



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

REVISION TAXONOMICA DEL GENERO  
*Ramirezella* ROSE  
(FABACEAE PAPILIONOIDEAE)

TES01000156182

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

HELGA OCHOTERENA-BOOTH

MEXICO, D. F.

1991

## CONTENIDO.

|   |     |
|---|-----|
| Agradecimientos.....  | i   |
| Resumen.....  | iii |
| Introducción  |     |
| Antecedentes.....   | 1   |
| Historia taxonómica.....  | 4   |
| Objetivos.....  | 9   |
| Metodología   |     |
| Morfología.....   | 9   |
| Trabajo de campo.....   | 10  |
| Anatomía.....   | 11  |
| Palinología.....  | 11  |
| Estudios blastogenéticos.....   | 11  |
| Recuentos cromosómicos.....   | 12  |
| Otros.....  | 12  |
| Resultados  |     |
| Características del género:   |     |
| Distribución y hábitat.....   | 13  |
| Forma de vida.....  | 16  |
| Morfología  |     |
| Raíz.....   | 16  |
| Tallo.....  | 17  |
| Hoja.....   | 18  |
| Inflorescencia.....   | 19  |
| Brácteas.....   | 21  |
| Flor.....   | 21  |
| Polen.....  | 24  |
| Fruto.....  | 24  |
| Semilla.....  | 25  |
| Plántula.....   | 25  |
| Biología floral.....  | 30  |
| Floración y fructificación.....   | 36  |
| Análisis de eficiencia reproductiva en<br><i>Ramirezella strobilophora</i> con base en<br>ejemplares de herbario..... | 37  |
| Etnobotánica.....   | 42  |
| Tratamiento sistemático   |     |
| Clave para los géneros de <i>Phaseolinae</i> en México.....   | 45  |
| Diagnosis de <i>Ramirezella</i> .....   | 46  |
| Clave para las especies con carácter clave primario<br>de flor.....   | 49  |
| Clave para las especies con carácter clave primario<br>de fruto.....  | 50  |
| <i>Ramirezella calcoma</i> Ochoterena-Booth et Delgado.....   | 51  |
| <i>R. crassa</i> (McVaugh) Ochoterena-Booth et Delgado.....   | 55  |

|   |     |
|---|-----|
| <i>R. lozanii</i> (Rose) Piper.....                     | 59  |
| <i>R. micrantha</i> Delgado et Ochoterena-Booth.....    | 63  |
| <i>R. nitida</i> Piper.....                             | 67  |
| <i>R. penduliflora</i> Delgado et Ochoterena-Booth..... | 70  |
| <i>R. strobilophora</i> (Robinson) Rose.....            | 74  |
| Discusión y conclusiones                                |     |
| Filogenia y evolución.....                              | 84  |
| Fitogeografía.....                                      | 97  |
| Anexo   |     |
| Lista de colectores.....                                | 107 |
| Bibliografía citada.....                                | 110 |

## AGRADECIMIENTOS

Primeramente quisiera agradecer al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y particularmente al Departamento de Botánica y al Herbario Nacional de México (MEXU), todo su apoyo durante la realización de este trabajo.

Al Doctor Alfonso Delgado Salinas por su constante asistencia, estímulo y asesoría, que hicieron de él un verdadero y gran director de tesis.

A la M. en C. Hilda Flores Olvera, quien me motivó para introducirme en el apasionante mundo de las plantas y quien, como asesora de Tesis, se preocupó por mi buen desempeño y me alentó continuamente.

Al Dr. Fernando Chiang Cabrera, la M. en C. Nelly Diego Pérez y la Biól. Angélica Ramírez Roa, quienes fungieron también como sinodales de mi tesis haciendo valiosas observaciones.

A la Dra. Patricia Dávila Aranda y al Maestro Javier Valdés Gutiérrez por la revisión del manuscrito y por sus importantes sugerencias, así como por su continuo interés en mi trabajo.

A los curadores de todos los herbarios consultados, por darme acceso al material bajo su cargo, especialmente a la Dra. Patricia Dávila Aranda, del Herbario Nacional, por todas las facilidades.

Al Laboratorio de Palinología del Instituto de Geología, UNAM, por facilitar el uso de sus instalaciones y por su asesoría técnica.

Por su asesoría en la parte técnica: de citogenética a Pedro Mercado; de anatomía a Guillermo Angeles y Calixto Benavides y de cómputo a Alfredo Wong.

A Felipe Villegas por la realización de los Mapas 1 y 2, las figuras 28 y 29 y el diseño de portadas.

A Mario Sousa Peña por su ayuda en la elaboración del Mapa 3.

A las personas que amablemente recolectaron material para mis estudios: Juan Ismael Calzada, José Luis Contreras, Gabriel Flores y Oswaldo Téllez.

A Alfonso Delgado, Rosaura Grether y Javier Valdés por su apoyo en el trabajo de campo y por su grata compañía al igual que la de Gabriel Flores, Francisco Basurto, Arturo Mora y Hermilo Quero.

A la DGAPA por haberme otorgado una beca durante el último año de trabajo.

A todas las personas que de alguna u otra manera, han hecho posible la culminación de mi tesis.

## RESUMEN

El género *Ramirezella* (Fabaceae, Papilionoideae), cuya distribución abarca principalmente la región de la costa Mexicana y Centroamericana del Pacífico, desde el Sur de Sinaloa y Chihuahua hasta Nicaragua, ha presentado problemas en su clasificación tanto en la categoría genérica como en sus especies.

La gran afinidad morfológica que tiene con *Vigna* ha sido motivo de su inclusión en el subgénero *Sigmoidotropis* (Lackey, 1983), sin embargo, varios autores aún lo reconocen como género válido (Maréchal et al., 1978; Delgado, 1985).

De las 14 especies descritas hasta la fecha, sólo se reconocen 3; no se acepta ninguna de las 4 variedades propuestas, aunque se hace una nueva combinación de una de ellas elevándola a rango específico y además se describen 3 especies nuevas para la ciencia, reconociéndose en consecuencia un total de 7: *Ramirezella calcoma*, *R. crassa*, *R. lozanii*, *R. micrantha*, *R. nitida*, *R. penduliflora* y *R. strobilophora*.

Se presenta una clave para los géneros de *Phaseolinae*, una clave con carácter clave primario de flor y otra de fruto para las especies de *Ramirezella*, además de ilustraciones y mapas de distribución.

A la vez, con base en características morfológicas, de biología floral y de distribución, se hace un análisis de las relaciones filogenéticas de las especies y del género con sus afines, ilustrado por cladogramas, concluyéndose que el género puede definirse como un taxón independiente cuyo origen corresponde al hemisferio norte, probablemente relacionado con *Oxyrhynchus*.

## INTRODUCCION .

### ANTECEDENTES.

Después de las familias Asteraceae y Orchidaceae, la familia Fabaceae (Leguminosae) es la más grande, con aproximadamente 650 géneros y 18000 especies. Alrededor de 440 géneros y 12000 especies están comprendidas dentro de la subfamilia Papilionoidea, que tiene su mayor diversidad en cuanto a formas de vida y composición florística en Brasil, México, Este de Africa, Madagascar y la región Chino-Malaya (Polhill y Raven, 1981).

La familia incluye numerosas especies de gran importancia económica, la mayoría de las cuales pertenece a la tribu Phaseoleae, de las Papilionoideae, que posee, además, el mayor número de géneros de cualquier tribu en las leguminosas. En dicha tribu se incluyen las legumbres más comúnmente cultivadas que se conocen como frijoles, tales como *Phaseolus* spp., *Vigna* spp. y *Glicine max*; además de varias especies de otros géneros que tienen considerable importancia como alimentos, forrajes y plantas de ornato como *Centrosema*, *Macroptilium* o *Macrotyloma* (Polhill y Raven, 1981).

A pesar de la gran importancia económica de esta tribu, que comprende alrededor de 90 géneros y 1600 especies esencialmente tropicales, su taxonomía fue ignorada por mucho tiempo, desde los trabajos de Bentham (1865), hasta los de Verdcourt (1970), quienes contribuyeron notablemente en su momento al progreso de

la sistemática del grupo. De tal modo, que aún persisten grandes dificultades en la clasificación de las diferentes subtribus de esta tribu (Baudet, 1974).

En lo que concierne a la taxonomía de la subtribu Phaseolinae, destacan los trabajos realizados para la delimitación de géneros como *Phaseolus* y *Vigna* (Verdcourt, 1970; Maréchal *et al.*, 1978 y Lackey, 1983). Estos estudios implican un reacomodo de grupos o géneros hermanos tales como *Dolichos*, *Macroptilium*, *Macrotyloma* y *Ramirezella*, que según los autores mencionados han quedado delimitados de diferentes modos.

El trabajo de Verdcourt (1970), resultó en una concepción más restringida de *Phaseolus*, limitándolo exclusivamente a especies americanas caracterizadas por poseer tricomas uncinados, quilla espiralada y exina carente de reticulaciones amplias (Maréchal *et al.*, 1981) y reduciéndolo a unas 50 especies (Lackey, 1983). En consecuencia, esta clasificación llevó a un aumento en el número de especies y complejidad de *Vigna*, a la descripción de otros géneros y a la retención de otros más, entre los que se encuentra *Ramirezella* (Maréchal *et al.*, 1978).

Se han hecho varios intentos por encontrar otros caracteres que permitan alcanzar una clasificación más natural de los géneros y especies comprendidos en el denominado complejo *Phaseolus-Vigna*. Así, Maréchal *et al.* (1981) resaltan la presencia de nectarios extraflorales de la inflorescencia, señalando que en las especies de *Vigna* son conspicuos, mientras que en otros géneros como *Ramirezella*, no se encuentran. Sin embargo, aunque existen trabajos que describen la anatomía de los nectarios en algunas especies de *Vigna* (Kuo y Pate, 1985; Pate



et al., 1985), no se han realizado estudios de manera extensiva en todas las especies por lo que en realidad, no se ha podido definir claramente el valor de esta característica para la delimitación de grupos dentro y fuera de *Vigna*.

Otro carácter de posible importancia en la taxonomía del complejo es la ultraestructura de la exina de los granos de polen, que en algunas especies de *Phaseolus*, *Vigna* y *Ramirezella*, ha mostrado diferencias significativas en las columelas (Stainier y Hovart, 1983), quedando aún por comprobarse su constancia.

Baudet (1974), empleó las características blastogenéticas (morfología de plántula) como ayuda en la delimitación de grupos taxonómicos, indicando la importancia de la posición de los cotiledones, morfología y número de las primeras estípulas, forma de las eófilas y pubescencia del epicótilo, pero al igual que con las aportaciones anteriores, existen aún muchas especies por analizar.

Por otro lado, el número cromosómico en la subtribu es muy constante, siendo  $\bar{x}=11$  (Goldblatt, 1981), con  $n=10$  en especies de algunos géneros, por supuesta aneuploidía. Esta homogeneidad limita la posibilidad de emplear este carácter en la distinción de géneros y por consiguiente de especies.

Gran parte de los desacuerdos en la clasificación de los géneros y especies del complejo *Phaseolus-Vigna* ha sido producto de las numerosas especies involucradas, de sus convergencias evolutivas, así como de la poca disponibilidad de ejemplares que han tenido los diferentes autores.

Además de la problemática que el género *Ramirezella*, como parte de este complejo, ha tenido, este grupo de plantas ha sido

menos estudiado que otros, ya que tiene una distribución restringida a México, Guatemala, El Salvador y Nicaragua, áreas aún poco exploradas. Debido a que México es el principal centro de diversificación del género, resulta de gran importancia que en nuestro país se realicen estudios que contribuyan a aclarar su situación taxonómica.

#### HISTORIA TAXONOMICA.

El género *Ramirezella* fue propuesto como segregado de *Vigna* Savi, con base en diferencias de hábitat, inflorescencia, flor y fruto por Rose (1903). A partir de entonces especies de este género han sido reconsideradas como *Phaseolus*, estrictamente como *Ramirezella*, o como *Vigna*, tanto por los diferentes autores que lo han abarcado en tratamientos florísticos, como por aquellos que han hecho revisiones taxonómicas del complejo *Phaseolus-Vigna* (Morton, 1944; Standley y Steyermark, 1946; Rose, 1909; Standley, 1922; Piper, 1926; Calderón, 1941; Maréchal *et al.*, 1978; Lackey, 1983; McVaugh, 1987, Delgado, 1985).

Rose (1903) dedicó el nombre de este género al destacado botánico mexicano José Ramírez, quien fue muy reconocido a finales del siglo XIX y principios del presente por su importantísima labor para el conocimiento de las plantas en México, a pesar de que en la actualidad sus aportaciones son poco valoradas (Flores Olvera y Ochoterena-Booth, en prensa). En su trabajo, Rose (1903) publicó, además de una nueva combinación basada en *Vigna strobilophora* Robinson, tres especies: *Ramirezella occidentalis*, *R. pubescens* y *R. glabrata*, todas ellas muy relacionadas con *R. strobilophora* y con diferencias

básicamente en la pubescencia general de la planta.

En 1909, Rose describió *Ramirezella pringlei* y realizó otra combinación nueva, transfiriendo *Phaseolus buseri* Micheli a *Ramirezella*, con lo cual reconoció seis especies para el género.

Standley (1922) aceptó sólo cuatro especies: *Ramirezella buseri* (= *R. occidentalis* y *R. glabrata*), *R. pringlei*, *R. pubescens* y *R. strobilophora*, aclarando su estrecha relación y remarcando la necesidad de observar más material para determinar la validez de las especies.

En sus estudios sobre las Phaseolinae americanas, en lo que concierne al género *Ramirezella*, Piper (1926) reconoció cinco especies ya propuestas: *R. buseri* (= *R. pringlei*), *R. glabrata*, *R. occidentalis*, *R. pubescens* y *R. strobilophora*; transfirió una más, que el mismo Rose describió en la publicación de 1909 como *Phaseolus* (sección *Leptospron*) *lozanii*, y describió *Ramirezella nitida* y *R. ornata*, quedando entonces constituido el género por ocho especies, seis de las cuales, según Piper, se hallaban fuertemente relacionadas.

En Flora Salvadoreña, Calderón (1941) ratificó la presencia de *Ramirezella ornata* para el país.

En 1944, Morton indicó que los criterios considerados para la delimitación del género, tales como curvatura de la quilla y tamaño de las brácteas, eran arbitrarios y que cuatro de las especies eran "altamente críticas", señalando que las diferencias quedaban contenidas en la variación del género *Phaseolus*, por lo que retomó *Ph. buseri* Micheli y *Ph. lozanii* Rose y realizó dos combinaciones nuevas, transfiriendo otras dos especies de *Ramirezella* a *Phaseolus*: *R. strobilophora* y *R. pubescens*.

Poco tiempo después, Standley y Steyermark (1946), siguiendo a Morton (1944) en la idea de reducir a *Ramirezella* dentro de *Phaseolus*, indicaron en la clave para especies de su tratamiento de este último el subgénero *Ramirezella*, basándose en la forma de la quilla y señalando que aunque estaban de acuerdo con Morton (1944) en el hecho de que los criterios que delimitaban a *Ramirezella* como género eran arbitrarios, el grupo tenía más caracteres para ser reconocido en esa categoría taxonómica, que algunos de los géneros entonces admitidos dentro de las Phaseolinae. Indicaron, además, que la nomenclatura de las especies en el grupo era confusa y aceptaron tentativamente para Guatemala, la presencia de *R. buseri*.

Más recientemente, después de los trabajos de Verdcourt (1970), que delimitaron definitivamente al género *Phaseolus*, Baudet (1978) realizó un estudio de la clasificación genérica de las Phaseoleae y reconoció la existencia de *Ramirezella* como tal, con ocho especies, sin mencionar cuáles, aunque posiblemente se refería a las mismas reconocidas por Piper (1926).

De los nueve nombres propuestos para las especies del género, Maréchal *et al.* (1978) reconocieron sólo tres: 1) *R. strobilophora* con 3 variedades: var. *buseri* (= *R. pringlei*), var. *pubescens* y var. *strobilophora*; 2) *R. ornata* y 3) *R. lozanii*. Indicaron que las otras tres no las observaron, aunque reconocieron la posible validez de *R. nitida*.

En su trabajo, Maréchal *et al.* (1978) proponen siete subgéneros de *Vigna*: *Vigna*, *Plectotropis*, *Ceratotropis*, *Lasiocarpa*, *Sigmoidotropis*, *Haydonia* y *Macrorhynchus*. Cada uno de ellos mostrando una combinación de caracteres que los autores

consideran como diagnósticos del heterogéneo grupo de especies que comprende el género *Vigna*.

Maréchal *et al.* (1978) enlistan independientemente una serie de caracteres distintivos para el género *Vigna* y para *Ramirezella* que se transcriben de manera comparativa a continuación:

| <i>Ramirezella</i>  | <i>Vigna</i>  |
|---|---|
| <ul style="list-style-type: none"><li>- estípulas redondeadas en la base</li><li>- ausencia de tricomas uncinados</li><li>- inflorescencia con numerosas flores en un raquis no contraído</li><li>- ejes secundarios del raquis reducidos hasta pequeñas protuberancias poco aparentes</li><li>- ausencia de glándulas extraflorales en el raquis</li><li>- brácteas florales grandes, multinervadas y caducas</li><li>- pedicelos más largos, o por lo menos iguales que el cáliz</li><li>- estandarte asimétrico sin callosidad</li><li>- pétalos de longitud subigual</li><li>- quilla ligeramente asimétrica con un rostro fuertemente recurvado</li><li>- estigma terminal</li><li>- estilo caduco</li><li>- vainas muy grandes, péndulas y rectas</li><li>- vainas no septadas</li><li>- semillas con hilo alargado sin arilo</li></ul> | <ul style="list-style-type: none"><li>- estípulas prolongadas por arriba de la inserción, auriculadas o no en la base</li><li>- ausencia de tricomas uncinados,</li><li>- raquis de la inflorescencia contraído</li><li>- ejes secundarios de la inflorescencia glandulosos</li><li>- brácteas florales caducas</li><li>- jamás más de dos flores por nudo</li><li>- pedicelos gruesos, más cortos que, o cuando más tan largos como el cáliz</li><li>- pétalos de longitud subigual</li><li>- estilo prolongado sobre el estigma por un labio más o menos largo</li><li>- estilo caduco</li><li>- vainas lineares</li><li>- vainas no septadas</li><li>- polen triporado</li><li>- escultura de la exina formando una red con reticulaciones amplias</li></ul> |

En 1983, Lackey consideró que la variación de *Vigna* no permitía delimitar adecuadamente al género *Ramirezella*, por lo que opinó que resultaría de mayor confusión aceptarlo. Reconoció cinco subgéneros de *Vigna* y ubicó a las especies de *Ramirezella* dentro del subgénero *Sigmoidotropis*, enlistando únicamente a tres de los nueve nombres conocidos: *V. lozanii*, *V. strobilophora* y

*V. nitida*, con lo cual sugirió la transferencia de la primera y la última a *Vigna*. Como caracteres distintivos del subgénero *Sigmoidotropis*, en el cual incluye a trece especies, propuso:

- estípulas extendiéndose sólo por arriba del punto de inserción, reflejas en las ramas maduras
- folíolos no lobados
- inflorescencia con nudos usualmente hinchados de manera conspicua
- brácteas y bractéolas de persistencia variable, comúnmente caedizas en la antesis
- dientes superiores del cáliz parcial a completamente unidos
- todos los dientes cubiertos internamente con tricomas erectos y multicelulares glandulares
- estandarte sin apéndices, comúnmente con un conectivo entre las aurículas
- quilla con un doblez longitudinal, a rara vez subtransversal, con frecuencia con un pequeño apéndice bilabiado no vascularizado
- Estilo a veces erecto, usualmente enrollado y rotando a una forma sigmoide en las flores abiertas, con frecuencia constreñido cerca de la mitad y a veces prominentemente hinchado distalmente
- brocha polínica introrsa
- estigma terminal o introrso a casi siempre extrorso, a veces alcanzado por una prolongación del estilo
- óvulos 8-22
- superficie de la semilla desnuda

Por otro lado, McVaugh (1987), en Flora Novogaliciana, basándose en el trabajo de Lackey (1983), redujo a *Ramirezella* dentro de *Vigna*, reconociendo para la región de estudio a *V. strobilophora* con 3 variedades: var. *buseri*, var. *crassa* (descrita por él) y var. *strobilophora*, además de *V. lozanii*. Consideró a *V. lonchophylla* Piper como especie dudosa, excluyéndola por no haber visto el tipo y señaló que según la descripción, de llegar a reconocerse, tendría una estrecha relación con *V. lozanii*.

Delgado (1985) reconoce la existencia de *Ramirezella* y anotó en los ejemplares tipo de *Phaseolus pachycarpus* Standley y *Ph. prorifirus* Jones que se trataban de especies del primer género.

## OBJETIVOS .

- Contribuir al conocimiento de la subtribu Phaseolinae mediante:
  - a) La delimitación del género *Ramirezella*.
  - b) El estudio de la taxonomía de sus especies.
- Contribuir al conocimiento de la flora de México.

## METODOLOGIA .

### MORFOLOGIA .

Se hizo una revisión de aproximadamente 300 ejemplares de las especies del género *Ramirezella* depositados en México en los siguientes herbarios: CHAPA (Herbario Hortorio del Colegio de Posgraduados de Chapingo), ENCB (Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN), FCME (Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM), L'AMAGATALL (herbario del Dr. Vázquez, depositado en MEXU), MEXU (Herbario Nacional de México, Instituto de Biología, UNAM), UAT (Herbario de la Universidad Autónoma de Tamaulipas) y de los herbarios en los Estados Unidos: AA (Arnold Arboretum, depositado en GH), F (John G. Searle Herbarium, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois), GH (Gray Herbarium of Harvard University, Cambridge, Massachusetts), LL (Herbario de Lundell, depositado en TEX), MICH (Herbarium of the University of Michigan, Ann Arbor, Michigan), MO (Herbarium, Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri), NY (New York Botanical Garden, New York), TEX (Herbarium, Department of Botany, Plant Resources Center, University of Texas, Austin, Texas), US (United

States National Herbarium, Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington, D.C.) y WIS (Herbarium, Department of Botany, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin). Se consultaron también algunos ejemplares de: HUAA (Herbario, Centro Básico, Departamento de Biología Universidad Autónoma de Aguascalientes); XAL (Herbario del Instituto de Ecología, A.C., Jalapa, Veracruz); CAS (California Academy of Sciences, San Francisco, California); COLO (Herbarium, University of Colorado Museum, Boulder, Colorado).

Los datos de localidad y colector se reproducen en "Ejemplares Examinados" bajo cada especie. Los nombres de los colectores se abreviaron con la inicial y primer apellido. Se realizó una lista de equivalencia de los colectores principales, utilizando todas las formas como cada uno se encuentra citado en las etiquetas de herbario. Los tipos de vegetación se obtuvieron de las etiquetas haciéndose las equivalencias con los reconocidos por Miranda y Hernández (1963).

Todo el material consultado se determinó y anotó.

#### TRABAJO DE CAMPO.

Los estudios se apoyaron con colectas personales de cinco de las especies, visitando los estados de Tamaulipas, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Morelos y Estado de México. Los ejemplares recolectados fueron depositados en MEXU y se distribuirán duplicados a otros herbarios.

Con las colectas se obtuvo, además de información ecológica, material para observaciones en invernadero, estudios blastogénéticos, de anatomía y recuentos cromosómicos.



## ANATOMÍA.

Se hicieron cortes de raíz y tallo de plantas vivas que fueron fijados en FAA.

Los fragmentos obtenidos se lavaron durante aproximadamente 12 horas en agua corriente y posteriormente se deshidrataron en alcoholes graduales hasta xilol, durante media hora en cada cambio.

Los fragmentos fueron incluidos en parafina, haciéndose dos cambios de parafina pura durante 24 horas cada uno. Los cortes se hicieron con microtomo.

Las preparaciones se desparafinaron con xilol, se hidrataron con alcoholes graduales del absoluto hasta el agua destilada, durante 5 minutos en cada cambio y se tiñeron con safranina por aproximadamente dos horas, nuevamente se deshidrataron, se tiñeron con verde rápido y se hicieron permanentes.

## PALINOLOGÍA.

Se llevaron a cabo estudios a nivel de microscopía óptica de todas las especies, usando granos de polen obtenidos de ejemplares de herbario y acetolizados durante 11 minutos a 65-70°C. Las preparaciones se depositaron en la palinoteca del Instituto de Geología, UNAM.

## ESTUDIOS BLASTOGENÉTICOS.

Semillas colectadas y obtenidas de ejemplares de herbario, previa autorización, se mantuvieron en charolas con vermiculita en invernadero y en estufa a 30°C, hasta su germinación.

Basándose en el trabajo de Baudet (1974) se realizó un

análisis de las características morfológicas de las plántulas de cuatro especies que pudieron obtenerse en invernadero: *Ramirezella lozanii* (J. C. Soto 8103, MEXU y O. Téllez 12625, MEXU), *R. nitida* (A. Valiente 427, MEXU), *R. penduliflora* (E. Martínez 20746 et al., MEXU) y *R. strobilophora* (J. I. Calzada 15156, MEXU y H. Ochoterena-Booth 7, MEXU), así como de plántulas conservadas como ejemplares de herbario de *R. strobilophora* (W. E. Safford 7136, US; M. Sousa 3863 et al., MEXU).

#### RECUENTOS CROMOSOMICOS.

Se obtuvieron meristemos subapicales de radícula, que fueron pretratados con hidroxiquinoleína al 0.002M por 5 horas a 18°C, fijados en FARMER y conservados en refrigeración hasta su tratamiento. Se hidrolizaron con HCl al 1N a 60°C por 8 minutos y se tificaron durante 1 hora con Feulgen en oscuridad y con acetorceína previo al aplastamiento. Una vez localizados los campos con cromosomas en metafase, las preparaciones se hicieron permanentes con ayuda de hielo seco.

#### OTROS.

Se elaboraron ilustraciones en los casos necesarios; una clave para los géneros de *Phaseolinae* en México; una con carácter clave primario de flor y otra de semillá y fruto para las especies de *Ramirezella*; además, se elaboraron mapas de distribución de cada especie.

Finalmente, se realizó un análisis filogenético de las especies y de los géneros afines ilustrado por cladogramas.

## RESULTADOS

### CARACTERISTICAS DEL GENERO

#### DISTRIBUCION Y HABITAT.

La distribución de las especies es muy localizada (Mapa 1), con excepción de *Ramirezella strobilophora* que se encuentra desde Sonora y Chihuahua hasta Nicaragua (Mapas 2 y 3). Sin embargo, es probable que los lugares conocidos de distribución se incrementen a medida que haya más colectas. Corresponde en general a la vertiente a barlovento de la Sierra Madre Occidental, salvo *R. nitida*, que está en la Sierra Madre Oriental, en Tamaulipas y San Luis Potosí.

A pesar de que comúnmente las especies no se limitan a un tipo de vegetación, ni a una altitud (Figs. 1 y 2), *Ramirezella crassa* y *R. nitida* se distribuyen de manera preferencial en selva mediana. La última ocupa dos intervalos altitudinales: de 330 a 500 m.s.n.m. y de 1500 a 2100, mientras que *R. crassa* se encuentra con mayor frecuencia entre 200 y 900 m.s.n.m. La especie *R. micrantha* coincide en el segundo intervalo de *R. nitida* pues es más común entre los 1500 y 1900 m.s.n.m. aunque se ha colectado más en pinares o en bosque de abetos. En estos mismos tipos de vegetación ocurre *R. lozanii* que también es frecuente en ecotonías de pinar-encinar, entre los 1000 y 1750 m.s.n.m. La especie *R. penduliflora* se encuentra en altitudes más definidas, entre los 1100 y 1500 m.s.n.m. en bosque caducifolio y aun cuando en dos colectas se

anotó en la etiqueta que correspondían a zacatonal y matorral, es probable que estas comunidades fueran secundarias de bosque caducifolio. La especie *R. strobilophora* es la más variable en este sentido pero muestra una clara tendencia hacia la selva baja aunque oscila con frecuencia entre el nivel del mar y los 1600 m.s.n.m. Por último, *R. calcoma* también es bastante constante, siendo sus colectas de encinar y entre los 860 y 1340 m.s.n.m.

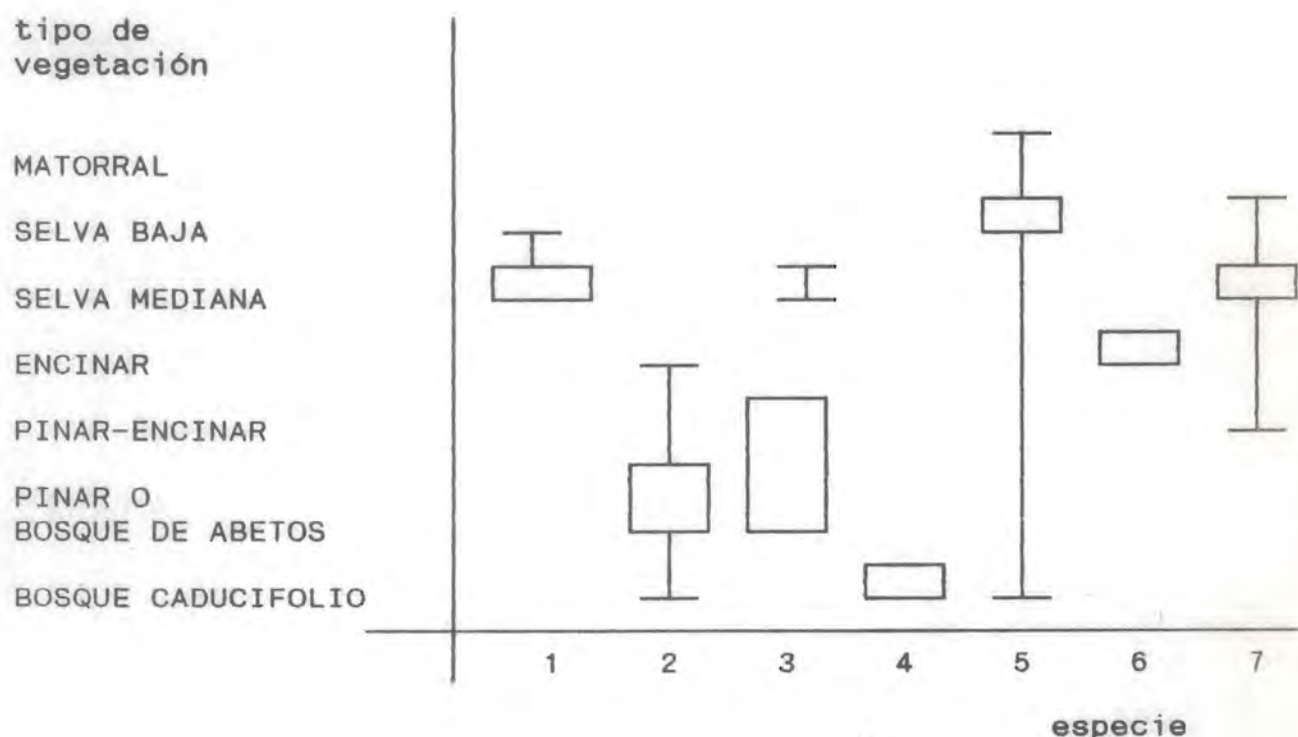


Figura No. 1. Distribución de las especies en los tipos de vegetación reconocidos por Miranda y Hernández (1963). 1= *Ramirezella nitida*; 2= *R. micrantha*; 3= *R. lozanii*; 4= *R. penduliflora*; 5= *R. strobilophora*; 6= *R. calcoma* y 7= *R. crassa*.

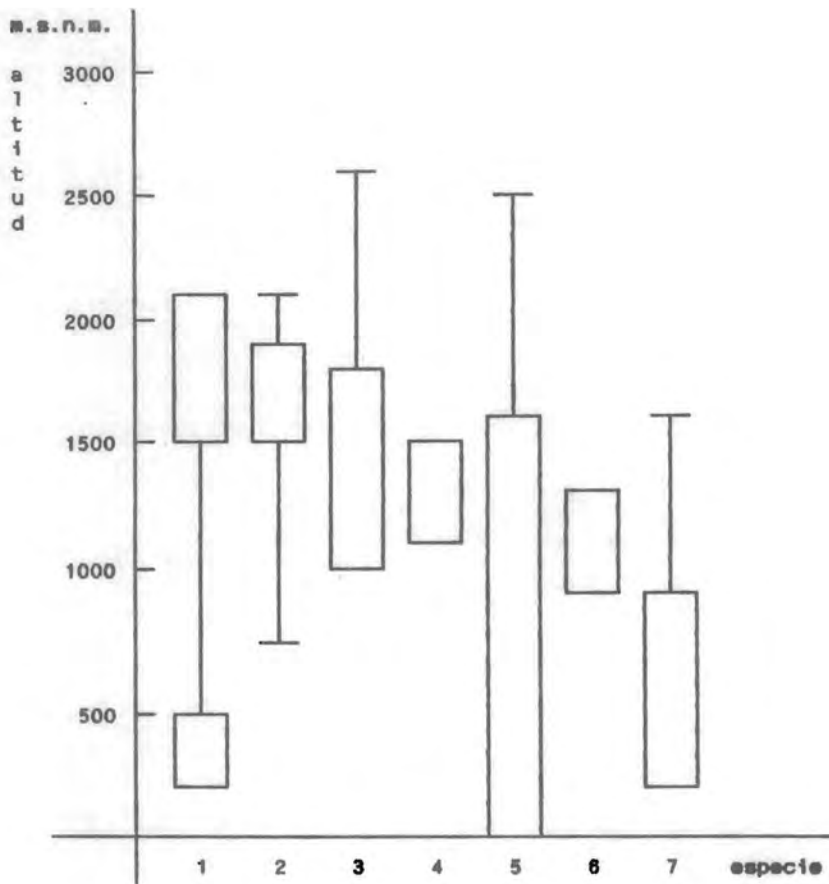


Figura No. 2. Distribución altitudinal de las especies. 1= *Ramirezella nitida*; 2= *R. micrantha*; 3= *R. lozani*; 4= *R. penduliflora*; 5= *R. strobilophora*; 6= *R. calcoma* y 7= *R. crassa*.

## FORMA DE VIDA.

El género está constituido por hierbas perennes, generalmente trepadoras, aunque en ocasiones crecen de forma rastrera, con gran capacidad de ramificación.

A pesar de que la mayoría de las especies llegan a ser bejucos leñosos, esta condición parece depender más bien del hábitat o de su ramificación, pues no es constante en las especies. Así, en *Ramirezella strobilophora*, se observan algunos ejemplares que poseen tallos de hasta 1.6 cm de diámetro (H. Ochoterena-Booth 25 et al., MEXU; J. Vásquez 682, MEXU), con crecimiento secundario anómalo, mientras que otros, entre los que se encuentran los de distribución más al norte, presentan los tallos herbáceos desde la base como el colectado por A. Delgado, que se mantiene en el invernadero.

## MORFOLOGIA.

### RAIZ.

La raíz en todas las especies es leñosa, con crecimiento secundario anómalo, debido a la falta de un cambium vascular, semejante al del tallo, pero su tamaño y aspecto son variables, dependiendo de la edad y probablemente del sustrato. Se colectó un ejemplar de *Ramirezella strobilophora* (A. Delgado s. n.) en el que midió más de 70 cm de longitud con aspecto pivotante, mientras que la de una colecta de *R. nitida* (H. Ochoterena-Booth 66 et al., MEXU) fue de cerca de 15 cm y napiforme. A pesar de que el sustrato era diferente, pues en el primer caso era profundo y en el segundo

poco profundo, calizo y muy rocoso, es probable que existan diferencias en cuanto al crecimiento de este órgano entre algunas especies. Para confirmarlo, sería necesario efectuar observaciones de campo más representativas, lo cual no es sencillo dado el tipo de crecimiento, la variación dependiendo de la edad y las características del hábitat.

#### TALLO.

Este es uno de los caracteres de menor valor taxonómico. Algunos autores como Rose (1903; 1909) y Piper (1926) consideraron la densidad de los tricomas en tallo y hojas para el reconocimiento de especies. El presente estudio reveló su gran variación intraespecífica en ambos órganos, por lo que no fue tomado en cuenta para la clasificación.

Aparentemente no existen diferencias interespecíficas en el grado de desarrollo y en el tipo de ramificación. Sin embargo, en los ejemplares de herbario es difícil observar estas características, pues las colectas se hacen generalmente de las partes terminales jóvenes, ya que comúnmente son éstas las que portan las inflorescencias. En los estudios de campo, no obstante, se vió que el tallo de *Ramirezella strobilophora* puede tener crecimiento secundario mucho más conspicuo que el resto de las especies, por lo que el diámetro es mayor.

En este órgano se observó la presencia de una resina de color rojo cristalino en las partes más leñosas de *Ramirezella crassa*, *R. nitida* y *R. strobilophora*.

### Anatomía.

El estudio anatómico de corte transversal de raíz y tallo mostró un tipo de crecimiento que corresponde, de acuerdo con las definiciones de Fahn (1977), al anómalo con floema incluido en anillos, ya reportado por Engleman (1979) para la raíz de *Phaseolus*.

### HOJA.

La textura, el tamaño y la forma de la hoja tienen gran plasticidad. A pesar de ello, los extremos de variación permiten distinguir algunas especies como *Ramirezella crassa* cuyas hojas son las más anchas y duras en el género.

Como ya se dijo, la pubescencia ha sido un criterio de delimitación de especies desechado en este trabajo, debido a la gradación dentro de una misma especie, sin corresponder a patrones definidos de distribución. Sin embargo, como una excepción existe una colecta de *Ramirezella micrantha* (G. B. Hinton 14658 et al., MICH, NY, TEX) que, a diferencia del resto de los ejemplares de la especie, presenta pubescencia casi lanosa. Siguiendo los criterios de otros autores podría representar un taxón infraespecífico, pero por los caracteres utilizados en este trabajo, resultaría inadecuado describirlo en cuanto no se compruebe que es un carácter exclusivo de una o varias poblaciones geográficamente bien delimitadas.

La forma y tamaño de las estípulas son características difíciles de distinguir en ejemplares de herbario pues comúnmente



se arrugan o se rompen al secarse los ejemplares. Aparentemente no existen grandes diferencias entre la mayoría de las especies, a excepción de *Ramirezella lozanii* y *R. penduliflora* en donde son más angostas y notablemente unilobuladas en la base. Esta observación sugiere la utilidad de reconocer la morfología de las estípulas en las plantas vivas cuando se colectan. Los estudios en invernadero permitieron detectar la presencia de néctar en las estípulas de *R. nitida* y *R. penduliflora*, característica común a las Phaseolinae, pero hasta el momento no registrada para el género.

#### INFLORESCENCIA.

La inflorescencia contiene numerosas características de importancia taxonómica para la delimitación del género y de las especies.

El desarrollo indeterminado de las inflorescencias permite que alcancen tamaños muy variables, desde 4 cm hasta poco más de un metro.

La posición péndula, detectada al realizar observaciones en el campo de *Ramirezella crassa*, explica la resupinación de las flores, tanto en esta especie como en *R. penduliflora*, hecho que no ocurre en el ejemplar de *R. strobilophora*, Mario Sousa S. 12597 et al. (MEXU) en el que se reporta la existencia de inflorescencias péndulas pero cuyas flores no son resupinadas. Ya que esta característica se encuentra estrechamente relacionada con la biología de la polinización, se ha considerado de suma importancia en este trabajo para la delimitación de especies.

En *Ramirezella lozanii*, *R. nitida*, *R. penduliflora* y *R. strobilophora*, es común observar entremezcladas estípulas, hojas y flores en una o varias inflorescencias. Así, en algunos ejemplares hay hojas poco desarrolladas en los primeros nudos; en otros, hay un par de flores en la base de la inflorescencia, junto a la hoja y las estípulas y en otros no se desarrollan las hojas normalmente asociadas a la base de la inflorescencia, constituyendo agrupamientos de inflorescencias denominados aquí pseudopanículas.

La densidad de los tricomas en la inflorescencia es variable en las especies, por lo que no fue utilizada en la clasificación. Sin embargo, la apariencia sericea, dada por tricomas largos y brillosos, tanto en el raquis como en las brácteas, distingue a *Ramirezella calcoma*.

Tradicionalmente se había considerado que el género *Ramirezella* carecía de nectarios extraflorales, lo que fue incluso un criterio para separarlo de *Vigna*. La observación en el campo de *R. crassa* permitió reconocer abundante néctar en la base de las brácteas, lo que supone su existencia en el género.

Un carácter de importancia, utilizado por McVaugh (1987) para reconocer variedades, es la distancia internodal en la inflorescencia. Sin embargo, la variación que se da en las especies permite utilizarlo únicamente en dos casos muy bien definidos: en *Ramirezella crassa* con entrenudos a menos de 2 mm de distancia y en *R. micrantha*, donde se encuentran a más de 1 cm entre sí.

## BRACTEAS.

La presencia de una a numerosas brácteas estériles en la base de la inflorescencia es común a las especies del género *Ramirezella*. El número de éstas es variable dentro de las especies, sin embargo, *R. calcoma* se caracteriza por tener siempre un penacho de brácteas estériles que delimitan un verdadero braquiblasto.

El tamaño y forma de las brácteas del raquis (Fig. 3), permiten distinguir cuatro grupos de especies: *Ramirezella lozanii*, *R. micrantha* y *R. penduliflora* con brácteas ovadas—ampliamente ovadas, de menos de 7 mm de largo; *R. nitida* y *R. strobilophora* con brácteas también ovadas, de 0.7 a 1.7 cm; *R. calcoma* con brácteas ovadas, de 1.6 a 2.4 cm y *R. crassa* con brácteas muy ampliamente ovadas, de 1.4 a 2.2 cm.

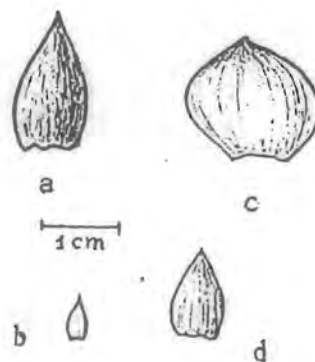


Fig. 3. Formas y tamaños básicos de las brácteas del raquis en *Ramirezella*. a) *R. strobilophora*; b) *R. penduliflora*; c) *R. crassa*; d) *R. calcoma*.

## FLOR.

La flor es la estructura de mayor significado taxonómico junto con la inflorescencia, principalmente con respecto a los elementos

de la corola.

El color de la corola varía de rosado a violeta, con diferentes tonalidades o intensidades en cada pétalo. *Ramirezella crassa* es la única que mantiene cierta constancia en la coloración, siendo el estandarte y la quilla blancos y las alas de rosado a púrpura. Además de los pigmentos, se sabe que las flores de *Ramirezella crassa* y *R. strobilophora* son fragantes.

Por el tamaño de las flores las especies se pueden agrupar en dos conjuntos: uno constituido por *Ramirezella micrantha* y *R. nitida*, con flores de hasta 1 cm de largo y el resto de las especies con más de 1 cm.

En este trabajo pudo reconocerse que existen diferencias entre algunas especies en la forma de los botones maduros, distinguiéndose particularmente *Ramirezella lozanii* y *R. penduliflora* (Fig. 4). Este no había sido un carácter muy utilizado taxonómicamente pues, según Lackey (1983), varía con la edad. Sin embargo, Delgado (1985) lo empleó para distinguir las especies de la sección *Minkelersia* de *Phaseolus*.

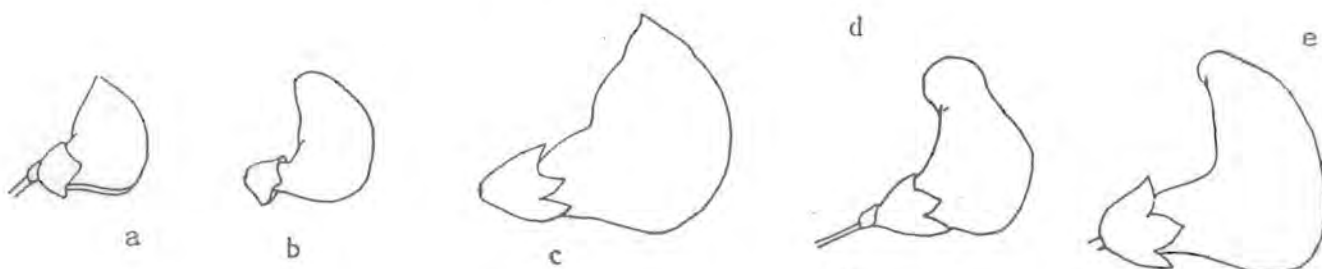


Fig. 4. Formas básicas de los botones de *Ramirezella*. a) *R. micrantha*; b) *R. nitida*; c) *R. strobilophora*; d) *R. lozanii*; e) *R. penduliflora*.

En cuanto a los pétalos, el estandarte puede ser transversalmente elíptico en *Ramirezella micrantha*, oblongo en *R. penduliflora* o elíptico en las demás. Maréchal et al. (1978) indicaron que el género se caracterizaba, entre otras cosas, por tener estandartes asimétricos, sin apéndices. Las observaciones realizadas en este estudio son contrarias a las de dichos autores, pues, si bien es cierto que existe una asimetría funcional en las flores (véase el capítulo de biología floral), los estandartes son morfológicamente simétricos, con excepción de los de *R. penduliflora*. Por otro lado, en *R. nitida*, no vista por Maréchal et al. (1978), es característica la presencia en la lámina, de un apéndice central y en el resto de las especies hay una prolongación callosa de las aurículas, que también podría considerarse como tal.

La forma sigmoide de la quilla se ha usado para la inclusión de las especies del género *Ramirezella* en el subgénero *Sigmoidotropis* de *Vigna sensu* Lackey (1983). Sin embargo, este autor no se percató de la existencia de quillas no sigmoides en el género, consideradas en este trabajo para la descripción de una especie nueva (*R. micrantha*). Esta característica es de suma importancia en la reconsideración filogenética de *Ramirezella*, como se verá en el capítulo de filogenia y evolución.

En cuanto a las dimensiones de la quilla, *Ramirezella penduliflora* y *R. lozani* son las únicas especies que tienen una proporción de estatura de la quilla: ancho máximo de las alas de hasta 4 veces, siendo en las demás de 1-3.

El número de óvulos no había sido un carácter empleado para

la clasificación o el establecimiento de relaciones filogenéticas en el complejo *Phaseolus-Vigna*. Sin embargo, resulta particularmente interesante que en *Ramirezella* es más o menos constante, dentro de un intervalo de 8-11, distinguiéndose de las especies con las que podría relacionarse en el subgénero *Sigmoidotropis* de *Vigna sensu* Lackey (1983), que tienen más de 20.

#### POLEN.

Las observaciones con microscopía óptica permitieron reconocer que, al igual que en el polen de *Vigna*, en todas las especies de *Ramirezella* las reticulaciones de la exina son amplias.

Stainier y Hovart (1983) señalaron que aunque las columelas de ambos géneros son de tipo granular, existen diferencias en la regularidad de su altura en un mismo grano. Así, en *Ramirezella* son uniformes, mientras que en *Vigna* tienen dimensiones variables. Puesto que las observaciones sólo incluyen a *R. strobilophora*, sería deseable completar el estudio en todo el género para corroborar su validez como carácter genérico. | ?

#### FRUTO.

Las dimensiones del fruto permiten establecer dos grandes grupos: el constituido por *Ramirezella calcoma*, *R. crassa* y *R. strobilophora* que tienen un ancho generalmente mayor a 1 cm, hasta 1.8 cm y las restantes cuyo ancho nunca es mayor a 1 cm.

## SEMILLA.

La forma y el tamaño de las semillas (Fig. 5) están asociados al ancho del fruto, por lo que permiten distinguir los mismos grupos. En el primero, que comprende a *Ramirezella calcoma*, *R. crassa* y *R. strobilophora*, las semillas son discoidales y de 8 mm a 1 cm de diámetro, mientras que en *R. lozanii*, *R. micrantha*, *R. nitida* y *R. penduliflora*, son oblongas y de menos de 6 mm de ancho.

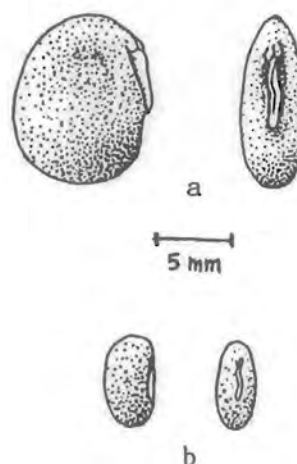


Fig. 5. Formas y tamaños básicos de las semillas en *Ramirezella*. a) *R. strobilophora*; b) *R. lozanii*.

## PLANTULA.

Las cuatro especies que pudieron estudiarse presentan germinación hipógea, pero en *Ramirezella lozanii*, la posición de los cotiledones puede ser también al ras del suelo.

Las características de la lámina del primer par de estípulas contradicen la propuesta de Baudet (1974) acerca de su utilidad taxonómica pues, aunque se hicieron pocas observaciones, pudo registrarse la presencia de estípulas enteras y bífidas aun en el mismo individuo en *Ramirezella nitida* y *R. strobilophora* (Figs.

6.2.A y 6.3), siendo bifidas en las demás especies (Figs. 6.1.A; 6.2.B y C). Esta apreciación coincide con lo indicado para *Phaseolus* por Delgado (1985).

Tampoco la forma de la base de los eófilos resultó constante en *Ramirezella strobilophora* ni en *R. lozanii*, pudiendo ser cordada o truncada. En *R. nitida* es truncada y en *R. penduliflora* truncada-auriculada (Fig. 6.2.A y C)

Es interesante destacar que los estadios juveniles, de *Ramirezella lozanii* y *R. penduliflora*, especies muy afines, tuvieron una forma de crecimiento en zigzag, con los primeros 7-9 entrenudos cortos (Fig. 6.2.B), mientras que en las demás especies los entrenudos fueron largos desde el segundo (Fig. 6.3), requiriendo por lo tanto de una guía en los primeros estadios. Estos resultados sugieren que la forma de crecimiento de las plántulas, puede arrojar información interesante desde el punto de vista filogenético, aunque hay que tomar en cuenta que no existe confiabilidad estadística en las observaciones.



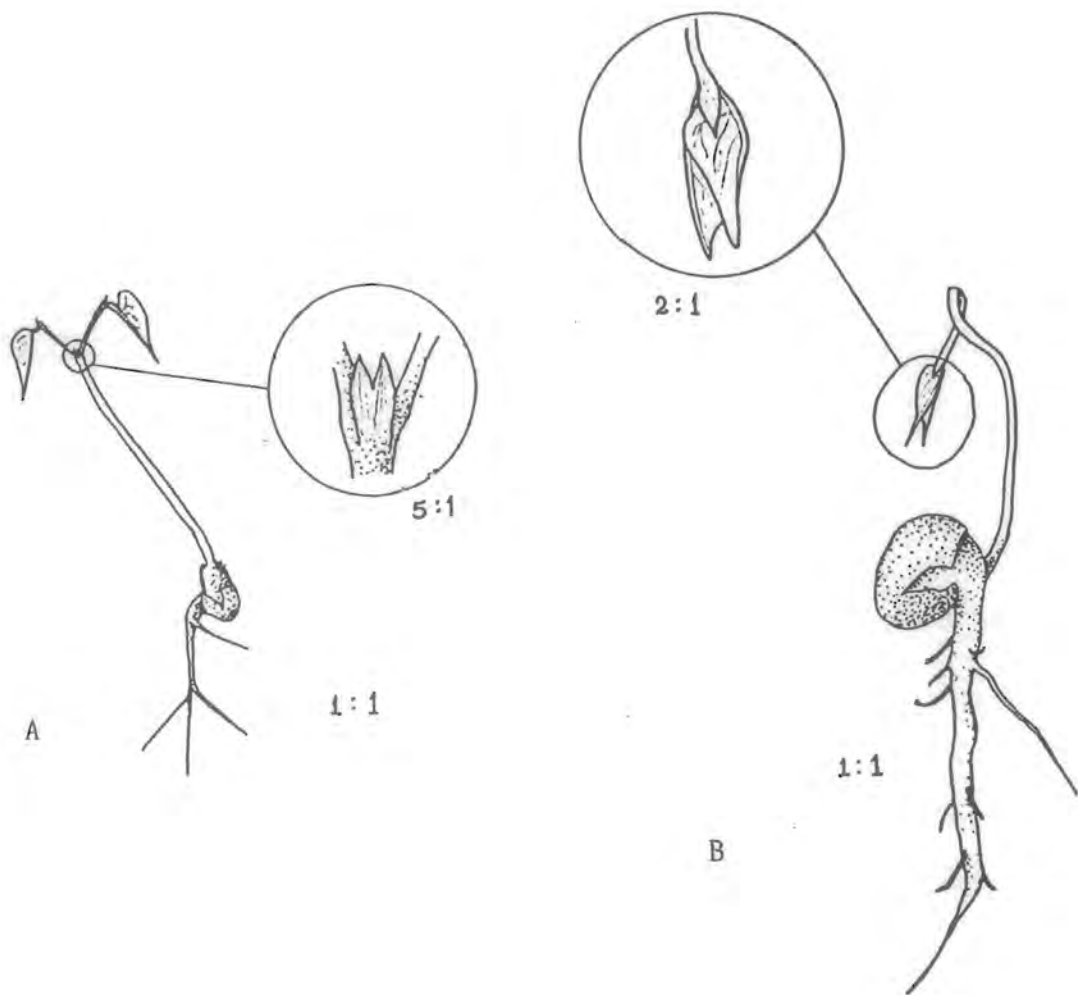


Fig. 6.1. Plántulas obtenidas en invernadero de A) *Ramirezella lozanii* y B) *R. strobilophora*, después de siete días de haber germinado.

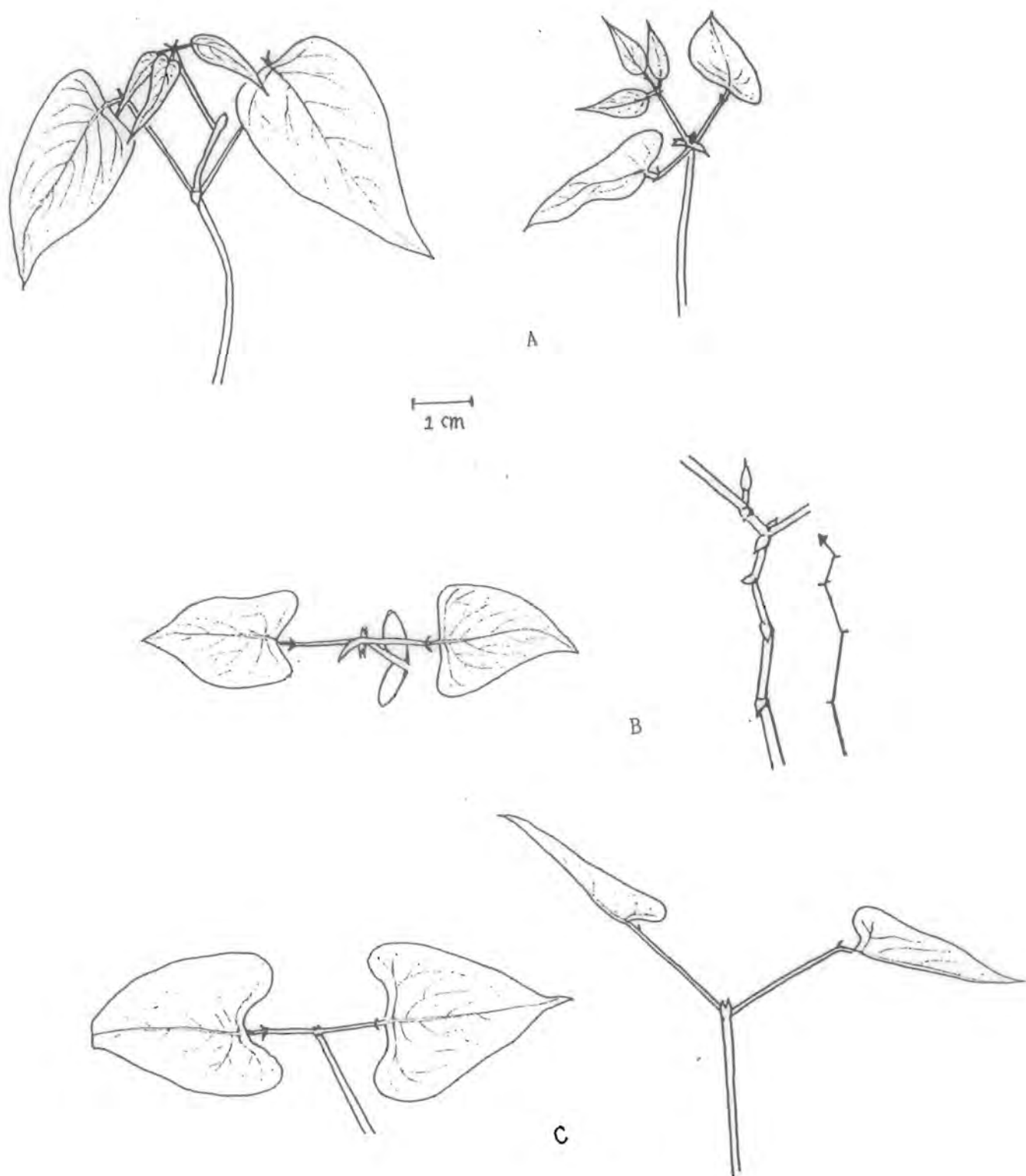


Fig. 6.2. Plántulas obtenidas en invernadero de: A) *Ramirezella nitida*; B) *R. lozani* y c) *R. penduliflora*.

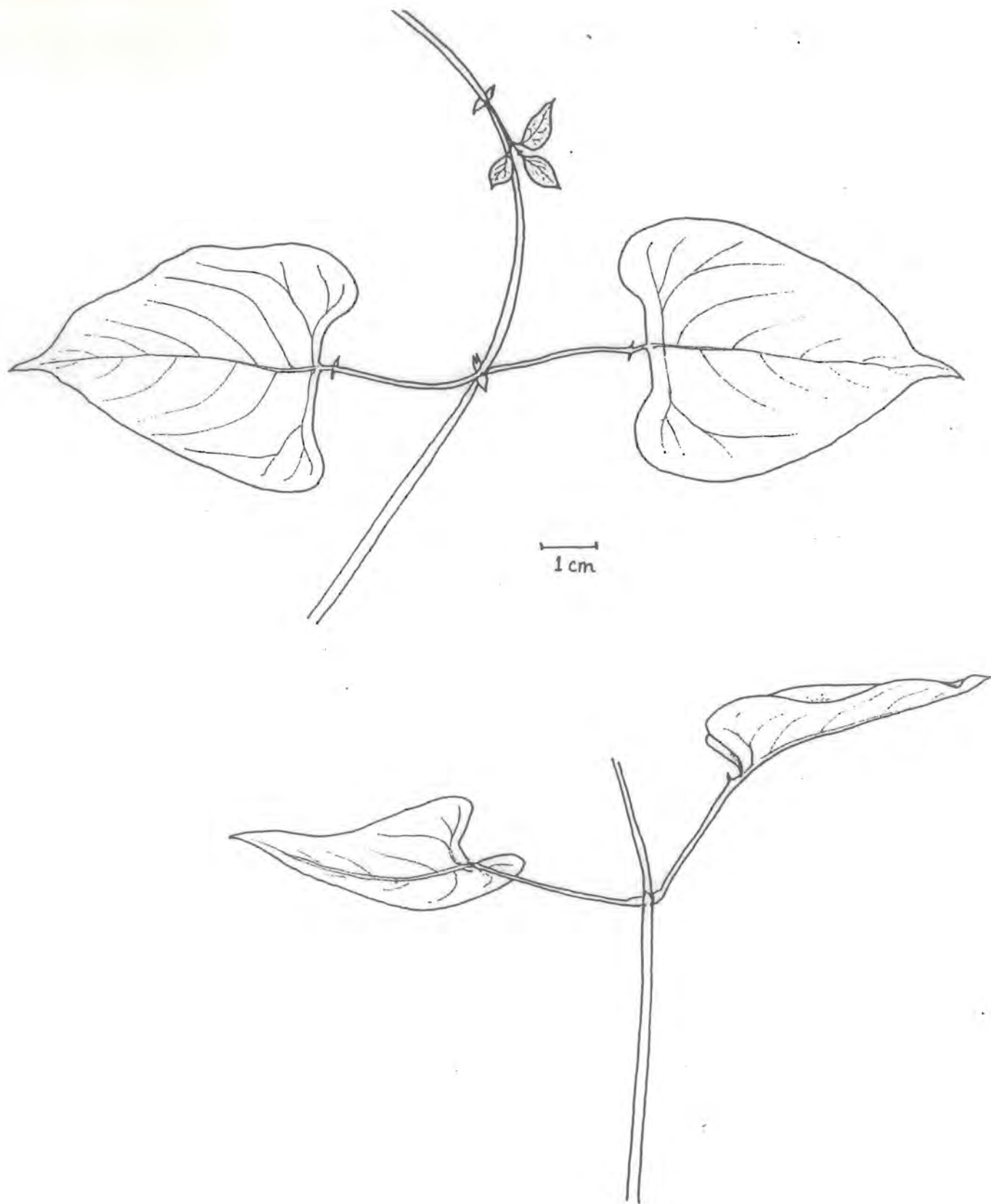


Fig. 6.3. Plántulas obtenidas en invernadero de *Ramirezella strobilophora*

## BIOLOGIA FLORAL.

Lo común en las inflorescencias de las especies del género, es que presenten hasta 8 flores simultáneamente en antesis, a pesar de la asincronía de la madurez en el mismo nudo. Esta particularidad indudablemente debe tener relación con la polinización, pues ofrece al visitante un mayor atractivo visual, tanto porque la disposición helicoidal de los nudos permite que haya flores abiertas hacia distintos ángulos, como por la mayor biomasa atrayente. Esta estrategia funciona de manera diferente en las especies, al haber variación en la distancia internodal y en el número de flores por nudo. Así, en *Ramirezella micrantha* los entrenudos son largos, con hasta 8 flores por nudo, con lo que se logra una cobertura tridimensional en diferentes posiciones de la inflorescencia. En contraste, en *R. crassa* los entrenudos están tan cercanos que bastan 3 nudos para alcanzar el efecto mencionado prácticamente a la misma altura (Fig. 7).

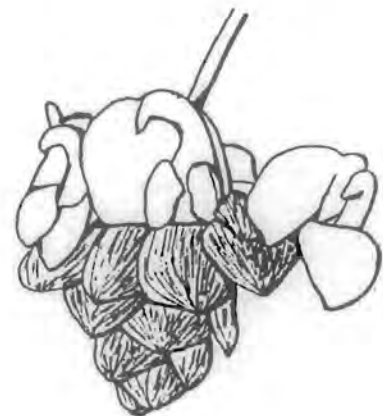


Fig. 7. Vista lateral de una inflorescencia péndula de *Ramirezella crassa*.

Otra variante en la estrategia de reproducción, relacionada con la inflorescencia, es su posición. En *Ramirezella crassa* y *R. penduliflora* es colgante, lo que implica: a) tal vez otra especie polinizadora; b) diferente etología del polinizador en cuanto a la secuencia de visitas en la inflorescencia, o c) si se tratara del mismo polinizador y éste tuviera el mismo comportamiento, la posición relativa de las diferentes edades de las flores abiertas variaría en las inflorescencias péndulas y en las erectas, ya que en las primeras las más jóvenes quedan hacia abajo, mientras que en las erectas ocurre al contrario.

La presencia de dos tamaños básicos de la flor (hasta 1 cm y más de 1 cm) es indudablemente un reflejo de la existencia de dos tipos de polinizador en el género, al menos en lo que se refiere a su tamaño, pues ello está relacionado con la capacidad de activación del mecanismo floral. Las flores pequeñas de *Ramirezella micrantha* y *R. nitida* indican que deben ser polinizadas por una especie de abeja de talla chica o mediana, mientras que las del resto de las especies, tienen las características típicas de un síndrome de polinización por abejas de gran tamaño, como por las del género *Xylocopa*. Esto último queda respaldado con lo propuesto por Arroyo (1981), acerca de las características típicas de las flores polinizadas por *Xylocopa*, así como con las observaciones de campo realizadas durante el desarrollo de este trabajo y por José Luis Contreras (com. pers.) y las anotaciones en ejemplares de herbario (A. Delgado 677 et al., MEXU; M. Sousa 920 y S. Zárate, MEXU) para *R. strobilophora*, además de la anotación en la colecta

J. L. Contreras 2779 (FCME, MEXU) para *R. lozani*.

La arquitectura floral está estrechamente ligada a la del polinizador. Si bien los pétalos son en la mayoría de los casos morfológicamente simétricos, la flor es funcionalmente asimétrica, cargando el mecanismo de polinización hacia la derecha (Fig. 8). Al igual que en casi todas las papilionoideas, el estandarte es la parte principal de atracción, tanto por sus pigmentos como por el contraste que ejerce con las demás partes florales. En *Ramirezella* todas las especies tienen una mácula central amarilla que según nuestro espectro de visión, guía hacia el nectario. El polinizador es orientando posteriormente gracias a las callosidades que impiden que la proboscis penetre indistintamente, lo que evita un posible daño de estructuras tales como el ovario. Un plegamiento del estandarte, ya sea hacia atrás (Figs. 8 y 9) o a manera de capucha, favorece que la mácula se observe de frente o hacia la derecha de la flor, coincidiendo con la orientación de la quilla. Las alas, a diferencia de las presentes en las flores de *Vigna*, siempre permanecen envolviendo la quilla por lo que no hacen propiamente una plataforma de aterrizaje perpendicular a ésta. El sitio en el que se posa el polinizador se consigue mediante una inclinación de la quilla hacia la izquierda, acompañada de pliegues en el ala derecha (Fig. 8). Los pétalos que conforman la quilla son generalmente asimétricos, pues el derecho tiene un pliegue conspicuo transversal que le da soporte al ala respectiva (Fig. 10). La longitud y forma de la quilla pueden tener gran relación con el sitio de depositación del polen en el polinizador. Así, en

*R. micrantha*, única especie con quilla no sigmoide, ocurre probablemente hacia el lado derecho del dorso del insecto, mientras que en el resto de las especies, sería de esperar que fuera hacia el izquierdo (Figs. 8 y 9).

La presión que ejerce el polinizador sobre ala y quilla provoca únicamente la salida del estilo y estigma, como se pudo observar en flores en las que se ejerció artificialmente una presión y como lo sugieren numerosos ejemplares de herbario con dichas partes expuestas. Con base en esto, se puede inferir que la brocha polínica del estilo recoge a su salida el polen de la propia flor, conduciéndolo hasta el polinizador, mientras que el estigma recibe previamente el que cargaba el insecto, favoreciéndose de esta manera la geitonogamia o tal vez incluso la xenogamia.

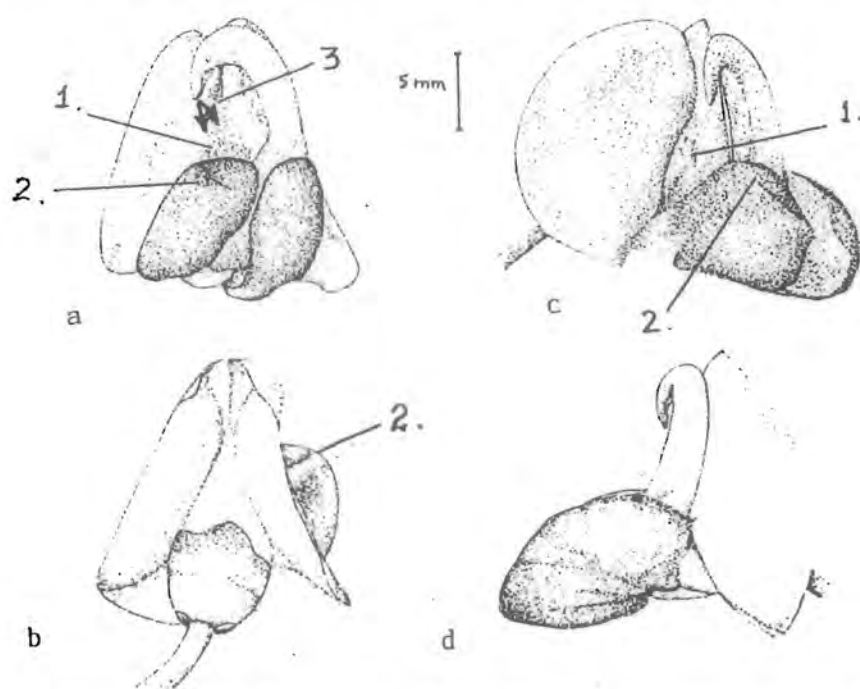


Fig. 8. Vista de una flor de *Ramirezella crassa*. a) frontal; b) posterior; c) lateral derecha; d) lateral izquierda. 1) Mácula amarilla en el estandarte; 2) Ala derecha haciendo plataforma; 3) dirección probable de salida del estilo y estigma.

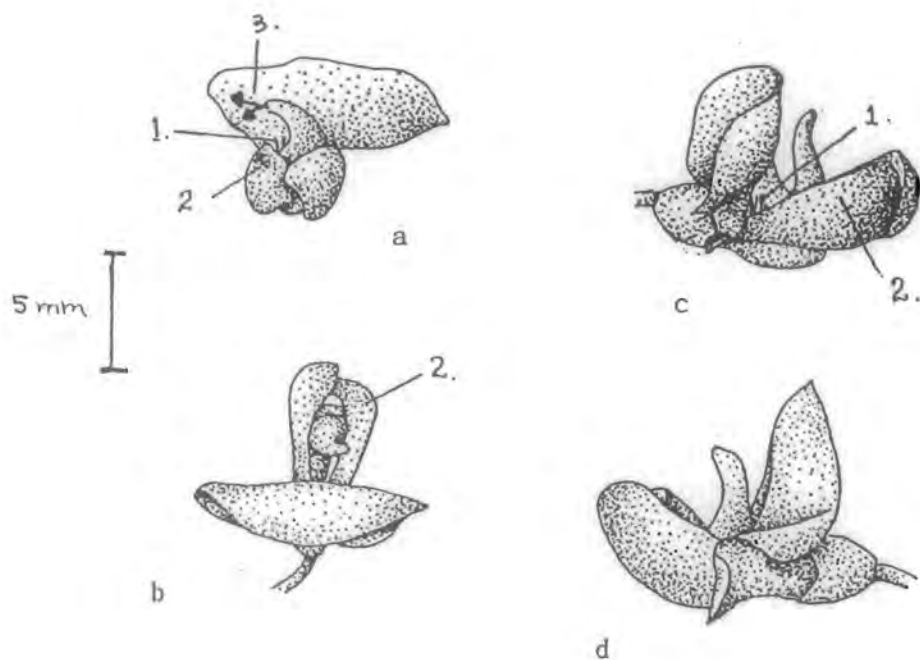


Fig. 9. Vista de una flor de *Ramirezella micrantha*. a) frontal; b) superior; c) lateral derecha; d) lateral izquierda. 1) Mácula amarilla en el estandarte; 2) Ala derecha haciendo plataforma; 3) dirección probable de salida del estilo y estigma.



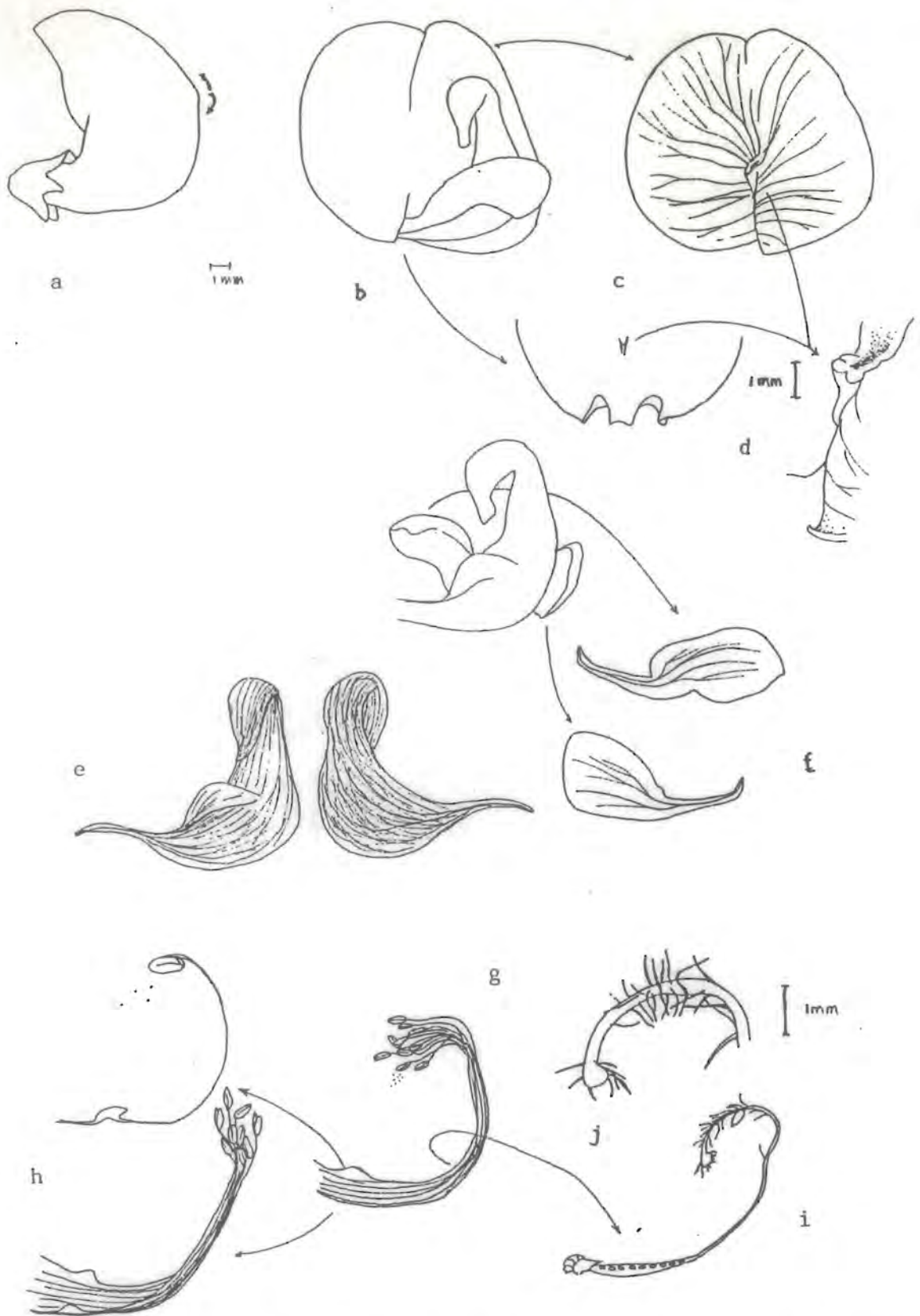


Fig. 10. Disección de una flor de *Ramirezella nitida*. a) botón maduro; b) disposición de los diferentes pétalos en la flor; c) estandarte; d) callosidad; e) quilla asimétrica, mostrando un pliegue transversal en el pétalo derecho; f) alas simétricas; g) verticilos florales fértiles; h) androceo; i) gineceo; j) estigma oblongo, subapical.

## FLORACION Y FRUCTIFICACION.

Como se muestra en la Figura 11, existen diferencias en la época de floración y fructificación entre algunas especies.

*Ramirezella penduliflora* y *R. strobilophora* tienen espectros muy amplios, abarcando la segunda prácticamente todo el año. En el caso de la primera, esto podría deberse a su distribución geográfica y al ambiente donde crece, ya que se encuentra al sur de Chiapas y en Guatemala (Mapa 1), en bosques caducifolio, zonas donde no existe estacionalidad marcada. Por otro lado, la amplia distribución geográfica, altitudinal y de tipos de hábitat de *R. strobilophora* (Figs. 1 y 2, Mapa 2), explica su gran capacidad de reproducción y colonización. 17.

A pesar de que *Ramirezella crassa*, *R. micrantha* y *R. nitida* tienen un comportamiento fenológico similar, las tres son alopátricas. Las especies *R. crassa* y *R. nitida* florecen en plena época de lluvias y se encuentran principalmente en selva mediana (Fig. 1) pero, como ya se dijo, la primera en la Sierra Madre Occidental y la segunda en la Oriental, mientras que *R. micrantha* habita básicamente en ambientes más fríos (Figs. 1 y 2). Aunque *R. lozanii* está en climas semejantes a los de *R. micrantha*, e incluso parecen ser simpátricas en Nayarit, florece durante la época de sequía, por lo que esta diferencia en la época de floración manifiesta un aislamiento reproductivo estacional.

La especie *Ramirezella calcoma* coincide en los meses en que florece con *R. lozanii*, pero es endémica de la Cuenca del Río Balsas y habita en encinar, a diferencia de *R. lozanii* que habita

en bosque de coníferas y de Pino-Encino.

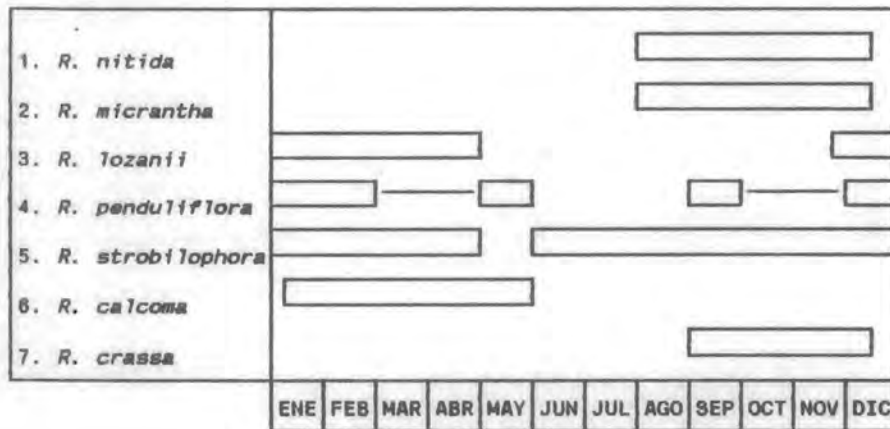


Figura No. 11. Epocas de floración y fructificación en las especies de *Ramirezella*.

ANÁLISIS DE EFICIENCIA REPRODUCTIVA EN *Ramirezella strobilophora* CON BASE EN EJEMPLARES DE HERBARIO.

La gran variabilidad que presenta *Ramirezella strobilophora* en cuanto a la longitud de la inflorescencia y, por consiguiente, al número de nudos y de flores, queda claramente reflejada en los ejemplares de herbario. Tal material constituye un muestreo que con gran probabilidad es aleatorio y que permite plantear hipótesis concretas que podrán corroborarse en el futuro con estudios de campo. Un análisis de las 208 inflorescencias que seguramente llegaron a desarrollarse por completo, lo cual pudo determinarse por la ausencia de brácteas en el ápice, mostró que no existe

correlación entre la longitud de la inflorescencia y el número de frutos producidos pues, independientemente de sus dimensiones, se presentó una distribución de frecuencias hiperbólica (Fig. 12). El 58.84% de las inflorescencias estudiadas no presentó frutos; el 22.68% tuvo un solo fruto; el 11.52% dos; el 5.21% tres y el 6.73% de 4 a 10. Esta información sugiere que la capacidad de carga de las inflorescencias es más comúnmente de 1 a 3 frutos, aunque pueden existir excepcionalmente, condiciones favorables para el desarrollo de hasta 10 frutos. De acuerdo con Stephenson (1981), existe amplia evidencia para suponer que la producción de frutos es dependiente de la cantidad de recursos que posea la planta, así, al comenzar a desarrollarse algún fruto se provoca la abscisión de botones, flores o incluso frutos inmaduros, canalizando la energía al desarrollo adecuado de las semillas. Según esto, podría ser que la existencia de una mayor cantidad de frutos sea un reflejo de mejores condiciones ambientales; sin embargo, no hay que olvidar que la dependencia de recursos limitaría la cantidad de frutos por individuo, no por inflorescencia y que podría existir una compensación en otras inflorescencias próximas.

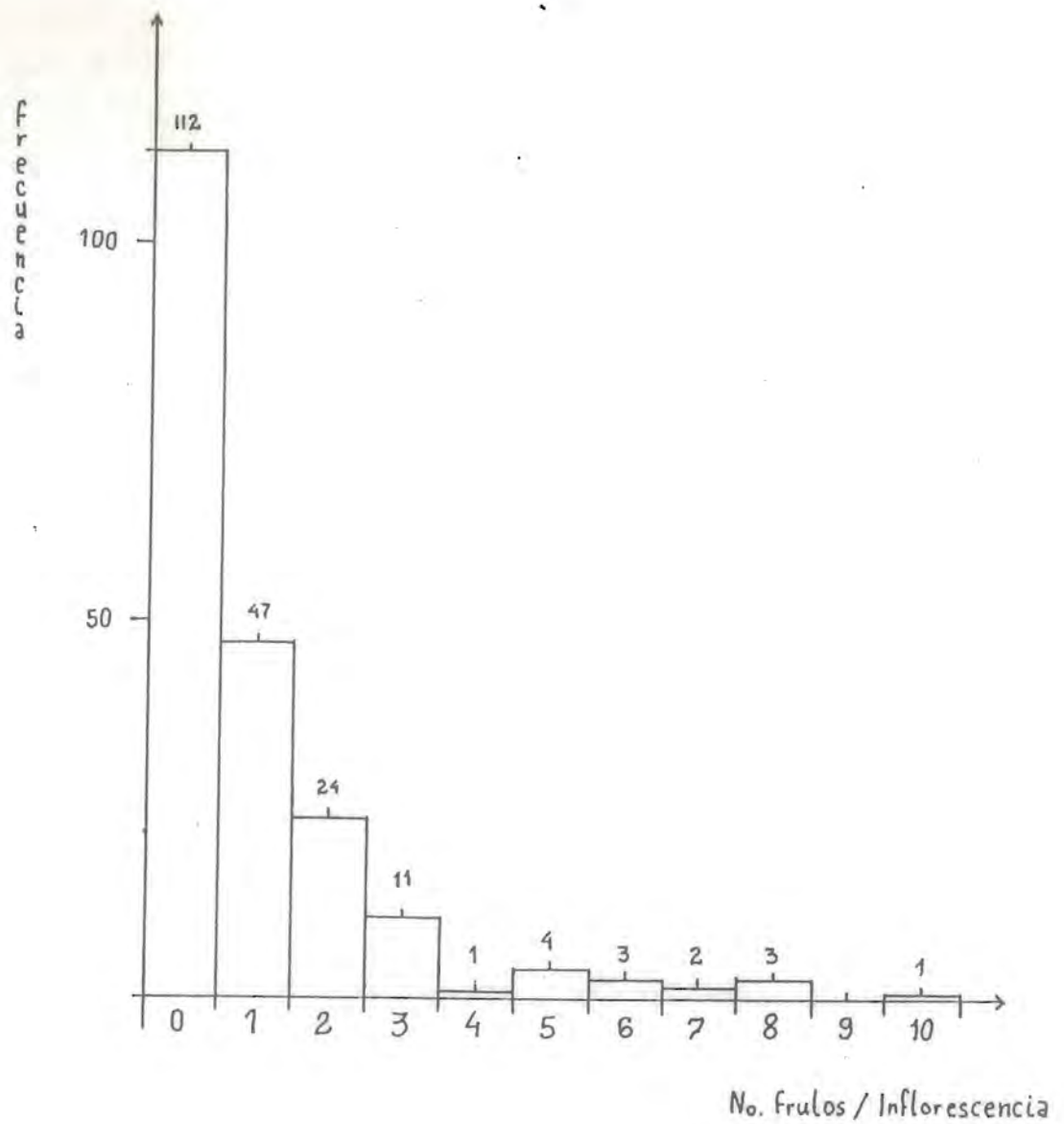


Fig. 12. Relación entre el número de frutos por inflorescencia y frecuencia, en ejemplares de herbario de *Ramirezella strobilophora*.

Considerando un promedio de 2 flores por nudo en esta especie, un diagrama de dispersión que compara el número de flores con el de frutos en cada inflorescencia (Fig. 13), confirma que no existe relación entre ambos. En dicho diagrama puede observarse también

que hay una concentración más alta de puntos entre 15 y 170 flores por inflorescencia, alcanzándose también en este intervalo el mayor número de frutos producidos. Aunque hay algunos casos con más flores por igual número de frutos, el hecho de que una proporción considerable de inflorescencias se comporte de este modo, es probablemente un reflejo de que se alcanza la mayor eficiencia en la especie, en el intervalo mencionado. No obstante, es importante resaltar que la especie posee la capacidad de producir gran cantidad de flores, lo cual favorece el desarrollo de frutos aun cuando existan condiciones desfavorables, tanto ambientales como de polinizador.

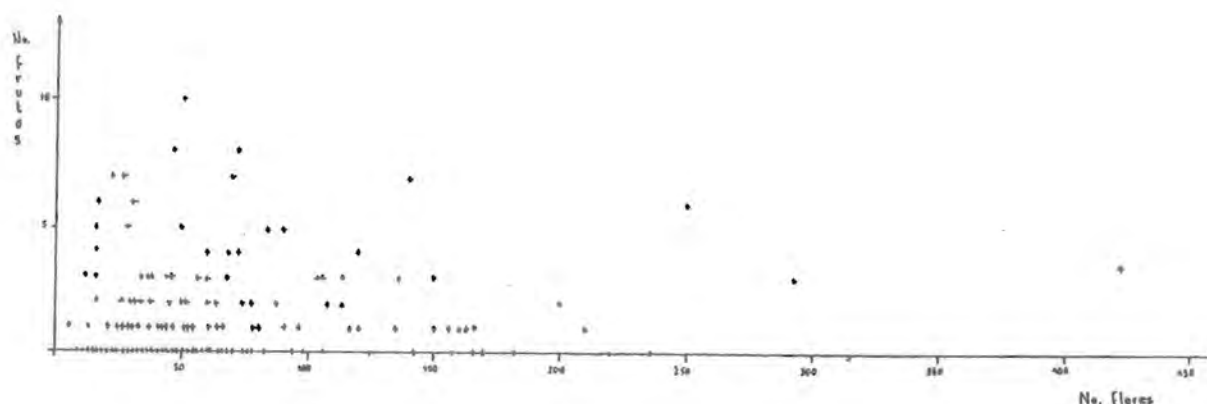


Fig. 13. Diagrama de dispersión que compara el número de flores con el de frutos por inflorescencia, en ejemplares de herbario de *Ramirezella strobilophora*.

Un análisis de ubicación de frutos en las 97 inflorescencias de ejemplares de herbario que los poseían (Fig. 14), muestra que, al dividir la inflorescencia en tercios, no hay diferencias significativas en la posición de los frutos. El 22.68% se encontraron en la región proximal; 21.63% en la central; 26.8% en la distal; 7.21% en la proximal y media; 6.18% en la proximal y distal; 12.37% en la central y distal y 3.09% en las tres regiones. Sin embargo, estos porcentajes indican una ligera preferencia para el desarrollo de frutos en la parte terminal de la inflorescencia, más evidente si consideramos las cifras que toman en cuenta a dos regiones, particularmente contrasta el 12.37% de la región media y final contra el 7.21% o el 6.10% de los otros dos casos.

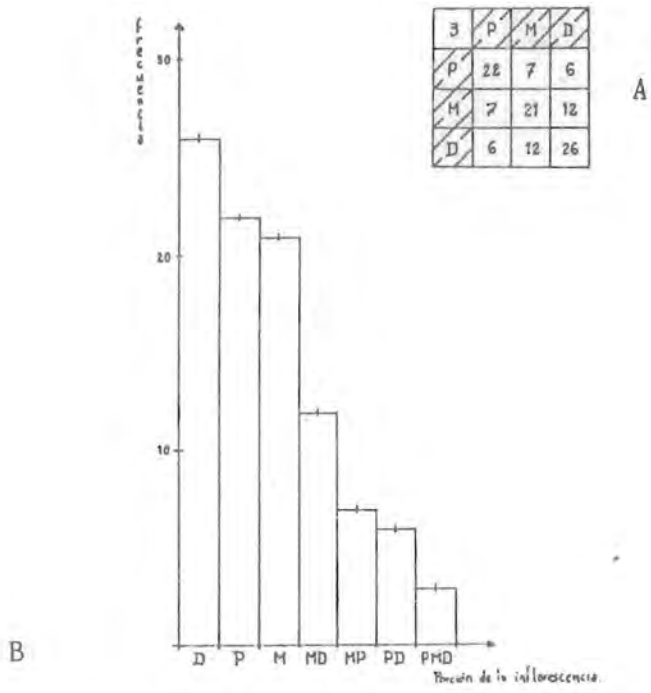


Fig. 14. Frecuencia de ubicación de los frutos en inflorescencias, regionalizadas por tercios, de ejemplares de herbario de *Ramirezella strobilophora*. A. Matriz de datos. B. Gráfica de frecuencias. P=región proximal; M=región media y D=región distal.

## ETNOBOTANICA.

La etnobotánica del género se limita en su conocimiento a *Ramirezella strobilophora*, abarcando toda su área de distribución y parcialmente a *R. calcoma*. La primera, se conoce con los nombres de: Nowa (Chihuahua); Cuahuexutl, Ejote de Monte o dichi-kuu (Guerrero); Frijolillo (Guerrero, Morelos y Oaxaca); Periquito azul grande (Morelos); Flor de Paloma o ie-paloma, Gallinita (Oaxaca); Choreque (Chiapas) y Choncho (El Salvador). En el Estado de México, *R. calcoma* es conocida como Ejote de Varal.

Su aprovechamiento abarca diversos aspectos que potencialmente podrían extenderse al resto de las especies.

Aparentemente la raíz fue utilizada como medicinal en épocas prehispánicas, por el texto y la ilustración del "Cicimatic o planta parecida al cimatl" (Fig. 15), que Francisco Hernández mencionó en el Capítulo LVII del segundo Libro, de la Historia de las Plantas de la Nueva España (Hernández, 1959) que puede ser identificada como *Ramirezella*.

En la actualidad la raíz de *Ramirezella strobilophora* se emplea en el noroeste de México por los Warihios como catalizador en la fermentación del "batari" (H. S. Gentry 2405, MEXU) y por los tarahumaras en la del "tesgüino" (R. Bye 2847, COLO), hecho que, sumado al empleo en Oaxaca de la corteza del bejuco molida con agua para curar los fuegos de la boca (M. Sousa 7069 et al., MEXU), indica con gran probabilidad la existencia de alguna sustancia con propiedades químicas de interés farmacológico.

Por otra parte, Arellano (1987) incluye a *Ramirezella* como uno



de los 21 géneros de leguminosas con frutos comestibles, planteando su uso potencial en la alimentación. Efectivamente, dada su cercanía con *Phaseolus* y *Vigna*, géneros de gran importancia alimenticia, resultaría de interés realizar estudios más detallados para evaluar su potencialidad, considerando que se trata de hierbas perennes con gran cantidad de inflorescencias por individuo. Se sabe, según M. Sousa 7069 et al. (MEXU), que en Oaxaca los frutos de *R. strobilophora* se comen tostados y según J. L. Viveros y A. Casas 332 (MEXU), el fruto maduro se come asado o hervido. También se sabe que los frutos de *R. calcoma* son comestibles (H. Ochoterena-Booth 98 et al., MEXU). Aunque este consumo actualmente es muy local, es factible que, dada la amplia distribución de *R. strobilophora* y las características del resto de las especies, su uso se extienda a otras zonas.

Por último, la belleza de las flores fue reconocida ya por Piper (1926), quien describió una especie cultivada de El Salvador nombrándola *Ramirezella ornata*, que aquí ha sido considerada como sinónimo de *R. strobilophora*. También ha sido utilizada para adornar jardines en Fortín de las Flores, Veracruz (M. Sousa 5723, MEXU; Nevling 218 y Gómez-Pompa, AA, F, MEXU) y en Guatemala (J. A. Steyermark 34518, F), lo que confirma su valor ornamental.

## CAPITULO LVII

### *Del CICIMÁTIC o planta parecida al cimatl*

La raíz es semejante al nabo y fibrosa; nacen de ella tallos volubles y rojos con hojas trifoliadas, de forma de corazón y parecidas a las de los demás frijoles, de los cuales es una especie, y vainas medianas que proceden de flores purpúreas y agrupadas como en racimos. Su temperamento es frío y astringente. La raíz triturada y espolvoreada cura las úlceras, pues las limpia y favorece la cicatrización; por eso muchos lo llaman *palanca-patli* o sea medicina de las úlceras. Alivia admirablemente los ojos enfermos de inflamación, quita las nubes y las excrecencias carnosas, detiene el flujo de vientre, alivia la tos y fortalece a las parturientas. El cocimiento de la raíz aprovecha a los disentéricos. Nace en regiones cálidas o templadas, como la mexicana.

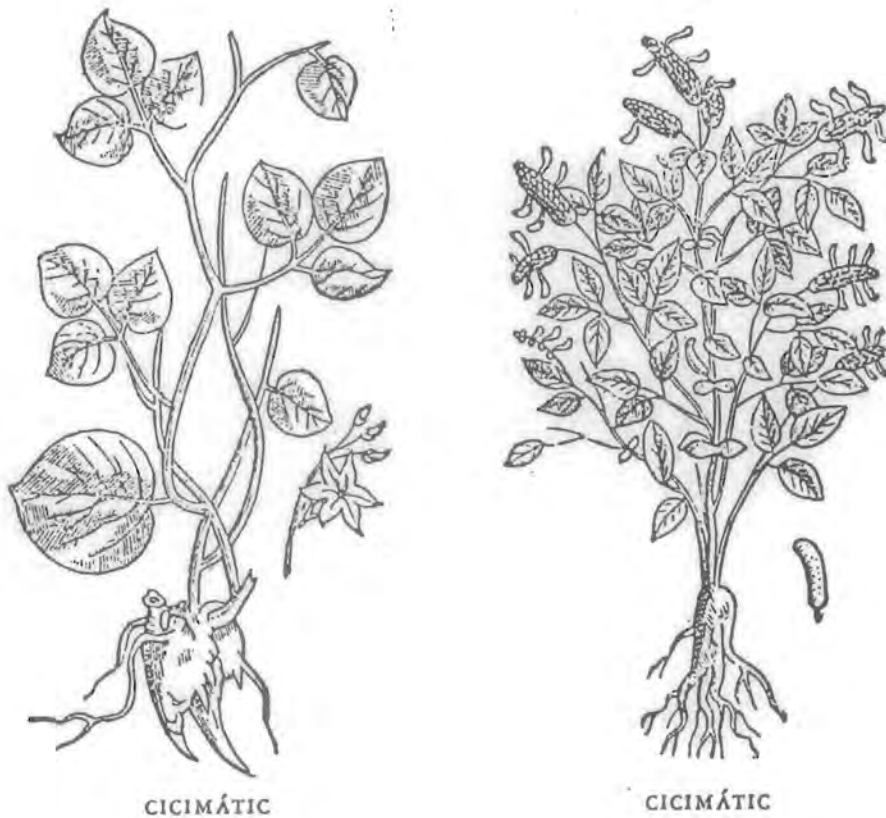


Fig. 15. "Cicimátic o planta parecida al cimatl" reproducción de Hernández (1959).

## TRATAMIENTO SISTEMÁTICO

Clave para los géneros de *Phaseolinae* en México.

Pétalos en posición atípica, las alas notablemente de mayor tamaño, una de ellas ocupando el lugar del estandarte ..... *Macroptilium*

Pétalos en posición típica, el estandarte generalmente de mayor tamaño.

Flores y frutos sostenidos por ejes secundarios reducidos. Flores con quilla corta, sin torsiones, abierta hacia la parte superior; ovario con 2-6 óvulos ..... *Oxyrhynchus*<sup>1</sup>

Flores y frutos sostenidos por nudos, conspicuos o no, pero nunca por ejes secundarios reducidos. Flores con quilla prolongada, formando un ángulo de 90°, sigmoide o espiralada, abierta hacia la parte inferior; ovario con 2-24 óvulos.

Tricomas en forma de gancho (uncinados) presentes; nectarios extraflorales en los nudos de la inflorescencia ausentes..... *Phaseolus*

Tricomas en forma de gancho (uncinados) ausentes; nectarios extraflorales en los nudos de la inflorescencia presentes.

Fruto de 1.5-3.5 cm de largo. Flores de menos de 1.5 cm, en inflorescencias de hasta 6 flores ..... *Strophostyles*

Fruto de más de 5 cm de largo. Flores de más de 1.5 cm, en inflorescencias de 6 a más de 100 flores, o bien flores de menos de 1.5 cm en inflorescencias de más de 20 flores.

Brácteas estériles en la base de la inflorescencia y en el primer nudo ausentes; 2-6 flores por inflorescencia cuando la quilla no es espiralada, o bien más de 6 flores por inflorescencia cuando la quilla es espiralada ..... *Vigna*

Brácteas estériles en la base de la inflorescencia y en el primer nudo presentes; más de 6 flores por inflorescencia, quilla no espiralada ..... *Ramirezella*

---

<sup>1</sup>Aquí se incluye a *Vigna populnea* Piper (ver capítulo de filogenia y evolución).

*Ramirezella* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 8: 44-45, 1903.

TIPO: *R. strobilophora* (Robinson) Rose.

*Phaseolus* L., Sp. Pl.: 723. 1753, *pro parte*.

*Vigna* Savi, *nom. cons.*, Nuovo Giorn. Lett. 8: 113. 1824, *pro parte*.

Hierbas perennes, trepadoras, leñosas en la base o en las partes más viejas, tallo cilíndrico, de menos de 4 mm de diámetro a 1.5 cm en la base de la inflorescencia, pubescencia variable, de estrigosa a esparcidamente puberulenta, exfoliante cuando viejo. Hojas con estípulas transversalmente ovadas, ampliamente ovadas, ovadas, triangulares o ampliamente deltadas, de 2-6 mm de largo, truncadas o con la base redondeada, uniauriculadas o simétricas, estriadas, reflejas o perpendiculares al tallo; pecíolo más corto a más largo que el folíolo terminal, de 1.5-22.5 cm; estípelas angostamente triangulares a triangulares, de 2-4.5 mm de largo, estriadas; folíolos membranosos a cartáceos, ovados a muy ampliamente ovados, ápice agudo o caudado, base cuneada en el terminal, oblicua en los laterales, glabros o casi glabros a seríceos, bifaciados o no, con el haz más obscuro y/o menos pubescente que el envés, venas sobresalientes en la cara abaxial, lámina del folíolo terminal de 1.1-14.5 cm de largo y 0.4-11.5 cm de ancho. Inflorescencia en pseudorracimos (a veces en pseudopaniculas), de 2.8-103 cm de largo, con 4 a más de 100 nudos fértiles, fascículos florales laxamente esparcidos o muy cercanos, con 2 a 8 flores por nudo; nudos inconspicuos a notables, nectaríferos; de 1 a numerosas brácteas pedunculares en la base de

la inflorescencia; brácteas del raquis ovadas a ampliamente ovadas, de 0.3-2.2 cm de largo y 1.5-20 mm de ancho, glabras a estrigosas en el haz, glabras a seríceas en el envés, de persistencia variable, a veces hasta fruto; el primer nudo usualmente con una bráctea estéril, limitando distalmente a un pedúnculo de 0.4-17 cm de largo; pedicelo igual o más largo que el tubo del cáliz, de 0.3-1.6 cm en flor, creciendo y engrosándose hasta 0.6-2.0 cm en el fruto maduro; bractéolas ovadas a ampliamente ovadas, cóncavas, de 1-3 mm de largo, estriadas, ciliadas, algunas veces persistentes hasta la antesis. Flores con cáliz de 3-6 mm largo, ciliado, externamente estrigoso, internamente seríceo, dientes superiores fusionados, diente inferior igual o de mayor tamaño que el resto; corola rosada, lavanda, morada, lila, azul, púrpura o violeta; estandarte ampliamente depresado-ovado a ovado, de menos de 1 a 2.5 cm de largo, de casi el doble o hasta el triple del tamaño del cáliz, simétrico o asimétrico (*R. penduliflora*), aurícula sencilla o doble en la base prolongada hasta formar un pliegue calloso a cada lado en la región central de la lámina, o con una callosidad en el centro de la lámina (*R. nitida*); alas de 0.8-2.5 cm de largo y 0.4-1.0 cm de ancho, simétricas o no, envolviendo a la quilla hasta la antesis, fuertemente adheridas a ésta por pliegues; quilla de 0.6-2.3 cm de estatura, sigmoide (excepto en *R. micrantha*, donde sólo tiene un giro distal de alrededor de 90 grados hacia la derecha), sobresaliendo de las alas de 1 a 4 veces su ancho, simétrica o no, con un pliegue conspicuo transversal del lado derecho donde se adhiere el ala derecha cuando asimétrica, en

ocasiones colgada en el rostro del fruto. Androceo diadelfo, estambre vexilar con la base geniculada. Gineceo con ovario ciliado a lanoso, con 8 a 11 óvulos; estilo filiforme, con una brocha polínica por abajo del estigma; estigma oblongo a esférico (*R. micrantha*), subapical, ciliado. Fruto cilíndrico, de 7-17 (-22) cm de largo y 0.5-1.8 cm de ancho, casi glabro o glabrescente; valvas elásticamente dehiscentes, leñosas; rostro de 0.5-2.5 cm; 7 u 8 semillas por fruto. Semillas oblongas o discoidales, de 0.5-1.0 cm de longitud y 0.25-1.0 cm de ancho; hilo oblongo; lentes abultados, separados.

Género constituido por siete especies distribuidas principalmente en México, con extensión a Centroamérica (Guatemala y Nicaragua).

Clave para las especies del género *Ramirezella* con caracter clave primario de flor.

Flores hasta 1 cm de tamaño.

Quilla sigmoide (el ápice dirigido hacia la base de la flor), brácteas de 1-1.2 cm de largo ..... *R. nitida*  
(Pags. 67-69)

Quilla no sigmoide (el ápice no dirigido hacia la base de la flor), brácteas de 3-4 mm de largo ..... *R. micrantha*  
(Pags. 63-66)

Flores de más de 1 cm de tamaño.

Eje de la inflorescencia seríceo; brácteas seríceas en el envés ..... *R. calcoma*  
(Pags. 51-54)

Eje de la inflorescencia no seríceo; brácteas no seríceas en el envés.

Raquis más ancho que el pedúnculo, de aspecto notablemente diferente; nudos fértiles alargados ..... *R. crassa*  
(Pags. 55-58)

Raquis tan ancho como el pedúnculo o pedúnculo más ancho, de aspecto similar; nudos fértiles casi circulares.

Flores resupinadas (ápice de la quilla orientado hacia la parte terminal de la inflorescencia); inflorescencia péndula ..... *R. penduliflora*  
(Pags. 70-72)

Flores no resupinadas (ápice de la quilla orientado hacia la base de la inflorescencia); inflorescencia erecta.

Brácteas de 0.7-1.7 cm de largo; fruto de 0.8-1.8 cm de ancho; semillas discoidales ..... *R. strobilophora*  
(Pags. 73-81)

Brácteas de 0.4-0.5 cm de largo; fruto de 5-6 mm de ancho; semillas oblongas ..... *R. lozani*  
(Pags. 59-62)

Clave para las especies del género *Ramirezella* con caracter clave primario de semilla y fruto

Semillas oblongas; fruto de 0.5-1.0 cm de ancho.

Brácteas del raquis de hasta 0.4 cm; quilla no sigmoide (el ápice no dirigido hacia las alas)  
..... *R. micrantha* (Pags. 63-66)

Brácteas del raquis de más de 0.4 cm; quilla sigmoide (el ápice dirigido hacia las alas).

Flores de hasta 1 cm; callosidad en el centro del estandarte presente; brácteas del raquis de 1-1.2 cm de largo; plantas conocidas de Tamaulipas y San Luis Potosí  
..... *R. nitida* (Pags. 67-69)

Flores de más de 1 cm; callosidad en el centro del estandarte ausente; brácteas de 0.4-0.5 cm de largo; plantas conocidas del occidente de México hasta Guatemala.

Apice de los folíolos agudo; flores no resupinadas (ápice de la quilla orientado hacia la base de la inflorescencia); inflorescencia erecta; plantas conocidas de Jalisco, Nayarit, Michoacán y Guerrero  
..... *R. lozanii* (Pags. 59-62)

Apice de los folíolos caudado; flores resupinadas (ápice de la quilla orientado hacia la parte terminal de la inflorescencia); inflorescencia péndula; plantas conocidas de Chiapas y Guatemala  
..... *R. penduliflora* (Pags. 70-72)

Semillas discoidal<sup>es</sup>; fruto de 0.7-1.8 cm de ancho.

Raquis de la inflorescencia tan ancho como el pedúnculo, o pedúnculo más ancho, de aspecto similar; brácteas del raquis ovadas, rara vez ampliamente ovadas; nudos fértiles principalmente circulares.

Eje de la inflorescencia no seríceos; brácteas del raquis no seríceas en el envés  
..... *R. strobilophora* (Pags. 73-81)

Eje de la inflorescencia seríceo; brácteas del raquis seríceas en el envés ..... *R. calcoma* (Pags. 51-54)

Raquis de la inflorescencia más ancho que el pedúnculo, de aspecto notablemente diferente; brácteas del raquis muy ampliamente ovadas; nudos fértiles alargados  
..... *R. crassa* (Pags. 55-58)



*Ramirezella calcoma* Ochoterena-Booth et Delgado sp. nov. (Fig. 16).  
TIPO: MEXICO, Estado de México, 1 km al NO de Pericones, por  
la desviación a Las Mesas en el camino entre Tejupilco y  
Luvianos. 5 Feb. 1991, H. Ochoterena-Booth 98 et al.  
(Holotipo: MEXU!)

Tallo de hasta 5 mm de diámetro en la base de la inflorescencia, estrigoso. Hojas con estipulas truladas, de 6 mm de largo, reflejas; pecíolo de longitud subigual o más grande que la lámina del folíolo terminal, de 5-15 cm; estipelas triangulares, de 3-4 mm de largo; folíolos membranosos, ovados, ápice agudo, bifaciados, con el haz oscuro y esparcidamente estrigoso y el envés más claro y piloso, lámina del folíolo terminal de 6-13 cm de largo y 3-8 cm de ancho. Inflorescencia de 3.5-19 cm de largo, con 10-60 nudos fértiles, 2 (-3) flores por nudo; eje de la inflorescencia comúnmente más ancho hacia la base, hasta 4-7 mm de diámetro, sericeo; 5-muchas brácteas estériles abarcando 0.5-8 cm en la base de la inflorescencia, formando un verdadero braquiblasto, deciduas, dejando una cicatriz transversal evidente; brácteas del raquis ovadas (-ampliamente ovadas), de 1.6-2.2 cm de largo y 0.8-1.6 cm de ancho, seríceas en el envés, glabras en el haz, prontamente deciduas; pedicelo de 1.0-1.2 (-1.5) cm de largo en flor; bractéolas ovadas, de 1.5-2.0 mm de largo, pilosas, prontamente deciduas, desde botón. Flores con corola azul pálido; estandarte ampliamente ovado, hasta 2 cm de largo; alas de 2.3-2.5 cm de largo, 8-9 mm de ancho, la izquierda ligeramente mayor que la derecha; quilla de 1.5-2.0 cm de estatura, sobresaliendo de las alas 1.5-2 veces su ancho, ovario lanoso. Fruto cilíndrico, valvas

sericeas cuando inmaduro a esparcidamente estrigosas en la madurez, 12-15 cm de largo, 1.0-1.5 cm de ancho; 8 semillas por fruto. Semillas discoidales, 8 mm de diámetro. Número cromosómico desconocido.

DISTRIBUCION GENERAL: MEXICO. Estado de México, endémica de la Cuenca del Balsas. (Mapa 1)

TIPO DE VEGETACION EN QUE SE ENCUENTRA: Encinar.

ALTITUD: 860-1340 m.s.n.m.

FLORACION Y FRUCTIFICACION: Enero a Mayo.

EJEMPLARES EXAMINADOS:

MEXICO. Estado de México: Mpio. Temascaltepec, Luvianos, G. B. Hinton 7897 (F); Ypericones [es probable que se halla añadido una conjunción a la localidad y que se trate de Pericones, al S de Luvianos, pues tal pueblo no se ha encontrado en el mapa y no pudo ser ubicado por Hinton y Rzedowski (1972)], G. B. Hinton 7935 et al. (MEXU); Luvianos, barranca, G. B. Hinton 7415; G. B. Hinton 7782 (GH); Acatitlán, G. B. Hinton 5574 (GH); Tejupilco, G. B. Hinton 3441 (MEXU, US). Mpio. Valle de Bravo, San Nicolás, a 2.5 km SO de Valle de Bravo [en realidad 25 km], E. Matuda 27378 et al. (MEXU).

Esta especie había sido confundida con *Ramirezella pubescens* (= *R. strobilophora*) pues probablemente se pensó que el nombre hacía alusión a la inflorescencia sericea. Al leer la descripción y ver el tipo, fue evidente que tal epíteto específico se le dio más bien por la pubescencia de las hojas, lo cual es un carácter muy

variable en las especies de *Ramirezella*.

Aunque existe gran afinidad morfológica entre esta especie y *Ramirezella strobilophora*, la última nunca tiene pubescencia sericea en el eje de la inflorescencia ni en las brácteas, además de que *R. calcoma* es la única que llega a constituir braquiblastos muy conspicuos.

La última colecta había sido hecha en 1953 y la zona de su distribución está sumamente perturbada. A pesar de que se hizo el intento de recolectar la especie en varias localidades, únicamente fue posible encontrarla cerca de Pericones, por lo que es probable que actualmente sólo exista en sitios muy restringidos.

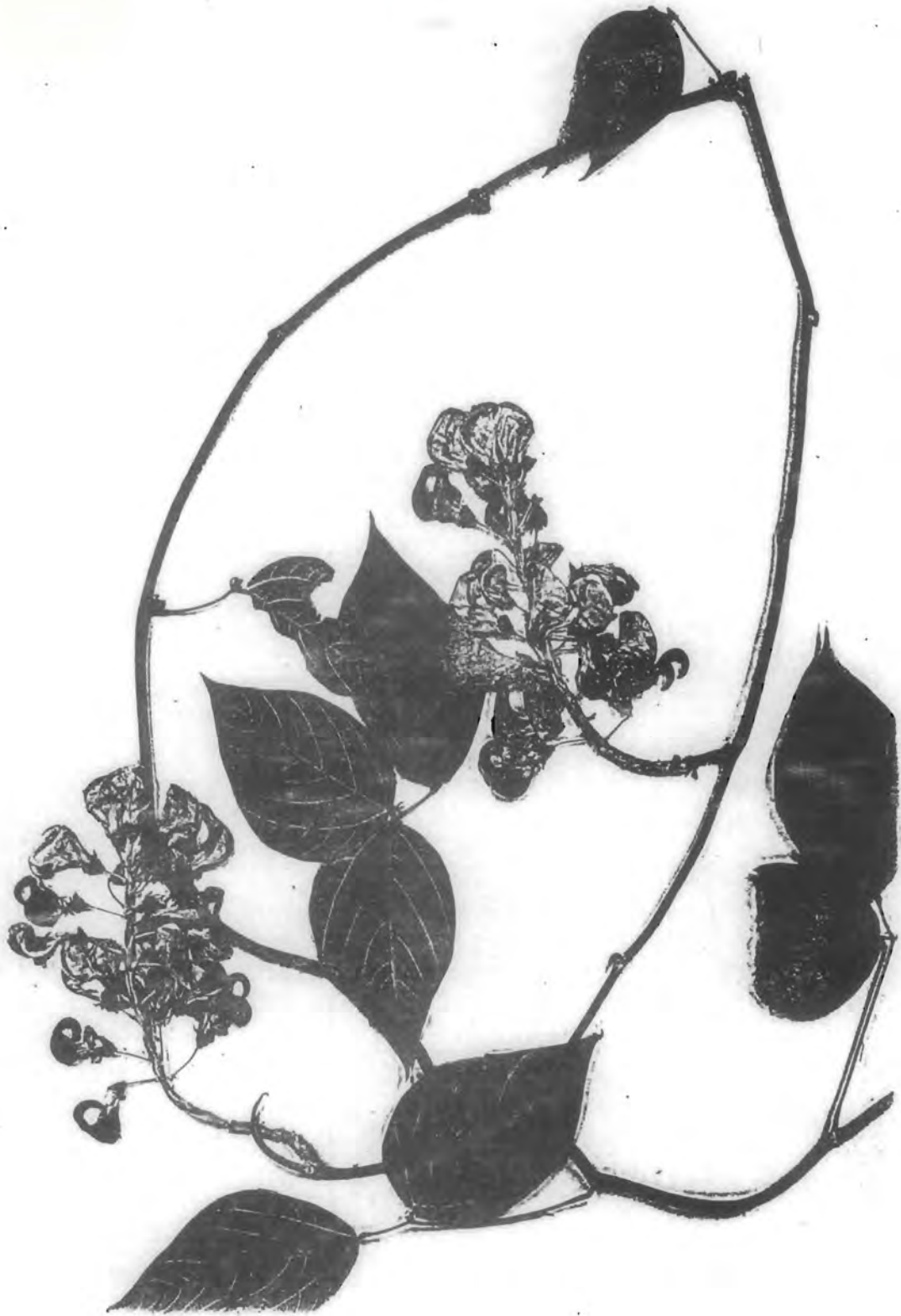


Fig. 16. *Ramirezella calcoma* Ochoterena-Booth et Delgado, sp. nov.

*Ramirezella crassa* (McVaugh) Ochoterena-Booth et Delgado *comb. nov.*  
(Fig. 17).

*Vigna strobilophora* var. *crassa* R. McVaugh, Flora  
Novogaliciana Vol. V: 753-54. 1987.

TIPO: MEXICO, Nayarit, 9 mi. N Compostela. 29 Ago.  
1953, R. McVaugh 16529 (Holotipo: MICH No.  
May261966; isotipo: AA!; GH!; MEXU!; US).

Tallo de 5 mm de diámetro en la base de la inflorescencia, estrigoso. Hojas con estípulas transversalmente obovadas, de 4-5 mm de largo, reflejas; pecíolo de longitud subigual o más grande que la lámina del folíolo terminal, de 6.0-22.5 cm; estípelas angostamente-triangulares, de 3 mm de largo; folíolos cartáceos, ampliamente ovados a muy ampliamente ovados, ápice caudado, lámina del folíolo terminal de 3.5-14.5 cm de largo y 3.0-11.5 cm de ancho. Inflorescencia péndula, de 5-24 cm de largo, con 40-80 nudos fértiles muy cercanos entre sí, alargados, 2 flores por nudo; raquis más ancho que el pedúnculo, de hasta 6 mm de diámetro, de aspecto notablemente diferente, 2 brácteas estériles en la base de la inflorescencia, y otras dos limitando un pedúnculo de 3.0-17 cm de largo, brácteas del raquis muy ampliamente ovadas, de 1.4-2.2 cm de largo y 1.3-2.0 cm de ancho, glabras en el envés, estrigosas en el haz, prontamente deciduas; pedicelo de 1.0-1.2 cm de largo en flor y 1.0-1.5 cm en fruto maduro; bractéolas de 1.0 mm de largo, persistentes hasta la antesis. Flores con el estandarte y la quilla blancos, a veces con un ligero tinte azulado y las alas rosadas, lavanda, violeta o púrpura; estandarte de 1.0-1.2 cm de largo; alas de 0.6-1.0 cm de ancho, 1.3-1.4 cm de largo; quilla de

1.5-1.8 cm de estatura. Fruto con valvas esparcidamente estrigosas, 11.5-17.0 cm de largo, 1.3-1.8 cm de ancho; rostro de 0.6-1.5 cm; 8 semillas por fruto. Semillas discoidales, aplanadas, 0.9 cm de diámetro. Número cromosómico desconocido.

DISTRIBUCION GENERAL: MEXICO. Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Michoacán.  
(Mapa 1)

TIPO DE VEGETACION EN QUE SE ENCUENTRA: Pinar-encinar, encinar, selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia; primaria o ruderal.

ALTITUD: 200-900 (-1540) m.s.n.m.

FLORACION Y FRUCTIFICACION: Agosto a Diciembre

#### EJEMPLARES EXAMINADOS:

MEXICO. Sinaloa: J. González 4865 (US). Mpio. de Concordia, El Cantil, 32 km E de Concordia, Carr. Mazatlán-Dgo, P. Tenorio 2970 et al. (MEXU). Mpio. Rosario, El Habal, Sindicatura Cacalotán, J. González 1041 (MEXU). Quebrado de Mansano, Sierra Surotato, H. S. Gentry 6480 (GH, MICH, NY). Nayarit: Mpio. Compostela, 11 km by road E of Las Varas toward Compostela, J. A. Dieterle 3979 (ENCB, MEXU, MICH); 6-10 mi W of Compostela along road to Las Varas, H. S. Gentry 22327 (AA, MEXU, MICH); Junto a la carr. Tepic-Vallarta, 12 km N de Compostela, J. A. Solís 2588 (MEXU); Mountains 9 mi N of Compostela, R. McVaugh 514 y W. N. Koelz (MICH). Mpio. Tepic, 6 km al SW de Tecuitata, camino Tecuitata- El Cora, o 4 km antes de El Cora ( 21°25'N, 104°10'W), G. Flores 2328 y R. Ramirez (MEXU). Ca. 2.3 km SW of Santa Cruz del Guarbel and ca. 0.5 km E of Cerros el Tezcalame, J. Bauml 1159 et al. (MICH). Ca. 3.5 mi W of Jalcocotan on the road from Tetitata, Ch. Feddema 1026 (MICH). Mountains 10 mi SE Ahuacatlán, on the road to Barranca del Oro and Amatlán, R. McVaugh 816 y W. N. Koelz (MICH). Camino entre Compostela y Mazatlán, cerca de la Ranchería Calxico, 7 km NE de

Mazatlán, H. Ochoterena-Booth 25 et al. (MEXU). Camino entre Compostela y Mazatlán, cerca de la Ranchería Calexico, 9 km NE de Mazatlán, H. Ochoterena-Booth 26 et al. (MEXU). Jalisco: Mpio. Mascota, 20 km NE Mascota, A. Delgado 1173 et al. (MEXU). Along road between Autlán and Barra de Navidad (Mex. Hwy. 80) 12 mi SW of La Huerta, W. R. Anderson 3771 y C. W. Laskowski (GH, MICH, US). 24 km by road S of Autlán on road to Barra de Navidad, W. R. Anderson 12716 (MICH). A 3 km de La Boca de Tomatlán, cerca de Pto. Vallarta, A. Delgado 145 et al. (MEXU). Just S of Cuautitlán on road to Casimiro Castillo (19°35'N, 104°23'W), H. H. Iltis 382 et al. (MICH). Carr. Chamela-P. Vallarta, R. Hernández 2025 et al. (MEXU). 16 mi SW of Autlán (seaward slopes 6.5 mi below the Hw. pass), R. McVaugh 19944 (MEXU, MICH). Santa Cruz Vallarta, Y. Mexia 1268 (AA, MICH). 13 mi SSW of Autlán toward La Resolana, R. I. y C. R. Wilbur 2276 (MEXU, MICH). Michoacán: Mpio. Aguililla, 4 km O de Aguililla, camino Dos Aguas, E. Martínez 5349 et al. (MEXU). Mpio. Aguila, La Mina de Fierro, B. Guerrero 214 et al. (MEXU).

McVaugh (1987) la describió como una variedad de *Vigna strobilophora* basándose en la forma y tamaño de brácteas y bractéolas; presencia de pedúnculo craso en la inflorescencia; inflorescencia inmadura con brácteas imbricadas y nudos de la inflorescencia cercanos y diferentes. Sin embargo, la posición péndula, los nudos alargados, el raquis más ancho que el pedúnculo y el aspecto esférico de las inflorescencias jóvenes en lugar del tipo "estróbilo" característico de *Ramirezella strobilophora*, además de las características señaladas por McVaugh, permiten reconocerla sin lugar a dudas como una especie diferente.

En esta especie pudo observarse gran cantidad de néctar extrafloral en inflorescencias inmaduras, lo que permitió suponer la existencia de nectarios extraflorales en el género.

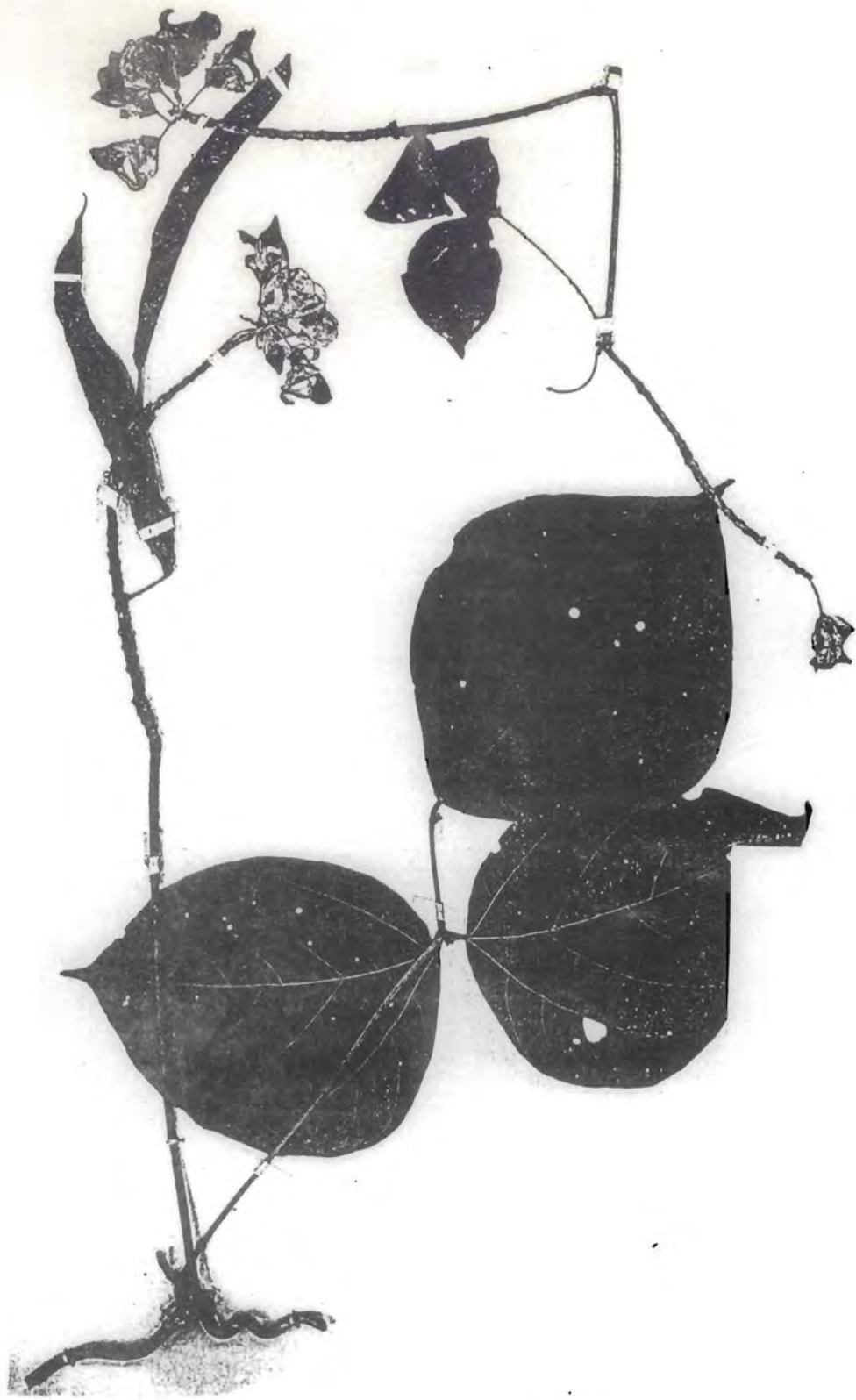


Fig. 17. *Ramirezella crassa* (McVaugh) Ochoterena-Booth et Delgado, *comb. nov.*



*Ramirezella lozanii* (Rose) Piper, Contr. U.S. Natl. Herb. 22: 670. 1926. (Fig. 18)

*Phaseolus* (*Leptospron*) *lozanii* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 274, 1909.

TIPO: MEXICO, Michoacán, near Uruapan. 23 Ene. 1907.  
C. G. Pringle 10358 (Holotipo: US No. 462493; isotipos: F!, GH!, MEXU!, MICH!, MO!).

*Vigna lozanii* (Rose) Lackey ex McVaugh, Flora Novogaliciana Vol. V: 747-49, 1987.

*Vigna lonchophylla* Piper, Contr. U.S. Natl. Herb. 22: 670. 1926.

TIPO: México, Michoacán, Hacienda Coahuayula. Feb. 1901.  
G. M. Emrick 97 (Holotipo: F! No. 95557; fotografía del holotipo: US!). No fue posible ubicar la hacienda en los mapas, ni aparece en el Diccionario Geográfico, Histórico y Biográfico de los Estados Unidos Mexicanos de García Cubas (1888). El colector tampoco aparece en Taxonomic Literature (Stafleu y Cowan, 1981), por lo que tampoco se pudo hacer una aproximación por esta vía. Existen dos poblados a los que tal vez pueda referirse la colecta: uno en Michoacán llamado Coahuayana, cerca de la costa y de los límites con Colima y otro en los límites con Michoacán pero en el estado de Guerrero llamado Cuahuayutla.

Tallo de hasta 4 mm de diámetro en la base de la inflorescencia, esparcidamente pubérulo. Hojas con estipulas triangulares, uni-auriculadas, de 2-4 mm de largo; pecíolo de 3-9 cm; estipelas angostamente triangulares, de 2-3 mm de largo; folíolos membranosos, ovados, ápice agudo, esparcidamente estrigosos, haz ligeramente más oscuro que el envés, algunas veces igual, con la misma pubescencia, lámina del folíolo terminal de 1.5-9.7 cm de largo y 0.4-7.4 cm de ancho. Inflorescencia de 2.8-24 cm de largo, a veces constituyendo pseudopaniculas, con 4-20 nudos fértiles, fascículos florales de 2-3 flores por nudo; 1 bráctea peduncular en la base de la inflorescencia; brácteas del raquis ampliamente ovadas, de 4-5 mm de largo y 2-4 mm de ancho, prontamente deciduas, a veces el primer nudo del raquis con una bráctea estéril y en ocasiones con una hoja poco desarrollada que

puede encontrarse en el segundo nudo; pedicelo de 0.6-0.8 cm en flor en antesis y de 0.6-0.8 cm en fruto maduro; bractéolas de 1.5-2.5 mm de largo, algunas veces persistentes hasta la antesis. Flores con corola lila, violeta, azul, blanca con morado, morada, púrpura; estandarte ampliamente ovado, de 1.2-1.9 cm de largo, simétrico; alas de 1.3-1.5 cm de largo y 4-6 mm de ancho, asimétricas, la izquierda de menor tamaño, envolviendo a la quilla hasta la antesis; quilla de 1.3-2.0 cm de estatura, sobresaliendo de las alas hasta cuatro veces su ancho, siempre más de dos veces, simétrica, con un pliegue conspicuo transversal. Ovario seríceo. Fruto con valvas glabrescentes, seríceas cuando joven, 7-9.3 cm de largo y 0.5-0.6 cm de ancho; rostro de 7 mm; 7-8 semillas por fruto. Semillas oblongas, 7 mm de longitud, 3 mm de ancho. Plántula con germinación hipógea o al ras del suelo, primeras estípulas bifidas, base de los eófilos cordada a truncada (Fig. 6.1 y 6.2). Número cromosómico  $2n=22$ .

**DISTRIBUCION GENERAL:** MEXICO. Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero (Mapa 1).

**TIPO DE VEGETACION EN QUE SE ENCUENTRA:** Pinar, pinar-encinar, encinar, pinar con elementos de bosque caducifolio, bosque caducifolio, selva baja caducifolia.

**ALTITUD:** 1000-1750 (-2550) m.s.n.m.



FLORACION Y FRUCTIFICACION: Noviembre a Abril

EJEMPLARES EXAMINADOS:

MEXICO. Nayarit: Mpio. Tepic, 11 km al SW del Izote, camino al Cuarenteño, Cerro San Juan, 21°28'N, 104°58'W, G. Flores 1936 y R. Ruenes (MEXU); km 7 del camino al Cuarenteño, al S de Platanitos, 8 km E de Tepic, sobre la carretera Tepic-Santa Cruz, P. Magaña 91 (MEXU); about 10 road-miles east of Jalcocotán, on road to Tepic, R. McVaugh 12093 (MEXU, MICH, US). Mpio. Xalisco, km 12 del camino de terracería de Xalisco al Malinal, 21°37'N, 104°58'W, O. Tellez 12625 e I. Bojorquez (MEXU). Km 4 de terracería al Cuarenteño, que empieza 300 m al W del Izote, km 5.6 carr. Tepic-Miramar, O. Tellez 9973 (MEXU). Jalisco, Mpio. Jilotlán, 3 km SO de Las Coloradas, A. G. Mendoza 3723 et al. (MEXU). Colima: Mpio. Comala, Laguna de la Noria, 4 km al N de San Antonio, J. A. Solís 2818 y E. J. Lott (MEXU). Michoacán: Mpio. Coalcomán, Coalcomán, G. B. Hinton 12917 (GH, TEX, US); Sierra Naranjillo, G. B. Hinton 15782 (F, MEXU, MICH, POM). Mpio. Tingambato, a 2 km al E de San Andrés Corú, a 14 km al W de Uruapan, A. Delgado 1132 y R. Hernández (MEXU); 2 kms al Oeste de San Andrés Coru, R. Hernández 4095 et al. (MEXU); En San Andrés Corú, a 13 km al NE de Uruapan, Carr. Pátzcuaro-Uruapan, J. C. Soto 496 et al. (MEXU). Sierra Madre, E. Langlassé 799 (GH) [según McVaugh (1951) Langlassé colectó este número en Michoacán, entre Tecpan y Ajuchitlán, en el Río Balsas. Este autor proporciona además otros datos de colecta]. Entre Uruapan y Jicalán, I. Langman 3267 (MEXU). Steep ravines near the pass ca. 15 km south of Aserradero Dos Aguas (Northwest of Aguililla), R. McVaugh 22766 (MEXU, MICH). Guerrero: Mpio. Coyuca de Catalán, 2 km al N de "El Bálsamo" (Filo Mayor), carr. Cd. Altamirano-Zihuatanejo, J. L. Contreras 2779 (FCME, MEXU).

Esta especie está muy relacionada morfológicamente con *Ramirezella penduliflora*. Existe gran semejanza en el tamaño y forma de brácteas, botón maduro, así cómo en la forma y proporciones de la quilla y fruto. Sin embargo la última posee inflorescencia péndula y el ápice de los folíolos es caudado; además de tener una distribución endémica de Chiapas y Guatemala.



Fig. 18. *Ramirezella lozanii* (Rose) Piper.

*Ramirezella micrantha* Delgado et Ochoterena-Booth sp. nov. (Fig. 19)

TIPO: MEXICO, Jalisco, Sierra de Manantlán (15-20 mi SE Autlán) on the bajada S and W, between Aserradero San Miguel Uno and Durazno. 7 Nov. 1952. R. McVaugh 14013. (Holotipo: MEXU!; isotipo: MICH!).

Tallo de menos de 4 mm de diámetro en la base de la inflorescencia, pubescencia variable de estrigosa a esparcidamente pubérula. Hojas con estípulas ampliamente deltadas, de 2-4 mm de largo, truncadas o con la base redondeada, reflejas; pecíolo de 2.5 -15 cm; estípelas angostamente triangulares, de 2-4 mm de largo; folíolos membranosos a cartáceos, ovados, ápice agudo, casi glabros a densamente estrigosos, bifaciados, con el haz más oscuro y/o menos pubescente que el envés, lámina del folíolo terminal de 3-12 cm de largo y 1.5-6 cm de ancho. Inflorescencia de 8-25 cm de largo, con 9-30 nudos fértiles, fascículos florales laxamente esparcidos, de 2-8 flores por nudo; nudos jóvenes inconspicuos, notables al caerse las flores y al sostener frutos; 1 bráctea peduncular en la base de la inflorescencia; brácteas del raquis ovadas, de 3-4 mm de largo y 1.5-2 mm de ancho, de persistencia variable, algunas veces hasta fruto; usualmente el primer nudo con una bráctea estéril, limitando distalmente a un pedúnculo de 3-5 cm de largo; pedicelo de 3-7 mm en flor y de 0.9-1.2 cm en fruto maduro; bractéolas ovadas, cóncavas, de 1.5 mm de largo, estriadas, ciliadas, persistentes hasta la antesis. Flores con corola rosada, morada, lila, púrpura o violeta; estandarte ampliamente depresado ovado, hasta 1 cm de largo, simétrico, con doble aurícula en la base; alas de 8-9 mm de largo y 4 mm de ancho, simétricas; quilla

de 6-8 mm de estatura, con un giro distal de alrededor de 90 grados hacia la derecha, nunca sigmoide, sobresaliendo de las alas hasta una vez su ancho, asimétrica, con frecuencia colgada en el rostro hasta el fruto maduro. Ovario ciliado. Fruto con valvas glabras, de 8 cm de largo y 5 mm de ancho; rostro de más de 1 cm; 7-8 semillas por fruto. Semillas oblongas, 5 mm de longitud, 2.5 mm de ancho. Número cromosómico desconocido.

DISTRIBUCION GENERAL: MEXICO. Nayarit, Jalisco, Guerrero, Oaxaca. (Mapa 1).

TIPOS DE VEGETACION EN QUE SE ENCUENTRA: Bosque caducifolio, pinar, pinar-encinar, encinar.

ALTITUD: (750-) 1500-1900 (-2090) m.s.n.m.

FLORACION Y FRUCTIFICACION: Septiembre a Diciembre.

#### EJEMPLARES EXAMINADOS:

MEXICO. Nayarit: Mpio. de Tepic, km 5 sobre el camino de terracería que va al Cuarenteño, Cerro de San Juan, 21 29' N, 104 54' W, O. Tellez 12377 et al. (MEXU). Jalisco: Mpio. de Autlán, Las Joyas (El Zarzamoro), Manantlán, A. Loza 81 (MEXU); Las Joyas (Barvechos del Laurelillo), Manantlán, A. Loza 176 (MEXU); 12-15 mi SSE Autlán, on lumber road to Corralitos, 4-10 mi SE Ahucapán, R. McVaugh 990 y W. N. Koelz (MICH); camino de terracería a Los Corralitos, Ahuacapán, A. Vázquez 1001 (WIS). Mpio. de Cuautitlán, La Cumbre, A. Vázquez 3715 (MEXU). Mpio. de Talpa de Allende, Sierra de Cuale, SW Talpa de Allende, SW of the prominent peak called Piedra Rajada, barranca on steep SW facing slope, R. McVaugh 14280 (MEXU, MICH); camino a El Cuale, cañada en las cercanías de El Cuale, J. A. Solís 3477 (MEXU). Guerrero: Distrito de Galeana, Carrizo-Santo Domingo, G. B. Hinton 14658 et al. (MICH, NY, TEX).

Mpio. de Mochitlán, 3 Km adelante del poblado San Roque, dirección La Vieja, G. Zamudio 639 (FCME, MEXU). Oaxaca: Mpio. Putla de Guerrero, San Juan Nopala, 2.5 km S de la desviación a Juxtlahuaca de la carretera Putla-Tlaxiaco-Corales, A. Bonet *l et al.* (MEXU).

Varios ejemplares de esta especie habían sido identificados como *Ramirezella lozani* e incluso para McVaugh (1987) se trataban de una forma atípica de la especie. No obstante su semejanza en el tamaño y forma de las brácteas y del fruto, el número de flores por nudo en *R. lozani* nunca llega a ser tan grande como el de *R. micrantha*. La forma de los botones maduros (Fig. 4), así como el tamaño y forma de la corola, son notablemente diferentes en ambas especies, siendo mayores en *R. lozani*. La forma de la quilla es el carácter más distintivo de la especie, pues *R. micrantha* es la única en el género en la que no es sigmoide.

A pesar de que en Nayarit es aparentemente simpátrica con *R. lozani*, existe un aislamiento reproductivo por la época de floración, siendo el de esta última a fines de año.

Aun cuando esta especie se ha confundido con *R. lozani*, su relación morfológica más cercana es con *R. nitida*, por el tamaño y forma de la corola y fruto, sin embargo, la última se distingue por el mayor tamaño de sus brácteas que al encontrarse imbricadas dan un aspecto cónico a la inflorescencia, además de tener únicamente dos flores por nudo y ser endémica de Tamaulipas y San Luis Potosí.

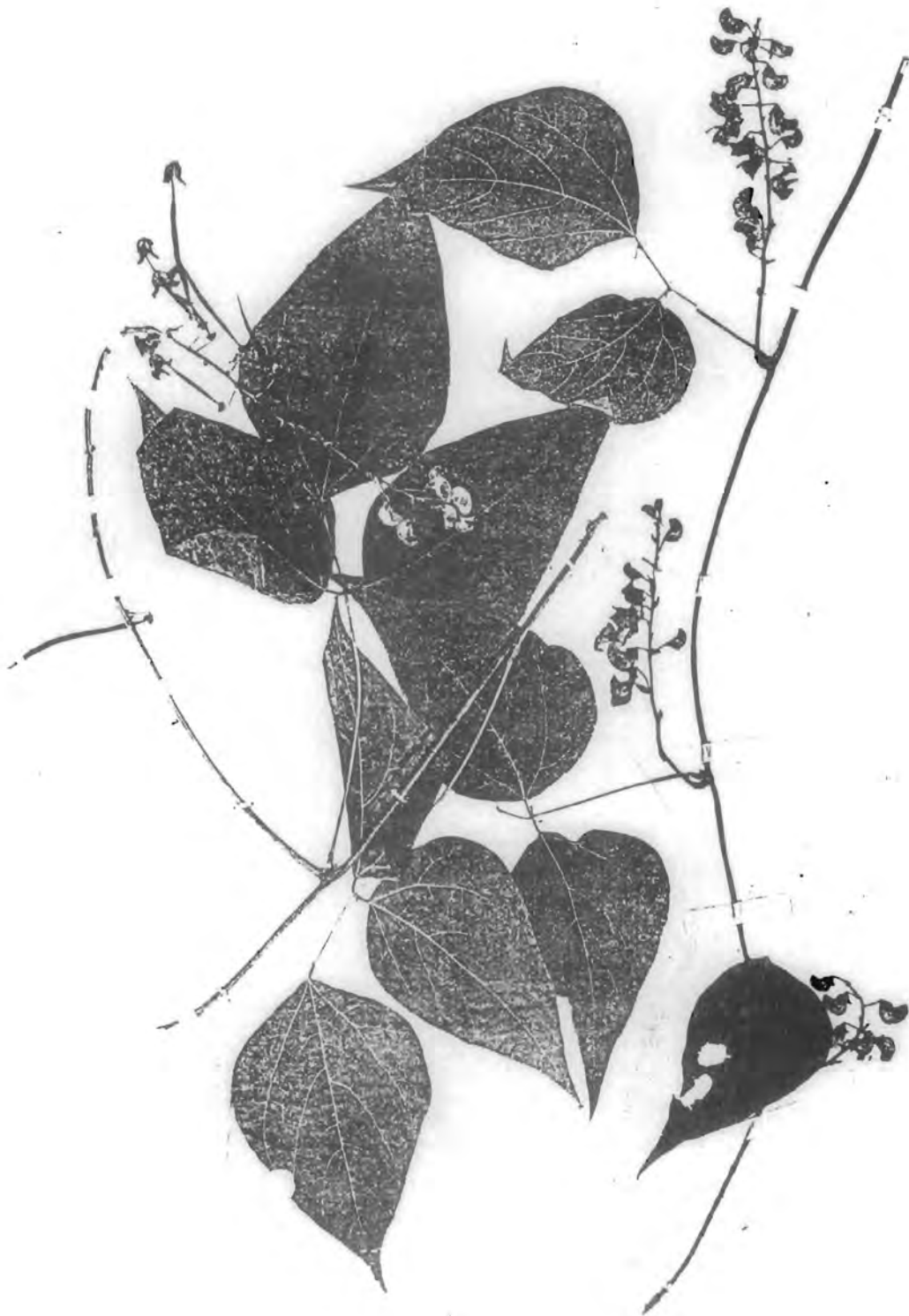


Fig. 19. *Ramirezella micrantha* Delgado et Ochoterena-Booth.



*Ramirezella nitida* Piper, Contr. U. S. Natl. Herb. 22: 670, 1926.  
(Fig. 20)

TIPO: MEXICO, San Luis Potosi, Near los Caños 15-21 Oct. 1902.  
E. Palmer 217. [En la etiqueta de los ejemplares se marca como localidad "Los Caños", Piper transcribe en la publicación "Los Caños". Según McVaugh (1956), las colectas de Palmer en la localidad "Los Caños" corresponden a "Las Canoas", una estación de ferrocarril entre San Luis Potosi y Tampico, a 21°57' latitud N y 99°32' longitud W] (Holotipo: US! No.397766; isotipos: F!, GH!, MO!).

Tallo de hasta 6 mm de diámetro en la base de la inflorescencia, estrigoso. Hojas con estípulas ampliamente ovadas, de 4-6 mm de largo, truncadas, perpendiculares al tallo o reflejas; peciolo más corto o más largo que el folíolo terminal, de 3.8-12 cm; estípelas angostamente triangulares, de 3.0-4.5 mm de largo; folíolos membranosos, ovados-muy ampliamente ovados, ápice caudado, glabros o casi glabros, lámina del folíolo terminal de 4.2-12.3 cm de largo y 1.7-9.5 cm de ancho. Inflorescencia de 14-57 cm de largo, con 20-50 nudos fértiles, fascículos florales de 2 flores por nudo; 1 bráctea peduncular en la base de la inflorescencia; brácteas del raquis ovadas, de 1.0-1.2 cm de largo y 3-6 mm de ancho, prontamente deciduas, desde botón; pedicelo de 5-9 mm en flor en antesis y de 1.2-1.5 cm en fruto maduro; bractéolas ovadas, de 1 mm de largo, algunas veces persistentes hasta la antesis. Flores con corola morada o púrpura; estandarte ampliamente ovado, hasta 1 cm de largo, casi el doble del tamaño del cáliz, con una aurícula en la base, y una callosidad en la región central de la lámina; alas de 8-9 mm de largo y 3-4 mm de ancho, simétricas; quilla de 0.8-1.0 cm de estatura, sobresaliendo de las alas hasta 1.5-3.0 veces su ancho, asimétrica, con frecuencia colgada en el rostro del fruto. Ovario setoso. Fruto con valvas glabras, de 9.5-

11.5 cm de largo y 5-6 mm de ancho; rostro de 7 mm; 8 semillas por fruto. Semillas oblongas, 9 mm de longitud, 5 mm de ancho. Plántula con germinación hipogea, primeras estípulas enteras o bifidas, base de los eófilos truncada (Fig. 6.2). Número cromosómico desconocido.

DISTRIBUCION GENERAL: MEXICO. Tamaulipas, San Luis Potosí. (Mapa 1)

TIPOS DE VEGETACION EN QUE SE ENCUENTRA: Selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia.

ALTITUD: 333-2100 m.s.n.m.

FLORACION Y FRUCTIFICACION: Enero, Marzo, Agosto, Octubre a Noviembre.

#### EJEMPLARES EXAMINADOS:

MEXICO. Tamaulipas: Mpio. de Gómez Farías, Camino de Gómez Farías a Alta Cima (23°06'N, 99°12'W), L. Hernández 1657 (UAT); 2339 et al. (LL); J. Jiménez 459 (UAT); 7 km NO de Gómez Farías, camino a Alta Cima, H. Ochoterena-Booth 63 et al. (MEXU); Rancho del Cielo, area between Shrine and Aguates, A. Richardson 966 (TEX); 1.5 km E de Gómez Farías, ladera de orientación O sobre la Sierra Chiquita, A. Valiente 427 et al. (MEXU); A. Valiente 435 et al. (MEXU);. Mpio. Ocampo, 25 km O de Ocampo, 33 km E de Tula, H. Ochoterena-Booth 68 et al. (MEXU); 10 km NW of El Progreso which is 18 km NW of Ocampo (23°N, 99°30'W), L. R. Stanford 1019 et al. (MO, NY). San Luis Potosí: Las Canoas, E. W. Pennell 17946 (US).

Aunque por la forma sigmoide de la quilla y ovada de las

brácteas es muy similar a *Ramirezella strobilophora*, esta especie se acerca más a *R. micrantha* por el tamaño de las flores, siendo en ambas de hasta 1 cm. La especie *R. nitida* es la única que posee una callosidad en la parte central del estandarte y que tiene una distribución en el Oriente de la República Mexicana.

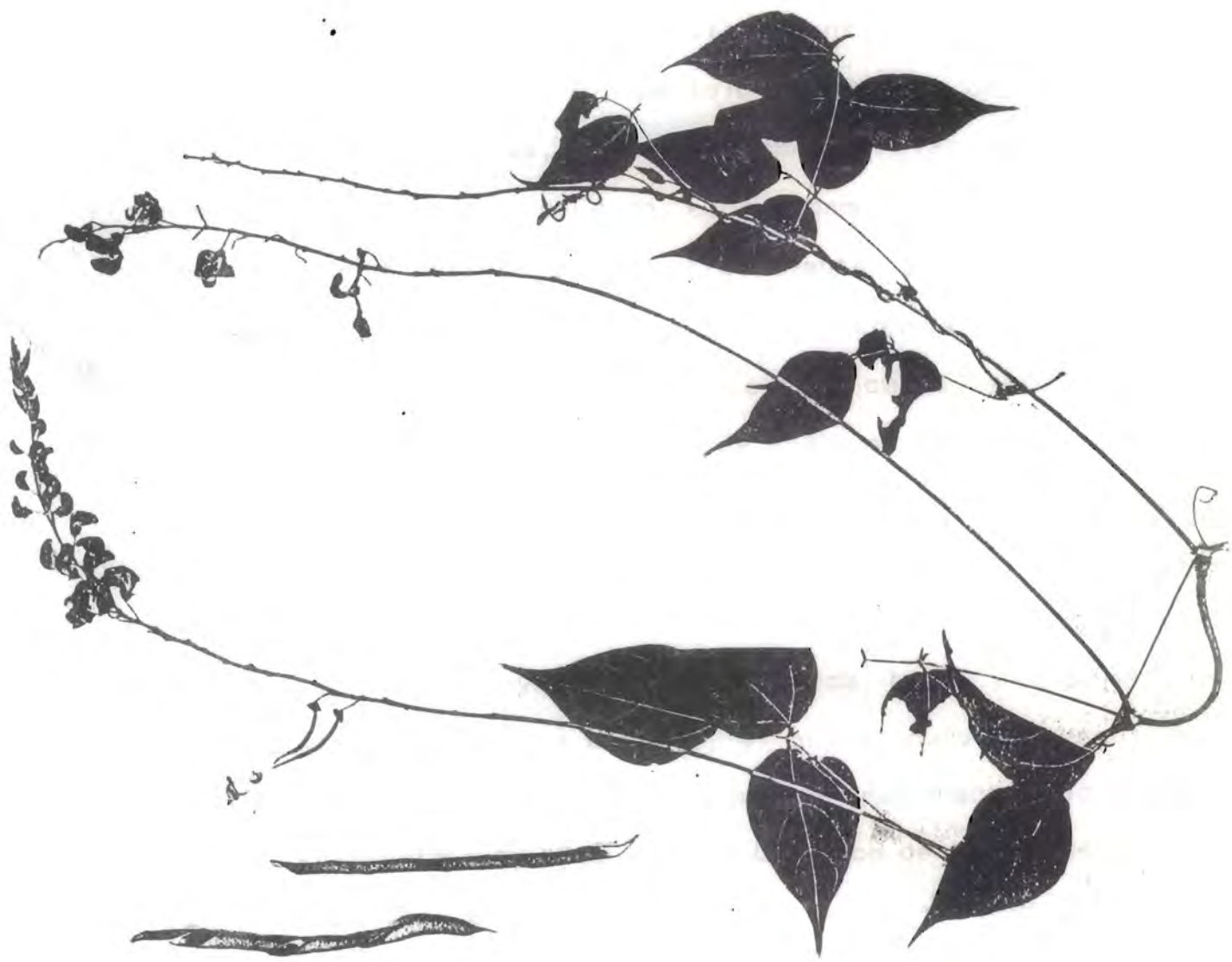


Fig. 20. *Ramirezella nitida* Piper.

Tixtla, H. Ochoterena-Booth 34 et al. (MEXU). 43 Km SO de Chilpancingo, al rededor de 7 Km NE de Chilapa, H. Ochoterena-Booth 35 et al. (MEXU). En El Cuindancito, 94 Km al SO de Cd. Altamirano, carr. a Zihuatanejo, J. C. Soto 5002 y E. M. Martínez (MEXU). "El Viejo", 16 Km al S de Río edl Oro en la carr. Cd. Altamirano-Zihuatanejo, R. Torres 1268 et al. (MEXU). México: Naranjo, Distrito de Temascaltepec, [De acuerdo con Hinton y Rzedowski (1972), esta localidad se encuentra en el municipio de Tejupilco, cerca de Bejucas, que está casi en el límite con Guerrero, a 18°52'N, 100°25'W] G. B. Hinton 1989 (GH). Puebla: Matamoros, E. Miranda 2422 (MEXU). Morelos: Texcal, Ca. Km 15 carr. Federal 138 Cuernavaca-Yautepec, unos 4 Km después de la desviación a San Gaspar, rumbo a Yautepec (1 Km NO del poblado La Joya), frente al cerro Barriga de Oro, ca. 1 Km al O de las faldas del cerro, H. Ochoterena-Booth 7 et al. (MEXU). Pedregal de las Fuentes (Texcal-Algodonal), J. Vázquez 200 (L'Amagatall). Texcal (algodonol) Km 11 carr. a Cuautla, J. Vázquez 682 (L'Amagatall, MEXU). Veracruz (CULTIVADA): Fortín de las Flores (Posada Lomas), Nevling 218 y Gómez-Pompa (AA, F, MEXU). Fortín de las Flores, M. Sousa 5723 (MEXU). Oaxaca: Distrito Jamiltepec, 9 Km al E de Huaxtaltepec, a 3 Km al W de Jamiltepec y 26 Km al E de Pinotepa Nacional, M. Sousa 5244 et al. (MEXU); a 5 Km al SW de San Pedro Amuzgos o sea a 7 Km al E de Cacahuatpec, M. Sousa 9911 y S. Zárate (MEXU); a 19 Km NO de Pinotepa Nacional, por la carr. hacia Acapulco, P. Tenorio 245 y R. Torres (MEXU); San Cristobal, al SE de Pinotepa Nacional, P. Tenorio 3090 et al. (MEXU). Distrito Juquila, 20 Km O de Juquila o sea 3 Km NE de La Asunción, A. Delgado 658 et al. (MEXU); Puente de San José, a 8 Km al N de Puerto Escondido, M. Sousa 9942 y S. Zárate (MEXU); a 20 Km al SE de El Vidrio (entronque a Juquila), o sea, a 28 Km al N de San Gabriel Mixtepec, M. Sousa 12597 et al. (MEXU); 6.1 Km al N de San Gabriel Mixtepec carr. Puerto Escondido-Sola de Vega, R. Torres 6617 y M. A. Martínez (MEXU). Distrito Pochutla, Camino aéreo de Pochutla, A. Delgado 677 et al. (MEXU); a 5 Km Poniente de La Soledad a 3 Km del Puente Jalatengo, A. Delgado 704 et al. (MEXU); a 7 Km al W de Pochutla, M. Sousa 6432 et al. (MEXU). Sin Distrito: Km 496, 100 m antes del Puente Jalatengo, A. Bonet 28 (MEXU). Along Hwy. 125 between Pinotepa Nacional and Tlaxiaco, between towns of San Sebastián Ixcapa and Santa María Zacatepex, I. B. Croat 45783 (MEXU, NY). Km 32 del camino Miahuatlán-San Pablo Coatlán, S. C. Solano 513 y M. A. Vara (MEXU). A 4 Km al NW de San Sebastián Ixcapa y a 34 Km al NW de Pinotepa Nacional, M. Sousa 5214 et al. (MEXU, US). Tierra Blanca a 20 Km al N de Pochutla, M. Sousa 5361 et al. (MEXU). El Puente, 3 Km al NW de Jamiltepec, M. Sousa 7069 et al. (MEXU). Mazahuito, a 11 Km al S de Chivela, M. Sousa 9626 et al. (MEXU). Chiapas: Mpio. Escuintla, Acagoyagua, E. Matuda 16814 (MEXU, MICH). Mpio. Ocozocuatla de Espinosa, steep ravines adjacent to Mexican Highway 190, 20 Km west of Ocozocuatla, D. E. Breedlove 28368 (MEXU). Mpio. Suchiapa, 15 Km southwest of Suchiapa along road to Villa Flores, D. E. Breedlove 28073 (MEXU). Mpio. Tonalá, steep canyon on the northwest side of Cerro Vernal 25-30 Km southeast of Tonalá, D. E. Breedlove 25583 (MEXU, MICH). Mpio. Villa Corzo, low flats 56 Km south of Mexican Highway 190, near junction to Jerico on road

to Villa Corzo, D. E. Breedlove 37485 (MEXU). Sin Municipio: Km 19 carr. Tuxtla Gtz-El Sumidero, A. Delgado 538 y L. M. Arias (MEXU). Encañada a Chacona (NO Tuxtla Gutiérrez), F. Miranda 5468 (MEXU). 38 mi SW of Cintalapa, G. L. Webster 12958 et al. (MEXU). 4 mi W of Rizo de Oro (16°30'N, 94°20'W), G. L. Webster 17502 et al. (MEXU). GUATEMALA. Retaluleu: San Felipe, J. A. Steyermark 34518 (F). EL SALVADOR. San Salvador, S. Calderón 2304 (GH, MICH, US). NICARAGUA. Carazo: Entada a La Paz de Oriente, 1 Km de la carretera S, Km 54 (11°49'N, 86°08'W), P. P. Moreno 10667 (MEXU); carretera a San Marcos, 2 Km al E (11°54'N, 86°13'W), P. P. Moreno 10667 (MEXU). Masaya: Laguna de Apoyo, O. Saldaña 75 (MO).

Aunque varios autores como McVaugh (1987) o Maréchal *et al.* (1978), reconocen algunas variedades, basándose en distancia internodal en la inflorescencia o pubescencia, el estudio detallado de numerosos ejemplares, mostró que las características empleadas por ellos para definir las, se presentan de manera gradual y no bien delimitada, por lo que en este trabajo no se reconoció ninguna de las categorías infraespecíficas propuestas.

Esta es la especie más variable y en ella se encuentran tanto las inflorescencias más pequeñas del género, como las más grandes. Asimismo, algunos ejemplares como por ejemplo Geo B. Hinton 1989, R. McVaugh 14180 o C. L. Díaz 347, presentan pseudopaniculas muy conspicuas que en algunos casos podrían considerarse como alteraciones en el desarrollo.

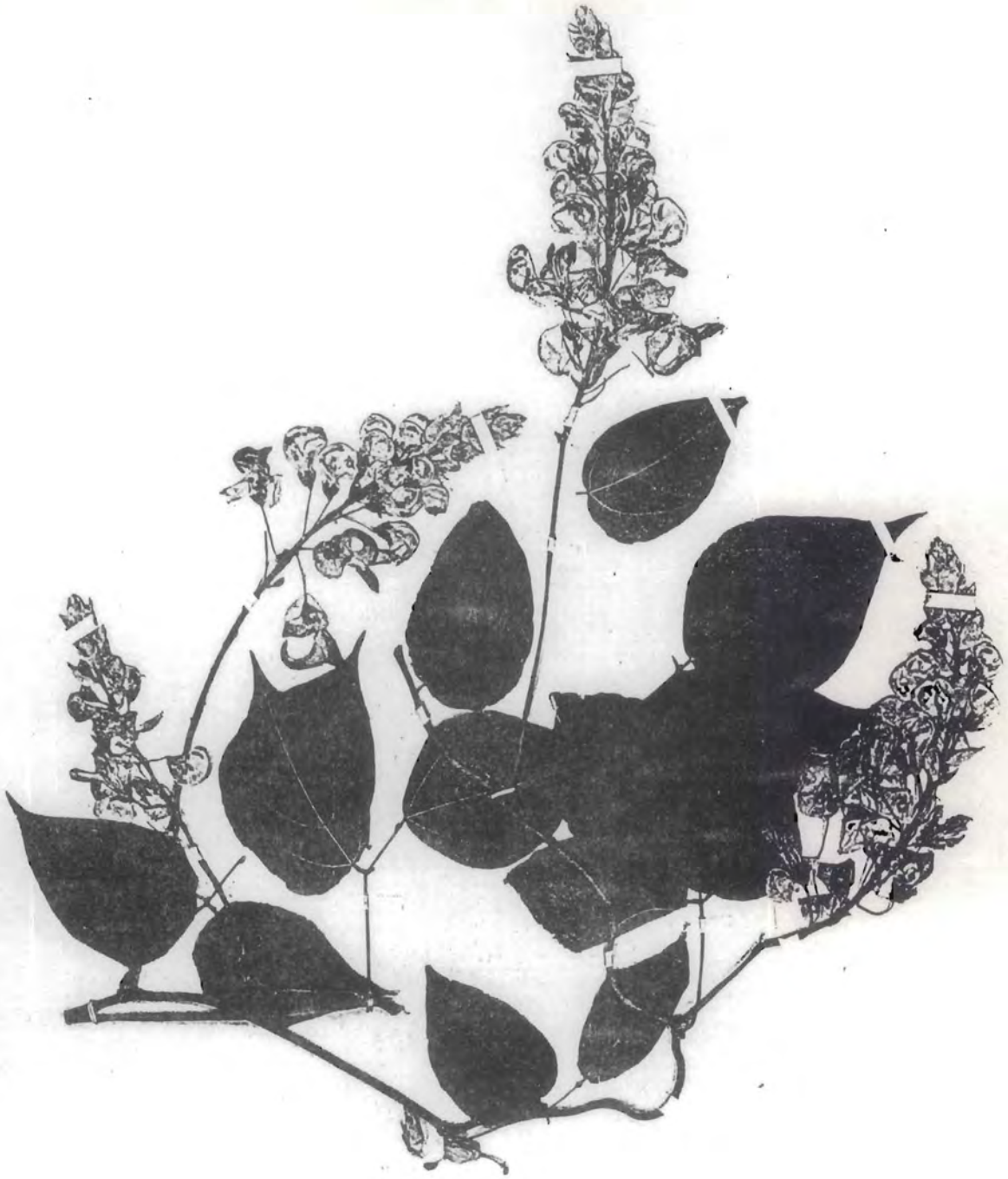


Fig. 22. *Ramirezella strobilophora* (Robinson) Rose.



MAPA 2. Distribución de *Ramirezella strobilophora*.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

### FILOGENIA Y EVOLUCION.

Las relaciones filogenéticas entre las especies de *Ramirezella* han sido parcialmente discutidas bajo las diferentes características del género en la sección de resultados. Las similitudes fenéticas entre ellas pueden resumirse tomando en cuenta características que se traslapan en sus extremos, como por ejemplo el número de flores por nudo, pero que en general son suficientemente constantes para diferenciarlas (Fig. 23). Como se muestra en la Fig. 23, tomando en cuenta las características de fruto y semilla pueden distinguirse básicamente dos grupos de especies. El constituido por *Ramirezella calcoma*, *R. crassa* y *R. strobilophora*, las que comparten todas las características de flor además de las de fruto y semilla, siendo diferentes a nivel de brácteas e inflorescencia, lo que refleja la gran afinidad de estas especies. Por otro lado, el grupo constituido por las restantes cuatro especies: *R. lozanii*, *R. micrantha*, *R. nitida* y *R. penduliflora*, además de compartir características de fruto y semilla, tiene similitudes a nivel de las brácteas, siendo heterogéneas en los caracteres de flor e inflorescencia, lo que complica el establecimiento de sus afinidades.

Con el objeto de precisar las relaciones interespecíficas, se realizó manualmente un análisis cladístico de grupo interno ("in group"), tomando como criterio de polarización "lo común es lo ancestral" debido a que en este caso es el único que puede aplicarse a todas las especies (Fig. 24).



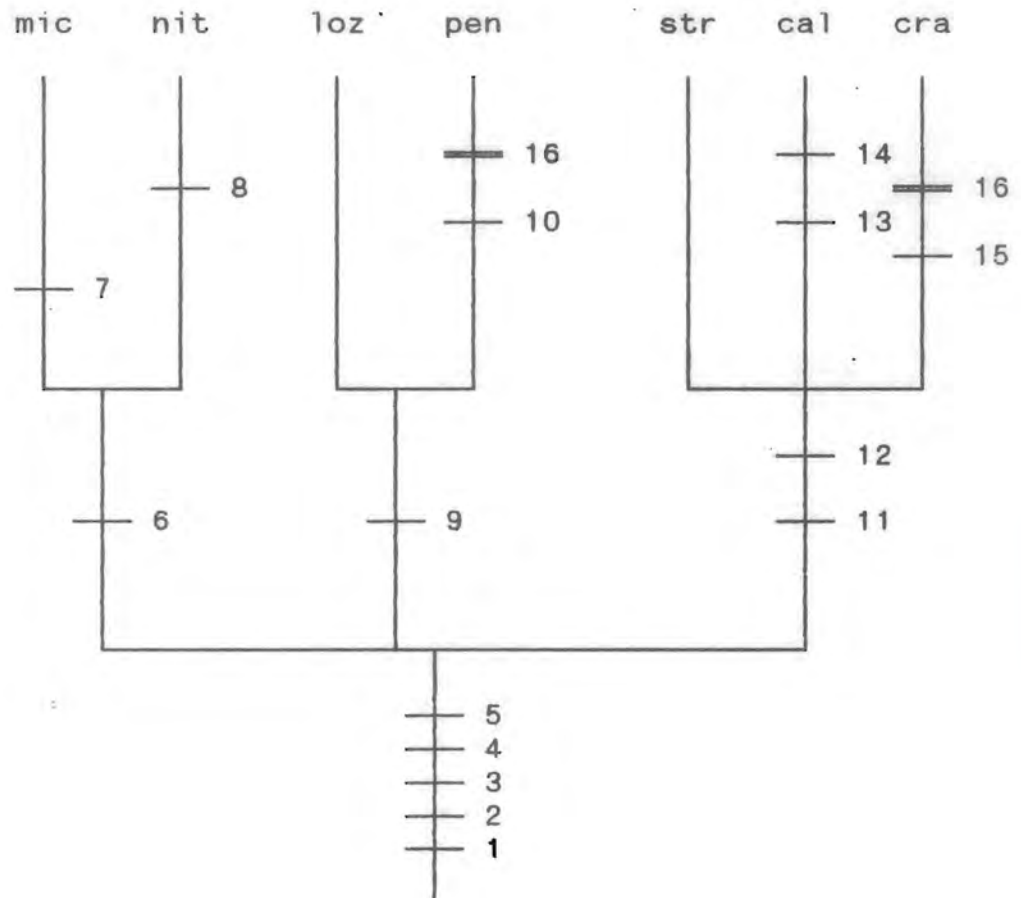
|   |   | R.<br>n<br>i<br>t<br>i<br>d<br>a | R.<br>m<br>i<br>c<br>r<br>a<br>n<br>t<br>h<br>a | R.<br>l<br>o<br>z<br>a<br>n<br>i<br>i | R.<br>p<br>e<br>n<br>d<br>u<br>l<br>i<br>f<br>l<br>o<br>r<br>a | R.<br>s<br>t<br>r<br>o<br>b<br>i<br>l<br>o<br>p<br>h<br>o<br>r<br>a | R.<br>c<br>a<br>l<br>c<br>o<br>m<br>a | R.<br>c<br>r<br>a<br>s<br>s<br>a |
|---|---|----------------------------------|---|---------------------------------------|--|---|---------------------------------------|----------------------------------|
| INFLORESCENCIA                          | POSICION  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | Erecta ; Pédula   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | DISTANCIA INTERNODAL mm<br>más 1.5; 0.5-1.5; 0-0.2                          |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | NO. FLORES / NUDO<br>2 (-4) ; (2-) 8  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
| BRACTEAS                                | FORMA   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | Ovada; Muy ampl.ovada   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | LARGO (cm)<br>-0.5 ; 0.7-1.7; 1.4-2.2                                       |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | PUBESCENCIA<br>Serícea; De otro tipo  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
| FLORES                                  | COROLA  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | TAMAÑO (cm)<br>menos 1 ; más de 1   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | SIMETRIA<br>Simétrico; Notablemente<br>; asimétrico                         |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | ESTANDARTE  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | FORMA<br>Elíp.; Trans- ; Trans-<br>; Elíp. ; Oblong.                        |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | APENDICE CENTRAL<br>Ausente ; Presente                                      |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | QUILLA  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | FORMA<br>Sigmoide; No sigmoide  |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | ESTATURA QUILLA/ANCHO<br>MAXIMO DE LAS ALAS<br>1.8-2.0(-2.5); (2.0)-3.0-4.0 |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | FRUTO   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
| ANCHO (cm)<br>0.5-0.6; 0.6-1.0; 0.8-1.8 |   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
| SEMILLA                                 | FORMA   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | Oblonga ; Discoidal   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |
|   | ANCHO (cm)<br>0.3-0.5 ; 0.8-1.0   |                                  |   |                                       |  |   |                                       |                                  |

Fig. 23. Relación fenética entre las especies, de acuerdo con algunos caracteres de importancia taxonómica. La zona sombreada indica la característica correspondiente a cada especie.

Los estados de carácter usando dicho criterio resultaron como sigue:

| Carácter  | Estado plesiomórfico | Estado apomórfico             |
|---|----------------------|-------------------------------|
| No de óvulos_____                                       | más de 11            | 8-11                          |
| Nectarios extraflorales_____                            | ausentes             | presentes                     |
| No. de flores por inflorescencia_____                   | pocas                | numerosas                     |
| Brácteas estériles en la base de la inflorescencia_____ | ausentes             | presentes                     |
| Posición de las alas con respecto a la quilla_____      | perpendiculares      | envolviéndola permanentemente |
| Tamaño de las flores_____                               | más de 1 cm          | de hasta 1 cm                 |
| Forma de la quilla_____                                 | sigmoide             | no sigmoide                   |
| Cayosidad en el centro del estandarte_____              | ausente              | presente                      |
| Base de las estípulas_____                              | simétrica            | uniauriculada                 |
| Simetría morfológica del estandarte_____                | bilateral            | asimétrico                    |
| Forma de las semillas_____                              | oblongas             | discoidales                   |
| Ancho de las semillas_____                              | menos de 7 mm        | más de 7 mm                   |
| Braquiblasto en la base de la inflorescencia_____       | ausente              | presente                      |
| Pubescencia sericea_____                                | ausente              | presente                      |
| Forma de las brácteas_____                              | ovadas               | muy ampliamente ovadas        |
| Posición de la inflorescencia_____                      | erecta               | péndula                       |

Como se ve en la Fig. 24, fue posible establecer 5 sinapomorfías para el género y otras 11 que definen claramente los grupos y las especies, aunque no se encontró ninguna para *Ramirezella lozani* ni para *R. strobilophora*. La inflorescencia péndula, presente en *R. crassa* y *R. penduliflora*, muy bien definidas en sus relaciones y distanciadas entre sí por 5 apomorfías, es evidentemente una homoplasia. El grupo constituido por *R. micrantha* y *R. nitida* está bien delimitado por el tamaño de la flor, el de *R. lozani* y *R. penduliflora* por las estípulas uniauriculadas y el de *R. calcoma*, *R. crassa* y *R. strobilophora* por forma y tamaño de la semilla. Aunque en realidad las tres últimas especies constituyen una politomía, la afinidad morfológica es mayor entre la primera y la última que entre la primera y la segunda (Fig. 23). Otra politomía se presenta entre los tres grupos de especies señalados.



1. 8-11 óvulos
2. nectarios extraflorales
3. numerosas flores por inflorescencia
4. brácteas estériles en la base de la inflorescencia
5. alas envolviendo permanentemente a la quilla
6. flores de hasta 1 cm
7. quilla no sigmoide
8. cayosidad en el centro del estandarte
9. estípulas uniauriculadas
10. estandarte morfológicamente asimétrico
11. semillas discoidales
12. semillas de más de 7 mm. de ancho
13. inflorescencia iniciada con un braquiblasto
14. eje de la inflorescencia y brácteas seríceos
15. brácteas muy ampliamente ovadas
16. inflorescencia péndula

Fig. 24. Cladograma resultado del análisis de grupo interno. En la parte terminal de las ramas se encuentran las especies: mic=*R. micrantha*, nit=*R. nitida*; loz=*R. lozanii*; pen=*R. penduliflora*; str=*R. strobilophora*; cal=*R. calcoma* y cra=*R. crassa*. La línea sencilla representa apomorfias, la doble, homoplasias.

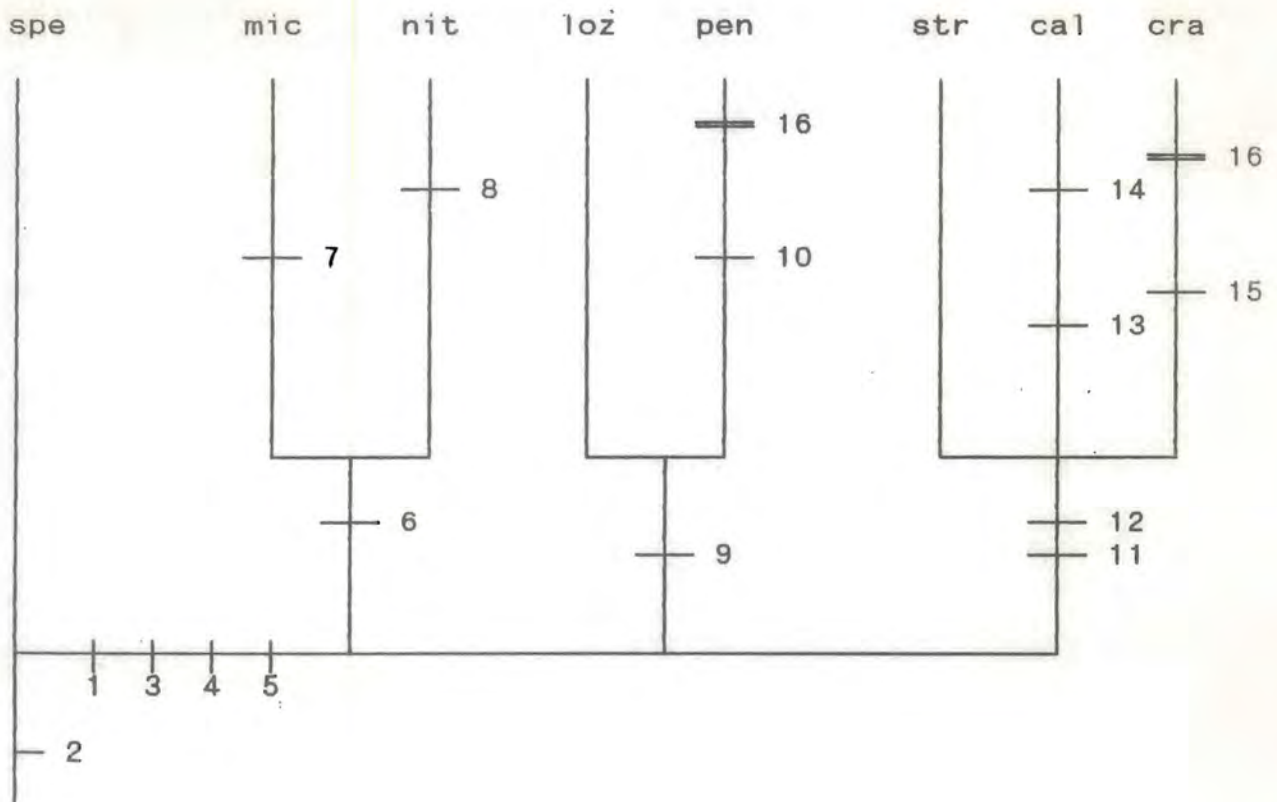
Reconsiderando la idea de Lackey (1983), de que el género *Ramirezella* es artificial y que sus especies pertenecen más bien a *Vigna* subgénero *Sigmoidotropis*, se realizó un análisis cladístico usando como grupo externo ("out group") a la especie tipo de este subgénero: *V. speciosa* (H.B.K.) Verdcourt (Fig. 25). Para construir el cladograma se consideraron los mismos caracteres que en el anterior, con igual numeración.

En este análisis, los estados de carácter fueron exactamente iguales que en anterior.

Como se ve en la figura 25 existen suficientes autoapomorfias (cuatro) para definir a *Ramirezella* como un grupo natural y sólo una sinapomorfía que comparten ambos géneros. Cabe resaltar el hecho de que en los dos cladogramas (Figs. 24 y 25) las relaciones interespecíficas de *Ramirezella* resultaron exactamente iguales.

De acuerdo con los resultados presentados, puede concluirse que el género *Ramirezella* está bien delimitado y que constituye un grupo monofilético independiente. Sin embargo, el hecho de que la polaridad y las relaciones interespecíficas de *Ramirezella* hayan coincidido en ambos análisis y que los dos géneros compartan una apomorfía, indica que *Ramirezella* pudo haber tenido un ancestro "Vignoide" del cual se separó tempranamente.

*Antecesor*



1. 8-11 óvulos
2. nectarios extraflorales
3. numerosas flores por inflorescencia
4. brácteas estériles en la base de la inflorescencia
5. alas envolviendo permanentemente a la quilla
6. flores de hasta 1 cm
7. quilla no sigmoide
8. cayosidad en el centro del estandarte
9. estípulas uniauriculadas
10. estandarte morfológicamente asimétrico
11. semillas discoidales
12. semillas de más de 7 mm de ancho
13. inflorescencia iniciada con un braquiblasto
14. eje de la inflorescencia y brácteas seríceos
15. brácteas muy ampliamente ovadas
16. inflorescencia péndula

Fig. 25. Cladograma resultado del análisis con *Vigna* subgénero *Sigmoidotropis* como grupo externo. En la parte terminal de las ramas se encuentran las especies: spe=*V. speciosa*; mic=*R. micrantha*, nit=*R. nitida*; loz=*R. lozanii*; pen=*R. penduliflora*; str=*R. strobilophora*; cal=*R. calcoma* y cra=*R. crassa*. La línea sencilla representa apomorfias, la doble, homoplasias.

Hay que mencionar, no obstante, que las relaciones de *Vigna* subgénero *Sigmoidotropis* con el resto de las especies de *Vigna*, aún no son claras. Maréchal (1982), sugiere que el subgénero *Sigmoidotropis* puede ser considerado como un grupo de origen primitivo, en el que la asociación de los caracteres típicos de *Vigna* es incompleta, pero se ha considerado incluso que puede tratarse de un género polifilético (Maréchal, 1982). De este modo, el origen de *Ramirezella* aún está por discutirse y existe la posibilidad de que sus relaciones con otros géneros puedan ser interpretadas de manera diferente, en cuanto se tenga mayor conocimiento de los grupos afines.

Una posible alternativa de origen del género que aquí se sugiere, resulta como consecuencia del descubrimiento de *Ramirezella micrantha*, la cual es la única del género que no posee quilla sigmoide y cuyos nudos de la inflorescencia portan hasta 8 flores, siendo además, una de las dos especies que tienen flores de hasta 1 cm.

Considerando estas características de la inflorescencia y de las flores, se relacionó con *Vigna populnea* Piper, especie endémica del norte de México y cuya distribución geográfica coincide en Tamaulipas con la de *R. nitida*. Se trata, no obstante, de una especie cuya posición taxonómica aún no se ha aclarado, pues sus características morfológicas difieren notablemente con las de *Vigna*, hecho que motivó en 1951 a Norwell, para anotar en los tipos de esta especie que se trataba de un *Oxyrhynchus*. En 1967, Rudd realizó una revisión taxonómica de *Oxyrhynchus*, tratando sólo dos

especies (*O. volubilis* Brandegée y *O. trinervius* (Donn. Sm.) Rudd) y señaló que la posición de *V. populnea* no podía definirse en tanto no se contara con más material. En 1983, Lackey ratificó la idea de Norwell sugiriendo en una tabla comparativa, la nueva combinación *O. populneus* (Piper) Lackey, sin embargo, nunca la publicó oficialmente.

La dificultad de ubicar taxonómicamente a *Vigna populnea* reside en que varias características reproductivas son muy similares a las de las demás especies de *Oxyrhynchus*: flores y frutos sostenidos por ejes secundarios reducidos y quilla corta, sin torsiones y abierta hacia la parte superior (ver clave para géneros de *Phaseolinae* en este mismo trabajo). Sin embargo, el fruto y las semillas son atípicos de *Oxyrhynchus*, pues los primeros son más angostos y alargados (muy semejantes a los de *Ramirezella strobilophora*) y las semillas son más numerosas, más pequeñas, oblongas y con el hilo más corto. Rudd (1967) también señaló la relación morfológica de *V. populnea* con *Peckelia papuana* Pulle, especie de Nueva Guinea que fue transferida en 1970 por Verdcourt a *Oxyrhynchus* lo que respalda la idea de reconsiderarla en dicho género.

Tras la revisión de 7 colectas y de manera preliminar, en este trabajo se recon<sup>s</sup>ideró a *Vigna populnea* dentro de *Oxyrhynchus* por la afinidad morfológica de flor e inflorescencia. Sin embargo, es evidente la necesidad de realizar estudios taxonómicos más detallados, para decidir si su ubicación en este género es aceptable o si es necesario describir un nuevo taxón.

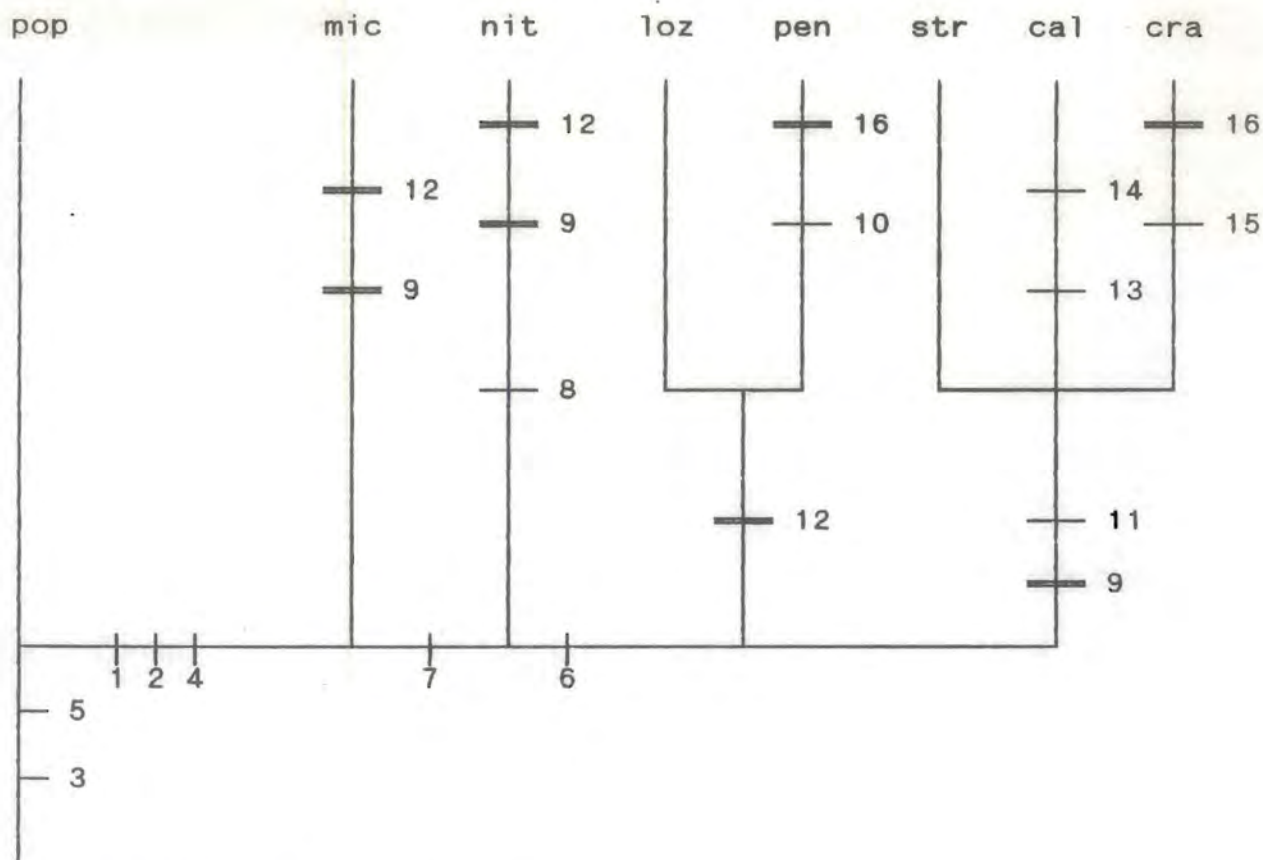
Cabe resaltar el hecho de que Rudd (1967) señaló en la discusión de su trabajo, dos colectas que posiblemente podrían incluirse dentro de *Oxyrhynchus* en cuanto se dispusiera de más material y una de ellas (Hinton 14658) corresponde precisamente a *Ramirezella micrantha*. Lo anterior da mayor argumento para relacionar ambos géneros. De esta manera, dadas las afinidades morfológicas aquí señaladas, se realizó un análisis cladístico manual tomándo a *Vigna populnea* (*Oxyrhynchus*) como grupo externo de *Ramirezella* (Fig. 26). Para la construcción del cladograma se tomaron en cuenta las mismas características que en los casos anteriores y con igual numeración.

Los estados de carácter en este análisis son como sigue:

| Carácter  | Estado plesiomórfico          | Estado apomórfico      |
|---|-------------------------------|------------------------|
| No de óvulos_____                                       | menos de 8                    | 8-11                   |
| Nectarios extraflorales_____                            | ausentes                      | presentes              |
| No. de flores por inflorescencia_____                   | pocas                         | numerosas              |
| Brácteas estériles en la base de la inflorescencia_____ | ausentes                      | presentes              |
| Posición de las alas con respecto a la quilla_____      | envolviéndola permanentemente | otra                   |
| Tamaño de las flores_____                               | de hasta 1 cm                 | de más de 1 cm         |
| Forma de la quilla_____                                 | no sigmoide                   | sigmoide               |
| Cayosidad en el centro del estandarte_____              | ausente                       | presente               |
| Base de las estípulas_____                              | uniauriculada                 | simétrica              |
| Simetría morfológica del estandarte_____                | bilateral                     | asimétrico             |
| Forma de las semillas_____                              | oblongas                      | discoidales            |
| Ancho de las semillas_____                              | más de 7 mm                   | menos de 7 mm          |
| Braquiblasto en la base de la inflorescencia_____       | ausente                       | presente               |
| Pubescencia serícea_____                                | ausente                       | presente               |
| Forma de las brácteas_____                              | ovadas                        | muy ampliamente ovadas |
| Posición de la inflorescencia_____                      | erecta                        | péndula                |

Como se ve, la dirección evolutiva de varios de los caracteres cambia con respecto a los dos análisis anteriores.





1. 8-11 óvulos
2. nectarios extraflorales
3. numerosas flores por inflorescencia
4. brácteas estériles en la base de la inflorescencia
5. alas envolviendo permanentemente a la quilla
6. flores de más de 1 cm
7. quilla sigmoide
8. cayosidad en el centro del estandarte
9. base de las estípulas simétrica
10. estandarte morfológicamente asimétrico
11. semillas discoidales
12. semillas de menos de 7 mm de ancho
13. inflorescencia iniciada con un braquiblasto
14. eje de la inflorescencia y brácteas seríceos
15. brácteas muy ampliamente ovadas
16. inflorescencia péndula

Fig. 26. Cladograma resultado del análisis con *Vigna populnea* como grupo externo. En la parte terminal de las ramas se encuentran las especies: pop=*V. populnea*; mic=*R. micrantha*, nit=*R. nitida*; loz=*R. lozani*; pen=*R. penduliflora*; str=*R. strobilophora*; cal=*R. calcoma* y cras=*R. crassa*. La línea sencilla representa apomorfías, la doble, homoplasias.

Como se observa en la Fig. 26, existen 2 sinapomorfias compartidas entre *Vigna populnea* y *Ramirezella* y 3 autoapomorfias para el último. Sin embargo, en este análisis la parsimonia es considerablemente más baja que en los anteriores por la presencia de dos homoplasias que aparecen en tres grupos (base de las estípulas simétrica y semillas de menos de 7 mm de ancho). La existencia de las dos sinapomorfias de *Vigna populnea* y *Ramirezella* podría reflejar una mayor afinidad evolutiva entre estos dos grupos que la que se da con *Vigna* subgénero *Sigmoidotropis*. En este análisis se resuelve la politomía que resulta entre los grupos de especies de *Ramirezella* en los cladogramas anteriores, pero se pierde la apomorfía de *R. micrantha*, quedando definida por dos homoplasias y el grupo de *R. lozanii* y *R. penduliflora* por una.

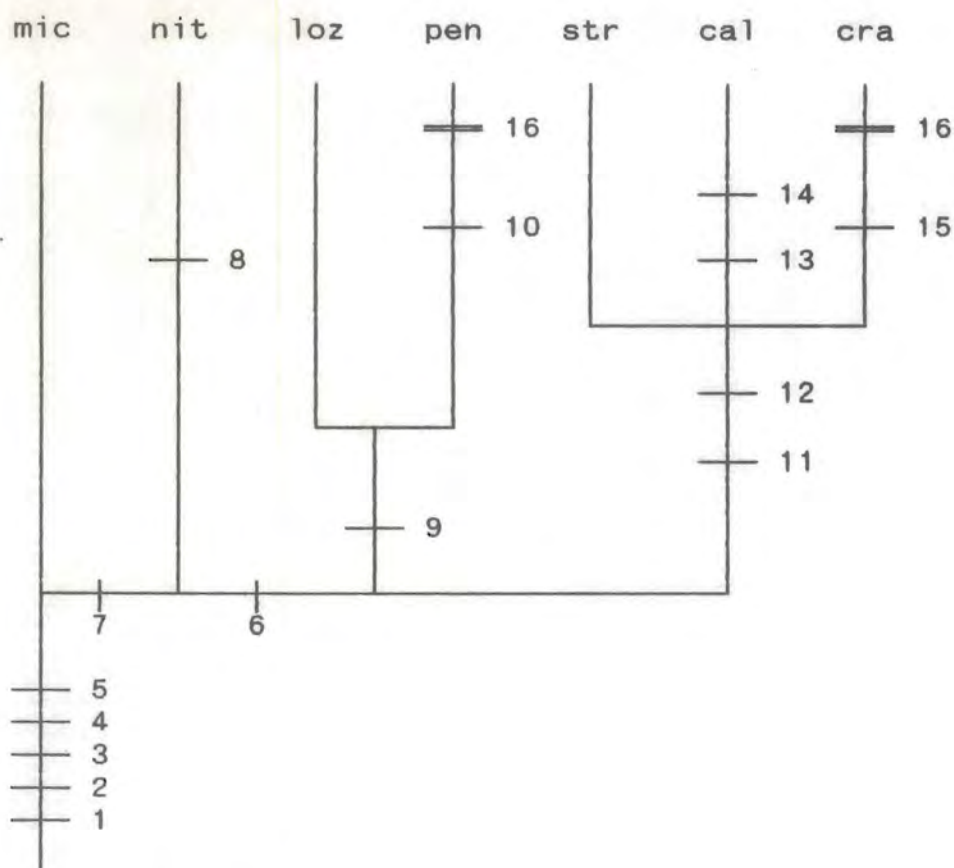
La razón de seleccionar a *Vigna populnea* como grupo externo fue la semejanza de algunas características morfológicas con *Ramirezella micrantha*, por lo que también se realizó un análisis considerando a esta especie como el grupo externo (Fig. 27).

Las diversas polarizaciones resultantes en cada análisis, que reflejan el cambio en la historia evolutiva del género de acuerdo con el grupo con que se relacione, se resumen como sigue:

| Estado de carácter                                 | Condición en cada caso (P=plesiomórfico; A=apomórfico) |                            |                    |                    |
|--|--|----------------------------|--------------------|--------------------|
|  | análisis interno                                       | análisis con grupo externo |                    |                    |
|  |  | <i>R. micrantha</i>        | <i>V. speciosa</i> | <i>V. populnea</i> |
| 8-11 óvulos  | A  | A                          | A                  | A                  |
| nectarios extraflorales                            | A  | A                          | A                  | A                  |
| numerosas flores por inflorescencia                | A  | A                          | A                  | A                  |
| brácteas estériles en la base de la inflorescencia | A  | A                          | A                  | A                  |
| alas envolviendo permanentemente a la quilla       | A  | A                          | A                  | A                  |
| flores de hasta 1 cm                               | A  | P                          | A                  | P                  |
| quilla no sigmoide                                 | A  | P                          | A                  | P                  |
| cayosidad en el centro del estandarte              | A  | A                          | A                  | A                  |
| estípulas uniauriculadas                           | A  | A                          | A                  | P                  |
| estandarte morfológicamente asimétrico             | A  | A                          | A                  | A                  |
| semillas discoidales                               | A  | A                          | A                  | A                  |
| semillas de más de 7 mm. de ancho                  | A  | A                          | A                  | P                  |
| inflorescencia iniciada con un braquiblasto        | A  | A                          | A                  | A                  |
| eje de la inflorescencia y brácteas seríceos       | A  | A                          | A                  | A                  |
| brácteas muy ampliamente ovadas                    | A  | A                          | A                  | A                  |
| inflorescencia péndula                             | A  | A                          | A                  | A                  |

Como se ve en la figura 27, este último análisis presenta la misma parsimonia que el análisis interno, resolviendo la politomía de los grupos, pero implica la carencia de una autoapomorfía para *Ramirezella micrantha*, como también sucedió al usar a *Vigna populnea* como grupo externo. Por otro lado, la dirección evolutiva resulta diferente, tanto con el análisis interno como con aquel realizado con *Vigna populnea*.

Aunque el análisis de la relación de *Vigna populnea* con *Ramirezella* no resuelve el problema del origen del género, representa una nueva alternativa para el entendimiento de su filogenia y evolución, lo que plantea nuevas necesidades de estudio como: revisiones taxonómicas de *Vigna*, *Oxyrhynchus* y géneros afines, investigaciones detalladas de ultraestructura de polen, anatomía, fitoquímica o de ADN por ejemplo, que permitirán o no corroborar esta hipótesis.



1. 8-11 óvulos
2. nectarios extraflorales
3. numerosas flores por inflorescencia
4. brácteas estériles en la base de la inflorescencia
5. alas envolviendo permanentemente a la quilla
6. flores de más de 1 cm
7. quilla sigmoide
8. cayosidad en el centro del estandarte
9. estípulas uniauriculadas
10. estandarte morfológicamente asimétrico
11. semillas discoidales
12. semillas de más de 7 mm de ancho
13. inflorescencia iniciada con un braquiblasto
14. eje de la inflorescencia y brácteas seríceos
15. brácteas muy ampliamente ovadas
16. inflorescencia péndula

Fig. 27. Cladograma resultado del análisis con *Ramirezellamicrantho* como grupo externo. En la parte terminal de las ramas se encuentran las especies: mic=*R. micrantha*, nit=*R. nitida*; loz=*R. lozanii*; pen=*R. penduliflora*; str=*R. strobilophora*; cal=*R. calcoma* y cra=*R. crassa*. La línea sencilla representa apomorfías, la doble, homoplasias.

## FITOGEOGRAFIA.

Aunque el género *Ramirezella*, penetra a Centroamérica, tiene su mayor diversidad y número de especies en México, particularmente en la costa del Pacífico.

Las especies que lo constituyen tienen una distribución geográfica muy limitada, excepto *R. strobilophora*, resultando de particular interés la de *R. nitida*, por estar al norte de la Sierra Madre Oriental (Mapa 3).

Además de que la mayoría de las especies son endémicas localizadas, las afinidades florísticas de *Ramirezella calcoma*, *R. micrantha* y *R. nitida* tienen también poca flexibilidad, ya que sólo se hallan en una provinciaun florística (Fig. 28) según la clasificación de Rzedowski (1978). Por el contrario, *R. lozanii*, cuya distribución geográfica también es limitada, ocupa tres provincias florísticas.

Es interesante notar en este análisis que *Ramirezella crassa*, *R. lozanii* y *R. micrantha*, al igual que *R. penduliflora* y *R. strobilophora*, especies que comparten provincias florísticas, poseen diferentes características de flor o inflorescencia, lo que implica cambios en su biología floral (Fig. 28). Este caso no ocurre entre *R. calcoma* y *R. lozanii*, ni entre *R. lozanii* y *R. strobilophora*, que coinciden en una y dos provincias florísticas respectivamente y poseen las mismas características de biología floral.

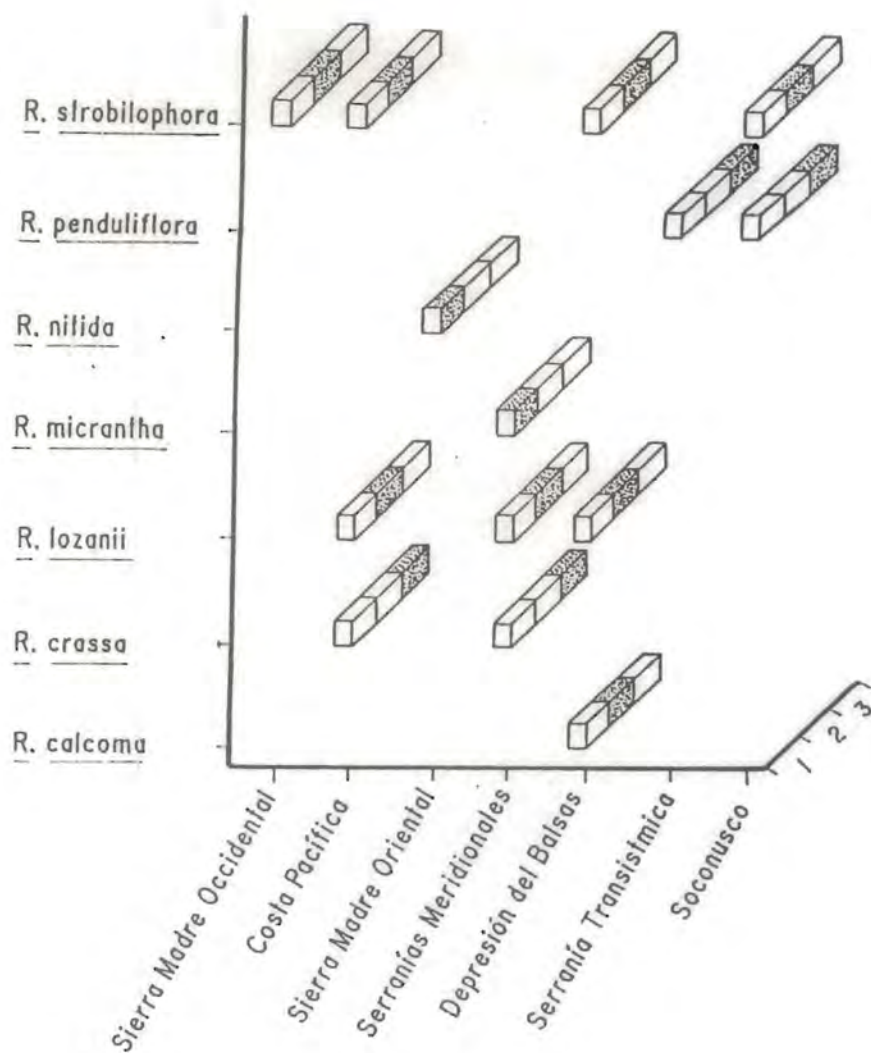


Fig. 28. Relación que guardan las especies de *Ramirezella* con las provincias florísticas de México (según Rzedowski, 1978) y con algunos aspectos de biología floral (1= inflorescencias erectas con flores de hasta 1 cm; 2= inflorescencias erectas con flores de más de 1 cm; 3= inflorescencias péndulas con flores de más de 1 cm). La zona sombreada indica la característica correspondiente a cada especie.

Sin embargo, un segundo análisis, que compara el tipo de vegetación preferentemente ocupado por las especies con la época de floración de las mismas (Fig. 29), muestra cómo hay diferencias entre estas especies en el hábitat que ocupan.

Como puede apreciarse en la Fig. 29, hay coincidencia en el tipo de vegetación preferentemente ocupado por *Ramirezella lozani* y *R. micrantha*, sin embargo, existen diferencias fenológicas que las distinguen, además de las de biología floral (Fig. 28). En el caso de *R. crassa* y *R. nitida* las diferencias se dan en las provincias florísticas que ocupan y también en la biología floral (Fig. 28).

Sobre la distribución actual de las especies (Mapa 3), se pueden dar argumentos en diferentes sentidos:

De acuerdo con la escuela de Biogeografía Evolutiva, todos los grupos tienden a especiarse más activamente en áreas limitadas que constituyen los centros de origen (Pileou, 1979). Conforme las nuevas especies se van originando y dispersando, van desplazando a las especies plesiomórficas hacia las áreas periféricas y lejos del centro de origen (Wiley, 1981). Según esto, dichos lugares de activa especiación pueden definirse por la presencia de las especies más recientes y probablemente estos sitios coincidan con aquellos que posean el mayor número de especies (Wiley, 1981).

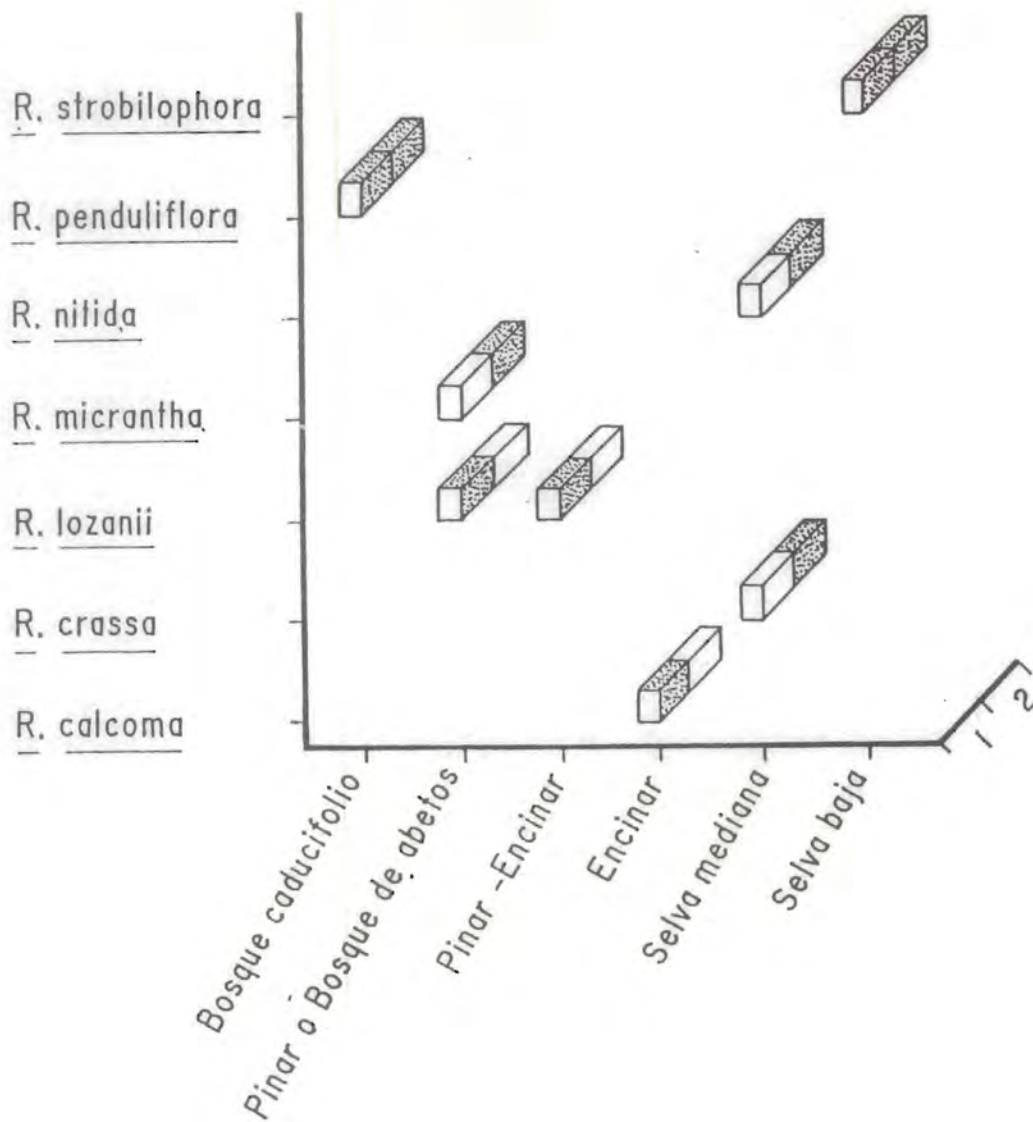


Fig. 29. Relación que guardan las especies de *Ramirezella* con los tipos de vegetación (según Miranda y Hernández, 1963) y con la época de floración. (1=Floración a principio de año, 2=Floración a fin de año). La zona sombreada indica la característica correspondiente a cada especie.



Siguiendo esta escuela, *Ramirezella nitida* y *R. penduliflora* deberían considerarse como las más primitivas por ocupar lugares periféricos en la distribución del género (Mapa 3) y el centro de origen podría ubicarse en la zona de distribución de *R. crassa*, pues ésta es la que posee más estados apomórficos. Además, la distribución de esta última especie coincide a grandes rasgos con la de *R. lozanii*, *R. micrantha* y *R. strobilophora* en Jalisco (Mapa 3), por lo que esta región podría considerarse, según los principios de esta escuela, como el centro de origen de las especies del género. De acuerdo con las ideas generales de la Biogeografía Evolutiva, no sería fácil explicar el origen de *R. calcoma* y habría que buscar también una explicación para la presencia de *R. micrantha* cerca del centro de origen o una nueva interpretación de sus estados de carácter.

Por otro lado, la escuela de Biogeografía Filogenética coincide en aceptar la idea de centros de origen, pero supone que los descendientes plesiomórficos continúan ocupando el área geográfica original del ancestro, mientras que los descendientes apomórficos migran a nuevas áreas periféricas (Pileou, 1979). Los nuevos taxa pueden a su vez originar especies, pero con frecuencia muestran grados de coincidencia geográfica (Wiley, 1981).

Según esta escuela, *Ramirezella lozanii* o *R. micrantha*, que son las que tienen menos estados apomórficos dependiendo del análisis (Figs. 24 y 27), ocuparían el centro de origen, o un lugar próximo a éste (Mapa 3). La especie *R. penduliflora* pudo ser el resultado de un efecto vicariante con *R. lozanii*, especie más

próxima a la región de origen. Igualmente, *R. strobilophora* pudo haber originado a *R. crassa* y a *R. calcoma* y faltaría, siguiendo esta línea de pensamiento, poder explicar el origen de *R. nitida*, pues ésta presenta varios estados plesiomórficos y ocupa un lugar periférico en la distribución del género.

Una tercera escuela considera que los centros de origen de las especies "son ilusorios" (Pileou, 1979). Esta escuela basa la complejidad de la distribución de las especies en 1) una continua secuencia temporal de eventos vicariantes y 2) subsecuente dispersión que modifica los patrones vicariantes tempranos (Croizat *et al.*, 1974). En consecuencia, los principios evolutivos de esta escuela son la especiación alopátrica y la dispersión. De acuerdo con estos principios, la vicarianza produce diferenciación geográfica y multiplicación de especies, mientras que la dispersión produce simpatria y la posibilidad de interacción interespecífica como exclusión competitiva, diferenciación ecológica o extinción (Croizat *et al.*, 1974).

Siguiendo a esta escuela, una especie ancestral con distribución más amplia, probablemente en una gran parte del territorio mexicano, pudo haber dado origen a muchas o a todas las especies por diferentes eventos de especiación alopátrica y su coincidencia es el resultado de posteriores migraciones. De esta manera se explicaría mejor la presencia de *R. nitida* en la Sierra Madre Oriental.

Dado que la distribución geográfica de la mayoría de las especies es disyunta (Mapa 3) y en relación a los resultados de los

cladogramas, podría pensarse que se trata de distribuciones relictuales o muy recientes (*Ramirezella calcoma* y *R. crassa*). El ambiente que originalmente ocuparon las especies del género, pudo haber sido semejante al que ocupa *R. micrantha*, es decir, más bien húmedo y templado. Este tipo de condiciones, de acuerdo con Toledo (1976), se encontraba mucho más extendido en el pasado y fue reduciéndose durante el Pleistoceno, explicándose así el aislamiento de *R. nitida* en la Sierra Madre Oriental, tal vez durante el origen del Eje Neovolcánico. Por otro lado, la gran afinidad morfológica que existe entre *R. lozanii* y *R. penduliflora*, sugiere también que hubo una distribución geográfica más extendida en el pasado, que pudo haberse reducido posteriormente de manera que la segunda quedara aislada, tal vez con la formación del Istmo de Tehuantepec, en el sur de México y Guatemala, ocupando principalmente zonas de bosque mesófilo. El tipo de vegetación en el que se localiza de manera preferencial *R. strobilophora*, selva baja caducifolia (bosque tropical caducifolio), se encuentra actualmente de manera continua desde el sur de Sonora y Chihuahua hasta Centroamérica (Rzedowski, 1978), de tal forma que esta especie pudo adquirir más recientemente una distribución geográfica tan extendida, lo que obscurece la distribución disyunta del resto de las especies. Esta pudo haber penetrado a la Cuenca del Balsas donde se dieron las condiciones apropiadas para la diferenciación de *R. calcoma*, mientras que, por otro lado, *R. crassa* ocupó ambientes más húmedos, como es el caso de la selva mediana subperennifolia (Figs. 28 y 29).

Los patrones de migración de las especies que esta hipótesis implica, reflejan que se trata de un género originado en el hemisferio norte y en zonas templado húmedas, que recientemente se ha desplazado hacia regiones más cálidas y secas y al mismo tiempo hacia el Sur del continente.

Las observaciones expuestas cuestionan fuertemente la propuesta de incluir a *Ramirezella* dentro de *Vigna* subgénero *Sigmoidotropis*, pues éste es un grupo originado en la Gondwana (Sousa y Delgado, en prensa) y por lo tanto, los patrones de migración deberían ser contrarios, o bien implicarían una migración muy temprana de especies de este grupo que llevó a una diferenciación temprana del género *Ramirezella*.

La posible relación de *Ramirezella* con un grupo que tiene una especie en Nueva Guinea, planteada en el capítulo de Filogenia y Evolución, implicaría patrones de migración que coinciden perfectamente con los propuestos por Sousa y Delgado (en prensa), para las especies de bosque templado y bosque tropical estacional en el Plioceno-Pleistoceno-Reciente. Esta sería, además, una manera alternativa para explicar la distribución de *R. nitida* pues, de acuerdo con Rzedowski (1978), las afinidades con el Este de Asia se reflejan sobre todo en las partes más húmedas de México, tanto en las montañas como en altitudes bajas y en la mayor parte de los casos se trata de taxa que también existen o existieron en el Este de los Estados Unidos (v.g., *Clethra*).

Si consideramos que estas aseveraciones sobre el origen y migración de las especies de *Ramirezella* son correctas, el género

que más adecuadamente puede relacionarse por el momento por su distribución y por morfología, es *Oxyrhynchus*.

Sin embargo, a medida que se conozcan los grupos afines, estas hipótesis sobre las relaciones fitogeográficas y filogenéticas de *Ramirezella* podrán corroborarse o bien refutarse.



MAPA 3. Trazo generalizado de la distribución de las especies de *Ramirezella*.

## ANEXO

### LISTA DE COLECTORES.

Los nombres de los colectores se transcriben de las etiquetas tomando en cuenta sólo a los principales y haciendo sus equivalencias. Los que aparecen en primer término son los más completos; aquellos que se encuentran entre paréntesis no fueron tomados de etiquetas; los que están subrayados son los que se usaron en "Ejemplares examinados".

- William R. Anderson = W. R. Anderson
- Jim Bauml = (J. Bauml)
- L. Wolfgang Boege = (L. W. Boege)
- Arturo Bonet = A. Bonet
- F. Boutin
- D. E. Breedlove
- (Robert Arthur Bye) = R. A. Bye
- Salvador Calderón = S. Calderón
- (Juan Ismael Calzada) = J. I. Calzada
- María Goreti Campos R. = M. Goreti Campos R. = Goreti Campos  
= G. Campos = M. G. Campos
- Margery Carlson = (M. Carlson)
- Annetta Carter = (A. Carter)
- de la Cerda L. = (L. de la Cerda)
- José Luis Contreras Jiménez = José Luis Contreras J. = J. Luis  
Contreras Jiménez = J. Luis Contreras J. = J. L. Contreras
- Thomas B. Croat = (I. B. Croat)
- Claudio Delgadillo = (C. Delgadillo)
- (Alfonso Delgado Salinas) = Alfonso Delgado S. = A. Delgado S.  
= Alfonso Delgado = A. Delgado
- (Carlos Luis Díaz Luna) = Carlos L. Díaz Luna = (C. L. Díaz)
- Jennie A. Dieterle = (J. A. Dieterle)
- Bertha Mckee Dobie = (B. M. Dobie)
- G. M. Emrick
- Grisela Espinosa Flores = (G. Espinosa)
- Charles Feddema = (Ch. Feddema)
- (Gabriel Flores Franco) = Gabriel Flores F. = (G. Flores)
- (Abisai García Mendoza) = Abisai G. Mendoza = (A. G. Mendoza)
- Howard Scott Gentry = H. S. Gentry
- Jesús González Ortega = Jesús G. Ortega = (J. González)
- B. Guerrero C. = (B. Guerrero)
- Erick Halbinger = (E. Halbinger)
- Luis Hernández = L. Hernández
- Rafael Hernández Magaña = R. Hernández M. = (R. Hernández)
- Natividad Herrera Castro = (N. Herrera)
- Jane Hassler Hill = (J. H. Hill)
- (George B. Hinton) = Geo. B. Hinton = G. B. Hinton
- H. H. Iltis

- Jaime Jiménez R. = (J. Jiménez R.)
- Jorge Jiménez = (J. Jiménez)
- J. R. Johnston
- Hubert Kruse = (H. Kruse)
- (Eugène Langlassé) = E. Langlassé = Langlassé
- (Ida Langman) = I. Langman
- H. LeSeur
- William López Forment = W. López-Forment
- América Loza = A. Loza
- Patricia Magaña Rueda = (P. Magaña)
- Martha Martínez Gordillo = (M. Martínez)
- (Esteban M. Martínez Salas) = E. Martínez S. = E. Martínez
- (Eizi Matuda) = E. Matuda
- Rogers McVaugh = R. McVaugh
- (Ynes Henriquetta Julietta Mexia) = Ynes Mexia = (Y. Mexia)
- L. J. Miller
- (Faustino Miranda) = F. Miranda
- P. P. Moreno
- David Neill = (D. Neill)
- (Edward William Nelson) = E. W. Nelson
- Nevling
- Alfredo Nuñez = (A. Nuñez)
- (Helga Ochoterena-Booth) = H. Ochoterena-Booth
- (Edward Palmer) = E. Palmer
- Francis W. Pennell = Pennell = (F. W. Pennell)
- (Luis Alfredo Pérez Jiménez) = L. A. Pérez J. = L. Alfredo Pérez J. = (L. A. Pérez)
- (Cirus Guernsey Pringle) = C. G. Pringle
- Al Richardson = (A. Richardson)
- (Joseph Nelson Rose) = J. N. Rose
- (Jerzy Rzedowski) = J. Rzedowski
- (William Edwin Safford) = Safford, W. E. = (W. E. Safford)
- Octavio Saldaña = (O. Saldaña)
- Alexander F. Skutch = (A. F. Skutch)
- Solano, S. C. = (S. C. Solano)
- (Jorge Arturo Solís Magallanes) = A. Solís Magallanes = J. A. S. Magallanes = J. Arturo S. Magallanes = J. A. Solís M. = A. S. Magallanes = J. A. Solís Magallanes = (J. A. Solís)
- (José Carmen Soto Nuñez) = José C. Soto = José C. Soto Nuñez = (J. C. Soto)
- (Mario Sousa Sánchez) = M. Sousa = Mario Sousa = Mario Sousa S.
- L. R. Stanford = Stanford
- (Julián Alfred Steyermark) = Julián A. Steyermark = J. A. Steyermark
- (Oswaldo Téllez Valdés) = Oswaldo Téllez V. = Oswaldo Téllez = (O. Téllez)
- (Pedro Tenorio Lezama) = P. Tenorio L. = P. Tenorio
- (Rafael Torres Colín) = Rafael Torres C. = R. Torres C. = (R. Torres)
- C. H. I. Townsend
- (Alfonso Valiente Banuet) = A. Valiente Banuet = (A. Valiente)
- Antonio Vázquez = A. Vázquez
- José Vázquez Sánchez = J. Vázquez
- E. Ventura
- J. L. Viveros



- Grady L. Webster = (G. L. Webster)
- R. L. Wilbur
- (Graciela Zamudio Varela) = Graciela Zamudio V. = (G. Zamudio)
- (Daniel Zizumbo V.) = D. Zizumbo V. = (D. Zizumbo)

## BIBLIOGRAFIA .

- Arellano M., J. 1987. Etnobotánica de Leguminosas: Notas Sobre Algunas de las Especies Utilizadas en la Alimentación en México. An. Inst. Biol. UNAM 57 (1986) Ser. Bot. (No. único): 123-142.
- Arroyo, M. T. K. 1981. Breeding Systems and Pollination Biology in Leguminosae. En: R. M. Polhill y P. H. Raven (Eds.). Advances in Legume systematics. Vol.II. Kew, London.
- Baudet, J. C., 1974. Signification Taxonomique des Caractères Blastogéniques dans la Tribu des Papilionaceae-Phaseoleae. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 44: 259-293.
- , 1978. Prodrome d'une Classification Générique des Papilionaceae-Phaseoleae. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg./ Bull. Nat. Plantentuin Belg. 48 (1/2): 183-220.
- Bentham, G., 1865. Leguminosae. p.434-600. En: G. Bentham y J. D. Hooker. Genera Plantarum. Vol.I(2). Reeve and Co., London.
- Calderón, S., 1941. Flora Salvadoreña. Imprenta Nacional, El Salvador. p. 149.
- Chaudhri, M. N., I. H. Vegter y C. M. De Wal, 1972. Index Herbariorum II (3): 1-50.
- Croizat, L. G., G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centers of Origin and Related Concepts. Systematic Zoology 23: 265-287.
- Delgado S., A. 1985. Systematics of the Genus *Phaseolus* (Leguminosae) in Mexico and Central America. Ph. D. Dissertation. The University of Texas, Austin.
- Engleman, E. M. 1979. Anatomía y Morfología. En: E. M. Engleman (Ed.). Contribuciones al Conocimiento del Frijol (Phaseolus) en México. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Fahn, A. 1977. Plant Anatomy. Pergamon Press New York. 611 p.
- Flores O., H. y H. Ochoterena-Booth, en prensa. José Ramírez (1854-1902). Vida y Obra. Serie Cuadernos. Instituto de Biología, UNAM. 120 p.
- García C., A. 1888. Diccionario Geográfico, Histórico y Biográfico de los Estados Unidos Mexicanos. 5 Tomos. Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento, México.
- Goldblatt, P. 1981. Cytology. En: R. M. Polhill y P. H. Raven. Advances in Legume systematics. Vol.II. Kew, London.
- Hernández, F., 1959. Obras Completas II. Historia Natural de Nueva España Vol.I. Universidad Nacional de México, México. p. 66-67.

- Hinton, J. y J. Rzedowski. 1972. George B. Hinton, Collector of Plants in Southwestern Mexico. Journal of Arnold Arboretum 53(2): 140-181.
- Knobloch, I. W. y D. S. Correll. 1962. Ferns and Fern Allies of Chihuahua, Mexico. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 184 p.
- Kuo, J. y J. S. Pate, 1985. The Extrafloral Nectaries of Cowpea (Vigna unguiculata (L.) Walp): I. Morphology, Anatomy and Fine Structure. Planta 166: 15-27.
- Lackey, J. A., 1983. A Review of Generic Concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). ISELYA 2(2): 21-64.
- Maréchal, R. 1982. Arguments for a Global Conception of the Genus Vigna. Taxon 31(2): 280-283.
- Maréchal, R., J. M. Mascherpa y F. Stainier, 1978. Etude Taxonomique d'un Groupe Complexe d'Espèces des Genres Phaseolus et Vigna (Papilionaceae) sur la base de Données Morphologiques et Polliniques, Traitées par l'Analyse Informatique. Boissiera 28: 1-273.
- Maréchal, R., J. M. Mascherpa y F. Stainier, 1981. Taxonomic Study of the Phaseolus-Vigna Complex and Related Genera. p.329-335. En: R. M. Polhill y P. H. Raven (Eds.). Advances in Legume Systematics Vol.I. Kew, London.
- McVaugh, R., 1951. The Travelers and Botanical Collections of Eugène Langlissé in Mexico and Colombia, 1898-1899. Candollea 13: 167-211.
- McVaugh, R., 1956. Edward Palmer. Plant Explorer of the American West. Norman, University of Oklahoma Press, 430 p.
- , 1987. Flora Novo-Galiciana. A Descriptive Account of the Vascular Plants of Western Mexico. Vol.V. Leguminosae. Michigan, 786 p.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-179.
- Morton, C. V., 1944. Taxonomic Studies of Tropical American Plants. Contr. U.S. Natl. Herb. 29: 1-86.
- Pate, J. S., M. B. Peoples, P. J. Storer y C. A. Atkins, 1985. The Extrafloral Nectaries of Cowpea (Vigna unguiculata (L.) Walp.) II. Nectar Composition, Origin of Nectar Solutes, and Nectary Functioning. Planta 166: 28-38.
- Pielou, E. C. 1979. Biogeography. John Wiley and Sons. N.Y. 357 p.
- Piper, C. V., 1926. Studies in American Phaseolineae. Contr. U.S. Natl. Herb. 22: 663-701.

Polhill, R. M. y P. H. Raven, 1981. Advances in Legume Systematics Vol. I. Kew, London.

Rose, J. N., 1903. Studies of Mexican and Central American Plants No.3. Contr. U.S. Natl. Herb. 8: 1-56.

-----, 1909. Studies of Mexican and Central American Plants No.6. Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 12-274.

Rudd, V. E. 1967. *Oxyrhynchus* and *Monoplegma* (Leguminosae). Phytologia 15(5): 289-294.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA, México, 431 p.

Sousa M. y A. Delgado, en prensa. Mexican Leguminosae: Phytogeography, Endemism and Origins. En: Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press.

Stafleu, F. A. y R. S. Cowan, 1981. Taxonomic Literature Vol. III: 465.

Standley, P. C., 1922. Trees and Shrubs of Mexico (Fagaceae-Fabaceae). Contr. U. S. Natl. Herb. 23 Part 2: 492-493.

Standley, P. C. y J. A. Steyermark, 1946. Flora of Guatemala. Vol. 24 Part V. Chicago Natural History Museum. p. 317-322.

Stainier, F. y F. Hovart, 1983. L'Etude de l'Exine dans le Complexe Phaseolus-Vigna et dans des Genres Apparentés. V. le Sous-genre Sigmoidotropis (Piper) Verdcourt et Ramirezella strobilophora (Robinson) Rose. Pollen et Spores 25(1): 5-40.

Stephenson, A. G. 1981. Flowering and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-79.

Toledo, V. M. 1976. Los Cambios Climáticos del Pleistoceno y sus Efectos sobre la Vegetación Tropical Calida y Húmeda de México Tesis Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM.

Verdcourt, B. 1970. Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the "Flora of tropical east Africa" IV. Kew Bull. 24: 38-447, 507-569.

Verdcourt, B. 1979. A Manual of New Guinea Legumes. Kristen Pres. Inc. Madag. Papua, New Guinea. 645 p.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. The Teory and Practice of Phylogenetic Systematics. John Wiley and Sons. New York.