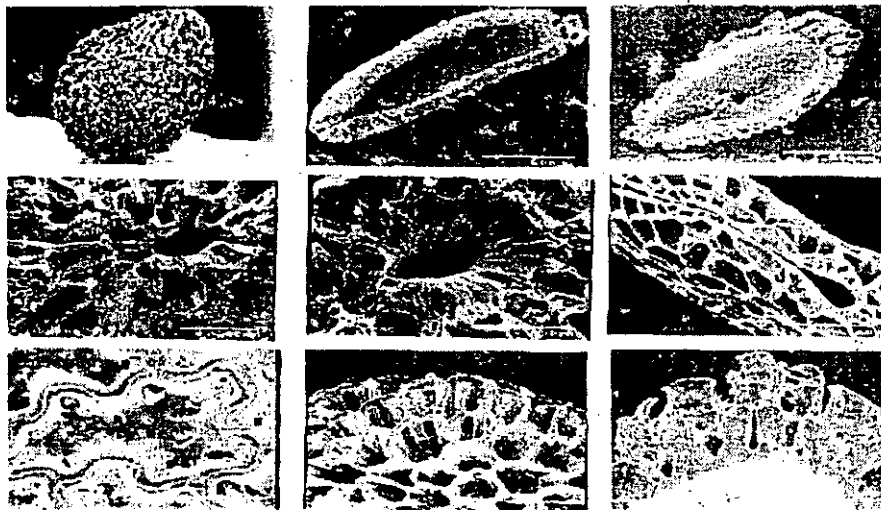


Fig. 2.4.12. **Caracteres de semilla:** se observa de arriba hacia abajo y de izquierda a derecha, vista de la semilla de *Brachistus stramonifolius* por su cara más amplia X 50; plano de corte de la semilla de *Physalis microcarpa* de forma elíptico X 50 (carácter 19, estado 0); plano de corte de la semilla de *B. affinis* de forma ovoide X 50 (carácter 19, estado 1); hilo de *B. stramonifolius* en forma ovoide sin estructuras accesorias X 50 (carácter 20, estado 1 y carácter 21, estado 0); hilo de *B. nelsonii* de forma ovoide rodeado por estructura en forma de corona X 50 (carácter 20, estado 1 y carácter 21, estado 1); hilo de *P. microcarpa* en forma de cerradura X 50 (carácter 20, estado 0); celda de la testa de *B. stramonifolius* con paredes poco profundas y onduladas X 450 (carácter 22, estado 1); celdas de la testa de *B. hunzikeri* con paredes muy profundas y rectas X 110 (carácter 22, estado 0); acercamiento del corte de la testa de la semilla de *B. affinis* donde se observan los engrosamientos de las paredes de la testa de la semilla X 450.

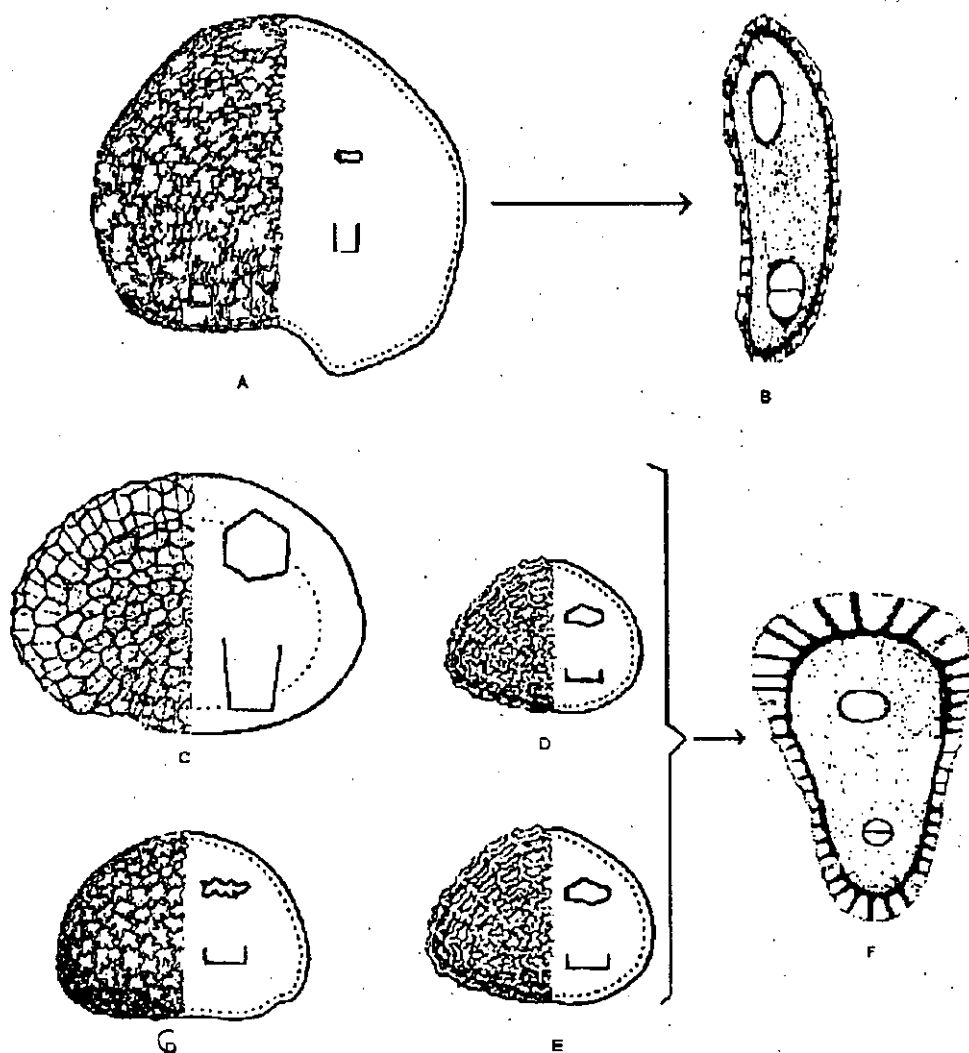


Fig. 2.4.13. Forma del corte de la semilla perpendicular al hilo: el corte se realizó a través de una línea perpendicular al hilo sobre la cara lateral. La observación se realizó sobre la superficie del corte, encontrando dos estados de este carácter; en la parte superior se observa el corte con forma elíptica, donde el eje mayor es hasta cuatro veces más largo que su eje menor (estado 0); abajo se observa que el corte describe un contorno ovado, donde el eje mayor es dos veces más grande que el menor (estado 1). Las figuras A y B representan la semilla de *Physalis microcarpa*; la figura C y F representa la semilla de *Brachistus hunzikeri*; la figura D representa la semilla de *B. affinis*; la figura G, representa la semilla de *B. stramonifolius* y la figura E, representa la semilla de *B. nelsonii*. Todas las semillas están a escala de 1 X 15. Dibujo tomado de Hunziker (1969).

Tabla 3.1 Matriz de caracteres que se obtuvieron de las especies en estudio. El nombre de cada carácter y su estado correspondiente se resumen en la tabla 2.1. Se producen 242 combinaciones carácter / especie, de éstas sólo dos fueron codificadas como datos ausentes (?) y tres presentan los dos estados (0,1). Siete caracteres son multiestado.

Especies	Caracteres																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>D.orinocensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P.microcarpa</i>	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>W.solanacea</i>	1	0	0	1	0	1	1	?	1	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C.cernua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>W.coccoloboides</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	2	1	2	1	0	0	1	1	1	1	1	?	2	1
<i>B.spruceanus</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>B.hunzikeri</i>	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	2	(01)	(01)	0	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>B.stramonifolius</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>B.nelsonii</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	(01)	0	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>B.affinis</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Especie X</i>	1	0	0	1	0	0	0	2	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1

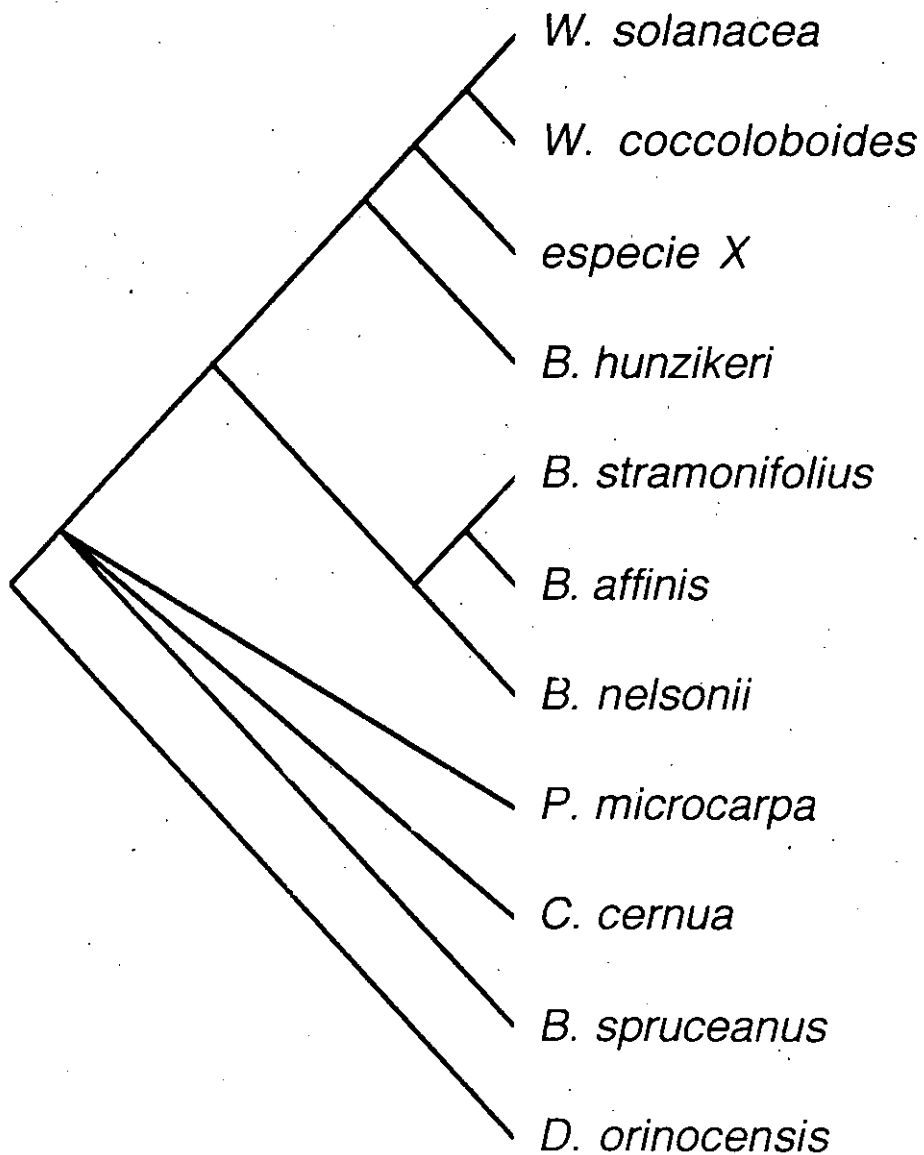


Fig. 3.1.1 Cladograma mostrando el consenso estricto entre los dos árboles obtenidos en el análisis realizado. Se observa que el clado que incluye a las especies de *Witheringia* y *Brachistus* está totalmente resuelto, en cambio *P. microcarpa*, *C. cernua*, y *B. spruceanus* forman una politomía.

Análisis filogenético de *Brachistus* Miers

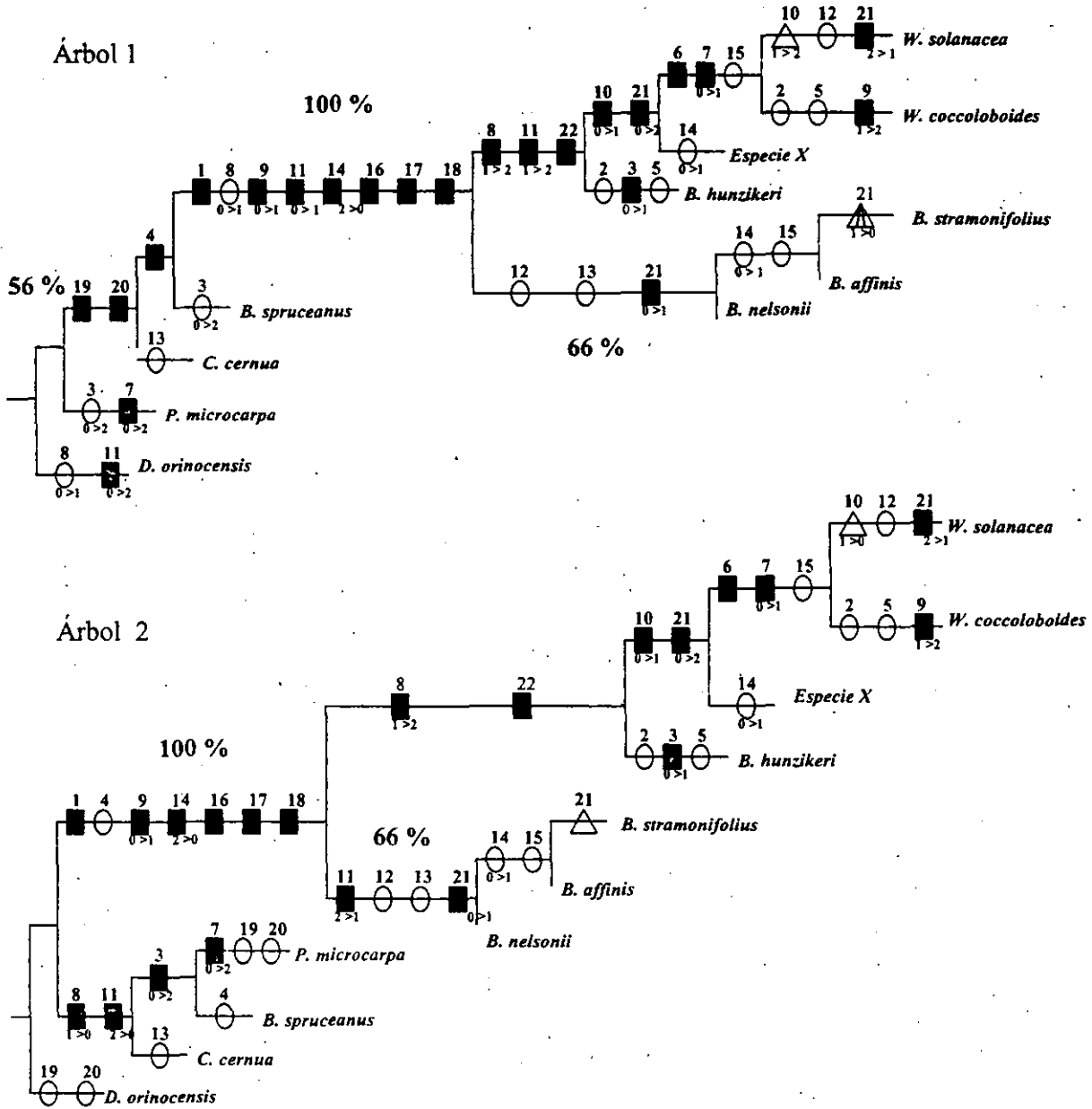


Fig. 3.1.2 Árbol 1 y 2 obtenidos en la búsqueda exhaustiva, en los cuales se exhiben los diferentes caracteres que inciden en su topología. Cuadros = sinapomorfias, triángulos = reversiones, óvalos = paralelismos. Los números que se encuentran sobre las figuras son los números del carácter. En el caso de los caracteres multiestado debajo de la figura se encuentra en número que representa el estado correspondiente. También se observan el valor obtenido del análisis de bootstrap en las ramas que tuvieron un apoyo superior al 50 %.

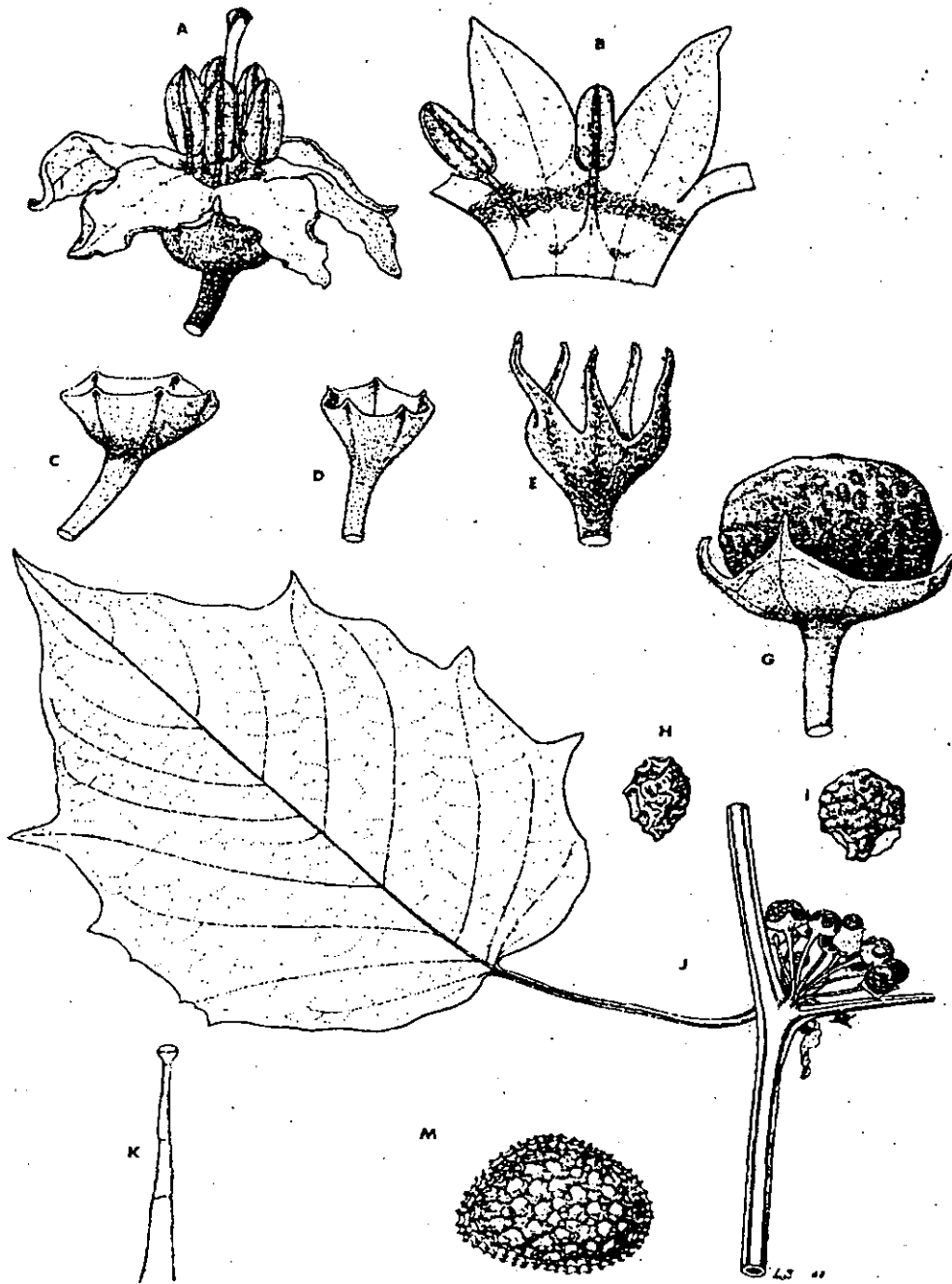


Fig. 3.2.1. *Brachistus stramonifolius*: A, flor X 4; B, sector de la corola X 4; C, D, E, diferentes formas de cáliz X 4; G, fruto X 2.5; H, I, idioblastos presentes en el fruto X 15; J, rama con hoja e infructescencia X 0.5; K, tricoma con glándula ciatiforme X 60; M, semilla X 15. Dibujo tomado de Hunziker (1969).

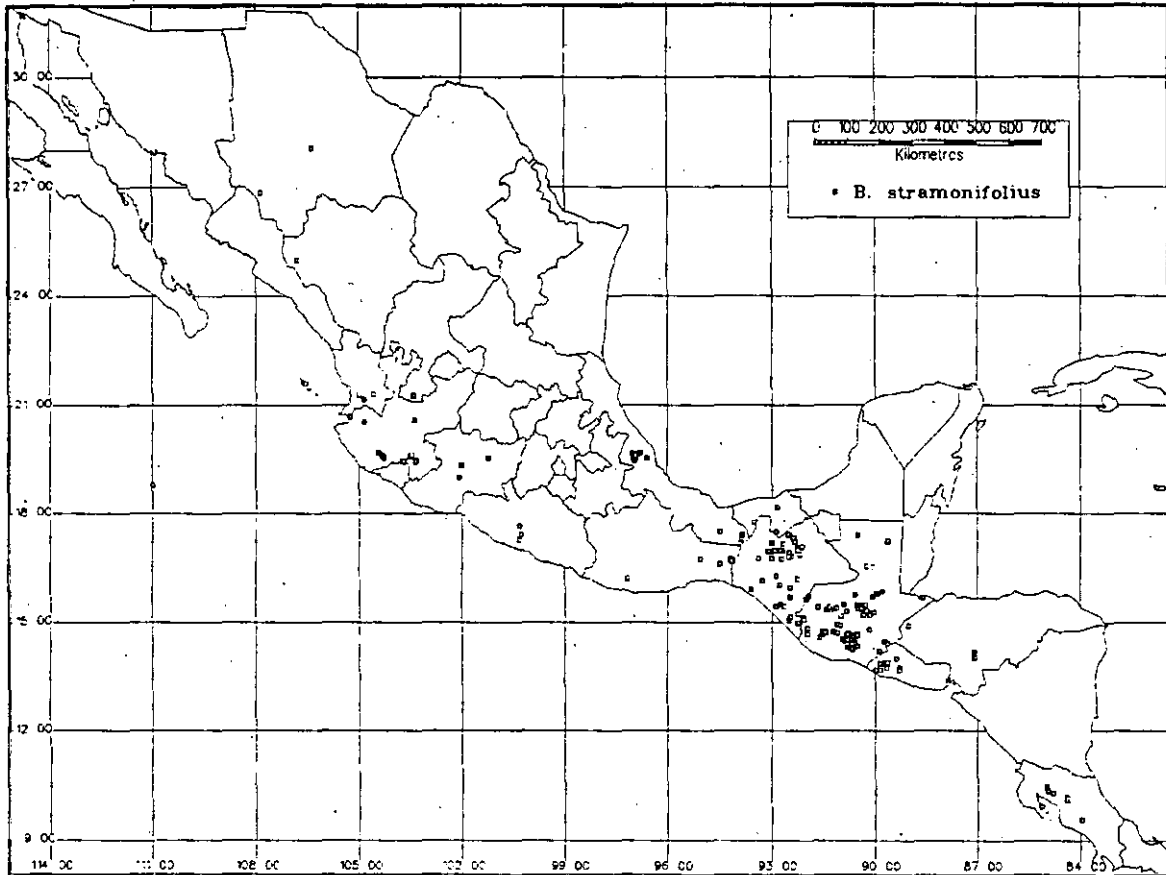


Fig. 3.2.2 Distribución conocida de *B. stramonifolius* en Mesoamérica. Se observa que al norte llega a los estados de Chihuahua y Sonora. Al sur llega a Costa Rica, sin embargo, no se observaron especímenes de esta especie en Nicaragua.

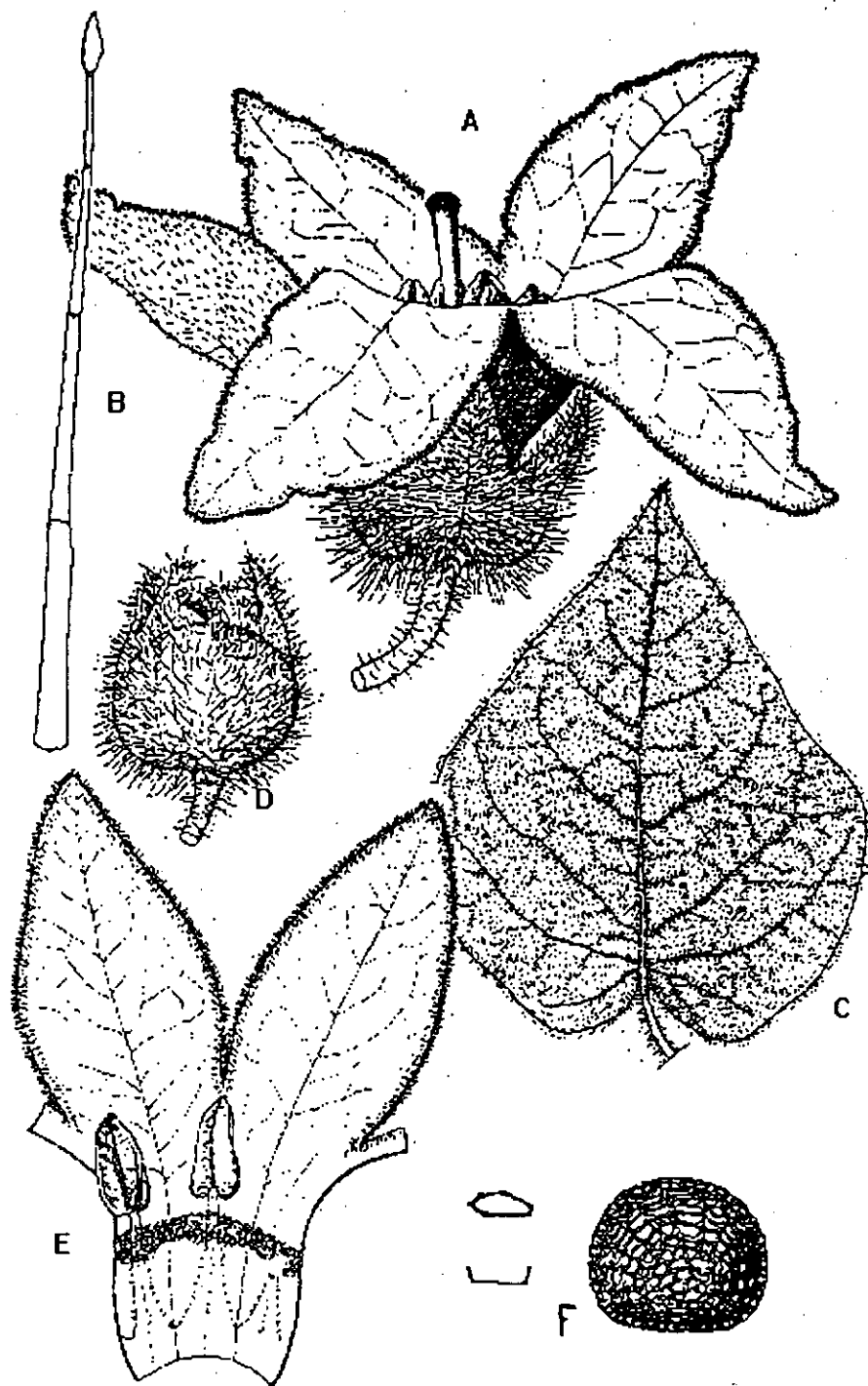


Fig. 3.2.3. *Brachistus nelsonii* A, flor X 4; B, tricoma capitado x 60; C, hoja X 0.5; D, fruto X 2.5; E, sector de la corola X 4; F, semilla X 15. Dibujo tomado de Hunziker (1969)

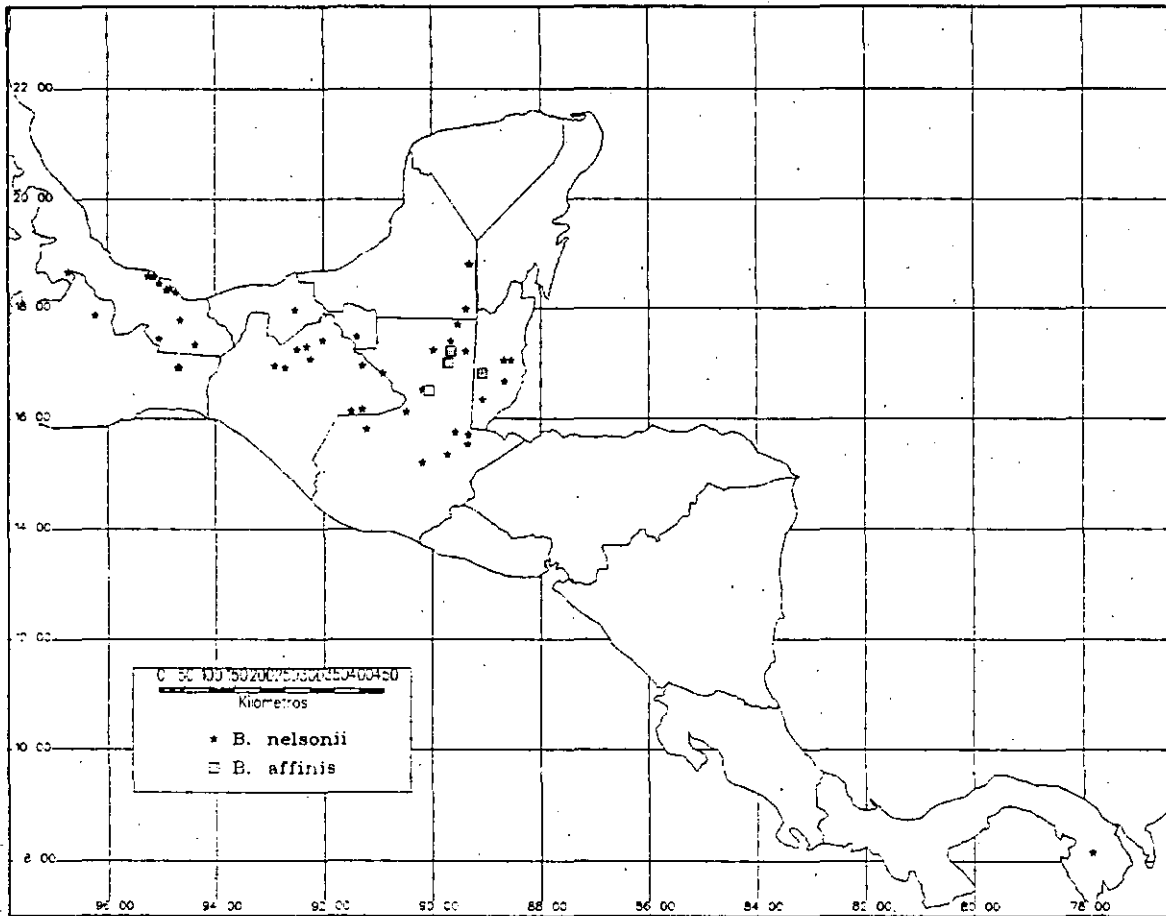
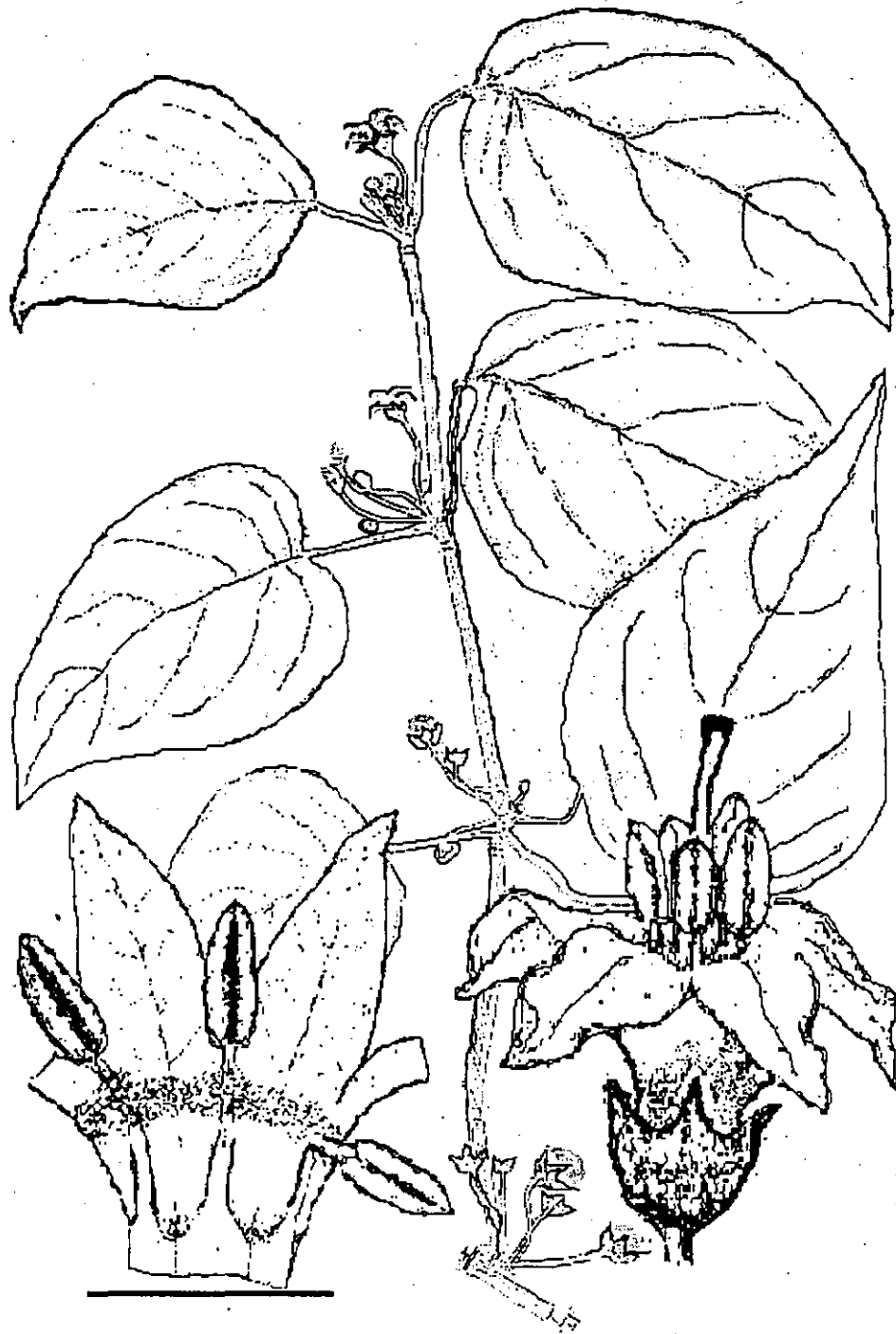


Fig. 3.2.4 Distribución conocida de *B. nelsonii* y *B. affinis* en Mesoamérica. La segunda especie sólo se distribuye al norte de Guatemala y en Belice. *B. nelsonii* en cambio se distribuye en México Belice y Guatemala y una sola colecta en Panamá.



5 mm

Fig. 3.2.5 *Brachistus affinis*. Rama floral x 0.5; flor completa mostrando anteras totalmente expuestas; corola abierta mostrando el punto de inserción a $\frac{2}{3}$ del largo del tubo de la corola. La barra se aplica a los dos últimos dibujos. Dibujo de J. C. Montero.