



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Estudio sistemático de parientes silvestres de cultivos prioritarios en
Venezuela: caso géneros *Phaseolus* y *Macroptilium*

Chiara A. Berlingeri González



Tesis

Doctorales

www.eltallerdigital.com

UNIVERSIDAD de ALICANTE



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Instituto de la Biodiversidad-CIBIO
Facultad de Ciencias

**Estudio sistemático de parientes silvestres de cultivos prioritarios en
Venezuela: caso géneros *Phaseolus* y *Macroptilium***

Tesis Doctoral

Chiara A. Berlingeri González

Tesis presentada para aspirar al grado de
DOCTORA POR LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE

Universidad de Alicante

Biodiversidad y Conservación

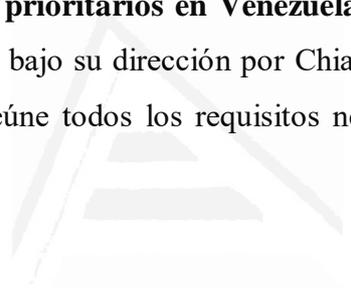
Bajo la dirección de:
Manuel Benito Crespo Villalba

Alicante, Septiembre 2017

Manuel B. Crespo Villalba, Catedrático y Profesor Titular de la Universidad de Alicante e Investigador del Instituto de la Biodiversidad-CIBIO.

HACE CONSTAR:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado: “**Estudio sistemático de parientes silvestres de cultivos prioritarios en Venezuela: caso géneros *Phaseolus* y *Macroptilium***” ha sido realizado bajo su dirección por Chiara A. Berlingeri González en la Universidad de Alicante, y reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis Doctoral.



Universitat d'Alacant
Alicante, 28 de Septiembre de 2017
Universidad de Alicante

Dr. Manuel B. Crespo Villalba

Director de la tesis

A mis hijos
A mis padres



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

... La historia de las malezas es la historia del hombre.

Edgar Anderson, 1954



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Agradecimientos

La realización de mi Doctorado y esta tesis han sido posibles gracias a un crédito educativo del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas de Venezuela (INIA) y al apoyo del Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales de la Universidad de Alicante.

Quiero agradecer especialmente a mi director de tesis, Manuel B. Crespo V., por sus sugerencias y apoyo en todo momento. También agradezco a todos los profesionales que con sus conocimientos me orientaron en algún momento durante el desarrollo del trabajo, en especial al Dr. Nigel Maxted (Universidad de Birmingham), al Inv. Carlos Marín (INIA- Ceniap), a la Inv. Delis Pérez (INIA-Ceniap), al Dr. Teodoro Calles (FAO), a la Prof. Leticia Torres-Colín (UNAM), al Dr. Daniel Debouck (CIAT) y al Prof. José Zubcoff (UA).

A los curadores de todos los herbarios y bancos de germoplasmas consultados, los cuales están citados en la sección de materiales y métodos, les agradezco por su colaboración en el préstamo de colecciones, envío de imágenes y aporte de información.

Un agradecimiento especial a todas las personas que me ayudaron en el trabajo de campo o de laboratorio, a José Carlos, Chema y mis compañeros del CIBIO: Jonás, José Luis, Alicia, Fernando, Alejandro, Joaquin, Josy, Mario, Carolina, entre muchos otros. Igualmente gracias a mis compañeros del INIA-Venezuela por su ayuda durante las colectas de campo: José M. Parada, Bilal El Ayoubi, Miguel Pérez, María Elena Morros, Lourdes González, José Bustamante y Niceforo Yañez.

A las personas de las comunidades, que durante los viajes de campo compartieron amablemente sus conocimientos y a todas las personas que de una u otra forma me ayudaron a materializar esta tesis.

Finalmente quiero agradecer a mi familia, en especial a mis padres, Fernando y Rosa, por estar siempre pendientes y ayudarme en todo; y a José, por su apoyo y compañía.

Contenido

Resumen.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
1. Antecedentes.....	4
2. Objetivos	5
3. Estructura del trabajo	5
4. Referencias bibliográficas	6
SECCIÓN I. ESTADO DE ARTE DE LOS PARIENTES SILVESTRES DE CULTIVOS EN VENEZUELA	8
Capítulo 1. Inventario de parientes silvestres de cultivos prioritarios en Venezuela.....	9
1. Introducción.....	10
2. Metodología.....	11
3. Resultados y Discusión	12
3.1. Diversidad taxonómica de parientes silvestres de cultivos	12
3.2. Diversidad genética de los géneros de cultivos en Venezuela y su potencial de uso	16
3.3. Grado de amenaza de los taxones	20
3.4. Estado de conservación de los taxones.....	22
3.5. Estimación del riesgo de escape de genes desde Organismos Modificados Genéticamente (OMG)	23
4. Conclusiones.....	25
5. Referencias bibliográficas	26

SECCIÓN II. CASO DE ESTUDIO: REVISIÓN DE LOS GÉNEROS PHASEOLUS Y MACROPTILIUM EN VENEZUELA.....	35
Capítulo 2. Acerca de la identidad taxonómica de <i>Phaseolus diversifolius</i> Pittier y <i>Phaseolus unilobatus</i> Pittier:.....	36
Capítulo 2. Estudio sistemático del complejo <i>Macroptilium gracile</i> (Fabaceae, Papilionoideae).....	36
1. Introducción.....	37
2. Materiales y métodos	40
2.1. Material vegetal.....	40
2.2. Estudio morfológico	40
2.3. Análisis estadístico.....	40
2.4. Biogeografía.....	43
2.5. Estudio molecular y análisis filogenético	44
3. Resultados	46
3.1. Análisis estadísticos univariados.....	46
3.2. Análisis estadísticos multivariados	49
3.3. Observaciones morfológicas.....	53
3.4. Biogeografía.....	56
3.5. Análisis moleculares.....	58
4. Discusión.....	62
5. Taxonomía.....	67
6. Referencias bliográficas	72
Capítulo 3. Revisión del género <i>Phaseolus</i> L. (Fabaceae) en Venezuela.....	78
1. Introducción.....	79

2. Materiales y métodos	80
3. Tratamiento taxonómico	81
3.1. Clave para las especies de Phaseolus de Venezuela.....	82
4. Referencias bibliográficas	95
Capítulo 4. Revisión del género Macroptilium (Benth.) Urb. (Fabaceae) en Venezuela	99
1. Introducción.....	100
2. Materiales y métodos	101
3. Tratamiento taxonómico	102
3.1. Clave para las especies de Macroptilium de Venezuela	103
4. Referencias bibliográficas	126
SECCIÓN III. HACIA UNA ESTRATEGIA NACIONAL DE CONSERVACIÓN DE LOS PSC EN VENEZUELA.....	127
Consideraciones finales.....	128
Referencias bibliográficas.....	131
CONCLUSIONES.....	132
Capítulo 1	133
Capítulo 2	133
Capítulo 3	134
Capítulo 4	135
APÉNDICES.....	136

Resumen

Un requisito previo en cualquier programa de conservación de Recursos Fitogenéticos es la estimación de la diversidad existente. El inventario de las especies silvestres y naturalizadas parientes de cultivos prioritarios en Venezuela (PSC) se basó en los principales Catálogos de Flora del país, seleccionando los taxones próximamente relacionados con los cultivos, de acuerdo con los conceptos de “Pool Genético” de Harlan y de Wet (1971) y “Grupo Taxonómico” de Maxted *et al.* (2006). Se incluyeron 47 géneros, 217 especies y 228 taxones, correspondientes a 28 familias botánicas. De éstas, las que tienen mayor riqueza son: *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Araceae*, *Lauraceae*, *Dioscoreaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae* y *Myrtaceae*. Existen 26 especies endémicas, pertenecientes a los géneros *Xanthosoma*, *Persea*, *Dioscorea*, *Prunus* y *Manihot*. Los géneros nativos con especies del pool genético primario del cultivo son *Manihot*, *Solanum* (Sección *Petota*), *Lycopersicon*, *Ananas*, *Capsicum*, *Dioscorea*, *Xanthosoma*, *Phaseolus*, *Theobroma*, *Ipomoea*, *Gossypium*, *Arracacia* y *Psidium*. Los géneros con especies nativas probablemente distantemente relacionadas con el cultivo son *Saccharum*, *Persea*, *Ipomoea*, *Prunus*, *Vigna*, *Solanum* (Sección *Melongena*) y *Daucus*. Los géneros cultivados sin especies nativas de Venezuela son *Allium*, *Musa*, *Brassica*, *Spinacia*, *Helianthus*, *Pisum*, *Lactuca*, *Citrus*, *Elaeis*, *Beta*, *Glycine* y *Triticum*. El número de taxones evaluados según los criterios de la IUCN es prácticamente nulo y la representación de accesiones venezolanas de PSC en los bancos de germoplasma nacionales e internacionales es muy baja.

En relación con el caso del estudio taxonómico de los géneros *Phaseolus* y *Macroptilium*, los resultados del análisis morfológico, molecular y biogeográfico del complejo *Macroptilium gracile* indican que los taxones pertenecen a una sola especie con tres taxones infraespecíficos, de los cuales dos son nuevas combinaciones: una subespecie no típica (*Macroptilium gracile* subsp. *scolecocarpus* (Piper) Berlingeri & M.B. Crespo, comb. nov.) y dos variedades en la subespecie tipo (*M. gracile* subsp. *gracile* var. *gracile* y *M. gracile* subsp. *gracile* var. *subcoriaceum* (Benth.) Berlingeri & M.B. Crespo, comb. nov.). *Phaseolus diversifolius* Pittier y *P. unilobatus* Pittier corresponden a sinonimias de *Macroptilium gracile* var. *subcoriaceum* y *M. gracile* var. *gracile*, respectivamente.

De acuerdo al estudio morfológico, se reconocen tres especies de *Phaseolus* en Venezuela: *P. lunatus* L., *P. vulgaris* L. y *P. dumosus* Macfad., que se diferencian fácilmente por la morfología de las flores, brácteas, bractéolas y legumbres. *Phaseolus lunatus* y *P. vulgaris* crecen en estado silvestre y cultivado y *Phaseolus dumosus* corresponde a una forma cultivada que se ha naturalizado. Se excluye *Phaseolus coccineus* L. por ser una especie ocasionalmente cultivada en Venezuela. Se descarta la presencia de *Phaseolus tuerckheimii* Donn.

En el género *Macroptilium* se reconocen seis especies en Venezuela: *M. atropurpureum* (DC.) Urb., *M. lathyroides* (L.) Urb., *M. gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., *M. bracteatum* (Nees & Mart.) Maréchal & Baudet, *M. erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb. y *M. monophyllum* (Benth.) Maréchal & Baudet. *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. y *M. gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., que algunos autores separan en el rango específico, corresponden a variedades extremas de una misma especie. Al tener prioridad el nombre *M. gracile*, *M. longepedunculatum* queda relegado a la sinonimia del primero.

INTRODUCCIÓN GENERAL



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1. Antecedentes

Los ecosistemas naturales albergan recursos genéticos importantes para la agricultura, incluyendo las especies silvestres parientes de cultivos y las especies subutilizadas. En la actualidad, es ampliamente reconocida la contribución que han hecho los parientes silvestres en el aumento de la producción de muchos cultivos y el beneficio económico tangible que ha representado su uso como fuente de genes para la resistencia a plagas y enfermedades, tolerancia a condiciones ambientales o el incremento del valor nutricional (Hajjar & Hodgkin, 2007). Los recursos fitogenéticos silvestres también tienen un valor por los servicios que prestan al ecosistema. De una forma directa, proveen bienes de subsistencia o productos; e indirectamente, favorecen el equilibrio del agroecosistema y reducen su vulnerabilidad a los cambios ambientales o de mercado (Mace *et al.*, 2012).

La diversidad de los parientes silvestres de cultivos, al igual que el resto de la biodiversidad, se encuentra seriamente amenazada. El índice de la Lista Roja de plantas cita que el 20 % de todas las especies está actualmente amenazada de extinción (Brummitt & Bachman, 2010). Muy probablemente, poblaciones únicas de estos recursos se estén perdiendo y requieran de estrategias concretas para su recuperación y conservación. En relación a esto, cada vez se reconoce más ampliamente la necesidad de complementar acciones de conservación *ex situ* e *in situ*, para lograr una conservación efectiva de un amplio rango de variabilidad, a la vez que se mantienen los procesos evolutivos (Maxted *et al.*, 1997).

Cuando se plantea la conservación sistemática *in situ* y *ex situ* de los parientes silvestres de cultivos, es evidente que un paso esencial previo es el conocimiento del número y la identificación de dichos recursos (FAO, 1996). En este sentido, en la primera parte de la tesis se aborda el conocimiento de los parientes silvestres de cultivos presentes en Venezuela, específicamente por medio de la creación de un inventario, que servirá de base para establecer estrategias de conservación y proyectos futuros.

En la segunda parte, se toma como caso de estudio al género *Phaseolus*, con el fin de profundizar su conocimiento taxonómico y extrapolar los resultados para definir cuáles podrían ser las estrategias de conservación más adecuadas para los táxones prioritarios del país. Se escogió *Phaseolus* debido a que la definición y nomenclatura de las especies venezolanas eran inciertas y confusas. Este género pertenece a la subtribu

Phaseolinae (familia *Leguminosae*), la cual también incluye otros géneros de importancia económica, como *Macroptilium* (Benth.) Urb. y *Vigna* Savi. Su taxonomía ha sido controversial, debido a que incluía muchas especies con relaciones poco claras (Bentham, 1837, 1859, 1865; Piper, 1926). No obstante, Verdcourt (1970) restringió la definición de *Phaseolus* y transfirió varias de las secciones en las que inicialmente estaba dividido a subgéneros de *Vigna* o las reconoció como un género independiente: *Macroptilium*. Estudios subsiguientes apoyaron la circunscripción estrecha de *Phaseolus* y dieron luces para una clasificación más natural de la subtribu *Phaseolinae* (Baudet, 1973; Maréchal *et al.*, 1978; Lackey, 1983). De acuerdo con lo anterior, no es posible tratar al género *Phaseolus* sin considerar en conjunto los géneros relacionados.

En la tercera y última sección de la tesis, se discuten los resultados con el fin de esbozar algunos lineamientos generales, que son importantes para la definición de una estrategia nacional de conservación de los parientes silvestres de cultivos en Venezuela.

2. Objetivos

De acuerdo a todo lo expuesto anteriormente, los objetivos planteados en esta investigación son los siguientes:

1. Crear un inventario nacional de taxones silvestres emparentados con cultivos prioritarios en Venezuela y exponer su utilidad en la formulación de una estrategia nacional de conservación de dichos recursos.
2. Realizar la revisión taxonómica del género *Phaseolus* para Venezuela.
3. Realizar un estudio sistemático del complejo de especies *Macroptilium gracile*, con el fin de esclarecer su identidad taxonómica y realizar la revisión taxonómica del género *Macroptilium* para Venezuela.
4. Establecer las bases preliminares para una estrategia de conservación de los parientes silvestres de cultivos en Venezuela.

3. Estructura del trabajo

La tesis se ha dividido en secciones y capítulos, con el fin de facilitar el entendimiento del trabajo y mantener la coherencia del tema que nos ocupa. Igualmente, se ha considerado conveniente realizar una pequeña introducción en cada capítulo y

citar las referencias al final de cada uno de ellos, con el objetivo de facilitar la lectura. Los anexos se colocan al final de la tesis.

4. Referencias bibliográficas

Baudet, J.C. 1973. Intérêt taxonomique des caracteres epidermiques dans le complexe *Phaseolus-Vigna*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 106: 53-59.

Bentham, G. 1837. *Phaseolus* Linn. Commentationes de Leguminosarum Generibus 77: 72-78.

Bentham, G. 1859. Leguminosae (I). Flora Brasiliensis. Martius, C. F. P. von (ed). 15(1A): 1-216. Monachii et Lipsiae.

Bentham, G. 1865. Leguminosae. En: G. Bentham y J.D. Hooker. Genera Plantarum 1(2): 434-600. Reeve & Co., London.

Brummitt, N. & S. Bachman. 2010. Plants under pressure a global assessment. The first report of the IUCN sampled red list index for plants. Natural History Museum, London, UK.

FAO. 1996. Global plan of action for the conservation and sustainable utilization of plant genetic resources for food and agriculture. FAO, Rome, Italy.

Hajjar, R. & T. Hodgkin. 2007. The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years. Euphytica 156: 1-13.

Lackey, J. 1983. A review of generic Concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). Iselya 2: 21-64.

Mace, G.M., K. Norris & A.H. Fitter. 2012. Biodiversity and ecosystems services: a multilayered relationship. Trends in Ecology and Evolution 27(1): 19-26.

Maréchal, R., Mascherpa J., Stanier F. 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.

Maxted N., Ford-Lloyd B. & Hawkes J. 1997. Plant Genetic Conservation: The *in situ* approach. Chapman & Hall, London, UK. 446 p.

Piper, C. V. 1926. Studies in American Phaseolineae. Contributions from the United States National Herbarium. 22(9): 663-701.

Verdcourt, B. 1970. Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the Flora of the Tropical East Africa: IV. Kew Bulletin 24(3): 507-569.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

SECCIÓN I

**ESTADO DE ARTE DE LOS PARIENTES SILVESTRES
DE CULTIVOS EN VENEZUELA**



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 1

Inventario de parientes silvestres de cultivos prioritarios en Venezuela



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1. Introducción

La convergencia en Venezuela de varias regiones biogeográficas, cada una con características variables de suelo, relieve, geología y clima, favorecen una alta diversidad biológica, que la ubica entre los diez primeros países con mayor biodiversidad a escala mundial (Huber *et al.*, 1998). La parte de la diversidad con valor real o potencial para la agricultura se conoce como agro-biodiversidad e incluye, entre otros, a las especies silvestres parientes de cultivos. La importancia de dichos recursos radica en su uso directo como producto de alimentación o agricultura y en su utilización como fuente de genes para el mejoramiento de los cultivos, ya que muchos poseen características favorables, como resistencia a plagas y enfermedades, adaptación a condiciones de suelo o clima, etc.

Al igual que el resto de la biodiversidad, los recursos fitogenéticos se encuentran amenazados por el manejo inadecuado del medio ambiente, la fragmentación de los hábitats, el cambio climático y la intensificación de la agricultura. Esta situación es más dramática si se toma en cuenta que la mayoría de los parientes silvestres de cultivos no son normalmente considerados en los programas nacionales o internacionales de conservación.

En el contexto actual, donde existe una erosión continua de la biodiversidad y los recursos para las actividades de conservación son limitados, existe la necesidad urgente de concertar acciones concretas de conservación *in situ* y *ex situ* de los parientes silvestres de cultivos de una forma coherente y sistemática. Como requisito previo, es indispensable la realización de inventarios para posteriormente analizar el estado de amenaza, conservación y uso de taxones prioritarios (Maxted *et al.*, 1997).

El estudio de los recursos fitogenéticos puede ser abordado desde diferentes enfoques. En un sentido amplio, puede incluir a todas las plantas con utilidad real o potencial presentes en la flora de una región geográfica definida (país, municipio, localidad, etc). De acuerdo a un enfoque discreto, el estudio puede circunscribirse a un taxón, grupo taxonómico o grupo de especies relacionadas con cultivos específicos, como por ejemplo los que satisfacen las necesidades de alimentos de la mayoría de la población (cultivos básicos).

En esta primera parte del trabajo se hizo énfasis en la creación de un inventario nacional de especies silvestres y naturalizadas parientes de cultivos prioritarios en Venezuela, como una herramienta útil para establecer estrategias de conservación. Específicamente, este inventario pretende facilitar respuestas a preguntas como cuáles materiales genéticos valiosos no están siendo conservados en los bancos de germoplasma, cuáles especies pueden precisar de planes de conservación *in situ* o *ex situ*, y cuáles son adecuadas para su uso por parte de los mejoradores, comunidades y público en general.

2. Metodología

El inventario de las especies emparentadas con cultivos se basó en el Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008). Se seleccionaron los taxones próximamente relacionados a los cultivos prioritarios para Venezuela, de acuerdo con los conceptos de “Pool Genético” de Harlan y de Wet (1971) y “Grupo Taxonómico” de Maxted *et al.* (2006). Se incluyeron tanto los taxones nativos como los introducidos, a fin de tener una visión real de la importancia que representan dichos recursos fitogenéticos. Las autorías de los nombres de los taxones corresponden a las aceptadas en IPNI (International Plant Names Index).

El concepto de “Pool Genético” toma en cuenta la distancia genética y la capacidad de hibridación entre el cultivo y el pariente silvestre para asignar dicho taxón a un pool genético primario (PG1), secundario (PG2) o terciario (PG3) del cultivo (Harlan & de Wet, 1971).

En los casos donde la información sobre la diversidad genética y la hibridación era insuficiente, se usó la jerarquía taxonómica para estimar el grado de relación. Así, los grupos taxonómicos fueron definidos de acuerdo a si el taxón pertenecía a la misma especie (GT1), serie o sección (GT2), subgénero (GT3), género (GT4) o tribu (GT5) del cultivo (Maxted *et al.*, 2006).

Finalmente, en los géneros de cultivos donde no existía un tratamiento taxonómico formal todas las especies del género presentes en Venezuela fueron mencionadas como el pool genético potencial del cultivo y se destacó la necesidad de profundizar su estudio.

Debido a que Venezuela carece de una base de datos informatizada de la flora, que pueda ser cotejada digitalmente con las bases de datos de cultivos existentes a escala

mundial, el proceso de producción del inventario se realizó de forma manual. Para ello, primero se estableció una lista de cultivos de importancia económica para Venezuela, a través de la consulta de estadísticas nacionales e internacionales y luego se cotejó con los tratamientos taxonómicos y estudios de diversidad genética conocidos de los géneros de cultivos, con el fin de extraer las especies pertenecientes al “Pool Genético” o “Grupo Taxonómico” de los cultivos prioritarios.

Una vez que se obtuvo el inventario de Parientes Silvestres de Cultivos (PSC), la base de datos se complementó con información adicional para facilitar la selección de los taxones que requieren de acciones de conservación o profundización de su estudio. Los criterios considerados se detallan en la Tabla 1.1; los mismos han sido utilizados por otros autores para la priorización de especies para la conservación (Maxted *et al.*, 1997; Magos, 2008). También, el inventario de PSC fue comparado con los registros de taxones presentes en Venezuela de los géneros priorizados de acuerdo a las bases de datos de los principales bancos de germoplasma y herbarios del mundo, accedidas *on line* a través del portal de la Infraestructura mundial de Información en Biodiversidad, GBIF, por sus siglas en inglés (www.gbif.net). En los casos donde existía la duda sobre la presencia de un taxón para Venezuela, se consultaron los proveedores originales de la información o se contactó con especialistas en la taxonomía del género.

3. Resultados y Discusión

3.1. Diversidad taxonómica de parientes silvestres de cultivos

El inventario de PSC prioritarios para Venezuela se muestra en el Apéndice 1A, ordenado de acuerdo a la importancia económica del cultivo. Se incluyeron 47 géneros, 217 especies y 228 taxones, correspondientes a 28 familias botánicas. De éstas, las que tienen mayor riqueza de taxones son: *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Araceae*, *Lauraceae*, *Dioscoreaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae* y *Myrtaceae*, las cuales conforman el 67 % de los taxones incluidos en el inventario. Las familias con mayor número de géneros nativos son *Solanaceae* y *Fabaceae* (Tabla 1.2).

Tabla 1.1. Criterios considerados para la elaboración de la base de datos de PSC en Venezuela.

Criterios	Categorías	Fuente de información
Nombre científico	–	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Hokche <i>et al.</i> (2008). ▪ IPNI. www.ipni.org (accesado Mayo de 2011).
Sinónimos	–	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Hokche <i>et al.</i> (2008). ▪ TROPICOS. www.tropicos.org (accesado Enero de 2009)
Estatus	Endémica, nativa, naturalizada, introducida, incierto.	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Hokche <i>et al.</i> (2008). ▪ Harlan (1992). ▪ Mabberley (2008).
Importancia económica	Valor de la producción del cultivo.	<ul style="list-style-type: none"> ▪ FAOSTAT. http://faostat.fao.org/site/291/default.aspx (accesado Septiembre de 2008)
Relación taxonómica	GT1, GT2, GT3, GT4, GT5.	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Tratamientos taxonómicos (Apéndice 1A). ▪ Red de Información de Germoplasma del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA, ARS, GRIN). https://www.ars-grin.gov/ (accesado 2009)
Relación genética	PG1, PG2, PG3.	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Referencias en el Apéndice 1A.
Grado de amenazas	Datos insuficientes (DD), Preocupación Menor (LC), Casi Amenazado (NT), Vulnerable (VU), Peligro Crítico (CR).	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Portal de la Lista Roja de Especies Amenazadas de IUCN (www.iucnredlist.org/). ▪ Libro Rojo de la Flora de Venezuela (Llamozas <i>et al.</i>, 2003).
Distribución	Pantropical, paleotropical, neotropical, Endémica.	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Mabberley (2008). ▪ Hokche <i>et al.</i> (2008). ▪ TROPICOS. www.tropicos.org (accesado Abril de 2009)
Conservación en bancos de germoplasma	Número de colecciones y accesiones.	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad, GBIF (http://www.gbif.org/). ▪ Directorio de colecciones de germoplasma de Bioersity Internacional (www.bioersityinternational.org/). ▪ Knudsen (2000).

De los 47 géneros relacionados con cultivos prioritarios, sólo 24 (51%) tienen especies nativas de Venezuela, mientras que 23 (49%) son introducidos. En el caso de las especies, 141 son nativas, 56 son introducidas y 33 son de procedencia dudosa (Tabla 1.2). En relación con las especies introducidas, 12 son arqueofitas y 44 son neofitas. Las primeras son especies cuya introducción ocurrió mucho antes del descubrimiento de América, de tal forma que es probable que hayan ocurrido adaptaciones evolutivas durante todo ese tiempo. Es el caso de *Zea*, *Cucurbita* y *Carica*, las cuales presumiblemente fueron domesticadas en otras regiones de América, pero fueron llevadas a territorio ahora venezolano por desplazamientos humanos prehistóricos (Harlan, 1992). Las neofitas son plantas introducidas después del descubrimiento de América, por lo que probablemente tienen una diversidad más estrecha. Sin embargo, no es posible generalizar, debido a que este aspecto mucho tiene que ver con el modo de reproducción y la biología propia de cada especie.

La representación de la diversidad taxonómica de los géneros de cultivos, se estimó mediante la relación del número de especies de cada uno de los géneros presentes en Venezuela con el total de las especies conocidas para el género, según Mabberley (2008). De acuerdo con lo anterior, los géneros de plantas cultivadas mejor representados en Venezuela son *Capsicum*, *Ananas*, *Xanthosoma*, *Theobroma* y *Cucurbita*.

El inventario de PSC contiene 26 especies endémicas de Venezuela (12%), pertenecientes a los géneros *Xanthosoma* (13), *Persea* (5), *Dioscorea* (5), *Prunus* (2) y *Manihot* (1) (Tabla 1.2). La mayor proporción de especies endémicas se encuentra en los estados Amazonas y Bolívar, seguidos en menor número por Lara, Mérida y Táchira (Hokche *et al.*, 2008).

Es importante destacar los géneros con distribución restringida al continente americano, tales como *Xanthosoma*, *Psidium*, *Phaseolus*, *Capsicum*, *Manihot*, *Theobroma*, *Ananas*, *Arracacia*, *Cucurbita*, *Arachis*, *Agave*, *Lycopersicon*, *Carica*, *Helianthus* y *Zea*, los cuales representan 90 especies del inventario (41%). También existen endemismos americanos a escala infragenérica, como por ejemplo la sección *Petota* del género *Solanum* y las especies del complejo genómico CCDD de *Oryza*.

Tabla 1.2. Resumen de la diversidad de PSC prioritarios en Venezuela.

Cultivo	Familia	Género	N° Especies	N° Taxones	Endémica	Nativa	Arqueofita	Neofita	Dudosa
Maíz	<i>Poaceae</i>	<i>Zea</i>	1	2			1		1
Arroz	<i>Poaceae</i>	<i>Oryza</i>	6	6				2	4
Caña de Azúcar	<i>Poaceae</i>	<i>Saccharum</i>	4	4				1	3
Yuca	<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Manihot</i>	7	8	1	7			
Plátano	<i>Musaceae</i>	<i>Musa</i>	1	2				2	
Papa	<i>Solanaceae</i>	<i>Solanum</i>	9	10		9			1
Piña	<i>Bromeliaceae</i>	<i>Ananas</i>	4	4		1	2		1
Cebolla, Ajo	<i>Alliaceae</i>	<i>Allium</i>	2	2				2	
Café	<i>Rubiaceae</i>	<i>Coffea</i>	3	3				3	
Sorgo	<i>Poaceae</i>	<i>Sorghum</i>	4	4				4	
Tomate	<i>Solanaceae</i>	<i>Lycopersicon</i>	1	2		1	1		1
Melón, Pepino	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucumis</i>	5	5				4	1
Pimientos	<i>Solanaceae</i>	<i>Capsicum</i>	8	10		5			5
Zanahoria	<i>Apiaceae</i>	<i>Daucus</i>	2	2		1		1	
Coco	<i>Areaceae</i>	<i>Cocos</i>	1	1					1
Sandía	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Citrullus</i>	1	1				1	
Naranja	<i>Rutaceae</i>	<i>Citrus</i>	4	4				4	
Papaya	<i>Caricaceae</i>	<i>Carica</i>	1	1			1		
Tabaco	<i>Solanaceae</i>	<i>Nicotiana</i>	2	2		1	1		
Ñame	<i>Dioscoreaceae</i>	<i>Dioscorea</i>	18	18	5	11		2	
Ocumo	<i>Araceae</i>	<i>Xanthosoma</i>	22	22	13	9			
Aguacate	<i>Lauraceae</i>	<i>Persea</i>	20	21	5	15			1
Judías	<i>Fabaceae</i>	<i>Phaseolus</i>	10	10		7	1		2
Guayaba	<i>Myrtaceae</i>	<i>Psidium</i>	13	13		12			1
Mango	<i>Anacardiaceae</i>	<i>Mangifera</i>	1	1				1	
Cacao	<i>Sterculiaceae</i>	<i>Theobroma</i>	7	8		8			
Ajonjolí	<i>Pedaliaceae</i>	<i>Sesamum</i>	1	1				1	
Uva	<i>Vitaceae</i>	<i>Vitis</i>	2	2				1	1
Coles	<i>Brassicaceae</i>	<i>Brassica</i>	1	2				2	
Lechuga	<i>Asteraceae</i>	<i>Lactuca</i>	1	1				1	
Algodón	<i>Malvaceae</i>	<i>Gossypium</i>	2	2		1	1		
Fresa	<i>Rosaceae</i>	<i>Fragaria</i>	1	1				1	
Durazno	<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus</i>	13	13	2	8		1	3
Remolacha	<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Beta</i>	1	1				1	
Batata	<i>Convolvulaceae</i>	<i>Ipomoea</i>	6	6		5			1
Berenjena	<i>Solanaceae</i>	<i>Solanum</i>	1	1				1	
Guandú	<i>Fabaceae</i>	<i>Cajanus</i>	1	1				1	

Cultivo	Familia	Género	N° Especies	N° Taxones	Endémica	Nativa	Arqueofita	Neofita	Dudosa
Sisal	<i>Agavaceae</i>	<i>Agave</i>	3	4		3			1
Soya	<i>Fabaceae</i>	<i>Glycine</i>	1	1				1	
Maní	<i>Fabaceae</i>	<i>Arachis</i>	3	3		1			2
Girasol	<i>Asteraceae</i>	<i>Helianthus</i>	1	1				1	
Guisantes	<i>Fabaceae</i>	<i>Pisum</i>	1	1				1	
Trigo	<i>Poaceae</i>	<i>Triticum</i>	1	1				1	
Frijol	<i>Fabaceae</i>	<i>Vigna</i>	10	10		7		1	2
Calabazas	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucurbita</i>	4	4			4		
Apio Criollo	<i>Apiaceae</i>	<i>Arracacia</i>	4	4		3			1
Palma Aceitera	<i>Arecaceae</i>	<i>Elaeis</i>	1	1				1	
Espinaca	<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Spinacia</i>	1	1				1	
Total			217	228	26	115	12	44	33

3.2. Diversidad genética de los géneros de cultivos en Venezuela y su potencial de uso

Aunque en Venezuela no existen especies silvestres emparentadas con el maíz (*Zea mays* L.), el cultivo de mayor valor comercial, hay una gran diversidad genética infraespecífica con potencial para el mejoramiento genético y uso directo en la alimentación (Grant *et al.*, 1965; Alfaro & Segovia, 2000).

El arroz (*Oryza sativa* L.) y la caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) ocupan la segunda y tercera posición, respectivamente, en cuanto al valor comercial. Las especies del género *Saccharum* de Venezuela son genética y taxonómicamente distantes del complejo de especies que forman el cultivo (D'Hont *et al.*, 2008).

El género *Oryza* está conformado por alrededor de 21 especies silvestres y dos cultivadas, las cuales han sido asignadas a diez genomas distintos (Khush, 1997; Subudhi *et al.*, 2006). En Venezuela sólo se encuentran seis especies pertenecientes a los complejos: *O. sativa* (genoma AA) y *O. officinalis* (genoma CCDD). La especie cultivada *Oryza sativa* y su ancestro silvestre *O. rufipogon*, ambas con genoma AA y originarias de Asia, fueron introducidas en Venezuela después del descubrimiento de América (Ortiz *et al.*, 2007). Cuatro especies son endémicas del neotrópico: una con genoma AA (*O.*

glumaepatula Steud.) y tres con genoma alotetraploide CCDD: *O. alta* Swalien, *O. grandiglumis* (Döll) Prodoehl y *O. latifolia* Desv. (Khush, 1997; Subudhi *et al.*, 2006). Las poblaciones de *O. glumaepatula* muestran mucha variación y son difíciles de distinguir de otras especies con genoma AA (Juliano *et al.*, 1998), aunque existen barreras reproductivas (Naredo *et al.*, citado por Vaughan *et al.*, 2003) y diferencias moleculares (Ge *et al.*, 1999) que separan a esta especie del genoma AA de Asia. También el origen de las especies con genoma CCDD presentes en Latinoamérica es confuso, debido a que el genoma C es encontrado además en especies diploides y alotetraploides de Asia, Oceanía y África, mientras que el genoma D no es conocido en estado diploide ni en ninguna otra combinación de genomas (Vaughan *et al.*, 2003). La presencia de arroz silvestres (o asilvestrados) con genoma AA en Venezuela, los cuales continuamente intercambian genes con el cultivo y el poco conocimiento sobre la identidad genética de las poblaciones con genoma AA y CCDD hace prioritario el estudio filogeográfico del género para el país.

Los géneros de mayor importancia económica, con especies nativas que son parte del pool genético primario del cultivo son *Manihot*, *Solanum* (sección *Petota*), *Ananas*, *Lycopersicon*, *Capsicum*, *Dioscorea*, *Xanthosoma*, *Phaseolus*, *Psidium*, *Theobroma*, *Gossypium*, *Ipomoea* y *Arracacia*.

La monografía más reciente del género *Manihot* clasifica a *M. esculenta* como la única especie dentro de la sección *Manihot* (Rogers & Appan, 1973). Sin embargo, estudios filogenéticos subsecuentes muestran que las secciones propuestas por Rogers y Appan (1973) no son monofiléticas, sugiriendo la necesidad de una revisión del género (Chacón *et al.*, 2008). Además, se ha observado que *M. esculenta* puede formar híbridos interespecíficos con varias especies silvestres (Duputié *et al.*, 2007; Chacon *et al.*, 2008; Nassar *et al.*, 2008)), lo que demuestra que algunas de ellas pudieran estar estrechamente relacionadas. Debido a que en Venezuela existen poblaciones silvestres de *M. esculenta*, así como parientes silvestres relacionados, resultaría interesante profundizar en el estudio filogeográfico del género con fines de conservación y uso para el mejoramiento genético del cultivo.

El sistema de clasificación más ampliamente utilizado en *Solanum* (D'Arcy, 1972, 1991) separa al género en siete subgéneros, incluyendo *Potatoe* (G. Don) Walp., al que *S. tuberosum* L. (patata) pertenece; y el subgénero *Leptostemonum* (Dunal) Bitter, que

incluye a *S. melongena* (berenjena). Esta última no tiene parientes silvestres en Venezuela. Los parientes silvestres de la patata están agrupados en la sección *Petota* Dumort, subsección *Potatoe*, de acuerdo con la clasificación de Hawkes (1990), siendo la hibridación interespecífica muy frecuente dentro de la subsección (Spooner & Hijmans, 2001). En el Catálogo de la Flora de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008) aparecen citadas siete especies silvestres de *Solanum*, sección *Petota*, presentes en los estados andinos del país (*Solanum colombianum* Dunal, *Solanum juglandifolium* Humb. et Bonpl. ex Dunal, *Solanum otites* Dunal, *Solanum paramoense* Bitter ex Pittier, *Solanum subpanduratum* Ochoa, *Solanum tuberosum* L. y *Solanum woodsonii* Correll). Además, varios autores citan la presencia de *S. flahaultii* Bitter en Venezuela (Nee, 1999; Hawkes, 1990; Luteyn, 1999) y en la base de datos del Centro Internacional de la Papa (CIP) aparece un registro de *S. curtilobum* Juz. & Bukasov en el estado Trujillo, lo cual no es de extrañar, ya que es una especie cultivada (Spooner, com. pers.). No obstante, el proyecto multinacional para el tratamiento taxonómico de la familia Solanaceae (<http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/solanaceaesource/>), señala a *S. otites*, *S. subpanduratum* y *S. woodsonii* como sinónimos de *S. colombianum*. Lo anterior evidencia la necesidad de profundizar el estudio de los parientes silvestres de la patata en Venezuela, con el fin de esclarecer el número y taxonomía de las especies.

Los resultados morfológicos, de cruzamientos, enzimas, ADN y cariológicos apoyan la hipótesis que tres líneas evolutivas independientes dieron origen a los *Capsicum* domesticados: *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens*. Cada una de estas especies tiene poblaciones silvestres, a excepción de *C. pubescens* que sólo se conoce bajo cultivo. *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens* forman el complejo *C. annuum* de flores blancas (a veces crema). *C. annuum* tiene su centro de diversidad en Centroamérica, mientras que *C. chinense* y *C. frutescens* tienen una mayor diversidad en la cuenca baja del Amazonas en Suramérica. Una segunda línea evolutiva con flores blancas y manchas amarillas incluye a *C. baccatum*. Las poblaciones silvestres de esta especie están distribuidas principalmente en los Andes, estando el centro de mayor diversidad en Bolivia. Por último, un tercer linaje comprende los *Capsicum* arbustivos de flores púrpura, al que *C. pubescens* pertenece. Este grupo tiene su mayor diversidad en los Andes centrales de Suramérica (McLeod *et al.*, 1982; Walsh & Hoot, 2001; Moscone *et al.*, 2006).

Los cruzamientos entre los grupos *C. annuum* y *C. baccatum* no muestran incompatibilidad reproductiva, mientras que las especies del complejo *C. pubescens* son totalmente compatibles entre ellas, pero muestran incompatibilidad unilateral con las especies de los otros grupos. (Naci & Pickersgill, 2004). Las relaciones de las especies *C. cumanense* Fingerh. y *C. rhomboideum* Kuntze con el resto de las especies presentes en Venezuela, son un tanto inciertas. Debido a que no existe una revisión del género en Venezuela, sería conveniente hacer un análisis de diversidad, especialmente del complejo *C. annuum*, donde probablemente exista mayor variabilidad.

Las especies cultivadas de *Dioscorea* son originarias de las regiones tropicales de tres continentes: oeste de África, sureste de Asia y Suramérica (Mignouna *et al.*, 2007). De estas, *D. trifida* L.f. es la única especie cultivada nativa de Suramérica. El único sistema de clasificación del género es el propuesto por Knuth (1924), quien lo dividió en cuatro subgéneros y 58 secciones; sin embargo, estudios filogenéticos recientes apuntan a una reclasificación de la familia *Dioscoraceae* y sus géneros (Caddick *et al.*, 2002), así como a una simplificación del sistema propuesto por Knuth (Wilkin *et al.*, 2005). A pesar de la indudable necesidad de revisión del género, es muy poco lo que se ha investigado, probablemente debido a la dificultad para identificar las especies por el alto polimorfismo de los caracteres morfológicos, la variación de las plantas femeninas y masculinas en una misma especie y la escasa floración de las plantas (Bousalem *et al.*, 2006; Mignouna *et al.* 2007).

El género *Xanthosoma* fue dividido por Engler (1920) en dos secciones: *Euxanthosoma* y *Acontias*. Después de esa fecha, se han publicado muchas especies de *Xanthosoma* para Venezuela (Bunting, 1975, 1979, 1986, 1988; Madison, 1981; Croat & Lambert, 1986), haciendo referencia únicamente a su morfología y distribución. No existe un tratamiento taxonómico actualizado ni un estudio filogenético del género, por tanto, en el presente inventario se han incluido todas las especies de *Xanthosoma* publicadas para Venezuela.

Con respecto a *Phaseolus*, el Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008) cita ocho especies (*P. aborigineus* Burkart, *P. erythroloma* Mart. ex Benth., *P. lunatus* L., *P. pilosus* Kunth, *P. speciosus* Kunth, *P. tuerckheimii* Donn. Sm., *P. unilobatus* Pittier y *P. vulgaris* L.). Sin embargo, tres de éstas (*Phaseolus erythroloma* Mart. ex

Benth., *Phaseolus pilosus* Kunth y *Phaseolus speciosus* Kunth) fueron transferidas a los géneros relacionados *Macroptilium* y *Vigna* de acuerdo con la circunscripción estrecha del género *Phaseolus*. *P. aborigineus* Burkart es el basónimo de *Phaseolus vulgaris* L. var. *aborigineus* (Burkart) Baudet. La ocurrencia de *P. tuerckheimii* Donn. Sm. en Venezuela es incierta, ya que Delgado-Salinas *et al.* (2006) citan su rango de distribución sólo en México y Centroamérica. *P. unilobatus* Pittier fue publicada a partir de una muestra en el estado Monagas (Pittier, 1944) y su estatus taxonómico es incierto y necesita de estudios más precisos.

Por otra parte, el Departamento de Agricultura de Estados Unidos (www.ars-grin.gov/) incluye una accesión identificada como *P. dumosus* Macfad colectada en el estado Mérida, Venezuela. Esta especie es citada como nativa de Centroamérica, pero cultivada y naturalizada en el noroeste de Suramérica. Además, en el Herbario Nacional de Holanda (NHN) y en el Missouri Botanical Garden (MO) existen muestras identificadas como *P. coccineus* subsp. *darwinianus* colectadas en Venezuela. En virtud de que la definición taxonómica y nomenclatura de las especies venezolanas de *Phaseolus* es incierta y confusa, existe la necesidad de realizar una revisión del género para el país.

La batata (*Ipomoea batatas*) y las especies silvestres más próximas pertenecen al subgénero *Eriospermum* Verdc., sección *Eriospermum* Hallier f., serie *Batatas* (Choisy) D.F. Austin (Austin & Huáman, 1996). Estudios con marcadores moleculares y citogenéticos confirman una estrecha relación filogenética entre *I. batatas* y *I. trifida* y una mayor distancia genética con el resto de las especies de la serie (Huang *et al.*, 2002; Rajapakse *et al.*, 2004; Srisuwan *et al.*, 2006).

3.3. Grado de amenaza de los taxones

Estimar el grado de amenaza de los taxones nativos relacionados con cultivos en Venezuela es difícil, debido a la falta de estudios detallados sobre el tema. En este trabajo se revisaron la lista de especies amenazadas de la IUCN (www.iucnredlist.org) y el Libro Rojo de Venezuela (Llamozas *et al.*, 2003). Este último asignó categorías de amenaza sólo a 1598 especies de un total de 15820 especies nativas mencionadas en el Catálogo de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008). La Tabla 1.3 muestra los taxones parientes de cultivos incluidos en alguna de las categorías de la IUCN. Apenas siete especies incluidas en el inventario han sido evaluadas, las cuales se encuentran en la categoría de riesgo menor. El

bajo conocimiento sobre el estado de conservación de las poblaciones de parientes silvestres de cultivos resaltan la necesidad de realizar dichos estudios.

Otro enfoque que puede ser de utilidad para estimar la amenaza es considerar el rango de distribución geográfica y endemidad de las especies. Es importante destacar que existen zonas del país que no han sido suficientemente muestreadas, por lo que este análisis debe considerarse preliminar, realizado con el objeto de seleccionar taxones prioritarios para estudios futuros. Las especies endémicas relacionadas con cultivos pertenecen a los géneros *Xanthosoma*, *Persea*, *Dioscorea*, *Prunus* y *Manihot*. Llamozas *et al.* (2003) citaron a *S. paramoense* y *S. subpanduratum* como especies endémicas de los páramos venezolanos. Sin embargo, diversos autores consideran a *S. subpanduratum* sinónimo de *S. colombianum* y *S. paramoense* es objeto de estudio para designar su estatus taxonómico (Spooner, com. pers., 2011). La mayoría de los endemismos están distribuidos al sur del río Orinoco (estados Bolívar y Amazonas), a excepción de *Xanthosoma*, *Manihot* y *Solanum* que poseen especies endémicas al norte del Orinoco.

Si se analiza la distribución de géneros nativos, se observa que la mayor riqueza de especies se concentra en las regiones de Guayana y Andes. Los géneros *Dioscorea*, *Theobroma* y *Ananas* poseen la mayor representación de especies en el sur del país (estados Amazonas y Bolívar). El género *Arracacia*, la sección *Petota* del género *Solanum* y *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus* (el pariente silvestre más cercano del frijol), están concentrados en los estados andinos. Algunos géneros tienen una distribución amplia en el país, tales como *Xanthosoma*, *Manihot* y *Capsicum*.

Tabla 1.3. Taxones parientes de cultivos incluidos en listas de especies amenazadas.

Familia	Taxón	Estatus	Categoría IUCN
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Manihot brachyloba</i> Müll.Arg. In Mart.	Nativa	LC
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Manihot filamentosa</i> Pittier, J. Wash.	Endémica	DD
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Manihot surinamensis</i> D.J. Rogers & Appan	Nativa	LC
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Manihot tristis</i> subsp. <i>tristis</i> Müll.Arg. in Mart.	Nativa	DD
<i>Lauraceae</i>	<i>Persea caerulea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Nativa	LC
<i>Myrtaceae</i>	<i>Psidium cinereum</i> DC.	Nativa	NT
<i>Solanaceae</i>	<i>Solanum flahaultii</i> Bitter	Dudosa	LC

3.4. Estado de conservación de los taxones

Sólo 44 taxones (19%) de los incluidos en el inventario tienen al menos una entrada en bancos de germoplasma internacionales. De éstos, 25 son especies cultivadas (57%) y 19 son silvestres (43%). En cuanto a la conservación *ex situ* en bancos de germoplasmas nacionales, 37 taxones (16%) están siendo conservados en Venezuela, los cuales corresponden principalmente a especies cultivadas (86%). Sólo 5 taxones (14%) pertenecen a especies no cultivadas: *Lycopersicon esculentum* Mill. var. *cerasiforme* (Dunal) A.Gray, *Solanum tuberosum* L. subsp. *andigenum* (Juz. & Bukasov) Hawkes, *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng) K.Schum. in Mart., *Ananas parguazensis* Camargo & L.B.Sm. y *Ananas nanus* (L.B.Sm.) L.B.Sm (Apéndice 1A). Lo anterior evidencia la baja representación de germoplasma silvestre venezolano en los bancos de germoplasma internacionales y nacionales, especialmente en los últimos. No obstante, hay que destacar que existen bancos de germoplasma de Venezuela que poseen materiales que no están plenamente identificados y que carecen de una base de datos actualizada disponible en Internet (Pérez Delis, com. Pers., 2011).

Los géneros con mayor representación de taxones colectados en Venezuela, conservados en bancos de germoplasma internacionales son *Vigna* (7), *Solanum* (6), *Capsicum* (5), *Phaseolus* (5), *Ipomoea* (3), *Gossypium* (2), *Lycopersicon* (2), *Nicotiana* (2) y *Zea* (1). Las especies con mayor número de accesiones venezolanas conservadas *ex situ* a escala internacional son *Zea mays*, *Phaseolus vulgaris*, *Manihot esculenta*, *Sorghum bicolor*, *Gossypium hirsutum*, *Sesamum orientale*, *Cajanus cajan* e *Ipomoea batatas*.

Los géneros con más taxones representados en colecciones nacionales probablemente son *Ananas*, *Zea* y *Gossypium*. Las especies con mayor número de accesiones en bancos de germoplasma nacionales son *Zea mays*, *Phaseolus vulgaris*, *Oryza sativa*, *Theobroma cacao*, *Manihot esculenta*, *Sorghum bicolor*, *Sesamum orientale*, *Vigna unguiculata*, *Cocos nucifera*, *Mangifera indica*, *Ipomoea batatas*, *Cajanus cajan*, *Coffea sp. pl.*, *Lycopersicon sp. pl.*, *Gossypium sp. pl.* y *Capsicum sp. pl.*

No existen, o son muy escasas, las colectas de germoplasma venezolano de las especies cultivadas y afines de los géneros *Dioscorea*, *Xanthosoma*, *Arracacia*, *Agave*, *Cucurbita* y *Carica*, a pesar de la importancia regional o local que tienen estos cultivos. Tampoco hay germoplasma conservado *ex situ* de las especies endémicas venezolanas

parientes de cultivos, específicamente de los géneros *Xanthosoma*, *Persea*, *Dioscorea*, *Prunus* y *Manihot* (Apéndice 1A).

3.5. Estimación del riesgo de escape de genes desde Organismos Modificados Genéticamente (OMG)

En Venezuela no está permitida ninguna actividad que implique la liberación, producción, comercio y uso de OMG. Sin embargo, se importan grandes cantidades de semillas y productos agrícolas de países donde la producción de cultivos transgénicos es una práctica común. En este sentido, el riesgo de escape de genes transgénicos a la naturaleza, así como la liberación comercial de OMG a medio plazo es una posibilidad.

En relación con la regulación de los OMG, en septiembre de 2003 entró en vigor en Venezuela el Protocolo de Cartagena, el cual es un acuerdo internacional que contempla la evaluación de los riesgos que pueden estar asociados con el tránsito, manipulación y uso de los OMG para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. También la Ley de Diversidad Biológica de Venezuela (2000) establece medidas de bioseguridad.

La transferencia de genes de organismos transgénicos hacia especies nativas o naturalizadas puede ocurrir a través de la hibridación intraespecífica o interespecífica, lo que permitiría la permanencia de dichos genes en la naturaleza y la probabilidad de impactar negativamente la biodiversidad y la propia actividad agrícola.

Aunque en el inventario se consideraron 58 cultivos prioritarios, el riesgo de escape de genes a la naturaleza varía según el cultivo. En Venezuela están presentes las formas silvestres de varias especies cultivadas, tales como *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*, *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*, *Ananas comosus* var. *parguazensis*, *Capsicum annum* var. *glabriusculum* y *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*. Todas estas especies silvestres tienen una alta compatibilidad reproductiva con los cultivos, lo que significa que la producción de híbridos fértiles es posible y muy probable. Otras especies cultivadas nativas en Venezuela son el algodón (*Gossypium barbadense*), batata (*Ipomoea batatas*), cacao (*Theobroma cacao*), mapuey (*Dioscorea trifida*), ocumo (*Xanthosoma sagittifolium*) y yuca (*Manihot esculenta*).

Se debe tener también especial consideración en el uso de OMG de especies naturalizadas, tales como el maíz (*Zea mays*), calabazas (*Cucurbita* sp. pl.), tabaco

(*Nicotiana tabacum*), aguacate (*Persea americana*), ajonjolí (*Sesamum orientale*), algodón (*Gossypium hirsutum*), arroz (*Oryza sativa*), café (*Coffea* sp. pl.), coco (*Cocos nucifera*), fresa (*Fragaria vesca*), guayaba (*Psidium guajava*), mango (*Manguifera indica*), melón (*Cucumis melo*), pepino (*Cucumis sativus*), papaya (*Carica papaya*), guandú (*Cajanus cajan*) y sandía (*Citrullus lanatus*).

Las especies cultivadas que pueden producir híbridos con otras especies relacionadas son: *Solanum tuberosum* y el resto de las especies de la sección Petota; *Ipomoea batatas* y la especie silvestre *I. trifida*; *Oryza sativa* y las especies del complejo genómico AA (*O. rufipogon* y *O. glumaepatula*); las especies del complejo *Capsicum annuum*; las especies anuales y perennes del subgénero *Sorghum*; las especies cultivadas de *Cucurbita*; *Vitis vinifera* y la especie americana *V. tiliifolia*. La hibridación en condiciones experimentales entre *Cucumis sativus* y *Cucumis melo* también es posible (Deakin *et al.*, 1971).

Un aspecto de gran interés para la conservación de la biodiversidad es la estimación del riesgo de contaminación genética de especies endémicas. En Venezuela existen especies endémicas de los géneros *Xanthosoma*, *Dioscorea*, *Manihot*, *Persea* y *Prunus*; sin embargo, se desconoce su relación genética y compatibilidad reproductiva con los cultivos. No obstante, el ocumo (*Xanthosoma sagittifolium*), el ñame (*Dioscorea* sp. pl.) y la yuca (*Manihot esculenta*) son cultivos de importancia regional, donde hasta ahora no se han producido variedades transgénicas. El aguacate (*Persea americana*) y el durazno (*Prunus persica*) están taxonómicamente alejadas de las especies venezolanas y probablemente lo estén también genéticamente.

Los géneros de cultivos prioritarios que no tienen especies nativas o naturalizadas en Venezuela son *Allium*, *Musa*, *Brassica*, *Spinacia*, *Helianthus*, *Pisum*, *Lactuca*, *Citrus*, *Elaeis*, *Beta*, *Glycine* y *Triticum*. Las especies cultivadas *Solanum melongena*, *Saccharum officinarum*, *Prunus persica*, *Vigna unguiculata* y *Daucus carota* parecen estar remotamente relacionadas con las especies venezolanas del mismo género, aunque no se han realizado estudios específicos sobre su capacidad de cruzamiento.

4. Conclusiones

El presente trabajo tuvo como objetivo la creación de un inventario de parientes silvestres de cultivos prioritarios para Venezuela. Para ello se realizó una selección manual de los taxones de acuerdo a su relación genética y taxonómica con el cultivo. En este sentido, se revisó y sintetizó una gran cantidad de literatura relacionada, con el fin de establecer taxones prioritarios para futuros proyectos de investigación, conservación y uso sostenible de recursos fitogenéticos. El inventario permite estimar la importancia y las necesidades de investigación de los taxones de acuerdo a los siguientes criterios: (1) importancia económica del cultivo relacionado; (2) riqueza taxonómica y representatividad; (3) presencia de endemismos y taxones nativos; (4) relaciones genéticas con el cultivo, es decir, su potencial como donador de genes y riesgos de contaminación genética; (5) riesgo de extinción, y (6) su inclusión en bancos de germoplasma.

Aunque, de existir un catálogo de flora digitalizado para Venezuela, se podría haber hecho un inventario general que incluyera los parientes silvestres de todos los cultivos, el número de taxones que se pueden gestionar con propósitos de conservación es limitado. Los resultados de los inventarios de PSC en Europa han demostrado que existe una alta proporción de la flora silvestre que tiene potencial como pariente de cultivos menores, por lo que ha sido necesario realizar una priorización posterior al inventario (Maxted *et al.*, 2007; Magos *et al.*, 2008). En el presente trabajo, los criterios de priorización se establecieron inicialmente y se confirmó la utilidad práctica de esta metodología para seleccionar los taxones prioritarios para la conservación.

Los géneros con especies nativas que forman parte del “pool genético” del cultivo son: *Manihot*, *Solanum* (Sección *Petota*), *Lycopersicon*, *Ananas*, *Capsicum*, *Dioscorea*, *Xanthosoma*, *Phaseolus*, *Theobroma*, *Ipomoea*, *Gossypium*, *Psidium* y *Arracacia*. En la mayoría de los géneros se requieren estudios adicionales para determinar la diversidad y relación filogenética de las especies, especialmente en *Oryza*, *Solanum* (Sección *Petota*), *Capsicum*, *Phaseolus*, *Manihot*, *Dioscorea* y *Xanthosoma*. Las especies venezolanas de *Saccharum*, *Persea*, *Ipomoea*, *Prunus*, *Vigna*, *Solanum* (Sección *Melongena*) y *Daucus* parecen estar distantemente relacionadas de los cultivos. Los géneros de cultivos prioritarios que probablemente no tienen especies nativas o naturalizadas en Venezuela son *Allium*, *Musa*, *Brassica*, *Spinacia*, *Helianthus*, *Pisum*, *Lactuca*, *Citrus*, *Elaeis*, *Beta*, *Glycine* y *Triticum*.

El número de taxa que se han evaluado hasta la fecha según los criterios de la UICN es casi nulo; y existe una baja representación de accesiones venezolanas de PSC en los bancos de germoplasmas nacionales e internacionales. Esto ocurre tanto en géneros de cultivos principales como *Phaseolus*, *Capsicum*, *Ananas*, *Lycopersicon*, *Oryza*, *Manihot* y *Psidium*, como para los géneros de cultivos menores como *Dioscorea*, *Xanthosoma*, *Arracacia*, *Agave*, *Cucurbita* y *Carica*. No existen accesiones de los endemismos venezolanos de *Xanthosoma*, *Persea*, *Dioscorea*, *Prunus* y *Manihot* en los bancos de germoplasma.

5. Referencias bibliográficas

Alfaro, Y. & V. Segovia. 2000. Maíces del sur de Venezuela clasificados por taxonomía numérica. I. Caracteres de la planta. *Agronomía Tropical* 50(3): 413-433.

Austin, D.F. & Z. Huáman. 1996. A synopsis of *Ipomoea* (*Convolvulaceae*) in the Americas. *Taxon* 45: 3-38.

Bergh, B. & N. Ellstrand. 1986. Taxonomy of the Avocado. *California Avocado Society 1986 Yearbook* 70: 135-146.

Bohs, L. 2005. Major clades in *Solanum* based on ndhF sequence data. In RC Keating, VC Hollowell, TB Croat (eds). A festschrift for William G. D'Arcy: The legacy of a taxonomist. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* Vol. 104. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, USA.

Bousalem, M., G. Arnau, I. Hochu, R. Arnolin, V. Viader, S. Santoni & J. David. 2006. Microsatellite segregation analysis and cytogenetic evidence for tetrasomic inheritance in the American yam *Dioscorea trifida* and a new basic chromosome number in the *Dioscoreae*. *Theor Appl Genet* 113: 439-451.

Bunting, G.S. 1975 Nuevas especies para la revisión de las Aráceas Venezolanas. *Acta Botánica Venezuelica* 10(1 – 4): 263-335.

Bunting, G.S. 1979. Una sinopsis de las Aráceas de Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Maracay)* 10: 139-290.

Bunting, G.S. 1986. New taxa of Venezuelan Araceae. *Phytologia* 60(5): 293-344.

Bunting, G.S. 1988. New taxa of Venezuelan Araceae (II). *Phytologia* 64(6): 459-486.

Caddick, L., P. Wilkin, P. Rudall, T. Hedderson & M. Chase. 2002. Yams reclassified: a recircumscription of Dioscoreaceae and Dioscoreales. *Taxon* 51: 103-114.

Chacón, J., S. Madriñán, D. Debouck, F. Rodriguez & J. Tohme. 2008. Phylogenetic patterns in the genus *Manihot* (Euphorbiaceae) inferred from analyses of nuclear and chloroplast DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 260-267.

Croat, T. & N. Lambert. 1986. The Araceae of Venezuela. *Aroideana* 9(1-4): 1-225.

Cuatrecasas, J. 1964. A taxonomic revision of the genus *Theobroma*. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 35(6): 379-607.

Deakin, J., G. Bohn & T. Whitaker. 1971. Interspecific hybridization in cucumis. *Economic Botany* 25(2):195-211.

D'Arcy, WG. 1972. Solanaceae studies II: typification of subdivisions of *Solanum*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 262-278.

D'Arcy, WG. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. Pp. 75-137 in *Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution*, eds. J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, and N. Estrada. Kew: Royal Botanic Gardens.

Debouck, D. 1999. Diversity in *Phaseolus* species in relation to the common bean. *In: Singh (ed). Common bean improvement in the twenty first century*. Kluwer, Dordrecht. Pp. 25-52.

Delgado-Salinas, A., T. Turley, A. Richman & M. Lavin. 1999. Phylogenetic analysis of the cultivated and wild species of *Phaseolus* (Fabaceae). *Systematic Botany* 24(3): 438-460.

Delgado-Salinas, A., R. Bibler & M. Lavin. 2006. Phylogeny of the genus *Phaseolus* (Leguminosae): A recent diversification in an ancient landscape. *Systematic Botany* 31(4): 779-791.

De Wet, J.M. 1978. Systematics and evolution of Sorghum Sect. Sorghum (Graminae). *American Journal of Botany* 65(4): 477-484.

D'Hont, A., G. Mendes-Souza, M. Menossi, M. Vincentz, M.A. Van-Sluys, J.C. Glaszmann & E. Ulian. 2008. Sugarcane: A major source of sweetness, alcohol, and bio-energy. *In* P.H. Moore, R. Ming (eds.). *Genomics of tropical crop plants*. Springer, New York. Pp. 483-513.

Díaz, J., P. Schmiediche & D. Austin. 1996. Polygon of crossability between eleven species of *Ipomoea*: section *Batatas* (Convolvulaceae). *Euphytica* 88: 189-200.

Duputié, A., P. David, C. Debain & D. Mckey. 2007. Natural hybridization between a clonally propagated crop, cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and a wild relative in French Guiana. *Molecular Ecology* 16: 3025-3038.

Duval, M.F., J.L. Noyer, X. Perrier, G. Coppens d'Eeckenbrugge & P. Hamon. 2001. Molecular diversity in pineapple assessed by RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 102: 83-90.

Duval, M.F., G.S.C. Buso, F.R. Ferreira, J.L. Noyer, G. Coppens d' Eeckenbrugge, P. Hamon & M.E. Ferreira. 2003. Relationships in Ananas and other related genera using chloroplast DNA restriction site variation. *Genome* 46: 990-1004.

Engler, H.G.A. 1920. Additamentum ad Araceas – Philodendroideas; Araceae – Colocasioideae. *In*: Engler, Das Pflanzenreich IV. 23E. Consultado en línea: <http://bibdigital.rjb.csic.es/spa/index.php>.

Freytag, G. & D. Debouck. 2002. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America. *Sida, Botanical Miscellany* 23: 1-300.

Gentry, H. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press, Tucson, AZ, 670 pp.

Ge, S., G. Oliveira, B. Schaal, L.Z. Gao & D.Y. Hong. 1999. RAPD variation within and between natural populations of the wild rice *Oryza rufipogon* from China and Brazil. *Heredity* 82: 638-644.

Gimenes, M., C. Lopes & J. Valls. 2002. Genetic relationships among *Arachis* species based on AFLP. **Genet. Mol. Biol.** 25: 349-353.

Grant, U.J., W.H. Hatheway, D.H. Timothy, C. Cassalet & L.M. Roberts. 1965. Razas de maíz en Venezuela. Instituto Colombiano Agropecuario. Boletín Técnico Num.1. Editorial ABC, Bogotá, Colombia. 92 p.

Harlan, J. 1992. Crops and Man. 2 ed. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Madison, Wisconsin, USA. 284 p.

Harlan, J. & J. de Wet. 1971. Towards a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20: 509-517.

Hawkes, J.G. 1990. The Potato : Evolution, Biodiversity and Genetic Resources . Belhaven Press, Oxford.

Hokche, O., P. Berry & O. Huber. 2008. Nuevo Catálogo de la Flora Vasculare de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 859 p.

Huang, J., H. Corke & M. Sun. 2002. Highly polymorphic AFLP markers as a complementary tool to ITS sequences in assessing genetic diversity and phylogenetic relationships of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and its wild relatives. *Genetic Resources and Crop Evolution* 49: 541-550.

Huber, O., R. Duno, R. Riina, F. Stauffer, L. Pappaterra, A. Jiménez, S. Llamozas & G. Orsini. 1998. Estado actual del conocimiento de la flora en Venezuela. Documentos Técnicos de la Estrategia Nacional de Diversidad Biológica No 1. Caracas, FIBV, MARNR, ENDIBIO. 153 p.

Juliano, A., M.E. Naredo & M.T. Jackson. 1998. Taxonomic status of *Oryza glumaepatula* Steud. I. Comparative morphological studies of New World diploids and Asian genome species. *Genetic Resources and Crop Evolution* 45: 197-203.

Krapovickas, A. & W. Gregory. 1994. Taxonomía del género *Arachis* (Leguminosae). *Bonplandia* 8:1-186.

Kho, Y., A. Den Nijs & J. Franken. 1980. Interspecific hybridization in *Cucumis* L. II. The crossability of species, an investigation of in vivo pollen tube growth and seed set. *Euphytica* 29: 661-672.

Khush, G. 1997. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Molecular Biology* 35: 25-34.

Knapp, S., M. Chase & J. Clarkson. 2004. Nomenclatural changes and a new sectional classification in *Nicotiana* (Solanaceae). *Taxon* 53(1): 73-82.

Knudsen, H. 2000. Directorio de colecciones de Germoplasma de América Latina y el Caribe. IPGRI.

Knuth, R. 1924. Dioscoreaceae. *In* A. Engler. *Das Pflanzenreich*. IV. 43. Consultado en línea (Enero 2009) en <http://bibdigital.rjb.csic.es/>

Kopp, L. 1966. A taxonomic revision of the genus *Persea* in the western hemisphere (*Persea* – Lauraceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 14(1): 1-120.

Leal, F. & G. Coppens d'Eeckenbrugge. 1996. Pineapple. *En: Fruit Breeding: Tree and Tropical Fruits*. Vol. 1. J. Janick y J.N. Moore (Eds.). John Wiley & Sons, Inc, New York, pp. 515-556.

Lersten, N.R. & N. Horner. 2000. Calcium oxalate crystal types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (Rosaceae: Prunoideae). *Plant Systematics and Evolution* 224: 83-96.

Ley de Diversidad Biológica. 2000. Gaceta Oficial 5468E (Extraordinaria). República Bolivariana de Venezuela. Caracas, Venezuela. 41 p.

Li, C. & G. Aymard. 1997. A new species and a new combination in *Prunus* subgenus *Lauracerasus* (Rosaceae) from the Venezuelan Guayana. *BioLlania*, Ed. Espec. 6: 449-454.

Llamozas S., R. Duno, W. Meir, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber & R. Ortiz. 2003. Libro rojo de la flora Venezolana. Caracas, VE, PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. 555 p.

Luteyn, J. 1999. Páramos: A checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution and Botanical Literature. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.

Mabberley, D.J. 2008. The Plant – Book: A portable dictionary of the vascular plants. Cambridge University Press, UK.

Madison, M. 1981. Notes on *Caladium* (Araceae) and its allies. Selbyana 5: 342-377.

Magos, J. 2008. Conservation of wild plant genetic resources in Portugal. PhD Thesis. University of Birmingham. UK.

Magos, J., N. Maxted, B.V. Ford-Lloyd & M.A. Martins-Louçã. 2008. National inventories of crop wild relatives and wild harvested plants: case-study for Portugal. Genet. Resour. Crop Evol. 55(6):779-796.

Marechal, R., J.M. Mascherpa & 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 Vol.28, 273 p.

Maxted, N., B. Ford-Lloyd & J. Hawkes. 1997. Plant Genetic Conservation: The *in situ* approach. Chapman & Hall, London, UK. 446 p.

Maxted, N., B. Ford-Lloyd, S. Jury, S. Kell & M. Scholten. 2006. Towards a definition of a crop wild relative. Biodiversity and Conservation 15(8): 2673-2685.

Maxted, N., M. Scholten, R. Codd & B. Ford-Lloyd. 2007. Creation and use of a national inventory of crop wild relatives. Biol. Conserv. 140(1-2):142-159.

Mcleod, M., S. Guttman & W. Hardy. 1982. Early Evolution of Chili Peppers (*Capsicum*). Economic Botany 36(4): 361-368.

Mignouna, H.D., M.M. Abang & R. Asiedu. 2007. Yams. In Genoma mapping and molecular breeding in plants: Pulses, Sugar and Tuber Crops, Vol 3. C. Kole (ed). Springer-Verlag, Berlin. Pp 271-296.

Moscone, E., M. Scaldaferrò, M. Grabielle, N. Cecchini, Y. Sanchez, R. Jarret, J. Daviña, D. Ducasse, G. Barboza & F. Ehrendorfer. 2006. The Evolution of Chili Peppers

(*Capsicum* - Solanaceae): a Cytogenetic Perspective. In: D.M. Spooner *et al.* (eds). VI International Solanaceae Conference. Acta Hort. 745: 137-169.

Naci, A. & B. Pickersgill. 2004 Unilateral Incompatibility in *Capsicum* (Solanaceae): Occurrence and Taxonomic Distribution. *Annals of Botany* 94: 289-295.

Nassar, N., D. Hashimoto & S. Fernandes. 2008. Wild *Manihot* species: botanical aspects, geographic distribution and economic value. *Genetics and Molecular Research* 7 (1): 16-28.

Nee, M. 1999. Synopsis of *Solanum* in the New World. In: M. Nee, D.E. Symon, R.N. Lester & J.P. Jessop (eds). *Solanaceae IV*, pp. 285-333. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Ortiz, A., A. Pérez, J. Ochoa & J.V. Lazo. 2007. Caracterización del arroz rojo proveniente de lotes de semilla de arroz parte I. *Agronomía Tropical* 57(3): 147-156.

Pittier, H. 1944. Leguminosas de Venezuela. Papilionáceas. *Boletín Técnico del Ministerio de Agricultura* 5: 113-122.

Rajapakse, S., S. Nilmalgoda, M. Molnar, R. Ballard, D. Austin & J. Bohac. 2004. Phylogenetic relationships of the sweetpotato in *Ipomoea* series *Batatas* (Convolvulaceae) based on nuclear b-amylase gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 623-632.

Rogers, D. & S. Appan. 1973. *Manihot* and *Manihotoides* (Euphorbiaceae): A Computer Assisted Study. *Flora Neotropica* (Monograph No. 13). Hafner Press, New York. 272 p.

Rondón, J. & L. Cumana. 2005. Revisión taxonómica del género *Theobroma* (Sterculiaceae) en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28(1): 113-134.

Ruas. C.F., P.M. Ruas & J.R. Cabral. 2001. Assessment of genetic relatedness of the genera *Ananas* and *Pseudananas* confirmed by RAPD markers. *Euphytica* 119: 245-252.

Sáenz-Lain, C. 1981. Research on *Daucus* L. (*Umbelliferae*). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 37(2): 481-533.

Sonnante, G., A. Piergiovanni, Q. Ng & P. Perrino. 1996. Relationships of *Vigna unguiculata* (L.) Walp., *V. vexillata* (L.) A. Rich. and species of section *Vigna* based on isozyme variation Genetic Resources and Crop Evolution 43: 157-165.

Sousa, C., G. Venturieri & A. Figueira. 2004. Description of Amazonian *Theobroma* L. collections, species identification, and characterization of interspecific hybrids. Acta bot. bras. 18(2): 333-341.

Spooner, D.M., R. Castillo, L. López, R. Pineda, R. León, A. Vargas, M.L. García & J. Bamberg. 1995. Colombia and Venezuela 1992 wild potato (*Solanum* sect. *Petota*) germplasm collecting expedition: taxonomy and new germplasm resources. Euphytica 81: 45-56.

Spooner, D.M. & R.J. Hijmans. 2001. Potato Systematics and germplasm collecting, 1989-2000. Amer. J. of Potato Res. 78: 237-268.

Srisuwan, S., D. Sihachakr & S. Siljak-Yakovlev. 2006. The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. Plant Science 171: 424-433.

Subudhi, P., T. Sasaki & G. Khush. 2006. Rice. In: C. Kole (ed.). Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants: cereals and Millets. Vol. 1. Springer-Verlag, Berlin.

Trojak-Goluch, A. & A. Berbeć. 2003. Cytological investigations of the interspecific hybrids of *Nicotiana tabacum* L. × *N. glauca* Grah. J. Appl. Genet. 44(1): 45-54.

Vaughan, D. & N. Tomooka. 1999. Wild rice in Venezuela. Rice Genetics Newsletters 16: 15: http://www.gramene.org/newsletters/rice_genetics/. Consultado: Octubre 2009.

Vaughan, D.A., H. Morishima & K. Kadowaki. 2003. Diversity in the *Oryza* genus. Current Opinion in Plant Biology 6: 139-146.

Walsh, B. & S. Hoot. 2001. Phylogenetic relationships of *Capsicum* (*Solanaceae*) using DNA sequences from two noncoding regions: the chloroplast *atpB-rbcL* spacer region and nuclear waxy *introns*. Int. J. Plant Sci. 162 (6): 1409-1418.

Weese, T.L. & L. Bohs. 2007. A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (*Solanaceae*). *Systematic Botany* 32(2): 445-463.

Wen, J., S. Berggren, C.H. Lee, S. Ickert-Bond, T.S. Yi, K.O. Yoo, L. Xie, J. Shaw & D. Potter. 2008. Phylogenetic inferences in *Prunus* (*Rosaceae*) using chloroplast *ndhF* and nuclear ribosomal ITS sequences. *Journal of Systematics and Evolution* 46(3): 322-332.

Wilkin, P., P. Schols, M. Chase, K. Chayamarit, C. Furness, S. Huysmans, F. Rakotonasolo, E. Smets & C. Thapayai. 2005. A Plastid Gene Phylogeny of the Yam Genus, *Dioscorea*: Roots, Fruits and Madagascar. *Systematic Botany* 30(4): 736-749.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

SECCIÓN II

**CASO DE ESTUDIO: REVISIÓN DE LOS GÉNEROS
PHASEOLUS Y MACROPTILIUM EN VENEZUELA**



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 2

Acerca de la identidad taxonómica de Phaseolus diversifolius Pittier y Phaseolus unilobatus Pittier:

Estudio sistemático del complejo Macroptilium gracile (Fabaceae, Papilionoideae)



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1. Introducción

Phaseolus diversifolius y *P. unilobatus* fueron publicadas como especies nuevas por Pittier (1944), a partir de especímenes colectados en las sabanas del estado Anzoátegui y Monagas, respectivamente. Después de revisar los pliegos tipos depositados en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN), se pudo confirmar que en realidad correspondían a especies del género *Macroptilium*, probablemente *M. longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. y *M. gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. Sin embargo, se advirtió de que se trataban de “formas” muy similares que tenían caracteres intermedios y diferencias básicamente en la pubescencia del tallo y forma de los foliolos.

Aymard (1995), en la revisión de la Flora de la Guayana de Venezuela, designó erróneamente *P. diversifolius* Pittier como sinónimo de *Vigna lasiocarpa* (Mart. ex Benth.) Verdc. Aunque *P. diversifolius* Pittier es homónimo de *P. diversifolius* Pers. (Syn. Pl. 2(2): 296. 1807), lo que podría haber sido motivo de confusión, la última tampoco corresponde a una *Vigna*, sino a una especie del género norteamericano *Strophostyles*. Torres-Colín (2006), en su revisión del género *Macroptilium* para México y Centroamérica, en un sentido más natural sinonimizó *P. diversifolius* Pittier y *P. unilobatus* como ‘*Macroptilium longepedunculatum*’ y *M. gracile*, respectivamente.

Dado que en el contexto global del género existía la necesidad de esclarecer las relaciones taxonómicas entre varias especies muy similares de *Macroptilium*, incluyendo a *M. gracile* y *M. longepedunculatum*, en esta parte del trabajo se abordó el estudio sistemático de dicho complejo.

El género *Macroptilium* (Benth.) Urb. pertenece a la subtribu *Phaseolinae* (familia Leguminosae). Si bien no existe una revisión completa del género, el mismo comprende alrededor de 17 especies nativas de América tropical, algunas con potencial económico como forraje. El nombre *Macroptilium* fue establecido por Bentham (1837) para designar a una sección del género *Phaseolus*, caracterizada por presentar las alas de la corola mucho más largas que el vexilo, entre otros caracteres. Posteriormente, Urban (1928a) elevó la sección al rango de género, designando a *M. lathyroides* (L.) Urb. como la especie tipo.

En el ámbito del género, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. es una especie extremadamente variable que se distribuye desde el norte de México hasta el norte de Argentina. En las revisiones realizadas hasta ahora distintos taxones han sido sinonimizados o separados de la especie, por lo que su historia taxonómica resulta algo confusa. De hecho, los diversos tratamientos de este agregado son muy dispares entre sí (Bentham 1837, Bentham 1859, Hassler 1923, Piper 1926, Urban 1928a, Verdcourt 1970, Marechal *et al.*, 1978).

Bentham (1837, 1840) incluyó en la sección *Macroptilium* tres especies que posteriormente fueron sinonimizadas a *M. gracile*: *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth., *P. longepedunculatus* Mart. ex Benth. y *P. campestris* Mart. ex Benth. Además describió tres variedades, dentro de la especie *P. longepedunculatus*: *Phaseolus longepedunculatus* var. *latifolius* Benth., *P. longepedunculatus* var. *angustifolius* Benth. y *P. longepedunculatus* var. *subcoriaceus* Benth. Las dos primeras variedades carecen de descripción, por lo que han de considerarse *nomina nuda* y por tanto no fueron válidamente publicadas de acuerdo con McNeill *et al.* (2012).

El mismo Bentham (1859), en su monografía sobre las Leguminosas del Brasil, sólo incluyó a *Phaseolus longepedunculatus* dentro de la sección *Macroptilium* y realizó una reconsideración del sentido de *Phaseolus campestris*, sinonimizándolo por una parte a '*Phaseolus bracteolatus*' Nees & Mart. (sección *Macroptilium*) y manteniéndolo por otra parte como *Phaseolus campestris*, pero incluyéndolo en una sección diferente y con un tipo que evidentemente difiere del que menciona en la descripción original de 1837 ("in pascuis ad flumen San Francisco, prope Joazeiro provinciae Piaui").

Hassler (1923) en su revisión del género *Phaseolus* en América del Sur, incluye a '*Phaseolus longipedunculatus*' Mart. ex Benth., apoyándose en parte en la Flora Brasiliensis de Bentham, y reconoció en esa especie dos variedades y tres formas basándose principalmente en la pilosidad de la planta y la forma de los foliolos. En la variedad típica (var. *longepedunculatus*) describió dos formas: *P. longepedunculatus* f. *typicus* Hassl. y *P. longepedunculatus* f. *glabratus* Hassl.; y en la variedad *linearifoliolatus* describió *P. longepedunculatus* f. *boliviensis* Hassl.

Piper (1926) fue el primero en plantear que *P. gracilis* y *P. longepedunculatus* correspondían a formas extremas de una misma especie, con la existencia de abundantes

tipos intermedios. *P. gracilis* tiene prioridad de posición en la publicación original, por lo que el nombre predomina. También sinonimizó *Phaseolus savannarum* Britton & Wilson, descrita en 1920 como una especie nueva para Cuba, a *P. gracilis*. En ese mismo trabajo, Piper publicó una especie nueva, *Phaseolus scolecocarpus* Piper, la cual consideró próximamente relacionada con *P. longepedunculatus* Mart. ex Benth.

Urban (1928a), quien elevó la sección *Macroptilium* de Bentham al rango de género, consideró a *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. y *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. como especies distintas. Verdcourt (1970) reconoció a *Macroptilium* como un género siguiendo a Urban y consideró al igual que éste a *M. gracile* y *M. longepedunculatum* como especies distintas. Además, aclaró los problemas de identidad de *Phaseolus campestris* “iniciados” por Bentham (1859) y seguidos por otros taxónomos posteriormente (Hassler, Piper, Wilczek, Hepper) y realizó una sinonimización de *Phaseolus campestris* Mart ex Benth. en su descripción original (Bentham 1837) a *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.

Marechal *et al.* (1978) resaltaron la proximidad de *M. gracile* con *M. longepedunculatum*, aunque la consideraron especies distintas, citando un área de ocurrencia menor para la primera (Antillas, América central y norte de América meridional) en comparación con *M. longepedunculatum* (toda la América tropical). También sugirieron la necesidad de realizar un estudio biotaxonómico para esclarecer las afinidades entre varias especies muy similares entre sí, tales como *Phaseolus scolecocarpus* Piper, *Macroptilium domingense* Urb. (descrita por Urban, 1928b) y *M. longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.

Revisiones y estudios más recientes del género han variado entre mantener a las especies *M. gracile* y *M. longepedunculatum* como sinónimos de una misma especie (Barbosa-Feverheiro 1987, Espert *et al.* 2007) o separalas como especies distintas (Lackey & D’Arcy 1980, Aymard 1999, Torres-Colín & Delgado-Salinas 2001, Beyra & Reyes 2005, Torres-Colín 2006).

En este trabajo se estudiaron las relaciones de todos los taxones que a través de la historia han sido sinonimizados o considerados afines a *Macroptilium gracile*, mediante un análisis morfológico cuantitativo, análisis de secuencias de ADN y distribución geográfica, con el fin de esclarecer la identidad de este agregado taxonómico.

2. Materiales y métodos

2.1. Material vegetal

Se consideraron todos los taxones que a través de la historia taxonómica del género han sido relacionados con *Macroptilium gracile*. Para ello se consultaron las publicaciones originales y se revisaron los pliegos tipos o imágenes de alta resolución de los taxones relacionados, a excepción de dos taxones infraespecíficos designados por Hassler (1923), los cuales no fue posible localizar (Tabla 2.1). Se revisaron más de 295 especímenes del complejo *M. gracile* pertenecientes a los herbarios K, VEN, MY, PORT, UOJ, IRBR, HERZU, MO, UTRECHT y ABH. De éstos se seleccionó una muestra de 109 pliegos del Kew Botanical Garden (K) y del Herbario de la Universidad de Alicante (ABH) para realizar el estudio morfométrico, cuidando que fueran representativos de todo el rango de distribución y la variabilidad morfológica del complejo. Dichos pliegos están listados en el Apéndice 2A de acuerdo al tratamiento taxonómico aceptado en este estudio. El estudio molecular se llevó a cabo en una muestra de 14 acepciones pertenecientes a seis taxones, colectadas en distintas áreas de Venezuela; así como también se incluyeron secuencias del GenBank (Apéndice 2B).

2.2. Estudio morfológico

Se estudiaron 68 caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) que se consideraron podían ser de valor taxonómico. Para el análisis estadístico se incluyeron 51 caracteres que presentaron variación entre los pliegos observados (Apéndice 2C). La descripción morfológica se complementó con la información recabada en herbarios y literatura.

2.3. Análisis estadístico

Las variables cualitativas se registraron asignándole un valor numérico de acuerdo a una escala previamente definida. Esto con el fin de tener una matriz con datos numéricos de las variables cualitativas y cuantitativas. Los análisis estadísticos se realizaron con los programas Excel y R versión 3.2.1 (R Core Team 2015).

Tabla 2.1. Taxones publicados relacionados con *Macroptilium gracile* (Mart. ex Benth.) Urb.

Nombre	Autor(es)	Publicación	Tipos y Herbario
<i>Phaseolus gracilis</i>	Poepp. ex Benth.	Comm. Legum. Gen. 77. 1837.	Cuba: <i>Poeppig</i> s.n. (K).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i>	Mart. ex Benth.	Comm. Legum. Gen. 77. 1837.	
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> var. <i>latifolius</i>	Benth.	Comm. Legum. Gen. 77. 1837.	Brasil: In sylvis Catingas ad Joazeiro provinciae Bahia. <i>Martius</i> s.n. (M).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> var. <i>angustifolius</i>	Benth.	Comm. Legum. Gen. 77. 1837.	Brasil: In pascuis herbidis planitierum provinciae Piauhi. <i>Martius</i> s.n. (M).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> var. <i>subcoriaceus</i>	Benth.	Comm. Legum. Gen. 77. 1837.	Brasil: Ad Ribeirao Catinga. <i>Pohl</i> s.n. (K).
<i>Phaseolus campestris</i>	Mart. ex Benth.	Comm. Legum. Gen. 77. 1837; non Mart. ex Benth. 1859.	Brasil: In pascuis ad flumen San Francisco, prope Joazeiro provinciae Piauhi. <i>Martius</i> s.n. (M).
<i>Phaseolus savannarum</i>	Britton & Wilson	Mem. Torrey Bot. Club 16(2): 70–71. 1920.	Cuba: Herradura, Pinar del Rio. <i>Earle</i> 632 (NY).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> var. <i>longepedunculatus</i>		Candollea 1: 452. 1923.	
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> f. <i>typicus</i>	Hassl.	Candollea 1: 452. 1923.	Brasil: Pará, in vicinibus Santarem, <i>Spruce</i> s.n. (K). Colombia: Santa Marta, <i>Smith</i> 287 (K).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> f. <i>glabratus</i>	Hassl.	Candollea 1: 452. 1923.	Paraguay: <i>Hassler</i> 6054, 6197 (K). Surinam: <i>Hostmann</i> 4 (K).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> var. <i>linearifolius</i>	Hassl.	Candollea 1: 453. 1923.	Guatemala: <i>Turckheim</i> 3573. Costa Rica: <i>Shannon</i> 6022. (No vistos).
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> f. <i>boliviensis</i>	Hassl.	Candollea 1: 453. 1923.	Bolivia: <i>Steinbach</i> 2046 (no visto).
<i>Phaseolus scolecocarpus</i>	Piper	Contr. U.S. Natl. Herb. 22(9):681. 1926	Mexico: <i>Gaumer</i> 924 (K)
<i>Macroptilium gracile</i>	(Poepp. ex Benth.) Urb.	Symb. Antill. 9(4): 457. 1928.	(Comb. nov)
<i>Macroptilium longepedunculatum</i>	(Mart. ex Benth.) Urb.	Symb. Antill. 9(4): 457. 1928.	(Comb. nov)
<i>Macroptilium domingense</i>	Urb.	Ark. Bot. 22A(8):51-52. 1928.	Haiti: E.L. <i>Ekman</i> 9401 (S)

En primer lugar se determinaron los estadísticos simples en cada variable (media, desviación estándar y coeficiente de variación), con el fin de obtener información sobre la variabilidad de cada carácter, detectar errores o datos no esperados y definir cuáles variables podrían ser discriminativas para incluirlas en análisis subsiguientes. Posteriormente se analizaron las distribuciones de frecuencia de los datos (histogramas) y se comprobaron los supuestos para la aplicación del ANOVA en las variables cuantitativas. La normalidad se determinó mediante el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas se verificó a través del test de Bartlett. Las variables cuantitativas que no se ajustaron a una distribución normal o tuvieron varianzas heterogéneas fueron transformadas por medio de la función raíz cuadrada. Para realizar los análisis estadísticos cada espécimen se asignó a uno de los taxones reconocidos en este estudio (ver tratamiento taxonómico y Apéndice 2A).

Las medias de las variables cuantitativas que cumplían los supuestos del análisis de varianza se compararon por medio de un ANOVA de una cola para una muestra con desigual número de repeticiones. En caso de datos cuantitativos que no cumplían los supuestos se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952) y en variables cualitativas la prueba de chi-cuadrado de Pearson (Pearson, 1900).

Se utilizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS, por sus siglas en inglés) para analizar las variables morfológicas cualitativas y morfométricas del material estudiado. Se escogió nMDS sobre otras técnicas de ordenación ya que no asume normalidad multivariante (McCune & Grace, 2002). Los datos de cada variable fueron estandarizados para eliminar las diferencias debidas a la escala. Para calcular la matriz de distancia se utilizó el coeficiente de similaridad de Gower (Gower, 1971) diseñado para variables mixtas, haciendo uso de la función metaMDS de la librería *vegan* (Oksanen *et al.* 2016) en el programa estadístico R versión 3.2.1 (R Core Team 2015).

Para realizar el cluster jerárquico se partió de una matriz de distancias de los datos calculada con el índice de similitud de *Gower* (variables cualitativas o mixtas) ó *euclidiana* (variables cuantitativas). El análisis se realizó con las funciones *hclust* y *pvclust*, con el método de aglomeración de Ward, de las librerías *dendextend* (Oksanen *et al.* 2016) y *pvclust* (Suzuki & Shimodaira 2015) en el programa estadístico R versión 3.2.1 (R Core Team 2015).

2.4. Biogeografía

Con la información de las etiquetas de los ejemplares de herbario se elaboró una base de datos con las coordenadas geográficas y el tipo de vegetación, con el fin de conocer la distribución geográfica y hábitat de los taxones. No se consideraron los registros sin localidad definida o registros repetidos. En los casos donde las coordenadas geográficas no estaban especificadas, éstas se obtuvieron a partir de Google Earth de acuerdo con las localidades detalladas en las etiquetas. Se buscó unificar la terminología utilizada en los pliegos para describir el tipo de vegetación mediante la consulta de glosarios fitoecológicos (Huber & Riina, 1997, 2003) y estudios de vegetación (Borhidi & Herrera, 1977; Farruggia, 2008; López-Olmedo *et al.*, 2006; Miranda & Hernández, 1963; Pennington *et al.*, 2006; Pérez *et al.*, 1999). Además, se estimaron los datos climáticos para cada una de las localizaciones del material estudiado, haciendo uso de WorldClim (Highmans *et al.*, 2005), el cual es un repositorio con una serie de 19 variables de temperatura y precipitación que abarca desde el año 1950 hasta el 2000, y con una resolución espacial de 30 segundos de arco (1 km aproximadamente). Las variables climáticas consideradas fueron las siguientes: Temperatura promedio anual (BIO 1), rango promedio de temperatura diaria (BIO 2), isothermalidad (BI 2/BI 7) *100 (BIO 3), estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100) (BIO 4), temperatura máxima del mes más cálido (BIO 5), temperatura mínima del mes más frío (BIO 6), rango de temperatura anual (BIO 5-BIO 6) (BIO 7), temperatura promedio del trimestre más húmedo (BIO 8), temperatura promedio del trimestre más seco (BIO 9), temperatura promedio del trimestre más cálido (BIO 10), temperatura promedio del trimestre más frío (BIO 11), precipitación anual (BIO 12), precipitación del mes más húmedo (BIO 13), precipitación del mes más seco (BIO 14), estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación) (BIO 15), precipitación del trimestre más húmedo (BIO 16), precipitación del trimestre más seco (BIO 17), precipitación del trimestre más cálido (BIO 18) y precipitación del trimestre más frío (BIO 19).

El cruce de datos de distribución geográfica y clima permitió analizar la distribución de los materiales estudiados en función del clima potencial, mediante la técnica de estadística multivariante nMDS (Non-metric Multi Dimensional Scaling). Finalmente, se revisaron bases de datos de distintos herbarios (G, K, MO, NY, P, S, US), colecciones de

germoplasma (CIAT, APG) y revisiones taxonómicas del género *Macroptilium* en varios países con el fin de complementar la información acerca de la distribución de los taxones.

2.5. Estudio molecular y análisis filogenético

El estudio molecular se llevó a cabo en una muestra de 14 accesiones pertenecientes a seis taxones, colectadas en distintas áreas geográficas de Venezuela; así como también se incluyeron 23 secuencias del GenBank correspondientes a 17 accesiones y diez taxones (Apéndice 2B). Como “outgroups” se incluyeron dos especies que, al igual que *Macroptilium*, pertenecen a la subtribu *Phaseolineae* de América: *Phaseolus vulgaris* L. y *Vigna peduncularis* (Kunth) Fawc. & Rendle (subgénero *Sigmoidotropis*). Además se incluyó una especie de *Vigna* del viejo mundo: *Vigna unguiculata* (L.) Walp.

El ADN total se obtuvo de hojas jóvenes preservadas en gel de sílice, de acuerdo al protocolo modificado de 2X CTAB para la extracción de ADN de Doyle & Doyle (1987). Se analizaron tres regiones de ADN: la región ribosómico-nuclear ITS/5.8S, la región plastidial rpl32-trnL^(UAG) y la región plastidial trnK-matK-trnK.

La amplificación por PCR de los espaciadores (ITS 1 y ITS 2) y del gen 5.8S localizado entre ambos se realizó utilizando los cebadores ITS-4 (5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3') y ITS-5 (5'-GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3').

El espaciador intergénico rpl32-trnL^(UAG) fue amplificado con los “primers” rpl32-F (5'-CAG TTC CAA AAA AAC GTA CTT C-3') y trnL (5'-CTG CTT CCT AAG AGC AGC GT-3') diseñados por Shaw *et al.* (2007).

La región del gen matK (trnK-matK-trnK) se analizó en dos secuencias parciales. Debido a su gran tamaño era necesario hacer una reacción de PCR adicional con un “primer” interno para emparejar la secuencia completa, lo cual no se realizó. Por ese motivo en este estudio se usaron “primers” para amplificar dos porciones de la región: Desde el extremo 5' del intron trnK hasta cerca la mitad del gen matK (TK1F: 5'-GGG TTG CTA ACT CAA TGG TAG-3', M4PR: 5'-CAT CTT TTA TCC AAT ATC GAA GG-3'); y desde el extremo 3' del intron trnK hasta cerca de la mitad del gen matK (M4PF: 5'-CCT TCG ATA TTG GAT AAA AGA TG-3', TK2R: 5'-CCC GAA ACT AGT CGG ATG G-3').

En todos los casos las amplificaciones se llevaron a cabo en 24.5 μL de la mezcla de reacción compuesta por 22 μL de ABGene 1.1 \times Master Mix 2.5 mM MgCl_2 (Thermo Scientific Waltham, MA, U.S.A.), 0.5 μl de albúmina sérica bovina al 0.4% (BSA), 0.5 μL de cada primer (10 pmol/ μL) y 1 μl ADN (70 – 80 ng/ μL). Las amplificaciones se realizaron en un termociclador (GeneAmp® PCR System 9700, PE Biosystems, Inc.) con las siguientes condiciones: un ciclo inicial de desnaturalización de 94°C por 2 min; 32 ciclos a 94°C por 1 min, 48°C (plastidiales) - 50°C (ITS) por 1 min 30 s, 72°C por 2 min; seguido por un ciclo final de extensión a 72°C por 10 min.

Los productos de la PCR fueron purificados utilizando micro-columnas del Kit de limpieza Ultraclean® PCR Clean-Up (MOBIO, Carlsbad, CA, U.S.A.). La secuenciación automática de ambas cadenas de ADN fue realizada por Macrogen Inc. (Sur Korea) con los mismos primers usados en la amplificación. Las secuencias complementarias fueron analizadas y ensambladas usando el programa Sequencher® 4.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, MI, U.S.A.). Las regiones fueron alineadas de forma automática con el programa MEGA6 (Tamura *et al.* 2013) usando el algoritmo Muscle, haciendo posteriormente una corrección manual. Con las secuencias obtenidas se construyeron cuatro matrices de datos independientes (una por cada región analizada) y las matrices combinadas de las regiones plastidiales (rpl32, trnK-matK-trnK) y nucleares y plastidiales (ITS y trnK-matK-trnK). La decisión de concatenar las distintas regiones se basó en el test de homogeneidad de PAUP* v. 4.0b10 (Swofford 2002) y en el criterio sugerido por Pirie (2015), el cual se refiere a la recomendación de concatenar si no existen diferencias en la topología de los árboles, con apoyos suficientemente altos.

Se realizaron dos tipos de análisis filogenéticos para evaluar las matrices de alineamiento múltiple de las secuencias individuales y combinadas: análisis de Máxima Parsimonia (MP) y análisis de Inferencia Bayesiana (BI). El análisis MP se realizó con el programa PAUP* v. 4.0b10 (Swofford 2002) usando la opción de búsqueda heurística con 1000 replicas aleatorias de secuencias aditivas, utilizando la permutación de ramas tipo TBR (Tree bisection reconnection) para buscar los árboles más cortos y guardando no más de 10 árboles por cada replica. En todos los casos los espacios fueron eliminados antes del comienzo del análisis y los caracteres fueron tratados como no ordenados y de igual peso. La fiabilidad de los nodos en la topología de los árboles se estableció mediante la técnica del bootstrap con 5000 réplicas, cada replica sujeta a las opciones de la búsqueda heurística

especificada anteriormente. De este modo cada rama del árbol generado tuvo un apoyo equivalente al porcentaje de árboles en los que figura dicho clado. Los cladogramas que mostraron valores de bootstrap entre 50 y 74 % se consideraron con soporte débil, entre 75 y 89 % con soporte moderado y entre 90 y 100% con soporte alto.

El análisis BI se llevó a cabo con el programa MrBayes v.3.2.5 (Ronquist *et al.* 2012) usando el método de muestreo de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC). El modelo de evolución se estableció usando el Criterio de Información de Akaike (AIC) mediante el software JMODELTEST 2.1.5 (Darriba *et al.* 2012). Para las matrices concatenadas se ajustó la estructura del modelo evolutivo de acuerdo a las particiones correspondientes a cada una de las regiones. A continuación se realizaron dos análisis simultáneos e independientes, cada uno de ellos con dos cadenas de Markov y fueron corridos 10.000.000 de generaciones y muestreada cada 1.000 generaciones. El 25% de los primeros árboles fueron excluidos del análisis y los restantes fueron usados para calcular el árbol concenso por la regla de la mayoría del 50% y las probabilidades posteriores para cada clado. Los árboles resultantes de todos los análisis filogenéticos fueron visualizados y editados empleando el programa FigTree v.1.4.0 (Rambaut, 2012).

3. Resultados

3.1. Análisis estadísticos univariados

3.1.1. Caracteres cualitativos

El análisis de los caracteres cualitativos sugiere que existe una relación entre los estados de dichos caracteres y los taxones considerados (Tabla 2.2), mostrando patrones que ayudan a la separación de los mismos aunque la mayoría no son totalmente discriminantes. De los caracteres analizados, sólo el indumento del cáliz permitió separar de manera no ambigua a *gracile* y *subcoriaceum* (ambas con pubescencia estrigosa) de *scolecocarpus* (piloso o pubescente).

Los caracteres relacionados con el indumento (pubescencia del tallo, de las estípulas, del peciolo y del pedúnculo), el hábito, la forma de las brácteas y bractéolas, la forma del cáliz y la inserción de las legumbres muestran una tendencia marcada en el patrón de sus estados, aunque los mismos no son exclusivos a algún taxón. La presencia y la forma de

Tabla 2.2. Frecuencias, moda, media y desviación estándar de los caracteres cualitativos de los taxones de *M. gracile*. Probabilidad de asociación (P) entre las variables y los taxones según la prueba de chi-cuadrado (*** P < 0.001; ** P < 0.01; * P < 0.05; n.s. P no significativa).

Carácter	Código	Frecuencias observadas				Moda			Media ± desviación estándar			P
		Estado	<i>grac</i>	<i>subc</i>	<i>scol</i>	<i>grac</i>	<i>subc</i>	<i>scol</i>	<i>grac</i>	<i>subc</i>	<i>scol</i>	
Hábito	H	1	6	0	0	3	3	3	2.13 ± 0.80	2.89 ± 0.31	2.83 ± 0.37	**
		2	8	2	2							
		3	9	17	10							
Pubescencia del tallo	PT	1	30	4	0	1	3	3	1.75 ± 0.92	2.76 ± 0.61	3.00 ± 0.00	***
		2	5	2	0							
		3	17	36	15							
Pubescencia de las estípulas	PE	1	20	0	0	2	2	2	1.76 ± 0.71	2.38 ± 0.48	2.07 ± 0.25	***
		2	22	25	14							
		3	8	15	1							
Pubescencia de peciolos	PPc	1	27	1	0	1	3	3	1.77 ± 0.87	2.83 ± 0.43	3.00 ± 0.00	***
		2	10	5	0							
		3	15	36	12							
Presencia de lóbulos	LF	1	28	0	0	1	2	2	1.46 ± 0.50	2.00 ± 0.00	2.00 ± 0.00	***
		2	24	42	15							
Forma lóbulos	FL	1	4	2	0	2	2	2	2.13 ± 0.67	2.00 ± 0.31	2.00 ± 0.00	**
		2	13	38	15							
		3	7	2	0							
Pubescencia pedúnculo de la inflorescencia	PPd	1	42	9	1	1	3	3	1.27 ± 0.63	2.24 ± 0.78	2.86 ± 0.52	***
		2	4	14	0							
		3	5	19	13							
Forma brácteas florales	FBF	1	46	31	0	1	1	2	1.00 ± 0.00	1.09 ± 0.28	2.00 ± 0.00	***
		2	0	3	11							
Forma bractéolas	FB	1	47	34	2	1	1	2	1.00 ± 0.00	1.03 ± 0.17	1.82 ± 0.39	***
		2	0	1	9							
Forma cáliz	FC	1	9	3	0	2	2	3	1.78 ± 0.41	2.00 ± 0.43	2.50 ± 0.50	***
		2	32	27	5							
		3	0	3	5							
Pubescencia cáliz	PC	1	50	40	0	1	1	2	1.00 ± 0.00	1.00 ± 0.00	2.00 ± 0.00	***
		2	0	0	11							
Inserción legumbres	IL	1	16	21	0	1	1	2	1.11 ± 0.31	1.00 ± 0.00	2 ± 0.00	***
		2	2	0	8							

los lobulos son caracteres muy variables que están relacionados con la forma de los foliolos, los cuales son también muy variables en el complejo; *gracile*, en general de foliolos más estrechos, puede o no presentar lóbulos dependiendo de la anchura en la base de sus foliolos, mientras que *subcoriaceum* y *scolecocarpus*, siempre tienen bases lobuladas. Los lóbulos son mayormente redondeados o en ocasiones agudos o subagudos en *gracile* y *subcoriaceum*, y redondeados en *scolecocarpus* (Tabla 2.2).

3.1.2. Caracteres cuantitativos

Los resultados del análisis univariado de los caracteres morfométricos se muestran en la Tabla 2.3 y en la Fig.Supl. 2A. 13 caracteres no mostraron diferencias significativas entre los taxones considerados, por lo que dichas variables fueron excluidas de los análisis multivariantes subsecuentes. 25 de los 38 caracteres morfométricos medidos mostraron diferencias con algún grado de significación entre los taxones. Sin embargo, sólo el carácter longitud de las brácteas pedunculares discriminó a los tres taxones considerados en este estudio, siendo las brácteas de mayor longitud en *scolecocarpus*, intermedias en *subcoriaceum* y de menor longitud en *gracile*.

Cinco caracteres, todos vegetativos, agruparon a los taxones *subcoriaceum* y *scolecocarpus*: longitud del entrenudo, largo de las estípulas, largo del raquis de la hoja, largo de las estipelas y relación largo/ancho del foliolo terminal. No obstante, casi todos se presentan en forma de gradiente cuyos extremos de variación pueden coincidir, siendo *scolecocarpus* la que tiene los mayores promedios, *subcoriaceum* los intermedios y *gracile* los menores. Únicamente la relación largo/ancho del foliolo terminal es en promedio mucho mayor en *gracile* (foliolos lineares o angosto-lanceolados) que en los otros dos taxones.

Once caracteres, dos vegetativos y nueve reproductivos, agruparon a los taxones *gracile* y *subcoriaceum* y los separaron de *scolecocarpus*: ancho de las estípulas, ancho de las estipelas, número de venas de las brácteas pedunculares, largo de las brácteas florales, relación largo/ancho de las brácteas florales, largo de las bractéolas, relación largo/ancho de las bractéolas, número de venas de las bractéolas, largo del diente inferior lateral del cáliz, relación largo diente inferior lateral/largo del tubo del cáliz y ancho de las legumbres. Estos caracteres discriminan más claramente a los taxones, es decir, sus extremos de variación generalmente no coinciden (Apéndice 2D). Los caracteres más

discriminantes son: relación largo/ancho de las brácteas florales y bractéolas, relación largo/diente inferior lateral/largo del tubo del cáliz y ancho de las legumbres, los cuales son comúnmente mayores en *scolecocarpus* y menores en *gracile-subcoriaceum*.

Por último, ocho caracteres morfométricos mostraron diferencias estadísticas significativas, pero de acuerdo a las pruebas de diferenciación de medias se presentan en forma de gradiente o contínuum, cuyos rangos de variación se sobreponen en alguna proporción entre los taxones, por lo que no permiten hacer una discriminación clara. Éstos son: número de venas de las estipulas, largo de la inflorescencia, proporción del raquis en la inflorescencia, distancia desde la base del pedúnculo de las brácteas pedunculares, ancho de las brácteas pedunculares, ancho de las bractéolas, largo de las legumbres y número de semillas por fruto (Tabla 2.3 y Apéndice 2D).

3.2. Análisis estadísticos multivariados

Los resultados del escalamiento bidimensional no métrico (nMDS) y “cluster” se muestran en las Figs. 2.1 y 2.2. Los valores del *stress* indican que el ajuste de los datos al modelo de proximidades representados en las figuras es bueno o excelente. Es decir, que la distancia interindividual estimada en la figura se aproxima a la distancia original (Kruskal, 1964).

Los caracteres vegetativos no evidencian una diferenciación clara entre los taxones, aunque si muestran tendencias (Fig. 2.1). Del análisis se desprende que los caracteres vegetativos cualitativos que más contribuyen a la separación de los individuos en el eje de las abscisas son la pubescencia del tallo y la pubescencia del peciolo dado los altos coeficientes de correlación para dichas variables (0.93 para ambos) con respecto al eje 1. Los individuos con pubescencia escasa o adpresa están representados hacia el lado negativo del eje de las abscisas y los individuos con pubescencia larga y flageliforme hacia el lado positivo (Fig. 2.1A). Como se observa en la figura, existe una tendencia a que los individuos de *gracile* sean glabrescentes o con pubescencia adpresa y los de *subcoriaceum* y *scolecocarpus* posean pubescencia más larga y flexuosa. El análisis *cluster* complementario confirma los resultados del nMDS, con la existencia de dos grupos o *clusters* (Fig. 2.1B).

Tabla 2.3. Promedio \pm desviación estándar, media general, desviación estándar general y covarianza (CV) de los caracteres cuantitativos de los taxones de *M. gracile*. Letras diferentes indican diferencias estadísticas según la prueba de Kruskal-Wallis o Tukey (***) $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; n.s. diferencias no significativas).

Caracter	Código	Valores promedio \pm desviación estándar			Media \pm desv.	CV	P	Prueba
		<i>grac</i>	<i>subc</i>	<i>scol</i>				
Longitud entrenudo (cm)	LET	5.33 \pm 2.55 b	7.41 \pm 3.22 a	8.71 \pm 3.17 a	6.56 \pm 3.15	48.10	***	Tukey
N° venas de las estípulas	NVE	3.93 \pm 0.70 b	4.48 \pm 0.86 ab	5.16 \pm 0.69 a	4.36 \pm 0.88	20.15	**	Kruskal-Wallis
Longitud estípulas (mm)	LE	2.82 \pm 0.94 b	3.82 \pm 0.79 a	3.90 \pm 0.70 a	3.45 \pm 0.97	28.16	***	Kruskal-Wallis
Ancho estípulas (mm)	AE	0.80 \pm 0.25 b	0.93 \pm 0.19 b	1.26 \pm 0.30 a	0.95 \pm 0.29	30.19	***	Kruskal-Wallis
Longitud peciolos (cm)	LP	2.92 \pm 1.50	3.37 \pm 1.30	3.93 \pm 1.58	3.32 \pm 1.50	45.26	n.s.	ANOVA
Longitud raquis hoja (cm)	LR	0.43 \pm 0.24 b	0.63 \pm 0.22 a	0.74 \pm 0.19 a	0.58 \pm 0.25	44.18	**	Tukey
N° venas de las estípulas	NVe	1.03 \pm 0.17	1.00 \pm 0.00	1.00 \pm 0.00	1.01 \pm 0.11	11.25	n.s.	Kruskal-Wallis
Longitud estípulas (mm)	Le	0.97 \pm 0.31 b	1.24 \pm 0.40 a	1.81 \pm 0.51 a	1.20 \pm 0.47	39.16	***	Kruskal-Wallis
Ancho estípulas (mm)	Ae	0.21 \pm 0.05 b	0.23 \pm 0.05 b	0.32 \pm 0.09 a	0.24 \pm 0.07	29.79	***	Kruskal-Wallis
Relación largo/ancho foliolo terminal	L/A FT	10.70 \pm 4.43 a	2.49 \pm 1.24 b	1.65 \pm 0.31 b	5.62 \pm 5.10	90.68	***	Kruskal-Wallis
Longitud de la inflorescencia (cm)	LI	26.87 \pm 11.94 ab	27.87 \pm 10.28 a	19.74 \pm 5.97 b	26.18 \pm 10.87	41.52	*	Kruskal-Wallis
Longitud raquis inflorescencia (cm)	LRqI	8.25 \pm 6.24	6.88 \pm 3.99	5.11 \pm 2.29	7.24 \pm 5.08	70.18	n.s.	Kruskal-Wallis
% del raquis en la inflorescencia	PRqI	29.88 \pm 10.36 a	23.92 \pm 8.69 b	29.40 \pm 14.62 ab	27.43 \pm 10.80	39.37	*	Kruskal-Wallis
N° brácteas pedunculares	NBP	2.29 \pm 1.19	2.68 \pm 1.07	3.09 \pm 1.00	2.54 \pm 1.16	45.77	n.s.	Kruskal-Wallis
Distancia brácteas pedunculares (mm)	DBP	0.74 \pm 0.29 b	0.82 \pm 0.26 ab	1.25 \pm 0.59 a	0.87 \pm 0.41	46.84	**	Kruskal-Wallis
Longitud brácteas pedunculares (mm)	LBP	2.47 \pm 1.23 c	3.39 \pm 0.99 b	5.58 \pm 1.84 a	3.37 \pm 1.67	49.51	***	Kruskal-Wallis
Ancho brácteas pedunculares (mm)	ABP	0.38 \pm 0.12 b	0.42 \pm 0.17 ab	0.53 \pm 0.12 a	0.43 \pm 0.15	36.15	*	Kruskal-Wallis

Nº venas brácteas pedunculares	NVBP	1.81 ± 0.77 b	1.81 ± 0.86 b	2.62 ± 0.84 a	1.97 ± 0.88	44.69	*	Kruskal-Wallis
Longitud brácteas florales (mm)	LB	1.91 ± 0.42 b	2.31 ± 0.67 b	3.56 ± 0.92 a	2.35 ± 0.85	36.06	***	Kruskal-Wallis
Ancho brácteas florales (mm)	AB	0.41 ± 0.08	0.47 ± 0.11	0.45 ± 0.09	0.44 ± 0.10	22.40	n.s.	Kruskal-Wallis
Relación largo/ancho brácteas florales	L/A-B	4.74 ± 1.66 b	5.19 ± 2.36 b	8.00 ± 2.14 a	5.54 ± 2.39	43.06	*	Kruskal-Wallis
Nº venas brácteas florales	NVB	2.32 ± 0.65	2.39 ± 0.59	2.50 ± 0.81	2.38 ± 0.67	28.12	n.s.	Kruskal-Wallis
Longitud bractéolas (mm)	Lb	1.75 ± 0.42 b	2.00 ± 0.46 b	2.78 ± 0.68 a	2.06 ± 0.62	29.93	***	Tukey
Ancho bractéolas (mm)	Ab	0.38 ± 0.09 ab	0.43 ± 0.08 a	0.29 ± 0.08 b	0.39 ± 0.10	25.99	**	Kruskal-Wallis
Relación largo/ancho bractéolas	L/A-b	5.04 ± 1.69 b	4.85 ± 1.43 b	9.83 ± 3.00 a	6.00 ± 2.82	46.96	***	Kruskal-Wallis
Nº venas de las bractéolas	NVb	2.35 ± 0.73 a	2.25 ± 0.60 a	1.56 ± 0.83 b	2.19 ± 0.75	34.18	*	Kruskal-Wallis
Longitud del cáliz (mm)	LC	4.23 ± 0.59	4.17 ± 0.69	4.36 ± 0.76	4.22 ± 0.67	15.78	n.s.	ANOVA
Ancho cáliz (mm)	AC	1.77 ± 0.28	1.80 ± 0.41	1.64 ± 0.22	1.76 ± 0.34	19.18	n.s.	Kruskal-Wallis
Longitud tubo del cáliz (mm)	LTC	2.93 ± 0.49	2.98 ± 0.56	2.65 ± 0.51	2.91 ± 0.53	18.22	n.s.	Kruskal-Wallis
Longitud diente inferior cáliz (mm)	LDLC	1.25 ± 0.22 b	1.25 ± 0.31 b	1.75 ± 0.39 a	1.32 ± 0.33	25.18	***	Kruskal-Wallis
Ancho diente del cáliz (mm)	ADLC	0.64 ± 0.13	0.63 ± 0.19	0.58 ± 0.12	0.63 ± 0.15	24.53	n.s.	Kruskal-Wallis
Relación diente inferior/tubo del cáliz	LDL/LT	0.43 ± 0.08 b	0.42 ± 0.07 b	0.67 ± 0.12 a	0.46 ± 0.12	25.48	***	Kruskal-Wallis
Longitud diente superior cáliz (mm)	LDSC	0.96 ± 0.16	0.93 ± 0.17	1.09 ± 0.21	0.97 ± 0.18	18.72	n.s.	Kruskal-Wallis
Ancho diente superior cáliz (mm)	ADSC	1.16 ± 0.22	1.15 ± 0.32	0.95 ± 0.22	1.12 ± 0.27	24.44	n.s.	Kruskal-Wallis
Longitud legumbres (cm)	LL	5.84 ± 1.06 b	6.76 ± 1.24 a	5.78 ± 0.93 ab	6.20 ± 1.21	19.46	*	Tukey
Ancho legumbres (mm)	AL	2.38 ± 0.35 b	2.33 ± 0.30 b	2.97 ± 0.38 a	2.48 ± 0.42	16.89	***	Tukey
Nº de semillas por fruto	NS	16.18 ± 3.56 ab	18.47 ± 3.16 a	13.00 ± 2.73 b	16.55 ± 3.84	23.20	**	Tukey
Longitud semillas (mm)	LS	2.65 ± 0.44	2.92 ± 0.20	3.17 ± 0.47	2.88 ± 0.38	13.34	n.s.	ANOVA

En relación a los caracteres vegetativos cuantitativos, vemos que el largo de las estipelas, el largo de las estípulas y el ancho de las estipelas están relacionados con el eje 1 y por tanto contribuyen a la distribución de los individuos en esta coordenada (coeficiente de correlación 0.76, 0.62 y 0.43, respectivamente). El resto de los caracteres están relacionados con ambos ejes y sus coeficientes de correlación son los siguientes: largo del raquis de la hoja (0.84), largo del entrenudo (0.70), ancho de las estípulas (0.76), número de venas de las estípulas (0.70) y relación largo/ancho del foliolo terminal (0.68). Tanto el nMDS como el análisis *cluster* muestran una tendencia a la formación de tres grupos morfológicos; no obstante, al existir un contínuum en los valores, se puede decir que estos caracteres no son lo suficientemente informativos para separar los grupos (Fig. 2.1 C y D).

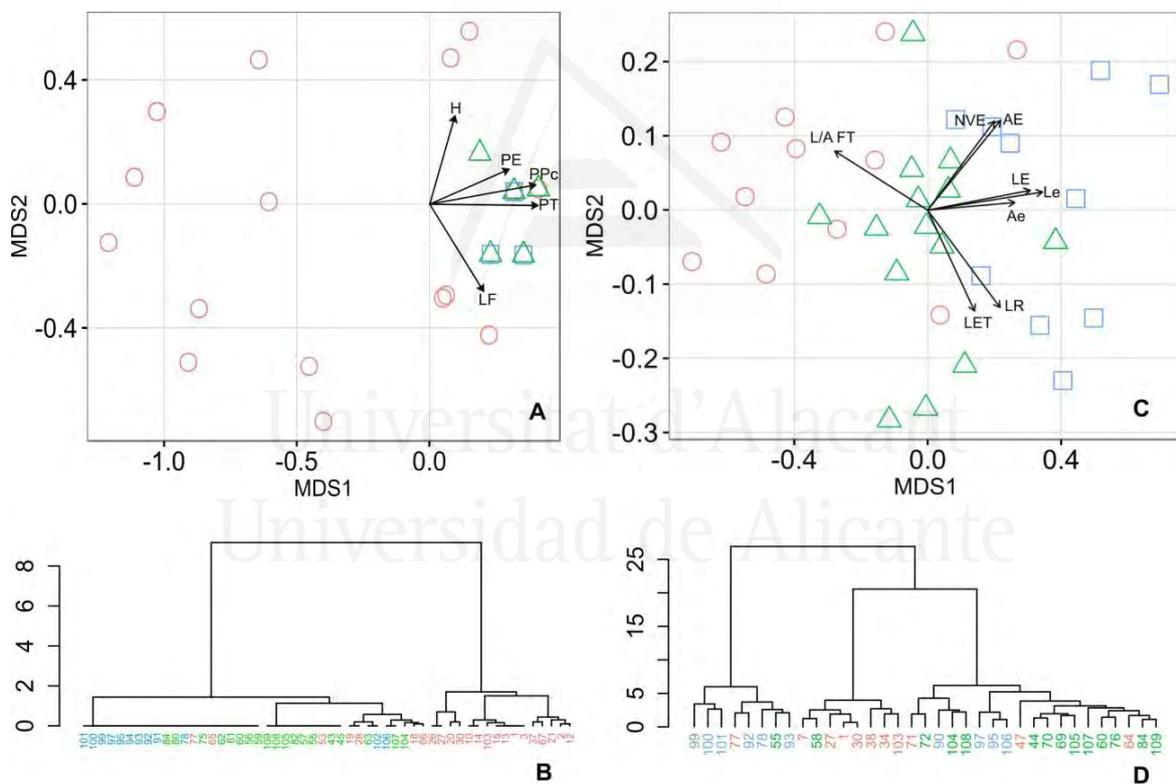


Figura 2.1. Análisis de escalamiento bidimensional no métrico (nMDS) y cluster de caracteres vegetativos: círculos y números rojos (*gracile*), triángulos y números verdes (*subcoriaceum*), cuadrados y números azules (*scoleocarpus*).

Los análisis nMDS y *cluster* de los caracteres medidos en órganos reproductivos muestran una separación más clara de los especímenes en dos grupos: *gracile-subcoriaceum* y *scoleocarpus* (Fig. 2.2). Los caracteres reproductivos cualitativos más

discriminantes y su coeficiente de correlación son: pubescencia del cáliz (0.94), inserción de las legumbres (0.92), forma de las brácteas florales (0.87) y forma de las bractéolas (0.80) (Fig. 2.2 A). Los caracteres reproductivos cuantitativos que más contribuyen a la separación de los grupos y su coeficiente de correlación son: largo del diente inferior lateral del cáliz (0.69), relación largo del diente inferior lateral/largo del tubo del cáliz (0.67), largo de las brácteas florales (0.65), relación largo/ancho de las brácteas florales (0.62), ancho de las legumbres (0.67), número de semillas por legumbre (0.59), largo de las bractéolas (0.58), relación largo/ancho de las bractéolas (0.70), largo de las brácteas pedunculares (0.49), número de venas de las brácteas pedunculares (0.51) y largo de la legumbre (0.51).

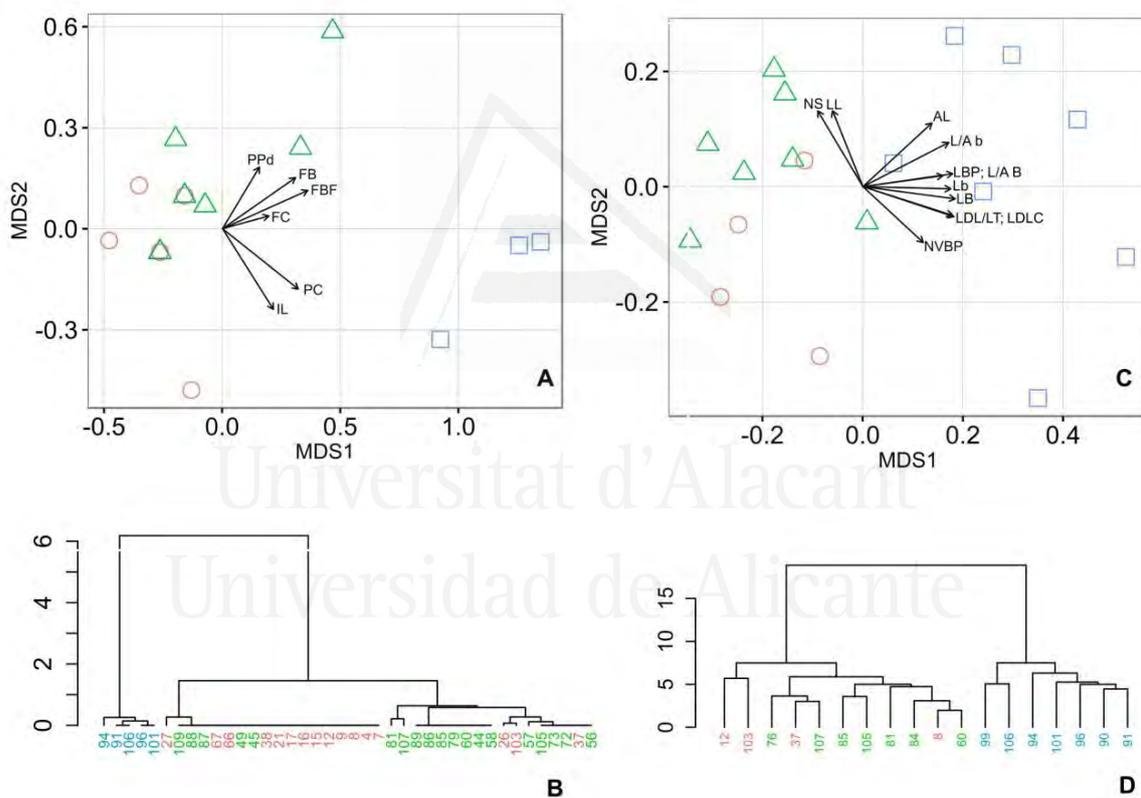


Figura 2.2. Análisis de escalamiento bidimensional no métrico (NMDS) y *cluster* de caracteres reproductivos: círculos y números rojos (*gracile*), triángulos y números verdes (*subcoriaceum*), cuadrados y números azules (*scolecocarpus*).

3.3. Observaciones morfológicas

Hábito: La forma más común es la trepadora voluble, con dominancia del eje principal y presencia de ramas secundarias que se desarrollan a través de toda la longitud

de dicho eje. No obstante, existen plantas postradas volubles, con dominancia de ramas laterales que emergen mayormente de los nudos inferiores del eje principal. El hábito postrado puede presentarse en los taxones *subcoriaceum* y *scolecocarpus*, pero es más común en la variedad *gracile*. En esta variedad también se encuentran con frecuencia plantas de hábito erecto o semi-erecto, con poco desarrollo del eje principal y/o ramas poco volubles. El hábito erecto o semi-erecto nunca se observó en *subcoriaceum* y *scolecocarpus*.

Pubescencia: En el complejo *M. gracile* existe todo un gradiente en relación a la pubescencia de la planta; desde individuos con pubescencia escasa (glabrescentes), con pelos simples cortos y adpresos hasta individuos con pubescencia vellosa-tomentosa, con alta densidad de pelos simples largos, flageliformes no adpresos o patentes, ocurriendo con frecuencia individuos intermedios. No obstante, existe la tendencia de que la mayoría de los individuos de *gracile* son glabrescentes o con pubescencia adpresa (aunque existen individuos con pubescencia flexuosa o intermedia), mientras que los individuos de *subcoriaceum* son mayormente pubescentes o vellosos (aunque también se pueden encontrar con pubescencia escasa, adpresa o intermedia). Los individuos de *scolecocarpus* observados siempre fueron vellosos (pubescencia larga y flexuosa).

Estípulas y estipelas: De forma triangular subulada, más angostas en *gracile* y *subcoriaceum* y más anchas o deltadas en *scolecocarpus*, mayormente con 3-5 nervaduras, glabras en el haz y pubescente por el envés (externamente), aunque en la variedad *gracile* es frecuente que sean glabrescentes. “*In vivo*” las estipulas están oblicuas o patentes al eje del tallo, pero en las muestras secas se observan adpresas al tallo, antrorsas o reflexas. Las estipelas son pequeñas, de forma filiforme (setaceas) a linear-lanceoladas, con cilios cortos, aunque a simple vista se observan glabras.

Foliolos: Los foliolos son muy variables en su forma y lobulación dentro de un mismo taxón, e inclusive, algunas veces en una misma planta, observándose desde formas estrechas como lineares, ensiformes u oblongas hasta lanceoladas u ovadas. Los foliolos pueden ser de contornos enteros o tener uno o dos lobulos redondeados o subagudos, ligeros o profundos ubicados hacia la mitad inferior de la longitud del foliolo, produciéndose en estos casos formas subromboidales o subhastadas. Los foliolos laterales frecuentemente son inequiláteros con un lóbulo más pronunciado hacia el lado externo.

Ápice agudo, atenuado u obtuso. La base puede ser cuneada, obtusa, redondeada, subhastada o truncada, siendo generalmente asimétrica en los foliolos laterales.

La variación de la forma de los foliolos es mayor en los taxones *gracile* y *subcoriaceum*, donde es común observar formas intermedias que dificultan su ubicación en alguno de estos dos grupos de acuerdo únicamente a este carácter. Sin embargo, la relación largo/ancho de los foliolos generalmente es mayor (foliolos más estrechos) en *gracile* y menor (foliolos más anchos) en *subcoriaceum* y *scolecocarpus*.

Inflorescencia: La inflorescencia es un racimo axilar con las flores generalmente concentradas hacia el tercio superior del eje. En la base del pedúnculo está presente un fascículo de bráctas deltoides o linear-subuladas. Aunque las longitudes se solapan entre los taxones, en promedio, en *scolecocarpus* la longitud de la inflorescencia es menor y la longitud de las brácteas pedunculares es mayor.

Brácteas y bractéolas: Casi la totalidad de los especímenes observados de *gracile* y *subcoriaceum* tienen brácteas y bractéolas de forma lanceolada, cortamente subulada; mientras que casi la totalidad de *scolecocarpus* tienen brácteas y bractéolas linear-lanceoladas muy subuladas (Figura 2.3).

Cáliz: *M. gracile* tiene un cáliz gamosépalo con cinco dientes agudos libres más cortos que el tubo del cáliz, los dos superiores deltados, más cortos y anchos que los tres inferiores. Su morfología tiene un valor diagnóstico en el complejo, ya que varía entre los taxones; *gracile* y *subcoriaceum* tienen cáliz tubular-campanulado con los dientes casi siempre la mitad de largo que el tubo o más cortos (relación longitud dientes/longitud tubo: $\frac{1}{2}$ o menor), mientras que *scolecocarpus* tiene el cáliz campanulado-turbinado con los dientes casi siempre más largos que la mitad del tubo (relación longitud dientes/longitud tubo: mayor de $\frac{1}{2}$). El cáliz de *gracile* y *subcoriaceum* tiene pelos simples cortos adpreso-ascendentes (pubescencia estrigosa), mientras que *scolecocarpus* tiene un cáliz piloso o pubescente (pelos de mayor longitud, patente-ascendentes, no adpresos) (Figura 2.3).

Legumbre: Casi la totalidad de los especímenes vistos de *gracile* y *subcoriaceum* tenían las legumbres rectas, patentes o semi-patentes; mientras que en *scolecocarpus* todas se observaron péndulas o colgantes y frecuentemente subfalcadas.



Figura 2.3. Cáliz y bractéolas de los tipos de *Phaseolus gracilis* (A y B, Poeppig s.n.), *Phaseolus longepedunculatus* var. *subcoriaceus* (C y D, Pohl s.n.) y *Phaseolus scolecocarpus* (E y F, Gaumer 924).

3.4. Biogeografía

El rango latitudinal de la muestra de *M. gracile* estudiada se extiende desde los 21° 01' N en el continente (México) y 21° 53' N en las Antillas (Cuba) hasta los 28° 01' S en el norte de Argentina (Figura 2.4). Se observó que existe una correlación entre los taxones identificados, su ubicación geográfica y el tipo de vegetación donde crecen. Los taxones *gracile* y *subcoriaceum* son comunes en los biomas de sabanas neotrópicas; mientras que *scolecocarpus* predomina en los bosques secos estacionales del neotrópico. La variedad *gracile* se distribuye principalmente en Centroamérica, las Antillas y norte de Suramérica, aunque esta forma de crecimiento puede presentarse de forma aislada en Suramérica según las condiciones locales. El morfotipo *gracile* predomina en las sabanas hiperestacionales

con suelos inundados o parcialmente inundados durante la época de lluvias o por desbordamiento de ríos (“bajíos”), en áreas de sabanas con pobre drenaje del suelo (“morichal”) o en suelos muy pobres o degradados con vegetación secundaria, siendo poco común en áreas de bosques secos. De acuerdo a las etiquetas de herbario se encuentra presente en los siguientes tipos de vegetación: Sabana, “Grassland”, “Pine savanna” (sabanas con pinos), “orchard savanna” (sabanas con arbustos dispersos), sabana arbolada, sabana inarbolada, sabana abierta (sin árboles), llano, campo, campo cerrado, cerrado degradado, vereda y chaco.

La variedad *subcoriaceum* se distribuye desde el sur de Centroamérica (Panamá), las Antillas hasta el norte de Argentina en Suramérica. Predomina en las sabanas no inundables o bien drenadas y en las áreas de bosques secos o tropófilos inmersos dentro del paisaje de sabana: sabana, campo, cerrado, transición caatinga-cerrado, bosque seco, bosque de galería. También crece en áreas degradadas con vegetación secundaria.

La subespecie *scolecocarpus* crece desde México y las Antillas hasta la región noreste de Brasil, en áreas de bosques secos estacionales (bosque tropical caducifolio, bosques secos, bosque de galería, “Caatinga”) y en la vegetación sucesional de dichas áreas.

El análisis en un espacio bidimensional (nMDS) de las variables climáticas muestra que los taxones se diferencian en cuanto al clima donde crecen (Fig. 2.5). La forma *subcoriaceum* tiene una distribución más amplia y heterogénea en comparación con *gracile* y *scolecocarpus* que tienen una distribución más compacta. Las variables que contribuyen más a la distribución de los individuos en el espacio bidimensional y su coeficiente de correlación son: en relación con el eje 1, la temperatura promedio del trimestre más frío, BIO 11 (0.94), la temperatura promedio del trimestre más seco, BIO 9 (0.93), la temperatura mínima del mes más frío, BIO 6 (0.89) y la temperatura promedio anual, BIO 1 (0.88); mientras que en relación con el eje 2 las variables que más contribuyen son la precipitación del trimestre más seco, BIO 17 (0.81), la estacionalidad de la precipitación, BIO 15 (0.75), la precipitación del mes más seco, BIO 14 (0.75) y la precipitación anual, BIO 12 (0.66). Así, la variedad *gracile* predomina en climas con temperaturas y precipitaciones altas; mientras que *scolecocarpus* predomina en zonas con menores

precipitaciones y mayor estacionalidad (mayor coeficiente de variación de la precipitación).

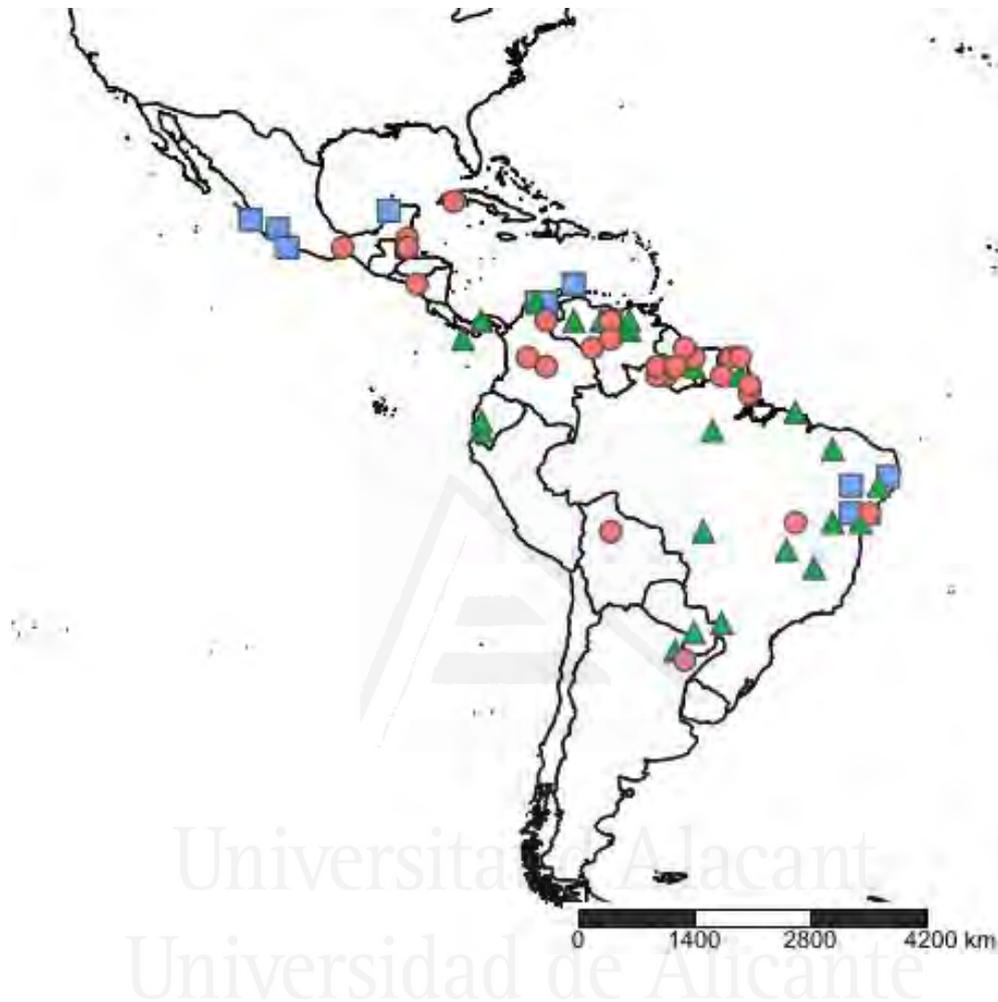


Figura 2.4. Distribución de los taxones de *M. gracile*: círculos rojos (*gracile*), triángulos verdes (*subcoriaceum*) y cuadrados azules (*scoleocarpus*).

3.5. Análisis moleculares

La información sobre el alineamiento y los análisis filogenéticos de cada una de las regiones analizadas y de las matrices combinadas se detalla en la Tabla 2.4. Los árboles estimados a partir de las matrices de cada una de las secuencias independientes (datos particionados) son congruentes en su topología, a excepción de la región plastidial *rpl32*, la cual no fue muy resolutiva para un grupo de especies en el análisis de inferencia bayesiana. Sin embargo, el clado conflictivo tuvo un apoyo del 65 %, lo cual según el criterio de De Queiroz (1993) no se considera restrictivo para impedir la combinación de datos. Por otro

lado, el test de homogeneidad de PAUP* v. 4.0b10 (Swofford 2002) resultó no significativo en ambas matrices de secuencias concatenadas (ADN plastidial y ADN nuclear + plastidial), lo que apoya el análisis combinado de los datos.

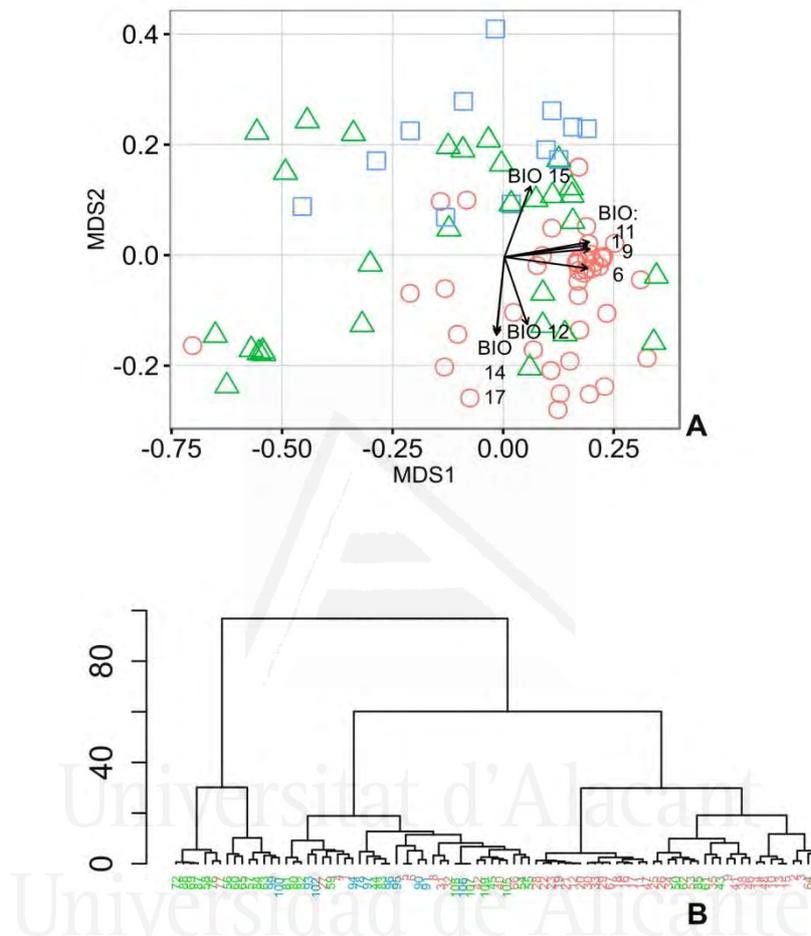


Figura 2.5. Análisis de escalamiento bidimensional no métrico y *cluster* de las variables climáticas donde crece *M. gracile*: círculos y números rojos (*gracile*), triángulos y números verdes (*subcoriaceum*), cuadrados y números azules (*scolecocarpus*).

Debido a que las topologías de los árboles son similares y que el agrupamiento de los taxones son corroborados en los análisis de secuencias particionadas y concatenadas, sólo se muestra el árbol resultante del análisis bayesiano de la matriz de secuencias combinadas de ITS y trnK, ya que considera el mayor número de caracteres y es más informativo (Fig. 2.6). En el árbol se muestran los apoyos del “bootstrap” del análisis de máxima parsimonia (BS) y la probabilidad posterior del análisis bayesiano (PP).

El análisis molecular resolvió al género *Macropodium* como un grupo monofilético con un alto apoyo (BS = 99,07%; PP = 1.00), con cinco clados terminales y una especie independiente, cada uno con apoyos prácticamente del 100%. Las muestras del complejo *M. gracile* formaron dos clados separados: un clado que agrupa a las especies putativas *M. longepedunculatum* y *M. gracile* y que se han definido en este estudio como los taxones *subcoriaceum* y *gracile*; y otro formado por muestras identificadas como *M. longepedunculatum* (putativas), aquí definidas como *scolecocarpus*.

Esta separación en dos grupos genéticos coincide con el estudio morfológico y pueden ser claramente identificados por un grupo de sinapomorfias relacionadas con la pubescencia del cáliz, la forma de las brácteas y bractéolas, largo de los dientes del cáliz, ancho e inserción de las legumbres, longitud de las brácteas pedunculares y ancho de las estipulas, entre otras.

Tabla 2.4. Resultados de los análisis filogenéticos en las regiones individuales (ITS/5.8S, rpl32-trnL y dos secuencias parciales del gen trnK (matK): 3'trnK-matK y matK-5'trnK) y en los datos combinados de las regiones plastidiales (trnK + rpl32-trnL) y nuclear más plastidial (ITS/5.8S + trnK).

Región analizada		ITS/5.8S	rpl32-trnL	3'trnK-matK	matK-5'trnK	trnK + rpl32-trnL	ITS/5.8S + trnK
Número de accesiones		25	17	24	24	16	19
Total de caracteres alineados		682	375	870	1140	2351	2698
Análisis de Parsimonia	Número de caracteres informativos	239	33	57	84	115	222
	Número de árboles retenidos	8	3	4	12	3	1
	Índice de consistencia (CI)	0.800	0.938	0.911	0.924	0.950	0.825
	Índice de retención (RI)	0.899	0.935	0.945	0.966	0.948	0.878
	Longitud de los árboles	400	64	90	118	238	424
Análisis de Inferencia Bayesiana	Modelo de evolución molecular	TrNef+G	TVM	TVM+I	TVM+G	(TVM)+(TVM+I)	(TIM1+G)+(TVM+I)+(TVM+G)

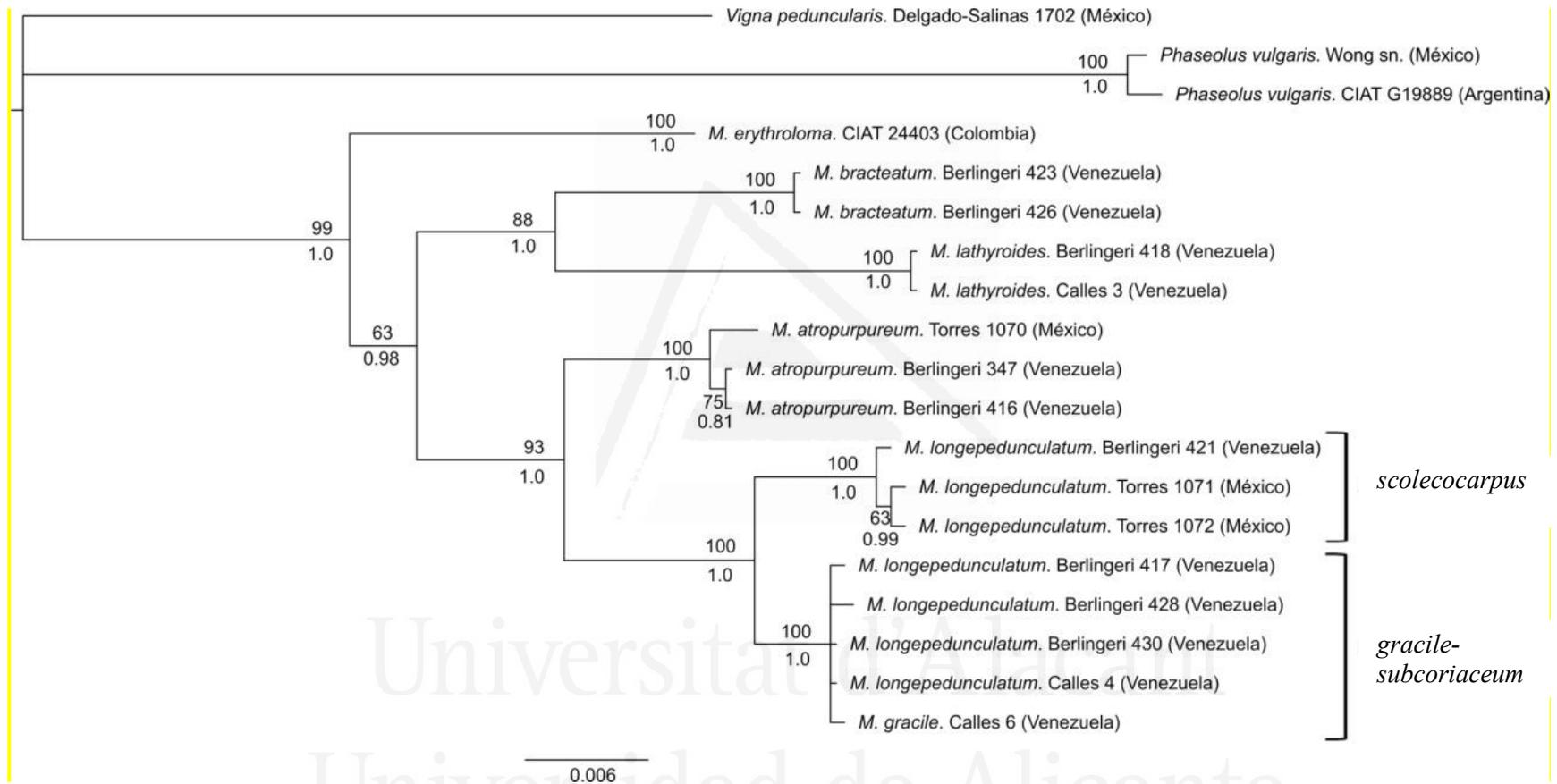


Figura 2.6. Árbol consenso por la regla de la mayoría del 50 % basado en los datos combinados de ITS y trnK. Los números superiores de las ramas muestran los apoyos del *bootstrap* del análisis de máxima parsimonia y los inferiores la probabilidad posterior del análisis bayesiano.

4. Discusión

En este estudio se consideró por primera vez de manera conjunta datos morfológicos, moleculares y biogeográficos para aclarar la identidad taxonómica del complejo de especies *M. gracile*. Inicialmente, se desarrolló una clasificación informal e intuitiva basada en algunos caracteres morfológicos simples (como la forma de los foliolos y las características del cáliz) para asignar cada espécimen a una categoría de dicha clasificación.

Los resultados confirman la separación inicial y explican las dificultades relativas para separar las categorías *gracile* (plantas con foliolos estrechos y habito escaso) y *subcoriaceum* (plantas con foliolos más anchos). De acuerdo a los datos morfológicos, moleculares y biogeográficos se pueden reconocer tres taxones dentro del complejo *M. gracile*; dos de ellos más próximamente relacionados: *gracile* y *subcoriaceum*, entre los cuales existen abundantes individuos intermedios, a veces difíciles de clasificar en una u otra categoría; y un tercer taxon más discreto y diferenciable de los anteriores (*scolecocarpus*). Los caracteres diagnósticos y auxiliares encontrados en este estudio se resumen en la Tabla 2.5.

Entre *gracile* y *subcoriaceum* existe una separación relacionada más con el hábitat o la distribución geográfica que con una diferenciación genética o morfológica, aunque hay unos pocos caracteres vegetativos que tienden a separarlas, como son la forma de los foliolos y la pubescencia. Por otro lado, el taxón definido como *scolecocarpus* se diferencia de los otros dos taxones por un mayor número de atributos genéticos, geográficos y morfológicos (especialmente de caracteres reproductivos).

Tal como se observó en los resultados, los caracteres vegetativos fueron poco consistentes para separar los taxones de este grupo, mientras que los caracteres florales tuvieron un menor coeficiente de variación y una mayor consistencia, por lo que se considera tienen un mayor peso taxonómico para separar los taxones de este grupo. Aunque los patrones de variación de los caracteres reproductivos y vegetativos son específicos de la especie, es una tendencia común que los caracteres florales presenten un menor coeficiente de variación en relación con los caracteres vegetativos (Armbruster *et al.* 1999).

Las diferencias sólo en caracteres menores y la ocurrencia de abundantes individuos intermedios, sugiere que *gracile* y *subcoriaceum* se tratan de formas o variedades de una misma especie, cuya plasticidad le permite variar su forma de crecimiento de acuerdo al ambiente donde se desarrolla. La hipótesis de fenotipos alternativos debido a la plasticidad es corroborada por el hecho de que los morfotipos *gracile* y *subcoriaceum* (especie putativa *M. longepedunculatum*) fueron agrupadas en el mismo clado genético en los análisis de ADN. Espert *et al.* (2007) también encontraron que las muestras de *M. gracile* (origen México) y *M. longepedunculatum* (origen Argentina) siempre aparecían en un grupo monofilético y tenían patrones electroforéticos de proteínas iguales.

Además, en plantas creciendo en invernadero, provenientes de semillas de una sólo planta, se observó variación en la forma de los folíolos de las plantas de la descendencia, siendo algunas de folíolos anchos y otras de folíolos estrechos (datos no publicados), lo que también es una evidencia de que no existe un aislamiento reproductivo entre estos dos morfotipos.

Tabla 2.5. Resumen de los caracteres morfológicos diagnósticos y auxiliares del complejo *Macroptilium gracile*.

Caracter	var. <i>gracile</i>	var. <i>subcoriaceum</i>	subsp. <i>scoleocarpus</i>
Pubescencia del cáliz	Estrigosa	Estrigosa	Pubescente
Relación de la longitud del diente inferior/longitud del tubo del cáliz	< ½ ó ½	< ½ ó ½	> ½
Forma de las brácteas florales y bractéolas	Lanceolada, cortamente subulada	Lanceolada, cortamente subulada	Linear-lanceoladas muy subuladas
Relación longitud/anchura de las brácteas florales y bractéolas	≈ 5	≈ 5	≈ 8-10
Inserción de las legumbres (en seco)	Patentes o semi-patentes	Patentes o semi-patentes	Péndulas
Anchura de las legumbres	(1,75)2,1–2,5(3,0) mm	(1,75)2,1–2,5(3,0) mm	(2,5)2,7–3,3(3,5) mm
Longitud de las brácteas pedunculares	(1)2–4(6) mm	(1)2–4(6) mm	(3,5)4–6,5(9) mm
Anchura de las estipulas	(0,4)0,6–1,0(1,25) mm	(0,4)0,6–1,0(1,25) mm	(1,0)1,0–1,5(2) mm
Relación longitud/anchura de los folíolos	(2,92)8,08–12,86(20,60)	(1,35)1,78–2,75(7,50)	(1,25)1,46–1,77(2,54)
Indumento de la planta	Generalmente glabrescente o con pubescencia adpresa	Generalmente pubescente o vellosa	Pubescente o vellosa

Aunque *gracile* y *subcoriaceum* constituyen formas extremas de una especie muy polimórfica, creemos que merecen reconocimiento taxonómico, porque los caracteres que tienden a diferenciarlas (anchura de los foliolos, pubescencia y hábito, principalmente) están correlacionados con un hábitat y distribución geográfica más o menos definidos (ecotipos). Esta diferenciación de nichos pudiera conducir a un aislamiento reproductivo mediante un proceso evolutivo si los mecanismos que regulan la plasticidad en cualquiera de los fenotipos fueran suprimidos (Schlichting & Smith, 2002).

En el caso de la subespecie *scolecocarpus*, la diferenciación morfológica ocurre principalmente en estructuras reproductivas, siendo caracteres claves la pubescencia del cáliz, la longitud de los dientes del cáliz, la relación longitud /anchura de las brácteas y bractéolas, el ancho y forma de las legumbres. Es importante destacar que el número de caracteres diagnósticos pudiera aumentar si se ampliara el estudio a plantas vivas, ya que en este trabajo sólo se consideraron estados de carácter visibles en muestras de herbario. En este sentido, las publicaciones de los tipos de *Phaseolus scolecocarpus* Piper, *P. savannarum* Britton & Wilson y *P. longipedunculatus* Mart. ex Benth. sugieren diferencias en el tamaño y la morfología de la flor, siendo al parecer las flores de *scolecocarpus* más pequeñas, con el estandarte y las alas más cortas que en *gracile* y *subcoriaceum*.

Torres-Colin (2006) en su revisión del género *Macroptilium* en Mexico, reconoce dos especies en el complejo, *M. gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. y '*M. longipedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb., y menciona que la última se diferencia claramente por tener foliolos oblongos u ovados-elípticos, brácteas pedunculares persistentes, flores rojas y desarrollo de cleistogamia. Sin embargo, la descripción e ilustración de la especie '*M. longipedunculatum*' de su tratamiento coincide más con la descripción de los tipos de *Phaseolus campestris* y *Phaseolus scolecocarpus* (y por tanto con el morfotipo *scolecocarpus* considerado en este estudio) que con la descripción de los tipos de *Phaseolus longipedunculatus* de Bentham (1837, 1859). Relacionado con lo anterior, en la muestra considerada en este estudio, sólo se observó la presencia de anficarpía (frutos cleistogámicos creciendo cerca de las raíces) en algunos especímenes determinados como *scolecocarpus* y en ningún caso en los otros dos taxones.

Pengelly & Eagles (1995) en una colección de 53 accesiones de *M. gracile* (en sentido amplio) evaluadas usando 23 atributos morfológicos y agronómicos, encontraron que se podían separar dos grupos principales de acuerdo a la presencia o no de anficarpia. Aunque los atributos considerados por Pengelly & Eagles (1995) son en su mayoría agronómicos y no coinciden del todo con los considerados en este trabajo, creemos que los grupos anficarpicos corresponden a el morfotipo *scolecocarpus* de nuestro tratamiento. Ellos encontraron una marcada diferencia entre las accesiones anficarpicas y no anficárpicas con respecto a la precipitación del sitio de colección, siendo las accesiones anficárpicas procedentes de regiones con precipitación media anual menor a 1100 mm, mientras que las no anficárpicas de regiones con precipitación media anual mayor de 900 mm. Lo anterior coincide con nuestros resultados siendo que *scolecocarpus* predomina en las zonas con las menores precipitaciones del rango de distribución. La distribución geográfica de los grupos anficárpicas también coincide con la de *scolecocarpus*, ocurriendo principalmente en México, nordeste de Brasil y norte de Colombia y Venezuela. Los grupos anficárpicas también se caracterizaron por tener mayor anchura de los folíolos juveniles, mayor pubescencia de las hojas, menor longitud y mayor anchura de las legumbres, todo lo cual corresponden a caracteres típicos de *scolecocarpus*. El desarrollo de anficarpia en *scolecocarpus* puede considerarse como un mecanismo de adaptación de estas poblaciones para garantizar su supervivencia en ambientes con condiciones desfavorables (Cheplik 1987), debido a las bajas precipitaciones y alta estacionalidad.

En base a los resultados obtenidos, es evidente que el grupo definido aquí como *scolecocarpus* posee suficientes atributos morfológicos, genéticos, geográficos y ecológicos para considerarlo un taxón natural, pero cabe preguntarse si dichas diferencias son suficientes para considerarlo una especie distinta como lo hizo Bentham (1837) con *P. campestris* o Piper (1926) con *P. scolecocarpus*. Si bien los caracteres que lo diferencian son adecuados y también son utilizados para diferenciar otras especies del género, la magnitud de dichas diferencias es evidentemente menor entre los taxones *scolecocarpus* y *gracile-subcoriaceum* que con las demás especies del género, las cuales son más discriminantes. Además, las especies *Phaseolus campestris* y *Phaseolus scolecocarpus* (sinónimos del taxón definido como *scolecocarpus*) a través de su historia taxonómica han sido frecuentemente sinonimizadas o relacionadas como muy próximas a *Macroptilium*

longipedunculatum (Mart. ex Benth.) Urb. y se ha vacilado en su consideración como especies válidas. Es por esta razón, y a falta de realizar una revisión completa del género donde se incluya un mayor número de individuos de todas las especies, que de momento hemos decidido mantener a *scolecocarpus* en una categoría subespecífica de *M. gracile*. No se descarta que en un futuro pudiera considerarse una especie distinta si la revisión completa del género así lo indicara.

Los resultados de este trabajo explican en parte el tratamiento que se le ha dado a las especies del complejo *M. gracile* en las revisiones del género de algunos países. En Mexico, Torres-Colin (2006) consideró dos especies (*M. gracile* y '*M. longipedunculatum*') y acotó que las mismas se podían diferenciar claramente. Esto se debe a que en Mexico muy probablemente sólo crecen la forma extrema *gracile* y el morfotipo *scolecocarpus*, sin que sea común observar individuos intermedios. La ausencia de individuos intermedios puede deberse a diferencias en la distribución geográfica y hábitat de los dos taxones (el primero prefiere las sabanas y el segundo los bosques secos y zonas costeras); a que sea favorecido el crecimiento del morfotipo *gracile* debido a que las sabanas de Centroamérica son hiperestacionales (Pennington *et al.* 2006); o a que existan barreras genéticas entre los dos taxones, es decir, que sean especies distintas.

Por el contrario, en los llanos de Colombia y Venezuela existe una alta variabilidad de formas de crecimiento de *M. gracile*, desde las formas extremas *gracile* y *subcoriaceum*, pasando por muchas formas intermedias que han dado lugar a la publicación de especies como *Phaseolus unilobatus* Pittier y *Phaseolus diversifolius* Pittier (Pittier 1944). Dicha variabilidad podría ser explicada por la diversidad de paisajes geomorfológicos de la región (planicies aluviales inundables y no inundables, planicies eólicas, altiplanicies) que determinan un patrón relativamente complejo de suelos y clima que hacen suponer una alta diversidad β (Huber *et al.* 2006). Además, *gracile* y *subcoriaceum* ocupan la misma biorregión de sabanas y pueden crecer en simpatría.

En la parte norte de Brasil (Amazonia) predominan los individuos con folíolos estrechos, aunque también pueden encontrarse hacia el sur (Barbosa-Fevereiro, 1987). Huber *et al.* (2006) consideran a las sabanas de la región norte de Brasil y oeste de Guyana similares a la de los Llanos, ya que forman un mosaico de planicies aluviales inundables y no inundables. Hacia el sur de Brasil, las sabanas del bioma Cerrado son siempre bien

drenadas y las diferencias en la vegetación se han relacionado más con gradientes de la fertilidad del suelo o con la frecuencia de la quema (Pennington *et al.* 2006). En áreas con suelos muy degradados, con quemas frecuentes, estacionalmente inundados o con mal drenaje se favorece el crecimiento de los morfotipos con foliolos estrechos. Lo anterior puede explicar la predominancia de foliolos estrechos hacia el norte y su ocurrencia dispersa hacia el sur. En cuanto a la revisión del género *Macroptilium* en Brasil, Barbosa-Fevereiro (1987) consideró las formas de hoja estrecha y hoja ancha como una sola especie, por no encontrar otras características, además de la anchura de los foliolos, para separarlas. Sin embargo, la descripción de *M. gracile* de su tratamiento evidencia el sentido amplio e incluyente de todas los morfotipos de crecimiento (*gracile*, *subcoriaceum* y *scolecocarpus*), especialmente en lo que se refiere a la descripción de varios tipos de hábitos, pubescencia, formas de foliolos, pubescencia del cáliz, morfología de los frutos, hábitats y desarrollo de cleistogamia, entre otros. Además, reconoce la necesidad de estudios biosistemáticos para resolver el problema de la variabilidad en el complejo.

En Argentina, Drewes (1997) sólo considera una especie (*M. longepedunculatum*) en su revisión. Esta especie tiene una frecuencia baja y una distribución restringida en el noreste del país, donde crece sobre suelos lateríticos en un clima cálido y húmedo (precipitación entre 1034 y 1341 mm) (Pérez *et al.*, 1999). Estas condiciones propician un crecimiento parecido a el morfotipo *subcoriaceum*, aunque se pueden presentar plantas de foliolos estrechos. Dadas las condiciones ambientales, el morfotipo *scolecocarpus* al parecer no crece en Argentina.

5. Taxonomía

De acuerdo a los resultados de nuestro estudio y a los criterios mencionados en la discusión, consideramos que los taxones del complejo *M. gracile* pertenecen a una sola especie con tres taxones infraespecíficos.

Macroptilium gracile (Poepp. ex Benth.) Urb., Symb. Antill. 9(4): 457. 1928 ≡ *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837 [basion.] Lectótipo (designado en primera instancia como ‘holótipo’ por Barbosa-Fevereiro, 1987: 137): Cuba, Poeppig s.n. (W). Lectótipo (designado aquí en segunda instancia): K000502929!.

Hierba erecta o semierecta, voluble postrada o trepadora. Tallos redondeados, estriados, glabrescentes o con pelos retrorso-adpresos hasta pubescentes o vellosos; entrenudos 1,5–16 cm de largo. Hojas trifolioladas; foliolos 11–94 × 1,75–44 mm (relación largo/ancho 1,25–20,6), lineares, ensiformes, oblongos, linear-lanceolados, lanceolados, ovado-lanceolados, ovados, subromboidales o subhastados, con la base cuneada, obtusa, redondeada o subhastada (generalmente asimétrica en los foliolo's laterales) y el ápice agudo o obtuso; lamina con venación reticulada; glabrescentes, escabridulosos, hirsutas, estrigosa, pubescentes o vellosas en ambas caras, estando los pelos en mayor densidad en la epidermis abaxial; peciolo 0,7–7 cm de largo, glabrescentes, estrigosos (pelos más o menos adpresos y rectos) o pubescentes; raquis 0,1–1 cm de largo, glabrescentes, estringosos o pubescentes; estipulas 1,5–5 × 0,4–2 mm, triangulares (o deltoides), subuladas, glabrescentes o pilosas externamente (cara abaxial) y glabras en la cara interna o adaxial, antrorsas o retrorsas, con 3 a 7 nervaduras (frecuentemente 4 o 5); estipelas 0,5–2,5 × 0,1–0,5 mm, subuladas o linear-lanceoladas, ciliadas. Inflorescencias 10–82 cm de largo; pedúnculos 3,3–47 cm de largo, glabrescentes, estringosos, pubescentes o vellosos, nudos florales comúnmente concentrados en el ápice (raquis 1,5–35 cm de largo); brácteas pedunculares 1,0–9,0 × 0,1–0,75 mm, deltoideo-subuladas o linear-subuladas, con uno a cuatro nervios, pubescentes o ciliadas externamente (cilios largos y cortos), agrupadas en fascículos de 1–5 brácteas, ubicados a 0,25–3 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales 1,0–5 × 0,25–0,75 mm, ovado-lanceoladas, lanceoladas o linear-lanceoladas, corta o largamente subuladas, ciliadas o pubescentes, con uno a tres nervios (generalmente el central más evidente); bractéolas 0,75–4,0 × 0,25–0,5 mm, lanceoladas o linear-lanceoladas, corta o largamente subuladas, ciliadas o pubescentes, con uno a tres nervios (el central más evidente); cáliz 3,0–6,0 × 1,0–2,75 mm, tubular, tubular-campanulado, campanulado, campanulado-turbinado o turbinado, estrigoso o pubescente, tubo 1,75–4,5 mm de largo, dientes del cáliz triangulares, los dos superiores 0,5–1,5 × 0,5–1,75 mm, más cortos y anchos (deltoides), los tres inferiores 0,9–2,5 × 0,4–1,25 mm, más largos y angostos, más cortos, igual o más largos que la mitad de la longitud del tubo; corola de color rosado, rojo o púrpura, a veces blanquecinas; estándarte 10,0–15,75 mm de largo, obovado, reflexo; alas 14,0–25,0 mm de largo, obovadas; quilla 6–12 mm de largo, tubular con la punta en espiral; estilo con una barba escasa justo debajo del estigma; estigma lateral, redondeado; filamento del estambre vexilar ensanchado hacia la base;

ovario linear, puberulento; legumbres 40–90 × 1,75–3,5 mm, patentes, semi-patentes o algo péndulas con respecto al eje de la inflorescencia (vistas en material de herbario), con 8 a 24 semillas; semillas 2,0–3,5 × 1,25–2,5 mm, cuboides, de color marrón o pardusco (a veces crema) moteadas de negro o de color uniforme. Número de cromosomas: $n= 22$ (*M. longepedunculatum*; Maréchal *et al.* 1978; Shanmughasundaram & Subramanian, 1992).

Distribución.— En sabanas y bosques secos estacionales del neotrópico. Vegetación secundaria.

Clave de los taxones subespecíficos de *Macroptilium gracile*

1. Cáliz piloso–pubescente, no estrigoso, campanulado–turbinado, con los dientes casi siempre más largos que la mitad de la longitud del tubo; brácteas y bractéolas linear–lanceoladas a lanceoladas, largamente subuladas; legumbres ligeramente falcadas, de (2,5)2,7–3,3(3,5) mm de ancho (promedio 2,97 mm)

..... 2. *M. gracile* subsp. *scolecocarpus*

1. Cáliz con pubescencia estrigosa, tubular–campanulado, con los dientes generalmente más cortos que la mitad de la longitud del tubo o la mitad; brácteas y bractéolas lanceoladas a ovado–lanceoladas, cortamente subuladas; legumbres rectas, de (1,75)2,1–2,5(3,0) mm de ancho (promedio 2,35 mm) 1. *M. gracile* subsp. *gracile*

1. *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., Symb. Antill. 9(4): 457. 1928 subsp. *gracile* ≡ *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837 [basion.] Lectótipo (designado en primera instancia como ‘holótipo’ por Barbosa-Fereiro, 1987: 137): Cuba, *Poeppig* s.n. (W). Lectótipo (designado aquí en segunda instancia): K 000502929!).

Hierba erecta o semierecta, voluble postrada o trepadora. Plantas glabrescentes, con pelos retrorso-adpresos o vellosas. Foliolos lineares, ensiformes, oblongos, linear-lanceolados, lanceolados, ovado-lanceolados, ovados, subromboidales o subhastados (relación largo/ancho 1,35–20,60); estipulas (0,4)0,6–1,0(1,25) mm de ancho, siempre antrorsas. Inflorescencias (10)19–33(82) cm de largo; brácteas pedunculares (1)2–4(6) mm

de largo, ubicadas a 0,25–1,5 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales (1,0)1,7–2,75(3,5) mm de largo, ovado-lanceoladas o lanceoladas, cortamente subuladas (relación largo/ancho alrededor de 5); bractéolas (0,75)1,5–2,5(3) mm de largo, lanceoladas, cortamente subuladas (relación largo/ancho alrededor de 5); cáliz (3,0)3,5–4,75(6,0) mm de largo, estrigoso, tubo (2,0)2,5–3,5(4,5) mm de largo, dientes superiores (0,5)0,9–1,0(1,5) mm de largo y los inferiores (0,9)1,0–1,5(2,5) mm de largo, generalmente más cortos o igual a la mitad de la longitud del tubo, relación largo diente inferior lateral/largo tubo (0,27)0,37–0,5(0,63); legumbres (40)50–75(90) × (1,75)2,1–2,5(3,0) mm, rectas, patentes o semi-patentes (en material seco).

a. Hierba erecta o semi-erecta, postrada o trepadora; generalmente glabrescente o con pubescencia adpresa; foliolos lineares, ensiformes, oblongos, linear–lanceolados o lanceolados, relación largo/ancho (2,92)8,08–12,86(20,60); predomina en sabanas hiperestacionales inundables o en zonas húmedas y calientes, vegetación secundaria *M. gracile* var. *gracile*

a. Hierba postrada o trepadora; generalmente pubescente o vellosa; foliolos ovados, ovado–lanceolados, subromboidales, subhastados, lanceolados u oblongos, relación largo/ancho (1,35)1,78–2,75(7,50); predomina en las sabanas no inundables o bien drenadas y en los bosques estacionales asociados a dichas sabanas, vegetación secundaria..... *M. gracile* var. *subcoriaceum*

M. gracile* var. *gracile

= *Phaseolus longepedunculatus* var. *angustifolius* Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837, nom. nud. – Síntipos: Brasil, In pascuis herbidis planitierum provinciae Piauiensis, Maio, *Martius* s.n. (M0174109 [foto!]; M0174110 [foto!]; M0174111 [foto!]).

= *Phaseolus savannarum* Britton & P. Wilson. in Mem. Torrey Bot. Club 16(2): 70–71. 1920 – Holótipo: Cuba, Pinar del Rio, Herradura, *Earle* 632 (NY [foto!]).

= *Phaseolus longepedunculatus* var. *linearifolius* Hassl. in Candollea 1: 453. 1923 – Síntipos: Guatemala, *Türckheim* 3573 (herb. Delessert, G); Costa Rica, *Shannon* 6022 (G). No vistos (en préstamo a BAFC, Argentina, desde 1989).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *boliviensis* Hassl. in *Candollea* 1: 453. 1923 – Síntipos: Bolivia, *Steinbach 2046* (posiblemente en BAF, BREM, MVM; no vistos).

= *Phaseolus unilobatus* Pittier, Bol. Tecn. Minist. Agric. 5: 55. 1944 – Holótipo: Monagas, Maturín, *Pittier 14352* (VEN48769!).

M. gracile var. ***subcoriaceum*** (Benth.) Berlingeri & M.B. Crespo, **comb. nov.** ≡ *Phaseolus longepedunculatus* var. *subcoriaceus* Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837 [basion.] – Lectótipo (designado aquí): Brasil, Ad Ribeirao Catinga, *Pohl* s.n. (K 000189691!); Isolectótipos: W 0045835 [foto!], NY (no visto).

= *Phaseolus longepedunculatus* Mart. ex Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837 ≡ *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., *Symb. Antill.* 9(4): 457. 1928 ≡ *Phaseolus longepedunculatus* var. *latifolius* Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837, nom. nud. – Holótipo: Brasil, In sylvis Catingas ad Joazeiro provinciae Bahia, *Martius* s.n. (M barcode 0174112 [foto]!).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *typicus* Hassl. in *Candollea* 1: 452. 1923, nom. inval. pro parte (excl. ‘Colombia: Santa Marta, Smith 287’).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *glabratus* Hassl. in *Candollea* 1: 452. 1923 – Lectótipo (designado por L. Torres-Colín, 2006: 149): Paraguay, Hassler 6197 (K!); Isolectótipos: *Hassler 6054* (K!), Surinam: *Hostmann 4* (K!).

= *Macroptilium domingense* Urb. in *Ark. Bot.* 22A(8): 51-52. 1928 – Holótipo: Haiti, *Ekman 9401* (S No R-9483 [foto]!).

= *Phaseolus diversifolius* Pittier, Bol. Tecn. Minist. Agric. 5:56. 1944, nom. illeg., non Pers., *Syn. Pl.* 2(2): 296 (1807) – Holótipo: Anzoategui, Guaraguara, cerca de Santamé, *Pittier 14302* (VEN 198640!).

2. ***Macroptilium gracile*** subsp. ***scolecocarpus*** (Piper) Berlingeri & M.B. Crespo, **comb. nov.** ≡ *Phaseolus scolecocarpus* Piper in *Contr. U.S. Natl. Herb.* 22(9): 681. 1926 [basion.] – Holótipo: Mexico, Yucatán, Izamal, *Gaumer 924* (F 37272: no visto). Isótipos: K 000478491!; MO, GH, NY, US (no vistos).

= *Phaseolus campestris* Mart. ex Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837, non Mart. ex Benth. 1859 – Holótipo: Brasil, in pascuis ad flumen San Francisco, prope Joazeiro provinciae Piauí, *Martius* s.n. (M 0174108 [foto!]).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *typicus* Hassl. *Candollea* 1: 452. 1923, nom. inval. pro parte (Colombia, Santa Marta, *Smith* 287 (K!)).

Hierba voluble postrada o trepadora. Plantas pubescentes o vellosas. Foliolos ovado-lanceolados, ovados, subromboidales o subhastados, relación largo/ancho (1,25)1,46–1,77(2,54); estipulas (1,0)1,0–1,5(2) mm de ancho, frecuentemente retrorsas o antrorsas o retrorsas. Inflorescencias (10,5)13,38–24,75(30) cm de largo; brácteas pedunculares (3,5)4–6,5(9) mm de largo, ubicadas a 0,75–3 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales (2,0)2,9–4,0(5) mm de largo, linear-lanceoladas o lanceoladas, largamente subuladas (relación largo/ancho alrededor de 8); bractéolas (1,75)2,25–3,0(4,0) mm de largo, linear-lanceoladas a lanceoladas, siempre largamente subuladas (relación largo/ancho alrededor de 10); cáliz (3,0)3,75–5,0(5,5) mm de largo, pubescente, tubo (1,75)2,3–3,0(3,5) mm de largo, dientes superiores (0,75)1,0–1,25(1,5) mm de largo y los inferiores (1,25)1,5–2,0(2,5) mm de largo, generalmente más largos que la mitad de la longitud del tubo, relación largo diente inferior lateral/largo tubo (0,43)0,67–0,74(0,83); legumbres (43)52–62(72) × (2,5)2,7–3,3(3,5) mm, rectas a ligeramente falcadas, algo péndulas con respecto al eje de la inflorescencia (vistas en material de herbario).

Observaciones: La mayoría de las muestras fueron vistas en seco por lo que algunas características, tales como el tamaño, forma y color de las piezas florales y el número cromosómico, fueron tomadas de las descripciones originales, así como de la revisión de literatura confiable. La información sobre el hábitat fue tomada de la información registrada en la etiqueta del pliego y complementada con la revisión de literatura.

6. Referencias bibliográficas

Armbruster, W.S., V. Di Stilio, J. Tuxill, T.C. Flores & J. Velásquez Runk. 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany* 86(1): 39–55.

Aymard, G. 1999. *Macroptilium* (Benth.) Urb. In: J.A. Steyermark, P.E. Berry & B.K. Holst (eds). *Flora of the Venezuelan Guayana* 5: 353-355.

Barbosa-Fevereiro, V.P. 1987. *Macroptilium* (Benth.) Urban do Brasil (Leguminosae–Faboideae–Phaseoleae–Phaseolinae). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 28: 109-180.

Bentham, G. 1837. *Phaseolus* Linn. *Commentationes de Leguminosarum Generibus* 77: 72-78.

Bentham, G. 1840. De Leguminosarum generibus commentationes. *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte* 2: 61-142.

Bentham, G. 1859. Leguminosae. In: K.F.P. von Martius. *Flora Brasiliensis* vol 15, part 1, Lipsiae.

Beyra, A. & G. Reyes. 2005. El género *Macroptilium* (Benth.) Urb. (Leguminosae) en Cuba. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62(2): 181-190.

Borhidi, A. & R.A. Herrera. 1977. Génesis, características, y clasificación de los ecosistemas de sabana de Cuba. *Ciencias Biológicas* 1: 115-130.

Cheplik, G.P. 1987. The ecology of amphicarpic plants. *Trends Ecol. Evol.* 2(4): 97-101.

Darriba, D., G.L. Taboada, R. Doallo & D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.

De Queiroz, A. 1993. For Consensus (Sometimes). *Systematic Biology* 42(3): 368-372.

Doyle, J.J. & J.L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.

Drewes, S. 1997. El género *Macroptilium* (Fabaceae) en la flora Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 32(3-4): 195-216.

Espert, S.M., S.I. Drewes & A.D. Burghardt. 2007. Phylogeny of *Macroptilium* (Leguminosae): morphological, biochemical and molecular evidence. *Cladistics* 23: 119-129.

Farruggia, F.T. 2008. A floristic description of a neotropical coastal savanna in Belize. *Caribbean Journal of Science* 44(1): 53-69.

Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-874.

Hassler, E. 1923. Revisio specierum austro-americanarum generis *Phaseoli* L. *Candollea* 1:417-472.

Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Huber, O. & R. Riina (eds) 1997. *Glosario fitoecológico de las Américas, vol.1, América del Sur: países hispanoparlantes*. Caracas: Ediciones Tamandúa.

Huber, O. & R. Riina (eds) 2003. *Glosario fitoecológico de las Américas, vol. 2, Mexico, América Central e Islas del Caribe: países hispanoparlantes*. Paris: Ediciones Tamandúa.

Huber, O., R. Duno de Stefano, G. Aymard & R. Riina. 2006. Flora and vegetation of the Venezuelan Llanos: a review. Pp. 95--120 in: Pennington, R.T. *et al.* (eds.), *Neotropical savannas and seasonally dry forest: Plant diversity, biogeography, and conservation*. The Systematics Association Special Volume Series 69. Florida: CRC Press.

Kruskal, J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29:1-27.

Kruskal, W.H. & W.A. Wallis. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47(260): 583-621.

Lackey, J. & W.G. D'Arcy. 1980. *Macroptilium*. In: R. Woodson, Jr. & R. Schery (eds). *Flora of Panama*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67(3): 724-728.

López-Olmedo, L.I., E.A. Pérez-García & J.A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana* 77: 41-67.

Maréchal, R., J. Mascherpa & F. Stanier. 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.

McCune, B. & J.B. Grace. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.

Miranda, F. & E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetacion de Mexico y su clasificacion. Chapingo: Colegio de Postgraduados.

Oksanen, J., F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens & H. Wagner. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-3. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Pearson, K. 1900. On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Philosophical Magazine* 50: 157-175.

Pengelly, B.B. & D.A. Eagles. 1995. Geographical distribution and diversity in a collection of the tropical legume *Macroptilium gracile* (Poeppig ex Benth) Urban. *Australian Journal of Agricultural Research* 46:569-580.

Pennington, R.T., G.P. Lewis & J.A. Ratter (eds.) 2006. Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography, and conservation. The Systematics Association Special Volume Series 69. Florida: CRC Press.

Pérez, S.M., M.C. Camardelli, F. Juárez, A.R. Bianchi & R. Neumann. 1999. Geographic distribution of *Macroptilium* species in Argentina. *Tropical Grasslands* 33: 22-33.

Piper, C.V. 1926. Studies in American Phaseolineae. Contributions from the United States National Herbarium. 22(9): 663-701.

Pirie, M. 2015. Phylogenies from concatenated data: Is the end nigh? *Taxon*. DOI <http://dx.doi.org/10.12705/643.1>

Pittier, H. 1944. Leguminosas de Venezuela, I. Papilionáceas. *Boletín Técnico* No. 5. Ministerio de Agricultura y Cría, Servicio Botánico. Caracas: Editorial Elite.

Rambaut, A. 2012. FigTree version 1.4.0. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D.I. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard & J.P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61(3):539-542.

Schlichting, C. & H. Smith. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology* 16: 189–211.

Shaw, J., E.B. Lickey, E.E. Schilling & R.L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94(3):275-288.

Suzuki, R. & H. Shimodaira. 2015. Package ‘pvclust’ version 2.0-0: Hierarchical Clustering with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling. URL <http://www.sigmath.es.osaka-u.ac.jp/shimo-lab/prog/pvclust/>.

Swofford, D.L. 2002. PAUP version 4.0b10 for Macintosh. Sunderland, MA. Sinauer Associates.

Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski & S. Kumar. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.

Torres-Colín, M.L. 2006. Revisión taxonómica del género *Macroptilium* (Benth.) Urb. (Leguminosae) en México y Centroamérica. Tesis Maestra en Ciencias (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 171 p.

Torres-Colín, L. & A. Delgado-Salinas. 2001. *Macroptilium* (Benth.) Urb. In: Stevens, W. D., C. Ulloa, A. Pool y O. M. Montiel (eds.). *Flora de Nicaragua. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85:1032-1034.

Urban, I. 1928a. *Plantae cubensis novae vel rariores a clo. Er. L. Ekman lectae. IV. Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis* 9(4): 433-458. Berlin.

Urban, I. 1928b. *Plantae haitienses et domingenses. Arkiv för Botanik* 22A(8): 51.

Verdcourt, B. 1970. *Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the Flora of the Tropical East Africa: IV. Kew Bulletin* 24(3): 507 – 569.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 3

Revisión del género Phaseolus L. (Fabaceae) en Venezuela



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1. Introducción

La taxonomía del género *Phaseolus*, históricamente ha sido muy controversial (Bentham, 1837, 1859, 1865; Piper, 1926), ya que incluía un gran número de especies con relaciones poco claras. No obstante, varias de las secciones en las que inicialmente se había dividido fueron posteriormente elevadas al rango genérico o transferidas a *Vigna* (Verdcourt, 1970; Maréchal *et al.*, 1978; Lackey, 1983). En su circunscripción moderna, *Phaseolus* se considera como un género estrictamente neotropical, caracterizado por tener tricomas uncinados, estilo y quilla estrechamente espiralados, inflorescencias sin nectarios extraflorales y brácteas florales persistentes (Maréchal *et al.*, 1978; Lackey, 1983). La monofilia de *Phaseolus* también queda apoyada por los estudios filogenéticos moleculares realizados en las últimas décadas (Delgado-Salinas *et al.*, 1993, 1999, 2006).

En las revisiones más recientes del género, se citan alrededor de 70 especies nativas de América tropical (Freitag & Debouck, 2002; Delgado-Salinas *et al.*, 2006), de las cuales cinco han sido domesticadas. En el Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008) se citan ocho especies de *Phaseolus*: *P. aborigineus* Burkart, *P. erythroloma* Benth., *P. lunatus* L., *P. pilosus* Kunth, *P. speciosus* Kunth, *P. tuerckheimii* Donn. Sm., *P. unilobatus* Pittier y *P. vulgaris* L. No obstante, *P. erythroloma*, *P. pilosus* y *P. speciosus*, quedan en la sinonimia de las especies *Macroptilium erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb., *Vigna lasiocarpa* (Mart. ex Benth.) Verdc. y *Vigna speciosa* (Kunth) Verdc., respectivamente.

Phaseolus unilobatus fue publicada como una especie nueva por Pittier (1944) a partir de una muestra procedente del estado Monagas; sin embargo, su estatus taxonómico ha sido resuelto como un sinónimo de *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. (Berlingeri *et al.*, en prep.).

La presencia de *P. tuerckheimii* en Venezuela es dudosa, ya que aunque Hokche *et al.* (2008) la citan para los estados Monagas y Táchira, Delgado-Salinas *et al.* (2006) restringen su rango de distribución a México y Centroamérica.

Phaseolus aborigineus Burkart es el basiónimo de *Phaseolus vulgaris* L. var. *aborigineus* (Burkart) Baudet, considerada la forma silvestre de *P. vulgaris* (Baudet,

1977). Su presencia en Venezuela se cita en los estados Lara, Mérida, Portuguesa, Táchira y Trujillo, aunque no se aportan datos de colección (Berglund-Brücher & Brücher, 1976).

En cuanto a *P. lunatus*, Piper (1926) y Pittier (1944) señalan su presencia en estado silvestre; sin embargo, Steyermark *et al.* (1995-2005) y Duno *et al.* (2007) la citan como cultivada y escapada de cultivo.

Debido a la importancia económica del género *Phaseolus* y en virtud de que la definición taxonómica y distribución de las especies venezolanas es incierta; en este trabajo se realizó una revisión del género para el país. Esto con el fin de determinar el número de especies de *Phaseolus* presentes en Venezuela, así como establecer su estatus taxonómico y una clave de caracteres morfológicos que permita su identificación.

2. Materiales y métodos

Se realizó un reconocimiento taxonómico preliminar del género *Phaseolus* en Venezuela, por medio de la revisión de muestras de herbarios (acrónimos de acuerdo con Thiers, 2017) nacionales (VEN, MYF, UCOB, PORT, MER, MERC, MERF, MY, IRBR, HERZU y UOJ) e internacionales (MO, U, US), datos de pasaporte de los principales bancos de germoplasma (CIAT, USDA) y literatura relevante, tales como publicaciones de floras e informes de colectas, entre otras (Berglund-Brücher & Brücher, 1974; Berglund-Brücher & Brücher, 1976; Debouck, 1988; Debouck *et al.*, 1993; González *et al.*, 2004). Con la información recopilada se creó una base de datos haciendo uso del programa Excel.

Con el fin de hacer nuevas colectas de *Phaseolus*, se realizaron mapas temáticos para definir las áreas de distribución potencial. Para ello se usaron las cartas de vegetación del Instituto Venezolano de Cartografía Simón Bolívar, del Ministerio del Ambiente de Venezuela, a escala 1:250.000, a las cuales se les superpusieron los sitios de ocurrencia de las especies por medio del sistema de información geográfica ArcGIS. La definición de los itinerarios de colecta y la época de muestreo se complementó con la consulta a especialistas del INIA Venezuela.

El estudio se profundizó colectando muestras *de novo* en campo, para lo cual se seleccionaron las áreas coincidentes con los hábitats ecológicos de las especies (de acuerdo a lo explicado anteriormente). Las expediciones se dirigieron a las zonas de menor

intervención y con poblaciones rurales. En los casos en que fue posible, se acordó la participación de conocedores locales en los recorridos.

Durante las exploraciones de campo, se colectaron ejemplares de herbario por duplicado, los cuales fueron preservados y depositados en el herbario de la Universidad de Alicante (ABH). Además, cuando fue posible, se colectaron semillas viables para ser plantadas en ensayos experimentales y se fijaron muestras de hojas jóvenes en gel de sílice.

El registro de los datos morfológicos se realizó directamente en el campo, en las muestras de herbarios y en material vivo cultivado en las instalaciones del Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales (dCARN) de la Universidad de Alicante, con un diseño de repeticiones simples. Se tomaron en cuenta los caracteres morfológicos que mostraron tener valor diagnóstico en estudios anteriores y los descriptores recomendados por el IBPGR (1982, 2001) para *Phaseolus*.

La identificación taxonómica de las especies se realizó a través de comparaciones con los especímenes tipo de los herbarios mencionados, las descripciones originales de las especies y las claves taxonómicas de revisiones del género para otros países (Lackey & D'Arcy, 1980; Freytag & Debouck, 2002).

3. Tratamiento taxonómico

Phaseolus L. Sp. Pl.: 723. 1753

Especie tipo: *Phaseolus vulgaris* L.

Volubles trepadoras; tallo cilíndrico, usualmente con tricomas protectores simples y uncinados; estipulas triangulares, nervadas, no prolongadas por debajo de la inserción, glabras o pubescentes en la cara externa; hojas pinnati-trifolioladas; pecíolo y raquis estriado o canaliculado, con pelos simples rectos y uncinados; estipelas lanceoladas, nervadas, glabras o ciliadas; foliolos ovados a ampliamente ovados (los laterales inequiláteros). Inflorescencia en pseudoracimo o panícula; pedúnculo y raquis canaliculado, con pelos simples y uncinados o sólo uncinados, nudos del raquis no hinchados, sin glándulas extraflorales; bráctea peduncular pequeña, lanceolada, generalmente una en la base del pedúnculo; brácteas primarias (del nudo) y secundarias (florales o pedicelares) persistentes; pedicelo usualmente más largo que el cáliz, cubierto

de pelos simples y uncinados o sólo uncinados; bractéolas ampliamente ovadas o lanceoladas, más largas o más cortas que el cáliz, persistentes al menos hasta la antesis; cáliz campanulado, bilabiado, pubescente externamente (con tricomas simples y uncinados); corola de color violeta, verdosa o blanca; estandarte con uña y lámina diferenciadas y dos aurículas basales, simétrico, emarginado, reflexo, con engrosamiento en el punto de inflexión; alas extendidas hacia delante, base de la uña y espolón adheridas al tubo estaminal y la quilla, respectivamente, lámina obovada u orbicular; quilla con la punta en espiral (1,5 a 2 vueltas); estambres 10, diadelfos, el vexilar con un apéndice o giba próxima a la base; disco nectarífero dentado en la base del ovario; estilo ensanchado y espiralado (1,5 a 2 vueltas) en la parte distal, con barba de pelos debajo del estigma; estigma lateral introrso, subterminal o terminal. Legumbre recta, ligeramente curva o falcada, no septada, pico presente, recto o curvado; semillas cuboides, ovales o angulosas, de color base variable (usualmente gris, crema o pardas) con patrones punteados, estriados o poligonales o de colores variados uniformes; germinación epígea. **Número cromosómico básico:** $x = 11$ (Mercado-Ruaro & Delgado-Salinas, 2000); $2n = 22$ (Maréchal *et al.*, 1978)

Distribución. El género *Phaseolus* comprende alrededor de 70 especies (Freitag & Debouck, 2002; Delgado-Salinas *et al.*, 2006) distribuidas en las áreas tropicales y subtropicales de América, estando el centro de mayor diversidad en las tierras altas del centro y sur de México. En Venezuela crecen tres especies: *P. lunatus* y *P. vulgaris* en estado silvestre, cultivado y sus respectivos complejos maleza-cultivo; y *P. dumosus*, naturalizada y correspondiente a la forma cultivada o escapada de cultivo. Además, de estas especies también se puede encontrar cultivada *Phaseolus coccineus* L., Sp. Pl. 2:724, 1753. Se distingue por sus flores de color rojo, estigma terminal y germinación hipogea. De forma natural se distribuye en las tierras altas de Centroamérica (México, Guatemala y Honduras). En Venezuela sólo se encontró una muestra de una planta cultivada en un patio casero, en el Distrito Federal.

3.1. Clave para las especies de *Phaseolus* de Venezuela

1. Bractéolas 1,5–3 × 0,75–1,5 mm, lanceoladas, más pequeñas que el cáliz. Legumbres cortas (40–55 × 9–14 mm), falcadas **1. *P. lunatus***

1. Bractéolas mayores, más largas que el cáliz. Legumbres largas (64–104 × 4–22 mm), rectas o ligeramente curvas 2

2. Bractéolas 6,5–7,5 × 4–6,25 (6,5) mm, ovadas o ampliamente ovadas. Legumbres delgadas (67–91 × 4–8,1 mm) **2. *P. vulgaris***

2. Bractéolas 5,5–8 × 1,25–1,75 mm, lanceoladas. Legumbres anchas (64–104 × 10–22 mm) **3. *P. dumosus***

Phaseolus lunatus L., Sp. Pl. 2: 724. 1753 – Neótipo (designado por Westphal, 1974: 146): Material cultivado de semillas procedentes de Etiopía, “*Phaseolus lunatus* cv. *lunatus*”, Westphal 8622 (WAG 0003778 [foto!]).

= *Phaseolus xuanzei* Zuccagni, Cent. Observ. Bot. I, No. A. 1806 – Holótipo: Venezuela, Caracas, num. 260 (K000502933 [foto!]).

= *Phaseolus puberulus* Kunth, Nov. Gen. Sp. 6: 451. 1823 – Holótipo: Venezuela, Caracas, Bonpland & von Humboldt 695 (P 00660141 [foto!]).

= *Phaseolus falcatus* Benth. ex Hemsl., Biol. Cent.-Amer., Bot., 1(4): 304. 1880 – Síntipo: Mexico, Coulter 576 (GH 00064088 [foto!]).

= *Phaseolus viridis* Piper in Contr. U.S. Natl. Herb. 22(9): 693. 1926 – Síntipo: Guatemala, Alta Verapaz, von Tuerckheim II 897 [Smith 8510] (US 00698661 [foto!]).

= *Phaseolus lunatus* L. var. *silvester* Baudet in Bull. Soc. Bot. Belgique 110(1-2): 71. 1977 – Holótipo: planta cultivada en invernadero en Gembloux, bajo el número de introducción 516, Le Marchand & Maréchal 2499 (BR 839814 [foto!]).

Ilustración: Fig. 3.1

Planta voluble trepadora; tallo cilíndrico, estriado, con tricomas simples (pilosos) y uncinados en densidad variable; entrenudos 8,5–18,5 cm de largo; estipulas 2–3 × 1–2,5 mm, triangulares, frecuentemente reflexas, con 3–6 nervaduras, glabra internamente y

pubescente (pelos simples) en la cara externa; hojas 11–23 cm de largo, pinnatitri-
folioladas; pecíolo 3–9 cm de largo, estriado-canaliculado, con tricomas simples y
uncinados; raquis 1–4 cm de largo, estriado-canaliculado, con pelos simples y uncinados;
pulvinulo 3–5 mm de largo, estriado, cubierto de pelos simples (en mayor densidad hacia
la cara adaxial) y uncinados; estipelas 1–2,5 × 0,5–1 mm, lanceoladas, glabras o ciliadas
(principalmente hacia los bordes), frecuentemente con glándulas nectaríferas en el envés,
con dos o tres nervaduras; foliolos 45–105 × 40–96 mm, ampliamente ovados (los laterales
inequiláteros), con ápice agudo o atenuado, apiculado, y la base redondeada a truncada,
membranácea, epidermis adaxial con tricomas simples y uncinados en baja densidad;
epidermis abaxial con tricomas simples principalmente sobre los nervios y uncinados en
alta densidad sobre la lámina. Inflorescencia en panículas axilares con ejes secundarios
comprimidos, erectas, de 2–32 cm de largo, con 4–25 (o más) nudos floríferos, y dos a
ocho flores por nudo que se desarrollan de abajo hacia arriba; pedúnculo 1–10,5 cm de
largo, estriado-canaliculado, cubierto de pelos simples y uncinados en densidad variable;
bráctea peduncular 1–2 × 0,5 mm, lanceolada, pubescente externamente; raquis 6–24 cm
de largo, canaliculado, igualmente cubierto de pelos simples y uncinados; brácteas
primarias o del nudo 1,5–2 × 0,5–0,75 mm, triangular-lanceolada, glabra en la cara interna
y con pelos simples en la cara externa, con 1–3 nervios (el central más largo y evidente);
brácteas secundarias o pedicelares 1–1,5 × 0,5–0,6 mm, lanceoladas a ovadas, hialinas, con
tricomas simples en la cara externa y glabras en la cara interna, con 3–4 nervios (uno
central más evidente); pedicelo 5–7,5 × 0,4–0,6 mm, cubierto de pelos simples y
uncinados; bractéolas 1,5–3 × 0,75–1,5 mm, de la misma longitud o ligeramente más
cortas que el tubo del cáliz, lanceoladas, glabras internamente y con pelos simples
externamente, con 3 nervios principales, comúnmente con glándulas nectaríferas en los
bordes laterales (resupinados). Botón floral 5–6 × 5–6 mm, curvado en ángulo recto, con
tricomas protectores simples externamente, en especial hacia el ápice; cáliz 2–3 × 2,5–4,5
mm, campanulado, bilabiado, con tricomas simples y uncinados externamente; tubo 2–2,5
mm de largo, dientes superiores 0,25–1 × 1,25–2 mm, unidos, redondeados, formando un
lóbulo emarginado mucho más corto que los dientes inferiores, ciliados; dientes inferiores
0,75–1 × 1,5 mm, triangulares, agudos, siendo el central ligeramente más largo, ciliados;
estandarte 6,5–8 × 7,5–9 mm, con uña (1–1,25 × 0,6–1,25 mm) y lámina bien
diferenciadas, aurículas evidentes, reflexo, de color verdoso con tintes púrpura o lila,

lámina subcuadrada o superobovada, emarginada, cuculada y con bordes laterales resupinados; alas 9–11,5 × 4–5 mm, de color lila, extendidas hacia delante, uña 2,5–3 × 0,5–0,75 mm, blanquecina, adherida en la base al tubo estaminal, lámina 6,5–8,5 × 4–5 mm, obovada, con espolón redondeado de c. 1 mm, ligeramente unido a la quilla; quilla 4,5 × 4 mm, punta en espiral (1,75 vueltas de 2,5 mm de diámetro), verdosa con tintes púrpura o lila, uña 2,5 × 0,6 mm; estambre vexilar con giba basal de c. 0,5–0,75 mm de ancho a 0,75–1 mm de la base; ovario 4–4,5 × 1,25–1,5 mm, pubescente, con disco nectarífero dentado de c. 0,5 mm de alto en la base; estilo con escasos pelos dispersos hacia el extremo distal (espiralado) y barba de pelos debajo del estigma; estigma lateral introrso. Legumbre 40–55 × 9–14 mm (o mayor en variedades cultivadas), curvada o falcada, con 2–4 semillas (o más en variedades cultivadas), pico 2,5–3,5 mm de largo, recto o ligeramente curvado; semillas 8,4–10,2 × 6,1–8,2 × 2,9–4,1 en especímenes silvestres (más grandes en especímenes cultivados), cuboides, ovales, angulosas, de color crema con motas negras o de color negro uniforme, brillantes; germinación epigea. **Número de cromosomas:** $2n = 22$ (Maréchal, 1969; Thuan, 1975).

Observaciones: Existe variación en las formas silvestres colectadas, observándose una forma silvestre con inflorescencias más gráciles y laxas (menos flores por nudo), de semillas negras, que al parecer crece a menor altitud. También se colectó una forma silvestre con pedúnculos más robustos y mayor número de flores por nudo, de semillas moteadas, creciendo a mayor elevación sobre el nivel del mar.

Nombre común: Caraota de monte, Frijol de año.

Distribución y hábitat: Especie ampliamente distribuida en Centroamérica y Suramérica, cuyo origen es los Andes de Ecuador y norte de Perú, desde donde se habría extendido hacia el norte (norte de Suramérica y Centroamérica) y hacia el sur (Perú y Argentina) (Serrano-Serrano *et al.*, 2010). En Venezuela está distribuida en todo el territorio, aunque las poblaciones silvestres se encuentran principalmente en las cordilleras de los Andes, de la Costa y Sierra de Perijá, entre 200 y 1600 m s.n.m. *P. lunatus* crece naturalmente en la vegetación secundaria o en sitios intervenidos de bosques tropófilos.

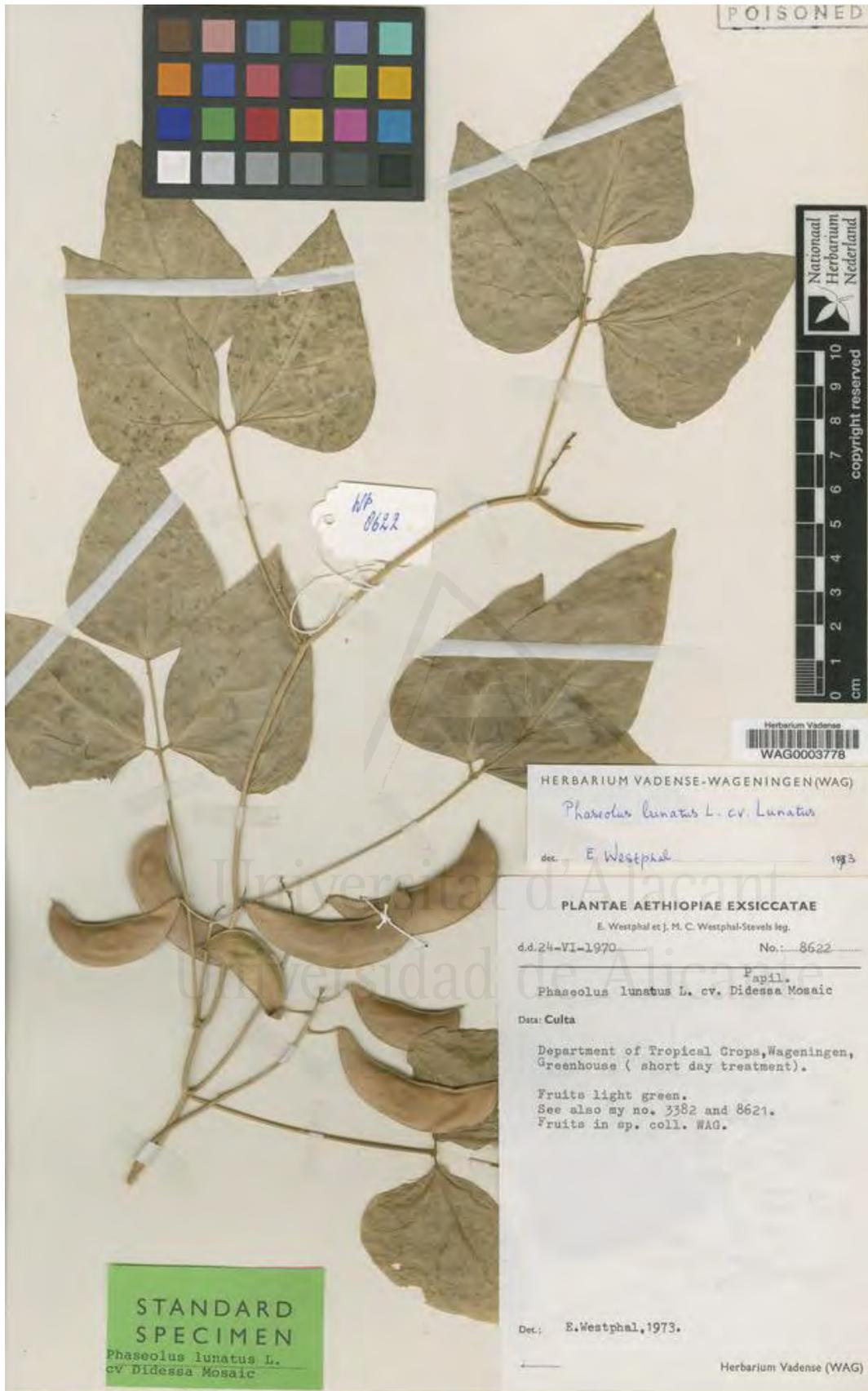


Figura 3.1. Pliego tipo de *Phaseolus lunatus* cv. *lunatus*, Etiopía, *Westphal 8622* (WAG).

Material examinado: **ARAGUA:** *Arispe* s/n (MY); *Berlingeri & Pérez* 415 (ABH); *Trujillo* 3261 (MO, MY); *Vogl* 592 (MO). **DISTRITO FEDERAL:** *Manara* s.n. (VEN); *Tillett* 7810-158 (MY, MYF); *Tillett* 7810-157 (MYF). **LARA:** *Steyermark & Carreño* 108748 (VEN, MO). **MONAGAS:** *Calzadilla* 1978 (UOJ). **PORTUGUESA:** *Aymard & Guevara* 7079 (PORT). **SUCRE:** *Cumana* 419 (IRBR); *Cumana & Cabeza* 4700? (IRBR); *Flores & al.* 413 (PORT); *Fernández & al.* 575 (PORT). **TACHIRA:** *Berlingeri & El Ayoubi* 378 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 379 (ABH). **TRUJILLO:** *Berlingeri & Paradas* 361 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 362 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 363 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 373 (ABH). **ZULIA:** *Ferrari & Trujillo* 1616 (MY).

Phaseolus vulgaris L., Sp. Pl. 2: 723. 1753 – Lectótipo (designado por Verdcourt, 1971: 614): Material cultivado en Upsala, LINN 899.1 [imagen digital!] ≡ *Phaseolus vulgaris* L. var. *vulgaris*

= *Phaseolus vulgaris* L. var. *aborigineus* (Burkart) Baudet in Bull. Soc. Bot. Belgique 110 (1-2): 74. 1977 ≡ *Phaseolus aborigineus* Burkart, Legum. Argent., ed. 2: 545. 1952 ≡ *Phaseolus vulgaris* L. subsp. *aborigineus* (Burkart) Burkart & Brücher, Der Züchter 23: 71. 1953 – Holótipo: Argentina, prov. Jujuy, Cerros de Yala, valle del río Grande, *Burkart & Troncoso* 11.256 (SI 002394 [imagen digital!])

Ilustración: Fig. 3.2

Planta herbácea voluble trepadora; tallo subcilíndrico, tendiendo a ser anguloso, con tricomas simples rectos (de ápice agudo) retrorsos y uncinados, todos en mayor densidad cerca de los nudos; entrenudos 12–17 cm de largo; estipulas 3–5 × 1,25–4 mm, triangulares, algunas veces reflexas, con 5–9 nervios prácticamente glabra en ambas caras, aunque en la cara externa puede presentar tricomas simples muy pequeños; hojas 12–23 cm de largo, pinnati-trifolioladas; pecíolo 4,5–13 cm de largo, estriado o canaliculado, con tricomas simples rectos y uncinados; raquis 1,4–3 cm de largo, canaliculado, con pelos simples rectos y uncinados; pulvínulo 2–4,5 mm de largo, cubierto de pelos simples y uncinados en mayor densidad hacia la cara adaxial; estipelas del foliolo terminal 2,25–3,5 × 0,5–0,6 mm, lanceoladas, glabras, con un nervio principal y 1–2 secundarios; estipelas de los foliolos laterales 3–4 × 0,75–1,25 mm, ovado-lanceoladas, inequilateras, glabras, con 2–5 nervios (uno más evidente); foliolos 50–75 × 45–68 mm, ovados a ampliamente

ovados (los laterales inequilateros), con ápice agudo o atenuado, apiculado, y la base redondeada u obtusa; epidermis adaxial con tricomas simples y uncinados en baja o mediana densidad; epidermis abaxial con tricomas simples principalmente sobre los nervios y uncinados en alta densidad sobre la lámina. Inflorescencia en pseudoracimos axilares de 7–24 cm de largo, con 3–7 nudos floríferos y una o dos flores por nudo; pedúnculo 4,5–10,7 cm de largo, canaliculado, cubierto de pelos uncinados de distintas longitudes; bráctea peduncular pequeña, lanceolada, uninervada; raquis 2–9,5 cm de largo, canaliculado o estriado, igualmente cubierto de pelos uncinados; brácteas primarias o del nudo 4–6 × 2,5–4,25 mm, ampliamente ovadas, glabras en la cara interna y con tricomas muy pequeños en la cara externa, 10–14 nervaduras; brácteas secundarias o pedicelares 1,25–2 × 0,5–1 mm, ovado-lanceoladas, hialinas, con tricomas simples cortos y uncinados en la cara externa; pedicelo 7–9,5 × 0,5–0,75 mm, cubierto de pelos uncinados; bractéolas 6,5–7,5 × 4–6,25 mm, ampliamente ovadas, cuculadas, glabras internamente y con tricomas muy pequeños externamente, con 8–12 nervios. Botón floral 8,5–10 × 6,5–8,5 mm, curvado en ángulo recto, externamente glabro; cáliz 3–4 × 2–5 mm, campanulado, bilabiado, pubescente externamente (tricomas uncinados y simples rectos); dientes superiores 0,25–0,5 × 2,5–3 mm, unidos formando un lóbulo emarginado más corto que los dientes inferiores; dientes inferiores 0,75–1,25 × 1–2 mm, triangulares, agudos, siendo el central ligeramente más largo; estandarte 10–11 × 9–11,5 mm, con uña (2–2,75 × 2,5–3 mm) y lámina bien diferenciadas, aurículas evidentes, reflexo, de color lila o blanco hacia la lámina y verdoso hacia la base, lámina subcuadrada, anchamente obovada o anchamente ovada, emarginada, con bordes laterales resupinados; alas 16,5 × 6,5 mm, de color lila o blanco, extendidas hacia adelante, paralelas o algo abiertas, uña 5–5,5 × 0,5 mm, blanquecina, lámina 11–12 × 6,5–9 mm, obovada u orbicular, con espolón redondeado de aproximadamente 1–1,5 mm; quilla con la punta en espiral (1,5 a 2 vueltas), blanquecina con la parte en espiral de color verdoso, uña 3–4,5 × 0,5–0,75 mm; estambre vexilar con un apéndice de aproximadamente 1 mm a 0,5–1 mm de la base; ovario 6–7 × 1,25–1,5 mm, con disco nectarífero en la base; estilo 7 × 0,5 mm, más ancho y espiralado en la parte distal; estigma lateral introrso (especímenes silvestres) o subterminal un poco proyectado también hacia el lado externo (variedades cultivadas). Legumbre 67–91 × 4–8,1 mm (o mayor en variedades cultivadas o introgridas), recta o ligeramente curva, con 3–7

semillas (o más en cultivadas o introgridas), pico 6–8 mm de largo, ligeramente curvado hacia abajo; semillas 5,7–8,8 × 4,1–5,3 × 2,5–3,7 en especímenes silvestres o más grandes en especímenes cultivados o introgridos, cuboides con los lados mayormente truncados (angulosos) o redondeados (ovales, arriñonadas u otra forma en las cultivadas), de color crema o pardas punteadas y con manchas estriadas o poligonales de color marrón–negro (colores uniformes o patrones diversos en caso de especímenes cultivados o malezas); germinación epigea. **Número de cromosomas:** $2n = 22$ (Maréchal, 1970; Thuan, 1975).

Observaciones: Durante las colectas de campo en Venezuela se observaron algunas poblaciones silvestres o asilvestradas que mostraban segregación de caracteres propios de plantas cultivadas (como individuos con semillas negras y moteadas en una misma legumbre) o caracteres intermedios (mayor tamaño de semilla). A estos individuos los hemos considerado introgridos y evidencian la existencia de un complejo de intercambio de genes entre las formas silvestres y cultivadas. Para la descripción de *P. vulgaris* se tomaron en cuenta los especímenes silvestres, los introgridos (asilvestrados, malezas, intermedios) y las variedades cultivadas tradicionales. Las variedades comerciales de *Phaseolus* no fueron consideradas, ya que pueden variar ampliamente en el hábito de crecimiento, morfología de las inflorescencias, legumbres y semillas.

Nombre común: Frijol de Monte, Frijol del Niño, Frijol de la Virgen, Frijol Negro Montero, Frijol Tartaguito Montero, Mitoño, Timoy, Timoyes, Timerituyo, Vitoño, Vitoñito, Caraota Añera, Caraota de Monte, Frijolillo.

Distribución y hábitat: *P. vulgaris* tiene una distribución amplia, desde el norte de México hasta el norte de Argentina. Su origen es Centroamericano (más probablemente México), desde donde divergieron los dos pool genéticos silvestres principales (Mesoamericano y Andino) antes de la domesticación (Bitocchi *et al.*, 2012). En Venezuela, las poblaciones silvestres están localizadas en la cordillera de los Andes, específicamente en los estados Lara, Mérida, Portuguesa, Táchira y Trujillo. Crece en los bordes de caminos, carreteras, campos cultivados o como maleza de cultivos y en la vegetación intervenida de bosques tropófilos (principalmente) u ombrófilos de montaña, entre los 1300 y 2250 m s.n.m.



Figura 3.2. Pliego tipo de *Phaseolus vulgaris*, material cultivado en Upsala (LINN 899.1).

Material examinado: **LARA:** *Davidse & González 21172* (MO, PORT, U, VEN); *Berlingeri & Paradas 335* (ABH); *Berlingeri & Paradas 336* (ABH); *Berlingeri & Paradas 337* (ABH); *Berlingeri & Paradas 339* (ABH); *Berlingeri & Paradas 341* (ABH); *Berlingeri & Paradas 342* (ABH); *Berlingeri & Paradas 344* (ABH). **MÉRIDA:** *Badillo 550* (VEN); *Berlingeri & Pérez 395* (ABH); *Berlingeri & Pérez 396* (ABH); *Berlingeri & Pérez 397* (ABH); *Berlingeri & Pérez 399* (ABH); *Berlingeri 402* (ABH); *Berlingeri 403* (ABH); *Berlingeri 406* (ABH); *Berlingeri 413* (ABH); *Berlingeri 414* (ABH). **PORTUGUESA:** *Stergios & al. 4547* (PORT). **TACHIRA:** *Berlingeri & El Ayoubi 381* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 382* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 384* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 385* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 388* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 389* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 390* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 393* (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi 394* (ABH). **TRUJILLO:** *Berlingeri & Paradas 351* (ABH); *Berlingeri & Paradas 357* (ABH); *Berlingeri & Paradas 358* (ABH); *Berlingeri & Paradas 364* (ABH); *Berlingeri & Paradas 365* (ABH); *Berlingeri & Paradas 367* (ABH).

Phaseolus dumosus Macfad., Fl. Jamaica 1: 279. 1837 – Neótipo (designado por Freytag & Debouck in *Sida Bot. Misc.* 23: 45. 2002): Guatemala, *Freytag & Vakili 78-Guat-47* (US 00289232 [foto]!)

= *Phaseolus polyanthus* Greenm. in *Publ. Field Columb. Mus., Bot. Ser.* 2(6): 253. 1907 – Holótipo: Mexico, *Barnes & al. 20* (V 0059715F [foto]!) ≡ *Phaseolus coccineus* subsp. *polyanthus* (Greenm.) Maréchal, *Mascherpa & Stainier in Taxon* 27: 199. 1978.

= *Phaseolus flavescens* Piper in *Contr. U.S. Natl. Herb.*, 22(9): 686. 1926 – Holótipo: Colombia, Caldas, *Pennell 10334* (US 00004778 [foto]!).

= *Phaseolus leucanthus* Piper, *Contr. U.S. Natl. Herb.*, 22(9): 686. 1926 – Holótipo: Mexico, Veracruz, *Mohr 123* (US 00004767, no visto).

= *Phaseolus coccineus* subsp. *darwinianus* Hern.-Xol. & S. Miranda, *Revista Soc. Mex. Hist. Nat.* 20: 114-116. 1959 – Holótipo: Mexico, Puebla, *Hernández & Tapia* s.n. (CHAPA [foto]!).

Ilustración: Fig. 3.3

Planta voluble trepadora, grande, alcanzando hasta c. 6 m; tallo subcilíndrico, tendiendo a ser angulado, estriado, con escasos tricomas simples y a veces uncinados; entrenudos 7,5–32 cm de largo; estipulas 3,5–5 × 2–3 mm, triangulares, con 6–8 nervaduras, glabras internamente y pubescentes en la cara externa, patentes o reflexas; hojas 13–42 cm de largo, pinnati-trifolioladas; pecíolo 5–24 cm de largo, estriado o canaliculado, con tricomas escasos simples y uncinados; raquis 1,6–5 cm de largo, estriado o canaliculado, con escasos pelos simples rectos y uncinados; pulvinulo 3,5–5 mm de largo, cubierto con abundantes pelos simples; estipelas 3–4,5 × 1–1,75 mm, lanceoladas, foliáceas, las de los folíolos inferiores inequilateras, prácticamente glabras, con 1–3 nervios; folíolos 50–120 × 40–110 mm, ovados a ampliamente ovados (los laterales inequilateros), con ápice agudo o atenuado, apiculado, y la base redondeada u obtusa; epidermis adaxial con tricomas simples rectos y adpresos (estrigosos) en baja densidad; epidermis abaxial con tricomas simples largos y flageliformes adpresos sobre la lámina y nervios en mayor densidad. Inflorescencia en pseudoracimos axilares de 8–48 cm de largo, con 4–30 nudos floríferos y dos flores por nudo; pedúnculo 4,5–19 cm de largo, canaliculado, cubierto de pelos simples y uncinados; bráctea peduncular pequeña de c. 2 mm de largo, linear-lanceolada, uninervada, con cilios en los bordes; raquis 2,5–27 cm de largo, canaliculado, igualmente cubierto de pelos simples y uncinados; brácteas primarias o del nudo 6–9 × 1–2 mm, lanceoladas, foliáceas, glabras en la cara interna y pubescente en la cara externa, con 5–6 nervios, a veces 3; brácteas secundarias o pedicelares 1,5–3 × 0,5–0,75 mm, mucho más pequeñas que las brácteas primarias, lanceoladas, hialinas, con un nervio central, glabras internamente y con tricomas pequeños en la cara externa y bordes; pedicelo 8–12 × 0,4–0,5 mm, con pelos simples y uncinados en baja densidad; bractéolas 5,5–8 × 1,25–1,75 mm, más largas que el cáliz, lanceoladas, glabras internamente y con tricomas simples externamente, con 4–6 nervios. Botón floral 9–11 × 7–8 mm, externamente glabro; cáliz 4,5–5,5 × 4–6 mm, campanulado, bilabiado, con pelos simples largos y uncinados cortos hacia la parte superior e inferior, casi glabro en los laterales; dientes superiores 0,5–1,5 × 2–2,5 mm, unidos formando un lóbulo emarginado; dientes inferiores de igual longitud 1,5–2 × 1,25–2 mm, triangulares, agudos; estandarte c. 12 × 12,5 mm, con uña (2,5 × 3,5 mm) y lámina bien diferenciadas, aurículas evidentes, reflexo, de color blanco, lámina subcuadrada o anchamente obovada, emarginada, con bordes laterales resupinados; alas c. 23 × 14 mm, grandes, de color blanco, extendidas

hacia adelante, paralelas o algo abiertas, uña c. $5 \times 0,75$ mm, lámina c. 18×14 mm, suborbicular, con espolón redondeado de aproximadamente 1,5 mm; quilla 8,5 mm de alto, con la punta espiralada (1,5 vueltas), blanquecina con la parte en espiral de color verdoso, uña 4 mm de largo; estambre vexilar con un apéndice de $1,25 \times 1,5 \times 1$ mm a 0,5 mm de la base; ovario $6 \times 1,5$ mm, con disco nectarífero dentado en la base; estilo espiralado; estigma terminal proyectado hacia el lateral, introrso. Legumbre $64-104 \times 10-22$ mm, recta o ligeramente curva, con 2-5 semillas, pico 5-12 mm de largo, recto o casi recto; semillas $9,6-15,5 \times 7,5-12,5 \times 4,5-7,5$, ovales, de color amarillo tostado, pardas o púrpura; germinación epigea. **Número de cromosomas:** $2n = 22$ (Ayonoadu, 1974).

Observaciones: Los especímenes estudiados corresponden a formas cultivadas o escapadas de cultivo, que se encuentran creciendo asilvestradas en zonas de montaña. Esta planta es frecuentemente aprovechada por los lugareños por sus semillas comestibles, principalmente en la región Andina.

Nombre común: Frijol Gallinazo, Caraota de Año, Caraota de Monte, Peyona, Caraota Amarilla, Caraota de Palo, Frijol Japones, Frijol Nochebuenero, Frijol Caurita, Caraota Haba, Frijol Chaguaita, Frijol Paramero.

Distribución y hábitat: La forma silvestre de *P. dumosus* sólo ha sido encontrada en las tierras altas de Guatemala (Freitag & Debouck, 2002). Las formas cultivadas o ferales tienen una distribución más amplia en el continente americano (Centroamérica, Caribe y Suramérica). En Venezuela, crece en las regiones montañosas de la Cordillera de los Andes, de la Costa y Sierra de Perijá, entre los 1200 y 2500 m s.n.m. Es encontrada en sitios intervenidos, cerca de drenajes o en vegetación secundaria de zonas de bosques húmedos de montaña.

Material examinado: **LARA:** *Alvarado & al.* 2849 (UCOB); *Berlingeri & Paradas* 340 (ABH). **MÉRIDA:** *Berlingeri & Pérez* 398 (ABH); *Berlingeri & Pérez* 400 (ABH); *Berlingeri & Pérez* 401 (ABH); *Berlingeri* 404 (ABH). **MIRANDA:** *Leal* 15 (MY); *Milano* 1982 (PORT); *Berlingeri & Berlingeri* 331 (ABH); *Berlingeri & Berlingeri* 332 (ABH); *Berlingeri & Berlingeri* 333-A (ABH); *Berlingeri & Berlingeri* 333-B (ABH).



Figura 3.3. Pliego tipo de *Phaseolus dumosus*, Guatemala, Freitag & Vakili 78-Guat-47 (US).

PORTUGUESA: *van der Werff & al.* 7505 (MO). **TÁCHIRA:** *Steyermark & Liesner* 118557 (VEN, MO); *Berlingeri & El Ayoubi* 374 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 375 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 376 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 380 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 383 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 387 (ABH); *Berlingeri & El Ayoubi* 391 (ABH). **TRUJILLO:** *Bono* 6014 (MY); *Fernández* 11991 (PORT); *Berlingeri & Paradas* 348 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 349 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 350 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 352 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 353 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 354 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 355 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 356 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 359 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 360 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 366 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 368 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 369 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 370 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 371 (ABH); *Berlingeri & Paradas* 372 (ABH). **ZULIA:** *Steyermark & Dunsterville* 105787 (MO, VEN).

Especies excluidas:

Phaseolus tuerckheimii Donn. = identificación errónea.

4. Referencias bibliográficas

Ayonoadu, U.W.U. 1974. Nuclear DNA variation in *Phaseolus*. *Chromosoma* 48: 41-49.

Baudet, J. 1977. Origine et classification des espèces cultivées du genre *Phaseolus*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 110 : 65-76.

Bentham, G. 1859. *Leguminosae (I)*. *Flora Brasiliensis*. Martius, C. F. P. von (ed). 15(1A): 1-216. Monachii et Lipsiae.

Berglund-Brücher, O. & H. Brücher. 1974. Murutungo, eine semi-domestizierte Wildbohne (*Phaseolus flavescens* Piper) aus den tropischen Gebirgen Südamerikas. *Angew. Botanik* 48: 209-220.

Berglund-Brücher, O. & H. Brücher. 1976. The South American wild bean (*Phaseolus aborigineus* Burk.) as ancestor of the common bean. *Economic Botany* 30: 257-272.

Berlingeri, C., M.B. Crespo, T. Calles & J. Agulló. Estudio sistemático del complejo *Macroptilium gracile* (Leguminosae, Papilionoideae). En preparación.

Bitocchi E., L. Nanni, E. Bellucci, M. Rossi, A. Giardini, P. Spagnoletti- Zeuli, G. Logozzo, J. Stougaard, P. McClean, G. Attene & R. Papa. 2012. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 109, www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1108973109.

Debouck, D.G. 1988. *Phaseolus* germplasm exploration. pp. 3-29. In Gepts, P. (ed). Genetic resources of *Phaseolus* beans. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherland.

Debouck, D.G., O. Toro, O.M. Paredes, W.C. Jonson & P. Gepts. 1993. Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in Northwestern South America. Economic Botany 47(4):408-423.

Delgado-Salinas, A., R. Bibler & M. Lavin. 2006. Phylogeny of the genus *Phaseolus* (Leguminosae): A recent diversification in an ancient landscape. Systematic Botany 31(4): 779-791.

Delgado-Salinas, A., A. Bruneau & J. Doyle. 1993. Chloroplast DNA phylogenetic Studies in the New World Phaseolinae (Leguminosae: Papilionoideae: Phaseoleae). Systematic Botany 18: 6-17.

Delgado-Salinas, A., T. Turley, A. Richman & M. Lavin. 1999. Phylogenetic analysis of the cultivated and wild species of *Phaseolus* (Fabaceae). Systematic Botany 24(3): 438-460.

Duno, R., G. Aymard & O. Huber (eds). 2007. Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela. Fundación para la Defensa de la Naturaleza (FUDENA), Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser (FIBV), Caracas, Venezuela.

Freytag, G. & D. Debouck. 2002. Review of taxonomy, distribution and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico, and Central America. Sida, Botanical Miscellany 23: 1-300.

González, R.I., R. Araya, E. Gaitán & D. Debouck. 2004. Wild common bean in the central valley of Costa Rica: Ecological distribution and molecular characterization. *Agronomía Mesoamericana* 15(2): 145-153.

Hokche, O., P. Berry & O. Huber. 2008. Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas, Venezuela. 859 pp.

IBPGR. 1982. Descriptores para *Phaseolus vulgaris* L., International Board of Plant Genetic Resources, Rome, Italy.

IPGRI. 2001. Descriptores para *Phaseolus lunatus* L., International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.

Lackey, J. 1983. A review of generic Concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). *Iselya* 2: 21-64.

Lackey, J. & W.G. D'Arcy. 1980. Phaseolus. In: R. Woodson, Jr. & R. Schery (eds). Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67(3): 746-751.

Maréchal, R. 1969. Données cytologiques sur les espèces de la sous-tribu des Papilionaceae - Phaseoleae - Phaseolinae. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 39: 125-165.

Maréchal, R. 1970. Données cytologiques sur les espèces de la sous-tribu des Papilionaceae-Phaseoleae-Phaseolinae. Deuxième série. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 40: 307-348.

Maréchal, R., J. Mascherpa & F. Stanier. 1978. Étude 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.

Mercado-Ruaro, P. & A. Delgado-Salinas. 2000. Cytogenetic studies in *Phaseolus* L. (Fabaceae). *Genetics and Molecular Biology* 23(4): 985-987.

Piper, C.V. 1926. Studies in American Phaseolinae. Contributions from the United States National Herbarium. 22(9): 663-701.

Pittier, H. 1944. Leguminosas de Venezuela. Papilionáceas. Boletín Técnico del Ministerio de Agricultura 5: 113-122.

Serrano-Serrano, M.L., J. Hernández-Torres, G. Castillo-Villmizar, D.G. Debouck & M.I. Chacón. 2010. Gene pools in wild Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) from the Americas: Evidences for an Andean origin and past migrations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 76-87.

Steyermark, J., P. Berry & B. Holst (eds). 1995 – 2005. Flora of the Venezuelan Guayana. Vol 1–9: 1-6620. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Timber Press, Portland.

Thiers, B. 2017. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. [<http://sweetgum.nybg.org/ih/>].

Thuan, N.V. 1975. Contribution a l'étude caryo-taxinomique de Phaseolees. *Revue Générale de Botanique* 82: 157-214.

Verdcourt, B. 1970. Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the Flora of the Tropical East Africa: IV. *Kew Bulletin* 24(3): 507-569.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo 4

Revisión del género *Macroptilium* (Benth.) Urb. (Fabaceae) en Venezuela



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1. Introducción

El género *Macroptilium* (Benth.) Urb. pertenece a la subtribu *Phaseolinae* (Fabaceae). Si bien no existe una revisión completa del género, el mismo comprende alrededor de 17 especies nativas de América tropical, algunas con potencial económico forrajero. El nombre *Macroptilium* fue establecido por Bentham (1837) para designar a una sección del género *Phaseolus*, caracterizada por presentar las alas de la corola mucho más largas que el estandarte, entre otros caracteres. En dicha sección Bentham incluyó 24 especies y tres variedades, de las cuales sólo nueve especies son aceptadas actualmente. Posteriormente, Urban (1928a) elevó la sección al rango de género, sobre la base de los mismos caracteres de la sección de Bentham, a los que añadió el hecho de que las uñas de las alas y la quilla están adnatas al tubo estaminal. Designó a *M. lathyroides* (L.) Urb. como la especie tipo.

El concepto de Urban (1928) de considerar a *Macroptilium* como un género distinto fue seguido por otros botánicos, tales como Verdcourt (1970), Maréchal *et al.* (1978) y Lackey (1983), quienes estudiaron las relaciones taxonómicas de las especies pertenecientes a la subtribu *Phaseolinae*.

Verdcourt (1970) distinguió a *Macroptilium* por tener el estilo con forma de gancho, estípulas no prolongadas por debajo de la base, alas redondeadas y más largas que el estandarte, uñas de las alas y la quilla largas y parcialmente adnatas al tubo estaminal, y granos de polen finamente reticulados.

Maréchal *et al.* (1978) basándose en el análisis de caracteres morfológicos por medio de taxonomía numérica, encontraron que las especies de *Macroptilium* formaban un grupo extremadamente homogéneo, caracterizado principalmente por el mayor tamaño de las alas en relación con el estandarte y la quilla, el rostro de la quilla y el estilo recurvado distalmente y semillas con hilo corto.

Lackey (1983) obtuvo resultados similares a los de Maréchal *et al.* (1978) y circunscribió a *Macroptilium* por tener el estilo recurvado en forma “J” invertida y rotado distalmente a la derecha por media revolución, ausencia de pelos uncinados, dientes

superiores del cáliz profundamente divididos, pedicelos cortos y caída temprana de brácteas y bractéolas.

En base a los antecedentes, en el presente trabajo se realiza la revisión taxonómica del género *Macroptilium* en Venezuela, por medio del estudio de pliegos de herbario y la consulta de literatura relevante. Se incluye la descripción del género para Venezuela, la clave de reconocimiento y la descripción detallada de cada una de las especies, incluyendo una ilustración, lista de sinónimos y hábitat.

2. Materiales y métodos

Este trabajo se realizó con material vegetal proveniente de herbarios y plantas vivas recolectadas en diferentes localidades de Venezuela. Se consultaron más de 240 ejemplares de los siguientes herbarios nacionales: Fundación Instituto Botánico de Venezuela (VEN), Facultad de Farmacia de la Universidad Central de Venezuela (MYF), Facultad de Agronomía de La Universidad Central de Venezuela (MY), Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes (MER), Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes (MERC), Facultad de Farmacia de la Universidad de Los Andes (MERF), BioCentro UNELLEZ (PORT), Decanato de Agronomía de la Universidad Lisandro Alvarado (UCOB), Departamento de Agronomía de la Universidad de Oriente (UOJ), Departamento de Biología de la Universidad de Oriente (IRBR), Universidad del Zulia (HERZU). También se revisaron las bases de datos de los herbarios internacionales BM, E, G, GH, HAL, K, M, MO, NY, P, S, US, U y W (acrónimos de acuerdo con Thiers 2016) para solicitar el préstamo de los ejemplares tipo o acceder a fotografías de alta resolución de los mismos. Todo esto con el fin de resolver los problemas de nomenclatura y facilitar la identificación. Además, se revisó literatura taxonómica relevante mediante las plataformas Biodiversity Heritage Library (www.biodiversitylibrary.org) y Botanicus Digital Library (www.botanicus.org).

El estudio morfológico se realizó en muestras de herbario y plantas *in vivo* sembradas en los invernaderos de la Unidad de Experimentación Vegetal (Servicios Técnicos de Investigación) de la Universidad de Alicante. Se realizaron de 5 a 10 mediciones de cada carácter, a excepción de las medidas de los pétalos, las cuales en algunos casos (por la escasez del material disponible) fueron tomadas en una o dos flores,

que fueron rehidratadas con el fin de tener una aproximación más real de las dimensiones y morfología. Se realizaron dibujos mediante el uso de una cámara clara y a mano alzada.

3. Tratamiento taxonómico

Macroptilium (Benth.) Urb., Symb. Antill. 9: 457. 1928

≡ *Phaseolus* L. sect. *Macroptilium* Benth., Commentat. Legum. Gen.: 76. 1837
[basionimo] – Tipo: *Phaseolus lathyroides* L.

Plantas volubles trepadoras o postradas, hierbas erectas o semierectas. Tallos glabrescentes, estrigosos, pubescentes o vellosos, con tricomas protectores simples y glandulares; ausencia de tricomas uncinados. Hojas pinnati-trifolioladas o unifolioladas (en el caso de *M. monophyllum*); foliolos de forma variable, de lineares a anchamente ovado-lanceolados, glabrescentes, hirsutos, estrigosos, pubescentes o vellosos, pero sin tricomas uncinados; estipulas triangulares o lanceoladas, nervadas, no prolongadas debajo de la inserción, glabrescentes, ciliadas, seríceas o pubescentes, antrorsas, retrorsas o patentes; estipelas linear-lanceoladas o subuladas, ciliadas o vellosas. Inflorescencias en pseudoracimos con pedúnculos largos, rígidos; nudos florales hinchados, mayormente concentrados hacia el ápice de la inflorescencia, sin nectarios extraflorales; brácteas pedunculares lineares, deltoides, triangulares o lanceoladas, nervadas, glabras, ciliadas o pubescentes, agrupadas en fascículos en la base del pedúnculo (muy evidentes en *M. bracteatum* y *M. erythroloma*); brácteas florales y bractéolas desde linear-lanceoladas hasta ovado-lanceoladas, nervadas, caducas; pedicelos igual o más cortos que la longitud del cáliz; cáliz tubular, subcampanulado, campanulado o turbinado, con dientes libres, triangulares o lanceolados, los dos superiores más cortos que los tres inferiores, éstos últimos más cortos, igual o más largos que la mitad de la longitud del tubo; corola de color rosado, salmón, naranja, rojo, lavanda o púrpura, a veces blanquecina; estandarte obovado, espatuliforme, suborbicular u orbicular, emarginado, reflexo, con dos aurículas basales pequeñas, simétrico; sin engrosamientos en el medio; alas mucho más largas que el estandarte y la quilla, uñas estrechas, lámina obovada, elíptica, suborbicular u orbicular; quilla tubular doblada transversalmente justo arriba de las uñas y con la punta recurvada hacia la derecha por media vuelta de espiral; uñas de las alas y la quilla adnatas al tubo estaminal; ovario provisto de un disco basal; estilo engrosado distalmente y recurvado en forma de “J” invertida, con una barba justo debajo del estigma, caduco; estigma capitado,

subterminal o lateral; estambres diadelfos (9+1), filamento del estambre vexilar ensanchado hacia la base; anteras basifijas y subbasifijas, polen tricolporado con la exina finamente reticulada; legumbres rectas, subfalcadas o falcadas, no septadas, patentes, semi-patentes o péndulas; semillas cuboides, ovales o suborbiculares, numerosas, pequeñas, con hilo corto. **Número de cromosomas:** $x = 11$; $2n = 22$ (Maréchal *et al.*, 1978; Torres-Colin, 2006).

Macroptilium es un género de c. 17 especies nativas de América tropical, de las cuales en Venezuela están presentes seis, una de ellas naturalizada.

Observaciones: Maréchal *et al.* (1978) consideraron a *Macroptilium* un género muy homogéneo y prefirieron no realizar una división en secciones. Lackey (1983) reconoció tres secciones dentro del género: *Microcochle* (Benth.) Lackey, *Macroptilium* y *Monophyllum* Lackey. *M. monophyllum* es la única especie de la sección *Monophyllum*. El resto de las especies de Venezuela serían clasificadas dentro de la sección *Macroptilium* (Espert *et al.*, 2007). Las especies de la sección *Microcochle* se caracterizan por tener habito prostrado o trepador débil, flores pequeñas (3,5–8 mm) y menor cantidad de óvulos (1-7), entre otros caracteres. En Venezuela no se encuentran representantes de esta sección.

3.1. Clave para las especies de *Macroptilium* de Venezuela

- 1. Hojas unifolioladas **1. *M. monophyllum***
- 1. Hojas trifolioladas 2
- 2. Fascículos de brácteas en la base del pedúnculo notables, con más de cinco brácteas por penacho (5–16), largas (5–20 mm) y desplazadas de la base del pedúnculo (3–10 mm) 3
- 2. Fascículos de brácteas en la base del pedúnculo con menos de seis brácteas por penacho (1–6), más cortas (1–9 mm) y ubicadas muy próximas a la base del pedúnculo (0,25–3 mm) 4
- 3. Brácteas del pedúnculo linear-lanceoladas a lanceoladas con ápice subulado. Brácteas (3–6 mm) y bractéolas (2–4 mm) lanceoladas con ápice agudo (no

subuladas), que muy ligeramente sobrepasan los botones florales inmaduros en el ápice de la inflorescencia (no comosa). Legumbres cortas (25–40 mm), ligeramente falcadas **2. *M. erythroloma***

3. Brácteas del pedúnculo ovado-lanceoladas con ápice agudo y linear-lanceoladas con ápice subulado mezcladas en el penacho. Brácteas (9–16 mm) y bractéolas (8–14 mm) lanceoladas largamente subuladas, que sobrepasan notablemente los botones florales inmaduros en el ápice de la inflorescencia formando un penacho (comosa). Legumbres largas (70–80 mm), rectas o ligeramente falcadas

..... **3. *M. bracteatum***

4. Sufrútice erecto o semi-erecto, glabrescente. Tallo fistuloso con lumen amplio. Foliolos glabros o glabrescentes por el haz y estrigosos (adpreso-pubescentes) por el envés. Ápice de la inflorescencia con brácteas y bractéolas que sobrepasan los botones florales inmaduros (comosa). Flores con alas rojas. **4. *M. lathyroides***

4. Hierba erecta o semi-erecta o más comúnmente voluble trepadora o postrada, con pubescencia abundante, a veces glabrescentes. Tallo sólido o con lumen muy estrecho. Foliolos con pubescencia en ambas epidermis, pero en mayor densidad en la abaxial. Ápice de la inflorescencia con brácteas y bractéolas que no sobrepasan los botones florales inmaduros o apenas lo hacen (no comosas). Flores con alas rosadas, salmón, rojo o púrpura. 5

5. Tallos y hojas con abundante pubescencia canescente-seríceo, más notable en el envés de los foliolos. Cáliz con pubescencia densa, blanquecina y adpresa (seríceo). Flores con alas púrpura oscuro. **5. *M. atropurpureum***

5. Tallos y hojas glabrescentes, escabridulosas, hirsutas, estrigosa, pubescentes o vellosas. Cáliz piloso-pubescente o estrigoso. Flores con alas de color rosado, salmón o rojo **6. *M. gracile***

Macroptilium atropurpureum (DC.) Urb., Symb. Antill. 9: 457. 1928 ≡ *Phaseolus atropurpureus* DC., Prodr. 2: 395. 1825 – Tipo: Mexico, *Sessé & al.* s.n. (lectotipo designado por Calles *et al.*, 2015: 14, MA! barcode MA601663) ≡ *Phaseolus semierectus* L. var. *atropurpureus* (DC.) M. Gómez, Anales Hist. Nat. 23: 295. 1894.

= *Phaseolus vestitus* Hook., Bot. Misc. 2: 216. 1831 – Tipo: Peru, from Lurin, near Lima, *Cruckshanks* s.n. (holotype: K! Barcode K000502910) ≡ *Phaseolus atropurpureus* DC. var. *vestitus* (Hook.) Hassl. in Candollea 1: 457. 1923.

= *Phaseolus schiedeana* Schldl. in Linnaea 12(3): 323–324. 1838 – Tipos: Mexico, near Hacienda de la Laguna, 1829, *Schiede* s.n. (lectotipo designado por Calles *et al.*, 2015: 14, HAL! barcode HAL0064948); Mexico, near Hacienda de la Laguna, 1828, *Schiede* s.n. (Sintipo HAL! barcode HAL0064947).

= *Phaseolus canescens* M. Martens & Galeotti in Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 10(2):196. 1843 – Tipo: Mexico, Oaxaca, Tehuacan, *Galeotti 3225* (holotype: BR! Barcode BR 843834; isotipo K! barcode K000478494; isotipo P! barcode P02750086) ≡ *Phaseolus atropurpureus* DC. var. *canescens* (M. Martens & Galeotti) Hassl. in Candollea 1:457. 1923.

= *Phaseolus dysophyllus* Benth., Pl. Hartw.: 287. 1848 – Tipo: Mexico, Leon, *Hartweg* s.n. (holotipo: K! Barcode K000081762).

= *Phaseolus atropurpureus* Torr., Rep. U. S. Mex. Bound. 2(1): 50. 1859, **nom. illeg.**, non DC. (1825) – Tipo: United States, Cibolo of the Rio Grande, *Parry & al. 210* (isosíntipos: GH! Barcode GH00263915; US! Barcode US00839401).

= *Phaseolus atropurpureus* DC. var. *sericeus* A. Gray in Proc. Amer. Acad. Arts 5: 156. 1861 – Tipo: Mexico, Baja California Sur, Cape Saint Luke, *Xantus 24* (lectotipo designado por Calles *et al.*, 2015: 14, GH! Barcode GH00257784; isolectotipo GH! barcode GH00257783).

= *Phaseolus atropurpureus* DC. var. *genuinus* Hassl. in Candollea 1: 457. 1923 **nom. illeg.** – Tipo: Mexico, *Andrieux* s.n.

Ilustración: Fig. 4.1

Voluble trepadora o postrada. Tallos cilíndricos, estriados, sólidos o ligeramente huecos, con frecuencia seríceo-pubescentes (pelos blanquecinos retrorso-adpresos), algunas veces vellosos; entrenudos 3,5–16 cm de largo. Hojas trifolioladas; foliolos 25–70

× 15–50 mm, elípticos, ovados o romboidales, frecuentemente lobulados, con dos lóbulos basales mayormente redondeados o subagudos (inequiláteros en los folíolos laterales) y uno o dos lóbulos redondeados o subagudos hacia la mitad superior, base obtusa, redondeada, truncada o cuneada y ápice obtuso o agudo; lámina con venación pinnada ramificada hacia los márgenes, seríceo-pubescente en ambas caras, pero canescente y con mayor densidad en la epidermis abaxial; peciolo 2–6 cm de largo, seríceo-pubescente o veloso; raquis 0,2–0,8 cm de largo, seríceo-pubescente o veloso; estipulas 3–7 mm, triangulares o deltoides, con abundantes pelos blanquecinos adpreso-ascendentes en la cara externa y glabras en la cara interna, frecuentemente reflexas, con 5 a 8 nervios; estipelas 1–2 mm, angosto-lanceoladas o subuladas, ciliadas, con 1 o 2 nervios. Inflorescencias 19–43 cm de longitud; pedúnculos con pelos blanquecinos retrorso-adpresos (seríceos); brácteas pedunculares 3–6 × 0,5–1 mm, linear-lanceoladas, subuladas, con 1 a 3 nervios, seríceo-pubescentes externamente o ciliadas, agrupadas en fascículos de 1–3 brácteas, ubicados a 1–1,5 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales 2–3 × 0,5 mm, linear-lanceoladas, subuladas, seríceo-pubescentes, uninervadas; bractéolas c. 2 × 0,5 mm, linear-lanceoladas, subuladas, seríceo-pubescentes, uninervadas; las brácteas y bractéolas no sobrepasan los botones florales en el ápice de la inflorescencia (no comosas); cáliz 5–7 × 3–4 mm, tubular-campanulado, con abundantes pelos blanquecinos adpresos (seríceo-pubescente), tubo 3,5–5 mm de largo, dientes del cáliz triangulares, los dos superiores más cortos y anchos (1–1,5 × 1,5–1,75 mm) que los tres inferiores (1,75–2,5 × 1 mm), la mitad o ligeramente más largos de la mitad de la longitud del tubo; estandarte 1,2–1,4 cm de largo (1,3–1,5 × 0,9–1,1 cm en fresco), obovado, emarginado, reflexo, de color verde claro con una mancha púrpura en el centro; alas 1,2–1,7 cm de largo (2,3–2,4 × 1,2 cm en fresco) con lámina orbicular de color púrpura, uña delgada (c. 7,5 × 0,5 mm), blanquecina; quilla 0,9–1,15 cm de alto (1,1–1,3 cm en fresco), de color verde claro en su parte basal y púrpura claro hacia la parte distal; estigma subterminal, redondeado; ovario linear, puberulento, disco sesgado; legumbres 75–100 × 3,5–5 mm, lineares, patentes, con 13–16 semillas; semillas 3–4 × 2–3 mm, cuboides, de color marrón o pardusco de color uniforme, a veces crema o moteadas de negro. **Número de cromosomas:** $2n= 22$ (Torres-Colín, 2006).

Observaciones: Durante la revisión de *M. atropurpureum* se hizo evidente que esta especie no había sido formalmente tipificada. Con el fin de evitar ambigüedad, se propuso un lectotipo para su basionimo *Phaseolus atropurpureus* (Calles *et al.*, 2015). Algunos de los nombres incluidos como sinónimos también fueron lectotipificados en este trabajo. Los taxones *Phaseolus affinis* Piper y *Phaseolus atropurpureus* DC var. *ecuadoriensis* Hassl. no se incluyeron debido a que son considerados sinónimos de la especie *Macroptilium ecuadoriense* (Hassler) L. Torres-Colín & A. Delgado. No obstante, Espert *et al.* (2007) cuestionan que existan diferencias suficientes para separar *M. ecuadoriensis* como especie distinta. Consideramos que una revisión completa del género permitiría aclarar dicho asunto. *Phaseolus atropurpureus* DC. var. *pseuderythroloma* Hassl. y *Phaseolus atropurpureus* DC. f. *intermedius* Hassl. no se incluyeron ya que no fue posible localizar los tipos.

Nombre común: Siratro.

Hábitat: Vegetación secundaria.

Material examinado: ANZOÁTEGUI: *Rodríguez 30* (MY). ARAGUA: *Berlingeri 347* (ABH); *Berlingeri 416* (ABH); *Cárdenas 4138* (MY); *Cárdenas & Tineo 4274* (MY); *Debrot 3* (MY); *Debrot 4* (MY). MIRANDA: *Ramírez & López 3449* (MY); *Ramírez & López 3450* (VEN). PORTUGUESA: *Aymard 7548* (PORT); *Rodríguez 200* (PORT). TACHIRA: *Antolínez s/n* (MY); *Antolínez 54* (PORT). ZULIA: *Peña 98* (HERZU).

Macroptilium lathyroides (L.) Urb., Symb. Antill. 9: 457. 1928 ≡ *Phaseolus lathyroides* L., Sp. Pl. ed. 2, 2: 1018. 1763 ≡ *Phaseolus semierectus* L. var. *angustifolius* Benth., Fl. Bras. 15(1B): 190. 1862 ≡ *Phaseolus lathyroides* L. var. *genuinus* Hassl. in Candollea 1: 446. 1923, nom. illeg. – Lectótipo (designado por Howard, 1988: 506): Jamaica, *Sloane s.n.*, Voy. Jamaica, 1: 183, t. 116, f. 1. 1707 (BM [foto])

= *Phaseolus semierectus* L., Mant. Pl.: 100. 1767 – Lectótipo (designado por Nguyễn Van Thuân, 1979: 202): “Habitat in America calidiore” (LINN 899.3 [foto]) ≡ *Macroptilium lathyroides* var. *semierectum* (L.) Urb., Symb. Antill. 9: 457. 1928 ≡ *Phaseolus lathyroides* L. var. *semierectus* (L.) Hassl. in Candollea 1: 447. 1923 ≡ *Phaseolus lathyroides* L. var. *semierectus* (L.) Hassl. f. *typicus* Hassl. in Candollea 1: 447. 1923, nom. illeg.



Figura 4.1. Ilustración de *Macropodium atropurpureum* (DC) Urb.

= *Phaseolus psoraleoides* Wight & Arn., Prodr. Fl. Ind. Orient. 1: 244. 1834 – Lectótipo (designado aquí): India, *Wight 730* (E 00174522 [foto]!; Isolectótipos: E 00174521 [foto]!, E 00174523 [foto]!; BM 0009586620 [foto]!

= *Phaseolus crotalarioides* Mart. ex Benth., Commentat. Legum. Gen.: 76. 1837– Holótipo: “In provincia Rio Janeiro”, *Martius* (M: no visto).

= *Phaseolus hastifolius* Mart. ex Benth., Commentat. Legum. Gen.: 77. 1837 [“*hastaefolius*”] ≡ *Phaseolus lathyroides* L. var. *hastifolius* (Mart. ex Benth.) Hassl. in Candollea 1: 447. 1923 ≡ *Phaseolus semierectus* L. var. *subhastatus* Benth., Fl. Bras. 15(1B): 190. 1862 – Holótipo: “In sylvis ad Maribi, provinciae Rio Negro”, *Martius* s.n. (M 0214953 [foto]!).

= *Phaseolus maritimus* Benth., Commentat. Legum. Gen.: 77. 1837 ≡ *Lotus maritimus* sensu Velloso, Fl. Flumin.: 314. 1829; Fl. Flumin. Icon. 7: t 133. 1831, non L., Sp. Pl. 2: 773. 1753 – Lectótipo (designado aquí): [Icon] en Velloso, Fl. Flumin. Icon. 7, tab. 133. 1831.

= *Phaseolus semierectus* L. var. *nanus* Benth., Fl. Bras. 15(1B): 190. 1862– Holótipo: “In Brasilia orientali”, *Martius* (M: no visto).

= *Phaseolus lathyroides* L. var. *genuinus* Hassl. f. *chacoensis* Hassl. in Candollea 1: 446. 1923 – Holótipo: Paraguay, Santa Elisa, *Hassler & Rojas 2812* (G 21633/1, no visto).

= *Phaseolus lathyroides* L. var. *semierectus* Hassl. f. *repandus* Hassl. in Candollea 1: 447. 1923 – Lectótipo (designado por Torres-Colín 2006: 106): Paraguay, *Hassler 8513* (G: no visto).

= *Phaseolus lathyroides* L. var. *semierectus* Hassl. f. *hirsutus* Hassl. in Candollea 1: 447. 1923 – Holótipo: Paraguay, Gran Chaco, Formosa, *Joergensen 2962* (G: no visto).

Ilustración: Fig. 4.2

Hierba o sufrutice erecto o semierecto (erecto en su parte basal y voluble en la parte distal), a veces arbustiva con dominancia del eje principal, de hasta c. 2,5 m de altura. Tallos cilíndricos, estriados, huecos o fistulosos, mayormente glabrescentes o con pelos largos flexuosos o retrorsos adpresos (estrigosos); entrenudos 1–11 cm de largo. Hojas trifolioladas; foliolos 27–65 × 7–36 mm, angostos lanceolados, lanceolados, ovado-lanceolados, ovados, con la base cuneada u obtusa y el ápice agudo; lámina con venación

pinnado-reticulada, glabra o glabrescente por el haz y adpreso-pilosa (estrigosa) por el envés; pecíolo 4–5,2 cm de largo, estriado, glabrescente; raquis 0,9–1,6 cm de largo, glabrescente; estípulas 5–11 × 1–1,5 mm (evidentes), triangulares o lanceoladas, corta o largamente subuladas, glabras o glabrescentes con cilios en los bordes, antrorsas, con 4 a 9 nervaduras; estípulas 1,5–3 × 0,2–0,5 mm, lanceoladas o subuladas, glabras, con una o dos nervaduras. Inflorescencias 19–55 cm de largo; pedúnculos robustos, estriados, glabrescentes o adpreso-pilosos, a veces con pelos flexuosos; brácteas pedunculares 2,5–8 × 0,5 mm, triangular-subuladas o deltoideo-subuladas, con 2–3 nervios, glabrescentes o ciliadas, agrupadas en fascículos de 1–6 brácteas, ubicados a 0,5–1 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales 2,5–8 × 0,25–0,5 mm, linear-lanceoladas, largamente subuladas, ciliadas hacia la parte distal, con dos a tres nervaduras; bractéolas 1,5–5 × 0,25–0,5 mm, linear-lanceoladas, corta o largamente subuladas, ciliadas, con 1 a 3 nervios; las brácteas y las bractéolas en el ápice de la inflorescencia sobrepasan los botones florales formando un pequeño penacho (inflorescencia comosa); cáliz 5–6 × 1,5–2 mm, tubular, estrigoso (pelos cortos blanquecinos brillantes adpresos), tubo 3,25–4 mm de largo, dientes del cáliz triangulares o lanceolados, cada uno con un nervio central evidente, los dos superiores 1–1,25 × 1 mm, ligeramente más cortos que los tres inferiores 1,5 × 0,75 mm, igual o más cortos que la mitad de la longitud del tubo; corola de color rosado, lavanda, violeta, rojo o púrpura, a veces blanquecinas; estandarte c. 13 × 8 mm, espatuliforme (lámina oblonga), emarginado, reflexo, de color verdoso y rosado; alas c. 21 × 9 mm de largo, lámina suborbicular, de color rojo; quilla 10 mm de alto, tubular con la punta en espiral; estilo con una barba escasa justo debajo del estigma; estigma lateral, redondeado; filamento del estambre vexilar ensanchado hacia la base; ovario linear, puberulento; legumbres 60–110 × 2–4 mm, cilíndricas, patentes o semi-patentes, glabrescentes con 13 a 24 semillas; semillas 3–3,5 × 1,75–2 mm, cuboides, de color negro con manchas pardas, pardas o crema moteadas de negro. **Número de cromosomas:** $2n=22$ (Torres-Colín 2006).

Nombre común: Brusquilla, Frijolillo, Frijolito, Frijol de Monte.

Hábitat: En sabanas (época de lluvias principalmente), maleza en cultivos bajo riego, emergente en terrenos inundados, vegetación secundaria.



Figura 4.2. Ilustración de *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb.

Material examinado: **AMAZONAS:** *Guánchez & Melgueiro 4346* (VEN); *Huber 1039* (VEN); *Steyermark & al. 131441* (VEN); *Trujillo & al. 20180* (MY). **ANZOÁTEGUI:** *Cárdenas 356* (MY); *Pittier 14903* (VEN); *Trujillo & al. 26657* (MY). **APURE:** *Benítez de Rojas & Rojas 3363* (MY); *Ramia 3941* (VEN); *Stergios & al. 2873* (PORT); *Stergios & al. 15475* (PORT). **ARAGUA:** *Benítez 1082* (MY); *Cárdenas 384* (MY); *Cárdenas 3322* (MY); *Carnevali & al. 493* (MY); *Lasser 908* (VEN); *Malaguti & Trujillo 9137* (MY); *Marín 19* (MY); *Morillo & al. 8368* (VEN). **BOLÍVAR:** *Chacón 1155* (VEN); *Díaz 1014* (PORT); *N.G.S. 2* (VEN); *N.G.S. 117* (VEN). **CARABOBO:** *Burkart 16978* (VEN). **COJEDES:** *Trujillo & al. 16653* (MY). **DELTA AMACURO:** *Aymard & Stergios 919* (PORT); *Steyermark & al. 114546* (VEN); *Trujillo 4469* (MY). **FALCÓN:** *Amaya & al. 35* (VEN). **GUÁRICO:** *Calles s.n.* (ABH); *Berlingeri 418* (ABH); *Berlingeri 419* (ABH); *Berlingeri 420* (ABH); *Berlingeri 422* (ABH); *Fernández 995* (MY); *Fernández 1205* (MY); *Puebla 1* (VEN); *Ramírez 3147* (VEN); *Ramírez & al. 4495* (MY); *Ramírez & al. 4499* (VEN); *Rodríguez 814* (MY); *Rodríguez 1585* (MY); *Trujillo 8666* (MY); *Trujillo 8695* (MY); *Trujillo 8954* (MY). **LARA:** *Tamayo 1686* (VEN); *Tamayo 4239* (VEN). **MIRANDA:** *Casotto 054* (VEN). **MONAGAS:** *Figuera de Vásquez s.n.* (UOJ); *Trujillo 11672* (MY). **PORTUGUESA:** *Aymard & Cuello 7073* (PORT, VEN); *Fernández 1270* (MY); *Rodríguez 148* (MY); *Stergios & al. 2023* (PORT). **SUCRE:** *Cumana 1006* (IRBR); *Cumana 1238* (IRBR, VEN); *Cumana & al. 4296* (IRBR); *Cumana & al. 4921* (IRBR); *Patiño & Montes VEN-6-P* (MY); *Romero 3* (IRBR). **TÁCHIRA:** *Antolínez s.n.* (MY); *Antolínez 27* (PORT); *Valdez 24* (MY). **ZULIA:** *Faría 359* (HERZU); *Faría 365* (HERZU); *Zambrano & al. 2086* (HERZU).

1. *Macropodium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., *Symb. Antill.* 9(4): 457. 1928 subsp. *gracile* ≡ *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837 [basion.] Lectótipo (designado en primera instancia como ‘holótipo’ por Barbosa-Fereiro, 1987: 137): Cuba, *Poeppig s.n.* (W). Lectótipo (designado aquí en segunda instancia): W K000502929!).

M. gracile* var. *gracile

= *Phaseolus longepedunculatus* var. *angustifolius* Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837, nom. nud. – Síntipos: Brasil, In pascuis herbidis planitierum provinciae Piauiensis, Maio, *Martius s.n.* (M0174109 [foto!]; M0174110 [foto!]; M0174111 [foto!]).

= *Phaseolus savannarum* Britton & P. Wilson. in Mem. Torrey Bot. Club 16(2): 70–71. 1920 – Holótipo: Cuba, Pinar del Rio, Herradura, Earle 632 (NY [foto!]).

= *Phaseolus longepedunculatus* var. *linearifolius* Hassl. in Candollea 1: 453. 1923 – Síntipos: Guatemala, Türckheim 3573 (herb. Delessert, G); Costa Rica, Shannon 6022 (G). No vistos (en préstamo a BAFC, Argentina, desde 1989).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *boliviensis* Hassl. in Candollea 1: 453. 1923 – Síntipos: Bolivia, Steinbach 2046 (posiblemente en BAF, BREM, MVM; no vistos).

= *Phaseolus unilobatus* Pittier, Bol. Tecn. Minist. Agric. 5: 55. 1944 – Holótipo: Monagas, Maturín, Pittier 14352 (VEN48769!).

M. gracile* var. *subcoriaceum (Benth.) Berlingeri & M.B. Crespo, **comb. nov.** ≡ *Phaseolus longepedunculatus* var. *subcoriaceus* Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837 [basion.] – Lectótipo (designado aquí): Brasil, Ad Ribeirao Catinga, Pohl s.n. (K 000189691!); Isolectótipos: W 0045835 [foto!], NY (no visto).

= *Phaseolus longepedunculatus* Mart. ex Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837 ≡ *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., Symb. Antill. 9(4): 457. 1928 ≡ *Phaseolus longepedunculatus* var. *latifolius* Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837, nom. nud. – Holótipo: Brasil, In sylvis Catingas ad Joazeiro provinciae Bahia, Martius s.n. (M barcode 0174112 [foto!]).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *typicus* Hassl. in Candollea 1: 452. 1923, nom. inval. pro parte (excl. ‘Colombia: Santa Marta, Smith 287’).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *glabratus* Hassl. in Candollea 1: 452. 1923 – Lectótipo (designado por L. Torres-Colín, 2006: 149): Paraguay, Hassler 6197 (K!); Isolectótipos: Hassler 6054 (K!), Surinam: Hostmann 4 (K!).

= *Macroptilium domingense* Urb. in Ark. Bot. 22A(8): 51–52. 1928 – Holótipo: Haiti, Ekman 9401 (S No R-9483 [foto!]).

= *Phaseolus diversifolius* Pittier, Bol. Tecn. Minist. Agric. 5:56. 1944, nom. illeg., non Pers., Syn. Pl. 2(2): 296 (1807) – Holótipo: Anzoategui, Guaraguara, cerca de Santamé, Pittier 14302 (VEN 198640!).

2. ***Macroptilium gracile* subsp. *scolecocarpus*** (Piper) Berlingeri & M.B. Crespo, **comb. nov.** ≡ *Phaseolus scolecocarpus* Piper in Contr. U.S. Natl. Herb. 22(9): 681. 1926

[basion.] – Holótipo: Mexico, Yucatán, Izamal, *Gaumer 924* (F 37272: no visto). Isótipos: K 000478491!; MO, GH, NY, US (no vistos).

= *Phaseolus campestris* Mart. ex Benth., *Comm. Legum. Gen.*: 77. 1837, non Mart. ex Benth. 1859 – Holótipo: Brasil, in pascuis ad flumen San Francisco, prope Joazeiro provinciae Piauihi, *Martius* s.n. (M 0174108 [foto!]).

= *Phaseolus longepedunculatus* f. *typicus* Hassl. *Candollea* 1: 452. 1923, nom. inval. pro parte (Colombia, Santa Marta, *Smith 287* (K!)).

Ilustración: Fig. 4.3

Hierba erecta o semierecta, voluble postrada o trepadora. Tallos redondeados, estriados, fistulosos, glabrescentes o con pelos retrorso-adpresos hasta pubescentes o vellosos; entrenudos 1,5–16 cm de largo. Hojas trifolioladas; foliolos 11–94 × 1,75–44 mm (relación largo/ancho 1,25–20,6), lineares, ensiformes, oblongos, linear-lanceolados, lanceolados, ovado-lanceolados, ovados, subromboidales o subhastados, con la base cuneada, obtusa, redondeada o subhastada (generalmente asimétrica en los foliolos laterales) y el ápice agudo u obtuso; lamina con venación pinnada reticulada; glabrescentes, escabridulas, hirsutas, estrigosa, pubescentes o vellosas en ambas caras, estando los pelos en mayor densidad en la epidermis abaxial; pecíolo 0,7–7 cm de largo, glabrescente, estrigoso (pelos más o menos adpresos) o pubescente; raquis 0,1–1 cm de largo, glabrescente, estrigoso o pubescente; estipulas 1,5–5 × 0,4–2 mm, triangulares o deltoides, subuladas, glabrescentes o pilosas externamente (cara abaxial) y glabras en la cara interna o adaxial, antrorsas o retrorsas, con 3 a 7 nervaduras (frecuentemente 4 o 5); estipelas 0,5–2,5 × 0,1–0,5 mm, subuladas o linear-lanceoladas, ciliadas, uninervadas. Inflorescencias 10–82 cm de largo; pedúnculos 3,3–47 cm de largo, glabrescentes, estrigosos, pubescentes o vellosos, nudos florales comúnmente concentrados en el ápice (raquis 1,5–35 cm de largo); brácteas pedunculares 1,0–9,0 × 0,1–0,75 mm, deltoideo-subuladas o linear-subuladas, con uno a cuatro nervios, pubescentes o ciliadas externamente (cilios largos y cortos), agrupadas en fascículos de 1–5 brácteas, ubicados a 0,25–3 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales 1,0–5 × 0,25–0,75 mm, ovado-lanceoladas, lanceoladas o linear-lanceoladas, corta o largamente subuladas, ciliadas o pubescentes, con uno a tres nervios (generalmente el central más evidente); bractéolas

0,75–4,0 × 0,25–0,5 mm, lanceoladas o linear-lanceoladas, corta o largamente subuladas, ciliadas o pubescentes, con 1–3 nervios (el central más evidente); cáliz 3,0–6,0 × 1,0–2,75 mm, tubular, tubular-campanulado, campanulado, campanulado-turbinado o turbinado, estrigoso o pubescente, tubo 1,75–4,5 mm de largo, dientes del cáliz triangulares, los dos superiores 0,5–1,5 × 0,5–1,75 mm, más cortos y anchos (deltoides), los tres inferiores 0,9–2,5 × 0,4–1,25 mm, más largos y angostos, más cortos, igual o más largos que la mitad de la longitud del tubo; corola de color rosado, rojo o púrpura, a veces blanquecinas; estandarte 10–17 mm de largo, con lámina oblonga a suborbicular, emarginada, reflexa; alas 14–25 mm de largo, uña estrecha de 6–8 mm de largo, lámina elíptica a orbicular; quilla 6–12 mm de alto, tubular con la punta en espiral; ovario 6–9 mm de largo, linear, puberulento, con disco sesgado; estilo con una barba escasa justo debajo del estigma; estigma lateral, redondeado; estambres diadelfos (9+1), filamento del estambre vexilar ensanchado hacia la base, anteras subbasifijas y basifijas; legumbres 40–90 × 1,75–3,5 mm, patentes, semipatentes o algo péndulas con respecto al eje de la inflorescencia (vistas en material de herbario), con 8–24 semillas; semillas 2,0–3,5 × 1,25–2,5 mm, cuboides, de color marrón o pardusco (a veces crema) moteadas de negro o de color uniforme. **Número de cromosomas:** $2n = 22$ (Torres-Colín 2006).

Hábitat: En sabanas y bosques secos estacionales o en vegetación secundaria.

Clave de los taxones subespecíficos de *Macroptilium gracile*

1. Cáliz piloso-pubescente, no estrigoso, campanulado-turbinado, con los dientes casi siempre más largos que la mitad de la longitud del tubo; brácteas y bractéolas linear-lanceoladas a lanceoladas, largamente subuladas; legumbres ligeramente falcadas, de (2,5)2,7–3,3(3,5) mm de ancho (promedio 2,97 mm)

..... *M. gracile* subsp. *scolecocarpus*

1. Cáliz con pubescencia estrigosa, tubular-campanulado, con los dientes generalmente de la mitad de la longitud del tubo o más cortos; brácteas y bractéolas lanceoladas a ovado-lanceoladas, cortamente subuladas; legumbres rectas, de (1,75)2,1–2,5(3,0) mm de ancho (promedio 2,35 mm).... *M. gracile* subsp. *gracile*

a. Hierba erecta o semierecta, postrada o trepadora; generalmente glabrescente o con pubescencia adpresa; foliolos lineares, ensiformes, oblongos, linear-lanceolados o lanceolados, relación largo/ancho (2,92)8,08–12,86(20,60); predomina en sabanas hiperestacionales inundables o en zonas húmedas y calientes, y en vegetación secundaria *M. gracile* var. *gracile*

a. Hierba postrada o trepadora; generalmente pubescente o vellosa; foliolos ovados, ovado-lanceolados, subromboidales, subhastados, lanceolados u oblongos, relación largo/ancho (1,35)1,78–2,75(7,50); predomina en las sabanas no inundables o bien drenadas y en los bosques estacionales asociados a dichas sabanas, y en vegetación secundaria *M. gracile* var. *subcoriaceum*

Material examinado:

M. gracile subsp. *gracile* var. *subcoriaceum*. **AMAZONAS:** *Fernández 10380* (VEN); *Guánchez & Melgueiro 4180* (VEN); *Huber 497* (VEN). **ANZOATEGUI:** *Pittier 14424* (VEN); *Pittier 4955* (VEN). **APURE:** *Badillo 1355* (VEN); *Benítez de Rojas 3362* (MY); *Chardon 236* (VEN); *Davidse & al. 1360* (PORT). **ARAGUA:** *Alfonso & Soto 19* (MY); *Betancourt 7* (MY); *Cárdenas 1923* (MY); *Cárdenas & León 3511* (MY); *Cárdenas & León 3522* (MY); *Guzmán 6* (MY); *Lasser 891* (VEN); *Ponce & Trujillo 1735* (MY); *Trujillo 7080* (MY); *Williams 10541* (VEN). **BARINAS:** *de Estrada 46* (MY); *de Estrada 119* (MY); *Ramía & Montes 5516* (VEN). **BOLÍVAR:** *Davidse & Huber 22543* (VEN); *Knab-Vispo 1180* (VEN); *Rutkis 945* (PORT); *Salazar 128* (IRBR, VEN); *Velásquez & Rodríguez 206* (VEN). **COJEDES:** *Rudd 422* (VEN). **GUARICO:** *Castillo 280* (VEN); *Fernández 1389* (MY); *Lasser 122* (VEN); *Ramírez 2030* (PORT); *Trujillo & al. 25718* (MY). **MIRANDA:** *Benítez de Rojas & al. 5031* (MY); *Meier & Forbes 9885* (VEN). **MONAGAS:** *AL. & AV. 181* (UOJ); *Cumana 2156* (IRBR); *Fernández & al. 9430* (PORT). **PORTUGUESA:** *Aymard 4439* (PORT); *Aymard & Thimann 717* (PORT); *Flores-Fernández 209a* (PORT); *Ortega 936* (PORT); *Ortega & al. 1360* (PORT); *Rodríguez 155* (PORT); *Rodríguez 169* (PORT); *Stergios 6660* (MY, PORT). **ZULIA:** *Bunting 5951* (HERZU); *Ortega & Smith 3422* (PORT); *Zambrano & al. 2112* (HERZU); *Zambrano & al. 2132* (HERZU).

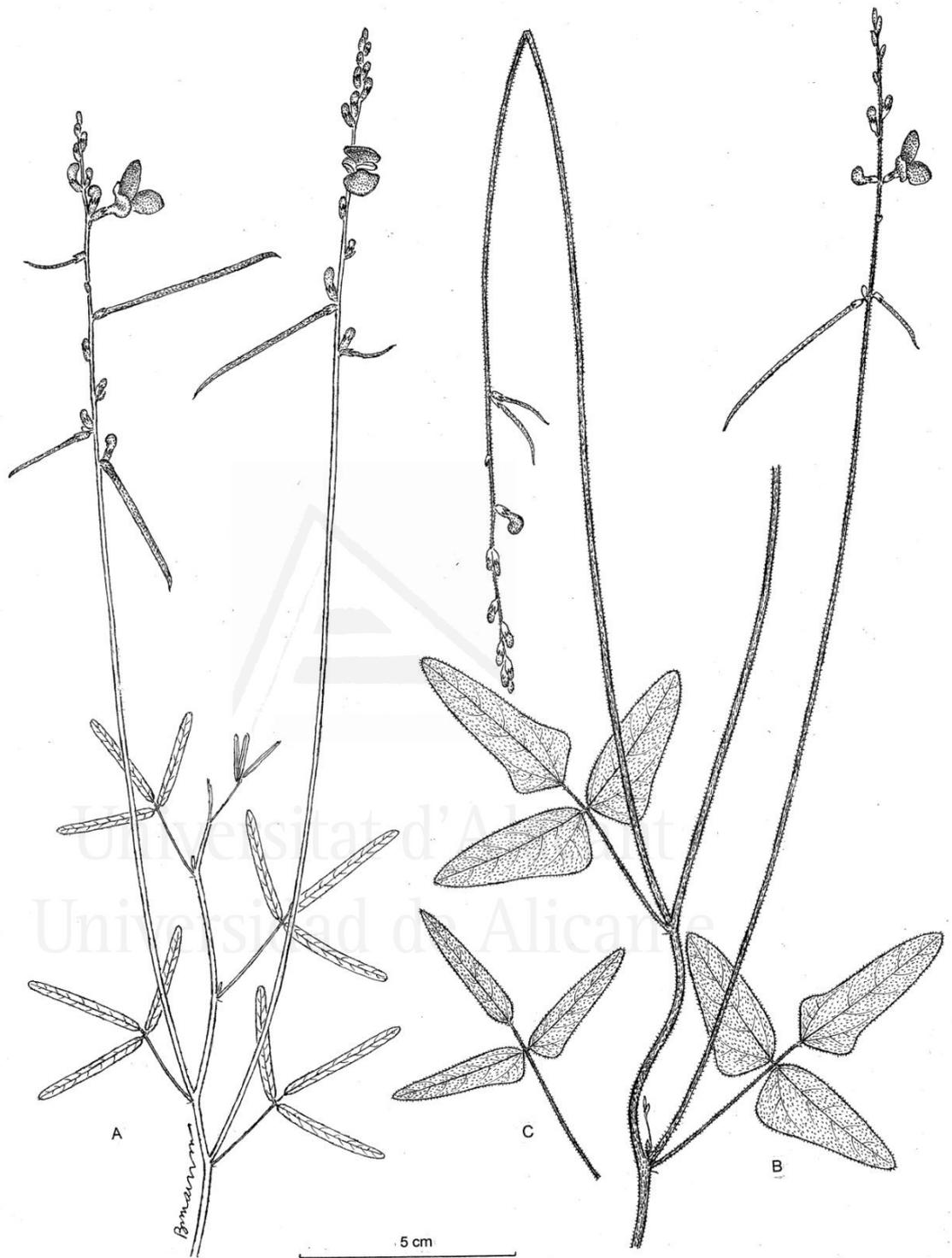


Figura 4.3. Ilustración de *Macroptilium gracile* var. *gracile* (izquierda) y *M. gracile* var. *subcoriaceum* (Benth.) Berlingeri & M.B. Crespo, comb. nov. (derecha).

M. gracile subsp. *gracile* var. *gracile*. **AMAZONAS:** *Elcoro 11* (PORT); *Huber 680* (VEN); *Huber 1002* (VEN); *Huber 1267* (VEN); *Huber 3549* (VEN); *Huber 4529* (VEN); *Milano 00874* (PORT); *Morillo & Ishikawa 3602* (VEN); *Williams 13004* (VEN); *Williams 13813* (VEN). **ANZOÁTEGUI:** *Colonello 245* (PORT); *Colonello 259* (PORT); *Lasser & Vareschi 4250* (VEN). **APURE:** *Alfonso & al. 6* (MY); *Aymard & al. 5056* (PORT); *Aymard & al. 7435* (PORT); *De Martino & al. 410* (MYF, VEN); *Davidse & González 12914* (VEN); *Davidse & González 14867* (VEN); *Davidse & González 16114* (VEN); *Duno & al. 199* (MY, VEN); *Gómez 450* (VEN); *Ramia 4085* (VEN); *Ramia 4101* (VEN); *Ramia & Montes 4983* (VEN); *Ramia & Montes 5105* (VEN); *Ramia & Montes 5518* (VEN). **ARAGUA:** *Cárdenas 1602* (MY); *Cárdenas 1974* (MY); *Pittier 11330* (VEN). **BARINAS:** *Lasser 233* (VEN); *Ramia 3579* (VEN); *Pittier 11728* (VEN). **BOLÍVAR:** *Cuello 518* (PORT); *Fernández 2931* (PORT); *Fernández 4157* (PORT); *Killip 37635* (VEN); *Ramia 2125* (VEN); *Steyermark 88314* (VEN); *Steyermark & al. 131095* (VEN); *Williams 12900* (VEN); *Williams 12621* (VEN). **CARABOBO:** *Spadiliero 027* (VEN). **COJEDES:** *Pittier 11999* (VEN); *Rudd 330* (VEN); *Vilealdo 42* (VEN); *Vilealdo 54* (VEN). **DELTA AMACURO:** *Ramia 2183* (VEN); *Ramia 2203* (VEN). **DISTRITO FEDERAL:** *Tamayo 1473* (VEN). **GUÁRICO:** *Delascio & al. 9956* (PORT); *Hernández & Aristigueta 62a* (VEN); *Moreno 205* (VEN); *Ortiz & Ramia 2807* (VEN). **LARA:** *Saer 715* (VEN). **MONAGAS:** *Aristeguieta & Vera 7582* (VEN); *Aymard & al. 12964* (PORT); *Badillo 3601* (MY); *Gaipa & Gómez 16* (VEN); *Lárez & Mays 869* (UOJ); *Lárez & Mays 911* (VEN); *Pittier 14388* (VEN); *Pursell 8547* (VEN). **PORTUGUESA:** *Aymard & Cuello 4963* (PORT); *Delgado 570* (VEN); *Fernández 194* (PORT); *Rodríguez 12* (PORT).

M. gracile subsp. *scolecocarpus*. **GUÁRICO:** *Berlingeri 421* (ABH). **ZULIA:** *Barrios & al. YB-114* (HERZU); *Sthormes & al. 2820* (HERZU).

Individuos intermedios de difícil asignación: **APURE:** *Davidse & al. 3891* (PORT). **GUÁRICO:** *Capote & Hernández 153* (VEN). **SUCRE:** *Tamayo 2179* (VEN).

Macroptilium bracteatum (Nees & Mart.) Maréchal & Baudet, Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. 44: 443. 1974 ≡ *Phaseolus bracteatus* Nees & Mart., Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 12(1): 27. 1824 – Tipo: Brasil, “In Campis prope Tamburil et Valos – In Campis ad Rio de San Francisco fluvium et in Provincia Piauiensi”, *Martius* (holónimo: M) ≡ ‘*Phaseolus bracteolatus*’ (Nees & Mart.) DC., Prodr. 2: 391. 1825.

= *Phaseolus decipiens* Salzm. ex Benth., Fl. Bras.15(1): 191. 1859 – Tipos: Brasil, Bahia, *Salzmann* s.n. (K barcode K000206638 [foto!]); Brasil, Bahia, *Salzmann* s.n. (K barcode K000206639 [foto!]).

= *Phaseolus bracteatus* Nees & Mart. f. *panduriformis* Hassl in Candollea 1:451. 1923 – Tipos: Brasil, Piaui, *Martius* 2430 (holónimo: M); Paraguay, “Ad marginem silvas pr. Cord. de Altos”, *Hassler* 1763 (Paratipos: P barcodes P02740378 [foto!], P02740380 [foto!]; K barcode K000502927 [foto!]); Paraguay, “In campis prope Cordillera de Altos”, *Hassler* 1813 (Paratipos: P barcodes P02740373 [foto!], P02740374 [foto!]).

= *Phaseolus bracteatus* Nees & Mart. f. *rhomboidalis* Hassl. in Candollea 1:451. 1923 – Tipos: Paraguay, “In campo San Bernardino”, *Hassler* 6053 (Isosintipos: P barcodes P02740375 [foto!], P02740376 [foto!]); Paraguay, “Ad ripam fluminis Alto Parana”, *Hassler* 532 (Isosintipos: P barcodes P02740377 [foto!], P02740379 [foto!]; K barcode K000502928 [foto!]); Paraguay, “In regione cursus superioris fluminis Apa”, *Hassler* 8356 (K barcode K000502925 [foto!]).

Ilustración: Fig. 4.4

Hierba voluble postrada o trepadora. Tallos redondeados, estriados, sólidos, vellosos; entrenudos 3–14 cm de largo. Hojas trifolioladas; foliolos 25–50 × 15–45 mm, ovados en los primeros estadios de crecimiento y luego lobados (pandurados), los laterales inequiláteros, base truncada, obtusa o cuneada, ápice obtuso mucronado o sin mucrón, algunas veces agudo; lámina con venación camptódroma, vellosa en ambas caras; pecíolo 1,7–6 cm de largo, pubescente o vellosos; raquis 0,3–1,3 cm de largo, pubescente o vellosos; estipulas 0,7–10 × 0,2–0,4 mm, ovada-lanceoladas, pubescentes externamente y seríceas (pelos adpresos) en la cara interna, patentes con los bordes doblados hacia abajo o retrorsas, con 6 a 10 nervaduras; estipelas 2–2,5 × 0,5–0,75 mm, lanceoladas, ciliadas, uninervadas. Inflorescencias 26–49 cm de largo; pedúnculos estrigosos o pilosos; brácteas

pedunculares 7–20 × 0,5–4 mm, ovado-lanceoladas y linear-lanceoladas, algunas falcadas, mezcladas en el fascículo, con 3 a 10 nervios, pubescentes, agrupadas en fascículos de 8 a 12 brácteas, ubicados aproximadamente a 0,3–0,8 cm de la base del pedúnculo; brácteas florales 9–16 × 1–1,5 mm, lanceoladas, largamente subuladas, pubescentes, con 4 a 5 nervios; bractéolas 8–14 × 0,5–0,75 mm, lanceoladas, largamente subuladas, pubescentes, con 3 a 4 nervios; las brácteas y las bractéolas sobrepasan los botones florales en el ápice de la inflorescencia formando un penacho (inflorescencia comosa); cáliz 6 × 2,5 mm, subcampanulado, pubérulo a pubescente, tubo 3–3,5 mm de largo, dientes del cáliz de tamaño y morfología diferente, los dos superiores 0,5 × 2 mm, mucho más cortos y anchos (amplio-trianguulares) con una muesca amplia entre ambos, los tres inferiores más largos y angostos, estando el central en posición más distal (1,5 mm de largo) que los dos laterales (1,5 × 1,25 mm); corola de color púrpura; estandarte 22 × 12 mm, obovado, emarginado, reflexo; alas 27 × 15 mm, con lámina suborbicular; quilla 11 mm de alto, tubular con la punta en espiral; estilo con una barba justo debajo del estigma; estigma subterminal, redondeado; filamento del estambre vexilar ensanchado hacia la base; ovario linear, pubescente, con disco sesgado; legumbres 70–80 × 3,5 mm, rectas o subfalcadas, estrigosas a pubescentes, con 16–17 semillas; semillas 2,5–4 × 2–2,5 mm, cuboides a ovales, pardas o crema moteadas de negro.

Distribución: Brasil, Paraguay y Argentina. Introducida y escapada de cultivo en el estado Anzoátegui.

Material examinado: ANZOATEGUI: *Argenti* s/n (MY); *Berlingeri 423* (ABH); *Berlingeri 426* (ABH); *Berlingeri 427* (ABH).

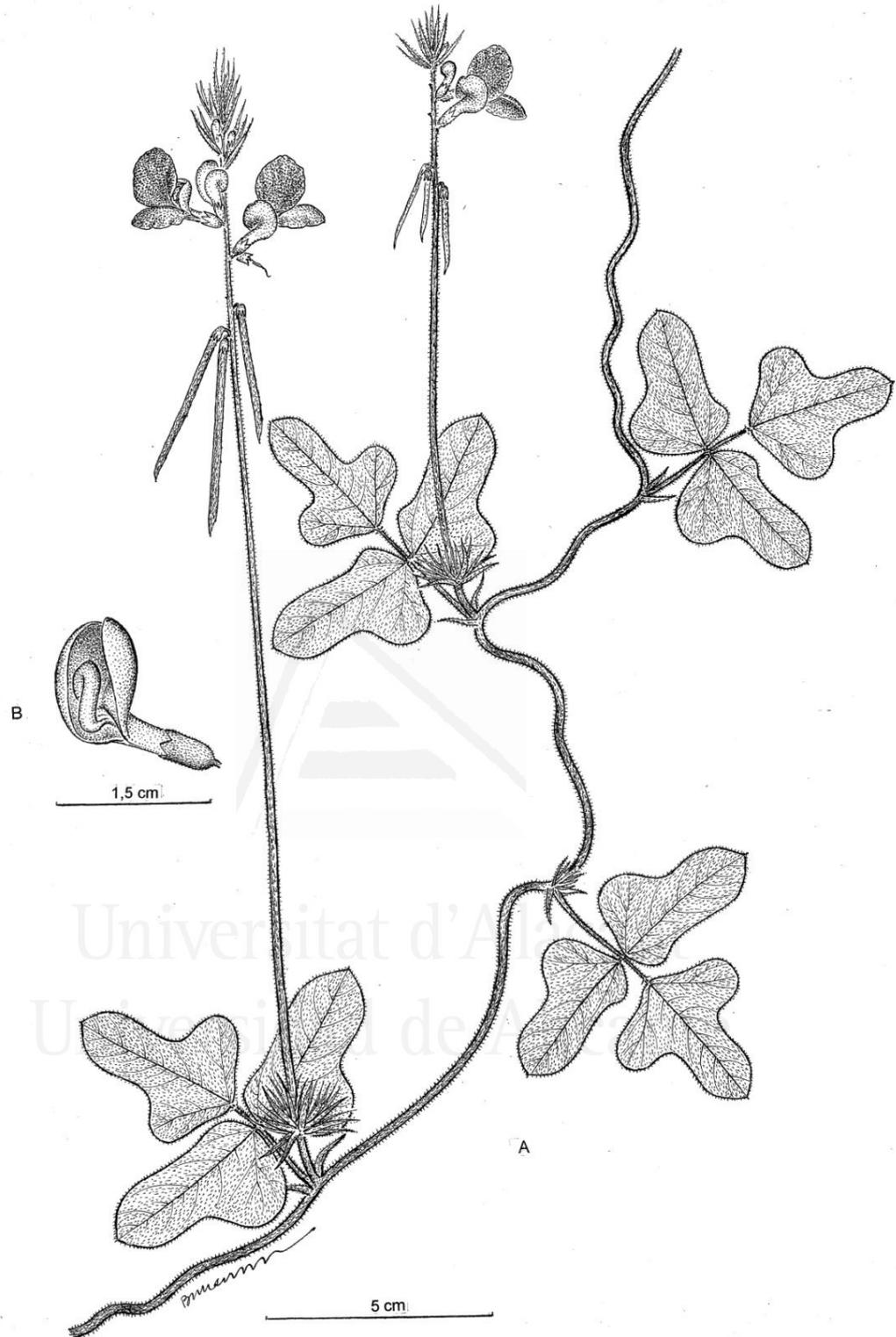


Figura 4.4. Ilustración de *Macroptilium bracteatum* (Nees & Mart.) Maréchal & Baudet.

Macroptilium erythroloma (Mart. ex Benth.) Urb., Symb. Antill. 9(4): 457. 1928 ≡ *Phaseolus erythroloma* Mart. ex Benth., Comm. Legum. Gen.: 77. 1837 – Holótipo: “Inter Lagoa Dourade et Camabnao, in campis provinciae Minas Geraes”, *Martius* 740 (M 0214952 [foto!]).

Ilustración: Fig. 4.5

Hierba voluble trepadora. Tallos redondeados, estriados, sólidos o mínimamente huecos, con pelos de color ferrugíneo o amarillento, pubescentes, vellosos o tomentosos; entrenudos 1–20 cm de largo. Hojas trifolioladas; foliolos 20–55 × 15–40 mm, ovado-lanceolados, ovados o subromboidales, con la base cuneada, obtusa, redondeada o truncada y el ápice agudo o algunas veces obtuso, mucronado; lamina con venación pinnada reticulada; ferrugíneo o seríceo-pubescentes en ambas caras, estando los pelos en mayor densidad en la epidermis abaxial; pelos de los márgenes y venas principales de los foliolos frecuentemente de color ocre; peciolo 1–5 cm de largo, pubescente a tomentoso; raquis 0,4–1,2 cm de largo, pubescente a tomentoso; estipulas 6–13 × 3–5 mm, ovado-lanceoladas a lanceoladas, pubescentes o seríceas (pelos cortos adpresos) con pelos largos en los bordes, antrorsas, patentes o retrorsas, con 5 a 10 nervaduras; estipelas 1–5 × 0,2–0,5 mm, subuladas, linear-lanceoladas o oblongas, pubescentes o ciliadas, con una, a veces dos nervaduras. Inflorescencias 10–45 cm de largo; pedúnculos adpreso-pubescentes (seríceos) o vellosos; brácteas pedunculares 5,0–20 × 0,25–1,5 mm, lineares a lanceoladas, subuladas, con uno a cuatro nervios, pubescentes, agrupadas en fascículos de 5–16 brácteas, ubicados a 4–10 mm de la base del pedúnculo; brácteas florales 3,0–6,0 × 0,5–1,25 mm, lanceoladas, pubescentes, con 3–5 nervios; bractéolas 2–4 × 0,5–1 mm, lanceoladas, pubescentes, con 1–5 nervios; las brácteas y las bractéolas ligeramente más largas que los botones florales en el ápice de la inflorescencia (inflorescencia no comosa); cáliz 3,25–4,5 × 1,75–2,5 mm, campanulado, adpreso-pubescente, tubo 2,25–2,5 mm de largo, dientes del cáliz triangulares, los dos superiores (0,75–1,0 × 1–1,25 mm) algo más cortos que los tres inferiores (1–1,5 × 0,75–1 mm), éstos últimos iguales o más largos que la mitad de la longitud del tubo; corola de color naranja, amarillenta, salmón, violeta o rosada, estándarte 10,0–12,0 × 9 mm, orbicular, emarginado, reflexo, de color verdoso; alas 12,0–15,0 × 8,5 mm, con lámina suborbicular a obovada, de color salmón o rosada; quilla c. 6 mm de alto; estilo con una barba escasa justo debajo del estigma; estigma

subterminal o lateral; filamento del estambre vexilar ensanchado hacia la base; ovario linear, pubescente; legumbres 25–40 × 2,5–6,0 mm, subfalcadas o falcadas, péndulas, ferrugineo-pubescentes, con 4 a 9 semillas; semillas 3,0–4,0 × 1,8–2,5 mm, cuboides, de color marrón uniforme o moteado de negro. **Número de cromosomas:** $2n = 22$ (Torres-Colín 2006).

Hábitat: Sabanas y matorrales de altura (1000 – 2200 m s.n.m.), vegetación secundaria.

Material examinado: **ARAGUA:** *Calles* s.n. (ABH); *Cárdenas 4026* (MY, VEN); *Cárdenas & Rodríguez 3908* (MY); *Trujillo 7000* (MY). **BOLÍVAR:** *Tamayo 3027* (VEN). **DISTRITO FEDERAL:** *Aristeguieta 7747* (VEN); *Manara* s.n. (VEN); *Morillo 617* (VEN); *Morillo 632* (VEN); *Morillo & Manara 731* (MY, VEN); *Trujillo 9632* (MY); *Trujillo 9714* (MY); *Trujillo & Fernández 956* (MY). **MÉRIDA:** *Aristeguieta 3306* (VEN). **MIRANDA:** *Morillo 3007* (VEN); *Tamayo 1171* (VEN). **TÁCHIRA:** *Steyermark & al. 120130* (VEN); *Trujillo & al. 17603* (MY). [Localidad desconocida]: *Arispe* s.n. (MY).

Macroptilium monophyllum (Benth.) Maréchal & Baudet in Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. 47: 257. 1977 ≡ *Phaseolus monophyllus* Benth., Comm. Legum. Gen.: 76. 1837 ≡ *Phaseolus monophyllus* var. *unifoliolatus* Hassl. in Candollea 1: 448. 1923 ≡ *Phaseolus monophyllus* var. *unifoliolatus* f. *typicus* Hassl. in Candollea 1: 448. 1923, nom. illeg. – Lectótipo (designado aquí): “In Basilia ad Rio Claro, *Pohl*” (K 000502921 [foto!]). Isolectótipo: W 0017814 [foto!].

= *Phaseolus monophyllus* var. *unifoliolatus* f. *paraguariensis* Hassl. in Candollea 1: 449. 1923 – Lectótipo (designado aquí): Paraguay, “In regione cursus superioris fluminis Apa”, *Hassler 8116* (K 000502919 [foto!]); Isolectótipo: W 1904-0000042 [foto!]

= *Phaseolus monophyllus* Benth. var. *intermedius* Hassl. in Candollea 1: 449. 1923. – Síntipos: Paraguay, “In campis siccis Punta Pará”, *Hassler 9818*; “In regione fluminis Alto Paraná”, *Fiebrig 6254* (No vistos)

Ilustración: Fig. 4.6

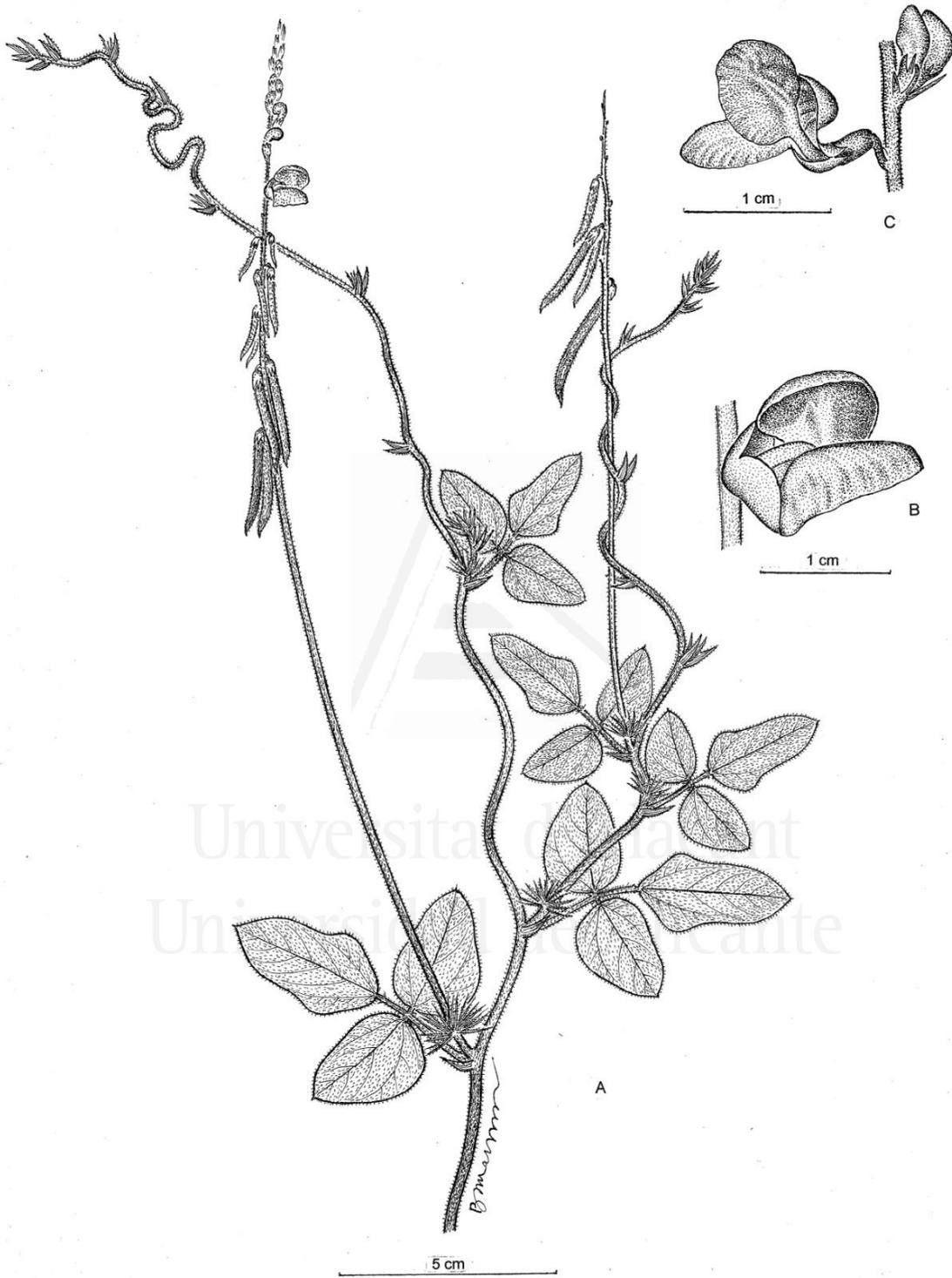


Figura 4.5. Ilustración de *Macroptilium erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb.

Hierba perenne, erecta (de hasta 50 cm de alto) o voluble con ramas generalmente erectas o ascendentes. Tallos redondeados, estriados, ferrugíneo-vellosos; entrenudos 1–8 cm de largo; Hojas unifolioladas; foliolos 55–130 × 23–75 mm, lanceolados, ovado-lanceolados, ovados o subcordados, con la base subcordada, redondeada o obtusa y el ápice agudo o obtuso; lamina con venación pinnada reticulada, ferrugíneo-vellosa en ambas caras; peciolo 3–10 cm de largo, ferrugíneo-veloso; estipulas 5–10 × 2–4 mm, triangulares a ovado-lanceoladas, vellosas o glabrescentes, antrorsas (no reflexas), con 5 a 8 nervaduras; estipelas 3,5–7 × 0,7–0,9 mm, lanceoladas, vellosas. Inflorescencias 21–70 cm de largo; pedúnculos vellosos; brácteas pedunculares 1,5 × 0,25 mm, ovadas-lanceoladas, caducas; brácteas florales 2,5–5 × 0,5–1 mm, ovado-lanceoladas, vellosas, con 3 a 4 nervios; bractéolas 3–5 × 0,5 mm, ovado-lanceoladas, vellosas, con 2 a 3 nervios; cáliz 3,5–4,5 mm de largo, verde claro, campanulado a turbinado, con abundante pubescencia amarillenta ascendente-adpresa, tubo 2,5–3 mm de largo, dientes del cáliz triangulares, los dos superiores 1–1,5 × 0,8–1 mm, más cortos y anchos (deltoides), los tres inferiores 1,1–1,5 × 0,6–1 mm, más largos y angostos, aproximadamente igual que la mitad de la longitud del tubo; corola de color rosada, rosada-anaranjada, naranja, lila, púrpura, salmón o azuladas, a veces blanquecinas; estandarte 9–11 mm de largo, suborbicular, reflexo; alas 14,0–14,5 mm de largo, obovadas; quilla 13–14 mm de largo, estigma lateral, redondeado; ovario linear, puberulento; legumbres 42–55 × 2,5–3 mm, péndulas, ferrugíneo-vellosas, con 6 a 10 semillas; semillas 2–3 × 3 mm, suborbitales (esferoidales), de color marrón uniforme o moteadas de marrón oscuro, tejido esponjoso del hilo prominente.

Hábitat Dispersa en pequeñas áreas de la sabana, sabana arbolada y con matas, escasa en sabana anegadiza, poco frecuente en sabana arbustiva, localmente frecuente en sabana arbolada de *Trachypogon-Platycarpum* sobre suelo arenoso, sabanas secas.

Material examinado: **AMAZONAS:** *Guánchez & Melgueiro 4340* (VEN); *Huber 4121* (VEN); *Huber 5257* (VEN); *Huber & Guánchez 11672* (VEN). **BOLÍVAR:** *Elcoro 791* (PORT); *Steyermark & al. 131631* (VEN). **MONAGAS:** *Ramía & al. 3802* (VEN).

4. Referencias bibliográficas

Bentham, G. 1837. Phaseolus Linn. Commentationes de Leguminosarum Generibus 77: 72-78.

Espert, S.M., S. Drewes & A. Burghardt. 2007. Phylogeny of *Macroptilium* (Leguminosae): morphological, biochemical and molecular evidence. *Cladistics* 23: 119-129.

Lackey, J.A. 1983. A review of generic concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). *Iselya* 2: 21-64.

Maréchal, R.J.J., J. Mascherpa & F. Stainier. 1978. Étude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genera *Phaseolus* et *Vigna* (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1-273.

Thiers, B. 2016. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. [<http://sweetgum.nybg.org/ih/>] (consultado Febrero de 2016)

Torres-Colin, M.L. 2006. Revisión taxonómica del género *Macroptilium* (Benth.) Urb. (Leguminosae) en México y Centroamérica. Tesis Maestra en Ciencias (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 171 p.

Urban, I. 1928. Plantae cubensis novae vel rariores a clo. Er. L. Ekman lectae. IV. *Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis* 9(4): 433-458. Berlin.

Verdcourt, B. 1970. Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the 'Flora of Tropical East Africa': IV. *Kew Bulletin* 24(3): 507-569.

SECCIÓN III

**HACIA UNA ESTRATEGIA NACIONAL DE
CONSERVACIÓN DE LOS PSC EN VENEZUELA**



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Consideraciones finales

Aunque a escala mundial, cada vez se reconoce más la importancia de conservar los parientes silvestres de cultivos, es mucho lo que queda por hacer al respecto en Venezuela. La mayoría de los parques nacionales y áreas protegidas de Venezuela se decretaron para conservar *in situ* un paisaje, hábitat o especie determinada (Llamozas *et al.*, 2003) y no para conservar parientes silvestres de cultivos. En cuanto a la conservación *ex situ*, las colecciones nacionales están conformadas mayormente por especies exóticas, por ser éstas la base de la alimentación. Aunque se ha hecho un esfuerzo por incluir germoplasma autóctono, existe una baja representación de materiales silvestres (Knudsen, 2000). En los bancos de germoplasma internacionales hay una mayor representación de PSC colectados en Venezuela, pero sigue siendo bajo en algunos taxones, especialmente en los géneros de cultivos *Phaseolus* L., *Capsicum* L., *Ananas* Mill., *Lycopersicon* Mill., *Manihot* Mill., *Psidium* L., *Dioscorea* L., *Xanthosoma* Schott. y *Arracacia* Bancr.

En este trabajo (Berlingeri y Crespo, 2012) se realizó por primera vez un inventario de los parientes silvestres, haciendo una priorización inicial de los cultivos, lo cual resultó ser de utilidad práctica para el manejo de la información. Dicho inventario, constituye un documento de trabajo base, a partir del cual se establecen prioridades de investigación y estrategias de conservación. Queda claro que no es una lista fija de especies, sino un documento que debe ser actualizado en la medida en que se incremente el conocimiento taxonómico y científico de los géneros de interés. Lo anterior se refleja en este mismo estudio, ya que cuando se realizó el inventario de PSC de Venezuela (Sección I), se incluyeron siete especies de *Phaseolus* atendiendo al Catálogo de la Flora de Venezuela (Hokche *et al.*, 2008) y los datos de ocurrencia de los bancos de germoplasma. Ahora, al realizar la revisión de los géneros *Phaseolus* y *Macroptilium* (Sección II), se confirma que sólo existen dos especies de *Phaseolus* silvestres (*P. lunatus* L. y *P. vulgaris* L.) y una naturalizada (*P. dumosus* Macfad.) en dicho territorio; por lo que el inventario inicialmente publicado (Berlingeri y Crespo, 2012) debe ser actualizado.

Evidentemente, la confiabilidad de este tipo de inventarios depende de la rigurosidad del Catálogo de Flora utilizado como base. No obstante, desde el punto de vista práctico, es recomendable iniciar el estudio a partir del conocimiento existente y luego profundizar donde sea necesario. En este sentido, nuestro inventario de PSC cumple totalmente su función.

La realización del inventario y el estudio de caso de los parientes silvestres de *Phaseolus* y *Macroptilium* han evidenciado que existen muchas áreas donde hay que ampliar el conocimiento científico, pero también han mostrado la necesidad de desarrollar nuevas metodologías para la conservación de esta clase de recursos genéticos.

En lo que se refiere al conocimiento, hay que profundizar en estudios ecogeográficos de los taxones priorizados (análisis taxonómico, ecológico y geográfico), con el fin de evaluar el estado de conservación y formular estrategias de conservación adecuadas y efectivas. Si no se dispone de esta información (p. ej., el caso de la identidad taxonómica del complejo *M. gracile* expuesta en el capítulo 2) o es muy escasa (como los datos de distribución y ecología de *Phaseolus* en el capítulo 3) habrá que generarla.

Otro aspecto fundamental en la conservación de los PSC son los estudios de diversidad genética poblacional. Hemos visto en el capítulo 2, que los dos grupos genéticos de *M. gracile* coincidían con un conjunto de sinapomorfias morfológicas y hábitats específicos. El manejo de esta información es importante para el buen uso de las colecciones de germoplasma y para la conservación de esta especie forrajera. La distribución de las especies de *Phaseolus* en distintos pisos altitudinales y climas, al igual que la variación morfológica observada (especialmente en *P. lunatus*) sugieren la necesidad de realizar estudios de diversidad poblacional del género en un futuro.

Por otra parte, la conservación de los PSC requiere de metodologías adecuadas para el mantenimiento *in situ* de los taxones o acervos (*pool*) genéticos prioritarios. Un estudio fundamental consistiría en estimar cuánta diversidad de los PSC prioritarios está siendo conservada en los Parques Nacionales y otras áreas protegidas de Venezuela. Sin embargo, en la práctica esta situación es más compleja que el mero establecimiento de reservas, ya que normalmente los PSC están inmersos en ecosistemas que deben ser manejados como un todo, tomando en cuenta todos los factores que los componen, sea en la dimensión biológica, social y política.

En relación a lo anterior, un factor importante es el hábitat donde crece el taxón de interés, así como las prácticas o fenómenos que lo favorecen. Si ocurre en áreas intervenidas de la vegetación natural o en el margen de cultivos y caminos (como ocurre en *Phaseolus*) ciertas prácticas agrícolas (p. ej. el uso de herbicidas) pueden provocar la disminución de las poblaciones o su extinción. Además, el hecho de crecer en estas áreas

hace que no se puedan establecer reservas y que se dificulte el monitoreo de sus poblaciones. En áreas donde históricamente ha habido una coexistencia del pariente silvestre con el cultivo del mismo género, la conservación de los recursos podría promoverse a través del mantenimiento de los sistemas tradicionales de cultivos. Además de *Phaseolus*, éste también puede ser el caso de los parientes silvestres de *Solanum* (sect. *Petota*), *Capsicum* sp.pl. y *Lycopersicon* (Jarvis & Hodgkin, 1999).

Los PSC también pueden formar parte de la vegetación clímax, como ocurre con *Ipomoea*, *Dioscorea* o *Xanthosoma* en los bosques bajo-montanos del estado Trujillo. Estos bosques son usados por los pobladores para obtener productos de subsistencia y para la extracción selectiva de madera (Berlingeri *et al.*, 2012). En cualquier situación donde las comunidades participen en el manejo de la vegetación, y especialmente cuando el taxón a ser conservado no sea relevante para los pobladores, la comunidad debería ser involucrada tomando en cuenta todas las especies útiles, con el fin de lograr los objetivos de conservación a la vez que se hace un uso sostenible del ecosistema. Los enfoques y manejo de los ecosistemas naturales suelen ser muy variados, incluso en sitios muy próximos entre sí (Berlingeri *et al.*, 2007); por lo que estas experiencias prácticas servirán para revisar y refinar las metodologías (retroalimentación) para el trabajo con las comunidades y para la conservación de la biodiversidad.

Una consideración final, pero no menos importante, son las políticas nacionales e internacionales que inevitablemente influirán en las estrategias de conservación. En relación a esto, Castañeda-Álvarez *et al.* (2016) identificaron los *hotspots* a escala mundial de mayor riqueza de taxones silvestres parientes de cultivos prioritarios, siendo sitios de considerable riqueza potencial el Mediterráneo, Oriente Próximo, Sur de Europa, Sudamérica, Centroamérica, y Sureste y Este de Asia. Dichas áreas seguramente tendrán prioridad en la destinación de recursos e infraestructura internacional para realizar actividades de colecta de germoplasma para la conservación *ex situ* o el establecimiento de reservas.

En Venezuela, existe una menor diversidad de parientes silvestres de cultivos de importancia global y mayor diversidad de cultivos secundarios (de importancia nacional o local) o subutilizados. Los PSC forman parte del patrimonio natural, cultural e histórico de Venezuela. Junto con el resto de la vegetación, prestan muchos servicios ambientales, por

lo que las estrategias a escala nacional y local serán las más viables y adecuadas para asegurar la conservación del mayor rango de diversidad posible.

Referencias bibliográficas

Berlingeri, C. & M.B. Crespo. 2012. Inventory of related wild species of priority crops in Venezuela. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59(5): 655-681.

Berlingeri, C., O. Carrero & C. Benítez. 2007. Inventario y rentabilidad de las especies vegetales de un bosque ribereño explotadas para uso ornamental, en el municipio Escuque, estado Trujillo. *Agronomía Tropical* 57(2): 77-88.

Berlingeri, C., C.E. Benítez & M.B. Crespo. 2012. Useful plants in the lower basin of La Palma River (Trujillo, Venezuela). *Acta Botánica Venezuéllica* 35(2): 219-246.

Castañeda-Álvarez, N.P., C.K. Khoury, H.A. Achicanoy, V. Bernau, H. Dempewolf, R.J. Eastwood, L. Guarino, R.H. Harker, A. Jarvis, N. Maxted, J.V. Müller, J. Ramirez-Villegas, C.C. Sosa, P.C. Struik, H. Vincent & J. Toll. 2016. Global conservation priorities for crop wild relatives. *Nature Plants* 2: 1-6.

Hokche, O., P. Berry & O. Huber. 2008. Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 859 p.

Jarvis, D.I. & T. Hodgkin. 1999. Wild relatives and crop cultivars: detecting natural introgression and farmer selection of new genetic combinations in agroecosystems. *Molecular Ecology* 8: S159-S173.

Knudsen H. 2000. Directorio de colecciones de Germoplasma de América Latina y el Caribe. IPGRI.

Llamoza S., R. Duno, W. Meir, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber & R. Ortiz. 2003. Libro rojo de la flora Venezolana. Caracas, VE, PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. 555 p.

CONCLUSIONES



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

A partir de los resultados obtenidos en el presente estudio se pueden extraer las siguientes conclusiones:

Capítulo 1

1. Los géneros nativos con especies que forman parte del *pool* genético del cultivo son: *Manihot*, *Solanum* (sect. *Petota*), *Lycopersicon*, *Ananas*, *Capsicum*, *Dioscorea*, *Xanthosoma*, *Phaseolus*, *Theobroma*, *Ipomoea*, **Gossypium**, *Arracacia* y *Psidium*. En relación a las especies, alrededor del 65 % corresponden a especies nativas parientes de cultivos prioritarios.

2. En la mayoría de los géneros se requieren estudios adicionales para determinar la diversidad y relación filogenética de las especies, especialmente en *Oryza*, *Solanum* (sect. *Petota*), *Capsicum*, *Phaseolus*, *Manihot*, *Dioscorea* y *Xanthosoma*. No obstante, las especies nativas venezolanas de *Saccharum*, *Persea*, *Ipomoea*, *Prunus*, *Vigna*, *Solanum* (sect. *Melongena*) y *Daucus* parecen estar distantemente relacionadas de los cultivos.

3. Los géneros de cultivos prioritarios que no tienen especies nativas o naturalizadas en Venezuela son *Allium*, *Musa*, *Brassica*, *Spinacia*, *Helianthus*, *Pisum*, *Lactuca*, *Citrus*, *Elaeis*, *Beta*, *Glycine* y *Triticum*.

4. Existe una baja representación de accesiones venezolanas de PSC en los bancos de germoplasma nacionales e internacionales. Esto resulta más evidente en los géneros *Phaseolus*, *Capsicum*, *Ananas*, *Lycopersicon*, *Oryza*, *Manihot*, *Psidium*, *Dioscorea*, *Xanthosoma* y *Arracacia*, por lo que es necesario muestrear adecuadamente la diversidad de estos grupos para su futura inclusión en los bancos de germoplasmas.

Capítulo 2

5. Los resultados del estudio morfológico, molecular y biogeográfico indican que los taxones del complejo *Macroptilium gracile* pertenecen a una sola especie con tres taxones infraespecíficos: una subespecie no típica (*Macroptilium gracile* subsp. *scolecocarpus* (Piper) Berlinger & M.B. Crespo, comb. nov.) y dos variedades en la subespecie tipo (*M. gracile* subsp. *gracile* var. *gracile* y *M. gracile* subsp. *gracile* var. *subcoriaceum* (Benth.) Berlinger & M.B. Crespo, comb. nov.).

6. Los caracteres pubescencia y morfología del cáliz, forma de las brácteas y bractéolas, ancho y forma de las legumbres permiten diferenciar las dos subespecies: *M. gracile* subsp. *gracile* y *M. gracile* subsp. *scolecocarpus*. Ambas subespecies también se diferencian sólidamente por caracteres genéticos, geográficos y ecológicos.

7. Las variedades *gracile* y *subcoriaceum* se diferencian sólo por unos pocos caracteres vegetativos menores (anchura de los foliolos, pubescencia y hábito), con la existencia de abundantes individuos intermedios. Dichos caracteres parecen estar correlacionados con un microhábitat y distribución geográfica más o menos definidos, lo que sugiere que se trata de ecotipos.

8. *Phaseolus diversifolius* Pittier y *P. unilobatus* Pittier –que algunos autores han aceptado en el rango específico– corresponden a sinonimias de *Macroptilium gracile* var. *subcoriaceum* y *M. gracile* var. *gracile*, respectivamente, sin mayor valor taxonómico.

Capítulo 3

9. De acuerdo con el estudio morfológico del género *Phaseolus* realizado en Venezuela, se reconocen tres especies: *P. lunatus* L., *P. vulgaris* L. y *P. dumosus* Macfad., que se diferencian fácilmente por la morfología de las flores, brácteas, bractéolas y legumbres. Crecen naturalmente en la vegetación secundaria o sitios intervenidos de los bosques de montaña de Venezuela, ocupando cada una territorios particulares.

10. *Phaseolus lunatus* y *P. vulgaris* crecen en estado silvestre y cultivado. La presencia de individuos introgridos de *P. vulgaris* también evidencia la existencia de complejos de poblaciones silvestres-maleza-cultivo. *Phaseolus dumosus* corresponde a la forma cultivada que se ha naturalizado en las zonas de montaña.

11. La variación morfológica de las formas silvestres de *P. lunatus* y *P. vulgaris*, junto con la distribución en distintos tipos de clima, sugieren la necesidad de realizar estudios de diversidad poblacional en estas especies.

12. Se excluye *Phaseolus coccineus* L. por ser una especie ocasionalmente cultivada en Venezuela, siendo su distribución natural las tierras altas de Centroamérica. Se descarta la presencia de *Phaseolus tuerckheimii* Donn., por ser una identificación errónea de especímenes de *P. dumosus*.

Capítulo 4

13. De acuerdo a la revisión del género *Macroptilium* realizada, se reconocen seis especies en Venezuela: *Macroptilium atropurpureum* (DC.) Urb., *M. lathyroides* (L.) Urb., *M. gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., *M. bracteatum* (Nees & Mart.) Maréchal & Baudet, *M. erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb. y *M. monophyllum* (Benth.) Maréchal & Baudet. Éstas se diferencian por caracteres de las hojas, pubescencia, brácteas pedunculares, brácteas florales, bractéolas, cáliz, color de las flores y legumbres.

14. *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. y *M. gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., que algunos autores separan en el rango específico, corresponden a variedades extremas de una misma especie. Al tener prioridad el nombre *M. gracile*, *M. longepedunculatum* queda relegado a la sinonimia del primero.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

APÉNDICES



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Apéndice 1A. Inventario de Especies Silvestres Parientes de Cultivos (PSC) prioritarios en Venezuela.

Cultivo	Familia	Género	Taxón	Sinónimos	Estatus	Grupo Taxonómico	Clasificación Taxonómica	Pool Genético	Conservación <i>ex situ</i>		Referencias
									Internacional	Nacional	
Maíz	Poaceae	Zea	<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mays</i>		Arqueofita	GT1		PG1a	X	X	Grant <i>et al.</i> (1965), Alfaro y Segovia (2000).
			<i>Zea mays</i> L. subsp. <i>mexicana</i>		Incierto	GT1		PG1b			
Arroz	Poaceae	Oryza	<i>Oryza alta</i> Swallen	<i>Oryza latifolia</i> Desv.	Incierto	GT3		PG3			Khush (1997), Vaughan y Tomooka (1999), Vaughan <i>et al.</i> (2003)
			<i>Oryza glumaepatula</i> Steud.		Incierto	GT2		PG2	X		
			<i>Oryza grandiglumis</i> (Döll) Prodoehl		Incierto	GT3		PG3			
			<i>Oryza latifolia</i> Desv.	<i>Oryza alta</i> Swallen	Incierto	GT3		PG3			
			<i>Oryza rufipogon</i> Griff.	<i>Oryza perennis</i> Moench	Naturalizada	GT2		PG2			
			<i>Oryza sativa</i> L.		Naturalizada	GT1		PG1	X	X	
Caña de Azúcar	Poaceae	Saccharum	<i>Saccharum angustifolium</i> Trin.		Incierto	GT4					D'Hont <i>et al.</i> (2008).
			<i>Saccharum asperum</i> Steud.		Incierto	GT4					
			<i>Saccharum officinarum</i> L.		Neofita	GT1		PG1		X	
			<i>Saccharum villosum</i> Steud.	<i>Saccharum trinii</i> (Hack.) Renvoize	Incierto	GT4					
Yuca	Euphorbiaceae	Manihot	<i>Manihot anomala</i> Pohl subsp. <i>pubescens</i> D.J.Rogers & Appan		Nativa	GT4	Sección Sinuatae	?			Rogers y Appan (1973), Nassar <i>et al.</i> (2008).
			<i>Manihot brachyloba</i> Müll.Arg.		Nativa	GT4	Sección Peruviana	?			
			<i>Manihot carthaginensis</i> (Jacq.) Müll.Arg.		Nativa	GT4	Sección Carthaginenses	?			
			<i>Manihot esculenta</i> Crantz		Nativa	GT1	Sección Manihot	PG1	X	X	
			<i>Manihot filamentosa</i> Pittier		Endémica	GT4	Sección Carthaginenses	?			
			<i>Manihot surinamensis</i> D.J. Rogers & Appan		Nativa	GT4	Sección Heterophyllae				
			<i>Manihot tristis</i> Müll.Arg. subsp. <i>saxicola</i> D.J. Rogers & Appan		Nativa	GT4	Sección Heterophyllae				

			<i>Manihot tristis</i> subsp. <i>tristis</i> Müll.Arg.	Nativa	GT4	Sección Heterophyllae					
Plátano	<i>Musaceae</i>	<i>Musa</i>	<i>Musa x paradisiaca</i> L.	Neofita	GT1				X		
Banano	<i>Musaceae</i>	<i>Musa</i>	<i>Musa x paradisiaca</i> L.	Neofita	GT1				X		
Papa	<i>Solanaceae</i>	<i>Solanum</i>	<i>Solanum colombianum</i> Dunal	Nativa	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato	X		Hawkes (1990), Spooner <i>et al.</i> (1995), Spooner y Hijmans (2001), Huamán y Spooner (2002), Bohs (2005), Weese y Bohs (2007).	
			<i>Solanum curtilobum</i> Juz. & Bukasov	Incierto	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato	X			
			<i>Solanum flahaultii</i> Bitter	<i>Solanum paucijugum</i> Bitter	Nativa	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato			
			<i>Solanum juglandifolium</i> Humb. & Bonpl. ex Dunal		Nativa	GT2	Subsección Estolonifera	Clado Potato			
			<i>Solanum otites</i> Dunal	<i>Solanum colombianum</i> Dunal	Nativa	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato	X		
			<i>Solanum paramoense</i> Bitter ex Pittier	<i>Solanum tuberosum</i> L. subsp. <i>andigena</i> (Juz. & Bukasov) Hawkes	Nativa	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato			
			<i>Solanum subpanduratum</i> Ochoa	<i>Solanum colombianum</i> Dunal	Nativa	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato	X		
			<i>Solanum tuberosum</i> L.		Nativa	GT1	Subsección Potatoe, serie Tuberosa.	Clado Potato	X	X	
<i>Solanum tuberosum</i> L. subsp. <i>andigena</i> (Juz. & Bukasov) Hawkes		Nativa	GT1b	Subsección Potatoe, serie Tuberosa	Clado Potato	X	X				
			<i>Solanum woodsonii</i> Correll	Nativa	GT2	Subsección Potatoe	Clado Potato				
Berenjena	<i>Solanaceae</i>	<i>Solanum</i>	<i>Solanum melongena</i> L.	Neofita	GT1						
Piña	<i>Bromeliaceae</i>	<i>Ananas</i>	<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr. var. <i>comosus</i>	Arqueofita	GT1a		PG1	X	X	Leal y Coppens d'Eeckenbrugge (1996), Duval <i>et al.</i> (2001, 2003), Ruas <i>et al.</i> (2001).	
			<i>Ananas lucidus</i> Mill.	Arqueofita	GT1b		PG1				
			<i>Ananas nanus</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	Incierto	GT1b					X	
			<i>Ananas paraguayensis</i> Camargo & L.B.Sm.	Nativa	GT1b		PG2		X		
Cebolla	<i>Alliaceae</i>	<i>Allium</i>	<i>Allium cepa</i> L.	Neofita	GT1				X		
Café	<i>Rubiaceae</i>	<i>Coffea</i>	<i>Coffea arabica</i> L.	Naturalizada	GT1				X		
			<i>Coffea canephora</i> Pierre ex Froehn.	Incierto	GT1				X		
			<i>Coffea liberica</i> Hiern.	Naturalizada	GT1				X		

Sorgo	<i>Poaceae</i>	<i>Sorghum</i>	<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf	Neofita	GT1b	S. bicolor subsp. arundinaceum				De Wet (1978).	
			<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	Neofita	GT1a	S. bicolor subsp. bicolor	PG1	X	X		
			<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers. <i>Sorghum x drummondii</i> (Nees ex Steud.) Millsp. & Chase	Neofita	GT2 GT1b	Sección Sorghum S. bicolor subsp. Drummondii					
Tomate	<i>Solanaceae</i>	<i>Lycopersicon</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Incierto	GT1a			X	X		
			<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill. var. <i>cerasiforme</i> (Dunal) A. Gray	Nativa	GT1b			X	X		
Melón	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucumis</i>	<i>Cucumis anguria</i> L.	Naturalizada	GT3	Sect. Aculeatosi	PG3			Deakin <i>et al.</i> (1971), Kho <i>et al.</i> (1980)	
			<i>Cucumis dipsaceus</i> Spach	Incierto	GT3	Sect. Aculeatosi	PG3				
			<i>Cucumis melo</i> L.	Naturalizada	GT1	Sect. Cucumis	PG1				
			<i>Cucumis metuliferus</i> Naudin	Naturalizada	GT3	Sect. Metuliferi	PG3				
Pepino	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucumis</i>	<i>Cucumis sativus</i> L.	Naturalizada	GT1	Sect. Cucumis	PG2				
Pimiento	<i>Solanaceae</i>	<i>Capsicum</i>	<i>Capsicum annuum</i> L.	Incierto	GT1				X	X	Moscone <i>et al.</i> (2006), Walsh y Hoot (2001), Naci y Pickersgill (2004).
			<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>aviculare</i> (Dierb.) D'Arcy & Eshbaugh	Incierto	GT1	Complejo C. annuum	PG1a				
			<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser & Pickersgill	Incierto	GT1b	Complejo C. annuum	PG1b				
			<i>Capsicum chinense</i> Jacq.	<i>Capsicum annuum</i> var. <i>annuum</i>	Incierto	?	Complejo C. annuum	PG2	X		
			<i>Capsicum cumanense</i> Fingerh.		Nativa	?	?	?			
			<i>Capsicum frutescens</i> L.		Nativa	?	Complejo C. annuum	PG2	X		
			<i>Capsicum microcarpum</i> Cav.	<i>Capsicum baccatum</i> L. var. <i>baccatum</i>	Nativa	?	Complejo C. baccatum	PG2	X		
			<i>Capsicum pendulum</i> Willd.	<i>Capsicum baccatum</i> L. var. <i>pendulum</i> (Willd.) Eshbaugh	Nativa	?	Complejo C. baccatum	PG2	X		
			<i>Capsicum pubescens</i> Ruiz & Pav.		Incierto	?	Complejo C. pubescens	PG2			
			<i>Capsicum rhomboideum</i> (Humb. Bonpl. & Kunth) Kuntze		Nativa	?	?	PG3			
Zanahoria	<i>Apiaceae</i>	<i>Daucus</i>	<i>Daucus carota</i> L.	Neofita	GT1	Sección Daucus				Sáenz Laín, 1981)	

			<i>Daucus montanus</i> Humb. & Bonpl. ex Schult.	Nativa	GT4	Sección Anisactis				
Coco	<i>Areceaceae</i>	<i>Cocos</i>	<i>Cocos nucifera</i> L.	Naturalizada	GT1					X
Sandía	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Citrullus</i>	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. & Nakai	Naturalizada	GT1		PG1			
Lima	<i>Rutaceae</i>	<i>Citrus</i>	<i>Citrus aurantiifolia</i> (Christm.) Swingle	Neofita	GT1					
Limón	<i>Rutaceae</i>	<i>Citrus</i>	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm.f.	Neofita	GT1					
Mandarina	<i>Rutaceae</i>	<i>Citrus</i>	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Neofita	GT1					
Naranja	<i>Rutaceae</i>	<i>Citrus</i>	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	Neofita	GT1					X
Papaya	<i>Caricaceae</i>	<i>Carica</i>	<i>Carica papaya</i> L.	Naturalizada	GT1					
Tabaco	<i>Solanaceae</i>	<i>Nicotiana</i>	<i>Nicotiana glauca</i> Graham	Nativa	GT4	Sección Paniculatae; Sección Noctiflorae	PG3	X		Knapp <i>et al.</i> (2004), Trojak-Goluch y Berbeć (2003).
Tabaco	<i>Solanaceae</i>	<i>Nicotiana</i>	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	Arqueofita	GT1	Sección Genuinae; Sección Nicotiana	PG1	X		Knuth (1924).
Ñame	<i>Dioscoreaceae</i>	<i>Dioscorea</i>	<i>Dioscorea abysmophila</i> Maguire & Steyer.	Endémica	?	?				
			<i>Dioscorea alata</i> L.	Neofita	GT1	Sec. Enantiophyllum				
			<i>Dioscorea amazonum</i> Mart. ex Griseb.	Nativa	GT3	Sec. Sarcantha				
			<i>Dioscorea atrescens</i> R.Knuth	Endémica	GT3	Sec. Strutantha				
			<i>Dioscorea bolivarensis</i> Steyer.	Endémica	GT3	Sec. Sarcantha				
			<i>Dioscorea cayenensis</i> Lam.	Neofita	GT2	Sec. Enantiophyllum				
			<i>Dioscorea crateriflora</i> R.Knuth	Nativa	GT3	Sec. Macrothyrsa				
			<i>Dioscorea crotalariifolia</i> Uline	Nativa	GT3	Sec. Apodostemon				
			<i>Dioscorea cuspidata</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Nativa	GT3	Sec. Apodostemon				
			<i>Dioscorea decorticans</i> C.Presl	Nativa	GT3	Sec. Strutantha				
			<i>Dioscorea discolor</i> Hort.Berol. ex Kunth	Nativa	GT3	Sec. Lasiogyne				
			<i>Dioscorea holmioidea</i> Maury	Endémica	?					
			<i>Dioscorea laxiflora</i> Mart. ex Griseb.	Nativa	GT3	Sec. Cryptantha				
			<i>Dioscorea meridensis</i> Kunth	Nativa	GT3	Sec. Lychnostemon				
			<i>Dioscorea polygonoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Nativa	GT3	Sec. Lychnostemon				
<i>Dioscorea sororopana</i> Steyer.	Endémica	GT3	Sec. Hemidematostemon							
<i>Dioscorea trichanthera</i>	Nativa	GT3	Sec. Epistemon							

			Gleason			
			<i>Dioscorea trifida</i> L.f.	Nativa	GT1	Sec. Macrogynodium
			<i>Xanthosoma akkermansii</i> (G.S.Bunting) Croat	Endémica	?	Engler (1920).
			<i>Xanthosoma aristeguietae</i> (G.S.Bunting) Madison	Nativa	?	
			<i>Xanthosoma bayo</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma bolivaranum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma caulotuberculatum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma conspurcatum</i> Schott	Nativa	GT4	Sección Acontias
			<i>Xanthosoma contractum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma exiguum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma helleborifolium</i> Schott	Nativa	GT4	Sección Acontias
			<i>Xanthosoma longilobum</i> G.S.Bunting	Nativa	?	
Ocumo	Araceae	<i>Xanthosoma</i>	<i>Xanthosoma mafaffoides</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma maroae</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma mexicanum</i> Liebm.	Nativa	GT2	Sección Euxanthosoma
			<i>Xanthosoma nitidum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma orinocense</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma pariense</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma peltatum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	
			<i>Xanthosoma sagittifolium</i> (L.) Schott	Nativa	GT1	Sección Euxanthosoma
			<i>Xanthosoma saguasense</i> G.S.Bunting	Nativa	?	
			<i>Xanthosoma striatipes</i> (Kunth) Madison	Nativa	?	
			<i>Xanthosoma trilobum</i> G.S.Bunting	Endémica	?	

			<i>Xanthosoma undipes</i> K.Koch		Nativa	GT2	Sección Euxanthosoma					
Aguacate	Lauraceae	Persea	<i>Persea americana</i> Mill.		Naturalizada	GT1	Subgénero <i>Persea</i>	PG1	X	Kopp (1966), Bergh y Ellstrand (1986).		
			<i>Persea areolatocostae</i> (C.K.Allen) van der Werff		Endémica	GT4		PG3				
			<i>Persea bernardii</i> Kopp		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea caerulea</i> (Ruiz & Pav.) Mez		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea croatii</i> van der Werff		Endémica	GT4		PG3				
			<i>Persea croizatii</i> van der Werff		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea cuneata</i> Meisn.		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea fastigiata</i> Kopp var. <i>fastigiata</i>		Endémica	GT4		PG3				
			<i>Persea fastigiata</i> var. <i>sericea</i> Kopp		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea fendleri</i> van der Werff		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea ferruginea</i> Kunth		Nativa	GT4	PG3					
			<i>Persea fluviatilis</i> van der Werff		Endémica	GT4	Subgénero <i>Eriodaphne</i>	PG3				
			<i>Persea grandiflora</i> Kopp		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea jenmanii</i> Mez		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea maguirei</i> Kopp		Endémica	GT4		PG3				
			<i>Persea meridensis</i> Kopp		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea mutisii</i> Kunth		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea perseiphylla</i> (C.K.Allen) van der Werff		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea pseudofasciculata</i> Kopp		Nativa	GT4		PG3				
			<i>Persea rigens</i> C.K.Allen		Nativa	GT4		PG3				
<i>Persea subcordata</i> Ruiz & Pav.		Nativa	GT4	PG3								
Ajo	Alliaceae	Allium	<i>Allium sativum</i> L.		Neofita	GT1						
Caraota Judías	Fabaceae	Phaseolus		<i>Phaseolus vulgaris</i> L. var. <i>aborigineus</i> (Burkart) Baudet	Nativa	GT1b	Sección Phaseoli	PG1	X	Freytag y Debouck (2002), Debouck (1999), Delgado- Salinas <i>et al.</i> (1999, 2006)		
			<i>Phaseolus coccineus</i> L.		<i>Phaseolus polyanthus</i> Greenm.	Incierto	GT4	Sección Coccinei ?			X	
			<i>Phaseolus dumosus</i> Macfad.			Incierto	GT2	Sección Phaseoli ?			X	
			<i>Phaseolus erythroloma</i> Mart. ex Benth.		<i>Macroptilium erythroloma</i> Urb.	Nativa	GT5		PG3			
			<i>Phaseolus lunatus</i> L.			Nativa	GT4	Sección Paniculati	PG3		X	

			<i>Phaseolus pilosus</i> Kunth	Vigna lasiocarpa (Mart. Ex Benth.) Verdc.	Nativa	GT5		PG3			
			<i>Phaseolus speciosus</i> Kunth	<i>Vigna speciosa</i> (Kunth) Verdc.	Nativa	GT5		PG3			
			<i>Phaseolus tuerckheimii</i> Donn.Sm.		Nativa	GT4	Sección Brevilegumeni	?			
			<i>Phaseolus unilobatus</i> Pittier		Nativa	?	?	?			
			<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	<i>Phaseolus vulgaris</i> L. var. <i>vulgaris</i>	Naturalizada	GT1a	Sección Phaseoli	PG1	X		X
Mango	<i>Anacardiaceae</i> <i>e</i>	<i>Mangifera</i>	<i>Mangifera indica</i> L.		Naturalizada	GT1					X
			<i>Psidium acutangulum</i> DC.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium appendiculatum</i> Kiaersk.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium brownianum</i> Mart. ex DC.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium cinereum</i> Mart. ex DC.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium densicomum</i> Mart. ex DC.		Nativa	?		?			
Guayaba	<i>Myrtaceae</i>	<i>Psidium</i>	<i>Psidium friedrichsthalianum</i> Nied.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium guajava</i> L.		Naturalizada	GT1					X
			<i>Psidium guineense</i> Sw.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium laruotteanum</i> Cambess.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium maribense</i> Mart. ex DC.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium salutare</i> (Kunth) O.Berg		Nativa	?		?			
			<i>Psidium sartorianum</i> (O.Berg) Nied.		Nativa	?		?			
			<i>Psidium striatum</i> DC.		Nativa	?		?			
			<i>Theobroma bicolor</i> Humb. & Bonpl.		Nativa	GT4	Sección Rhytidocarpus	?			
			<i>Theobroma cacao</i> L. subsp. <i>cacao</i>		Nativa	GT1	Sección Theobroma	PG1	X		X
Cacao	<i>Sterculiaceae</i>	<i>Theobroma</i>	<i>Theobroma cacao</i> L. subsp. <i>sphaerocarpum</i> (A.Chev.) Cuatrec.		Nativa	GT1	Sección Theobroma	PG1			
			<i>Theobroma grandiflorum</i> Schum.		Nativa	GT4	Sección Glossopetalum	PG2			X
			<i>Theobroma microcarpum</i> Mart.		Nativa	GT4	Sección Telmatocarpus	PG2			

			<i>Theobroma obovatum</i> Klotzsch ex Bernoulli	Nativa	GT4	Sección Glossopetalum	?		
			<i>Theobroma speciosum</i> Willd.	Nativa	GT4	Sección Oreanthes	?		
			<i>Theobroma subincana</i> Mart.	Nativa	GT4	Sección Glossopetalum	?		
Ajonjolí	<i>Pedaliaceae</i>	<i>Sesamum</i>	<i>Sesamum orientale</i> L.	Naturalizada	GT1			X	X
Uva	<i>Vitaceae</i>	<i>Vitis</i>	<i>Vitis tiliifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.	Incierto	GT3	Subgénero <i>Vitis</i> .	PG2		
			<i>Vitis vinifera</i> L.	Neofita	GT1	Subgénero <i>Vitis</i>			
Repollo	<i>Brassicaceae</i>	<i>Brassica</i>	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> L.	Neofita	GT1				
Coliflor	<i>Brassicaceae</i>	<i>Brassica</i>	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>botrytis</i> L.	Neofita	GT1				
Lechuga	<i>Asteraceae</i>	<i>Lactuca</i>	<i>Lactuca sativa</i> L.	Neofita	GT1				
Algodón	<i>Malvaceae</i>	<i>Gossypium</i>	<i>Gossypium barbadense</i> L.	Nativa	GT1			X	X
			<i>Gossypium hirsutum</i> L.	Naturalizada	GT1			X	
Fresa	<i>Rosaceae</i>	<i>Fragaria</i>	<i>Fragaria vesca</i> L.	Naturalizada	GT1				
Durazno	<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus</i>	<i>Prunus accumulans</i> (Koehe) C.L.Li & G.Aymard	Nativa	GT4	Subgénero <i>Laurocerasus</i>	?		Li y Aymard (1997),
			<i>Prunus amplifolia</i> Pilg.	Nativa	GT4	Subgénero <i>Laurocerasus</i>	?		Lersten y Horner (2000),
			<i>Prunus espinozana</i> C.L.Li	Endémica	GT4	Subgénero <i>Laurocerasus</i>	?		Wen <i>et al.</i> (2008).
			<i>Prunus integrifolia</i> Walp.	<i>Prunus recurviflora</i> Koehe	Incierto	?			
			<i>Prunus lichoana</i> G.Aymard		Nativa	GT4	Subgénero <i>Laurocerasus</i>	?	
			<i>Prunus moritziana</i> Koehe		Nativa	?	?		
			<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.		Nativa	GT4	Subgénero <i>Laurocerasus</i>	?	
			<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch		Neofita	GT1			
			<i>Prunus pleuradenia</i> Griseb.		Nativa	?	?		
			<i>Prunus salicifolia</i> Kunth	<i>Prunus serotina</i> subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh; <i>Prunus capulli</i> Cav.	Incierto	GT4	Subgénero <i>Padus</i>	?	
			<i>Prunus skutchii</i> I.M.Johnst.		Nativa	?	?		
<i>Prunus urotaenia</i> Koehe		Nativa	?	?					
<i>Prunus wurdackii</i> C.L.Li		Endémica	GT4	Subgénero <i>Laurocerasus</i>					
Remolacha	<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Beta</i>	<i>Beta vulgaris</i> L.	Neofita	GT1				

Batata	<i>Convolvulaceae</i>	<i>Ipomoea</i>	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.	Nativa	GT1	Sección Eriospermum	PG1	X	X	Austin y Huáman (1996), Díaz <i>et al.</i> (1996), Huang <i>et al.</i> (2002), Rajapakse <i>et al.</i> (2004), Srisuwan <i>et al.</i> (2006).	
			<i>Ipomoea cordatotriloba</i> Dens.	Nativa	GT2	Sección Eriospermum	PG3				
			<i>Ipomoea longeramosa</i> Choisy	Nativa	GT2	Sección Eriospermum	?				
			<i>Ipomoea ramosissima</i> Choisy	Incierto	GT2	Sección Eriospermum	PG3				
			<i>Ipomoea tiliacea</i> Choisy	Nativa	GT2	Sección Eriospermum	?	X			
			<i>Ipomoea trifida</i> G.Don	Nativa	GT2	Sección Eriospermum	PG2	X			
Guandú	<i>Fabaceae</i>	<i>Cajanus</i>	<i>Cajanus cajan</i> (L.) Millsp.	Neofita	GT1			X	X		
Sisal	<i>Agavaceae</i>	<i>Agave</i>	<i>Agave cocui</i> Trel. var. <i>cocui</i>	Nativa	GT3	Subgénero <i>Agave</i>	?			Gentry (1982).	
			<i>Agave cocui</i> Trel. var. <i>laguayrensis</i> Hummelinck	Nativa	GT3	Subgénero <i>Agave</i>	?				
			<i>Agave sisalana</i> Perrine ex Engelm.	<i>Agave rigida</i> Mill.	Introducida	GT1	Subgénero <i>Agave</i>	?			
			<i>Agave vivipara</i> L.	Nativa	?	Subgénero <i>Agave?</i>	?				
Soya	<i>Fabaceae</i>	<i>Glycine</i>	<i>Glycine max</i> Merr.	Neofita	GT1				X		
Maní	<i>Fabaceae</i>	<i>Arachis</i>	<i>Arachis hypogaea</i> L.	Incierto	GT1	Sección <i>Arachis</i>	PG1	X	X	Krapovickas y Gregory (1994), Gimenes <i>et al.</i> (2002).	
			<i>Arachis pintoi</i> Krapov. & W.C.Greg.	Nativa	GT4	Sección <i>Caulorrhizae</i>	PG3				
			<i>Arachis prostrata</i> Benth.	Incierto	?						
Girasol	<i>Asteraceae</i>	<i>Helianthus</i>	<i>Helianthus annuus</i> L.	Neofita	GT1				X		
Guisantes, arvejas	<i>Fabaceae</i>	<i>Pisum</i>	<i>Pisum sativum</i> L.	Neofita	GT1				X		
Trigo	<i>Poaceae</i>	<i>Triticum</i>	<i>Triticum aestivum</i> L.	Neofita	GT1			X			
Apio	<i>Apiaceae</i>	<i>Arracacia</i>	<i>Arracacia pennellii</i> Constance	<i>Arracacia elata</i> H. Wolff (nombre aceptado según Tropicós)	Nativa	?		?			
			<i>Arracacia tillettii</i> Constance & Affolter	Nativa	?		?				
			<i>Arracacia vaginata</i> J.M.Coult. & Rose	Nativa	?		?				
			<i>Arracacia xanthorrhiza</i> Bancr.	Incierto	GT1		PG1		X		
Zapallo	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucurbita</i>	<i>Cucurbita ficifolia</i> Bouché	Arqueofita	GT1						
Calabaza	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucurbita</i>	<i>Cucurbita maxima</i> Duch. ex Lam.	Arqueofita	GT1						

Calabaza	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucurbita</i>	<i>Cucurbita moschata</i> Duch. ex Poir.	Arqueofita	GT1						X	
Calabacín	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Cucurbita</i>	<i>Cucurbita pepo</i> L.	Arqueofita	GT1							
Palma aceitera	<i>Areceaceae</i>	<i>Elaeis</i>	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	Neofita	GT1							
Espinaca	<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Spinacia</i>	<i>Spinacia oleracea</i> L.	Neofita	GT1							
Frijol	<i>Fabaceae</i>	<i>Vigna</i>	<i>Vigna adenantha</i> (G.Mey.) Maréchal, Mascherpa & Stainier	Nativa	GT4	Sección Leptospron	?		X			Marechal <i>et al.</i> (1978), Sonnante <i>et al.</i> (1996).
			<i>Vigna candida</i> (Vell.) Maréchal, Mascherpa & Stainier	Nativa	GT4	Sección Sigmoidotropis	?					
			<i>Vigna juruana</i> (Harms) Verdc.	Nativa	GT4	Subgénero Lasiospron, sin secciones	?		X			
			<i>Vigna lasiocarpa</i> (Benth.) Verdc.	Nativa	GT4	Subgénero Lasiospron, sin secciones	?		X			
			<i>Vigna linearis</i> (Kunth) Maréchal, Mascherpa & Stainier	Nativa	GT4	Sección Caracallae	?		X			
			<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	Nativa	GT4	Subgénero Lasiospron, sin secciones	?					
			<i>Vigna luteola</i> (Jacq.) Benth	Incierto	GT3	Sección Vigna	?					
			<i>Vigna peduncularis</i> Fawc. & Rendle	Nativa	GT4	Sección Pedunculares	?		X			
			<i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.	Neofita	GT1	Sección Catiang	PG1	X		X		
<i>Vigna vexillata</i> (L.) A.Rich.	Incierto	GT4	Sección Plectrotropis.	PG3	X							

Apéndice 2A. Especímenes utilizados en el estudio morfométrico. Para cada uno se cita: Taxón reconocido en este estudio. País. Estado o provincia, código en el estudio morfométrico, colector y número de colección (herbario), fecha de colección, identificación en el pliego (determinado por).

***Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. [subsp. *gracile*] var. *gracile*.** ARGENTINA. Corrientes, 77, *Pedersen 189* (K), 06 Ene 1949, *Macroptilium longepedunculatum* (Benth) Urban (D.G. Debouck, 1985). BELICE. Belice, 2, *McKee 11377* (K), 17 Nov 1964, *Macroptilium gracile* (Poepp.) Urban (D.G. Debouck, 1985); Stann Creek, 3, *Schipp 729* (K), 12 Feb 1931, *Macroptilium gracile* (Poepp.) Urban (Marechal *et al.* 1978). BOLIVIA. Beni, 27, *Beck 15544* (K), 11 Mar 2000 *Macroptilium gracile* (Poepp.) Urb. (Beck, 2000). BRASIL. Amapá, 34, *Pires & al. 50982* (K), 16 Sep 1961, *Phaseolus gracilis* Poepp. (H.S. Irwin, 1962); Amapá, 35, *Pires & Cavalcante 52046* (K), 10 Jul 1962, '*Phaseolus longipedunculatus*' Mart.ex Benth.; Bahia, 64, *Carneiro 1175* (K), 26 Sep 2001, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (G.P. Lewis, 2006); Goiás, 66, *Fonseca & al. 2614* (K), 26 Abr 2001, '*Macroptilium longipedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb. (A Delgado-Salinas, 2007); Minas Gerais, 65, *Hatschbach & al. 77666* (K), 09 Jun 2004, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 2009); Roraima, 30, *Amaral & al. 1430* (K), 30 Nov 1983, *Macroptilium gracile* (Poepp.) Urb. (R. Barneby, 1985); Roraima, 28, *Cook 269* (K), 18 Dic 1957, '*Phaseolus longipedunculatus*' Mart. ex Benth.; Roraima, 29, *Lewis 1511* (K), 18 Mar 1987, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 1987); Roraima, 67, *Prance & al. 9137* (K), 08 Ene 1969, *Phaseolus linearis* H.B.K. (M.K. Arroyo, 1972); Roraima, 31, *Sanaïotti 229* (K), 07 Sep 1993, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 1995); Roraima, 33, *Ule 7583* (K), 01 Oct 1908; Roraima, 32, *Ule 8173* (K), 01 Jul 1909, *Phaseolus gracilis* Poepp. COLOMBIA. Cesar, 46, *Allen 203* (K), 01 Ago 1924, '*Phaseolus longipedunculatus*' Mart.; Meta, 9, *Sprague 53* (K), 10 Jun 1899, *Phaseolus gracilis* Poepp.; Tolima, 8, *André 1922* (K), 1876, *Phaseolus* (*Macroptilium*) *semirectus* Jacq var β *angustifolia*. CUBA. Isla de Pinos, 4, *Curtis 357* (K), Feb y Abr 1904, *Macroptilium gracile* (Poepp.) Urban (Marechal *et al.* 1978). GUYANA. Alto Demerara-Berbice, 48, *Goode 1* (K), Sep 1954, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Demerara-Berbice, 13, *Harrison 566* (K), 22 Mar 1958, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Demerara-Berbice, 15, *Harrison 971* (K), 04 Jun 1958, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Demerara-Berbice, 14, *Martyn 91* (K), 01 Sep 1929, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Takutu - Alto Esequibo, 16, *Cook 162* (K), 13 Nov 1957, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Takutu - Alto Esequibo, 11, *Davis 793* (K), 01 Abr 1968, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Takutu - Alto Esequibo, 12, *Harrison 1290* (K), 16 Jul 1958, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Takutu - Alto Esequibo, 20, *Jansen-Jacobs & al. 4617* (K), 24 Jul 1995, '*Macroptilium longipedunculatum*' (Mart. ex Benth) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); Alto Takutu - Alto Esequibo, 21, *Jansen-Jacobs & al. 559* (K), 28 Oct 1987, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth) Urb. (L. Rico, 2012); Alto Takutu - Alto Esequibo, 22, *Jansen-Jacobs & al. 1328* (K), 30 Oct 1987, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth) Urb. (L. Rico, 2013); Alto Takutu - Alto Esequibo, 47, *Maas & al. 7234* (K), 04 Sep 1988, *Macroptilium gracile* (Benth.) Urban (R. Barneby, 1989); Alto Takutu - Alto Esequibo, 23, *Maas & Westra 3653* (K), 20 Oct 1979, *Phaseolus longepedunculatus* Mart. ex Benth. (R. Barneby, 1980); Alto Takutu - Alto Esequibo, 17, *Myers 5506* (K), 08 Nov 1935, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Takutu - Alto Esequibo, 18, *Smith 2344* (K), 01-04 Nov 1937, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Alto Takutu - Alto Esequibo, 19, *Smith 3252* (K), 12-22 Mar 1938, *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth.; Cuyuni-Mazaruni?, 24, *Quelch & McConnell 171* (K), 1894, *Phaseolus gracilis* Poepp.; Berbice Oriental-Corentyne, 10, *Thurm s.n.* (K), Sep 1879, *Phaseolus gracilis* Poepp. GUYANA FRANCESA. Cayenne, 26, *Cremers & Granville 14413* (K), 18 Abr 1996, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. (L. Rico, 2013); Cayenne, 25, *Cremers 5193* (K), 21 Dic 1977, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. (L. Rico, 2012); St Laurent Du Maroni, 53, *Granville & Crozier 16295* (K), 21 Jun 2004, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (F. Crozier, 2005). MEXICO. Oaxaca, 1, *Torres & Cedillo 85* (K), 11 Mar 1982, *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urban (M. Sousa). NICARAGUA. Chinandega, 5, *Hinds s.n.* (K), 14 Ene 1905, *Phaseolus gracilis* Poepp.; Chinandega, 6, *Sinclair s.n.* (K), *Phaseolus gracilis* Poepp. ex Benth. PANAMÁ. Panamá, 7, *Seemann 233* (K), 1846?, *Phaseolus gracilis* Poepp. PARAGUAY. Alto Paraguay, 71, *Fiebrig 1406* (K), 20 Mar 1905, *Phaseolus gracilis* Poepp. (Fevereiro, 1978). VENEZUELA. Apure, 37, *Lock 85/16* (K), 07 Mar 1985, *Macroptilium gracile* Urb.; Bolívar, 38, *Taylor 684* (K), 21 Ene 1988, *Macroptilium gracile* Urb. (G.P. Lewis, 2001); Cojedes, 103, *Calles s.n.* (ABH), s.f., *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb.; Guárico, 40, *Ortiz & Ramia 2405* (K), 17 Mar 1995, *Macroptilium gracile* (Poepp.) Urban (D.G. Debouck, 2011); Guárico, 42, *Ortiz & Ramia 3132* (K), 17 Nov 1995, *Macroptilium gracile* (Poepp.)

Urban (D.G. Debouck, 2011); Monagas, 39, *Wykes? H 15/81* (K), s.f., *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 1981); T.F. Amazonas, 41, *Huber 1002* (VEN, K), 24 Ago 1977, *Phaseolus gracilis* Poepp. (R. Liesner & O. Huber, 1978).

***Macroptilium gracile* (Poepp.ex Benth.) Urb. [subsp. *gracile*] var. *subcoriaceum* (Benth.) Berlingeri & M.B. Crespo, comb. Nov.** ARGENTINA. Corrientes, 76, *Krapovickas & Cristóbal 11936* (K), 14 Ene 1966, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (A. Delgado S., 1980). BRASIL. Amapá, 62, *Westra 48544* (K), 02 Oct 1960, *Phaseolus longepedunculatus* Mart. ex Benth. (H.S. Irwin, 1962); Bahia, 57, *de Queiroz & Nascimento 4658* (K), 26 Ago 1996, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 2009); Bahia, 56, *Ganev 136* (K), 13 Abr 1992, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urban (A. Delgado-Salinas, 2007); Bahía, 84, *do Cavalo 713* (K), 01 Sep 1980, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); Goiás, 60; *Irwin & al. 15288* (K), 23 Abr 1966, *Phaseolus longepedunculatus* Mart. (Arroyo, 1971); Maranhão, 61, *Froes & Krukoff 1819* (K), 29 Ago 1932, *Phaseolus longepedunculatus* Martius ex Bentham (Fevereiro, 1978); Mato Grosso, 59, *Hatschbach & al. 62718* (K), 13 May 1995, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (G.P. Lewis, 1995); Mato Grosso del sur, 58, *Silva & al. 7001* (K), 29 Sep 2008, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (G.P. Lewis, 2009); Pará, 85, *Spruce 955* (K), 1857, *Phaseolus longepedunculatus* Mart., Pará, 86, *Spruce s.n.* (K), Jun 1850, *Macroptilium longepedunculatum* (Benth.) Urban (Maréchal *et al.*, 1978); Pernambuco, 63, *Sales 415* (K), 18 Oct 1994, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (G.P. Lewis, 1995); Piauí, 54, *Nascimento & Alencar 1036* (K), 01 Oct 1995, *Macroptilium longepedunculatum* (Benth.) Urban (G.P. Lewis & M.S.B. Nascimento, 1995); Piauí, 55, *Nascimento & Alencar 1056* (K), 13 Jun 1995, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); COLOMBIA. Magdalena, 83, *Smith 690* (K), Nov 1898, *Phaseolus vestitus*, Hook. ECUADOR. Guayas, 81, *Jameson 599* (K), May 1846, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. (A.O. Delgado S., 1980); Guayas, 82, *Madsen 63533* (K), 02 Jun 1987, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 1998); Guayas, 80, *Madsen 63729* (K), 01 Jul 1987, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. (G.P. Lewis, 1998). GUYANA. 49, *Jenman 479* (K), 21 Feb 1905, '*Phaseolus longepedunculatus*'; Alto Demerara-Berbice, 89, *Bartlett 8741* (K), Jun 1904, '*Phaseolus longepedunculatus*' Mart. PANAMA. Isla de Coiba, 43, *Castroviejo & al. 7234* (K), 28 Ene 1994, *Macroptilium longepedunculatum* (Benth.) Urban (L. Rico, 1997); Panamá, 79, *Macbride & Featherstone 22* (K), 28 Mar 1922, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007). PARAGUAY. 68, *Fiebrig 4115 = 5184* (K), 1908/1909, *Phaseolus longepedunculatus* Martius ex Bentham (Fevereiro, 1978); Central, 70, *Hassler 1484* (K), 1885-1895, *Phaseolus longepedunculatus* Mart. Foliolis subhastatis; Cordillera, 87, *Hassler 6054* (K), 1898-1900, *Phaseolus longepedunculatus* Mart.; Cordillera, 88, *Hassler 6197* (K), 14 Mar 1905, *Phaseolus longepedunculatus* Mart.; Cordillera, 72, *Hassler 12498* (K), 27 Mar 1905, *Phaseolus longepedunculatus* Mart.; Cordillera, 69, *Fiebrig 568* (K), 16 Mar 1905, '*Phaseolus longepedunculatus*' Mart.; Cordillera Caaguazú, 36, *Hassler 1404* (K), 1885-1895, *Phaseolus longepedunculatus* foliolis subhastatis; Cordillera?, 73, *Hassler 3435* (K), 1898-1900, *Macroptilium longepedunculatum* (Benth.) Urban (Maréchal *et al.*, 1978); Pdte. Hayes, 74, *Hassler 2658* (K), 1903, *Phaseolus longepedunculatus* Martius ex Bentham (Fevereiro, 1978); San Pedro, 75, *Woolston 658* (K), 28 Feb 1956, *Phaseolus longepedunculatus* Martius ex Bentham (Fevereiro, 1978). SURINAME. 52, *Hostmann 1216* (K), s.f., *Phaseolus longepedunculatus* Mart.; 51, *Hostmann 4* (K), 1841, *Phaseolus longepedunculatus* Mart.; Sipaliwini, 50, *Maguire & al. 54268* (K), 17 Jul 1963, *Phaseolus longepedunculatus* Mart. ex Benth. (H.S. Irwin, 1965). VENEZUELA. Anzoategui, 107, *Berlingeri 424* (ABH), 09 Ene 2013, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.; Anzoategui, 108, *Berlingeri 428* (ABH), 09 Ene 2013, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.; Anzoategui, 109, *Berlingeri 430* (ABH), 09 Ene 2013, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.; Bolívar, 44, *Sprague s.n.* (K), 1898, *Phaseolus longepedunculatus* Mart. var *subcoriaceus* Benth.; Cojedes, 104, *Calles s.n.* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.; Guárico, 45, *McKee 10812* (K), 16 Oct 1963, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urban (A. Delgado-Salinas, 2007); Portuguesa, 105, *Berlingeri 417* (ABH), 29 Nov 2012, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb.

***Macroptilium gracile* (Poepp.ex Benth.) Urb. subsp. *scolecocarpus*.** ARUBA. 78, *van Proosdij & al. 711* (K), 18 Feb 1999, *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb. (A.S.J. van Proosdij, 1999). BRASIL. Bahia, 102, *Pinto & da Silva 253/83* (K), 10 Ago 1983, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); Bahía, 99, *Dutra 40* (K), 07 Sep 1994, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); Ceará, 101, *Coradin & al. 1913* (K), 13 Jun 1979, '*Macroptilium longepedunculatum*' (Mart. ex Benth.) Urb.

(A. Delgado-Salinas, 2007); Pernambuco, 100, *Coradin & al. 3290* (K), sf, 'Macroptilium longipedunculatum' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007). COLOMBIA. Magdalena, 97, *Haught 4472* (K), 07 Dic 1944, 'Macroptilium longipedunculatum' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); Magdalena, 96, *Smith 287* (K), Nov 1898, 'Macroptilium longipedunculatum' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007). MEXICO. Estado de Mexico, 92, *Hinton 5007* (K), 16 Oct 1933, Macroptilium longipedunculatum (Mart. ex Benth.) Urban (A. Delgado S., 1980); Guerrero, 90, *Diego 6585* (K), 11 Nov 1992, 'Macroptilium longipedunculatum' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007); Guerrero, 91, *Hinton & al. 6866* (K), 25 Oct 1934, Macroptilium longipedunculatum (Mart. ex Benth.) Urban (A. Delgado S., 1980); Jalisco, 93, *Flores-Franco & al. 4554* (K), 26 Nov 1994, Macroptilium longipedunculatum (Mart. ex Benth.) Urb.; Michoacán, 95, *Delgado-Salinas & al. ADS1776* (K), 26 Oct 2000, Macroptilium longipedunculatum (Mart. ex Benth.) Urb.; Yucatán, 94, *Carnevali 4762* (K), 26 Nov 1997, 'Macroptilium longipedunculatum' (Mart. ex Benth.) Urb. (A. Delgado-Salinas, 2007). NICARAGUA. 98, *Oersted 25* (K), 1851, Phaseolus schiedeanus Schlecht. VENEZUELA. Guárico, 106, *Berlingeri 421* (ABH), 09 Ene 2013, Macroptilium longipedunculatum (Mart. ex Benth.) Urb.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Apéndice 2B. Especímenes utilizados en el análisis de secuencias de ADN. Para cada uno se cita: País. Estado o provincia, código en el estudio morfológico, colector y número de colección (herbario), identificación en el pliego o especie putativa (persona que la determina), número de accesión del GenBank para la secuencia ribosómico-nuclear ITS/5.8S (a) y las secuencias plastidiales rpl32-trnL (b) y trnK (matK): secuencias parciales del gen 3'trnK-matK (c) y matK-5'trnK (d).

ARGENTINA. -, -, *CIAT G-19889* (MEXU), *Phaseolus vulgaris* L., ^a AF115166, ^c DQ450863, ^d DQ450863. BRASIL. -, -, *Aragao & Mota* (EMBRAPA), *Vigna unguiculata* (L.) Walp., ^b JQ755301, ^c JQ755301, ^d JQ755301. COLOMBIA. Cauca, -, *CIAT 24403*, *Macroptilium erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb., ^c AY509937, ^d AY509937; -, -, *CIAT 4012* (DNA 70) (MONT), *Vigna peduncularis* (Kunth) Fawc. & Rendle, ^a AF069122. COREA DEL SUR. -, -, *Choi & al. BJW0406* (Chungnam National University), *Vigna unguiculata* (L.) Walp., ^a JF430412. ECUADOR. Pichincha, -, *Blasco 1778* (MEXU), *Macroptilium ecuadoriensis* (Hassler) L. Torres Colín & A. Delgado, ^a AY508736. MÉXICO. Chiapas, -, *Delgado-Salinas 2501* (MEXU), *Macroptilium gracile* (Poepp ex Benth.) Urb., ^a AY508739; Jalisco, -, *Delgado-Salinas 1702* (MEXU), *Vigna peduncularis* (Kunth) Fawc. & Rendle, ^a AY583523, ^c AY582984, ^d AY582984; Jalisco, -, *Torres et al. 1070* (MEXU), *Macroptilium atropurpureum* (Moc. & Sessé ex DC.) Urb., ^a AY508737, ^c AY509938, ^d AY509938; Jalisco, -, *Torres-Colin 1071* (MEXU), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., ^a AY508741, ^c AY509939, ^d AY509939; Jalisco, -, *Torres-Colin 1072* (MEXU), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., ^a AY508742, ^c AY509940, ^d AY509940; Puebla, -, *Wong s.n.* (MEXU), *Phaseolus vulgaris* L., ^a AF115165, ^c DQ450862, ^d DQ450862; Tabasco, -, *Torres 14445* (MEXU), *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb., ^a AY508740; -, -, *Guo & al.* (Centro de Ciencias Genómicas, UNAM), *Phaseolus vulgaris* L. cv. Negro Jamapa, ^b DQ886273, ^c DQ886273, ^d DQ886273. TANZANIA. Tanga, -, *Rawal 797* (BR, MONT), *Vigna unguiculata* (L.) Walp., ^a DQ445736. USA. Florida, -, *IRFI 6678* (MONT), *Vigna unguiculata* (L.) Walp., ^c AY582999, ^d AY582999; Florida, -, *Triplett s.n.* (cult. at Univ. of Florida), *Phaseolus vulgaris* L., ^b EU196765, ^c EU196765, ^d EU196765. VENEZUELA. Anzoategui, -, *Berlingeri 423* (ABH), *Macroptilium bracteatum* (Nees & Mart.) Maréchal & Baudet, a, b, c, d; Anzoategui, 107, *Berlingeri 424* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., a, b; Anzoategui, -, *Berlingeri 426* (ABH), *Macroptilium bracteatum* (Nees & Mart.) Maréchal & Baudet, a, b, c, d; Anzoategui, 108, *Berlingeri 428* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., a, b, c, d; Anzoategui, 109, *Berlingeri 430* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., a, b, c, d; Aragua, -, *Berlingeri 347* (ABH), *Macroptilium atropurpureum* (Moc. & Sessé ex DC.) Urb., a, b, c, d; Aragua, -, *Berlingeri 416* (ABH), *Macroptilium atropurpureum* (Moc. & Sessé ex DC.) Urb., a, b, c, d; Aragua, -, *Calles 7 o s.n.?* (ABH), *Macroptilium erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb., b, c, d; Cojedes, 103, *Calles s.n.* (ABH), *Macroptilium gracile* (Poepp. ex Benth.) Urb., a, b, c, d; Cojedes, 104, *Calles s.n.* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., a, b, c, d; Guárico, -, *Berlingeri 418* (ABH), *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb., a, b, c, d; Guárico, 106, *Berlingeri 421* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., a, b, c, d; Guárico, -, *Calles 3 o s.n.?* (ABH), *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb., a, b, c, d; Portuguesa, 105, *Berlingeri 417* (ABH), *Macroptilium longepedunculatum* (Mart. ex Benth.) Urb., a, b, c, d.

Apéndice 2C. Caracteres morfológicos considerados y estados de los caracteres cualitativos incluidos en el análisis estadístico. Los caracteres con el símbolo (*) fueron analizados estadísticamente.

- 1 **Habito (H)*:** 1 = hierba erecta o semierecta; 2 = hierba voluble postrada; 3 = hierba voluble trepadora.
- 2 **Pubescencia del tallo (PT)*:** 1= glabrescente o pelos simples ± adpresos; 2 = pelos simples aplicados o no en el mismo individuo; 3 = pelos simples largos no adpresos (velloso).
- 3 **Superficie del tallo (ST)**
- 4 **Forma de las estípulas (FE)**
- 5 **Pubescencia de las estípulas (PE)*:** 1= glabrescente o pelos simples ± adpresos 2 = pilosa (pelos simples rectos ascendentes, no aplicados); 3 = vellosa (pelos simples flageliformes, no aplicados).
- 6 **Pubescencia de peciolos (PPc)*:** 1= glabrescente o pelos simples ± adpresos; 2 = pelos simples aplicados o no en el mismo individuo; 3 = pelos simples largos no adpresos (velloso).
- 7 **Pubescencia raquis de la hoja (PR)**
- 8 **Forma estípela (Fe)**
- 9 **Pubescencia estípela (Pe)**
- 10 **Forma foliolo terminal (FFT)**
- 11 **Base foliolo terminal (BFT)**
- 12 **Ápice foliolo terminal (AFT)**
- 13 **Forma foliolo lateral (FFL)**
- 14 **Base foliolo lateral (BFL)**
- 15 **Ápice foliolo lateral (AFL)**
- 16 **Presencia lóbulos (LF)*:** 1 = ausentes; 2 = presentes.
- 17 **Forma lóbulos (FL)*:** 1 = agudos o subagudos; 2 = redondeados; 3 = ambos.
- 18 **Pubescencia pedúnculo de la inflorescencia (PPd)*:** 1= glabrescente o pelos simples ± adpresos; 2 = pelos simples aplicados o no en el mismo individuo; 3 = pelos simples largos no adpresos (velloso).
- 19 **Forma brácteas pedunculares (FBP)**
- 20 **Pubescencia brácteas pedunculares (PBP)**
- 21 **Forma brácteas florales (FBF)*:** 1 = lanceolada, cortamente subulada; 2 = linear-lanceolada, muy subulada.
- 22 **Pubescencia brácteas florales (PBF)**
- 23 **Forma bractéolas (FB)*:** 1 = lanceolada o lanceolada subulada; 2 = linear-lanceolada, subulada.
- 24 **Pubescencia bractéolas (PB)**
- 25 **Forma cáliz (FC)*:** 1 = tubular; 2 = campanulado o tubular - campanulado; 3 = turbinado o campanulado-turbinado.
- 26 **Pubescencia cáliz (PC)*:** 1 = menor longitud, adpreso-ascendente (estrigoso); 2 = mayor longitud, ascendente-patente, no adpresa (piloso).
- 27 **Inserción legumbres, en seco (IL)*:** 1 = patentes o semipatentes; 2 = péndulas o colgantes.
- 28 **Color semillas (CS)**
- 29 **Forma semillas (FS)**
- 30 **Longitud entrenudo del tallo (LET)***
- 31 **Número de venas de las estípulas (NVE)***
- 32 **Largo estípulas (LE)***
- 33 **Ancho estípulas (AE)***
- 34 **Largo peciolos (LP)***
- 35 **Largo raquis de hoja (LR)***
- 36 **Número de venas de las estípelas (NVe)***
- 37 **Largo estípelas (Le)***
- 38 **Ancho estípelas (Ae)***
- 39 **Relación largo/ancho foliolo terminal (L/A FT)***
- 40 **Largo inflorescencia (LI)***
- 41 **Largo raquis de la inflorescencia (LRqI)***
- 42 **Proporción del raquis en la inflorescencia (PRqI)***
- 43 **Número de brácteas pedunculares (NBP)***

- 44 Distancia desde la base del pedúnculo a las brácteas pedunculares (DBP)*
- 45 Largo brácteas pedunculares (la más larga) (LBP)*
- 46 Ancho brácteas pedunculares (en la base) (ABP)*
- 47 Número de venas de las brácteas pedunculares (NVBP)*
- 48 Largo brácteas florales (LB)*
- 49 Ancho brácteas florales (AB)*
- 50 Relación largo/ancho brácteas florales (L/A B)*
- 51 Número de venas de las brácteas florales (NVB)*
- 52 Largo bractéolas (Lb)*
- 53 Ancho bractéolas (Ab)*
- 54 Relación largo/ancho bractéolas (L/A b)*
- 55 Número de venas de las bractéolas (NVb)*
- 56 Largo cáliz (LC)*
- 57 Ancho cáliz (AC)*
- 58 Largo del tubo del cáliz (LTC)*
- 59 Largo diente inferior lateral del cáliz (LDLC)*
- 60 Ancho diente inferior lateral del cáliz (ADLC)*
- 61 Relación largo diente inferior lateral/tubo del cáliz (LDL/LT)*
- 62 Largo diente superior del cáliz (LDSC)*
- 63 Ancho diente superior del cáliz (ADSC)*
- 64 Largo legumbres (LL)*
- 65 Ancho legumbres (AL)*
- 66 Número de semillas por fruto (NS)*
- 67 Largo semillas (LS)*

Figura Suplementaria 2A. Histogramas de los caracteres cuantitativos o morfométricos.

