



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**REVISIÓN DEL GÉNERO *Ateleia* (LEGUMINOSAE:
PAPILIONOIDEAE) EN MÉXICO
Y CENTROAMÉRICA**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA VEGETAL)**

PRESENTA

JOSÉ LEDIS LINARES

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. MARIO SOUSA SÁNCHEZ

MÉXICO, D.F.,

NOVIEMBRE, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

RECONOCIMIENTOS

La elaboración del presente trabajo de tesis fue posible gracias a la ayuda, respaldo y confianza de las siguientes personas e Instituciones, a quienes agradezco toda su ayuda, en especial a:

Al M. en C. Mario Sousa Sánchez, por la dirección de este trabajo, así como por su apoyo y amistad durante el desarrollo de la tesis.

Al Dr. Fernando Chiang, por su incomparable hospitalidad y amistad durante mi estadía en la ciudad de México.

A Gloria Andrade de Sousa por toda la ayuda e incondicional apoyo durante todo este tiempo.

Al Dr. Alfonso Delgado Salinas, miembro del comité tutorial, por las sugerencias hechas durante la supervisión del trabajo y la revisión del manuscrito.

A la Dra. Rosaura Grether, por su esmerada revisión, valiosa ayuda y sugerencias que ayudaron grandemente en la redacción del documento final.

Al director del Instituto de Biología en turno: Dr. Héctor M. Hernández Macías.

A los jefes del Departamento de Botánica en turno: Dr. Alfonso Delgado Salinas, Dr. Miguel Ulloa Sosa, Dr. Héctor M. Hernández Macías y Dr. Claudio Delgadillo Moya, así como al jefe del Herbario Nacional en turno: M. en C. Mario Sousa S.

Al Departamento de Botánica del Instituto de Biología UNAM por permitirme la utilización de sus instalaciones para el desarrollo de este trabajo.

A los jefes de los Herbarios: CAS, DS, EAP, ENCB, F, GH, IBUG, INB, MEXU, MICH, MO, NY, TEFH, UC, US, XAL, por facilitar el material de herbario usado en el presente trabajo.

A la M. en C. Laura White Olascoaga por todo su apoyo y amistad durante toda la realización de este trabajo.

A la M. en C. Sara Fuentes Soriano por su ayuda en el manejo del Microscopio Electrónico de Barrido y la obtención de las fotografías utilizadas para este trabajo.

Al Dr. Pedro Mercado Ruaro por permitirme la utilización del laboratorio de fanerogamia y por su ayuda en el manejo del Microscopio Axioskop Carl Zeiss en la obtención de las fotografías utilizadas para este trabajo, así como por su amistad.

A los Bióls. Pedro Tenorio Lezama, Esteban Martínez, Ismael Calzada, a la M en C. Clara Hilda Ramos, a la Dra. Goreti Campos, a la Dra. Helen Ireland y al Prof. Carlos A. Martínez, por ayudarme y acompañarme a coleccionar todos los ejemplares para este trabajo.

Al Dr. Enrique Martínez del laboratorio de Palinología del Instituto de Geología por su ayuda en el estudio de los granos de polen.

Así como a todas aquellas personas que de una u otra manera me ayudaron a la realización de este trabajo dándome su amistad, apoyo y confianza: Biól. Ana Clariza Samayoa, Dra. Angélica Cervantes, Ing. Frank Sullyvan Cardoza, Dr. George E. Pilz, Dr. Gerardo Salazar, Biól. Gilda Ortiz Calderon, Irene Díaz Vilchiz, Dra. Ivón Sánchez del Pino, M. en C. Leticia Torres Colín, Dra. Lourdes Rico, Biól. María del Rosario García Peña, Lic. Mayra Falck, M. en C. Norma Oropeza, Dr. Oswaldo Téllez, M. en C. Silvia Zumaya, M. en C. F.J. Santana Michel, Dr. Toby Pennington, Dra. Hilda Flores, Ismael Calzada.

ÍNDICE GENERAL

Resumen	VIII
Abstract	IX
1. Introducción	1
2. ANTECEDENTES E HISTORIA TAXONÓMICA	3
2.1 UBICACIÓN DE <i>Ateleia</i> EN SUBFAMILIAS Y TRIBUS	3
2.2 UBICACIÓN DE <i>Ateleia</i> A NIVEL DE FAMILIA	5
2.3 <i>Ateleia</i> y <i>Cyathostegia</i>	6
2.4 TRATAMIENTOS ANTERIORES DE <i>Ateleia</i> EN EL ÁREA DE ESTUDIO	7
3. OBJETIVOS	10
4. MÉTODOS	10
4.1 TRABAJO DE CAMPO.....	11
4.2 TRABAJO DE HERBARIO	11
4.3 TRABAJO DE LABORATORIO	11
4.3.1 Morfología de las plántulas	11
4.3.2 Métodos para conteos mitóticos y meióticos	12
4.3.3 Palinología	14
4.3.4 Área de estudio	16
5. Resultados	17
5.1 MORFOLOGÍA	17
5.1.1 Forma biológica	17
5.1.2 Madera	21
5.1.3 Copa	21
5.1.4 Corteza	22
5.1.5 Ramas florales	25
5.1.6 Yemas	29
5.1.6.1 Yemas seriales	32
5.1.7 Hojas y folíolos	32
5.1.8 Indumento.....	34
5.1.9 Venación	36
5.1.10 Patrones de vascularización del pecíolo.....	38
5.1.11 Estípulas y estipelas	38
5.1.12 Pecíolo y raquis	39
5.1.13 Inflorescencias.....	39
5.1.14 Botones florales.....	48
5.1.15 Brácteas florales y bractéolas	48
5.1.16 Flores.....	51
5.1.17 Cáliz.....	51
5.1.18 Corola	52
5.1.19 Androceo	56
5.1.20 Estaminodios	56
5.1.21 Ovario.....	57
5.1.22 Rudimento pistilar	59
5.1.23 Legumbre.....	59
5.1.24 Semillas	63
5.1.25 Plántulas	65
5.2 CITOGENÉTICA.....	69

5.2.1	Conteos cromosómicos	69
5.3	POLEN	74
5.3.1	Tamaño	75
5.3.2	Forma	75
5.3.2.1	Margo	84
5.3.2.2	Labios mesocolpales (pouches)	84
5.4	QUÍMICA	85
5.5	HISTORIA NATURAL	87
5.5.1	Polinización	87
5.5.2	Interacción con animales	87
5.5.2.1	Insectos	88
5.6	PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	94
5.6.1	Origen del género <i>Ateleia</i>	99
5.6.2	Inferencias a partir de la distribución de las especies	100
5.6.2.1	Tipos de distribución geográfica	100
5.6.3	Inferencias de las relaciones filogenéticas	101
5.7	TRATAMIENTO TAXONÓMICO	104
5.7.1	Lista de especies	104
5.7.2	DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO	104
	Subgéneros del género <i>Ateleia</i>	107
	Secciones del género <i>Ateleia</i> subgénero <i>Ateleia</i>	108
	CLAVE DE LAS ESPECIES DE <i>Ateleia</i> EN MÉXICO Y CENTROAMÉRICA	110
1.	<i>Ateleia albolutescens</i>	114
2.	<i>Ateleia arsenii</i>	119
3.	<i>Ateleia chiangii</i>	123
4.	<i>Ateleia chicoasensis</i>	127
5.	<i>Ateleia cubensis</i>	132
6.	<i>Ateleia glabrata</i>	138
7.	<i>Ateleia herbert-smithii</i>	141
8.	<i>Ateleia hexandra</i>	146
9.	<i>Ateleia insularis</i>	150
10.	<i>Ateleia martinezii</i>	154
11.	<i>Ateleia mcvaughii</i>	158
12.	<i>Ateleia nicaraguensis</i>	162
13.	<i>Ateleia pterocarpa</i>	165
14.	<i>Ateleia sousae</i>	173
15.	<i>Ateleia standleyana</i>	177
16.	<i>Ateleia tenorioi</i>	182
17.	<i>Ateleia tomentosa</i>	186
18.	<i>Ateleia truncata</i>	191
	DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	196
	BIBLIOGRAFÍA	200

Resumen

Se realizó la revisión de las especies mexicanas y centroamericanas del género *Ateleia* con base en caracteres morfológicos, tanto vegetativos como reproductivos, caracteres micro morfológicos como el tipo de polen, su forma y tamaño, así como la ornamentación. También se realizaron conteos cromosómicos haploides y diploides en algunas de las especies del género donde fue posible obtener material apropiado.

Los principales caracteres morfológicos vegetativos, por su alto valor diagnóstico, fueron el tipo de crecimiento de los brotes florales, el tipo de yemas vegetativas y el tamaño, forma e indumento de los folíolos, así como la forma de las plántulas y el tipo de germinación. A nivel reproductivo los caracteres más importantes fueron aquellos concernientes al número de estambres, indumento del ovario, forma y tamaño del cáliz y época de floración. Se pudo establecer la existencia de 18 especies en la zona de estudio, diez previamente descritas: *Ateleia albolutescens*, *A. arsenii*, *A. cubensis*, *A. herbert-smithii*, *A. mcvaughii*, *A. insularis*, *A. pterocarpa*, *A. tomentosa* y *A. truncata*, y de ocho especies nuevas resultantes de la presente investigación: *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. glabrata*, *A. hexandra*, *A. martinezii*, *A. nicaraguensis*, *A. sousae* y *A. tenorioi*.

Se encontró que el número cromosómico somático ($2n = 40$) previamente reportado (Atchinson, 1951) era erróneo y se encuentra que los números cromosómicos somático y gamético son de 28 y 14 respectivamente, para todas las especies en las que se pudo examinar este carácter. Se encontraron caracteres de la micromorfología del polen que podrían ser muy útiles y diagnósticos como el tipo de tectum (ornamentación), la estructura y la presencia (o ausencia) de las llamadas, en este trabajo, bolsas mesocolpales (o pouches en la literatura inglesa). Con base en todos estos caracteres, se propone por primera vez una clasificación infragenérica que consiste en dos subgéneros:

Subgénero *Ruddia*, sección *Ruddia* (*A. arsenii* and *A. mcvaughii*).

Subgénero *Ateleia*, sección *Ateleia* (*A. albolutescens*, *A. cubensis*, *A. guaraya*, *A. nicaraguensis*, *A. pterocarpa*, *A. standleyana*, *A. tenorioi*, *A. venezuelensis* y *Ateleia* sp. nov. [Bolivia y Brasil]), sección *Hexandra* (*A. apetala*, *A. apetala* var. *pubescens*, *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. glabrata*, *A. gummifera*, *A. hexandra*, *A. insularis*, *A. microcarpa*, *A. popenoei*, *A. salicifolia*, *A. truncata*, *Ateleia* sp. nov. [Haití]) y sección *Tomentosa* (*A. glazioveana*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii*, *A. sousae* y *A. tomentosa*).

Estos agrupamientos coinciden con los hechos por Ireland (2001), basados en análisis moleculares, morfológicos y combinados. Se hacen algunas inferencias sobre el origen y radiación del grupo. El género parece ser originario de Sudamérica con una reciente y fuerte radiación en México, Centroamérica y el Caribe. Esto es coincidente con lo expresado por Ireland (2001) acerca del origen sudamericano del grupo, sobresaliendo la región comprendida entre la frontera de los estados mexicanos de Chiapas y Oaxaca hasta el centro de Honduras, como el área de máxima diversidad del género.

Abstract

A taxonomic revision of the genus *Ateleia* in Mexico and Central America was made based on vegetative and reproductive morphological characters, and micromorphological characters such as pollen type, size, form and ornamentation. Haploid and diploid chromosome counts were made in some species of the genus.

The most important morphological characters, with high diagnostic value, were the type of floral branch growth, the form of the vegetative buds, the size, form and indumentum type of the leaflets, as well as seedling and germination type. The most important reproductive characters are those dealing with stamen number, ovary indumentum, calyx form and size, and flowering season.

The number of species was established to be 18 in the study area. Of these, ten were previously described (*Ateleia albolutescens*, *A. arsenii*, *A. cubensis*, *A. herbert-smithii*, *A. mcvaughii*, *A. insularis*, *A. pterocarpa*, *A. standleyana*, *A. tomentosa*, *A. truncata*) and eight were recently described as the result of this thesis work (*A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. glabrata*, *A. hexandra*, *A. nicaraguensis*, *A. martinezii*, *A. tenorioi* and *A. sousae*).

The chromosome number $2n = 40$ reported by Atchinson (1951) was found to be erroneous. The somatic chromosome number $2n = 28$ and gametic number of $x = 14$ were observed in all species surveyed for this character. Some micromorphology pollen characters were found to be very useful and diagnostic; these include tectum type (ornamentation), wall structure, and the presence or absence of mesocolp pouches. Based on these morphological characters, an infra-generic classification consisting of two subgenera and four sections is proposed:

Subgenus *Ruddia*, section *Ruddia* (*A. arsenii* and *A. mcvaughii*).

Subgenus *Ateleia*, section *Ateleia* (*A. albolutescens*, *A. cubensis*, *A. guaraya*, *A. nicaraguensis*, *A. pterocarpa*, *A. standleyana*, *A. tenorioi*, *A. venezuelensis* and *Ateleia* sp. nov. [Bolivia and Brazil]), section *Hexandra* (*A. apetala*, *A. apetala* var. *pubescens*, *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. glabrata*, *A. gummifera*, *A. hexandra*, *A. insularis*, *A. microcarpa*, *A. popenoei*, *A. salicifolia*, *A. truncata*, *Ateleia* sp. nov. [Haiti]) and section *Tomentosa* (*A. glazioveana*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii*, *A. sousae* and *A. tomentosa*).

Most of these groupings are coincident with those of Ireland (2001) established on the basis of molecular, morphological and combined analyses. Some inferences about the origin and radiation of the genus are made. The genus seems to have originated in South America with a strong and recent speciation in Mexico, Central America and the Caribbean basin. This is coincident with Ireland's hypothesis about the South American origin of the genus. The region from the border of Chiapas and Oaxaca (in Mexico) to central Honduras is the most outstanding area due its great species diversity.

1. Introducción

Ateleia (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae) es un género de 27 especies y dos variedades reconocidas como tales en este trabajo (Cuadro 1). Todas las especies conocidas hasta hoy son pequeños arbustos de menos de 1.5-2.0 m en el subgénero *Ruddia* (Linares y Sousa, 2007) o árboles medianos, comúnmente con alturas desde 2 hasta 10 m, en el subgénero *Ateleia*. Sin embargo, en este último subgénero, pueden alcanzar hasta los 20 m de altura. La mayoría de las especies son habitantes de zonas perturbadas o de vegetación de sabanas y bosques abiertos, aunque al menos dos especies son exclusivamente riparias (*A. tomentosa* y *A. truncata*). Generalmente crecen en suelos muy degradados, superficiales y bastante rocosos, en su mayor parte calizos. Unas pocas especies crecen en suelos graníticos o volcánicos muy intemperizados. *Ateleia* se distribuye exclusivamente en el Neotrópico, donde se conoce sólo de pequeñas áreas fragmentadas. Por la vertiente Atlántica se distribuye desde las tierras bajas de San Luis Potosí (21°40'53''N y 98°51'25'') hasta las tierras bajas del sur de Nicaragua y desde la parte noroccidental de Colombia hasta la zona de bosques secos del Nordeste de Brasil, el oriente de Bolivia y la parte subtropical de Misiones, en Argentina (26°54' 59' ' S y 54°12' 18' ' W). Por la vertiente Pacífica se distribuye en pequeñas áreas desde la parte norte de Nayarit (22° 29' 32'' N y 105°21' 38''W) hasta Chiapas en México así como en las Islas Marías, en una localidad muy pequeña en el occidente de El Salvador (14° 08' 00'' N y 89°41' 50''W) y otra que abarca desde la parte Central de Nicaragua (12 ° 33'N 85° 24' W) hasta el centro de Costa Rica (10 ° 18' N 85 ° 25' W) y, finalmente, una sola localidad en el centro de Panamá. En las islas del Caribe se encuentra desde las Bahamas hasta Haití y República Dominicana , incluyendo Cuba, siempre en lugares con marcada estacionalidad o con déficit hídrico debido a factores edáficos. A nivel genérico destaca la región de estudio (México y Centroamérica) como un área de gran diversidad, con dos tercios, es decir, 18 de 27 especies aceptadas en este trabajo, de las cuales 15 son endémicas del área. Por otro lado, dentro de la región de estudio destaca, por su alto número de especies, la zona comprendida desde el istmo de Tehuantepec pasando por la Depresión Central de Chiapas y su continuación en los bosques secos (selva baja caducifolia) de Nentón en Guatemala con siete especies (Linares, 2001).

Cuadro 1. Lista de todas las especies validamente publicadas de *Ateleia* y su estatus actual (en el presente trabajo).

	Nombre	Estatus	Distribución
1	<i>Ateleia albolutescens</i> Mohlenbr.	Especie válida	México y Centroamérica
2	<i>Ateleia apetala</i> Griseb. var. <i>apetala</i>	Especie válida	Caribe
3	<i>Ateleia apetala</i> var. <i>pubescens</i> León	Especie válida	Caribe
4	<i>Ateleia arsenii</i> Standl.	Especie válida	México
5	<i>Ateleia chiangii</i> J. Linares	Especie válida	México
6	<i>Ateleia chicoasensis</i> J. Linares	Especie válida	México
7	<i>Ateleia cubensis</i> Griseb.	Especie válida	México, Caribe, Centroamérica
8	<i>Ateleia glabrata</i> J. Linares	Especie válida	México
9	<i>Ateleia glazioveana</i> Baill.	Especie válida	Sudamérica
10	<i>Ateleia guaraya</i> Herzog	Especie válida	Sudamérica
11	<i>Ateleia gummifera</i> (Bertero ex DC.) D. Dietr.	Especie válida	Caribe
12	<i>Ateleia herbert-smithii</i> Pittier	Especie válida	Sudamérica
13	<i>Ateleia hexandra</i> J. Linares	Especie válida	México y Centroamérica
14	<i>Ateleia insularis</i> Standl.	Especie válida	México
15	<i>Ateleia martinezii</i> J. Linares	Especie válida	Centroamérica
16	<i>Ateleia mcvaughii</i> Rudd	Especie válida	México
17	<i>Ateleia microcarpa</i> (Pers.) D. Dietr.	Especie válida	Caribe
18	<i>Ateleia nicaraguensis</i> J. Linares	Especie válida	Centroamérica
19	<i>Ateleia popenoei</i> Correll	Especie válida	Caribe
20	<i>Ateleia pterocarpa</i> Moc. & Sessé ex D. Dietr.	Especie válida	México y Centroamérica.
21	<i>Ateleia salicifolia</i> Mohlenbr.	Especie válida	Caribe
22	<i>Ateleia sousae</i> J. Linares	Especie válida	México
23	<i>Ateleia standleyana</i> Mohlenbr.	Especie válida	México
24	<i>Ateleia tenorioi</i> J. Linares	Especie válida	México
25	<i>Ateleia tomentosa</i> Rudd	Especie válida	México y Centroamérica
26	<i>Ateleia truncata</i> Mohlenbr.	Especie válida	México
27	<i>Ateleia venezuelensis</i> Mohlenbr.	Especie válida	Sudamérica
28	<i>Ateleia</i> sp. nov. de Bolivia y Brasil	Especie válida	Sudamérica
29	<i>Ateleia bissei</i> A.Barreto	= <i>A. cubensis</i> ?	Caribe
30	<i>Ateleia cubensis</i> Griseb. var. <i>orientensis</i> A.Barreto	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
31	<i>Ateleia gummifera</i> var. <i>cubensis</i> (Griseb.) Mohlenbr.	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
32	<i>Ateleia microcarpa</i> (Pers.) Millsp.	= <i>A. microcarpa</i>	Caribe
33	<i>Ateleia multijuga</i> (A. Rich.) Hitchc.	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
34	<i>Ateleia ovata</i> Mohlenbr.	= <i>A. guaraya</i>	Sudamérica
35	<i>Ateleia parvifoliola</i> Mohlenbr.	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
36	<i>Ateleia peltaria</i> D. Dietr.	= <i>Wiborgia fusca</i>	Caribe
37	<i>Ateleia pterocarpa</i> Moc. & Sessé ex DC.	= <i>A. pterocarpa</i>	México y CA
38	<i>Ateleia revoluta</i> Mohlenbr.	= <i>A. microcarpa</i>	Caribe
39	<i>Ateleia tumida</i> Mohlenbr.	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
40	<i>Ateleia acunae</i> A.Barreto	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
41	<i>Ateleia apetala</i> Griseb. var. <i>pubescens</i> A.Barreto	= <i>A. apetala</i>	Caribe
42	<i>Ateleia apetala</i> var. <i>trinitensis</i> A.Barreto	= <i>A. apetala</i>	Caribe
43	<i>Ateleia baracoensis</i> A.Barreto	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
44	<i>Ateleia cubensis</i> var. <i>marianensis</i> A.Barreto	= <i>A. cubensis</i>	Caribe
45	<i>Ateleia roigii</i> A.Barreto	= <i>A. cubensis</i> ?	Caribe
46	<i>Ateleia salicifolia</i> var. <i>pubescens</i> A.Barreto	= <i>A. salicifolia</i> var. <i>pubescens</i> León	Caribe

2. ANTECEDENTES E HISTORIA TAXONÓMICA

2.1 UBICACIÓN DE *Ateleia* EN SUBFAMILIAS Y TRIBUS

Ateleia fue publicado por primera vez por De Candolle, como una sección del género *Pterocarpus*, en la tribu *Dalbergieae*, “Subordo” Papilionaceae, “Ordo” Leguminosae. Esta sección incluía cuatro especies; una de ellas, *Ateleia pterocarpa*, estaba basada en *Ateleia pterocarpa* “fl. mex. ined.” de Sessé y Mociño. Posteriormente, Benth (1837, 1840) elevó *Ateleia* a estatus genérico en la tribu *Dalbergieae*, aunque sin hacer ninguna combinación específica. Por lo anterior, la cita correcta de autores del género sería *Ateleia* (Sessé & Moc. ex DC.) Benth.

El género *Ateleia*, tiene rasgos muy interesantes dentro de las leguminosas. Entre estos rasgos, sobresale su estructura floral, la cual es única, o al menos muy rara, dentro de esta familia, debido a la combinación de caracteres como cáliz campanulado, los estambres libres casi desde la base y la presencia de un único pétalo, sin que haya de por medio la iniciación de los otros pétalos en ninguna etapa del desarrollo ontogénico (Tucker, 1989). La dirección helicoidal en la iniciación de los órganos florales (estambres) en *Ateleia herbert-smithii* no coincide con la observada en las Papilionoideae, y la iniciación del pistilo ocurre antes que los estambres, en lugar de iniciarse con el segundo verticilo como sucede en las Papilionoideae (Tucker, 1989). El número variable de estambres fue usado para agrupar a *Ateleia* dentro de las Caesalpinioideae, pero al parecer este carácter está más relacionado con la dioecia, que con sus afinidades taxonómicas, pues el número de estaminodios, considerados en los estudios anteriores como estambres, es más variable que el número de estambres. Si se considera sólo a los estambres fértiles, la variación se mantiene bastante cerca de 10 o con reducciones notables como en *A. chiangii* y *A. hexandra* (6 estambres cada una), pero no con números mayores de 10.

Esta morfología tan inusual, al menos dentro de las leguminosas, ha hecho que el género, al igual que *Cyathostegia*, con el cual varios autores la han considerado congénérica (Hutchinson, 1964) se haya ubicado en diversas tribus (Cuadro 2).

Dietrich (1847), siguiendo el sistema linneano de clasificación, incluyó “*Ateleia*” Sessé & Moc. (*Diadelphia Decandria*) y transfirió a este género las cuatro especies de *Pterocarpus* sect. *Ateleia* de DC., haciendo las combinaciones específicas para las especies conocidas hasta esa fecha. Bentham (1860) estableció que “la sect. *Ateleia* DC, de la cual no había visto flores, comprendía una o dos especies de un género no publicado de Caesalpiniaceae”. Posteriormente, Bentham (1865), basándose en los estambres con filamentos libres, ubicó *Ateleia* en la tribu Sophoreae "Subordo" Papilionaceae. Taubert (1892), siguiendo la misma interpretación retuvo a *Ateleia* como género de la tribu Sophoreae "unterfamile" (=subfamilia?) Papilionatae.

Aunque *Ateleia* había sido ubicado en la tribu Sophoreae por casi todos los autores hasta 1980 (Standley y Steyermark, 1946; Mohlenbrock, 1962; Dillon, 1980; Correll y Correll, 1980). El tipo helicoidal de iniciación de los órganos y la iniciación del pistilo y los estambres, ubicarían mejor a *Ateleia* dentro de las Caesalpinioideae que dentro de las Papilionoideae. Sin embargo, autores como Polhill (1994) retienen a Swartzieae dentro de las Papilionoideae, considerando a *Ateleia*, *Cyathostegia*, *Amburana* y *Holocalyx* dentro de la tribu Swartzieae Polhill (1994) incluye a *Ateleia* en la tribu Swartzieae y transfiere ésta a la subfamilia Papilionoideae. En esta asignación, considera caracteres de la semilla y otros como los referentes a los nódulos fijadores de nitrógeno. La ubicación de *Ateleia* en Swartzieae parece fuertemente apoyada por caracteres morfológicos como el tipo de semillas, flores, yemas y otros caracteres vegetativos. Sin embargo, más recientemente se ubicó en la tribu Swartzieae (Polhill, 1994). Pero estudios recientes parecen demostrar que esta tribu, en el sentido de Polhill (1994), es un grupo de conveniencia, parafilético y con componentes de varios grupos (Ferguson y Schrire, 1994; Herendeen, 1995; Doyle *et al.* 1997). Estos mismos estudios muestran que ambas tribus, Sophoreae y Swartzieae, no son monofiléticas y que su ubicación está entre las dos subfamilias Caesalpinioideae y Papilionoideae, por lo que algunos autores se inclinarían por la creación de una cuarta subfamilia o grupo (Clado Swartzieae *sensu* Ireland, 2001). *Ateleia* comparte con las Caesalpinioideae el carácter variable del número de estambres, aunque aparentemente este carácter es menos variable de lo que se había considerado, pues muchos de los supuestos estambres son estaminodios, los cuales sí son más variables que los estambres, al menos en

las especies observadas de *Ateleia*. Sin embargo, con las Papilionoideae comparte caracteres como el cáliz campanulado, unido, no partiéndose en partes irregulares, las semillas arriñonadas y la forma de los nódulos de las raíces, los cuales son característicos de las Papilionoideae. Las observaciones de estos caracteres, así como algunos caracteres vegetativos, como las hojas imparipinnadas y la forma de las yemas (Keller, 1996), ubicarían a *Ateleia* más seguramente dentro de las Papilionoideae; lo cual coincide con lo aseverado por otros autores (Cowan, 1981; Polhill, 1981, 1994).

El género *Ateleia* parece ser un grupo altamente natural dentro de la tribu Swartzieae. Está definido por tener un solo pétalo fuertemente reflexo; el pétalo es, en al menos un grupo homogéneo de especies (subgénero *Ateleia*), profundamente cocleado; el ala adaxial del fruto bien desarrollada, el estigma sésil o subsésil, bastante expandido y peltado o subpeltado. Aparentemente algunos compuestos químicos son exclusivos de este grupo (Ireland, 2001). Por otra parte, las semillas de *Ateleia* observadas en el presente estudio tienen una delgada capa de endospermo translúcido, que rodea al embrión; Esta característica es más común en las Caesalpinoideae.

Si se consideran en conjunto la forma de la semilla, el número de estambres y la formación de nódulos radicales, la ubicación de *Ateleia* dentro de Swartzieae puede ser bastante apropiada.

2.2 UBICACIÓN DE *Ateleia* A NIVEL DE FAMILIA

En el siglo XX, Corner (1951) aseguraba que las semillas de *Swartzia* eran diferentes, tanto de las Papilionoideae como a las de las Caesalpinoideae y que además, en concordancia con otros autores (De Candolle, 1825; Bartling, 1830 y Endlicher, 1840), este grupo debía reconocerse como una cuarta subfamilia bajo el nombre de Swartzioideae. Por otra parte, Tucker (1990) reporta la existencia de un anillo meristemático, del cual se desarrollan los estambres en *Atelia* y en *Cyathostegia*; este anillo sólo se ha encontrado en géneros como *Swartzia* y *Mildbraediodendron*, pero hasta ahora, no ha sido observado en géneros claramente Papilionoideae, pero sí en otros géneros que pertenecen a las Caesalpinoideae (Tucker, 2000). *Ateleia* parece estar cercanamente relacionado con un

grupo o clado de Papilionaceae basales compuesto por *Swartzia*, *Bocoa*, *Cyathostegia*, *Trischidium*, todos neotropicales y con el género africano *Bobgunnia* (antes en *Swartzia*). Este clado es un grupo basal entre las Caesalpinioideae y las Papilionoideae y algunos autores han llegado a sugerir que ocupa una posición intermedia entre esas dos subfamilias (Ireland *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2000, 2001).

Últimamente, algunos resultados de estudios cladísticos muestran que *Swartzia* es un grupo hermano del resto de las Papilionoideae (Viviani *et al.*, 1991). Sin embargo, este grupo no ha sido aceptado unánimemente y algunos (Cowan, 1968) consideran inútil tratar a *Swartzia* como una subfamilia intermedia entre Papilionoideae y Caesalpinioideae. Por otra parte, las semillas de *Ateleia* y *Cyathostegia*, observadas en este trabajo, son claramente papilionoideas, al menos en toda su morfología externa (macromorfología), por lo que estos géneros están ahora fuertemente apoyadas como pertenecientes a este clado y estarían ubicados claramente en las Papilionoideas.

2.3 *Ateleia* y *Cyathostegia*

Hutchinson (1964), ubicó a *Ateleia* como un género de la tribu Sophoreae, “familia” Fabaceae, pero incluyó a *Cyathostegia* como sinónimo de *Ateleia*. Sin embargo, Mohlenbrock (1962) trata a *Cyathostegia* como un género distinto y mantiene a *Ateleia* dentro de *Sophoreae*, aunque lo relaciona con formas caesalpinioideas. Asimismo, Rudd (1968) mantiene la separación entre *Ateleia* y *Cyathostegia*, ubicando “dudosamente” al primero en Faboideae y al segundo en Caesalpinioideae, con base en el gran número de estambres de este último.

Ateleia y *Cyathostegia* han sido considerados como grupos hermanos debido a las similitudes florales. Ambos géneros tienen anteras dorsifijas, folíolos alternos, un pétalo único y polen similar (Rudd, 1968; Ferguson y Skvarla, 1988). Sin embargo, dentro de *Ateleia* subgénero *Ateleia*, el pétalo es reflexo y profundamente cuculado en la antesis y, en el subgénero *Ruddia*, este es laminar, muy poco reflexo o apenas patente, pero nunca cuculiforme. Adicionalmente, se ha detectado tanto en *Ateleia* como en *Cyathostegia*, la presencia de algunos aminoácidos raros (Austin *et al.*, 1987). En esta tesis se sigue la

clasificación más común de mantener a *Ateleia* y *Cyathostegia* como géneros separados. Este enfoque coincide con el expresado por otros autores como Ireland (2005).

2.4 TRATAMIENTOS ANTERIORES DE *Ateleia* EN EL ÁREA DE ESTUDIO

Después de Sessé (1894) y Bentham (1837, 1840), fue Standley (1923) el primero en tratar el género en la región, reconociendo tres especies para México. Asimismo, Standley (1946) reporta a *Ateleia cubensis* para Guatemala, como de existencia casi segura, basándose en registros de Belice. Posteriormente, Mohlenbrock (1962), en la primera revisión del género, reconoce un total de 18 taxones (17 especies y una variedad). Además, describe cinco especies y una variedad (*A. gummifera* var. *cubensis*) nuevas para la ciencia. Para México y Centroamérica registra seis especies (tres de ellas nuevas para ciencia). Para el Caribe, reconoce siete taxones (seis especies y una variedad) y cinco especies para Sudamérica. En total, Mohlenbrock (1962) reconoce 17 especies y una variedad. Rudd (1968) enumera en su revisión siete especies para el área de este estudio: las seis de Mohlenbrock y *A. tomentosa* como especie nueva para la ciencia. Asimismo, reconoce cuatro especies para el Caribe insular (una de ellas, también presente en Centroamérica) y cinco para Sudamérica, reconociendo sólo 15 especies, pues no reconoce algunas de las especies de Mohlenbrock. Posteriormente, se agregó una especie nueva al género, *A. mcvaughii* (Rudd, 1972) y se registró por primera vez *A. herbert-smithii* para Costa Rica, elevando así a 10 las especies presentes en el área de estudio y a 16 el total de especies reconocidas para el género. En el presente trabajo, para México y Centroamérica, se reconocen 18 especies incluyendo ocho nuevas para la ciencia (Cuadro 1).

En la región caribeña, el género ha sido abordado desde la perspectiva de diversas floras regionales y listados florísticos, como la flora de las Bahamas y otras obras (Correll, 1981; Correll y Correll, 1982; Urban, 1923, Liogier, 1981; León y Alain, 1951; Barreto, 1996). Mohlenbrock (1962) reconoce seis especies y una variedad para esta región. Posteriormente Rudd (1968) sólo reconoció cuatro especies. Correll (1981) agrega *Ateleia popenoei*, una especie nueva conocida hasta ahora sólo de la localidad tipo en las Bahamas. Finalmente, Barreto (1996) publicó cuatro especies y cinco variedades nuevas para la ciencia, todas de Cuba, con lo que se eleva a 19 (12 especies y siete variedades) el número

de taxa válidamente publicados para esa región. Sin embargo, es posible que todos los taxa publicados por Barreto (1996) sean coespecíficos con *Ateleia cubensis*, *A. apetala* o *A. gummifera*. Además, algunas especies descritas por Mohlenbrock (1962), han sido consideradas en sinonimia por Rudd (1968). Adicionalmente, al examinar los ejemplares tipo de las especies descritas por Barreto (1996), se hace evidente que esas especies son sólo variaciones de *A. apetala* y *A. cubensis* y, quizás, *A. gummifera*. Sólo *A. bissei*, es ligeramente diferente de *A. cubensis* del resto de Cuba, pero tal vez el estudio de más material confirme que se trata sólo de variación ecológica. *Ateleia cubensis* var. *orientensis*, parece ser una extensión en la distribución de *Ateleia gummifera* con la cual se considera coespecífica en este estudio. En Cuba y en la península de Yucatán ha habido una gran confusión en cuanto a la identidad de las especies *Ateleia gummifera* y *A. cubensis*, siendo muy a menudo confundidas por la mayoría de los autores (Standley y Steyermark, 1946, Dillon, 1980[1981], Crowder, 2001, Balick *et al.*, 2000). Sin embargo, en el presente trabajo se considera a ambas como especies válidas y claramente diferentes (ver discusión bajo *A. cubensis*). El número reconocidos en este estudio, para el Caribe, es de seis especies y una variedad (Cuadro 1).

En Sudamérica, a pesar de la intensificación de los estudios florísticos, sólo existen cuatro especies descritas y una especie aún no descrita, encontrada en este estudio, de Bolivia. En el presente trabajo se reconocen 28 especies y una variedad para todo el género (Cuadro 1).

Cuadro 2. Ubicación taxonómica del grupo Swartzieae con base en diferentes autores.

Autor	Categoría y posición	Géneros incluidos	Caracteres distintivos
De Candolle (1825)	Subordo Swartzieae (tres "Subordos" adicionales: Papilionaceae, Mimosaceae, Caesalpineae)	<i>Swartzia, Baphia</i>	Estambres hipóginos, corola muy irregular o ausente, cáliz vesiculado (bladder), sin suturas, partiéndose de manera irregular en la antesis
Bartling (1830)	Ordo Swartzieae (tres "Subordos" adicionales: Papilionaceae, Mimosaceae, Caesalpineae)	<i>Swartzia, Baphia y Zollernia</i>	Cáliz finalmente abriéndose en valvas y corola irregularmente hipógina.
Endlicher (1840)	Ordo' Swartzieae (igual a "Ordos" Papilionaceae y Mimosaceae)	<i>Swartzia, Baphia, Zollernia, Aldina, Cordyla y Detarium</i>	Cáliz abriéndose en valvas y estambres frecuentemente numerosos
Bentham (1865)	Tribu dentro de 'Papilionaceae' (próxima a Caesalpinoideae)	<i>Swartzia, Zollernia, Exostyles, Aldina y Cordyla</i>	1) En aquellos géneros de Swartzieae en los cuales tienen 5 pétalos, el pétalo superior es mas a menudo ubicado afuera de los otros pétalos. 2) La radícula, en aquellos observados, es siempre inflexa.
Taubert (1891)	Tribu Tounateae dentro de las Caesalpinoideae	<i>Tounatea (= Swartzia), Zollernia, Exostyles, Aldina, Cordyla, Baphiopsis, Holocalyx</i>	NA
Corner (1951)	Subfamilia Swartzioideae (de igual rango que Papilionoideae, Mimosoideae y Caesalpinoideae)	NA	Las semillas de <i>Swartzia</i> son diferentes de las de Papilionoideae, Caesalpinoideae y Mimosoideae
Hutchinson (1964)	Tribu dentro de las Papilionoideae	<i>Swartzia, Zollernia, Aldina, Cordyla, Baphiopsis, Holocalyx, Lecointea, Milbraediendron y Cashalia(=Dussia)</i>	Igual que Bentham (1865)
Cowan (1981)	Tribu en Papilionoideae	<i>Swartzia, Zollernia, Exostyles, Aldina, Cordyla, Baphiopsis, Lecointea, Milbraediendron, Candolleodendron, Harleyodendron, Bocoa</i>	Cáliz entero
Polhill (1994)	Tribu dentro de las Papilionoideae	Grupo Swartzia: <i>Swartzia, Bocoa, Candolleadendron</i> . Grupo Aldina: <i>Aldina, Baphiopsis, Cordyla, Milbraediendron</i> . Grupo Lecointea: <i>Lecointea, Harleyodendron, Exostyles, Zollernia, Holocalyx</i> . Grupo Ateleia: <i>Ateleia, Cyathostegia, Amburana</i>	Cáliz cerrado en botón, abriéndose de varias formas en la antesis, estambres frecuentemente numerosos, y pétalos sólo uno a ausente del todo

3. OBJETIVOS

- 1- Aumentar y actualizar el conocimiento taxonómico del género *Ateleia* en México y Centroamérica, así como mejorar el entendimiento de la distribución geográfica de las especies en la región de estudio.
- 2- Definir y describir las especies de *Ateleia*, basándose en las características morfológicas observadas en ejemplares de herbario y en observaciones en el campo.
- 3- Definir los caracteres de valor taxonómico para distinguir las especies del género.
- 4- Realizar conteos cromosómicos y estudios citogenéticos, y analizar el valor taxonómico del número cromosómico.
- 5- Hacer estudios de palinológicos para aportar y aumentar el conocimiento de las características del polen en cada taxon.
6. - Elaborar las claves dicotómicas para identificar las especies que se presentan en la región.

4. MÉTODOS

Para cumplir con los objetivos planteados en este estudio se desarrollaron los siguientes métodos:

4.1 TRABAJO DE CAMPO

Se colectó material de herbario, de las especies presentes en el área de estudio, en los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Estado de México, San Luis Potosí, Oaxaca, Veracruz y Chiapas en la República Mexicana, en los departamentos de Comayagua, Francisco Morazán e Intibucá, en Honduras, y en el departamento de Santa Ana, en El Salvador. Las colectas se realizaron durante el periodo 1997-2002. Asimismo, se realizaron observaciones de plantas cultivadas en casa del autor, durante los años 2005 y 2006.

4.2 TRABAJO DE HERBARIO

Se analizó morfológicamente el material disponible que está depositado en los herbarios AGUAT, CAS, DS, EAP, ENCB, F, GH, IBUG, INB, MEXU, MICH, MO, NY, TEFH, UC, US, XAL.

4.3 TRABAJO DE LABORATORIO

Para la fase de laboratorio, se realizaron análisis de morfología de plántulas, citogenética y palinología. El método usado para estos estudios fue el siguiente:

4.3.1 Morfología de las plántulas

Para los estudios de las plántulas, se obtuvieron semillas directamente del campo, colectadas de varios árboles, cuando era posible, o extraídas de material de herbario. Se germinaron semillas de 15 especies, *A. albolutescens*, *A. arsenii*, *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. cubensis*, *A. hexandra*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii*, *A. mcvaughii*, *A. pterocarpa*, *A. sousae*, *A. standleyana*, *A. tenorioi*, *A. tomentosa* y *A. truncata*.

Las semillas se escarificaron haciendo una pequeña incisión o punzadura en la parte dorsal y embebiéndolas (o remojándolas) durante 12-48 horas, dependiendo de la velocidad de absorción de éstas. Posteriormente se pusieron en cajas petri que contenían

una capa de algodón y papel filtro, ambos suficientemente húmedos con agua destilada; las cajas petri fueron mantenidas en el horno a una temperatura de $30^{\circ} \pm 1$ C, en condiciones de oscuridad. Una vez que las semillas germinaron, se sacaron del horno y se les puso en condiciones de luz natural por dos o tres días. Posteriormente se plantaron en sustrato constituido de tres partes de tierra de hoja y una de perlita. Las plántulas de diferentes edades fueron herborizadas de la misma manera que cualquier ejemplar de herbario para su conservación y posterior descripción. Los ejemplares de respaldo de las plántulas están depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y en el Herbario Paul C. Standley de la Escuela Agrícola Panamericana (EAP). En el presente trabajo se estableció como estadio de plántula desde el proceso de germinación, o sea, desde el rompimiento inicial de la testa hasta la aparición de la primera hoja pinnada.

4.3.2 Métodos para conteos mitóticos y meióticos

Para el estudio mitótico se utilizaron semillas provenientes del campo, de muestras existentes en el Herbario Nacional de México (MEXU). La determinación del número cromosómico somático fue llevada a cabo en meristemas radiculares primarios, con base en la técnica usada por Mercado y Lira (1994). Las preparaciones con mejores campos fueron hechas permanentes con el método de Cogger y Fairchild (1953). Los mejores campos fueron fotografiados utilizando un microscopio Axioskop Carl Zeiss equipado con una cámara Contax. De las fotografías obtenidas se determinó el número cromosómico. La determinación del número cromosómico gamético fue realizada en anteras jóvenes de botones florales fijados en el campo en solución de Farmer. Las preparaciones fueron revisadas y se determinó el número cromosómico gamético. Sin embargo, debido a la poca resolución de los cromosomas se hicieron muy pocas fotografías.

De septiembre a diciembre de 2000 se colectaron semillas de algunos árboles de las siguientes especies: *Ateleia truncata* (Apatzingán, Michoacán, México), *A. standleyana* (Acaponeta, Nayarit, México), *A. sousae* (El Grullo, Jalisco, México), *A. albolutescens* (Cintalapa, Chiapas, México), *A. mcvaughii* (Huajuapán de León, Puebla, México), *A. arsenii* (Quinceo, Michoacán, México), *A. hexandra* (Pujilic, Chiapas, México), *A. martinezii* (Candelaria de la Frontera, El Salvador), *A. cubensis* (X'Pujil, Quintana Roo, México) y *A. tomentosa* (Francisco Morazán, Honduras). Los ejemplares

de herbario de respaldo fueron depositados en el herbario MEXU. Se germinaron lotes de semillas de tamaño variable, dependiendo de los frutos disponibles en el campo, ya que algunas especies presentaban altos niveles de ataque de un gorgojo del género *Apion*. Las semillas fueron germinadas en cajas de Petri sobre algodón humedecido con agua destilada a temperatura ambiente y en luz natural. Por lo menos cinco meristemos apicales fueron separados de raíces de 1-2 cm de longitud, pretratados con 8-hidroxiquinoleína 0.002 M, durante 5 horas, a temperatura ambiente y fijados en solución Farmer (etanol: ácido acético, 3:1).

Para la obtención de los cromosomas en metafase, se siguió un método de secado al aire que permite evaluar con mayor precisión el tamaño cromosómico (Tapia-Pastrana y Mercado-Ruaro, 2001) y que se describe brevemente a continuación: los meristemos pretratados fueron macerados en una mezcla de pectinasa 20% y celulasa 2% durante 2 horas a 37 °C. El botón celular fue separado por centrifugación (1500 rpm) durante 10 minutos y transferido a solución de KCl 0.075 M, durante 20 minutos a 37 °C; luego de lavados sucesivos con solución fresca se procedió a fijar en Farmer, lavando posteriormente dos veces más; dos gotas del botón celular se dejaron caer y secar al aire sobre portaobjetos previamente desengrasados; la tinción se realizó con Giemsa 10%. Las preparaciones se hicieron permanentes con resina sintética.

Asimismo, se hicieron otras preparaciones usando la técnica usada por Mercado y Lira (1994). Dicha técnica consiste en germinar las semillas en cajas de Petri sobre algodón humedecido con agua destilada a temperatura de 30° C en la oscuridad. Las raíces se cortaron cuando alcanzaron una longitud de 1-2 cm y fueron colocadas en una solución de 0.002M de 8-hidroxiquinoleína durante 5 horas. Posteriormente se enjuagaron y se transfirieron a solución Farmer donde se mantuvieron 1 hora como mínimo. Las raíces fijadas fueron lavadas y colocadas en una solución ácido clorhídrico 1N por 12 minutos a 60°C y luego se cambiaron al reactivo de Schiff, en donde se dejaron durante 1 hora. Los meristemos se contrastaron con acetorceína a 1% y se aplastaron para la separación de las células. Los campos de mejor resolución fueron fotografiados y las preparaciones se hicieron permanentes con el método de congelación.

Para los conteos cromosómicos meióticos se separaron anteras jóvenes de botones florales fijados directamente en el campo en solución de Farmer, se colocaron

en un portaobjetos con una gota de “Hoyers” (Anderson, 1954) y una gota de acetorceína (García, 1988), luego se maceraron y se cubrieron con un cubreobjetos; posteriormente se observaron en el microscopio óptico hasta encontrar cromosomas en metafase. Las preparaciones con campos en los que se pudieron contar los cromosomas, se sellaron con barniz para hacer muestras semipermanentes.

4.3.3 Palinología.

De las especies detalladas en el Cuadro 3 se observó una muestra, o dos cuando fue posible. De esta manera, fue posible analizar 16 de las 18 especies de la zona de estudio y cuatro de fuera de la región de estudio. Debido a que la mayoría de las muestras de herbario son de ejemplares femeninos (flores y/o frutos) y a que algunas especies sólo son conocidas por unas cuantas colectas, no fue posible examinar el polen de todas las especies. Por ejemplo, de *A. truncata* no se conocen ejemplares estaminados y de *Atelia glabrata* sólo se conocen ejemplares estériles o con fruto, pero no masculinos. De estas especies analizadas, se observaron tanto muestras en el MEB como en el microscopio óptico.

Las muestras fueron acetolizadas siguiendo la técnica de Erdtman (1952), pero ésta fue modificada hasta encontrar los tiempos y temperaturas adecuados para obtener polen libre de materia orgánica. Cuando fue posible, se observaron granos de polen de especies del Caribe y Sudamérica para tener referentes de comparación. Después de esto, se tomaron pequeñas cantidades de granos de polen previamente acetolizados y se embebieron en gelatina glicerinada, para elaborar preparaciones permanentes, que fueron observadas con microscopio de luz. Para la descripción del polen del género se midieron el diámetro ecuatorial y el diámetro polar en 25 granos de polen de cada especie.

El resto del material acetolizado se observó en el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), para lo cual fue deshidratado en concentraciones incrementadas de 50% a 100%

de alcohol etílico, en intervalos de 10% de concentración por 10 minutos en cada una.

Las muestras se secaron con la técnica del punto crítico y fueron cubiertas con oro en

una ionizadora “Emitech k 500”. Después, se examinaron y fotografiaron en MEB

Hitachi 2460-N del Instituto de Biología, UNAM.

Cuadro 3. Lista de los ejemplares de respaldo usados en el análisis palinológico del género *Ateleia*.

Especie	Ejemplar de respaldo	Localidad
<i>Ateleia albolutescens</i>	C.A.Purpus 10544 (CAS)	Cintalapa, Chiapas, México
<i>A. albolutescens</i>	M. Sousa 4248 (MEXU)	Chiapas, México
<i>A. albolutescens</i>	D.E Breedlove 52909 (MEXU)	Cintalapa, Chiapas, México
<i>A. albolutescens</i>	J.L. Linares 4554 (MEXU)	Arriaga, Chiapas, México
<i>A. apetala</i>	N.L Britton 87 (NY)	Cuba
<i>A. apetala</i>	N.L Britton 180 (NY)	Cuba
<i>A. apetala</i>	C. Wrigh 2381 (NY)	Cuba
<i>A. arsenii</i>	F.G. Medrano 5185 (MEXU)	Nanchititla, Edo.de México, México
<i>A. arsenii</i>	G. Arsène 2790 (MEXU)	Quinceo (Michoacán), México
<i>A. arsenii</i>	H.B. Hinton 3421(MEXU)	Nanchititla, Edo.de México, México
<i>A. arsenii</i>	M. Sousa 4004 (MEXU)	Nanchititla, Edo.de México, México
<i>A. chiangii</i>	J.L. Linares 4310 (MEXU)	San Luis Potosí, México
<i>A. chicoasensis</i>	J.L. Linares 4457(MEXU)	Chicoasén, Chiapas, México
<i>A. cubensis</i>	D.S. Correll 46053 (NY)	Bahamas
<i>A. cubensis</i>	R. Durán 1162 (MEXU)	Yucatán, México
<i>A. cubensis</i>	Clemente, 6272 (NY)	Cuba
<i>A. cubensis</i>	D.S. Correll 46419 (NY)	Cuba
<i>A. cubensis</i>	C. Wrigh 144 (NY)	Cuba
<i>A. cubensis</i>	E. Martínez 30042(MEXU)	Yucatán, México
<i>A. glazioveana</i>	J. Herrera (NY) 109 (NY)	Argentina
<i>A. gummifera</i>	W. Buch 1460 (NY)	Haití
<i>A. gummifera</i>	E. Ekman 9178 (NY)	Haití
<i>A. gummifera</i>	R. García 2492 (NY)	República Dominicana
<i>A. gummifera</i>	Clemente , 2044 (NY)	Cuba
<i>A. gummifera</i>	J. Shaffer 2596 (NY)	Cuba
<i>A. gummifera</i>	E. Ekman 3239 (NY)	Cuba
<i>A. herbert-smithii</i>	J. Alán s.n. (EAP)	Honduras
<i>A. hexandra</i>	E. Martínez 20040(MEXU)	Tzimol, Chiapas, México
<i>A. hexandra</i>	J. Castillo 2244 (F)	Guatemala
<i>A. insularis</i>	R. Ferris 5573 (F)	Islas Marías, Nayarit, México
<i>A. insularis</i>	F. Chiang y G. Flores 1118 (MEXU)	Islas Marías, Nayarit, México
<i>A. martinezii</i>	J. Linares 992 (MEXU)	El Salvador
<i>A. mcvaughii</i>	R.Cedillo R., 1397 (MEXU)	Huajuapán, Oaxaca, México
<i>A. mcvaughii</i>	J. Linares 4202 (MEXU)	Huajuapán, Oaxaca, México
<i>A. mcvaughii</i>	J. Linares 4200 (MEXU)	Huajuapán, Oaxaca, México
<i>A. nicaraguensis</i>	J. Sandino 4039 (MEXU)	Nicaragua
<i>A. ovata</i>	B. Krukroff 2060 (F)	Brasil
<i>A. parvifoliola</i>	E. Ekman 7532 (NY)	Cuba
<i>A. pterocarpa</i>	D. Breedlove 48047(MEXU)	Chiapas, México
<i>A. pterocarpa</i>	W. Schipp 705 (F)	Belice

<i>A. pterocarpa</i>	Salazar, s.n. (MEXU)	Veracruz, México
<i>A. pterocarpa</i>	D. Neill 5397 (MEXU)	Temazcal, Oaxaca, México
<i>A. pterocarpa</i>	A. Maya 2517 (MEXU)	Chimalapas, Oaxaca, México
<i>A. pterocarpa</i>	E. Contreras 6603 (EAP)	Peten, Guatemala
<i>A. pterocarpa</i>	J. Calzada s.n. (MEXU)	Chimalapas
<i>A. pterocarpa</i>	Sessé & Mociño s.n. (MEXU)	Veracruz, México
<i>A. pterocarpa</i>	C. Martínez 2076 (MEXU)	Juchitán, Oaxaca, México
<i>A. pterocarpa</i>	E. Martínez 16998 (MEXU)	Palenque, Chiapas, México
<i>A. pterocarpa</i>	J. Linares 4471 (MEXU)	Tehuantepec, Oaxaca, México
<i>A. pterocarpa</i>	J. Linares 4461 (MEXU)	Jabenal
<i>A. revoluta</i>	E. Valeur 715 (NY)	República Dominicana
<i>A. sousae</i>	J. Linares 4293 (MEXU)	Autlán, Jalisco, México
<i>A. sousae</i>	J. Linares 4448 (MEXU)	Autlán, Jalisco, México
<i>A. sousae</i>	J. Linares 4293 (MEXU)	Autlán, Jalisco, México
<i>A. standleyana</i>	O. Téllez s.n. (MEXU)	Jalisco, México
<i>A. standleyana</i>	O. Téllez s.n. (MEXU)	Jalisco, México
<i>A. standleyana</i>	J. Linares 4497 (MEXU)	Acaponeta, Nayarit, México
<i>A. tenorioi</i>	F. Miranda 6435 (MEXU)	Linda Vista, Chiapas, México
<i>A. tenorioi</i>	J. Linares et al. 4466 (MEXU)	Boquerón, Chiapas México
<i>A. tenorioi</i>	J. Linares 4552(MEXU)	Acala, Chiapas, México
<i>A. tenorioi</i>	E. Matuda 5833 (EAP)	Amatenango del Valle, Chis., México
<i>A. tomentosa</i>	D. Breedlove 38609 (MEXU)	Jaltenango, Chiapas, México
<i>A. tomentosa</i>	J. Linares 4206 (EAP)	Honduras

4.3.4 Área de estudio

El área de estudio de este trabajo comprende las siguientes regiones:

En México, los estados de Campeche, Chiapas, Colima, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz y Yucatán. En Centroamérica, los países de Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá.

5. Resultados

5.1 MORFOLOGÍA

5.1.1 Forma biológica

En *Ateleia* se encuentran las formas biológicas de árbol y arbusto. Los arbustos generalmente no pasan de los 2 m de alto y comúnmente alcanzan alturas entre los 30 cm y 1.5 m, son característicos del subgénero *Ruddia*. Los árboles, típicos del subgénero *Ateleia*, pueden ser desde c. 3 m en la edad de floración, hasta los 20 m (Cuadro 4). Los diámetros a la altura del pecho (DAP), en los arbustos del subgénero *Ruddia*, van desde unos 2 cm en *A. mcvaughii* hasta 45 cm en *A. tomentosa* (subgénero *Ateleia*). En general, la mayoría de especies tienen alturas de 5 metros o más (Cuadro 4). Las copas en general tienen apariencia redondeada y la arquitectura se ajusta al modelo de Troll, de ramas generalmente ascendentes (Keller, 1996). Janzen (1991) reporta dimorfismo sexual en la copa de los árboles de *Ateleia herbert-smithii*; este carácter no se pudo observar detenidamente en el campo, en las demás especies en estudio, debido al reducido tamaño de las poblaciones visitadas.

Cuadro 4. Tipos de hábito de las especies del género *Ateleia* en México y Centroamérica.

Arbustos menores de 2m	Árboles de entre 2 y 5 m	Árboles de entre 5 y 10 m	Árboles de más de 10 m
<i>A. arsenii</i>	<i>A. albolutescens</i>	<i>A. chiangii</i>	<i>A. herbert-smithii</i>
<i>A. mcvaughii</i>	<i>A. cubensis</i>	<i>A. chicoasensis</i>	<i>A. pterocarpa</i>
	<i>A. hexandra</i>	<i>A. glabrata</i>	<i>A. tomentosa</i>
	<i>A. martinezii</i>	<i>A. insularis</i>	
	<i>A. sousae</i>	<i>A. nicaraguensis</i>	
	<i>A. tenorioi</i>	<i>A. standleyana</i>	
		<i>A. truncata</i>	

Según Janzen (1991), los árboles masculinos tienden a presentar copas con múltiples troncos y muchas ramas largas, delgadas y semiverticales, mientras que los femeninos tienden a desarrollar un sólo tronco, con ramas más gruesas y más horizontales;

en el presente estudio se pudo observar algo similar en *Ateleia tomentosa*. Según Janzen (1989) hay diferencias en el hábito de las plantas femeninas y las masculinas en *A. herbert-smithii*; ese autor observó que los árboles masculinos tenían troncos múltiples, casi desde la base, con ramas múltiples, ortótropas, mientras que los árboles femeninos eran 2-5 m más pequeños que los masculinos adyacentes de aproximadamente la misma edad y tenían sólo un tronco con ramas plagiótropas y más robustas.

Adicionalmente, en *Ateleia herbert-smithii*, la floración es en ramas especializadas para un tipo de crecimiento, en donde las inflorescencias nacen de los brotes florales del año, el crecimiento cesa una vez que se han desarrollado las hojas y los racimos florales y el brote terminal muere; el crecimiento se reanuda en el siguiente año, a partir de las yemas que se encontraban cerca del ápice del brote que portaba las inflorescencias (Fig. 1). Este tipo de crecimiento, llamado en este estudio de “ramas marcadamente simpodiales”, no fue notado por Janzen (1989). Algunas especies estudiadas y colectadas en México coinciden en su hábito con las observaciones hechas en *Ateleia herbert-smithii* por Janzen en el Parque Nacional de Santa Rosa en Costa Rica. Por ejemplo, *Ateleia chicoasensis*, observada en la localidad tipo en Chiapas, México, mostró que los árboles masculinos tenían copas con varios troncos casi desde la base y ramas más largas y ascendentes que las de los árboles femeninos (Fig. 2). En esta última especie, aunque el crecimiento no es de ramas marcadamente simpodiales, a menudo, y especialmente en los individuos femeninos, cesa al final de la estación de lluvias, muriendo en muchos casos el brote terminal de cada rama y se reanuda en yemas axilares ubicadas cerca del ápice.

Ireland (2001) discute que el hábito es un carácter multiestado, pues algunas especies como *A. pterocarpa* pueden ser arbustos o árboles grandes. Sin embargo, se cree que muchas veces algunas plantas son comidas por los animales o son presa de los incendios, por lo que los rebrotes son realmente viejos (ontogénicamente) y por lo tanto florecen, aunque sean de bajo porte, pero en realidad estas especies son, en estado inalterado, claramente arbóreas. En el otro extremo se tienen plantas como *A. arsenii* y *A. mcvaughii* que nunca llegan a alcanzar el hábito arbóreo aunque sean muy viejas. En conclusión, este carácter parece ser claramente sólo de dos estados, árbol y arbusto.



Fig. 1. Tipo de crecimiento marcadamente simpodial. **a** Rama de *Ateleia tomentosa* (*J. Linares et al.* 4495, MEXU); se observa la rama nueva cerca del ápice de la rama fértil, pero no originada del ápice. **b**. Ramas jóvenes de *Ateleia martinzeii*, mostrando los crecimientos jóvenes marcadamente simpodiales (*J. Linares* 11217, EAP).

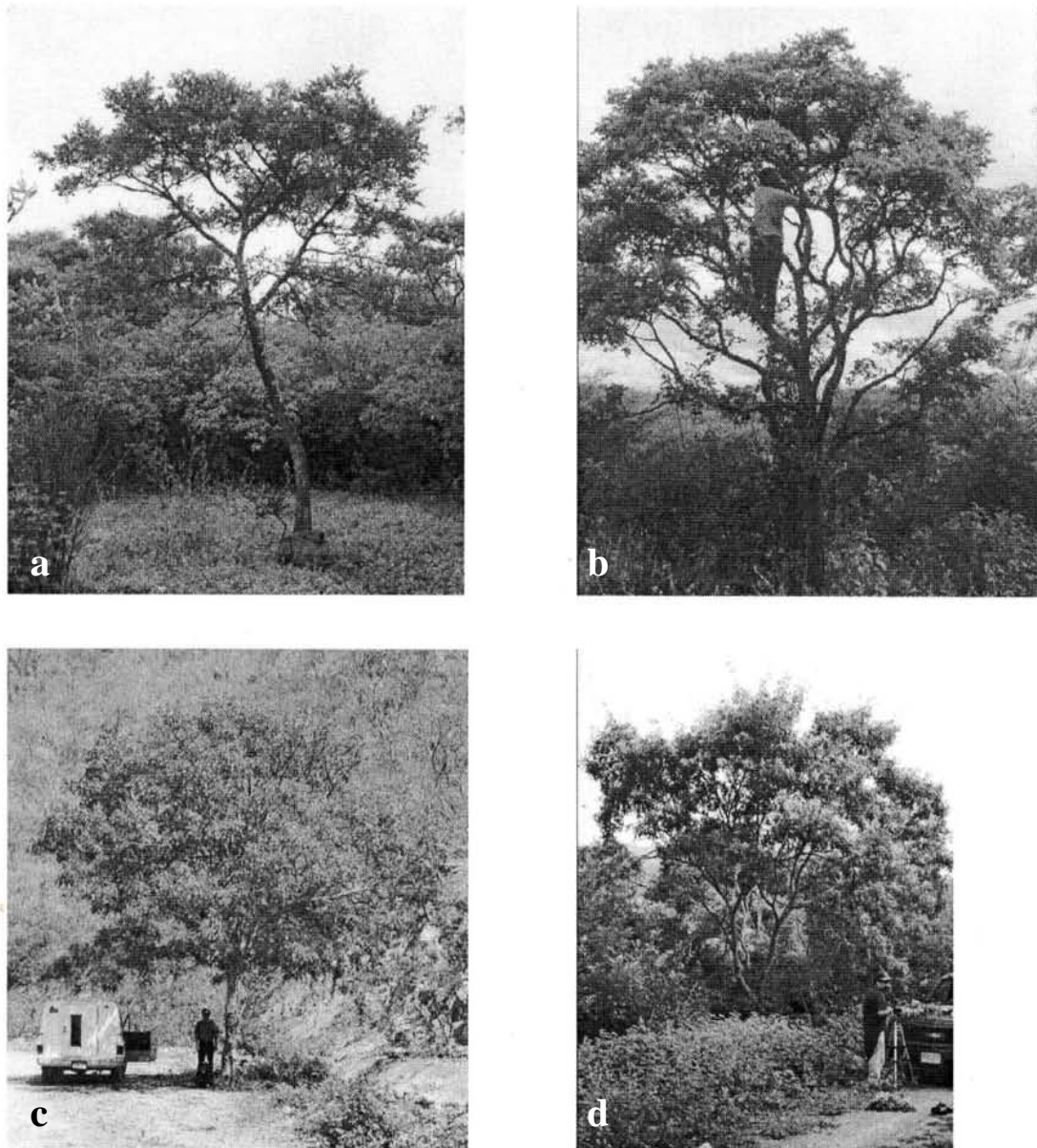


Fig. 2. Diferencias en la arquitectura entre árboles masculinos y femeninos. **a.** Árbol femenino de *A. pterocarpa* **b.** Árbol masculino de *A. pterocarpa* (*J. Linares 4465*, MEXU) **c.** Árbol femenino de *A. chicoasensis* (*J. Linares 4333*, MEXU) **d.** Árbol masculino de *A. chicoasensis* (*J. Linares 4333*, MEXU). Tomada de Ireland (2001) y modificada por el autor.

5.1.2 Madera

En algunas especies de *Ateleia* (*A. herbert-smithii*) se ha reportado crecimiento rápido y producción de madera de relativamente buena calidad, la cual ha sido usada para leña, construcción y postes, entre otros (Stewart *et al.*, 1992). En algunos árboles de *A. pterocarpa* (J. Linares 4471) y *A. tomentosa* (J. Linares 6041) se han encontrado huecos en la parte central del tronco, lo que podría deberse a pudriciones de origen fúngico. Esta enfermedad ha sido observada en otros árboles de selvas bajas, como guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb.) y *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC.; sin embargo, esta condición no causa mayores daños al árbol o, por lo menos, no le causa la muerte. Janzen (1976) ha sugerido que este colapso del corazón (centro o duramen) acompañado de la defecación de los animales que viven dentro de los troncos, podría ser beneficioso para el árbol, por el retorno de nutrientes al suelo debajo de ellos. Además, los árboles pueden obtener beneficios adicionales al tener un tronco hueco, porque se disminuye el peso arriba y podría incrementarse la resistencia y flexibilidad, comparada con una forma sólida, la cual es más pesada. Los troncos huecos pueden, por tanto, ser más robustos, menos susceptibles a caerse (Smith y Shah – Smith, 1999) y más resistentes a las tensiones como en el caso de plantas con tallos huecos. La anatomía de la madera de *Ateleia* ha sido estudiada por Gasson (1994) y, según ese autor, la madera de este género es muy parecida a la de *Cyathostegia* y que las diferencias entre éstas se deben a la mayor abundancia de fibras gelatinosas en *Cyathostegia*, las que, sin embargo están también presentes en *Ateleia*, aunque en menor cantidad. Según ese autor, esto podría deberse a una adaptación de *Cyathostegia* a hábitats muy áridos.

5.1.3 Copa

En general, podría decirse que la mayoría de las especies de *Ateleia* tienen un tipo de crecimiento que se ajusta al modelo de copas erectas con un tipo de crecimiento truncado y con ramas más ortótropas, con la sola excepción de *A. hexandra* que presenta, a veces, más ramas plagiótropas, especialmente en las plantas femeninas. Al menos en *A. tomentosa*, especie de la cual se observó gran cantidad de árboles en el centro de Honduras, parece haber diferencias en cuanto a la forma de la copa. Varias otras especies, observadas en el campo, también parecen tener diferencias en la forma de las copas (Fig. 2). En el caso de los arbustos, las plantas rara vez superan la talla de 1.5 m. En general, *A. mcvaughii* presentan un crecimiento más erguido que *A. arsenii*, especialmente cuando crece en

lugares sombreados, en la localidad tipo se han observado individuos adultos poco o nada ramificados, de hasta 1.5 m de alto. En cambio, *A. arsenii* presenta un tipo de crecimiento más achaparrado, con muchos rebrotes o ramas desde el nivel del suelo o presenta un tipo de crecimiento algo postrado, con raíces principales muy largas. *Atelia mcvaughii* tiende a ser muy ramificado cuando se trata de individuos que crecen en lugares abiertos.

5.1.4 Corteza

La corteza en el género es muy variable entre las diferentes especies. Se sabe que este carácter puede estar muy influenciado por el ambiente; aun así, en el género y en el área de estudio se pueden distinguir tres tipos básicos de corteza: 1) la corteza rugosa, de aspecto general, liso o con apariencia lisa de lejos, pero con finas irregularidades como gránulos que la hace ligeramente áspera al tacto, generalmente no se observa cómo se desprende; 2) la corteza fisurada, de aspecto general áspero, presenta grietas o fisuras longitudinales y/o transversales evidentes y que pueden llegar a ser muy profundas; 3) corteza escamosa, de aspecto de mosaico o retículo, integrado por escamas o piezas que se separan con cierta facilidad de la superficie (Fig. 3). La mayoría de las especies presentan cortezas rugosas (Cuadro 5); aunque en *A. herbert-smithii*, la corteza presenta lenticelas agrupadas longitudinalmente, confiriéndole un aspecto fisurado. Árboles muy viejos de *A. tomentosa* y *A. martinzii* pueden llegar a presentar cortezas fisuradas con la edad. Por otra parte, *A. tenorioi*, *A. chiangii*, *A. hexandra* y *A. chicoasensis* presentan corteza rugosa, de aspecto granulado, con líquenes, similar a la de algunos *Lonchocarpus* e *Inga. Ateleia pterocarpa* presenta corteza profundamente fisurada y *A. albolutescens* presenta corteza escamosa con escamas irregulares (Cuadro 5). En las demás especies del género este carácter no pudo ser observado.

Por su grosor, las cortezas observadas en el género se podrían agrupar en tres categorías: las muy delgadas, que tienen grosores entre 1 y 3 mm; las delgadas son aquellas de entre 3.1 y 4.9 mm y las extremadamente gruesas son aquellas con grosores de entre 15.1 y 20 mm. La mayoría de las especies tienen cortezas delgadas o muy delgadas (Cuadro 5). Las cortezas extremadamente se presentan sólo en *A. pterocarpa* y *A. albolutescens*. Este carácter parece tener mucho valor taxonómico ya que, generalmente, se mantiene constante dentro de la misma especie, aún entre dos poblaciones muy distantes, como es el caso de las poblaciones mexicanas y hondureñas de *A. tomentosa*. Las variaciones en estos casos son pequeñas y se refieren mayormente al grosor o a diferencias asociadas con la edad de los

individuos. El color de la corteza al corte o coloración interna también parece ser importante taxonómicamente, pero es menos variable, pues hasta ahora sólo se ha observado el verde y el amarillento. En *A. albolutescens* se observa el color amarillo, en *A. insularis*, *A. nicaraguensis* y *A. cubensis* no se pudo observar este carácter y en las demás especies presentes en el área de estudio el color de la corteza es el verde oscuro.

Cuadro 5. Tipos y grosores de corteza en las especies del género *Ateleia* en México y Centroamérica.

Especie	Tipo de cortezas	Grosor en mm
<i>A. albolutescens</i>	escamosa	15.1-20
<i>A. arsenii</i>	rugosa	1-3
<i>A. chiangii</i>	rugosa	3.1-4.9
<i>A. chicoasensis</i>	rugosa	1-3
<i>A. glabrata</i>	rugosa	3.1-4.9
<i>A. herbert-smithii</i>	rugosa	1-3
<i>A. hexandra</i>	rugosa	1-3
<i>A. martinezii</i>	rugosa	5-15
<i>A. mcvaughii</i>	rugosa	1-3
<i>A. pterocarpa</i>	fisurada	15.1-20
<i>A. sousae</i>	rugosa	3.1-4.9
<i>A. tenoirioi</i>	rugosa	3.1-4.9
<i>A. tomentosa</i>	rugosa	15.1-20
<i>A. truncata</i>	rugosa	3.1-4.9

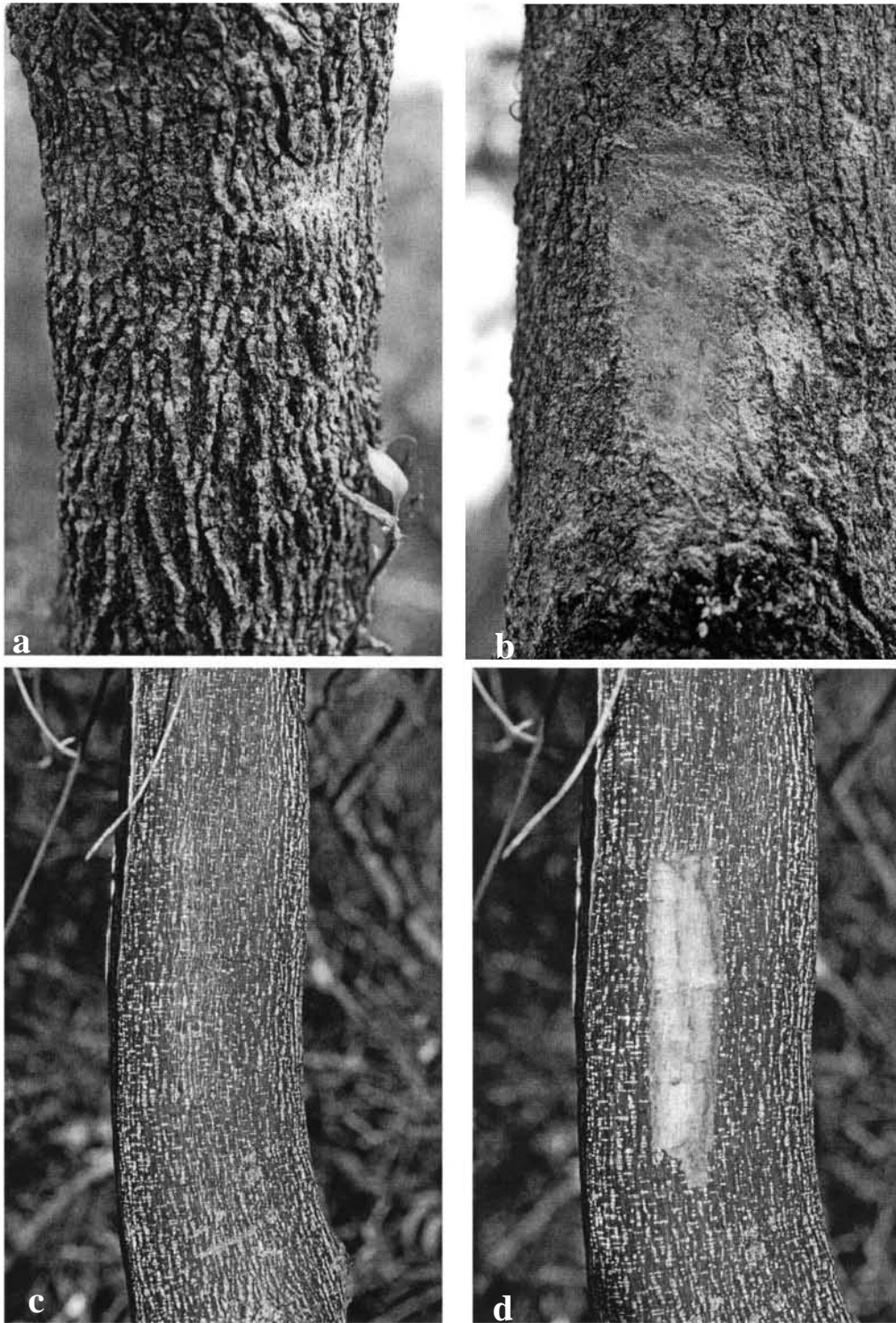


Fig. 3. Tipos de corteza. **a** y **b** corteza profundamente fisurada de *Ateleia pterocarpa* (J. Linares 4345, MEXU); **c** y **d** corteza rugosa de *A. hexandra* (J. Linares 4334, MEXU).
Fotos: H. Ireland.

5.1.5 Ramas florales

Las ramas florales, como se observan generalmente en especímenes de herbario, se pueden clasificar en dos grandes grupos. El primero es el marcadamente monopodial; es decir, de aquellas ramas en las cuales las inflorescencias son axilares, ya sea completamente axilares o agrupadas en los extremos de las ramas, pero en las cuales el crecimiento vegetativo continúa a partir del ápice de la rama, dando a las inflorescencias una apariencia completamente axilar. Muchas veces este crecimiento es reiniciado hasta la siguiente temporada de crecimiento, pero siempre a partir del ápice de la rama que floreció en la temporada anterior. A veces este tipo de crecimiento es difícil de comprobar, porque las ramas cuyas inflorescencias fructifican mueren después que los frutos maduros caen y el crecimiento se reanuda en otro punto, pero su presencia puede comprobarse en los especímenes en flor, especialmente en los masculinos. La mayoría de las especies tienen ramas florales de crecimiento marcadamente monopodial (Cuadro 6, Fig. 4). El segundo grupo presenta ramas marcadamente simpodiales; es decir, presentan floración terminal y/o axilar y una vez concluida la floración y/o fructificación, el nuevo crecimiento se reanuda en una o varias de las yemas laterales, generalmente de las yemas que están más cerca del ápice de la rama anterior. En este último grupo se encuentran las especies de la sección *Tomentosa* y *A. tenorioi* de la sección *Ateleia*, todas del subgénero *Ateleia*.

En las especies de la sección *Tomentosa* la floración ocurre en ramas del mismo año o temporada de crecimiento, y concretamente en *Ateleia martinezii*, la floración se presenta en ramas nuevas con hojas, que aún no han alcanzado su completo desarrollo. En esta especie, el desarrollo de las ramas ocurre en un período generalmente de menos de un mes y en brotes muy jóvenes, poco antes del inicio de la época lluviosa (Fig. 1). Una vez que los botones florales están definidos, el ápice de la rama cesa de crecer y la yema apical muere y a veces se desprende de la rama, dejando el último par de hojas desarrolladas funcionalmente maduras (Fig. 4).

Las yemas vegetativas aquí están completamente cubiertas por el pulvínulo (Fig. 4, 5 y 6) y el crecimiento se reanuda hasta el siguiente año, a partir de estas yemas. Debido a su ubicación, casi en el ápice de la rama, a veces dan la apariencia de un crecimiento monopodial. Se podría decir que en *A. martinezii* el aumento en el número de hojas es determinado en ese período muy corto de inicio de las ramas, ya que luego de esta etapa,

Cuadro 6. Tipo de rama floral en las especies del género *Ateleia* en México y Centroamérica.

<i>Especie</i>	<i>Tipo de rama floral</i>
<i>A. albolutescens</i>	Monopodiales
<i>A. arsenii</i>	Monopodiales
<i>A. chiangii</i>	Monopodiales
<i>A. chicoasensis</i>	Monopodiales
<i>A. cubensis</i>	Monopodiales
<i>A. glabrata</i>	Monopodiales
<i>A. herbert-smithii</i>	Simpodiales
<i>A. hexandra</i>	Monopodiales
<i>A. insularis</i>	Monopodiales
<i>A. martinezii</i>	Simpodiales
<i>A. mcvaughii</i>	Monopodiales
<i>A. nicaraguensis</i>	Monopodiales
<i>A. pterocarpa</i>	Monopodiales
<i>A. sousae</i>	Simpodiales
<i>A. standleyana</i>	Monopodiales
<i>A. tenorioi</i>	Simpodiales
<i>A. tomentosa</i>	Simpodiales
<i>A. truncata</i>	Monopodiales

solamente hay un aumento en el tamaño de las hojas, no así en el número de éstas. Probablemente este tipo de crecimiento es común en otras especies de la sección *Tomentosa*. En las especies con el tipo de crecimiento simpodial, el aumento en tamaño se desarrolla en ciclos o temporadas de crecimiento, siendo más notable en las de climas marcadamente estacionales. En *A. chiangii*, la única que crece en climas con alta humedad todo el año, no hay un período marcado de supresión del crecimiento. Este tipo de crecimiento es el mismo que el observado en otras especies de la sección *Ateleia* y la sección *Hexandra* como *A. truncata* (Fig. 7a).

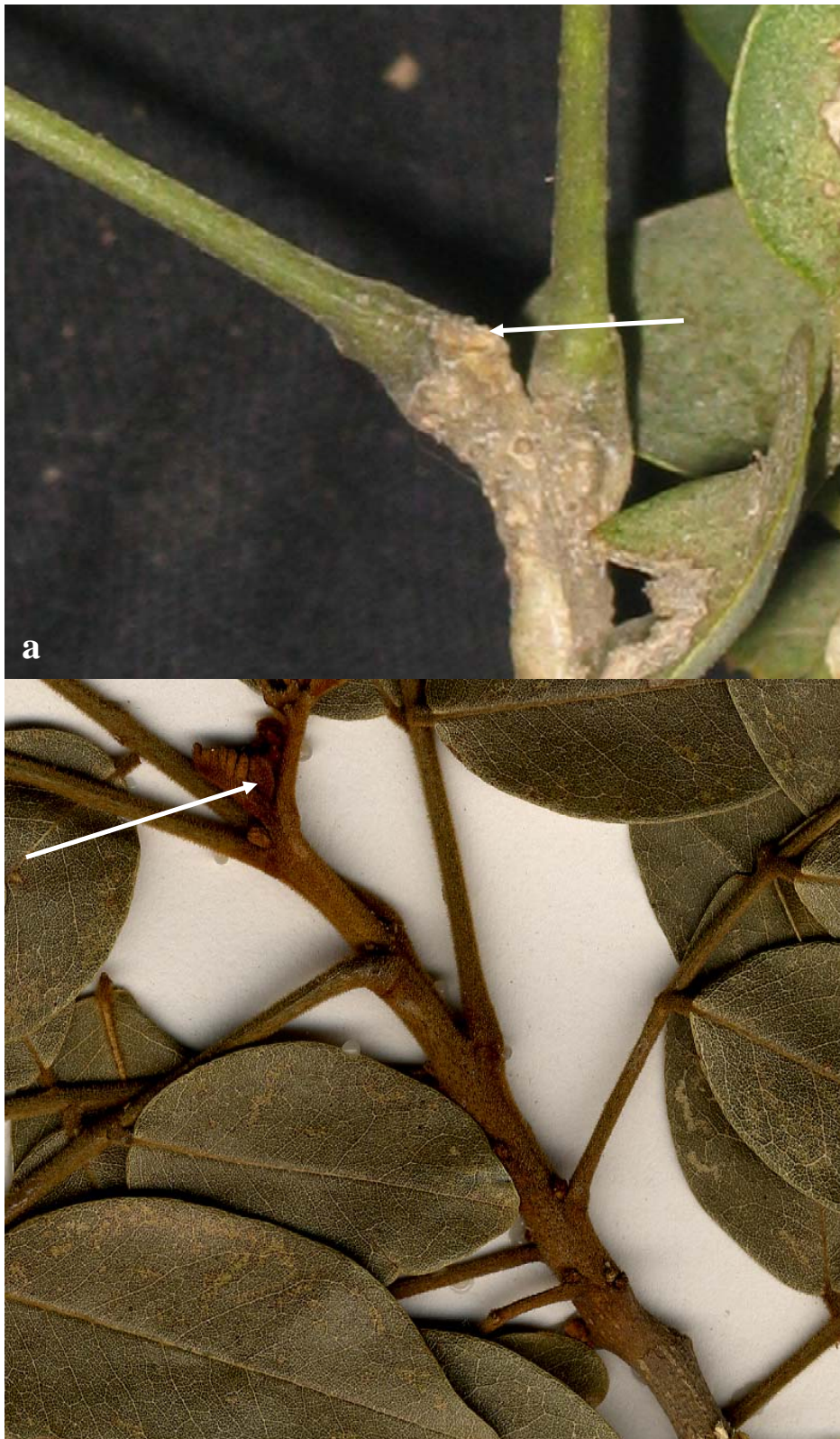


Fig. 4. Rama madura de *A. martinezii* (J. Linares 11217, EAP); mostrando **a.** El meristemo apical con el crecimiento suprimido (flecha); **b.** Rama madura de *Ateleia chicoasensis* (J. Linares et al. 4436, EAP), mostrando el meristemo apical. Nótese la presencia de hojas y yemas (flecha).



Fig. 5. Ramas de crecimiento marcadamente simpodial de *Ateleia tomentosa*; **a.** Hábito; **b.** Detalle de una rama originada de una yema subapical mostrando una yema serial en la base del nuevo crecimiento a la derecha (flecha); **c.** Detalle de las dos ramas subapicales. Todas tomadas de *J. Linares s.n.*, EAP

5.1.6 Yemas

Por su ubicación, las yemas vegetativas, especialmente aquellas ubicadas en las ramas florales, pueden agruparse en dos categorías: 1) las intrapeciolares y 2) las axilares (Fig. 6). Las yemas intrapeciolares (Radford *et al.*, 1974) están completamente cubiertas por el pulvínulo, el cual es por lo general bastante grueso; comúnmente, este engrosamiento del pulvínulo coincide con un engrosamiento claramente visible en el área adyacente de la rama, a veces hay un pequeño orificio en la parte adaxial del pulvínulo, pero generalmente éste está cubierto por la inflorescencia, dando así la impresión de una ausencia total de yemas vegetativas en la región que porta las inflorescencias. En las especies de la llamada sección *Tomentosa* las yemas florales crecen en los brotes jóvenes, es decir, ya aparecen como primordios de inflorescencias; fuera del pulvínulo, con el crecimiento de la nueva rama. En algunos casos no llegan a desarrollarse y mueren y se desprenden, pero en la mayoría de los casos sí desarrollan inflorescencias.

Las especies que tienen este tipo de yemas son las de la sección *Tomentosa*, es decir, *A. tomentosa*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii* y *A. sousae* en el área de estudio, además de *A. glazioveana* de Argentina y Brasil. Antes de este estudio, nadie había reportado este tipo de yemas en el género, aunque en las ilustraciones de *A. herbert-smithii* y *A. glazioveana* (Mohlenbrock, 1962) es notoria la ausencia de yemas en las axilas de las hojas. Fuera de *Ateleia*, este tipo de yemas se observa en *Bobgunnia fistuloides* (Harms) J.H. Kirkbr. & Wiersema y probablemente esté presente también en *B. madagascariensis* (Desv.) J.H. Kirkbr. & Wiersema, la otra especie del género y en algunas especies de *Swartzia*. Fuera de las leguminosas, este tipo de yemas es bastante común en el género *Annona*, especialmente en las especies que habitan selvas bajas caducifolias, como *A. holosericea* Saff. Este carácter podría ser una adaptación para proteger las yemas de las condiciones adversas del clima como la baja humedad durante gran parte del año o del fuego provocado por los incendios. Al menos en *A. martinezii* y *A. herbert-smithii*, se puede observar fácilmente la presencia de una membrana papirácea-estramínea (Figs. 6 y 7), que cubre completamente esas yemas. El papel de esta membrana se desconoce, pero podría ser el de proteger a la yema de la desecación y/o herbivoría.

Todas las demás especies presentan yemas axilares ubicadas normalmente en la región axilar (Radford *et al.*, 1974). Éstas son fácilmente visibles aun en aquellos ejemplares en floración; en estos últimos, se ubican entre el pecíolo y la inflorescencia (Fig.

7).



Fig. 6. Tipos de yemas **a**. Yemas intrapeciulares de *Ateleia tomentosa* con el pulvínulo (pecíolo) parcialmente removido para mostrar la ubicación (*J. Linares s.n.*, EAP); **b**. Rama de *A. martinezii* con los pulvínulo cubriendo completamente la yema intrapeciolar (*J. Linares 11217*, EAP) **c**. Rama latente de *A. martinezii* (con la cubierta papirácea, que cubre las yemas comenzando a abrirse (*J. Linares 11217*, EAP) en la yema central) para dar paso al crecimiento de las nuevas ramas florales, nótese la región ovada del nudo que aloja a las yemas y es propio de la sección *Tomentosa*.



Fig. 7. Tipos de yemas **a**. Rama terminal de *A. truncata* mostrando el crecimiento continuo a través de un sólo eje de crecimiento **b**. Yemas axilares seriales de *A. truncata* (R. Linares s.n. EAP); **c**. Yemas intrapeiolar de *A. martinezii* (J. Linares 11217, EAP); **d**. Rama de *Ateleia martinezii* del año anterior mostrando la base de dos hojas subapicales y el ápice suprimido (J. Linares 11217, EAP). Nótese en todas, las cicatrices de los tres haces vasculares marcadamente separados.

5.1.6.1 Yemas seriales

Algunas especies, como *A. truncata* y *A. tenorioi*, tienen yemas accesorias o seriales muy conspicuas. Las yemas accesorias observadas son del tipo superpuesto, según Radford *et al.* (1974) y Keller (1996), y se caracterizan por estar ubicadas arriba de las yemas axilares. Es probable que todas las especies del género presenten yemas seriales aunque en algunos casos no sean evidentes debido a su pequeño tamaño y a que las yemas se encuentran ocultas por el pulvínulo, además de estar cubiertas por una densa capa de tricomas (Fig. 6). Las yemas seriales pueden observarse fácilmente en *A. tenorioi* y en *A. truncata* (Fig. 6, 7). En las especies de yemas intrapeciolares, la evaluación de este carácter es difícil, pero se puede comprobar su existencia al observar en la base de las ramas jóvenes que usualmente presentan una o varias yemas en la parte abaxial, concretamente en la base del nuevo crecimiento, como es el caso de las especies de la sección *Tomentosa*. Estas yemas están distribuidas longitudinalmente y casi siempre se desarrollan más alejadas del pulvínulo, aunque pueden existir otras yemas (accesorias) que se ocultan parcialmente por el pulvínulo. Este tipo de yemas ha sido reportado por Keller (1996) para Caesalpinieae, Sclerobieae y Dimorphandreae en las Caesalpinioideae; para Parkieae en las Mimosoideae y un tipo parecido, el de yemas seriales en zigzag para *Swartzia* en Papilionoideae. Este carácter es de gran importancia para la ubicación tribal y podría confirmar la ubicación de *Ateleia* como un miembro de la tribu *Swartzieae*.

5.1.7 Hojas y folíolos

Las hojas de *Ateleia* son de filotaxia espiralada, sin estípulas, imparipinnadas, con el raquis terete o semiterete, claramente pulvinuladas y sin estipelas, a excepción de un ejemplar (*Fernández, 9664 (K)*) de *Ateleia venezuelensis* que tenía aparentemente algunas estipelas entre algunos folíolos y un ejemplar de *Ateleia mcvaughii* (*R. McVaugh 23984, MICH*) pero parecen ser la excepción.

El número de folíolos es variado entre las diferentes especies, pero bastante constante en cada una de ellas, por lo que es un carácter de gran importancia taxonómica. El número de folíolos puede variar desde tres, en unas cuantas hojas de *A. albolutescens*, hasta 21 en *A. martinezii* o 31 en *A. glazioveana*. En general, las especies podrían agruparse en dos grandes categorías; las que tienen por lo menos algunas de sus hojas con más de 15 folíolos y las que siempre tienen menos de 15 (13 o menos) en todas sus hojas.

La mayoría de especies tienen más de 15 folíolos en al menos varias de sus hojas (Cuadro 7. Los folíolos varían mucho en forma y tamaño de una especie a otra. Sin embargo, con algunas excepciones, se mantienen bastante constantes dentro de una misma especie. En cuanto a la forma, predominan las especies con folíolos ovados (nueve especies) seguidas de aquellas que tienen folíolos elípticos (cinco especies) y finalmente aquellas con folíolos obovados (dos especies) (Cuadro 8, Fig. 8). Los folíolos son mayormente asimétricos en la base, aunque la forma general no es marcadamente asimétrica. El borde en todas las especies es aplanado y casi siempre liso. Sin embargo, *A. albolutescens* y *A. tenorioi* dentro del área de estudio, así como *A. microcarpa* (= *A. revoluta*) presentan folíolos con bordes revolutos. Este carácter es de valor taxonómico, debido a su constancia.

Cuadro 7. Número de folíolos y grados de inclinación de las nervaduras secundarias en las especies del género *Ateleia* en México y Centroamérica.

<i>Especie</i>	<i>Número de folíolos</i>	<i>grados de inclinación de la nervadura secundaria</i>
<i>A. albolutescens</i>	5 a 7	40° a 50°
<i>A. cubensis</i>	5 a 9	45° a 55°
<i>A. nicaraguensis</i>	7 a 13	50° a 70°
<i>A. arsenii</i>	7 a 17	45° a 70°
<i>A. martinezii</i>	7 a 17	50° a 70°
<i>A. herbert-smithii</i>	7 a 9	45° a 60°
<i>A. truncata</i>	9 a 13	45° a 70°
<i>A. hexandra</i>	9 a 13	50° a 70°
<i>A. tenorioi</i>	9	60° a 65°
<i>A. chicoasensis</i>	11 a 13	40° a 50°
<i>A. standleyana</i>	11 a 21	45° a 70°
<i>A. chiangii</i>	13 a 16	45° a 50°
<i>A. glabrata</i>	13 a 17	40° a 45°
<i>A. insularis</i>	13 a 17	40° a 60°
<i>A. pterocarpa</i>	13 a 17	50° a 70°
<i>A. tomentosa</i>	13 a 17	50° a 70°
<i>A. sousae</i>	13 a 21	40° a 70°
<i>A. mcvaughii</i>	13 a 29	45° a 70°

El número, forma del folíolo e indumento son variables a nivel intraespecífico y han sido frecuentemente usados como caracteres básicos para distinguir especies en claves, en descripciones y en tratamientos taxonómicos en general, como en el caso de Mohlenbrock (1962), Rudd (1968), Barreto (1996) y Linares (2001). La forma de los folíolos varía desde ovada o angostamente ovada, ovado-elíptica, oblongo-elíptica, oblonga o angostamente

oblonga hasta linear (Cuadro 8). Algunos autores (Ireland, 2001) sugieren que estos caracteres son demasiado variables como para incluirlos en análisis cladísticos, pero hasta el momento parecen ser útiles, al menos, en la forma como son usados por Linares (2001). El ápice del folíolo es obtuso o redondeado a acuminado, raramente emarginado. La base de los folíolos laterales es asimétrica u oblicua en muchas especies de *Ateleia*, con la costa ubicada alejada del centro ligeramente con el lado distal redondeado o cuneado, a veces traslapándose con el raquis y con el lado proximal cuneado a agudo. Los folíolos laterales de la mayoría de las especies son asimétricos. Usualmente los folíolos basales tienden a ser mucho más anchos que los folíolos de la parte media o apical de las hojas, siendo en algunos casos, como en *A. albolutescens* o *A. tomentosa*, casi orbiculares. En algunas especies, como *A. gummifera*, *A. cubensis* y *A. microcarpa*, son generalmente asimétricos o subasimétricos. El folíolo terminal es simétrico en casi todas las especies, con excepción de unos cuantos ejemplares de *A. martinezii* (Martínez s.n [EAP, MEXU] y J. Linares y C.A. Martínez 4499 [EAP, MEXU]) (Cuadro 8, Fig. 8).

5.1.8 Indumento

Algunos especímenes de *A. cubensis* y *A. popenoei* tienen folíolos completamente glabros (al menos en la madurez), aparte de unos pocos pelos en la costa, especialmente en la superficie inferior. Al otro extremo, se tienen tenemos los folíolos de *A. microcarpa*, *A. pterocarpa* y *A. tomentosa*, los cuales son densamente pubescentes o tomentosos en el envés. Este carácter, es bastante consistente y tiene por tanto un alto valor como elemento diagnóstico al nivel de especies como por ejemplo en *A. hexandra* (glabrescente) y en *A. glabrata* (glabro), *A. tomentosa* (densamente tomentosa) y *A. martinezii* (estrigosa) (Cuadro 8).

El indumento está formado por pelos unicelulares. Los tipos de indumento encontrado en el género son diversos y varían de una parte a otra de la planta. En general las ramas muy jóvenes son seríceas o velutinas así como las hojas en etapas muy tempranas de su desarrollo. Las ramas y hojas adultas, especialmente el envés de los folíolos presentan un indumento que va desde las especies con folíolos casi o completamente glabros, de apariencia nítida, como *A. hexandra*, *A. cubensis* y *A. glabrata*; las glabrescentes como *A. nicaraguensis*, que presenta unos cuantos pelos adpresos especialmente cerca de las nervaduras, pero en su aspecto general luce casi completamente glabra. *Ateleia chiangii* y *A. martinezii*, por su parte, presentan folíolos estrigosos o

Cuadro 8. Forma e indumento de los folíolos en las especies del género *Ateleia* en México y Centroamérica.

Especie	Forma de los folíolos basales	Forma de los folíolos laterales	Forma del folíolo terminal	Indumento
<i>A. arsenii</i>	ovados a ovado-elípticos	ovados, ovado-oblongos a ovado-elípticos	ovado, ovado-oblongo a ovado-elíptico	pubescente por el haz, tomentosos por el envés,
<i>A. mcvauhii</i>	ovados	ovados	ovado a elíptico-lanceolado	glabrescente por el haz, cespillo pubescente por el envés
<i>A. herbert-smithii</i>	ovados	ovados	ovado-lanceolado a elíptico	glabros por el haz y estrigulosos por el envés
<i>A. martinezii</i>	ovados	ovados	lanceolado	glabros por el haz, estrigulosos a estrigosos por el envés
<i>A. tomentosa</i>	ovados	ovados	elíptico	glabros por el haz, tomentosos por el envés
<i>A. sousae</i>	ovados a ampliamente ovados	elípticos a oblongo-elípticos	elíptico	pubescentes o glabros cuando viejos por el haz, pubescentes a tomentulosos por el envés
<i>A. truncata</i>	elípticos a oblongo-elípticos	elípticos a oblongo-elípticos a veces ovados	elíptico	puberulentos por el haz, densamente cespillo-pubescente por el envés
<i>A. nicaraguensis</i>	orbiculares a elípticos	elíptico	elíptico	glabros por el haz y muy esparcidamente estrigulosos por el envés
<i>A. hexandra</i>	orbiculares a oblados, a veces ovados	elípticos, raras veces oblongo-elípticos	elíptico a veces obovado u orbicular	glabros por el haz y el envés
<i>A. albolutescens</i>	obovados, ovado o elípticos, a veces suborbiculares	obovado, ovados o elíptico-obovados	obovado o elíptico	glabros por el haz, puberulentos a glabros por el envés
<i>A. cubensis</i>	obovados	obovados a obovado-oblongos	obovado	glabros por el haz y el envés
<i>A. tenorioi</i>	orbiculares a anchamente elípticos	elípticos	elíptico	glabros por el haz, tomentosos por el envés
<i>A. pterocarpa</i>	ovados	ovados, a veces oblongo-elípticos	elíptico	esparcidamente pubescente luego glabrescente por el haz, pubescentes a tomentosos por el envés
<i>A. glabrata</i>	ovados	ovado a ovado-lanceolados	elíptico	glabro por el haz y el envés
<i>A. chiangii</i>	ovados a anchamente ovados	ovados a ovado-elípticos	elíptico	esparcidamente estrigulosos por el haz, estrigulosos por el envés
<i>A. chicoasensis</i>	ovados a ovado-elípticos	elípticos, raras veces oblongo-elípticos	elíptico a obovado	esparcidamente cespillo pubescente por el haz, densamente pubescente por el envés
<i>A. insularis</i>	ovados	ovados a ovado-oblongos	ovado a elíptico	glabros por el haz, muy esparcidamente cespillo-pubescente por el envés
<i>A. standleyana</i>	ovados, suborbiculares rara vez oblados	ovados a ampliamente ovados o elípticos	elíptico, lanceolado, ovado, obovado u ovado-lanceolado	muy esparcidamente cespillo pubescente luego glabro por el haz, puberulentos a cespillo pubescentes por el envés

estrigulosos en el envés; un tipo de pubescencia similar está presente en *A. herbert-smithii*. El indumento pubescente está presente en varias especies y es muy conspicuo en *A. sousae* (debido al contraste de los tricomas pardos o pardo amarillentos sobre la superficie verde oscuro del folíolo); es también notorio en *A. mcvaughii*, en *A. truncata* y en *A. chicoasensis*. Finalmente, están las especies con indumento tomentoso, es decir, aquellas en las que los tricomas están dispuestos en una capa densa y llegan a entrelazarse, como *A. tomentosa*, *A. arsenii*, *A. pterocarpa* y *A. tenorioi*.

5.1.9 Venación

La venación de los folíolos es en todas las especies estudiadas, del tipo camptódromo-broquidódromo. Es decir, las nervaduras secundarias no terminan en el margen foliolar sino que forman arcos prominentes o fácilmente visibles. Aunque en algunas especies como en *A. albolutescens* y *A. cubensis* este carácter es algo inconspicuo, pues las nervaduras no son notorias. El ángulo formado por las nervaduras secundarias y la nervadura central es bastante similar en las especies de la región y varía desde los 40° hasta los 70° (Cuadro 7). Fuera de la región, se encuentran especies con folíolos que presentan nervaduras con ángulos de sólo 5° respecto a la nervadura media (como *A. salicifolia*). Aunque Barreto (1996) le confiere a este carácter gran importancia taxonómica, en las especies de la región las diferencias no son muy acusadas y se considera que, al menos en la zona de este estudio, no tiene gran importancia taxonómica, aunque si presenta alguna variación (Cuadro 7).

En todas las especies del género conocidas hasta hoy, la nervadura central es prominente por el envés e impresa (hundida) por el haz. Las nervaduras laterales o secundarias son usualmente poco notorias, a veces elevadas en la haz, como en *A. apetala* y ligeramente elevadas en el envés u oscurecidas por el indumento, cuando éste es muy denso, como en *Ateleia microcarpa* y *A. tomentosa*. Las nervaduras secundarias son usualmente rectas o ligeramente curvadas y el ángulo que forman con la nervadura central es una buena característica para distinguir algunas especies; esto es más acusado en las especies del Caribe. Por ejemplo, en *A. salicifolia*, las nervaduras secundarias usualmente forman un ángulo de 5° con la nervadura central y, en *A. apetala*, este ángulo es de 25° - 35° (-45°). En las restantes especies, este ángulo es de entre 45° y 65°. Las nervaduras terciarias usualmente son reticuladas en la mayoría de las especies. El retículo formado es denso y relativamente uniforme.

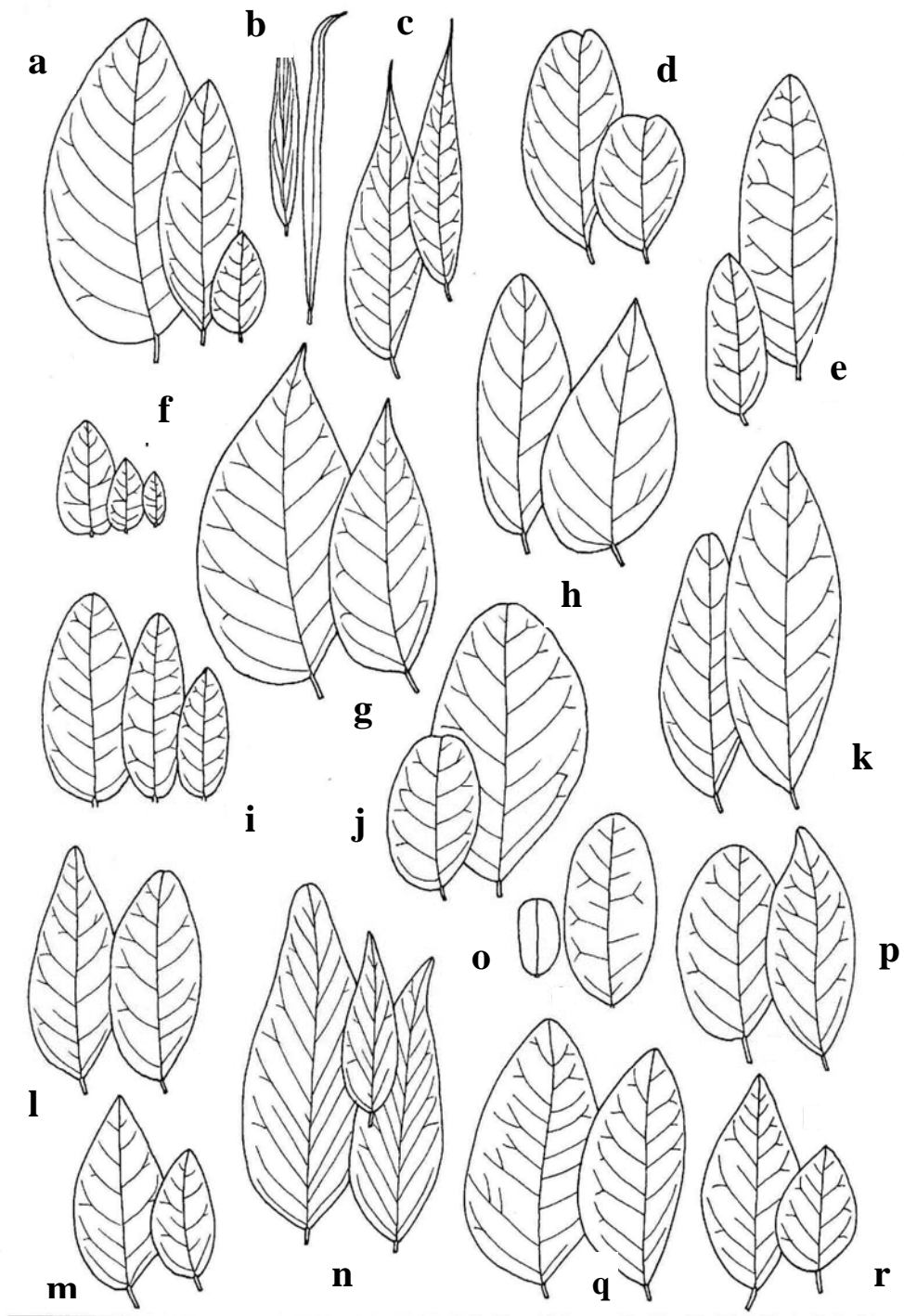


Fig. 8. Forma de los folíolos en diferentes especies de *Ateleia* **a.** *A. tomentosa*, **b.** *A. salicifolia* **c.** *A. glazioveana*. **d.** *A. truncata*. **e.** *A. venezuelensis*. **f.** *A. mcvaughii*. **g.** *A. herbert-smithii*. **h.** *A. insularis*. **i.** *A. arsenii*. **j.** *A. albolutescens*. **k.** *A. chicoasensis*. **l.** *A. chiangii*. **m.** *A. hexandra*. **n.** *A. apetala*. **o.** *A. microcarpa*. **p.** *A. guaraya*. **q.** *A. pterocarpa*. **r.** *A. popenoei* (tomado de Ireland, 2001).

Algunas especies (*A. microcarpa* y *A. glazioveana*) tienen folíolos con márgenes fuertemente revolutos, es decir, el margen del folíolo está fuertemente enrollado hacia el envés. Algunas veces los márgenes de los folíolos están sólo muy ligeramente curvados sin llegar a enrollarse hacia la superficie inferior. En este estudio, eso no se ha considerado como revoluto. Esto ocurre en *A. cubensis*, *A. pterocarpa* y *A. popenoei*.

5.1.10 Patrones de vascularización del pecíolo

Aparentemente el arreglo los haces vasculares del pecíolo es de tres trazas lagunares. *Ateleia arsenii* y *A. mcvaughii* tienen trazas agrupadas en tres haces libres similares a los observados en *Calia secundiflora* (Gomez-Ortega) Yakovlev. Las demás especies presentan los tres haces vasculares separados pero ordenados en forma de “U”. Este carácter, debido a su consistencia, podría tener gran valor taxonómico (Fig. 7)

5.1.11 Estípulas y estipelas

Aunque autores como Mohlenbrock (1962) y Rudd (1968) reportan en sus descripciones genéricas la ausencia de estípulas o la reducción a pequeños mechones de tricomas, la presencia de estos mechones no se detectó en ninguna de las especies en el área de estudio; probablemente, debido a que las muestras de herbario, normalmente son de individuos con flores y/o frutos; por lo tanto, con hojas maduras. Ni siquiera se observó la presencia de cicatrices estipulares que evidencien la existencia, aunque en forma breve, de estas estípulas. Muy recientemente (abril de 2005) se colectaron ejemplares con ramas muy inmaduras de *Ateleia tomentosa* (*J. Linares et al.* 8528, 8529, 8530 [EAP, MEXU]) que tenían mechones muy pequeños de tricomas, pero este dato necesitaría confirmarse observando y colectando hojas en estadios muy inmaduros en las demás especies. La ausencia de estípulas es muy rara en Leguminosas, tanto en Caesalpinoideae como en Papilionoideae. Sin embargo, sí son comunes las estípulas tempranamente deciduas.

Las estipelas son aún más raras en *Ateleia*; anteriormente nadie las había notado; Mohlenbrock (1962), explícitamente indicó su ausencia en todas las especies del género. La existencia de las estipelas no ha podido comprobarse en ninguna especie, salvo en *A. glazioveana*, de la cual, al menos los ejemplares examinados por el autor, sí las presentan. Algunos ejemplares (y sorpresivamente sólo algunos duplicados!) tienen estipelas, pero esto parece ser la excepción y no la regla. Las estipelas, cuando presentes, son diminutas y

lineares, en la base del peciólulo. Presentan sólo dos o tres apéndices triangulares, diminutos, de menos de 1 mm de largo, usualmente pubescentes. Las estipelas, aunque esporádicamente, se han observado en otras tres especies de *Ateleia*, pero también son muy raras e inconspicuas y, lo más importante, no son constantes, no se observan sino en sólo unos cuantos ejemplares, es muy probable que sean tempranamente deciduas. *Ateleia mcvaughii* ocasionalmente porta estipelas lineares muy pequeñas, de 0.5 mm de largo, las cuales subtienden al folíolo. En *A. venezuelensis* (fuera del área de estudio) se pudieron observar en un solo ejemplar (Fernández 9664, K) estipelas subuladas de 1.5 a 2 mm de largo, tamaño relativamente grande, para el género. Adicionalmente, se pudo observar algunos grupos de tricomas a modo de estipelas en un solo ejemplar de *A. mcvaughii* (Linares 4436, MEXU), pero no se observaron en otros ejemplares de esa misma especie y de esa misma localidad.

5.1.12 Pecíolo y raquis

El pecíolo puede ser terete o canaliculado en la parte adaxial, siendo un carácter muy constante y, por lo tanto, de importancia taxonómica. De las especies estudiadas solo dos, *A. arsenii* y *A. mcvaughii* presentan pecíolos y raquis canaliculados en la cara adaxial, las demás especies los tienen teretes o, raramente, semiteretes. En general el raquis es de dos a cuatro o cinco veces más largo que el pecíolo, a excepción de *A. albolutescens* que presenta un raquis casi igual al pecíolo.

5.1.13 Inflorescencias

La unidad básica de inflorescencia en el género es el racimo. Las inflorescencias de *Ateleia*, subgénero *Ateleia*, con excepción de *A. martinezii*, son racimos muy densos, casi como los de *Lysiloma* (Fig. 9), mientras que en *A. arsenii* y *A. mcvaughii* (subgénero *Ruddia*) son racimos más esparcidos, no tan densos relativamente con pocas flores por inflorescencias usualmente menos de 50 (Fig. 10), es decir, son relativamente paucifloras; las flores están siempre más juntas y más densas que aquellas del subgénero *Ruddia*, mientras que en *A. chicoasensis*, el número de flores por inflorescencia puede ser de entre 150 y 200 o aun más.

La distribución de las flores en el racimo es básicamente espiralada, aunque en

algunas especies como *Ateleia hexandra* se pueden observar algunas flores agrupadas en forma similar a un verticilo, formado por el acortamiento de los entrenudos. En la gran mayoría de las especies, los racimos son de apariencia densa y cilíndrica, con las flores uniformemente distribuidas por todo el raquis. Las excepciones son las inflorescencias masculinas de *A. martinezii* y las masculinas y femeninas de *A. arsenii* y *A. mcvaughii*, en el área de estudio, y *A. glazioveana* de Brasil y Argentina, que presentan racimos relativamente laxos y con pocas flores, aunque siempre distribuidas por todo el raquis. El número de flores por inflorescencia es muy variable, desde 20-50 flores por inflorescencia en *A. martinezii*, hasta varios cientos o miles reportados por Janzen (1989) para *A. herbert-smithii* en Costa Rica. Las inflorescencias con muchas flores son la regla y están presentes en la mayoría de las especies.

Por su ubicación en las ramas, las inflorescencias se agrupan en dos categorías: 1) las que siempre son axilares y 2) las que son axilares y terminales. Sólo *A. albolutescens*, *A. herbert-smithii*, *A. tenorioi* y *A. tomentosa* tienen inflorescencias axilares y terminales (Cuadro 9). *Ateleia tenorioi* usualmente tiene inflorescencias estaminadas en panículas, tanto las terminales como las axilares, pero las pistiladas siempre son racimos axilares. Mientras que *A. herbert-smithii* tiene inflorescencias estaminadas y pistiladas tanto racimos como panículas. *Ateleia tomentosa* ocasionalmente tiene inflorescencias estaminadas panículas y muy raramente las pistiladas, que casi siempre son racimos. Todas las demás especies tienen inflorescencias estaminadas y pistiladas axilares (Cuadro 9). Además, este gran grupo de especies comúnmente, presentan inflorescencias panículas aunque sea en unas cuantas ramas o inflorescencias. Por otro lado, las inflorescencias pistiladas de *Ateleia standleyana*, que generalmente son racimos axilares, ocasionalmente pueden ser panículas.

Cuadro 9. Tipos de inflorescencias, ubicación, tamaño de las flores y número de estambres en las especies del género *Ateleia* en México y Centroamérica

<i>Especie</i>	<i>Inflorescencias estaminadas</i>	<i>Inflorescencias pistiladas</i>	<i>Ubicación. A: Axilares o T: Terminales</i> ♀: <i>Inflorescencias pistiladas</i> ♂: <i>inflorescencias estaminadas</i>	<i>Tamaño de la flor (mm)</i>	<i>Número de estambres (estaminodios)</i>
<i>A. albolutescens</i>	Panículas y racimos	Racimos	A (♀), T (♂)	7 a 9	10(10)
<i>A. arsenii</i>	Racimos y racimos	Racimos	A	10 a 15	10(10-18)
<i>A. chiangii</i>	Racimos	Racimos	A	5-5.5	6(6)
<i>A. chicoasensis</i>	Racimos	Racimos y panículas (raras)	A	6-7.5	8-10(8-10)
<i>A. cubensis</i>	Racimos	Racimos	A	7 a 9	10(10)
<i>A. glabrata</i>	Racimos	Racimos	A	Desconocido	Desconocido
<i>A. herbert-smithii</i>	Panículas y racimos (raros)	Panículas y racimos	T	6 a 9 (-11)	10(10)
<i>A. hexandra</i>	Racimos	Racimos	A	5	6(6)
<i>A. insularis</i>	Racimos	Racimos	A	7 a 9	8-10 (8)
<i>A. martinezii</i>	Racimos	Racimos	A	10	10(10)
<i>A. mcvaughii</i>	Racimos	Racimos y panículas (raras)	A	10 a 13	10(12-28)
<i>A. nicaraguensis</i>	Panículas y racimos	Desconocidas	A	5	10(10)
<i>A. pterocarpa</i>	Panículas y racimos	Panículas y racimos	A	6 a 8	10(10)
<i>A. sousae</i>	Desconocidas	Racimos	A	6	10(10)
<i>A. standleyana</i>	Panículas	Panículas	A	7.5 a 9	8-10(10-12)
<i>A. tenorioi</i>	Panículas		A(♀), T(♂)	5 a 6	10(8-10)
<i>A. tomentosa</i>	Panículas	Racimos y panículas (raras)	A(♀), T (♂)	5.5 a 9	10(10)
<i>A. truncata</i>	Panículas	Racimos y panículas (raras)	A	7	8(8-10)



Fig. 9. Inflorescencia multiflora en forma de racimo denso de *A. cubensis* (Álvarez *et al.* 3399, HAJB; holotipo de *A. cubensis* var. *marianensis* Barreto).

A. martinezii tiene inflorescencias masculinas y femeninas en racimos axilares pero los racimos nacen con el brote nuevo antes del inicio de la estación lluviosa y florecen antes de que las hojas hayan completado su desarrollo. Este brote se origina a partir de una yema axilar de un brote del año anterior. Una vez que los racimos florales están desarrollados, el ápice de la rama se seca (Fig. 11), rompiéndose de esa manera cualquier dominancia apical y garantizando el crecimiento simpodial. Las implicaciones adaptativas de este mecanismo de crecimiento se desconocen, pero podrían estar relacionadas con algún tipo de protección contra la herbivoría o contra la deshidratación, pues las yemas que originan las nuevas ramas permanecen protegidas primero por los pulvínulos y cuando las hojas caen por una membrana papirácea (Figs. 6c y 7c), que las cubre hasta que reinician el crecimiento. En un sentido amplio, todo este brote podría interpretarse como una “sinflorescencia”, que sería en este caso del tipo “frondoso”, pues las hojas subyacentes de cada racimo son nomófilas.

Se ha reconocido la ausencia de términos apropiados para describir los tipos de inflorescencias. Una de las alternativas usadas por algunos autores es la terminología de Troll (1964-1969) y Weberling (1989, 1989a). Pero esta terminología es muy compleja y relativamente poco usada. El tipo básico de ramificación en las inflorescencias de las Leguminosae es el “racimo (plebotrio) heterotético doble (o múltiple)” en el sentido de Troll (Weberling, 1989a). Esto implica que su morfología sigue el tipo politético, es decir, aquél en que la inflorescencia principal no termina con una flor (Fig. 12).



Fig.10. Inflorescencias paucifloras de *A. martinezii*. **a.** inflorescencia. **b.** brote floral mostrando los racimos que aparecen con las hojas muy jóvenes **c.** detalle de un racimo. Flores estaminadas en los tres casos.



Fig. 11. Ramas marcadamente simpodiales de *A. tomentosa* mostrando: **a.** El crecimiento del año anterior (color gris oscuro) y las nuevas ramas de la temporada actual de crecimiento. **b.** Detalle de la rama joven pero completamente desarrollada mostrando el lugar donde estaba la yema apical (flecha). Ambas fotografías tomadas de *J. Linares s.n.*, EAP



Fig. 12. Inflorescencias de *A. martinezii* (J. Linares 11217, EAP) mostrando el ápice con varias flores terminales y el ápice "truncado" (politélico) en el sentido de Weberling (1989).

Como se indicó en el capítulo de las ramas, las inflorescencias se ajustan a dos tipos principales, el primero es el "racimo heterotético doble" que consiste en una inflorescencia de aspecto paniculado con un racimo terminal o florescencia principal; este racimo puede estar precedido de racimos laterales, los cuales a su vez generalmente están precedidos de otras florescencias laterales compuestas, llamadas paracladias, que en conjunto forman una estructura llamada sinflorescencia. Debido a que las hojas subyacentes a las paracladias (o racimos laterales) son iguales a las hojas normales de otras partes de la planta, este tipo de inflorescencia es frondosa. Las inflorescencias de este tipo están presentes en las especies de la sección *Tomentosa* y se llaman en este estudio "ramas florales de crecimiento marcadamente simpodial" (Fig. 13 a, Cuadro 6, en el capítulo de ramas florales).

Las demás especies tienen inflorescencias axilares, que siguiendo el esquema propuesto por Weberling (1989), serían sinflorescencias politélicas truncadas. En este tipo de inflorescencia todas serían laterales o "axilares", llamadas aquí ramas florales de crecimiento marcadamente monopodial (Fig. 13 b); a veces se observa un mayor desarrollo o complejidad en las inflorescencias laterales más alejadas del ápice, llamadas paracladias

largas, lo cual se manifiesta en la aparición de racimos laterales, cerca de la base del raquis con dos pequeñas brácteas en la base hacia el lado abaxial (Fig. 14). Estas inflorescencias se llaman comúnmente panículas.

El racimo heterotético compuesto indica que, además de los racimos laterales, también hay racimos terminales. Algunos autores como Weberling (1989), reservan el término panícula sólo para las inflorescencias monotéticas, es decir, aquéllas que son terminales sin racimos laterales. En la terminología de Weberling el “hypopodium” es equivalente al pedúnculo en la terminología tradicional (Nieto Feliner, 1995).

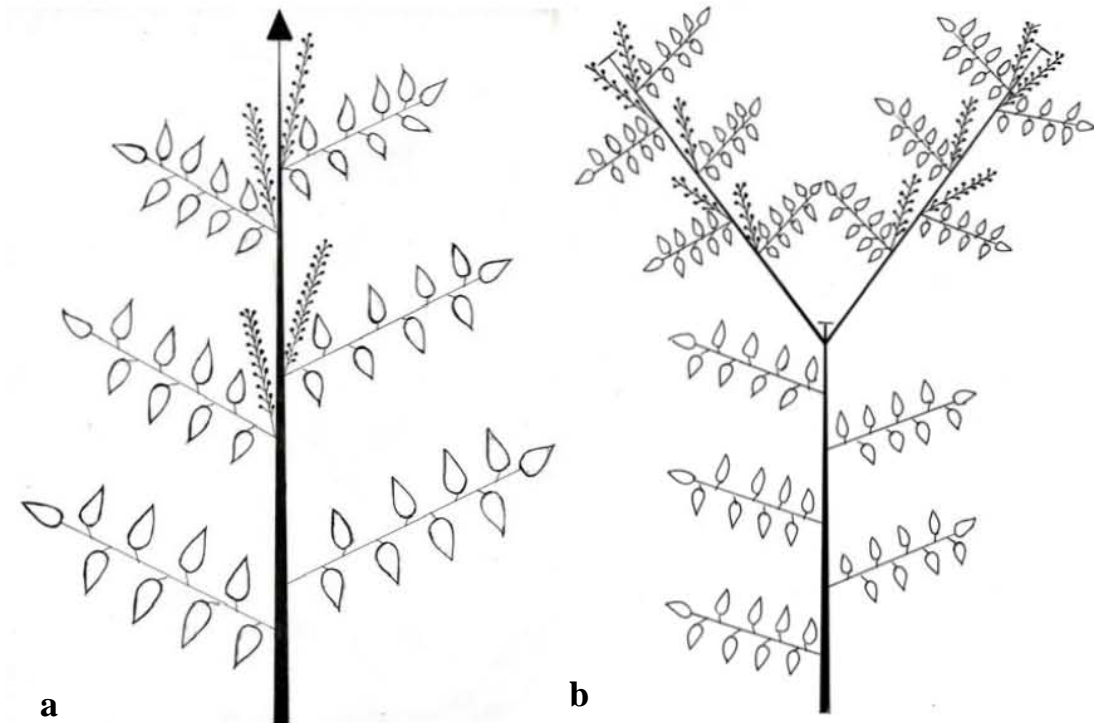


Fig.13. Diagrama de las ramas florales. **a.**marcadamente simpodiales, con la parte de la rama sin flores representado el crecimiento de la temporada anterior y las dos ramas subapicales que portan las flores representado el crecimiento de la presente temporada de floración; **b.** Diagrama de las ramas florales monopodiales representado el crecimiento, en este caso continuo, con las partes que portan las flores representado el crecimiento de la presente temporada de floración. El crecimiento aquí continúa sobre el mismo eje.

Las inflorescencias, en sus unidades principales, son muy densas, con muchas flores distribuidas en forma espiralada en todas las especies, con excepción, quizá de *A. martinezii*.

5.1.14 Botones florales

Los botones en *Ateleia* son globosos, turbinados o en forma de vejiga. El cáliz se abre por una abertura redonda apical, la cual se expande conforme comienza a crecer, presionado por el crecimiento hacia afuera del pétalo (Fig. 10, 12). El único pétalo existente, forma un capuchón sobre al androceo y gineceo, sellando la abertura del cáliz. Cuando el cáliz se abre, se ensancha y toma una forma desde cupular hasta casi pateliforme (*A. tenorioi*, *A. martinezii*) y el pétalo es revoluto, reflexo y deja completamente expuestos al androceo y al gineceo (Fig. 10).

5.1.15 Brácteas florales y bractéolas

Cada flor tiene una sola bráctea floral subyacente en la base de cada pedicelo, en la mayoría de las especies esta brácteas es deltoide o triangular de 1 a 2 mm de largo y de menos de 1 de ancho, densamente pubescente. En *A. arsenii* y *A. mcvaughii* (subgénero *Ruddia*) la bráctea es angostamente deltoides (Fig. 15, 16) y en *A. glazioveana* es distintivamente subulada. En todas las especies del subgénero *Ateleia* las brácteas son encorvadas hacia arriba. En las especies del subgénero *Ruddia* podría describirse como patente. Hasta el momento no se han observado bractéolas en ninguna de las especies del género.



Fig. 14. Ejemplar de herbario de *Ateleia standleyana* (Linares et al. 4495, MEXU) mostrando las inflorescencias femeninas claramente panículas (flecha).

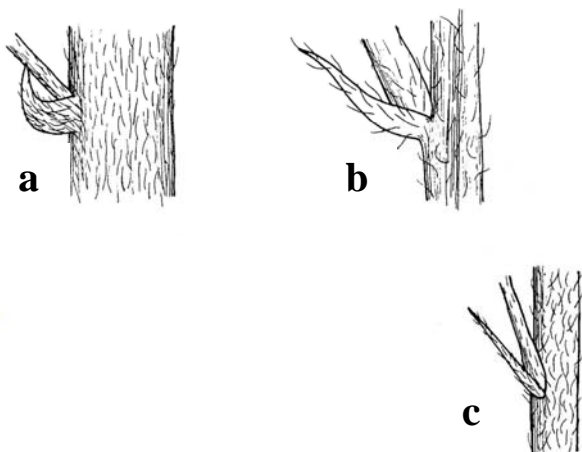


Fig. 15. Tipos de Brácteas. **a.** *A. venezuelensis* **b.** *A. arsenii*, **c.** *A. glaziovena*. Tomado de Ireland 2001. **d.** Detalle de una inflorescencia de *A. martinzii* (J. Linares s.n. (EAP)) mostrando las brácteas del tipo deltoide muy pequeñas.

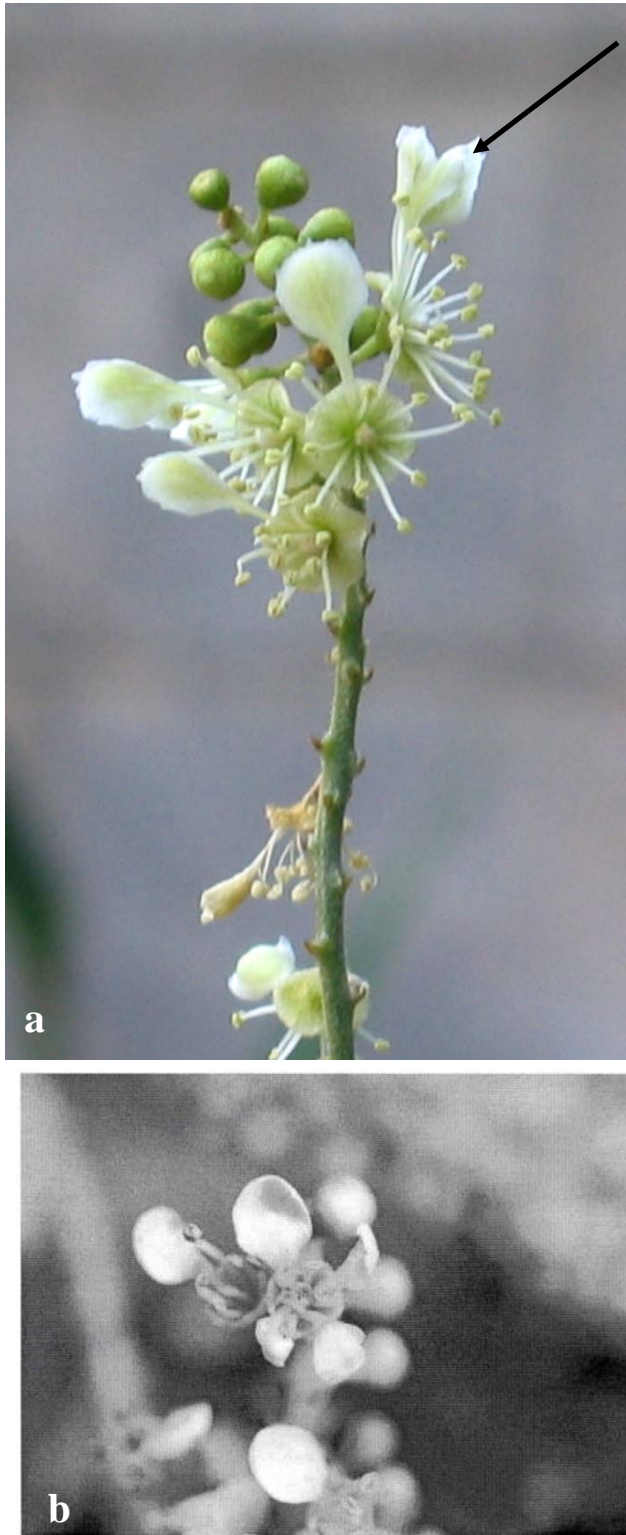


Fig. 16. Flores anormales de *Ateleia*. **a.** *Ateleia martinezii* con dos pétalos (flecha) y **b.** Flor de *Ateleia chicoasensis* con 4 pétalos. **b** tomada de Ireland 2001.

5.1.16 Flores

Las flores presentan una gran uniformidad en arreglo y disposición general de sus partes. Las mayores variaciones se observan en el tamaño y en el número de los estambres, así como en el indumento del ovario. Las flores son, generalmente, de tamaño pequeño, desde c. 5 mm (incluyendo el pedicelo) en *Ateleia hexandra*, que probablemente tenga las flores más pequeñas del género, hasta 11-16 mm en *A. arsenii*, pasando por tamaños intermedios en las demás especies (Cuadro 9). Las medidas son desde la base de la flor hasta el ápice del pétalo.

Las flores en todas las especies del género son de simetría bilateral. Aunque la dioecia es común a todas las especies, no hay dimorfismo sexual marcado en las flores. Las principales diferencias son en lo relativo al tamaño de los estambres, los cuales son más largos y robustos que los estaminodios. Esto es notorio sólo si se dispone de ejemplares estaminados y pistilados al momento de analizarlos. En *A. martinezii* y *A. tomentosa*, el pétalo es ligeramente menos cocleado y más pequeño en las flores estaminadas que en las pistiladas, lo cual coincide con lo observado por Janzen (1989) en *A. herbert-smithii*, especie del mismo grupo o sección que las dos anteriores.

5.1.17 Cáliz

El cáliz es de forma turbinada, cupular, campanulada o subpateliforme (Fig. 17), siendo difícil a veces, describirlo adecuadamente, pues en el caso de las flores pistiladas aumenta ligeramente de tamaño y se expande en los bordes conforme la flor pasa de antesis a formación de fruto; cuando el fruto está completamente formado, el cáliz tiene comúnmente una apariencia más ondulada en los bordes y es más ancho que largo. A pesar de las dificultades en asignar una forma que describa adecuadamente al cáliz, éste varía poco dentro de una misma especie, siendo por lo tanto un carácter importante. La coloración es verde o verde-amarillenta y está cubierto de tricomas pardo o pardo-amarillento.

Durante el desarrollo ontogénico de las flores, el cáliz posee en una etapa muy temprana, los 5 lobos separados, pero éstos se fusionan rápidamente, por un crecimiento intercalar entre ellos, de manera que cuando la flor está desarrollada, no puede distinguirse ningún lobo o diente en la mayoría de la especies (Tucker, 1991). Esto corresponde con

observaciones hechas en *A. herbert-smithii* (subgénero *Ateleia*). Probablemente en las especies del subgénero *Ruddia* no sea exactamente igual, pues en esas especies se pueden observar pequeños dientes en el cáliz. Después, durante el desarrollo de la flor, el cáliz va formando una abertura circular muy simétrica, la cual se va agrandando conforme el pétalo y los estambres o estaminodios se desarrollan y aumentan de tamaño. Sin embargo, el cáliz nunca llega a partirse, como sí ocurre en otros géneros del grupo Swartzieae (en el sentido de Polhill, 1994), que se consideran muy cercanos a *Ateleia* como *Swartzia* y *Bocoa*.

Las excepciones son *A. arsenii* y *A. mcvaughii*, en las cuales se pueden distinguir, aunque son muy inconspicuos, 5 lobos o dientes muy pequeños. La ontogénesis floral de estas especies no se ha estudiado, pero debido a la presencia de estos lobos, su estudio podría arrojar interesantes resultados. En general, las flores pistiladas presentan cáliz más ancho y más corto que los de las flores estaminadas. Cuando el ovario comienza a desarrollarse, el cáliz se desprende desde una línea de abscisión y, como el ovario ya se ha expandido, queda prendido alrededor del pedicelo como una especie de anillo o pequeño collar alrededor del fruto.

5.1.18 Corola

La corola consta generalmente de un solo pétalo, variando desde 3-4 mm de largo en *A. hexandra*, hasta los 11-16 mm de largo en *A. arsenii*. Las especies con pétalos pequeños (3 a 4 mm de largo), serían además de *A. hexandra*, *A. chiangii* y *A. microcarpa* fuera del área de estudio. Dentro de las especies con pétalos medianos (5 a 10 mm de largo) se tendrían a *A. tomentosa*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii*, *A. sousae*, *A. truncata*, *A. nicaraguensis*, *A. albolutescens*, *A. cubensis*, *A. pterocarpa*, *A. glabrata*, *A. chicoasensis*, *A. insularis* y *A. standleyana*. Mientras que en el extremo de los pétalos grandes (de 10-15 mm) se tendrían a *Ateleia arsenii* y *A. mcvaughii*. El pétalo es siempre unguiculado y profundamente cuculiforme en su parte laminar, con la mitad distal erosa, crenada o crenulada en las especies arbóreas del subgénero *Ateleia*. En las especies arbustivas (subgénero *Ruddia*) el pétalo posee una uña más corta y mucho más delgada, la lámina es, desde flabeliforme hasta oblonga o deltoide y de apariencia laminar, y aunque también llega a ser reflexo, nunca es cocleado como en las especies del subgénero *Ateleia*. Normalmente los pétalos cocleados son muy reflexos, esta posición le confiere una apariencia muy particular, como de una cuchara sopera. Dentro del pétalo sobresalen, a

veces, unas estructuras o abultamientos en el centro, que son distintas de las impresiones provocadas por la presión ejercida por los estambres o estaminodios al crecer (Fig. 18) y que poseen cuerpos esféricos en su interior; la verdadera función de estos cuerpos se desconoce. Los abultamientos mencionados podrían ser osmóforos. De ser así, éstos podrían ser los responsables del aroma que presentan todas las flores, especialmente las masculinas, en este género. La superficie externa del pétalo es glabra en casi todas las especies, a excepción de *A. arsenii*, en la que es pubescente, con pelos muy notorios. Ocasionalmente, los pétalos de algún individuo de otras especies presentan algunos tricomas muy pequeños, pero éstos están ubicados siempre en la superficie adaxial (Fig. 18). *Ateleia* y *Cyathostegia* tienen un solo pétalo, color crema, blanquecino o blanco verdoso, ubicado dorsalmente al ovario y opuesto a la bráctea floral. Esto concuerda con la posición ocupada por el estandarte o vexilo en las Papilionoideae. La presencia de flores con un solo pétalo también ocurre en 8 de los 17 géneros de la tribu Swartzieae (*Ateleia*, *Cyathostegia*, *Swartzia*, *Bobgunnia*, *Trischidium*, *Bocoa*, *Candolleodendron* y *Amburana*). Los autores que han trabajado aspectos ontogénicos no han observado iniciación de ningún otro pétalo aun en las etapas más tempranas del desarrollo ni en *Ateleia*, ni en *Cyathostegia* (Tucker, 1990).

Ocasionalmente algunos individuos producen flores con más de un pétalo. En estos casos la posición de estos pétalos varía. A veces se inician dos pétalos en la misma posición, de manera que uno está justamente al interior del otro. En algunos casos, como en *Ateleia chicoasensis* (Fig. 16), algunas flores tienen un pétalo (o varios) laterales más pequeños. A veces el pétalo secundario está situado a 90° del estandarte, mientras que en otros casos, el pétalo secundario está opuesto al estandarte o vexilo (*Linares 4455, 4457*). En forma adicional se observaron flores con cuatro pétalos en posición uniforme alrededor de la flor (*Linares et al. 4457*). Normalmente, las flores poseen un solo pétalo, en muy pocas excepciones se han observado flores con más de uno, pero se consideran como anormales.



Fig. 17. Inflorescencia estaminada de *A. martinezii* **a.** Parte florífera de un racimo; **b.** Detalle de la misma inflorescencia mostrando el cáliz subpateliforme.

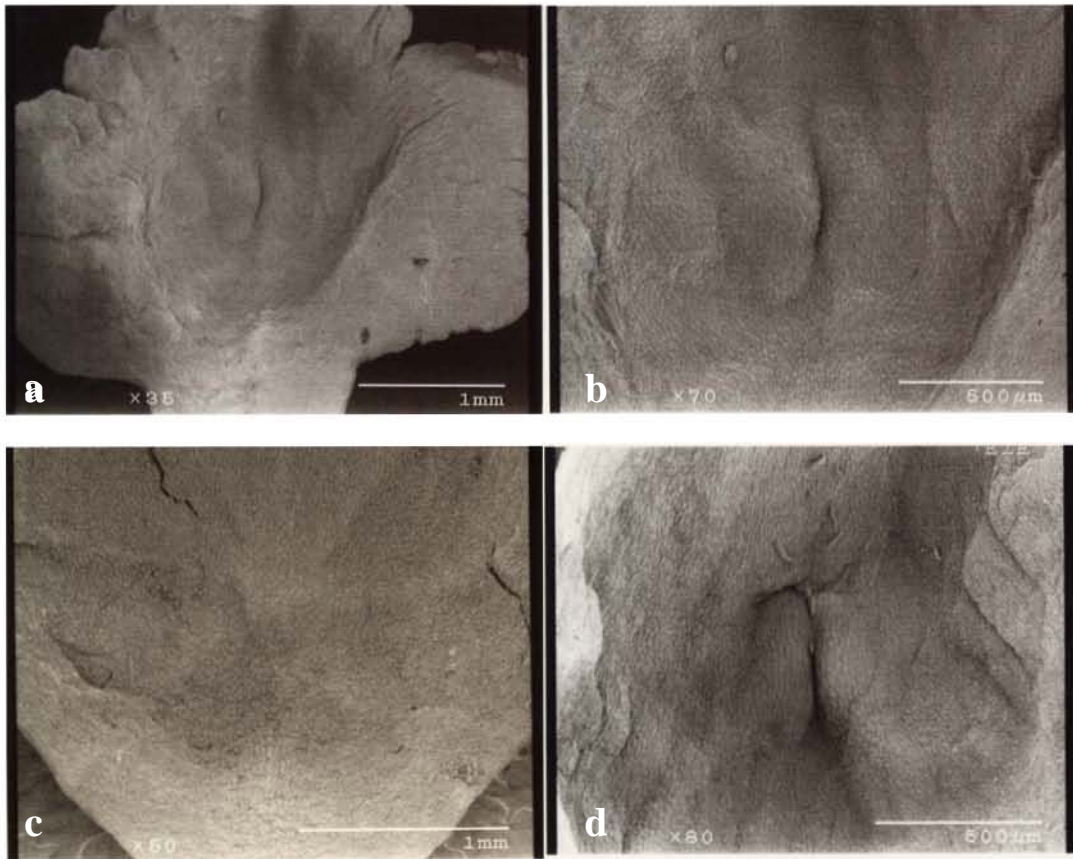


Fig. 18. Detalles de pétalos de *Ateleia*. **a.** Pétalo de *A. standleyana* (Linares 4495 (MEXU)) y **b.** Acercamiento del mismo mostrando las impresiones de las anteras. **c.** Pétalo de *A. tenorioi* (Linares et al. 4465(K, MEXU) mostrando el patrón de impresiones de las anteras **d.** Pétalo con tricomas de *A. cubensis* (Cabrera 855 (MEXU)).

5.1.19 Androceo

El androceo consta generalmente de 6, 8 ó 10 estambres fértiles (Cuadro 9); las variaciones impares de esos números se consideran como anomalías. Los estambres son exertos y arqueados hacia fuera. Algunos autores (Rudd, 1968; Tucker, 1989, 1990) reconocen dos verticilos, basándose en las diferencias en tamaño y en la ubicación alternada de éstos. En este estudio se reconocen esos dos verticilos. Comúnmente, los estambres de un mismo verticilo son del mismo tamaño y difieren notablemente de los del otro verticilo. Aunque, a veces, especialmente cuando las flores presentan números impares, es difícil asignar el o los estambres adicionales a determinado verticilo. Los filamentos son delgados y de color blanquecino. Sólo dos especies, *A. chiangii* y *A. hexandra*, tienen estambres relativamente gruesos y de colores más vivos; adicionalmente, sólo estas dos especies tienen, casi sin excepción, flores con 6 estambres. Las anteras son oblongas a elipsoides o subglobosas, dorsifijas, versátiles y con dehiscencia lateral extrorsa. Casi todas las especies en la región presentan anteras amarillentas con excepción de *A. chiangii* que tiene anteras verdosas, y *A. hexandra*, que las tiene anaranjadas.

Ireland (2001), aunque informa que hay variabilidad en el número de estambres y/o estaminodios, ya sea entre especies o dentro de las especies, y a veces, aun dentro de una misma planta, reconoce el que éstos sí tienen un valor taxonómico. Asimismo, establece un número que en la mayoría de las especies está alrededor de 10, arreglados en un solo verticilo, pero con los números variando entre 6 (*A. hexandra* y *A. popenoei*) y doce (*A. herbert-smithii* y *A. pterocarpa*). A diferencia de Ireland (2001), en este trabajo sí se reconocen dos verticilos. En estas especies, el número de los estambres y estaminodios en las flores estaminadas y pistiladas es más o menos igual.

En el subgénero *Ruddia*, las especies son mucho más variables en este carácter, y esto está más relacionado con la dioecia, las plantas masculinas son consistentemente más constantes en el número de estambres, que usualmente son 10; mientras que las flores femeninas de *A. arsenii* tienen desde 10 hasta 20 estaminodios y las de *A. mcvaughii* desde 15 hasta 32 estaminodios.

5.1.20 Estaminodios

Los estaminodios están presentes en todas las flores femeninas y son fácilmente reconocibles por su apariencia delicada (en contraste con la apariencia robusta defértiles),

las anteras membranáceas y la ausencia total de polen en las tecas. Excepcionalmente los estaminodios son persistentes, ya que en la mayoría de los casos son rápidamente deciduos. Hay algunos casos en los cuales los estaminodios, especialmente los filamentos, son persistentes (marcescentes) es decir, permanecen adheridos al fruto, dando la impresión de que las flores son hermafroditas cuando se examina sólo material en fruto. Normalmente, los reportes de estambres variables en número están referidos con base en ejemplares que portan flores femeninas y por lo tanto son estaminodios. Aunque se ha podido constatar que algunas flores con estambres fértiles tienen un número también variable (Cuadro 9). Hasta el momento sólo se han observado flores hermafroditas en dos especies (*A. chicoasensis* y *A. sousae*) y en individuos jóvenes de *Ateleia herbert-smithii* (Janzen, 1989).

5.1.21 Ovario

El ovario es estipitado, con el cuerpo oblongo a suborbicular u obovado; en la sección *Tomentosa* es claviforme aunque esta apreciación puede estar enmascarada por la gran cantidad de tricomas que lo cubren. Las especies de esta sección tienen un ovario tomentoso o viloso, las de las otras secciones sólo son pubescentes en el estípite y en el borde abaxial del ovario y, a veces, cerca del estigma. Sólo *A. chiangii* y *A. hexandra* tienen ovario completamente glabro. El ovario tiene normalmente dos óvulos, de los cuales sólo uno forma semilla (Janzen, 1989). El estigma es sésil, de apariencia peltado; en realidad en algunas especies como *A. standleyana*, es basifijo y se dobla hacia delante sobre el cuerpo del ovario, dando así la apariencia de ser peltado (Fig. 19). El estigma es de forma orbicular o suborbicular, ligeramente ensanchado como un pequeño domo y de apariencia friable en estado fresco.

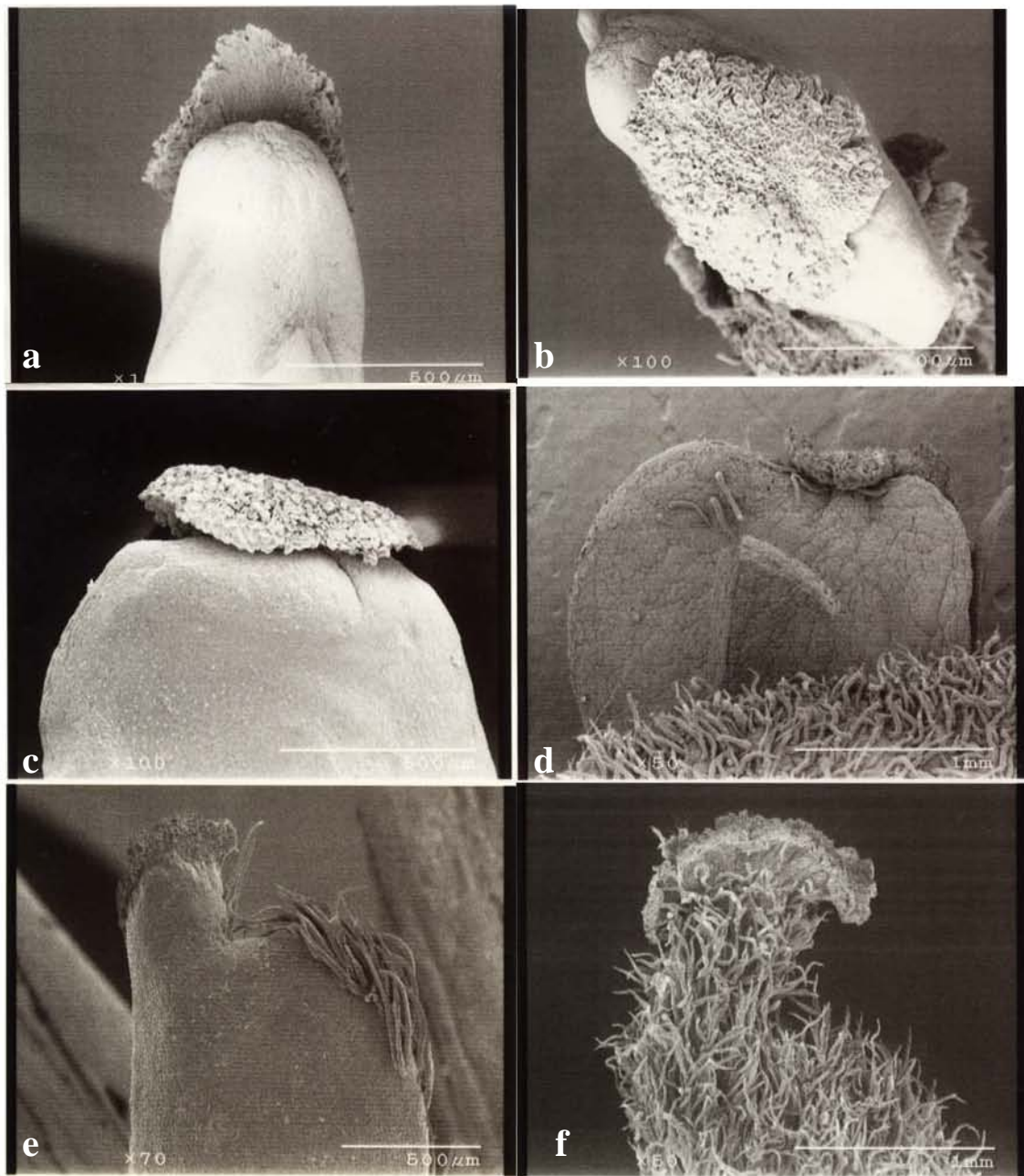


Fig. 19. Tipos de ovarios de *Ateleia*. **a.** Vista abaxial desde abajo del ovario de *A. hexandra* (J. Linares y P. Tenorio 4554, MEXU); **b.** Vista superior del ovario de *A. hexandra*; **c.** Vista lateral. del ovario de *Ateleia tenorioi*; **d.** Vista lateral del ovario de *A. tenorioi* (Linares et al. 4465, MEXU); **e.** vista lateral del ovario de *Ateleia mcvaughii* (Linares et al. 4204, MEXU); **f.** Vista lateral del ovario de *Ateleia arsenii* (González-Medrano 5336, 5342, MEXU).

El estípite es de ca. 1 mm de largo y puede ser glabro o pubescente. Ireland (2001), considera al indumento del estípite, independiente del indumento del ovario, ya que a veces el estípite es pubescente y el ovario es glabro como en *A. arsenii*. En las especies de la sección *Tomentosa*, ambos son variadamente pubescentes.

5.1.22 Rudimento pistilar

En las flores femeninas se puede observar, con lupa de poco aumento, un rudimento pistilar muy pequeño, a veces diminuto e imperceptible a simple vista, puede ser filiforme, baciliforme, subclaviforme o hasta oblongo, pero de dimensiones mucho menores que los de un pistilo fértil, el rudimento estigmático es normalmente atrofiado y muy reducido en tamaño (Tucker, 1989; Janzen, 1989).

5.1.23 Legumbre

La legumbre en *Ateleia* se ha descrito como samaroide de forma general suborbicular o semiorbicular, monosperma. El fruto tiene en efecto una apariencia externa y general samaroide debido a la presencia de un ala adaxial y de una región soldada en el margen abaxial en la mayoría de las especies. La apariencia general es de una legumbre suborbicular, muy comprimida lateralmente, casi aplanada, fuera de la cámara seminal. Todas las especies presentan frutos indehiscentes. En las especies del subgénero *Ruddia* son coriáceos, casi leñosos y no presentan una región soldada translúcida; en cambio, las especies del subgénero *Ateleia* son cartáceas a subcoriáceas y tienen una región soldada translúcida visible al observar los frutos contra una fuente de luz; esta característica sería una sinapomorfia para las especies de este subgénero. En algunos casos esta región soldada es muy conspicua (Fig. 20) mientras que en otros es menos perceptible. Ireland (2001) llama a esta región ala inferior (o “lower wing”). Sin embargo, en este trabajo se prefiere usar el término “región soldada translúcida” porque ésta no se prolonga más allá de una sutura sino está más bien hacia adentro de la sutura a diferencia del ala de la sutura dorsal, la cual sí se prolonga más allá de dicha sutura.

En el presente trabajo se consideran dentro del fruto las siguientes partes:
Estípite: es el pie o parte que está ubicada entre la articulación (base del cáliz) y la región ensanchada o cuerpo del fruto. A veces es difícil acotar el límite superior de esta estructura, especialmente cuando la base del cuerpo del fruto es decurrente. En esos casos se considera

el límite como la intersección de las líneas imaginarias prolongadas de los dos márgenes del cuerpo. El estípite es filiforme, cilíndrico (4-15 mm de largo).

Cuerpo del fruto: que va desde la unión de la base o intersección de dos líneas imaginarias resultantes de la prolongación de los bordes hasta punto más extremo del lado ventral, pues al desarrollarse el fruto crece más este lado, quedando el estigma desplazado hacia el lado dorsal.

Ala: Es la prolongación del fruto más allá de la sutura dorsal, es muy notoria en el subgénero *Ateleia*, no así en el subgénero *Ruddia*.

Región soldada translúcida: es una región ubicada alrededor de la cámara seminal por el borde abaxial. Es perceptible al poner los frutos a trasluz; generalmente la reticulación es más densa hacia arriba de dicha región, dando las nervaduras una apariencia anastomosada. Sólo se observa en las especies del subgénero *Ateleia*; éste podría ser un paso más allá hacia una verdadera indehiscencia de los frutos, mientras que los frutos de *Ruddia* serían intermedios entre los completamente dehiscentes de *Cyathostegia* y los completamente indehiscentes de *Ateleia*.

La región estigmática: esta región no está ubicada completamente hacia el punto más extremo o más alejado del estípite del fruto, sino más bien trasladada hacia el borde adaxial por un crecimiento mayor del margen abaxial; dada su constancia entre las especies es un carácter de importancia taxonómica. En el subgénero *Ateleia*, a veces esta región se presenta como una hendidura, otras como un escote de forma de “v”. En el subgénero *Ruddia* el estigma no está insertado en el cuerpo del fruto (Fig. 20).

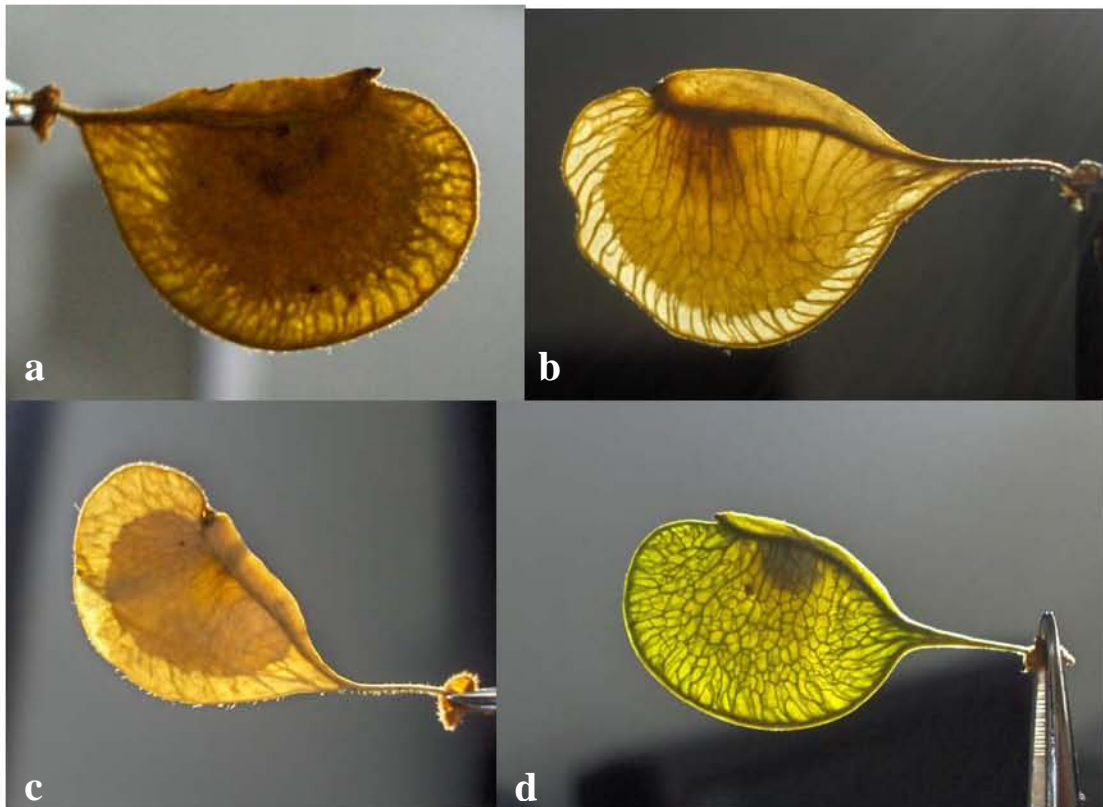


Fig. 20. Tipos de frutos de *Ateleia*; **a.** *A. sousae* (Linares y Guzmán 4294 (EAP)); **b.** *A. herbert-smithii* (J.J. Alán 01 (EAP)); **c.** *A. tenorioi* (J. Linares y P. Tenorio 4551 (EAP)); **d.** *A. mcvaughii* (J. Linares et al. 4204). **a, b y c** subgénero *Ateleia* con la región soldada translúcida muy notoria; **d.** Subgénero *Ruddia* con la región soldada ausente.

Nervación: La nervación del fruto había sido muy descuidada como fuente de caracteres informativos. Sin embargo, en este estudio se pudo observar que los agrupamientos en diferentes clados del trabajo de Ireland (2001) pueden ser apoyados por el tipo de nervaduras y por la consistencia de los frutos. Así, el grupo de especies llamado “Mesoamerican group” en ese trabajo, que coincide con la sección *Hexandra* de este trabajo, se puede agrupar por poseer frutos marcadamente nervados, de consistencia papirácea y de una coloración pajiza o lustrosa; estos frutos muestran una tendencia a descomponerse y romperse muy fácilmente, como se ha observado en *A. insularis*, *A. hexandra* y *A. chiangii*. Una especie de esta sección, *A. truncata*, tiene frutos (y semillas) notoriamente inflados que podrían estar adaptados para una dispersión por corriente de agua; sin embargo, con tan pocos individuos observados en esta especie es difícil probar esta aseveración. Las especies de la sección *Pterocarpa* tienen frutos muy oscuramente nervados, aun a trasluz, de consistencia subcoriácea a coriácea y de una coloración mucho más opaca. Las especies del subgénero *Ruddia* y las especies de las secciones *Tomentosa* o *Pterocarpa*, presentan frutos coriáceos o subcoriáceos y no muestran tendencia a desintegrarse fácilmente. En *Ruddia* los frutos son coriáceos a leñosos, marrones y opacos, mientras que en las especies de la sección *Hexandra*, pueden llegar a ser pajizos y hasta lustrosos. En todas las especies del subgénero *Ateleia* hay una ala más o menos conspicua a lo largo de la sutura ventral (llamada aquí región soldada translúcida, por ser fácilmente visible al poner los frutos con una fuerte luz por detrás o verlos a simple trasluz, Fig. 20). Esta región consiste en una parte soldada en la zona ventral, con las nervaduras anastomosadas y correspondería a la parte central de la hoja carpelar. Esta región está ausente en las especies del subgénero *Ruddia* y no se ha reportado en ningún otro género de Swartzieae.

El ancho del fruto fue tomado en su parte más ancha e incluyó las dos alas (el ala dorsal y la región soldada translúcida). La anchura del ala dorsal ha sido reconocida ya por otros autores como un carácter de importancia taxonómica (Mohlenbrock, 1962); *A. truncata* y *A. insularis* tienen las alas más grandes y desarrolladas del género con anchos de entre 2 y 3 mm, mientras en el otro extremo tenemos a las especies del subgénero *Ruddia*, con alas de poco menos de 1 mm de ancho; en *Cyathostegia* y otras especies de Swartzieae, el ala dorsal está ausente. Normalmente los dos márgenes del ala superior son paralelos y rectos, cóncavos o convexos, aunque hay cierta variabilidad dentro de cada especie. Sin

embargo, en *A. standleyana* y *A. sousae* esta ala está doblada como en una “L”. El ala abaxial (región soldada translúcida) no ha sido explorada como una fuente de caracteres taxonómicos, pero podría ser una importante fuente de información. En algunas especies como *A. tenorioi*, esta está bien desarrollada y, aunque fue observada en muy pocos individuos, se puede afirmar que grande y bien desarrollada, llegando a ocupar una parte considerable del cuerpo del fruto (Fig. 20).

Los frutos de *A. tomentosa* son conspicuamente tomentosos, aun cuando maduros. En *A. arsenii* y *A. sousae* son pubescentes a densamente pubescentes y en *A. martinezii* son muy esparcidamente estrigoso-pubescentes. En las demás especies, los frutos son normalmente glabros o escasamente pubescente o ciliados en el margen abaxial (Fig. 20), aun en aquellas especies que tienen ovarios pubescentes o densamente pubescentes como *A. herbert-smithii*.

De acuerdo con Janzen (1989), se produce un fruto por cada 20 flores en *A. herbert-smithii*; si las condiciones son favorables, un sólo individuo puede producir hasta 2 millones de frutos en una sola temporada de fructificación.

Los frutos de casi todas las especies son de color amarillento pálido o pajizos al madurar (ya secos) y son normalmente dispersados por el viento (Janzen, 1989 y observaciones personales). La dispersión de los frutos ocurre en la temporada seca, de noviembre a marzo-abril, época que coincide también con los vientos del norte, conocidos también como “nortes”. Janzen (1989) especula que la dispersión de los frutos ocurre en los árboles sin hojas, y que los árboles femeninos (que portan los frutos) pierden las hojas antes de que lo hagan los árboles masculinos, para facilitar la dispersión. Sin embargo, esta defoliación diferencial podría deberse al gran gasto de energía que implica la producción de la enorme cantidad de frutos por árbol.

5.1.24 Semillas

En todas las especies los óvulos son casi siempre dos; aunque Janzen (1989) reporta unos cuantos frutos con tres semillas, y por lo tanto tres óvulos, no se observó esta característica ni en *A. herbert-smithii*, ni en ninguna otra especie del género. Ocasionalmente, sí se encontraron frutos con dos semillas en casi todas las especies del

subgénero *Ateleia*, pero sólo un fruto con dos semillas fue observado en *A. arsenii* (subgénero *Ruddia*). Las semillas, casi siempre una por fruto, están unidas al cuerpo (placenta) por un funículo corto.

Tamaño. En cuanto a tamaño, van desde 5 x c. 3.5 x c. 2 mm en *A. chiangii*, hasta 10.5 x c. 7.6 x c. 4.6 mm en *A. arsenii*.

Forma. Las semillas maduras son elípticas a elípticas reniformes en el subgénero *Ateleia*, con la sola excepción de *A. guaraya* (de Sudamérica) que tiene semillas redondeadas (Ireland, 2001). Mientras que en las especies del subgénero *Ruddia* son mayormente oblongas.

Todas las semillas del subgénero *Ateleia* son lateralmente comprimidas, con la excepción de *A. glazioveana* (que las tiene redondeadas). Asimismo, pero en algunas especies, como *A. standleyana*, *A. truncata*, *A. insularis* y *A. chicoasensis*, son más infladas que las demás. Ya que estas especies, con excepción de *A. insularis*, que no fue vista en el campo, crecen cerca de cuerpos de agua, arroyos y pequeños ríos. Esto es especialmente notorio en las semillas de *A. truncata*, cuyos únicos especímenes fueron vistos creciendo casi a la orilla del agua y eran las que tenían las semillas más redondeadas. En *A. truncata* las semillas presentaban espacios llenos de aire entre la testa y los cotiledones.

Color. La coloración de las semillas va desde el pardo verdoso o amarillo mostaza (en *A. chicoasensis*) hasta el color casi negro de *A. chiangii*, pasando por las semillas de color café rojizo o rojizo de las demás especies.

Hilo. El hilo es de 0.6-1.3 mm de largo lateral, blanco, con el margen de color más pálido que la testa, engrosado, como un anillo o borde blanco, ovoide u oblongo, silueta curvada, arriñonada, elíptica a oval. Las semillas observadas no tenían el rafe visible o era visible sólo con una lupa.

Endospermo. El endosperma es generalmente delgado y está cubriendo completamente al embrión, adnado al embrión.

Cotiledones. Los cotiledones son ligeramente sulcados con las caras exteriores convexas de

igual longitud y del mismo grosor; enteras, no dobladas; el margen es entero, parcialmente ocultando a la radícula; ligeramente escotados en la radícula; sin lobos; la superficie interna es ligeramente cóncava o plana; base de la radícula es glabra.

Eje embrionario. El eje es oblicuo; perpendicular al eje longitudinal de la semilla; sin articulación evidente entre la radícula y los cotiledones. Radícula diferenciada de los cotiledones, linear, ápice curvado; oblicuo a los cotiledones; centrada entre los cotiledones, de menos de la mitad de la longitud de éstos. Plúmula rudimentaria a moderadamente desarrollada, glabra.

5.1.25 Plántulas

La mayoría de las especies presentaron germinación llamada epigea (phanerogea, phanaerogea), en la terminología de Duke y Polhill (1981), por quedar los cotiledones visibles y por encima del suelo. En este tipo de germinación, los cotiledones emergen del suelo todavía encerrados en la testa y se abren a ras de suelo, con el hipocótilo alargándose pero quedando enterrado o casi enterrado. Todas las especies del subgénero *Ateleia* presentaron el tipo de germinación epigea. Las especies del subgénero *Ruddia* presentaron un tipo de germinación llamado en la terminología de Duke y Polhill (1981) germinación “hypogeal” y en este trabajo llamada hipogea por quedar los cotiledones al nivel de la superficie del suelo. En las especies de germinación epigea (subgénero *Ateleia*) el hipocótilo se alargaba cuando todavía los cotiledones estaban encerrados en la cubierta seminal. Conforme los cotiledones se abren la testa se rompe y se desprende de ellos (Cuadro 10). La longitud del hipocótilo varía de una especie a otra y dentro de la misma especie, por lo que su importancia taxonómica es discutible con el número de individuos y especies estudiadas hasta ahora (Fig. 21).

Cuadro 10. Tipos de germinación y de plántulas en el género *Ateleia* en México y Centroamérica.

Especie	tipo de plántula	Tipo de germinación	No. de folíolos en el 1er eófilo	1ra. hoja pinnada	Voucher (Herbario)
<i>A. arsenii</i>	I	Hipogea	3	1	<i>J. Linares s.n. (MEXU)</i>
<i>A. mcvaughii</i>	I	Hipogea	3 a 5	1	<i>J. Linares 4204, 4321(MEXU)</i>
<i>A. herbert-smithii</i>	II	Epigea	1	4 o 5	<i>C.E. Hughes 816 (MEXU)</i>
<i>A. pterocarpa</i>	II	Epigea	1	8	<i>C.E. Hughes 1303 (MEXU)</i>
<i>A. chicoasensis</i>	II	Epigea	3	4 o 5	<i>J. Linares 4333 (MEXU)</i>
<i>A. truncata</i>	II	Epigea	1	3	<i>J. Linares 4364 (MEXU)</i>
<i>A. albolutescens</i>	II	Epigea	1	3	<i>J. Linares 4330 (MEXU)</i>
<i>A. cubensis</i>	II	Epigea	1	8	<i>E. Martínez 30781a (MEXU)</i>
<i>A. tomentosa</i>	III	Epigea	1	1	<i>J. Linares 4316 (MEXU)</i>
<i>A. sousae</i>	III	Epigea	3	1	<i>J. Linares 4443</i>
<i>A. martinezii</i>	III	Epigea	3	1	<i>J. Linares 4498 (MEXU)</i>
<i>A. Chiangii</i>	III	Epigea	3	1	<i>J. Linares 4308</i>
<i>A. hexandra</i>	III	Epigea	3 a 5	1	<i>J. Linares 4338 (MEXU)</i>

Tipos de plántula: I Germinación hipogea con cotiledones grandes (>14 mm de largo) y los primeros eófilos 3–5-foliolados. II. germinación epigea con cotiledones pequeños (7- 16 mm de largo) y con el primer eófilo siempre 1- foliolado. III. Germinación epigea con los cotiledones intermedios (9-13 mm de largo) y con el primer eófilo siempre 3- foliolado.

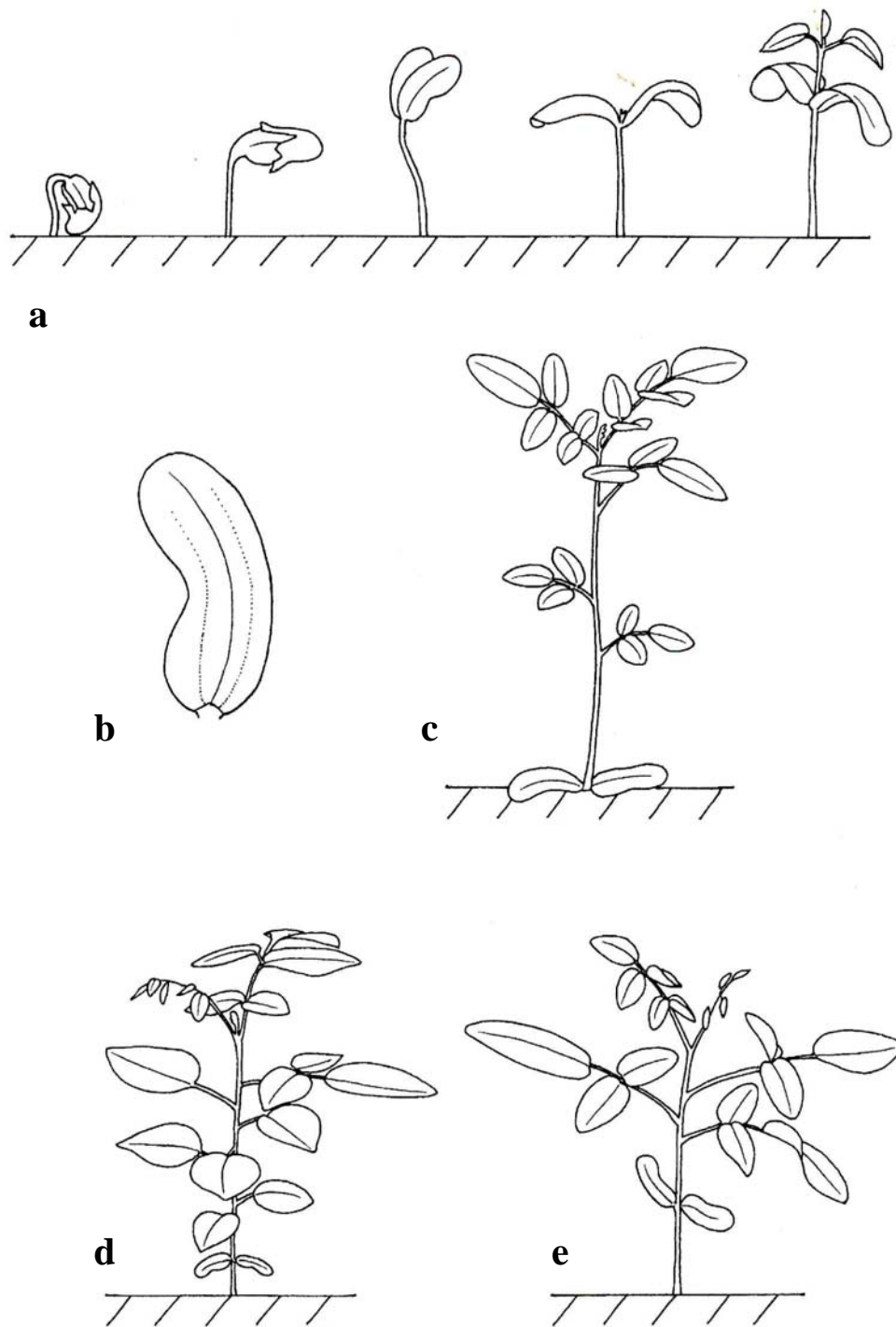


Fig. 21. Tipos de plántulas y de germinación en *Ateleia* **a**. Secuencia de germinación del tipo de Germinación epigea (propio del subgénero *Ateleia*); **b**. Cotiledón; **c**. Tipo de germinación hipogea propio del subgénero *Ruddia*; **d** Plántula de germinación epigea de *Ateleia* (subgénero *Ateleia*) con los primeros eófilos simples y alternos; **e**. Plántula de germinación epigea de *Ateleia* (subgénero *Ateleia*) con los primeros eófilos compuestos. Ilustración tomada de Ireland 2001.

Los primeros eófilos son o unifoliolados o pinnados, con tres o hasta cinco folíolos (Cuadro 10). Además, los eófilos pueden ser alternos u opuestos. A veces en algunas especies que producen eófilos unifoliolados (*A. tomentosa*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii*), éstos están acompañados de dos catafilos, ubicados en el lugar que deberían ocupar los otros folíolos. Dadas las diferencias tan grandes en este carácter, su importancia en el esclarecimiento de las relaciones filogenéticas debe considerarse importante.

Los cotiledones en todas las plántulas observadas son del tipo 2 de Smith (1981) en los que el lado adaxial es plano a cóncavo/convexo en la germinación. La superficie abaxial es convexa. En este tipo de cotiledones además, no se distinguen la nervadura central. En común con la mayoría de las leguminosas (Duke y Polhill 1981) son órganos carnosos y de almacenamiento en lugar de ser delgados y foliáceos y son asimétricos, ligeramente curvados y de silueta arriñonada. Estos rasgos son generalmente asociados a las Papilionoideae (Duke y Polhill, 1981). En la cara adaxial son apenas visibles una o tres nervaduras, lo que corresponde al tipo 3+2 de Smith (1981). Además, es visible la nervadura central en la cara abaxial.

La germinación de las plántulas se podría dividir en tres tipos:

- I. Germinación hipogea y los primeros eófilos 3-5- foliolados (pinnados). Aquí representados por las especies del subgénero *Ruddia*.
- II. Germinación epigea y el primer eófilo siempre unifoliolado. Aquí representados por *A. herbert-smithii*, *A. standleyana*, *A. chicoasensis*, *A. truncata*, *A. albolutescens*, *A. pterocarpa* y *A. cubensis*.
- III. Germinación epigea con cotiledones y los primeros eófilos 3- 5 foliolados. Aquí representados por *A. tomentosa*, *A. martinezii*, *A. sousae*, *A. chiangii*, y *A. hexandra*.

Debido a la falta de semillas no se pudieron explorar los caracteres relacionados con la germinación y la morfología de las plántulas en las demás especies del género.

5.2 CITOGENÉTICA

El análisis cromosómico se ha reconocido como una herramienta útil en el esclarecimiento de afinidades genéricas y específicas, centros de origen, patrones evolutivos, y de distribución de las especies vegetales (Grant, 1987; Kenton *et al.*, 1986; Tapia-Pastrana *et al.*, 1999). En la familia Leguminosae, dada su importancia económica, se han hecho muchos conteos cromosómicos (Goldblatt, 1981, 1984 -1985). Sin embargo, el género *Ateleia* ha recibido poca atención desde el punto de vista citogenético y hasta la fecha sólo se había realizado un estudio preliminar en *Ateleia gummifera* (Atchinson, 1951).

Los estudios citogenéticos en el género *Ateleia* se remontan a la década de los 50, en el siglo pasado, con investigadores como Atchinson (1951) quienes informan de un número cromosómico de $2n = 40$ en *A. gummifera*. Desde ese estudio no se habían vuelto a realizar conteos cromosómicos en ninguna de las especies del género, probablemente debido a la dificultad en conseguir material adecuado.

En este estudio se realizaron conteos cromosómicos en varias especies y se encontró un número $2n = 28$. La aparente contradicción entre el número cromosómico encontrado por Atchinson (1951) y los encontrados en el presente trabajo se debe, aparentemente, a deficiencias en el método usado por Atchinson.

5.2.1 Conteos cromosómicos

Se pudieron realizar conteos en células meióticas de varias especies de *Ateleia*, obteniéndose el número cromosómico de $n = 14$. Asimismo, se hicieron conteos cromosómicos en células mitóticas de varias especies de ambos subgéneros. El número cromosómico obtenido fue de $2n = 28$ en todas las especies examinadas (Cuadro 11, Figs. 22-24). Los conteos mitóticos confirman los resultados obtenidos en células meióticas

En las demás especies no se pudieron hacer conteos meióticos o los campos obtenidos no permitían discernir claramente los cromosomas encontrados en todas ellas, pues éstos presentaban muchas dificultades en separarse con la técnica usada. En muchos casos, debido a la técnica usada se presentaron problema para la separación adecuada de los cromosomas mitóticos. Por lo anterior se recomienda la técnica usada por Tapia y Mercado

(2001) que permitió obtener excelentes campos para las fotografías.

Es probable que no tenga sentido tratar de analizar o buscar correlaciones entre condiciones ecológico/ambientales y algún tipo de variación genética o citogenética que examine su papel en la distribución y evolución del género. Sin embargo, de acuerdo con estos resultados, resalta la consistencia en los conteos, que permite afirmar que el número cromosómico básico de *Ateleia* es $x = 14$ (Figs. 22-24).

Cuadro 11. Números haploides (n) y diploides (2n) en especies del género *Ateleia* en México y Centromérica.

Especie	Número haploide (n)	Número diploide (2n)	Ejemplar de respaldo
<i>A. albolutescens</i>		28	<i>J. Linares y P. Tenorio 4440 (MEXU)</i>
<i>A. arsenii</i>		28	<i>J. Linares et al. 4337 (K, MEXU)</i>
<i>A. chiangii</i>		28	<i>J. Linares y P. Tenorio 4308 (MEXU)</i>
<i>A. cubensis</i>		28	<i>E. Martínez et al. 30041 (MEXU)</i>
<i>A. herbert-smithii</i>		28	<i>C. Hughes 816 (MEXU)</i>
<i>A. hexandra</i>		28	<i>J. Linares et al. (K, MEXU)</i>
<i>A. martinezii</i>		28	<i>J. Linares y C. Martínez 4499(MEXU)</i>
<i>A. mcvaughii</i>			<i>J. Linares et al. 4202 (K, MEXU)</i>
<i>A. pterocarpa</i>	14		<i>J. Calzada s.n. (MEXU)</i>
<i>A. sousae</i>		28	<i>J. Linares 4294 (EAP, MEXU)</i>
<i>A. standleyana</i>	14		<i>J. Linares et al. 4491(K, MEXU)</i>
<i>A. tomentosa</i>	14		<i>J. Linares 4316 (EAP, K, MEXU)</i>
<i>A. truncata</i>		28	<i>J. Linares et al. 4364 (EAP, K, MEXU)</i>

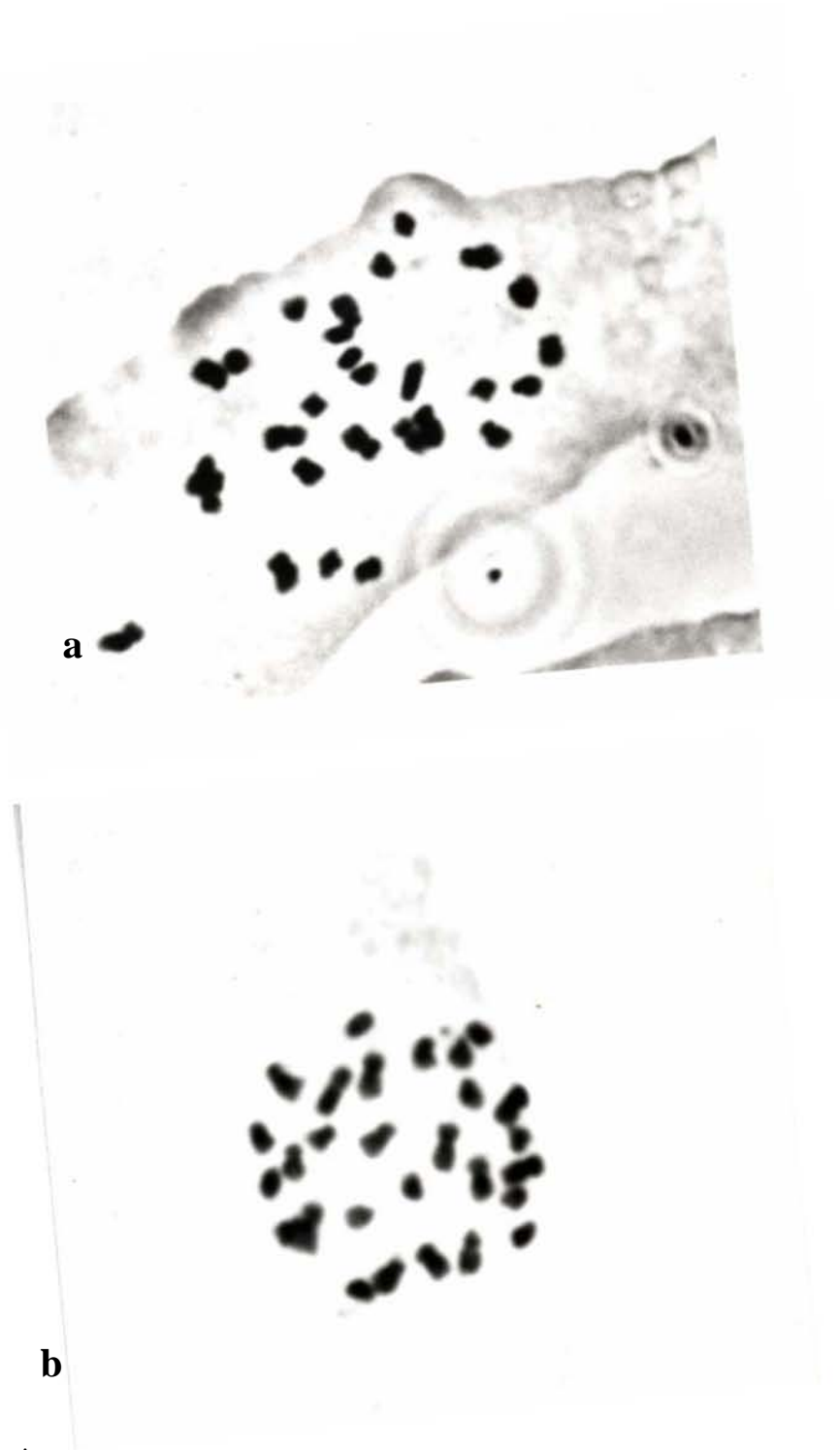
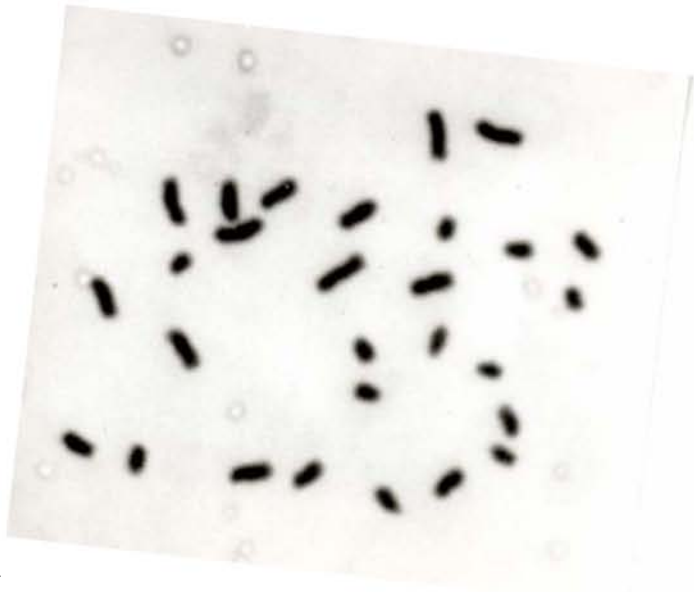


Fig. 22 **a.** Cromosomas mitóticos de *Ateleia sousae* (J. Linares y J. Guzmán 4294) mostrando 28ll. **b.** Cromosomas mitóticos de *A. mcvaughii* (J. Linares et. al. 4202) mostrando 28ll.



a



b

Fig. 23. **a.** Cromosomas mitóticos de *Ateleia standleyana* (J. Linares et al. 4491) mostrando 28II. **b.** Cromosomas mitóticos de *A. mcvaughii* (J. Linares et al. 4202) mostrando 28II.



Fig. 24. **a. b.** Cromosomas mitóticos de *Ateleia standleyana* (J. Linares et al. 4490) mostrando 28II.

5.3 POLEN

El polen en Leguminosas ha sido ampliamente estudiado ya sea como tratamientos morfológicos en grupos específicos como tribus, subtribus o géneros (Ferguson y Skvarla, 1991) o como parte de estudios filogenéticos (Herendeen, 1994, Ferguson y Schrire, 1994). Algunos autores (Herendeen, 1994) le han conferido cierto grado de importancia dentro de juegos de caracteres morfológicos más grandes.

El polen de la tribu Swartzieae, fue analizado por Ferguson y Skvarla (1988). Asimismo, el polen de algunos géneros individuales como *Bocoa* fue estudiado por Cowan (1974). También, la morfología del polen de una o varias especies de la tribu Swartzieae ha sido abordado desde la perspectiva de floras o de áreas geográficas o de monografías como el trabajo hecho sobre *Ateleia herbert-smithii* por Janzen (1989). De lo anterior, se desprende la necesidad de conocer la morfología del polen y con ello valorar su incorporación en trabajos taxonómicos y filogenéticos (Ferguson y Skvarla, 1988). Dentro de *Ateleia* sólo se tienen los estudios de Ferguson *et al.* (1994) y los datos del presente estudio. El polen de *Ateleia* se ha descrito dentro de la morfología general de las leguminosas papilionoideas, el cual es pequeño, de forma esferoidal, subesferoidal o prolado, principalmente tricolporado o, a veces, sincolpado. La estructura podría describirse como tectada con el tectum grueso y perforado a finamente reticulado en *Ateleia*. Los caracteres morfológicos del polen han sido estudiados en forma relativamente extensa en el presente trabajo. Aunque es aparente que la mayoría de las diferencias morfológicas son sutiles pero consistentes. Se observaron diferencias notables en la ornamentación del margo, en la ornamentación de la membrana colpal y en el tamaño del margo, especialmente en las especies de subgénero *Ruddia*, con respecto al subgénero *Ateleia*.

Se presenta una breve descripción de los granos de polen del género, haciendo énfasis en las diferencias entre los principales grupos, especialmente entre los dos subgéneros propuestos en el presente trabajo. De los resultados obtenidos, resalta la gran diferencia en el tamaño de los granos de polen de *A. arsenii* (subgénero *Ruddia*) y las demás especies del subgénero *Ateleia* (Cuadro 12). Para cada muestra se tomaron las medidas de 30 granos de polen.

5.3.1 Tamaño

El tamaño de los granos de polen en *Ateleia* va desde un mínimo de 29.98 x 27.66 μm (*A. chiangii*, subgénero *Ateleia*, sección *Hexandra*) hasta 76.79 x 69.19 μm (en *A. arsenii*, subgénero *Ruddia*, sección *Ruddia*). A nivel de promedios los resultados no son muy diferentes, la especie que tiene el menor tamaño promedio es *A. hexandra* con 36.1 x 31.17, seguida de cerca por *A. chiangii* con 34.84 x 33.69 (ambas especies de la sección *Hexandra*), mientras que la especie que alcanza el mayor tamaño promedio es, de nuevo *A. arsenii* con 63.53 x 54.57 μm (Cuadro 12). Es decir, las especies examinadas de la sección *Hexandra* (*A. chiangii* y *A. hexandra*) son las que tienen los granos más pequeños, 33.61 x 31.17 μm y 34.84 x 33.69 μm , respectivamente, mientras que las del subgénero *Ruddia* (*A. arsenii*) las que presentan los granos más grandes, aunque, debido al reducido tamaño de la muestra, no sería adecuado hacer generalizaciones para secciones o subgéneros.

Cuadro 12. Tamaños ecuatoriales y polares de los granos de polen de 13 especies de *Ateleia*.

Especie	Promedio de Tamaños		Tamaños máximos		Tamaños mínimos	
	longitud ecuatorial en μm	longitud polar en μm	longitud ecuatorial en μm	longitud polar en μm	longitud ecuatorial en μm	longitud polar en μm
<i>A. arsenii</i>	54.57	63.53	69.19	76.79	43.44	50.63
<i>A. martinezii</i>	47.09	45.05	53.2	52.54	39.58	31.56
<i>A. herbert-smithii</i>	41.53	44.51	47.1	48.86	31.45	39.95
<i>A. standleyana</i>	38.44	46.86	44.38	52.59	32.96	41.7
<i>A. chiangii</i>	33.69	34.84	41.36	40.04	27.66	29.98
<i>A. albolutescens</i>	40.5	52.63	46.18	59.95	36.4	48.24
<i>A. glazioveana</i>	43.3	47.16	48.98	54.02	35.89	39.87
<i>A. hexandra</i>	31.17	36.1	36.89	41.7	25.49	30.79
<i>A. albolutescens</i>	37.62	47.17	42.08	51.37	32.63	43.08
<i>A. chicoasensis</i>	40.53	52.26	48.79	59.55	36.01	47.03
<i>A. pterocarpa</i>	45.92	54.35	50.28	60.7	39.31	49.44
<i>A. tenorioi</i>	46.96	57.55	53.2	65.93	41.1	51.36
<i>A. nicaraguensis</i>	36.91	44.8	46.8	54.63	27.74	34.75
<i>A. microcarpa</i>	33.47	41.05	42.2	49.07	26.62	33.97
<i>A. microcarpa</i>	34.73	39.95	41.32	46.74	29.02	35.26

5.3.2 Forma

En general la forma predominante es la típica de la tribu Swartzieae. Los granos son pequeños, esferoidales, mayormente subprolados, aunque también hay suboblados, oblato-esferoidales y prolado esferoidales. Los granos son tricolporados (Fig. 25) con endoaperturas alargadas y con exina relativamente gruesa (Fig. 26). La membrana colpal es

finamente granular a casi lisa (Fig. 27). El polen es tectado en todas las especies. El tectum es perforado a microperforado. En el MEB, la exina muestra una estructura con tectum, columelas y nexina bastante similares en grosor en cada especie, como puede verse en las fotografías (Fig. 26). La ornamentación en el subgénero *Ruddia* es diferente en cuanto al diámetro de las lúminas y en cuanto al grosor de la pared. El área del apocolpio es similar en ornamentación a la región mesocolpal, el apocolpio es relativamente amplio en las especies del subgénero *Ateleia*, sección *Ateleia* como *A. albolutescens* o *A. tenorioi* y muy reducido o sincolpado, aunque esta característica sólo se ha observado en polen de especies del Caribe como *A. microcarpa* (Fig. 25 b). También se ha observado una tendencia hacia la reducción del área apocólpica en otras especies del Caribe como *A. apetala*.

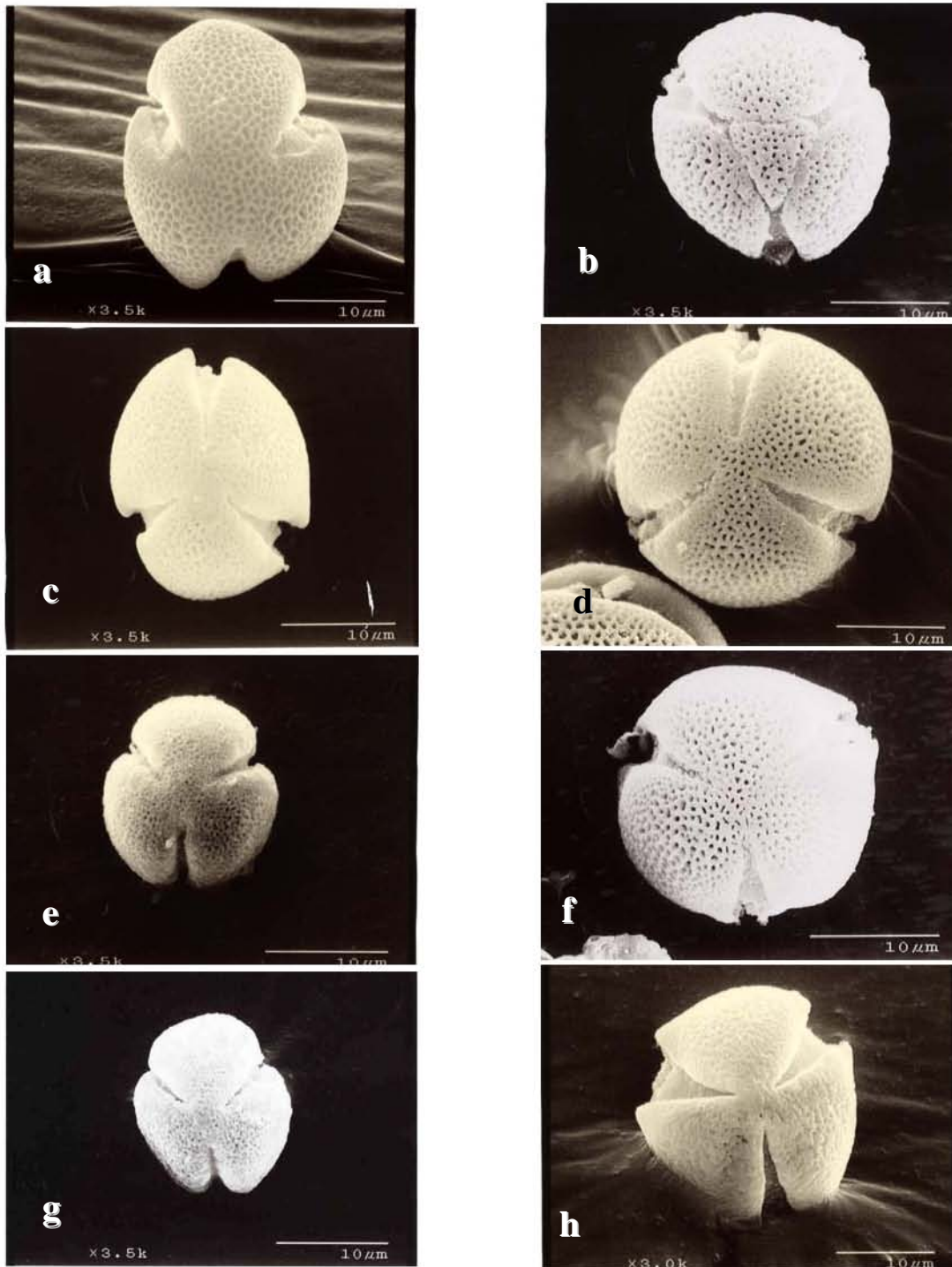


Fig. 25. Apocolpios de granos de polen de diferentes especies de *Ateleia* mostrando el área polar. Se observa la ornamentación y la amplitud del área apocolpal. **a.** *A. pterocarpa* (J. Calzada s.n); **b.** *A. microcarpa* (E. Valeur 715); **c.** *A. cubensis* (R. Durán 1162); **d.** *A. arsenii* (G. Arsène 2790); **e.** *A. sousae* (J. Linares 4293); **f.** *A. tenorioi* (E. Matuda 5833); **g.** *A. Chiangii* (J. Linares 4310); **h.** *A. nicaraguensis* (J. Sandino 4039).

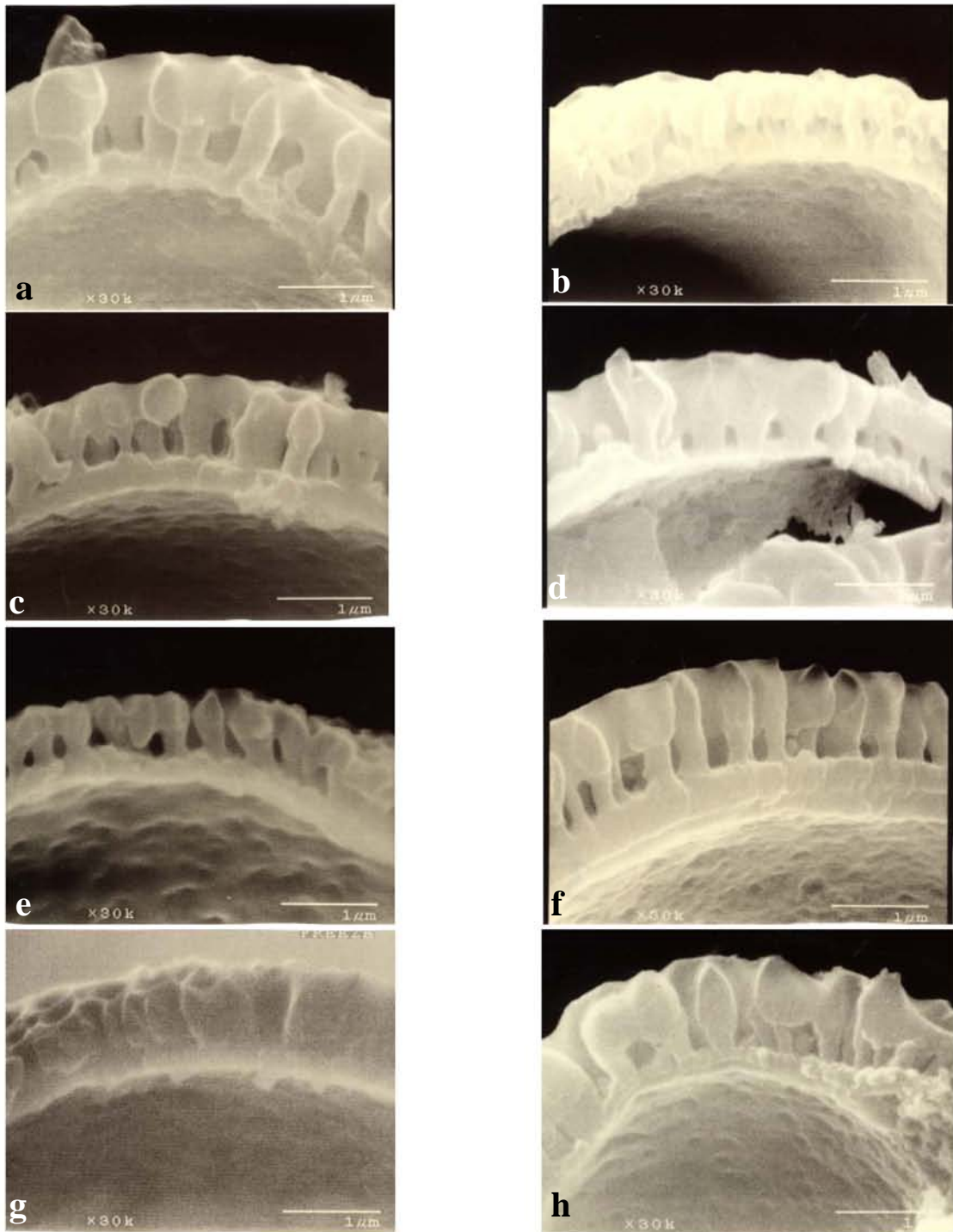


Fig. 26. Detalle de la estructura de la exina de granos de polen de *Ateleia* **a.** *A. arsenii* (G. Arsène 2790); **b.** *A. chiangii* (J. Linares 4310); **c.** *A. cubensis* (R. Durán 1162); **d.** *A. cubensis* (Clemente 2044); **e.** *A. ovata* (B. Krukoff 2060); **f.** *A. pterocarpa* (D. Breedlove 48047); **g.** *A. pterocarpa* (D. Neill 5397); **h.** *A. standleyana* (O. Téllez O. s.n.).

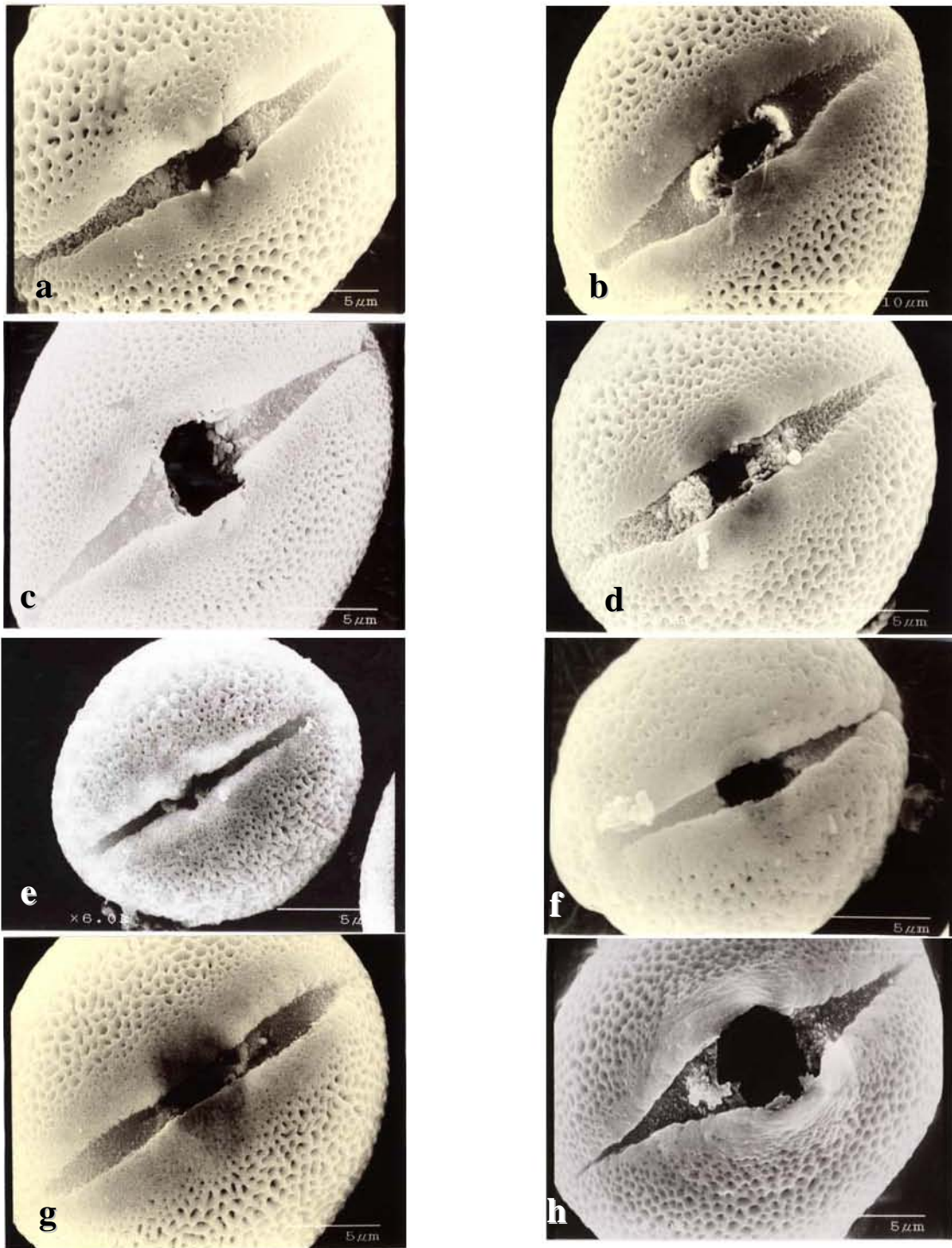


Fig. 27. Aperturas de granos de polen de diferentes especies *Ateleia* mostrando la ectoapertura, endoapertura y la ornamentación de la membrana colpal. **a.** *A. sousae* (Linares 4293); **b.** *A. herbert-smithii* (Alán s.n.); **c.** *A. tomentosa* (Linares 4206); **d.** *A. standleyana* (Téllez s.n.); **e.** *A. chiangii* (Linares 4310); **f.** *A. tenorioi* (Matuda 5833); **g.** *A. cubensis* (Durán 1162); **h.** *A. apetala* (Britton 87).

La variación morfológica del polen en el nivel intraespecífico no se pudo analizar detalladamente, pues en la mayoría de las especies no se pudo analizar más de una sola muestra.

Las diferencias interespecíficas son mayores en cuanto al nivel de subgénero, pues *Ateleia arsenii* (subgénero *Ruddia*) presentó un tamaño muy diferente al de las especies del subgénero *Ateleia*. Además, *A. arsenii* no presentó los labios mesocolpales notorios (Figs. 28c, d y 29b, d) que sí presentaban las otras especies, o éstos eran casi inexistentes. El polen en *A. arsenii* es semitectado, con lúminas muy grandes, con los muri relativamente pequeños (Figs. 28c), al igual que algunas otras especies del subgénero *Ateleia*, especialmente las de la sección *Tomentosa*. El estudio realizado, a pesar del limitado tamaño de la muestra, permite observar que algunos caracteres como el tamaño de las microperforaciones del tectum (lumina), el tamaño del área sincolpal y el tamaño del margo o margen, así como la ectoapertura, pueden tener valor taxonómico, pero para analizar eso detenidamente debe extenderse el tamaño de la muestra. Sin embargo, se puede apreciar una considerable consistencia en aquellos caracteres examinados como el tamaño del grano, la ornamentación y la forma del apocolpio, así como la presencia o ausencia de los labios mesocolpales.

En general, en el estudio se pudieron establecer tres tipos generales de tectum: semitectado, tectadomicroperforado con lúminas alargadas y/o triangulares y tectado microperforado con lúminas ovaladas y/o circulares. Las especies analizadas quedarían en las estas categorías:

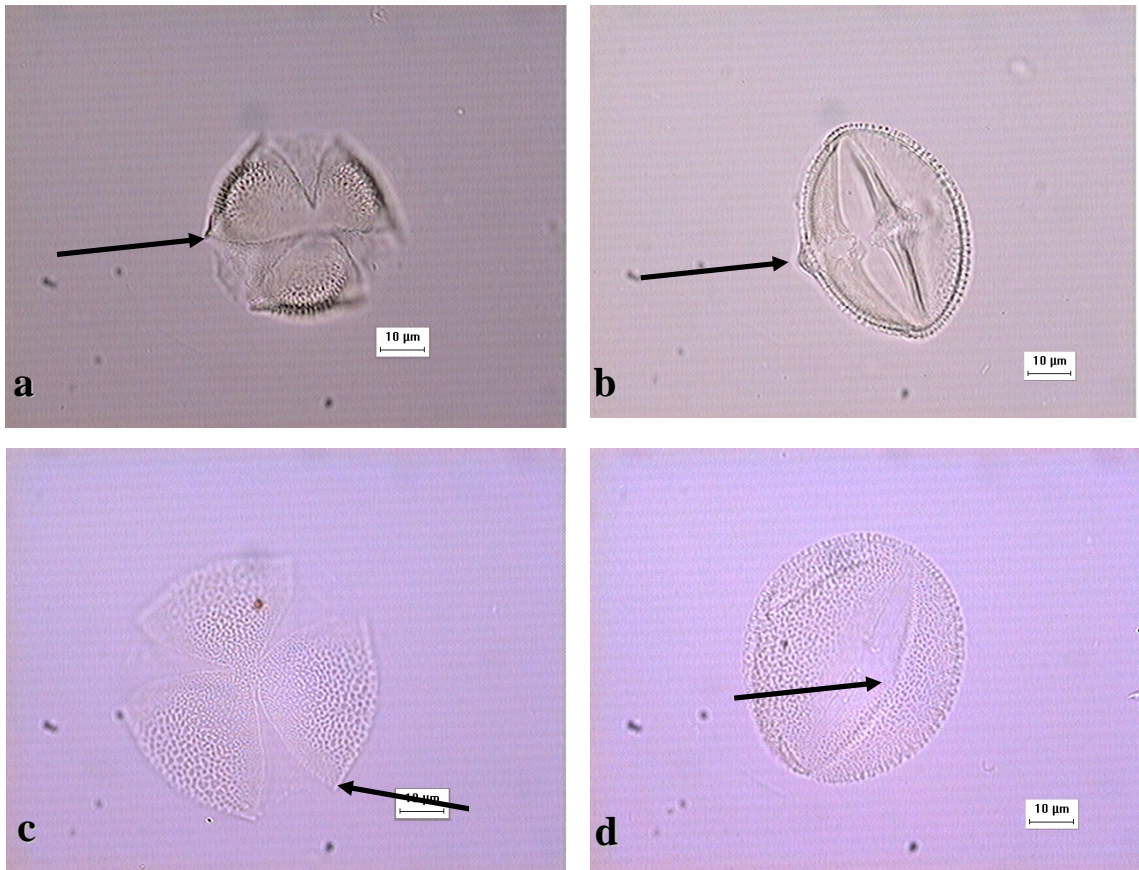


Fig. 28. Vistas polar (a) y ecuatorial (b) de *Ateleia nicaraguensis* (Sandino 4039) y vistas polar (c) y ecuatorial (d) de *A. arsenii* (Arsène 2790). Nótese los labios mesocolpales prominentes en *A. nicaraguensis* (flechas) y casi obsoletos en *A. arsenii*.

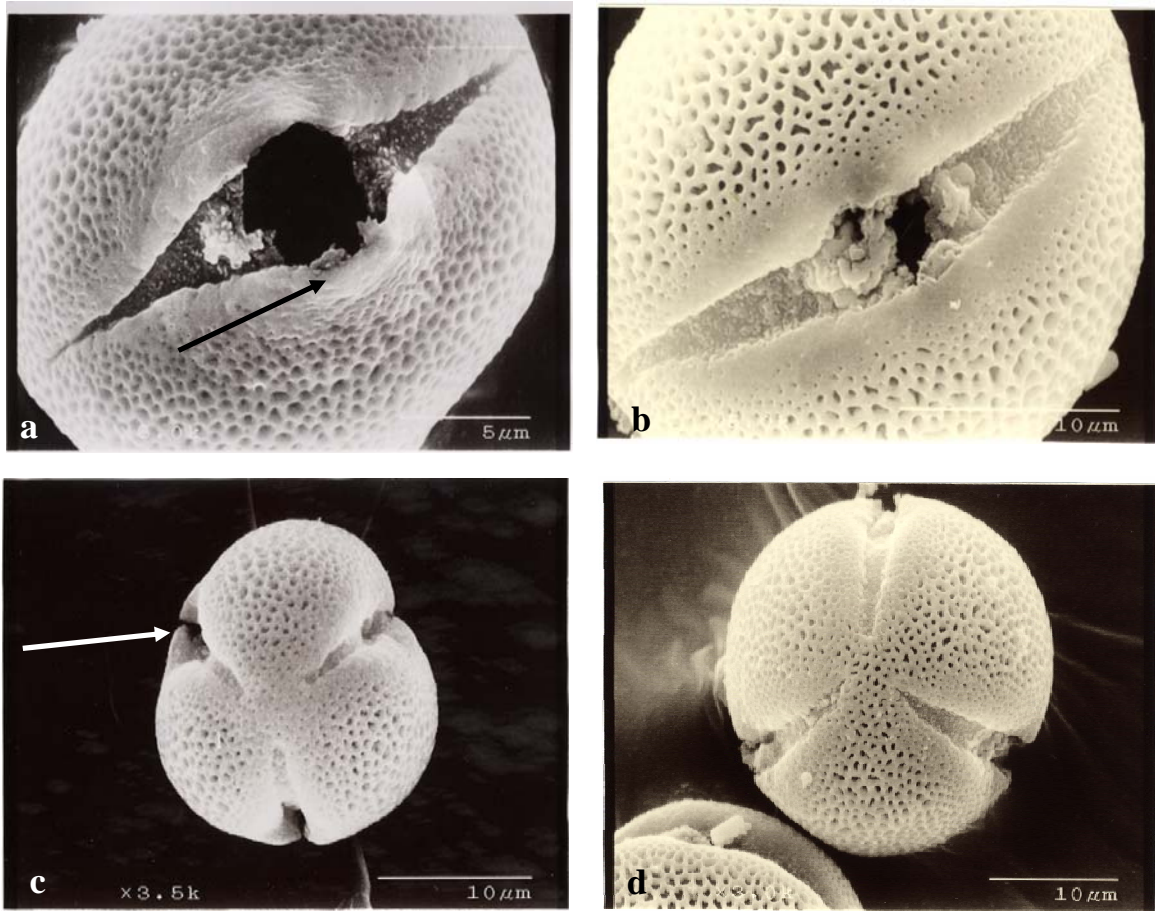


Fig. 29. Vistas ecuatoriales de la ectoabertura de un grano de polen de **a.** *Ateleia tenorioi* (Matuda 5833) y **b.** *A. arsenii* (Arsène 2790) con los labios mesoclpales muy prominentes en *A. tenorioi* y muy inconspicuos en *A. arsenii*. Vistas polares de un grano de polen de **c.** *A. cubensis* (Correll 46053) y **d.** *Ateleia arsenii* (Arsène 2790). Nótese los labios mesoclpales prominentes en *A. cubensis* y muy poco notorios en *A. arsenii*.

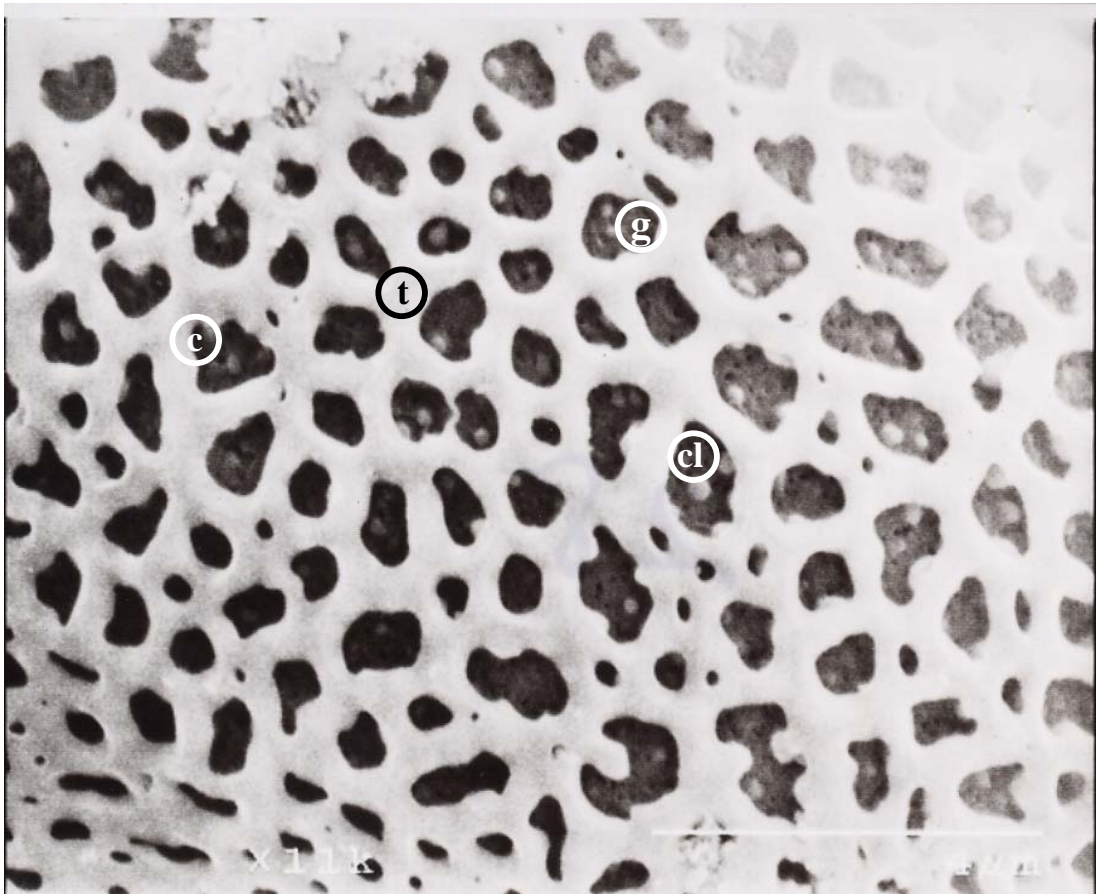


Fig. 30. Detalle de la ornamentación de la exina del polen de *Ateleia gummifera* o especie nueva (*E. Ekman 9178*, NY), mostrando el tectum (t) las columelas (c), las clavas (cl) y los granulos (g).

Semitectado. En este grupo se tendría a *A. arsenii* (*Arsène 2790*), *A. glazioveana* (*Herrera 109*), *A. gummifera* (*Ekman 3239*), *A. gummifera* procedente de Haití (*Buch 1460*, probablemente sea una especie nueva), *A. herbert-smithii* (*Alan s.n.*), *A. pterocarpa* (*Contreras 6603*, *Linares 4461*, *Martínez 3076*, *16998*), *A. sousae* (*Linares 4448*), *A. tomentosa* (*Linares 4206*).

Tectum microperforado con lumina alargadas y/o triangulares. En esta categoría están *A. apetala* (*Wright 2381*), *A. chiangii* (*Linares 4310*), *A. cubensis* (*Correll 46419*, *Durán 1162*), *A. insularis* (*Chiang y Flores 1118*), *A. ovata* (*Krukroff 2060*) y *A. pterocarpa* (*Maya 2517*).

Tectum microperforado con lumina ovaladas y/o circulares. Aquí se ubican *A. albolutescens* (Purpus 10544), *A. cubensis* (Clemente 6272, Correll 46053, Durán 1162), *A. nicaraguensis* (Sandino 4039), *A. revoluta* (Valeur 715), *A. tenorioi* (Linares et al. 4466) y *A. standleyana* (Linares 4497).

5.3.2.1 Margo

Algunas especies del subgénero *Ateleia* tienen margos o márgenes de la ectoapertura casi completamente tectados como *A. pterocarpa* (Calzada s.n.) y *A. tenorioi* (Matuda 5833), mientras que los margos son microperforados en *A. cubensis* (Fig. 27g) Área Polar: El área polar presenta dos grandes tipos, las muy reducidas, es decir con los colpos extendiéndose hasta muy cerca del polo (y a veces formando sincolpos) y el área polar definida. En esta última categoría hay granos con áreas colpales extensas y otras con áreas relativamente pequeñas, pero bien definidas, y sin presentar casi nunca sincolpos (Fig. 25).

5.3.2.2 Labios mesocolpales (pouches)

Están presentes y bien desarrollados en todas las especies del subgénero *Ateleia* y son casi inexistentes en al menos la única especie del subgénero *Ruddia* examinada. Cuando los granos de polen no tienen la ectoapertura bien abierta los labios están traslapados. Janzen (1989) ilustra un grano de polen de *Ateleia herbert-smithii* con la ectoapertura cerrada y mostrando los labios mesocolpales traslapados; sin embargo, nunca anotó la existencia de éstos (Figs. 27 y 28).

Además, se pudo observar que al menos en las especies estudiadas del subgénero *Ateleia* hay unas “bolsas” en la ectoapertura, a la altura del mesocolpio, estas “bolsas” ya había sido reportadas en la tribu Swartzieae por Ferguson y Skvarla (1988) con el término inglés “pouches” pero nunca se habían reportado en el género *Ateleia*. En *A. arsenii*, la única especie examinada, del subgénero *Ruddia*, estas “bolsas” del mesocolpio están ausentes. Las bolsas del mesocolpio, llamadas en este trabajo labios mesocolpales, son especialmente notorias en *Ateleia nicaraguensis* (Fig. 28a, b), aunque también son notorias en otras especies como *A. cubensis* y *A. tenorioi* (Fig. 28a).

La exina es muy gruesa, de entre 1 y 1.75 (-2) μm , en casi todas las especies del subgénero *Ateleia* y relativamente más delgada en el subgénero *Ruddia* (*A. arsenii*) (Fig. 26) con una capa basal (foot layer) bien desarrollada, con columelas desarrolladas, el tectum semitectado no ornamentado y ocasionalmente gránulos.

La membrana colpal puede ser casi lisa como en *Ateleia herbert-smithii* o finamente granular como en *Ateleia sousae*, siendo éste un carácter difícil de observar cuando los granos no están con sus ectoaperturas completamente abiertas (Fig. 27).

5.4 QUÍMICA

Debido a que las semillas de *Ateleia herbert-smithii* son ignoradas por al menos 100 depredadores de semillas en el Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica (Bell *et al.* 1980) algunos investigadores han llegado a asegurar que las semillas de *Ateleia* tienen algún contenido de aminoácidos no proteicos, pues se piensa que estos compuestos están asociados con la protección de las plantas contra potenciales depredadores (Bell, 1981).

Dos aminoácidos (2, 4 metanoprolina y ácido 2,4 metano glutámico) fueron aislados de semillas de *A. herbert-smithii* por Bell *et al.* (1980). Hughes y Clardy (1988) posteriormente aislaron el amino ácido 1-amino-3-hidroximetil-ciclobutano-1-carboxílico en las semillas y sugirieron que podían estar involucrados en que los depredadores evitaran las semillas. La presencia de un aminoácido no proteico es una herramienta taxonómica útil (Ireland, 2001; Bell, 1981).

Ireland (2001) menciona que en trabajos realizados por investigadores de Kew, se ha encontrado que todas las especies de *Ateleia*, *Cyathostegia* y *Trischidium* muestreadas tenían trazas de 2,4- metanoprolina, ácido 1-amino-3-hidroximetil-ciclobutano-1-carboxílico y ácido 2,4-metano glutámico en las hojas, mientras que esos componentes estaban ausentes en *Bocoa viridiflora* y *B. proaucensis* y otros géneros de Swartzieae estudiados, incluidos *Swartzia* y *Candolleadendron*. Éstos son los aminoácidos originalmente descubiertos por Bell *et al.* (1980) y Hughes y Clardy (1988) en las semillas de *Ateleia herbert-smithii*. Se han descubierto en el laboratorio Jodrell (Ireland, 2001) tres nuevos aminoácidos no proteicos en las hojas de *Ateleia*, *Cyathostegia* y *Trischidium*. Uno

de esos aminoácidos, el δ -N-acetil- α -N-metilornitina, aislado por C. Tan (RBG, Kew), está presente en todas las especies de *Ateleia*, *Cyathostegia* y *Trischidium* pero está ausente en *Swartzia*, *Cordyla* y *Aldina*. Un segundo nuevo aminoácido no proteico, el hidroxid- δ -N-acetilornitina, aislado por M. Gershtater (RBG, Kew), está presente en ocho especies de *Ateleia* (*A. apetala*, *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. gummifera*, *A. insularis*, *A. hexandra*, *A. popenoei* y *A. truncata*), llamado en el trabajo de Ireland (2001) “el subclado mesoamericano”, y tres especies de *Trischidium* (*T. alternum*, *T. decipiens* y *T. molle*). Éste está ausente en *Bocoa proaucensis*, *B. viridiflora* y en las restantes especies de *Ateleia* (excepto *A. salicifolia*, que no fue examinada), *Cyathostegia* y *Swartzia*.

El tercer nuevo aminoácido no proteico, el hidroxiornitina, está siendo aislado en Kew (Ireland, 2001) y está presente en cuatro especies de *Ateleia*, pero ausente en las demás especies, en *Cyathostegia* y en *Trischidium*. Un nuevo flavonoide, el 5-deoxiisorhamnetina-3-O-rutinosida, fue descubierto por N. Veitch (RGB, Kew) en semillas de *A. herbert-smithii* y *A. glazioveana* (Ireland, 2001) y no ha sido encontrado en otras especies de *Ateleia* que se han examinado hasta la fecha; esto parece confirmar que ambas especies pertenecen a un grupo natural propuesto por Linares (2001) e Ireland (2001) y llamado grupo tomentosa por Linares (2001), pero reconocido en este trabajo como sección *Tomentosa*. Autores como Veitch *et al.* (2005) llaman la atención a dos puntos sobresalientes, uno es que la presencia de algunos flavonoides en *A. hexandra* y *A. chicoasensis*, y otras especies de *Ateleia* y *Cyathostegia* y su ausencia en *A. herbert-smithii* y *A. glazioveana* tienen interés químico y distinguen a estas dos últimas especies del resto de las especies del género. El otro punto es acerca de la presencia en *Ateleia chicoasensis*, de un flavonoide raro, el 5-deoxiisorhamnetina 3-O-rutinosida, que no se ha detectado en otras especies examinadas por ellos. Estas observaciones tienden a apoyar las recientes propuestas hechas por Ireland (2001) y Linares (2001) y confirman la importancia de esta herramienta como un instrumento de alto valor taxonómico.

5.5. HISTORIA NATURAL

5.5.1 Polinización

Se ha reportado (Janzen, 1989) que *A. herbert-smithii* es polinizada por el viento, lo cual es un caso raro en leguminosas, aunque es común en árboles de la selva baja caducifolia. Esto probablemente sea cierto para la gran mayoría de las especies del subgénero *Ateleia*, que son árboles con copas y alturas intermedias pero, en el subgénero *Ruddia*, es más difícil de aceptar que arbustos pequeños, creciendo al abrigo del viento en lugares protegidos y relativamente no expuestos a corrientes de aire, con flores relativamente grandes, con inflorescencias más pequeñas, con menos de 50 flores por inflorescencias, sean polinizados por el viento. Los rasgos que apoyan la hipótesis de polinización anemófila son, entre otros, las partes florales reducidas, la exposición de las partes sexuales, tanto masculinas como femeninas, inflorescencias agrupadas en masas densas en las ramas terminales, estambres exertos, la gran producción de polen y la dioecia, así como algunos rasgos del grano de polen. Otro rasgo que parece apoyar fuertemente la hipótesis de anemofilia es la forma del estigma, el cual es relativamente grande y extendido para poder coleccionar la mayor cantidad posible de polen (Fig. 19). Janzen (1989) dice que la forma profundamente cocleada del pétalo tiene como función crear turbulencia alrededor de la flor y a la vez coleccionar el polen que se desprende cuando las anteras se abren, pero al igual que Ireland (2001), se cree que esta aseveración debe ser probada en forma rigurosa en el campo en más especies de este género. La presencia de aromas dulces y agradables podría ser una reminiscencia o una señal que la anemofilia es un rasgo recientemente adquirido a partir de la entomofilia.

5.5.2 Interacción con animales

En el Parque Nacional Guanacaste de Costa Rica Janzen (1989), ha informado que la mayoría de depredadores del forraje, como el ganado y otros herbívoros, evitan las hojas y ramas de *Ateleia herbert-smithii*. Sin embargo, en Sudamérica, especialmente en Brasil, se reportan casos de envenenamiento de ganado por ingestión de hojas de *Ateleia glazioveana* (Gava *et al.*, 2001). Entre los síntomas reportados en Brasil, en la Región de Río Grande do Sul y Santa Catarina, resaltan la muerte súbita, precedida a veces por ceguera, letargo y apatía del ganado.

En ninguna de las localidades visitadas durante este estudio se pudieron observar

señales de herbivoría que pudieran atribuirse al ganado o a herbívoros mayores, ni se tuvo conocimiento de algún caso de envenenamiento por plantas de alguna especie de *Ateleia*. Sin embargo, sí se pudo observar claramente y, en algunos casos, documentar fotográficamente, la interacción de árboles del género con algunos animales. Sobresalen las asociaciones con hormigas, ya sea como forrajeo de cuerpos perlados o en forma de habitación en Mirmecodomacios, la herbivoría por parte de algunos escarabajos y/o larvas de lepidópteros (Fig. 31) y la depredación de las semillas por coleópteros del género *Apion*.

5.5.2.1 Insectos

Durante la fase de campo se comprobaron algunos ataques contra el follaje, flores y frutos de algunas especies. El ejemplar tipo de *A. tenorioi* presenta fuerte ataque de insectos en sus hojas; este ataque ocurrió aparentemente cuando las hojas estaban muy inmaduras. Además, se pudo documentar el daño ocasionado por una especie de escarabajo en *Ateleia hexandra* en La Trinitaria, Chiapas. Adicionalmente, en plantas cultivadas de *A. martinezii* se observó una infestación moderada de un hemiptero muy parecido al que ataca a *Lonchocarpus sanctuari* (Hernández *et al.* 2003[2005]), llamado en El Salvador “chinche de encaje” que podría ser incluso la misma especie, dada su gran similitud. Fuera de los casos anteriores, los ataques de insectos al follaje parecen ser la excepción y aun en los casos que ocurren, no parecen afectar casi en nada el desarrollo normal de los individuos.

En los frutos, el panorama es muy distinto. Casi todas las especies observadas en el campo presentaban un fuerte ataque de gorgojos (probablemente todas son especies del género *Apion*). Debido a la distribución de las especies en forma muy aislada unas de otras y con poblaciones muy aisladas también dentro de las mismas especies, es muy probable que cada especie de *Apion* depreda a una especie en particular de *Ateleia* en la mayoría de los casos. Whitehead (1985) ya había sugerido esto. Sin embargo, se cree que hay que hacer muchas más observaciones de campo en este sentido. La excepción podría ser en especies muy ampliamente distribuidas como *A. sousae*, *A. tomentosa*, *A. pterocarpa* y *A. cubensis*. *Apion johnschmittii* Whitehead, ha sido registrado en asociación con *Ateleia herbertsmithii*. Whitehead (1985) registra la presencia de *Apion anomalum* Whitehead en frutos de *A. cubensis* en las Bahamas (registrada allí como *A. gummifera*) y de una especie no descrita de *Apion* en *Ateleia arsenii*.

Janzen (1989) llevó a cabo un estudio muy detallado de *Apion johnschmittii* en *Ateleia herbert-smithii*. Las hembras adultas del brúquido ponen sus huevos en un lado de los frutos muy inmaduros cuando éstos miden sólo entre 5-10 mm de largo. Cuando los huevos eclosionaban, la larva penetraba a través de la pared del fruto y comenzaba a alimentarse de la semillas, justo en el punto de unión con el funículo, evitando así la cubierta dura de la semilla, la cual contiene además sustancias químicas potencialmente defensivas. La semilla continúa creciendo hasta alcanzar la madurez, entonces la larva emerge a través de un orificio de salida (Fig. 31). Las larvas no siempre matan al embrión, pero la pérdida de semillas por estos ataques es extremadamente alta. Janzen (1989) estimó que un ataque de *Apion* podía reducir el rendimiento o producción de frutos hasta en un 95%. Este porcentaje varía grandemente entre árboles y de un año a otro.

La evidencia de ataque de brúquidos fue investigada en todas aquellas especies que se observaron en el campo. La existencia de agujeros de salida de larvas fue tomada como evidencia de un ataque de brúquidos. Si no se encontraba ningún agujero, como en aquellas especies que sólo se habían colectado con frutos inmaduros, como *A. chiangii*, éstos fueron disecados, o vistos a trasluz para identificar si las semillas habían sido dañadas, ya sea porque estaban deformes o eran muy pequeñas. El ataque de brúquidos fue comprobado en la mayoría de las especies, pero no se observaron frutos dañados o éstos realmente fueron muy pocos en *A. martinezii*, *A. truncata*, *A. chiangii* y *A. truncata*.

Algunos árboles de *A. hexandra* de La Trinitaria (Chiapas) estaban infestados por un escarabajo no identificado. Casi todas las flores y los frutos inmaduros habían sido completamente destruidos por el escarabajo, por lo que la producción de frutos en los árboles era casi de cero, Mucho del follaje también había sido destruido. Ninguna otra especie de *Ateleia* fue observada con ataques de este tipo, o ninguna otra población de *A. hexandra* en otras localidades examinadas.

Ha habido pocos reportes de daños por organismos de otras especies en *Ateleia*. Janzen (1989) mencionó que larvas de una polilla se alimentaban de semillas maduras de *A. herbert-smithii* que no habían sido atacadas por los brúquidos, pero que ellas atacaban menos del 1% de los frutos restantes. También se ha observado a pericos abriendo los frutos y comiendo semillas de *A. herbert-smithii* (Janzen, 1989).

Asociación con hormigas: Uno de los descubrimientos más interesantes realizados durante la fase de campo del presente estudio fue la confirmación de la interacción planta - insecto, concretamente la asociación de plantas del género con hormigas. A pesar de haberse realizado trabajos de gran magnitud, por la cantidad de árboles estudiados y por el tiempo de duración con *A. herbert-smithii* (Janzen, 1989), estas asociaciones no habían sido notadas, a pesar de haber especímenes botánicos con muestras evidentes de esta asociación, como los de *A. tenorioi* (Fig. 31). Las asociaciones con hormigas están documentadas en las tres subfamilias de las Leguminosas. En una relación simbiótica, las hormigas proveen al hospedero defensa contra la herbivoría por picaduras y mordeduras, esto está muy bien documentado en las especies con estípulas grandes de *Acacia* y otras especies, previniendo la sombra de plantas vecinas tales como bejucos por medio de podas (McKey, 1989). Las hormigas reciben del hospedero recompensas nutricionales de nectarios extraflorales (llamados “pearl bodies” en la literatura en inglés) o lugares donde vivir como domacios (mirmecodomacios) en tallos engrosados, inflorescencias o raquis engrosados, en los cuales las hormigas pueden vivir o depositar sus huevos y larvas (McKey, 1989). Estas interacciones están bien documentadas en algunos géneros como *Acacia* (Rickson, 1979; Janzen 1974; Boughton, 1981).

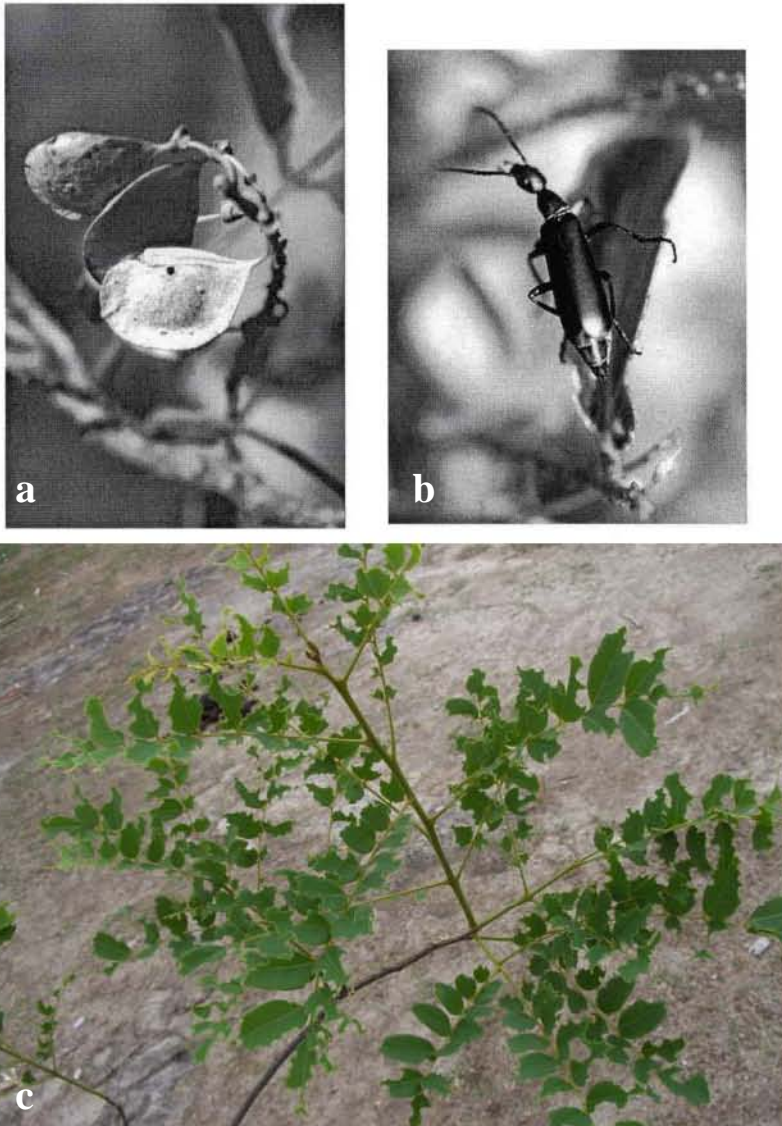


Fig. 31. Interacción con animales **a.** Frutos de *Ateleia albolutescens* (J. Linares et al. 4330, MEXU) depredados por *Apion* sp.; **b.** Escarabajo meloidae no identificado en *Ateleia hexandra*; **c.** Rama de *A. tomentosa*, con daño probablemente de una larva de lepidóptero.

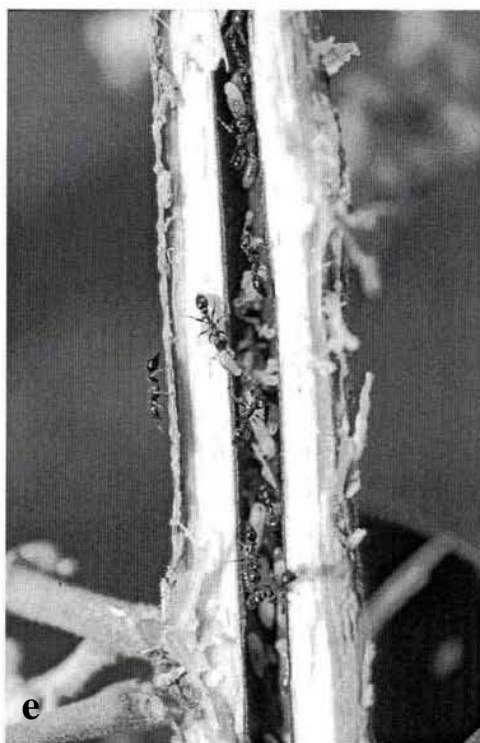


Fig. 31. Interacción con animales; **d.** agujero de entrada a un mirmecodominio en una rama de *A. tenorioi* (*J. Linares et al. 4465, MEXU*); **e.** Vista del interior del mismo mirmecodominio; **f.** Mirmecodominio visto en un ejemplar de herbario de *A. tenorioi* (*Matuda 5833, EAP*).

Los cuerpos perlados que aparecen como pequeños cuerpos cafés, anaranjados, rojizos o blancos, a veces con aspecto como de una zanahoria en miniatura, angostamente cónicos o claviformes en la base o en la cara adaxial del peciólulo, han sido ligados a la asociación con hormigas forrajeras (O'Dow, 1980). Las hormigas son atraídas por estos cuerpos debido a su alto contenido de lípidos, el cual se convierte para ellas en una importante fuente de energía (O'Dow, 1980). En este trabajo los cuerpos perlados fueron observados en 19 de las 20 especies de *Ateleia*. La única especie en la que no fueron encontrados fue *A. albolutescens*, debido probablemente a que todas las colectas disponibles de esta especie corresponden a plantas con hojas completamente desarrolladas. En muchos ejemplares de herbario estos cuerpos no se observan, probablemente porque ya han sido cosechados por las hormigas, o porque se desprenden con la manipulación normal en cualquier ejemplar de herbario, por lo que estas observaciones deben ser hechas, en lo posible, en ejemplares vivos, ya sea en el campo o cultivados. McKey (1989) registró 11 géneros de las Papilionoideae, incluyendo *Ateleia*, que eran mirmecofíticos, es decir que tenían estructuras especializadas para alojar nidos de hormigas. En *Ateleia* estos mirmecodomacios son tallos, y ocasionalmente, inflorescencias y ramas florales huecas (Fig. 31).

La mayoría de las plantas mirmecofíticas están asociadas con un número reducido de especies de hormigas (McKey, 1989). La especificidad total hormiga-hospedero en leguminosas es rara y sólo ha sido registrada en *Leonardoxa africana* (Baill.) Aubrév. (Caesalpinioideae) en Camerún (McKey, 1984). Durante las observaciones de campo, diferentes especies de hormigas fueron observadas en varias especies de *Ateleia*. Sin más observaciones detalladas y extensivas, no obstante, no es posible decir si ciertas especies de hormigas son específicas de ciertas especies de *Ateleia* o si una especie de *Ateleia* está asociada a más de una especie de hormiga. Debido a que algunas especies como *A. sousae*, *A. cubensis* y *A. tomentosa* presentan importantes disyunciones, sería probable que una especie de *Ateleia* esté relacionada con más de una especie de hormiga; de tal manera que el grado de especialización de las diferentes especies de hormigas que habitan en los árboles de *Ateleia* esta por evaluarse. No se han detectado nectarios extraflorales en *Ateleia* y el polen no parece ser atractivo para las hormigas, ya que las evidencias de las asociaciones con hormigas (cuerpos perlados y Mirmecodomacios) se encuentran tanto en individuos masculinos como en femeninos (Ireland, 2001).

5.6 PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

El género *Ateleia* está distribuida desde el centro de México (San Luis Potosí) a Centroamérica, por el este hasta las Bahamas, Cuba, La Española y se encuentra en Sudamérica, desde Venezuela en el Noreste hasta Argentina y Paraguay. Se considera que el centro de diversidad de *Ateleia* es México y Centroamérica (Linares, 2000) y en esa área, la región comprendida desde los límites de los estados mexicanos de Oaxaca y Chiapas, pasando por la Depresión Central de Chiapas y su continuación en los bosques secos (selvas bajas caducifolias) de Nentón en Guatemala, en las que se encuentran siete especies. Esta zona es notable, tanto por su alto número de especies, como por la gran variación interespecífica observada, la cual es mayor que la registrada en otras regiones (Linares, 2001). Además, en esa región están las únicas localidades (Cintalapa y La Sepultura, Chiapas) donde se han encontrado creciendo en simpatría dos especies, *A. glabrata* y *A. albolutescens*. Asimismo, es en esta región donde las localidades para diferentes especies están muy cercanas una de otra, en algunos casos de sólo unos cuantos kilómetros, como ocurre con *A. albolutescens*, *A. hexandra* y *A. tomentosa* (Figs. 32 y 33).

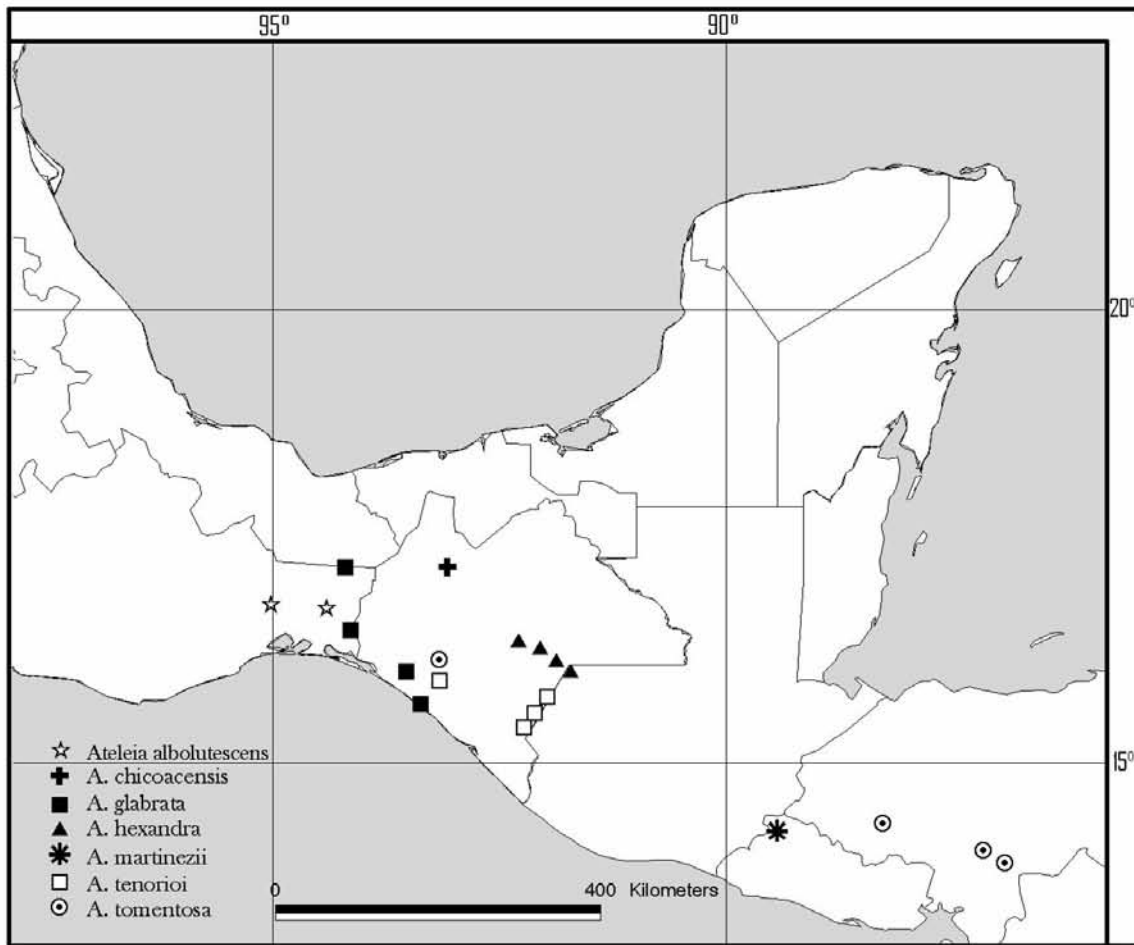


Fig. 32. Mapa de la región de mayor diversidad de *Ateleia*. Nótese la concentración de especies en la zona comprendida entre Oaxaca, Chiapas y Honduras. Se han excluidos las localidades de *A. pterocarpa* de fuera de esta zona. Las restantes especies son exclusivas de la zona mencionada.

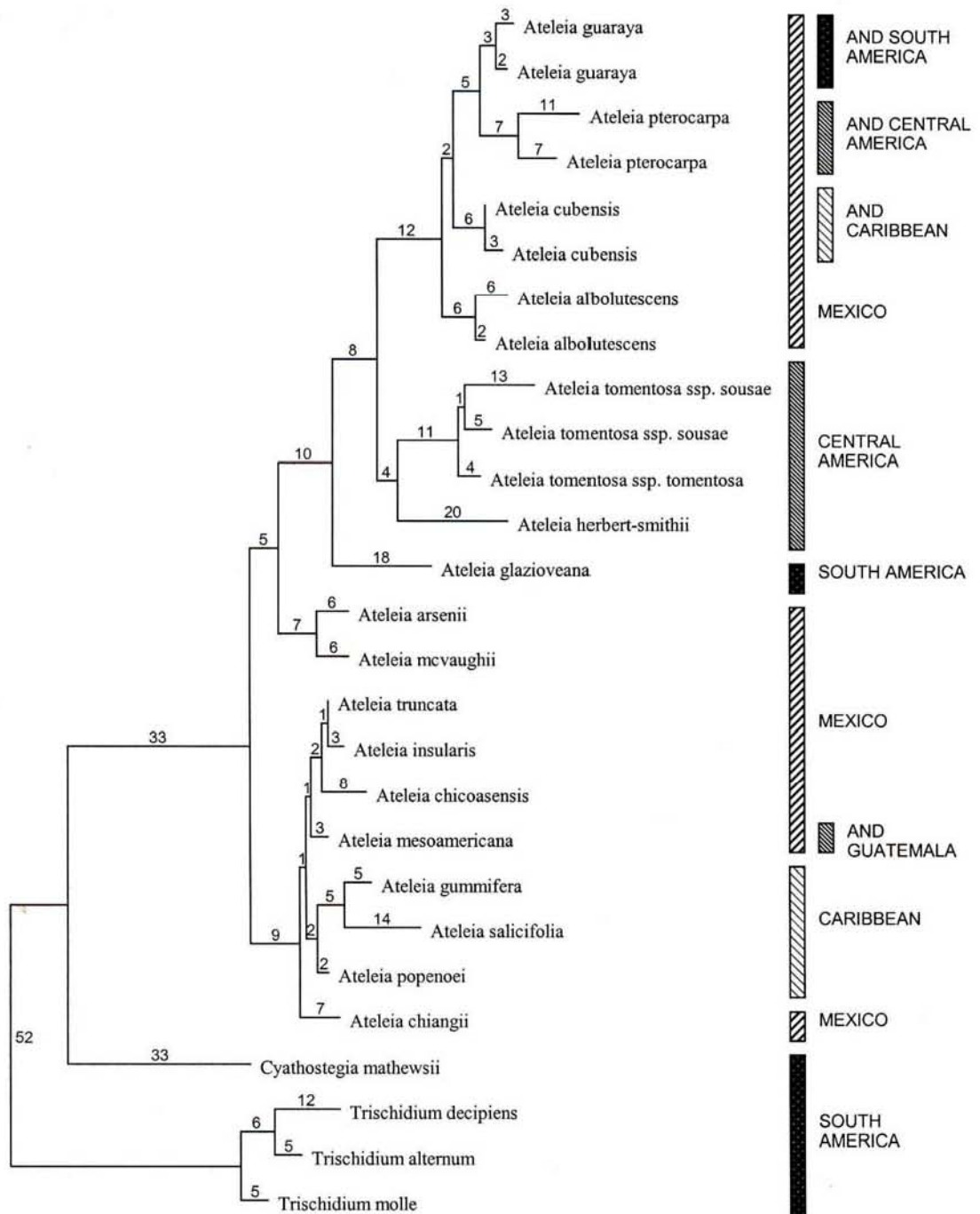


Fig. 33. Filograma representado uno de los árboles más parsimoniosos del análisis de secuencias de ITS con la representación geográfica correspondiente a cada taxón o grupo. Los números indican la longitud de las ramas. Tomado de Ireland, 2001.

Diez de las 30 taxa, es decir 10 especies de las 28 especies y dos variedades (Cuadro 1) son endémicos de México (*A. albolutescens*, *A. arsenii*, *A. chiangii*, *A. glabrata*, *A. insularis*, *A. mcvaughii*, *A. sousae*, *A. standleyana*, *A. tenorioi* y *A. truncata*,) y cuatro más habitan en México y otros países (*A. cubensis*, *A. hexandra*, *A. pterocarpa* y *A. tomentosa*), lo cual hace un total de 14 de las 28 especies (51.85%). El género es principalmente propio de los bosques secos y semisecos a elevaciones desde el nivel del mar hasta los 3000 m. Todas las especies de *Ateleia*, con excepción de *A. truncata*, son localmente comunes, pero nunca llegan a ser un elemento dominante del paisaje y la mayoría de las especies tienen distribuciones geográficas muy restringidas. Las excepciones serían *A. cubensis*, *A. pterocarpa* y *A. sousae*, que tienen distribuciones relativamente extensas. *Ateleia cubensis* se distribuye desde la parte oeste y norte de la Península de Yucatán, hasta Cuba y las Bahamas. Esta distribución coincide con la observada en algunas leguminosas como *Mimosa bahamensis* Benth., y plantas de otras familias como *Jacquinia keyensis* Mez, que se extiende un poco más al norte hasta Florida. *Ateleia pterocarpa* es hasta ahora la especie más ampliamente distribuida. Su área de distribución se extiende desde el centro de Veracruz hasta el centro de Panamá en el sur y es, probablemente, la especie más adaptada a diferentes condiciones edáficas y de precipitación, pues crece tanto en suelos calizos de la parte norte de Guatemala, como en suelos lateríticos en la parte central de Chiapas, y se extiende desde tipos de vegetación similares a selva baja caducifolia en el Istmo de Tehuantepec, encinares tropicales en Oaxaca y Chiapas, así como selvas medianas en Guatemala y selvas altas en Nicaragua. *Ateleia sousae* es un caso muy interesante, pues sólo se conoce de dos localidades, muy distantes entre sí: una en los alrededores de Autlán, Jalisco, en el Eje Neovolcánico y, la otra, al sur de Sola de Vega, Oaxaca, en la Sierra Madre del Sur, distando ambas localidades más de 950 km. Probablemente se encuentre en Guerrero y en otras partes de esas sierras, tanto en Jalisco como en Oaxaca y su ausencia se deba solamente a la falta de colectas exhaustivas en las zonas intermedias. *Ateleia tomentosa* fue descrita por Rudd (1968) de Chiapas, México y hasta 1994 se encontró una localidad en Honduras; en el curso del presente estudio fue encontrada en dos localidades adicionales en Honduras. En la localidad tipo visitada en 1997, 1998 y 1999 sólo se han encontrado dos árboles adultos y dos juveniles. Sin embargo, en las localidades de Honduras es relativamente abundante aunque sólo sea localmente. *Ateleia herbert-smithii* fue descrita de Mamatoco, en la parte baja de las llanuras orientales de Colombia. En 1982 fue colectada en Parque Nacional Santa Rosa, en Guanacaste, Costa Rica (Janzen, 1989) y

posteriormente en Nicaragua, donde es, al parecer común. A pesar de que se han realizado varias expediciones (Rudd, 1968), nunca se ha vuelto a encontrar en la localidad tipo. Las otras especies se conocen de apenas unos cuantos individuos en la localidad tipo o de varias localidades muy cercanas, como es el caso de *A. hexandra*, que se conoce de una pequeña área entre México y Guatemala o *A. tenorioi* que se conoce de varias colecciones en la Depresión Central de Chiapas, casi al borde de la frontera con Guatemala, por lo que es de esperarse que aparezca en ese país. Por otra parte, *A. martinezii* que se conoce sólo de dos localidades relativamente cercanas entre sí, en el occidente de El Salvador, probablemente sea una especie muy sensible a los incendios, pues tiene corteza muy delgada. Al haber sido sometidos, todos los bosques de pino-encino a frecuentes incendios, en los últimos años, probablemente haya desaparecido de los otros hábitats disponibles. *A. glabrata* se conoce sólo de cuatro localidades, dos de ellas muy cercanas entre sí en la Sierra Madre de Chiapas y las otras dos también cercanas entre sí, en áreas adyacentes del límite entre los estados de Chiapas y Oaxaca. En general, la mayoría de las especies crece en bosques secos o selvas bajas caducifolias o transiciones de ese tipo de vegetación con otro, como bosque de pino, bosque de encino o bosques mixtos. Los bosques secos, en los cuales se encuentran la mayoría de las especies de *Ateleia*, son fuertemente estacionales, con un dosel cerrado y dominado por leguminosas y bignoniáceas. Sus suelos son fértiles y en contraste con las sabanas, hay poca cobertura de gramíneas (Pennington *et al.*, 2000b). La distribución actual de las selvas bajas es fragmentada y se han identificado al menos 10 áreas disyuntas en el neotrópico (Prado y Gibbs, 1983). Estas áreas disyuntas se supone que son remanentes de una cobertura alguna vez más continua, la cual dominaba durante los climas más fríos y secos de las edades de hielo del Pleistoceno, hace como 12000 y 18000 años (durante las glaciaciones), cuando las condiciones se volvían más frías y secas (Gentry, 1979; Prado y Gibbs, 1993; Pennington *et al.* 2000b). Algunas especies de las selvas bajas actuales son encontradas en algunos de estos bolsones aislados, pero están ausentes en algunas de las áreas intermedias y, a veces, tienen áreas ampliamente disyuntas (Prado y Gibbs, 1993). Durante este estudio, se pudo comprobar esto con varias especies de otras familias, las cuales crecen en áreas aisladas del Petén en Guatemala y/o algunas otras áreas de la península de Yucatán, pero están ausentes en otras áreas intermedias.

5.6.1 Origen del género *Ateleia*

La alta diversidad de Leguminosas en África y Sudamérica sugiere que la familia es de origen Gondwánico (Polhill, 1981). Las relaciones entre las biotas de uno y otro lado del Atlántico han sido bien estudiadas y documentadas desde hace mucho tiempo (Gray, 1846; Raven y Axelrod, 1974; Tiffney, 1985, Davidse, 1983; Parks y Wendell, 1990) y se han propuesto básicamente dos hipótesis para explicar cómo se originaron los patrones actuales de diversidad a gran escala de las leguminosas tropicales entre África y América.

La primera de esas hipótesis postula que la dispersión se originó del occidente de Gondwana a Norteamérica tropical, a través de Sudamérica (Raven y Axelrod, 1974; Raven y Polhill, 1981). Ya que el Istmo de Panamá se cerró hace sólo tres millones de años (Coates y Obando, 1996) la dispersión de Sudamérica a Norteamérica es relativamente reciente. Las leguminosas sudamericanas deberían ser, por lo tanto, más basales que aquellas de Norteamérica en un cladograma (Lavin y Luckow, 1993).

En contraste, la hipótesis del origen en los trópicos boreales sugiere que a principios del Terciario, las leguminosas eran un elemento ampliamente distribuido de la flora tropical del norte (tropical boreal) y la dispersión entre África y Norteamérica fue a través del Atlántico, por puentes terrestres o pequeñas brechas de agua (estrechos), durante finales del Eoceno o principios del Oligoceno (Tiffney, 1985, 1985b, Lavin y Luckow, 1993). Esto se basa en las observaciones de que algunos grupos neotropicales tienen a menudo grupos hermanos en el viejo mundo y además poseen registro fósil en el norte templado (Lavin y Luckow, 1993). Si esta hipótesis fuese la correcta, entonces las leguminosas del trópico norteamericano serían basales con respecto a los grupos sudamericanos, en cualquier cladograma (Lavin y Luckow, 1993).

El análisis cladístico llevado a cabo por Ireland (2001) de *Ateleia* y *Cyathostegia* (Fig. 33), sugiere que, para este grupo, ya que Sudamérica es el área ancestral, debido a que *Cyathostegia* y el grupo hermano *Trischidium* son sudamericanos, mientras que *Ateleia*, el cual es derivado, está mayormente distribuido en el trópico de Norteamérica. Este origen sureño está de acuerdo con la primera hipótesis, que Sudamérica es el área ancestral. La emergencia de *Swartzia*, un grupo principalmente sudamericano como hermano de *Ateleia*, *Cyathostegia* y *Trischidium* en el análisis cladístico a nivel genérico da apoyo adicional a esta hipótesis (Ireland, 2001). Herendeen (1992) sugirió que el descubrimiento de fósiles del Eoceno de *Swartzia* en Norteamérica es el resultado de una dispersión reciente desde

Sudamérica y que *Swartzia* es un grupo sudamericano. Según Ireland (2001), las relaciones e inferencias dentro de *Ateleia* vendrían siendo más complicadas, pero hay pocas evidencias de radiación reciente, como predice la hipótesis de los trópicos boreales, por tal razón, se acepta que *Ateleia* es un grupo de origen sudamericano y, por lo tanto, Gondwánico.

5.6.2 Inferencias a partir de la distribución de las especies

Ireland (2001) postula que *A. standleyana* debe ser considerada como sinónimo de *A. guaraya*, esto haría de *A. guaraya* en el sentido de Ireland, la especie más ampliamente distribuida, aunque con una importante brecha y con una disyunción notable. En el presente trabajo se considera a ambas especies como distintas, de ahí que la especie más ampliamente distribuida es *A. pterocarpa*, que se extiende desde Veracruz en México hasta Panamá. *Ateleia standleyana* y *A. guaraya* podrían representar un caso típico de especies hermanas muy cercanamente relacionadas y ampliamente disyuntas, como *Andira galeottiana* Standl. de México y su especie hermana *Andira vermifuga* Mart. ex Benth. de Brasil (Pennington, 2003). *Ateleia venezuelensis* que crece en la parte norte de Sudamérica, ocuparía un área intermedia entre las dos especies anteriores (*A. standleyana* y *A. guaraya*) y debería ser estudiada con mayor detalle para verificar si es una especie distinta o una muy cercanamente relacionada con *A. standleyana* y *A. guaraya*. Ireland (2001) postula que probablemente *Ateleia guaraya* (incluyendo en su concepto de *A. guaraya* a *A. standleyana*) estaba más ampliamente distribuida durante las glaciaciones del Pleistoceno y que se extinguió en las áreas intermedias entre México y Brasil.

5.6.2.1 Tipos de distribución geográfica

En general se podría decir que las especies de *Ateleia* son de una distribución muy restringida, conociéndose la mayoría de éstas sólo de la localidad tipo o de áreas muy pequeñas. En general las distribuciones podrían agruparse así:

Especies ampliamente distribuidas. *Ateleia cubensis*, *A. pterocarpa* y *A. herbert-smithii* se distribuyen en más de dos países; *A. tomentosa* que se distribuye en México y Honduras; finalmente, *A. sousae*, que aunque se distribuye sólo en México, se presenta en dos localidades muy distantes entre sí.

Especies de distribución restringida. *Ateleia arsenii*, *A. glabrata*, *A. albolutescens* y *A. standleyana* se conocen en dos o tres entidades contiguas de México. *A. hexandra* en México y en regiones adyacentes de Guatemala.

Especies de distribución muy reducida. Finalmente, tenemos una serie de especies conocidas sólo de la localidad tipo o sólo de áreas muy restringidas y, en algunos casos, sólo de unos cuantos individuos: *A. albolutescens*, *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. insularis*, *A. mcvaughii*, *A. martinezii*, *A. nicaraguensis*, *Ateleia tenorioi* y *A. truncata*.

5.6.3 Inferencias de las relaciones filogenéticas

Ireland (2001) sostiene que *Ateleia* es un género de origen sudamericano, ya que los grupos hermanos basales *Trischidium* y *Cyathostegia* se encuentran allí. Así mismo, sostiene que las especies actuales de Sudamérica representan arribos de tiempos tan recientes como el Pleistoceno, es decir, que son producto de una dispersión reciente desde Norteamérica tropical, pues emergen en un clado mayoritariamente norteamericano, más específicamente mexicano. Esto, según Ireland (2001), apoyaría la tesis de Prado y Gibbs (1993), de que las distribuciones disyuntas actuales, de especies propias del bosque seco, son relictos de una distribución más continua. Adicionalmente, Ireland (2001) considera a *A. standleyana* dentro de *A. guaraya*; esta consideración hace que *A. guaraya*, con una importante disyunción, sea la especie más ampliamente distribuida del género. Si se consideran especies diferentes, esto, obviamente, afectaría la topología del filograma.

En la Fig. 33 se detallan las áreas geográficas en un filograma, representando uno de los árboles más parsimoniosos del análisis de ITS de *Ateleia* y *Cyathostegia*. En ese filograma se muestran los grupos de especies o clados y su área geográfica. Un árbol del análisis de ITS fue escogido sobre uno del análisis combinado para ilustrar la longitud de las ramas moleculares. Por otra parte, Ireland (2001) menciona que *Ateleia glazioveana* es, probablemente, una especie derivada de las especies de Norteamérica pero, dada su posición relativamente basal en su análisis (dentro del grupo residual de *Ateleia*), esto es poco claro. Sin embargo, el tipo de yema intrapeciolar ubica claramente a *A. glazioveana* en la sección *Tomentosa*. Probablemente un análisis más cuidadoso de la morfología de esta especie aclarará su posición dentro de esa sección en análisis combinados de datos moleculares y morfológicos.

El cierre del Istmo de Panamá, hace aproximadamente tres millones de años (Coates y Obando, 1996) puede haber influenciado estos movimientos entre los trópicos de Norte y Sudamérica.

Según Ireland (2001), los eventos vicariantes, producto de la separación geográfica de los bosques secos, han conducido a una especiación muy importante con poca variación morfológica en las especies mexicanas y caribeñas del género, debido a la reducida longitud de las ramas en el árbol filogenético, que indican muy pocas sustituciones en las secuencias de nucleótidos. Sin embargo, la variación morfológica de las especies de *Ateleia*, documentada en este trabajo es grande, especialmente en México, Centroamérica y el Caribe. De estas regiones se han descrito varias especies nuevas (Linares, 2001). En el Caribe, Barreto (1996) ha descrito cuatro especies y cinco variedades nuevas. Finalmente, como resultado del presente trabajo, se ha podido detectar la existencia de, probablemente, una especie nueva de Cuba y una de República Dominicana. Aunque al menos tres especies de Barreto son consideradas como coespecíficas de otras especies (Cuadro 1), en el presente trabajo, es obvio que su trabajo documenta una variación morfológica apreciable y que ésta difiere de las aseveraciones de Ireland. Tanto los trabajos de Barreto como los de Linares han estado apoyados en la macromorfología y, al menos los de Linares, han sido apoyados posteriormente por datos moleculares y/o químicos (Veitch *et al.*, 2005).

Sin duda, la región comprendida en este estudio es el área más dinámica en cuanto a variación en número de especies, así como a la variación específica. No obstante, hay que recalcar que la recolección de estas especies es todavía muy deficiente en el área y probablemente, conforme se vaya colectando más, se encontrarán importantes ampliaciones en el área de distribución de las mismas y se tendrá una mejor idea de la magnitud de la variación intraespecífica.

Aunque la mayoría de las especies de *Ateleia* crecen en bosques secos o selvas bajas caducifolias y/o ecotonías de éstas con otros tipos de vegetación, como bosques de pino, bosques de pino-encino o selvas medianas, hay dos especies que viven en hábitats más húmedos: *A. chiangii* ocupa un área de selva alta perennifolia o de vegetación secundaria derivada de ésta en la Huasteca Potosina, y *A. cubensis* es encontrada en las selvas más húmedas de Yucatán, aunque también en lugares con una estación seca más o menos

marcada, especialmente en los llamados “tintales” o “bajos inundables” aunque crece en hábitats más secos a lo largo de su área de distribución en las islas del Caribe. Podría ser que las especies de los bosques húmedos tengan distribuciones que serían “derivadas” de aquellas que normalmente habitan en los bosques secos. Es decir, estos tipos de hábitats representarían “colonizaciones” recientes; serían reversiones en hábitats. Estas reversiones en géneros esencialmente de bosques secos también han sido registradas en *Ruprechtia* (Polygonaceae) (Pendry, 2004) por ejemplo.

Ireland (2001) establece que ha habido dos colonizaciones del Caribe desde Centroamérica. Primero, por *A. cubensis*, la cual crece tanto en Cuba y las Bahamas como también en México, Belice y Guatemala. Esta especie emerge en una posición relativamente derivada dentro del grupo residual *Ateleia*, el cual contiene especies esencialmente centroamericanas. La segunda radiación hacia el Caribe es en el llamado “Clado Mesoamericano” (por *A. hexandra*, conocida informalmente como *A. mesoamericana* en ese tiempo), en el cual *A. gummifera*, *A. salicifolia* y *A. popenoi*, forman parte de un clado esencialmente mesoamericano. No se establece en ese trabajo ninguna hipótesis acerca de la época de dicho arribo pero, dada la variación morfológica notoria y la mayor área de distribución, especialmente en *A. salicifolia* y *A. gummifera*, éste podría ser mucho más antiguo que el anterior.

5.7. TRATAMIENTO TAXONÓMICO

5.7.1 Lista de especies

1. *Ateleia albolutescens* Mohlenbr.
2. *A. arsenii* Standl.
3. *A. chiangii* J. Linares
4. *A. chicoasensis* J. Linares
5. *A. cubensis* Griseb.
6. *A. glabrata* J. Linares
7. *A. herbert-smithii* Pittier
8. *A. hexandra* J. Linares
9. *A. insularis* Standl.
10. *A. martinezii* J. Linares
11. *A. mcvaughii* Rudd
12. *A. nicaraguensis* J. Linares
13. *A. pterocarpa* (Sessé & Moc. ex DC.) D. Dietr.
14. *A. sousae* J. Linares
15. *A. standleyana* Mohlenbr.
16. *A. tenorioi* J. Linares
17. *A. tomentosa* Rudd
18. *A. truncata* Mohlenbr.

5.7.2 DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO

Ateleia (Sessé & Moç. ex DC.) Benth.

Ateleia (Sessé & Moç. ex DC.) Benth., Comm. Legume Gen.: 37. 1837.

Sin.: *Pterocarpus* sect. *Ateleia* Sessé & Moç ex DC. Prodr. 2:419. 1825.

Especie Tipo: *Ateleia pterocarpa* (Moc. & Sessé ex DC.) D. Dietr., *Syn. Pl.*
4: 1219. 1847.

Arbustos de menos de 1.5 m o árboles medianos de hasta 10 (-20) m de alto; dioicos; ramas teretes, pubescentes a tomentosas, o glabrescentes; hojas espiraladas, imparipinadas, pecíolo y raquis canaliculado o terete, folíolos alternos o subopuestos; estípulas ausentes;

yemas axilares o intrapeciolares, yemas seriales presentes, a veces inconspicuas; estipelas generalmente ausentes (presentes sólo en dos especímenes); inflorescencias estaminadas axilares o terminales, en racimos o panículas, 2-20 cm; flores desde unas pocas (20-45) hasta 4000 o más (Janzen, 1989); brácteas pequeñas, deltoides, triangulares o lineares; caducas o persistentes; bractéolas ausentes; flores 5-15 mm; cáliz regular turbinado, campanulado o crateriforme, truncado o con 5 lobos o dientes inconspicuos, menos de 0.5 mm; pétalo 1, rara vez 2 ó 3, unguiculado, expandido o reflexo, laminar o profundamente cocleado y reflexo, blanco a blanco verdoso o blanco amarillento, parte distal de la lámina entera, erosa o crenada, internamente glabro o rara vez con unos cuantos tricomas microscópicos, externamente glabro o pubescente; estambres 6-10(-12), los filamentos libres en la base, en dos verticilos de diferente tamaño; anteras regulares, elipsoidales, dorsifijas, latrorsas, 1.2 mm de largo o menos; rudimento pistilar muy reducido, claviforme o filiforme, glabro o pubescente o viloso; inflorescencias pistiladas axilares o terminales, en racimos o panículas, 2-15(-20)cm, desde unas pocas flores hasta varios miles; brácteas similares a las de las inflorescencias estaminadas; flores 5-15 mm; brácteas florales subyacentes en la base del pedicelo, deltoide, angostamente deltoide, triangular, o raras veces, subulada, ascendentes o patentes; bractéolas ausentes; cáliz de forma similar al de las flores estaminadas, pero ligeramente mayor; pétalo similar al de las flores estaminadas; estaminodios 6-18, de tamaños variables, rudimentos de las anteras delgados, membranáceos, sin polen y pronto deciduos; ovario claviforme, oblongo u obovado, glabro, pubescente, tomentoso o viloso, estipitado, estigma libre, subsésil o sésil, peltado, discoide, 1.2 mm o menos de diámetro, óvulos dos; frutos bivalvados, indehiscentes, samaroides, comprimidos, oblongos, semiorbiculares, estipitados, ala adaxial desarrollada, desde 0.5 hasta 2(-3) mm de ancho; región soldada en el borde abaxial del fruto presente o ausente, cuando presente translúcida; semillas 1(-2), oblongas o reniformes, pardo-amarillento a pardo-oscuro o casi negras, 4.4-10.5 mm largo; plántulas de germinación epigea o hipogea, primeros eófilos alternos, 1-5-foliolados.

Se conocen 27 especies (una inédita de Bolivia y Brasil) y dos variedades (*Ateleia apetala* Griseb. var. *apetala* y *Ateleia apetala* var. *pubescens* León) (Cuadro 1). Se distribuyen desde Nayarit, México hasta el centro de Costa Rica por la vertiente Pacífica y desde San Luis Potosí en México hasta el norte de Argentina, por la vertiente Atlántica. Habitan principalmente en regiones tropicales con marcada estacionalidad en el régimen de lluvias,

en lugares abiertos y rocosos, desde el nivel del mar hasta los 1800 m y dos especies desde los 1900 hasta los 2600 m. En el área de estudio se reconocen 18 especies, de las cuales 16 son endémicas.

Se propone por primera vez una clasificación infragenérica que consiste en dos subgéneros *Ruddia* y *Ateleia*, este último con tres secciones: *Tomentosa*, *Hexandra* y *Pterocarpa*. Los subgéneros se pueden separar por la siguiente clave:

CLAVE DE LOS SUBGÉNEROS DE *Ateleia* Y PARA LAS SECCIONES DEL SUBGÉNERO *Ateleia* EN MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

1. Arbustos de menos de 1.5 m de alto; raquis acanalado; flores de 1.2 a 1.5 cm de largo, casi sésiles; pétalo laminar, extendido, claramente nervado; frutos de hasta 4.5 cm de largo, mayormente oblongos; estigma subsésil, libre en el frutoroyectándose hacia afuera del fruto; nervación del fruto sin anastomosarse hacia el margen abaxial, sin formar una región soldada translúcida; semillas oblongas, uniformes en grosor, de entre 7.8 y 10.5 mm de largo; plántulas de germinación hipogea (gea); primeros eófilos 3-5-foliolados. Creciendo en altitudes superiores a los 1900 msnm.....
Subgénero ***Ruddia*** (*A. arsenii* y *A. mcvaughii*)

1. Árboles de más de 2 m de alto a veces hasta de 20 m; raquis terete o semiterete; flores de menos de 1.2 cm de largo, conspicuamente pediceladas; pétalo fuertemente cocleado sin nervación aparente; frutos de menos de 3.5 cm de largo, mayormente semiorbiculares a obovados; estigma sésil, variadamente insertado en el fruto, sin proyectarse hacia afuera; nervación del fruto anastomosándose hacia el margen abaxial, para formar una región soldada translúcida; semillas reniformes, uniformes en grosor, generalmente menos de 7.8 mm de largo; plántulas de germinación epigea; primeros eófilos 1-3- foliolados. Creciendo en altitudes inferiores a los 1900 msnm..... subgénero ***Ateleia***

2. Pulvínulo cubriendo total o casi totalmente la yemas vegetativa de las ramas fértiles, ramas fértiles marcadamente simpodiales; ovario variadamente pubescente en toda su superficie.....sección ***Tomentosa*** (*A. glazioveana*, *A. herbert-smithii*, *A. martinezii*, *A. tomentosa* y *A. sousae*.)

2. Pulvínulo sin cubrir completamente las yemas vegetativas, ovario a veces ciliado en el margen abaxial y cerca del estigma; en lo demás glabro.....

3. Frutos conspicuamente nervosos en la cámara seminal, consistencia de los frutos maduros, papirácea, éstos tienden a descomponerse fácilmente y romperse.....Sección ***Hexandra*** (*A. apetala*, *A. chiangii*, *A. chicoasensis*, *A. glabrata*, *A. gummifera*, *A. hexandra*, *A. insularis*, *A. microcarpa*, *A. popenoi*, *A. salicifolia*, *A. truncata*, *A. apetala*).

3. Frutos oscuramente nervosos en la cámara seminal, aun a trasluz, consistencia coriácea o subcoriácea, no se rompen fácilmente.....5. Sección *Ateleia* (*A. albolutescens*, *A. cubensis*, *A. guaraya*, *nicaraguensis*, *A. pterocarpa*, *A. sp. nov. ined.* [Bolivia-Brasil], *A. standleyana*, *A. tenorioi*, *A. venezuelensis*)

Subgéneros del género *Ateleia*

Ateleia subgénero *Ruddia* J. Linares et M. Sousa, Revista Mexicana de Biodiversidad 78: 1-9. Figs. 1 y 2 (2007).

TIPO: *Ateleia arsenii* Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 20:174(1919). TIPO: MEXICO. MICHOACAN: flancs du Quinceo, 2500? ou 3200? [m] [fruits in 1910]. *Arsène* 6655 (holotipo, US!; isotipo (fragmento), NY!)

Arbustos (0.3-)0.5-1.5 m; corteza verde oscuro a grisácea o blanquecina, rugosa a rugosa de aspecto casi liso; ramas teretes, ferrugíneas a blanquecino tomentosas o densamente pubescente; hojas espiraladas, imparipinadas, pecíolo y raquis acaniculado; folíolos alternos o subopuestos; estípulas ausentes; yemas axilares con yemas seriales presentes, a veces inconspicuas; estipelas ausentes (presentes únicamente en un espécimen tipo de *A. mcvaughii* Rudd); inflorescencias estaminadas axilares, racemosas, (1-)4-15 cm; 20-100 flores por inflorescencia; brácteas florales pequeñas, triangulares o lineares, persistentes; bractéolas ausentes; flores 10-15 mm; cáliz regular turbinado a campanulado con 5 lobos o dientes inconspicuos, menos de 0.5 mm; pétalo 1, rara vez 2, unguiculado, expandido, laminar, blanco a blanco verdoso o blanco amarillento, parte distal de la lámina erosa, crenada o sinuada, internamente glabra, externamente glabra o pubescente; estambres (8-)10(-12), los filamentos libres, en dos verticilos de diferente tamaño; anteras regulares, elipsoides, dorsifijas, dehiscencia lateral, ca. 1.1 mm; rudimento pistilar reducido, clavado, glabro o viloso; inflorescencias pistiladas axilares, racemosas, 3-12(-29)cm, 20-80(-100) flores por inflorescencia; brácteas similares a las de las inflorescencias estaminadas; flores 10-15 mm; cáliz similar en forma al de las flores estaminadas pero ligeramente mayor; pétalo similar al de las flores estaminadas; estaminodios 10-28 de tamaños variables; rudimentos de las anteras, delgados, membranáceos, sin polen y prontamente deciduos; ovario obpiriforme o clavado, perfil oblongo, ciliado en el borde abaxial o viloso, estipitado, estigma libre a subsésil, peltado, discoide de hasta 1.7 mm de diámetro, óvulos dos; frutos bivalvados, indehiscentes, samaroides, comprimidos, obovado a obovado-oblongo, estipitados, ala adaxial poco desarrollada, 0.2-0.5 mm de ancho; región soldada en el borde abaxial del fruto ausente; semillas 1, raramente 2, oblongas, café-rojizo a café-oscuro, 7.5-10.5 mm largo; plántulas de germinación epigea apenas por encima del suelo, con los cotiledones no cubiertos por el suelo, pero sin elevarse por encima del suelo, primeros eófilos, alternos, 3-5-foliolados.

Ateleia subgénero *Ateleia*. Especie Tipo: *Ateleia pterocarpa* (Sessé & Moc. ex DC.) D. Dietr. Syn. Pl. 4:1219 (1847).

Arboles 2-10(-20) m; corteza blanquecina o amarillenta a pardo grisácea, a veces muy oscura, rugosa, escamosa, o profundamente fisurada; ramas teretes, ferrugíneas a pardas, tomentosas o densamente pubescente, raras veces glabras o glabrescentes; hojas espiraladas, imparipinadas, pecíolo y raquis terete; folíolos alternos o subopuestos; estípulas ausentes; yemas axilares con yemas seriales presentes, a veces inconspicuas; estipelas ausentes (presentes únicamente en un espécimen); inflorescencias estaminadas

axilares o terminales, en racimos o panículas (1-)4-15 cm; 50 a varios cientos de flores por inflorescencia; brácteas florales pequeñas, triangulares, persistentes; bractéolas ausentes; flores 5-9(-11) mm; cáliz regular subpateliforme a campanulado truncado, menos de 0.5 mm; pétalo 1, unguiculado, cuculiforme, blanco a blanco verdoso o blanco amarillento, parte distal de la lámina entera a muy levemente erosa o sinuada o sinuada, glabra interna y externamente glabra; estambres (6-)10(-12), los filamentos libres, en dos verticilos de diferente tamaño; anteras regulares, elipsoides, dorsifijas, dehiscencia lateral, ca. 1.1 mm; rudimento pistilar reducido, a veces imperceptible, filiforme, baciliforme, claviforme hasta oblongo, glabro, pubescente, viloso o, a veces, ciliado en la sutura ventral; inflorescencias pistiladas axilares o terminales, en racimos o panículas 3-12(-20)cm, 20-80 hasta varios cientos de flores por inflorescencia; brácteas similares a las de las inflorescencias estaminadas; flores 5-10 mm; cáliz similar en forma al de las flores estaminadas pero ligeramente mayor; pétalo similar al de las flores estaminadas; estaminodios 10-12 de tamaños variables; rudimentos de las anteras, delgados, membranáceos, sin polen y prontamente deciduos; ovario obpiriforme, oblongo a suborbicular, ciliado en el borde abaxial o viloso, estipitado, estigma peltado, discoide de hasta 1.7 mm de diámetro, óvulos dos; frutos bivalvados, indehiscentes, samaroides, comprimidos, semiorbiculares, raras veces obovado-oblongo, estipitados, ala adaxial bien desarrollada, 1-2 mm de ancho; región soldada traslúcida, fácilmente visible; semillas 1, raramente 2, reniformes, café-rojizo, café-oscuro, hasta negruzcas, 5-7.2 mm largo; plántulas de germinación epígea, con los cotiledones claramente por encima del suelo, primeros eófilos, alternos, 1-3-foliolados

Secciones del género *Ateleia* subgénero *Ateleia*

1. Sección *Tomentosa* J. Linares, sect. nov. ined. Especie Tipo: *Ateleia tomentosa* Rudd, Contr. U.S. Natl. Herb. 32: 397(1968).

Sectio Tomentosa

Arbores plus quam 5 m altae, subgeneris Ateleiae typicae, sed ramis floralibus valde sympodialibus; gemmis intrapetiolaribus; ovariis fructibusque varie pubescentibus.

Árboles de 5 m de alto o más, corteza gris a café oscuro, finamente rugosa, similar a algunas especies de *Erythrina*, con surcos longitudinales más claros. Ramas reproductivas de crecimiento marcadamente simpodial, yemas intrapetiolar, cubiertas completamente por el pulvínulo. Inflorescencias estaminadas en panículas o racimos, axilares y/o terminales, flores estaminadas con 10 estambres. Inflorescencias pistiladas en panículas y/o racimos, flores con 10 (-12) estaminodios, ovario variadamente pubescente. Frutos variadamente pubescentes (a veces inconspicuamente).

Esta sección consiste de sólo cuatro especies: *A. tomentosa* Rudd, *A. martinezii* J. Linares, *A. sousae* J. Linares y *A. glazioveana* Baill., que se distinguen claramente por tres características: las yemas vegetativas intrapetiolar, es decir, completamente cubiertas por el pulvínulo; los ovarios (estúpido y cuerpo del ovario) variadamente pubescente y las ramas que portan las inflorescencias con crecimiento marcadamente simpodial. Las especies de esta sección se caracterizan por habitar bosques de pino, pino-encino o ecotonías entre los tipos de bosque anteriores y selvas bajas caducifolias, la única especie sudamericana de esta sección, *A. glazioveana*, habita en bosques descritos como semideciduos o estacionales, generalmente muy cerca de cursos de agua.

2. Sección *Hexandra* J. Linares, sect. nov. ined. Especie Tipo: *Ateleia hexandra* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 72(1): 96, f. 4 (2001).

Sectio Hexandra

Arbores plus quam 5 m altae, subgeneris Ateleiae typicae, sed fructuum cellulis seminalibus conspicue nervosis, fructibus maturis papyraceis, facile rumpentibus dissociantibusque.

Árboles de más de 5 m de alto, corteza rugosa, finamente granulada, similar a las de algunas especies de *Lonchocarpus*, con líquenes, gris clara, con manchas de líquenes; ramas que portan las inflorescencias con crecimiento marcadamente monopodial; yemas vegetativas, fácilmente visibles a simple vista. Inflorescencias estaminadas y pistiladas en racimos, axilares; flores estaminadas con seis, ocho o 10 estambres; flores pistiladas con seis, ocho o 10 estaminodios; frutos marcadamente nervados en la cámara seminal, a menudo de consistencia papirácea y tendiendo a descomponerse fácilmente.

Las especies de esta sección se caracterizan principalmente por sus frutos maduros pajizos, de consistencia papirácea y claramente nervosos en la cámara seminal al madurar; especies todas de Centroamérica y el Caribe.

Las especies que pertenecen a esta sección son: *A. hexandra* J. Linares, *A. chicoasensis* J. Linares, *A. insularis* Standl., *A. truncata* Mohlenbr., *A. popenoei* Correll, *A. gummifera* (Bertero ex DC.) D. Dietr., *A. microcarpa* (Pers.) D. Dietr., *A. salicifolia* Mohlenbr., *A. glabrata* J. Linares, *A. chiangii* J. Linares, *A. apetala* Griseb., *A. apetala* var. *pubescens* León, *A. bissei* Barreto

3. Sección *Ateleia*. Especie Tipo: *Ateleia pterocarpa* (Sessé & Moc. ex DC.) D. Dietr. Syn. Pl. 4:1219 (1847).

Árboles de más de 5 m de alto, corteza rugosa, escamosa o profundamente fisurada, gris oscura o parda, a veces casi negra, muy gruesa; ramas que portan las inflorescencias con crecimiento marcadamente monopodial; yemas vegetativas axilares, fácilmente visibles a simple vista. Inflorescencias estaminadas y pistiladas en racimos, axilares; flores estaminadas con ocho o 10 estambres; flores pistiladas con ocho o 10 estaminodios; frutos oscuramente nervosos en la cámara seminal.

Las especies de esta sección se caracterizan por sus frutos de coloración amarilla opaca, consistencia coriácea a casi leñosa al madurar y por su nervación inconspicua. Las especies Sudamericanas, con la notable excepción de *A. glazioveana* pertenecen a esta sección.

Las especies de la sección *Ateleia* son: *A. albolutescens* Mohlenbr., *A. pterocarpa* (Sessé & Moc. ex DC.) D. Dietr., *A. guaraya* Herzog, *A. venezuelensis* Mohlenbr., *A. cubensis* Griseb., *A. nicaraguensis* J. Linares, *A. sp. nov.* [Bolivia-Brasil], *A. standleyana* Mohlenbr., *A. tenorioi* J. Linares.

CLAVE DE LAS ESPECIES DE *Ateleia* EN MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

1. Arbustos de menos de 1.5 m de alto; raquis acanalado; flores de 1.2 a 1.5 cm de largo, casi sésiles; pétalo laminar, extendido, claramente nervado; frutos de hasta 4.5 cm de largo, mayormente oblongos; estigma subsésil, libre (en frutos) y proyectándose hacia afuera del fruto; nervación del fruto sin anastomosarse hacia el margen abaxial, sin formar una región soldada translúcida; semillas oblongas, uniformes en grosor, de entre 7.8 y 10.5 mm de largo; plántulas de germinación hipogea (gea); primeros eófilos 3-5-foliolados; creciendo en altitudes superiores a los 1900 msnm 2

2. Pétalo pubescente, cáliz tomentoso a villosos; ovario pubescente a tomentoso; folíolos tomentosos en el envés; fruto tomentoso cuando joven, esparcidamente pubescente cuando maduro 2. *A. arsenii*, p. 119

2. Pétalo glabro; cáliz esparcidamente pubescente o puberulento; ovario glabro (ciliado en el margen abaxial); folíolos crespamente pubescentes en el envés; fruto completamente glabro 11. *A. mcvaughii*, p. 158

1. Árboles de más de 2 m de alto a veces hasta de 20 m; raquis terete o semiterete; flores de menos de 1.2 cm de largo, conspicuamente pediceladas; pétalo fuertemente cocleado, sin nervación aparente; frutos de menos de 3.5 cm de largo, mayormente semiorbiculares a obovados; estigma sésil, variadamente insertado en el fruto, sin proyectarse hacia afuera del fruto maduro; nervación del fruto anastomosándose hacia el margen abaxial para formar una región soldada translúcida, visible claramente a trasluz; semillas reniformes, uniformes en grosor, generalmente menos de 7.8 mm de largo; plántulas de germinación epigea; primeros eófilos 1-3-foliolados; creciendo en altitudes inferiores a los 1900 msnm

3. Pulvínulo cubriendo total o casi totalmente las yemas vegetativas de las ramas fértiles, ovario variadamente pubescente en toda su superficie

4. Inflorescencias femeninas mayormente panículas, axilares y terminales;

- folíolos 13, largamente acuminados a caudados; peciólulos 4-8 mm
 7. *A. herbert-smithii*, p. 141
4. Inflorescencias femeninas en racimos, raramente panículas, axilares; folíolos
 de 7 a 24, mayormente agudos, raramente acuminados, nunca caudados;
 peciólulos 2-4 mm
5. Folíolos estrigulosos a glabrescentes en el envés; frutos glabros cuando
 maduros, amarillo pajizo, lustrosos 10. *A. martinezii*, 154
5. Folíolos densamente pubescentes a tomentosos en el envés; frutos pubescentes
 a tomentosos al menos en la sutura, amarillentos a pardos, opacos
6. Fruto blanco viloso a tomentoso cuando inmaduro; la región estigmática
 truncada, sutura recta; folíolos mayormente ovados, verde olivo, opacos
 17. *A. tomentosa*, p. 186
6. Fruto café amarillento, pubescente a piloso cuando inmaduro; la región
 estigmática recta a ligeramente escotada, sutura ligeramente convexa,
 doblándose hacia el estigma; folíolos mayormente oblongo-elípticos, verde
 claro, lustrosos 14. *A. sousae*, p. 173
3. Pulvínulo sin cubrir completamente las yemas vegetativas de las ramas fértiles; ovario
 a veces ciliado sólo en el margen abaxial y cerca del estigma
7. Hojas siempre con menos de 15 folíolos
8. Folíolos membranáceos a cartáceos o subcoriáceos, verde oscuro; ovario
 completamente glabro (desconocido en *A. nicaraguensis*)
9. Árboles altos hasta de 12 m; corteza grisácea, ligeramente granulada;
 estambres 8 o más

10. Estambres 8 (rara vez 10); folíolos puberulentos en el haz, densamente pubescentes en el envés 18. *A. truncata*, p. 151
10. Estambres 10; folíolos glabros en el haz y el envés, excepto por unos cuantos pelos diminutos esparcidos en las nervaduras
..... 12. *A. nicaraguensis*, p. 162
9. Árboles pequeños hasta de 5 m; corteza gris-verdosa, casi lisa; estambres 6, rara vez 7 8. *A. hexandra*, p. 146
8. Folíolos coriáceos, verde claro; ovario pubescente en el estípite y ciliado en el borde abaxial
.....
11. Folíolos mayormente obovados, casi sésiles, glabros, nervaduras secundarias poco notorias 5. *A. cubensis*, p. 132
11. Folíolos ovados, elípticos o suborbiculares rara vez obovados, conspicuamente peciolulados, estrigulosos a tomentosos, con nervaduras secundarias notorias
.....
12. Folíolos 3-7, muy esparcidamente pubescentes a completamente glabros en el envés cuando viejos, distribuidos en la mitad distal del eje (pecíolo tan largo o casi tan largo como el raquis)
..... 1. *A. albolutescens*, p. 114
12. Folíolos (7-)9(-11), densamente pubescentes a tomentosos en el envés cuando viejos, distribuidos en los dos tercios distales del eje (pecíolo mucho más corto que el raquis) 16. *A. tenorioi*, p. 182
7. Al menos algunas hojas con más de 15 folíolos (la mayoría de las hojas con más de 13 folíolos)
.....
13. Frutos de menos de 2.3 cm de largo, estípite de 6 mm o menos,

- inconspicuamente nervados13. *A. pterocarpa*, p. 165
13. Frutos de más de 2.3 cm de largo, estípites de más de 6 mm, conspicuamente reticulado nervados
14. Folíolos maduros glabros o estrigulosos en el envés, mayormente ovado-lanceolados, sub agudo-acuminados
15. Folíolos maduros glabros por el envés (excepto por unos cuantos pelos diminutos en la nervadura central), estambres 10
..... 6. *A. glabrata*, p. 138
15. Folíolos maduros estrigulosos, estambres 6 (-7)
..... 3. *A. chiangii*, p. 123
14. Folíolos maduros variadamente pubescentes en el envés, si glabros, de más de 2 cm de ancho, ovado elípticos, anchamente elípticos, ovado oblongos o suborbiculares, agudos a obtusos o redondeados
16. Folíolos glabros en el haz, muy esparcidamente cespito-pubescentes en el envés; ovario glabro; ala vexilar del fruto 2 mm de ancho o más; semillas túrgidas, de más de 3 mm de grosor ...
..... 9. *A. insularis*, p. 150
16. Folíolos cespito-pubescentes a glabrescentes en el haz, puberulentos a densamente pubescentes en el envés; ovario pubescente en el estípites y ciliado en el margen abaxial y cerca del estigma; ala vexilar del fruto menos de 2 mm de ancho; semillas de menos de 3 mm de grosor
17. Folíolos puberulentos a esparcidamente cespito-pubescentes en el envés; folíolos intermedios suborbiculares a ampliamente elípticos 15. *A. standleyana*, p. 177

17. Folíolos pubescentes a densamente pubescentes en el envés;
 folíolos intermedios mayormente elípticos
 4. *A. chicoasensis*, p. 127

1. *Ateleia albolutescens* Mohlenbrock, Webbia 17: 182. Figs. 4 y 18 (1962). TIPO:
 MÉXICO. CHIAPAS: Tuxtla Gutiérrez-Jalisco [Arriaga], September 1923. *C. A. Purpus*
 9248 (holotipo, GH; isotipos, CAS!, F!, MO!, NY!, TEX, US!). Figs. 34 y 35.

Árboles 2.5 - 12 m de alto; corteza muy rugosa, áspera, gris claro a amarillenta, muy escamosa, más de 2 cm de grosor en árboles viejos, al corte de color amarillento; ramas pubérrulas a seríceas, luego glabrescentes, escasamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con presencia de yemas seriales. Hojas 7-17 cm; pulvínulo puberulento pronto glabrescente, medianamente grueso, hasta c. 5 x c. 2 mm en la base; pecíolo 2.4-4.3 cm, terete, pubérulo luego glabros; raquis 2-5.2(-6.2) cm, terete, pubérulo luego glabrescente; peciólulos 2 - 4 mm, puberulentos; folíolos (3-)5-7, folíolos basales 1.3-4.7 x 1.1-3.2 cm, obovados, ovado o elípticos, a veces suborbiculares, los intermedios 2.8-6.9 x 1.6-3.9 cm, obovado, ovados o elíptico-obovados, verde claro a verde-amarillentos, lustrosos, la base simétrica, cuneada, el borde revoluto, el ápice agudo a redondeado, mayormente retuso, el folíolo terminal 3.1-7.7 x 1.7-3.4 cm, obovado o elíptico, glabros por el haz, puberulentos a glabros por el envés, la nervadura central prominente por el envés, glabra por el haz y puberulento a glabrescente en el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias poco notorias, en ángulos de 40° a 50° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas, inconspicuas. Inflorescencias estaminadas 2-8(-11.5) cm, en racimos y panículas, axilares y terminales, densifloras, originadas de ramas maduras marcadamente simpodiales, el raquis densamente pubescente a seríceo, a veces velutino, brácteas florales c. 0.7 x c. 0.5 mm, deltoides. Flores 7-9 mm, pediceladas, los pedicelos 2 mm; cáliz c. 2.5-3.5 x 4-4.5 mm, turbinado a pateliforme, puberulento; pétalo c. 6 x c. 2.5 mm, cocleado, muy reflexo, glabro, la uña 3-3.5 mm, la lámina c. 3 x c. 2 mm, angostamente cocleada a subespatulado, el borde ligeramente eroso en la mitad apical; estambres 10, en dos series de cinco, una de 3.5 mm y otra de 4.5 mm, las anteras dorsifijas oblongas a suborbiculares, c. 0.5 mm, rudimento pistilar c. 2 mm, clavado, el estigma inconspicuo, pubescente en el estípite y ciliado en el margen abaxial. Inflorescencias pistiladas (2-)6-10(-14) cm, en

racimos, axilares, multifloras, originadas de ramas maduras marcadamente simpodiales, el raquis y las brácteas similares a las de las flores estaminadas. Flores 5-7 mm, pediceladas, los pedicelos 1.5-2 mm; cáliz 2.5-3 x 4.5 mm, marcescente, turbinado a pateliforme, puberulento a pubescente; pétalo 7-7.5 x 2-2.5 mm, cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña 4-5 mm, la lámina 2.5-3 x 2-2.5, el borde eroso en la mitad apical; estaminodios 10, 3.5-5 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.5 mm, dorsifijos, oblongos a suborbiculares, membranáceos; ovario c. 3 x c. 2 mm, orbicular a oblongo, ciliado en el margen abaxial y pubescente en el estípite, el estigma c. 0.9 mm de diámetro, discoide, subsésil. Frutos 2.2 - 3 x 0.9 - 1.4 cm (incluyendo el estípite), pajizo-dorados cuando maduros, glabros, estípite pubérulo, el cuerpo 1.4-2.2 x 0.9-1.4 cm, semiorbicular, la sutura recta o ligeramente convexa, la base oblicua y cuneada, la región estigmática recta a ligeramente escotada, el ala vexilar 6-8 x c. 1 mm, las nervaduras inconspicuas reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región pelúcida de 2(-3) mm de ancho; semillas c. 6.3 x c. 4.2 x c. 3.1 mm, reniformes, pardo-rojizo claro, el hilo lateral 0.9 x 0.8 mm, oblongo, engrosado. Plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 1-foliolado, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye en México en el estado de Chiapas, en las partes bajas de las laderas sureñas de la Sierra Madre de Chiapas al norte de Arriaga y hacia el suroeste de Cintalapa y la parte colindante de Oaxaca (Fig. 35), donde crece en bosques de pino-encino muy abiertos y en sabanas periódicamente sujetas a incendios, allí habita tanto en pequeños arroyos como en lugares muy expuestos. Crece en altitudes entre 300 y 1000 msnm. En suelos calizos y rocosos. Floración de finales de junio a mediados de septiembre y fructificación de diciembre a enero.

Material examinado. MÉXICO. CHIAPAS: Mpio. Cintalapa, 23 km west of Las Cruces along road to La Mina Microwave Station, 19 September 1981, **D. Breedlove 52909** (CAS, LL, MEXU, MO, NY). A 3 km de la Col. Lázaro Cárdenas carretera para Tuxtla Gutiérrez, 17 febrero 1982, **I. Calzada y J. Elizondo 8523** (F, MEXU, NY). "Las Minas" Torre de microondas, sin fecha, **J. Castillo 140** (MEXU). Camino a la Estación de microondas de Las Minas, 23 febrero 1998, **J. Linares et al. 4330** (EAP, K, MEXU). Mpio. Arriaga, en el camino de Arriaga a Tiltepec (La Sepultura) ca. 5 km al N de Arriaga, 12 agosto 1998, **J. Linares et al. 4439, 4440** (EAP, K, MEXU). Idem, 20 febrero 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4512** (K, MEXU). Idem, 24 septiembre 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4545, 4546**

(EAP, K, MEXU, MO). Tuxtla Gutiérrez-Jalisco [Arriaga], September 1923, **C. Purpus 9248** (CAS, F, GH, MO, NY, TEX, US) [TIPO]. Rocky ravines and hills, Hacienda Monserrate, June 1925, **C. Purpus 10544** (CAS, F, NY). A 1 km al N de La Sepultura, 9 septiembre 1973, **M. Sousa et al. 4248** (MEXU). Monte Bonito, a 9 km al N de Arriaga, 28 octubre 1976, **M. Sousa et al. 6657** (ENCB, MEXU, MICH). Mpio. Cintalapa, Aprox. 12 km al NO de Rizo de Oro, 23 mayo 1985, **J. Villaseñor y T. Wendt 791** (MEXU, NY). OAXACA, Mpio. Zanatepec, a 9 km al N del Júcaro, por el camino a Rizo de Oro, 22 febrero 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4519** (K, MEXU).

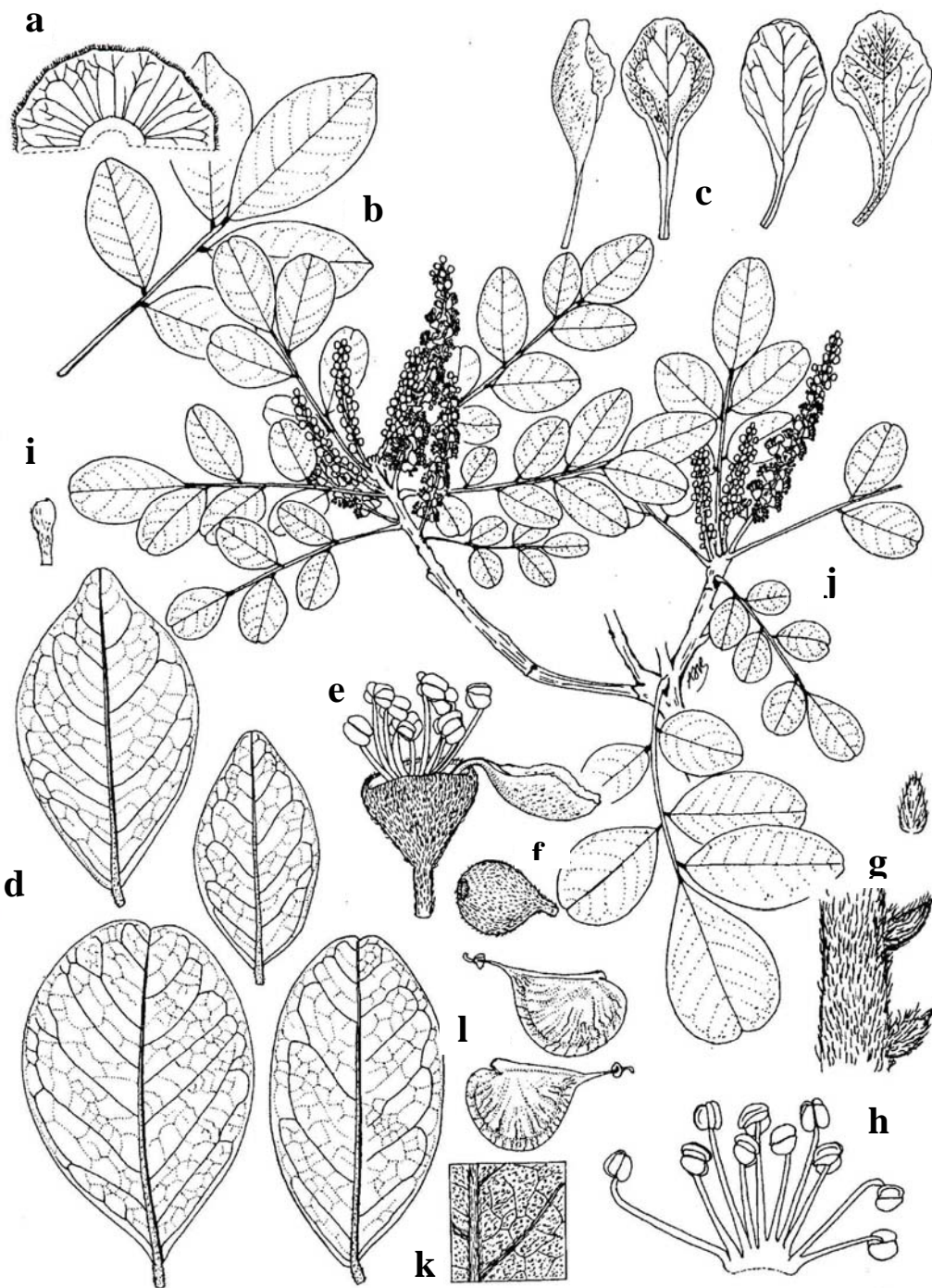


Fig. 34. *Ateleia albolutescens*. **a**. Cáliz ($\times 6$); **b**. Hoja ($\times \frac{1}{2}$); **c**. Pétalos ($\times 6$); **d**. Foliolos ($\times 1$); **e**. Flor estaminada ($\times 6$), **f**. Botón ($\times 6$); **g**. Brácteas florales ($\times 10$); **h**. Estambres ($\times 6$); **i**. Rudimento pistilar ($\times 6$); **j**. Rama ($\times \frac{1}{2}$); **k**. Superficie del envés ($\times 2$); **l**. Frutos ($\times 1$). Tomado de Ireland (2001).

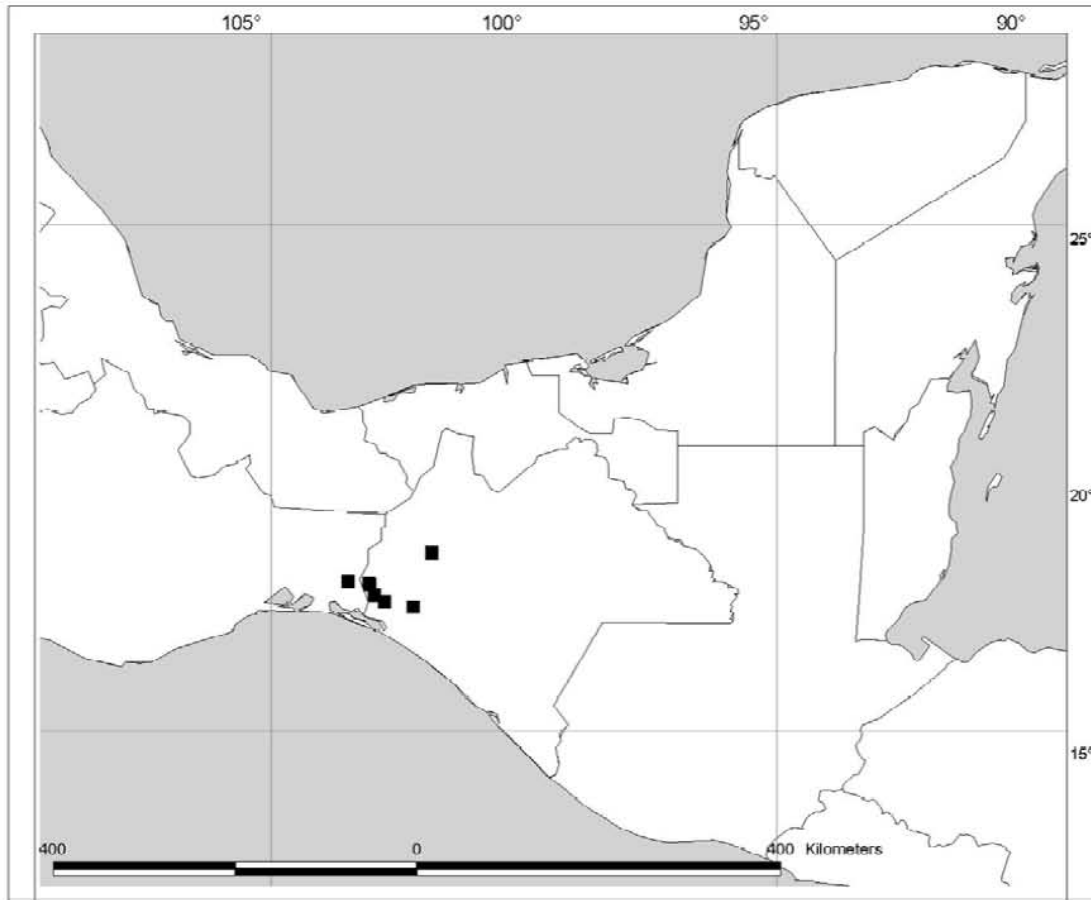


Fig. 34. Mapa de distribución de *Ateleia albolutescens* Mohl.

Discusión. En esta especie, las hojas agrupadas hacia los extremos de las ramas le dan una apariencia muy característica a la copa. Otro rasgo muy distintivo son las hojas con pocos folíolos (3-7) agrupados en la mitad distal del eje, así como sus ramas muy engrosadas hacia el ápice y la corteza extremadamente gruesa y profundamente fisurada. La corteza y el tipo de fruto oscuramente nervado cuando viejo y de consistencia coriácea, así como las plántulas con los primeros eófilos 1-foliolados y alternos, ubicarían a esta especie cerca de *A. pterocarpa*.

2. *Ateleia arsenii* Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 20: 174 (1919). TIPO: MÉXICO.
MICHUACÁN: “flancs du Quinceo, 2500? ou 3200? (m)” [frutos en 1910]. *Arsène* 6655
(holotipo, US!; isotipo (fragmento), NY!). Figs. 36 y 37.

N. v. "Haba de coyote", "Haba de venado" (Estado de México, México)

Arbusto 0.7 - 1 m de alto; corteza rugosa, ligeramente granulada, gris claro a amarillenta, 1-1.5 mm de grosor; ramas tomentosas, glabrescentes cuando viejas, escasamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con yemas seriales. Hojas (5-)12-29 cm; pulvínulo 2-3 x 1.5-2 mm, cespicio-pubescente a tomentoso; pecíolo 1-3 cm, acanalado, tomentoso; raquis (3-)6-21 cm, acanalado, densamente cespicio pubescente a tomentoso a veces glabrescente; peciólulos 1-2 mm, pubescente a tomentosos; folíolos (5-)7-17(-23), folíolos basales 0.8-2.8 x 0.6-1.8 cm, ovados a ovado-elípticos, los intermedios 1.1-7.2 x 0.9-2.6 cm, ovados, ovado-oblongos a ovado-elípticos, raras veces oblongo-elípticos, la base mayormente simétrica, redondeada a subcordada, el borde liso, el ápice agudo a obtuso, a veces redondeado, inconspicuamente mucronulado, el folíolo terminal 2.6-8.3 x 1-2.9 cm, ovado, ovado-oblongo a ovado-elíptico, pubescente en el haz, tomentosos en el envés, la nervadura central prominente, cespicio-pubescente en el haz y tomentosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas en ángulos de 45° a 70° a partir de la vena principal; nervaduras terciarias conspicuamente reticuladas.

Inflorescencias estaminadas (2-)4-15 cm, en racimos, axilares, multifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente monopodiales, el raquis floral tomentoso, bráctea floral 1.5-2 x 0.3-0.7 mm, triangular a angostamente triangular. Flores 1-1.5 cm, subsésiles, los pedicelos c. 0.5 mm; cáliz 4-6.5 x 4.5-5.5 mm, turbinado a campanulado, tomentoso; pétalo (9-)11-16 x 5-7 mm, erecto o retrorso, glabro en la superficie interna y pubescente en la externa, la uña c. 3 mm de largo, la lámina 1-1.2 x 0.5-0.7 cm, plana, no cocleada, ovada a ovado-oblonga, el borde eroso a sinuado; estambres (8-)10, en dos series de (cuatro-) cinco, una de 6-7.5 mm y otra de 7-12 mm, las anteras dorsifijas oblongas, c. 1.2 - 1.5 mm, rudimento pistilar c. 4.5 x c. 1.5 mm, clavado, el estigma elipsoide, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 3-12 (-29) cm, en racimos, axilares, paucifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente monopodiales, el raquis tomentoso, brácteas florales 1.5-2 x 0.3-0.7 mm, triangulares a angostamente triangulares. Flores 1-1.5 cm, subsésiles, los pedicelos c. 0.5 mm; cáliz 3.5-6 x 4-6 mm, turbinado a campanulado, tomentoso; pétalo 1-1.2 x 0.5-1.2 cm, erecto o retrorso, glabro en la superficie interna y pubescente en la

externa, la uña c. 3 mm, la lámina 7-9 x 4-12 mm, plana, ovada a flabelada, el borde eroso a sinuado; estaminodios 10-18, 3-7 mm, los rudimentos de las anteras c. 1 mm, dorsifijos, oblongos, membranáceos; ovario c. 6 x c. 2.5 mm, obpiriforme a clavado, blanco viloso a tomentoso, el estigma 1.7 mm, discoide, subsésil, peltado. Frutos 2.2-4.5 x 0.9-1.8 cm (incluyendo el estípite), pardos cuando viejos, tomentosos a pubescentes, el cuerpo 1.8 - 3 x 0.9 - 1.8 cm, obovado a oblongo, la sutura convexa, la base decurrente, la región estigmática libre y proyectándose hacia afuera del cuerpo del fruto, el ala vexilar 10-20 x c. 0.2 mm, obsoleta, las nervaduras conspicuamente reticuladas, presentando un patrón de venación uniforme hasta el margen abaxial sin formar ninguna región soldada translúcida; semillas c. 10.5 x c. 7.6 x c. 4.6 mm, oblongas, pardo-rojizo oscuro, el hilo lateral, 1-1.1 x 0.7-1 mm, suborbicular u oblongo, engrosado. Plántulas de germinación hipogea, con los dos primers eófilos 3 a multifoliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. *Ateleia arsenii* es conocida de unas cuantas localidades en los estados de México y Michoacán (Fig. 36), en bosques de pino-encino con elementos de mesófilo, generalmente en pequeños arroyos y lugares protegidos con

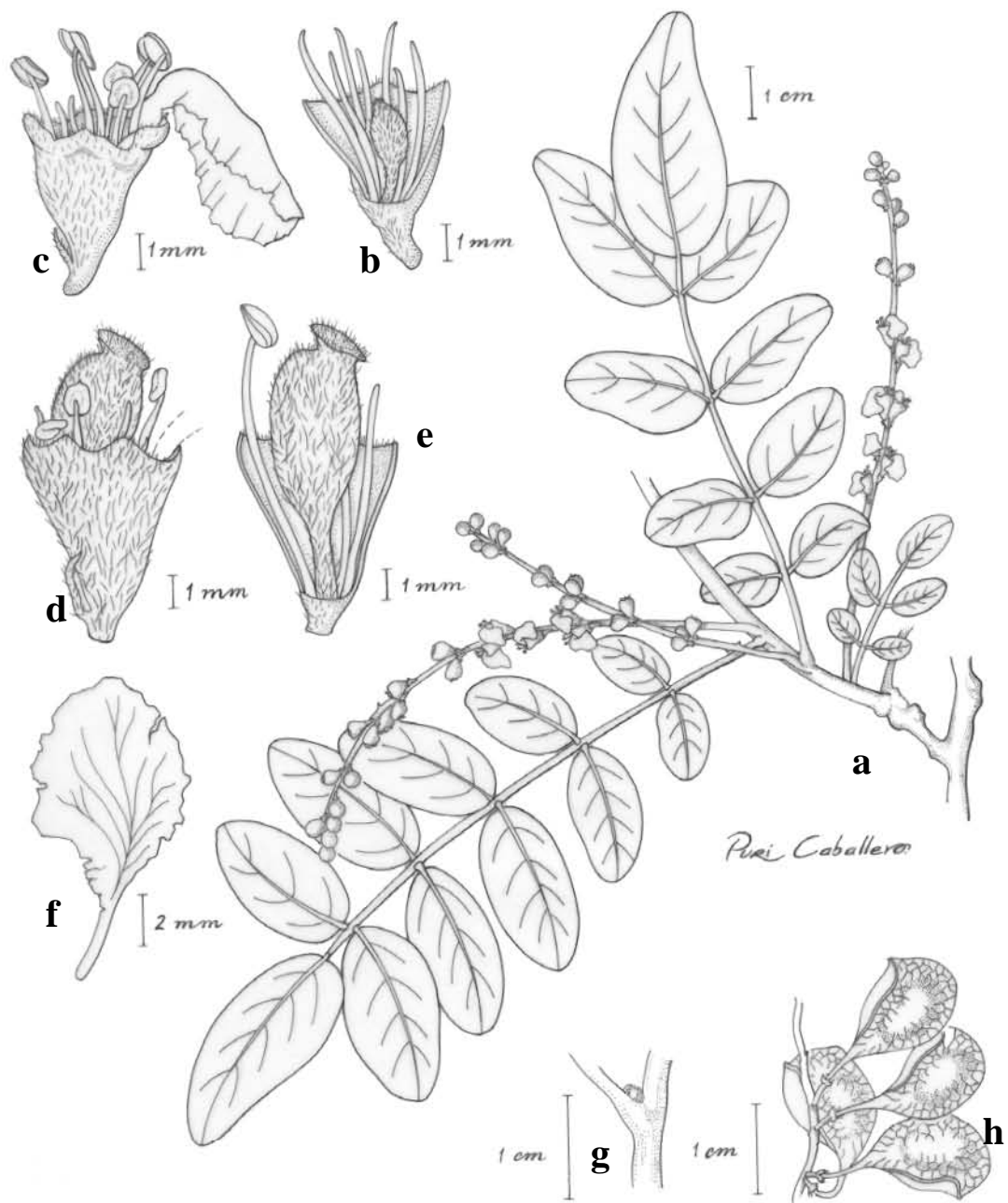


Fig. 36. *Ateleia arsenii* Standl., mostrando la morfología típica del subgénero *Ruddia*; **a**. Rama con inflorescencia estaminada; **b**. Flor estaminada; **c**. Flor masculina con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el rudimento pistilar, **d**. Flor pistilada; **e**. Flor pistilada con cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estaminodios y el ovario; **f**. Pétalo de una flor pistilada; **g**. Detalle de una yema axilar, **h**. Frutos maduros mostrando el patrón de venación. **a-c** tomados de *Sousa 4004*; **d-g** tomados de *Matuda 37472* y **h** tomado de *Lyonnet s.n. [481200031]*. Todos en MEXU.

mayor humedad, en suelos con abundante materia orgánica. A diferencia de las demás especies de *Ateleia*, *A. arsenii* y *A. mcvaughii* crecen en altitudes generalmente por arriba de los 1900 msnm. Floración de finales de noviembre a mediados de abril y fructificación de junio a diciembre.

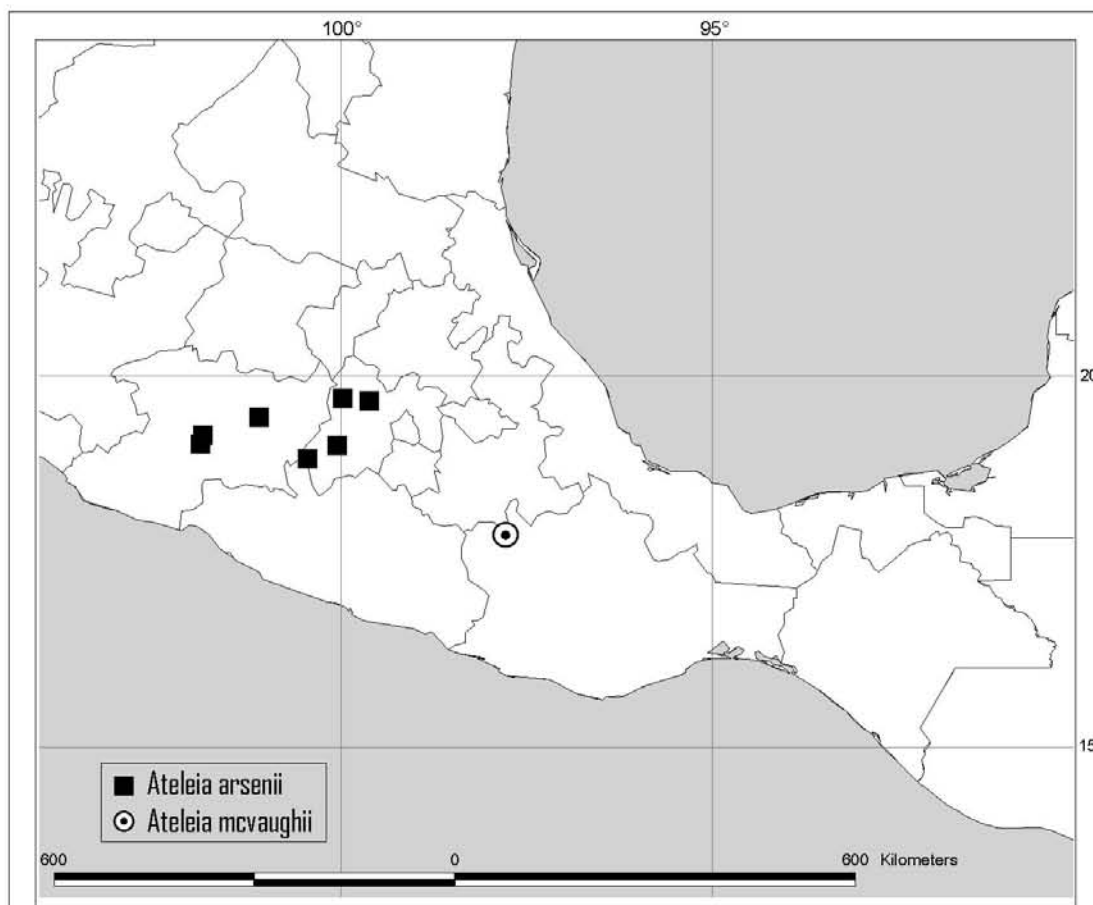


Fig. 37. Mapa de distribución de *Ateleia arsenii* Standl. y *A. mcvaughii* Rudd

Material examinado. MÉXICO. ESTADO DE MÉXICO: Mpio. Tejupilco, Nanchititla, 20 February 1933, **G. Hinton 3421** (MEXU, F). Nanchititla, 13 June 1934, **G. Hinton 6158** (F, MICH, MO). Idem, 14 April 1934, **G. Hinton 7621** (F). Idem, 24 July 1933, **G. Hinton 4240** (F). Idem, 30 November 1933, **G. Hinton 5286** (F, LL, NY). Idem, 24 June 1934, **G. Hinton 6093** (MEXU, MO, NY). Temascaltepec, 25 March 1933, **Hinton 3526** (F, MO). Sierra de Nanchititla, 20 enero 1973, **F. González-Medrano 5185** (CAS, MEXU). Idem, 22 enero 1973. **F. González-Medrano 5336, 5342** (MEXU). Idem, Elev. 1850, 26 mayo 1973, **González-Medrano 5854** (MEXU). Valle de Bravo. Lado de la

Mesa-Cortina, diciembre 1948, **E. Lyonnet s.n. [481200031]** (MEXU). Mesa de Cañada de Nanchititla, 15 febrero 1965, **E. Matuda 37472** (MEXU). Idem, 10 abril 1973, **M. Sousa 4004** (CAS, MEXU). Idem, 11 abril 1973, **M. Sousa 4019** (MEXU). Mpio. Tozoloapan, Tres Reyes, 3 mayo 1970, **E. Matuda 38022** (ENCB, MEXU). MICHOACÁN: Mpio. Morelia, Quinceo, 3 mars 1909, **G. Arsène 2790** (MEXU). Casi en la cima del Pico de Quinceo, 17 junio 1998, **J. Linares et al. 4355, 4356, 4457, 4358** (K, MEXU). Idem, 7 noviembre 1998, **J. Linares et al. 4484** (K, MEXU). Mpio. Zinapécuaro, Los Ojos de Agua, al pie del Cerro de Monterrey, al S de Zinapécuaro, 16 junio 1998, **J. Linares et al. 4347, 4348, 4349** (K, MEXU). Idem, 22 febrero 1986, **J. Martínez 1204** (MEXU, MICH, TEX).

Discusión. Ver *A. mcvaughii*.

3. *Ateleia chiangii* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 104, f. 7 (2001). TIPO: MÉXICO. SAN LUIS POTOSÍ: Municipio de San Antonio. Árbol 7-8 m. Toco, c. 3 km al N de Tanjajne. Vegetación secundaria de selva alta perennifolia, 300 m, 25 octubre 1997, *J. Linares 4308* (holotipo, MEXU!; isotipos, K!). Figs. 38 y 39.

Árboles 4 - 10 m de alto; corteza ligeramente rugosa, gris-verdosa, granulada, c. 0.5 cm de grosor; ramas estrigulosas, luego glabrescentes, moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas extrapeciolares, con yemas accesorias seriales. Hojas 16-23.5 cm; pulvínulo estriguloso, luego glabrescente, delgado, hasta c. 5 x c. 2 mm en la base; pecíolo 2-4 cm, terete, estriguloso a esparcidamente puberulento; raquis (5-)11-15 cm, terete, estriguloso; peciólulos 3-4 mm, pubescente; folíolos (9-)13-16, folíolos basales 1.8-3.6 x 0.9-1.9 cm, ovados a anchamente ovados, los intermedios 2.7-8.5 x 1.4-3 cm, ovados a ovado-elípticos, verde-limón, algo discoloros, la base oblicua cuneada, rara vez obtusa, el borde liso, el ápice agudo a subacuminado, el folíolo terminal 5.2-8 x 1.9-3.3 cm, elíptico, esparcidamente estrigulosos por el haz, estrigulosos por el envés, la nervadura central prominente por el envés, glabra o moderadamente pilosa por el haz y pubescente por el envés, amarillenta; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas en ángulos de 45° a 50° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas, poco notorias. Inflorescencias estaminadas 2.5-8 cm, en racimos, multifloras, axilares y agrupadas en los extremos de las ramas, originadas de ramas jóvenes marcadamente

monopodiales, el raquis pubescente, café claro, brácteas florales c. 1 x c. 0.5 mm, triangulares, pubescentes. Flores 5-5.5 cm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz c. 2 x c. 3 mm, turbinado, pubescente; pétalo c. 4.5 x c. 4.5 mm, cocleado muy reflexo, glabro, la uña 2 mm, la lámina 2-2.5 x 1.5-2.5 mm, cocleada, el borde ligeramente sinuado; estambres 6, en dos series de tres, una c. 3.5 mm y otra c. 4 mm, las anteras dorsifijas, oblongas c. 0.6 mm, verdosas, rudimento pistilar c. 2.5 x 0.6 mm, baciliforme, el estigma crestado, inconspicuo, glabro. Inflorescencias pistiladas (3-)8-16 cm, en racimos, axilares, multifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente monopodiales, el raquis pubescente con pelos subadpresos, brácteas florales triangulares, similares a las de las inflorescencias estaminadas. Flores 4-4.5 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz c. 1.5 x c. 3 mm, marcescente, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo, estriguloso; pétalo 3 - 4.5 x 1.5-2 mm, cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña 1.5-2 mm, la lámina c. 1.5-2.5 x 1.5-2 mm, cocleada en la antesis, extendida suborbicular, el borde sinuado; estaminodios 6, 2-3 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.5 mm, dorsifijos, oblongos a suborbitales, membranáceos, persistentes, al menos los filamentos; ovario 2-2.5 x 1-1.3 mm, orbicular a oblongo, glabro, el estigma c. 0.5 mm, discoide, subsésil, orbicular. Frutos 2.7-3.1 x c. 1.5 cm (incluyendo el estípote), pajizos cuando viejos, glabros, el cuerpo c. 1.9-2.1 x c. 1.4 cm, oblongo a semiorbicular, la sutura recta, la base oblicua y decurrente a cuneada, la región estigmática desde truncada a recta o ligeramente escotada, el ala vexilar 1-1.4 cm x 1.5-2 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y manteniendo un patrón uniforme hasta el margen abaxial, pero presentando la región soldada; semillas c. 5 x c. 3.5 x c. 2 mm, reniformes, pardo oscuro, casi negras, el hilo lateral, oblongo, delgado algo translúcido. Plántulas de germinación epigea con el primerós eófilos 3-foliolado, subopuestos, posteriormente alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye en México en el estado de San Luis Potosí, entre los declives orientales de la Sierra Madre Oriental y las llanuras limítrofes de Veracruz y Tamaulipas, conocida sólo de dos pequeñas áreas, una en el Municipio de San Antonio y la otra en el de Tampamolón (Fig. 39), donde crece actualmente en ambientes muy perturbados de selva alta perennifolia, ubicados en pequeñas lomas en altitudes comprendidas entre 200 y 300 msnm. Suelos arcillosos, cafés. Floración de mediados de septiembre a mediados de octubre y fructificación probablemente de enero a febrero.

Material examinado. MÉXICO. SAN LUÍS POTOSÍ: Mpio. San Antonio, Tanjasnec, 26 September 1978, **J. B. Alcorn 1848** (MEXU, NY, TEX). Tocooy, c. 3 km al N de Tanjajnec, 25 octubre 1997 **J. Linares** y **P. Tenorio 4310** (K, MEXU). Municipio de Tampamolón, Tamarindo. 12 October 1978. **Alcorn 2006** (MEXU, TEX).

Discusión. Esta especie es conocida de sólo cuatro colectas provenientes de una pequeña área de la Huasteca Potosina, siendo hasta ahora la única especie que crece en vegetación derivada de Selva Alta con abundantes precipitaciones. Los caracteres diagnósticos más importantes en esta especie son sus flores de 6 estambres, con anteras verdosas y filamentos engrosados, el ovario completamente glabro, el indumento blanco estriguloso de las hojas y, las semillas, pequeñas para el género, de color casi negro. Hasta ahora sólo en esta especie y en *A. hexandra* se ha observado un número tan reducido de estambres. Sin embargo, el número, tamaño, forma, indumento y color de los folíolos, así como el tamaño de las semillas, la separan fácilmente de otras especies cercanas (*A. hexandra* y *A. popenoei*).

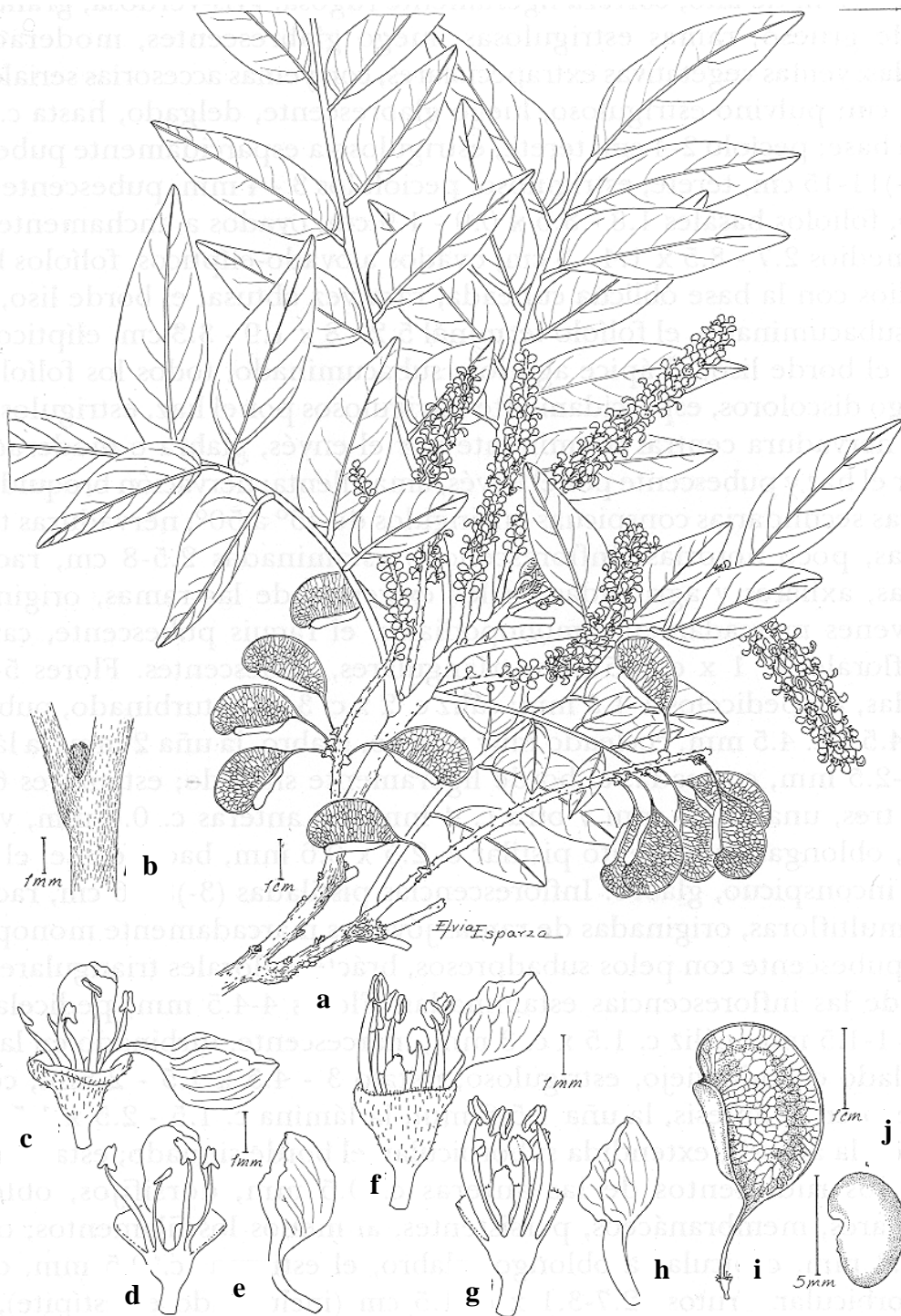


Fig. 38. *Ateleia chiangii* J. Linares. **a.** Rama con inflorescencias pistiladas y frutos inmaduros; **b.** Yema axilar; **c.** Flor pistilada; **d.** Flor pistilada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estaminodios y el ovario; **e.** Pétalo de una flor pistilada; **f.** Flor estaminada; **g.** Flor estaminada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el rudimento pistilar; **h.** Pétalo de flor pistilada; **i.** Fruto; **j.** semilla. **a-e, i-j,** tomados de J. Linares y P. Tenorio 4308; **f-h** tomados de Linares y Tenorio 4310. Todos en MEXU. Ilustración por Elvia Esparza, tomada de Linares (2001).

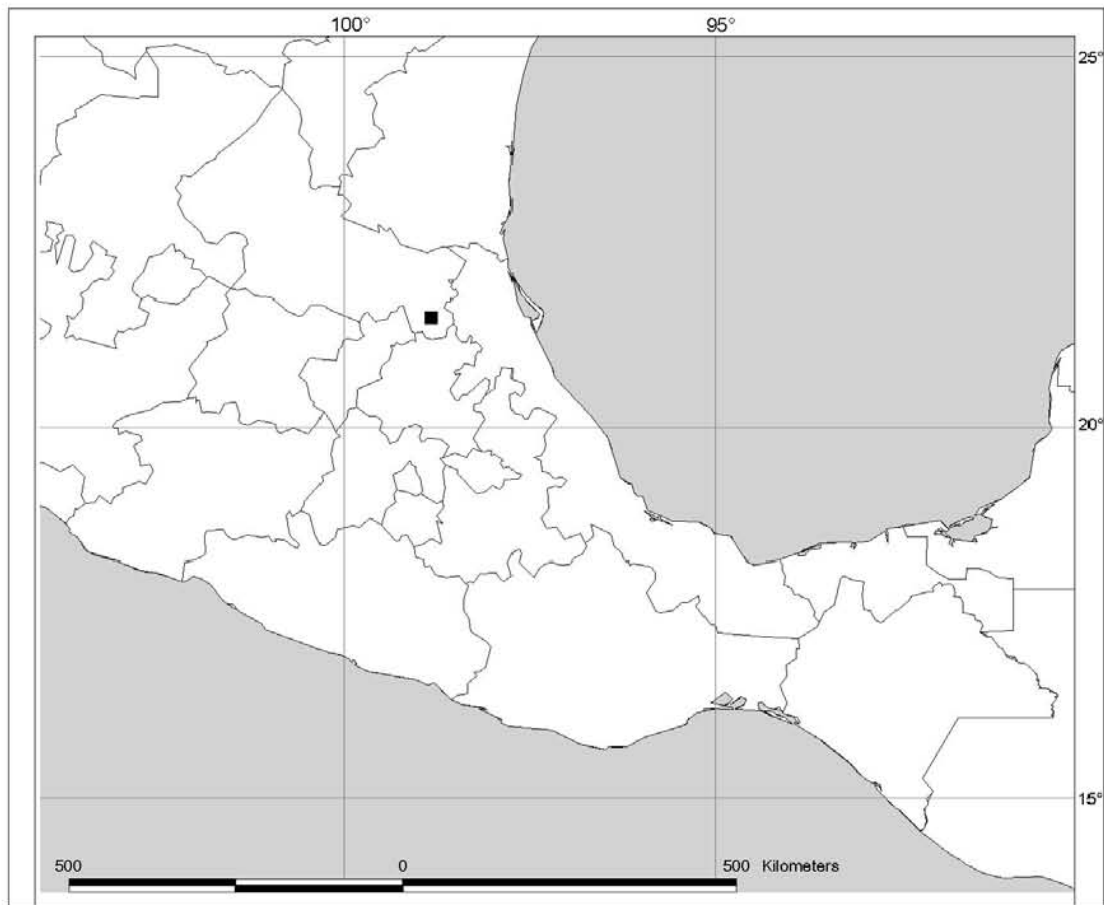


Fig. 39. Mapa de distribución de *Ateleia chiangii* J. Linares.

4. *Ateleia chicoasensis* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 107-110, f. 8. 2001. TIPO: MÉXICO. CHIAPAS. Municipio Chicoasén: A 2 km al E de Chicoasén, por el camino Chicoasén-Soyaló, 16° 58' N y 93° 06' W. Elev. 422 msnm. Veg. Selva Baja. suelos calizos. Árbol 8 m, d.a.p. 20 cm corteza gris lisa, 25 febrero 1998. *J. L. Linares, H. Ireland y P. Tenorio 4333* (holotipo, MEXU!; isotipos, DS!, EAP, K!, MO!, TEX!, US!). Figs. 40 y 41.

N.v.: “hediondillo”, “hediondo” (Chiapas, México)

Árboles 4 - 8 m de alto; corteza ligeramente rugosa casi lisa, gris-verdosa (verde en plantas jóvenes), c. 0.3 cm de gruesa, en árboles maduros, al corte de color verde; ramas café seríceas a velutinas, glabrescentes cuando viejas, medianamente lenticeladas; yemas

vegetativas extrapeciolares, sin presencia de yemas seriales. Hojas (10-)15-23 cm; pulvínulo puberulento a pubescente, medianamente grueso, hasta c. 5 x c. 2 mm en la base; pecíolo 2.5-3.5 cm, terete, puberulento a densamente pubescente; raquis 6-16.6 cm, terete, puberulento a pubescente; peciólulos 2-4(-5) mm, pubescentes a pilosos; folíolos (7-)11-13(-17), los basales 0.7-3.3 x 0.5-2 cm, ovados a ovado-elípticos, los intermedios 3.2-6.9 x 1.4-1.8 cm, elípticos, raras veces oblongo-elípticos, verde-olivo a verde claro por el haz y verde claro por el envés, la base oblicua cuneada, el borde ciliado, rara vez revoluto, el ápice agudo a acuminado, a veces retuso, el folíolo terminal 3-7 x 1.6-3.5 cm, elíptico a obovado, esparcidamente cesposo pubescente por el haz, densamente pubescente por el envés, la nervadura central prominente, puberulenta por el haz y pubescente por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias muy conspicuas en ángulos de 40° a 50° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 2-10 cm, en racimos, axilares, multi y densifloras, originadas de ramas desarrolladas marcadamente monopodiales, el raquis pubescente con pelos subadpresos, brácteas florales c. 1 x c. 0.7 mm, deltoides. Flores 6-7.5 mm, pediceladas, los pedicelos 1.5-2 mm; cáliz c. 3 x 2 mm, turbinado, puberulento a pubescente con pelos subadpresos; pétalo 5.5-6 x 2.5 - 3 mm, muy reflexo, glabro, la uña 2.5-3.5 mm, la lámina 2-2.5 x c.3 mm, cocleada, extendida, suborbicular, el borde liso; estambres (8-)9(-10), en dos series, una c. 2.5 mm y otra c. 5.5 mm, las anteras c. 0.6 mm, dorsifijas, oblongas, el rudimento pistilar c. 3 x c. 1 mm, baciliforme, el estigma crestado, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 6.5-13.5 cm, en racimos a veces panículas, axilares, multifloras, originadas de ramas desarrolladas marcadamente monopodiales, el raquis puberulento, brácteas florales c. 1 x c. 0.6 mm, triangulares a deltoides. Flores c. 6.5 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz 2-3 x 2.5-4 mm, marcescente, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo, pubescente; pétalo 6 x 2-3 mm, cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña 3 mm, la lámina c.3 x 2-3, cocleada en la antesis, extendida suborbicular, el borde liso en la mitad apical; estaminodios 8-10, 2-4 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.7 x c.6 mm, dorsifijos, oblongos a suborbitales, muy similares a las anteras de las flores estaminadas; ovario c. 2.8-3.5 x 1.2-1.5 mm, baciliforme, pubescente en el estípite y ciliado en el margen abaxial, el estigma 0.2-0.4 x 0.1-0.2 mm, crestado, sécil. Frutos 2.5-3.5 x 1.5-2 cm (incluyendo el estípite), pajizos cuando viejos, glabros en el cuerpo, pubescente en el estípite, el cuerpo 2-2.5 x 1.4-2 cm, oblongo a semiorbicular, la sutura convexa, la base oblicua y cuneada, la región estigmática truncada, el ala vexilar 15-18 x 1-2 mm, las nervaduras conspicuamente

reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región pelúcida de c. 2 mm de ancho; semillas c. 7.5 x c. 4.9 x c. 2.6 mm, reniformes, pardo claro, el hilo lateral, c. 1.2 x c.1 mm, orbicular a deltoide, engrosado. Plántulas de germinación epigea, con el primer par de eófilos 3-foliolados, subopuestos, posteriormente alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Conocida sólo de la Depresión Central de Chiapas en los alrededores de Tuxtla Gutiérrez y Chicoasén (Fig. 41). En esta región crece en lugares perturbados de la selva baja caducifolia, generalmente cerca de lugares más húmedos como pequeños arroyos y canales, en altitudes entre 300 y 800 msnm. Suelos calizos y rocosos. Floración de finales de septiembre a principios de noviembre y fructificación de enero a febrero.



Fig. 40. *Ateleia chicoasensis* J. Linares. **a.** Rama con inflorescencias pistiladas y frutos inmaduros; **b.** Flor pistilada; **c.** Flor pistilada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estaminodios y el ovario; **d.** Pétalo de una flor pistilada; **e.** Flor estaminada; **f.** Flor estaminada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el rudimento pistilar; **g.** Pétalo de flor pistilada; **h.** Fruto; **i.** semilla. **a-d,** tomados de J. Linares *et al.* 4457; **h-i** tomados de F. Miranda 6029, todos en MEXU. Ilustración por Elvia Esparza, tomada de Linares (2001)

Material examinado. MÉXICO. CHIAPAS: Mpio. Chicoasén, On the road, 1 km below the dam at Bombana on the road towards Chicoasén to the north west of Soyalo, 16° 58' N y 93° 04' W, 3 February 1992, **D. MacQueen 473** (MEXU). A 2 km al E de Chicoasén, por el camino Chicoasén-Soyaló, 16° 57' N, 93° 05' W, 10 agosto 1998, **J. Linares et al. 4436, 4437, 4438** (EAP, K, MEXU, MO, US). Idem. 30 octubre 1998, **J. Linares et al. 4455, 4456, 4457** (EAP, K, MEXU, MO, US). Mpio. Tuxtla Gutiérrez, cerca de Pishtimbak, al N de Tuxtla Gutiérrez, 12 febrero 1950, **F. Miranda 6029** (US, MEXU). El Zapotal, al SE de Tuxtla Gutiérrez, 19° 43' N y 93° 06' W, 18 septiembre 1991, **E. Palacios 1963** (MEXU).



Fig. 41. Mapa de distribución de *Ateleia chicoasensis* J. Linares

Discusión. Esta especie es bastante parecida a *Ateleia pterocarpa*, pero se distingue de ella por sus frutos conspicuamente nervados de consistencia cartácea a subcoriácea con la sutura convexa, al ala adaxial más ancha hacia la región estigmática y sus folíolos elípticos con nervaduras conspicuas en el envés. Además, las plántulas de *A. chicoasensis* tienen los primeros eófilos 3-foliolados y subopuestos, a diferencia de *A. pterocarpa* que los tiene 1-foliolados y alternos.

5. *Ateleia cubensis* Griseb., Mem. Amer. Acad. n.s., 8:180 (1860). TIPO: CUBA.

Probablemente Oriente: sin localidad, 1859-1865. *C. Wright 144* (Holotipo, GOET; isotipos, MICH!, MO!, NY![*pro parte*], UC! [*pro parte*]). Figs. 42 y 43.

Sinónimos:

Swartzia multijuga A. Rich., Essai Flora Cuba 457 (1846). In Sagra Hist. Fis. Pol. Nat. Cuba 10: 201 (1846), nomen illegit, non Vogel (1837). TIPO: Hist. Phys. Cuba, Pl. vasc. 2, t. XLII.

Ateleia multijuga (A. Rich.) A. S. Hitchc., Annual Rep. Missouri Bot. Gard. 4:80 (1893). Nom illegit. TIPO: Hist. Phys. Cuba, Pl. vasc. 2, t. XLII.

Ateleia parvifoliola Mohlenbr., Webbia 17: 174, Figs. 3, 13 (1962). TIPO: CUBA. Mir. Oriente Ekman 7532 (holotipo, US!)

Ateleia gummifera sensu Rudd, Contr. U.S. Natl. Herb. 32(6): 398-401. (1968), *pro parte quad synonym. A. cubensis*.

Ateleia gummifera (DC.) D. Dietr. var. *cubensis* (Griseb.) Mohlenb., Webbia 17:172, Figs. 2, 12 (1962).

Ateleia acunae A. Barreto, Fontqueria 44: 247 (1996). TIPO: CUBA. Camagüey, en las orillas del Río Yucatán, *Bisse y Rojas 2903* (holotipo, HAJB).

Ateleia cubensis var. *marianensis* A. Barreto, Fontqueria 44: 251. (1996). TIPO: CUBA. Guantánamo, San Antonio del Sur, Abra de Mariana, *Álvarez, Bisse y Gutiérrez 33993* (holotipo, HAJB; isotipo, HAC).

Ateleia cubensis var. *orientensis* A. Barreto, Fontqueria 44: 251. (1996). TIPO: CUBA. Santiago, Ekman 1384 (holotipo, HAC).

Árboles c. 3 m de alto o más; corteza, gris-blanquecina, escamosa; ramas glabrescentes; escasamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, sin yemas accesorias o seriales. Hojas 8-16 cm; pulvínulo pubérulo, pronto glabrescente, delgado, hasta 4 x 2 mm en la base; pecíolo 1.3-2.8 cm, terete, puberulento, luego glabrescente; raquis 3.2-9.5 cm, terete, pubérulo; peciólulos 0.4-1.2 mm, puberulentos a glabrescentes; folíolos 5-9(-11), los folíolos basales 1-3.2(-4.6) x 0.5-1.6(-2) cm, obovados, los intermedios 2.1-4.7 (-6.6) x 1.1-2.1 (-3.2) cm, obovados a obovado-oblongos, verde claro hasta verde-amarillento, discoloros, la base simétrica cuneada, el borde liso, el ápice obtuso a redondeado, a veces retuso, el folíolo terminal 3.5-7.5 x 1.4-2.8 cm, obovado, glabros por el haz y el envés, la nervadura poco prominente en el envés, glabra; nervación broquidódroma, nervaduras

secundarias inconspicuas, rara vez notorias por el envés en ángulos de 45° a 55° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias inconspicuas. Inflorescencias estaminadas axilares, paucifloras a multifloras, originadas de ramas maduras marcadamente monopodiales, (1.5-)3-15 cm, raquis puberulento a pubescente, con brácteas florales triangulares a tubuladas, 0.7-1 x c. 0.5 mm. Flores 7-9 mm, pediceladas, pedicelos 1.5-2 mm, cáliz 2-3 x 3.2-4.5 mm, turbinado a muy ampliamente campanulado, puberulento a pubescente; pétalo 5.5-7 x 2.5-3.5 mm, cocleado, reflexo o muy reflexo, glabro, excepto, a veces por unos cuantos pelos diminutos formando una línea en la parte central interna del pétalo, la uña 3-4 mm, la lámina 3-3.5 x 2-3.5 mm, cocleada, el borde eroso; estambres 10, en dos series de cinco, una de c. 4 mm y otra de c. 5.5 mm, las anteras 1 mm, oblongas, el rudimento pistilar 2.9-3.7 x 0.8-1 mm, baciliforme, pubescente en el estípite y ciliado en el margen abaxial. Inflorescencias pistiladas 7-8 cm, axilares, originadas de ramas maduras marcadamente monopodiales, indumento y brácteas similares en forma y tamaño a los de las inflorescencias estaminadas; cáliz 2-2.5 x 4-4.5 mm, marcescente, campanulado a pateliforme, pubérulo a pubescente; pétalo 5.5-7 x 2-3.5 mm, cocleado, muy reflexo en la anthesis, la uña 2-4.5 mm, linear, la lámina 2.5-3.5 x 2-3 mm, el borde crenulado, los estaminodios 10, 2.5-5 mm, las anteras membranáceas, c. 0.5 mm, el ovario c. 3.2 x c. 2.2 mm (incluyendo el estípite c. 0.5 mm), oblongo, ciliado en el margen abaxial y pubescente en estípite, el resto glabro, el estigma c. 1 mm de diámetro, discoide, peltado, subsésil. Frutos (2.1-)2.5-3.3 x (1.1-)1.2-1.8 cm (incluyendo el estípite), pardo claro al madurar, glabros, pubérulos en el estípite, el cuerpo 1.3- 2.2 x 1.1-1.8 cm, oblongo a suborbicular, la sutura cóncava, la base decurrente o abruptamente decurrente, a veces cuneada, la región estigmática truncada, la nervación muy inconspicua al menos en frutos maduros, la región soldada inconspicua; semillas 4.4-5.7 x 3-4 x 1.7-2.3 mm, reniformes, pardo-rojizas, el hilo lateral, oblongo, c. 0.9 mm, engrosado. Las plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 1-foliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Ésta es una de las especies más ampliamente distribuida, pues se encuentra en la Península de Yucatán (Yucatán, Campeche y Quintana Roo, Belice, y norte de Guatemala), Cuba y las Bahamas. Creciendo en diferentes tipos de vegetación desde los "bajos" o "tintales" en la Península de Yucatán hasta los "sotos" en las Bahamas y en diferentes tipos de vegetación en Cuba (Borhidi 1991) (Fig. 43). Este mismo patrón de distribución se ha citado para otras especies, como *Mimosa bahamensis* Benth.

(Grether y Camargo, 1993). Habita en suelo calizos y rocosos (Karst), arcillosos y en suelos inundados (bajos). Floración de finales de octubre a principios de diciembre y fructificación de marzo a abril.



Fig. 42. *Ateleia cubensis* Griseb. **a.** Hoja (x 1); **b.** Fruto (x 2); **c.** Semilla (x 2). Basado en *Wright 144*. Tomado de Mohlenbrock (1962).

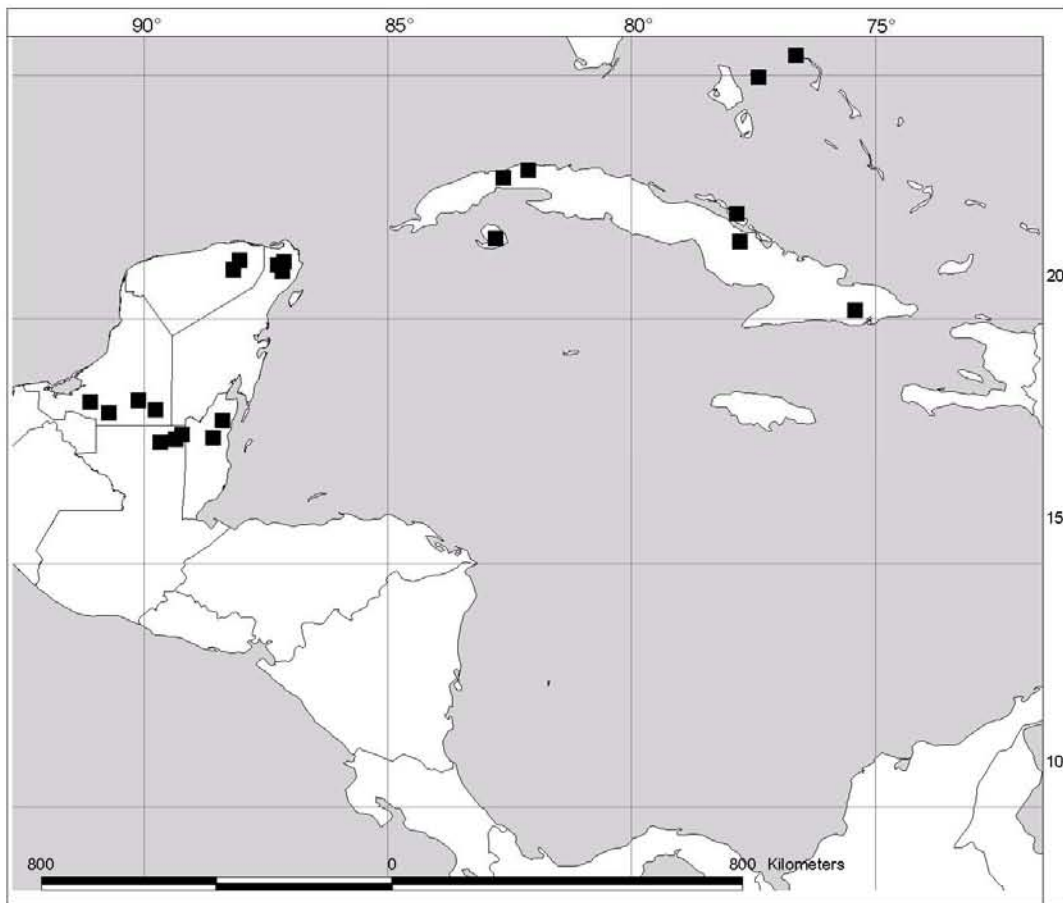


Fig. 43. Mapa de distribución de *Atelia cubensis* Griseb.

Material examinado. MÉXICO. CAMPECHE: Mpio. Calakmul, A 2 km al S de Xcan-ha, camino a Xpujil, 17 noviembre 1997, **E. Martínez et al. 29803** (MEXU). A 6 km al N de Bel-ha, camino a Xcan-ha, 17 noviembre 1997, **E. Martínez et al. 29853** (MEXU). 3 km al S de Xcan-ha, camino a Xpujil, 17 noviembre 1997, **E. Martínez et al. 29817** (MEXU). A 59 km al N de Xpujil, camino a Dzibalchén, **E. Martínez et al. 29683** (MEXU). A 17 km al S de la caseta de entrada a Calakmul, **E. Martínez et al. 29877** (MEXU). A 1.5 km al N de Zoh-Laguna, camino a Dzibalchén, **E. Martínez et al. 30041, 30042** (MEXU). roadside with old second growth, on limestone ridge with very shallow soil, 2 February 1973, **J. Shepherd 25** (ENCB, F, LL, MICH). Mpio. Escárcega. km 71 carr, Escárcega a Candelaria, 1 enero 1966, **J. Chavelas et al. ES365** (ENCB, MEXU). km 30 carretera Escárcega-Chetumal, 19 enero 1966, **J. Chavelas y H. Quero ES763** (MEXU, MICH). Campo Experimental Forestal Tropical El Tormento, km 5 Carretera Escárcega a Candelaria, diciembre 1965, **J. Chavelas et al. ES1131** (MEXU). Mpio Tuxpeña, 21

October 1931, **C. Lundell 849** (CAS, DS, F, MICH, MO, NY). Mpio. Xpujil, km 73 entre Silvituc-Xpuhil, 30 enero 1966, **A. Gómez-Pompa 1344** (CAS, MO). **C. Lundell 862** (CAS, DS, F, MICH, MO NY, US). QUINTANA ROO: Mpio Benito Juárez, 1.5 km de la desviación a Central Vallarta, 14 mayo 1985, L. Pérez del Valle 24 (MEXU). Mpio. Carrillo Puerto. 4 km al N del Crucero Vigía, 8 diciembre 1983, **R. Durán e I. Olmsted, 692** (CICY, MEXU, NY). De Vigía a Carrillo, 25 enero 1974, **R. Durán e I. Olmsted, 770** (MEXU, NY). km 18 de Vigía a Carrillo, 22 febrero 1984, **R. Durán e I. Olmsted 833** (MEXU). 1 km al O de Vigía Chico, sin fecha, **R. Durán y I. Olmsted 1162** (MEXU). Mpio. Othón P. Blanco, sabana "El Jaguatal", en el ejido Caobas, 14 noviembre 1981, **J. Flores y A. Puch 9062** (CICY). Sabana del "Jaguatal" del ejido de Caobas, 14 noviembre 1981, **A. Puch y J. Flores 727** (CICY). Mpio Puerto Morelos, 5 km west-north-west of Pto. Morelos, 14 April 1985, **C. Hughes 674** (MEXU). 6 km al SW de Pto. Morelos, sobre la carr. a Leona Vicario, 1 febrero 1980, **M. Sousa et al. 11035** (CAS, ENCB, MEXU, MO). A 4 km al N del entronque a Pto. Morelos, 8 enero 1980, **O. Téllez y E. Cabrera 1137** (CAS, ENCB, MEXU, MO). YUCATÁN: Mpio. Temozón, camino entre Temozón a Xuch, 26 noviembre 1983, **C. Chan 3559** (CICY). Mpio. Valladolid, 1.5 km al S de Xocén, brecha camino a Milpas, 3 noviembre 1993, **P. Simá 1672** (CICY, MEXU). Mpio. Xel-ha, Brecha 3 km al N de Xel-ha, Rumbo al Cenote, **E. Cabrera y R. Durán 555** (CAS, ENCB, MEXU). A 5 km al S de Ulmal, **E. Cabrera y Cabrera 2309** (ENCB, MEXU). **BELICE:** Honey Camp. Coastal Region, 8 November 1929, **C. Lundell 680** (CAS). ORANGE WALK: Brasil Farm, 30 abril 1982, **O. Téllez et al. 5634** (CAS, DS, F, MEXU, NY). **GUATEMALA:** PETÉN: Tikal National Park, 31 January 1960, **E. Contreras 555** (F, LL, TEX). Bajo de Santa Fe, 25 November 1960, **E. Contreras 1654** (F, LL, MEXU). Tikal National Park, 28 January 1961, **E. Contreras 1883** (LL, MEXU, NY). Dos Lagunas, Ixcario, **E. Contreras 8489** (F, LL, MEXU, MICH, MO). Mpio. Villa Flores, Bajo del Hormiguero, on Old Remate Road, in tintal, 13 February 1959, **C. Lundell 15521** (CAS, F, LL, MEXU, MO). Parque Nacional Tikal, March-June 1959, **C. Lundell 15792** (F, LL, MEXU). Uaxactum, Bajo La Juventud, about 4 km east of Village, 20 January 1977, **C. Lundell 20516** (F, LL, MEXU, MO, NY).

Discusión. *Ateleia cubensis* es muy parecida a *A. gummifera*, la cual está restringida a la isla de La Española y probablemente a la parte oriental de Cuba. Morfológicamente, *A. cubensis* se distingue de *A. gummifera* por tener folíolos obovados, subopuestos y

oscuramente nervados, al menos en el envés. *Ateleia gummifera*, en cambio, tiene folíolos elípticos, rara vez obovado-elípticos y notoriamente nervados. *Ateleia cubensis* florece desde fines de octubre hasta diciembre en ramas con hojas completamente desarrolladas, mientras que *A. gummifera* florece desde finales de junio hasta principios de agosto, de ramas con hojas jóvenes, los frutos en *A. cubensis* son sub- o semiorbiculares y en *A. gummifera* son mayormente obovados. *Ateleia cubensis* ha sido confundida con *A. gummifera* debido en parte al gran parecido superficial de ambas especies. En los duplicados del tipo existen al menos dos especies diferentes: *A. cubensis* y *A. apetala* (UC!), así como material de diferentes épocas del año pues, mientras unos tienen botones, otros tienen frutos ya desarrollados y otros presentan flores completamente abiertas. Los ejemplares de K, algunos de NY y el holotipo, representan colectas puras de *A. cubensis*; algunos otros isotipos (UC y NY) representan material mezclado de *A. cubensis* con ejemplares de algunas formas con hojas bastante angostas y mayormente elípticas, que parecieran tener algún grado de introgresión con *A. gummifera*, pero que muestran más características propias de *A. cubensis*, como la forma del fruto y el número de folíolos. Sin embargo, las fotografías del holotipo examinadas en este estudio, muestran claramente que se trata de una especie diferente de *A. gummifera*. Los ejemplares típicos de *A. cubensis* coinciden totalmente con la ilustración de Richard (1857), hecha bajo el nombre de *Swartzia multijuga* de La Sagra, así como con la descripción detallada que aparece en esa obra. Rudd (1968), probablemente basándose en los ejemplares con características de *A. gummifera* mencionados arriba, ubica a *A. cubensis* como coespecífica de *A. gummifera*. Sin embargo, creemos que las diferencias comentadas anteriormente ameritan mantener a ambas entidades separadas. Por otro lado, la identificación de *A. gummifera* en Centroamérica, fuera de la Península de Yucatán, es errónea, tratándose de *A. pterocarpa*, la cual sí está ampliamente distribuida, pues ha sido colectada en todos los países de la región, menos en El Salvador. Todo el material citado hasta ahora como *A. gummifera* es fácilmente referible a *A. pterocarpa*. *Ateleia cubensis* se distingue por sus pocos folíolos, casi siempre menos de 9, subopuestos, obovados, con el ápice redondeado a retuso, la base cuneada y el peciólulo de menos de 1 mm de largo, sus frutos semiorbiculares, con la base por lo general abruptamente decurrente. El tipo de nervación de los folíolos, descrito por algunos autores como muy poco notorio o inconspicuo, no parece ser muy confiable, pues el material de la Península de Yucatán y alguno de las Bahamas tienen nervadura bastante notoria. Cinco especies y tres variedades de Cuba, descritas por Barreto (1996), podrían

ser coespecíficos con *A. cubensis* como es tratada en este trabajo, mientras en la Península de Yucatán la especie parece ser, salvo pocas excepciones, poco variable. Las excepciones son unos cuantos individuos (*E. Contreras 555 y 8489, R. Durán y I. Olmsted 692, C. Lundell 680*) con folíolos a veces alternos, mucho más grandes que los típicos y claramente nervados. Sin embargo, el reducido número de los folíolos (nueve), la forma de estos y el tipo de fruto son los de *A. cubensis*.

6. *Ateleia glabrata* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 102 Fig. 6 (2001). TIPO: MÉXICO. CHIAPAS: al SE de la Reserva del Triunfo, en el Arenal, Municipio de Mapastepec, 900 m, arbusto perenne, 3 m, escaso, fruto verde, maduro moreno, 16 mayo 1982, *J. I. Calzada 9034* (holotipo, XAL!) Figs. 44 y 45.

Árboles 3 - 10 m de alto; corteza ligeramente rugosa de apariencia lisa, gris-verdosa a café, c. 0.3 cm de gruesa; ramas estrigulosas, luego glabrescentes, abundantemente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con yemas accesorias seriales. Hojas 13-16 cm; pulvínulo glabrescente, medianamente grueso, hasta c. 6 x c. 2 mm en la base; pecíolo 2.2-3 cm, terete, glabro; raquis 7.1-9.7 cm, terete, glabro; peciólulos 2-3 mm, glabros, a veces diminutamente puberulentos; folíolos 13-17, los basales 1.7-3.6 x 0.9-1.8 cm, ovados, los intermedios 2.1-6 x 0.9-2 cm, ovado a ovado-lanceolados, verde oscuro, discoloros, la base muy oblicuamente cuneada, el borde liso, el ápice subagudo a acuminado, el folíolo terminal 3.1-4.5 x 1-1.5 cm, elíptico, glabro por el haz y el envés, excepto a veces por unos cuantos pelos diminutos en la nervadura central, la nervadura central prominente por el envés, verde claro; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 40° a 45° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciaras reticuladas, poco notorias. Inflorescencias estaminadas y pistiladas no vistas; cáliz (en frutos) c. 1.5 x c. 2.5 mm, campanulado, diminutamente estriguloso. Frutos 2.6-2.9 x 1.1-1.4 cm (incluyendo el estípite), pajizo-dorados cuando viejos, glabros, el cuerpo 1.9-2.1 x 1.1-1.4 cm, semiorbicular a obovado, la sutura recta a ligeramente convexa, la base oblicua, cuneada, la región estigmática truncada, el ala vexilar 1 cm x 1.5 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y anastomosándose hacia el margen abaxial, para forman una región soldada translúcida; semillas c. 6.5 x c. 4 x c. 2.5 mm, reniformes, pardo-rojizas, el hilo lateral, oblongo. Plántulas no vistas.

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye en México en los estados de Chiapas y Oaxaca, en las estribaciones del sur de la Sierra Madre del Sur, se ha colectado desde Zanatepec (Oaxaca) hasta Mapastepec (Chiapas) en áreas de ecotonía entre bosque de pinos y selvas bajas caducifolias (Zanatepec y Arriaga) y en áreas de deslaves en las selvas altas perennifolias (Mapastepec) (Fig. 45), siempre en suelos arenosos, blancos, a altitudes entre los 500 y 900 msnm. Floración posiblemente de enero a febrero y fructificación de mayo a agosto.

Material examinado. MÉXICO. CHIAPAS: Mpio. Arriaga, Col. La Confianza, 2.5 km al N de La Sepultura, 16° 19' N, 93° 52' O, 20 febrero 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4511, 4513** (K, MEXU). Mpio. Mapastepec, Cerros al N de Loma Bonita, 22.2 km al N de Mapastepec, 21 febrero 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4515, 4516** (K, MEXU). Idem, 24 septiembre 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4547** (K, MEXU). OAXACA: Mpio. Zanatepec, A 9 km al N del Jícaro por el camino a Rizo de Oro, 16° 29' N, 94° 13' O, 22 febrero 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4517, 4518** (EAP, K, MEXU, US).

Discusión. *Ateleia glabrata* es una de las especies más distintivas del género; posee folíolos angostos, generalmente de menos de 2 cm de ancho, acuminados, casi completamente glabros y corteza café-grisácea muy parecida a las de algunas especies de *Erythrina*. Algunos ejemplares con hojas más anchas que las típicas tienen cierta semejanza con *A. martinezii*, pero el tamaño del pulvínulo, así como el tipo de yemas axilares de *A. glabrata*, la separan fácilmente de esa especie. Por otro lado, los ejemplares de hojas más angostas tienen alguna semejanza con *A. apetala*, pero esta última tiene nervaduras secundarias menores de 45° y presenta pubescencia, especialmente en el raquis. Hasta ahora, ha sido colectada sólo en vegetación de transición entre pinares-encinares y selvas, creciendo siempre en suelos muy arenosos, blancos de la vertiente sur (barlovento) de la Sierra Madre del Sur en Chiapas y Oaxaca. *Ateleia glabrata* y *A. albolutescens* son las únicas especies que se han encontrado creciendo en simpatría, sin que se haya observado hasta el momento la formación de híbridos entre estas dos especies en ninguna de las localidades en las que coexisten.



Fig. 44. *Ateleia glabrata* J. Linares. **a.** Rama estéril; **b.** Yema axilar; **c.** Fruto; **d.** Semilla. **a** y **b** tomados de *Linares y Tenorio 4516* (MEXU); **c** y **d** Tomados de *Calzada et al. 9034* (XAL). Ilustración por *Elvia Esparza*, tomada de *Linares (2001)*.

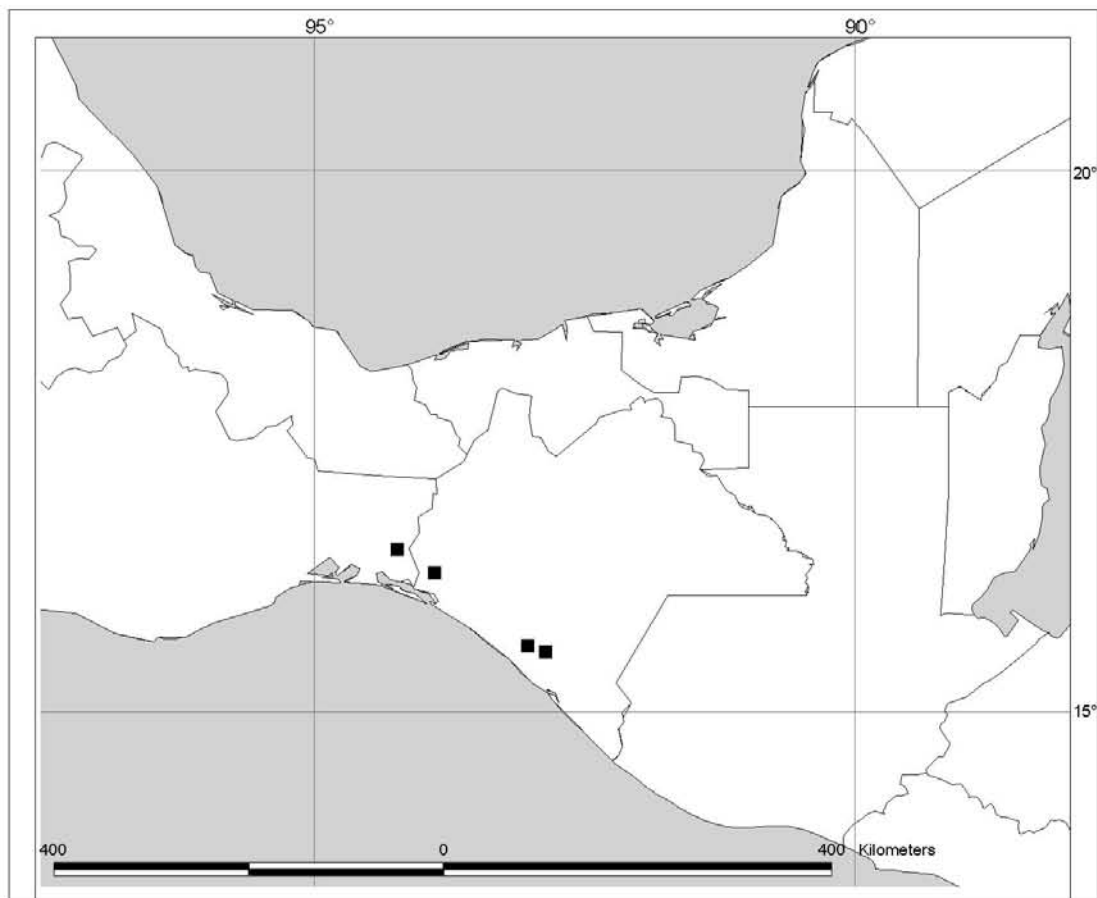


Fig. 45. Mapa de distribución de *Ateleia glabrata* J. Linares.

7. *Ateleia herbert-smithii* Pittier, Contr. U.S. Natl. Herb. 20: 112. Fig. 51 a. (1918). TIPO: COLOMBIA. MAGDALENA: 5 Mi. S. of Mamatoco, July 1903. *H. H. Smith 817* (holotipo, US; isotipos, F!, MEXU!, MICH!). Figs. 46 y 47.

Árboles 6 - 18 m de alto; corteza ligeramente rugosa, gris-blanquecina algo plateada, finamente fisurada, 2-3 mm de grosor, al corte de color verde; ramas blanco estrigulosas, glabrescentes, moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas intrapeciolares, sin presencia de yemas seriales, en ramas viejas sin hojas, las yemas cubiertas por una membrana papirácea. Hojas 16 - 30 cm; pulvínulo glabrescente, muy grueso y envolviendo completamente las yemas vegetativas, hasta c. 7 x c. 4 mm en la base; pecíolo 2-7.8 cm, terete, puberulento, pronto glabrescente; raquis 6-14.7 cm, terete, puberulento luego glabrescente; peciólulos 4 - 7 mm, puberulentos, luego glabrescentes; folíolos 7-9 (-13), folíolos basales 3.2 - 5.4 x 0.9 - 2.6 cm, ovados, los intermedios desde 3.5 - 10.2 x 1.9 - 4.4

cm, ovados, verde oscuro, algo discoloros, la base muy oblicua, cuneada a redondeada, el borde liso, el ápice largamente acuminado a caudado, el folíolo terminal 5.7 - 12 x 3.6 - 5 cm, ovado-lanceolado a elíptico, glabros por el haz y estrigulosos por el envés, la nervadura central prominente por el envés, rojiza, glabra o estrigulosa por el haz y envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas en ángulos de 45° a 60° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 6-20 cm, en racimos y panículas, axilares y terminales, multifloras, originadas de ramas desarrolladas marcadamente simpodiales, el raquis pubérulo, brácteas florales 0.5 - 1 x 0.3 - 0.5 mm, triangulares. Flores 8-9(-11) mm, pediceladas, los pedicelos 2-2.5 mm; cáliz 2-3 x 2.5-5 mm, turbinado, pubérulo con pelos subadpresos; pétalo 5.5 - 7.5 x 2.5 - 3.5 mm, cocleado, muy reflexo, glabro, la uña 3-4 mm, la lámina 2.5 - 3.5 x 2.5 - 3.5 mm, cocleada, extendida, el borde ligeramente eroso; estambres (8-)10(-13), en dos series, una de 3.5-4.5 mm y otra de 5-6 mm, las anteras mm, dorsifijas, oblongas, rudimento pistilar 2.5-3 x c. 1 mm, clavado, el estigma inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 3-15 cm, en racimos y panículas, axilares, multifloras, originadas de ramas desarrolladas, marcadamente simpodiales, el raquis pubérulo, brácteas florales triangulares, 0.5 x 0.3 - 1 x 0.5. Flores 6.5-7(-9) mm, pediceladas, los pedicelos 2 mm; cáliz 2.5 x 4 - 3.5 x 4.5 mm, marcescente, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo, pubérulo, con pelos subadpresos; pétalo 6.5-7 x 2.5-3.5 mm, cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña 3 mm, la lámina 3.5 x 2.5-3.5, cocleada en la antesis, el borde finamente eroso; estaminodios 10, en dos series, una de 2.5-3 y otra de 4-5 mm, los rudimentos de las anteras c. de 0.7 mm, dorsifijos, oblongos a suborbiculares, membranáceos, muy pronto caducos; ovario c. 4 x c. 2 mm, oblongo, blanco viloso a densamente pubescente, el estigma 1.5 x 1 mm oblongo, sésil. Frutos (3-) 3.3 - 4 x (1.4-)1.5 - 1.7 m, (incluyendo el estípite), amarillo-pajizo, lustrosos, glabros, el cuerpo (2.2-)2.5 - 3 x (1.4-)1.5 - 1.7 cm, oblongo a semiorbicular, la sutura ligeramente convexa, la base decurrente o cuneada, la región estigmática sinuada, el ala vexilar 8 - 14 x 2 - 3 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región pelúcida de 3 mm de ancho; semillas 6.7-7.5 x c. 5 x c. 2.5 mm, reniformes, pardo claro a rojizas, el hilo lateral, oblongo, delgado translúcido. Plántulas de germinación epigea con los primeros eófilo 1-foliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se conoce de dos pequeñas áreas: una desde el centro-occidente de Nicaragua al noroccidente de Costa Rica y la otra en la parte nororiental de

Colombia (Fig. 47) de donde procede el tipo. Esta especie presenta una interesante disyunción sin barreras orográficas notables, por lo que podría suponerse una falta de colecciones de las áreas intermedias o una disyunción climática debida a la discontinuidad en la distribución actual de los bosques secos en los que la especie habita. Crece principalmente en bosque seco y con marcada estacionalidad en la precipitación. Janzen (1989) informa que *A. herbert-smithii*, a diferencia de lo que se ha sugerido para otras especies, no está asociada a encinares. Floración de finales de octubre a principios de noviembre, fructificación de finales de diciembre a febrero.

Material examinado. HONDURAS. COMAYAGUA: Mpio. Comayagua, on the La Soledad Experimental Station of the Forestry School, ESNACIFOR, 28 October 1993, **C. Hughes 1742, 1743** (CAS, MEXU, NY, TEX) cultivada. Idem, 4 diciembre 1997, **J. Alán s.n.**(MEXU). **NICARAGUA.** LEÓN: Mpio. Santa Rosa del Peñón, entrada a la presa Santa Bárbara, a 6 km de la carretera León-San Isidro, El Cacao, 11 september 1980, **P. Moreno 2490** (MO). MATAGALPA: Mpio. Darío, 5 km west of La India near village of Bordo Las Tinajas, 12th March 1982, **C. Hughes y B. Styles 81** (MEXU). Between Ciudad Darío and Sébaco close to the Panamerican highway about 10 km north of Ciudad Darío, 20 April 1986, **C. Hughes 816** (MEXU). El Tacascán, carretera a la Planta Hidroeléctrica Santa Bárbara, 16 diciembre 1980, **P. Moreno 5336** (MO). El Cuajiniquil, a 15 km de la carretera León-San Isidro, camino a la hidroeléctrica Carlos Fonseca, 17 agosto 1981, **P. Moreno 10522** (MEXU, MO). 10 km N of Ciudad Darío, 7 November 1976, **D. Neill 1249** (MEXU). **COSTA RICA.** GUANACASTE: Liberia, Parque Nacional Santa Rosa, 21 October 1993, **R. Espinoza 962** (INB, US). Idem, 30 octubre 1982, **J. Gómez-Laurito 8995** (F). Idem, 12 November 1981, **J. Howard y L. Johnson SR 81037** (MO). Idem, enero 1983, **D. Janzen s.n.** (MEXU). Idem, 27 December 1978, **D. Janzen 11511** (MO). Idem, 22 July 1992, **Q. Jiménez et al. 1081** (MO, NY). Idem, 22 March 1994, **Q. Jiménez y V. Ramírez 1518** (INB, NY). Idem, 23 June 1977, **R. Liesner 2379** (MO). Idem, 17 October 1971, **S. Salas 1831** (F). Idem, 25 enero 1983, **M. Sousa et al. 12685** (MEXU, MO). Idem, 17 enero 1985, **N. Zamora et al. 901** (CR, F).

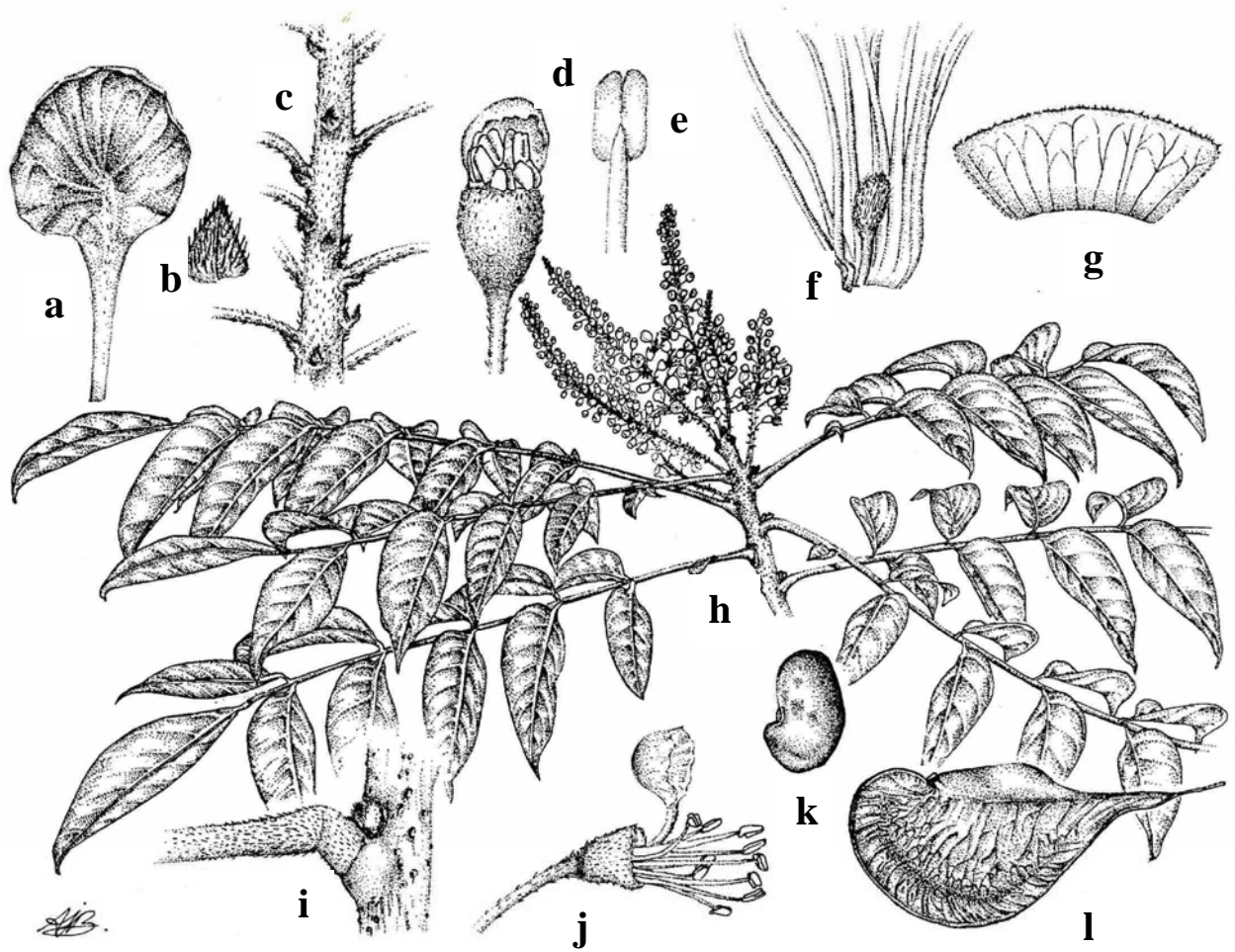


Fig. 46. *Ateleia herbert-smithii* Pittier. **a.** Pétalo ($\times 9$); **b.** Bráctea floral ($\times 20$); **c.** Raquis de la inflorescencia ($\times 5$); **d.** Botón ($\times 7$); **e.** Antera ($\times 15$); **f.** Pistilodio ($\times 6$); **g.** Cáliz ($\times 8$); **h.** Rama con inflorescencia estaminada ($\times 1/2$); **i.** Pulvínulo ($\times 3$); **j.** Flor estaminada ($\times 5$); **k.** Semilla ($\times 3$); **l.** Fruto ($\times 2$). Cultivada en Kew (número de accesión: 1993-1992). Ilustración Tomada de Ireland (2001).

Discusión. El tipo de yemas intrapeciolares indica que *Ateleia herbert-smithii* está relacionada con las especies de la sección *Tomentosa* (*A. tomentosa*, *A. sousae* y *A. martinezii*), aunque *A. herbert-smithii* habita en lugares mucho más bajos y cálidos y no está asociada a bosques de pino-encino (Janzen, 1991). Las plántulas de *A. herbert-smithii* presentan los primeros eófilos 1-foliolados, en tanto que las otras especies de la sección *Tomentosa* los presentan casi siempre 3-foliolados. Las yemas vegetativas de las ramas viejas, desprovistas de hojas se encuentran cubiertas de una membrana papirácea, que se va

desprendiendo con el tiempo. Este tipo de membrana no se ha observado en ninguna otra especie del género hasta ahora.

Rudd (1972) consideraba a Costa Rica como una interesante extensión en la distribución de esta especie. Sin embargo, varias colectas posteriores en Nicaragua y, al menos una en Costa Rica, ponen de manifiesto que esta especie es mucho más abundante en esa región, que en Colombia, de donde procede el tipo, y no se ha vuelto a coleccionar. Además *A. herbert-smithii* está más relacionada con la sección *Tomentosa* del norte de Centroamérica y México que con aquellas presentes en Sudamérica. Las características que distinguen a *A. herbert-smithii* son principalmente el número de folíolos, no mayor de 9 (13 en el tipo), a diferencia de las otras especies de la sección *Tomentosa*, que tienen un número mayor, así como la forma de los folíolos ovados con el ápice largamente acuminado a caudado y los frutos amarillo-pajizo, glabros y oblongos.

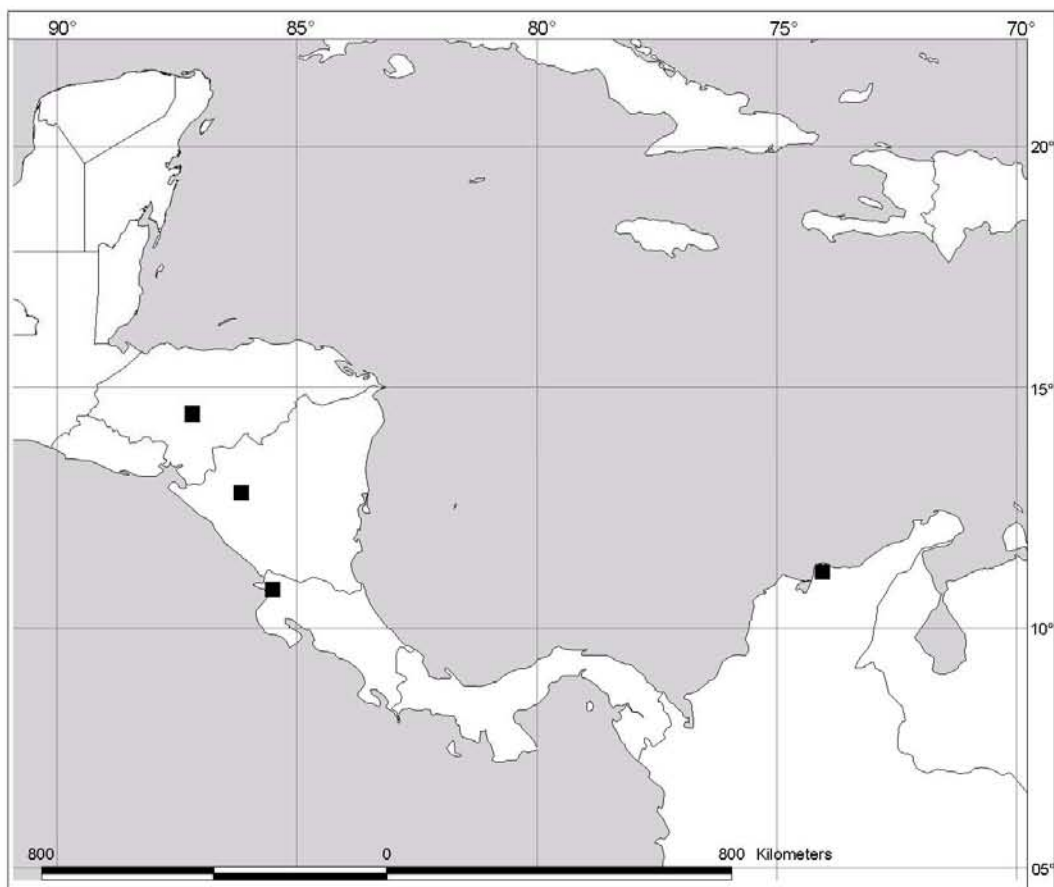


Fig. 47. Mapa de distribución de *Ateleia herbert-smithii* Pittier en Centroamérica y Colombia.

8. *Ateleia hexandra* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 96, Fig. 4 (2001). TIPO: MÉXICO. CHIAPAS: 5 km al O de Tzimol (km 40 carr. Pujiltilic-Tzimol), 27 febrero 1998. J. Linares, H. Ireland y P. Tenorio 4334 (holotipo, MEXU!; isotipo, K!). Fig. 48 y 49.

N. v.: “palo hediondo” (Guatemala).

Árboles 2 - 5 m de alto; corteza rugosa de aspecto liso, gris- verdoso, ligeramente granulada, menos de 3 mm de grosor, al corte de color verde muy oscuro; ramas esparcidamente estrigulosas, glabrescentes cuando viejas, abundantemente lenticeladas; yemas vegetativas extrapeciolares, con yemas seriales inconspicuas. Hojas 9-17.5 cm; pulvínulo puberulento, luego glabrescente, delgado, hasta 2-5 x 1-2 mm, en la base; pecíolo 1.5-3.5 cm, terete, puberulento, glabrescente cuando viejo; raquis 5-9.5 cm, terete, amarillo puberulento, luego glabrescente; peciólulos 1-2 mm, corto estrigulosos a glabrescentes; folíolos (7-)9-13, folíolos basales 1-1.6 x 1.2 cm, orbiculares a oblados, a veces ovados, los intermedios 3.4-4.9 x 1.8-2.5 cm, elípticos, raras veces oblongo-elípticos, verde oscuro algo discoloros, la base casi simétrica a oblicua, cuneada a redondeada, el borde liso, el ápice agudo a acuminado, el folíolo terminal 2.4-6.2 x 2.4-2.1 cm, elíptico a veces obovado u orbicular, glabros por el haz y el envés, la nervadura central prominente por el haz, glabra a muy esparcidamente pubérula por el haz y el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 50° a 70° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 4-9 (-11) cm, en racimos, rara vez panículas, axilares, a veces agrupadas en los extremos apicales de las ramas, multifloras, originadas de ramas marcadamente monopodiales, el raquis puberulento a pubescente, estriado a costillado, brácteas florales c. 0.5 x c. 0.4 mm, triangulares, pubescentes. Flores c. 5 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm. Inflorescencias pistiladas 2-6(12) cm, en racimos, axilares, multifloras, algo congestas, originadas de ramas maduras marcadamente monopodiales, el raquis puberulento, brácteas florales c. 0.6 x c. 0.4 mm, deltoides o subuladas, pubescentes. Flores c. 5 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz c. 1.5 x 2-2.5 mm, marcescente, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo, estriguloso; pétalo 3-4 x c. 2 mm, cocleado, reflexo en la antesis, la uña c. 1 mm, la lámina c. 2 x c. 2, cocleada en la antesis, el borde liso; estaminodios 6, 1.5-2 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.3 mm, dorsifijos, oblongos a elípticos, membranáceos; ovario

c. 2 x 1 mm, oblongo, completamente glabro, el estigma discoide, subsésil c. 0.5 mm de diámetro. Frutos 2.2-3 x c. 1.4 cm (incluyendo el estípite), pajizo-dorado cuando viejos, glabros, el cuerpo 2.1-2.4 x c. 1.4 cm, oblongo, la sutura recta a convexa, la base oblicua y cuneada, la región estigmática truncada, el ala vexilar 10-12 x c. 2 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región pelúcida de 2 mm de ancho; semillas c. 6.3 x c. 4 x c. 2.4 mm, reniformes, pardo-verdosas a pardo-rojizas, el hilo lateral c. 1.1 x c. 0.9 mm, oblongo, delgado. Plántulas de germinación epigea, con el primer par de eófilos 3-foliolado, subopuestos posteriormente alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye en México, en el estado de Chiapas, en la Depresión Central desde los alrededores de Tzimol hasta Nentón en Guatemala (Fig. 49). En la Depresión Central de Chiapas crece en selvas bajas caducifolias ubicadas a elevaciones entre los 1000 y 1300 msnm. Suelos cálizos y rocosos. Floración de finales de agosto a mediados de septiembre y fructificación de diciembre a enero.

Material examinado. MÉXICO. CHIAPAS: Mpio. La Trinitaria, 11 km al SW de La Trinitaria, 8 agosto 1998, **J. Linares et al. 4432** (K, MEXU). Idem., 27 febrero 1997, **J. Linares et al. 4338** (K, MEXU). Mpio. Tzimol, 5 km al O de Tzimol (km 40 carr. Pujiltic-Tzimol), 27 febrero 1998, **J. Linares et al. 4335, 4336** (K, MEXU). Idem., 31 octubre 1998, **J. Linares et al. 4363** (K, MEXU). Idem., 25 septiembre 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4554, 4555** (K, MEXU). A 15 km al de Tzimol, camino a Pujiltic, 14 febrero 1987, **E. Martínez 20040, 20076** (MEXU). A 5 km al NW de Tzimol, 15 marzo 1981, **M. Sousa et al. 11896** (MEXU). **GUATEMALA. HUEHUETENANGO:** Mpio. Nentón, La Cruz. On path to the Village cemetery, 20 August 1994, **J. Castillo M. 2244** (NY).

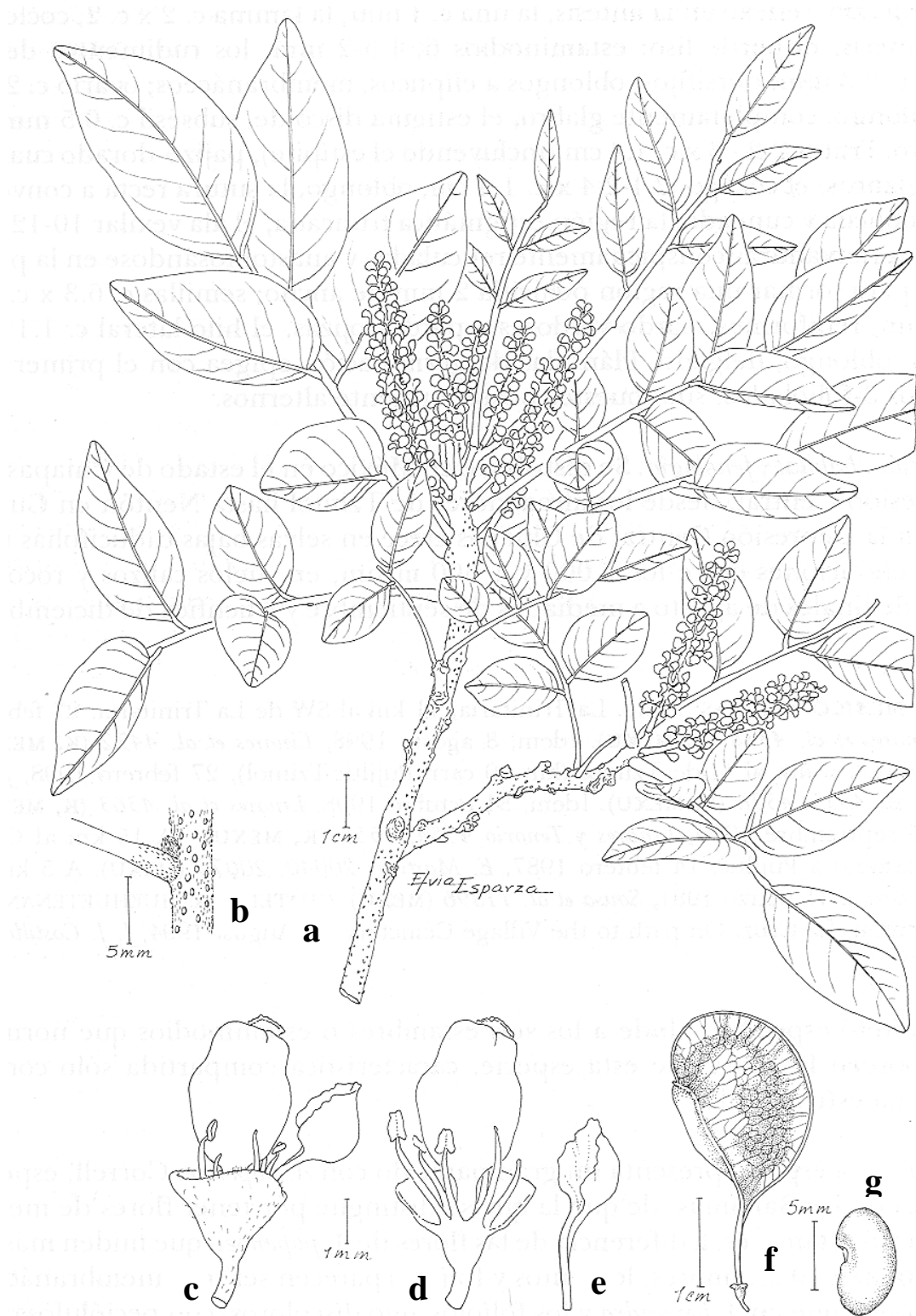


Fig. 48. *Ateleia hexandra* J. Linares. **a.** Rama con inflorescencia pistilada inmadura; **b.** yema axilar; **c.** Flor pistilada; **d.** Flor pistilada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estaminodios y el ovario; **e.** Pétalo de una flor pistilada; **f.** Fruto; **g.** Semilla. **a-e** tomados de J. Linares y P. Tenorio 4554; **f-g** tomados de Linares et al. 4334. Todos en MEXU. Ilustración por Elvia Esparza, tomada de Linares (2001).

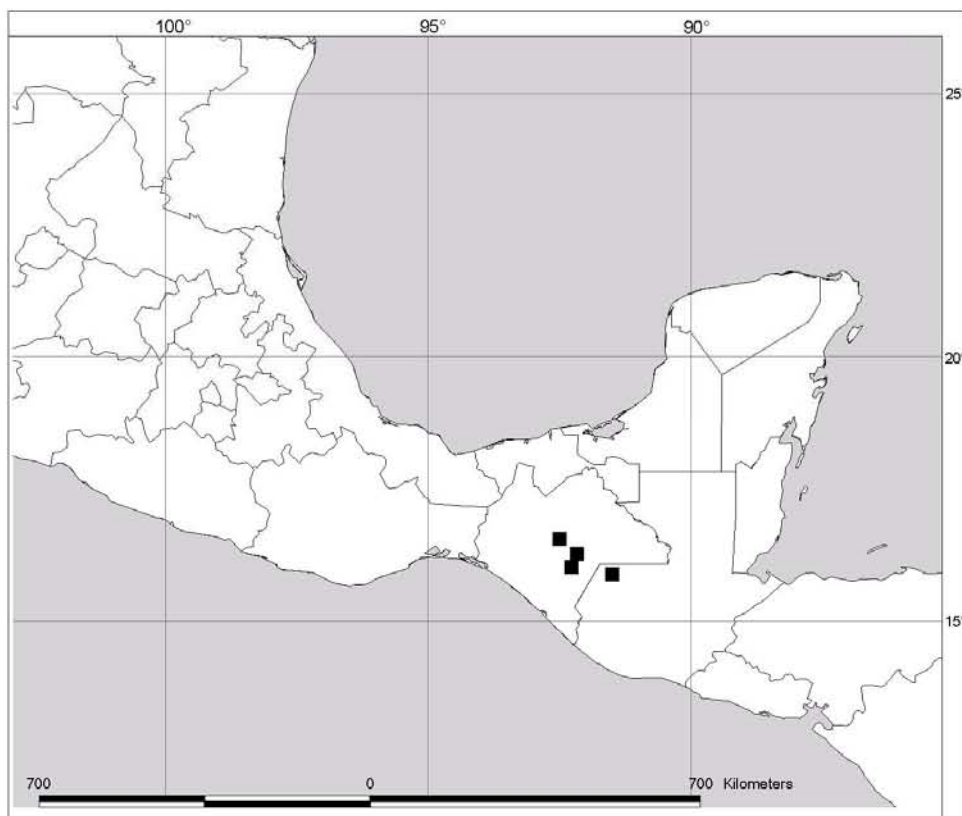


Fig. 49. Mapa de distribución de *Ateleia hexandra* J. Linares

Discusión Esta especie presenta un gran parecido con *A. popenoei*, de la que se distingue por tener flores de menos de 5 mm de largo y 6 estambres a diferencia de las flores de *A. popenoei* que miden más de 6 mm y tienen 10 estambres, los frutos y folíolos parecen ser más membranáceos en *A. popenoei* que en *A. hexandra* y los folíolos algo discoloros con peciólulos de 4 mm en *A. popenoeii*, mientras que en *A. hexandra* son de color verde uniforme en ambos lados y con peciólulos de 1-2 mm. Por otra parte el eje de las hojas es blanco estriguloso en *A. popenoei* y amarillo-puberulento en *A. hexandra*. Además, las semillas de *A. hexandra* parecen ser mucho más grandes, generalmente de más de 6.3 mm de largo, en *A. popenoei* las semillas son de menos de 4.6 mm. *Ateleia hexandra* es fácilmente identificable por sus folíolos ovados, membranáceos, de color verde muy oscuro al menos en la época de floración, sus flores muy pequeñas (c. 5 mm) con el pétalo de bordes enteros a muy ligeramente sinuados y por su corteza gris-verdoso oscuro, muy delgada y por sus frutos amarillo-dorado de consistencia cartácea. El reducido número de estambres (6-7) con filamentos engrosados y el ovario completamente glabro, así como las plántulas con los primeros eófilos 3-foliolados, son caracteres compartidos con *A. chiangii*.

De esa especie se distingue por la forma e indumento de los folíolos así como por el hábito, ya que *A. hexandra* es un árbol que en pocas ocasiones sobrepasa los 5 m de alto mientras que *A. chiangii* alcanza generalmente los 8-15 m

9. *Ateleia insularis* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 20: 175 (1919). TIPO: MÉXICO.

NAYARIT: María Madre Island, 3-25 May 1897. *Nelson 4186* (holotipo, US!; isotipos, F!, NY (fragmento)!). Figs. 50 y 51.

Árboles 3 - 8 m de alto; corteza no vista; ramas estrigulosas, a veces glabrescentes cuando viejas, escasamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con presencia de yemas seriales o accesorias. Hojas 15-32.5 cm; pulvínulo puberulento, con pelos subadpresos, grueso, c. 6 x c. 2.5 mm en la base; pecíolo 2-5.4 cm, terete, puberulento a glabrescente cuando viejo; raquis 8-23.5 cm, semiterete, puberulento, luego glabrescente; peciólulos 3-4 mm, puberulentos; folíolos (11-)13-17(-19), los basales 2-5 x 1.3-3.4 cm, ovados, los intermedios 3.2-7.5 x 1.7-3.5 cm, ovados a ovado-oblongos, verde oscuro a veces lustrosos, la base oblicua, cuneada a obtusa, el borde liso, el ápice agudo, a veces subacuminado, el folíolo terminal 7-8.9 x 3.5-4.5 cm, ovado a elíptico, glabros por el haz, muy esparcidamente cespó-pubescente por el envés, la nervadura central prominente, muy esparcidamente pubérula por el haz y estrigulosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 40° a 60° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 2-13 cm, en racimos, rara vez panículas, axilares, multifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente monopodiales, el raquis pubérulo a pubescente, brácteas florales c. 0.6 x c. 0.4 mm, deltoides a triangulares. Flores 7-9 mm, pediceladas, los pedicelos c. 2 mm; cáliz c. 2.5-3 x 4-4.5 mm, turbinado a campanulado, esparcidamente pubérulo a estriguloso; pétalo c. 7 x c. 3 mm, reflexo, glabro, la uña 3 mm, la lámina 3.5-4 x c. 3 mm, cocleada, extendida 4 x 4.5 mm, el borde eroso; estambres 8(-10), en dos series de cuatro (cinco), una de 4 mm y otra de 6 mm, las anteras c. 1 mm, dorsifijas, oblongas, rudimento pistilar 3-4 x c. 0.5 mm, baciliforme, el estigma crestado, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas (2-)4-15 cm, en racimos, axilares, laxifloras, originadas de ramas jóvenes o en crecimiento, marcadamente monopodiales, el raquis pubérulo a estriguloso, brácteas florales c. 0.6 x c. 0.3 mm, triangulares. Flores 7 - 8 mm pediceladas, los pedicelos 1.5-2 mm; cáliz 2-2.5 x 3.5-4 mm, marcescente, turbinado en la anthesis, campanulado cuando viejo, estriguloso;

pétalo c. 8 x c. 4 mm, cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña c. 4 mm, triangular a cuneada, la lámina c.4 x c. 4 mm, cocleada en la antesis, extendida, suborbicular, el borde eroso; estaminodios 8, c. 5 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.7 mm, dorsifijos, oblongos a suborbitales, membranáceos; ovario en la antesis no visto, después glabro, oblongo, estigma discoide, subsésil. Frutos 3.1-3.8 x 1.6-2.1 cm (incluyendo el estípite), pajizo-dorado al madurar, pardos cuando viejos, glabros, el cuerpo 2.3-3 x 1.5-2.1 cm, obovado a semiorbicular, la sutura convexa, la base oblicua, cuneada a decurrente, la región estigmática truncada a escotada o retusa, el ala vexilar 1.2-1.6 cm x 2-3.5 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas, anastomosándose ligeramente en la parte abaxial para formar una región pelúcida poco notoria de c. 2 mm de ancho; semillas c. 8 x c. 5 x c. 3.5 mm, reniformes, pardo oscuro, el hilo lateral, oblongo, engrosado. Plántulas no vistas.

Distribución, hábitat y fenología. Conocida sólo de la localidad tipo en la Isla María Madre de las Islas Marías en México (Fig. 51), donde crece al parecer en lugares pedregosos y arenosos en selvas bajas. Floración en octubre-noviembre y fructificación de abril a junio.

Material examinado. MÉXICO. NAYARIT: Mpio. San Blas. Islas Marías, antena de telecomunicaciones, 1 diciembre 1986, **F. Chiang y G. Flores 1118** (ENCB, MEXU, TEX). Hacia el campo Venustiano Carranza, por el circuito, 3 diciembre 1986, **F. Chiang y G. Flores 1188** (ENCB, MEXU). Thickets immediately south of the penal colony, 21 October 1925, **R. Ferris 5573** (DS, MO, US). Old dunes at Salt Lagoon Settlement, 25 October 1925, **R. Ferris 5742** (DS). Isla María Madre, 24 July 1932, **J. Howell 10471** (CAS). Idem, 23 May 1925, **H. Mason 1843** (CAS, US). A 10 km al N del Campamento Balleto sobre el camino periférico de la Isla María Madre, 10 enero 1981, **O. Téllez y H. Sánchez 4172** (ENCB, MEXU).

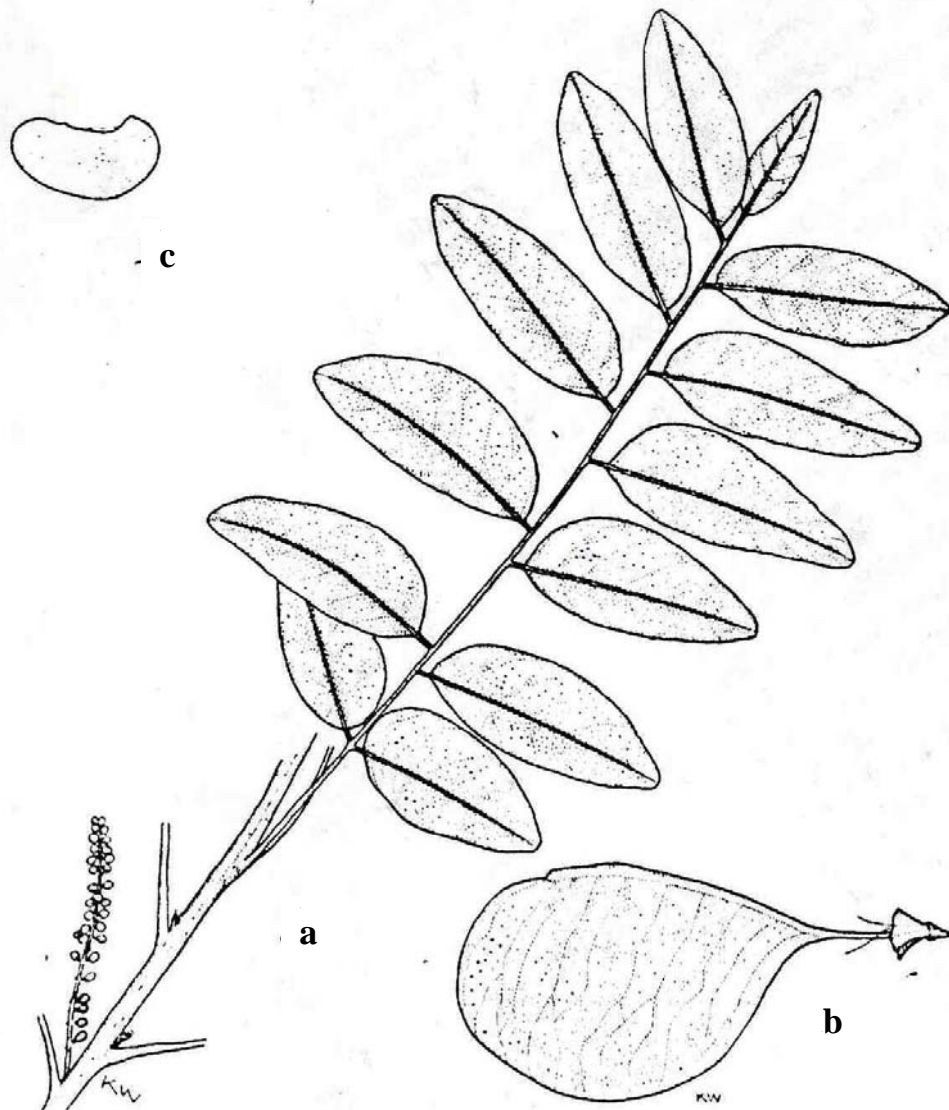


Fig. 50. *Ateleia insularis* Standl. **a.** Hoja e inflorescencia inmadura (x ½); **b.** Fruto (x 2); **c.** Semilla (x 2). Basados en *Nelson 4186*. Tomado de Mohlenbrock, 1962.

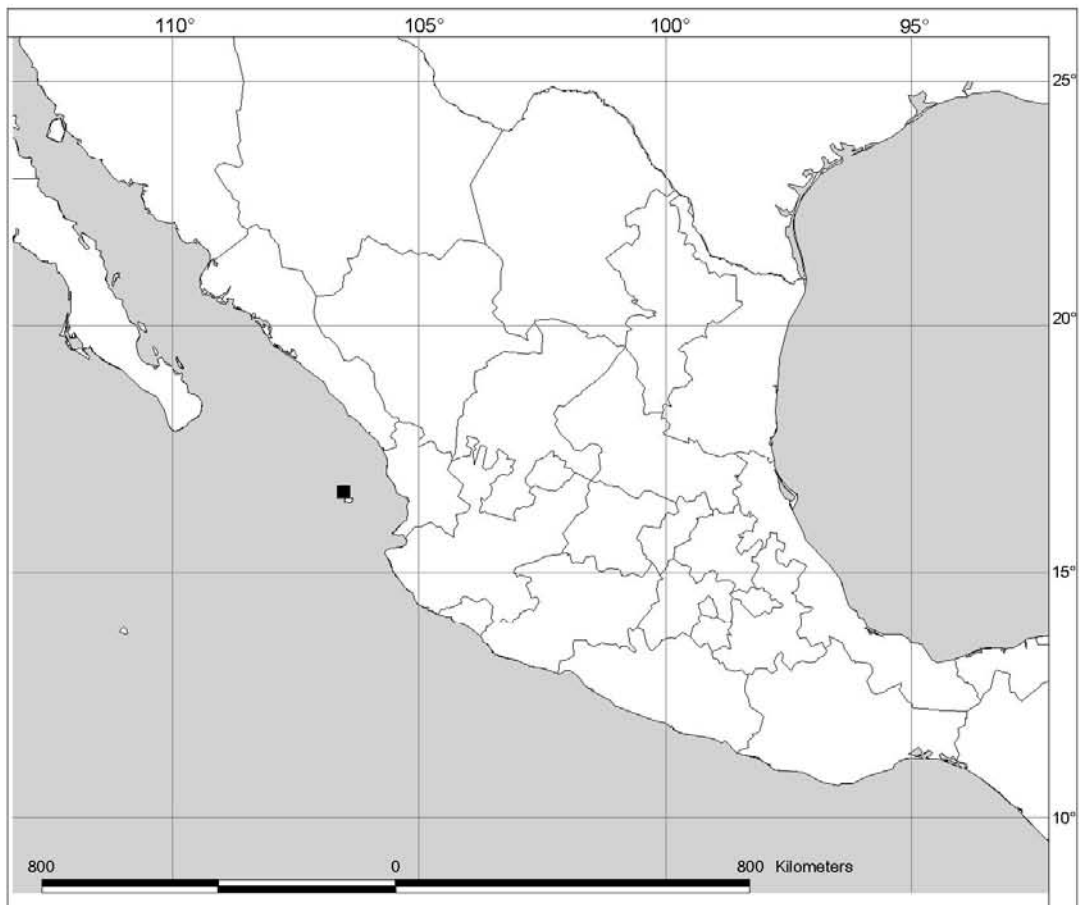


Fig. 51. Mapa de distribución de *Ateleia insularis* Standl.

Discusión. Esta especie se distingue por tener los frutos más grandes del género, de hasta 3.8 cm de largo, incluyendo el estípite, de forma obovada a semiorbicular, con un ala vexilar de hasta 3.5 mm de ancho. Las semillas son también las más grandes del género, con c. 8 mm de largo. La cercanía geográfica de esta especie la relacionaría directamente con *Ateleia standleyana*, de la cual podría haber derivado al arribar a las islas procedente del continente. De esa especie difiere principalmente por el tamaño de frutos y semillas y por la forma de los folíolos los que tienden a ser ovados en *A. insularis* y algo más orbiculares en *A. standleyana*. El material examinado hasta ahora muestra que el número de estambres tiende a ser ocho en *A. insularis* y diez en *A. standleyana*, el ovario es glabro en *A. insularis* mientras que en *A. standleyana* es pubescente en el estípite y cerca del estigma y ciliado en el margen abaxial. Morfológicamente, *A. insularis* es similar a *A. truncata*. Esto se manifiesta también en el análisis filogenético (pag. 110) realizado por Ireland (2001).

10. *Ateleia martinezii* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 86-90. Fig. 1. (2001). TIPO: EL SALVADOR. SANTA ANA: Municipio Candelaria de la Frontera, El Mosco, entre El Cerro Peña del Cuervo y el Cerro El Yupe, ca. 3 km al S-SO de Tierra Blanca y 3 km al NO de Candelaria de la Frontera. Elev. 1120 msnm, 9 enero 1999. J. L. Linares y C. A. Martínez 4498 (holotipo, MEXU!; isotipo, K!). Figs. 52 y 53.

Árboles 2 - 5 m de alto; corteza ligeramente rugosa, de apariencia lisa, 0.5-0.7 cm de grosor, gris-verdosa en árboles jóvenes, gris, cubierta de líquenes, escamosa y profundamente fisurada, 1 - 2 cm de grosor, en árboles muy viejos; ramas glabras o ligeramente estrigulosas, el indumento blanco, con lenticelas abundantes, hasta 1.5 mm, elípticas, sobresalientes, blancas; yemas vegetativas intrapeciolares, sin presencia de yemas seriales. Hojas (5-)10-25(-30) cm; pulvínulo glabro o menudamente estriguloso, muy grueso y envolviendo completamente a las yemas vegetativas y formando con la parte adyacente de la rama una región ovoide, hasta 6 x 4 mm en la base; pecíolo 1.3-3.7 cm, glabro o esparcidamente estriguloso; raquis 5-19 cm, semiterete, glabrescente; peciólulos 2-5 mm, estrigulosos, glabrescentes cuando viejos; folíolos 7-17, folíolos basales 1.6-3 x 1-1.7 cm, ovados, folíolos intermedios 2.6-8.5 x 1.4-3 cm, ovados, verde-olivo a verde-amarillento, lustrosos, la base oblicua, cuneada a obtusa, el borde liso, el ápice agudo a subagudo, a veces acuminado, diminutamente mucronulado, el folíolo terminal 5.5-10 x 3-4.2 cm, lanceolado, la base cuneada, atenuada o decurrente, el ápice acuminado, glabros por el haz, estrigulosos a estrigosos por el envés, la nervadura central prominente, glabra por el haz y estrigulosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 50° a 70° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 4-8(-10) cm, en racimos, axilares, con relativamente pocas flores (20-45), originadas de ramas muy jóvenes marcadamente simpodiales, el raquis pubescente con pelos subadpresos o estrigulosos, brácteas florales diminutas, 0.3-0.4 x 0.2 mm, deltoides o triangulares, pubescente, los pelos 0.4-0.5 mm. Flores 10-11 mm, pediceladas, los pedicelos 2.8-3 mm; cáliz 2-3 x 3.5-4.3 mm, campanulado a crateriforme, puberulento con pelos adpresos; pétalo 6-6.5 x 2.5-3 mm, muy reflexo, glabro, la uña c. 2.5 mm, la lámina 3.5-4 X 2.5-3 mm, cocleada, extendida, suborbicular, el borde eroso a crenado en la mitad distal; estambres (9-)10 en dos series, una 2.2-2.5 y otra 3-3.5(-3.8) mm, las anteras 0.5-0.8 x 0.5-0.8 mm, dorsifijas, subglobosas a globosas, el rudimento pistilar 2.2-2.5 x 1.2-1.5 mm, oblongo a subclavado, viloso, el

estigma vestigial c. 0.6 x c. 0.5 mm, peltado. Inflorescencias estaminadas 2-4 cm, en racimos, axilares, con relativamente pocas flores (20-50), originadas de ramas muy jóvenes marcadamente simpodiales, el raquis pubescente con pelos subadpresos o estrigulosos, brácteas florales diminutas, 0.6-0.8 x 0.2-0.3 mm, deltoides o triangulares, estrigulosas, los pelos 0.4-0.5 mm. Flores 10-12 mm, pediceladas, los pedicelos 2(-2.5) mm; cáliz 2-3 x 4.5-5 mm, crateriforme a subpateliforme(más crenado), puberulento con pelos adpresos; pétalo 7.5-8.5 x 2.5-3.2 mm, muy reflexo, glabro, la uña 4.5-5 mm, la lámina 3-3.5 x 3-3.5 mm, cocleada, extendida suborbicular, el borde eroso a crenado en la mitad distal; estaminodios (9-)10 en dos series, una 2-3 mm y otra 4.2-4.5 mm, las anteras vestigiales, c. 0.7 x c.0.6 mm, dorsifijas, ovoides (silueta), membranáceas; ovario c. 4.5 x 2.5 mm, oblongo a obovado, villosos, el estigma 1.3-1.5 x 1-1.2 mm, orbicular a suborbicular, peltado. Frutos c. (2.6-)3.5 x c. 1.7 cm (incluyendo el estípite), amarillo-pajizo, lustrosos cuando viejos, muy esparcidamente estrigulosos, especialmente el estípite y la sutura, el cuerpo c. 2.3 x 1.6 cm, semiorbicular a oblongo, la sutura ligeramente convexa, la base oblicua y semiorbicular, la región estigmática retusa, el ala vexilar c. 10 x c. 2 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y anastomosándose en la región abaxial para formar un región soldada translúcida, 2 mm de ancho; semillas c. 7.6 x c. 5 x c. 2.6 mm, reniformes, pardas, el hilo lateral, suborbicular, engrosado, café translúcido. Las plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 3-foliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Conocida hasta ahora sólo de la localidad tipo y una localidad muy cercana en el Parque Nacional Montecristo (Fig. 53), donde crece en el estrato medio arbóreo, en bosques poco densos de encino-pino (*Quercus peduncularis* Née y *Quercus* sp. con *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl.), en suelos blancos rocosos y arenosos, muy ácidos, originados a partir de tobas volcánicas del terciario. Los suelos característicos de la localidad tipo también están presentes en regiones adyacentes de Santa Ana (El Salvador) y Guatemala pero la vegetación original ha desaparecido casi por completo, quedando sólo pequeños remanentes de bosque de pinos. Un poco más al norte, en los alrededores de Metapán, subsisten extensiones medianas de bosque de robles con suelos y composición florística muy parecida a la de la localidad tipo, por lo que no sería extraño que esta especie se colectara en las partes bajas del macizo de Montecristo-Miramundo. Floración finales de abril y principios de mayo, muy poco antes del inicio de la estación lluviosa y fructificación de diciembre a enero.

Material examinado. EL SALVADOR. SANTA ANA: Mpio. Candelaria de la Frontera, El Mosco, entre El Cerro Peña del Cuervo y Cerro El Yupe, ca 3 km al S-SO de Tierra Blanca y 3 km al NO de Candelaria de la Frontera, 9 enero 1999, **J. Linares y C. Martínez 4498a, 4499, 4500** (K, MEXU). Idem, 10 julio 1999, **C. Martínez s.n.** (K, MEXU). Idem, 7 octubre 1999, **J. Linares 4556, 4557** (K, MEXU). Idem, 29 de abril de 2000, **J. Linares 4991, 4992, 4992, 4994** (MEXU). Mpio. Metapán: Parque Nacional Montecristo, 1 febrero 2002, **V. Martínez 1133 (MO)**.

Discusión: Las yemas intrapeciolares ubican claramente esta especie en la sección *Tomentosa* junto con *Ateleia sousae*, *A. tomentosa* y *A. herbert-smithii*. Sin embargo, *A. martinezii* es claramente distinguible de *A. tomentosa* y de *A. sousae* por el indumento blanco o amarillo estriguloso, los frutos lustrosos casi completamente glabros y los folíolos ovados y de *A. herbert-smithii* por el mayor número de folíolos. Además, florece de brotes muy jóvenes casi al inicio de la temporada de lluvias, a diferencia de *A. herbert-smithii*, que florece al final de la época de lluvias. El fruto en *A. herbert-smithii* es oblongo u obovado, la base decurrente y la región soldada muy notoria de c. 3 mm, mientras en *A. martinezii* el fruto es semiorbicular la base semiorbicular y la región soldada de 1.5-2 mm. Ireland (2001) considera a esta especie como coespecífica con *A. tomentosa*, pero hay varias características que no se conocían bien cuando la especie fue descrita, pues no se tenía suficiente información de las inflorescencias y la época de floración. Ahora, después de haber visto varias floraciones de árboles con inflorescencias estaminadas, se puede comprobar que la floración de *A. martinezii* ocurre entre marzo y finales de abril y la de *A. tomentosa* entre finales de junio y mediados de julio. Además, las inflorescencias estaminadas de *A. martinezii* son racimos y las de *A. tomentosa* panículas. Por otra parte, las inflorescencias de *A. martinezii* son consistentemente más cortas, de 4-8 cm, raramente



Fig. 52. *Ateleia martinezii* J. Linares. **a.** Rama con frutos maduros; **b.** Yema subterminal; **c.** Flor pistilada, **d.** Flor pistilada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el ovario; **e.** Pétalo de una flor pistilada; **f.** Flor estaminada; **g.** Flor estaminada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el rudimento pistilar; **h.** Pétalo de flor pistilada; **i.** semilla; **j.** Plántula. **a, b e i** tomados de J. Linares y C. Martínez 4499; **c-e** tomados de J. Linares 4991; **f-h** tomados de J. Linares 4492, todos en MEXU. Ilustración por Elvia Esparza. Tomada de Linares (2001).

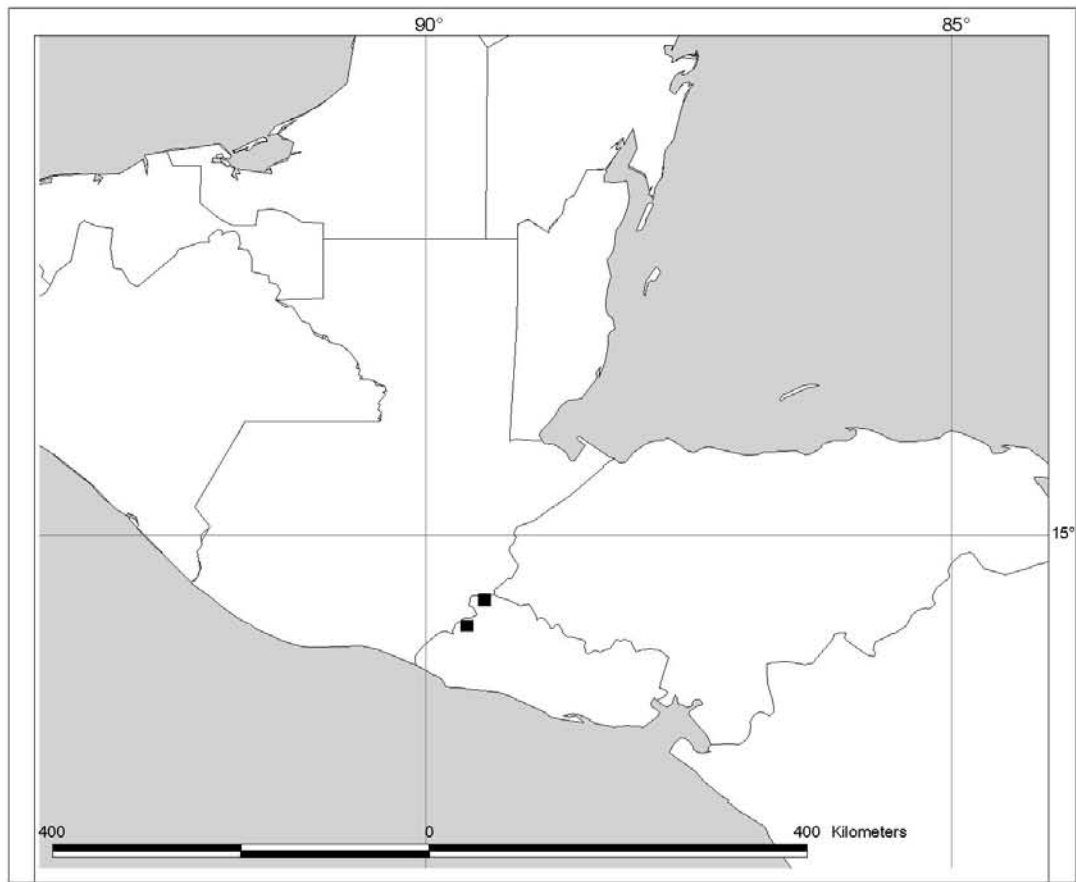


Fig. 53. Mapa de distribución de *Ateleia martinezii* J. Linares.

10 cm de largo, mientras que las de *A. tomentosa* son de 6-20 cm de largo. Además, *A. tomentosa* porta siempre gran cantidad de flores por inflorescencias, más de 200 por cada inflorescencia pistilada, mientras que *A. martinezii* sólo posee de 20 a 45 flores por inflorescencia. Por otra parte, *A. martinezii* habita en lomas relativamente secas, mientras que *A. tomentosa* vive siempre a orillas o muy cerca de cursos de agua. Estas diferencias morfológicas aunadas a la distinta época de floración y la discontinuidad geográfica, son suficientes como para separar a ambas especies.

11. *Ateleia mcvaughii* Rudd, *Phytologia* 24(2): 120. (1972). TIPO: MÉXICO. OAXACA: Municipio Huajuapán de León, rocky calcareous hills 6-9 km NW of Huajuapán de León, remnant of oak forest, 1800-1900 m elev., 27 September 1967. *R. McVaugh 23984* (holotipo, US!; isotipos CAS!, MEXU!, MICH!). Figs. 54 y 37.

Arbustos 0.5-1 m de alto; corteza casi lisa, verde oscuro, ligeramente granulada, c. 2 mm de grosor, en plantas viejas, de color verde al corte; ramas puberulentas; escasamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con yemas seriales. Hojas (5)10-24.7 cm; pulvínulo puberulento a pubescente, grueso, hasta de 3 x 2 mm en la base; pecíolo 1-3.8 cm, acanalado, puberulento a esparcidamente cespillo-pubescente, glabrescente cuando viejo; raquis (3-)7-19.8 cm, acanalado, puberulentos; peciólulos 0.5-1 mm, puberulentos a cespillo pubescentes; folíolos (5)13-29, los folíolos basales 0.5-1.9 x 0.4-1.1 cm, ovados, los folíolos intermedios 0.9-3.7 x 0.4-1.3 cm, ovados, verde olivo lustroso, la base simétrica redondeada a truncada o subcordada, el borde revoluto, el ápice agudo, diminutamente mucronulado, el folíolo terminal 1.7 – 4.5 x 2 - 2.5 cm, ovado a elíptico-lanceolado, glabrescente por el haz, cespillo pubescente por el envés, la nervadura central prominente en el envés, glabra por el haz y esparcidamente pubescente por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas en ángulos de 45° a 70° a partir de la vena principal, nervaduras terciarias conspicuamente reticuladas. Inflorescencias estaminadas axilares paucifloras a multifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente monopodiales, (1-)4.5-12 cm, raquis puberulento a pubescente, con brácteas florales angostamente triangulares a lineares, 1-2 x 0.2-0.5 mm. Flores 1-1.3 cm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5(-2) mm, cáliz c. 5 x c. 4 mm, turbinado a campanulado, puberulento; pétalo c. 1.1 x c. 0.5 cm erecto a muy reflexo, glabro, la uña c. 3.5 mm, la lámina c. 7.5 x c. 5 mm, extendida, retrorsa, el borde crenulado; estambres 10, en dos series de cinco, una de 5 mm y otra de 6 mm, las anteras dorsifijas, oblongas c. 1.1 mm, rudimento pistilar 3-3.5 x 0.7-0.5 mm, oblongo, estipitado; inflorescencias pistiladas 2.5-11 cm, en racimos, raras veces panículas, axilares, originadas de ramas jóvenes, marcadamente monopodiales, indumento y brácteas similares en forma y tamaño a los de las inflorescencias estaminadas. Flores 1-1.3 cm, pediceladas, pedicelo 1-2 mm; el cáliz 2.5-5 x 2-5 mm, marcescente, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo, tomentuloso, el pétalo 1.2-1.5 x 0.9-1 cm, cocleado, laminar, suborbicular a flabelado, erecto a muy reflexo en la antesis, la uña 2-3 mm, linear, la lámina 0.8-1.2 x 0.5-0.7 cm, el borde crenulado a levemente sinuado, los estaminodios 12-28, 2-4.5 mm, las anteras c. 0.8 mm, membranáceas, caducas, el ovario c. 6 x 3-3.5 mm, incluyendo el estípite 2 mm, oblongo, ciliado en el margen abaxial, el resto glabro, el estigma 0.7-1 mm de diámetro, discoide, peltado, subsésil. Frutos 2 - 4 x 1.1 – 2 cm (incluyendo el estípite), pajizo-dorados al madurar, glabros, el cuerpo 1.5-3 x 1.1-2 cm, obovado a obovado-oblongo, la sutura convexa, la base cuneada o decurrente, la región

estigmática libre y proyectándose fuera del fruto, las nervaduras conspicua y uniformemente reticuladas, sin formar una región soldada; semillas 7.4-9.9 x 5.4-7 x 3.4-4.5 mm, oblongas, pardo-rojizo oscuro, el hilo lateral, oblongo, engrosado. Las plántulas de germinación hipogea, con los primeros eófilos 3-foliolado, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se conoce en México, sólo de una pequeña región montañosa en Oaxaca, cerca del límite con el estado de Puebla (Fig. 37), principalmente en lugares muy perturbados de bosque de encinos y coníferas, creciendo en pequeños arroyos. Floración de finales de mayo a finales de junio y fructificación de finales de agosto.

Material examinado. MÉXICO. OAXACA: Mpio. Huajuapán de León, 3 km al SE de Zapotitlán, carr. Cuautla-Oaxaca, 17 junio 1982, **R. Cedillo** y **R. Torres 1397** (ENCB, MEXU, MO). a 3 km del entronque a Zapotitlán, carr. Cuautla-Oaxaca, 21 junio 1997, **J. Linares et al. 4200, 4201, 4202, 4204** (K, MEXU). Idem, 21 febrero 1998, **J. Linares et al. 4321** (K, MEXU). 9.6 km al NW de Huajuapán de León, carr. a Acatlán antes de la Torre de Microondas, 29 julio 1983, **R. Torres** y **H. Hernández 3317** (MEXU, MO).

Discusión. *Ateleia mcvaughii* es similar a *Ateleia arsenii* en cuanto a su hábito arbustivo, pero difieren significativamente en otras características: los folíolos tienden a cartáceos, puberulentos por el envés y más numerosos (hasta 29) en *A. mcvaughii*, mientras que en *A. arsenii* son coriáceos, tomentosos por el envés y generalmente menos de 25. El ovario y la superficie externa del pétalo son pubescentes o tomentosos en *A. arsenii* y glabros en *A. mcvaughii*. *Ateleia arsenii* y *A. mcvaughii* conforman un grupo muy natural propuesto por Linares y Sousa (2007) como subgénero *Ruddia* y se distinguen claramente de las demás especies del género por el pétalo laminar, mientras que las otras especies lo tienen cocleado, así como por otros caracteres que se detallan en el Cuadro 13.

Cuadro 13. Principales diferencias entre los subgéneros *Ateleia* y *Ruddia*.

Carácter	Subgénero <i>Ruddia</i>	Subgénero <i>Ateleia</i>
Hábito	arbustos de < 1.5 m	árboles de 2-20
Raquis	acanalado	terete o semiterete
Tamaño de flores	1.2-1.5 cm	< 1.1 cm
Nervación del pétalo	conspicua	inconspicua
Tamaño de fruto	3-4.5 cm	1.1-3.8 cm
Forma del fruto	oblongos	semiorbicular
Estigma en fruto maduro	libre	insertado
Región soldada	ausente	presente
Forma de semillas	oblongas	reniformes
Tamaño semillas	7.8-10.5 mm	5-7.2 mm
Germinación	hipogea	epigea
los. eófilos	3-5-foliolados	1-3 foliolados
Altitud	1700-2600 msnm	0-1800 msnm



Fig. 54. Ilustración de *Ateleia mcvaughii* en México (*Linares et al.* 4201(EAP)).

12. *Ateleia nicaraguensis* J. Linares, *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 72(1): 93-96, Fig. 3 (2001). TIPO: NICARAGUA. ZELAYA: Municipio de Puerto Cabezas, Tuapí, 10° 06' N y 83° 20' O. Alt. 15 m, 8 febrero 1983. *J. C. Sandino 4039* (holotipo, MEXU!; isotipos, F!, MO!). Figs. 55 y 56.

Árboles c. 10 m de alto; corteza no vista; ramas estrigulosas, glabrescentes cuando viejas, escasamente lenticeladas; yemas vegetativas extrapeciolares, sin presencia de yemas

seriales. Hojas 13-17 cm; pulvínulo estriguloso luego glabrescente, delgado, hasta c. 4 x c. 2 mm en la base; pecíolo 1.7-3 cm, terete, glabrescente a muy esparcidamente pubescente cuando viejo; raquis 5.3-7.2 cm, terete, glabrescente; peciólulos 1.5 - 2 mm, diminutamente pubérulos, luego glabrescentes; folíolos 7-13, los folíolos basales 1.9-2.6 x 1.7-1.9 cm, orbiculares a elípticos, los intermedios 2.4-5.5 x 1.6 -2.8 cm, elípticos, verde oscuro, algo discoloros, la base cuneada a redondeada, casi simétrica, el borde liso, el ápice obtuso a agudo, el folíolo terminal 6-6.6 x 3.1-3.3 cm, elíptico, acuminado, glabros por el haz y muy esparcidamente estrigulosos por el envés, la nervadura central algo prominente, glabra por el haz y glabra o esparcidamente estrigulosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias poco notorias, en ángulos de 50° a 70° a partir de la nervadura principal; nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 5-18.5 cm, en racimos y panículas, axilares, multifloras, algo péndulas, originadas de ramas ya desarrolladas marcadamente monopodiales, el raquis puberulento, con brácteas florales c. 1 mm, deltoides a triangulares, pubescentes. Flores c. 5 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz c. 1.5-2.5 x 3-4 mm, turbinado, puberulento; pétalo c. 5 x c. 1.5 mm, cocleado, muy reflexo, glabro, la uña 2 mm, la lámina c. 3 x c. 1.5 mm, cocleada, el borde eroso en la mitad apical; estambres 10, en dos series de cinco, una de 3 mm y otra de 5 mm, las anteras dorsifijas, oblongas, c. 1 mm, el rudimento pistilar 1.8 x 0.3 mm incluido el estípite c. 0.9 mm, baciliforme, pubescente en el pedicelo y ciliado en el margen abaxial, el estigma crestado, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas no vistas. Frutos maduros no vistos.

Distribución, hábitat y fenología. Conocida sólo de Nicaragua, en la vertiente atlántica, en sabanas con pinos, casi al nivel del mar (Fig. 56), donde también existe *Ateleia pterocarpa* y probablemente son simpátricas. Floración en febrero y fructificación no conocida.

Discusión. *Ateleia nicaraguensis* parece estar cercanamente relacionada con *A. pterocarpa*, con la que aparentemente comparte su distribución pero, hasta el momento, no se han colectado creciendo en simpatría. Morfológicamente se distingue de *A. pterocarpa* por tener menos folíolos (13 o menos), los cuales son casi completamente glabros, simétricos y de textura menos coriácea. Ireland (2001) duda de la validez de esta especie debido al poco material examinado. Sin embargo, las diferencias fenológicas y morfológicas podrían ser suficientes para separar ambas especies. La experiencia en otras especies es que la fenología es bastante constante en las diferentes especies.



Fig. 55. *Ateleia nicaraguensis* J. Linares. **a**. Rama con inflorescencia estaminada; **b**. yema axilar; **c**. Flor estaminada; **d**. Flor estaminada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el rudimento pistilar; **e**. Pétalo de flor estaminada. **a** y **b** basados en *Sandino 4039* (MO), **c-e**, basados en *Sandino 4039* (MEXU). Ilustración por Elvia Esparza, tomada de Linares (2001).

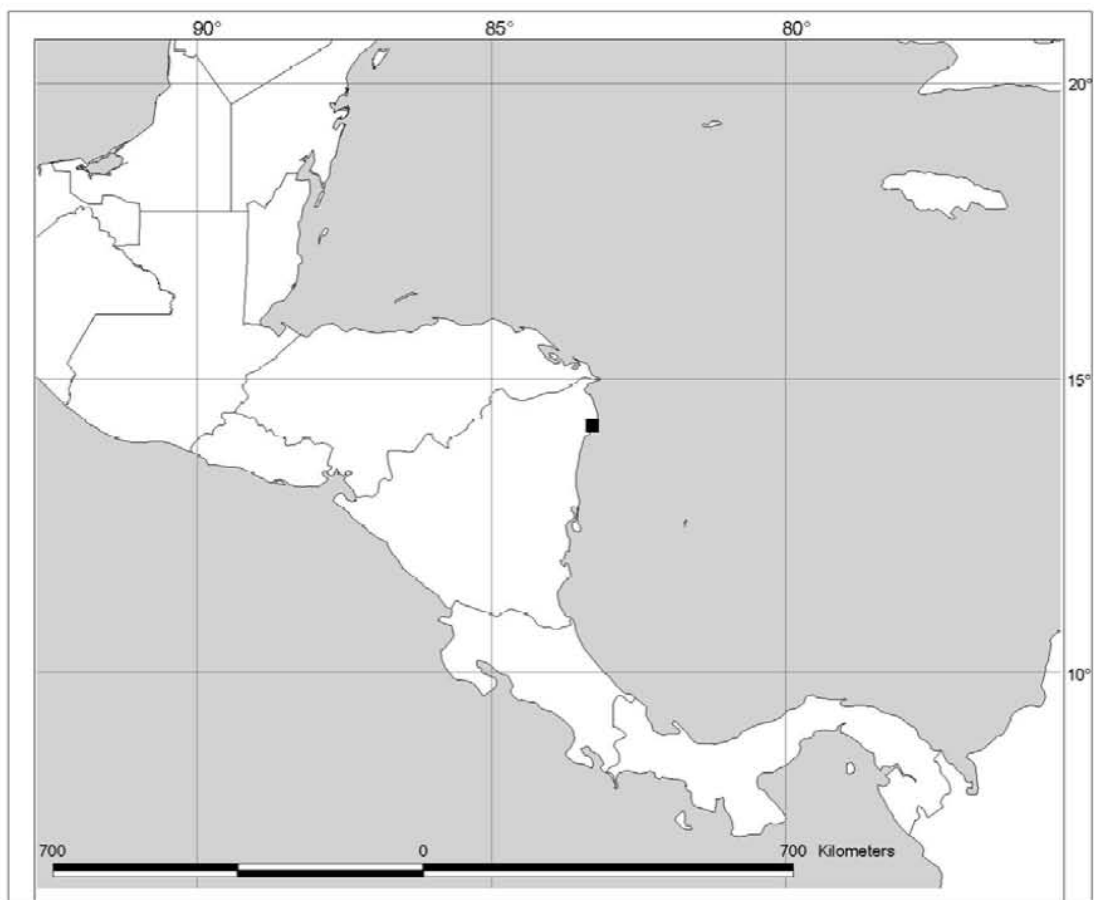


Fig. 48. Mapa de distribución de *Ateleia nicaraguensis* J. Linares

13. *Ateleia pterocarpa* (Sessé & Mociño ex DC.) D. Dietr. Syn. Pl. 4:1219 (1847). TIPO: MÉXICO: Lámina 288, Sessé y Mociño, "Flora Mexicana". [Lectotipificada por A. DeCandolle, "Calques des dessins de la Flore du Mexique de Mociño et Sessé qui ont servi des types d'espèces dans le systema ou le prodromus" 2: 288. 1874]. "Habitat in agris Cordovae et in Praedio S. Josephi" (Sessé & Mociño, Fl. Mes. 2a. ed. 164. 1894 como *Amorpha*).

Sinónimos:

Pterocarpus ateleia DC. Prodr. 2: 419; Mém. Lég. 394 (1826).

Ateleia pterocarpa [Sessé et Mociño ex Dietr.]DC. Prodr. 2:419. (1825); Mém. Lég. 394 (1826), nomen in synonym. Figs. 57 y 58.

N. v.: "borrego" (Veracruz); "tincoy", "Tsa' te'" (Chiapas).

Árboles 4 - 10(20) m de alto; corteza muy rugosa, áspera, gris claro a amarillenta, profundamente fisurada, c. 2 cm de grosor, en árboles muy viejos, al corte de color amarillento; ramas densamente pubescentes a velutinas, glabrescentes cuando viejas, moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con yemas seriales. Hojas (9.8-13-22 (-29) cm; pulvínulo pubescente a tomentuloso, delgado, hasta c. 6 x c. 2.5 mm en la base; pecíolo 1.8-3.8 cm, terete, pubescente a tomentoso, a veces velutino; raquis (5-)9-18 cm, terete, pubescente a tomentuloso; peciólulos 2 - 3 mm, puberulento a tomentuloso; folíolos (9-)13-17(-21), folíolos basales 1-3.5 x 0.7-2.9 cm, ovados, los intermedios 2.3-8.9 x 1.2-3.7 cm, ovados, a veces oblongo-elípticos, verde oscuro en el haz y pardo-verdoso o pardo-amarillento en el envés, la base muy oblicua obtusa a redondeada, rara vez cuneada, el borde liso, el ápice obtuso a redondeado a veces retuso, el folíolo terminal 3.2-7.5 x 1.4-2.8 cm, elíptico, esparcidamente pubescente, luego glabrescente por el haz, pubescentes a tomentosos por el envés, la nervadura central prominente, esparcidamente pubescente por el haz y pubescente a tomentosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 50° a 70° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 3-18 cm, en racimos y panículas, axilares, densifloras, originadas de ramas maduras marcadamente monopodiales, el raquis densamente pubescente a tomentoso, brácteas florales 0.6-0.9 x 0.5-0.6 mm, subuladas. Flores 6-8 mm, pediceladas, los pedicelos 1.5-2 mm; cáliz 2-2.5 x 3-3.5 mm, turbinado, pubescente; pétalo 4 x 1.5-6 x 2.5 mm, cocleado, reflexo, glabro, la uña 2-3 mm, la lámina 2-3 x c 1.5-2.5 mm, cocleada, el borde ligeramente eroso en la mitad apical; estambres 10, en dos series de cinco, una de 2.5-3.5 mm y otra de 5-6 mm, las anteras c. 0.7 mm, dorsifijas, oblongas; rudimento pistilar 2.5-3 x 0.5-1 mm, baciliforme, el pedicelo 1.4-2 mm pubescente, el estigma crestado, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 6-23.5 cm, en racimos, raras veces panículas, axilares y rara vez terminales, multifloras, originadas de ramas desarrolladas marcadamente monopodiales, el raquis pubescente, brácteas florales 0.6-0.9 x 0.5-0.6 mm, subuladas, pubescentes. Flores 6-7.5 mm, pediceladas, los pedicelos c. 1.5 mm; cáliz 2-3.5 x 3-4 mm, marcescente, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo, pubescente; pétalo 5-6 x 2-3.5 mm, cocleado, muy reflexo en antesis, la uña 2.5-3.5 mm, la lámina c.2-3 x 1.5-3.5, cocleada en la antesis, el borde ligeramente eroso en la mitad apical; estaminodios 10, en dos series, una de 3-4.5 mm y otra de 4.5-5.5, los rudimentos de las anteras c. de 0.5 mm, dorsifijos, oblongos a suborbiculares, persistentes; ovario c. 3.5 x 2 mm, oblongo, pubescente en el estípite y ciliado en el margen abaxial el resto glabro, el

estigma 0.8-1.5 x 0.6-1 mm, subsésil, peltado oblongo. Frutos 1.5-2.6(-2.9) x 0.8-1.1(-1.4) cm incluyendo el estípite, amarillo-pajizo, pardos cuando viejos, glabros con el estípite pubérulo, el cuerpo 1.1-1.9(-2) x 0.8-1.1(-1.4) cm, semiorbicular a suborbicular, la sutura recta, la base oblicua y cuneada, la región estigmática truncada, el ala vexilar 0.7-1.3 cm x 1-2.5 mm, las nervaduras inconspicuas, reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región soldada, inconspicua 2 mm de ancho; semillas 4.1-4.8 x 2.8-3 x c. 1.7 mm, reniformes, pardo-rojizo, el hilo lateral, c. 0.9 x c. 0.8 mm, oblongo, engrosado. Plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 1-foliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye desde las tierras bajas del centro de México (Veracruz) por la vertiente Atlántica hasta Panamá. En algunos lugares como el istmo de Tehuantepec, Costa Rica y Panamá (Fig. 58) también se encuentra en la vertiente Pacífica, siempre en vegetación de sabana o encinares y pinares tropicales. Floración de noviembre a diciembre y fructificación de marzo a mayo.

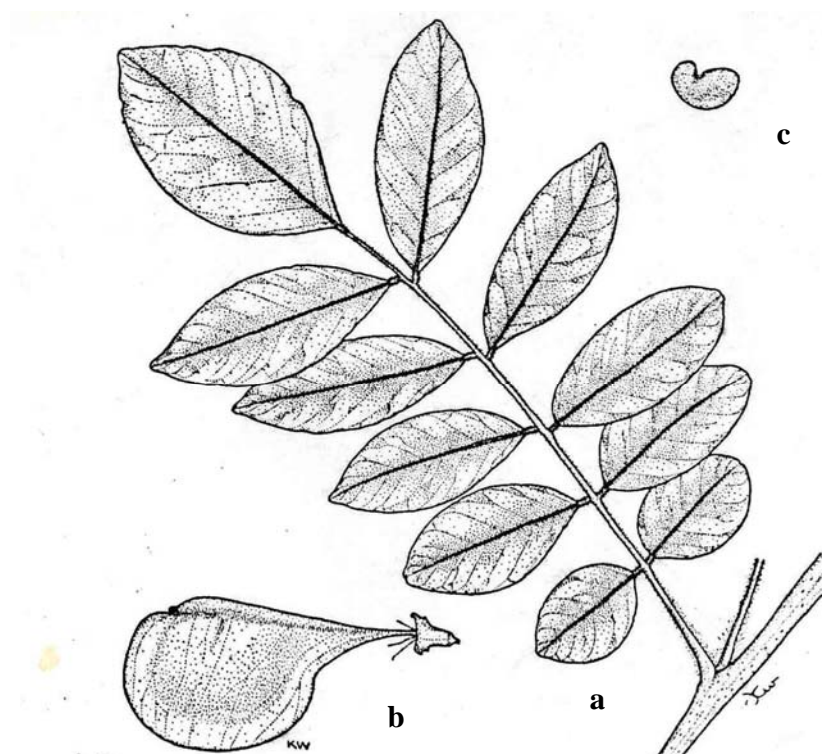


Fig. 57. *Ateleia pterocarpa* (DC.) D. Dietr. **a.** Hoja (x 1/2); **b.** Fruto (x 2); **c.** Semilla (x 2). Basado en *Sohns 1639*. Tomado de Mohlenbrock (1962).

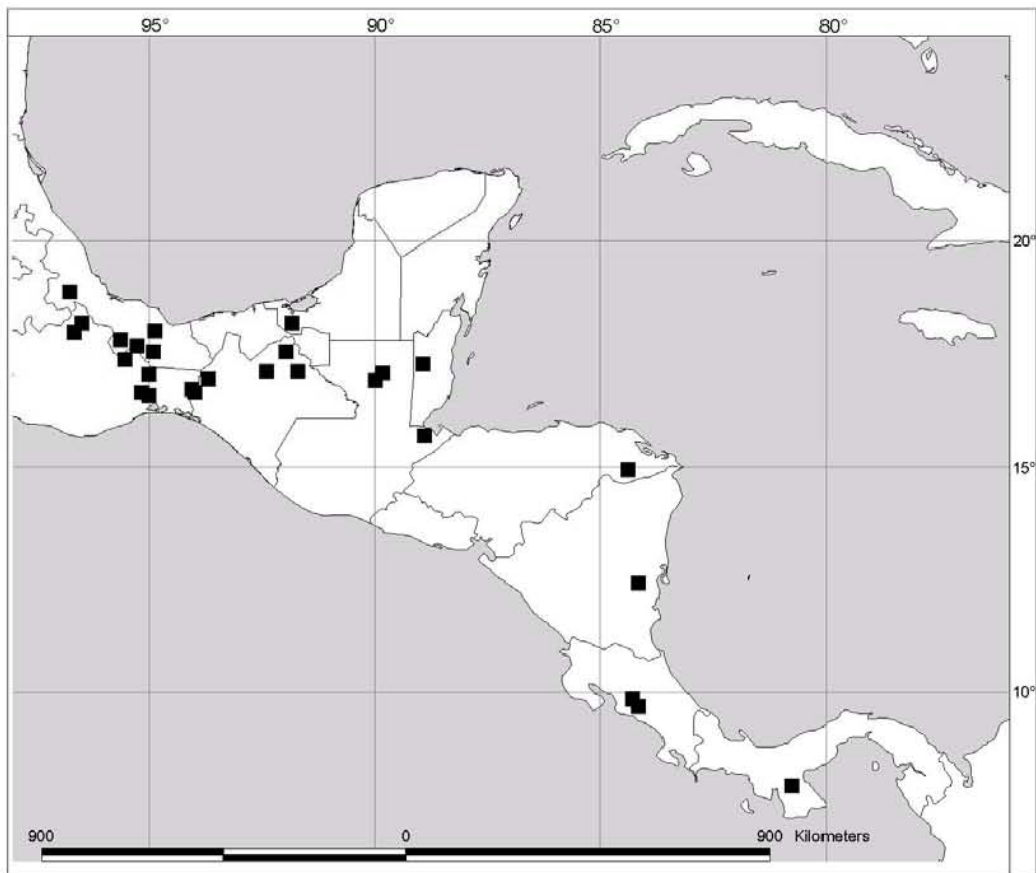


Fig. 58. Mapa de distribución de *Ateleia pterocarpa* (Sessé & Mociño ex DC.) D. Dietr.

Material examinado. MÉXICO. OAXACA: Mpio. Chichihua 16.5 km al NE de Santiago Ixtaltepec, brecha a Santa María Chimalapa, 17 enero 1984, **P. Tenorio 5221** (MEXU, MO). Mpio. Ixtaltepec, recorrido de Mazahua al Mezquite, 18 noviembre 1988, **C. Martínez 2076** (MEXU, MO). A 2.5 km al E de Santiago Ixtaltepec, camino hacia Lázaro Cárdenas, 22 febrero 1999, **J. Linares y P. Tenorio 4520** (EAP, K, MEXU). Mpio. Juchitán, 20 km al N de La Ventosa, Carretera Matías Romero, 12 diciembre 1980, **R. Cedillo y D. Lorence 519** (CAS, ENCB, MEXU, NY). Mpio. La Ventosa, close to the main road running north from Juchitán and La Ventosa towards Acayucan about 12 km north of La Ventosa, 12 March 1989, **C. Hughes 1303** (MEXU, NY). Carretera La Ventosa-Matías Romero, 23 febrero 1998, **J. Linares et al. 4329** (K, MEXU). Idem., 2 noviembre 1998, **J. Linares et al. 4471** (K, MEXU). Chivela, 7 March 1928, **C. Mell 15** (NY, US). A 18 km al NW de La Ventosa, carr. a Matías Romero, 18 diciembre 1978, **M. Sousa et al. 10206** (CAS, ENCB, MEXU, MO). Mpio. Lázaro cárdenas, 4.5 km al NE de

Lázaro cárdenas, 1 marzo 1981, **T. Wendt** y **A. Villalobos 2963** (CAS, ENCB, MEXU). Mpio. Matías Romero, km 193 carretera Coatzacoalcos-Salina Cruz, 31 mayo 1963, **E. Hernández X.** y **P. Segalen 285** (MEXU). Polvorín, a 7 km al N de Matías Romero, 15 junio 1977, **Sousa** y **A. Magallanes 7325** (MEXU). Mpio. San Felipe Usila, Al N de Santiago Tlatepusco, senda para la huerta Madre de la Vainilla, 26 septiembre 1990, **J. Calzada** y **M. Aranda 16522** (MEXU). 28 marzo 1990, **B. Sabino s.n.** (NY). Mpio. San Juan Guichicovi, A 3 km al N de Piedra Blanca y a 4 km al E de la Estación, carr. Transísmica, 22 febrero 1978, **M. Sousa et al. 9198** (CAS, ENCB, MEXU, MO, UC). Mpio. San Lucas Ojtlán, a 1 km del poblado de Vista Hermosa, por la carretera para Loma de Cedros, 26 marzo 1989, **J. Calzada 14626** (MEXU). Mpio. San Miguel Chimalapa, Arroyo de las Yeguas, 1 marzo 1985, **S. Maya 1285** (MEXU). Valle del Río Escondido, camino de Benito Juárez a La Coralilla (Díaz Ordaz), 14 noviembre 1985, **S. Maya 2517** (MEXU). Arroyo El Trébol, que baja del Cerro de la División a El Trébol, 11 enero 1986, **S. Maya 2731** (MEXU). Montaña al N de Cerro Verde y al S del camino Benito Juárez-La Ciénaga, 26 febrero 1986, **S. Maya 2926** (MEXU). A 3 km al SW de San Miguel Chimalapa, 28 octubre 1977, **M. Sousa** y **O. Téllez 8695** (MEXU). Mpio Santa María Chimalapa, Arroyo de Las Yeguas, afluente del río Portamonedas, 3 marzo 1986, **S. Maya 2958** (MEXU). Mpio. Santiago Choapan, Santo Domingo Lataní, 6 diciembre 1996, **G. Ibarra 4057** (MEXU). Sin localidad, 20 enero 1984, **P. Tenorio** y **R. Torres 5325** (MEXU, MICH, MO). 6 km al E de Choapan, 12 noviembre 1983, **R. Torres et al. 4040** (MEXU). 4 km al SW de Choapan, carr, a Totontepec, 20 enero 1984, **R. Torres** y **P. Tenorio 4558** (CAS, MEXU, MO). Mpio. Santiago Ixcaltepec, 16.5 km al NE de Santiago Ixcaltepec, 17 enero 1984, **R. Torres** y **P. Tenorio 4457** (CAS, F, MO). Mpio. Santiago Lachiguiri, Arroyo Maíz Quemado, aprox. 1 km al N del cruce Buenavista, brecha a Peña Blanca, 6 diciembre 1991, **A. Campos 4197** (MEXU). Mpio. Santiago Tlatepusco, lado este de la comunidad, 14 abril 1995, **G. González 37** (MEXU). Mpio. Santo Domingo de Petapa, A 5.2 km al E de Santo Domingo de Petapa, 23 febrero 1999, **J. Linares** y **Tenorio 4521** (MEXU). Mpio. Temascal, km 18 Carretera La Granja-Temascal, 28 febrero 1960, **Brigada Dioscóreas s.n.** (MEXU). 500 m al Oeste de la cortina de la Presa Miguel Alemán, 14 febrero 1987, **L. Cortés et al. 678** (F, MEXU, MICH, TEX). Idem, 14 febrero 1987, **L. Cortés et al. 682** (CAS, MICH). Alrededores de la Presa M. Alemán, **L. González 533** (ENCB). 500 meters northwest of Temascal, 14 April 1964, **D. Janzen 6415** (TEX). 1500 meters northeast of Temascal, 16 April 1964, **D. Janzen 6426** (MO). In

the vicinity of Temascal, 5 February 1964, **D. Janzen 10460** (MEXU, NY). Cortina de la Presa Miguel Alemán, 1 marzo 1998, **J. Linares et al. 4345, 4346** (K, MEXU). Below the Dam at Presa Miguel Alemán, 30 January 1983, **D. Neill 5397** (MEXU, MO). Temascal, 24 febrero 1961, **M. Sousa 472** (MEXU). Idem, 17 diciembre 1961, **M. Sousa 1319** (MEXU). Idem, 20 mayo 1962, **M. Sousa 1325** (MEXU). La Patria, a 10 km al NE de Temascal, 24 febrero 1978, **M. Sousa y L. Rico 9281** (CAS, MEXU, MO, UC). Cortina de La Presa de Temascal, 21 mayo 1986, **M. Sousa et al. 13056** (CAS, F, MEXU, MO, NY, TEX). Al E de Temascal donde inicia la cortina de la Presa Miguel Alemán, 16 febrero 1996, **Tenorio 19213** (MEXU). Idem, 30 enero 1983, **Torres et al. 2117** (ENCB, MEXU, MO). Temascal, 14 febrero 1982, **Torres y Cedillo 17** (MEXU). Mpio. Totontepec, Rancho San Antonio 10 km al E de Totontepec, 19 diciembre 1987, **E. Ramírez 623** (MEXU, NY). Mpio. Tuxtepec, 16 enero 1968, **G. Martínez, 1604** (CAS, ENCB, F, MEXU, NY). Mpio. Usila, En Santiago Tlapeusco, abril 1990, **E. Martínez 24421** (MEXU). Mpio. Valle Nacional, a 1 km al S de San Mateo Yetla, carr. Tuxtepec-Ixtlán, 24 febrero 1978, **M. Sousa et al. 9269** (ENCB, MEXU, MO, UC). A 3 km al S de San Mateo Yetla, 21 diciembre 1978, **M. Sousa et al. 10296** (CAS, ENCB, MEXU, MO). VERACRUZ: Mpio. Acayucan, a 5.4 km de Acayucan por la carretera a San Andrés Tuxtla, 16 abril 1961, **González y Garza, 7946** (MEXU). Mpio. Playa Vicente, 12 km antes de Playa Vicente cerca de La Victoria, 11 abril 1969, **L. Nevling y A. Gómez-Pompa 646** (MEXU). Mpio. Amatlán de Los Reyes, Orillas del Río Negro, cafetales de la finca la Patrona, 11 febrero 1990, **Ramón et al. 220** (MEXU). Mpio. Catemaco, adelante de La Victoria, sur de la laguna de Catemaco, 11 mayo 1963, **M. Sousa 2376** (MEXU). La Victoria orilla sur de la laguna de Catemaco, 20 enero 1967, **M. Sousa 2886** (CAS, F, MICH, MO). Mpio. Córdoba (?) 1787-1795-1804, **M. Sessé et al. 2017** (F). Mpio. Covarrubias, sin fecha, **J. Chavelas y A. Pérez 179 a** (ENCB). km 78 Carr. Catemaco a Acayucán, 25 agosto 1972, **J. Chavelas y Zamora ES-4735** (MEXU). Mpio. Covarrubias, Cerca de Los Mangos, 17 enero 1972, **R. Hernández 1346** (ENCB, CAS, MEXU, NY). Mpio. Hueyapan de Ocampo, estación de compresión de PEMEX al Sur de Hueyapan de Ocampo, 17 enero 1972, **J. H. Beaman 5465** (F, MEXU). Mpio. Isla, 17 km después de Isla (camino que viene de Isla a Abasolo), 26 abril 1973, **J. Chavelas y Zamora ES-4844** (MEXU). Mpio. Jalapa, Acatlán, 2 January 1913, **F. Salazar s.n.** (US). Mpio. Soteapan, San Bernardo, A 2 kms de Soteapan, 14 febrero 1978, **M. Sousa 3524** (CAS, F, MEXU, MICH, MO). CAMPECHE: Mpio. Palizada, 1 km antes de llegar a la frontera con Tabasco, 30 enero 1985, **J. S. Flores y E. Ucán 10455** (CICY,

MEXU) CHIAPAS: Mpio. Amatenango de la Frontera, El Regadío, a 1 km de Tapilzula y 2 km de Guerrero, **A. Delgado et al. 819** (CAS, ENCB, F, MEXU, NY). Nueva Victoria, carr. Motozintla-Cd. Cuauhtémoc, 8 agosto 1998, **J. Linares et al. 4430, 4431** (K, MEXU). Mpio. Cintalapa, Slope with *Pinus* and *Quercus* near La Ciénega de León, 30 km north of Las Cruces, 30 November 1980, **D. Breedlove 48047** (MEXU, MO, NY). Between Colonia Francisco I. Madero and Colonia A. López Mateos, 31 December 1980, **D. Breedlove 49009** (CAS, LL, MEXU, MO, NY). Mpio. Cintalapa, A 3 km de la Col. Benito Juárez en el cerro llamado Rincón Novillo y Relumbra el Agua, 25 diciembre 1971, **J. Chavelas y G. Soria ES4392** (MEXU). Mpio. Frontera Comalapa, Ejido Portales, 16 noviembre 1977, **I. Calzada 3883** (ENCB, IBUG, MEXU, XAL). Ejido Los Portales, 28 febrero 1998, **J. Linares et al. 4340** (K, MEXU). Mpio. Jaltenango, Slope with *Pinus* and *Quercus*, 3-5 km above Jaltenango along road to Finca Prusia, 11 October 1974, **D. Breedlove 38609** (DS, MEXU, MO). A 3 km al NW de San Nicolás, 1 marzo 1988, **M. Sousa et al. 13202** (CAS, MEXU, MO). Mpio. La Trinitaria, Along small dirt road to Boqueron & Ejido Mujica west of Mexican Highway 190 at point 18 km southwest of La Trinitaria, 8 december 1976, **D. Breedlove 42235** (DS, ENCB, MEXU, MO, NY). Mpio. Ocosingo, a 16 km al NW de Boca Lacantum camino a Palenque, 20 enero 1986, **E. Martínez 16463** (IBUG, MEXU, NY). Mpio. Palenque, En las afueras de Palenque, 1 febrero 1986, **E. Martínez 16998** (CAS, ENCB, F, MEXU, MO, NY). Mpio. Tenejapa, En los alrededores de la escuela de Jabenal (22 km al NE de Tenejapa), 31 octubre 1998, **J. Linares et al. 4461** (K, MEXU). 1.4 km al S de Jabenal, 31 octubre 1998, **J. Linares et al. 4462** (K, MEXU). Near the junction of the Río Perla and Río Jataté at San Quintín and near Laguna Miramar, 18 March 1955, **E. R. Sohns 1639** (MICH). Mpio. Tenejapa, Slopes along the Ala. Shashib River below Habenal; paraje Mahben Chauk, 15 July 1964, **D. Breedlove 6487** (DS, US). Idem, 26 November 1964, **D. Breedlove 7644** (DS, ENCB, F, US). **BELICE: EL CAYO.** Río On a 5 km al N de Augustine, parte de las montañas Mayas, 2 septiembre 1973, **M. Sousa et al. 4175** (MEXU). Río On creek, 15 km E of Augustine (on Notch Line road) Mountain Pine Ridge Forest Reserve, August 1988, **J. Meave y A. Howe 1265** (MEXU). All Pines, 15 december 1931, **W. Schipp 705** (F, MICH, NY, UC, US). A 15 millas al N San Agustín, camino a El Cayo, 6 mayo 1982, **O. Téllez et al. 5794** (F, MEXU, MO). **GUATEMALA: PETÉN.** Mpio. Poptún, west of 28 km of Poptún Road, 5 November 1966, **E. Contreras 6603** (F, LL, MEXU, MO, NY). Mpio. Santa Elena Lake Peten Itza, Savanna San Miguel, 13 December 1967, **E. Contreras 7304** (CAS, F, LL, MEXU, MO, NY). Idem, 2 February

1968, **E. Contreras 7513** (CAS, F, LL, MEXU, MO). Santa Rita 2 km al Sur de Santa Elena, 10 noviembre 1965, **A. Molina 15545** (EAP, ENCB, F). Bordeando la carretera Sayaxche, a km 38, 8 febrero 1972, **R. Tún** (EAP, F, LL, MEXU, MICH, MO). IZABAL. Mpio. Pto. Barrios, Livingston, 5 septiembre 1983, **D. Kendig 11-1** (EAP, MO). **HONDURAS:** GRACIAS A DIOS. Mpio Puerto Lempira, cerca de 70 Kms. al SO de Puerto Lempira, 10 abril 1972, **C. Nelson 0848** (EAP, MO). **NICARAGUA:** ZELAYA. Mpio. Bluefields, Sitio Fonseca, aprox, 62 km al NE a lo largo del Río Kama, 19 febrero 1993, **Zamora y M. Castrillo 2075** (INB). **COSTA RICA:** SAN JOSÉ. Ctón. Puriscal, Grifo Alto, 4 km al NO junto a la carretera a San Pablo, 12 octubre 1993, **Jiménez et al. 1373** (CR, INB, MEXU, MO). 23 febrero 1994, **Q. Jiménez y V. H. Ramírez 1475** (MEXU, MO). Idem, 26 febrero 1972, **L. J. Poveda 406** (CR, MO). **PANAMÁ:** HERRERA. Mpio. Ocú, Vicinity of Ocú, 22 January 1947, **P. Allen 4083** (EAP, LL).

Discusión. Aunque es la especie con la distribución más amplia de todo el género, es morfológicamente poco variable. Se reconoce principalmente por sus folíolos ovados a ovado-elípticos, pubescentes a tomentosos en el envés y principalmente por su fruto de tamaño reducido, normalmente de menos de 2.2 cm, la sutura recta y el ala de ancho más o menos igual en toda su longitud. Otra característica propia de esta especie es su corteza extremadamente gruesa, de más de 2 cm de grosor, profundamente fisurada o escamosa, de color gris-amarillento. Vegetativamente es muy similar a *A. venezuelensis* y *A. guaraya* (= *A. ovata*), pero los folíolos ovados, casi simétricos y los frutos mucho más grandes distinguen a *A. venezuelensis* de *A. pterocarpa*. *Ateleia guaraya* se distingue de *A. pterocarpa* por tener frutos más grandes y con la sutura doblada en forma de “L” cerca de la región estigmática. En el área de estudio *A. chicoasensis* se distingue por tener frutos conspicuamente nervados y con la sutura convexa así como por la corteza muy delgada. Por otro lado, *A. nicaraguensis* se diferencia de la especie en cuestión por sus folíolos menos numerosos, glabros y simétricos.

El carácter más variable en el área de estudio para esta especie corresponde al hábito pues se han observado árboles de 2 m hasta ejemplares de c. de 20 m. Esta variación se debe principalmente a factores como la poda intencional, al aclarar campos de cultivo, al darle mantenimiento a cercas vivas y probablemente a los incendios y al sobrepastoreo de las áreas muy perturbadas donde esta especie crece. Cuando se observan plantas en hábitats

menos perturbados, como los encinares y pinares tropicales, éstas alcanzan fácilmente alturas superiores a los 10 m y, en algunos casos, cercanas a los 20 m.

Anteriormente, las plantas de Belice, Guatemala, Honduras y Panamá se trataron como *Ateleia gummifera* var. *cubensis* (Mohlenbrock, 1962) o como *A. gummifera* (Rudd 1968) pero, al examinar los ejemplares de herbario, así como colecciones más completas, disponibles en la actualidad, es claro que se trata de *A. pterocarpa*, por lo que esta especie sería la de más amplia distribución.

El tipo de *A. pterocarpa* es una ilustración de Sessé y Mociño, lectotipificado por A. DeCandolle. Aunque Rudd (1968) menciona que podría haber confusión por ejemplares, aparentemente auténticos de Sessé y Mociño, en los que aparece material de *A. cubensis*, creemos que la ilustración corresponde muy bien con la descripción de *Ateleia pterocarpa*.

14. *Ateleia sousae* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 90-93, Fig. 2 (2001). TIPO: MÉXICO. OAXACA: Distr. Sola de Vega. A 8 km. al N-NE de Ojo de Agua, al S de Sola de Vega, Altitud: 1650 msnm. 9 diciembre 1978. *M. Sousa* y *P. Basurto* 9983 (holotipo, MEXU!; isotipos, CAS!, MO!, XAL!). Figs. 59 y 60.

Árboles 2 a 5 m de alto; corteza ligeramente rugosa, de aspecto liso, grisácea, con lenticelas blanquecinas, agrupadas en líneas longitudinales, c. 3.5 mm de grosor, al corte de color verde; ramas café pubescentes, glabras cuando viejas; moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas intrapeciolares. Hojas (12.5-)16-26(-31.5) cm; pulvínulo pubérulo-estriguloso luego glabrescente, muy grueso y envolviendo completamente a las yemas vegetativas, hasta 4.5 x 4 mm en la base; pecíolo 2.5-4.5 cm, terete, estriguloso o pubescente; raquis 6.5-20 cm, semiterete, estriguloso a pubescente; peciólulos 2-3(-4) mm, densamente pubescentes; folíolos 13-21, los folíolos basales 1.7-3.2 x c. 1.6 cm, ovados a ampliamente ovados, los intermedios 2.1-6 x 1.3-2.6 cm, elípticos a oblongo-elípticos, verde oscuro, base oblicua, truncada a cuneada, el borde liso, el ápice agudo, mucronulado, el folíolo terminal 3.5-5.5 x 1.6-3.7 cm, elíptico, pubescentes o glabros cuando viejos, por el haz, pubescentes a tomentulosos por el envés, la nervadura central prominente, esparcidamente pilosa por el haz y densamente pilosa o pubescente por el envés, la pubescencia blanco-amarillenta a café claro, sin llegar a oscurecer los colores de la hoja; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 40° a 50° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas no

vistas. Inflorescencias pistiladas axilares, en racimos, originadas de ramas jóvenes marcadamente simpodiales, 3.5-9(-15) cm, raquis piloso o pubescente con brácteas florales deltoides o tubuladas, de menos de 1 mm. Flores c. 6 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz c. 2 x c. 4 mm, turbinado en la antesis, campanulado cuando viejo; pétalo 4-6 x 2.5-4 mm, moderadamente reflexo, glabro, la uña 3-4 mm, la lámina 3.5-4 x c. 3 mm, cocleada, extendida, espatulada, el borde liso en la mitad apical, estambres 10, en dos series de cinco, una de c.3 mm y otra de c. 4.5 mm, las anteras dorsifijas, oblongas c. 0.8 mm, el ovario c. 3 x c. 2, densamente pubescente, el estigma discoide, subsésil. Frutos 2.8-3.2 x 1.5 cm (incluyendo el estípite), pajizos cuando viejos, pilosos a pubescentes, el cuerpo 2-2.6 x 1.5 cm, semiorbicular a oblongo, a veces con el margen abaxial revoluto, la sutura recta, doblándose en ángulo recto

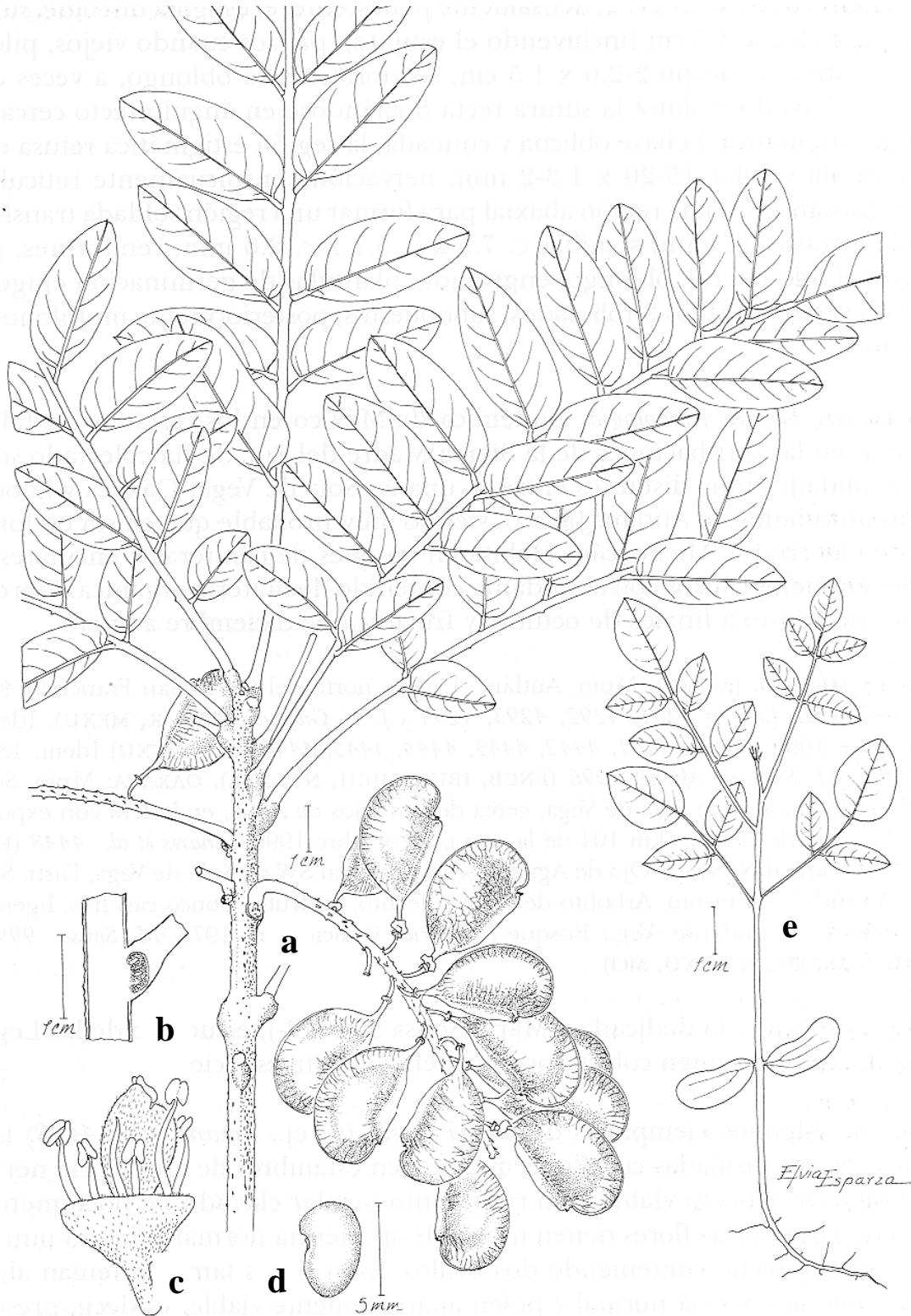


Fig. 59. *Ateleia sousae* J. Linares. **a.** Rama con frutos maduros; **b.** Yema intrapeciolar. **c.** Flor hermafrodita; **d.** Semilla; **e.** Plántula. **a, d** y **e** basados en *M. Sousa* y *P. Basurto* 9983. **b** y **c** basados en *J. Linares et al.* 4448, todos en MEXU. Ilustración por Elvia Esparza, tomada de Linares (2001).

cerca de la región estigmática, la base oblicua y cuneada, la región estigmática retusa o hendida, el ala vexilar 15-20 x 1.3-2 mm, nervación conspicuamente reticulada y anastomosándose en la región abaxial para formar una región soldada translúcida, visible a trasluz, 2 mm; semillas c. 7.5 x c. 5.1 x c. 2.6 mm, reniformes, pardo oscuro, el hilo lateral, oblongo, engrosado; plántulas de germinación epigea, con el primer par de eófilos 3-foliolados, subopuestos, posteriormente multifoliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Endémica de México, en los estados de Jalisco y Oaxaca, en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur (Fig. 60). Se ha colectado sólo en dos localidades muy distantes entre sí, una en Sola de Vega, Oaxaca y la otra en las proximidades de Autlán, Jalisco, siendo muy probable que exista en los estados de Guerrero y Michoacán. Habita en bosques de coníferas y encinares, en suelos calizos, con abundante contenido de materia orgánica. Floración de finales de agosto a finales de octubre y fructificación de diciembre a enero.

Material examinado. MÉXICO. JALISCO: Mpio. Autlán, Ladera norte del Cerro San Francisco, 3 octubre 1997, **J. Linares y J. Guzmán 4291, 4292, 4293, 4294** (EAP, K, MEXU). Idem, 29 septiembre 1998, **J. Linares 4441, 4442, 4443, 4444, 4445, 4446** (EAP, MEXU) Idem. 13 octubre 1987, **F. Santana Michel 3096** (ENCB, IBUG, MICH, NY, XAL). OAXACA: Mpio. Sola de Vega, ca. 25 km al S de Sola de Vega, cerca de Los Ojos de Agua, en ladera con exposición sur, a la orilla de la carr. (km 104 de la carr.), 28 octubre 1998, **J. Linares et al. 4448** (EAP, K, MEXU).

Discusión. Algunas inflorescencias pistiladas de *Ateleia sousae* tienen flores con estambres de apariencia normal y con polen de aspecto viable, con rudimento pistilar claviforme de poco menos de 1 mm de largo, otras flores tienen ovario de apariencia normal y de c. 3 mm largo por c. 2 mm ancho, conteniendo dos óvulos. Estas flores también tenían algunas anteras con apariencia normal y polen aparentemente viable, que coincide con lo observado por Janzen (1991) para *A. herbert-smithii*, en plantas jóvenes; las que alcanzada la edad adulta son completamente dioicas. De todas las especies examinadas, sólo se ha encontrado polen en inflorescencias pistiladas de *Ateleia chicoasensis* y *A. sousae*, pero en *A. chicoasensis* las flores pistiladas tienen un solo tipo de ovario, mientras que en *Ateleia sousae* se han observado dos tipos de ovario en la misma inflorescencia, uno

aparentemente vestigial y el otro probablemente fértil; sin embargo, en las inflorescencias colectadas de *A. sousae* no se encontró ningún fruto. Afinidades taxonómicas: ver discusión en *A. tomentosa*. Ireland (2001) establece la combinación (no válidamente publicada) de *A. tomentosa* subsp. *sousae* para este taxón y *A. martinezii* (ver discusión bajo *A. martnezii*). Sin embargo, las diferencias enunciadas aquí, más las recientemente encontradas para *A. martinezii*, después de 4 años de observaciones en el campo y en Árboles cultivados de *A. martinezii* y *A. tomentosa* confirman las diferencias morfológicas y fenológicas entre las tres especies.

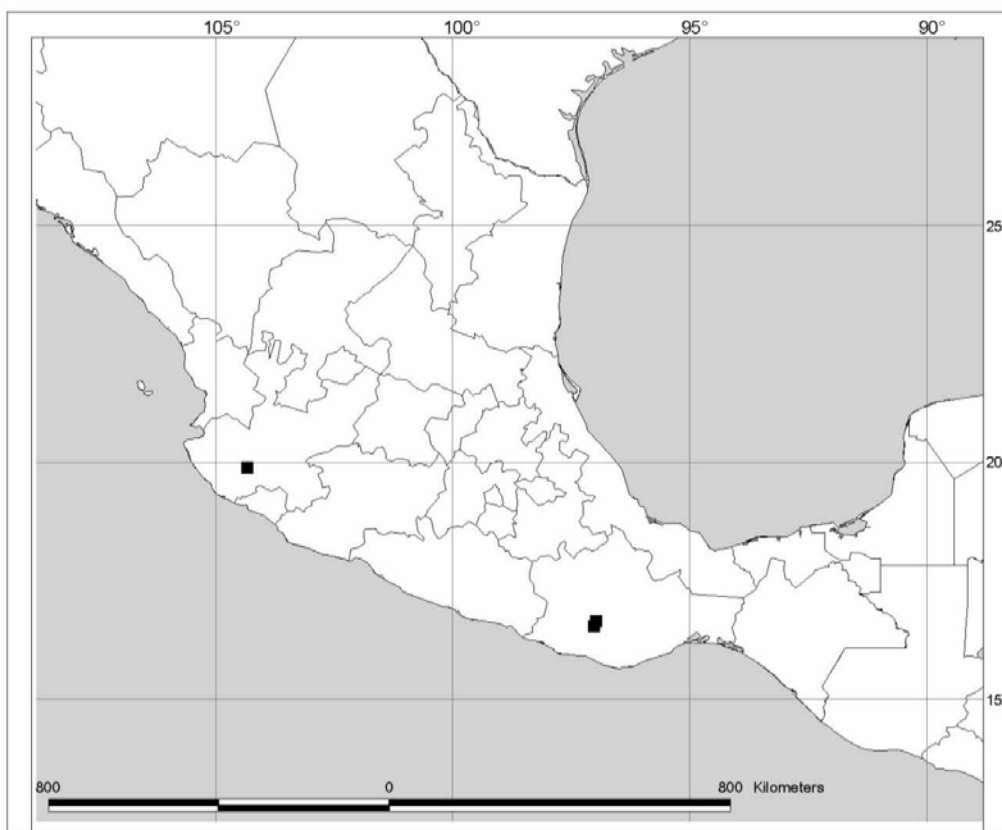


Fig. 60 . Mapa de distribución de *Ateleia sousae* J. Linares

15. *Ateleia standleyana* Mohlenbrock, Webbia 17:179 (1962). TIPO: MÉXICO.

NAYARIT: Mpio. Acaponeta. Vicinity of Acaponeta, Tepic, 2 April 1910. *Rose, Standley y Russell 14474* (holotipo, F!; isotipos, A, GH, MO!, US!). Ilustración: Webbia 17:162,180: figs. 4 y 16(1962). Figs. 61 y 62.

N.v.: “jediondillo, jediondo” (Jalisco, México).

Árboles 4 - 10 m de alto; corteza ligeramente rugosa, gris a café-grisácea ligeramente granulada, al corte amarillenta, c. 0.5 cm de grosor; ramas velutinas, luego glabrescentes, abundantemente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con yemas accesorias seriales. Hojas (13-)17-27.5(-33) cm; pulvínulo pubescente a velutino, luego glabrescente, delgado a mediano, hasta c. 5 x c. 2.5 mm en la base; pecíolo 2.5-4.3 cm, terete, puberulento a velutino, glabrescente cuando viejo; raquis 7-19.2 cm, desde puberulento a velutino, a veces glabrescente cuando viejo, terete; peciólulos (1-)2-4 mm, pubérulos a pubescentes a veces velutinos; folíolos 11-21, los folíolos basales 1-4.5 x 0.7 - 3 cm, ovados, suborbiculares, rara vez oblatos, los intermedios 1.9-9.6 x 1.2-6.5 cm, ovados a ampliamente ovados o elípticos, en ocasiones suborbiculares, verde claro a veces glaucescentes por el envés, algo discoloros, la base muy oblicua cuneada, rara vez obtusa, el borde revoluto al menos en la base, el ápice desde agudo hasta obtuso, a veces retuso, el folíolo terminal 3-9.5 x 2.4-5.8 cm, elíptico, lanceolado, ovado, obovado u ovado-lanceolado, muy esparcidamente cespilloso pubescente, luego glabro por el haz, puberulentos a cespilloso pubescentes por el envés, la nervadura central prominente por el envés, puberulenta a glabrescente por el haz y cespilloso pubescente por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 45° a 70° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas, algo notorias. Inflorescencias estaminadas 3.5-18 cm, en racimos o panículas, multifloras, congestas, axilares y agrupadas en los extremos de las ramas, densifloras, originadas de la zona de crecimiento tanto joven como maduro, originadas de ramas marcadamente monopodiales, el raquis pubescente a velutino, café claro, brácteas florales c. 0.9 x c. 0.6 mm, deltoides. Flores 7.5-9 mm, pediceladas, los pedicelos 0.7-1 mm; cáliz c. 3 x c.4 mm, turbinado a campanulado, pubérulo a pubescente, con pelos subadpresos; pétalo 6-8 x 3-4 mm, cocleado muy reflexo, glabro, la uña 3-4 mm, la lámina 2.7-3 x 3 mm, cocleada, el borde eroso; estambres (8-)10, en dos series de (cuatro)cinco, una de 5 mm y otra de 7 mm, las anteras dorsifijas, oblongas, c. 0.8 mm, el rudimento pistilar 3-3.5 x 0.7-1 mm, baciliforme, pubescente en el pedicelo y ciliado en el margen abaxial, el estigma crestado, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 4-14 cm, en racimos y panículas, axilares, multifloras, originadas de ramas desarrolladas marcadamente monopodiales, el raquis pubescente, con pelos subadpresos, brácteas florales triangulares, similares a las de las inflorescencias estaminadas. Flores 5-7(-8) mm, pediceladas, los pedicelos 2 mm; cáliz 3-3.5 x 3-4.5 mm, marcescente, turbinado

en la antesis, campanulado cuando viejo, puberulento; pétalo 6.5 x 2-9 x 3.5 mm, cocleado, reflexo en la antesis, la uña 5 mm, la lámina c. 2 x 2-3.5 x 3.5 mm, cocleada en la antesis, extendida suborbicular, el borde eroso; estaminodios 10(-12) 5-8 mm, los rudimentos de las anteras c. de 0.7 mm, dorsifijos, oblongos a suborbitales, membranáceos, persistentes; ovario c. 2-3 x 1.7-2 mm, oblongo, puberulento en el pedicelo y ciliado en el margen abaxial, el estigma c. 1 mm, discoide, subsésil, orbicular. Frutos c. 2.4-3 x c. 1.5-1.6 cm (incluyendo el estípite), pajizo-dorado al madurar, pardos cuando viejos, puberulentos en el estípite el cuerpo glabro, el cuerpo c. 1.8-2 x 1.2-1.5 cm, oblongo a semiorbicular, la sutura recta a convexa, a veces doblándose en ángulo recto cerca de la región estigmática, la base oblicua y cuneada, la región estigmática truncada, el ala vexilar 9-11 x 1.5-2 mm, las nervaduras reticuladas y manteniendo un patrón uniforme hasta el margen abaxial, la región soldada translúcida inconspicua a poco notoria; semillas 5.2-6.7 x 3.4-4.5 x 2.1-2.3 mm, reniformes, pardo-rojizo oscuro, el hilo lateral, c. 1 mm de diámetro suborbicular. Plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 1-foliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye en México en los estados de Jalisco y Nayarit (Fig. 62), en los bosques de encinos de las partes bajas de la Sierra Madre Occidental, en las llanuras con vegetación de sabana y en selvas bajas a medianas, así como en bosques de galería, en altitudes comprendidas entre 60 y 600 msnm; sobre suelos rocosos graníticos y a veces en suelos de origen volcánico. Floración de mediados de noviembre a mediados de diciembre y fructificación probablemente de marzo a mayo.

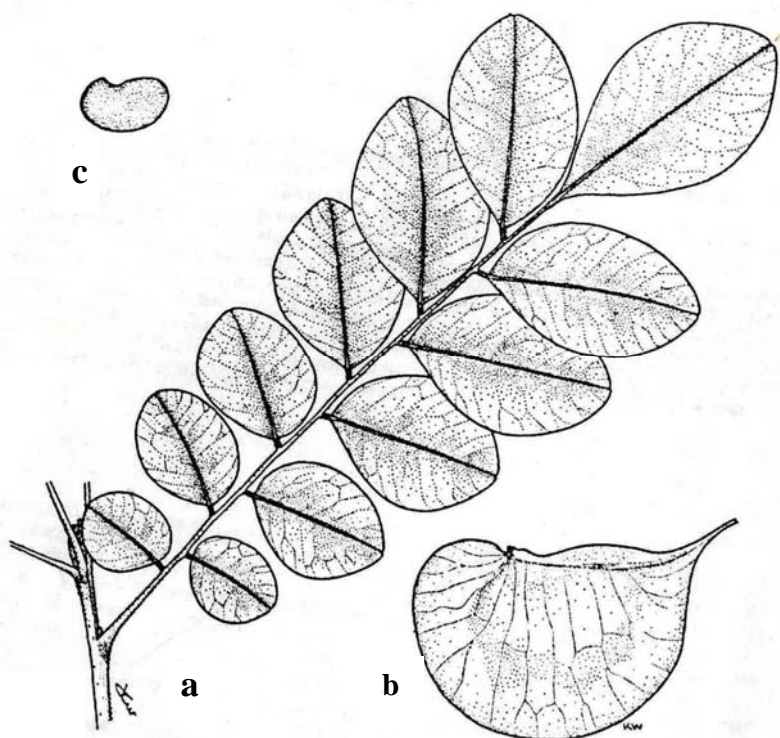


Fig. 61. *Ateleia standleyana* Mohlenbr. A) Hojas (x ½). B) Fruto (x 2). C) Semilla (x 2) Basado en *J. Rose et al. 14474*. Tomado de Mohlenbrock 1962.

Material examinado. MÉXICO. JALISCO: Mpio. Cabo Corrientes, entre El Tuito y el Refugio de Suchitlán, 2 marzo 1989, **G. Castillo et al. 10689** (MEXU). 5 km south of El Tuito on the main road towards Barra de Navidad, 17 March 1985, **C. Hughes 621** (MEXU). c. 9 km al O de El Tuito, en el camino a Chacala, Rancho Guácima, 5 febrero 1979, **A. Magallanes 1524** (MEXU, TEX). A 12 km al SO de El Tuito, 13 marzo 1981, **A. Magallanes 2876** (MEXU). Steep rocky valley of Río Las juntas, 10-13 km southeast of El Tuito, 14-16 December 1970, **R. McVaugh 25360** (CAS, MEXU, MICH, NY, US) **25361** (CAS, MEXU, MICH, NY), **25383** (CAS, MEXU, MICH). En orilla de río a 44 km de Tomatlán, rumbo a Puerto Vallarta, 14 diciembre 1970, **A. Pérez 408** (ENCB, MEXU, NY), **A. Pérez 411** (CAS, MEXU). A 12 kms al SE de El Tuito, o sea, 102 kms al NW de Chamela, 10 marzo 1973, **M. Sousa et al. 3932** (MEXU). Mpio. El Tuito, 5 km al N de El Tuito, carr. Barra Navidad-Puerto Vallarta, 6 febrero 1991, **O. Téllez y A. Novelo 12927** (MEXU). Mpio. Llano Grande, Oak forest at Santa Lucía, ca. 7 km north of Tomatlán, 21 November 1960, **R. McVaugh 21275A** (ENCB, MICH). Mpio. Talpa, Soyatán, 30 km al s de Talpa, 23 noviembre 1960, **J. Rzedowski 15173** (ENCB, MICH). Mpio. Tomatlán, Llano Grande, 26 diciembre 1970, **C. Díaz 2115** (ENCB). 8 km al E de Llano Grande,

camino a Talpa, 6 diciembre 1981, **A. Magallanes 3416** (MEXU). Mpio. San Blas, km 3-5 sobre el camino a Pintadeño, que sale en el km 16 de la carr. Tepic-Miramar, 12 septiembre 1985, **O. Téllez 9282** (IBUG, MEXU). Mpio. Valle de Banderas, 1 km al N de El Cuatante, 18 noviembre 1963, **J. Rzedowski 17870** (ENCB, MEXU, MICH, TEX). Mpio. Villa Purificación, Villa de Purificación, 13 junio 1979, **A. Magallanes 1689** (IBUG, ENCB, MEXU, MICH). Rancho El Alcíhuatl, 36 km al W de Villa Purificación, 29 octubre 1987, **R. Ornela y H. Luquín 1288** (ENCB, IBUG, MEXU, MICH). Sin Mpio. A 12 km al W de Los Guácimos, 10 febrero 1985, **O. Téllez y P. Magaña 8312** (ENCB, MEXU).

NAYARIT: Mpio. Acaponeta, Colinas rocosas cerca de Quiviquinta al N de Guajicori, 27 noviembre 1998, **Linares et al. 4490, 4495, 4497**, (K, MEXU). Mpio. Ruiz, 1-3 km west of El Venado along road from Ruiz to Jesús María, 9 August 1980, **D. Breedlove y F. Almeda 45269** (CAS).

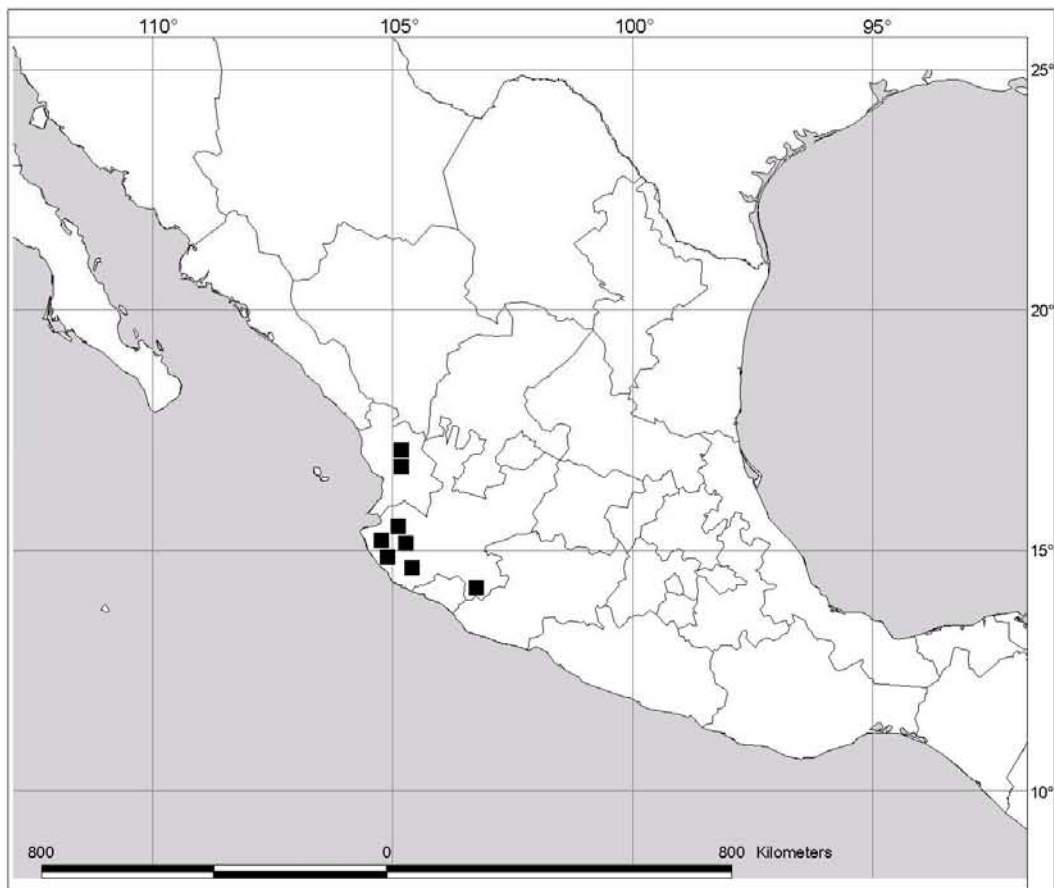


Fig. 62. Mapa de distribución de *Ateleia standleyana* Mohlenbr.

Discusión. *Ateleia standleyana* es distinguible por sus folíolos casi orbiculares y relativamente grandes, hasta de 9.6 cm de largo y bastante anchos (6.5 cm) a veces glaucescente por el envés, así como por sus frutos inconspicuamente nervados con la sutura ligeramente curvada hacia la región estigmática. Por su cercanía geográfica podría estar relacionada con *A. insularis* y *A. truncata*, pero las tres especies son suficientemente diferentes. *Ateleia standleyana* tiene los frutos más pequeños en este complejo de especies. Además, sus frutos son inconspicuamente nervados a diferencia de las otras dos especies en las cuales éstos son marcadamente nervados. Por otro lado, mientras *A. standleyana* mantiene constante el número de estambres en 10, *A. insularis* y *A. truncata* cuentan con 8. Ireland (2001) propone sinonimizar a esta especie bajo *A. guaraya*, una especie de Sudamérica pero, a pesar de las similitudes morfológicas propuestas por esa autora, ambas especies son separables con base en caracteres del fruto, el cual tiene la sutura recta a convexa, a veces doblándose en ángulo recto como en “L” cerca de la región estigmática.

16. *Ateleia tenorioi* J. Linares, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 72(1): 99-102, Fig. 5 (2001). TIPO: MÉXICO. CHIAPAS: Mpio. Venustiano Carranza, 1 km al E de la Col. Flores Magón, camino de Venustiano Carranza a Acala, 25 septiembre 1999, *Linares y Tenorio* 4552 (holotipo, MEXU!; isotipos, K!). Figs. 63 y 64.

Árboles 2 - 8 m de alto; corteza rugosa de apariencia lisa, gris- verdosa a café-grisácea, ligeramente granulada, algo áspera al tacto, menos de 0.5 cm de gruesa, al corte de color verde; ramas tomentosas a velutinas, moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con presencia de yemas seriales. Hojas 11-18.5 cm; pulvínulo tomentoso a tomentuloso, delgado, c. 5 x c. 3 mm en la base; pecíolo 1.5-3 cm, semiterete, tomentoso o tomentuloso; raquis 3-9.1 cm, semiterete, tomentoso a tomentuloso; peciólulos 1-3 mm, tomentosos o tomentulosos; folíolos (7-)9(-11), los folíolos basales 1.2-2 x 1.1-2 cm, orbiculares a anchamente elípticos, los intermedios 2-5.4 x 1-3.8 cm, elípticos, en general los folíolos basales y los intermedios son similares en forma, verde claro lustrosos, la base simétrica redondeada rara vez cuneada, el borde revoluto, el ápice obtuso a acuminado, el folíolo terminal 3.2-6.5 x 2.2-4.1 cm, elíptico, glabros por el haz, tomentosos por el envés, la nervadura central muy prominente, puberulenta por el haz y tomentosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas en ángulos de 60° a 65° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias

estaminadas 9-16 cm, panículas, axilares y terminales, multifloras, originadas de ramas maduras marcadamente simpodiales, el raquis velutino ferrugíneo, brácteas florales c. 0.6 x c. 0.2 mm, deltoides o triangulares, densamente pubescentes a villosas. Flores 5-6 mm, pediceladas, los pedicelos c. 1 mm; cáliz 1.5-2 x c. 3.5 mm, turbinado a pateliforme, ferrugíneo velutino; pétalo 4-5 x 1.9-2.3 mm, reflexo, glabro, la uña 2.5-3.5 mm, filiforme, la lámina c. 2 x c. 1.9 mm, cocleada, el borde liso; estambres 10 en dos series de cinco, una de c. 2.5 mm y otra de c. 5 mm, las anteras dorsifijas, oblongas, de c. 1 mm, rudimento pistilar c. 1.5 x c. 0.6 mm, baciliforme, el estípite c. 0.7 mm, el estigma crestado, inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 4.5-10 cm, en racimos, axilares, laxifloras, originadas de ramas desarrolladas marcadamente simpodiales, el raquis velutino, brácteas florales c. 0.6 x c. 0.2 mm, deltoides o triangulares, densamente pubescentes a villosas. Flores 5.5-8.5 mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm. cáliz 1.5-2.5 x c.4 mm, pateliforme, pubescente a seríceo; pétalo 5.7-7 x 1.4-1.7 mm, cocleado, algo reflexo a erecto, la uña 4-4.5 mm filiforme, la lámina 1.7-3 x 1.4-1.7 mm cocleada, el borde ligeramente eroso en la lámina; estaminodios 8-10 en dos series, una c. 3.5 mm, otra c. 2.2 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.6 mm, oblongos; ovario 4.3-4.5 x 2.1-2.4 mm (incluyendo el estípite de c. 1.2 mm), oblongo a obovado, pubescente en el estípite y ciliado en el margen abaxial, el resto glabro, el estigma 1-1.4 x 0.7-1 mm, oblongo, subsésil, peltado. Frutos maduros completos no vistos. Plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 1-foliolados, alternos.



Fig. 63. *Ateleia tenorioi* J. Linares. **a**. Rama con inflorescencia; **b**. Yema axilar; **c**. Flores pistiladas; **d**, **j** Flores pistiladas con los cáliz parcialmente removidos para mostrar la inserción de los estaminodios y el ovario; **e**, **k**. Pétalos de flores pistiladas; **f**. Flor estaminada, **g**. Flor estaminada con el cáliz parcialmente removido para mostrar la inserción de los estambres y el rudimento pistilar; **h**. Pétalo de una flor estaminada; **a**, **c-e**, **i-k** tomados de *J. Linares* y *P. Tenorio 4453*; **f-h** tomados de *J. Linares* y *P. Tenorio 4452*, **b** tomado de *Laughlin 1643* (DS), todos los demás en MEXU. Ilustración por Elvia Esparza, tomada de Linares (2001).

Distribución, hábitat y fenología. Su distribución se restringe a la Depresión Central de Chiapas en vegetación muy perturbada de selva baja caducifolia de las cercanías de Flores Magón, entre Amatenango del Valle y Acala (Fig. 64), donde crece junto con *Bursera* spp. *Bourreria purpusii* Brandegee y *Pithecellobium* spp. Floración de finales de junio(?) a mediados de octubre y fructificación de diciembre a marzo.

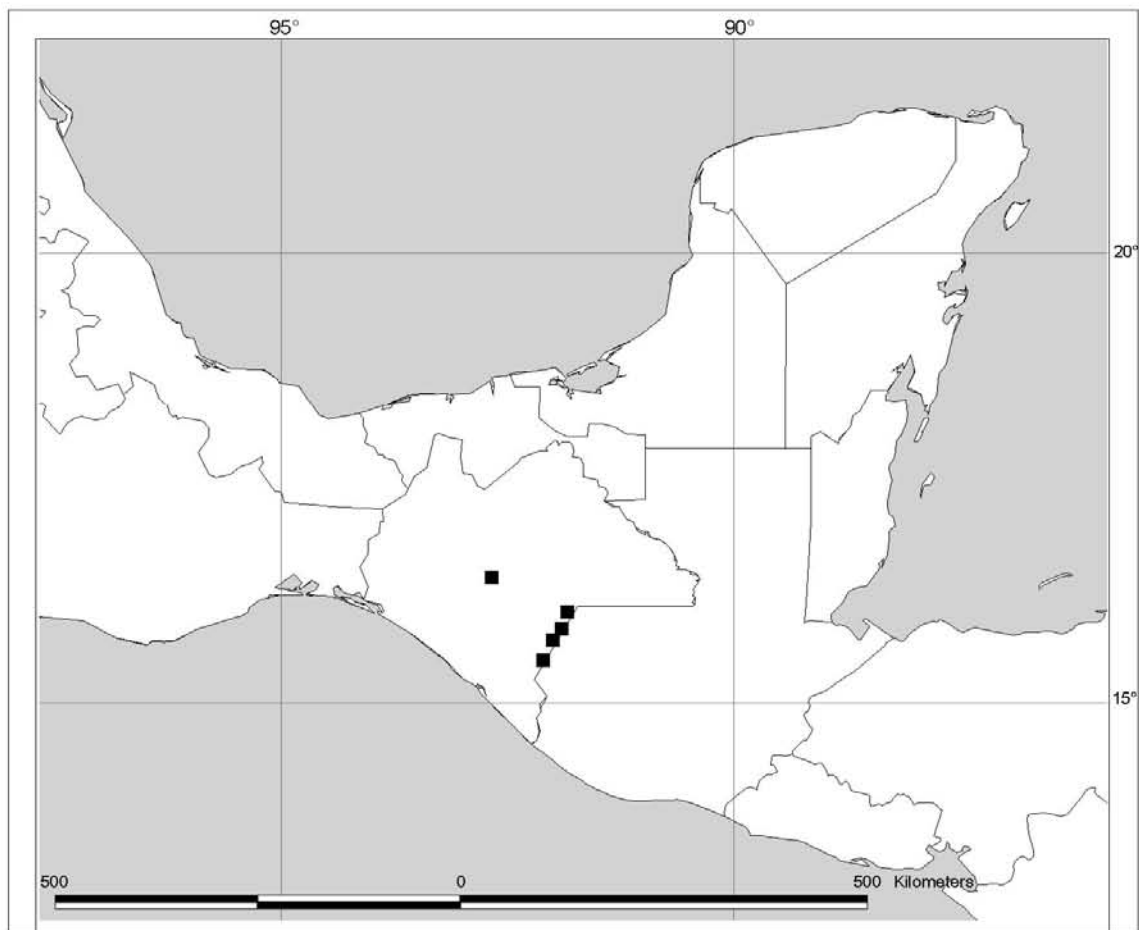


Fig. 64. Mapa de distribución de *Ateleia tenorioi* J. Linares

Material examinado. MÉXICO. CHIAPAS: Amatenango del Valle, alt. 1835 m, 12 June 1945. **E. Matuda 5833, 15833** (EAP, LL, MEXU, MO, NY). Mpio. La Trinitaria, 13 km al O de la Col. 6 de Marzo, a 12 km del entronque del camino a Boquerón, 1 noviembre 1998 **J. Linares et al. 4465, 4466** (K, MEXU). Mpio. Siltepec, 9 agosto 1937, **E. Matuda 1588** (MEXU, MICH, MO, NY, US). Municipio of Venustiano Carranza, Rancho Carmen along the road from Acala to Venustiano Carranza, 23 August 1966, **C. Laughlin 1643** (DS, F). Idem, 9 agosto 1998, **J. Linares et al. 4435** (K, MEXU). 1 km al E de la Col. Flores Magón, camino de Venustiano Carranza a Acala, 30 octubre 1998, **J. Linares et al. 4459**

(K, MEXU). 1 km al E de la Col. Flores Magón, camino de Venustiano Carranza a Acala, 25 septiembre 1999, **J. Linares** y **P. Tenorio 4551, 4553** (K, MEXU). Mpio. Villa Flores, Rancho Lindavista, 24 km E Villa Flores, 29 enero 1950, **F. Miranda 5993** (MEXU, US). Idem, julio 1950, **F. Miranda 6435** (MEXU)

Discusión. *Ateleia tenorioi* muestra algunos caracteres intermedios entre *A. pterocarpa* y *A. albolutescens*. El indumento café tomentoso de los folíolos y café velutino de las ramas jóvenes se parecen al de *A. pterocarpa*; las ramas engrosadas hacia el ápice son parecidas a las de *A. albolutescens*, así como los folíolos que comparten con los de *A. albolutescens*, el color verde muy claro y a veces su forma y número. Sin embargo, la corteza ligeramente rugosa y muy delgada de *A. tenorioi* no muestra parecido con ninguna de esas especies, en las cuales la corteza es muy gruesa (c. 2 cm) y profundamente fisurada. Los rasgos más distintivos de esta especie son sus folíolos simétricos de borde revoluto, el patrón de la nervación secundaria, la cual es prominente y tomentosa por el envés, las inflorescencias estaminadas largas, panículas y ferrugíneo-velutinas son también muy características. Por otro lado, la reducida longitud del cáliz, así como la uña filiforme del pétalo hacen que los estambres y el pétalo parezcan largamente exertos. Ireland (2001) sinonimiza a esta especie bajo *A. albolutescens* pero las diferencias morfológicas aquí discutidas son suficientes para mantenerlas separadas.

17. *Ateleia tomentosa* Rudd, Contr. U.S. Natl. Herb. 32: 397. Lám. 4 (1968). TIPO: MÉXICO. CHIAPAS: 3 miles southwest of Pinola Las Rosas along road to Soyatitán, Municipio of Venustiano Carranza, elevation 4200 feet, 27 July 1965. *D. E. Breedlove 11395* (holotipo, US!; isotipos, DS!, LL!, MEXU!). Figs. 65 y 66.

Árboles 12 - 20 m de alto; corteza rugosa, áspera, escamosa, gris oscuro (verde en plantas jóvenes), 1-2 cm de grosor, en árboles muy viejos, al corte de color verde; ramas pubescentes a tomentosas, glabrescentes cuando viejas, moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas intrapeciolares, sin presencia de yemas seriales. Hojas (10.5-)16-19(-24) cm; pulvínulo tomentoso a tomentuloso, muy grueso y envolviendo completamente a las yemas vegetativas, hasta c. 5 x c. 4 mm en la base; pecíolo 1.5-3 cm, terete, tomentoso o tomentuloso a esparcidamente pubescente cuando viejo; raquis 4.5-17 cm, semiterete, tomentoso a tomentuloso, luego glabrescente; peciólulos 1.5 - 4 mm, tomentosos o

tomentulosos; folíolos (7-)13-17(-24), folíolos basales 0.9-3.1 x 0.6-1.7, ovados, los intermedios 2.2-4.5 x 1.2-2.2 cm, ovados, raras veces oblongos, verde-olivo opaco, la base oblicua, redondeada, el borde liso, el ápice agudo, rara vez redondeado, el folíolo terminal 3.2-6.2 x 1.3-2.5 cm, elíptico, glabros por el haz, tomentosos por el envés, la nervadura central prominente, glabra o moderadamente pilosa por el haz y tomentosa por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas, en ángulos de 50° a 70° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas 7-12 cm, panículas, axilares y terminales, densifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente simpodiales, el raquis tomentoso, brácteas florales deltoides o subuladas de menos de 1 mm. Flores 5.5-7(-9) mm, pediceladas, los pedicelos 1-1.5 mm; cáliz c. 1.5 x 2-2.5 mm, crateriforme, tomentoso; pétalo c. 8 x c. 4 mm, erecto o moderadamente reflexo, glabro, la uña 3-4 mm, la lámina 3.5-4 x c. 2.5 mm, cocleada, extendida 3.5-4 x 5 mm, obovada a espatulada, el borde eroso en la mitad apical; estambres 10 en dos series de cinco, una de 3 mm y otra de 4-5 mm, las anteras c. 1 mm, dorsifijas, oblongas, rudimento pistilar c. 1 mm, claviforme, el estigma inconspicuo. Inflorescencias pistiladas 4-15 cm, en racimos raras veces panículas, axilares, laxifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente simpodiales, el raquis tomentoso, brácteas florales deltoides o subuladas, de menos 1 mm. Flores 5.5-6.5(-8) mm, pediceladas, los pedicelos 1.5-2.5 mm; cáliz 3 x 4-5 mm, marcescente, crateriforme en la antesis, campanulado cuando viejo, tomentoso; pétalo 6.5 x 4 mm, cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña 2-3 mm, la lámina c.3 x c. 2 mm, cocleada en la antesis, extendida 3 x 4 mm, suborbicular, el borde eroso en la mitad apical; estaminodios 10, 2-4 mm, los rudimentos de las anteras c. 1 mm, dorsifijos, oblongos a suborbitales, membranáceos, muy pronto caducos; ovario c. 3 x c. 2 mm, orbicular a oblongo, blanco viloso, el estigma discoide, subsésil. Frutos c. 3.1 x c. 1.5 cm (incluyendo el estípote), pardos cuando viejos, tomentosos a densamente pilosos, el cuerpo c. 2.4 x c. 1.5 cm, semiorbicular, la sutura recta, la base oblicua y cuneada, la región estigmática truncada, el ala vexilar c. 1.5 x c. 2 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región pelúcida de 2 mm de ancho; semillas c. 6 x 4 x 2 mm, reniformes, pardo oscuro, el hilo lateral, orbicular, engrosado. Plántulas de germinación epigea, con el primer eófilo 1-foliolado, el segundo 2-foliolado y el tercero 3-foliolado, posteriormente multifoliolados, alternos.



Fig. 65. *Ateleia tomentosa* Rudd (J. Linares et al. 4433 EAP, MEXU).

Distribución, hábitat y fenología. Se distribuye en México en el estado de Chiapas, en las estribaciones del sur de la Sierra Madre de Chiapas y en Honduras en los departamentos de Intibucá y Francisco Morazán en la Cadena Montañosa Central (Fig. 66), en toda su distribución conocida ha sido colectada exclusivamente en ambientes riparios con Mirtáceas (*Calyptanthes hondurensis* Standl., *Eugenia* spp.), Rubiáceas (*Guettarda macrosperma* Donn. Sm.) y Mirsináceas (*Ardisia* spp.) ubicados en bosque de pinos y

encinos, en altitudes entre 1000 y 1500 msnm. Suelo calizo y rocoso. Floración de finales de junio a mediados de julio y fructificación de diciembre a enero.

Material examinado. MÉXICO. CHIAPAS: Mpio. Las Rosas, A 3 km al NW de Las Rosas, 30 octubre 1976, **M. Sousa *et al.* 6719** (topotipo) (MEXU). Mpio. Venustiano Carranza, a 22 km al N de Pujiltilic, 9 agosto 1998, **J. Linares *et al.* 4433, 4434** (EAP, K, MEXU). Soyatitán de Las Rosas, ca. 18 km al SE de Amatenango, 27 febrero 1998, **J. Linares *et al.* 4337, 4337a** (EAP, K, MEXU). Soyatitán (Pinola Las Rosas), 18 km al SE de Amatenango del Valle, 30 octubre 1998, **J. Linares *et al.* 4458** (EAP, K, MEXU).
HONDURAS. INTIBUCA: Mpio. Yamaranguila, Aldea Toco, márgenes del Río Toco, carr, entre La Esperanza y Gracias, ca. 24 km al Oeste de La Esperanza, 5 julio 1997, **J. Linares 4205, 4205a, 4206, 4207** (EAP, K, MEXU). Idem, 18 diciembre 1997, **J. Linares 4315, 4316** (EAP, K, MEXU), a 3 km de San Miguelito. Río Toco, 22 junio 1994, **M. Sousa *et al.*, 13330** (EAP, MEXU). FRANCISCO MORAZÁN: Mpio. Tegucigalpa, Río El Hombre ca. 24 km al N de Tegucigalpa, 6 julio 1997, **J. Linares 4234** (EAP, K, MEXU). Idem, 19 diciembre 1997, **J. Linares 4318** (EAP, K, MEXU). Idem, 9 julio 1998, **J. Linares y J. Araque 4366, 4367, 4368** (EAP, K, MEXU).

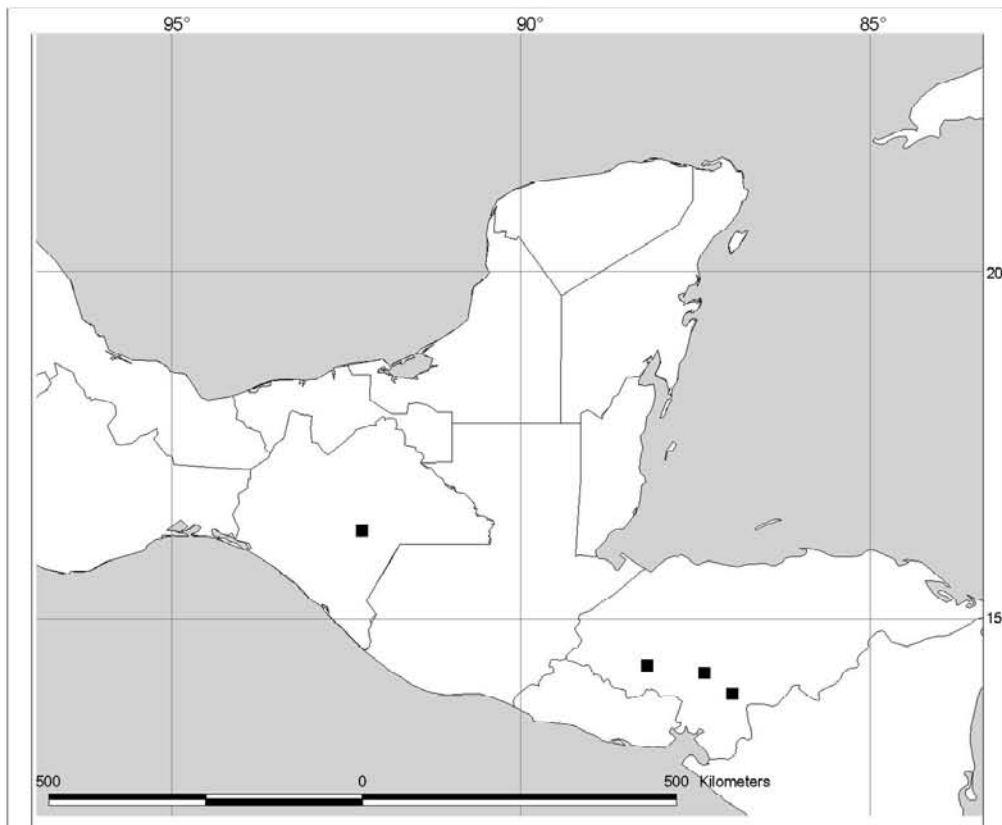


Fig. 66. Mapa de distribución de *Ateleia tomentosa* Rudd

Discusión. El tipo de yemas intrapeciolares, así como la floración a partir de ramas jóvenes con crecimiento marcadamente simpodial, relacionan a esta especie con *Ateleia sousae* y con *Ateleia martinezii*. Además de estas especies, las yemas intrapeciolares sólo tienen paralelo con las de *Ateleia herbert-smithii* Pittier, que están casi completamente envueltas por el pecíolo. Las cuatro especies mencionadas arriba parecen formar un grupo natural llamado aquí sección *Tomentosa*. Las especies de este grupo comparten el tipo de yemas intrapeciolares, las inflorescencias terminales y el ovario variadamente pubescente. *A. tomentosa* difiere de *A. sousae* por el indumento de las hojas, el tamaño de éstas y el número de folíolos, así como por el indumento del ovario, el cual es pubescente en *A. sousae* y en el indumento del fruto, y la sutura, la cual es doblada en el extremo. Por otro lado, mientras las plántulas de *A. tomentosa* son de eófilos alternos y 1, 2 o 3-foliolados, los de *A. sousae* son 3-foliolados y subopuestos.

El otro miembro de esta sección, *A. martinezii*, tiene folíolos estrigosos a estrigulosos y frutos completamente glabros, en infrutescencias muy cortas que lo distinguen fácilmente de los otros miembros de este grupo. Por otro lado *A. sousae* se distribuye en bosques de

coníferas y encinares, desde Jalisco hasta Oaxaca, y *A. tomentosa* desde Chiapas hasta Honduras y es de esperarse en Guatemala y El Salvador, habita en suelos calcáreos y rocosos; mientras que *A. martinezii* parece ocupar una pequeña área marginal con bosque de encinos y pinos en suelos muy ácidos, originados de cenizas volcánicas del terciario (tobas blancas). En toda su área de distribución, *A. tomentosa* es casi exclusivamente riparia, en tanto que *A. sousae* ocupa claros, áreas perturbadas y el estrato medio arbóreo de bosques, principalmente en laderas (Cuadro 14).

Cuadro 14. Principales diferencias entre las especies de la sección *Tomentosa*, presentes en el área de estudio.

<i>Carácter</i>	<i>A. tomentosa</i>	<i>A. sousae</i>	<i>A. martinezii</i>	<i>A. herbert-smithii</i>
Hábito	árbol 12-20 m	árbol de 2-5 m	árbol de 2-5 m	árbol 12-20 m
Hábitat	riparia	bosque de laderas	bosques de laderas	bosques de laderas
Tamaño de hojas	(10)17-20(24) cm	(12)16-26(31) cm	15-25 (30) cm	16-30 cm
Número folíolos	(7)13-17(24)	13-21	7 a 17	7-9(-13)
Indumento de folíolos	tomentoso	pubescente	estriguloso	estriguloso
Ápice del folíolo	agudo	agudo	mucronulado a acuminado	acuminado a caudado
Distribución	Chiapas a Honduras	Jalisco y Oaxaca	El Salvador	Nicaragua, Costa Rica y Colombia
Indumento ovario	blanco viloso	pubescente	blanco viloso	?
los. eófilos	alternos	subopuestos	alternos	alternos
Indumento fruto	tomentoso	esparcidamente pubescente	glabrescente	glabrescente
Forma folíolos	ovados	elípticos	ovados	ovados

18. *Ateleia truncata* Mohlenbr., *Webbia* 17: 180 Figs. 4 y 17 (1962). TIPO: MÉXICO. MICHOACÁN: Mpio. Apatzingán, Hacienda de La Huerta, Apatzingán, 6 march 1914, *F. Salazar s. n.* (holotipo, US!; isotipo, MEXU!). Figs. 67 y 68.

N. v.: "piojillo." (Michoacán, México)

Árboles 8 m de alto; corteza rugosa de aspecto liso, gris- verdosa, con lenticelas agrupadas

longitudinalmente, simulando fisuras, 0.3-0.5 cm de grosor, en árboles maduros, al corte de color verde; ramas puberulentas a velutinas, moderadamente lenticeladas; yemas vegetativas axilares, con presencia de yemas seriales. Hojas 16 - 25 cm; pulvínulo pubescente, mediano, hasta c. 5 x c. 3 mm en la base; pecíolo 2.5-4.4 cm, terete, pubescente; raquis 8.1-14.5 cm, terete, pubescente; peciólulos 3 - 4 mm, pubescentes; folíolos 9-13, folíolos basales 1.7 - 3.4 x 1.1 - 2.5 cm, elípticos a oblongo-elípticos, los intermedios 3.2 - 7.2 x 2 - 3.6 cm, elípticos a oblongo-elípticos, a veces ovados, verde-olivo algo opacos, la base muy oblicua, cuneada, el borde liso, el ápice agudo a obtuso, a veces retuso, el folíolo terminal 5.1 - 7.1 x 3.1 - 4.1 cm, elíptico, puberulentos por el haz, densamente crespo-pubescente por el envés, la nervadura central prominente, esparcida a densamente puberulenta por el haz y densamente pubescente por el envés; nervación broquidódroma, nervaduras secundarias conspicuas en ángulos de 45° a 50° a partir de la nervadura principal, nervaduras terciarias reticuladas. Inflorescencias estaminadas no vistas. Inflorescencias pistiladas 8-16 cm, en racimos, rara vez panículas, axilares, multifloras, originadas de ramas jóvenes marcadamente monopodiales, el raquis densamente pubescente, brácteas triangulares, c. 0.7 mm. Flores c. 7 mm, pediceladas, los pedicelos c. 1.5 mm; cáliz 2.5-3 x 3.5- 4 mm, marcescente, turbinado a campanular en la antesis, campanulado cuando viejo, puberulento; pétalo c. 7 x c. 4 mm, muy cocleado, muy reflexo en la antesis, la uña 3 mm, la lámina c.4 x 4, cocleada, casi sacciforme en la antesis, el borde eroso en la mitad apical; estaminodios 8(10), 4-6 mm, los rudimentos de las anteras c. 0.7 mm, dorsifijos, oblongos; ovario en la antesis no visto, después oblongo y completamente glabro. Frutos 3.1-3.2 x 1.2-1.9 cm (incluyendo el estípite), amarillo-pajizo cuando maduros, glabros, el cuerpo 1.9-2.3 x 1.2-1.9 cm, semiorbicular, la sutura recta a convexa, la base oblicua y cuneada, a veces decurrente, la región estigmática abruptamente truncada, el ala vexilar 12-16 x 2 mm, las nervaduras conspicuamente reticuladas y anastomosándose en la parte abaxial para formar una región pelúcida, c. 3 mm de ancho; semillas 7.5-8 x c. 5 x 2.2-3 mm, reniformes, pardo-rojizo claro, el hilo lateral, c. 1 mm de diámetro, orbicular, blanco, engrosado. Plántulas de germinación epigea, con los primeros eófilos 1-foliolados, alternos.

Distribución, hábitat y fenología. Se conoce sólo de unos cuantos árboles en la localidad tipo en los alrededores de Apatzingán (Fig. 68) donde crece en las orillas de un pequeño río, aunque es muy probable que existan otras poblaciones en ambientes similares tanto

cerca de la localidad tipo como en otros lugares de la cuenca del Balsas que tienen una vegetación similar. Suelo granítico y rocoso. Floración de finales de diciembre a enero y fructificación de junio a agosto.

Material examinado. MÉXICO. MICHOACÁN: Mpio. Apatzingán, Hacienda Vieja La Huerta, ca 500 m al E del poblado de La Huerta, ca 7.5 km al NE de Apatzingán, 18 junio 1998, **J. Linares 4364** (K, MEXU), Idem, 9 noviembre 1998, **J. Linares et al. 4486** (EAP K, MEXU). Idem, 17 diciembre 1998, **J. Linares** y **P. Tenorio s. n.** (MEXU).

Discusión. Esta especie se distingue por sus frutos amarillo-pajizos, conspicuamente nervados y de consistencia cartácea a subcoriácea, con el ala abruptamente truncada. Además, sus folíolos son café pubescentes por el envés y esparcidamente crespillo pubescente por el haz, a diferencia de *Ateleia standleyana* que presenta folíolos glabros por el haz. El material examinado hasta ahora tiene un número bastante constante de folíolos (9-13), de color verde oscuro, oblongo u oblongo elípticos, mientras *A. standleyana* presenta folíolos variadamente ovados o raras veces elípticos. El fruto de *A. truncata* es glabro en el pedicelo y con la región soldada claramente visible, mientras que en *A. standleyana* el pedicelo es pubescente y la región soldada es inconspicua. Esta especie, junto con *A. standleyana*, *A. insularis*, *A. pterocarpa* y *A. truncata* fueron llamadas por McVaugh (1987) “el complejo *pterocarpa – standleyana*” debido a las similitudes morfológicas observadas por él; estas similitudes eran más notables si se tenía en cuenta el escaso material examinado por ese autor. En la clave general, dichas especies se separan con relativa facilidad. Adicionalmente, en el trabajo de Ireland (2001), aparecen en clados diferentes, lo que refuerza la separación basada en la morfología.

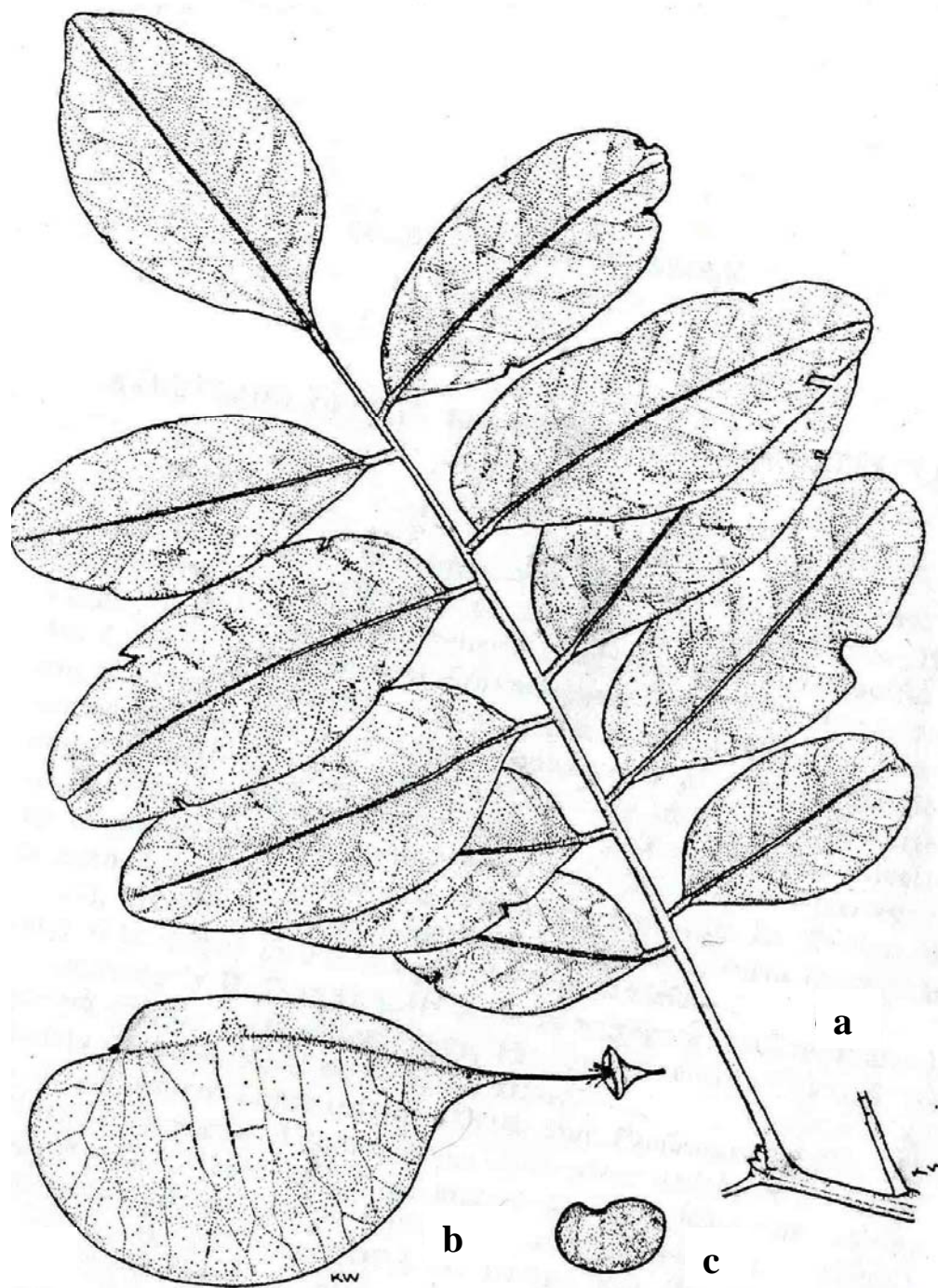


Fig. 67. *Ateleia truncata* Mohlenbr. a. Hoja; b. Fruto; c. semilla. Tomado de Mohlenbrock, 1962.

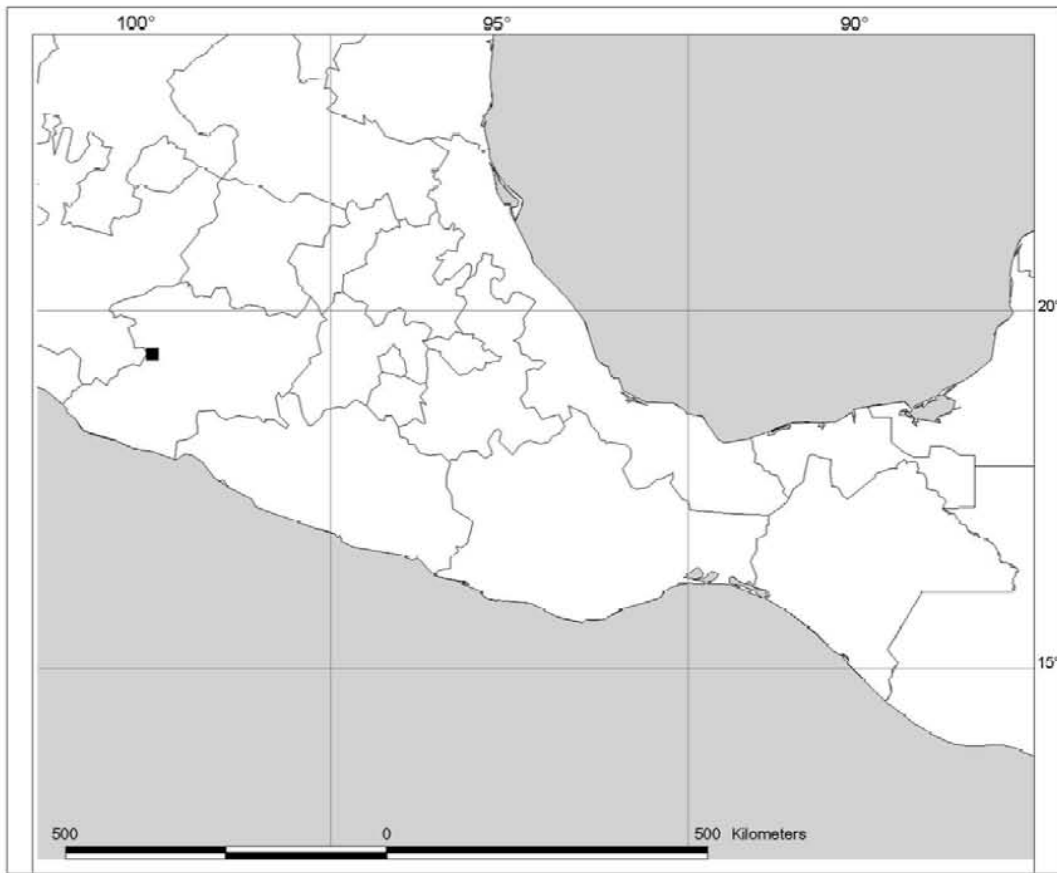


Fig. 68. Mapa de distribución de *Ateleia truncata* Mohlenbr.

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Se analizaron los caracteres morfológicos de las 18 especies de *Ateleia* existentes en el área de estudio; también se observaron aquellas especies de regiones adyacentes (Sudamérica y el Caribe) para ver la exclusividad de algunos caracteres. Se exploraron por primera vez caracteres vegetativos que habían sido omitidos, especialmente aquellos que tienen que ver con el tipo de indumento, el tipo de yemas y las plántulas. Estos caracteres pueden ser diagnósticos y son de innegable importancia taxonómica.

Se reconoce el valor taxonómico de caracteres vegetativos como el tipo de yemas y la forma de crecimiento de las ramas, para distinguir subgéneros y secciones.

Se encontró que el número cromosómico de $2n = 40$ reportado con anterioridad por Atchinson (1951) es dudoso y que el número observado para todas las especies examinadas hasta ahora es de $2n = 28$ y el número haploide de $n = 14$, lo cual sugiere que el número cromosómico básico es $x = 14$.

A pesar de que las siguientes especies fueron propuestas como sinónimos por Ireland (2001): *A. martinezii* (bajo a *A. tomentosa* subsp. *sousae*), *A. sousae* (bajo *A. tomentosa* subsp. *sousae*) *A. tenorioi* (bajo *A. albolutescens*) y *A. standleyana* (bajo *A. guaraya*), aquí se reconocen como especies válidas y se discuten sus diferencias con las especies bajo las cuales se propuso la sinonimia.

Se confirma la dioecia en todas las especies del género conocidas hasta ahora. Hasta antes de este estudio, la dioecia sólo se había reportado para *A. herbert-smithii* en Costa Rica (1989) e inferida para las demás especies por Ireland (2001). Esta característica es rara en las leguminosas y hasta ahora no se había documentado la existencia de ningún género exclusivamente dioico. Las pocas especies dioicas se concentran en la subfamilia Caesalpinoideae, y quizás, unas cuantas en *Swartzia*, de manera que *Ateleia* sería el único género de las Papilionoideae completamente dioico. La dioecia es la regla general en todas las especies estudiadas y sólo excepcionalmente se presenta hermafroditismo en las flores de individuos juveniles. Hasta ahora, esta

condición sólo se ha comprobado en un individuo juvenil de *A. herbert-smithii* (Janzen, 1989, Ireland 2001) y dudosamente en un individuo de *A. sousae* (Linares, 2001)

La anemofilia del género también es una característica rara en Leguminosas (Janzen, 1989) y debido a las características morfológicas de las flores e inflorescencias parece ser cierta en, al menos, las especies del subgénero *Ateleia*. Entre las principales características comunes a especies de polinización por el viento tenemos la de poseer estambres exertos, envoltura floral (perianto) reducidas o ausente y plantas propias de bosques deciduos. Janzen (1989), en su extenso trabajo acerca de la historia natural de *Ateleia herbert-smithii*, hizo varios descubrimientos, que se han visto confirmados y hecho extensivos a otras especies del género, que pudieron ser observadas en el campo durante varias estaciones, principalmente *A. tomentosa*, *A. hexandra*, *A. martinezii* y *A. pterocarpa*. De cualquier manera, la anemofilia es una característica que debería ser estudiada cuidadosamente en el campo, en las especies del subgénero *Ruddia*. Es algo más complejo y difícil de aceptar que especies con flores relativamente grandes, en plantas de bajo porte creciendo al abrigo de los vientos, también sean de polinización anemófila. Por otra parte, aunque la mayor parte de la polinización sea por el viento, existe la posibilidad que la polinización entomófila tenga algún impacto en la formación de frutos en algunas especies. El autor pudo observar muchas abejas nativas (*Trigona* spp.) visitando las inflorescencias masculinas de *A. martinezii* y *A. tomentosa*. Debido a ciertos elementos contradictorios, como la existencia de individuos con flores hermafroditas, aunque sea sólo excepcionalmente, y los caracteres morfológicos de las especies del subgénero *Ruddia*, así como la conspicua visita de abejas a las flores y el reducido número de flores por inflorescencias, cuando menos en *A. martinezii*, la anemofilia postulada por Janzen (1989) para *A. herbert-smithii*, debería ser extendida con cautela a las otras especies y la reproducción de este grupo de plantas debería ser estudiada más extensamente en el campo.

Se exploraron caracteres del polen usando microscopía óptica y MEB. La morfología del polen es similar a la de otros géneros del clado *Swartziae*, sensu Ireland (2001). El polen es típico del grupo y similar al de otros géneros. El polen es una importante fuente de información de valor taxonómico pero debe explorarse la estructura de la exina a nivel de MEB. En general, se han detectado importantes diferencias interespecíficas en el tamaño de los granos y en la ornamentación de la exina

entre el polen del subgénero *Ruddia* y el del subgénero *Ateleia*. Además, se registra la existencia, por primera vez, de estructuras similares a labios, llamadas en este trabajo “labios mesocolpales” para el género. Estas bolsas (“pouches” en la literatura en inglés) ya se habían registrado en otras especies de Swartzieae, pero nunca en *Ateleia*.

En el presente trabajo, y para la zona de estudio, se reconocen las especies anteriormente publicadas por Mohlenbrock (1962), más las adicionadas por Rudd (1968, 1972) y se reconocen las ocho especies descritas por Linares (2001). Se reconocen a *A. cubensis* y *A. gummifera* como especies distintas, aunque esta última no se encuentra en el área de estudio.

Para todo el género, se reconocen 27 especies y dos variedades, así como una especie no descrita de Bolivia, elevando el total de taxones específicos y varietales a 29 (Cuadro 1).

Se establece como el área más diversa del género, la región comprendida desde la frontera de México con Guatemala, la depresión Central de Chiapas, hasta el centro de Oaxaca para el subgénero *Ateleia*, y la región adyacente al Eje Neovolcánico Transversal como única región donde crecen las especies del subgénero *Ruddia*.

Se propone por primera vez una clasificación infragenérica que consiste de dos subgéneros: *Ruddia*, con una sola sección (la sección *Ruddia*) y *Ateleia* con tres secciones.

Se propone el subgénero *Ruddia* como un nuevo subgénero dentro de *Ateleia*; este agrupamiento aparece con un valor bootstrap de más del 90 % en el análisis combinado (molecular y morfológico) llevado a cabo por Ireland (2001).

Ireland (2001) menciona ocho sinapomorfías morfológicas que definen a *Ateleia*: dioecia; ausencia de estípulas; 6-12 estambres en lugar de múltiples estambres; anteras ovales; estigma peltado en las flores pistiladas; estilo sésil o subsésil; fruto indehiscente y los restos del estilo y estigma insertos en el fruto. Hay algunas diferencias en el presente trabajo con respecto a Ireland (2001), al menos en cuanto a la forma de las anteras, definida aquí como mayormente oblonga y en cuanto a la inserción

del estigma en la silueta del fruto, lo cual es cierto en todas las especies del subgénero *Ateleia*, pero no es así en el subgénero *Ruddia*; en este último, el estigma es ligeramente sobresaliente del cuerpo del fruto. Además, el estigma es subsésil en el subgénero *Ruddia* y sésil en el subgénero *Ateleia*.

Los elementos basales de la filogenia en el trabajo de Ireland (2001), incluyendo *Cyathostegia* y *Trischidium*, están distribuidos en Sudamérica, mientras que *Ateleia*, el cual es derivado, tiene una distribución mayoritariamente norteamericana. Esto apoya la hipótesis de que la dispersión hacia Norteamérica fue vía Sudamérica. Dentro de *Ateleia*, sin embargo, este patrón es menos claro, según Ireland (2001), debido a que especies que habitan en Sudamérica, tales como *A. guaraya* y *A. glazioveana* son derivadas y están en clados esencialmente centroamericanos. Dentro de *Ateleia* el grupo que se ha propuesto como basal, es decir el subgénero *Ruddia* (Ireland, 2001), aparece en las montañas del centro de México, especialmente en el Eje Neovolcánico Transversal, lo cual podría representar una contradicción a la hipótesis postulada por Ireland (2001) acerca del origen sudamericano del grupo.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, L.E. 1954. Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryophytes. *Bryologist* 57: 242-244.
- Atchinson, E. 1951. Studies in the Leguminosae. VI. Chromosome numbers among tropical woody species. *American Journal of Botany* 38 (7): 538-546.
- Austin, G.N., P.D. Baird, L.E. Fellows, G.W.J. Fleet, R.J. Nash, J.M. Peach, R.J. Pryce y C.H. Stirton. 1987. Isolation from *Ateleia herbert-smithii* Pittier (Sophoreae: Leguminosae) and X-ray structure of CIS-1-amino-3-ydroxymethylcyclobutane-1-carboxylic acid, and achiral non protein amino acid. *Tetrahedron* 43(8): 1857-1861.
- Balick, M. J., M. H. Nee y D. E. Atha. 2000. Checklist of the vascular plants of Belize. *Memoirs of the New York Botanical* 85: i-ix, 1-246.
- Barreto, A. 1996. *De Ateleiis cubensibus notulae (in floram novam studia intendentia)*. *Fontqueria* 44: 245-252.
- Bartling, F.G. 1830. *Ordines Naturales Plantarum*. Göttingen: Sumtibus Dieterichianis.
- Bell, E.A., M.Y. Qureshi, R.J. Pryce, D.H. Janzen, P. Lemke y J. Clardy. 1980. 2-4-Methanoproline (2-Carboxy-2, 4-meyhanopyrrholidine) and 2,4- Methano glutamic Acid (1-Amino-1,3-dicarboxyclobutane) in seeds of *Ateleia herbert-smithii* Pittier (Leguminosae). *Journal of the American Chemical Society* 102 (4):1409-1412.
- Bell, E. A. 1981. Non-protein amino acids in the Leguminosae. *In* R. M. Polhill y P. H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics*, part 2: 489-499. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Bentham, G. 1837. *Commentationes de Leguminosarum Generibus*. Sollinger, Vienna.
- Bentham, G. 1860. Synopsis of Dalbergieae, a Tribe of Leguminosae. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Bot.* 4 (Suppl.): 1-134.
- Bentham, G. 1865. Swartziae. *In* *Genera Plantarum* vol.1. G. Bentham y J. D. Hooker (eds.). Lovell Reeve, London. p. 457.
- Boughton, V.H., 1981. Extrafloral nectaries of some Australian phyllodineous *Acacias*. *Australian Journal of Botany* 29: 653-664.
- Borhidi, A., 1991. Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. Budapest Akademiai Kiado Hungary.
- Coates, A.G. y J.A. Obando. 1996. The geological evolution of the Central American isthmus. *In* A.F. Budd y A.G. Coates (eds.). *Evolution and environment in Tropical America*, J.B.C. Jackson. University of Chicago Press, Chicago. p. 21-56.

- Coger, A. D. y L. M. Fairchild 1953. A quick-freeze method for making smear slides permanent. *Stain Technology* 28:281-283.
- Corner, E.J.H. 1951. The leguminous seed. *Phytomorphology* 1: 117-150.
- Correll, D.S. y H.B. Correll. 1982. *Flora of the Bahama Archipelago*. Cramer. Vaduz, 1692 pp.
- Cowan, R.S. 1968. *Swartzia* (Leguminosae, Caesalpionoideae, Swartziae). *Flora Neotropica Monograph* 1: 1-288.
- Cowan, R.S. 1981. *Swartziae*. In R. M. Polhill y P. H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics, Part 1*: 209-211. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Crowder, C. 2001. *Ateleia*. In Stevens, W.D., C. Ulloa U., A. Pool y O.M. Montiel (eds.). *Flora de Nicaragua. Monographs Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85 (2): 960.
- Davidse, G. 1983. Biogeographical relationships between temperate and eastern North America: the Twenty-ninth Annual Systematics Symposium. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70: 421-422.
- De Candolle, A.P. 1825. Leguminosae. In *Prodromus* vol. 2. Treuttel and Würtz, Paris,
- Dietrich, D. 1847. *Ateleia*. *Synopsis Plantarum* 4. Bernard Friedrich Voigt, Weimar. p. 1219
- Dillon, M.O. 1980[1981]. *Ateleia*. In J.D. Dwyer (ed.). *Flora of Panama, part 5, fascicle 5, Annals of the Missouri Botanical Garden* 67 (3): 551.
- Doyle, J.J.; J.L. Doyle; J.A. Ballenger; E.E. Dickson; T. Kajita y H. Ohashi, 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: Taxonomic correlations and insights into evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84: 541-554.
- Duke, J.A. y R.M. Polhill. 1981. Seedlings of the Leguminosae. In R. M. Polhill y P. H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics, part 1*: 941-950. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Endlicher, S.L. 1840. *Swartziae*. In *Genera Plantarum*. Fr. Beck, Wien. p. 1321-1323.
- Erdtman, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almquist & Wiksell, Stockholm. 539 p.
- Ferguson, I.K. y J.J. Skvarla. 1988. Pollen morphology of the tribe Swartzieae (subfamily Papilionoideae: Leguminosae) 1. Introduction and all genera excluding *Aldina* and *Swartzia*. *American Journal of Botany* 75(12): 1884-1897.

- Ferguson, I.K. y J.J. Skvarla. 1991. Pollen morphology of the tribe Swartziae (subfamily Papilionoideae: Leguminosae) 2. The genera *Aldina* Endlicher and *Swartzia* Schreber and systematic conclusions. *Review of Paleobotany and Palynology* 67: 153-177.
- Ferguson, I.K. y B.D. Schrire. 1994. A cladistic analysis of the pollen morphology of the tribe Swartziae (Leguminosae). *Acta Botanica Gallica* 141 (2): 207-215.
- García, A., 1988. Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal. Universidad Autónoma de Chapingo, México, 196 p.
- Gava A.; C.S.L. Barros; C. Pilati; S.S. Barros y Mori A.M. 2001. Intoxicação por *Ateleia glazioviana* (Leg. Papilionoideae) em bovinos. *Pesquisa Veterinária Brasileira* 21:49-59.
- Gentry, A. H. 1979. Distribution patterns of Neotropical Bignoniaceae: some biogeographic implications. *In* K. Larsen y L.B. Holm-Nielson (eds.). *Tropical Botany*, Academic Press. New York. p. 339-354.
- Grant, F. 1987. Genome differentiation in higher plants, *In* K. M. Urbanska (ed). *Differentiation patterns in higher plants*, Academic Press, London. p. 9-32.
- Gray, A. 1846. Analogy between the flora of Japan and the United States. *American Journal of Science* 2:135-136.
- Grether, R. y S. L. Camargo-Ricalde. 1993. *Mimosa bahamensis* (Leguminosae) en la Península de Yucatán, México. *Boletín de Sociedad Botánica de México* 53: 55-72.
- Herendeen, P.S., 1995. The fossil history of the Leguminosae from Eocene of southeastern North America. *In* P.S. Herendeen y D.L. Dilcher (eds.). *Advances in Legume Systematics, Part 4*: 85-160. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hernández, A. I., C. H. Nelson y M. Marín. 2003[2005]. Una nueva especie de *Amblystira* (Heteroptera: Tingidae) de Honduras y su historia natural. *Ceiba* 44(2): 279-284.
- Hughes, P. y J. Clardy. 1988. Total synthesis of cyclobutane amino acids from *Ateleia herbert-smithii*. *Journal of the American Chemical Society* 53: 4793-4796.
- Hutchinson, J. 1964. The genera of flowering plants (Angiospermae): dicotyledones. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Ireland, H.E.; T. Pennington y J. Preston. 2000. Molecular Systematics of the Swartziae. *In* Herendeen P.S. y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics, Part. 7, Phylogeny*: 217-231. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Ireland, H.E. 2001. The taxonomy and systematics of *Atelia* and *Cyathostegia* (Leguminosae – Swartzieae). Tesis de Doctor of Philosophy. The University of Reading. 279 p.

- . 2005. Tribe Swartzieae. *In* Legumes of the world, G. Lewis, B. Schrire, B. MacKinder y M. Lock (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. p. 214-225.
- Janzen, D.H. 1974. Swollen thorn acacias of Central America. *Smithsonian Contributions to Botany* 13: 1-131.
- Janzen, D.H. 1976. Why tropical trees have rotten cores. *Biotropica* 8:110.
- Janzen, D.H., 1989. The natural history of a wind pollinated Central American dry forest legume tree (*Ateleia herbert-smithii* Pittier). *In* C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). *Advances in Legume Biology, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29:293-376.
- Janzen, D.H., 1991. How to save tropical biodiversity. *American Entomology* 37:159-171.
- Keller, R. 1996. Identificación de la tribus de leguminosas leñosas en América tropical mediante el uso de caracteres vegetativos: propuesta de una clave de campo. *Acta Botánica Venezolana* 19:1-24.
- Kenton, A.Y.; P.J. Rudall y A.R. Johnson. 1986. Genome size variation in *Sisyrinchium* L. (Iridaceae) and its relationship to phenotype and habitat. *Botanical Gazette (Crawfordsville)* 147: 342-354.
- Lavin, M. y M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the Boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80(1):1-14.
- Linares, J.L. Nuevas especies del género *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae) de México y Centroamérica. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* 72(1): 85-114.
- Linares, J.L. y M. Sousa. 2007. Un nuevo subgénero de *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 1-9
- Liogier, H.A. 1981. *Flora de Española*. Univ. Central de Este, San Pedro de Macorís, Rep. Dominicana.
- León, H. y H. Alain. 1951. Dicotiledóneas: Casuarináceas a Meliáceas. *Flora de Cuba* 2: 1-456.
- Mckey, D. 1989. Interactions between ants and leguminous plants. *In* C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). *Advances in Legume Biology, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29:673-718.
- Mercado, P. y R. Lira. 1994. Contribución al conocimiento de los números cromosómicos de los géneros *Sechium* P. Br. y *Sicana* Naudin (Cucurbitaceae). *Acta Botanica Mexicana* 27: 7-13.

- Mohlenbrock, R. H. 1962. A revision of the leguminous genus *Ateleia*. *Webbia* 17(1): 153-186.
- Nieto Feliner, G. 1995. A neglected *Daphne* [sect. *Daphnanthes* subsect. *Gnidium*] from northern África: *D. mauritanica*, sp. nov. (Thymelaeaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 53(2): 191-197.
- O'Dow, D.J. 1980. Pearl bodies of a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*: ecological implications. *American Journal of Botany* 67(4): 543-549.
- Parks C.R. y J.F. Wendell. 1990. Molecular divergence between Asian and North American species of *Liriodendron* (Magnoliaceae) with implications for interpretation of fossil floras. *American Journal of Botany* 77:1243-1256.
- Pendry, C.A. 2004. Monograph of *Ruprechtia* (Polygonaceae) *Systematic Botany Monographs* 67: 1-113.
- Pennington, R.T., B.B. Klitgaard, H.R. Ireland y M. Lavin. 2000. New insights into floral evolution of basal papilionoids from molecular phylogenies. *In* Herendeen P.S. y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics, Part 7, Phylogeny*: 233-248. Royal Botanic Gardens, Kew
- Pennington, R.T., D.A. Prado y C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27(2): 261-273.
- Pennington, R.T., M. Lavin, H.R. Ireland, B.B. Klitgaard, J. Preston y J. Hu. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of chloroplast *trnL* intron. *Systematic Botany* 26: 537-556.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Ireland, H., Klitgaard, B., Preston, J. y Hu, J.M. 2001b. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron. *Systematic Botany* 26 (3): 537-556.
- Pennington, R.T., 2003. Monograph of *Andira* (Leguminosae-Papilionoideae) *Systematic Botany Monographs* 64: 1-143.
- Polhill, R.M., 1981. Papilionoideae. *In* R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics, Part 1*: 191-425. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Polhill, R.M. 1994. Classification of the Leguminosae. *In* *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae*, vol. 1. Plants and their constituents, F. A. Bisby, J. Buckingham, B. R. Adams y J.B. Horbourn (eds.). Chapman and Hall, London. p. xxxv –xlvi.
- Prado, D.E. y P.E. Gibbs. 1983. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Radford, A; W. Dickinson; J. Massey y C. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row. New York, pp: 83-166.

- Raven, P.H. y D.I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539-657.
- Raven, P.H. y R.M. Polhill, 1981. Biogeography of the Leguminosae. *In* R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematic Botanic*, Part. 1: 27-34. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Richard, A. 1857. Botánica. *In* R. de la Sagra (ed.). *Historia física, política y natural de la Isla de Cuba*, Paris, vol. 10.
- Rickson, F.R. 1979. Development aspects of the shoot apex, leaf and beltian bodies of *Acacia cornigera*. *American Journal of Botany* 56: 195-200.
- Rudd, V.E. 1968. A résumé of *Ateleia* and *Cyathostegia* (Leguminosae) *Contr. U.S. Natl. Herb.* 32 (6): 385-410.
- Rudd, V.E. 1972. Two species of *Ateleia* (Leguminosae) new to North America. *Phytologia* 24(2): 120.
- Sessé, M. y J.M. Moçiño. 1894. *Flora mexicana*. Editio secunda. Secretaría de Fomento. México D.F.
- Smith, D. 1981. Cotyledons of the Leguminosae. *In* R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematic*, Part 2: 927-940. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Smith, P.P. y D.A. Shah-Smith. 1999. An investigation into relationship between physical damage and fungal infection in *Cochlospermum mopane*. *African Journal of Ecology* 37: 27-37.
- Standley, P.C. 1923. Trees and shrubs of Mexico (Oxalidaceae-Turneraceae). *Contributions from the United States National Herbarium* 23(3): 517-848.
- Standley, P.C. y J.A. Steyermark. 1946. *Ateleia*. *Flora of Guatemala*. *Fieldiana, Botany*. 24(5):168.
- Stewart, J.L., A.J. Dunsdon, J.J. Hellin y C.E. Hughes. 1992. Wood biomass estimation of Central American dry zones species. *Tropical Forestry papers* 26. Oxford Forestry Institute Department of Plant Sciences. University of Oxford. Oxford, 83 p.
- Tapia-Pastrana, F.; P. Mercado-Ruaro y A. Monroy. 1999. Cambios en la longitud cromosómica total en tres poblaciones de *Prosopis laevigata* (Fabaceae). Implicaciones genecológicas y evolutivas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ser. Bot.* 70 (1):13-28.
- Tapia-Pastrana y Mercado-Ruaro, P. 2001. A combination of the “squash” and “splash” techniques to obtain the karyotype and assess meiotic behavior of *Prosopis laevigata* L. (Fabaceae: Mimosoideae). *Cytologia* 66: 11-17.

- Taubert, P. 1891. Leguminosae. *In* A. Engler y K. Prantl (eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien 3(3). Wilhelm, Engelmann, Leipzig. p. 70-384.
- Troll, W. 1964-1969. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers I (1964): II/1 (1969). Jena.
- Tucker, S.C. 1989. Evolutionary implications of floral ontogeny in legumes. *In* C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). Advances in Legume Biology, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 29:59-75.
- Tucker, S.C. 1990. Loss of floral organ in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae) American Journal of Botany 77(6): 750-761.
- Urban, I. 1923. Leguminosae. *In* Plantae cubenses novae vel rariores a E.L. Ekman lectae Florae Indiae Occidentales. Symbolae Antillanum 9: 446. Reprint. A. Asher et Co. Amsterdam. 1964.
- Veitch, N.C., L.L. Tibbles, G.C. Kite y H.E. Ireland. 2005. Flavonol tetraglycosides from *Ateleia chicoasensis* (Leguminosae). Biochemical Systematics and Ecology 33: 1274-1279.
- Viviani, T., L. Conte, C. Giovanni y M. Esperanza. 1991. Sero-systematic and taximetric studies on the *Phaseoleae* (Fabaceae) and related tribes. Botanical Journal of the Linnean Society 105: 113-136.
- Weberling, F. y U. Herkommer. 1989. Untersuchungen zur Infloreszenzmorphologie der Thymelaeaceen. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 68:1-124.
- Weberling, F. 1989a. Morphology of Flowers and Inflorescences. Trans. by J. Pankhurst. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 389 p.
- Weberling, F. 1989b. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the eguminosae. *In* C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). *In* C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.). Advances in Legume Biology, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 29:35-58.
- Whitehead, D.R. 1985. Systematics of *Apion* (*Trichapion*), a new species from Costa Rica (Coleoptera: Curculionioidea: Apionidae). Coleopterist's Bulletin 9:111-118.