



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

---

**PROGRAMA INSTITUCIONAL  
DE MAESTRÍA EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE BIOLOGIA**

Análisis morfométrico de poblaciones  
de *Cestrum guatemalense* Francey  
(Solanaceae)

**T E S I S**

PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Ana Patricia del Castillo Batista**

Director de Tesis: Dr. Javier Ponce Saavedra

Co-Director de Tesis: Dr. Juan Carlos Montero Castro

Morelia, Michoacán, Agosto de 2009



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
*Programa de Maestría Institucional en Ciencias Biológicas*

DR. DANIEL VAL ARREOLA  
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE  
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
P R E S E N T E

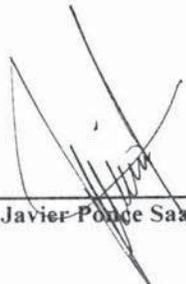
Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "Análisis morfológico de poblaciones de *Cestrum guatemalense* Francey (Solanaceae)" presentado por la ING. Ana Patricia Del Castillo Batista, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Maestra en Ciencias.

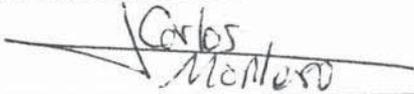
Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

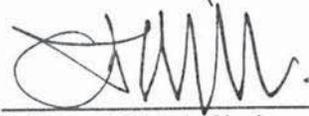
ATENTAMENTE

Morelia, Michoacán, 22 de junio de 2009

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Javier Ponce Saavedra

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Juan Carlos Montero Castro

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Omar Chassin Noria

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Gabriela Domínguez Vázquez

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Sergio Zamudio Ruiz

“Si fueses poeta, verías claramente a una nube flotando sobre esta hoja de papel. Sin la nube, no habría lluvia; sin la lluvia, los árboles no pueden crecer y sin árboles no podemos hacer papel. Si miramos con mayor profundidad, podemos ver la energía del sol, al leñador que cortó el árbol, el trigo que se convirtió en su pan y al padre y la madre del leñador. Sin todas estas cosas, esta hoja de papel no podría existir. En realidad, no podemos encontrar algo que no está aquí tiempo, espacio, la tierra, la lluvia, los minerales en el suelo, el sol, la nube, el río, el calor, la mente. Todas las cosas co-existen con esta hoja de papel. Así podemos decir que la nube y el papel inter-existen.

“No podemos ser por nosotros mismos; inter-existimos con todas las cosas”

Comentario de Tich Nhat Hanh (pensador de Viet Nam)

A Carlos y Nazul que con su amor  
me impulsan a seguir adelante

A mis Padres  
Lidia Batista y Juan del Castillo  
por todo su apoyo incondicional

A mis hermanos Juan José y Rosario

**Mi más sincero agradecimiento al Programa Institucional de Maestría en Ciencias  
Biológicas UMSNH**

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (216639)

COMITÉ TUTORAL

Dr. Omar Chassin Noria

Dra. Gabriela Domínguez Vázquez

Dr. Sergio Zamudio Ruiz

## **Agradecimientos**

La realización de éste trabajo fue posible gracias a las siguientes personas e instituciones que directa o indirectamente colaboraron para culminar éste periodo de preparación académica, por ello quiero brindar mi más sincero agradecimiento. Hay personas que merecen las gracias porque sin su valiosa aportación no hubiera sido posible este trabajo y también hay quienes las merecen por haber plasmado su huella en mi camino.

Quiero agradecer a la Facultad de Biología a través del Programa Institucional de la Maestría en Ciencias Biológicas de la UMSNH que me otorgó un espacio de formación y reflexión para realizar mis estudios de Postgrado.

Un agradecimiento especial al Dr. Javier Ponce Saavedra por su invaluable apoyo y por su compromiso como tutor de esta tesis, además por la beca otorgada para concluir la tesis. Su amplia experiencia en el manejo de análisis estadísticos multivariados ayudó a mejorar sustantivamente el trabajo, gracias por permitirme concluir con un ciclo más durante este proceso académico.

Un reconocimiento especial al Dr. Juan Carlos Montero Castro que fungió como Co-director y guía principal de este trabajo, gracias por su comprensión y confianza en mí, por su gran calidad humana, por su valioso tiempo, cuyos consejos y críticas constructivas ayudaron para que este trabajo madurara hasta convertirse en el proyecto taxonómico que sustento. Agradezco su instrucción y sus conocimientos en sistemática filogenética y taxonómica, que me permitieron analizar los procesos para delimitar especies desde diferentes perspectivas metodológicas tanto filogenéticas como taxonómicas. Sinceramente mil gracias!

Le brindo mi más sincero agradecimiento por su apoyo moral y sus valiosos comentarios al Dr. Omar Chassin Noria por el tiempo dedicado en el desarrollo de éste trabajo que con su experiencia consistente en filogenia de taxones me orientó en ésta minuciosa tarea. Con especial admiración agradezco su generoso apoyo y gentileza al Dr. Sergio Zamudio Ruiz su participación fue de suma importancia con su visión crítica y recomendaciones en mi formación como taxónoma, así como en el tiempo que dedicó a la mejora de éste trabajo.

Asimismo, a la Dra. Gabriela Domínguez Vázquez por su valioso tiempo para revisar el manuscrito.

A cada uno de los curadores y técnicos de los diferentes herbarios nacionales y extranjeros por las facilidades otorgadas en el préstamo de ejemplares **F, IEB, MEXU, MO y TEX.**

Deseo expresar mi más sincera gratitud y aprecio a la Familia Pacheco Mendoza por recibirme en su hogar durante mi estancia en el Distrito Federal y brindarme todas las facilidades para realizar el trabajo requerido en el herbario de la UNAM.

A mis compañeros de la 1ra. Generación del Programa de Maestría en Ciencias Biológicas, en especial a Nuria y Teresita gracias por su apoyo durante las clases que compartimos juntas.

A las amigas y amigos que he encontrado durante éste ciclo: Karla Tapia, Teresita Ávila, Silvia Zumaya, Daniel, Mónica, Rodolfo, Mago, Familia Pulido y Nubia gracias por su amistad y palabras de aliento en los momentos difíciles.

A Liliana Patricia Cerritos por toda su ayuda y disposición durante los trámites del Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas.

A las personas con las que compartí el espacio de trabajo, estudiantes y maestros de la Licenciatura en Biología, en especial a la Dra. Ivonne Herrerías gracias por tus consejos y a Doña Luz que siempre nos tenía listo el café.

Al Dr. Ramón Cuevas Guzmán y M. E. Nora Minerva Núñez López por permitirme amablemente colaborar en la colecta de *Cestrum* dentro del proyecto Flora arbórea de la Estación Científica Las Joyas, esta colecta de material botánico fue de utilidad para el presente trabajo de tesis. De igual forma quiero agradecer por las facilidades brindadas al personal de la Estación Científica Las Joyas y el apoyo del Jefe de la Estación Biol. Rubén Ramírez Villeda. Un especial agradecimiento al Ing. Humberto Bustos Santana, Ing. Ruth Partida Lara, Ing. Francisco Javier Santana y al M. en C. Enrique Valente Sánchez por apoyarme en colectas

anteriores a éste proyecto y por su colaboración en el proceso de aprendizaje. Al M. en C. Arturo Solís Magallanes quien fuera mi primer instructor en el conocimiento de plantas, muchas gracias por permitirme colaborar en sus proyectos y colectas, así como por sus enseñanzas en la sutil grandeza de las plantas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por apoyarme económicamente durante mi estancia en el Postgrado a través de una beca con No. de Registro 216639. Agradezco a mi país porque espera lo mejor de mí

Quiero expresar mi más sincera gratitud a la Familia Pacheco Contreras por todo el apoyo que nos han dado durante esta etapa de la vida, en verdad aprecio mucho sus atenciones.

Le agradezco y dedico ésta tesis a mis padres, que para mí han sido como una luz en el camino de la vida y un ejemplo a seguir, gracias por sus valores, su grandeza de espíritu, sus consejos, su apoyo incondicional siempre que quiero superarme para ser una mejor persona. Soy muy afortunada por contar siempre con su amor y comprensión. En todo momento los llevo conmigo.

A mis hermanos, con quienes he compartido una bella familia.

Así mismo, a todos y cada uno de los miembros de mi familia quienes han seguido de cerca la travesía de mi vida.

Por último y no por ello menos importante a Carlos Pacheco y Nazul Yusif Pacheco del Castillo que son mi consuelo en la tristeza, la serenidad en el tumulto, el reposo en la fatiga y la esperanza en la desolación. Muchas gracias mi pequeña familia, ustedes ocupan el centro de mi corazón.

Agradezco a Dios por permitirme llegar hasta este momento y por llenar mi vida de dicha y bendiciones.

*Todas las cosas suceden por una razón, todo tiene un propósito,  
un orden, para llegar a este preciso momento.*

## CONTENIDO

<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>Abstract</b>	<b>2</b>
<b>Presentación</b>	<b>3</b>
<b>Objetivos</b>	<b>6</b>
<b>Hipótesis de trabajo</b>	<b>6</b>
<b>Literatura Citada</b>	<b>7</b>
<b>CAPITULO I la especie dentro de la clasificación taxonómica</b>	<b>9</b>
<b>Introducción</b>	<b>9</b>
<b>Síntesis histórica</b>	<b>10</b>
<b>El diagnóstico de especies</b>	<b>14</b>
<b>Conclusión</b>	<b>15</b>
<b>Literatura Citada</b>	<b>16</b>
<b>Cuadros</b>	<b>19</b>
<b>CAPITULO II Análisis morfométrico del complejo <i>Cestrum guatemalense</i> Francey (Solanaceae) de Centroamérica</b>	<b>21</b>
<b>Resumen</b>	<b>21</b>
<b>Abstract</b>	<b>22</b>
<b>Introducción</b>	<b>23</b>
<b>Materiales Y Métodos</b>	<b>25</b>
<b>Resultados</b>	<b>27</b>
<b>Discusión</b>	<b>29</b>
<b>Literatura Citada</b>	<b>32</b>
<b>Apéndice I</b>	<b>35</b>

<b>Cuadros y Figuras</b>	<b>38</b>
<b>Anexo I</b>	<b>47</b>
<b>Anexo II</b>	<b>49</b>
<b>CAPÍTULO III Delimitación de <i>Cestrum mexicanum</i> por el método cladístico</b>	<b>51</b>
<b>Resumen</b>	<b>51</b>
<b>Introducción</b>	<b>51</b>
<b>Materiales Y Métodos</b>	<b>52</b>
<b>Resultados</b>	<b>54</b>
<b>Discusión</b>	<b>55</b>
<b>Apéndice I</b>	<b>55</b>
<b>Literatura Citada</b>	<b>56</b>
<b>Cuadros y Figuras</b>	<b>58</b>
<b>CAPÍTULO IV Tratamiento taxonómico de <i>Cestrum mexicanum</i> (Solanaceae)</b>	<b>74</b>
<b>Introducción</b>	<b>74</b>
<b>Clave taxonómica para el complejo <i>Cestrum guatemalense</i> y especies afines.</b>	<b>75</b>
<b>Datos biogeográficos</b>	<b>83</b>
<b>Literatura Citada</b>	<b>84</b>
<b>Cuadros y Figuras</b>	<b>85</b>
<b>Conclusión General</b>	<b>92</b>
<b>Literatura Citada</b>	<b>94</b>

# **Análisis morfométrico de poblaciones de *Cestrum guatemalense* Francey (Solanaceae)**

## **RESUMEN**

El objetivo del presente estudio es la delimitación de las especies del complejo *Cestrum guatemalense* (Solanaceae), un grupo de especies que se distribuyen en México, Guatemala, Honduras y El Salvador, sobre el cual diferentes autores han propuesto su respectivo enfoque taxonómico, fusionando o no varias entidades dentro de *C. guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense*, o incluso se ha llegado a sugerir fusionar todas éstas bajo *C. guatemalense*. Sin embargo, estas medidas han adolecido de un criterio refutable. Para aproximarse a esta cuestión se decidió abordarla desde los puntos de vista conceptual y metodológico. Así para el primer capítulo se hace un recuento de las principales propuestas para definir una especie, se discuten las ventajas y desventajas de los diferentes conceptos, retomando al final una posición ecléctica al respecto. Bajo este marco conceptual se aplicaron criterios fenéticos y cladísticos para determinar estas entidades. En el segundo capítulo se realizaron diferentes medidas morfométricas, de las hojas y flores de 158 ejemplares de herbario correspondientes a las especies del complejo, los cuales fueron colectados en toda la región donde se distribuyen las mismas. Con estos datos se realizaron Análisis de Componentes Principales, Análisis Discriminante, Análisis de conglomerados, pruebas univariadas del tipo ANOVA y pruebas de comparación múltiple de Tukey. Los diferentes análisis estadísticos aplicados consistentemente discriminan dos entidades claramente diferenciables, por un lado a todos los ejemplares determinados como *C. mexicanum* y por otro a los ejemplares de *C. guatemalense* incluyendo a *C. pacayense*. En la aproximación cladística, el primer paso fue transformar en caracteres discretos las medidas cuantitativas obtenidas del análisis morfométrico, conformando una matriz de caracteres binarios y multiestado, con la cual se realizó un análisis de parsimonia. El resultado de este análisis corrobora la independencia de *C. mexicanum*. Con base en lo anterior, en el último capítulo se circunscribe este complejo a dos especies, *C. mexicanum* y *C. guatemalense*, además se incluye una clave para separarlas entre ellas, así como de otras especies similares del mismo género que se distribuyen en esa región.

## ABSTRACT

The aim of the present study is the circumscription of the species of the complex *Cestrum guatemalense* (Solanaceae), a group of species which are distributed in Mexico, Guatemala, Honduras and El Salvador, different authors have proposed respective fusing or not change entities inside *C. guatemalense*, *C. mexicanum* and *C. pacayense*, or even it has been suggested to fuse all these in *C. guatemalense*. Nevertheless these measures have suffered from a refutable criterion. To aim this issue was addressed from both conceptual and methodological. The first chapter is a summary of the main proposals to defining a species, we discuss the pros and cons of the different concepts, taking a position at the end eclectic thereon. Under this conceptual framework were applied phenetic and cladistic criteria for these entities. In second chapter different morphometric measures, the leaves and flowers of 158 herbarium specimens corresponding to species of the complex, which were collected throughout their distribution area. With these data were performed Principal Component Analysis, Discriminant Analysis, Cluster analysis, tests and univariate ANOVA tests of the type multiple comparison Tukey. The different statistical analysis consistently discriminated two entities clearly distinguishable, in the first are included identified as *C. mexicanum* and in the other individuals of *C. guatemalense* including *C. pacayense*. In the cladistic approach, the first step was to transform characters into discrete quantitative measures obtained from the morphometric analysis, forming a matrix of binary characters, which was conducted with a parsimony analysis. The result of this analysis confirms the independence of *C. mexicanum*. Based on the final chapter in this complex is restricted two species, *C. mexicanum* and *C. guatemalense*, as well as a key to separate between them and other similar species which are distributed in this region.

## PRESENTACIÓN

Ninguna pregunta ha generado más controversia en la ciencia de la clasificación de los seres vivos como la que dice ¿Qué es una especie? e indiscutiblemente es una pregunta fundamental (Cracraft, 2002). Esta es una de las cuestiones claves en biología, la cual ha permanecido como un tema en conflicto durante los últimos 250 años. La importancia de la especie en el ámbito de las ciencias biológicas radica en que es la base sobre la cual se estructura todo el sistema taxonómico (Grant, 1989), igualmente es esencial para el conocimiento y organización de la biodiversidad.

La delimitación de las especie es cada vez más importante, ya que permite formarnos una idea de las entidades existentes en la naturaleza, de modo que sean cuantificables y que permitan describir los patrones de diversidad (Cracraft, 2002). Sin embargo, en ocasiones es difícil precisar los límites de una especie, debido a que cada taxónomo aplica un criterio distinto a un mismo grupo de organismos, identificando así un número diferente de especies. Esto ocasiona un gran problema en la ciencia, ya que si no se tiene la certeza de trabajar con una o varias entidades específicas los resultados de un estudio pueden ser ambiguos.

La descripción de una especie se ha basado principalmente en similitudes morfológicas (Coyne, 1994; Sites y Marshall, 2004). Si bien, esta es una forma muy aceptable para la mayoría de los taxónomos cabe señalar que debido a diversos factores que la complican, entre ellos la hibridación, poliploidía, homoplasia (similitud no debida al parentesco), entre otras; han dado lugar a descripciones taxonómicas complejas que son difíciles de resolver usando morfología descriptiva y taxonómica clásica (Pimientel, 1979; Reymont *et al.*, 1984; James y McCulloch, 1990; Dibble *et al.*, 1998; Hess y Stoyhoff, 1998; Baker y Johnson, 2000).

Como métodos alternativos a la taxonomía tradicional surgieron nuevas metodologías como la fenética, donde se clasifica a los organismos mediante el examen de todos los caracteres, sin dar valores distintivos (Lorente, 1990), así como la cladística para la exploración de caracteres homólogos y la definición de grupos monofiléticos (Henning, 1966; De Luna, 1995). Recientemente se han dado cambios metodológicos y conceptuales en la clasificación biológica, derivados de la tecnología y los procedimientos para la obtención de datos, así como en los métodos para el análisis e interpretación de esa información (De Luna, 1995). Las nuevas tecnologías han permitido el muestreo de caracteres que anteriormente no

se podían realizar, tal es el caso de las secuencias génicas que en la actualidad son una herramienta muy importante para delimitar especies (Schols *et al.*, 2004). Aunque en los caracteres moleculares se pueden analizar miles de pares de bases y estas pueden tener información muy relevante, en general sólo una fracción de ellos son sitios polimórficos y un menor número son sinapomorfías, además no siempre es posible contar con caracteres moleculares, es por ello que no debemos dejar de lado la importancia de los caracteres morfológicos.

Los caracteres morfológicos presentan ciertas ventajas en comparación con los caracteres moleculares, en vista que todos los organismos presentan una serie de caracteres morfológicos que se pueden usar para su reconocimiento, como el color, forma y tamaño, los cuales pueden ser evaluados en el campo, de ejemplares conservados o incluso de material fósil, utilizando para ello un equipo tan sencillo como la lupa o un microscopio óptico. En comparación para los caracteres moleculares que requieren de una metodología y condiciones de trabajo más complejas (Raimúndez, 2005).

Para delimitar especies mediante morfometría se han utilizado los métodos estadísticos multivariados para diversos taxones de plantas (Baker y Johnson, 2000). En el estudio que aquí se presenta aborda la problemática para delimitar especies a través de un caso con *Cestrum guatemalense* Francey (Solanaceae). En uno de los trabajos más recientes sobre *Cestrum* (Nee, en prep.) se incluye a *C. mexicanum* dentro de *C. guatemalense*, así mismo Gentry y Standley (1974) incluye estas sinonimias: *C. guatemalense* var. *gracile* = *C. guatemalense* y *C. kellermanii* = *C. pacayense*, pero adicionalmente sugieren que se debería unir a *C. pacayense* dentro de *C. guatemalense*. Sin embargo, esta delimitación no tuvo una base cuantitativa y cabe la posibilidad que varias de estas entidades ahora fusionadas o por fusionar realmente constituyan morfos objetivamente diferenciables que pudieran estar reflejando linajes independientes. Por lo anterior, en este trabajo consideramos que constituyen un complejo de especies en vista de que varios autores discuten la veracidad de estas especies. Sin embargo, no ha sido objeto de estudios taxonómicos detallados por lo que los límites entre sus especies no se encuentran bien establecidos.

En el primer capítulo se verán generalidades acerca de la problemática para definir la especie, donde se incluyen algunos conceptos de especie que a través de la historia han planteado diversos naturalistas con el afán de entender la diversidad de organismos de nuestro

entorno. El capítulo II comprende el estudio para la delimitación de especies en el complejo *C. guatemalense*, que incluye a *C. guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense*, con base en caracteres morfométricos de estructuras vegetativas y florales de los miembros de dicho complejo, empleando el Análisis de Conglomerados, el Análisis de Componentes Principales, el Análisis Discriminante y adicionalmente se aplicó una prueba ANOVA con la finalidad de confirmar la presencia de diferencias intraespecíficas estadísticamente significativas evaluadas *a posteriori* mediante la Prueba de Comparación Múltiple de medias de Tukey. En el capítulo III se reportan los resultados del análisis filogenético con base en caracteres morfológicos del complejo *C. guatemalense* con la finalidad de examinar las relaciones entre estos taxones, para ello se utilizó a *C. terminale* como grupo externo. Finalmente en el Capítulo IV se hace una revisión taxonómica del complejo *C. guatemalense* haciendo énfasis en *C. mexicanum* como especie válida de acuerdo con la información presentada anteriormente, se incluyen las descripciones de las especies y una clave taxonómica además de dos ilustraciones para identificación.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Delimitar las especies involucradas en el complejo *Cestrum guatemalense*, para descartar la posibilidad de que representen una sola entidad taxonómica.

### **Objetivos particulares**

1. Precisar la composición específica del *C. guatemalense* Francey, usando criterios morfológicos, morfométricos y cladístico.
2. Determinar el conjunto de caracteres que son útiles para separar a los diferentes taxa que conforman el complejo.

### **Hipótesis de trabajo**

La especie *C. guatemalense* representa una sola entidad específica, de amplia distribución en la que deben incluirse *C. mexicanum* y *C. pacayense*.

## LITERATURA CITADA

- Baker, M. A. y R. A. Johnson. 2000. **Morphometric Analysis of *Escobaria sneedii* Var. *sneedii*, *E. sneedii* Var. *lei*, and *E. guadalupensis* (Cactaceae).** *Systematic Botany* 25 (4): 577-587.
- Coyne, J. A. 1994. **Ernst Mayr and the origin of species.** *Evolution* 48: 19–30.
- Cracraft, J. 2002. **The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable Use of biodiversity.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89 (2): 127-144.
- De Luna, E. 1995. **Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación Taxonómica.** *Acta Botánica Mexicana* 33: 63-79.
- Dibble, A. C.; W. A. Wright, C. S. Campbell y C. W. Green. 1998. **Quantitative morphology of the *Amelanchier agamic* complex (Rosaceae) at a Maine site.** *Systematic Botany* 23: 31-41.
- Grant, V. 1989. **Especiación vegetal.** Limusa. México, D. F. 587 pp.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic systematics.** University of Illinois Press. Urbana. 261 pp.
- Hess, W. J. y N. A. Stoyloff. 1998. **Taxonomic status of *Quercus acerifolia* (Fagaceae) and morphological comparison of four members of the *Quercus shumardii* complex.** *Systematic Botany* 23: 89-100.
- James, F. C. y C. E. McCulloch. 1990. **Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 129-166.
- Llorente, B. J. 1990. **La búsqueda del método natural.** Fondo de Cultura Económica. México, DF. 155 pp.
- Nee, M. en prep. **Nomenclatural synopsis of genus *Cestrum*.** Distribuido por el autor. New York, E. U. A. 73 pp.
- Pimientel, R. A. 1979. **Morphometrics, the multivariate analysis of biological data.** Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company.

- Raimúndez, M. B.; M. Escala y N. Xena De Enrech. 2005. **Morfoanatomía foliar como herramienta para la delimitación de especies del género *Hymenocallis* Salisb. (Amaryllidaceae) presentes en Venezuela.** *Acta Botanica Veneuelica*, 28 (2): 301-320.
- Reyment, R. A.; R. E. Blackith, y N. A. Campbell. 1984. **Multivariate morphometrics.** London: Academic Press.
- Sites, J. W. Jr. y J. C. Marshall. 2004. **Operacional Criteria for Delimiting Species.** *Annual Review Ecology. Evolution and Systematic* 35: 199-227.
- Schols, P.; C. D'hondt, K. Geuten, V. Merckx, S. Janssens y E. Smets. 2004. **MorphoCode: coding quantitative data for phylogenetic analysis.** *PhyloInformatics* 4: 1-4.

# CAPITULO I

## La especie dentro de la clasificación taxonómica

### Introducción

La especie es considerada la unidad fundamental en biología por dos razones, por un lado es un grupo natural de organismos que integra la unidad básica de evolución (Llorente y Michán, 2000) y por otro lado, es la unidad básica de la clasificación taxonómica formal (Grant, 1989), refiriéndose a una categoría de la jerarquía linneana, regida por normas de nomenclatura. A cada especie se le proporciona un nombre que sirve para identificarla dentro de una disposición jerárquica, que además refleja sus relaciones evolutivas y proporciona una base para el lenguaje del biólogo (Ghiselin, 2001). El vocablo especie ha sido históricamente importante tanto para taxónomos como para los usuarios de las clasificaciones, debido a que los taxones como especie son unidades fundamentales para el conocimiento y organización de la biodiversidad (Baum, 1998). Además la mayoría de los investigadores ven a la especie como una unidad práctica y de gran utilidad, porque es la mejor manera de distribuir la variación taxonómica que han observado (Cracraft, 2002). Sin embargo, a pesar de la importancia que representan las especies no se tiene un consenso universal en lo que se refiere a: ¿qué es una especie?

La etapa más importante en el proceso taxonómico es la elección y la aplicación de un concepto de especie (Henderson, 2005), todo esto para lograr que las monografías y las revisiones botánicas tengan una base científica. De esta manera, usando un concepto determinado de especie se puede emplear una metodología explícita, cuantitativa y repetible para delimitar las especies. Sin embargo, las definiciones de especie han cambiado a través del tiempo (Cuadro 1) como resultado del estudio de fenómenos biológicos o taxones recién descubiertos, y por el conocimiento de nuevos fundamentos teóricos (Llorente y Michán 2000). Al explorar la diversidad de conceptos se llega a la conclusión que el problema de la especie tiene un componente empírico de acuerdo con la observación de la naturaleza y de un componente conceptual, basado en el uso de conceptos científicos (Richards, 2007), por ejemplo hay más de 20 conceptos de especie y mas de 12 métodos para delimitar especies (ver

Sites y Marshall, 2004). Con cada concepto aplicado por los investigadores se generan diversos resultados. El hecho es que, a medida que aumenta el conocimiento sobre biodiversidad el problema de la especie también prevalece, dando como resultado la proliferación de nuevos conceptos. Sin embargo, muchas veces el concepto de especie que se adopta es más bien, el más adecuado a las necesidades prácticas producto de la experiencia.

### **Síntesis histórica**

Definir a la especie es un problema antiguo y controvertido (Llorente y Michán, 2000). A través de la historia, diferentes filósofos y estudiosos de la ciencia han abordado el problema desde diferentes perspectivas, todas ellas de acuerdo con el material y las herramientas disponibles de su tiempo. El primer registro que se tiene al respecto es el término *eidos* utilizado por el filósofo Platón para referirse a cosas o ideas. Mas tarde, Aristóteles retoma el concepto de especie basando su estrategia de clasificación en la búsqueda de la “esencia” de los organismos, es decir de sus caracteres inmutables, ignorando como accidentales aquellos que expresaban diversidad (Futuyma, 2005; Torres, 2004).

Durante la edad media se generaron dos corrientes de pensamiento opuestas, la realista y la nominalista. La primera sostiene que la especie es una entidad real, estática, disponible para el observador y delimitable, su principal representante fue San Agustín, quien afirmaba la existencia real de las especies fuera de la mente y fuera de las cosas, como una realidad sustancial, concreta como las cosas de este mundo. En contraposición, el nominalismo, considera que la especie es una unidad cambiante, imposible de delimitar, por consecuencia, inexistente como unidad real en la naturaleza (Llorente y Michán, 2000). Los nominalistas más representativos de esa época fueron Roscelin de Compiégne (1045-1120), John Duns Scot (1266-1308) y William de Ockham (1290-1349) (citados por Valencia, 1991).

El primero en establecer los fundamentos del uso moderno de la especie fue John Ray (1686), quien indica que las especies mantenían sus rasgos a través de la reproducción. Sin embargo, consideraba que el número de especies se mantenía fijo desde la creación del mundo (Llorente y Michán, 2000). Por su parte Linneo (1753) consideró a las especies como entidades reales, además hizo un gran aporte para el avance de la taxonomía con el sistema de nomenclatura binomial. Asimismo fue uno de los primeros en enfatizar el uso de similitudes entre los organismos para construir un sistema de clasificación (Minelli, 2005).

Desde el inicio de la taxonomía linneana se discute si la especie, en comparación con otras categorías de clasificación, representa una unidad tangible como fenómeno biológico, además de representarse como categoría taxonómica (Crisci, 1994). Por otro lado, a la par sobre la discusión de la realidad de las especies, se generó otra polémica respecto a su cambio o evolución. En tanto que, algunos pensadores como Linneo y Cuvier admitían la creación y la inmutabilidad de las especies, otros naturalistas reconocieron la transformación de las especies, entre ellos se encuentran Buffon (1753), Lamarck (1809) y Erasmus Darwin (1794). Buffon es el primero en concebir a las especies biológicas como individuos históricos, continuos y temporales, que deberían dejar de ser entidades universales y abstractas (Papavero y Llorente, 1993). Sin embargo, la discusión entre fijismo y evolución culminó con la teoría de evolución por medio de la selección natural propuesta por Darwin y Wallace.

Darwin observó que toda población tiene organismos ligeramente distintos unos de otros, estas variaciones hacen que cada organismo tenga diferentes capacidades para adaptarse a su medio natural y al reproducirse transmite estos rasgos a su descendencia. Con el paso del tiempo, los organismos con altos valores de adecuación a las condiciones naturales aumentan su frecuencia relativa. A estos procesos, Darwin los llamó descendencia con modificación y selección natural. Las ideas de Darwin (1859) fueron opuestas respecto a las de Linneo, debido a que consideró a las especies como entidades cambiantes, que evolucionan y por consecuencia, difíciles de delimitar o delimitadas con arbitrariedad y conveniencia (Mayr, 1957; citado por Valencia, 1991).

Cuando observamos la naturaleza, nos damos cuenta que hay organismos bien diferenciados, que no representan ninguna dificultad para reconocerlos. El problema se presenta cuando estudiamos determinados organismos con ligeras diferencias entre ellos. Cuando nos damos cuenta que estas particularidades se mantienen en una región geográfica pero no en otra, entonces es allí donde los taxónomos tienen dificultades para decidir si esas ligeras diferencias corresponden a un mismo organismo, o si realmente se trata de organismos distintos.

En vista de lo anterior, elaborar un concepto de especie universal no es fácil, es por ello que a principios del siglo pasado, y debido a la contradicción que enfrentaban las corrientes esencialista y nominalista, fueron creados nuevos conceptos de especie. Uno de los conceptos más antiguos es el tipológico, fue adoptado por Linneo y sus seguidores, este concepto

considera a las especies como un conjunto no variable de organismos, conformado de un diseño morfológico común. En palabras de Mayr (1991) la especie tipológica es una entidad que se diferencia de otras especies por sus características diagnósticas constantes. Asimismo, los científicos reconocen las especies formalmente mediante la asignación de un ejemplar tipo, debidamente etiquetado y depositado en un museo para representar la morfología ideal de la especie.

El concepto morfológico ha representado un papel importante para delimitar las formas biológicas, no obstante, depende del criterio que un taxónomo toma en consideración cuando elige los caracteres diagnósticos, además corre el riesgo de subestimar la variación geográfica entre los individuos de una región en particular, así como otros factores asociados con el dimorfismo sexual y con las especies morfológicamente indistinguibles pero que constituyen linajes claramente diferentes. Según Cain el concepto morfológico (1954) es un conjunto de individuos morfológicamente similares y separada de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas, generalmente asociados entre si por una distribución geográfica definida. Este concepto fue primordial hasta que la evolución se convirtió en el paradigma científico en cual se basa la biología actual.

Una de las definiciones más utilizadas en biología es la de Mayr (1942). De acuerdo con Mayr (1963) la especie esta integrada por una comunidad reproductiva separada de otras comunidades por mecanismos de aislamiento, por lo que los miembros de una especie mantienen sus características morfológicas, genéticas y conductuales como población completa. Se compone de dos premisas básicas 1) el aislamiento reproductivo que mantiene a la especie como unidad discreta y, 2) el intercambio genético dentro de la unidad.

Se han detectado algunas desventajas al concepto biológico (enumeradas en Llorente y Michán, 2000). Una de las más relevantes para este estudio son las que mencionan Funk (1985) y Luna (1994), ya que consideran que el concepto no se puede aplicar a las variaciones geográficas, entrecruzamiento e hibridación. Tomando en cuenta que esta última ocurre de forma normal en plantas y en algunos animales, por lo que es sumamente difícil determinar las barreras reproductivas.

Las limitantes prácticas y teóricas del concepto de especie biológica dieron como resultado el aumento en el interés por formular otros conceptos de especie acordes con los procesos de la evolución, con la finalidad de que las especies pudieran ser utilizadas como

base para la reconstrucción filogenética e historia biogeográfica, de acuerdo con la historia evolutiva de los grupos; aplicable a un mayor número de condiciones de tiempo, espacio, sexualidad y flujo génico (Luna, 1994). Bajo tales circunstancias Simpson (1961), propuso la definición evolutiva de especie que es sumamente importante porque por primera vez, considera que la unidad de clasificación debe ser la unidad de evolución (Hull, 1965; Luna, 1994). Dentro del mismo contexto evolutivo, Van Valen (1976) propuso el concepto de especie ecológica. Según este concepto, las especies no pueden ser definidas, sólo explicadas por la zona adaptativa que habitan. Sin embargo, Ghiselin (1987) no está de acuerdo con las implicaciones del concepto, señalando la falta de objetividad y la dificultad de aplicarlo.

El concepto filogenético de especie enfatiza la historia filogenética de los organismos. Cracraft (1989) lo define como un grupo irreductible de organismos, en los cuales hay un patrón parental de ancestría y descendencia, además es diagnosticablemente distinto de otros grupos. Las especies se reconocen como grupos monofiléticos, estos grupos reúnen a todos los descendientes de un ancestro común, por lo que el ancestro como los individuos actuales pertenecen a la misma especie.

El concepto fenético de especie tiene su origen en la metodología feneticista, la cual señala que una especie es un grupo de poblaciones fenéticamente similares, que toma en cuenta muchos tipos de caracteres: morfológicos, químicos y demás, cuyos límites se establecen por una evaluación numérica (Sokal, 1973); cuantifica los caracteres observables de las especies y éstas se definen según características que quedan determinadas de forma matemática. Sin embargo, es importante mencionar que la similitud observada en dos unidades difícilmente se puede distinguir que porcentaje es patristica y homoplásica.

Recientemente De Queiroz (2007) discutió la idea de la unificación de los conceptos de especie, esto tendría como consecuencia que se separara claramente el problema conceptual en la definición de la especie de los problemas metodológicos para delimitar a las especies. Por su parte Pigliucci (2003) señala que es evidente que los tres factores más relevantes de los conceptos de especie son las relaciones filogenéticas, la continuidad genética y la ecología, estando además, estrechamente relacionadas por lo que se pueden usar los conceptos de manera muy eficaz de acuerdo con las necesidades del grupo que se estudie.

## **El diagnóstico de especies**

El conocimiento en sistemática biológica es la encargada del trabajo que comprende dos partes, la primera de ellas es la parte descriptiva y la segunda es la filogenética (Henderson, 2005), cada una tiene diferentes metas y métodos. La taxonomía descriptiva trata sobre todo la delimitación de la especie y a las actividades asociadas a la descripción y nomenclatura, mientras que el análisis filogenético trata sobre el descubrimiento de relaciones entre taxones y actividades relacionadas a la clasificación. Cualquiera de estos dos caminos tienen la finalidad de conformar una idea clara de las entidades de la naturaleza, de modo que podamos cuantificar y describir los patrones de la diversidad biológica, así como entender como se comportan dichas entidades (Cracraft, 2002).

El diagnóstico de especies se realiza generalmente mediante pruebas de semejanzas morfológicas y otros caracteres fenotípicos, cuando estos tipos de caracteres se interpretan con prudencia se logra un procedimiento aceptable para delimitar las especies. El procedimiento básico en la mayoría de los estudios morfológicos es por la comparación de la distribución de los caracteres entre las muestras geográficas para determinar qué sistemas de poblaciones son delimitables por las diferencias fijas, esas diferencias pueden determinar la ausencia de flujo génico entre los taxones y la presencia de dos o más especies distintas (Wiens y Servedio, 2000). Este criterio es muy tradicional, pero también tiene un sentido biológico, si dos especies se distinguen por una diferencia constante de sus caracteres diagnósticos, dado algunos supuestos, como la idea de que cada diferencia morfológica corresponde a una base genética (Wiens, 2007). Sin embargo, este supuesto se debe tomar con cautela debido a que es posible tener morfología distinta en ambientes distintos a partir de una base genética idéntica.

Recientemente la delimitación de las especies ha recibido mayor atención en los métodos utilizados y se han propuesto nuevas metodologías para delimitar la especie dentro de un contexto estadístico riguroso. Sites y Marshal (2004) hicieron una revisión de doce métodos para delimitar especies, dividiéndolos en métodos basados en “no-árboles”, los cuales delimitan especies con base en evaluaciones del flujo genético, y los métodos basados en “árboles”, que delimitan especies como linajes históricos. Esta revisión resume los métodos más relevantes que han sido establecidos para mejorar la evaluación empírica cuando es preciso definir los límites entre las especies. Sin embargo, todos ellos tienen limitaciones

prácticas, así como ventajas que se ven reflejadas en los resultados obtenidos por los investigadores.

El uso de métodos cuantitativos, puede ayudar a delimitar especies e investigar patrones de variación de los caracteres intra e inter especie (Franceschinelli *et al.*, 1998; Janovec *et al.*, 2002). El análisis morfométrico de las formas biológicas es un método que permite delimitar especies. Esto se realiza por medio de métodos estadísticos multivariados y métodos que analizan el espacio físico tridimensional (Rohlf, 1990). Al respecto Flamini *et al.*, (2006) considera que los análisis estadísticos multivariados aplicados a los datos son muy útiles para establecer las correlaciones en grupos taxonómicos complejos porque la representación gráfica permite una aproximación mucho más clara entre las diferentes especies.

## **Conclusión**

La determinación de los límites de una especie requiere que asumamos distintos conceptos de especie para interpretar la variabilidad existente en los organismos biológicos. Pese a su importante papel no existe un concepto exento de dificultades, esto se debe a que la realidad de la especie es compleja y dinámica. Si las especies fueran estáticas sería muy fácil definir sus límites. Sin embargo, en la actualidad no hay ninguna definición que se ajuste a todos los organismos vivientes, es por ello que dependiendo del grupo con el que se trabaje se adoptan los conceptos y los métodos. Por lo anterior, es común ante este escenario que se generen problemas en la estimación de la biodiversidad, así como la dificultad de establecer prioridades de conservación.

En el contexto de este trabajo se han adoptado diversos conceptos como el morfológico, fenético, filogenético y tipológico, que han permitido el acercamiento metodológico para la delimitación de las especies. Asimismo, consideramos que el concepto de especie responde a una realidad biológica, expresada por la forma, los hábitos y las características morfológicas de los individuos, por lo tanto existe independientemente de la capacidad del ser humano para definirla. Así mismo tomamos en cuenta que con frecuencia no es fácil delimitar a las especies con objetividad, por eso es necesario elegir el método que mejor se adapte con el tipo de datos disponibles. Además lo más apropiado es aplicar diversos análisis comparativos para delimitar las especies, de esta manera los resultados permiten

juzgar con cautela la posibilidad de encontrar distintas especies. Lo que no debemos olvidar al delimitar una especie es que las poblaciones naturales se encuentran bajo fuerzas selectivas que las modifican constantemente al grado que, con el tiempo, se diversifican adaptándose a las condiciones del ambiente en que viven diferenciándose hasta el punto de formar especies distintas ó en caso contrario que las mantienen en stasis (ej. selección natural estabilizadora).

### LITERATURA CITADA

- Baum, B. R. 1998 **Individuality and the existence of species through time**. *Systematic Biology*: 47(4): 641-653.
- Buffon, G. L. 1753. **Histoire Naturelle Vol. IV**. París: Imprimerie Royale.
- Cain, A. J. 1954. **Animal species and their evolution**. Hutchinson. Londres.
- Cracraft, J. 1989. **Species as entities of biological theory**. 31-52. En: M. Ruse (Ed.), **What the Philosophy of Biology Is**. Kluwer, Dordrecht.
- Cracraft, J. 2002. **The Seven Great Questions of Systematic Biology: An Essential Foundation for Conservation and the Sustainable Use of Biodiversity**. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89 (2): 127-144.
- Crisci, J. 1994. **La especie: realidad y conceptos en: Taxonomía Biológica**. Llorente, J. e I. Luna (comps.), Fondo de Cultura Económica, México, 53-64 pp.
- Darwin, C. 1859. **El Origen de las especies**. Porrúa, México.
- Darwin, E. 1794. **Zoonomia**. London. 509 pp.
- De Queiroz, K. 2007. **Species concepts and species delimitation**. *Systematic Biology* 56(6):879–886.
- Flamini, G.; M. Tebano, P. L. Cioni; Y. Bagci; H. Dural; K. Ertugrul; T. Uysal y A. Savran, 2006. **A multivariate statistical approach to Centaurea classification using essential oil composition data of some species from Turkey**. *Plant Systematics and Evolution* 261: 217–228.
- Franceschinelli, E. V.; K. Yamamoto, y G. J. Shepherd, 1998. **Distinctions among three Simarouba species**. *Systematic Botany* 23: 479-489.

- Funk, V. 1985. **Phylogenetic patterns and hybridization**. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 681-715.
- Futuyma, D. 2005. **Evolutionary Biology**. Sinauer. 543 pp.
- Ghiselin, M. T. 1987. **Species Concepts, individuality, and objectivity**. *Biology and Philosophy* 2: 127-143.
- Ghiselin, M. T. 2001. **Species concepts**. Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons, Ltd. www.els.net
- Grant, V. 1989. **Especiación Vegetal**. Limusa. México, D. F. 587 pp.
- Henderson, A. 2005. **The Methods of Herbarium Taxonomy**. *Systematic Botany* 30 (2): 456-469.
- Hull, D. L. 1965. **The effect of esencialism of taxonomy**. Two thousand years of stasis. *British Journal for the Philosophy of Science* 16: 60-61.
- Janovec, J. P. y J. S. Harrison. 2002. **A Morphological Analysis of the *Compsooneura sprucei* Complex (Myristicaceae), with a New Combination for the Central American Species *Compsooneura mexicana***. *Systematic Botany* 27 (4): 662-673.
- Lamarck, J. B. P. A. 1809. **Philosophie Zoologique**, 2 vols., Paris.
- Linnaeus, C. 1753. **Species Plantarum**. Stockholm. 560 pp.
- Llorente, B. J. y L. Michán A. 2000. **El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad**. Monografías Tercer Milenio vol. 1, SEA, Zaragoza. 87-96. Tomado de: <http://entomologia.rediris.es/sea>
- Luna, I. 1994. **Los conceptos de especie evolutiva y filogenética**. En: **Taxonomía Biológica**. Llorente, J. e I. Luna (comps), Fondo de Cultura Económica, México, pp. 83-94.
- Mayr, E. 1942. **Systematics and the origin of species**. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1957. **Species concepts and definitions**. En: Mayr, E. (Ed.), **The species problem**. Washington, D.C, pp. 1-22.
- Mayr, E. 1963. **Animal species and evolution**. Harvard University Press, Cambridge. 797 pp.
- Mayr, E. 1991. **Principles of systematic zoology**, 2d ed. McGraw-Hill New York, NY. 195 pp.

- Minelli, A. 2005. **Classification**. En: Encyclopedia of life sciences & 2005, John Wiley & Sons, Ltd. [www.els.net](http://www.els.net). 1-6 pp.
- Papavero, N. y J. Llorente (Orgs.). 1993. **Principia Taxonómica**. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológicas. Volumen I. Conceptos básicos de la Taxonomía: Una formalización. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM. 137 pp.
- Pigliucci, M. 2003. **Species as family seremblance concepts: the (dis-)solution of the species problem?**. *BioEssays*, 25: 596-602.
- Ray, J. 1686-1704. **Historia Plantarum**. London. Londini: typis Mariae Clark: prostant apud Henricum Faithorne, 1686-1704.
- Richards, R. 2007. **Species problem a philosophical analysis**. Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons, Ltd. [www.els.net](http://www.els.net)
- Rohlf, J. M. 1990. **Morphometrics**. *Annual Review of Ecology and systematics* 21: 299-316.
- Simpson, J. J. 1961. **Principles of animal taxonomy**. Columbia Universit Press, New York.
- Sites, J. W. Jr. y J. C. Marshall. 2004. **Operacional Criteria for Delimiting Species**. *Annual Review Ecology Evolution and Systematic* 35: 199-227.
- Sokal, R. R. 1973. **The species problem reconsidered**. *Systematic Zoology* 22: 360-74.
- Torres, J. L. 2004. **El árbol de la vida**. *Ciencia Nicolaita*, 37: 213-222.
- Valencia, A. S. 1991. **El problema de la especie**. *Ciencias* 24: 13-22.
- Van Valen, L. 1976. **Ecological species, multispecies and Oaks**. *Taxon* 25: 233-239.
- Wiens, J. J. y M. R. Servedio. 2000. **Species Delimitation in Systematics: Inferring Diagnostic Differences between Species**. *Proceedings: Biological Sciences* 267 (1444): 631-636.
- Wiens, J. J. 2007. **Species Delimitation: New Approaches for Discovering Diversity**. *Systematic Biology* 56(6):875-878.

## Cuadros

Cuadro 1. Conceptos de especie más utilizados en la historia de la taxonomía

Autor y fecha	Criterio	Concepto
Aristóteles (siglo III a. C.)	Esencialista	La especie ( <i>eidos</i> ) la definió en dos maneras: lógicamente, como una definición por género y diferencia y, biológicamente, como la continuidad de la forma a través de la reproducción. Las especies infimas son resultado de la división y subdivisión de géneros en opuestos. Había tres cosas que se podían conocer de una entidad, la esencia, la definición y el nombre: la esencia es el rasgo exclusivo, el nombre denomina la esencia, y la definición describe completa y exhaustivamente la esencia (esencialismo).
Cesalpino (1583)	Continuidad de descendencia	Las plantas que se asemejan unas a otras en la totalidad de sus partes, generalmente pertenecen a la misma especie; lo semejante engendra lo semejante. Se caracteriza por el hecho de mantener una determinada forma en el tiempo, a través de la reproducción, por lo que los caracteres esenciales de una especie (morfológica) se mantienen en el tiempo; para este autor no estaba previsto que surgieran nuevas especies biológicas.
Harvey (1651)	Continuidad de descendencia	Es la continuación que se genera a partir de una serie perpetua de individuos frágiles y perecederos. Extendió el concepto de Cesalpino a los animales.
Ray (1686)	Continuidad de descendencia	Aunque haya diferencias morfológicas, dos o más individuos pertenecen a la misma especie si su descendencia, a partir de los mismos antecesores, puede probarse o inferirse. Expresó que una especie nunca nace de la semilla de otra especie, y que el número de especies verdaderas en la naturaleza es fijo, limitado, constante e inmutable.
Leibniz (1704)	Morfológico	La especie se puede considerar bajo el punto de vista físico y matemático, la menor diferencia que hace que dos cosas no sean semejantes en todo hace que se diferencien en especie, ningún organismo es idéntico a otro, ni a sí mismo en dos instantes diferentes. Advierte los peligros de un concepto puramente morfológico de especie, menciona la posibilidad de que una especie ancestral (uno de los eslabones de la gran cadena de seres) se haya modificado con el tiempo, originando a otros eslabones, que mantienen una naturaleza común y esencial.
Buffon (1753)	Aislamiento reproductivo	Grupos de individuos morfológicamente semejantes e interfértiles (si se cruzan dan un producto fértil), separados de otros conjuntos análogos por una cierta distancia morfológica y por barreras de esterilidad.
Linnaeus (1758)	Morfológico	La categoría taxonómica mínima dentro de la jerarquía linneana, el grupo más pequeño por encima de individuo y definido por parecido morfológico.
Darwin (1859)	Semejanza	Conjunto de individuos que se parecen mucho entre sí. Se aplica con arbitrariedad y conveniencia.
Du Rietz (1930)	Ecológico	Las poblaciones naturales más pequeñas permanentemente separadas de otras por una continuidad distinta en las series de biotipos.
Dobzhansky (1935)	Aislamiento reproductivo	La más grande e inclusiva población mendeliana (comunidad reproductiva de individuos sexuales con fertilización cruzada que comparten el mismo pool génico).
Cain (1954)	Agámico	Grupo de poblaciones con reproducción uniparental. Este concepto se considera un complemento del concepto biológico de especie.
Cain (1954)	Morfológico	Conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas.
Imbrie (1957)	Tipológico	Se caracteriza por la postulación de un individuo o serie de individuos llamados tipos, que por sus características esenciales representan al conjunto que forman la especie. Sólo se define con base en características morfológicas y se compone exclusivamente por individuos contemporáneos, se utiliza en paleontología.
Simpson (1961)	Paleontológico (cronológico)	Serie cronológica en un solo linaje cuyos límites, por definición, son arbitrarios; este concepto ha sido aplicado de dos formas: a) Los fósiles son sólo herramientas crono y bioestratigráficas, pues carecen de una realidad objetiva; se les asigna un nombre específico sólo para poder identificar niveles o unidades estratigráficas, b) Las especies fósiles deben considerarse como especies biológicas.
Simpson (1961)	Evolutivo	Linaje (secuencia de poblaciones ancestro descendientes) que evoluciona separadamente de otros linajes y que tiene su propio papel evolutivo y tendencias.

## Conceptos de especie (continuación).

Autor y fecha	Criterio	Concepto
Mayr (1970)	Aislamiento reproductivo	Grupos de poblaciones naturales, genéticamente similares y con intercambio genético, interfértiles y aislados reproductivamente de otros grupos análogos.
Michener (1970)	Fenético No numérico	Grupo de poblaciones no divisibles por discontinuidades fenéticas y separado de otros grupos por discontinuidades fenéticas.
Sokal (1973)	Fenético Numérico	No reconoce teóricamente el concepto de especie, pero diferencia a las unidades taxonómicas operacionales con base en definiciones numéricas. Grupo de poblaciones fenéticamente similares en muchos tipos de caracteres (morfológicos, etológicos, químicos, etc.) cuyos límites se pueden establecer por una evaluación numérica.
Ghiselin (1974)	Económico	Unidad más amplia de la economía natural, cuyos miembros se encuentran en competencia reproductiva entre sus miembros. Este concepto está asociado a la idea de la especie como individuo.
Slobodchikoff (1976)	Sistema cohesivo	Sistema de individuos y poblaciones genéticamente similares, que se mantienen como una unidad cohesiva a causa de un conjunto de presiones de selección, que balancean las fuerzas desorganizadoras impuestas por factores ambientales, mutación o recombinación génica. Trata de explicar el origen de las discontinuidades y de los núcleos de agrupamientos de la diversidad orgánica.
Van Valen (1976)	Ecológico	Linaje o conjunto de linajes afines, que evolucionan separadamente de otros y que ocupan una determinada zona adaptativa, también explicado como: una especie ocupa un determinado nicho ecológico, diferente al de las otras especies.
Wiley (1978)	Evolutivo	Secuencia ancestro-descendiente de poblaciones (linaje) que evolucionaron separadamente de otras secuencias y que poseen papeles y tendencias evolutivas propias, se refiere a linaje como uno o una serie de <i>demos</i> que comparten una historia común de descendencia no compartida por otros <i>demos</i> (poblaciones).
Cronquist (1978)	Pragmático	Grupo más pequeño de organismos, consistente y persistentemente distinto de otros grupos y distinguible por medios ordinarios.
Nelson y Platnick (1981)	Pragmático	Aquellos organismos que el biólogo puede distinguir y decir a otros como distinguirlos (diagnosticar).
Nelson y Platnick (1981)	Evolutivo	La muestra más pequeña de organismos detectados que se autopropietúan y que tienen un conjunto de caracteres únicos.
Grant (1981)	Categoría mínima	La unidad básica de la clasificación formal. Unidad fundamental de evolución.
Cracraft (1983)	Filogenético	Agrupación más pequeña de organismos individuales diagnosticable, dentro de la cual hay un patrón parental de ancestro-descendencia.
Kitcher (1984)	Pragmático	Grupos de organismos que son reconocidos por los taxónomos competentes.
Ridley (1986)	Cladístico	Grupo de organismos entre dos sucesos de especiación, o entre un suceso de especiación y uno de extinción, o para especies vivientes que han descendido de un evento de especiación.
Mishler y Brandon (1987)	Pragmático	Lo que cada investigador juzgue para cada grupo bajo su estudio.
De Queiroz y Donoghue (1988)	Cladístico	Unidad cladística resuelta más pequeña que posee al menos un carácter que la diferencia de otras.
Templeton (1989)	Cohesión fenotípica	Conjunto más inclusivo de organismos que comparten los mismos mecanismos de cohesión fenotípica.
Zunino y Palestini (1991)	Biogeográfico	Es una entidad individual, formada por un conjunto de poblaciones naturales cuya individualidad procede de su origen monofilético y se mantiene entre los límites espacio-temporales en cuyo marco las subunidades discretas que en cada momento lo integran (individuos), mantienen su cohesión reproductivo-genética interna y la dependencia de su pool genético y, en consecuencia, interactúa en forma unitaria con el medio ambiente.
Crisci (1994)	Taxonómico	Es una expresión general para cualquier taxón ubicado en la categoría de especie sin importar el concepto utilizado y que ha recibido un nombre binominal de acuerdo con las reglas de nomenclatura. Es una designación categórica dentro de la clasificación linneana de los organismos.

Tomado de J. Llorente Bousquets y L. Michán Aguirre, 2000

## CAPITULO II

### **Análisis morfométrico del complejo *Cestrum guatemalense* (Solanaceae) de Centroamérica**

### **Morphometric analysis of the *Cestrum guatemalense* complex (Solanaceae) in Central America**

DEL CASTILLO-BATISTA, A. P.; J. PONCE S. y J. C., MONTERO-CASTRO

**RESUMEN.** Se exploró el potencial de los caracteres morfométricos de ejemplares de herbario en la delimitación de las especies del complejo *Cestrum guatemalense*. Este complejo incluye a *C. guatemalense*, *C. mexicanum*, *C. pacayense*, distribuidas en el Sur de México, Guatemala, Honduras y El Salvador. En total se midieron 158 ejemplares de los herbarios F, IEB, MEXU, MO y TEX. Se evaluaron 33 caracteres morfológicos de estructuras vegetativas y florales. Con estos datos se realizaron el Análisis de Conglomerados (AC), Análisis de Componentes Principales (ACP), y Análisis Discriminante (AD). El análisis de conglomerados formó dos grupos, uno integrado por los ejemplares de *C. mexicanum*, quienes mostraron considerables diferencias morfológicas como para separarlos de *C. guatemalense* y *C. pacayense*. El ACP mostró ocho caracteres que contribuyeron a la mejor separación entre las entidades del complejo, así mismo el AD mostró que el espacio generado por las dos primeras variables canónicas, los individuos pertenecientes a *C. mexicanum* se encuentran separados claramente de los individuos de *C. guatemalense* y *C. pacayense*. Además un Análisis de Varianza mostró cinco medidas morfométricas estadísticamente significativas que permiten separar a *C. mexicanum*. Por lo anterior, esta especie se propone como una entidad independiente de *C. guatemalense*.

**Palabras clave:** Morfometría, *Cestrum*, análisis multivariado, delimitación de especies.

**ABSTRACT.** *Cestrum guatemalense* complex includes *Cestrum guatemalense*, *Cestrum mexicanum* and *Cestrum pacayense*, distributed from southern Mexico, to Guatemala, Honduras and El Salvador. The main issue of this study was to explore the potential of morphometric characters of herbarium specimens for the delimitation of the *C. guatemalense* complex. For this aim we used the Cluster Analysis, Principal Component Analysis (PCA) and Discriminant Analysis (DA), as they give information to determine the number of groups present in the data. A total of 158 specimens were measured from herbarium MEXU, MO, F, IEB and TEX. The analysis established to *C. mexicanum* as less similar with respect to *C. guatemalense* and *C. pacayense*, therefore is proposed *C. mexicanum* as independent species. The ACP showed eight characters that contributed to the better separation between the entities of the complex. The DA also showed that the space generated by the first two canonical variables, individuals belonging to *C. mexicanum* are clearly separated from individuals of *C. guatemalense* and *C. pacayense*. Analysis of Variance showed five statistically significant morphometric measures to enable at least one of the three species and also corroborates their taxonomic validity.

**Keywords:** Morphometrics, *Cestrum*, multivariate analyses, species delimitation.

## INTRODUCCIÓN

El género *Cestrum* L. pertenece a la familia Solanaceae, subfamilia Cestroideae, es un taxón representativo de la flora americana, constituido por alrededor de 150 especies (Nee, 2001), de diversos hábitos como arbóreas, arbustos o enredaderas, distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales desde el sur de Florida y el norte de México hasta Chile incluyendo las Antillas (Montero *et al.*, 2006). *Cestrum* es el segundo género más grande en la familia Solanaceae, se reconoce morfológicamente por la presencia de hojas simples con filotaxia alterna. Las flores son gamopétalas pentámeras, dispuestas en inflorescencias axilares o terminales, en algunos casos solitarias, de diversos colores que van desde el verde-amarillento, púrpura y rojo, con lóbulos extendidos más cortos que el tubo de la corola. El cáliz es tubular con cinco lóbulos y el fruto es una baya jugosa. (D'Arcy, 1999; Nee, 2001; Nee, en prep.). Varias de sus especies se conocen por su uso ornamental, o por sus compuestos químicos tóxicos (Chakravarti y Chakravarti, 1969; Dupéron *et al.*, 1983; Karawaya y Rizk, 1971; Halim *et al.*, 1971; Hughes y McCain, 1977; Ripperberger y Schreiber, 1981). Algunas de sus especies se han naturalizado alrededor del mundo como es el caso de *C. nocturnum*, *C. elegans* y *C. parqui* (Benítez y D'Arcy 1998). La diversidad del género se estima en alrededor de 175 especies (D'Arcy, 2001). Recientes estudios filogenéticos de diferentes miembros de la familia Solanaceae han incluido algunas especies de *Cestrum* (Olmstead y Palmer 1992; Olmstead *et al.*, 1999; Santiago-Valentín y Olmstead 2003; Marshall, 1999; Chase *et al.*, 2003; Clarkson *et al.*, 2004; Montero *et al.*, 2006), lo que ha confirmado la ubicación de este género como grupo hermano de *Sessea*. El único estudio que trata de determinar las relaciones entre las especies de *Cestrum* es el realizado por Montero *et al.*, (2006), en este se incluyen especies de todas las regiones donde se distribuye el género, incluyendo *C. pacayense* y *C. guatemalense*, las cuales conforman un grupo monofilético con las otras especies que se distribuyen en Guatemala.

El estudio nomenclatural más completo que ha incluido a todas las especies de este género fue la monografía elaborada por Francey (1935-1936). Actualmente, muchas de las especies descritas en su monografía han sido reducidas a sinonimia en recientes tratamientos taxonómicos (Benítez y D'Arcy 1998; Nee, 1986; Nee, 2001), tal es el caso del complejo *C.*

*guatemalense*, el cual incluye a las especies de *C. mexicanum*, *C. pacayense*, *C. guatemalense* *C. guatemalense* var. *gracile*, y *C. kellermanii*.

Ciertamente es complicado realizar un tratamiento taxonómico satisfactorio a partir solamente de caracteres morfológicos tradicionales, debido a la uniformidad de atributos morfológicos que presentan frecuentemente las especies, lo que hace difícil en ciertos casos establecer un límite que separe la variabilidad propia de cada especie (Sealy, 1954; Traub, 1962; Raymúndez, 2000; Raymúndez *et al.*, 2005). Comúnmente cuando un taxónomo delimita una especie no hace explícitos los criterios para delimitarla. En ese sentido, Joly y Bruneau (2007) consideran que es importante primero determinar que es una especie y la forma en que ésta se reconoce en la naturaleza. En este trabajo, no se pudo retomar el punto de vista de Joly y Bruneau (2007) al considerar a las especies como poblaciones naturales, que comparten una serie de rasgos distintivos, que son capaces de reproducirse entre sí de forma efectiva o potencial, y que evolucionan de forma separada (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942). Sin embargo, en este trabajo consideramos a las especies como entidades verdaderas.

Francey (1935) describió a *Cestrum guatemalense*, el ejemplar tipo de la especie fue colectado por E. W. Nelson en Guatemala, proveniente de las montañas cerca de la Hacienda de Chaucol. Esta especie se ha colectado en otras localidades como Sacatepéquez, Chimaltenango, Totonicapán, Quetzaltenango, Huehuetenango, San Marcos y al sur de México (Chiapas), en bosques húmedos entre 2 000 y 3 800 msnm. Así mismo, Francey menciona que *C. mexicanum* se distribuye en Chiapas y Guatemala, del cual el ejemplar tipo fue colectado por A. B. Ghiesbreght en bosque de pino y encino. Francey también describe a *C. pacayense*, el ejemplar tipo fue colectado por W. A. Kellerman en el Volcán Pacaya de Guatemala, también procedente de bosques húmedos generalmente densos, entre 1 500 a 3 900 msnm. Este mismo autor separa a *C. guatemalense* de *C. pacayense* por la longitud del pecíolo y a *C. mexicanum* por la longitud de las hojas y el cáliz.

Posteriormente, *Cestrum guatemalense* y *C. pacayense* son citadas para Honduras y El Salvador por Gentry y Standley (1974). En uno de los trabajos más recientes sobre *Cestrum* (Nee, en prep.) se incluye a *C. mexicanum* y *C. guatemalense* var. *gracile* dentro de *C. guatemalense*, al considerar que Francey separa a estas especies por diferencias mínimas, así mismo Gentry y Standley (1974) consideran a *C. kellermanii* sinónimo de *C. pacayense* además mencionan que ésta última también debería de unirse al complejo. Lo que implica que la

distribución de este taxón abarca Chiapas, Guatemala, Honduras y El Salvador. Sin embargo, esta delimitación no tuvo una base cuantitativa y cabe la posibilidad que varias de estas entidades ahora fusionadas o por fusionar realmente constituyan morfos objetivamente diferenciables que pudieran estar reflejando linajes independientes. En vista de que varios autores discuten la veracidad de estas especies, en este trabajo consideramos que constituyen un complejo de especies. Sin embargo, no han sido objeto de estudios taxonómicos detallados por lo que los límites entre sus especies no se encuentran bien establecidos. Por tal razón, el objetivo del presente estudio es la circunscripción de las especies del complejo *C. guatemalense*. Para estos propósitos los objetivos particulares son: 1) esclarecer de cuántas especies está compuesto *C. guatemalense* usando criterios morfológicos y morfométricos y 2) identificar conjuntos de caracteres útiles para separar a los diferentes linajes que conforman el complejo.

## MATERIALES Y MÉTODOS.

**Análisis morfológico.** Se examinó la colección del Herbario del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU) y los ejemplares que se encontraban en calidad de préstamo de Field Museum Herbarium (F), Missouri Botanical Garden Herbarium (MO), así como los ejemplares tipo *C. guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense* (Cuadro 1). Se revisaron fotografías de los ejemplares tipo de *C. guatemalense* var. *gracile* y *C. kellermanii*, debido a que no se contó con ningún ejemplar de éstos. Así mismo se revisó la colección del Herbario del Centro Regional del Bajío (IEB) donde se encontraban en calidad de préstamo algunos ejemplares de *Cestrum* del Herbario de la Universidad de Austin Texas (TEX). En total se midieron 158 ejemplares de herbario procedentes de México, Guatemala, Honduras y El Salvador (Figura 1), de ellos 60 especies para *C. guatemalense*, 35 para *C. mexicanum* y 68 para *C. pacayense*. Los individuos incluidos en la muestra abarcan toda la distribución geográfica del complejo guatemalense (Apéndice 1), con el fin de representar la variación morfológica. Sin embargo, no se encontró ningún ejemplar anotado como *Cestrum guatemalense* var. *gracile* y *C. kellermanii*, por lo que no se tomaron en cuenta explícitamente para este estudio. En total se analizaron 33 caracteres morfológicos (Cuadro 2), tanto vegetativos (25) como reproductivos (8). De los caracteres evaluados nueve son cualitativos y 24 caracteres cuantitativos. La carencia de flores en antesis y frutos maduros fue

el criterio para excluir del análisis a cincuenta y siete ejemplares que no presentaron estas características. Todas las medidas de las estructuras vegetativas como hojas e inflorescencias se realizaron manualmente con un vernier 0.02 mm de precisión (Figura 2), las partes florales se midieron con la ayuda de la regla del ocular del microscopio estereoscópico Olympus TL3 (Figura 3 y 4). Todos los datos tomados fueron organizados en una matriz en Excel (2003, Microsoft). Los mapas de distribución del Complejo guatemalense fueron realizados con el programa Arc View 8X (ESRI Corp.) Se realizaron procedimientos exploratorios de los datos para descartar datos aberrantes en la matriz de datos.

**Análisis multivariado.** Previo a los análisis estadísticos se exploró la normalidad las variables cuantitativas con la prueba de Shaphiro & Wilks (Shapiro *et al.*, 1968). Para identificar distintos grupos de individuos se utilizaron tres métodos multivariados. Se realizó el Análisis de Conglomerados (AC), el Análisis de Componentes Principales (ACP), y el Análisis Discriminante (AD), ya que emiten información complementaria para determinar el número de distintos grupos presentes en los datos. El AC define grupos de individuos con base en la información contenida en los datos (Joly y Bruneau, 2007), en tanto que, el ACP establece el patrón de variación morfológica entre las especies e identifica las medidas que determinarán la formación de grupos dentro del espacio multivariado (Crisci y López-Armengol, 1983), así mismo, el AD permite diferenciar a los grupos y determinar cuántas de estas variables son necesarias para lograr la mejor clasificación (Grajales, 2000).

El AC fue realizado sobre la matriz de datos morfométricos con el Método de Varianza Mínima (Ward, 1963) y el promedio aritmético de los grupos de pares no ponderados (UPGMA) (Sokal y Michener, 1958; Ortega, 1978; García-Zambrano *et al.*, 2006), porque usa una función objetiva que reduce al mínimo la suma de cuadrados dentro del grupo (Joly y Bruneau, 2007), de esta manera forma grupos que corresponden a la especie según nuestra definición. Los dendrogramas se construyeron a partir de los métodos WARD y UPGMA, con el fin de evidenciar relaciones de similitud morfológica entre las especies (Sneath y Sokal, 1973). Posteriormente se procedió con la búsqueda de variables o caracteres que explicaran la topología del árbol y llevaran a la obtención de caracteres diagnósticos.

El ACP con datos estandarizados se utilizó para determinar los patrones de variación global en el Complejo guatemalense y evaluar la utilidad de las variables en el estudio morfométrico, utilizando la matriz de correlación. Las medidas más importantes se

identificaron por sobrepasar el valor absoluto 0.3 en los eigenvalores (Soria, 1999; González, 2001; Catena *et al.*, 2003; González-Díaz *et al.*, 2005). Además, se buscó una variación explicada por las variables seleccionadas, con criterios de un mínimo de 70% de variación, Se tomaron en cuenta los tres primeros componentes principales, de los cuales se obtuvieron los eigenvalores y los eigenvectores, con estos últimos se pudo visualizar la distribución de las OTU's (Unidades Taxonómicas Operativas por sus siglas en ingles).

Los grupos formados fueron probados mediante un AD utilizando la matriz de datos morfométrica. Al hacer este análisis se obtuvo el porcentaje de variación y la correlación canónica que existe entre las variables; además se obtiene el pronóstico de acierto de los grupos generados (Garza, 1995). A cada medida se le aplicó un Análisis de Varianza (ANOVA) con un nivel de significancia de 0.05 con la finalidad de confirmar la presencia de diferencias interespecíficas estadísticamente significativas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa JMP versión 6.01 (SAS Institute, 2005).

## RESULTADOS

Los resultados de la prueba de normalidad de Shapiro & Wilks aplicada a los datos cuantitativos, se muestran en el Cuadro 3 y Anexo I. Luego de la prueba de normalidad, la matriz final de los datos morfométricos se redujo a 91 datos y 32 variables de 158 y 39 iniciales, respectivamente. Todos los análisis y discusión posterior están referidos a ese conjunto de variables.

**Análisis de Conglomerados.** A partir del análisis de similitud con el método UPGMA con datos estandarizados (Figura 5), se formaron dos grupos principales, el más pequeño integrado básicamente por los ejemplares de *Cestrum mexicanum*, quienes mostraron menor parecido morfológico respecto a las otras dos especies. Por otra parte, el segundo grupo incluyó los organismos de *C. guatemalense* y *C. pacayense*, estos últimos dos mostraron la mayor variación morfológica, incluso uno de sus representantes se unió al primer grupo. El análisis de similitud con el método Ward con datos estandarizados (Figura 6) mostró la formación de tres grupos, el primero de ellos conformado con el mayor número de organismos incorporado únicamente por *C. guatemalense* y *C. pacayense*, en tanto que el segundo y tercer

grupo están más relacionados entre ellos que con el primero. Por su parte, el segundo grupo conformado por *C. guatemalense* y el tercer por *C. mexicanum*.

**ACP.** El Análisis de Componentes Principales inicial con las 32 variables no produjo grupos distintos entre las OTU's. (datos no incluidos). Los caracteres que fueron lógicamente interdependientes fueron retirados. Solamente ocho caracteres contribuyeron a la mejor separación a lo largo de los tres primeros ejes. El ACP (Figura 7), muestra que los tres primeros componentes principales evidenciaron mejor la separación entre las especies, explicando el 73.90% de la varianza. En el primero, los caracteres constituidos por la longitud de la hoja, tricomas en la hoja, longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, diámetro del cáliz, diámetro de la corola, adnación del filamento y ancho de la antera tuvieron las medidas con los eigenvalores más altos, explicando el 46.46% de la varianza (Cuadro 4). En la región positiva de este eje se ubicaron los organismos de *Cestrum mexicanum* que se caracterizan por presentar la longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, diámetro del cáliz y diámetro de la corola mayor, así como valores menores en la adnación de los filamentos. En la región negativa se encontró a *C. guatemalense* y *C. pacayense* que se distingue por presentar valores mayores en la adnación de los filamentos, pero medidas más pequeñas en la longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, diámetro del cáliz y diámetro de la corola (Figura 7).

El segundo componente explicó el 14.32% de la varianza y la medida más importante fue la longitud de la hoja (Cuadro 4). Los organismos de *Cestrum pacayense* se ubican hacia la parte positiva, diferenciados por tener mayor longitud en las hojas. Por su parte los organismos de *C. guatemalense* se ubican en todo el espacio. Los representantes de *C. mexicanum* se distribuyeron a todo lo largo del eje, registrando valores intermedios entre las medidas mencionadas anteriormente (Figura 7).

El tercer componente explicó el 13.11% de la varianza y en total los tres explican el 73.9%. Las medidas con los valores más altos son longitud de los lóbulos del cáliz y ancho de las anteras (Cuadro 4). Los organismos de *Cestrum mexicanum* se hallan hacia la parte positiva, diferenciados por tener mayor tamaño en los lóbulos del cáliz y tamaños pequeños en lo ancho de la antera. En tanto que, *C. pacayense* y *C. guatemalense* se hallan distribuidos a lo largo del eje registrando valores intermedios en lo ancho de la antera, así como menor longitud de los lóbulos del cáliz (Figura 7).

**Análisis discriminante.** En el Cuadro 5 se muestran los resultados del Análisis Discriminante para las 32 variables morfológicas, en donde observamos que el porcentaje de casos bien clasificados fue de <72% para todos los individuos. Según lo esperado, la clasificación más efectiva fue para *Cestrum mexicanum* (con el 100% de clasificación correcta para todos los individuos). Posteriormente, el gráfico de la función discriminante (Figura 8) mostró que el espacio generado por las dos primeras variables canónicas, los individuos pertenecientes a *C. mexicanum* se encuentran separados claramente de los individuos de *C. guatemalense* y *C. pacayense*. Los centroides discriminantes de esto dos últimos se traslapan en la nube de puntos que los agrupa tendiendo a exhibir mayor dispersión en el sentido de la primera variable canónica. El análisis de varianza señala que entre las medidas empleadas en el ACP, las que se consideran estadísticamente discriminantes para las tres especies son: longitud del pedicelo (F= 0.286), nervaduras en la hoja (F= 0.308), ancho del estigma (F= 0.308), longitud de la antera (F= 0.513), longitud estigma (F=0.556), ancho del pliegue de la corola (F= 0.616), ancho de los lóbulos del cáliz (F= 0.577) y ancho de la antera (F= 0.348)(Cuadro 6).

## DISCUSION

Los dendrogramas obtenidos en el presente trabajo con el método de promedios ponderados y varianza mínima mostraron algunas diferencias entre sí. El método UPGMA, es el que mejor refleja la separación de los taxones en dos grupos de acuerdo a su similitud morfológica. No obstante, dos ejemplares de *Cestrum guatemalense* se agrupan con *C. mexicanum*, por lo que se verificó la identificación de éstos ejemplares y se descartó la posibilidad de una clasificación errónea. El análisis de agrupamiento mostró que la semejanza morfológica es mayor entre *C. guatemalense* y *C. pacayense*, mientras que *C. mexicanum* fue el taxón con menor parecido. Estos resultados fueron corroborados con el ACP, en donde se evidenció la formación de dos grupos. Dentro del patrón morfológico observado en el espacio multivariado, es evidente la separación entre los individuos de *C. guatemalense* y *C. mexicanum*. Sin embargo, esta separación no es tan clara en *C. pacayense*, debido a que la dispersión de las medidas dentro de la especie hacen que la variación se traslape con organismos de *C. guatemalense*. El amplio traslape de la variación en el patrón morfológico en

este grupo sugiere que forman parte de un continuo morfológico. Los caracteres que permiten la separación en el ACP fueron en su mayoría caracteres de las flores: longitud de la hoja, tricomas en la hoja, longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, diámetro del cáliz, diámetro de la corola, adnación del filamento y ancho de la antera, además de dos caracteres de hoja: longitud de la hoja, tricomas en la hoja. Por lo que los caracteres de las flores y el cáliz son importantes para identificarlas. Al respecto, Joly y Bruneau (2007) encontraron en su estudio que un carácter no puede identificar una especie de otra, debido a que los rangos de variación siempre se sobrelapaban, sólo con un análisis multivariado lograron identificar los límites de una especie.

Por otro lado el AD, muestra que el porcentaje de ejemplares bien clasificados fue de <72%, así proporciona la resolución necesaria para clasificar a los individuos del complejo *Cestrum guatemalense* en dos grupos. La predicción prevista en el AD permite valorar el estatus taxonómico de este grupo. La clasificación correcta de todos los individuos de *C. mexicanum* indica que este taxón es morfológicamente distinto a los otros dos taxones, sugiriendo que debería mantener el nivel de especie, mientras que la semejanza de *C. guatemalense* y *C. pacayense* sugiere que están más relacionadas entre sí (Anexo II). Por su parte, el Análisis de Varianza mostró cinco medidas morfométricas estadísticamente significativas que permiten separar por lo menos una de las tres especies (*C. mexicanum*) y que además corrobora su validez taxonómica. Patrones similares se han encontrado en Leguminosae (Pometti *et al.*, 2007), Rosaceae (Joly y Bruneau, 2007), Myristicaceae (Janovec y Harrison 2002), Lamiaceae (Otieno *et al.*, 2006), Palmae (Henderson y Ferreira, 2002) y Hedwigiaceae (De Luna y Gómez-Velasco, 2008), en estos casos los caracteres morfométricos permitieron determinar con objetividad los límites entre complejos de especies debidos a eventos biológicos, como la hibridación, para la cual Grant (1998) sugiere que alrededor del 50% de las especies de plantas se hibridizan, además de otros eventos como la poliploidía y distribución simpátrica que son frecuentes en plantas, lo cual dificultan la detección de los límites entre las especies.

La figura 9 muestra la distribución de *Cestrum mexicanum*, la cual es localizada en Chiapas al sur de México y Guatemala, en tanto que el rango de distribución de *C. guatemalense* se extiende hasta Honduras y El Salvador, mientras que *C. pacayense* se encuentra geográficamente restringida a los volcanes, cerca de la ciudad de Guatemala

(Montero-Castro *et al.*, 2006). Todas ellas comparten el rango de distribución altitudinal, al localizarse desde los 1700 hasta 3100 m, así como el hábitat, pues generalmente se localizan en bosques de pino, encino y mesófilo de montaña.

El complejo *Cestrum guatemalense* en su mayor parte se puede considerar como la consecuencia de polimorfismos entre las especies nativas de *Cestrum* en Centroamérica, donde algunos botánicos consideraron el polimorfismo y otros vieron distintas especies. Esto podría explicar porque Francey (1935) reconoció tres especies, mientras que Nee (en prep.) reconoce sólo una, enfatizando la ambigüedad en la variación morfológica de este complejo. De esta manera, los análisis morfométricos proporcionaron una herramienta confiable para evaluar las relaciones entre taxones morfológicamente similares (Pometti *et al.*, 2007). De acuerdo a los resultados de este estudio y a la propuesta de Gentry y Standley (1974), y Nee (en prep.) se puede considerar a *C. pacayense* como sinónimo de *C. guatemalense*. No obstante, para lograr conclusiones definitivas sobre ello es necesario el estudio con otros caracteres, bien pueden ser, moleculares, anatómicos, biológicos, ecológicos y fenológicos, además de los puramente fenotípicos. Sin embargo, tomando en cuenta los resultados de este trabajo, es posible proponer la idea del estatus taxonómico donde se ubica el complejo de especies en por lo menos dos grupos bien definidos que son *C. mexicanum* por un lado y *C. guatemalense* (incluyendo los individuos antes identificados como *C. pacayense*) por otro lado. Además se considera que estos análisis se pueden ampliar a otros grupos de *Cestrum* donde la hibridación o la semejanza morfológica den lugar a un estado taxonómico cuestionable.

## **AGRADECIMIENTOS**

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Sergio Zamudio, Omar Chassin y la Dra. Gabriela Domínguez por la revisión del escrito así como las sugerencias y apreciaciones de los diferentes árbitros que revisaron el manuscrito. Los asesores de mi tesis de maestría, por el apoyo brindado durante mi formación. Así mismo a los curadores de los herbarios MEXU, IEB, TEX, F, MO, por permitir el acceso a los ejemplares. Además, a la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Biología de la UMSNH y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (CVU/Becario): 238201/216639.

## LITERATURA CITADA

- Benítez de Rojas, C. E. y W. G. D'Arcy. 1998. **The genera *Cestrum* and *Sessea* (Solanaceae: Cestreae) in Venezuela.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 273–351.
- Catena, A.; M. M. Ramos y H. M. Trujillo. 2003. **Análisis Multivariado.** Un Manual para investigadores. Biblioteca Nueva, S. L. Madrid. 132 pp.
- Chakravarti, A. K. y D. Chakravati. 1969. **Steroid saponins of some Indian plants.** *Journal of Scientific and Industrial Research* 28, 26.
- Chase, M.; W. S. Knapp, A. V. Cox, J. J. Clarkson, Y. Butsko, J. Joseph, V. Savolainen, y A. S. Parokonny. 2003. **Molecular systematics, GISH and the origin of hybrid taxa in *Nicotiana* (Solanaceae).** *Annals of Botany* 92:107–127.
- Clarkson, J. J.; S. Knapp, V. F. García; R. G. Olmstead; A. R. Leitch, y M. W. Chase. 2004. **Phylogenetic relationships in *Nicotiana* (Solanaceae) inferred from multiple plastid regions.** *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:75–90.
- Crisci, J. y M. F. López-Armengol. 1983. **Introducción a la Teoría y Práctica de la taxonomía numérica.** Organización de Estados Americanos, Washington, D. C. 132 pp.
- D'Arcy, W. G. 1999. **Red-flowered *Cestrum* and red-loving hummingbirds.** pp. 33–43 En **Solanaceae IV: advances in biology and utilization**, (Eds.) M. Nee; D. E. Symon; R. N. Lester, y J. P. Jessop. Kew: Royal Botanic Gardens.
- D'Arcy, W. G. 2001. **Solanaceae.** En: W. D. Stevens, C. Ulloa Ulloa, A. Pool, y O. M. Montiel. **Flora de Nicaragua.** Missouri Botanical Gardens Press. St. Louis Missouri, E. U. A. 2666 pp.
- De Luna, E. y G. Gómez-Velasco. 2008. **Morphometrics and the Identification of *Braunia andrieuxii* and *B. Secunda* (Hedwigiaceae, Bryopsida).** *Systematic Botany* 33 (2): 219–228.
- Dobzhansky, T. 1937. **Genetics and the Origin of Species.** New York: Columbia University Press.
- Duperon, R.; M. Thiersault y P. Duperon. 1983. **Sterol compounds in leaves of plants of the Solanaceae family: predominance of glycosidic forms in the *Solanum* genus.** C. R. Séances Acad. Sci., ser. 3,296. (C.A. 99: 102285h).
- Francey, P. 1935. **Monographie du genere *Cestrum* L.** *Candollea* 6: 46-398.
- Francey, P. 1936. **Monographie du genere *Cestrum* L., parte II.** *Candollea* 7: 1-132.

- García-Zambrano, E. A.; A. Gutiérrez-Díaz; G. E. Salinas-García; E. Cárdenas-Cerda; R. E. Vázquez-Alvarado; F. Zavala-García y J. Martínez de la Cerda. 2006. **Clasificación y estimación de la diversidad genética de Nopal *Opuntia* spp en base a descriptores fenotípicos y marcadores genético moleculares.** *Revista Internacional de Botánica experimental* 75: 125-135.
- Garza, G. J. 1995. **Análisis de la información mercadológica.** Ed. Alhambra Mexicana, 70 pp.
- Gentry, Jr., J. L. y P. Standley. 1974. **Solanaceae:** En: Gentry, Jr., J. L. y P.C. Standley, (Eds.), **Flora of Guatemala - Part X, Numbers 1 and 2.** *Fieldiana, Botany* 24(10/1-2): 1-151.
- González, D. A. A. 2001. **Osteología comparada del aparato branquial en especies del género *Chirostoma* Swainson (*Pisces: Atherinopsidae*).** Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México D. F. 78 pp.
- González, D. A. A.; E. Díaz; M. Soria y R. Rodiles. 2005. **Análisis morfométrico de los peces del grupo Labiales, género *Profundulus* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), en Chiapas, México.** *Anales del Instituto de Biología* 76 (001): 55-61.
- Grajales G. T. 2000. **Análisis Discriminante.** <http://tgrajales.net/estdiscriminante.pdf> (Accesado en Febrero de 2009)
- Grant, V. 1989. **Especiación vegetal.** Limusa. México, D. F. 587 pp.
- Halim, A. F.; R. Collins; P. Berigare M. S. 1971. **Isolation and characterization of the alkaloids of *Cestrum nocturnum* and *Cestrum diurnum*.** Analysis of the essential oil of *Comptonia peregrina*. *Planta Medica* 20, 24.
- Henderson, A. y E. Ferreira. 2002. **A Morphometric Study of *Synechanthus* (Palmae).** *Systematic Botany* 27(4): 693-702.
- Hughes, M. R. y T. A. McCain, 1977 **Presence of 1,25-dihydroxyvitamin D<sub>3</sub>glycoside in the carcinogenic plant *Cestrum diurnum*.** *Nature* (London) 268, 347.
- Hull, D. L. 1976. **Are species really individuals?,** *Systematic Zoology* 25: 174–191.
- Janovec, J. P. y J. S. Harrison. 2002. **A Morphological Analysis of the *Compsoeura sprucei* Complex (Myristicaceae), with a New Combination for the Central American Species *Compsoeura mexicana*.** *Systematic Botany* 27 (4): 662-673.
- Joly, S. y A. Bruneau. 2007. **Delimiting Species Boundaries in *Rosa* Sect. *Cinnamomeae* (Rosaceae) in Eastern North America.** *Systematic Botany* 32(4): 819–836.
- Karaway, M. S. y A. M. Rizk. 1971. **Phytochemical investigation of certain *Cestrum* species. General anlysis, lipids, and triterpenoids.** *Planta Medica* 20, 363.

- Marshall, J. A. 1999. **Molecular systematics of *Solanum* section *Lycopersicum*: nuclear ITS rDNA sequences**. Thesis of Ph. D. Department of School of Biosciences, Nottingham University, University Park, Nottingham, U.K.
- Mayr, E. 1942 **Systematics and the Origin of Species**. New York: Columbia University Press.
- Microsoft Office **Excel** 2003. Microsoft Corporation.
- Miller, J. S. y D. L. Venable. 2003. **Floral Morphometrics and the Evolution of Sexual Dimorphism in *Lycium* (Solanaceae)**. *Evolution* 57 (1): 74-86.
- Montero-Castro, J. C.; A. Delgado-Salinas; E. De Luna y L. E. Eguiarte. 2006. **Phylogenetic Analysis of *Cestrum* Section *Habrothamnus* (Solanaceae) Based on Plastid and Nuclear DNA Sequences**. *Systematic Botany* 31(4): 843–850.
- Nee, M. 1986. **Solanaceae I. Flora de Veracruz** INIREB, Xalapa, México. 49: 1-191.
- Nee, M. 2001. **An overview of *Cestrum***. pp. 109-136. En: **Solanaceae V: advances in taxonomy and utilization**. R. G. van de Berg, G. W. M. Barendse, G. M. van der Weerden, y C. Mariano (eds.). Nijmegen University Press.
- Nee, M. en prep. **Nomenclatural synopsis of genus *Cestrum***. Distribuido por el autor. New York, E. U. A. 73 pp.
- Olmstead, R. G. y J. D. Palmer. 1992. **A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and character evolution**. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 346–360.
- Olmstead, R. G.; J. A. Sweere; R. E. Spangler; L. Bohs, y J. D. Palmer. 1999. **Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA**. pp. 111–137 En **Solanaceae IV: advances in biology and utilization**, (Eds.) M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester, and J. P. Jessop. Kew: Royal Botanical Gardens.
- Ortega, P. R. Nopal tunero, T Cervantes-S (Ed.). 1978. **Recursos genéticos disponibles a México**. Sociedad Mexicana de Fitomejoramiento, A. C. Chapingo, México. 37 pp.
- Otieno, D. F.; K. Balkwill, y A. J. Paton. 2006. **A multivariate analysis of morphological variation in the *Hemizygia bracteosa* complex (Lamiaceae, Ocimeae)**. *Plant Systematic and Evolution* 261: 19–38.
- Pometti, C. L.; A. M. Cialdella, J. C. Vilardi, y B. O. Saidman. 2007. **Morphometric analysis of varieties of *Acacia caven*: (Leguminosae, Mimosoideae): Taxonomic inferences in the context of other Argentinean species**. *Systematic and Evolution* 264: 239–249.
- Raymúndez, M. B.; N. Xena de Enrech y M. Escala. 2000. **Estudios morfoanatómicos foliares en especies del género *Hymenocallis* Salisb. (Amaryllidaceae) presentes en**

**Venezuela: Relación entre los caracteres morfoanatómicos foliares y el ambiente en el que se desarrollan las plantas.** *Acta Botánica Venezuelica* 23(1): 69-87.

Raymúndez, M. B.; N. M. Escala y Xena de Enrech. 2005. **Morfoanatomía foliar como herramienta para la delimitación de especies del género *Hymenocallis* Salisb. (Amaryllidaceae) presentes en Venezuela.** *Acta Botanica Venezuelica* 28 (2): 301-320.

Ripperberger, H. y K. Schreiber, 1981. **The Alkaloids, Chemistry and Physiology.** New York, Academic Press.

Santiago-Valentín, E. y R. G. Olmstead. 2003. **Phylogenetics of the Antillean Goetzeoideae (Solanaceae) and their relationships within the Solanaceae based on chloroplast and ITS DNA sequence data.** *Systematic Botany* 28: 452–460.

SAS Institute Incorporated. 2005 **JMP** version 6.01; Cary, NC.

Sealy, J. R. 1954. **Review of the genus *Hymenocallis*.** *Kew Bulletin* 2: 201-240.

Shapiro S. S; M. B Wilk y H. J Chen. 1968. **A comparative study of various tests for normality.** *Journal of American Statistic Association* 63: 1343-1372.

Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. **Numerical Taxonomy.** The principles and practice of numerical clasification. Freeman San Francisco. 573pp.

Sokal, R. R. y C. D. Michener. 1958. **A statistical method for evaluating systematic relationships.** *University Kansas Science Bulletin* 38: 1409-1438.

Soria, B. M. 1999. **Morfometría comparada del aparato mandibular en las especies de *Chiostoma* del Lago de Pátzcuaro, Michoacán.** Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México D. F. 88 pp.

Traub, H.P. 1962. **Key to the subgenera, alliances and species of *Hymenocallis*.** *Plant Life* 18: 55-69.

Ward, J. H. Jr. 1963. **Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function.** *Journal of the American Statistical Association* 58 (30): 236 -24.

**Apéndice I.** Especímenes incluidos en el análisis morfométrico de poblaciones de *Cestrum*. Se indica la especie, el País, Estado o Departamento, colector, número de colecta, fecha de colecta y herbario donde se encuentra depositado.

*C. guatemalense*, Guatemala , Atilán, Burch, D., 5556, 5558, 20/11/1971, (F), (MO); **Chichoy**, Williams, L. O., 15314, 27/01/1949, (F); **El Progreso**, Steyermark, J. A., 43097, 21/01/1942, (F); **Jalapa**, Steyermark, J. A., 32897, 07/12/1939, (F); **Sololá**, Antonio Molina

R., 24996, 29/11/1969, (F), (MO); Williams, L. O., 25398, 07/12/1963, 27353, 05/01/1965, 27363, 05/01/1965, 41732, 24/12/1972, (F); **Chaucol**, Nelson, E. W., 3645, 2/1/1896, (F); **Chimaltenango**, Standley P. C., 58736, 58784, 04/12/1938, 58789, 05/12/1938, 61067, 26/12/1938, 61094, 26/12/1938, (F); **Guatemala**, Ignacio Aguilar, 666, (F); **Quetzaltenango**, Williams, L. O., 25541, 09/12/1963, (F); Molina R. A., 16607, 23/01/1966, 30203, 10/01/1974, (F); Standley P. C., 66309, 66360, 22/02/1939, 84224, 84345, 85746, 85841, 21/01/1941, (F); **Sacatepequez**, Standley P. C., 65060, 11/02/1939, (F); Molina R. A., 21015, 13/11/1967, (F); **San Juan Ixcoy**, Antonio Molina R., 21317, 18/11/1976, (F); **Sta. Helena**, J R Johnston, 403, 12/05/1936, (F); **Totonicapán**, Molina R. A., 15914, 21/11/1965, (F); Williams, L. O., 22920, 13/12/1962, 41442, 20/12/1972 (F); Standley P. C., 84042, 19/01/1941, (F); Davidson, C, 3319, 59/10/1975, (F), (MO); Véliz, M., 8676, 15/05/1996, (MEXU); 8736, 26/04/2000, (F); Antonio Molina R., 15928, 21/11/1965, (F); Williams, L. O., 23153, 16/12/1962, (MO); Standley P. C., 62656, 62717, 84506, 84132, 14/01/1939, (F); **San Marcos**, Plowman, T. C., 3038, 3039, 11/03/1971, (F); Williams, L. O., 27014, 27044, 02/01/1965, (F); Gallardo N., M. Vázquez y R. Luarca, 9014, 31/05/1996, (MEXU); **Volcán de Agua**, M. Véliz, 93.2563, 17/01/1993, (MEXU); J R Johnston, 197, 11/12/1936, (F); **México, San Cristóbal de las Casas**, Robert M. Laughlin, 2219, 30/09/1966, (MEXU); E. Martínez, 2831, 27/03/1939, (MEXU); Méndez G. A., 8744, 11/01/1986, 8848, 15/02/1986 (MEXU); Martínez S. E., 14212, 21/10/1985, 19275, 22/11/1986, (MEXU); Breedlove D. E., 41743, 22/11/1976, (MEXU).

*C. pacayense*, **El Salvador, Santa Ana**, Carlson, M. C., 712, 19/02/1946, (F); John M. Tucker, 1231, 14/04/1942, (F); Allen, P. H., 6876, 26/04/1958, (F); **Sonsonate**, Paul H. Allen, 7080, 06/11/1958, (F); **Guatemala**, Standley P. C., 58403, 30/11/1938, (F); Standley P. C., 58437, 01/12/1938, 80656, 80673, 80711, 20/12/1940, (F); **Pacaya**, Standley P. C., 80528, 20/12/1940, (F); Molina R. A., 27648, 28/09/1972, (MEXU); **Totonicapán**, Molina R. A., 16402, 23/01/1966, (MEXU); **Acatenango**, Castillo, J. J., 2062, 27/11/1993, (F); **Chimaltenango**, Louis O. Williams, 41794, 25/12/1972, (MO); Standley P. C., 57780, 22/11/1938, 60070, 15/12/1938, 61777, 03/01/1939, (F); 80237, 80248, 80279, 16/12/1940, (F); **El Progreso**, Steyermark, J. A., 43649, 07/02/1942, (F); **Quetzaltenango**, Standley P. C., 65370, 17/02/1939, 67336, 67340, 04/03/1939, 67565, 67583, 06/03/1939, 67915, 08/03/1939, 85961, 03/02/1941, (F); Willis A. Egler, 412, 19/12/1963, (F); Steyermark, J. A., 33973,

12/02/1940, 83437, 15/01/1941 83618, 16/01/1941, 83945, 18/01/1941, 84992, 27/01/1941, 85035, 27/01/1941, 85877, 85981, 03/02/1941, (F); **Quiché**, José Ignacio Aguilar, 919, 1942, (F); **San Juan Ostuncalco**, Antonio Molina R., 16628, 12/01/1966, (F); **San Marcos**, Williams, L. O., 25659, 25823, 18/12/1963, (F); Steyermark, J. A., 35863, 16/02/1940, 36168, 36236, 20/02/1940, (F); Standley P. C., 68639, 15/04/1939, (F); **Sololá**, Williams, L. O., 23199, 17/12/1962, (F); Davidson, C, 3312, 29/10/1975, (F), (MO); Williams, L. O., 23172, 17/12/1962, (F); Molina R. A., 24996, 29/11/1969, (F), (MO); Steyermark, J. A., 46868, 46892, 47020, 05/06/1942, (F); Standley P. C., 62347, 11/01/1939, (F); **Totonicapán**, Hawkes, J. G., J. P. Hjerting y R. N. Lester, 1829, 07/11/1958, (F); **Honduras, El Merendón**, Molina R. A., 31307, 17/01/1976, (F), (MO); **Mozarán**, Morton, C. V., 7469, 25/03/1951, (F); Antonio Molina R., 7700, 17/03/1957, (F); Louis O. Williams, 17463, 24/03/1951, (F); **Ocotepeque**, Mejía Darío, 393, 24/03/1993, (MO); **San Juancito**, Louis O. Williams, 17430, 22/03/1951, (F); **Tegucigalpa**, Carlos Soto, 203, 29/02/1980, (MO); **México, Chiapas**, Matuda, E., 2901, 30/03/1939, (F); Breedlove D. E., 41743, 22/02/1940, (MO); Miller, J. S., 2635, 03/05/1987, (MEXU), (MO); Matuda, E., 2831, 27/03/1939, (F); **Unión Juárez**, Ventura, E. y E. López, 4917, 19/11/1987, (F).

**C. mexicanum**, **México, Chamula**, Breedlove D. E., 7847, 12/12/1964, (F); **Oxchuc**, Chamé, A. y M de J. Gutiérrez, 534, 19/10/1994, (MEXU); **San Andrés Larrainzar**, Nee M., 32321, 22/12/1985, (MEXU); **San Cristóbal de las Casas**, Alush Méndez Ton. 8656, 05/01/1986, (MEXU); Breedlove D. E., 55613, 17/11/1981, (MO); Carmelino Santíz Ruíz, 543, 12/01/1988, (MO); Carlson, M. C., 2398, 28/01/1952, (MEXU); F. Miranda, 4979, 20/12/1948, (MEXU); Breedlove D. E., 12897, 10/10/1965, (MEXU); 22049, 8/11/1871, (MO); Schwabe, W., sn, 10/11/1978, (MEXU); Méndez T. A., 7942, 25/10/1984, 7984, 25/09/1984, 9457, 15/11/1986, (MEXU); 9483, 15/11/1986, (MEXU), (MO); Breedlove D. E., 14163, 07/11/1965, (F); 22941, 30/11/1971, (MEXU); 23004, 05/12/1971, (MEXU), (MO); 14163, 07/11/1965, (TEX); Alush Méndez, 8656, 05/01/1986, (TEX); Alonso Méndez, 7984, 25/09/1984, (TEX); Méndez T. A., 9457, 15/11/1986, (MEXU), (MO); 1976, 30/01/1967, (F); **Tenejapa**, Méndez T. A., 5087, 16/11/1982, (MEXU); 461, 05/01/1966, 577, 12/01/1966, 844, 14/04/1966, 1976, 30/01/1967, (F); **Zinacatán**, Breedlove D. E., 55568, 16/11/1981, (MEXU).

## Cuadros y figuras

Cuadro 1 Ejemplares Tipo.

Especie	Categoría	Depositado
<i>C. guatemalense</i> Francey	Sintipo	Candollea 6: 98 1935 (MEXU)
<i>C. mexicanum</i> Francey	Isotipo	Candollea 6: 174 1935 (MO)
<i>C. pacayense</i> Francey	Isotipo	Candollea 6: 174 1935 (MO)

Cuadro 2. Variables cualitativas y cuantitativas tomadas de los ejemplares de herbario.

Caracteres	Abreviación	Estados de carácter
<b>Cualitativos (abreviación)</b>		
Hábito	(H)	0=arbusto, 1=árbol
Forma de la hoja	(FH)	0=elíptica, 1=lanceolada, 2=ovado-lanceolada
Forma del ápice	(FA)	0=acuminado
Forma de la base de la hoja	(FBH)	0=atenuado, 1=sub-redondeado
Tricomos en la hoja	(TH)	0=glabro, 1=pelo multicelular
*Posición de los tricomas en la lámina foliar	(PT)	0=pelo multicelular nervadura principal envés, 1=pelo multicelular nervadura principal haz, 2=pelo multicelular nervadura principal haz y toda la lámina envés, 3=pelo multicelular en nervaduras haz y envés, 4=pelo multicelular toda la hoja haz y envés
Color de las Flores	(CFL)	0=amarillo, 1=anaranjada, 2=púrpura
Tricomos en el cáliz	(TC)	0=glabro, 1=pelo multicelular
Tricomos en el interior de la corola	(TCO)	0=glabro, 1=pelo multicelular
<b>Cuantitativos (abreviación)</b>		
Longitud de la hoja	(LH)	(mm)
Ancho de la hoja	(AH)	(mm)
Longitud de la base a lo ancho de la hoja	(LBH)	(mm)
Longitud del peciolo	(LP)	(mm)
Número de nervaduras en la hoja	(NNH)	Número total
Longitud de la inflorescencia	(LI)	(mm)
Longitud del pedicelo	(LPD)	(mm)
Longitud del cáliz	(LC)	(mm)
Longitud de los lóbulos del cáliz	(LLC)	(mm)
Diámetro del cáliz	(DCA)	(mm)
Longitud del tubo de la corola	(LTC)	(mm)
Diámetro de la corola	(DCO)	(mm)
Longitud de los Lóbulos de la corola	(LLC)	(mm)
Ancho de los lóbulos de la corola	(ALC)	(mm)
Ancho del pliegue del lóbulo de la corola	(APC)	(mm)

Unión de las nervaduras en la corola	(UNC)	(mm)
Adnación de los filamentos	(AF)	(mm)
Longitud del filamento	(LFI)	(mm)
Ancho de la antera	(AA)	(mm)
Longitud de la antera	(LA)	(mm)
Longitud en el ovario	(LO)	(mm)
Longitud del estilo	(LE)	(mm)
Longitud del estigma	(LES)	(mm)
Ancho del estigma	(AES)	(mm)

Cuadro 3. Datos promedio de las variables morfométricas. (EE) Error Estándar, (M) Media, (LC) Límites de confianza. Se incluye la prueba de normalidad de Shapiro-Wilks en términos de probabilidad.

Variables	EE	M	LC	P<W
LH	1.96	83.49	79.61-79.61	<b>0.8923</b>
AH	0.72	30.45	31.89-29.02	0.0852
LBH	0.90	31.29	33.08-29.50	0.0528
LP	0.41	14.53	15.35-13.71	0.0902
LI	1.08	51.36	53.51-49.21	0.3903
LPD	2.41	2.58	0.08-2.74	0.0015
LC	0.10	3.83	4.02-3.64	0.0264
LLC	0.02	0.52	0.56-0.47	0.0007
DCA	0.04	1.86	1.95-1.77	0.0258
LTC	0.20	14.73	15.13-14.34	0.3376
DCO	0.05	2.80	2.90-2.70	0.1550
LLC	0.08	3.76	3.93-3.60	0.2355
ALC	0.06	2.87	2.99-2.75	<b>0.6741</b>
APC	0.03	0.92	0.97-0.87	0.0001
UNC	0.18	5.57	5.92-5.22	0.4564
AF	0.21	10.50	10.93-10.08	<b>0.7139</b>
LFI	0.14	3.26	3.54-2.99	0.0018
AA	0.01	0.89	0.92-0.86	0.0002
LA	0.02	1.25	1.29-1.21	0.0001
LO	0.03	1.33	1.39-1.28	0.0369
LE	0.18	13.27	13.63-12.92	0.3556
LES	0.02	0.78	0.82-0.75	0.0114
AES	0.03	1.09	1.14-1.03	0.0182

Cuadro 4. Eigenvectores obtenidos del Análisis de Componentes Principales de las tres especies de *Cestrum*, las medidas más importantes se marcan en negritas.

Caracteres Florales	CPI	CPII	CPIII
Eigen Valores	3.7173	1.1461	1.0492
Porcentaje	46.4668	14.3263	13.1145
Porcentaje acumulado	46.4668	60.7932	73.9076
<b>Vectores</b>			
Longitud de hoja	0.00977	<b>0.85455</b>	0.1784
Tricomas en la hoja	<b>0.42596</b>	-0.1389	-0.16878
Longitud del cáliz	<b>0.41495</b>	0.17161	-0.10185
Longitud lóbulos del cáliz	<b>0.30634</b>	-0.12703	<b>-0.49772</b>
Diámetro del cáliz	<b>0.46009</b>	0.04575	-0.03673
Diámetro de la corola	<b>0.39731</b>	0.29799	0.14374
Adnación del filamento	<b>-0.39332</b>	0.1876	-0.23997
Ancho de la antera	0.16792	-0.28069	<b>0.77588</b>

Cuadro 5. Resumen de la clasificación producto del análisis discriminante para los individuos de *C. guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense*, de acuerdo a la localidad geográfica. Los valores son el número de casos correctamente clasificados.

	<i>C. Guatemalense-G</i>	<i>C. guatemalense_Ch</i>	<i>C. mexicanum_Ch</i>	<i>C. pacayense_Ch</i>	<i>C. pacayense_ES</i>	<i>C. pacayense_G</i>	<i>C. pacayense_H</i>	Total correctas
<i>C. guatemalense-G</i>	20	1	2	2	2	0	0	20/27
<i>C. guatemalense_Ch</i>	0	2	0	1	0	0	0	2/3
<i>C. mexicanum_Ch</i>	0	0	22	0	0	0	0	22/22
<i>C. pacayense_Ch</i>	0	0	0	1	0	0	0	1/1
<i>C. pacayense_ES</i>	0	0	0	0	2	0	0	2/2
<i>C. pacayense_G</i>	0	1	0	1	9	20	3	20/34
<i>C. pacayense_H</i>	0	0	0	0	0	0	1	1/1

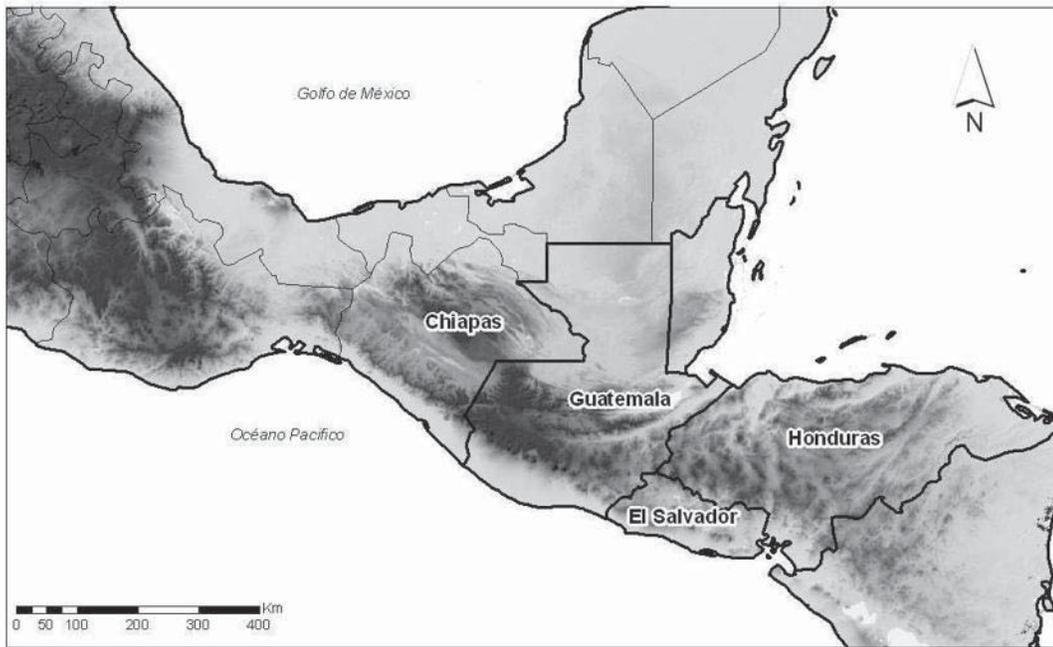


Figura 1. Rango geográfico de distribución del complejo *Cestrum guatemalense*.

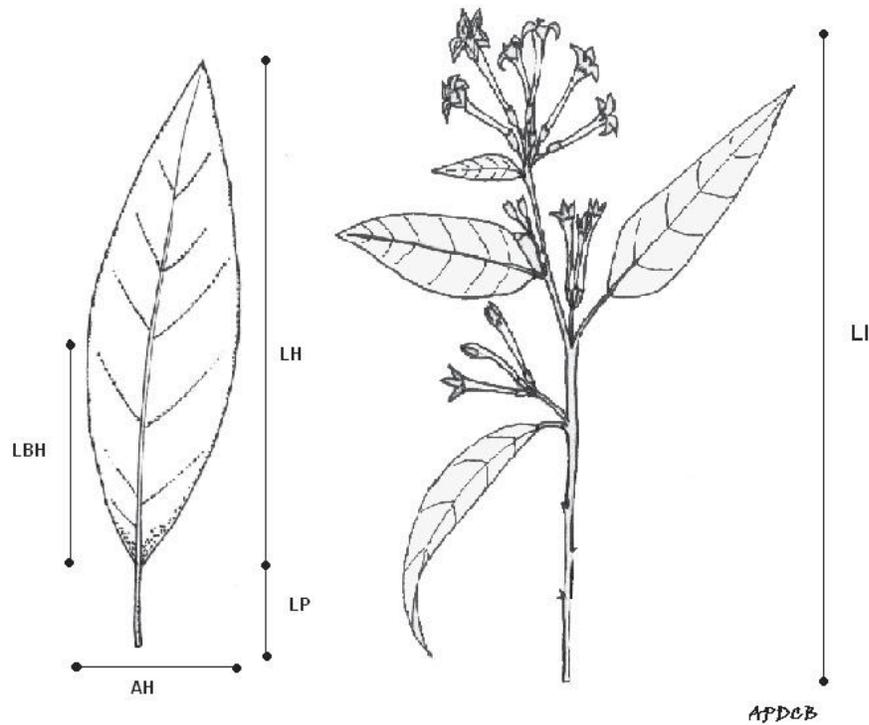


Figura 2. Detalle de los caracteres medidos en la hoja y en la inflorescencia de *Cestrum*: (LH) longitud de la hoja; (LP) longitud del pecíolo; (AH) ancho de la hoja; (LBH) longitud de la base a lo ancho de la hoja; (LI) longitud de la inflorescencia.

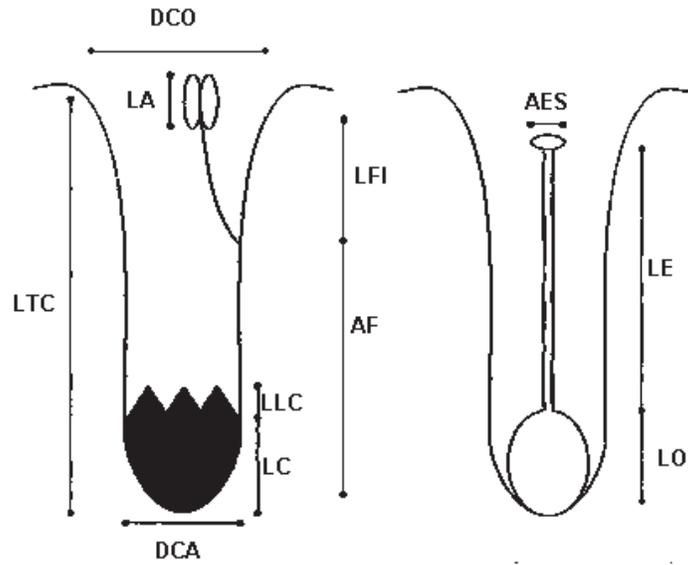


Figura 3. Medidas utilizadas en caracteres florales de *Cestrum* (tomado y modificado de Miller y Venable, 2003).

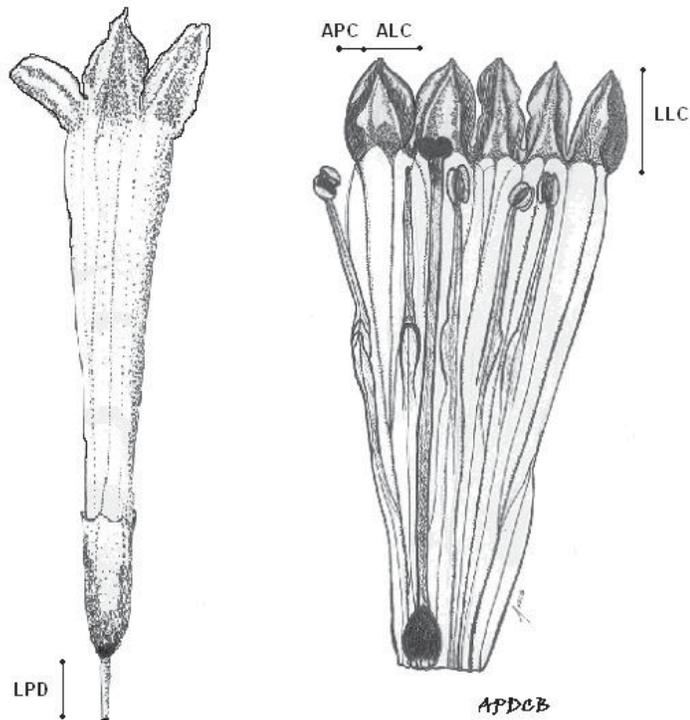


Figura 4. Caracteres florales que se agregaron a las mediciones en la especies de *Cestrum*: (LLC) longitud de los lóbulos de la corola; (ALC) ancho de los lóbulos de la corola; (APC) ancho del pliegue de los lóbulos de la corola; (LPD) longitud del pedicelo.

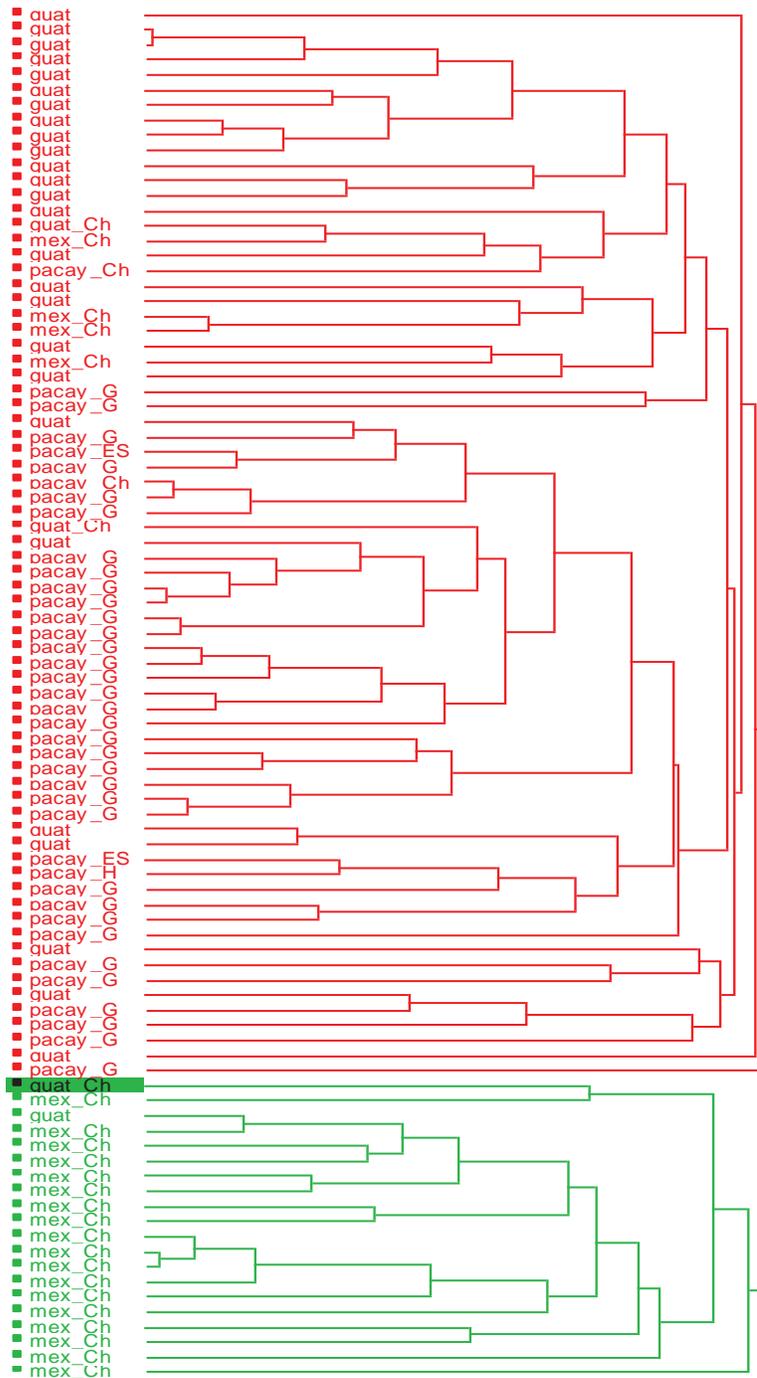


Figura 5. Dendrograma producto del método UPGMA con datos estandarizados de los individuos de *C. guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense*.





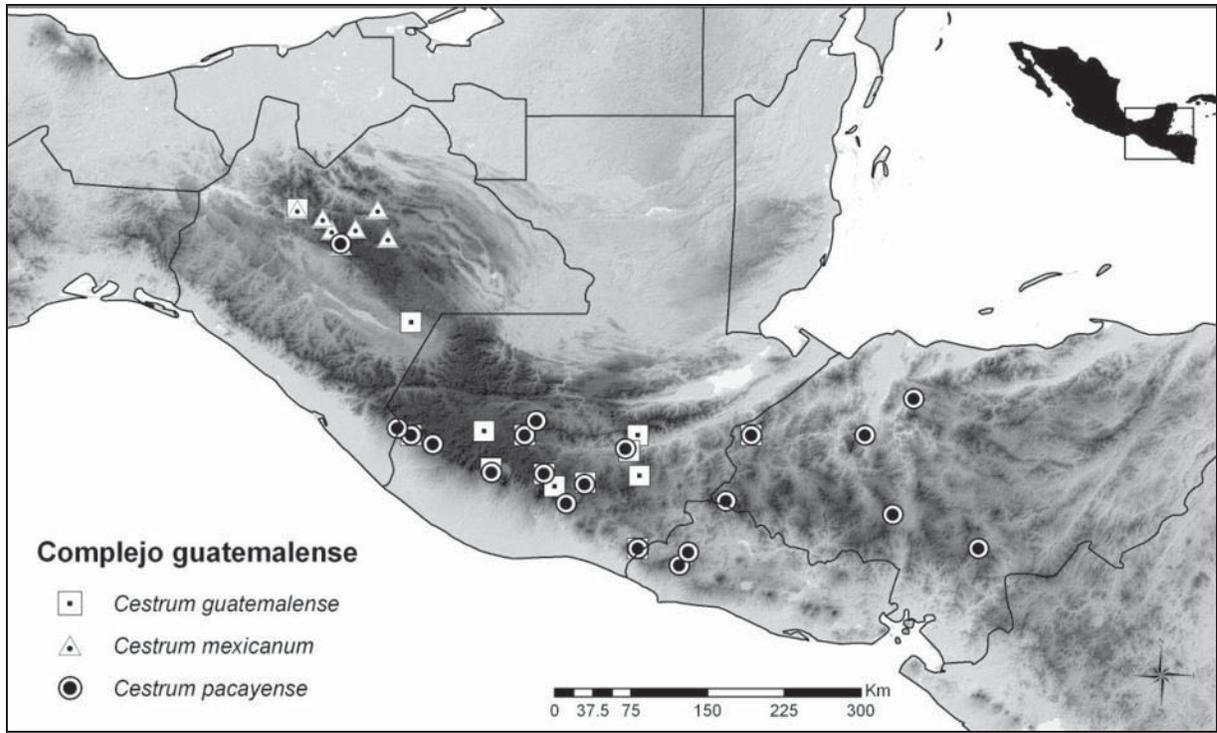
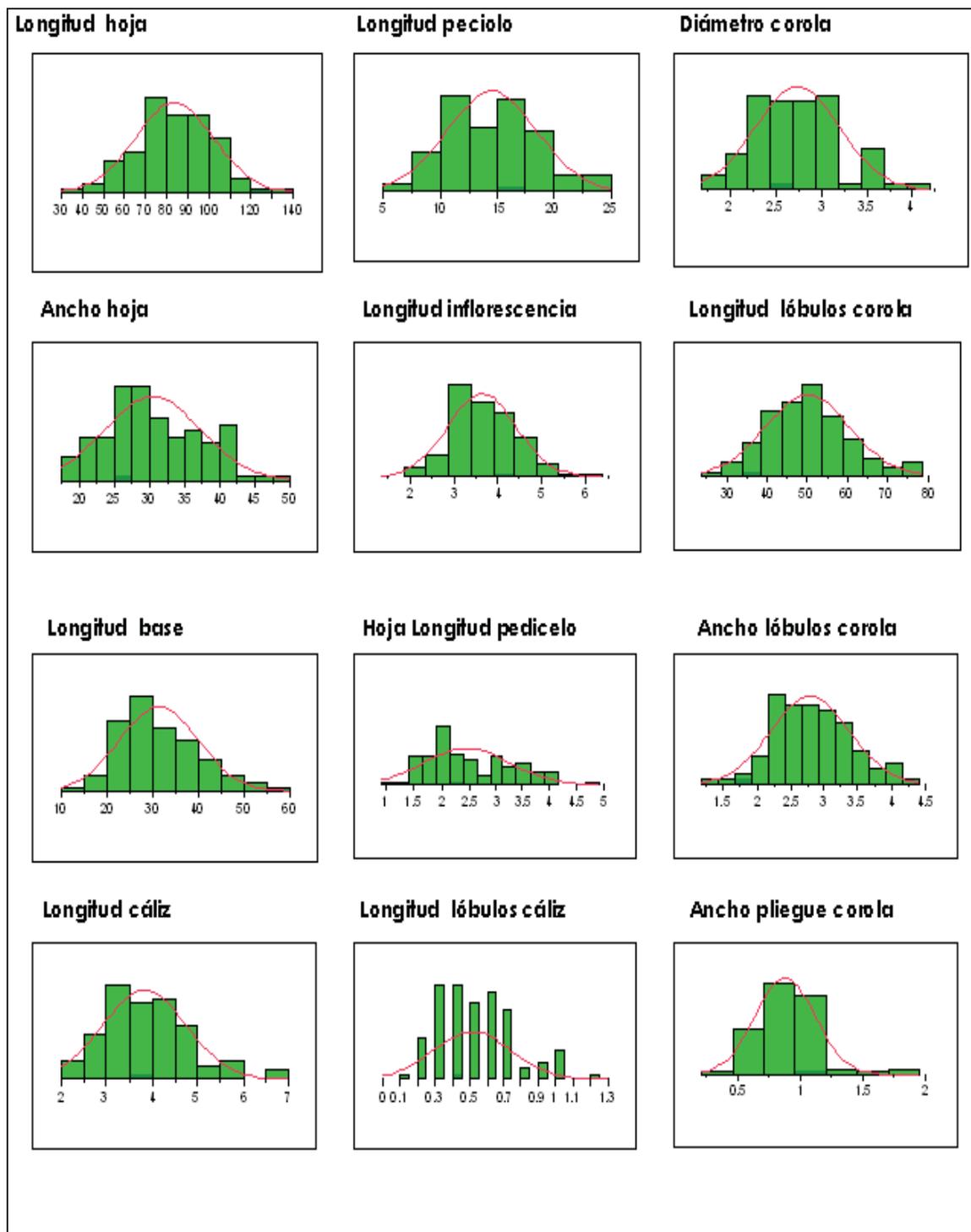
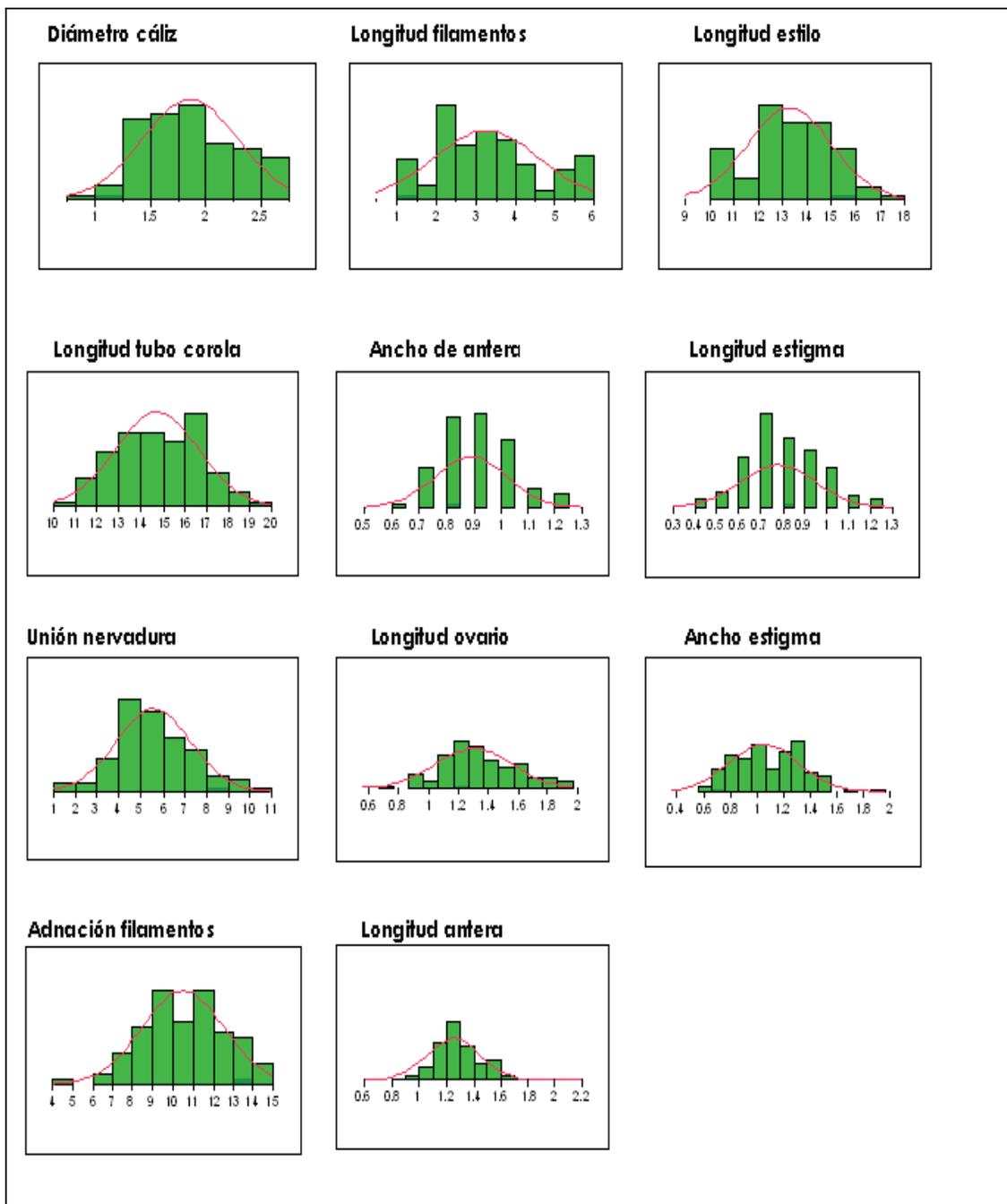


Figura 9. Distribución de las especies de *Cestrum*, de acuerdo con las localidades de colecta de los ejemplares de herbario.

**ANEXO I.** Distribución de frecuencias de los caracteres morfométricos de la planta. Se incluye tendencia normal.



ANEXO I. Continuación.



**ANEXO II.** Resultado del análisis discriminante predice con un valor alto en función de la morfometría de cada individuo a cuál grupo es más parecido.

Row	Actual	SqDist(Actual)	Prob(Actual)	-Log(Prob)	Plot -Log(Prob)	Predicted	Prob(Pred)	Others
1	guat	18.76624	0.0415	3.183		* guat	0.8590	
2	guat	1.67770	0.9120	0.92		guat	0.9120	
3	guat	7.64850	0.9351	0.067		guat	0.9351	
4	guat	5.96696	0.4429	0.814		guat	0.4429	pacay_ES 0.36 pacay_G 0.15
5	guat	4.03858	0.8633	0.147		guat	0.8633	guat_Ch 0.11
6	guat	9.74119	0.9230	0.080		guat	0.9230	
7	guat_Ch	1.98642	0.8841	0.123		guat_Ch	0.8841	
8	guat_Ch	4.51087	0.9808	0.019		guat_Ch	0.9808	
9	guat	6.02368	0.9222	0.081		guat	0.9222	
10	guat	5.10867	0.8062	0.215		guat	0.8062	mex_Ch 0.12
11	guat	6.89975	0.2986	1.209		guat	0.2986	pacay_Ch 0.25 pacay_ES 0.19 pacay_G 0.23
12	guat	13.78712	0.8732	0.136		guat	0.8732	mex_Ch 0.11
13	guat	9.07525	0.0656	2.724		* pacay_ES	0.4680	pacay_Ch 0.11 pacay_G 0.35
14	guat	3.97185	0.5258	0.643		guat	0.5258	pacay_Ch 0.34
15	guat	11.16933	0.6095	0.495		guat	0.6095	pacay_Ch 0.29
16	guat	6.90207	0.9799	0.020		guat	0.9799	
17	guat	2.95305	0.7664	0.266		guat	0.7664	pacay_Ch 0.13
18	guat	5.84963	0.9756	0.025		guat	0.9756	
19	guat	8.23266	0.9517	0.049		guat	0.9517	
20	guat	13.51218	0.1197	2.123		* mex_Ch	0.5598	guat_Ch 0.25
21	guat	5.94613	0.9503	0.051		guat	0.9503	
22	guat_Ch	3.76585	0.3541	1.038		* pacay_Ch	0.4566	
23	guat	3.71621	0.9781	0.022		guat	0.9781	
24	guat	13.63819	0.0039	5.558		* pacay_ES	0.5017	pacay_G 0.34
25	guat	10.20845	0.0906	2.402		* mex_Ch	0.9070	
26	guat	10.58054	0.4110	0.889		guat	0.4110	guat_Ch 0.22 mex_Ch 0.36
27	guat	11.03299	0.1855	1.685		* guat_Ch	0.7569	
28	guat	15.93316	0.3515	1.046		* pacay_Ch	0.6388	
29	guat	9.38594	0.9700	0.030		guat	0.9700	
30	guat	9.97486	0.4210	0.865		guat	0.4210	pacay_Ch 0.36 pacay_G 0.13
31	mex_Ch	13.23006	0.9503	0.051		mex_Ch	0.9503	
32	mex_Ch	3.77144	0.9932	0.046		mex_Ch	0.9932	
33	mex_Ch	12.52217	0.9550	0.067		mex_Ch	0.9550	
34	mex_Ch	5.54516	0.9311	0.071		mex_Ch	0.9311	
35	mex_Ch	1.87195	0.9981	0.002		mex_Ch	0.9981	
36	mex_Ch	5.48348	0.9920	0.008		mex_Ch	0.9920	
37	mex_Ch	7.86263	0.9991	0.001		mex_Ch	0.9991	
38	mex_Ch	3.18678	0.9979	0.002		mex_Ch	0.9979	
39	mex_Ch	6.08579	0.9971	0.003		mex_Ch	0.9971	
40	mex_Ch	2.49383	0.9980	0.002		mex_Ch	0.9980	
41	mex_Ch	2.72128	0.9980	0.002		mex_Ch	0.9980	
42	mex_Ch	5.91757	0.9466	0.055		mex_Ch	0.9466	
43	mex_Ch	5.10817	0.9989	0.001		mex_Ch	0.9989	
44	mex_Ch	3.52183	0.9989	0.001		mex_Ch	0.9989	
45	mex_Ch	3.38360	0.9974	0.003		mex_Ch	0.9974	
46	mex_Ch	15.43389	0.9994	0.001		mex_Ch	0.9994	
47	mex_Ch	4.22357	0.9996	0.000		mex_Ch	0.9996	

ANEXO II Continuación

Row	Actual	SqDist(Actual)	Prob(Actual)	-Log(Prob)	Plot -Log(Prob)	Predicted	Prob(Pred)	Others
48	mex_Ch	7.58077	0.9654	0.035		mex_Ch	0.9654	
49	mex_Ch	3.15304	0.8356	0.180		mex_Ch	0.8356	
50	mex_Ch	9.95665	0.9997	0.000		mex_Ch	0.9997	
51	mex_Ch	8.48297	1.0000	0.000		mex_Ch	1.0000	
52	mex_Ch	2.67732	0.9702	0.030		mex_Ch	0.9702	
53	pacay_G	2.30419	0.7446	0.295		pacay_G	0.7446	
54	pacay_ES	3.39613	0.5662	0.569		pacay_ES	0.5662	
55	pacay_G	7.12935	0.1235	2.091		pacay_Ch	0.4374	
56	pacay_G	7.25603	0.4990	0.695		pacay_G	0.4990	
57	pacay_G	3.70375	0.8210	0.197		pacay_G	0.8210	
58	pacay_Ch	7.86946	0.0242	3.723		pacay_G	0.5130	
59	pacay_ES	3.39613	0.5617	0.577		pacay_ES	0.5617	
60	pacay_G	1.49892	0.6374	0.450		pacay_G	0.6374	
61	pacay_G	3.27059	0.7958	0.228		pacay_G	0.7958	
62	pacay_G	16.34805	0.8960	0.110		pacay_G	0.8960	
63	pacay_G	17.73771	0.5623	0.576		pacay_G	0.5623	
64	pacay_G	4.74647	0.3195	1.141		pacay_ES	0.6372	
65	pacay_G	5.32382	0.5286	0.638		pacay_G	0.5286	
66	pacay_G	3.08261	0.4910	0.711		pacay_G	0.4910	
67	pacay_H	0.00000	0.8771	0.131		pacay_H	0.8771	
68	pacay_Ch	7.86946	0.8681	0.141		pacay_Ch	0.8681	
69	pacay_G	25.93455	0.0001	9.127		guat_Ch	0.9334	
70	pacay_G	4.92404	0.1999	1.610		pacay_ES	0.7512	
71	pacay_G	4.50050	0.5509	0.596		pacay_G	0.5509	
72	pacay_G	5.88928	0.7691	0.263		pacay_G	0.7691	
73	pacay_G	4.59551	0.3545	1.037		pacay_ES	0.6127	
74	pacay_G	2.50370	0.4506	0.797		pacay_G	0.4506	
75	pacay_G	5.05903	0.7976	0.226		pacay_G	0.7976	
76	pacay_G	24.90159	0.4793	0.735		pacay_G	0.4793	
77	pacay_G	7.55779	0.3783	0.972		pacay_H	0.5019	
78	pacay_G	13.63563	0.2965	1.216		pacay_ES	0.6370	
79	pacay_G	5.38227	0.2205	1.512		pacay_ES	0.7721	
80	pacay_G	4.56822	0.3269	1.118		pacay_ES	0.6327	
81	pacay_G	9.14785	0.1107	2.201		pacay_ES	0.7752	
82	pacay_G	5.55577	0.3193	1.141		pacay_ES	0.6650	
83	pacay_G	11.80281	0.0573	2.860		pacay_H	0.9179	
84	pacay_G	10.59204	0.0171	4.066		pacay_H	0.9734	
85	pacay_G	4.44219	0.6138	0.488		pacay_H	0.6138	
86	pacay_G	5.56929	0.7556	0.280		pacay_G	0.7556	
87	pacay_G	1.91967	0.5053	0.683		pacay_G	0.5053	
88	pacay_G	19.44052	0.7645	0.269		pacay_G	0.7645	
89	pacay_G	2.76356	0.4563	0.785		pacay_G	0.4563	
90	pacay_G	12.97205	0.4401	0.821		pacay_ES	0.4563	
91	pacay_G	7.19150	0.6672	0.405		pacay_G	0.6672	

## CAPÍTULO III

### Delimitación de *Cestrum mexicanum* por el método cladístico

**RESUMEN.** En este estudio se realizó un análisis filogenético del complejo *Cestrum guatemalense* con base en 14 caracteres morfológicos con la finalidad de poner a prueba las agrupaciones de las especies del complejo sugeridas por el análisis multivariado. El único clado resuelto por el análisis es el formado por los ejemplares identificados como *C. mexicanum*, apoyando lo encontrado con el análisis multivariado. Los caracteres más relevantes que separaron a *C. mexicanum* del resto de los taxones fue la forma de la hoja y adnación de los filamentos.

### INTRODUCCION

El género *Cestrum* L. de la familia Solanaceae comprende alrededor de 175 especies (D'Arcy, 2001). Es un género que sólo se distribuye de manera natural en América, sin embargo, algunas especies se han naturalizado alrededor del mundo (Benítez y D'Arcy 1998). Las especies de *Cestrum* son árboles o arbustos que se encuentran en bosques húmedos, generalmente en bosques de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y bosque de *Cupressus*. Se reconocen por la presencia de hojas simples de olor desagradable, acompañadas generalmente de hojas estipulares, las inflorescencias son axilares, paniculadas, racimosas o axilares, con flores tubulares, los frutos son bayas subglobosas con semillas prismáticas (Francey, 1935, 1936; Gentry y Standley, 1974; Montero-Castro *et al.*, 2006).

El género *Cestrum* está clasificado en la tribu Cestrae (Benítez y D'Arcy, 1998), de la subfamilia Cestroidae (Olmstead y Palmer 1992; Olmstead *et al.*, 1999). Recientes estudios filogenéticos basados en ADN de cloroplastos indican que la subfamilia Cestroidae es monofilética e incluye además de *Cestrum*, a *Browalia*, *Meternichia*, *Reyesia*, *Salpiglossis*, *Sessea* y *Vestia* (Olmstead *et al.*, 1999) Se han sugerido tres secciones en este género: *Cestrum*, *Habrothamnus* y *Pseudocestrum* (Nee, en prep.), sin embargo, mediante el análisis filogenético del género basado en secuencias de ADN, Montero *et al.*, (2006) cuestionan

seriamente esta división infragenérica. En contraste, estos autores encuentran que los grupos monofiléticos sugeridos por el análisis se corresponden con su distribución geográfica. Uno de estos grupos incluye especies distribuidas en las montañas de Chiapas, Guatemala, Honduras, El Salvador, conformado entre otras especies por *Cestrum guatemalense* y *Cestrum pacayense*.

Por otro lado, numerosas especies descritas por Francey (1935, 1936) en la monografía del género han sido reducidas a sinónimos en recientes tratamientos taxonómicos (Benítez y D'Arcy 1995, 1998; Nee, en prep.). Las especies de la zona montañosa antes referida no son la excepción: Gentry y Standley (1974) sugieren fusionar *Cestrum guatemalense* Francey, *C. guatemalense* var. *gracile* C. V. Morton y *C. pacayense* Francey, en cambio Nee (en prep.) propone a *C. guatemalense* var. *gracile* C. V. Morton y a *C. mexicanum* Francey como sinónimos de *C. guatemalense* Francey. Por lo anterior, del Castillo *et al.*, (en prep.) consideraron que a estas especies como un complejo de especies y trataron de poner a prueba estas consideraciones taxonómicas por medio de un análisis multivariado, determinando que *C. mexicanum* es un morfo objetivamente diferente de los demás ejemplares en este complejo de especies. Aunque esto representa un criterio adicional para poder postular a *C. mexicanum* como una especie válida, se ha cuestionado el uso del análisis multivariado para definir la integridad de los linajes, ya que algunas similitudes pueden surgir independientemente por procesos de convergencias o paralelismos, los que no proveen evidencia de ancestría y este tipo de análisis realiza sus agrupamientos por un criterio de similitud global (De Queiroz y Donoghue 1988). Un análisis más adecuado para tal objetivo es un análisis cladístico ya que parte del supuesto de que la integridad de un linaje se puede inferir a partir del estudio comparado de las sinapomorfías: un tipo especial de similitud que resulta de los eventos de especiación. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es determinar las sinapomorfías que definen a *C. mexicanum* para así proponerlo como un linaje independiente a las otras entidades del complejo *C. guatemalense*.

## MATERIALES Y METODOS

**Muestreo de taxones** El grupo interno incluyó a las especies consideradas como parte del complejo *Cestrum guatemalense* con excepción de *C. guatemalense* var. *gracile* pues no se

consiguió algún ejemplar identificado con ese nombre, además en el caso de *C. kellermani* se consideró sinónimo de *C. pacayense*, al revisar los ejemplares tipo de ambas no se encontraron mayores diferencias, concordando con Standley y Gentry (1974), y Nee (en prep.) que los consideran como sinónimos. Como grupo externo se eligió a *C. terminale* (Figura 3) por ser un taxón de amplia distribución en México. Cada unidad taxonómica operativa representa un ejemplar de los 158 ejemplares herborizados correspondientes a las diferentes especies del estudio, obtenidos de los siguientes herbarios: Field Museum Herbarium (F), Centro Regional del Bajío (IEB), Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), Missouri Botanical Garden Herbarium (MO) y Universidad de Austin Texas (TEX). Estos ejemplares fueron obtenidos por diversos colectores en México, Guatemala, Honduras y El Salvador (ver Apéndice 1 del Capítulo 2).

**Caracteres morfológicos.** Solamente se tomaron en cuenta los especímenes con flores en anthesis removiendo una flor de cada ejemplar analizado, la que se rehidrató en agua caliente para poder observar las estructuras internas de la corola (Figura 1), esta observación se llevó a cabo con la ayuda del microscopio estereoscópico Olympus TL3. Además se incluyeron caracteres de las estructuras vegetativas y las inflorescencias (La matriz de datos se presenta en el Cuadro 1). Los nueve caracteres discretos se codificaron en estados de carácter binario o multiestado: hábito, forma de la hoja, forma del ápice, forma de la base de la hoja, tricomas en la hoja, posición de los tricomas en la lámina foliar, color de las flores, tricomas en el cáliz y tricomas en el interior de la corola (Cuadro 2). Se evaluaron las diferencias entre los promedios de los caracteres cuantitativos por medio de un Análisis de Varianza (ANOVA) y una prueba de comparación de medias de TUKEY. Este método ha sido aplicado por Sosa y De Luna (1998) y Guerrero *et al.*, (2003). Si las diferencias entre las medias fueron estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ) y si los grupos de las medias fueron homogéneos y sin traslape se consideraron estados de carácter (García y Sosa 2006). Luego se asignaron códigos a cada uno de los estados de carácter encontrados en esos grupos homogéneos conformando caracteres binarios o multiestado (Cuadro 2) como en el caso de los nueve caracteres cualitativos. La matriz de datos codificada se muestra en la tabla 3.

**Análisis filogenético.** Se realizó un Análisis de Parsimonia usando el programa PAUP versión 4.0b (Swofford, 1998) y WinClada versión 1.00.08 (Nixon, 1999-2002). Todos los caracteres y estados de carácter se ponderaron por igual. Como se carece de hipótesis alguna

de evolución de los caracteres se utilizó la parsimonia de Fitch (Fitch, 1971), la cual trata a los caracteres multiestado como no aditivos o desordenados, es decir el paso de un estado a otro requiere un paso (Morrone, 2000). El Análisis de Máxima Parsimonia se realizó utilizando una búsqueda al azar con 1000 replicas reteniendo 50 árboles en cada paso, utilizando la opción de búsqueda heurística con el algoritmo de intercambio de ramas TBR. La estabilidad de los cladogramas fue evaluada por un Análisis Bootstrap (BP; Felsenstein, 1985), con 500 réplicas usando el algoritmo de intercambio de ramas TBR.

## RESULTADOS

Algunos caracteres no pasaron la prueba de la comparación entre medias, con el Análisis de Varianza se detectaron por lo menos dos estados de carácter para cinco de los diecinueve caracteres cuantitativos provenientes de los datos morfométricos analizados. Los caracteres que pasaron la prueba fueron: longitud de los lóbulos de la corola, ancho de los lóbulos de la corola, ancho del pliegue de la corola, ancho de la antera y longitud de la antera. Mientras que los caracteres que no pasaron la prueba fueron: longitud de la hoja, ancho de la hoja, longitud de la base a lo ancho de la hoja, longitud del pecíolo, número de nervaduras en las hojas, longitud de la inflorescencia, longitud del pedicelo, longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, diámetro del cáliz, longitud del tubo de la corola, diámetro de la corola, unión de las nervaduras en la corola, adnación de los filamentos, longitud de los filamentos, longitud del ovario, longitud del estilo, longitud del estigma y ancho del estigma.

El Análisis de Parsimonia del conjunto de datos produjo 103 árboles más parsimoniosos y encontró 13 caracteres informativos. El Índice de Consistencia fue de CI= 0.3; el Índice de Retención fue de RI= 0.8; El único agrupamiento que pudo resolver el análisis fue compuesto por todos los ejemplares de *Cestrum mexicanum* que se distribuyen geográficamente en Chiapas. Para el clado *C. mexicanum* (Figura 2) no hubo apoyo bootstrap. Sin embargo, fue separada de las demás por dos caracteres morfológicos, el primero fue la forma de la hoja y el segundo la adnación de los filamentos, éste último carácter coincide con lo encontrado en los resultados del Capítulo II, mientras que la forma de la hoja, no resultó relevante en el análisis morfométrico.

## DISCUSION

Los resultados obtenidos en el análisis filogenético, corroboran que *Cestrum mexicanum* es un grupo separado de *C. guatemalense* y *C. pacayense*, éstas últimas consideradas como taxones estrechamente relacionados, morfológicamente son muy similares además de que comparten patrones de distribución similares. Tanto *C. pacayense* como *C. guatemalense* son especies ampliamente distribuidas, al encontrarse desde Chiapas en México hasta El Salvador. En comparación, *C. mexicanum* se encuentra restringida a las montañas del norte de Chiapas, lo que indica que se trata de una especie endémica para este estado. Por otro lado, el carácter de la adnación del filamento que la define en este estudio filogenético coincide con el resultado del análisis morfométrico presentado en el Capítulo II, adicionalmente los caracteres de longitud de la hoja, tricomas de la hoja y ancho de las anteras que fueron relevantes en el estudio morfométrico, no pasaron la prueba del análisis de varianza para la codificación de los caracteres, por lo tanto no fueron incluidos en el análisis filogenético. Por otro lado, el clado *C. mexicanum* al no contar con el apoyo bootstrap lo cual significa que pocos caracteres soportan la topología, y al presentar el índice consistencia muy bajo refleja homoplasia, por lo anterior, es posible sugerir que se requieren más caracteres que reúnan mejor información para resolver el clado con un buen soporte. Este estudio fue considerado un análisis preliminar de lo que pudiera ser un trabajo más minucioso en la búsqueda de mejores caracteres que contribuyan con la resolución filogenética de este complejo.

**Apéndice I.** Especímenes del grupo externo incluido en el análisis cladístico. Se indica la especie, el País, Estado o Departamento, colector, número de colecta, fecha de colecta y herbario donde se encuentra depositado.

***C. terminale*.** México. Distrito Federal: A. Ventura, 3157, (IEB); Cerro del Ajusco, 12/11/1977, (fl); Estado de México, Ma. G. Cornejo Tenorio, 1757, (IEB); Camino a Llano redondo, ejido San Juan Xoconusco, 26/12/2005, (fl); Rzedoswki, 35325, (IEB); 1 km al NE de San Antonio, Mpio. De Amecameca, 02/10/1977, (fl); 36406, 2 km al SW de Santiago Tlazala, Mpio. De Iturbide, 16/09/1979, M. L. Osorio, 2070, (IEB); San Francisco Chimalpa, entre 19-22 km de la carretera México Toluca, 23/11/1980, (fl); L.E. Mateo, 231 (IEB);

Alrededores de la presa Iturbide, Mpio. De Iturbide, 28/11/1982, (fl); **Jalisco**: J. Villa C., 111, (IEB); Barranca de la resbalosa, a 1 km del cruce al Cerro del Voralito, 21/10/1989, (fl); 509, 18 km al SO de Fresnito, brecha al parque Nacional EL Nevado, 05/01/1990; del Castillo Batista, 058, (IEB), (EBUM); Sendero el Tlacuache, ECLJ, Sierra de Manantlán, Coord. 13576419E, 2165852N 28/11/2008, (fl); del Castillo Batista, 068, (IEB), (EBUM); Sendero Xilosuchitlán, Las playas, a orillas del río. ECLJ, Sierra de Manantlán, Coord. 13575684E, 216637N 29/11/2008, (fl); **Michoacán**: E. Pérez, 2518, 2538, (IEB); Cerro Altamirano, 29/10/1991; B. Farfán, 312, (IEB); Francisco Serrato, Mpio. Zitácuaro, 01/11/1999, (fl); J. Caballero, 655, (IEB); El Llano al SE de San Francisco Pichátaro, 01/11/1978, (fl); L. Torres, 100, (IEB); 2 km al N de la cima del cerro Patamban, 11/11/1988, 103, 3 km al N de la cima del Cerro Patamban, 12/11/1988.

#### LITERATURA CITADA

- Benítez de Rojas, C. E. y W. G. D'Arcy. 1995. **New Species of *Cestrum* (Solanaceae) and Synonymy under Two Widespread Species.** *Novon* 5: 311-317.
- Benítez de Rojas, C. E. y W. G. D'Arcy. 1998. **The genera *Cestrum* and *Sessea* (Solanaceae: *Cestreae*) in Venezuela.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 273-351.
- D'Arcy, W. G. 2001. **Solanaceae.** pp. 2666. In: W. D. Stevens, C. Ulloa Ulloa, A. Pool, y O. M. Montiel. **Flora de Nicaragua.** Missouri Botanical Gardens Press. St. Louis Missouri, E. U. A.
- De Luna E. y B. Mishler. 1996. **El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos.** *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.
- Del Castillo B. A. P.; J. Ponce S. y J. C. Montero C. en prep. **Análisis morfométrico del complejo *Cestrum guatemalense* (Solanaceae) de Centroamérica,** enviado. Revista Mexicana de Biodiversidad.
- De Queiroz, K. y M. J. Donoghue 1988. **Phylogenetic systematics and the species problem.** *Cladistics* 4: 317-338.
- Felsenstein, J. 1985. **Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap.** *Evolution* 39: 783-791.
- Fitch, W. M. 1971. **Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology.** *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- Francey, P. 1935. **Monographie du genre *Cestrum* L.** *Candollea* 6: 46-398.

- Francey, P. 1936. **Monographie du genere *Cestrum* L., partie II.** *Candollea* 7: 1-132.
- García-Cruz, J. y V. Sosa. 2006. **Coding Quantitative Character Data for Phylogenetic Analysis: A Comparison of Five Methods.** *Systematic Botany* 31(2): 302–309
- Gentry, Jr., J. L. y P. C. Standley, 1974. **Solanaceae.** In: **Gentry Jr., J. L. y Standley, P.C. (eds.), Flora of Guatemala - Part X, Numbers 1 and 2.** *Fieldiana, Botany* 24(10/1-2): 1-151.
- Guerrero, J. A.; E. De Luna y C. Sánchez H. 2003. **Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: *Phyllostomidae*)** *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 2-13.
- Montero-Castro, J. C.; A. Delgado-Salinas, E. De Luna y L. E. Eguiarte. 2006. **Phylogenetic Analysis of *Cestrum* Section *Habrothamnus* (Solanaceae) Based on Plastid and Nuclear DNA Sequences.** *Systematic Botany* 31(4): 843–850.
- Nee, M. en prep. **Nomenclatural synopsis of genus *Cestrum*.** **Distribuido por el autor.** New York, E. U. A. 73 pp.
- Nixon, K. C. 1999-2002. **WinClada** ver 1.00.08. Published by the author. Ithaca, N.Y. U.S.A.
- Olmstead, R. G. y J. D. Palmer. 1992. **A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and character evolution.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 346–360.
- Olmstead, R.G.; J. A.Sweere; R. E. Spangler; L. Bohs y J. D. Palmer, 1999. **Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA.** En **:Solanaceae IV** ( eds. M. Nee, D. E. Symom, R. N. Lester & J.P. Jessop), pp. 111-129. The Royal Botanical Gardens. Kew.
- Sosa, V. y E. De Luna 1998. **Morphometric and character state recognition for cladistic analyses in the *Bletia reflexa* complex (Orchidaceae).** *Plant Systematics and Evolution* 212: 185–213.
- Swofford, D. L. 1998. **PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods).** v. 4.0 beta 10. Sunderland: Sinauer Associates.

## Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Matriz de datos

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT
111ter_J	árbol	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
1757ter_M	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
509ter_J	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular toda la hoja haz y envés
35325ter_M	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
2070ter_M	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	glabra	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
3157ter_DF	arbusto	acuminada	acuminada	atenuada	glabra	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
2311ter_M	arbusto	acuminada	acuminada	atenuada	glabra	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
36406ter_M	arbusto	acuminada	acuminada	atenuada	glabra	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
2518ter_Mi	arbusto	acuminada	acuminada	atenuada	glabra	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
2538ter_Mi	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	glabra	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
312ter_Mi	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
655ter_Mi	arbusto	acuminada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular toda la hoja haz y envés
100ter_Mi	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular toda la hoja haz y envés
103ter_Mi	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular toda la hoja haz y envés
058ter_J	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
068ter_J	arbusto	ovada	acuminada	atenuada	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras haz y envés
93.2563guat	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del envés
3039guat	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
3319guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
3645guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del envés
5556guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
5558guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
14212guat_Ch	árbol	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
19275guat_Ch	árbol	lanceolada	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés

Cuadro 1. Continuación

Especie	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
111ter_J	amarilla	glabro	pelo multiceleular	3.1	1.3	2.4	4.1	13.1
1757ter_M	amarilla	glabro	pelo multiceleular	3.6	1.4	2.6	4.8	13.5
509ter_J	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	2.2	1.2	2.4	3.3	11.7
35325ter_M	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	3.1	1.5	2.8	5.2	13.3
2070ter_M	amarilla	glabro	pelo multiceleular	3.5	1.4	2.5	2.6	13.2
3157ter_DF	amarilla	glabro	pelo multiceleular	3.4	1.4	2.3	3.4	12.1
231ter_M	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	2.9	1.4	2.8	3.7	16.4
36406ter_M	amarilla	glabro	pelo multiceleular	2.8	1.2	2.9	3.4	10.3
2518ter_Mi	amarilla	glabro	pelo multiceleular	2.9	1.5	3.0	5.6	15.7
2538ter_Mi	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	4.1	1.9	3.4	6.3	14.6
312ter_Mi	amarilla	glabro	pelo multiceleular	3.2	1.4	2.9	5.7	12.9
655ter_Mi	amarilla	glabro	pelo multiceleular	2.8	0.9	2.4	4.1	14
100ter_Mi	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	3.6	1.8	3.0	4.7	19.7
103ter_Mi	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	3	1.6	3.4	3.9	15.8
058ter_J	amarilla	pelo multiceleular	pelo multiceleular	2.4	1.4	2.5	4.8	10.2
068ter_J	amarilla	glabro	pelo multiceleular	3	1.0	2.4	4.9	13.5
93.2563guat	amarillo	glabro	pelo multiceleular	2.8	14.4	2.2	3.2	11.1
3039guat	amarillo	glabro	pelo multiceleular	3.4	14.8	2.5	2.8	11.2
3319guat	anaranjada	glabro	pelo multiceleular	4	13.3	2.7	1.3	12.7
3645guat	amarillo	glabro	pelo multiceleular	3.2	14.9	2.2	2.3	11
5556guat	amarillo	glabro	pelo multiceleular	3.7	14.2	2.9	3.4	11.5
5558guat	amarillo	pelos multiceleulares	pelo multiceleular	4.5	14	2.7	2.9	9.5
14212guat_Ch	amarillo	glabro	pelo multiceleular	4.3	14.7	3.1	3.7	10.5
19275guat_Ch	amarillo	glabro	pelo multiceleular	4.9	16.1	2.9	4.4	11.2

Cuadro 1. Continuación

<b>Especie</b>	<b>H</b>	<b>FH</b>	<b>FA</b>	<b>FBH</b>	<b>TH</b>	<b>PT</b>
21015guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
21317guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en toda la hoja has y envés
23153guat	arbusto	elíptica	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del has
24996guat	árbol	elíptica	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
25398guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del envés
27014guat	arbusto	elíptica	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del has
27044guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
27353guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en toda la hoja has y envés
27363guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
30203guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
32897guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
41442guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
41732guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del has
41743guat_Ch	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal del has
58736guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
58784guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
61067guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
62717guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
84042guat	arbusto	lanceolada	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
84345guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
85746guat	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
85841guat	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en la nervadura principal has y toda la lámina del envés
461mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en toda la hoja has y envés
534mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en toda la hoja has y envés
543mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en toda la hoja has y envés

Cuadro 1. Continuación

Especie	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
21015guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.1	13	2.5	3.2	9.8
21317guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	4	15.5	2.5	4.3	10.3
23153guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.5	15	2.4	3.3	10.8
24996guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.8	12.5	2.2	3.5	8.4
25398guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	4.1	15	2.5	2.4	13.2
27014guat	amarillo	pelos multicelulares	pelo multicelular	3.7	16.2	2.5	3.1	11.7
27044guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.7	17.4	2.5	2.3	12.5
27353guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.2	12.5	2.7	1.2	10.7
27363guat	amarillo	pelos multicelulares	pelo multicelular	4	15.3	2.9	3.8	9.7
30203guat	amarillo	pelos multicelulares	pelo multicelular	3.7	17.2	2.3	2	9.6
32897guat	anaranjada	glabro	pelo multicelular	2.9	15.2	1.9	3.4	11
41442guat	amarillo	pelos multicelulares	pelo multicelular	4.5	13.1	3.5	2.7	8.7
41732guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.9	12.5	2.5	3.4	8.7
41743guat_Ch	amarillo	glabro	glabro	3.9	18.9	3.0	3.1	11.2
58736guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.2	13.5	2.4	2.2	10
58784guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.5	14.4	2.7	2.9	10
61067guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	4.3	11.8	2.9	2.4	9.7
62717guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.8	12.2	3.7	2.7	8.8
84042guat	amarillo-púrpura	pelos multicelulares	pelo multicelular	4.2	13.5	2.8	3.6	8.9
84345guat	amarillo-púrpura	pelos multicelulares	pelo multicelular	2.7	18.2	2.6	2.3	13.8
85746guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	4.3	14.6	3.1	2.2	10.5
85841guat	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.7	15.1	2.5	2	11.8
461mex_Ch	amarillo	pelos multicelulares	pelo multicelular	5.9	12.7	3.0	5.5	7.3
534mex_Ch	amarillo	pelos multicelulares	pelo multicelular	5.2	15	3.2	5.2	9.2
543mex_Ch	blancas	pelos multicelulares	pelo multicelular	6.7	16.8	3.5	5.4	9.3

Cuadro 1. Continuación

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT
577mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
1976mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
4979mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
5087mex_Ch	árbol	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
7847mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
7942mex_Ch	árbol	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
7984mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
8656mex_Ch	árbol	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
9457mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
9483mex_Ch	árbol	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
12897mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
14163mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
22049mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
22941mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
23004mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
32321mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
55568mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
55613mex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
snmex_Ch	arbusto	ovado-lanceolado	acuminado	subredondeado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en toda la hoja has y envés
412pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
1231pacay_ES	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
1829pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multiceleular	pelo multiceleular en la nervadura principal del has
2062pacay_G	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
3312pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
4917pacay_Ch	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
7080pacay_ES	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
16402pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	subredondeado	glabro	glabro

Cuadro 1. Continuación

Especie	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
577mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.5	13.8	3.0	5.8	8.6
1976mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.6	14.5	3.2	5.4	8.4
4979mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	5.5	15.3	3.9	5.2	9.1
5087mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.4	13.6	2.7	5.6	7.3
7847mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.4	16.5	3.0	5.7	8
7942mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.9	16	3.6	5.1	8.9
7984mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	5	13.4	3.5	4	8.4
8656mex_Ch	amarillo	glabro	pele multiceululare	4	11.7	3.2	3.8	7.5
9457mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.4	12.5	2.9	4.9	7
9483mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	5.5	12.5	3.6	3.8	9.2
12897mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.2	11.4	3.1	4.2	7
14163mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.7	16.7	3.2	5.1	9.5
22049mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.8	14.8	4.1	5.6	4.5
22941mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	5.6	14.5	3.5	5.7	8.4
23004mex_Ch	amarillo- púrpura	glabro	pele multiceululare	4.5	11.6	3.2	4.1	7.2
32321mex_Ch	amarillo- púrpura	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.3	16.3	2.9	5.6	9.6
55568mex_Ch	amarillo- marrón	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.5	10.6	3.2	5.8	6.9
55613mex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	4.7	12.2	3.7	5.8	6
snmex_Ch	amarillo	pelos multiceululares	pele multiceululare	5	13.7	3.2	4.4	9
412pacay_G	amarillo	glabro	pele multiceululare	3.1	14.9	3.0	1.8	10.4
1231pacay_ES	amarillo	glabro	pele multiceululare	3.6	16.2	2.3	2.2	13
1829pacay_G	amarillo	glabro	pele multiceululare	3.6	18	2.1	2.2	13
2062pacay_G	amarillo	glabro	pele multiceululare	3	17.1	2.1	2.3	13.4
3312pacay_G	amarillo	glabro	glabro	3.7	16.2	3.2	1	13
4917pacay_Ch	amarillo	glabro	pele multiceululare	3	16.7	2.4	3.3	12.1
7080pacay_ES	amarillo	glabro	pele multiceululare	3.1	14.7	2.3	3.5	10.3
16402pacay_G	amarillo	glabro	pele multiceululare	4	15.5	2.9	2.7	12.5

Cuadro 1. Continuación

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT
23172pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
23199pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
24996pacay_G	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
25659pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
25823pacay_G	árbol	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
27648pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
31307pacay_H	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
41743pacay_Ch	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
41794pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	pelo multicelular	pelo multicelular en nervaduras has y envés
57780pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
58403pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
58437pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
60070pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
61777pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
62347pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
65370pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
67336pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
67565pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
67583pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80237pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80248pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80279pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80528pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80656pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80673pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
80711pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
83618pacay_G	arbusto	lanceolada	acuminado	atenuado	glabro	glabro
83945pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
85035pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	glabro	glabro
85961pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	atenuado	glabro	glabro
85877pacay_G	arbusto	elíptica	acuminado	subredondeado	glabro	glabro

Cuadro 1. Continuación

Especie	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
23172pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.2	13	3.0	1.2	11
23199pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	4.1	13.2	3.7	1.2	11
24996pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	4.6	17.7	2.7	3	14.8
25659pacay_G	amarillo	glabro	glabro	2.8	16.8	2.0	1.2	12.8
25823pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.8	16.7	2.5	2.2	14.2
27648pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.9	15	2.5	3.6	9.9
31307pacay_H	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.3	16.5	2.7	3.2	11.9
41743pacay_Ch	amarillo- púrpura	glabro	glabro	3.5	15.1	3.1	3.1	11.5
41794pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.4	11.8	2.5	3.5	11.1
57780pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3	11.5	2.0	2	10.9
58403pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.3	17	2.5	3.8	12.7
58437pacay_G	amarillo	glabro	glabro	3	13.4	2.9	2.5	10.5
60070pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.3	13.3	2.5	2.6	9.6
61777pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3	14.5	2.5	1.5	12.1
62347pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.2	17	3.2	3.7	12.2
65370pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	6.5	16.7	2.8	1.5	14
67336pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	4.4	12.8	3.2	2.2	9.7
67565pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	4	15.1	2.6	2.3	11.5
67583pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.9	13	2.1	2.3	11.5
80237pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.8	15.4	2.4	4.5	10
80248pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.6	16.1	2.1	3.5	11.7
80279pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.3	12.5	2.4	2.9	9.3
80528pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.4	16.5	2.8	1.2	13.5
80656pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.5	19	2.7	1.2	13.5
80673pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.9	16.4	2.9	3.4	11.5
80711pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.1	13.7	2.9	2.3	9.8
83618pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.1	16	2.5	4.1	12
83945pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.4	17.9	3.0	2.5	14
85035pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.4	14	2.4	3.4	13.3
85961pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	2.1	12.7	2.4	2	9.7
85877pacay_G	amarillo	glabro	pelo multicelular	3.6	16	3.2	2.5	12

Cuadro 2. Codificación de caracteres

Caracteres	Abreviación	Estados de carácter
Hábito	(H)	0=arbusto, 1=árbol
Forma de la hoja	(FH)	0=elíptica, 1=lanceolada, 2=ovado-lanceolada
Forma del ápice	(FA)	0=acuminado
Forma de la base de la hoja	(FBH)	0=atenuado, 1=sub-redondeado
Tricomas en la hoja	(TH)	0=glabro, 1=pelo multicelular
*Posición de los tricomas en la lámina foliar	(PT)	0= glabro 1= pelo multicelular nervadura principal envés, 2= pelo multicelular nervadura principal haz, 3= pelo multicelular nervadura principal haz y toda la lámina envés, 4= pelo multicelular en nervaduras haz y envés, 5= pelo multicelular toda la hoja haz y envés.
Color de las Flores	(CFL)	0=amarillo, 1=anaranjada, 2=amarillo-púrpura
Tricomas en el cáliz	(TC)	0=glabro, 1=pelo multicelular
Tricomas en el interior de la corola	(TCO)	0=glabro, 1=pelo multicelular
Longitud del cáliz	(LC)	0=2-4mm, 1=4.5-6mm
Diámetro del cáliz	(DCA)	0=1-2mm, 1=2.1-3mm
Diámetro de la corola	(DCO)	0=2-2.9mm, 1=3-4mm
Longitud Filamento	(LFI)	0=1-4mm, 1=4.1-6
Adnación del filamento	(AF)	0=5-9mm, 1=10-19mm

Cuadro 3. Matriz de datos codificada

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
111ter_J	1	3	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	1	1
1757ter_M	0	3	0	0	1	4	0	0	1	0	1	0	1	1
509ter_J	0	3	0	0	1	5	0	1	1	0	0	0	0	1
35325ter_M	0	3	0	0	1	4	0	1	1	0	1	0	1	1
2070ter_M	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
3157ter_DF	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
231ter_M	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
36406ter_M	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
2518ter_Mi	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
2538ter_Mi	0	3	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
312ter_Mi	0	3	0	0	1	4	0	0	1	0	1	0	1	1
655ter_Mi	0	1	0	0	1	5	0	0	1	0	0	0	1	1
100ter_Mi	0	3	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	1
103ter_Mi	0	3	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	0	1
058ter_J	0	3	0	0	1	4	0	1	1	0	0	0	1	1
068ter_J	0	3	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	1	1
93.2563guat	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
3039guat	1	1	0	0	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1
3319guat	0	1	0	0	1	4	1	0	1	0	1	0	0	1
3645guat	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
5556guat	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1
5558guat	0	0	0	1	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0
14212guat_Ch	1	0	0	1	1	4	0	0	1	0	0	1	0	1
19275guat_Ch	1	1	0	1	1	4	0	0	1	0	0	0	1	1
21015guat	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	0
21317guat	0	1	0	0	1	5	0	0	1	0	0	0	1	1
23153guat	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1

Cuadro 3. Continuación

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
24996guat	1	0	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	0	0
25398guat	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
27014guat	0	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	0	1
27044guat	0	1	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1
27353guat	0	1	0	0	1	5	0	0	1	0	1	0	0	1
27363guat	0	1	0	0	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0
30203guat	0	0	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	0	0
32897guat	0	1	0	0	1	3	1	0	1	0	0	0	0	1
41442guat	0	0	0	1	1	3	0	1	1	1	1	1	0	0
41732guat	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0
41743guat_Ch	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1
58736guat	0	1	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1
58784guat	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
61067guat	0	1	0	0	1	4	0	0	1	0	1	0	0	0
62717guat	0	1	0	0	1	4	0	0	1	0	1	1	0	0
84042guat	0	1	0	1	1	4	0	1	1	0	0	0	0	0
84345guat	0	1	0	0	1	4	0	1	1	0	0	0	0	1
85746guat	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	1	1	0	1
85841guat	0	1	0	0	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1
461mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	1	1	1	1	0
534mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
543mex_Ch	0	2	0	0	1	5	2	1	1	1	1	1	1	0
577mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	1	1	1	1	0
1976mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
4979mex_Ch	0	2	0	1	1	5	0	1	1	1	1	1	1	0
5087mex_Ch	1	2	0	1	1	5	0	1	1	0	1	0	1	0
7847mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0

Cuadro 3. continuación

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
7942mex_Ch	1	2	0	1	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
7984mex_Ch	0	2	0	1	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
8656mex_Ch	1	2	0	1	1	5	0	0	1	0	1	1	0	0
9457mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	0	0	1	0
9483mex_Ch	1	2	0	0	1	5	0	1	1	1	1	1	0	0
12897mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
14163mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
22049mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
22941mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	1	1	1	1	1	1	0
23004mex_Ch	0	2	0	0	1	5	0	0	1	1	0	1	1	0
32321mex_Ch	0	2	0	1	1	5	0	1	1	0	0	0	1	0
55568mex_Ch	0	2	0	1	1	5	0	1	1	1	1	1	1	0
55613mex_Ch	0	2	0	1	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
snmex_Ch	0	2	0	1	1	5	0	1	1	0	1	1	1	0
412pacay_G	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1231pacay_ES	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
1829pacay_G	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1
2062pacay_G	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
3312pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
4917pacay_Ch	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
7080pacay_ES	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
16402pacay_G	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
23172pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
23199pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
24996pacay_G	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
25659pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
25823pacay_G	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1

Cuadro 3. Continuación

Especie	H	FH	FA	FBH	TH	PT	CFL	TC	TCO	LC	DCA	DCO	LFI	AF
27648pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
31307pacay_H	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
41743pacay_Ch	0	1	0	0	1	4	0	0	0	0	0	1	0	1
41794pacay_G	0	1	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1
57780pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
58403pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
58437pacay_G	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
60070pacay_G	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
61777pacay_G	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
62347pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
65370pacay_G	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1
67336pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
67565pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
67583pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
80237pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
80248pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
80279pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
80528pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
80656pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
80673pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
80711pacay_G	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
83618pacay_G	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
83945pacay_G	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
85035pacay_G	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
85961pacay_G	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
85877pacay_G	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1

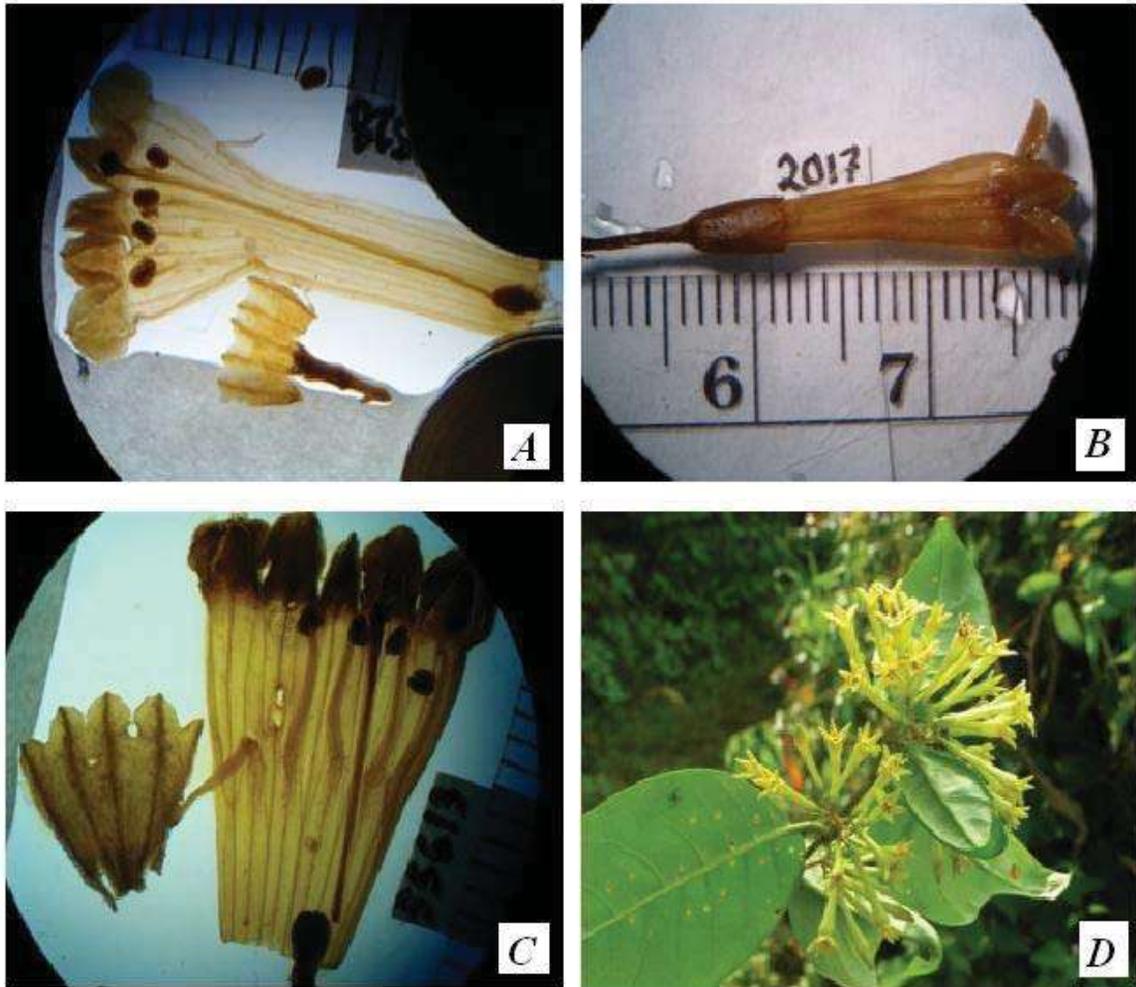


Figura 1. Especies de *Cestrum*. A). Corola disectada de ejemplar identificado como *C. pacayense*. (Montero 518), B). Flor de *C. guatemalense*. (Montero 2017), C). *C. mexicanum*. Corola disectada (Montero 55613) y D). Flores de *C. terminale*. (del Castillo 058).

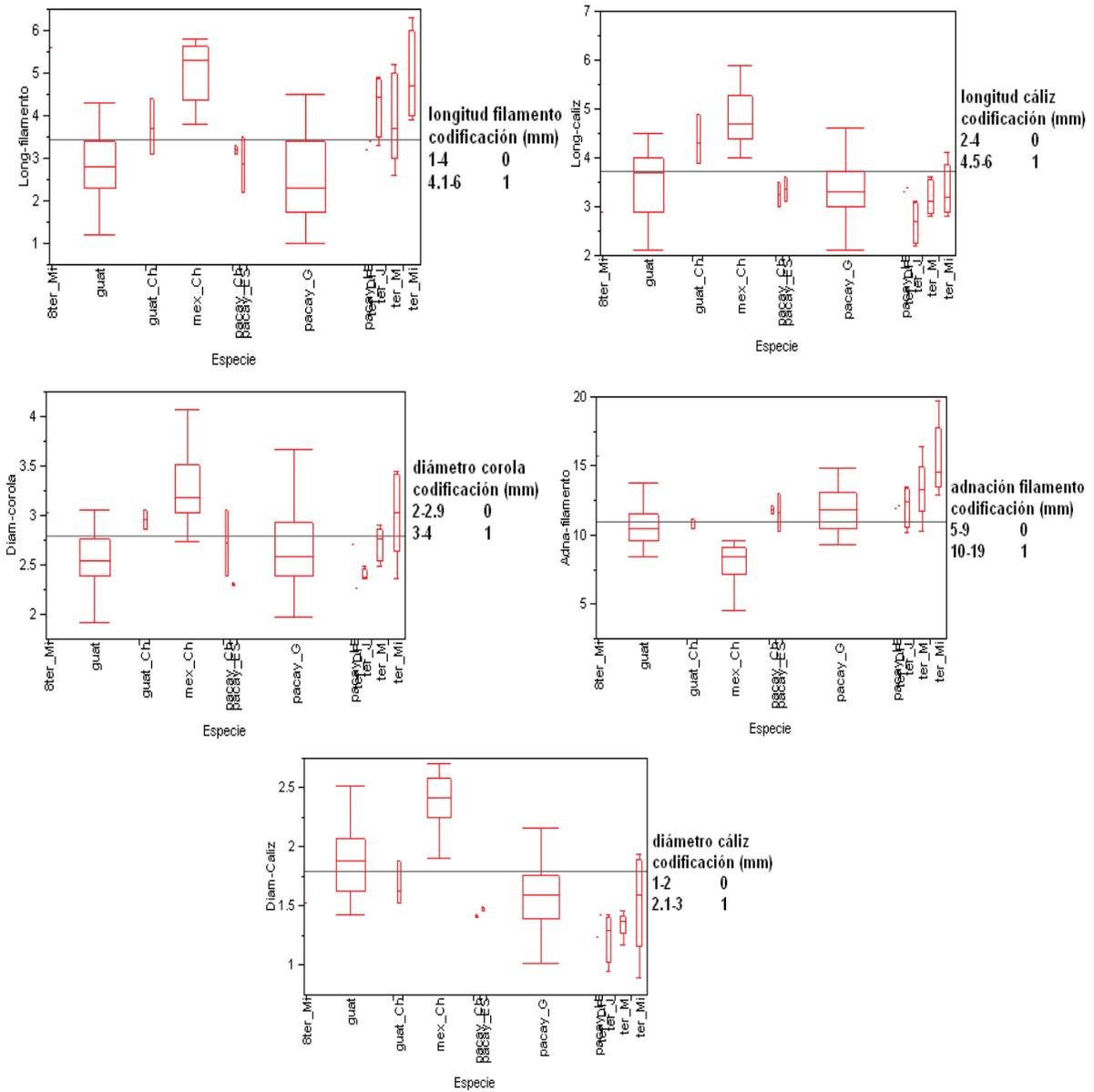


Figura 2. Gráficos del ANOVA, se detallan los caracteres codificados.

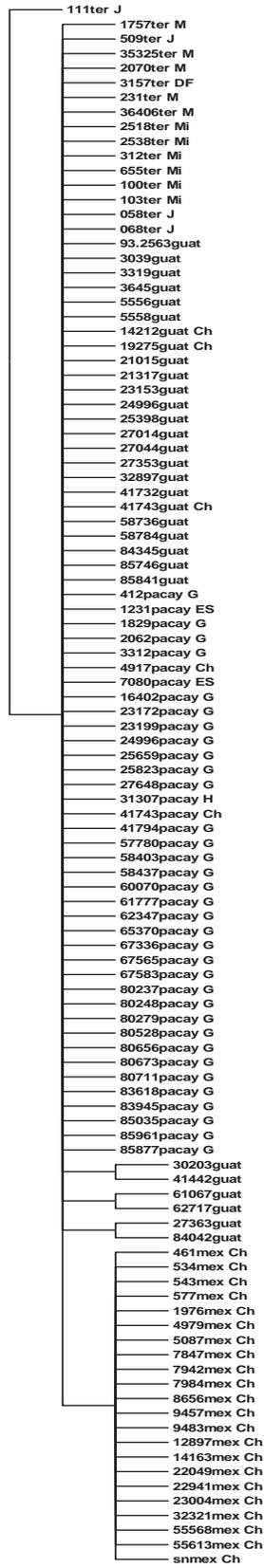


Figura 3. Árbol de consenso estricto de 103 árboles, derivado del análisis de parsimonia con caracteres morfológicos. El árbol no presentó apoyo bootstrap.

## CAPÍTULO IV

### Tratamiento Taxonómico de *Cestrum mexicanum* (Solanaceae)

#### Introducción

En este estudio se hace una revisión taxonómica del complejo *Cestrum guatemalense* con base en los análisis realizados en el Capítulo II por medio de un análisis multivariado y en el Capítulo III, en los que se demostró que solamente dos especies eran claramente definidas: *Cestrum guatemalense* y *C. mexicanum*. Estas especies fueron caracterizadas en la monografía del género por Francey (1935) principalmente por caracteres como la longitud de las hojas, la longitud de la corola y la adnación de los filamentos en la corola. Por otro lado, los especímenes del complejo *C. guatemalense* han sido identificados erróneamente con otras especies procedentes de Centroamérica. Por todo lo anterior se justifica una revisión taxonómica de las especies de este complejo y se presenta una clave taxonómica para distinguirlas de otras especies de Centroamérica que también comparten la distribución de este complejo y a su vez poseen inflorescencias paniculadas con flores tubulares de color amarillo o naranja.

En el cuadro 1 se especifican los caracteres que Francey (1935) describe para diferenciar lo que él consideró como especies distintas. Los caracteres utilizados en este estudio que permiten separar a *Cestrum mexicanum* son principalmente los caracteres florales como tamaño del cáliz y la corola, debido a que en esta especie el cáliz es más grande tanto en longitud (4.5 a 6 mm) como en el diámetro (2.2 a 3 mm), con respecto a *C. guatemalense* quien tiene cálices diminutos (3.5 a 4 mm de longitud) y el diámetro es mucho más reducido (1 a 2 mm) La corola es más ancha y corta en *C. mexicanum* lo que se ve reflejado en el diámetro (3 a 4 mm); en tanto que en *C. guatemalense* el tubo de la corola es más largo y de diámetro reducido (2 a 3 mm). En *C. guatemalense* la parte libre de los filamentos es muy corta (1.5 a 3 mm) por lo que la unión de los filamentos se encuentra por arriba de la mitad del tubo de la corola; mientras que en *C. mexicanum* los filamentos se fusionan por la mitad o por debajo de la mitad del tubo de la corola, por consecuencia tiene filamentos libres más largos (3.8 a 5.8 mm) que la especie anterior. La clave taxonómica que aquí se presenta se elaboró,

primordialmente, con base en las características antes mencionadas. En ésta se discriminan las especies del complejo *C. guatemalense*, así como, otras especies afines de Centroamérica, que son usualmente confundidas por compartir la distribución de este complejo y por tener inflorescencias paniculadas con flores tubulares de color amarillo o naranja.

Las especies de *Cestrum* son arbustos, árboles o bejucos, glabros o pubescentes con tricomas simples o dendríticos; presentan hojas simples, enteras y alternas, pecioladas, solitarias o acompañadas por hojas estipulares; las inflorescencias son axilares, paniculadas, racimosas o fasciculadas, rara vez solitarias, con pedicelos cortos, bracteolados; cáliz campanulado o tubular, glabro o pubescente, con cinco lóbulos en ocasiones irregulares; las flores son hermafroditas, tubulares, generalmente aromáticas, en la parte superior se amplían y el limbo se divide en 5 segmentos, cuyo margen externo es pubérulo-tomentoso, los lóbulos cortos, a menudo recurvados, el color de la corola varía entre las especies en tonos de amarillo, rojo y verde, presenta cinco estambres con filamentos adheridos a la parte inferior de la corola, en su parte media hinchados o geniculados con o sin dientes, las anteras son dorsifijas, de dehiscencia longitudinal; el ovario es ovoide, bilocular con 4-50 óvulos, rodeado en su base por un disco glanduloso, el estilo es filiforme, ligeramente más largo que los estambres, estigma capitado-papiloso, incluso o cortamente exerto; los frutos son bayas carnosas, subglobosas de color blanco, verde-amarillento, anaranjado o morado-negro, con semillas prismáticas de color café.

**Clave taxonómica para el complejo *Cestrum guatemalense* y especies afines.**

- 1a. Cáliz de 2.5 a 4 mm de longitud.....2
  - 2a. Lóbulos de la corola de 3.5 mm de longitud o menores.....3
    - 3a. Lóbulos del cáliz de 0.5 mm de longitud.....*C. guatemalense*
    - 3b. Lóbulos del cáliz de 0.9 mm de longitud.....*C. terminale*
  - 2b. Lóbulos de la corola de 4 mm de longitud o mayores.....4
    - 4a. Apéndices presentes en la base de los filamentos.....*C. cobanense*
    - 4b. Apéndices ausentes en la base de los filamentos.....*C. fraternum*
- 1b. Cáliz de 4.5 a 6 mm de longitud.....5

- 5a. Cáliz pubescente con tricomas multicelulares.....6
  - 6a. Diámetro del cáliz de 5 mm.....*C. dasyanthum*
  - 6b. Diámetro del cáliz de 3 mm.....*C. mexicanum*
- 5b. Cáliz glabro.....7
  - 7a. Lóbulos del cáliz ampliamente deltoides de 1 mm o menores.....*C. formosum*
  - 7b. Lóbulos del cáliz largamente mucronados de 2 mm de longitud o mayores.....*C. aurantiacum*

*Cestrum guatemalense* Francey, Candollea 6: 98. 1935. Lectotipo: Guatemala, Montañas cercanas de la Hacienda de Chaucol, 11000 pies, 2 enero 1896, E. W. Nelson 3666bis (Lectotipo: F 574525!; Isolectotipo: US 252589!) (Figura 5).

*C. guatemalense* Francey var. *gracile* C. V. Morton, J. Arnold Arb. 17: 349. 1936. Tipo: Guatemala, Dept. Totonicapán, Calél, 2550 m, noviembre. 1891, W. C. Shannon & J. Donnell Smith 282 (Holotipo: US 1335349!).

*C. pacayense* Francey, Candollea 6: 90. 1935. Tipo: Guatemala, Depto. Amatitlán, Volcán Pacaya, 7000 ft, 6 enero 1907, W. A. Kellerman 6404 (Holotype: F 220773!; isotipos: MO 2659005!, US 2442998!).

*C. kellermanii* Francey, Candollea 6: 89. 1935. Tipo: Guatemala, Depto. Amatitlán, Volcán Pacaya, 7000 ft, 6 Jan. 1907, W. A. Kellerman 6453 (Holotipo F 220815!; isotipos LL 256879, MEXU 125408!, US 2441914!).

Arbusto o árbol pequeño de 1.5 a 12 m de alto; ramas jóvenes pilosas o glabras; hojas axilares a veces presentes; peciolo de 0.7 a 3 cm de longitud; limbo elíptico, lanceolado-elíptico, o lanceolado, de 4 a 17.5 cm. de longitud, y de 2 a 4.5 cm de ancho, ápice acuminado o angostamente agudo, base aguda o ligeramente subredondeada, 5 a 7 pares de nervaduras laterales; coriácea o subcoriácea, margen subrevoluto, verde intenso en haz, verde opaco en el envés, glabra o con tricomas multicelulares simples en las nervaduras principales. Inflorescencias axilares y terminales, paniculadas, de 3 a 7 cm de longitud, cada racimo de la panícula formado por 5 a 10 flores, raquis glabro o a veces escasamente piloso, brácteas lineares, caducas de 1.5 a 7 mm de longitud; pedúnculo de 0.5 a 2 mm de longitud, con pedicelos de 1.5 a 4.5 mm de longitud; cáliz campanulado, su base atenuada, articulado al pedicelo, de 2.5 a 4 mm de longitud, diámetro 1 a 2 mm; glabro lóbulos del cáliz ampliamente

deltoides y corto-mucronados de 0.5 mm de longitud, corola amarillo claro a amarillo verdoso, el tubo delgado de 12.5 a 18.5 mm de longitud, en su primer tercio es cilíndrico, gradualmente se amplía hacia el limbo, glabro externamente, los lóbulos de la corola ovalados y corto mucronados, de 2 a 3 mm de longitud, y de 1.5 a 3.5 mm de ancho, diámetro de la corola de 2 a 3 mm; filamentos unidos a la corola en sus primeros 10 a 14 mm y con 2 a 3.5 mm de longitud libre, ligeramente geniculados, a veces hinchados en la base, glabros o cortamente pilosos; anteras de 0.8 a 1.5 mm de longitud y 0.7 a 1 mm de ancho; ovario ovoide; estilo 13-18 mm de longitud; fruto elíptico, blanco de 4 a 12 mm de diámetro, blanco; 7 semillas prismáticas de color café de 2.5 a 5 mm de longitud.

*Cestrum guatemalense* se encuentra en Guatemala en los departamentos de Atitlán, Acatenango, Quiché, San Juan Ostuncalco, San Marcos, Chacul, Chichoy, Chimaltenango, El Progreso, Quetzaltenango, Sacatepequez, San Juan Ixcay, San Marcos, Sololá, Santa Helena, Totonicapán y Volcán de agua. En bosque mesófilo de montaña, bosque de *Abies*, bosque de pino-encino y en bosques de *Pinus* y *Alnus*, en altitudes que varían entre 1500 y 3900 ms.n.m. Esta misma especie, se encuentra en Honduras en los departamentos de El Merendón, Morazán, Ocotepeque, San Juancito y Tegucigalpa en bosque mesófilo de montaña, entre 1800 y 2200 ms.n.m. En el Salvador en los departamentos de Santa Ana y El Sonsonate, entre 1700 y 2000 ms.n.m. Se distribuye también en Chiapas, en las comunidades de San Cristóbal de las Casas, Motozintla, Unión Juárez y en las faldas del Volcán Tacaná, entre 1700 y 3100 ms.n.m., en bosque de pino-encino y mesófilo de montaña. El periodo de floración y fructificación es en los meses de noviembre a febrero, algunas veces se extiende hasta el mes de marzo.

### **Especímenes revisados**

*Cestrum guatemalense*. **Guatemala. Atitlán:** Burch, D., 5556, 5558, (F), (MO); Carretera vieja a Chichicastenango, 15 km al N de Sololá, Lago Atitlán, 20/11/1971, (fl); **Chichoy:** Williams, L. O., 15314, (F); Cerro Chichoy cerca de Chichoy, donde se unen Chimaltenango, Quiché y Sololá, 14°48'N, 91°W 27/01/1949, (fl); **El Progreso:** Steyermark, J. A., 43097, (F); entre Calera y la cima del Volcán Siglo, 21/01/1942, (fr); **Jalapa:** Steyermark, J. A., 32897, (F); entre Jalapa y las montañas Miramundo, 07/12/1939, (fl); **Sololá:** Antonio Molina R., 24996, (F), (MO); Entre María Tecun y los Encuentros, 29/11/1969, (fl); Williams, L. O.,

25398, (F); Cerro Ma. Tecun, Sierra Madre 2-10 km NW de Los Encuentros, en la cima de los montes, (fl); 07/12/1963, 27353, 27363, Cerca de Ma. Tecun, 8-10 km al NW de Los Encuentros, 05/01/1965, (fl); 41732, 5-10 km al W de Los Encuentros, Cerro Ma. Tecun, Montañas Sierra Madre, 24/12/1972, (fl); **Chaucol**: Nelson, E. W., 3645, (F); Montañas cerca de la Hacienda Chaucol, 2/1/1896; **Chimaltenango**: Standley P. C., 58736, 58784, 58789, (F); Cerro Tecpám, región de Sta. Elena, 04/12/1938, (fl); 05/12/1938, 61067, 61094, Cerro Tecpám, región de Sta. Elena 26/12/1938, (fl); **Guatemala**: Ignacio Aguilar, 666 (F); guatemala, (fr); **Quetzaltenango**: Williams, L. O., 25541, (F); Montañas de la Sierra Madre, 15 km al N de Ostuncalco, 09/12/1963; Molina R. A., 16607 (F); Cantón La Esperanza a 6 km de San Juan Ostuncalco, 23/01/1966; 30203, carretera 172 entronque de Quetzaltenango, Huehuetenango y Totonicapán, 10/01/1974, (fl); Standley P. C., 66309 (F); El Boquerón, cerca del Límite con Quetzaltenango, 22/01/39; 66360, montañas al SE de la Palestina 22/02/1939, (fl); 84224, Montañas al SE de la Palestina, por el camino viejo a San Juan Ostuncalco, 84345, 85746, Montañas al SE de Palestina, a lo largo del nuevo camino a San Juan Ostuncalco, 85841, (fr); Región de Salvachán, montañas antes de Totonicapán, antes de llegar a Desconsuelo, 21/01/1941, (fl); **Sacatepequez**: Standley P. C., 65060, (F); ladera del Volcán de Agua, 11/02/1939, (fl); Molina R. A., 21015, (F); faldas del Volcán de Agua 13/11/1967, (fl); **San Juan Ixcoy**: Antonio Molina R., 21317, (F); Sierra Cuchumatanes camino a San Juan Ixcoy, 18/11/1976, (fl); **Sta. Helena**: J R Johnston, 403, (F); Sta. Helena Tzefan, 12/05/1936; **Totonicapán**: Molina R. A., 15914, (F); entre Los Encuentros y Ma. Tecun, 14.8666667X-91.2166667Y, 21/11/1965, Williams, L. O., 22920, (F); Sierra Madre, 8-10 km por aire al S de Totonicapán, 13/12/1962, (fl); 41442, sobre la Sierra Madre, S de Totonicapán, lugares abiertos cerca del Mirador, 20/12/1972 (fr); Standley P. C., (F); 84042, a lo largo de la carretera de San Francisco El Alto a Momostenango, 19/01/1941; Davidson, C, 3319, (F), (MO); km172 de la carretera Central American, cerca de la frontera con Sololá, 59/10/1975, (fl); Véliz, M., 8676, (MEXU); Sierra María Tecún 14°54'11"N, 91°18'32"W, 15/05/1996, (fr); 8736, (F); San Vicente, Buenabaj, Cerro Tená, 15°2'44"N, 91°32'28"W, 26/04/2000; Antonio Molina R., 15928, (F); entre los encuentro y María Tecún, 21/11/1965, Williams, L. O., 23153, (MO); Cerro Ma. Tecún, 10-20 km al E de Totonicapán, 16/12/1962, (fl); Standley P. C., 62656, Cumbre del Aire, entre Huehuetenango y Sija, 62717, Región de Desconsuelo, (fl); 84506, Región de Salvachán, montañas antes de Totonicapán, antes de

llegar a Desconsuelo, (fl); 84132, entre San Francisco El Alto y Momostenango (fl); 14/01/1939, (F); **San Marcos**: Plowman, T. C., 3038, (F); faldas del Volcán Tajumulco, San Sebastián, 3039, faldas del Volcán Tajumulco, San Sebastián, 11/03/1971, (fl); Williams, L. O., 27014, 27044, carretera al Volcán Tajumulco, cerca de San Andrés, (fl); 02/01/1965, (F); Gallardo N., M. Vázquez y R. Luarca, 9014, (MEXU); Tuichán, Volcán Tajumulco, 31/05/1996; **Volcán de Agua**: M. Véliz, 93.2563, (MEXU); Volcán de Agua, (fl); 17/01/1993, J R Johnston, 197 (F); Volcán de Agua, 11/12/1936; **México, San Cristóbal de las Casas**: Robert M. Laughlin, 2219, (MEXU); Zinacatán, 30/09/1966; E. Martínez, 2831, (MEXU); Volcán Tacaná, Chiquihuite, México 27/03/1939, (fr); Méndez G. A., 8744, (MEXU); Mitziton, carretera San Cristóbal de las Casas-Comitán, 11/01/1986, (fr), 8848, (MEXU); Muk' tawitz, Cerro Huitepec, 15/02/1986, (fr); Martínez S. E., 14212, 27 km al NW de Motozintla, en la torre de microondas, 21/10/1985, (fr), 19275, en el cerro Mozotal, 32 km al NW de Motozintla camino a Siltepec, 22/11/1986; Breedlove D. E., 41743, (MEXU); en el Norte y Oeste del Cerro Motozal debajo de la torre de microondas a lo largo del camino a Huixtla a El Porvenir y Siltepec, 22/11/1976, (fl).

*C. pacayense*. **El Salvador. Santa Ana**: Carlson, M. C., 712, (F); Volcán Santa Ana, 19/02/1946, (fr); John M. Tucker, 1231, (F); Noroeste de la falda del Volcán Santa Ana, 14/04/1942, (fl); Allen, P. H., 6876, (F); El Común, Volcán Sta. Ana, 26/04/1958, (fr); **Sonsonate**: Paul H. Allen, (F); 7080, Sonsonate, 06/11/1958, (fl); **Guatemala**: Standley P. C., 58403, (F); Volcán Pacaya, sobre Las Calderas, 30/11/1938, (fl); Standley P. C., 58437, (F); Volcán Pacaya, sobre Las Calderas, 01/12/1938, (fl); 80656, 80673, 80711, Faldas del Volcán Pacaya, entre san Francisco Sales y la base activa del cono, 20/12/1940, (fl); **Pacaya**: Standley P. C., 80528, (F); Faldas del Volcán Pacaya, entre san Francisco Sales y la base activa del cono, 20/12/1940; Molina R. A., 27648, (MEXU); en bosque cercano al Volcán Pacaya, 28/09/1972, (fl); **Totonicapán**: Molina R. A., 16402, (MEXU); Bosque denso y nebuloso de María Tecún, 23/01/1966, (fl); **Acatenango**, Castillo, J. J., 2062, (F); región límite entre Chimaltenango y Sacatepequez, faldas del Volcán Acatenango, 27/11/1993, (fl); **Chimaltenango**: Louis O. Williams, 41794, (MO); Barrancos en Cerro Chichoy, Sierra Madre, a unos 10 km. Al noroeste de Tecpán, Depto. Chimaltenango, 25/12/1972, (fl); Standley P. C., 57780, región de Las Calderas, faldas del Volcán Acatenango, 22/11/1938, (fl); 60070, cerca de las Calderas, 15/12/1938, (fl); 61777, (F); ladera del Volcán Acatenango,

antes de Las Calderas, 03/01/1939; 80237, 80248, 80279, (F); Región de los Positos, antes de las Calderas, 16/12/1940, (fl); **El Progreso**, Steyermark, J. A., 43649, (F); entre Finca Piamonte y Montaña Piamonte, 07/02/1942, (fr); **Quetzaltenango**: Standley P. C., 65370, (F); Volcán Zunil, antes de Aguas Amargas, 17/02/1939, (fl, fr); 67336, 67340, Entre fuentes Georginas y Zuni, 04/03/1939; 67565, 67583, Volcán Sta. Ma. antes de Palojunoj, 06/03/1939, (fl); 67915, Los Positos, SW de San Martín Chile Verde, 08/03/1939, (fr); 85961, cercanías de Fuentes Georgianas, faldas de Volcán de Zunil, 03/02/1941, (fl); Willis A. Egler, 412, (F); Lado norte del volcán Santa María, 19/12/1963, (fl); Steyermark, J. A., 33973, Volcán Sta. Ma., entre Sta. Ma. de Jesús, Los Mojadas y la cima del Volcán, 12/02/1940, 83437, falda N del Volcán Sta. Ma. antes de Palojunoj, 15/01/1941; 83618, Región de las Nubes, S de San Martín Chile Verde, 16/01/1941, (fl); 83945, Río Samalá, entre Zunil y Cantel, 18/01/1941, (fl); 84992, 85035, El Pocito, S de San Martín Chile Verde, camino a Colombia, 27/01/1941, (fr, fr); 85877, 85981, (F); cercanías de Fuentes Georginas, faldas de Volcán de Zunil, 03/02/1941, (fl, fr); **Quiché**: José Ignacio Aguilar, 919, (F); Quiché, 1942, (fr); **San Juan Ostuncalco**: Antonio Molina R., 16628, (F); Cantón la esperanza aproximadamente 6 km de San Juan Ostuncalco, 12/01/1966, (fl); **San Marcos**: Williams, L. O., 25659, 25823, (F); Aldea Fraternidad, entre San Rafael Pie de la Cueva y Palo Gordo, ladera W de la Sierra Madre, 18/12/1963, (fl); Steyermark, J. A., 35863, (F); faldas del Volcán Tajumulco, entre Las Canoas y la cima, 7 millas desde San Sebastián, 16/02/1940, (fr); 36168, 36236, (F); Río Vega, cerca de San Rafael y la frontera Guatemala-México, Volcán Tacaná, 20/02/1940, (fr); Standley P. C., 68639, (F); barranca Eminencia, antes de San Rafael Pie de la Cuesta, 15/04/1939, (fr); **Sololá**, Williams, L. O., 23199, (F); Barracas cercanas de Nahuala, Sierra Madre, 17/12/1962, (fl); Davidson, C, 3312, (F), (MO); km 151 de la carretera Central American, E de Nahuala, 29/10/1975, (fl); Williams, L. O., 23172, (F); Barracas cercanas de Nahuala, Sierra Madre, 17/12/1962, (fl, fr); Molina R. A., 24996, (F), (MO); entre Ma. Tecún y los Encuentros, 29/11/1969, (fl); Steyermark, J. A., 46868, 46892, 47020, (F); Volcán Sta. Clara, ladera S a La cima, 05/06/1942, (fr); Standley P. C., 62347, (F); al E de los Encuentros, 11/01/1939, (fl); **Totonicapán**: Hawkes, J. G., J. P. Hjerting y R. N. Lester, 1829, (F); muy cerca del límite de Quetzaltenango, 22 millas al N de Quetzaltenango, Cerro Calel, 07/11/1958, (fl); **Honduras. El Merendón**: Molina R. A., 31307, (F), (MO); Cordillera el Merendón, antes de El Portillo, 20 km al E de Nueva Ocotepec 17/01/1976, (fl); **Mozarán**:

Morton, C. V., 7469, (F); ladera W de Peña Blanca, Montañas de San Jacinto, 25/03/1951, (fr); Antonio Molina R., 7700, (F); en el bosque nebuloso del Prado de Fátima, Montaña La Tigra S. E. de Rancho Quemado, 17/03/1957, (fr); Louis O. Williams, 17463, 24/03/1951, (F); **Ocotepeque**: Mejía Darío, 393, 24/03/1993, (MO); **San Juancito**: Louis O. Williams, 17430, (F); cerca de las montañas de San Juancito, 22/03/1951, (fr); **Tegucigalpa**: Carlos Soto, 203, (MO); Montaña la Tigra, bosque de nubes 30 km este de Tegucigalpa D. C. Honduras, 29/02/1980, (fr); **México. Chiapas**: Matuda, E., 2901, (F); Volcán Tacaná W, 30/03/1939, (fr); Breedlove D. E., 41743, (MO); Al Norte y Oeste del cerro Mozotal por debajo de la torre de microondas a lo largo de la carretera de Huixtla, EL Porvenir y Siltepec. Mpio. Motozintla de Mendoza, 22/02/1940, (fl); Miller, J. S., 2635, (MEXU), (MO); colinas al E de Unión Juárez, ladera baja del Volcán Tacaná, 03/05/1987, (fr); Matuda, E., 2831, (F); colinas al E de Unión Juárez, ladera baja del Volcán Tacaná, 27/03/1939, (fr); **Unión Juárez**. Ventura, E. y E. López, 4917, (F); Chiquihuite, 10 km al NE de Unión Juárez, 19/11/1987, (fr).

*Cestrum mexicanum* Francey, Candollea 6: 174. 1935. Tipo: México, Chiapas, sobre las vertientes del Cerro Huitepec, al sur de San Cristóbal a 7000 pies, 1864–70, Ghiesbreght 505 (Holotipo G.; isotipos BM, GH 46443, MO 3942646!, NY 138612!) (Figura 6).

Arbusto o árbol bajo de 1 a 5 m de alto, las ramas jóvenes apenas puberulentas, ligeramente estriadas y un poco verrugosas; hojas axilares ausentes; peciolo de 0.9 a 1.7 cm de longitud; limbo elíptico o angostamente ovado-lanceolado de 6 a 11 cm de longitud, y 2.1 a 4 cm de ancho; ápice acuminado o atenuado; base aguda o subredondeada, 5 a 7 pares de nervaduras laterales, subcoriácea, margen subrevoluto, verde intenso en haz y verde claro en envés, pubescencia de tricomas multicelulares simples esparcida en toda la lámina de la hoja en haz y envés; Inflorescencias axilares o terminales, laxas, racemosas, de 6 a 9 cm de longitud, con 15 a 25 flores, el raquis es péndulo puberulento, brácteas filiformes de 2 a 4 mm de longitud pubérulas; pedúnculos de 1 a 2.7 cm de longitud; pedicelos de 2.5 a 5 mm de longitud, glabros; cáliz en forma de tubo cónico de 4.5 a 6 mm de longitud, diámetro de 2.2 a 3 mm, , pubérulo, lóbulos ovado-trianguulares de 0.7 a 1 mm de longitud, mucronados; corola amarillo claro, amarillo verdoso o amarillo purpúrea; infundibuliforme, de 10.6 a 16 mm de longitud, glabra por fuera; lóbulos de la corola ovados y corto mucronados de 3 a 4.5 mm de

longitud y 2 a 3.5 mm de ancho, diámetro de la corola de 3 a 4 mm; filamentos adheridos a la corola en sus primeros 6 a 9 mm, y de 3.8 a 5.8 mm de longitud libre, hinchados, ligeramente geniculados, pilosos en la base; anteras de 1.1 a 1.4 mm de longitud y 0.8 a 1.1 mm de ancho; ovario ovoide; estilo 10.5 a 14 mm de longitud; fruto elíptico de 12 a 14 mm de diámetro, blanco brillante, 12 semillas prismáticas de color café, de 3 a 4 mm de longitud.

*Cestrum mexicanum* presenta una distribución restringida a Chiapas en los municipios de Chamula, San Andrés, San Cristóbal de las Casas, Tenejapa, y Zinacatán, en bosque de pino-encino, entre 1750 y 3000 ms.n.m. El periodo de floración y fructificación se presenta en los meses de octubre a enero.

### **Especímenes revisados**

***Cestrum mexicanum*. México. Chamula:** Breedlove D. E., 7847, (F); ladera de *Quercus* por el camino a Chenalho cerca de la escuela de Yal Ichin, 12/12/1964, (fr); **Oxchuc:** Chamé, A. y M de J. Gutiérrez, 534, (MEXU); Chiapas, 19/10/1994, (fl, fr); **San Andrés Larrainzar:** Nee M., 32321, (MEXU); Cruz Quemada, 13 km (por aire) al NW de San Cristóbal de las Casas, 22/12/1985, (fl, fr); **San Cristóbal de las Casas:** Alush Méndez Ton. 8656, (MEXU); Cerro Huitepec 05/01/1986, (fl); Breedlove D. E., 55613, (MO); cerca de la cima del Cerro Zontehuitz, 17/11/1981, (fl); Carmelino Santíz Ruíz, 543, (MO); Chiapas, 12/01/1988, (fl); Carlson, M. C., 2398, (MEXU); Cerro Sontehuits, 10 millas por carretera desde San Cristóbal de las Casas, a Tenejapa, de la barranca por el camino a la cumbre 28/01/1952, F. Miranda, 4979, (MEXU); De San Cristóbal a Buena vista (Chepetil) 20/12/1948, (fl); Breedlove D. E., 12897, (MEXU); Paraje Chamula de Las Ollas, sobre las crestas del Cerro 10/10/1965, 22049, (MO); Lado este de Zontehuitz cerca de la cumbre. Mpio. De San Cristóbal de las Casas 8/11/1871, (fl); Schwabe, W., sn, (MEXU); San Cristóbal de las Casas, 10/11/1978, (fl); Méndez T. A., 7942, Cerro Huixtepec, 25/10/1984, (fl); 7984, (MEXU); Cerro Huixtepec, 25/09/1984, (fl); 9457, (MEXU); Sta. Cruz en San Felipe, 15/11/1986, (fl); 9483, (MEXU), (MO); Sta Cruz en San Felipe, 15/11/1986, (fl); Breedlove D. E., 14163, (F); SW de la carretera 190 cerca del Rancho Nuevo, casi 9 millas al SE de San Cristóbal de las Casas, 07/11/1965, (fl); 22941, (MEXU); Lado E del Zontehuitz cerca de la cima, 30/11/1971, (fl); 23004, (MEXU), (MO); ladera del cerro Huitepec al W de San Cristóbal, 05/12/1971, (fl); 14163, (TEX); SW de la carretera 190 cerca del Rancho Nuevo, casi 9 miles al SE de San

Cristóbal de las Casas, 07/11/1965, (fl); Alush Méndez, 8656, (TEX); Cerro Huitepec Mpio. San Cristóbal de las casas, 05/01/1986, (fl); Alonso Méndez, 7984, (TEX); Cerro Huitepec. Al W de San Cristóbal de las casas, 25/09/1984, (fl); Méndez T. A., 9457, (MEXU), (MO); Sta. Cruz en San Felipe, 15/11/1986, 1976, (F); Paraje Matsab, 30/01/1967, (fl); **Tenejapa:** Méndez T. A., 5087, (MEXU); Punta del Cerro Cruz Chi' en, 16/11/1982, (fl); 461, (F); Matsab, 05/01/1966, (fl); 577, Paraje Shohleh, 12/01/1966, (fl); 844, Paraje Balum K' anal 14/04/1966, 1976, Paraje Matsab, 30/01/1967, (fl); **Zinacatán:** Breedlove D. E., 55568, (MEXU); Cerca de la cima del Muk`avits, 16/11/1981, (fl).

### **Datos biogeográficos**

México junto con Centroamérica constituyen una de las regiones que concentra gran diversidad de organismos vegetales (Rzedowski, 1991), esta riqueza de la flora se debe a que está ubicado en una zona de transición de componentes procedentes del la región Neártica y Neotropical (Luna, 2008). Rzedowski (1978) reconoce seis elementos florísticos referidos a las relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora en el territorio mexicano, uno de ellos es el elemento con afinidades meridionales que incluye taxones neotropicales, relacionados con formas centroamericanas y sudamericanas, que incluyen el mayor porcentaje de la flora del país.

Los individuos incluidos en *Cestrum guatemalense* y *C. mexicanum* se localizan en la región que Morrone (2005) describe como la provincia de Chiapas que se ubica en el sur de México, Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua; básicamente corresponde a la Sierra Madre de Chiapas, presenta un patrón topográfico complejo con volcanes de hasta 4000 m de altura y valles profundos, se caracteriza por una gran variación climática, en ella se Incluyen dos sistemas montañosos diferentes: el Macizo Central de Chiapas, que constituye la proyección septentrional del sistema montañoso Centroamericano y que alcanza su mayor altitud a los 2860 m en la región de San Cristóbal; y la Sierra Madre de Chiapas, que se extiende a lo largo del litoral pacífico del estado de Chiapas, que va de 1000 a 3000 m. La vegetación consiste en bosques de pino-encino (Halffter, 1987; Conroy *et al.*, 2001; Escalante *et al.*, 2004; Morrone, 2005).

En nuestro caso esta investigación no fue diseñada para definir un trabajo de tipo biogeográfico. Sin embargo, se propone como una alternativa para resolver algunas cuestiones

que surgieron durante el proceso de investigación relacionado con la distribución geográfica y como ésta pudiera estar jugando un papel muy importante en la variación de las especies de *Cestrum*. Por ello un segundo paso sería un análisis para encontrar una explicación del patrón en la distribución del complejo de *Cestrum guatemalense*. En la actualidad existen diferentes enfoques biogeográficos para resolver diferentes preguntas. Un estudio sería de ayuda es un análisis panbiogeográfico, combinando los datos de distribución del linaje aquí estudiado con los datos geográficos de otros linajes que también habitan en esta región.

#### LITERATURA CITADA

- Conroy, V. C. J.; Y. Hortelano; F. A. Cervantes y J. A. Cook. 2001. **The phylogenetic position of southern relictual species of *Microtus* (Muridae: Rodentia) in North America.** *Mammalian Biology* 66: 332-344.
- Escalante, T.; G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2004. **The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone.** *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 327-339.
- Francey, P. 1935. **Monographie du genre *Cestrum* L.** *Candollea* 6: 46-398.
- Francey, P. 1936. **Monographie du genre *Cestrum* L., partie II.** *Candollea* 7: 1-132.
- Gentry, Jr., J. L. y P. Standley, 1974. **Solanaceae.** In: Gentry, Jr., J. L. y Standley, P.C. (Eds.), **Flora of Guatemala - Part X**, Numbers 1 and 2. *Fieldiana Botany* 24(10/1-2): 1-151.
- Halfpeter, G. 1987. **Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America.** *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Luna, V. I. 2008. **Aplicaciones de la Biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79 (001): 217-241.
- Morrone, J. J. 2005. **Hacia una síntesis biogeográfica de México.** *Anales del Instituto de Biología* 76 (002):207-252.
- Rzedowski, J. 1978. **Vegetación de México.** Limusa, México, D.F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. **Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México.** *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.

## Cuadros y figuras



Figura 1. Ejemplar Sintipo de *Cestrum guatemalense* Francey, Candollea 6: 98 1935 (Herbario MEXU).



Figura 2. Ejemplar Isotipo de *Cestrum mexicanum*, Francey Candollea 6: 174 1935 (Herbario MO)



Figura 3. Ejemplar Isotipo de *Cestrum pacayense* Francey, Candollea 6: 174 1935 (Herbario MO)

Cuadro 1. Caracteres observados por Francey, Candollea 6: 98. 1935.

<i>C. mexicanum</i>	<i>C. guatemalense</i>	<i>C. pacayense</i>
Arbusto o árbol de 1 a 5 m de alto.	Arbusto o árboles pequeños 1.5-8.5 m de alto.	Arbusto 2-5 m alto, o árboles 12 m de alto.
Ramas jóvenes apenas pubérulas, ligeramente estriadas y un poco verrugosas (elípticas).	Ramas pilosas o glabras a denso pubescentes	Ramas glabras.
Hojas elíptico o angostamente ovado-lanceolado, 58-111 mm de largo 23-36 mm de ancho, subcoriácea, margen subrevoluto	Hojas elípticas a elíptico-oblongo o lanceolada-elíptica, a veces ovalada, 6-12 (- 17) cm de largo, 2-4 (- 6) cm.	Hojas estrecho elípticas a elíptico o lanceoladas, 5-17.5 cm de largo, 2-4.5 cm.
Ápice atenuado, acuminado, base aguda o sub-redondeada, en pecíolo decurrente.	Ápice acuminado o estrecho agudo, agudo u obtuso, a veces en la base redondeada.	Ápice acuminado o estrecho agudo, atenuada a obtuso en la base.
Pecíolos 6-15 mm de largo	Pecíolos 1-2 (- 3) cm de largo.	Pecíolos 1-2.5 cm de largo, glabros.
Hojas axilares ausentes.	Hojas axilares a veces presentes.	Hojas axilares raramente presentes.
Inflorescencias axilares o terminales, laxas de 60-90 mm de largo, 70-95 mm de ancho, 15-25 flores, el eje de la inflorescencia es doblado o péndulo, ese eje 3 a 9 mm y pubérulo; brácteas filiformes 3-4 mm pubérulas lanceoladas angosta de 6 mm de largo, 0.7 mm de ancho, diminutamente pubérulas.	Inflorescencias axilares y terminales, racemosas o paniculadas, escaso a denso pubescentes, las brácteas lineares, caducas.	Inflorescencias axilares y terminales, paniculadas o racemosas, glabras o a veces escaso pilosas, las brácteas lineares.
Pedicelos del cáliz 2.5-5 mm de largo por .7 de ancho, glabros.	Pedicelos 0.5-3 mm de largo, glabros.	Pedicelos 1.5-3.5 mm de largo.
Cáliz 5.5-6 mm de largo, 5-lóbulos, desiguales, 5-nervados, dientes ovado-trianguares, ápice mucronado, iguales de 0.8 mm de largo, 1.5 mm de ancho, tiene forma de tubo cónico, presenta ángulos e incluso costillas, diámetro 3 mm, por fuera presenta verrugas es glabro por fuera y por dentro, el margen es glabro.	Cáliz 3.5-4 mm de largo, glabro a excepción de los lóbulos ciliolados, los lóbulos ampliamente deltoides u ovados y corto-mucronados, 0.2-0.5 mm de largo.	Cáliz 2.5-3 mm de largo, glabro, a excepción de los lóbulos ciliolados, los lóbulos 0.5 mm de largo o menos, ampliamente ovados y corto-mucronados o solamente mucronados.
Corola amarillo claro, amarillo verdosa o amarillo púrpura.	Corola amarillo claro a amarillo verdoso o a purpurino-amarillo.	Corola amarillo verdoso, amarillo claro o pálida.
Tubo de la corola 15.5 mm de largo, infundibuliforme.	Tubo de la corola de 14-18 mm de largo, glabro externamente, gradualmente ampliándose hacia arriba, o a veces precipitadamente debajo de la boca del tubo de la corola, los lóbulos 3-4 mm de largo, ovalado y corto-mucronado, marginal pubescente externamente.	Tubo de la corola delgado, 15.5-18 milímetros de largo, glabro externamente, precipitadamente ampliándose apenas debajo de la boca del tubo de la corola, los lóbulos 2-3 mm de largo, ovalado y corto-mucronado, papilado pubérulo en los márgenes externamente.
Filamentos adnados a la mitad del tubo, 6.5 mm, filamentos libres de 5.5 mm.	Filamentos 1.5-3 (- 3.5) mm de largo, glabro o pilosos en la base, los accesorios ausentes, a veces la base de los filamentos hinchados.	Filamentos 2-4.5 mm de largo, glabro o pilosos en la base, carece de accesorios.
Estilo 11.5 mm de largo.	Estilo 13-17 mm de largo.	Estilo 15.5-18 mm de largo.
	Fruto cerca de 12 mm de largo.	Fruto blanco 8-10 mm de largo.
	Semillas 7, 2.5-5 mm de largo.	Semillas 7, 4 mm de largo.

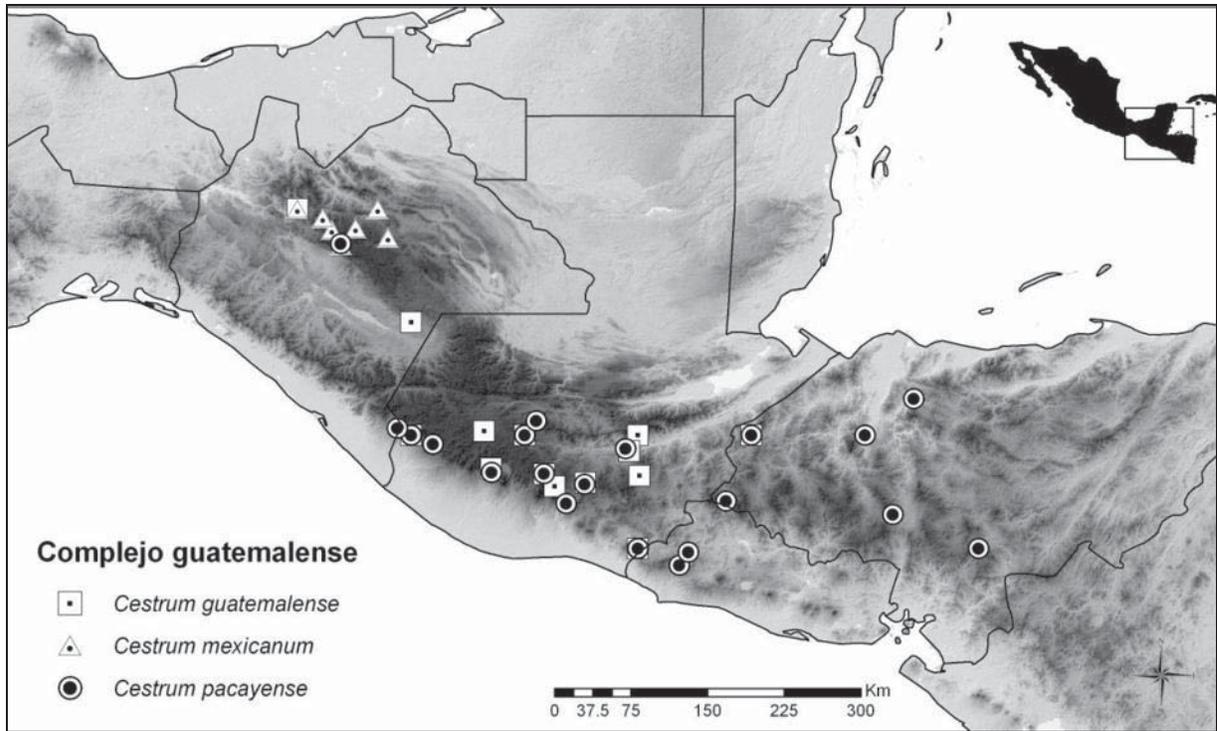


Figura 4. Distribución de *Cestrum guatemalense*. Se ubican geográficamente en las montañas desde Chiapas en México hasta El Salvador. *C. mexicanum*, se puede observar en la figura que su distribución se encuentra restringida a las montañas de Chiapas.

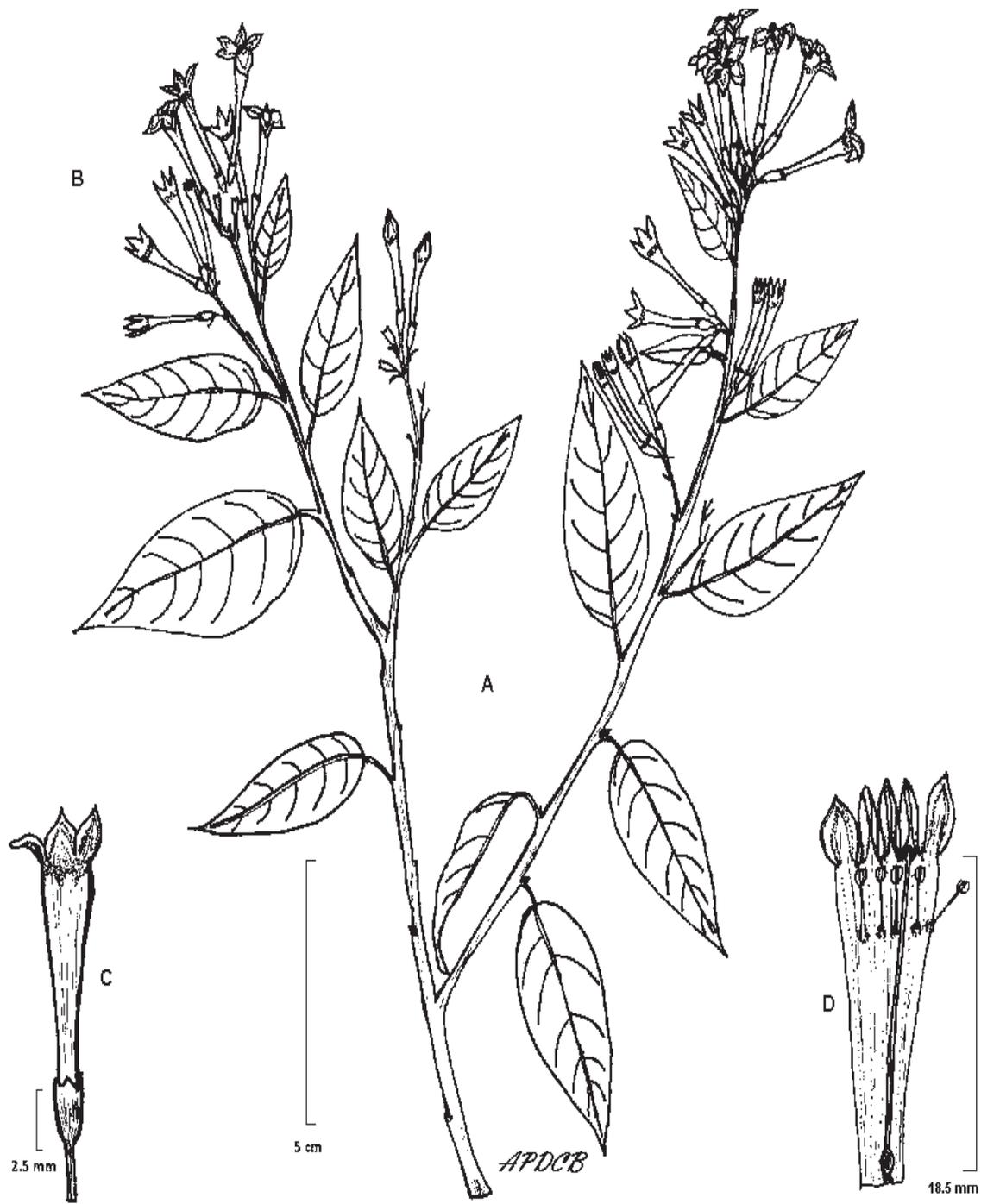


Figura 5. *Cestrum guatemalense*: A. aspecto de la planta; B. inflorescencia madura; C. detalle de la flor; D. detalle de flor disectada, mostrando las estructuras internas. Ilustración basada en diversos de ejemplares de *Cestrum guatemalense*.

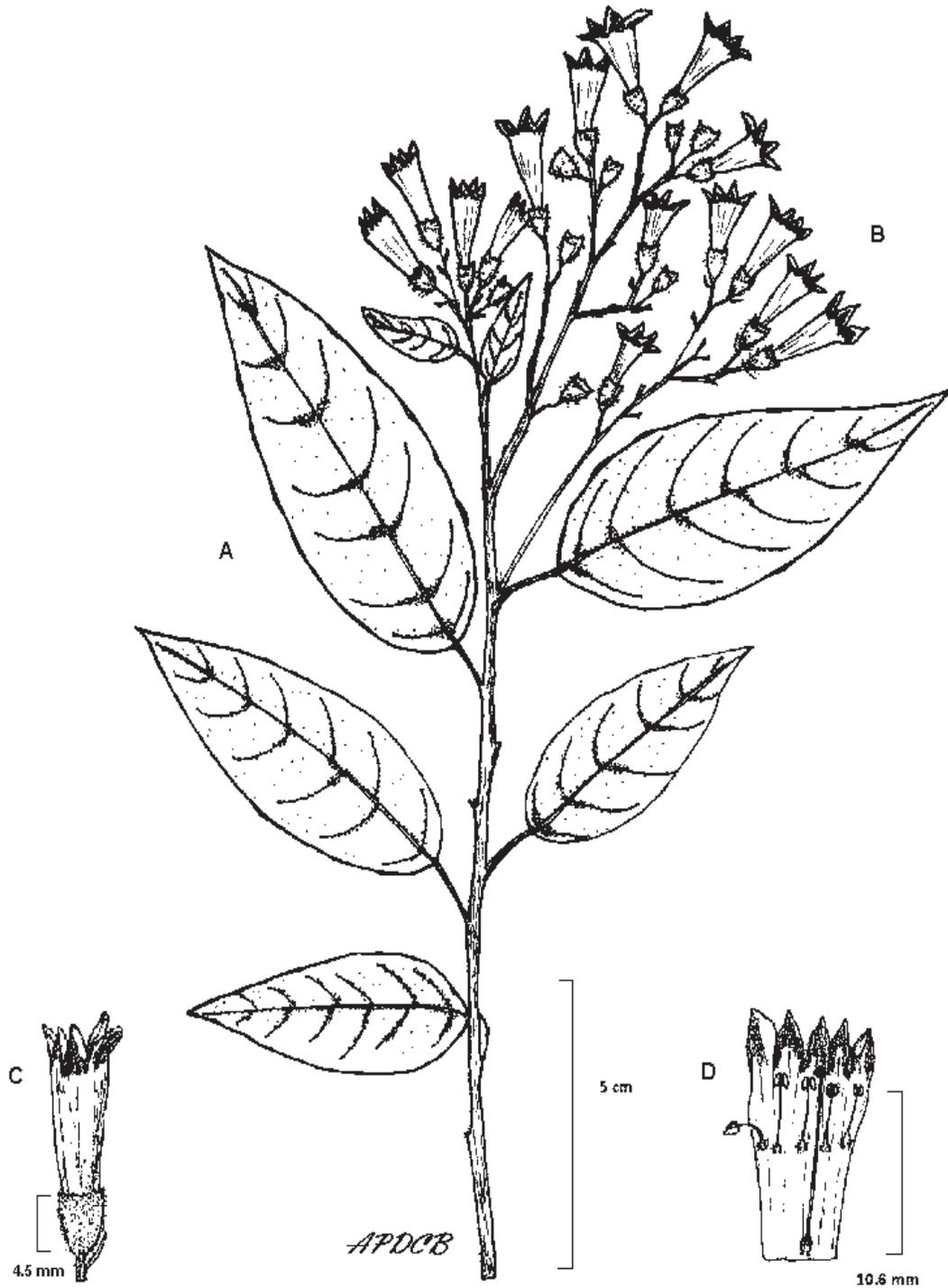


Figura 6. *Cestrum mexicanum*: A. aspecto de la planta; B. inflorescencia madura; C. detalle de la flor; D. detalle de flor disectada, mostrando las estructuras internas. Ilustración basada en diversos de ejemplares de *Cestrum mexicanum*.

## CONCLUSIÓN GENERAL

Existe una frase sobre la realidad de la especie que dice: “finalmente una especie es lo que un taxónomo dice que es” o aquella otra que menciona, “las especies son aquellos grupos de organismos que son reconocidos por los taxónomos competentes”. Sin embargo, esto no debe de ser así. Actualmente ha habido un gran avance en perfeccionar los métodos analíticos para delimitar las especies tratando de evitar que sean consideradas de forma subjetiva, además el soporte de la tecnología ha permitido el acceso a los modelos cuantitativos que anteriormente resultaban muy complejos, por ello es posible entender mejor el problema para delimitar las especies. Sin embargo, es cierto que aún no existe un consenso global sobre que es una especie. La causa de que no se pueda establecer un concepto universal es la asombrosa diversidad de los seres vivos. Como consecuencia, se han generado numerosas discusiones intentando resolver si una especie “es” o “no es” las cuales han complicado cada vez más el problema. Con todo y estos dilemas sin duda alguna seguirán existiendo las especies y continuaremos delimitándolas, ya que es parte de la naturaleza humana comprender y nombrar la naturaleza que nos rodea pues gracias a ella seguimos existiendo como especie.

Referente al género *Cestrum*, a pesar del gran número de especies que la conforman y su amplia distribución en Latinoamérica, los estudios sobre el género son escasos. Este vacío mantiene la dificultad taxonómica que presenta *Cestrum* y que resalta Nee (2001).

Este estudio examinó por medio de los análisis morfométricos la problemática para delimitar especies, el estudio determinó que el complejo *C. guatemalense* está conformado de dos grupos bien definidos por la combinación de varios caracteres morfológicos, los cuales fueron establecidos con base en los análisis multivariados, encontrándose una correspondencia entre estas técnicas. La combinación de estos métodos permitió hacer una comparación de los resultados y complementarlos. El grupo conformado por *C. mexicanum* en todos los análisis multivariados (tanto en el Análisis de Conglomerados como el Análisis de Componentes Principales y el Análisis Discriminante), se encuentra evidentemente separado del resto de los taxones. Morfológicamente *C. mexicanum* puede ser distinguido de *C. guatemalense* por presentar cálices grandes, pubescentes a pubérulos, con un diámetro de 2.2 a 3 mm de longitud

y por presentar los filamentos unidos por arriba de la mitad del tubo de la corola, así como el diámetro de la misma mayor de 3 mm.

Con base en los resultados del análisis morfométrico se logró detectar algunos caracteres diagnósticos, los cuales permitieron elaborar una clave para identificar las especies. La clave es práctica y fácil de usar ya que presenta caracteres macroscópicos evidentes.

Es cierto que *Cestrum guatemalense* representa una especie con alto grado de variación morfológica y que los caracteres tales como la forma de las hojas, así como la longitud del cáliz y la unión de los filamentos en la corola, que anteriormente fueron consideradas para diferenciar esta especie de otras especies como *C. mexicanum* son diagnósticas. De esta forma, este estudio apoya en parte las propuestas de Gentry y Standley (1974) y Nee (2001; en prep.) quienes consideran por un lado a *C. pacayense* como sinónimo de *C. guatemalense* y por otro lado el criterio de que la corola presenta buenos caracteres para distinguir las distintas especies del género *Cestrum*.

Los resultados obtenidos en el análisis filogenético del complejo *C. guatemalense*, muestran que el clado de *C. mexicanum* fue el único que logró resolución pero con bajo soporte bootstrap, los caracteres diagnósticos que permiten separarla del resto de los taxones fue la forma de la hoja y la adnación de los filamentos, este último coincide con lo encontrado en el análisis morfométrico lo cual confirma que realmente se debe considerar como una especie válida. El clado conformado por *C. guatemalense* y *C. pacayense* mostraron una politomía sin resolución, por lo que se cree que son especies estrechamente relacionadas, además consideramos que se puede ampliar el estudio con un mayor número de caracteres y especies que permitan definir mejor sus relaciones filogenéticas.

Los resultados obtenidos en este trabajo brindan información importante acerca de los patrones de similitud morfológica entre las especies del complejo. Sin embargo, para entender mejor al género *Cestrum* y los complejos de especies dentro de este género es necesario evaluar otros aspectos importantes además de la morfología. Particularmente estudios relacionados con patrones de distribución biogeográfica de las especies del complejo guatemalense, además un análisis con datos moleculares de diferentes poblaciones del género *Cestrum* que puedan revelar las relaciones de ancestría entre los miembros del complejo. También es importante tomar en cuenta aspectos ecológicos al realizar un estudio de invernadero colectando semillas del complejo guatemalense y germinarlas bajo condiciones

ambientales controladas para registrar las variaciones genéticas que no son modificadas por el ambiente. Finalmente una propuesta es utilizar como herramienta a los Sistemas de Información Geográfica por medio de un análisis multicriterio donde se puedan incluir bases de datos de clima, temperatura, curvas de nivel, suelos y vegetación para identificar si las especies se encuentran en las mismas condiciones ambientales y con ello determinar si la variación dentro del complejo guatemalense es debida al ambiente donde se desarrollan. Estos estudios se pueden proponer como una nueva fase para robustecer los resultados presentados en este documento.

### LITERATURA CITADA

- Gentry, Jr., J. L. y P. Standley. 1974. **Solanaceae**. In: Gentry, Jr., J. L. y Standley, P.C. (Eds.), **Flora of Guatemala - Part X**, Numbers 1 and 2. *Fieldiana Botany* 24(10/1-2): 1-151.
- Joly, S. y A. Bruneau. 2007. **Delimiting Species Boundaries in *Rosa* Sect. *Cinnamomeae* (Rosaceae) in Eastern North America**. *Systematic Botany*, 32(4): 819–836.
- Nee, M. 2001. **An overview of *Cestrum***. pp. 109-136. En: Solanaceae V: advances in taxonomy and utilization. R. G. van de Berg, G. W. M. Barendse, G. M. van der Weerden, y C. Mariano (eds.). Nijmegen University Press.
- Nee, M. en prep. **Nomenclatural synopsis of genus *Cestrum***. Distribuido por el autor. New York, E. U. A. 73 pp.