

00345

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO 7



FACULTAD DE CIENCIAS  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

SISTEMÁTICA DE *PHEROTRICHIS* DECNE.  
(APOCYNACEAE, ASCLEPIADOIDEAE)

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA VEGETAL)  
P R E S E N T A :  
LUCIO LOZADA PÉREZ

DIRECTOR DE TESIS DR. JOSE LUIS VILLASEÑOR RÍOS

MEXICO, D. F.

OCTUBRE, 2003



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

II



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.

*A mis padres Clara Pérez  
y Guadalupe Lozada*

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo de tesis es resultado de la colaboración de varias personas, sin cuya ayuda el trabajo no habría sido terminado. A todos ellos mi más sincero agradecimiento.

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos por la dirección de la tesis, por sus enseñanzas en el curso de posgrado y durante el desarrollo de la tesis, las cuales han sido fundamentales en mi formación académica y por el tiempo dedicado a la revisión cuidadosa de los manuscritos preliminares.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Javier Caballero Nieto por sus enseñanzas durante los estudios de posgrado. A la Dra. Raquel Galván Villanueva por su disposición, a veces con premura, para la revisión de los manuscritos preliminares. Gracias a ambos por su valiosa asesoría.

Doy las gracias también a los miembros del jurado M. en C. Nelly Diego Pérez y M. en C. Verónica Juárez Jaimes por haber aceptado revisar la tesis y cuyas correcciones y sugerencias fueron muy importantes para mejorarla.

A Sara Fuentes del Laboratorio del Microscopia Electrónica de Instituto de Biología de la UNAM quien fue parte fundamental en la toma de las fotografías, cuyo gran número de horas frente al microscopio electrónico de barrido nos permitió tener un mejor conocimiento de la morfología de *Pherotrichis*.

A la M. en C. Silvia Espinosa del Laboratorio de Desarrollo de Plantas de la Facultad de Ciencias de la UNAM por las fotografías del desarrollo floral de *Pherotrichis*.

Al Dr. Mario Sousa curador del Herbario Nacional MEXU por la solicitud de los préstamos de ejemplares de *Pherotrichis* a los herbarios ARIZ, BM, CAS, EBUM, F, G, GH, IBUG, IEB, K, MICH, NY, TEX, UC y USXAL. De la misma manera se dan las gracias a los curadores de cada uno de estos herbarios.

A mi esposa Claudia su comprensión y apoyo en el trabajo de campo y el desarrollo de la tesis.

A Ricardo de Santiago por el escaneo de las fotografías que ilustran la tesis y su asesoría técnica en el manejo de las mismas.

A José Quintero por la elaboración del mapa de distribución de las especies de *Pherotrichis*.

A mis compañeros y amigos que me acompañaron e hicieron más agradable el trabajo de campo para la recolección de *Pherotrichis*, especialmente a Claudia Gallardo, Ricardo de Santiago, Jorge Rojas, Esther León, Verónica Juárez, Ismael Calzada, Sergio Zamudio, Thomas Prinzie, Epifanio Cruz y Gustavo.

# CONTENIDO

	Página
Introducción.....	1
Objetivos.....	2
Morfología.....	3
Introducción.....	3
Materiales y método.....	4
Trabajo de campo.....	4
Material de herbario.....	4
Estudio de caracteres.....	4
Resultados.....	5
Hábito.....	5
Hojas.....	6
Indumento.....	6
Inflorescencia.....	9
Cáliz.....	9
Corola.....	10
Ginostegio.....	12
Androceo.....	16
Polinario.....	19
Gineceo.....	22

Frutos.....	23
Polinización.....	24
<b>Análisis fenético.....</b>	<b>27</b>
Introducción.....	27
Materiales y método.....	28
Resultados.....	39
Discusión.....	44
<b>Análisis cladístico.....</b>	<b>54</b>
Introducción.....	54
Circunscripción del género <i>Pherotrichis</i> .....	55
Materiales y método.....	56
Resultados.....	63
Relaciones filogenéticas entre las especies de <i>Pherotrichis</i> .....	65
Materiales y método.....	65
Resultados.....	68
Discusión.....	71
<b>Conclusiones.....</b>	<b>74</b>
<b>Taxonomía.....</b>	<b>76</b>
<b>Literatura citada.....</b>	<b>105</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Fig. 1. Tricomas.....	8
Fig. 2. Costras cerosas de la corola de <i>Pherotrichis</i> .....	10
Fig. 3. Tipos de corola de <i>Pherotrichis</i> .....	11
Fig. 4. Gineceo.....	12
Fig. 5. Lóbulos de la corona.....	13
Fig. 6. Desarrollo de la corona de <i>Pherotrichis</i> .....	15
Fig. 7. Estambres.....	16
Fig. 8. Corte longitudinal del botón floral.....	17
Fig. 9. Vista lateral del riel guía.....	18
Fig. 10. Vista frontal de las alas de las anteras.....	19
Fig. 11. Polinario de <i>Pherotrichis</i> .....	20
Fig. 12. Polinarios de <i>Pherotrichis</i> .....	21
Fig. 13. Polinarios de <i>Pherotrichis</i> .....	22
Fig. 14. Fruto típico de <i>Pherotrichis</i> .....	23
Fig. 15. Polinización.....	26
Fig. 16. Fenograma.....	40
Fig. 17. Coordenadas principales en 2 dimensiones.....	42
Fig. 18. Coordenadas principales en 3 dimensiones.....	43
Fig. 19. Diferencias florales entre los grupos A-C.....	47

	Página
Fig. 20. Diferencias florales entre los grupos D-F.....	49
Fig. 21. Diferencias florales entre los grupos G-I.....	51
Fig. 22. Mapa de distribución de las especies de <i>Pherotrichis</i> en México.....	53
Fig. 23. Cladograma en el que se muestran las relaciones filogenéticas de la tribu Asclepiadeae.....	64
Fig. 24. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre las especies del género <i>Pherotrichis</i> .....	69

## ÍNDICE DE CUADROS

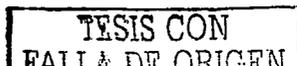
	Página
Cuadro 1. Lista de especímenes evaluados en el análisis morfológico de <i>Pherotrichis</i> .....	29
Cuadro 2. Caracteres y estados de caracteres utilizados en el estudio morfológico de <i>Pherotrichis</i> .....	31
Cuadro 3. Descripción de los estados de los caracteres cualitativos utilizados en el estudio morfológico de <i>Pherotrichis</i> .....	33
Cuadro 4. Matriz básica de datos.....	37
Cuadro 5. Resultados del análisis de coordenadas principales a partir de la matriz de proyección generada con el coeficiente de distancia taxonómica promedio.....	44
Cuadro 6. Taxa y tribus y subtribus a las que pertenecen considerados en el análisis cladístico.....	57
Cuadro 7. Caracteres y estados de caracteres de los taxa incluidos en el análisis cladístico.....	58
Cuadro 8. Descripción de los caracteres utilizados en el análisis filogenético....	60
Cuadro 9. Matriz de datos de los taxa considerados en el análisis filogenético..	63
Cuadro 10. Caracteres y estados de caracteres utilizados en el análisis filogenético de <i>Pherotrichis</i> .....	66
Cuadro 11. Matriz de datos de las especies consideradas en el análisis filogenético de <i>Pherotrichis</i> .....	68

## INTRODUCCIÓN

El género *Pherotrichis* es prácticamente endémico de México. También ha sido colectado en el norte de Guatemala y el sur de Arizona y Nuevo México, en los Estados Unidos. El género es muy poco conocido, ya que las plantas pertenecientes a éste taxón han sido frecuentemente confundidas con plantas del género *Asclepias*, debido a que comparten el hábito erecto y a que el grupo ha sido muy pobremente colectado, a pesar de su amplia distribución en el país. En la actualidad se conocen sólo alrededor de cien especímenes distribuidos en los herbarios del Mundo.

El género *Pherotrichis* fue propuesto por Decaisne (1838). Este autor propuso que *Asclepias villosa* Balb. (Balbis 1804) debería ser incluida en un nuevo género, diferente de *Gonolobus* y *Matelea*, ya que la especie se podía separar de estos géneros por la corola campanulada, los lóbulos de la corona planos y escotados o cuspidados, entre otros caracteres florales. El nombre de *Pherotrichis* literalmente significa portador de tricomas, debido a los largos y numerosos pelos que cubren tanto las partes vegetativas de la planta, así como el interior de la corola. En su publicación, Decaisne no hizo el cambio nomenclatural del nombre de *Asclepias villosa* al nuevo género. El nombre de *Pherotrichis villosa*, basado en *Asclepias villosa*, fue publicado formalmente por Meisner en 1840. Posteriormente, Decaisne (1844) considero al género *Pherotrichis* como un sinónimo de *Lachnostoma* Kunth. Como parte de éste género, citó cuatro especies, una de ellas *Lachnostoma balbisii*, basado en *Asclepias villosa* Balb.

Asa Gray (1886) restituye el nombre de *Pherotrichis* y reconoce dos especies: *Pherotrichis balbisii* y *P. schaffneri*. Posteriormente se describieron otras dos especies: *Pherotrichis leptogenia* (Robinson 1894) y *Pherotrichis mixtecana* (Brandege 1910). Woodson (1941) considero al género *Pherotrichis* como un subgénero de *Matelea*, y reconoce tres especies: *Matelea balbisii* (= *Pherotrichis balbisii* y *Pherotrichis schaffneri*); *Matelea chihuahuensis* y *Matelea leptogenia* (*Pherotrichis leptogenia*) y no incluye a *Pherotrichis mixtecana*, que se había publicado ya en 1910.



Finalmente, Stevens (1983) publica el nombre de *Pherotrichis* como un género válido y en 1985, en su tratamiento sobre la familia Asclepiadaceae para la Flora Fanerogámica del Valle de México, menciona a *Pherotrichis balbisii* como única especie para el valle de México. El mismo autor considera que el género puede tener de tres a seis especies.

Como ya se indicó, hasta el momento se reconocen cuatro especies en el género: *Pherotrichis balbisii*, *P. schaffneri*, *P. leptogenia* y *P. mixteca*. Sin embargo, el número real no se conoce con precisión, ya que puede ser inferior o mayor a las cuatro especies descritas, como lo indica Stevens (1985). Por otro lado, no se conocen los caracteres que delimitan al género ya que, por ejemplo, *P. leptogenia* posee corola rotácea, entre otros caracteres que no fueron considerados por Decaisne (1838) y por Asa Gray (1886) para caracterizar al género. Debido al escaso conocimiento que se tiene sobre los caracteres que definen al grupo, el presente trabajo tiene como objetivo realizar un estudio taxonómico del género *Pherotrichis*, principalmente a través de caracteres morfológicos externos, para definir mejor los caracteres que delimitan al género y que lo diferencian de otros géneros relacionados. Asimismo, se postula una probable filogenia del género, con el propósito de evaluar su relación con otros géneros afines, tales como *Matelea*, *Gonolobus* y *Macroscopus*, entre otros.

El trabajo de tesis se compone de los capítulos de morfología, análisis fenético y análisis cladístico. Cada uno de los cuales consta de una introducción, materiales y método(s), resultados y discusión. Al final se presentan conclusiones de los 3 capítulos y por último se termina con un apartado que corresponde a la taxonomía del género *Pherotrichis*. La literatura consultada para todos los capítulos y las conclusiones se engloba al final como literatura citada.

# MORFOLOGIA

## INTRODUCCIÓN

La evidencia taxonómica para establecer las clasificaciones y las filogenias se obtiene de una gran variedad de fuentes. Debido a que todas las partes de una planta, en todos los estados de su desarrollo, pueden proporcionar caracteres taxonómicos, estos deben recopilarse de distintas disciplinas, como la morfología, la embriología, la palinología, la química, etc. (Jones 1988). Sin embargo, el estudio de la evolución y clasificación de los organismos generalmente comienza a partir del estudio de la diversidad de formas que ocurren entre los mismos. La razón de esto puede deberse a tres causas principales; la primera es que la morfología de las plantas ha sido utilizada por los seres humanos desde tiempos muy remotos para clasificar a las plantas con diversos fines, como el utilitario, el medicinal y en la actualidad, en los sistemas modernos de clasificación. La segunda causa es que los caracteres morfológicos se observan con más facilidad que otros, ya que no se necesitan instrumentos muy complicados o costosos para su valoración. La tercera causa es que los caracteres morfológicos son prácticos y útiles, por lo que desde siempre han sido utilizados en la construcción de claves y descripciones.

Un carácter morfológico que puede ser útil para distinguir familias en un orden, puede ser utilizado para distinguir géneros en otra familia, o especies en otro género, o inclusive puede variar de una especie a otra. Sin embargo, los rasgos morfológicos, y en especial los florales son los caracteres más importantes en la clasificación de las angiospermas (Jones 1988). La razón principal es que en ellos se mantiene una similitud básica para asegurar una reproducción exitosa.

Debido a que los caracteres florales son la base para el reconocimiento de los diferentes taxa de la familia Apocynaceae, el estudio de la morfología del género *Pherotrichis* se concentra en la morfología de la flor, el ginostegio y los polinarios como fuentes de características, que por un lado nos permitan el reconocimiento de las

especies del género, y por otro lado, a través de algunos de éstos caracteres, establecer una hipótesis sobre la filogenia del género.

## **MATERIALES Y MÉTODO**

### **Trabajo de campo**

Se realizaron cinco salidas al campo entre 1997 y 1999, con el objeto de recolectar material y hacer observaciones sobre el hábitat, floración y fructificación de las plantas objeto de estudio. Del material recolectado, se fijaron muestras de tallos, hojas y flores en alcohol al 50% para estudios posteriores. Durante los recorridos se visitaron localidades en los estados de Guerrero, Jalisco, México, Michoacán y Oaxaca.

### **Material de herbario**

Para el presente estudio se revisaron 120 ejemplares, procedentes de los herbarios ARIZ, BM, CAS, EBUM, F, G, GH, IBUG, IEB, K, MEXU, MICH, NY, TEX, UC, US y XAL (acrónimos de acuerdo a Holmgren et al. 1990). También se estudiaron los ejemplares tipo de tres de las cuatro especies hasta ahora descritas, *Pherotrichis leptogenia*, *P. mixtecana* y *P. schaffneri*.

De las etiquetas de herbario se obtuvo información sobre tamaño de la planta, color de la flor, hábitat, época de floración y fructificación, información que fue complementada con la generada en los recorridos de campo.

### **Estudio de caracteres**

Los caracteres fueron estudiados de tres maneras principales:

- a) De manera tradicional, por observación directa de los ejemplares de herbario y de las muestras fijadas en campo. Esto incluyó la medición y la descripción de

formas, utilizando la terminología propuesta por Hickey (1973) y complementada por la obra de Stearn (1992).

- b) Cortes histológicos de botones florales incluidos en parafina, analizados y fotografiados al microscopio óptico. Este estudio fue realizado en el laboratorio de Histología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- c) Microscopia electrónica de barrido de la morfología de tricomas y ginostegio (lóbulos de la corona, apéndice estilar, estambres, carpelos, riel guía y polinarios). Las muestras para este tipo de estudio fueron pasadas por diferentes concentraciones de alcohol, hasta alcohol absoluto y posteriormente sometidas a punto crítico. Las muestras fueron analizadas y fotografiadas principalmente con el microscopio electrónico de barrido marca Hitachi, modelo S-2460 N del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Otras muestras fueron estudiadas con el microscopio electrónico de barrido marca JEOL, modelo JSM-5410LV del Instituto de Fisiología Celular de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## **RESULTADOS**

### **Hábito**

Las plantas del género *Pherotrichis* se caracterizan por su hábito erecto, a diferencia del resto de los géneros de la tribu Gonolobae, que son trepadoras o semierectas, raramente erectas. Son hierbas perennes hasta 60 cm de alto, con raíces fusiformes leñosas que producen uno o más ejes, o uno de ellos puede ramificarse unos cuantos centímetros por arriba del nivel del suelo. El látex es acuoso, a diferencia del resto de las Gonolobae que tienen látex lechoso. El tallo permanece vivo sólo los primeros meses de la segunda mitad del año; comienza con la aparición de los brotes al inicio de la temporada de lluvias, esto es, en mayo o junio.

En la subfamilia Asclepiadoideae el hábito erecto es poco frecuente, se observa sólo en los géneros *Asclepias*, *Calotropis* o *Gomphocarpus*; por el contrario, el hábito trepador predomina ampliamente. En la tribu Gonolobeae sólo algunas especies son erectas, como *Matelea trachyantha* (Greenm.) W.D. Stevens, que es un arbusto leñoso, a diferencia del género *Pherotrichis* donde las plantas son hierbas perennes.

### **Hojas**

Las hojas son siempre opuestas y decusadas. Las láminas son lanceoladas, ovadas, oblongas o elípticas; más de una forma puede presentarse en una misma especie o incluso en un sólo individuo. El ápice varía de agudo a redondeado; la base puede ser aguda, obtusa, redondeada, ligeramente cordada o truncada. El tamaño de la lámina puede ir generalmente desde 3.5 cm o menos hasta 8.0 cm de largo, raramente más grande, y el ancho puede variar desde 2 cm o menos, hasta 6 cm. Sobre la superficie de la hoja y hacia la base, destaca la presencia de pequeñas papilas, algunas veces llamadas por algunos autores glándulas o coleters. También se observan estas papilas en otras partes del cuerpo de las plantas, en la base de los pecíolos, en el espacio que queda entre dos hojas opuestas y en la flor, en el interior del seno de los lóbulos del cáliz. Estas estructuras también se encuentran ampliamente distribuidas en las familias Apocynaceae y Rubiaceae, que junto con otras familias se incluyen en el orden Gentianales (Nicholas y Baijnath 1994).

### **Indumento**

La presencia de indumento en las partes vegetativas y en las florales es lo que da nombre al género. El indumento es mixto, lo cual es un rasgo importante para la inclusión del género en la tribu Gonolobeae y está formado por dos tipos básicos: tricomas glandulares y no glandulares. Los tricomas no glandulares a su vez pueden ser multicelulares, con su superficie cubierta por papilas alargadas y aquellos que son unicelulares; ambos son rectos en el ápice. Por otro lado, los tricomas glandulares

también se pueden subdividir en dos tipos, los que son unicelulares y los que son multicelulares.

Aunque tanto las partes vegetativas como las florales presentan tricomas multicelulares, estos también son diferentes entre si: los de las partes vegetativas son translúcidos y casi completamente erectos; por el contrario, en el interior de las corolas los tricomas son opacos, curvados y entrelazados. En el interior de las corolas no existen tricomas glandulares (fig.1).



A



B



C

Fig. 1. A. Tricomas multicelulares curvados en el interior de la corola. B. Tricomas multicelulares erectos en el haz de la hoja. C. Tricomas glandulares unicelulares y multicelulares, señalados por las flechas. A, *Lozada 1993*; B-C, *Hinton 4482-escala de la barra*: A 200  $\mu\text{m}$ , B 500  $\mu\text{m}$ , C 100  $\mu\text{m}$ .

En la tribu Gonolobeae, también a nivel de género, existen diferencias en el tipo de indumento. Por ejemplo, en el género *Dictyanthus* destaca la presencia de tricomas multicelulares uncinados, condición que no ha sido observada en otros géneros de la tribu (*Gonolobus*, *Fischeria*, *Macroscepis* y *Pherotrichis*, entre otros).

## **Inflorescencia**

Las inflorescencias son muy pequeñas, raramente alcanzan tamaños mayores a 2 cm de largo. Estas se originan en posición extraaxilar, es decir, en el espacio libre que queda en la base de dos peciolos de un par de hojas opuestas, aunque siempre más cercano a uno de ellos. Esta condición es un patrón común en la subfamilia Asclepiadoideae.

La inflorescencia es de tipo umbeliforme, pudiendo ser simple o compuesta; en ambos casos las flores, en número de 8-15, pueden concentrarse en el extremo de un eje o pueden presentar un arreglo más laxo, aparentando racimos muy pequeños. Las inflorescencias compuestas se forman por una división dicotómica del pedúnculo, originando dos ejes, cada uno con un grupo de flores en su ápice. La división del pedúnculo generalmente es tan pequeña que a veces es difícil distinguir entre una inflorescencia simple o compuesta puede ser muy difícil, además de que no hay diferencias de tamaño entre ambos tipos.

Las flores son pediceladas y con brácteas en la base de los pedicelos, con un patrón de maduración centripeto. Las brácteas son pequeñas y generalmente de forma linear a estrechamente lanceolada.

## **Cáliz**

Los lóbulos del cáliz son libres en la prefloración. En la madurez el cáliz presenta un tubo muy pequeño, con los lóbulos libres y en el interior, en la unión de los lóbulos, presenta unas pequeñas papilas o coleters, similares a las que se presentan en las hojas, como ya se mencionó antes, y son homólogas a las de otros géneros de la familia (Woodson 1954; Kunze 1990). El número de papilas varía de una a dos, raramente más; incluso en una misma flor se pueden encontrar senos con una sola papila y otros con dos o hasta tres.

Los lóbulos son en general de color verde pálido, de forma lanceolada a elíptica y otras formas intermedias. Abaxialmente los lóbulos presentan indumento mixto y en ocasiones indumento glandular en su parte adaxial.

### Corola

Los lóbulos de la corola son contortos en la prefloración, con el margen derecho de cada lóbulo cubriendo al siguiente. La corola siempre es de color pálido, principalmente verdosa a blanca; toda su superficie se encuentra cubierta por costras de tipo ceroso (fig. 2), lo cual permite o no apreciar los nervios vasculares y sus interconexiones, que corren a lo largo del tubo y de los lóbulos. Los nervios son de color pardusco o nogrusco.

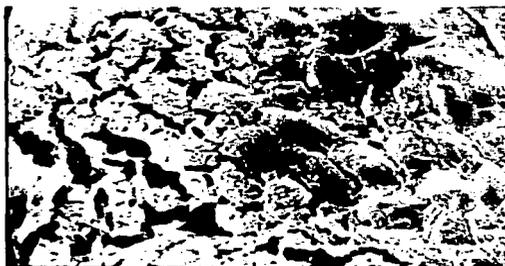


Fig. 2. Costras cerosas de la corola de *Pherotrichis*. Lozada 1983-escala de la barra: 60  $\mu$ m.

Por la forma de la corola las especies del género se pueden agrupar en dos tipos principales, las que tienen corola rotácea y las que tienen corola campanulada (fig.3). Para cada tipo existe una serie de caracteres asociados. Por ejemplo, para el grupo con corola rotácea los lóbulos son completamente horizontales a ligeramente erectos; pero de cualquier manera el ginostegio queda claramente expuesto. La forma de los lóbulos puede ser lanceolada, oblonga, elíptica o suborbicular y el ápice es

redondeado; adaxialmente el indumento es esparcido a casi completamente ausente, pudiendose apreciar la superficie de los lóbulos. Abaxialmente los lóbulos pueden ser glabros o con indumento.



A



B

Fig. 3. Tipos de corola en *Pherotrichis*. A. Rotácea; B. Campanulada. A, Lozada, Prinzie y Zamudio 1981; B, Lozada 1983.

Para el grupo con corola campanulada los lóbulos son erectos y pueden estar separados entre sí, de tal manera que se puede ver el indumento interno; o pueden permanecer imbricados hasta la madurez y el indumento no se ve a simple vista. En cualquier caso el ginostegio siempre permanece oculto. La forma de los lóbulos siempre es ovada y el ápice obtuso. Adaxialmente el indumento siempre es denso, sin dejar ver la epidermis de los lóbulos a través del mismo, cubriendo los dos tercios inferiores o toda la longitud del lóbulo, pero concentrado en la mitad izquierda del mismo; la otra mitad generalmente es glabra, excepto el margen que puede ser a veces ciliado. Abaxialmente los lóbulos pueden o no presentar indumento.

## Ginostegio

El ginostegio se forma por la fusión del androceo y el gineceo. El androceo está formado por cinco estambres que se fusionan por sus filamentos, formando un tubo corto que envuelve al gineceo. El gineceo está formado por dos carpelos libres, con sus estilos unidos en el ápice para formar la cabeza estigmática. Sobre ésta se desarrolla un apéndice estilar cuya forma puede ser convexa, cónica o cilíndrica (fig. 4).



A

B

Fig. 4. Gineceo mostrando los dos carpelos en la base, la cabeza estigmática y el apéndice estilar. A. Apéndice estilar cilíndrico con estilos evidentes, señalados por la flecha. B. Apéndice estilar cónico, sin estilos evidentes. A, *Lozada 1966*; B, *Lozada 1942*-escala de la barra: A-B 2 mm.

La corona es de tipo ginostegial. Se encuentra unida al tubo de los estambres y consta de cinco lóbulos carnosos que se originan en la base de cada filamento y posteriormente se fusionan a la parte basal de la corola (fig. 5).



A



B



C

**Fig. 5. Lóbulos de la corona. A. Vista lateral; B. Vista por arriba. C. Vista por arriba con la cabeza estigmática removida. Las flechas señalan los lóbulos de la corona. A, Mueller 764; B, Lozada 1942; C, Lozada 1984-escala de la barra: A 1 mm, B 2 mm, C 500  $\mu$ m.**

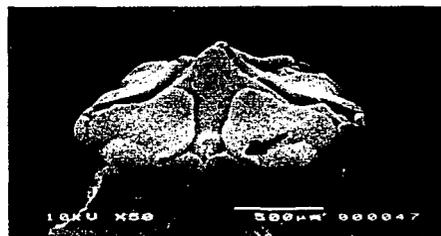
En el género *Pherotrichis* los lóbulos de la corona presentan diferencias en textura o forma, características que se asocian a las especies o grupos de especies. Por ejemplo, las especies de corola rotácea tienen lóbulos de la corona de textura más gruesa y generalmente son planos o ligeramente engrosados en el ápice. Las especies

de corola campanulada también forman dos grupos principales: las que tienen el apéndice estilar cilíndrico presentan lóbulos de la corona que son más planos, aunque pueden ser acanalados adaxialmente; en las especies con apéndice estilar cónico los lóbulos de la corona son ligeramente convexos en su mitad superior y sus márgenes doblados hacia afuera, en su lado abaxial.

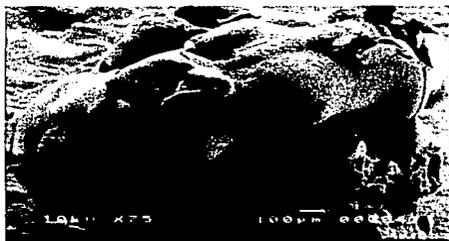
Las fotografías de microscopía electrónica de barrido realizadas en diferentes estadios de botones, tanto de flores de corolas campanuladas como rotáceas, demuestran que el desarrollo de la corona comienza previo al desarrollo del translator (fig. 6). El desarrollo temprano de la corona en *Pherotrichis* comienza con una protuberancia botuliforme, comprimida por el centro, perpendicular a los filamentos. Por su posición justo debajo de las anteras se relaciona con los estambres, en particular con los filamentos, por lo cual, dentro de las coronas ginostegiales, de acuerdo con la clasificación propuesta por Liede y Kunze (1993), sería una corona estaminal, que se encuentra unida dorsalmente a los estambres y posteriormente se une a la corola.



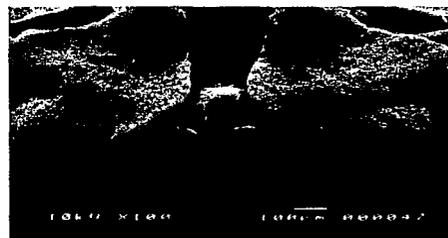
A



B



C



D

**Fig. 6. Desarrollo de la corona de *Pherotrichis*. A y B. Botones florales de flores con corola campanulada, C y D. Flores con corola rotácea. Desde los primeros estadios los lóbulos de la corona se inician como una protuberancia bilobada, señalada por la flecha en A y B (flecha inferior). La flecha superior en B y D señalan la hendidura en la base del apéndice de la antera. A-B, Lozada 1942; C-D, Lozada 1984-escala de la barra: A 100 µm, B 500 µm, C-D 100 µm.**

## Androceo

Cada estambre se caracteriza por un filamento, la antera con sólo dos tecas ventrales (las dorsales han desaparecido) y dos alas laterales y una membrana apical que en sus primeras etapas de desarrollo presenta una hendidura en su base (fig. 6 B y D). Entre la membrana de la antera y el riel guía se localiza una abertura lateral a través de la cual se permite la remoción del polinio por el polinizador.

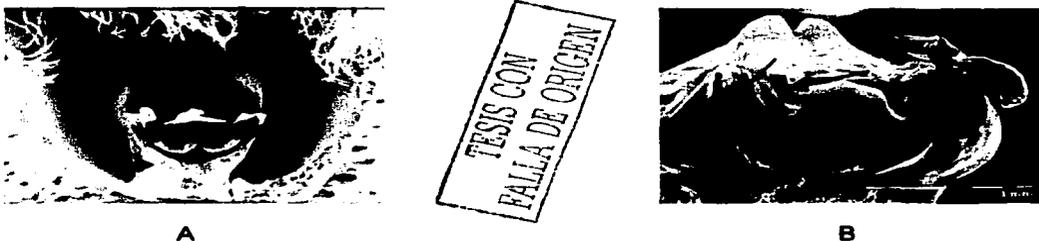


Fig. 7. Estambres. A. Vista ventral mostrando el lóbulo de la corona unido al dorso del filamento (flecha superior). El crecimiento radial de los filamentos es señalado por la flecha inferior. La flecha central señala la abertura lateral por donde salen los polinios. B. Vista dorsal con el lóbulo de la corona removido (flecha inferior). La abertura por donde salen los polinios es señalada por la flecha superior derecha. El ala de la antera es señalada con la flecha superior izquierda. A, Lozada 1993; B, Lozada 1983-escala de la barra: A 2 mm, B 1 mm.

Los filamentos en el transcurso de su desarrollo presentan un crecimiento radial interno, que en la madurez culmina en la formación de una cavidad interior que contiene las dos tecas (fig. 7 A y 8), característica exclusiva de las tribus Asclepiadeae y Gonolobeae (Kunze 1996). De esta manera, los filamentos se encuentran unidos, prácticamente a lo largo de toda su longitud y el crecimiento radial interno marca lo que es propiamente el tubo de los filamentos.

En *Pherotrichis* ocurre una fusión postgenética de las células de la superficie apical del margen radial de los filamentos y la superficie basal de la cabeza estigmática, llamada retinaculum. Esta misma condición se presenta en las tribus Asclepiadeae y Gonolobeae (Kunze 1996). La posición del retinaculum es de importancia taxonómica; por ejemplo, en la subfamilia Secamonoideae (Apocynaceae) y en la tribu Fockeae se localiza en la cara ventral de los filamentos libres y en las tribus Marsdenieae y Stapelieae se extiende hasta la parte alta del tubo de los filamentos (Kunze 1996).

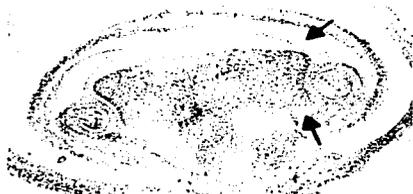


Fig. 8. Corte longitudinal del botón floral, mostrando el desarrollo del androceo y el gineceo. El androceo, representado por dos estambres laterales, cada uno de los cuales muestran en su parte media la antera y debajo de esta, señalado con la flecha inferior, el crecimiento radial del filamento, cuya superficie superior se une posgenéticamente a la superficie inferior de la cabeza estigmática para formar el retinaculum. La flecha superior señala el apéndice de la antera. El gineceo en el centro muestra los dos carpelos cuyos estilos se unen en el ápice formando la cabeza estigmática. En esta etapa de desarrollo aún no se forma el apéndice estilar.

Cada par de alas delimita dos aberturas, la superior llamada riel guía que atrapa una parte del cuerpo de los insectos y a manera de riel guía la dirige hacia arriba, hasta el corpúsculo, donde queda atorada; por los movimientos del insecto para liberarse, los polinios son separados de sus respectivas tecas (fig. 9).



**Fig. 9. Vista lateral del riel guía (flecha inferior), cuya función es conducir una parte del cuerpo de los insectos polinizadores hasta el corpúsculo, donde finalmente queda atrapado (flecha superior). Lozada 1966-escala de la barra: 400  $\mu$ m.**

En las tribus *Asclepiadeae* y *Marsedeniae* el riel guía es tan grande que en su interior puede entrar completamente un polinio, de tal manera que la germinación de los tubos polínicos se dice que es interna. Contrariamente, en el género *Pherotrichis* el riel guía se encuentra muy reducido, al igual que en otros géneros de la tribu *Gonolobeae* y tiene sólo un pequeño orificio. Hacia abajo del riel guía existe una segunda abertura de forma oval, por donde germinan los tubos polínicos (fig. 10). Esta abertura adicional es una adaptación a la germinación externa de los tubos polínicos (Kunze 1995).



Fig. 10. Vista frontal de las alas de las anteras en la que se muestra el riel guía reducido, señalado por la flecha superior. La flecha inferior señala la abertura oval por donde germinan los tubos polínicos. Lozada 1983—escala de la barra 500  $\mu\text{m}$ .

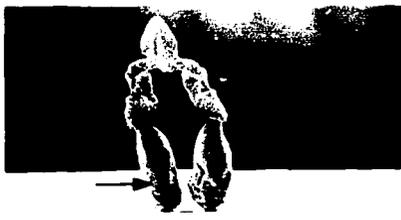
Ya en el interior, los tubos polínicos, a través de un canal, alcanzan los óvulos generalmente de sólo uno de los dos carpelos que forman el gineceo y se transforma posteriormente en un folículo. Algunas veces los óvulos de ambos carpelos son fertilizados, permitiendo la formación de dos folículos.

### Polinario

El polinario del género *Pherotrichis* es típico de la tribu Gonolobeae. Consta de un translator y dos polinios. El translator consta de un corpúsculo con una hendidura longitudinal en su lado frontal y dos caudículas enrolladas que se unen lateralmente a cada polinio. Los polinios son de forma falciforme, redondeados y de superficie esculpida en una de sus caras y excavados en la otra y estériles cerca de la unión con el translator. Hacia el ápice del polinio, se presenta un reborde lateral y plano llamado cresta, por medio del cual el polinio es sujetado al riel guía de la abertura estigmática, una vez que el insecto polinizador, en su búsqueda de néctar, ha transportado el polinario a otra flor (fig. 11).



A



B



C



D



E



F

Fig. 11. Polinario de *Pherotrichis*. A y B. Vista frontal y dorsal mostrando el lado excavado y redondeado del polinio, respectivamente, señalados por las flechas. C y D. Acercamiento frontal y dorsal del translator, mostrando el corpúsculo y la caudícula enrollada. E y F. Vista frontal y dorsal de la unión lateral entre la caudícula y el polinio, respectivamente; cresta del polinio señalada por la flecha. Lozada 1966—escala de la barra: A-D 200  $\mu$ m, E-F 100  $\mu$ m.

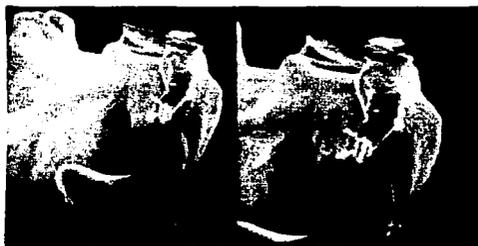
Cada polinio proviene de una teca de dos anteras adyacentes y su posición es horizontal. La orientación de su lado excavado se relaciona con la forma de la flor; en flores con corola campanulada el lado excavado se encuentra en posición ventral y en flores de corola rotácea el lado excavado se orienta en posición dorsal (fig. 12).



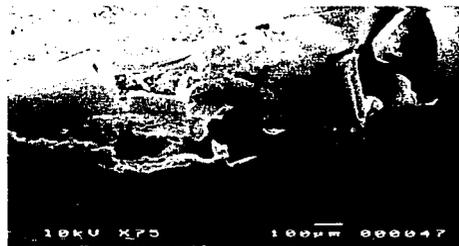
A



B



C



D

Fig. 12. Polinarios de *Pherotrichis*. A, B y C. Polinario en flor campanulada. A. Vista frontal mostrando la posición horizontal del polinio en el saco de la antera derecha, el polinio de la antera izquierda fue removido. En ésta vista el lado excavado del polinio no es evidente. B y C. Vista lateral mostrando el lado excavado del polinio en posición ventral, señalado por la flecha. D. Polinario en flor rotácea mostrando el lado excavado del polinio en posición dorsal, señalado por la flecha. A-C, Lozada 1993; D Lozada 1984-escala de la barra: A-B 500 µm, C 400 µm, D 100 µm.

En la base de cada polinio se encuentra una zona de textura diferente al resto de la superficie del polinio, que corresponde a la zona de germinación de los tubos polínicos (fig.13). Esta región es de importancia taxonómica, ya que su ubicación generalmente se encuentra por el lado excavado, como en *Matelea* y *Gonolobus* (Kunze 1995; Endress y Bruyns 2000) o se encuentra desplazada hacia el ápice en la tribu Stapelieae y muy raramente está en la parte basal, como en los géneros *Schizoglossum*, *Ibatia* y *Pherotrichis*.



A



B

Fig. 13. Polinarios de *Pherotrichis* mostrando en la base del polinio la zona de germinación de los tubos polínicos. A. La flecha señala la zona de germinación y a la derecha se muestra un acercamiento de la misma. B. Tubos polínicos en desarrollo, señalados por la flecha. A-B, Guerrero 273.

### Gineceo

El gineceo tradicionalmente ha sido considerado relativamente uniforme a través de la familia, es decir, de poca importancia taxonómica. Sin embargo, tal opinión se debe en parte a que es la parte más oculta del ginostegio, lo cual ha dificultado su estudio. Sólo recientemente, Swarupanandan et al. (1996) han propuesto su utilidad para justificar una nueva subdivisión de la subfamilia Asclepiadoideae en tres tribus, a partir de la presencia o ausencia de un estilo y la parte de los polinios (apical, media o basal) a la que se une el translator: Secamoneae, Stapelieae (= Ceropegieae) con

Marsdenieae incluida y Asclepiadeae con Gonolobeae incluida como subtribu. Sin embargo, en *Pherotrichis* existen diferencias importantes entre las especies. Por ejemplo, en la figura 4A, se muestra la presencia de dos estilos en el ápice de los carpelos, mientras que en la figura 4B, los estilos están ausentes.

### Frutos

Los frutos, junto con las semillas, son los órganos menos conocidos de estas plantas. Sin embargo, con los pocos elementos con que se cuenta se pueden hacer las siguientes observaciones: los frutos son estrechamente napiformes, con la base recta, lisos y cubiertos con indumento mixto, que en la madurez puede perderse casi completamente (fig. 14). El carácter liso de los frutos y su base recta lo relacionan con algunas especies del género *Matelea* y con varios géneros de la tribu Asclepiadeae y Marsdenieae. La base recta de los frutos lo diferencian de los géneros *Fischeria*, *Gonolobus* y *Macroscepis*, dentro de la tribu Gonolobeae, que tienen la base de los frutos curvada.

Para algunas especies ciertos caracteres asociados a los frutos pueden ser diagnósticos. Por ejemplo, para una especie de *Pherotrichis* el fruto se encuentra densamente cubierto por tricomas glandulares, dándole un aspecto oscuro. Tal condición hasta el momento no ha sido observada en ninguna otra especie.



Fig. 14. Fruto típico de *Pherotrichis*. Palmer 740

## **Polinización**

Este aspecto es también de los menos conocidos en el grupo. No obstante, se pueden hacer las siguientes consideraciones en función de la morfología de la flor y de los polinarios, susceptibles de ser confirmadas o rechazadas en un futuro: la presencia de dos formas de corola plantea procesos de polinización diferentes. En el caso de las flores con corola rotácea, con ginostegio directamente expuesto a insectos no tan especializados, seguramente diferentes partes de su cuerpo se ven involucradas en el proceso de remoción de los polinarios. En el caso de las flores con corola campanulada, el acceso al ginostegio se da solamente a través del denso indumento que se encuentra en la garganta de la corola, lo cual con seguridad restringe el acceso a solo una cierta clase de insectos especializados, por ejemplo, a aquellos dotados de largas proboscis, de tal manera que sólo con esta estructura se realiza la remoción de los polinarios.

La estructura de los polinarios es otra característica muy importante, ligada al proceso de polinización y puede ser muy particular a ciertos grupos. Al respecto, Kunze (1995) y Endress y Bruyns (2000) señalan que el sitio de germinación sobre la cara dorsal del polinio en la tribu Gonolobeae parece ser único en la subfamilia Asclepiadoideae, aunque el número de géneros estudiados es aún muy bajo para ser concluyente. Sin embargo, en *Pherotrichis* la zona de germinación se localiza en la base de los polinios (fig. 13). Ello determina modificaciones que tienen que ver con el proceso de polinización. La relación que se establece entre el translator y el polinio, cuando los polinarios fueron retirados de sus anteras de manera artificial para obtener las fotografías de microscopía electrónica de barrido, tal como se muestra en las figuras 11 y 13, es diferente a la relación que se establece cuando el polinario es retirado de manera natural por el insecto polinizador. En las fotografías se muestra que la zona de germinación de los polinios, situada en su base y la cresta, se encuentran siempre en el mismo plano junto con la hendidura del corpúsculo, que es la última etapa, cuando finalmente se atrapa una parte del cuerpo de los insectos, después de ser conducida hasta ahí por el riel guía (fig. 11 A). La localización en el

mismo plano, tanto de la hendidura del corpúsculo como la base y la cresta del polinio imposibilita el ajuste mecánico, por un lado, entre la cresta del polinio y el riel guía (fig. 9 y 11 E), lo cual impide a su vez el contacto entre la cavidad inferior del riel guía y la base del polinio por donde germinan los tubos polínicos (fig. 10 y 13).

Cuando los polinarios son retirados por un insecto polinizador, la relación entre la hendidura del corpúsculo queda en un plano diferente respecto a la base y la cresta del polinio, es decir, la base y la cresta de los polinios son dorsales con respecto a la hendidura del corpúsculo. Esto permitirá, por un lado, la entrada de la cresta del polinio y el ajuste de la base del mismo a la parte inferior del riel guía, facilitando con ello la entrada de los tubos polínicos a la cabeza estigmática y su posterior unión con los óvulos, generalmente, de sólo uno de los carpelos (fig. 15).



A



B



C

Fig. 15. Polinización. A. Polinario de *Pherotrichis* que ha sido transportado por un insecto polinizador al ginostegio de otra flor. La flecha inferior señala cómo se inserta la base del polinio en la abertura estigmática y cómo se sitúa en posición dorsal con respecto a la hendidura del corpúsculo, señalada por la flecha superior. B y C. Vista frontal y lateral, respectivamente de un polinio insertado en el riel guía, señalado por las flechas. A, Lozada 1983; B, Pringle 5279—escala de la barra: A 1 mm, B-C 500  $\mu$ m.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## **ANÁLISIS FENÉTICO**

### **INTRODUCCIÓN**

Las clasificaciones fenéticas se basan en la utilización de un gran número de caracteres con la misma significación e importancia en el reconocimiento de los grupos taxonómicos. Sin embargo, si se considera que el número de caracteres posibles es casi ilimitado (Crisci y López 1983), uno de los grandes problemas en los análisis fenéticos es la elección y el número de caracteres. En la discusión de cuáles caracteres utilizar, Sneath y Sokal (1973) propusieron la hipótesis de la no especificidad, que establece que no hay grandes clases de genes que afecten exclusivamente a algunas clases de caracteres, tales como los morfológicos, los fisiológicos, o los etológicos, o que afecten regiones especiales de los organismos, como la cabeza, o las hojas. De tal manera que el muestreo de ciertos caracteres relacionados a una región de un organismo no estaría correlacionado a una cierta clase de genes. Por lo tanto, diferentes clases de caracteres, si son numerosos, producirían clasificaciones similares. Sin embargo, se ha demostrado que diferentes clases de caracteres de los mismos OTUs no producen idénticas clasificaciones. Se han propuesto dos razones para explicar esta falta de congruencia: una razón es que ciertos genes parecen activarse sólo en tiempos específicos en la vida de un organismo (Beerman y Clever 1964, en Sneath y Sokal 1973). La falta de congruencia puede reflejar también diferentes tasas evolutivas de los genes que se activan durante un particular estadio del desarrollo de un organismo. Otra razón, como en el caso de las plantas, podría ser la plasticidad fenotípica y la gran variabilidad de las características vegetativas. Respecto al número de caracteres adecuado para ser utilizados en los análisis fenéticos, una primera recomendación fue que no menos de 60. Sin embargo, un número grande o pequeño no puede justificarse desde el punto de vista empírico o teórico (Sneath y Sokal 1973).

Puesto que el parecido entre los organismos se expresa únicamente de manera cuantitativa, los análisis fenéticos dependen en gran medida de las técnicas numéricas

para estimar dicho parecido. Aunque ciertas técnicas numéricas, al contrario de lo que sucede con el postulado de que los caracteres (variables) tienen la misma importancia en el reconocimiento de los grupos taxonómicos, son sensibles a las variables utilizadas. Por ejemplo, los análisis de conglomerados agrupan a los organismos a través de todas las variables utilizadas, de tal manera que la inclusión de variables o caracteres irrelevantes pueden afectar de manera importante los resultados (Hair et al. 1995). Para Hair et al. (1995), la selección de las variables debe basarse en aspectos teórico-conceptuales y prácticos. Si la elección se basa en una teoría explícita, investigación anterior, o suposición, el investigador debe incluir sólo aquellas variables que caracterizan a los objetos que están siendo agrupados y que se relacionan específicamente a los objetivos del análisis.

En la actualidad los métodos fenéticos son utilizados en la taxonomía, principalmente, para la delimitación de las especies, entre otras cosas (Heijerman 1996). Con este último propósito, en el presente estudio, se realiza un análisis fenético de la variación morfológica dentro del género *Pherotrichis*, principalmente a partir de caracteres morfológicos florales, ya que estos caracteres son la base para el reconocimiento de los diferentes taxa de la familia Apocynaceae.

## **MATERIALES Y MÉTODO**

En el presente estudio se incluyeron 47 especímenes con flores y fueron excluidos aquellos especímenes que sólo tuvieran frutos u hojas o flores jóvenes, ya que el análisis se basa fundamentalmente en caracteres florales (cuadros 1, 2 y 3). De los caracteres analizados, 15 fueron florales y sólo uno vegetativo. Tres caracteres fueron cuantitativos continuos, consistiendo básicamente de mediciones lineares. Los 13 restantes fueron cualitativos, de los cuales 8 fueron binarios y 5 multiestado. La matriz resultante fue de 47 OTUs x 16 caracteres (cuadro 4).

**CUADRO 1. Lista de especímenes evaluados en el análisis morfológico de *Pherotrichis*.**

Colector	No. Colecta	Clave	País	Entidad
Arsene	1538	AR15	México	Puebla
Breedlove	11279	BR11	México	Chiapas
Campbell	83	CA83	México	Sonora
Campbell	132	CA13	México	Chihuahua
Campbell	161	CA16	México	Sonora
Castro	s.n.	CAs.n.	México	Jalisco
Consuelo	1862	CO18	México	Michoacán
Escobedo	1022	ES10	México	Michoacán
Fishbein	1742	FI174	México	Sonora
Fishbein	1759	FI175	México	Sonora
Fisbein	1838	FI183	México	Chihuahua
Ghiesbreght	670	GH67	México	Chiapas
Guerrero	273	GU27	México	Jalisco
Hinton	15128	HI151	México	Michoacán
Hinton	4482	HI448	México	México
Hinton	14396	HI143	México	Guerrero
Hinton	1406	HI140	México	México
Laferriere	780	LA78	México	Chihuahua
Lemmon	2816	LE28	Estados Unidos	Arizona
Leopold	147	LE14	México	Chihuahua
Lozada	1966	LO19	México	Guerrero
Martínez	251	MA25	México	Chiapas
Mociño	1304	MO13	México	México
Mueller	764	MU76	México	Nuevo León
Mueller	795	MU79	México	Nuevo León
Mueller	1026	MU10	México	Nuevo León
Olmedo	s.n.	Ols.n.	México	Jalisco
Parry	586	PA58	México	San Luis Potosí
Pringle	1323	PR13	México	Chihuahua
Pringle	4152	PR41	México	Michoacán
Pringle	4466	PR44	México	Jalisco
Pringle	5279	PR52	México	Michoacán
Puga	3140	PU31	México	Jalisco
Purpus	2504	PUR5	México	Puebla

Purpus	6480	PUR6	México	Oaxaca
Rodríguez	448	RO44	México	Jalisco
Rzedowski	23975	RZ23	México	México
Rzedowski	49469	RZ49	México	Michoacán
Salinas	6789	SA67	México	Oaxaca
Schaffner	434	SC43	México	San Luis Potosí
Shreve	9049	SH90	México	Chihuahua
Short	248	SHO2	México	Durango
Soule	2745	SO27	México	Sinaloa
Steyermark	48172	ST48	Guatemala	Huehuetenango
Straw	197	ST19	México	México
Wilbur	2060	WIL2	México	Jalisco
S/colector	s.n.	SCs.n.	Estados Unidos	Nuevo Mexico

---

**CUADRO 2. Caracteres y estados de caracteres utilizados en el estudio morfológico de *Pherotrichis*.**

---

**Caracteres vegetativos.**

**1. Forma de la hoja.**

1= Eliptica

2= Lanceolada, ovada, ampliamente ovada a estrechamente ovada.

**Caracteres reproductivos.**

**2. Forma de los lóbulos del cáliz.**

1= Lanceolada, ovada a estrechamente ovada.

2= Eliptica a estrechamente elíptica.

**3. Tipo de corola.**

1= Campanulada.

2= Rotácea.

**4. Longitud de la unión de los lóbulos de la corola (mm).**

**5. Forma de los lóbulos de la corola.**

1= Ampliamente ovada, ovada a estrechamente ovada.

2= Eliptica a ampliamente elíptica.

**6. Distribución de indumento en la superficie adaxial de los lóbulos de la corola.**

1= Central.

2= Longitudinal.

3= Irregular.

**7. Pubescencia de la superficie adaxial de los lóbulos de la corola.**

1= Lanosa.

2= Pilosa.

**8. Ápice de los lóbulos de la corola.**

1= Obtuso.

2= Redondeado.

9. Largo de los lóbulos de la corona (mm).
10. Ancho de los lóbulos de la corona (mm).
11. Ápice de los lóbulos de la corona.  
1= Truncado.  
2= Redondeado.
12. Margen apical de los lóbulos de la corona.  
1= Entero.  
2= Dividido.
13. Superficie adaxial de los lóbulos de la corona.  
1= Umbonada o aquillada.  
2= Acostillada.  
3= Lisa.
14. Ápice del apéndice estilar.  
1= Truncado.  
2= Agudo.  
3= Obtuso.  
4= Redondeado.
15. Forma del apéndice estilar.  
1= Convexa.  
2= Cónica.  
3= Conoidal.  
4= Cilíndrica.
16. Relación corona y apéndice estilar.  
1= Corona más corta que el apéndice estilar.  
2= Corona más larga que el apéndice estilar.  
3= Corona igual que el apéndice estilar.
-

**CUADRO 3. Descripción de los estados de caracteres cualitativos utilizados en el estudio morfológico de *Pherotrichis*.**

---

**Caracteres vegetativos.**

**1. Forma de la hoja.**

- 1= Elíptica, ampliamente elíptica a estrechamente elíptica. Formas que en conjunto se caracterizan porque el eje más ancho se encuentra en el punto medio de la lámina. La forma elíptica se define cuando la relación largo/ancho es 2:1; en la forma ampliamente elíptica la relación es 1.5:1 y en la forma estrechamente elíptica la relación es 3:1.
- 2= Lanceolada, ovada, ampliamente ovada a estrechamente ovada. Formas que en conjunto se caracterizan porque el eje más ancho se encuentra por abajo del punto medio de la lámina. La forma lanceolada se define cuando la relación largo/ancho es 3:1 o más; la forma ovada tiene una relación 1.5:1; en la forma ampliamente ovada la relación es 1.2:1 y en la forma estrechamente ovada la relación es 2:1.

**Caracteres reproductivos.**

**2. Forma de los lóbulos del cáliz.**

- 1= Lanceolada, ovada a estrechamente ovada. Las tres formas se caracterizan porque el eje más ancho se encuentra por abajo del punto medio de la lámina. La forma lanceolada se define cuando la relación largo/ancho es 3:1 o más; en la forma ovada la relación es 1.5:1, y en la forma estrechamente ovada la relación es 2:1.
- 2= Elíptica a estrechamente elíptica. En ambas formas el eje más ancho se encuentra en el punto medio de la lámina. La forma elíptica se define cuando la relación largo/ancho es 2:1 y en la forma estrechamente elíptica la relación es 3:1.

**3. Tipo de corola.**

- 1= Campanulada. Corola en forma de campana, con el tubo amplio, aproximadamente de la misma longitud que el limbo, también amplio (fig. 3B).
- 2= Rotácea. Corola con el tubo corto y el limbo amplio, en ángulo de 90 grados con el tubo (fig. 3A).

**5. Forma de los lóbulos de la corola.**

- 1= Ampliamente ovada, ovada a estrechamente ovada. Las 3 formas presentan el eje más ancho por abajo del punto medio de la lámina. En la forma ampliamente ovada la relación largo/ancho es 1.2:1, en la forma ovada la relación es 1.5:1 y en la forma estrechamente ovada la relación es 2:1.
- 2= Elíptica a ampliamente elíptica. Ambas formas presentan el eje más ancho en el punto medio de la lámina. En la forma elíptica la relación largo/ancho es 2:1; mientras que en la forma ampliamente elíptica la relación es 1.5:1.

**6. Distribución de indumento en la superficie adaxial de los lóbulos de la corola.**

- 1= Central. El indumento se concentra en los dos tercios basales de los lóbulos de la corola, con el ápice y los márgenes glabros
- 2= Longitudinal. El indumento se extiende a lo largo de los lóbulos de la corola, ya sea cubriendo completamente la superficie, o puede encontrarse ausente de gran parte del lado izquierdo del lóbulo.
- 3= Irregular. No existe un patrón en la distribución del indumento en la superficie del lóbulo de la corola.

**7. Pubescencia de la superficie adaxial de los lóbulos de la corola.**

- 1= Lanosa. Cubierta por tricomas largos, suaves y entrecruzados, de tal manera que no se aprecia la superficie del lóbulo a través de ellos.
- 2= Pilosa. Cubierta por tricomas largos, suaves y no entrecruzados, de tal manera que se aprecia la superficie del lóbulo a través de ellos.

**8. Ápice de los lóbulos de la corola.**

- 1= Obtuso. Ápice cuyos márgenes forman un ángulo mayor a 90°.
- 2= Redondeado. Ápice donde los márgenes del lóbulo despliegan un arco uniforme.

**11. Ápice de los lóbulos de la corona.**

- 1= Truncado. Ápice que termina abruptamente cortado, de tal manera que el margen es perpendicular, o casi así, al eje vertical.
- 2= Redondeado. Ápice donde los márgenes del lóbulo despliegan un arco uniforme.

**12. Margen apical de los lóbulos de la corona.**

- 1= Entero. Margen que forma una línea o arco continuo, sin ninguna división apical.
- 2= Dividido. Margen que presenta una división apical, tan profunda, que puede alcanzar un tercio del ápice del lóbulo.

**13. Ornamentación adaxial de los lóbulos de la corona.**

- 1= Umbonada o aquillada.** El umbo sólo es claramente evidente en los lóbulos turgentes de flores frescas al momento de ser herborizadas o fijadas en un líquido. En flores viejas el umbo es muy reducido y su ubicación coincide con el vértice de 3 engrosamientos, a manera de quillas, que confluyen hacia el centro de la mitad superior del lóbulo de la corona. Tanto el umbo claramente definido, como las quillas no pueden considerarse como variación de un mismo carácter, ya que las quillas nunca han sido observadas en especímenes recién colectados o fijados; sin embargo, en especímenes de herbario podemos encontrar lóbulos de la corona con umbo o lóbulos que aparentan ser aquillados adaxilmente (ver carácter 15).
- 2= Acostillada.** Engrosamiento en forma de banda que se localiza en el lado adaxial del lóbulo de la corona.
- 3= Lisa.** Ausencia de umbos o costillas o cualquier otra estructura en el lado adaxial del lóbulo.

**14. Ápice del apéndice estilar.**

- 1= Truncado.** Ápice que termina abruptamente cortado, de tal manera que el margen es perpendicular, o casi así, al eje vertical.
- 2= Agudo.** Ápice cuyos márgenes forman un ángulo menor de 90°.
- 3= Obtuso.** Ápice cuyos márgenes forman un ángulo de más de 90°.
- 4= Redondeado.** Ápice cuyos márgenes despliegan un arco uniforme.

**15. Forma del apéndice estilar.** Estados de caracteres se definen a partir de la observación de flores frescas fijadas en líquido, o que se encontraban frescas al momento de ser herborizados los especímenes. En flores viejas, las formas pueden aparentemente variar; sin embargo, más de una forma nunca ha sido observada en flores frescas, por lo que se infiere que la variación aparente, únicamente se debe a los cambios que experimentan estructuras carnosas como los apéndices estilares o los lóbulos de la corona.

- 1= Convexa.** Como la curvatura de una lente. En flores viejas puede ser difícil su observación, llegando a considerarse, incluso, que no existe un apéndice estilar, ya que la cabeza estigmática puede verse muy plana en el ápice.
- 2= Cónica.** En forma de cono, con la parte más amplia unida a la cabeza estigmática y con el ápice agudo u obtuso.
- 3= Conoidal.** De forma que se aproxima a un cono, con la base más amplia unida a la cabeza estigmática y el cuerpo gradualmente adelgazado para terminar en un ápice truncado, dando el aspecto de una figura intermedia entre un cono y un cilindro. En los especímenes que tienen flores con apéndices estilares de forma cónica o conoidal pueden encontrarse flores viejas con apéndices estilares que podrían considerarse de forma cilíndrica.

4= Cilíndrica. En forma de tubo con el ápice truncado. En flores viejas el apéndice estilar puede adoptar una forma obcónica.

16. Relación corona y apéndice estilar.

1= Corona más corta que el apéndice estilar.

2= Corona más larga que el apéndice estilar.

3= Corona igual que el apéndice estilar.

---

CUADRO 4. Matriz básica de datos.

		CARACTERES															
OTUs	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
AR15	2	1	1	2.5	1	2	1	1	2.0	1.5	1	1	3	3	2	2	
BR11	2	1	1	2.5	1	2	1	1	1.5	1.5	1	1	3	1	3	1	
CA83	2	1	1	2.5	1	1	1	1	1.5	1.5	1	2	1	2	2	3	
CA13	1	1	1	2.0	1	2	1	1	1.5	1.0	1	1	3	1	4	3	
CA16	2	1	1	2.5	1	1	1	1	2.0	1.7	1	1	1	2	2	3	
CAs.n.	2	1	2	1.7	1	3	2	2	1.0	2.0	2	1	3	1	3	1	
CO18	2	1	1	2.2	1	2	1	1	2.0	1.5	1	1	3	3	2	2	
ES10	2	1	2	1.5	1	3	2	2	1.0	2.0	2	1	2	4	1	2	
FI174	2	1	1	2.5	1	1	1	1	1.5	2.0	2	1	1	2	2	3	
FI175	2	1	1	3.0	1	1	1	1	1.5	2.0	2	2	1	2	2	3	
FI183	2	1	1	2.5	1	2	1	1	1.2	1.5	1	1	3	1	4	3	
GH67	2	2	1	2.0	1	2	1	1	1.7	1.7	1	1	3	1	3	1	
GU27	2	2	2	3.0	2	3	2	2	1.5	1.5	1	1	3	4	1	2	
HI151	2	1	1	2.7	1	1	1	1	1.5	2.0	1	2	1	2	2	3	
HI448	1	1	1	2.5	1	1	1	1	2.0	1.2	1	2	1	2	2	3	
HI143	1	1	1	2.5	1	1	1	1	1.5	2.0	1	2	1	2	2	3	
HI140	1	1	1	2.3	1	2	1	1	1.7	1.7	1	1	3	3	2	2	
LA78	2	1	1	2.5	1	1	1	1	1.3	1.3	1	1	1	2	2	3	
LE28	2	1	1	2.0	1	2	1	1	1.5	1.5	1	1	3	1	4	3	
LE14	1	1	1	2.3	1	2	1	1	1.3	1.0	1	1	3	1	4	3	
LO19	1	1	1	1.5	1	1	1	1	1.5	1.5	1	1	3	1	4	1	
MA25	2	1	1	2.5	1	2	1	1	1.8	1.5	1	2	3	1	3	1	
MO13	1	1	1	3.0	1	2	1	1	2.0	1.3	1	1	3	3	2	2	
MU76	1	1	1	2.5	1	2	1	1	1.0	1.5	1	1	3	2	2	3	
MU79	1	1	1	1.5	1	2	1	1	1.2	1.5	1	1	3	2	2	3	
MU10	1	1	1	2.2	1	2	1	1	1.5	1.5	1	1	3	2	2	3	
OLs.n.	1	1	2	1.5	1	3	2	2	1.5	2.5	2	1	3	1	3	1	
PA58	1	1	1	2.0	1	2	1	1	1.0	1.0	1	1	3	1	4	3	
PR13	2	1	1	2.0	1	1	1	1	1.2	1.0	2	1	1	2	2	3	
PR41	1	1	1	2.5	1	2	1	1	2.0	2.0	1	1	3	3	2	2	
PR44	2	1	2	1.5	1	3	2	2	1.5	3.0	2	1	3	1	3	1	
PR52	2	1	2	1.8	1	3	2	2	1.3	1.8	2	1	2	4	1	2	
PU31	1	1	1	2.6	1	1	1	1	1.5	2.0	1	2	1	2	2	3	
PUR5	2	1	1	2.5	1	2	1	1	2.0	1.4	1	1	3	3	2	2	
PUR6	1	1	1	2.3	1	1	1	1	2.0	1.5	1	1	3	1	4	1	
RO44	1	1	2	1.5	1	3	2	2	1.3	3.0	2	1	3	1	3	1	

RZ23	1	1	1	2.2	1	2	1	1	1.7	1.5	1	1	3	3	2	2
RZ49	2	1	2	1.5	1	3	2	2	1.8	3.0	2	1	3	1	3	1
SA67	1	1	1	2.1	1	1	1	1	2.0	1.7	1	1	3	1	4	1
SC43	1	1	1	2.5	1	2	1	1	1.0	1.0	1	1	3	1	4	3
SH90	2	1	1	2.5	1	2	1	1	1.5	1.2	1	1	3	1	4	3
SHO2	1	1	1	2.3	1	2	1	1	1.5	1.3	1	1	3	1	4	3
SO27	2	1	1	2.5	1	2	1	1	1.5	1.0	1	1	3	1	4	3
ST48	2	1	1	2.5	1	2	1	1	1.5	1.7	1	1	3	1	3	1
ST19	2	1	1	2.5	1	2	1	1	2.0	2.0	1	1	3	3	2	2
WIL2	1	1	1	2.8	1	1	1	1	1.5	2.0	1	2	1	2	2	3
SCs.n.	2	1	1	2.0	1	1	1	1	1.5	1.5	1	1	1	2	2	3

El programa NTSYS (Numerical Taxonomy and Multivariate Análisis System), versión 1.8 (Rohlf, 1990) se utilizó para realizar un análisis de conglomerados y otro de coordenadas principales (PCO). Puesto que los datos medidos se encuentran en el mismo tipo de unidades (mm), la matriz no fue estandarizada. En el análisis de conglomerados se empleó el coeficiente de distancia taxonómica promedio, que se aplica sobre matrices básicas de datos que contienen datos doble estado o multiestados, o como es el caso, en las que poseen ambos tipos de datos (Crisci y López 1983).

La matriz de disimilitud para establecer las relaciones entre los OTUs fue analizada por el programa de manera secuencial, aglomerativa y jerárquica (SAHN, por sus siglas en ingles, Sneath y Sokal 1973). Es secuencial, ya que el algoritmo utilizado produce secuencias de operaciones para formar un grupo cada vez, hasta agrupar el total de OTUs. Es aglomerativo porque los OTUs son agrupados en conjuntos sucesivos; es jerárquico porque se originan conjuntos que se incluyen en grupos cada vez más inclusivos y no se traslapan porque la jerarquía es divergente y sin reticulaciones.

## **RESULTADOS**

En el fenograma (fig. 16), con un coeficiente de correlación cofenética de 0.91, que indica una buena representación de la matriz de distancia, se definen varios grupos morfológicos diferenciados a partir del conjunto de variables utilizadas. Comenzando por los grupos más inclusivos; el fenograma se divide en cuatro conjuntos principales a una distancia de disimilitud mayor de 0.7; uno situado en la parte superior del fenograma, delimitado por los OTUs AR15-PR13. El segundo conjunto, situado en la parte media del fenograma, lo delimitan los OTUs BR11-LE28. Estos dos grupos comparten, entre otros caracteres, el carácter 3 (corola campanulada) y el carácter 7 (lóbulos de la corola lanosos adaxialmente). Los restantes dos grupos se forman con un número mucho menor de OTUs. Uno de ellos, define un tercer conjunto morfológico delimitado por los OTUs CAs.n.-RO44, y el otro, define al cuarto conjunto formado únicamente por los restantes 3 OTUs (ES10-GU27). Ambos conjuntos comparten los mismos caracteres, 3 y 7, pero con los estados de carácter corola rotácea y lóbulos de la corola pilosos en su interior. Considerando una línea de fenón entre 0.21 y 0.36, se pueden formar nueve grupos morfológicos básicos (rotulados con las letras A-I). El conjunto superior, más inclusivo, contiene tres grupos básicos, distinguidos con las letras A-C. El conjunto central, se compone también de tres grupos morfológicos básicos, letras D-F. El tercer conjunto que incluye a los OTUs CAs.n.-RO44, constituye, a su vez, un grupo morfológico básico, rotulado con la letra G. Finalmente, el cuarto conjunto lo integran dos grupos morfológicos básicos, letras H e I.

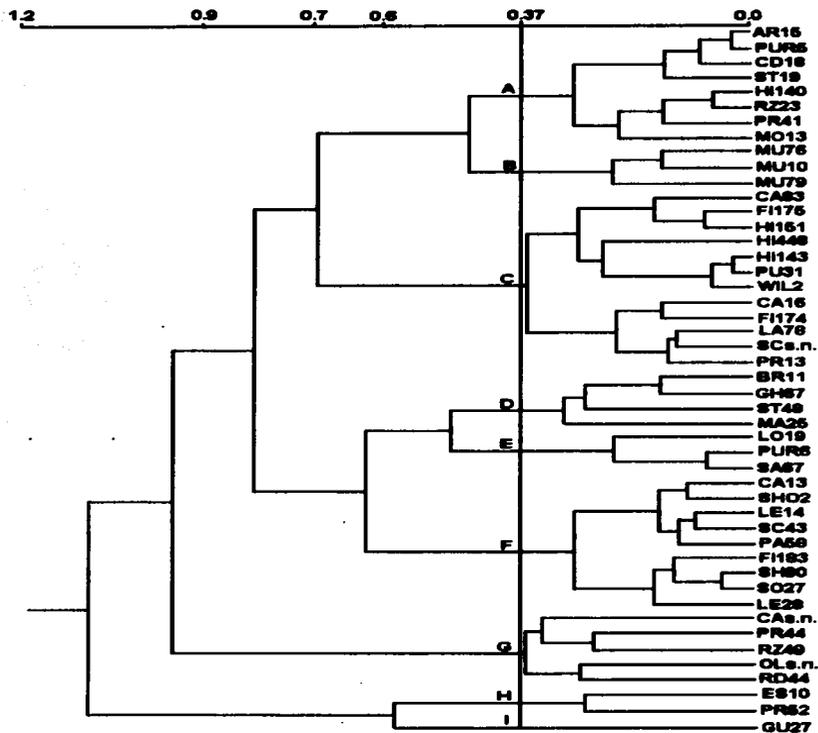


Fig. 16. fenograma generado con el coeficiente de distancia taxonómica promedio. A una distancia de 0.37 se reconocen 9 grupos morfológicos diferentes, cada uno Rotulado con las letras A-I.

La utilización de un análisis de coordenadas principales en lugar de uno de componentes principales, como más frecuentemente ocurre, se debe a que los caracteres analizados son una mezcla de cualitativos y cuantitativos, y no cuantitativos estrictos como se requiere en el análisis de componentes principales (Pankhurst, 1991). El análisis de coordenadas principales se utiliza para obtener una representación de OTUs en un espacio multidimensional de caracteres. Para ello, con el coeficiente de distancia taxonómica promedio se construyó una matriz de disimilitud, utilizando la opción por renglones (especímenes), a partir de la matriz de datos originales no estandarizados. Posteriormente, la matriz de disimilitud fue doblemente centrada con la opción DCENTER del programa de NTSYS. El procedimiento involucra tanto centrar variables (columnas) como especímenes (renglones). Las matrices de eigenvectores y eigenvalores se obtuvieron a partir de la matriz doblemente centrada.

La proyección de la matriz de eigenvectores corrobora los agrupamientos obtenidos en el fenograma (fig. 17 y 18). La primera coordenada principal divide a los 9 grupos morfológicos en 2 conjuntos principales; del lado derecho sitúa a los conjuntos rotulados con las letras A, B, C, H e I y del lado izquierdo, coloca a los conjuntos D, E, F y G. La segunda coordenada principal forma también 2 conjuntos. En la parte superior coloca a los grupos A, B, D, G, H e I, y en la parte inferior coloca a los grupos C, E y F. La variación explicada por los primeros tres componentes es superior al 80%. La primera coordenada principal explica el 55.37% de la variación observada. El porcentaje de variación explicada para las primeras tres coordenadas y las variables más importantes en las primeras tres coordenadas se presentan en el cuadro 5.

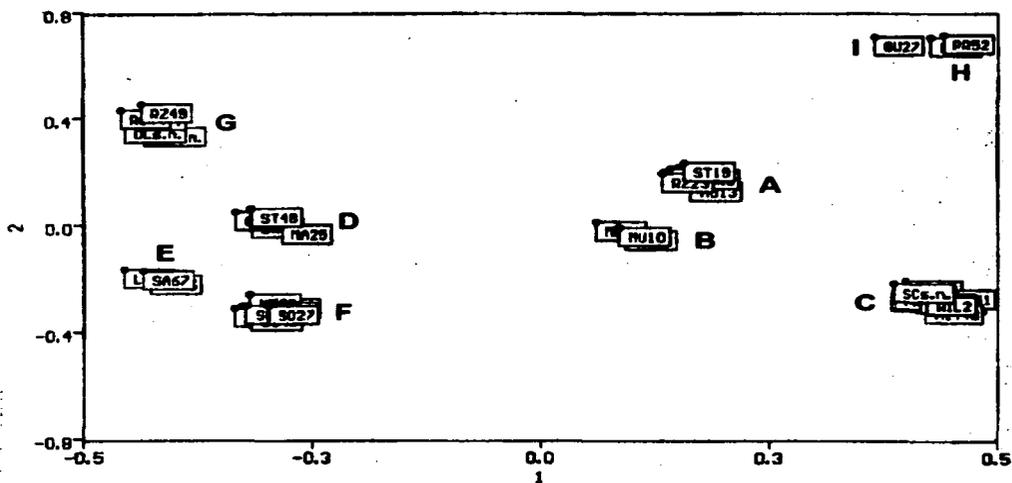


Fig. 17. Proyección de 47 especímenes del género *Pherotrichis* en un plano definido por coordenadas principales, utilizando la coordenada 1 contra la 2. Las letras A-I etiquetan los 9 grupos morfológicos reconocidos.

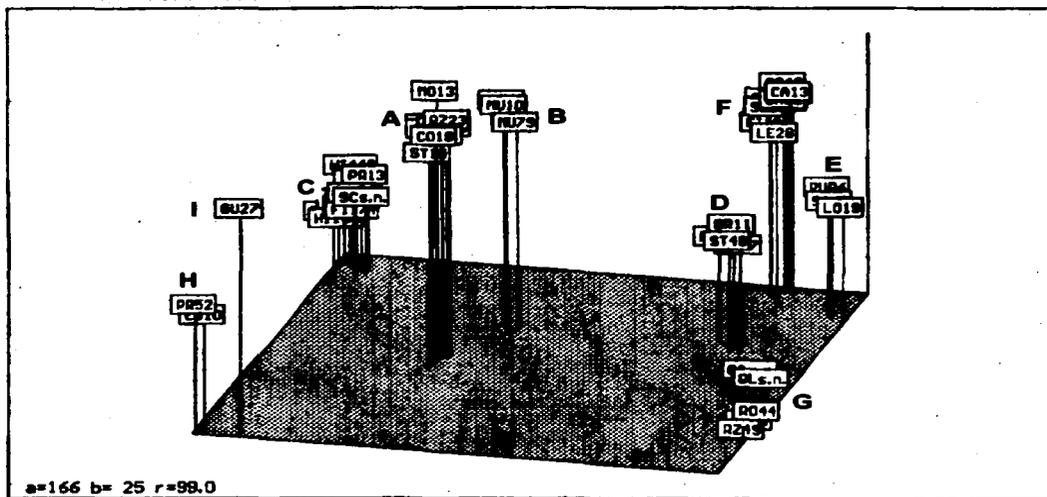


Fig. 18. Proyección de 47 especímenes del género *Pherotrichis* en 3 dimensiones, resultado del análisis de coordenadas principales. Las letras A-I etiquetan a los 9 grupos morfológicos reconocidos.

**Cuadro 5. Resultados del análisis de coordenadas principales a partir de la matriz de proyección generada con el coeficiente de distancia taxonómica promedio.**

<b>Coordenada principal</b>	<b>Variación explicada</b>	<b>VARIABLES MÁS IMPORTANTES</b>
1	55.37%	Carácter 15. Forma del apéndice estilar. Carácter 13. Ornamentación adaxial del lóbulo de la corona. Carácter 16. Relación corona-apéndice estilar.
2	18.95%	Carácter 16. Relación corona-apéndice estilar. Carácter 14. Ápice del apéndice estilar. Carácter 13. Ornamentación adaxial del lóbulo de la corona.
3	12.19%	Carácter 14. Ápice del apéndice estilar. Carácter 15. Forma del apéndice estilar. Carácter 13. Ornamentación adaxial del lóbulo de la corona.

## **DISCUSIÓN**

Los 9 grupos morfológicos diferentes que se reconocen son resultado del análisis conjunto de los caracteres utilizados. Sin embargo, cada grupo puede ser diferenciado con un número menor de caracteres, incluso a partir de un sólo carácter. Los grupos A, B y C forman un conjunto más inclusivo debido a que comparten el carácter 15 (forma cónica del apéndice estilar); dentro de éste conjunto, A y B comparten el carácter 13 (lóbulos de la corona lisos adaxialmente), a diferencia del

grupo C, que tiene los lóbulos de la corona umbonados adaxialmente, condición que no se presenta en ninguno de los restantes 8 grupos diferenciados. El grupo A posee el ápice del apéndice estilar obtuso (carácter 14) y los lóbulos de la corona más largos que el apéndice estilar (carácter 16). El grupo B posee el apéndice estilar con el ápice agudo y los lóbulos de la corona tan largos como el apéndice estilar. Los grupos D, E y F forman a su vez un segundo conjunto más inclusivo por compartir el apéndice estilar truncado en el ápice (carácter 14). Dentro de este conjunto, los especímenes de los grupos D y E se agrupan juntos debido a que comparten el estado de carácter lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar (carácter 16), a diferencia del grupo F, que posee lóbulos de la corona tan largos como el apéndice estilar. Como ya se comentó, todos estos grupos (A-F) se caracterizan por poseer corola campanulada (carácter 3) y lóbulos de la corona lanosos adaxialmente (carácter 7). Los 3 grupos restantes (G-I), poseen en cambio, corola rotácea y lóbulos de la corola pilosos adaxialmente. Los grupos morfológicos H e I se encuentran más cercanamente relacionados debido a que comparten el ápice redondeado del apéndice estilar (carácter 14), la forma convexa del apéndice estilar (carácter 15) y lóbulos de la corona más largos que el apéndice estilar (carácter 16). Los especímenes incluidos en el grupo G, poseen el ápice del apéndice estilar truncado (carácter 14), la forma del apéndice estilar conoidal (carácter 15) y los lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar (carácter 16).

De los caracteres arriba mencionados, excepto los caracteres 3 y 7, tipo de corola e indumento de los lóbulos de la corola, respectivamente, que definen conjuntos más inclusivos (grupos A-F y G-I), el resto de los caracteres (13-16), coinciden con las variables (caracteres) que contribuyen con mayor carga en la formación de los mismos grupos morfológicos del análisis de coordenadas principales. Los resultados obtenidos con el análisis de conglomerados y el de coordenadas principales, permiten suponer que cada grupo morfológico reconocido es consistentemente distinto, ya que cada grupo puede ser reconocido por uno o más carácter(s) morfológicos únicos, que los distingue o los relaciona con el resto. Los especímenes de los grupos A-C, que poseen

apéndices estilares de forma cónica, se diferencian entre si por los siguientes caracteres particulares: el grupo A presenta lóbulos de la corola con indumento distribuido adaxialmente a lo largo de toda su longitud y lóbulos de la corona más largos que el apéndice estilar. El grupo B también tiene los lóbulos de la corola con indumento distribuido adaxialmente a lo largo de toda su longitud, pero los lóbulos de la corona son tan largos como el apéndice estilar. El grupo C presenta los lóbulos de la corola con indumento adaxialmente concentrado en los dos tercios basales del lóbulo, lóbulos de la corona umbonados adaxialmente y tan largos como el apéndice estilar (fig. 19).

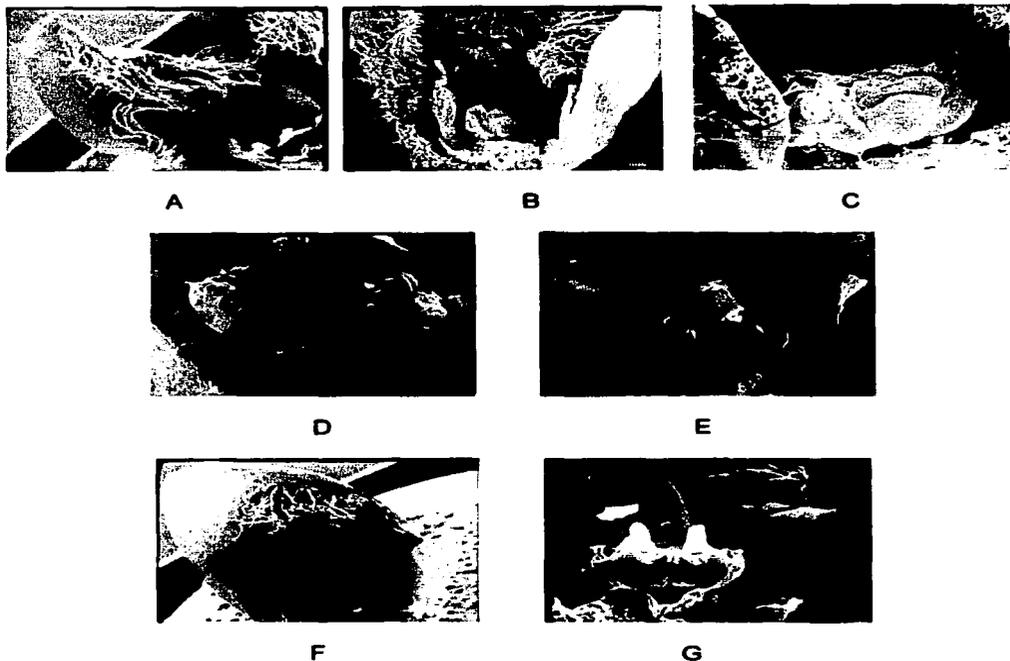


Fig. 19. Diferencias florales entre los grupos A-C, que se relacionan por tener apéndices estilares de forma cónica. A-C. Grupo A. A. Lóbulo de la corola con indumento a todo lo largo de su longitud y el lóbulo de la corona liso adaxialmente, señalado por la flecha. B. Vista lateral de la flor mostrando los lóbulos de la corona más largos en relación al apéndice estilar mucho más corto, señalado por la flecha. C. Acercamiento del apéndice estilar. D-E. Grupo B. D. Vista lateral de la flor, donde se muestran los lóbulos de la corona con indumento a lo largo de toda su longitud. E. Acercamiento del ginostegio, donde se señalan con una flecha los lóbulos de la corona lisos adaxialmente y tan largos como el apéndice estilar. F-G. Grupo C. F. Lóbulo de la corola con indumento concentrado en los tercios basales del lóbulo. G. Vista lateral de la flor mostrando los lóbulos de la corona umbonados, señalados por la flecha. A-C, *Lozada 1993*; D-E, *Mueller 764* y F-G, *Lozada 1942*-escala de la barra: A, B, D, F, G 2 mm, C, E 1 mm.

Los grupos D-F, estrechamente relacionados, como lo demuestran los análisis realizados, se pueden diferenciar porque el grupo D, a diferencia del grupo E, posee lóbulos de la corola con indumento en toda su superficie y el apéndice estilar de forma conoidal. El grupo E, por el contrario, se caracteriza por tener los lóbulos de la corola con indumento concentrado en los dos tercios basales del lóbulo y un apéndice estilar de forma cilíndrica. Aunque el grupo F, según los resultados se encuentra más alejado de los grupos D-E, comparte con el grupo E el apéndice estilar de forma cilíndrica, pero se diferencia de él por tener los lóbulos de la corola con indumento que cubre toda su superficie y los lóbulos de la corona tan largos como el apéndice estilar (fig. 20).

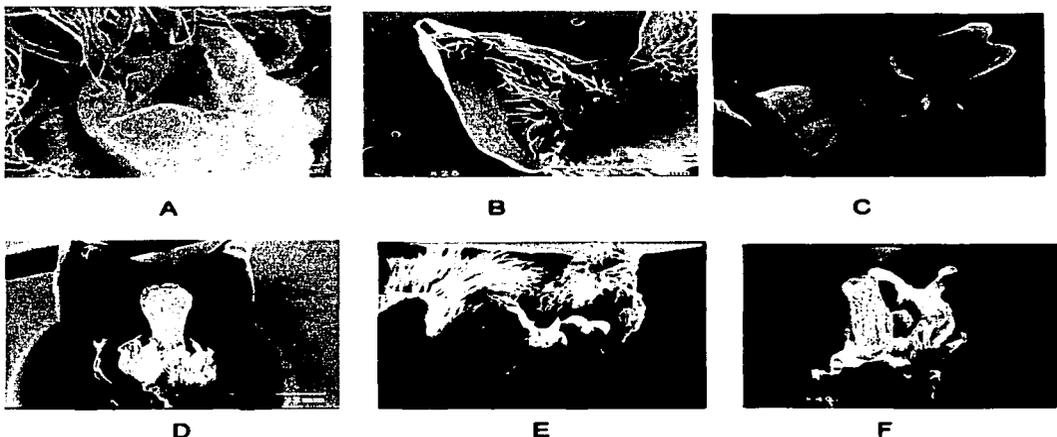


Fig. 20. Diferencias florales entre los grupos D-F. A. Grupo D. Vista del apéndice estilar de forma conoidal, con la base más amplia que el ápice, a diferencia de las figuras C y F, en las que se presenta un apéndice estilar de forma cilíndrica, con la base y el ápice uniformemente engrosados, como señalan las flechas. B-D. Grupo E. B. Lóbulos de la corola con indumento concentrado en los dos tercios basales del lóbulo. C. Apéndice estilar de forma cilíndrica (en flores fijadas, ver explicación en la descripción del carácter 15). D. Apéndice estilar de forma obcónica (en flores secas), la flecha señala los lóbulos de la corona que son más cortos que el apéndice estilar. E-F. Grupo F. E. Vista lateral de la flor, mostrando los lóbulos de la corola cubiertos por indumento en toda su superficie. F. Apéndice estilar de forma cilíndrica con los lóbulos de la corona tan largos como él. A, *Breedlove 11279*; B-D, *Lozada 1966*; E-F, *Campbell 132*-escala de la barra: A 500  $\mu$ m, B-D 2 mm, E 2 mm, F 1 mm.

Finalmente, los grupos G-I se relacionan porque comparten una corola rotácea y los lóbulos de la corola pilosos adaxialmente; se diferencian porque el grupo G tiene un apéndice estilar de forma conoidal y los lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar. Los grupos H e I presentan un apéndice estilar de forma convexa y los lóbulos de la corona más largos que el apéndice estilar. Se diferencian entre si porque el grupo H presenta los lóbulos de la corona redondeados en el ápice y acostillados adaxialmente y el ginostegio pentagonal lateralmente (carácter no incluido en el análisis). El grupo I se caracteriza por presentar los lóbulos de la corona truncados en el ápice y lisos adaxialmente y un ginostegio redondeado lateralmente (fig. 21).

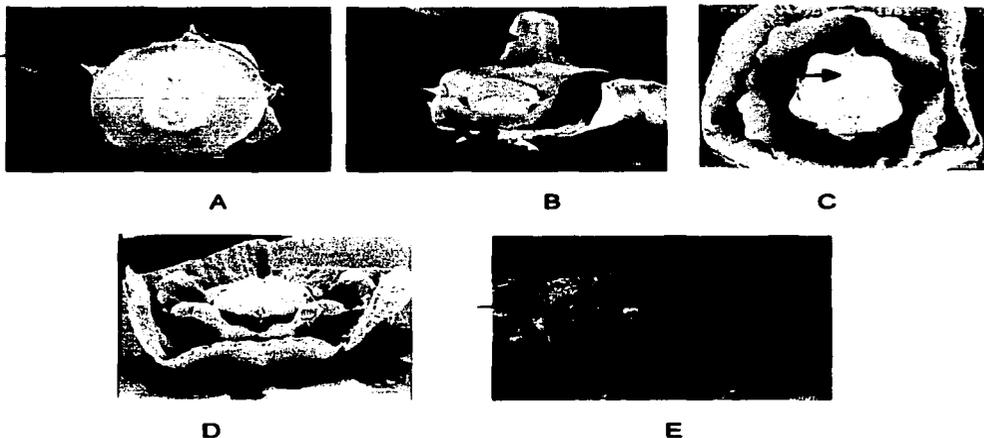
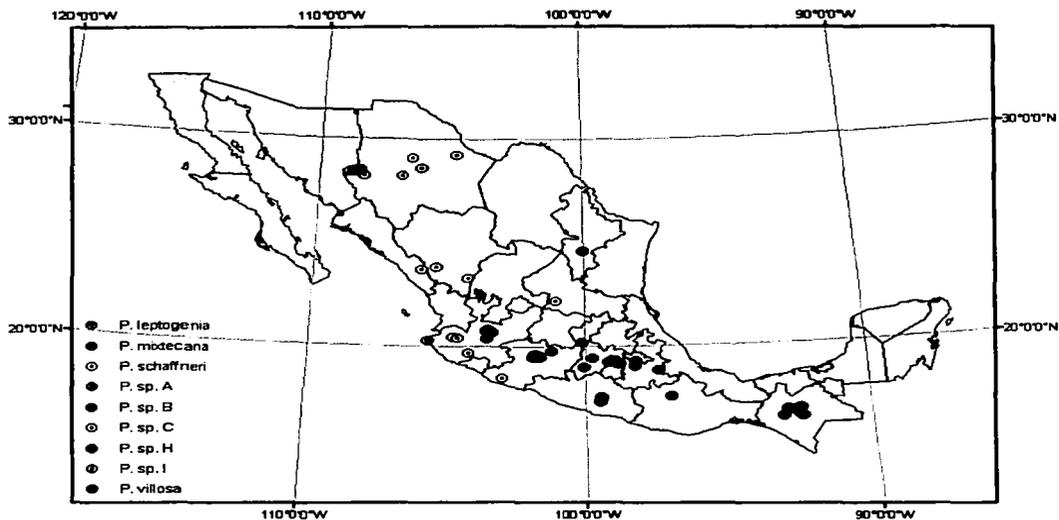


Fig. 21. Diferencias florales entre los grupos G-I. A-B. Grupo G. A. Vista superior del ginostegio, uniformemente redondeado lateralmente, con los lóbulos de la corona señalados por la flecha. B. Vista lateral del ginostegio, con un apéndice estilar de forma conoidal, señalado por la flecha y los lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar. C-D. Grupo H. C. Vista superior del ginostegio (situado en el centro, señalado por la flecha), pentagonal lateralmente; rodeado por 4 lóbulos de la corona. D. Vista lateral del ginostegio, con los lóbulos de la corona más largos que el ginostegio. E. Grupo I. la flecha señala los lóbulos de la corona, truncados en el ápice y lisos adaxialmente. El ginostegio en el centro ha sido removido. A-B. *Lozada y Gallardo 1941*; C-D. *Lozada, Prinzie y Zamudio 1981*; E. *Guerrero 273*-escala de la barra: A-E 2 mm.

En conclusión, se considera que cada grupo morfológico corresponde a una especie, la cual es diferenciada por caracteres morfológicos florales y se encuentra restringida a una zona geográfica particular. De las 9 especies que los resultados sugieren, 4 de ellas corresponden a especies que han sido descritas previamente para el género y las otras 5 se reconocen por primera vez. Las especies descritas son

*Pherotrichis villosa*, que corresponde al grupo D y su distribución se restringe a una región que incluye el sur del estado de Chiapas y los límites con Guatemala. *P. mixtecana*, que corresponde al grupo E, se distribuye en una región que abarca los estados de Guerrero, Puebla y Oaxaca. *P. schaffneri*, que corresponde al grupo F y que se distribuye en una amplia región del norte de México, que incluye a los estados de San Luis Potosí, Chihuahua, Durango, Sinaloa y los límites con Arizona, Estados Unidos. *P. leptogenia*, que corresponde al grupo G, se describió con 3 sintipos: *Pringle 5279* (PR52), *Pringle 4466* (PR44) y *Pringle 1148*, de los cuales, los dos primeros fueron incluidos entre los 47 especímenes del análisis por presentar flores, a diferencia de *Pringle 1148* que sólo presenta frutos. Los análisis incluyen a ambos especímenes en los grupos G y H, respectivamente, que se asocian a 2 especies diferentes; la mencionada *Pherotrichis leptogenia* (grupo G) y el grupo H que junto con los grupos A, B, C e I corresponden a especies no descritas. A partir de características de la inflorescencia presentes en el pedúnculo del fruto, el sintipo *Pringle 1148* se asocia a los especímenes del grupo C (ver discusión en el apartado de taxonomía). Las especies no descritas subsecuentemente se nombran según el grupo correspondiente como *Pherotrichis* sp. A, *P. sp B*, *P. sp C*, *P. sp H* y *P. sp I*. *P. leptogenia* se distribuye en los estados de Jalisco y Michoacán. *P. sp A* se restringe a una región que incluye al Distrito Federal, México, Michoacán y Puebla. *P. sp B* se encuentra restringida a una localidad del estado de Nuevo León. *P. sp C* se encuentra más ampliamente distribuida en una región del occidente y norte de México, que se extiende desde los límites entre los estados de Guerrero, México y Michoacán, pasando por los estados de Jalisco, Sonora y Chihuahua. *P. sp H* se restringe a los alrededores de Pátzcuaro, Michoacán y *P. sp I* se conoce sólo de una colecta del estado de Jalisco (fig. 22).



**Fig. 22. Mapa de distribución de las especies de *Pherotrichis* en México. No se incluyen algunos especímenes que se localizan en el sur de Estados Unidos y el norte de Guatemala.**

# ANÁLISIS CLADÍSTICO

## INTRODUCCIÓN

Los análisis cladísticos son usados para reconstruir las relaciones genealógicas entre los taxa. La base de estos análisis es el uso de los caracteres derivados o apomórficos para reconstruir relaciones de ancestría común. Para la cladística, las relaciones genealógicas son la base de la clasificación y su método fue formalizado inicialmente por W. Hennig (1968). La metodología cladística busca patrones de concordancia en la distribución del mayor número de sinapomorfias para proponer una hipótesis filogenética. El criterio utilizado para aceptar o refutar las hipótesis es la parsimonia, es decir, la preferencia por la hipótesis sobre filogenia que minimiza el número de eventos, especialmente homoplásicos, que se requieren para explicarla. La hipótesis más parsimoniosa es aceptada sobre las menos parsimoniosas, y será refutada o apoyada con el descubrimiento de sinapomorfias adicionales (Villaseñor y Dávila 1992). Los caracteres derivados compartidos (sinapomorfias) son identificados a través del método del grupo externo, que consiste en determinar si un estado de carácter también es encontrado en algún organismo que no pertenezca al grupo bajo estudio.

En los últimos 15 años ha habido un incremento notable en los estudios filogenéticos en las Apocynaceae. A nivel de familia Wannntorp (1988), Sennblad y Bremer (1996); a nivel de subfamilia y tribus, Civeyrel et al. (1998); a nivel de subtribu Liede (2001) y a nivel de género Liede et al. (1993), Liede y Täuber (2000, 2002). Sin embargo, no se han realizado trabajos en los que el género *Pherotrichis* haya sido incluido. En este estudio, a partir de un análisis cladístico se evalúan los caracteres morfológicos del género *Pherotrichis* en el contexto de la tribu Asclepiadeae y en un segundo análisis se propone una hipótesis sobre las relaciones genealógicas de las especies que lo integran. Este estudio es la primera propuesta que se hace para entender la historia evolutiva del género.

## **CIRCUNSCRIPCIÓN DEL GÉNERO *PHEROTRICHIS***

El género *Pherotrichis* fue descrito por Decaisne (1838) y lo distinguió de los géneros *Matelea* y *Gonolobus* por su corola campanulada con los lóbulos cubiertos por indumento, los lóbulos de la corona planos, escotados o cuspidados; por la posición de los corpúsculos que están por debajo de los lóbulos del estigma, los cuales no están recubiertos por este órgano y por la ausencia completa de la membrana que corona las anteras. Gray (1886) adiciona a los caracteres distintivos del género la presencia de un umbo en el ápice de la cabeza estigmática, la posición horizontal de los polinios y la forma curvada de los mismos. Woodson (1941) al considerar a *Pherotrichis* como subgénero de *Matelea* lo diferencia por los polinios falciformes con las puntas marcadamente ascendentes y los segmentos de la corona no fuertemente adnados a la corola y Stevens (1985) adiciona como caracteres del género el hábito erecto y los polinios horizontales y excavados en una de sus caras. Como puede verse hasta el presente no existe un consenso sobre los caracteres que distinguen al género *Pherotrichis*. Aunado a lo anterior, la tribu Gonolobae en la que tradicionalmente se ha incluido a *Pherotrichis* (Woodson 1941; Kunze 1995) y actualmente considerada como subtribu Gonolobinae, dentro de la tribu Asclepiadeae (Swarupanandan et al. 1996; Liede 1997; Endress y Bruyns 2000) es muy pobremente conocida (Endress y Bruyns 2000). Woodson (1941), había considerado como caracteres distintivos de la tribu la posición horizontal de los polinios en las anteras, los polinios con una cresta hialina en el ápice y una de sus caras más o menos cóncava; sin embargo, según ha ido avanzando el conocimiento de los diferentes taxa que se incluyen en ella, se ha demostrado que dentro de un mismo género, la orientación de los polinios en las anteras puede variar desde vertical a completamente horizontal, como se demostró, en el capítulo de morfología, que ocurre en el género *Pherotrichis* (fig. 12 A-D). A nivel de los géneros que se incluyen en la subtribu Gonolobinae la situación es la misma, ya que no existe aún un conocimiento claro sobre las apomorfías que los caracterizan. Por ejemplo, el género *Gonolobus* tradicionalmente es reconocido por la presencia de una

corona en el dorso de las anteras y una corona anular en la base de la corola y generalmente provista de indumento; sin embargo, estos caracteres pueden ocasionalmente estar ausentes en algunas especies del género, o encontrarse, incluso, también presentes en algunas especies del género *Matelea*.

## **MATERIALES Y MÉTODO**

En este análisis se incluyen algunos géneros de la subtribu Gonolobinae en la que el género *Pherotrichis* tradicionalmente ha sido incluido, así como algunos géneros de la tribu Asclepiadeae (Cuadro 6). Como grupo externo se utilizó al género *Marsdenia*, tribu Marsdenieae, ya que ésta tribu es considerada como la más basal dentro de Asclepiadoideae (Asclepiadaceae s.s), por poseer polinios erectos, entre otros caracteres. El método del grupo externo supone que los caracteres plesiomórficos son aquellos que se encuentran tanto en los taxa analizados como en el grupo externo y los rasgos apomórficos son aquellos que se encuentran sólo en los taxa analizados.

En el análisis no se incluyen a los géneros *Cynanchum* y *Matelea*, ya que no son considerados grupos monofiléticos (Liede y Täuber, 2002; Stevens 2001).

**Cuadro 6. Taxa y tribus y subtribus a las que pertenecen considerados en el análisis cladístico.**

Taxon	Tribu	Subtribu	Clave
<i>Marsdenia</i>	Marsdeniadeae	—	MARS
<i>Asclepias</i>	Asclepiadeae	Asclepiadinae	ASCL
<i>Funastrum</i>	"	Metastelmatinae	FUNA
<i>Oxypetalum</i>	"	Oxypetalynae	OXYP
<i>Gonolobus</i>	"	Gonolobinae	GONO
<i>Fischeria</i>	"	"	FISCH
<i>Macroscepis</i>	"	"	MACR
<i>Pherotrichis</i>	"	"	PHER

En el análisis se utilizaron 13 caracteres (Cuadro 7). De ellos, 12 son morfológicos y 1 se refiere a la coloración del látex. En el cuadro 8 se describen cada uno de los caracteres utilizados. Con esta información se construyó una matriz de datos para comparar los taxa escogidos para el análisis (cuadro 9). Los caracteres sin polarizar fueron analizados con el programa PAUP versión 2.4 (Swofford 1985). El programa se aplicó con la opción ALLTREES, para efectuar una búsqueda exhaustiva del o los cladogramas más parsimoniosos, donde todas las topologías posibles son evaluadas.

**Cuadro 7. Caracteres y estados de caracteres de los taxa incluidos en el análisis cladístico.**

---

**1. Hábito**

0= trepador

1= erecto

**2. Látex**

0= blanco

1= acuoso

**3. Corona dorsal**

0= ausente

1= presente

**4. Corona ginostegial externa**

0= ausente

1= presente

**5. Corona ginostegial interna**

1= presente

2= ausente

**6. Apéndice estilar**

0= ausente

1= presente

**7. Hendidura en la base del apéndice apical de la antera**

0= sin una hendidura basal

1= con una hendidura basal

**8. Unión de polinio y caudícula**

0= basal

1= apical

2= lateral

- 9. Forma de la caudícula**  
0= Cilindroide, triangular  
1= Enrollada  
2= Laminar
- 10. Ápice de la caudícula**  
0= no prolongado lateralmente  
1= prolongado lateralmente
- 11. Forma de los polinios**  
0= globosa u ovoide  
1= oblongoide  
2= falciforme  
3= clavigforme  
4= reniforme
- 12. Superficie de los polinios**  
0= aplanada o uniformemente redondeada  
1= excavada en una de sus caras
- 13. Base del fruto**  
0= recta  
1= oblicua
-

**Cuadro 8. Descripción de los caracteres utilizados en el análisis filogenético.**

---

1. Hábito. De los taxa incluidos en el análisis sólo las especies de los géneros *Pherotrichis* y *Asclepias* y algunas en *Oxypetalum* son hierbas erectas, en el resto de los géneros, sólo el hábito trepador caracteriza a las especies.
2. Látex. La presencia de látex acuoso ha sido observada en *Pherotrichis mixteca* y se menciona en etiquetas de herbario para especímenes de Jalisco, por lo que se asume que se encuentra presente también en el resto de los miembros del género. En el resto de los taxa utilizados en el análisis el látex es blanco.
3. Corona dorsal. Apéndices que también tienen un origen ginostegial (Kunze 1995), pero que a diferencia de la corona ginostegial que se origina en los filamentos, éstos se originan del dorso de las anteras. Esta corona se encuentra presente en los géneros *Gonolobus* y *Fischeria*; sin embargo, al igual que en el caso de la corona anular, también ha sido mencionada para algunas especies del género *Matelea*, lo cual pone de manifiesto el problema que aún existe en la delimitación de los géneros de la subtribu Gonolobinae.
4. y 5. Corona ginostegial. El término incluye dos clases de corona originadas en el ginostegio propuestos por Liede y Kunze (1993): la corona interestaminal (originada entre los filamentos de los estambres) y la corona estaminal (originada en el dorso de los filamentos de los estambres). Términos que han sido ampliamente discutidos por Endress y Bruyns (2000), debido a la poca claridad de los mismos. Siguiendo el principio que considera que las estructuras relacionadas son homólogas si se localizan en una misma posición, se asume en el presente análisis que las coronas ginostegiales unidas a las corolas (coronas ginostegiales externas, carácter 4) son homólogas, lo mismo ocurre con las coronas ginostegiales más directamente relacionadas al ginostegio (coronas ginostegiales internas, carácter 5). Sólo en el

género *Funastrum* se presentan ambos tipos de coronas, en el resto de los taxa sólo se presenta una u otra.

6. Apéndice estilar. Todas las especies del género *Pherotrichis* poseen un apéndice estilar de forma variable; el resto de los géneros de la subtribu Gonolobinae no lo presentan. Dentro de la tribu Asclepiadeae, al parecer, sólo se presenta en el género *Oxypetalum* y fuera de ésta tribu se presenta en el género *Marsdenia* (grupo externo).
7. Hendidura en la base del apéndice apical de la antera. Una hendidura en la base del apéndice de la antera se encuentra ausente en el género *Marsdenia*, el resto de los taxa presentan dicha hendidura, al menos en las etapas tempranas de desarrollo.
8. Unión de polinio y caudícula. Swarupnandan et al. (1996), consideraron que en la tribu Asclepiadeae la unión de la caudícula al polinio se realiza en el ápice de éste último. Sin embargo, existen marcadas diferencias entre los géneros de la subtribu Gonolobinae y el resto de los géneros de las otras subtribus de Asclepiadeae. En los géneros que se incluyen en Gonolobinae la unión entre caudícula y polinio, aunque ésta se realiza cerca del ápice, se encuentra desplazada lateralmente (estado de carácter 2) y en el resto de los géneros de Asclepiadeae la unión se realiza en el ápice del polinio (estado de carácter 1). En *Marsdenia* la unión se realiza en la base del polinio (estado de carácter 0).
9. Forma de la caudícula. En el presente análisis se considera que las caudículas pueden ser alargadas y engrosadas (estado de carácter 0), a completamente enrolladas (estado de carácter 1), o laminares (estado de carácter 2).
10. Ápice de la caudícula. La superficie de la caudícula que se une al polinio puede estar completamente unida a éste (estado de carácter 0), o alrededor del punto de unión la caudícula se puede prolongar lateralmente a manera de ala (estado de carácter 1).

11. Forma de los polinios. En los géneros incluidos en el análisis la forma de los polinios es el carácter que más estados de carácter presenta. Esto puede deberse a la alta especificidad que existe entre la forma y el tamaño de la abertura estigmática y la forma y el tamaño del polinio, lo cual puede ser muy característico de cada género o de un grupo de géneros relacionados.
  12. Superficie de los polinios. Según este carácter los géneros analizados se dividen en dos grupos básicos: uno formado por aquellos polinios que son uniformemente redondeados o aplanados y otro grupo que se caracteriza porque los polinios son más o menos excavados en una de sus caras y redondeados en la otra (subtribu Gonolobinae).
  13. Base del fruto. La base oblicua de los frutos es característica de algunos géneros de la subtribu Gonolobinae, como *Gonolobus*, *Macroscopsis* y *Fischeria*, excepto el género *Pherotrichis*. En éste último y en el resto de los géneros incluidos en el análisis, la base de los frutos es recta.
-

Cuadro 9. Matriz de datos de los taxa considerados en el análisis filogenético.

TAXA	Caracteres												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
MARS	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
ASCL	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
FUNA	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0
OXYP	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
GONO	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	3	1	1
FISCH	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	4	1	1
MACR	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	4	1	1
PHER	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0

## RESULTADOS

Con la opción ALLTREES del programa PAUP se obtuvo un sólo cladograma (fig. 23), con una longitud de 21 pasos y un índice de consistencia de 0.875. En el cladograma, la tribu Asclepiadeae formada por los géneros 2-8 se recupera como un grupo monofilético, definido por la presencia de una constricción en la base del apéndice de la antera (carácter 7), que se presenta al menos en las etapas tempranas de desarrollo (Endress y Bruyns 2000). El género *Pherotrichis* se encuentra formando un clado con los géneros 5-8, *Gonolobus*, *Fischeria* y *Macroscepis*, definido por las sinapomorfias unión lateral de la caudícula en el ápice del polinio (carácter 8); ápice de la caudícula prolongado lateralmente a manera de ala alrededor del punto de unión de la caudícula al polinio (carácter 10) y polinios excavados en una de sus caras (carácter 12). Este clado tradicionalmente ha sido llamado la tribu Gonolobaeae (Bruyns y Forster 1991; Kunze 1995; Rosatti 1989 y Woodson 1941); sin embargo, actualmente es considerada como una subtribu de la tribu Asclepiadeae (Swarupanandan et al. 1996; Liede 1997; Endress y Bruyns 2000). El género *Pherotrichis* presenta las autapomorfias

látex acuoso (carácter 2); caudícula enrollada (carácter 9) y polinios de forma falciforme (carácter 11). Estos 3 caracteres en el contexto de la tribu Asclepiadeae distinguen a *Pherotrichis* del resto de los géneros incluidos en el análisis.

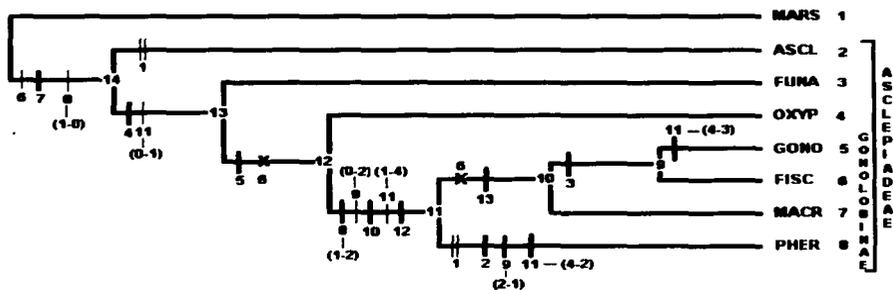


Fig. 23. Cladograma en el que se muestran las relaciones filogenéticas de la tribu Asclepiadeae, formada por los géneros 2-8. La subtribu Gonolobinae, formada por los géneros 5-8 es un clado anidado en Asclepiadeae. Las barras gruesas indican sinapomorfias o autapomorfias, las delgadas caracteres homoplásicos y las cruces indican reversiones. Los números en los internodos se refieren a los caracteres del cuadro 6. Los paréntesis indican los cambios en caracteres multiestados.

## RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LAS ESPECIES DE *PHEROTRICHIS*

### MATERIALES Y MÉTODO

Para explorar las relaciones filogenéticas entre las especies de *Pherotrichis* se utilizó la variación morfológica de 9 caracteres florales (cuadro 10), de los cuales 7 fueron escogidos de entre los 16 utilizados y ya explicados en el capítulo de fenética (cuadros 5 y 6). Solamente se agregan los caracteres 8 y 9, que se refieren a la superficie y orientación de los polinios en las anteras. Estos caracteres no fueron incluidos en análisis fenético ya que no fueron analizados para cada uno de los especímenes incluidos en dicho análisis. Con esta información se construyó una matriz de datos para analizar las relaciones filogenéticas de las especies de *Pherotrichis* (cuadro 11). Los caracteres sin polarizar fueron analizados siguiendo la metodología cladística antes descrita y utilizando el mismo programa ya mencionado. El programa se aplicó con la opción BANDB, análisis llamado de "rama y enlace" (branch and bound), para buscar el o los cladogramas más parsimoniosos.

El grupo interno lo conforman las 9 especies definidas a partir del análisis fenético. De ellas 4 son especies ya descritas y 5 se reconocen por primera vez. Las especies descritas son *Pherotrichis villosa* (VILL), *P. leptogenia* (LEPT), *P. mixteca* (MIXT) y *P. schaffneri* (SCHAF). Las 5 especies no descritas se identifican como sp. A, sp. B, sp. C, sp. H y sp. I. Debido a que *Pherotrichis* forma un grupo monofilético con los géneros *Macroscepis*, *Gonolobus* y *Fischeria*, se utilizó como grupo externo a *Macroscepis* por estar más cercanamente relacionado a *Pherotrichis* (fig. 22).

**Cuadro 10. Caracteres y estados de caracteres utilizados en el análisis filogenético de *Pherotrichis*.**

---

1. Forma de la corola
  - 0= rotácea
  - 1= campanulada
2. Pubescencia de la superficie adaxial de los lóbulos de la corola
  - 0= puberulenta
  - 1= pilosa
  - 2= lanosa
3. Distribución de indumento en la superficie adaxial de los lóbulos de la corola
  - 0= regular en toda la superficie del lóbulo
  - 1= irregular en toda la superficie del lóbulo
  - 2= central, concentrado en los 2 tercios basales
  - 3= longitudinal
4. Ornamentación adaxial de los lóbulos de la corona
  - 0= lisa
  - 1= umbonada o aquillada
  - 2= acostillada
5. Forma del apéndice estilar
  - 0= ausente
  - 1= convexa
  - 2= cónica
  - 3= conoidal
  - 4= cilíndrica

**6. Ápice del apéndice estilar**

0= ausente

1= truncado

2= agudo

3= obtuso

4= redondeado

**7. Forma de la caudícula**

0= cilindroide

1= enrollada

**8. Forma de los polinios**

0= reniforme

1= falciforme

**9. Orientación de los polinios**

0= péndulos

1= horizontales

---

Cuadro 11. Matriz de datos de las especies consideradas en el análisis filogenético de *Pherotrichis*.

TAXA	Caracteres								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
MACR *	1	0	0	0	0	0	0	0	0
LEPT	0	1	1	0	3	1	1	1	0
sp.H	0	1	1	2	1	4	1	1	0
sp.I	0	1	1	0	1	4	1	1	0
sp.A	1	2	3	0	2	3	1	1	1
sp. B	1	2	3	0	2	2	1	1	1
sp.C	1	2	2	1	2	2	1	1	1
VILL	1	2	3	0	3	1	1	1	1
MIXT	1	2	2	0	4	1	1	1	1
SCHA	1	2	3	0	4	1	1	1	1

## RESULTADOS

Con la opción BANDB del programa se obtuvieron 17 cladogramas igualmente parsimoniosos, con una longitud de 20 pasos y un índice de consistencia de 0.950; uno de ellos se muestra en la figura 24. En el cladograma las especies del género *Pherotrichis* son consideradas parte de un grupo monofilético por compartir los caracteres 7 y 8, caudículas enrolladas y polinios de forma falciforme. Los resultados del análisis también sugieren que el género se divide a su vez en 2 grupos o clados hermanos. Uno formado por las especies *Pherotrichis leptogenia* y las especies no descritas codificadas como sp. H y sp. I, un conjunto de especies relacionadas por presentar corola rotácea e indumento distribuido de forma irregular (caracteres 1 y 3). Dentro de éste clado las especies sp. H y sp. I se agrupan a su vez por compartir la forma convexa del apéndice estilar y el ápice redondeado del apéndice estilar (caracteres 5 y 6). El otro grupo hermano lo forman las especies *Pherotrichis villosa*, *P.*

*mixtecana*, *P. schaffneri* y las especies no descritas codificadas como sp. A, sp. B y sp. C. Estas especies se relacionan por compartir los polinios péndulos (carácter 9). Al interior este clado no se encuentra resuelto, pues no se encontró una sinapomorfia que apoye claramente las relaciones filogenéticas entre los taxa sp. A-VILL; sin embargo, las especies sp. A, sp. B y sp. C forman un clado por compartir la sinapomorfia forma cónica del apéndice estilar (carácter 5) y las especies MIXT y SCHA forman un subclado por compartir la sinapomorfia forma cilíndrica del apéndice estilar, también del carácter 5.

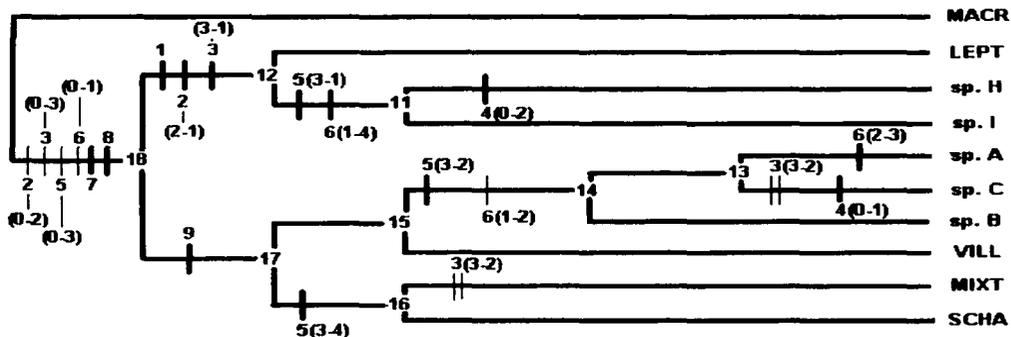


Figura 24. Uno de los 17 cladogramas igualmente parsimoniosos que muestra las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Pherotrichis*. Las líneas gruesas indican sinapomorfias, las delgadas indican caracteres homoplásicos. Los números se refieren a los caracteres del cuadro 9. *Funastrum* (FUNA), *Pherotrichis leptogenia* (LEPT), *P. villosa* (VILL), *P. mixtecana* (MIXT), *P. schaffneri* (SCHA) y especies no descritas de *Pherotrichis* son sp. A, sp. B, sp. C, sp. H y sp. I.

## DISCUSIÓN

De los caracteres mencionados por Decaisne (1838), Gray (1886), Woodson (1941) y Stevens (1985), como el hábito erecto, la corola campanulada y su indumento interior, la presencia de un umbo (apéndice estilar) en el ápice de la cabeza estigmática, la posición horizontal de los polinios en las anteras o los polinios de forma falciforme, etc., sólo éste último se define como una apomorfia del género *Pherotrichis*, según lo demuestra el cladograma de la figura 23; las otras 2 apomorfias son el látex acuoso y las caudículas enrolladas.

Algunos caracteres no incluidos en el análisis, como la ubicación de la zona de germinación de los tubos polínicos en la base de los polinios, podría considerarse como otra apomorfia del género en un futuro, debido a que la evidencia acumulada en los géneros de la subtribu Gonolobinae, donde *Pherotrichis* se incluye, aún es escasa, ya que dicho carácter sólo se ha estudiado en *Gonolobus lasiostemma* (Kunze 1995) y *G. gonocarpus* (Endress y Bruyns 2000). En ambas especies los tubos polínicos germinan a través de la cara excavada de los polinios y no en la base de los mismos como ocurre en *Pherotrichis* (fig. 13 A, B). La germinación de los tubos polínicos en la base de los polinios es rara y sólo ha sido observada en los géneros *Schizoglossum* de África e *Ibatia* de Las Antillas (Schill y Jäkel 1978). Éste último género actualmente es considerado uno de tantos sinónimos del género *Matelea*. La presencia de indumento mixto formado por tricomas glandulares y no glandulares en todas las especies del género *Pherotrichis*, es un carácter también compartido con muchos taxa de la subtribu Gonolobinae, aunque otros taxa son totalmente glabros.

Swarupanandan et al. (1996) sugirieron incluir a la tribu Gonolobeae dentro de la tribu Asclepiadeae, principalmente por compartir caracteres estilares como la presencia de un estilo verdadero (parte atenuada entre los ovarios y la cabeza estilar), y la unión de la caudícula al ápice del polinio. Sin embargo, la utilidad de tales caracteres ha sido cuestionada, ya que en la tribu Asclepiadeae es muy frecuente que la cabeza estilar se encuentre directamente sobre los ovarios (Endress y Bruyns 2000) y la unión de la caudícula al polinio no ocurre en el ápice exactamente, sino que es lateral a éste y la

caudícula se prolonga a manera de ala. En *Pherotrichis* también se encuentran especies con estilo claramente diferenciado y en otras donde no existe (fig. 18 G, 19 C). La propuesta de Swarupanandan et al. (1996) también ha sido apoyada, a partir de datos morfológicos, por Liede (1997) y Endress y Bruyns (2000), y a partir de estudios moleculares por Civeyrel et al. (1998). Estas tendencias se ven apoyadas en los resultados obtenidos en el análisis (fig. 23), donde el clado que define a la tribu Gonolobeae queda anidado como subtribu dentro de la tribu Asclepiadeae. Sin embargo, los resultados obtenidos hasta el momento no son concluyentes, ya que por lo que respecta a la morfología aún existen problemas serios que resolver, por ejemplo en cuanto a la homología de los diferentes componentes de las coronas ginostegiales, como fue señalado en la descripción de los caracteres 4 y 5, lo cual no ha permitido la delimitación clara de los géneros y sus especies, incluso a nivel supragenérico.

El presente estudio sugiere que los polinios excavados, la unión lateral de los mismos a las caudículas y la prolongación del ápice de éstas a manera de ala alrededor del punto de unión a los polinios (caracteres 8, 10 y 12) son las apomorfias que caracterizan a la subtribu Gonolobinae. Se descartan los polinios en posición horizontal que tradicionalmente había sido considerada, junto con los polinios excavados, como los rasgos distintivos de la tribu Gonolobeae (Woodson 1941). Esto porque la posición de los polinios en las anteras puede variar desde horizontal a pendular, como se observó en el género *Pherotrichis* (figura 12 A-D). También las evidencias obtenidas hasta el momento proponían como característica de la tribu Gonolobeae (Endress y Bruyns 2000; Kunze 1995) que la germinación de los tubos polínicos ocurría sólo en la cara cóncava de los polinios; sin embargo en *Pherotrichis*, ésta zona se localiza en la base de los polinios y no en su cara cóncava. Lo anterior demuestra el escaso conocimiento que aún se tiene sobre la morfología de los géneros incluidos en la subtribu Gonolobinae.

Las especies de *Pherotrichis* (fig. 24) comparten las caudículas enrolladas y los polinios de forma falciforme (caracteres 7 y 8), lo cual apoya la monofilia del género. El cladograma de las especies resuelve 2 grupos o clados hermanos. Éste agrupamiento es congruente con su distribución geográfica. El género es característico de la Región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski 1978), ya que su distribución abarca las principales cadenas montañosas del país. El clado formado por las especies *Pherotrichis leptogenia* y las especies no descritas sp. H. y sp. I queda resuelto por las sinapomorfias corola rotácea, lóbulos de la corola pilosos adaxialmente, con el indumento distribuido de forma irregular (caracteres 1, 2 y 3). Estas especies son endémicas del occidente de México, en particular de lugares restringidos de Jalisco y Michoacán, que forman parte de la Provincia de las Serranías Meridionales (una de las 4 provincias en que Rzedowski (1978) divide a la Región Mesoamericana de Montaña). El segundo clado lo forman las 5 especies restantes (sp. A-P. *schaffneri*) comparten la sinapomorfia polinios péndulos (carácter 9). Este clado, a su vez, también lo integran 2 clados hermanos, uno no resuelto formado por las especies no descritas sp. A. sp. B., sp. C y *P. villosa*. Las 3 primeras especies forman a su vez un subclado por compartir la sinapomorfia forma cónica del apéndice estilar (carácter 5). La especie sp. A es elemento de las Serranías Meridionales que incluye el Eje Volcánico Transversal, en parte de los estados de México y Michoacán. También forma parte de la provincia de la Sierra Madre Oriental, que incluye parte de los estados de Puebla, Querétaro y Tlaxcala, sin incluir Veracruz, ya que hasta el momento no se conocen especímenes de ése estado. La especie sp. C también es elemento de las Serranías Meridionales, al igual que la especie sp. A, se localiza en los estados de México y Michoacán, además de Guerrero. La especie sp. C es la que tiene más amplia distribución, ya que además forma parte de la Provincia de la Sierra Madre Occidental que se extiende hacia el norte, hasta Chihuahua. Las otras 2 especies del clado se encuentran restringidas. La especie no descrita sp. B se conoce de una sola localidad en el estado de Nuevo León, en la Provincia de la Sierra Madre Oriental y *P. villosa* sólo se encuentra en los límites de Chiapas y Guatemala, esto es, la parte norte de la Provincia de las Serranías

Transísmicas. El segundo subclado incluye las especies *P. mixteca* y *P. schaffneri*, que comparten la sinapomorfia apéndice estilar de forma cilíndrica (carácter 5). *P. mixteca* forma parte de las Serranías Meridionales, en particular de la Sierra Madre del Sur, en los estados de Guerrero y Oaxaca. Por su parte *P. schaffneri*, es elemento de la Provincia de la Sierra Madre Oriental y de la Sierra Madre Occidental, ya que desde San Luis Potosí se extiende hacia el norte (incluyendo una porción del sur de Arizona) hasta los estados de Chihuahua y Sonora. La Provincia de las Serranías Meridionales pudo ser el sitio de origen del género, ya que es la que cuenta con la mayor diversidad de especies del género.

## CONCLUSIONES

Los caracteres florales son los caracteres más importantes en el reconocimiento de las especies de *Pherotrichis*, tal como ocurre en el resto de los diferentes taxa de la familia Apocynaceae. El estudio fenético, a partir de caracteres morfológicos externos, permitió el reconocimiento de nueve grupos morfológicos consistentemente distintos. Cada grupo se reconoce a partir de uno o más carácter(s) morfológicos florales, como la forma de la corola, el tipo de indumento y su distribución en el lado adaxial de los lóbulos de la corola, la forma de los lóbulos de la corona, la forma y el ápice del apéndice estilar, así como la relación que se da entre el largo de los lóbulos de la corona y la longitud del apéndice estilar y finalmente la orientación de los polinios en las anteras, que puede variar de horizontal a péndula. Existe una correspondencia morfológica entre la forma de la corola, el tipo de indumento y la orientación de los polinios en las anteras. Las corolas rotáceas poseen los lóbulos pilosos adaxialmente y los polinios se encuentran horizontalmente en las anteras. Las corolas campanuladas poseen los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente y los polinios se encuentran en posición vertical en las anteras. La variación observada en cada grupo morfológico es coherente con su distribución geográfica. Se concluye que los nueve grupos morfológicos corresponden a tantas especies del género. De las nueve especies que los resultados sugieren, 4 de ellas corresponden a especies descritas previamente para el género y las otras 5 se reconocen por primera vez. Las especies descritas son *Pherotrichis leptogenia*, *P. mixteca*, *P. schaffneri* y *P. villosa*. El análisis fenético asoció 2 de los 3 sintipos con que se describió *P. leptogenia* (Pringle 5279 y Pringle 4466) en 2 grupos morfológicos distintos, que corresponden a 2 especies diferentes; el primer sintipo corresponde a *P. leptogenia* y el segundo corresponde a una nueva especie. El tercer sintipo, Pringle 1148, por características de la inflorescencia presentes en el pedúnculo del fruto se asocia a otra especie tampoco descrita. El principal carácter que determina esta asociación es el carácter dicotómico del pedúnculo, a diferencia del pedúnculo simple que se encuentra en los sintipos Pringle 5279 y Pringle 4466.

El análisis cladístico sugiere que la tribu Gonolobinae es un clado anidado en la tribu Asclepiadeae, definido por las apomorfias polinios excavados, la unión lateral de las caudículas a los polinios y la prolongación lateral del ápice de las mismas alrededor del punto de unión a los polinios, caracteres 8, 10 y 12 utilizados en el análisis. Se descartan los polinios en posición horizontal como carácter exclusivo de la subtribu Gonolobinae (tribu Gonolobeae, Woodson 1941), porque la posición de los polinios en las anteras puede variar desde horizontal a pendular, como se observó en el género *Pherotrichis* (fig. 12 A-D). Recientemente, también se había sugerido como carácter de Gonolobinae, aunque con menos evidencia, que la germinación de los tubos polínicos tenía lugar sólo a través de la cara excavada de los polinios (Endress y Bruyns 2000; Kunze 1995); sin embargo, en *Pherotrichis* ésta zona se localiza en la base de los polinios y no en su cara cóncava.

A partir del análisis cladístico se concluye que el género *Pherotrichis* se circunscribe del resto de los géneros que se incluyen en la tribu Asclepiadeae por poseer polinios de forma falciforme, caudículas enrolladas y el látex acuoso. El cladograma (fig. 24) de las especies del género resuelve 2 grupos o clados hermanos. Éste agrupamiento es congruente con su distribución geográfica y la correlación morfológica antes comentada entre la forma de la corola, el tipo de indumento de los lóbulos de la misma y la posición de los polinios en las anteras. El género es característico de la región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski 1978).

## TAXONOMÍA

***Pherotrichis* Decne., Ann. Sci. Nat. Bot., sér.2, 9: 322. 1838.**

Hierbas erectas con látex acuoso, perennes a partir de una o varias raíces napiformes, leñosas. Tallo simple o con varias ramas originadas desde el primer nudo o con varios ejes originados desde la raíz, con indumento mixto de tricomas glandulares y tricomas no glandulares, los tricomas no glandulares multicelulares y unicelulares, los tricomas glandulares generalmente unicelulares, menos frecuentemente multicelulares, con glándulas (coleters) en los nudos, entre los peciolas. Hojas opuestas y decusadas, pecioladas, ovadas, elípticas o lanceoladas, ápice agudo a redondeado, margen entero, base aguda, obtusa, redondeada, ligeramente cordada o truncada, venación pinnada, con 4-8 pares de venas laterales, haz verde con indumento mixto de tricomas glandulares y no glandulares y glándulas (coleters) en la base de la lámina y sobre la vena central, envés verde pálido, con indumento mixto de tricomas glandulares y no glandulares, sin estípulas. Inflorescencia en posición extra-axilar en los nudos, umbeliforme, a veces racemiforme, simples o dicótomas, pedúnculos con brácteas en el ápice, brácteas lineares a lanceoladas, con 5-15 flores pediceladas, con indumento mixto de tricomas glandulares y no glandulares. Cáliz abierto en prefloración, lóbulos unidos en la base, con 1-2 (3) glándulas o coleters en el lado adaxial de cada seno, indumento mixto de tricomas glandulares y no glandulares; corola contorta en prefloración, verde o verde pálida, rotácea o campanulada, venación evidente, la superficie cubierta por escamas cerosas, lóbulos lanceolados, oblongos, elípticos o suborbiculares, superficie abaxial con indumento simple o mixto de tricomas glandulares y no glandulares, glabra o glabrescente, superficie adaxial sólo con indumento simple, blanco pilosa a lanosa, con tricomas multicelulares largos. Ginostegio sésil, corona ginostegial de 5 lóbulos libres y laminares, que se originan en la base de cada filamento y posteriormente se unen a la base de la corola, ápice de la antera membranoso e hialino; polinios horizontales o péndulos, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, el ápice con un

reborde lateral y plano llamado cresta; la zona de germinación de los polinios es basal. Los estilos se fusionan en el ápice formando una cabeza estigmática redondeada lateralmente, raramente pentagonal, con un apéndice estilar en el ápice, de forma cilíndrica, cónica, conoidal (de forma que se aproxima a un cono) o convexa. Folículos atenuado-napiformes, con indumento mixto. Semillas no vistas.

*Pherotrichis* es casi endémico de México; se distribuye desde Arizona y Nuevo Mexico, en los Estados Unidos, hasta Guatemala. En México se localiza desde Chiapas en el sur, pasando por Oaxaca, Puebla, Tlaxcala, Distrito Federal, México, Guerrero, Michoacán, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, San Luis Potosí, Querétaro, Durango, hasta Sonora, Chihuahua y Nuevo León en el norte. Se le encuentra en un rango altitudinal de 1 000 a 2 500 m, particularmente en bosques de *Quercus*, de *Pinus* y pastizales asociados a estos tipos de vegetación. Florece y fructifica entre mayo y diciembre.

Especie tipo: *Pherotrichis villosa* (Balb.) Meisn.

Clave para determinar las especies de *Pherotrichis*

1. Corola rotácea; lóbulos de la corola pilosos adaxialmente.
2. Venación de la corola blanco-amarilla; lóbulos de la corona transversalmente angulado obovados.
  3. Lóbulos de la corona divergentes con respecto al ginostegio; apéndice estilar convexo. *Pherotrichis* sp. H
  3. Lóbulos de la corona adpresos al ginostegio; apéndice estilar conoidal (de forma que se aproxima a un cono). *Pherotrichis leptogenia*
2. Venación de la corola pardusca; lóbulos de la corona muy ampliamente oblongos. *Pherotrichis* sp. I

1. Corola campanulada; lóbulos de la corola lanosos adaxialmente.
4. Superficie adaxial de los lóbulos de la corola con indumento casi hasta el ápice.
  5. Lóbulos de la corola completamente cubiertos por indumento en su lado adaxial; apéndice estilar cilíndrico. *Pherotrichis schaffneri*
  5. Lóbulos de la corola cubiertos por indumento en su lado adaxial, excepto en derecho; apéndice estilar cónico o conoidal.
  6. Lóbulos de la corona tan largos o más largos que el apéndice estilar; apéndice estilar cónico.
    7. Lóbulos de la corona tan largos como el apéndice estilar. *Pherotrichis sp. B*
    7. Lóbulos de la corona más largos que el apéndice estilar. *Pherotrichis sp. A*
  6. Lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar; apéndice estilar conoidal. *Pherotrichis villosa*
4. Superficie adaxial de los lóbulos de la corola con indumento sólo en los dos tercios basales.
  8. Lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar; apéndice estilar cilíndrico. *Pherotrichis mixtecana*
  8. Lóbulos de la corona casi tan largos como el apéndice estilar; apéndice estilar cónico. *Pherotrichis sp. C*

1. *Pherotrichis villosa* (Balb.) Meisn., Pl. Vasc. Gen. 2: 176. 1840. *Asclepias villosa* Balb., Mem. Reale Accad. Sci. Turin 7: 331. 1804, non Miller (1768). —Tipo: México, Chiapas (holotipo: posiblemente en G o TO)<sup>1</sup>. *Cynanchum villosum* (Balb.) Roem. & Schult., Syst. 6: 103. 1820. *Pherotrichis villosa* (Balb.) K. Schum. in Engl. & Prantl., Nat. Pflanzenfam. 4(2): 303. 1895.
- Lachnostoma balbisii* Decne., in DC., Prodr. 8: 602. 1844. *Pherotrichis balbisii* (Decne.) A. Gray, Syn. Fl. N. Amer., Ed. 2 2(1): 462. 1886. *Mateleia balbisii* (Decne.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 231. 1941.
- Gonolobus pogonanthus* Hemsley, pro parte, in A. Gray, Syn. Fl. N. Amer., Ed. 2 2(1): 462. 1886. —Tipo: México, Chiapas, 1864-1870, *Ghiesbreght 670* (holotipo: K!; isotipos: BM!, NY!; fragmento: NY!)<sup>2</sup>.

Hierbas hasta 40 cm de alto. Tallos densa a esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Hojas 4.3-6.5 x 1.9-3.4 cm, ovadas, estrechamente ovadas o lanceoladas, ápice obtuso, base redondeada a truncada, con 5-7 pares de venas laterales, haz esparcidamente hirsuto, 5-8 glándulas en la base de la lámina, envés esparcidamente hirsuto; pecíolos 0.6-1.5 cm de largo,

---

1. La descripción se hizo con plantas cultivadas en Turín que germinaron de semillas recolectadas en Chiapas.

2. Hemsley (1882) citó dos colecciones diferentes en la descripción de *Gonolobus pogonanthus*: *Ghiesbreght 670* y *Parry y Palmer 586*. Gray (1886) incluyó a *Gonolobus pogonanthus* (*Ghiesbreght 670*) como sinónimo de *Pherotrichis balbisii* (Decne.) A. Gray y a *Gonolobus pogonanthus* (*Parry y Palmer 586*) como sinónimo de *Pherotrichis schaffneri* A. Gray. Ambas colecciones son fácilmente diferenciables a partir de caracteres florales. En *Ghiesbreght 670* los lóbulos de la corola carecen de indumento en el margen derecho de su lado adaxial, los lóbulos de la corona son más cortos que el apéndice estilar y la forma del apéndice estilar es conoidal; mientras que en *Parry y Palmer 586* los lóbulos de la corola se encuentran completamente cubiertos por indumento en su lado adaxial, los lóbulos de la corola son tan largos como el apéndice estilar y la forma del apéndice estilar es cilíndrica.

densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia 1.5-4.5 mm de largo, a veces ausente, densamente hirsutos; brácteas 1.0-1.5 x 0.3 mm, lineares; pedicelos 2.0-5.0 mm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz más largo que el tubo de la corola, lóbulos 3.2-4.0 x 1.5-2.0 mm, ovados, estrechamente ovados, elípticos, lanceolados, ápice agudo, hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola blanca, campanulada, escamoso cerosa, 5.5-6.5 mm de largo, tubo 2.0-2.5 mm de largo, lóbulos 3.5-4.5 x 2.0-2.2 mm, ovados, estrechamente ovados a ampliamente ovados, ápice obtuso, hirsutos o glabros abaxialmente, margen glabro o con unos pocos tricomas, lanosos adaxialmente en toda su longitud, excepto el margen derecho. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.8 x 1.5-1.7 mm, más cortos que el apéndice estilar, ampliamente elípticos, ápice truncado, entero a bilobado, emarginado a hendido, erecto o reflexo, superficie adaxial acanalada o acostillada en la mitad inferior, lisa en la mitad superior; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios péndulos, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado ventralmente, corpúsculo 0.26 x 0.1 mm, elíptico, ápice obtuso; apéndice estilar 1.3-1.5 mm de largo, conoidal, ápice truncado, ligeramente dividido. Folículos 6.0-8.0 x 1.0-1.5 cm, atenuado napiformes, densamente hirsutos, escasamente glandular pubescentes. Semillas no vistas.

**Distribución.** Chiapas, México y norte de Guatemala.

**Ejemplares examinados.** Guatemala: Dept. Huehuetenango: Los Pinitos, just southeast of Huehuetenango, alt. 2000 m, 4 julio 1942, *J. A. Steyermark 48172* (F). Aguacatán road, 10 km east of Huehuetenango, 2 enero 1941, *P. Standley 82102* (F). México: Chiapas: Municipio Ixtapa: near Ixtapa, alt. 915 m, 21 julio 1981, *D. E. Breedlove 51648* (CAS). Municipio Las Margaritas: Lomantán, 16° 24' 46"N, 92° 02' 55"W, 30 junio 1995, *M. Martínez et al. 251* (CIES, FCME). Municipio Las Rosas: 3 km south of Aguatenango, along road to Las Rosas, alt. 1768 m, 6 julio 1981, *D. E. Breedlove 51401* (CAS). Municipio Tenejapa: Along the Ala Shashib River above

Habenal, paraje of Mahben Chauk, alt. 1200 m, 14 julio 1964, *D. E. Breedlove 6420* (CAS). Municipio Teopisca: Teopisca, Large pasture southeast city limits of Teopisca, alt. 1770 m, 25 julio 1965, *D. E. Breedlove 11279* (CAS). Municipio El Zapotal: Shrubby slope along trail from Zinacantán paraje of Paste to San Lucas, alt. 1050 m, 15 diciembre 1966, *R. M. Laughlin 2961* (F).

**Hábitat.** Bosque de pino-encino, matorral, pastizal con *Quercus*, *Acacia* y *Byrsonima*, pastizal. Entre 900 y 2000 m de altitud.

**Fenología.** Florece en julio y fructifica en julio, diciembre y enero.

2. *Pherotrichis mixtecana* Brandegees, Univ. Calif. Publ. Bot. 4: 92. 1910.—Tipo: México, Oaxaca, Cerro Verde, julio 1908, *Purpus* 4241 (holotipo: UC!).

Hierbas hasta 40 cm de alto. Tallos densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Hojas 5.0-6.5 x 1.3-1.8 cm, ovadas, lanceoladas, elípticas, estrechamente elípticas, ampliamente elípticas a oblongas, ápice obtuso, base obtusa, con 6-8 pares de venas laterales, haz esparcidamente hirsuto, 3-5 glándulas en la base de la lámina, envés esparcidamente hirsuto; peciolo 0.9-1.0 cm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme simple, con 5-8 flores, ca. 1.5 cm de largo, pedúnculos ca. 3.0 mm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 1.0-1.5 x 0.2 mm, lineares; pedicelos 4.5-7.0 mm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz más largo que el tubo de la corola, lóbulos 4.0-4.5 x 1.5-2.3 mm, estrechamente ovados, lanceolados, ápice agudo, hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola blanca a verdosa, campanulada, densamente escamoso cerosa, 5.0-6.3 mm de largo, tubo 1.5-2.3 mm de largo, lóbulos 3.5-4.0 x 2.5-3.0 mm, ovados, ampliamente ovados, ápice obtuso, glabros abaxialmente, margen derecho glabro, lanosos adaxialmente en los dos tercios basales. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.5-2.0 x 1.5-1.7 mm, más cortos que el apéndice estilar, ampliamente oblongos a muy ampliamente oblongos, ápice truncado, entero, raramente emarginado, superficie adaxial con 2 canales longitudinales, del mismo tamaño que los lóbulos, la mitad superior lisa; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios péndulos, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado ventralmente, corpúsculo 0.29-0.34 x 0.12 mm, ovado, ápice agudo a obtuso, base lateralmente excavada o entera, apéndice estilar 1.0-1.1 mm de largo, cilíndrico<sup>1</sup>,

---

1. En flores secas los lóbulos del apéndice estilar pueden ser divergentes, o el apéndice estilar puede estrecharse en la base, aparentando ser obcónico.

---

ápice truncado, ligeramente dividido. Folículos 9.0-10.0 x 1.5-2.0 cm, atenuado napiformes, densamente hirsutos. Semillas no vistas.

*Pherotrichis mixtecana* junto con *P. schaffneri* son las únicas especies con el apéndice estilar cilíndrico, pero ambas se pueden diferenciar por los lóbulos de la corona y el indumento de los lóbulos de la corola. En *Pherotrichis mixtecana* los lóbulos de la corona son más cortos que el apéndice estilar y los lóbulos de la corola son lanosos adaxialmente en los dos tercios basales, a diferencia de *Pherotrichis schaffneri* que tiene los lóbulos de la corona casi tan largos como el apéndice estilar y la superficie de los lóbulos de la corola se encuentran completamente cubiertos por indumento lanoso.

**Distribución.** Guerrero y Oaxaca.

**Ejemplares examinados.** Guerrero: Municipio Chilpancingo de Los Bravo: Zoyatepec, camino al cerro El Toro, 17° 20' 3.6"N, 99° 28' 36.5"W, alt. 1100 m, 8 julio 1995, *L. Lozada 1923* (FCME). Zoyatepec, camino al cerro El Toro, 17° 20' 3.6"N, 99° 28' 36.5"W, alt. 1100 m, 30 octubre 1995, *L. Lozada 1935* (FCME). Zoyatepec, ladera norte del cerro El Toro, alt. 950 m, 5 septiembre 1989, *C. Verduzco 186* (FCME). Municipio Huamuxtitlán: km 7 de la carretera Huamuxtitlán-Tlapa, 22 agosto 1998, *N. Diego, B. Ludlow y J. M. Dávila 7975* (FCME). Margen oeste de la presa El Molino, 17° 33' 21"N, 99° 26' 36.4"W, alt. 1500 m, 5 julio 1997, *L. Lozada 1966* (FCME). Margen oeste de la presa El Molino, 17° 33' 21"N, 99° 26' 36.4"W, alt. 1500 m, 18 julio 1997, *L. Lozada 1976* (FCME). Margen oeste de la presa El Molino, 17° 33' 21"N, 99° 26' 36.4"W, alt.

1500 m, 5 septiembre 1998, *L. Lozada 2095* (FCME).

Oaxaca: Cerro Verde, sin fecha, *C. A. Purpus 6480* (UC). Distrito Cuicatlán: Cerro El Veinte, 7 km al sur de San Juan Tonacaltepec, alt. 1950 m, *A. Salinas et al. 6585*<sup>a</sup>. Cerro El Veinte, 7 km al sur de San Juan Tonacaltepec, alt. 1950 m, 27 mayo 1992, *A. Salinas et al. 6789* (MEXU).

**Hábitat.** Bosque de encino bajo con pastizal; bosque de pino; bosque tropical caducifolio. Entre 1100 y 1500 m de altitud.

**Fenología.** Florece en julio, septiembre y fructifica en septiembre, octubre.

3. *Pherotrichis schaffneri* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 21: 400. 1886.—Tipo: México, San Luis Potosí, 1876, *Schaffner 63* (holotipo: no designado; lectotipo escogido aquí: NY!)<sup>1</sup>.

*Gonolobus pogonanthus* Hemsley, pro parte, in A. Gray. Proc. Amer. Acad. Arts 21: 400. 1886.—Tipo: México, San Luis Potosí, Chiefly in the region of San Luis Potosi, 22° N, 1878, *Parry & Palmer 586* (holotipo: K!; isotipos: BM!, GH!, NY!; fragmento: NY!).

Hierbas de 15-50 cm de alto. Tallos densamente a esparcidamente hirsutos, muy densamente glandular pubescentes. Hojas 4.3-7.0 x (1.0)1.6-3.7 cm, ovadas, estrechamente ovadas, lanceoladas, elípticas, estrechamente elípticas a ampliamente elípticas, ápice agudo, obtuso a redondeado, base redondeada a obtusa, raramente cordada, con 6-8 pares de venas laterales, haz esparcidamente hirsuto, glandular pubescente en las venas, 4-8 glándulas en la base de la lámina, envés esparcidamente hirsuto, glandular pubescentes sólo en las venas; peciolo (0.4)1.0-1.6(2.5) cm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme simple, con 8-13 flores, 0.9-1.6 cm de largo, pedúnculos 1.5-4.5 mm de largo, a veces ausentes, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 0.5-1.5 x 0.2 mm, lineares; pedicelos 3.0-7.0 mm de largo, escasamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz más largo que el tubo de la corola, lóbulos (2.5)3.0-4.0 (4.5) x (0.8)1.3-2.0 mm, estrechamente ovados a lanceolados, ápice agudo, hirsuto abaxialmente, tricomas glandulares ausentes o casi así, con 1-2 glándulas

en cada seno, sobresaliendo entre los lóbulos; corola blanca a verdosa, campanulada, escamoso cerosa, 5.0-6.5 mm de largo, tubo 2.0-2.5 mm de largo,

---

1. Gray (1886) no designo un espécimen tipo pero citó tres sintipos: *Schaffner 63*, *Parry & Palmer 586* (sintipo de *Gonolobus pogonanthus*, pro parte), ambos de San Luis Potosi, México y *Lemmon 2816* de Arizona, Estados Unidos. Se escoge a *Schaffner 63* como lectotipo ya que es el espécimen sobre el cual se basó Asa Gray para nombrar la especie.

---

lóbulo (2.5)3.0-3.5(4.0) x (1.6)1.8-2.5 mm, estrechamente ovados, ápice obtuso, hirsutos a muy esparcidamente hirsutos abaxialmente, margen derecho glabro o con unos cuantos tricomas hacia el ápice, lanosos adaxialmente, en toda su longitud. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.0-1.5 x 1.0-1.5 mm, casi tan altos como el apéndice estilar, ampliamente oblongos, ápice truncado, entero a bilobado, emarginado o hendido, erecto o reflexo, superficie adaxial ligeramente acanalada o acostillada en la mitad inferior, lisa en la superior; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios péndulos, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado ventralmente, corpúsculo 0.32-0.39 x 0.09-0.1 mm, angostamente ovado a ovado, ápice obtuso a redondeado, base lateralmente excavada o entera; apéndice estilar (0.5)1.0-1.5 mm de largo, cilíndrico, ápice truncado, ligeramente dividido. Folículos no vistos. Semillas no vistas.

Las especies de *Pherotrichis* son muy difíciles de separar a simple vista a partir de caracteres vegetativos; sin embargo, a partir de caracteres florales como la forma de la corola se pueden formar dos grupos de especies relacionadas: uno formado por especies que presentan corola rotácea y otro grupo que tienen corola campanulada. En ocasiones el indumento de los lóbulos de la corola también puede ser útil en el reconocimiento de las especies sin ayuda de algún instrumento óptico; de lo contrario las especies pueden ser confundidas, incluso en campo y más si comparten área de distribución. Esto parece haber ocurrido con la colección *P. S. Martin et al. s.n.* depositado en el herbario ARIZ. De esta colección existen dos láminas de herbario, una con el número de registro 293588 y la otra con el número 311595. Estos especímenes fueron determinados como *Pherotrichis balbisii* por Fishbein, pero en fecha diferente. La primera de ellas en 1991 y la segunda en 1994. El espécimen montado en la lámina con el número de registro 293588 corresponde a la especie *Pherotrichis schaffneri*. En la lámina con número de registro 311595 se encuentran dos especímenes montados con características florales distintas. El espécimen colocado en la parte superior de la lámina y que se reconoce porque tiene menos flores,

corresponde a *Pherotrichis schaffneri* y el otro colocado en la parte inferior de la lámina, con más flores, pertenece a una especie nueva que se describe más adelante y que por el momento se nombra como *Pherotrichis* sp. C. El espécimen que pertenece a *Pherotrichis schaffneri* se reconoce porque los lóbulos de la corola son lanosos en toda su superficie y el pedúnculo de la inflorescencia es largo pero no dividido, a diferencia del espécimen incluido en *Pherotrichis* sp. C que tiene los lóbulos de la corola lanosos en los dos tercios basales y el pedúnculo de la inflorescencia es largo también, pero dicotómico.

**Distribución.** Centro y norte de México y el sur de Estados Unidos

**Ejemplares examinados.** Estados Unidos: Arizona: SW Arizona near Forth Huachuca, septiembre 1882?, *Lemmon 2816* (BM; fragmento NY).

México: Chihuahua: Summit Santa Clara Mts., alt. 2130 m, 13 agosto 1939, *F. Shreve 9049* (GH). Río Gavilán, 7 miles SW of Pacheco, alt. 1800 m, 2 agosto 1948, *A. S. Leopold 147* (UC). Arroyo Durazno, near logged meadow at crossing of Pinos Altos-Las Baterías, 3.7 miles northwest of Pinos Altos, 28°17'N y 108°20'W, alt. 1750 m, 7 julio 1994, *M. Fishbein et al. 1830* (ARIZ). Cascade, alt. 1500 m, 23 julio 1965, *C. W. Penington 132* (TEX). Salto de Bavicora, 18 julio 1937, *H. LeSueur 1450* (F).

Durango: Municipio El Salto: El Capulín, 4 km al NE del Pueblo 1010, 28 junio 1982, *P. Tenorio y C. Romero 717* (CAS, MEXU). Municipio Suchil: Las Margaritas, 28 miles south, 17 miles west of Vicente Guerrero, alt. 2505 m, 9 julio 1957, *H. L. Short s.n.* (TEX).

San Luis Potosí. San Miguelito, septiembre 1879, *J. G. Schaffner 434* (US, BM).

Sinaloa: Rte. 40, 6.3 miles W of the border Durango, 40 miles E of Concordia, 23°41'N, 105°55'W, alt. 2075 m, 23 agosto 1991, *J. A. Soule & D. J. Loockerman 2745* (TEX).

Sonora: Río Mayo region, Mesa Grande, 28°26'30"N y 108°59'W, alt. 1800 m, 12 agosto 1987, *P. S. Martin et al. s.n.* (lámina con registro 293588; lámina con registro 311595, pro parte) (ARIZ).

**Hábitat.** Bosque de pino-encino, bosque de sauce, encino, pino y *Juniperus*, matorral.  
Entre 1750 y 2500 m de altitud.

**Fenología.** Florece en julio, agosto y septiembre.

**Usos.** En *Pennigton 132* se señala que a estas plantas se les da el nombre de talayote y sus frutos son comidos.

4. *Pherotrichis* sp. A sp. nov.—Tipo: México, Michoacán: Hills about Patzcuaro, 28 julio 1892, *Pringle 4152* (holotipo: F!; isotipos: BM!, K!, NY!, UC!, US?)<sup>1</sup>.

Afin a *Pherotrichis villosa* pero difiere por tener los lóbulos de la corona mucho más largos que el apéndice estilar y el apéndice estilar de forma cónica.

Hierbas de 20-40 cm de alto. Tallos densamente a escasamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Hojas 4.6-5.5(7.2) x 2.2-3.0(4.7) cm, ovadas, estrechamente ovadas, ampliamente ovadas, elípticas a ampliamente elípticas, ápice obtuso a redondeado, base redondeada a cordada, con 5-8 pares de venas laterales, haz densamente a esparcidamente hirsuto, 4-9 glándulas en la base de la lámina, envés densamente a esparcidamente hirsuto; peciolo (0.4)0.6-1.1 cm de largo, densamente a escasamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme, simple o dicotómica, con 8-13 flores, (1.2)1.5-2.1 cm de largo, pedúnculos (1.5)2.5-6.5(10.0) mm de largo, densamente a escasamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 2.5-4.0 x 0.2 mm, lineares; pedicelos 5.0-7.0 mm de largo, escasamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz del mismo tamaño o más grande que el tubo de la corola, lóbulos 3.0-5.0 x 1.0-1.5 mm, ovados a lanceolados, ápice agudo, hirsutos a esparcidamente hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola blanca a verdosa, campanulada, densamente escamoso cerosa, 5.2-7.5 mm de largo, tubo 2.2-3.0 mm de largo, lóbulos 3.0-5.0 x 2.0-3.0 mm, ovados, estrechamente ovados a ampliamente ovados, ápice obtuso, glabros

abaxialmente, margen derecho ciliado, lanosos adaxialmente, en toda su longitud, excepto el margen derecho. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.7-2.0 x 1.3-2.0 mm, sobrepasando el apéndice estilar, \_

---

1. De La colección *Pringle 4152* se seleccionó el holotipo, ya que todos los especímenes se encuentran en excelente estado y además la colección se encuentra ampliamente distribuida en los herbarios.

---

oblongos a estrechamente elípticos, ápice truncado, entero a bilobado, erecto a ligeramente reflexo, superficie adaxial lisa; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios péndulos, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado ventralmente, corpúsculo 0.26-0.29 x 0.09-0.1 mm, angostamente elíptico a elíptico, ápice redondeado a obtuso; apéndice estilar ca. 0.3 mm de largo, cónico, agudo, bilobado. Folículos 6.5-8.5 x 1.5-2.0 cm, atenuado napiformes, densamente a esparcidamente hirsutos. Semillas no vistas.

*Pherotrichis* sp. A comparte con las especies que aquí se describen *P. sp. B* y *P. sp. C* la presencia de un apéndice estilar de forma cónica, pero difiere de ambas porque el apéndice estilar es relativamente corto en relación a los lóbulos de la corona. En *P. sp. B* y *P. sp. C* los lóbulos de la corona son tan largos como el apéndice estilar. Con *P. sp. B* comparte los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente en toda su longitud a excepción del margen derecho y los lóbulos de la corona lisos adaxialmente. Difiere de *P. sp. C* porque los lóbulos de la corona de esta especie son lanosos adaxialmente, pero con el indumento concentrado en los dos tercios basales del lóbulo y los lóbulos de la corona son umbonados adaxialmente. *Pherotrichis* sp. A comparte con *P. villosa* los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente, con la distribución del indumento en el lóbulo de manera muy similar y los lóbulos de la corona lisos adaxialmente, pero, como ya se dijo, los lóbulos de la corona son muy largos en relación al apéndice en *P. sp. A* y el apéndice estilar es de forma cónica, en cambio en *P. villosa* los lóbulos de la corona son más cortos que el apéndice estilar y la forma de éste es conoidal.

**Distribución.** Estado de México, Michoacán, Morelos, Puebla, Querétaro y Tlaxcala.

**Ejemplares examinados.** México: Estado de México: Municipio San Simón de Guerrero: Mina de Agua, alrededores del cementerio, 19° 00' 30"N, 100° 01' 04"W, alt. 1950 m, 1 agosto 1997, L. Lozada y V. Juárez 1993 (FCME). Tenango del Aire, R. San Luis Aculco, alt. 2350 m, G. B. Hinton et al. A155 (TEX). Vertiente E del cerro del Pino,

cerca de Ayotla, alt. 2600 m, 13 julio 1967, *J. Rzedowski 23975* (MICH). Several miles south of Ixtlahuaca on Mexico hwy. 71, near crest of ridge, between corn fields, alt. 2580 m, 21 julio 1951, *R. M. Straw & D. P. Gregory 997* (MICH).

Michoacán: Municipio Pátzcuaro. Cerro El Estribo, 19° 30' 52"N, 101° 38' 14"W, alt. 2300 m, 22 julio 1997, *L. Lozada, T. Prinzie y S. Zamudio 1983* (FCME).

Morelia: El Laurito, alt. 2300 m, 5 agosto 1989, *C. Medina 1862* (IEB). Loma de Santa Maria, alt. 2100 m, 15 julio 1991, *C. Medina 2312* (EBUM).

Morelos: La Cortina, km 27, camino Cuernavaca-D. F., 14 agosto 1938, *E. Lyonnet 2296* (US).

Puebla: Esperanza, alt. 2400 m, junio 1907, *C. A. Purpus 2504* (GH, NY, UC). Esperanza, septiembre 1907, *C. A. Purpus 2630* (F, HUH, US). Vicinity of Puebla, Barrancas, por l'Hacienda Alamos, route de Veracruz, alt. 2170 m, 27 junio 1907, *B. G. Arséne 1538* (GH, NY, US). Vicinity of Puebla, Barrancas, por l'Hacienda Alamos, route de Veracruz, alt. 2170 m, 16 septiembre 1907, *B. G. Arséne 1538(bis)* (US).

Querétaro: 7 km al SE de Amelaco, sobre la carretera directa a San Juan del Río, alt. 2500 m, 19 julio 1989, *J. Rzedowski 48564* (IEB).

Tlaxcala: Santa Ana Chiautempan, alt. 2250 m, 10 noviembre 1908, *B. G. Arséne 10143* (US).

Novae Hispaniae, 1787-1795-1804, *A. Sessé, Mociño, Castillo et Maldonado lectae 1262, 1304* (F).

**Hábitat.** Bosque de pino-encino; laderas con pastizal, entre campos de maíz; manchones de pastizal en medio de encinares. Entre 2000 y 2600 m de altitud.

**Fenología.** Florece en junio, julio, agosto y fructifica en septiembre.

5. *Pherotrichis* sp. B, sp. nov.—Tipo: México, Nuevo León, Sierra Madre Oriental, last Hill west side of lower San Francisco Canyon, about 15 miles SW of Galeana, 15 julio 1934, C. H. and M. T. Mueller 1026 (holotipo: GH!; isotipos: FI, GH!, ICH!, TEX!).

Afin a *Pheritrichis villosa* pero difiere por tener los lóbulos de la corona ampliamente oblongos y tan largos como el apéndice estilar y el apéndice estilar cónico, con el ápice agudo o acuminado.

Hierbas de 15-30 cm de alto. Tallos densamente hirsutos, muy densamente glandular pubescentes. Hojas 4.5-6.0 x 2.7-3.7 cm, elípticas a ampliamente elípticas, ápice agudo a obtuso, base redondeada, con 6-8 pares de venas laterales, haz esparcidamente hirsuto, 4-6 glándulas en la base de la lámina, envés densamente a esparcidamente hirsutos; peciolos (0.4)0.6-1.1 cm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme, dicotómica, 8-13 flores, 0.9-1.0 cm de largo, pedúnculos 1.0-3.0 mm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescente; brácteas 1.0-2.5 x 0.2 mm, lineares; pedicelos 3.0-4.0 mm de largo, densamente a esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescente. Cáliz del mismo tamaño o más grandes que el tubo de la corola, lóbulos 3.5-4.0 x ca.1.5 mm, estrechamente ovados a lanceolados, ápice agudo, hirsutos a esparcidamente hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola verde a blanca, campanulada, escamoso cerosa, 4.7-5.2 mm de largo, tubo 1.5-2.5 mm de largo, lóbulos 3.0-3.2 x 2.0-2.2 mm, ovados, ápice obtuso, glabros abaxialmente, margen derecho ciliado a esparcidamente ciliado, lanosos adaxialmente en toda su longitud, excepto el margen derecho. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.0-1.5 x 1.0-1.5 mm, casi tan altos como el apéndice estilar, muy ampliamente oblongos, ápice truncado, entero a bilobado, emarginado a hendido, erecto o reflexo, superficie adaxial con costillas o canales en la mitad inferior, lisa en la superior; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios péndulos, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado

excavado orientado ventralmente, corpúsculo 0.28-0.30 x 0.09 mm, elíptico, ápice obtuso; apéndice estilar 0.6-0.8 mm de largo, cónico, ápice agudo, bilobado. Folículos no vistos. Semillas no vistas.

*Pherotrichis* sp. B se relaciona con las especies que aquí se describen *P. sp. A* y *P. sp. C* por compartir un apéndice estilar de forma cónica, pero difiere de *P. sp. A* por tener los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente en toda su longitud y los lóbulos de la corona son lisos adaxialmente, a diferencia de *P. sp. C* que tiene los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente pero el indumento se concentra en los dos tercios basales del lóbulo y los lóbulos de la corona son umbonados adaxialmente. En ambas especies los lóbulos de la corona son tan largos como el apéndice estilar. *Pherotrichis* sp. B comparte con *P. villosa* los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente en casi toda su longitud y los lóbulos de la corona lisos adaxialmente, pero en *P. sp. B* los lóbulos de la corona son tan largos como el apéndice estilar y la forma de éste es cónica, a diferencia de *P. villosa* que tiene los lóbulos de la corona más cortos que el apéndice estilar y el apéndice estilar es de forma conoidal.

**Distribución.** Conocida de una sola localidad de Nuevo León, México.

**Ejemplares examinados.** México: Nuevo León: Sierra Madre Oriental, lower San Francisco Canyon, about 15 miles SW of Galeana, 10 junio 1934, C. H. and M. T. Mueller 764 (GH, MICH, TEX). Sierra Madre Oriental, lower San Francisco Canyon, about 15 miles SW of Galeana, 13 junio 1934, C. H. and M. T. Mueller 795 (GH).

**Hábitat.** Bosque de encino abierto. Entre 2200 y 2400 m de latitud.

**Fenología.** Florece en junio y julio.

6. *Pherotrichis* sp. C sp. nov.—Tipo: México, Volcán Colli, alt. 1780 m, 25 junio 1967, L. M. V. de Puga 3140 (holotipo: IBUG!).

Afin a *Pherotrichis villosa* pero difiere por tener la superficie adaxial de los lóbulos de la corola cubiertos con indumento sólo en los dos tercios basales; los lóbulos de la corona casi tan largos como el apéndice estilar y umbonados o aquillados adaxialmente.

Hierbas de 20-70 cm de alto. Tallos densamente a esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Hojas 5.3-8.5 (11.5) x 3.0-6.6 cm, ovadas, estrechamente ovadas, ampliamente ovadas, lanceoladas, elípticas a ampliamente elípticas, ápice agudo, obtuso a redondeado, base aguda, obtusa, redondeada, cordada, truncada, con 6-8 pares de venas laterales, haz muy esparcidamente hirsuto, 7-15 glándulas en la base de la lámina, envés esparcidamente hirsuto; pecíolos (0.8) 1.1-3.0 cm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme, dicotómica, 8-15 flores, 1.1-2.0 cm de largo, pedúnculos 1.0-6.5 mm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 2.0-3.5 x 0.3 mm, lineares; pedicelos (3.0)5.0-8.0 mm de largo, hirsutos a esparcidamente hirsutos. Cáliz del mismo tamaño o ligeramente más largo que el tubo de la corola, lóbulos 3.0-5.0 x (1.0)1.5-2.2 mm, ovados, estrechamente ovados a lanceolados, ápice agudo, hirsutos a esparcidamente hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola blanca a amarilla, campanulada, escamoso cerosa, 4.5-7.0 mm de largo, tubo 1.0-3.0 mm de largo, lóbulos 2.5-4.5 x 2.0-3.0 (3.5) mm, ovados, estrechamente ovados, ampliamente ovados, muy ampliamente ovados, ápice obtuso, glabros abaxialmente, margen derecho glabro, muy raramente ciliado, lanosos adaxialmente, en los dos tercios basales. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial (1.2)1.5-2.0 x (1.0)1.3-2.0 mm, casi tan altos como el apéndice estilar, ampliamente obovados a muy ampliamente obovados, ápice truncado, entero a bilobado, hendido, reflexo, abaxialmente cóncavos y adaxialmente lisos en la base y en

la superior umbonados o aquillados<sup>1</sup>; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios horizontales, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado ventralmente, corpúsculo 0.28-0.32 x 0.09-0.13 mm, elíptico a oblongo, ápice redondeado; apéndice estilar (0.6)1.0-1.1 mm de largo, cónico, ápice agudo, dividido. Folículos 4.5-10.5 x 1.5-2.0 cm, atenuado napiformes, densamente hirsutos. Semillas no vistas.

*Pherotrichis* sp. C se relaciona con las especies que aquí se describen *P.* sp. A y *P.* sp. B por compartir la presencia de un apéndice estilar de forma cónica, pero difiere de ambas por tener los lóbulos de la corona umbonados adaxialmente. Además, *P.* sp. C tiene los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente pero con el indumento concentrado en los dos tercios basales del lóbulo, a diferencia de *P.* sp. A y *P.* sp. B que tienen los lóbulos de la corola lanosos adaxialmente pero con el indumento distribuido en casi toda su longitud. En *P.* sp. C y *P.* sp. B el apéndice estilar es tan largo como los lóbulos de la corona, pero en *P.* sp. A los lóbulos de la corona son mucho más largos que el apéndice estilar. *P.* sp. C difiere de *Pherotrichis villosa* porque ésta especie tiene, al igual que las especies *P.* sp. A y *P.* sp. B, los lóbulos de la corola con el indumento distribuido en casi toda la longitud del lóbulo; los lóbulos de la corona lisos adaxialmente y más cortos que el apéndice estilar y el apéndice estilar de forma conoidal.

---

1. El umbo puede ser cerrado o abierto. En especímenes de herbario el umbo se reduce a un reborde a manera de quilla y por debajo de éste y en posición perpendicular, se presenta otro engrosamiento en forma de media luna, cuyos brazos, incluso, se prolongan hacia abajo. Cabe aclarar, que tal estructura no es evidente en flores frescas; el único indicio de su presencia es que corresponde al margen de una depresión apenas evidente por debajo del umbo; de ahí la importancia de contar con material fijado en campo para ver como cambia, posteriormente, la morfología en los especímenes de herbario.

---

*Pherotrichis* sp. C y *P. schaffneri* son las especies del género de más amplia distribución. En el norte del país, en los estados de Sonora y Chihuahua comparten áreas de distribución, e incluso pueden encontrarse poblaciones de ambas especies en el mismo hábitat, como al parecer ocurre en Sonora, Mesa Grande, en la región del río Mayo (ver discusión en *Pherotrichis schaffneri*).

**Distribución.** Centro y norte de México y el sur de Estados Unidos.

**Ejemplares examinados.** Estados Unidos: Nuevo Mexico: (NY).

México: Chihuahua: Municipio Temosachi: Nabogame, 28°30'N y 108°30'W, alt. 1800 m, 13 agosto 1987, *J. E. Laferriere 780* (ARIZ). Mountains near Chihuahua, 22 octubre 1886, *C. G. Pringle 1148* (F, MICH). Mesas near Cusihuiriachic, 29 agosto 1887, *C. G. Pringle 1323* (F, GH, NY).

Guerrero: Distrito de Mina: Los Barrales, alt. 1250 m, 7 mayo 1939, *G. B. Hinton 14396* (GH, NY).

Jalisco: Municipio Tequila: Volcán Tequila, 20° 49' 22"N, 103° 51' 23"W, alt. 2000 m, 31 julio 1996, *L. Lozada* y *C. Gallardo 1942* (FCME). Volcán Tequila, 20° 49' 22"N, 103° 51' 23" W, alt. 2000 m, 26 junio 1997, *L. Lozada, V. Juárez* y *T. Prinzie 1957* (FCME). Western slopes of Sierra de la Campana, 7-8 miles west of Los Volcanes; steep mountain sides and nearly valley, alt. 1800 m, 10 octubre 1960, *R. McVaugh 20044* (MICH). Precipitous south-facing mountain sides 4 miles north-northeast of Talpa de Allende, alt. 1450 m, 12-13 octubre 1960, *R. McVaugh 20158* (MICH). Volcán Colli, *Puga 3140* (IBUG). E. of Manantlán, about 15 miles south-southeast of Autlán, by way of Chante, alt. 1710 m, 1 agosto 1949, *R. L. & C. R. Wilbur 2060* (MICH).

Estado de México: Vigas, Temascaltepec, alt. 1080 m, 8 abril 1933, *G. B. Hinton 4482* (BM, F, K, US).

Michoacán: Sierra Naranjillo, District Coalcoman, 22 agosto 1939, *G. B. Hinton 15128* (GH, NY, US).

Sonora: Río Mayo region, Mesa Grande, 28° 26' 30"N y 108° 59'W, alt. 1800 m, 12 agosto 1987, *P. S. Martin et al. s.n.* (lámina con registro 311595, pro parte) (ARIZ). Maycoba, alt. 1500 m, julio 1968, *C. W. Pennington 146* (TEX). Maycoba, alt. 1500 m, julio 1968, *C. W. Pennington 161* (TEX). Maycoba, alt. 1500 m, julio 1968, *C. W. Pennington 172* (TEX). Quipur, 23 julio 1970, *C. W. Pennington 83* (TEX). Yécora, just northwest of the cementary, alt. 1540 m, 3 julio 1994, *M. Fishbein et al. 1742* (ARIZ). Hwy. 16, 5.6 miles east of Río Maycoba, 6.5 miles west of Maycoba, 28° 23' 30"N y 108° 43' 30"W, alt. 1500 m, 3 julio 1994, *M. Fishbein et al. 1759* (ARIZ). Rancho La Pinoso, 5.9 mi. west of Maycoba on Hwy 16, about 1 km north of highway, 28 25 N, 108 43.5 W, alt. 1600 m, 4 julio 1994, *M. Fishbein et al. 1767* (ARIZ).

Sobre *P. S. Martin et al. s.n.* ver discusión en *Pherotrichis schaffneri*.

**Hábitat.** Bosque de encino; laderas dominadas por encinos; bosque de pino; bosque de sauce; encino; pino apache y *Juniperus*; potrero con *Juniperus*, *Pinus engelmannii*, *Asclepias glaucescens* y *A. jaliscana*. Entre 1000 y 2000 m de altitud

**Fenología.** Florece en abril, julio, agosto y fructifica en octubre.

**Usos.** *Pennington* menciona que en Quipur lo llaman inmortal y de la raíz se hace un té para curar fiebres y problemas estomacales.

En el Estado de México recibe el nombre de lechetresna.

7. *Pherotrichis leptogenia* B. L. Rob., Proc. Amer. Acad. Arts 29: 319. 1894.

emend.—Tipo: México, Jalisco, Dry slopes near Guadalajara, 25 julio 1893, C. G. Pringle 4466 (holotipo: no designado; lectotipo aquí designado: GI; isolectotipos: BM!, FI, GH!, KI, NY!, P, UC!, US!)<sup>1</sup>.

Hierbas de 50-60 cm de alto. Tallos densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Hojas 4.4-8.7 x 2.5-3.4 cm, ovadas, estrechamente ovadas, lanceoladas o estrechamente elípticas, ápice obtuso, margen entero, base redondeada, obtusa o cordada, con 5-7 pares de venas laterales, haz densamente o muy esparcidamente hirsuto, glandular pubescente sólo en las venas, 6-13 glándulas en la base de la lámina, envés densamente o muy esparcidamente hirsuto, glandular pubescente en las venas; peciolo 0.6-1.6 cm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme, simple, con 7-11 flores, 1.2-1.9 cm de largo, pedúnculos 1.0-3.0 mm de largo, raramente ausente, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 1.0-3.0 x 0.3 mm, estrechamente lanceoladas a lineares; pedicelos 8.0-11.0 mm de largo, densamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz más largo que el tubo de la corola, lóbulos 4.0-4.5 x 1.0-2.0 mm, estrechamente ovados, ápice agudo, hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola vercosa, rotácea, escamoso cerosa, venación

---

1. Esta especie se describió con tres sintipos: *Pringle 5279* colectado en Pátzcuaro, Michoacán; *Pringle 4466* colectado cerca de Guadalajara, Jalisco y *Pringle 1148* colectado en Mapula, Chihuahua. Los dos primeros difieren significativamente a nivel de caracteres florales, que son importantes en el reconocimiento de las especies en la familia Apocynaceae. *Pringle 5279* tiene un ginostegio pentagonal, debido a que las anteras son redondeadas lateralmente y los lóbulos de la corona son más largos que el ginostegio. El apéndice estilar es convexo, además de otras diferencias a nivel de polinios. Por el contrario, *Pringle 4466* presenta un ginostegio redondeado lateralmente, lóbulos de la corona erectos, en contacto con el ginostegio, del mismo tamaño que éste y presenta un apéndice estilar conoidal. *Pringle 1148* fue colectado sólo con frutos por lo que su comparación con los otros dos sintipos es más difícil. Sin embargo, en el pedúnculo del fruto se encuentran restos de una inflorescencia con un pedúnculo grande y dividido en el ápice, a diferencia de los otros sintipos que tienen inflorescencias con pedúnculos muy reducidos y

blanco-amarilla, 6.0-8.5 mm de largo, tubo 1.5-1.7 mm de largo, lóbulos 4.5-7.0 x 3.5-4.5 mm, ampliamente elípticos, ápice redondeado, entero o emarginado, escasamente hirsutos abaxialmente, márgenes glabros, escasamente pilosos adaxialmente. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.0-1.8 x 2.0-3.0 mm, adpresos al ginostegio, igualando la altura de la cabeza estigmática, transversalmente angulado obovados, ápice truncado, redondeado a agudo, entero o emarginado, reflexo, superficie adaxial lisa; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios horizontales, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado dorsalmente, corpúsculo 0.39-0.46 x 0.13 x 0.18 mm, elíptico, ápice agudo; apéndice estilar 0.8-1.0 mm de largo, conoidal, ápice truncado, bilobado. Folículos ca. 9.5 x 2.0 cm, atenuado napiformes, densamente hirsutos a casi glabros en la madurez. Semillas no vistas.

---

**Continuación de 1.** simples. De la localidad de Mesas, cerca de Cusiuhuiachic en Chihuahua, Pringle colectó un espécimen con flores, *Pringle 1323*, que presenta una inflorescencia con pedúnculo largo y dicotómico en el ápice, como *Pringle 1148*, por lo que se considera que ambos pertenecen a la misma especie. Aunque también en el estado de Chihuahua se distribuye *Pherotrichis schaffneri*, a diferencia de *Pringle 1148* y *Pringle 1323*, los especímenes que se incluyen en esta especie se caracterizan por tener, entre otras características, inflorescencias con pedúnculos largos pero no divididos. *Pringle 1323* presenta flores campanuladas, lóbulos de la corola lanosos adaxialmente con el indumento concentrado en los dos tercios basales, a diferencia de *Pringle 5279* y *Pringle 4466* que tienen flores rotáceas y los lóbulos de la corola son esparcidamente pilosos adaxialmente, entre otras características. Por lo anterior, se considera que los tres sintipos citados en la descripción de *Pherotrichis leptogenia* pertenecen a tres especies diferentes. *Pringle 5279* se incluye en una especie nueva que por el momento se nombra como *Pherotrichis* sp. H (ver más adelante) y *Pringle 1148* se incluye en otra nombrada como *Pherotrichis* sp. C. Las características florales de *Pringle 4466* se ajustan a la descripción de *Pherotrichis leptogenia* por lo que se elige como lectotipo de la especie.

---

**Distribución.** Endémica de Jalisco y Michoacán.

**Ejemplares examinados.** Jalisco: Municipio Tlajomulco de Zúñiga: Las Trojes, 25 julio 1977, *F. Vargas s.n.* (IBUG). Municipio Zapopan: 5 km al NE de la Soledad, 7 agosto 1993, *M. Cházaro y R. Acevedo 7182* (XAL). Escuela de Agricultura, 9 julio 1977, *J. I. Castro s.n.* (IBUG). Al E de la escuela de Agricultura, Las Agujas –Nestipac, 14 marzo 1977, *R. Ramírez s.n.* (IBUG). Al E de la Escuela de Agricultura, Las Agujas Nestipac, 20 julio 1977, *R. Ramírez s.n.* (IBUG). La Primavera, Km 22 de la carretera 15 que conduce a Nogales, a la derecha del cerro El Tepopote, alt. 1500 m, 27 julio 1986, *A. Rodríguez 448* (IEB). Las Agujas, cerca de la Escuela de Agricultura, alt. 1750 m, 30 julio 1996, *L. Lozada y C. Gallardo 1941* (FCME). Las Agujas, cerca de la Escuela de Agricultura, alt. 1750 m, 27 junio 1997, *L. Lozada, V. Juárez y T. Prinzie 1958* (FCME). Chapala, Río Blanco, octubre 1886, *E. Palmer 740* (GH, US).

Michoacán: Municipio Morelia: Alrededores de la cortina de la presa Cointzio, alt. 2100 m, 22 julio 1997, *L. Lozada y T. Prinzie 1984* (FCME). Alrededores de la cortina de la presa Cointzio, alt. 2000 m, 20 junio 1990, *J. Rzedowski 49469* (IEB).

**Hábitat.** Bosque de pino y encino; bosque de *Pinus oocarpa-Quercus resinosa*; bosque de encino y claros adyacentes; orilla de campo de cultivo. Entre 1500 y 2000 m de altitud.

**Fenología.** Florece en marzo?, junio, julio, agosto y fructifica en octubre.

8. *Pherotrichis* sp. H, sp. nov.—Tipo: México, Michoacán, hills near Patzcuaro, 30 julio 1892, Pringle 5279 (holotipo, GH).

Afin a *Pherotrichis leptogenia* pero difiere por tener lóbulos de la corona divergentes, más largos que el ginostegio y apéndice estilar convexo.

Hierbas de 40-60 cm de alto. Tallos esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Hojas 4.6-5.5 x 2.0-3.6 cm, ovadas, estrechamente ovadas, ápice agudo, margen entero, base redondeada, obtusa, aguda a ligeramente truncada, con 6-8 pares de venas laterales, haz muy esparcidamente hirsuto, 3-5 glándulas en la base de la lámina, envés muy esparcidamente hirsuto; pecíolos 0.5-1.5 cm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme, simple, con 8-10 flores, 1.5-1.7 cm de largo, pedúnculos 1.0-5.0 mm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 2.0-3.0 x 0.3 mm, lineares; pedicelos 5.0-7.0 mm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz más largo que la unión de los lóbulos de la corola, lóbulos 3.5-3.7 x 1.8-2.3 mm, ovados a estrechamente ovados, ápice redondeado, hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola amarilla a verdosa, rotácea, venación amarilla, escamoso cerosa, 5.3-6.3 mm de largo, tubo 1.5-1.8 mm, lóbulos 3.5-4.5 x 3.0-4.0 mm, ampliamente elípticos, ápice redondeado, emarginado, esparcidamente hirsutos abaxialmente, márgenes glabros, muy esparcidamente pilosos adaxialmente y tomentosos en la unión de los lóbulos. Ginostegio pentagonal lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial 1.0-1.3 x 1.8-2.0 mm, divergentes, más largos que el apéndice estilar, transversalmente angulado obovados, ápice truncado a redondeado, reflexo y engrosado, prolongado adaxialmente en una costilla; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios horizontales, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado dorsalmente, corpúsculo 0.37-0.39 x 0.08-0.1 mm, angostamente oblongo, ápice redondeado; apéndice estilar ca. 0.1 mm de largo, convexo, ápice redondeado, bilobado. Folículos 6.5-7.5 x 1.5-2.0 mm, atenuado

napiformes densamente hirsutos, muy densamente glandular pubescentes. Semillas no vistas.

Ver comentarios en la especie anterior.

**Distribución.** Endémica de Michoacán, México

**Ejemplares examinados.** México: Michoacán: Municipio Tingambato: Cerro de la Chimilpa, Pitácharo, alt. 2400 m, 9 julio 1986, *J. M. Escobedo 1022* (IEB). Llano de Cananguio, al NE de Pitácharo, alt. 2600 m, 31 agosto 1989, *H. Díaz y E. Pérez 5918* (IEB). Llano de Cananguio, 19° 35' 44"N, 101° 49' 46"W, alt. 2470 m, 21 julio 1997, *L. Lozada, T. Prinzie y S. Zamudio 1981* (FCME).

**Hábitat.** Bosque de encino, a la orilla del camino; pastizal secundario; bosque de pino abierto con pastizal. Entre 2400 y 2600 m de altitud.

**Fenología.** Florece en junio, julio y fructifica en agosto.

9. *Pherotrichis* sp. I, sp. nov.—Tipo: México, Jalisco: Municipio Tecolotlán: Sierra de Quila, ladera del cerro Huehueton, alt. 2150 m, 5 agosto 1992, J. Guerrero 273 (holotipo: IBUG!).

Afin a *Pherotrichis leptogenia* pero difiere por tener corolas de mayor tamaño y con nervaduras parduscas, por sus lóbulos de la corona ampliamente oblongos y truncados en el ápice y el apéndice estilar convexo.

Hierbas de hasta 50 cm de alto. Tallos esparcidamente hirsutos, muy densamente glandular pubescentes. Hojas 4.0-7.5 x 4.0-5.5 cm, ovadas a estrechamente ovadas, ápice obtuso, margen entero, base cordada, con 5-7 pares de venas laterales, haz muy esparcidamente hirsuto, 5-7 glándulas en la base de la lámina, envés esparcidamente hirsuto; pecíolos 1.5-3.5 cm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Inflorescencia umbeliforme, simple, con 7-10 flores, ca. 1.7 cm de largo, pedúnculos ca. 2.0 mm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes; brácteas 1.5-2.5 x 0.3 mm, lineares; pedicelos ca. 13.0 mm de largo, esparcidamente hirsutos, densamente glandular pubescentes. Cáliz más largo que la unión de los lóbulos de la corola, lóbulos ca. 5.5 x 2.0 mm, elípticos a estrechamente elípticos, ápice agudo, hirsutos abaxialmente, con 1-2 glándulas en cada seno; corola amarilla a verdosa, nervado-pardusco, escamoso cerosa, rotácea, ca. 11.0 mm de largo, tubo ca. 3.0 mm de largo, lóbulos ca. 8.0 x 5.5 mm, ampliamente elípticos, ápice redondeado y emarginado, glabros o con unos cuantos tricomas abaxialmente, márgenes glabros, densamente pilosos adaxialmente, en los dos tercios basales. Ginostegio redondeado lateralmente, sésil; lóbulos de la corona ginostegial ca. 1.5 x 1.5 mm, más altos que el apéndice estilar, muy ampliamente oblongos, ápice truncado, entero a bilobado, reflexo, superficie adaxial lisa; apéndice de la antera membranoso, hialino; polinios horizontales, falciformes, conspicuamente excavados y estériles en la unión con el traslator, su lado excavado orientado dorsalmente, corpúsculo oblongo, ápice agudo; apéndice estilar ca. 0.3 mm de largo, convexo, ápice redondeado. Folículos no conocidos. Semillas no conocidas.

*Pherotrichis* sp. I se relaciona con *P. leptogenia* y *P. sp. H* porque son las únicas especies del género que poseen corola rotácea y por tener los lóbulos de la corola pilosos adaxialmente. *Pherotrichis* sp. I tiene corolas ca. 11 mm de largo, con nervaduras parduscas y los lóbulos de la corona ampliamente oblongos y el apéndice estilar convexo, a diferencia de *P. leptogenia* que tiene corolas de 6 a 8.5 mm y 5.3-6.3 mm de largo en *P. sp. H*; en ambas especies la venación de la corola es blanco-amarilla y los lóbulos de la corona son transversalmente angulado obovados. En *Pherotrichis* sp. I y *P. sp. H* el apéndice estilar es de forma convexa, a diferencia de *P. leptogenia* que lo tiene de forma conoidal.

**Distribución.** Endémica de Jalisco, México.

**Hábitat.** Bosque de *Quercus-Pinus*. A los 2150 m de altitud.

**Fenología.** Florece en agosto.

## LITERATURA CITADA

- Balbis, G. 1804. *Miscellanea botanica*, Mém. Acad. Sci. Turin, Sci. Phys. 7(1): 386.
- Brandegee, T. 1910. *Plantae Mexicanae Purpusianae*, II. Univ. Calif. Publ. Bot. 4: 92.
- Bruyns, P. V. y P. I. Forster. 1991. Recircumscription of the Stapelieae (Asclepiadaceae). *Taxon* 40: 381-391.
- Civeyrel, A. Le Thomas, K. Ferguson y M. Chase. 1998. Critical reexamination of palynological characters used to delimit Asclepiadaceae in comparison to the molecular phylogeny obtained from plastid matK sequences. *Molec. Phylogen. Evol.* 9: 517-127.
- Crisci, J. V. y M. F. López. 1983. *Introducción a la práctica de la taxonomía numérica*. Secretaría General de los Estados Americanos, Washington, D.C. 132 pp.
- Decaisne, M. J. 1838. Études sur quelques genres et espèces de la famille Asclépiadées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 2, 9. 322.
- Decaisne, M. J. 1844. *Asclepiadaceae* En: De Candolle, A. P. (Ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Paris France Vol. 8: 602.
- Endress, M. E. y P. Bruyns. 2000. A revised classification of Apocynaceae s.l. *Bot. Rev. (Lancaster)* 66: 1-56.
- Gray, A. 1886a. Contributions to American botany. XXIV. 2. *Proc. Amer. Acad. Arts* 21: 399-400.
- Gray, A. 1886b. *Syn. Fl. N. Amer.*, Ed. 2 2(1): 462.
- Hair, J. F., R. T. Tatham, R. Anderson, W. Black y R. E. Anderson. 1995. *Multivariate data nalysis: with readings*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey. 745 pp.
- Hemsley. 1882. *Biol. Cent.-Americani.*, Bot. 2: 333.
- Heijerman, TH. 1996. Adequacy of Numerical Taxonomic Methods: Why no be a Pheneticist?. *Systematic Botany*. 2(3): 309-319.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenético*. EUDEBA. Buenos Aires, Argentina. 353 pp.
- Hickey, L. J. 1973. Clasification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60(1): 17-33.

- Holmgren, P., N. H. Holmgren y L. C. Barnett. 1990. Index Herbariorum Part. 1: The herbaria of the world. 8<sup>th</sup> ed. International Association for Plant Taxonomy. Regnum Vegetabile 120. New York. 693 pp.
- Jones, S. B. 1988. Sistemática vegetal. 2ª ed. McGraw-Hill. México, D.F. 536 pp.
- Kunze, H. 1990. Morphology and evolution of the corona in Asclepiadaceae and related families. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 76: 1-51.
- Kunze, H. 1995. Floral morphology of some Gonolobeae (Asclepiadaceae). Bot. Jahrb. Syst. 117: 211-238.
- Kunze, H. 1996. Subtribes and genera of the tribe Asclepiadeae (Apocynaceae, Asclepiadoideae)- a synopsis. Taxon 46: 233-247.
- Liede, S. 1997. Subtribes and genera of the tribe Asclepiadeae (Apocynaceae, Asclepiadoideae)- A synopsis. Taxon 46: 233-247.
- Liede, S. 2001. Subtribe Astephaninae (Apocynaceae-Asclepiadoideae) reconsidered: New evidence based on cpDNA spacers. Ann. Missouri Bot. Gard. 88: 657-668.
- Liede, S y H. Kunze 1993. A descriptive system for corona analysis in the Asclepiadaceae. Pl. Syst. Evol. 185: 275-284.
- Liede, S, U. Meve y P. G. Mahlberg. 1993. On the position of the genus *Karimbolea* Descoings. Amer. J. Bot. 80: 215-221.
- Liede, S. y A. Täuber. 2000. *Sarcostemma* R. Br. (Apocynaceae-Asclepiadoideae)-A controversial generic circumscription reconsidered: Evidence from trnL-F spacers. Pl. Syst. Evol. 225: 133-140.
- Liede, S. y A. Täuber. 2002. Circumscription of the genus *Cynanchum* (Apocynaceae Asclepiadoideae). Syst. Bot. 27(4): 789-800.
- Rosatti, T. J. 1989. The genera of suborder Apocynineae (Apocynaceae and Asclepiadaceae) in the southeastern United States. J. Arnold Arbor. 70: 443-514.
- Nicholas, A. y H. Baijnath. 1994. A consensus classification for the order Gentianales with additional details on the suborder Apocyninae. Bot. Rev. (Lancaster) 60: 440-482.
- Pankhurst, R. J. 1991. Practical taxonomic computing. Cambridge University Press. New York.
- Robinson, B. L. 1894. Descriptions of new and hitherto imperfectly known plants collected in Mexico by C. Pringle in 1892 and 1893. Proc. Amer. Acad. Arts 29: 319.

- Rohlf, F. J. 1990. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 1.8. Exeter Sotware. Setauket, New York.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México, D. F. 432 pp.
- Schill, R y Jäkel, U. 1978. Beitrag zur Kenntnris der Asclepiadaceen-Pollinarien. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt. 22: 7-122.
- Sennblad, B y B. Bremer. 1996. The familial and subfamilial relationships of Apocynaceae and Asclepiadaceae evaluated with rbcl data. Pl. Syst. Evol. 202: 153-175.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman. San Francisco.
- Stearn, W. T. 1992. Botanical Latin. 4 th rev. ed. Portland, Oregon. Timber Press. 546 pp.
- Stevens, W. D. 1983. New species and names in Apocynaceae, Asclepiadoideae. Phytologia 53(6): 401-405.
- Stevens, W. D. 1985. Asclepiadaceae. En: Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. Flora Fanerogámica del Valle de México. II. Publ. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN e Inst. de Ecología, A.C. México, D. F. pp. 228-241.
- Stevens, W. D. 2001. Asclepiadaceae En: Stevens, W. D., C. Ulloa, A. Pool y O. M. Montiel (Editores). Flora de Nicaragua. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 86: pp. 234-270.
- Swarupanandan, L., J. K. Mangaly, T. K. Sonny, K. Kishorrekumar y S. Chand Basha. 1996. The subfamilial and tribal classification of the family Asclepiadaceae. J. Linn. Soc. Bot. 120: 327-369.
- Swofford, D. L. 1985. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, versión 2.4. Champaign: Illinois Natural History Survey.
- Villaseñor y P. Dávila. 1992. Breve introducción a la metodología cladística. Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 48 pp.
- Wannntorp, H.-E. 1988. The genus *Microloma* (Asclepiadaceae). Opera Bot. 98: 1-69.
- Woodson, E. 1941. The north American Asclepiadaceae, I. Perspective of the Genera. Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 231-232.

Woodson, E. 1954. The north American species of *Asclepias* L. Ann. Missouri Bot. Gard. 41: 1-211.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN