



Taxonomía y sistemática

Análisis morfométrico de *Cestrum guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense* (Solanaceae)

Morphometric analysis of Cestrum guatemalense, C. mexicanum and C. pacayense (Solanaceae)

Ana Patricia del Castillo-Batista^a, Javier Ponce-Saavedra^b y Juan Carlos Montero-Castro^{c,*}

^a Programa Institucional de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Múgica s/n, 58030 Morelia, Michoacán, México

^b Laboratorio de Entomología «Biol. Sócrates Cisneros Paz», Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Múgica s/n, 58030 Morelia, Michoacán, México

^c Laboratorio de Sistemática Molecular de Plantas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Múgica s/n, 58030 Morelia, Michoacán, México

Recibido el 28 de julio de 2016; aceptado el 30 de noviembre de 2016

Disponible en Internet el 23 de febrero de 2017

Resumen

Ha existido una confusión taxonómica entre *Cestrum guatemalense* Francey, *C. mexicanum* Francey y *C. pacayense* Francey, especies distribuidas en el sur de México, Guatemala, Honduras y El Salvador. La dificultad para reconocer estas especies se debe en parte a la plasticidad de algunos de sus caracteres morfológicos, por lo que incluso se han propuesto como sinónimos. Para tratar de diferenciar estas especies, se revisaron 158 ejemplares del acervo de los herbarios F, IEB, MEXU, MO, NY, TEX y US, evaluando 21 caracteres morfológicos vegetativos y florales, de los cuales 15 pasaron pruebas de normalidad, homocedasticidad y presentaron diferencias significativas. Con esta información se realizaron análisis de componentes principales y discriminante canónico. Las características que tuvieron más importancia en los análisis fueron las relacionadas con el cáliz y filamentos de los estambres. El análisis de componentes principales presenta 2 agrupamientos, uno de estos es exclusivo de especímenes identificados como *C. mexicanum*, lo cual fue corroborado con el análisis discriminante. Por todo lo anterior, consideramos adecuado restablecer *C. mexicanum* como una especie válida y los individuos de las otras especies permanecen como un complejo que necesita estudios adicionales para determinar su delimitación.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Morfometría; *Cestrum*; Análisis multivariado; Delimitación de especies

Abstract

There has been a taxonomic confusion among *Cestrum guatemalense* Francey, *C. mexicanum* Francey y *C. pacayense* Francey, species distributed in southern Mexico, Guatemala, Honduras and El Salvador. The difficulty in recognizing these species is partly due to the plasticity of some of its morphological characters; in fact, they have been proposed as synonyms. In order to differentiate these species, 158 samples of the herbariums F, IEB, MEXU, MO, NY, TEX and US were reviewed, evaluating 21 morphological characters, vegetative and floral, 15 of which approved positively for normality, homocedasticity and significant differences. With this information, principal component and discriminant analyses were performed. The characteristics related to the calyx and filaments of the stamens are the most important in both analyses. The principal component analysis presents 2 clusters, 1 of these only with specimens identified as *C. mexicanum*, which was corroborated by the discriminant analysis. For all these reasons, we consider the recognition of *C. mexicanum* as a species. Conversely, individuals of the other species remain as a complex of species that needs additional studies to determine its boundaries.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Morphometry; *Cestrum*; Multivariate analysis; Species delimitation

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: cestrum2003@yahoo.com.mx (J.C. Montero-Castro).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.021>

1870-3453/© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Introducción

Desde el inicio de la taxonomía, la mayoría de las especies conocidas se han propuesto con base en rasgos morfológicos distintivos. Sin embargo, hay especies cuyos límites son difíciles de establecer con claridad por la plasticidad o la uniformidad de algunos atributos morfológicos. El análisis multivariado representa una herramienta útil para abordar esta problemática. Así lo muestran los trabajos sobre especies de diferentes familias de plantas como: Alliaceae (Gage y Wilkin, 2008), Boraginaceae (Peruzzi y Passalacqua, 2008), Brassicaceae (Salariato, Zuloaga y Al-Shehbaz, 2012), Bromeliaceae (De Faria, Wendt y Brown, 2010; Pinzón, Ramírez-Morillo y Fernández-Concha, 2011), Cactaceae (Baker, 2006; Sánchez, Arias y Terrazas, 2013), Hedwigiaceae (De Luna y Gómez-Velasco, 2008), Lamiaceae (Otieno, Balkwill y Paton, 2006), Leguminosae (Estrella, Aedo y Velayos, 2009; Egan, 2015; Fritsch, Schiller y Larson, 2009; Mascarenhas, Silveira y Paganucci, 2014; Pometti, Cialdella, Vilardi y Saidman, 2007), Lentibulariaceae (Domínguez, da Silva, Panfet-Valdés y de Miranda, 2014), Myricaceae (Janovec y Harrison, 2002), Oleaceae (Hong-Wa y Besnard, 2014), Orchidaceae (Pedersen, 2010; Ponsie, Johnson y Edwards, 2009), Plantaginaceae (Sosa, Panseri y Dematteis, 2012), Poaceae (Gonzalo, Aedo, Nickrent y García, 2012; Harrison y Hebda, 2011), Potamogetonaceae (Kaplan y Marhold, 2012), Rosaceae (Joly y Bruneau, 2007), Sapindaceae (Pierre, le Moguec, Lowry y Munzinger, 2014), Simaroubaceae (Schrader y Graves, 2011), Solanaceae (Fajardo, Castillo, Salas y Spooner, 2008) y Violaceae (Hodálová, Mered'a, Mártonfi, Mártonfiová y Danihelka, 2008). En estos casos, el análisis morfométrico permitió determinar con objetividad los límites entre complejos de especies, incluso en casos de hibridación o poliploidía, dando testimonio del valor que posee este método para solucionar diversas situaciones que la práctica taxonómica tradicional resuelve con dificultad. Un problema de esta índole lo representan los taxones afines a *Cestrum guatemalense* Francey.

El género *Cestrum* L. se reconoce morfológicamente por sus flores tubulares con 5 lóbulos pequeños, hojas enteras en disposición alterna, fétidas al estrujarse y bayas esferoides (para una descripción más detallada ver D'Arcy, 1999 y Nee, 2001). Las diferentes especies se distribuyen en zonas tropicales y subtropicales desde el sur de Florida y el norte de México hasta Chile, incluyendo las Antillas (Montero, Delgado, de Luna y Eguiarte, 2006). Algunas especies como *C. nocturnum* L., *C. elegans* (Brongn.) Schltld. y *C. parqui* L'Hér. se han naturalizado alrededor del mundo (Benítez y D'Arcy, 1998). Varias de sus especies se conocen por su uso ornamental o por sus compuestos químicos tóxicos (Chakravarti y Chakravarti, 1969; Dupéron, Thiersault y Dupéron, 1983; Halim, Collins y Berigare, 1971; Hughes et al., 1977; Karawya, Rizk, Hammouda, Diab y Ahmed, 1971; Ripperberger y Schreiber, 1981). Recientemente se han publicado nuevos taxones dentro del género (Cuevas-Guzmán y Montero-Castro, 2011; Montero, 2011; Monro, 2012; Soto-Solís, 2007).

En el estudio sobre las relaciones filogenéticas de *Cestrum*, Montero et al. (2006) incluyeron entre otras especies a *C. guatemalense* y *C. pacayense*, las cuales conformaron un grupo monofilético con *C. dasyanthum* Donn. Sm., esta última especie también se distribuye en Guatemala, pero es fácilmente reconocible morfológicamente, en cambio las 2 primeras son muy similares (tabla 1). Tanto *C. guatemalense* como *C. pacayense* fueron descritas por Francey (1935), la primera de un ejemplar recolectado por E. W. Nelson proveniente de Huehuetenango, Guatemala. En cambio *C. pacayense* fue descrita con base en un ejemplar recolectado por W. A. Kellerman en el volcán Pacaya de ese mismo país. Otro ejemplar de este recolector en la misma localidad fue utilizado por Francey para describir a *C. kellermanii*. En esa misma obra se tipificó a *C. mexicanum* de un ejemplar de A. B. Ghiesbreght proveniente del cerro de Huitepeque, al oeste de San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

Sin embargo, las descripciones de Francey mencionan diferencias mínimas entre las 4 especies, las cuales difieren principalmente en el tamaño de las hojas, el cáliz, pedicelo y pubescencia (tabla 1). Esto lo detectó Morton (1936) en el caso de *C. kellermanii*, y solo un año después de haber sido publicada, consideró que el tipo de esta especie es un ejemplar de *C. pacayense*, proponiendo la sinonimia. Desde entonces cualquier ejemplar que pudo concordar con las características de *C. kellermanii* ha sido identificado como *C. pacayense*, con lo cual estamos de acuerdo en este estudio (después de comparar los tipos). Otro aporte de Morton es la descripción de *C. guatemalense* var. *gracile*, aunque lo hace de forma muy escueta, mencionando solo su cáliz pubérulo y el tubo de la corola alargado. Esta variedad se incluyó en la *Flora de Guatemala* (Gentry y Standley, 1974) sin un aporte complementario en la descripción morfológica o sin incluir alguna recolecta adicional al tipo; de hecho, hasta la fecha no se ha vuelto a recolectar. El especialista de la familia Solanaceae Michael Nee (comunicación personal), confirma la sinonimia de Morton al considerar a *C. kellermanii* como *C. pacayense*; por otro lado, considera que *C. guatemalense* var. *gracile* debe incluirse bajo la variación de *C. guatemalense*.

Por lo antes expuesto es necesario clarificar las diferencias entre estas entidades taxonómicas y proponer los criterios para su separación. En este trabajo, consideramos que un análisis morfométrico puede ser un criterio apropiado para establecer una posición menos ambigua en la sistemática de estos taxones. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es contribuir a la caracterización de *C. guatemalense*, *C. mexicanum* y *C. pacayense* proponiendo caracteres útiles para identificarlas.

Materiales y métodos

Se examinaron los ejemplares de las diferentes especies de los herbarios: Museo Field de Historia Natural de Chicago (F), Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío (IEB), Nacional de México (MEXU), Jardín Botánico de Missouri (MO), Jardín Botánico en New York (NY), Universidad de Texas-Austin (TEX) y Nacional de Estados Unidos de América (US). La

Tabla 1

Características relevantes de acuerdo a [Francey \(1936\)](#) para diferenciar las especies de Guatemala mencionadas en el texto.

	<i>C. guatemalense</i>	<i>C. mexicanum</i>	<i>C. pacayense</i>	<i>C. keyermanii</i>	<i>C. dasyantum</i>
Color de la flor	Amarillo con tintes púrpuras	Amarillo con tintes púrpuras	Amarillo	Amarillo	Amarillo
Filamentos de estambres	Rectos	Ligeramente curvados	Rectos	Rectos	Ligeramente curvados
Largo de pedicelos	0.5-3 mm	2.5-5 mm	1.5-3.5 mm	0.5-1.5	0.5-1 mm
Pubescencia exterior del cáliz	Glabro o piloso	Piloso	Glabro	Glabro	Tomentoso
Pubescencia exterior de corola	Glabra	Glabra	Glabra	Glabra	Pilosa
Dimensiones de hoja	33-120 × 20-40 mm	58-111 × 23-36 mm	87-117 × 30-42 mm	45-68 × 22-27 mm	50-135 × 20-45 mm
Pubescencia exterior de corola	Glabra	Glabra	Glabra	Glabra	Pilosa
Pubescencia en envés de hoja	Lámina o solo las venas pilosas	Solo las venas pilosas	Glabra	Glabra	Lámina pilosa

consulta de las colecciones de los herbarios F, MO, NY y US se realizó cuando se encontraban en préstamo en MEXU, mientras que las colecciones de TEX se revisaron cuando estaban en préstamo en el herbario del IEB. Se procuró incluir a todos los ejemplares procedentes de Guatemala, El Salvador, Honduras y México, abarcando toda su distribución geográfica; sumando un total de 158 ejemplares, los cuales incluyen recolectas realizadas de la fecha hasta hace más de 100 años, por lo que se considera que se contó con una muestra bien representada de las especies estudiadas ([apéndice 1](#)). Los ejemplares carentes de flores en antesis fueron excluidos, analizando finalmente el 65% de los ejemplares, de los cuales 34 fueron: *C. guatemalense*, 23 *C. mexicanum* y 47 *C. pacayense*. Además, se examinaron los ejemplares tipo de *C. guatemalense* (US 252589), *C. mexicanum* (MO 3942646), *C. pacayense* (MO 2659005, US 2442998), *C. kellermanii* (MEXU 125408, US 2441914) y *C. guatemalense* var. *gracile* (US 1335349). Este último ejemplar tipo tiene una sola flor siendo inadecuado realizar disecciones del mismo, solo se pudo acceder a la imagen, por lo que fue excluido del análisis.

Las hojas e inflorescencias se midieron con un vernier de 0.02 mm de precisión, mientras que las partes florales se midieron con la ayuda de la regla del ocular del microscopio estereoscópico Olympus TL3. Se consideraron inicialmente 21 caracteres morfológicos cuantitativos, 4 de los cuales son vegetativos y 17 reproductivos ([tabla 2](#), [fig. 1](#)). Se realizaron procedimientos exploratorios manuales para descartar datos aberrantes. Se evaluó la correlación ([Pearson, 1905](#)), la normalidad ([Shapiro, Wilk y Chen, 1968](#)) y la homocedasticidad de varianzas ([Bartlett, 1937](#)). A partir de este paso los caracteres se transformaron con logaritmo natural. A cada carácter se le aplicó un Anova con un nivel de significación de 0.05; los caracteres antera, estigma, ovario y los relativos a los lóbulos de la corola no presentaron diferencias estadísticas significativas entre los taxones estudiados, por lo que fueron excluidos. La uniformidad de las dimensiones de anteras y de ovarios entre especies *Cestrum* del centro de México ha sido documentada por [Ramírez-Segura \(2013\)](#).

Se realizó una prueba de homogeneidad de dispersión multivariada ([Anderson, 2006](#)) implementada con la función «betadisper» y un análisis de varianza multivariada por distancias con permutaciones llevado a cabo con la función «adonis» ([Anderson, 2001](#)). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con la matriz de correlación para obtener nuevos ejes que expliquen de manera más óptima la variación de los datos y para evaluar la utilidad de las diferentes variables en

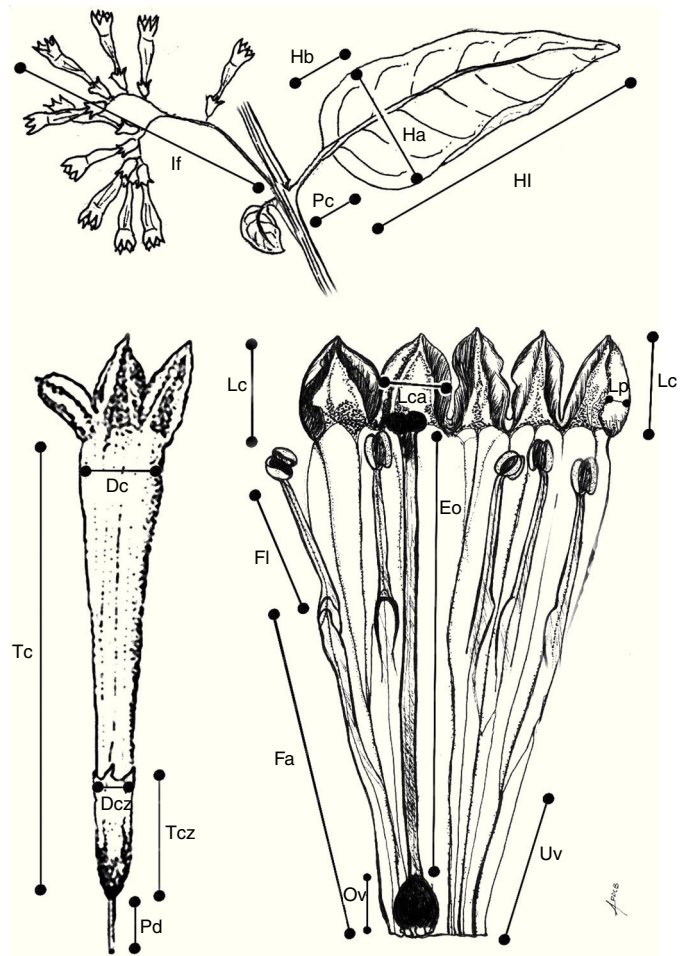


Figura 1. Esquema de la mayoría de los caracteres utilizados en el estudio: largo de la hoja (HI), ancho de la hoja (Ha), base de la hoja (Hb), largo del pedicelo (Pc), largo de la inflorescencia (If), largo del pedicelo (Pd), largo del cáliz (Tcz), diámetro del cáliz (Dcz), largo de la corola (Tc), diámetro de la corola (Dc), largo de los lóbulos de la corola (Lc), ancho de los lóbulos de la corola (Lca), ancho del pliegue del lóbulo de la corola (Lp), unión de las nervaduras en la corola (Uv), porción adnada del filamentos (Fa), porción libre del filamento (Fl), largo del ovario (Ov), largo del estilo (Eo).

el estudio. Con base en los resultados encontrados en el ACP y los grupos predefinidos por las especies se hizo un análisis discriminante canónico. Todos los análisis se realizaron con el programa R versión 3.2.5 ([R-Core-Team, 2016](#)).

Tabla 2

Resumen de los análisis de normalidad, homocedasticidad y diferencia entre medias de los caracteres utilizados en este estudio con el código utilizado en las gráficas de los análisis multivariados entre paréntesis.

Carácter	Especie	Shapiro-Wilk	Bartlett	Anova
Largo de la hoja (HI)	<i>C. mexicanum</i>	0.583	0.317	3.7E-11
	<i>C. guatemalense</i>	0.749		
	<i>C. pacayense</i>	0.005		
Ancho de hoja (Ha)	<i>C. mexicanum</i>	0.475	0.168	5.6E-05
	<i>C. guatemalense</i>	0.228		
	<i>C. pacayense</i>	0.577		
Base de la hoja (Hb)	<i>C. mexicanum</i>	0.066	0.007	7.1E-05
	<i>C. guatemalense</i>	0.928		
	<i>C. pacayense</i>	0.395		
Largo del pecíolo (Pc)	<i>C. mexicanum</i>	0.094	0.231	1.4E-05
	<i>C. guatemalense</i>	0.373		
	<i>C. pacayense</i>	0.062		
Largo de la inflorescencia (If)	<i>C. mexicanum</i>	0.051	0.579	0.013
	<i>C. guatemalense</i>	0.112		
	<i>C. pacayense</i>	0.328		
Largo del pedicelo (Pd)	<i>C. mexicanum</i>	0.315	0.457	0.027
	<i>C. guatemalense</i>	0.190		
	<i>C. pacayense</i>	0.350		
Diámetro del cáliz (Dcz)	<i>C. mexicanum</i>	0.471	0.895	3.3E-15
	<i>C. guatemalense</i>	0.129		
	<i>C. pacayense</i>	0.113		
Largo del cáliz (Tcz)	<i>C. mexicanum</i>	0.018	0.812	8.2E-17
	<i>C. guatemalense</i>	0.379		
	<i>C. pacayense</i>	0.469		
Largo del lóbulo del cáliz (Lcz)	<i>C. mexicanum</i>	0.059	0.362	1.7E-06
	<i>C. guatemalense</i>	0.018		
	<i>C. pacayense</i>	0.001		
Tubo de la corola (Tc)	<i>C. mexicanum</i>	0.481	0.948	0.008
	<i>C. guatemalense</i>	0.090		
	<i>C. pacayense</i>	0.375		
Diámetro de la corola (Dc)	<i>C. mexicanum</i>	0.644	0.509	1.2E-09
	<i>C. guatemalense</i>	0.641		
	<i>C. pacayense</i>	0.054		
Largo del lóbulo de la corola (Lc)	<i>C. mexicanum</i>	0.739	0.008	0.222
	<i>C. guatemalense</i>	0.593		
	<i>C. pacayense</i>	0.794		
Ancho del lóbulo de la corola (Lca)	<i>C. mexicanum</i>	0.386	0.060	0.934
	<i>C. guatemalense</i>	0.701		
	<i>C. pacayense</i>	0.370		
Pliegue del lóbulo de la corola (Lp)	<i>C. mexicanum</i>	0.220	0.257	0.894
	<i>C. guatemalense</i>	0.136		
	<i>C. pacayense</i>	0.124		
Unión de las venas de la corola (Uv)	<i>C. mexicanum</i>	0.768	0.297	0.003
	<i>C. guatemalense</i>	0.036		
	<i>C. pacayense</i>	0.111		
Porción adnada del filamento (Fa)	<i>C. mexicanum</i>	0.054	0.341	1.5E-17
	<i>C. guatemalense</i>	0.056		
	<i>C. pacayense</i>	0.077		
Porción libre del filamento (Fl)	<i>C. mexicanum</i>	0.002	0.148	2.4E-21
	<i>C. guatemalense</i>	0.020		
	<i>C. pacayense</i>	0.108		
Longitud de la antera (A)	<i>C. mexicanum</i>	0.008	0.000	0.512
	<i>C. guatemalense</i>	0.001		
	<i>C. pacayense</i>	0.073		
Longitud del estilo (Eo)	<i>C. mexicanum</i>	0.251	0.251	4.2E-04
	<i>C. guatemalense</i>	0.090		
	<i>C. pacayense</i>	0.387		
Ancho del estigma (Ea)	<i>C. mexicanum</i>	0.103	0.025	0.062
	<i>C. guatemalense</i>	0.047		
	<i>C. pacayense</i>	0.097		
Longitud del ovario (Ov)	<i>C. mexicanum</i>	0.344	0.899	0.966
	<i>C. guatemalense</i>	0.779		
	<i>C. pacayense</i>	0.138		

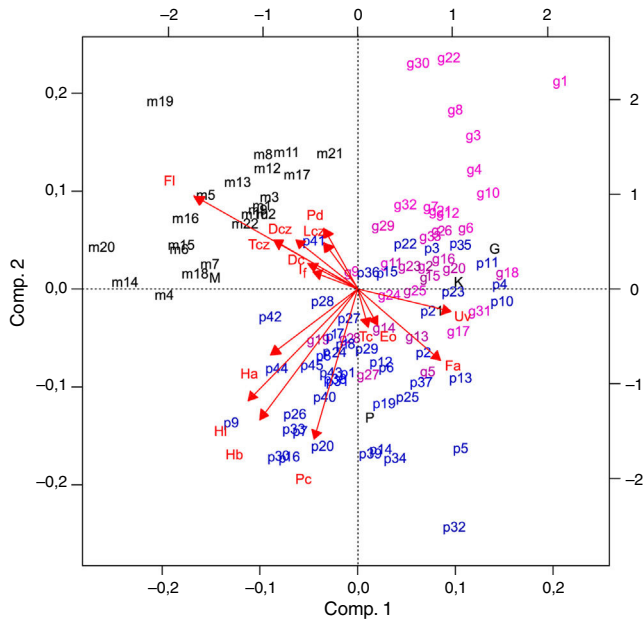


Figura 2. Gráfico de ACP. Los ejemplares de *Cestrum mexicanum* se etiquetan con «m», los ejemplares de *C. guatemalense* se etiquetan con «g» y los ejemplares de *C. pacayense* se etiquetan con «p», los tipos de estas especies se etiquetan con letras mayúsculas; además se incluye el tipo de *C. kellermanii* etiquetado con «K».

Resultados

Los caracteres presentaron correlaciones moderadas, el valor más alto (0.77) se presentó entre el largo y ancho de la hoja. La mayoría de los caracteres pasaron las pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett (tabla 2). Los caracteres: largo, ancho y pliegue de los lóbulos de la corola, antera, estigma y ovario, fueron excluidos al no mostrar diferencias significativas entre las especies según el Anova, por lo que en los análisis subsecuentes solo se incluyeron 15 caracteres (tabla 2). En el caso de la prueba de homogeneidad de dispersión multivariada no se detectaron desviaciones significativas ($p=0.269$). El análisis de varianza multivariada por distancias produjo un $R^2=0.3$ ($p=0.001$).

Los 3 primeros componentes del ACP explican el 60% de la varianza. En el primer componente, la porción libre del filamento es el carácter que tuvo la carga más alta, en el segundo fue el pecíolo, mientras que en el tercero el predominio fue para el pedicelo (tabla 3). En el biplot (fig. 2) se observa que en uno de los cuadrantes se ubicaron casi exclusivamente ejemplares de *C. mexicanum*, influenciados por los caracteres: porción libre del filamento, largo y ancho del cáliz. En el resto de la gráfica se encuentran los ejemplares de los otros taxones incluidos en el análisis. La mayoría de los ejemplares de *C. pacayense* se disponen en la dirección de los caracteres, largo de las hojas y largo del pecíolo, mientras que los *C. guatemalense* se distribuyen en la dirección opuesta. Pocos ejemplares se alejan de los 2 grupos principales, 2 casos a notar son los rotulados como p41 y p42 que se encuentran en una posición intermedia de los grupos principales, los cuales son ejemplares de *C. pacayense* que se distribuyen en los alrededores de Motozintla, Chiapas (datos de colecta en el apéndice 1).

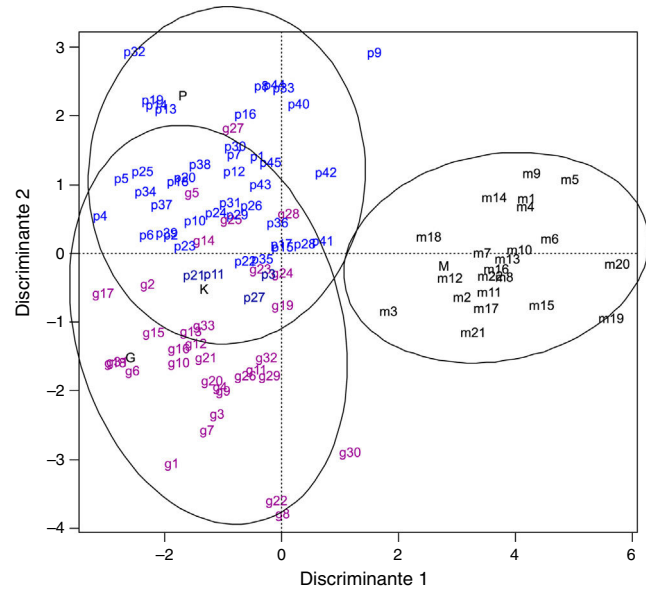


Figura 3. Gráfica del AD. Los ejemplares de *Cestrum mexicanum* se etiquetan con «m», los ejemplares de *C. guatemalense* se etiquetan con «g» y los ejemplares de *C. pacayense* se etiquetan con «p», los tipos de estas especies se etiquetan con letras mayúsculas; además se incluye el tipo de *C. kellermanii* etiquetado con «K».

La primera función discriminante explica el 80% de la variación, siendo el carácter de mayor importancia la porción adnada del filamento; en la segunda función discriminante el carácter más importante es el largo de la hoja (tabla 3). El porcentaje de casos bien clasificados fue del 92%. La clasificación más efectiva fue para *C. mexicanum* (con el 100% de clasificación correcta). En cambio, 5 individuos de *C. guatemalense* fueron clasificados como *C. pacayense* y 3 individuos de *C. pacayense* fueron clasificados como *C. guatemalense*. En el gráfico del espacio generado por las 2 primeras variables canónicas (fig. 3), los ejemplares de *C. mexicanum* conforman un grupo discreto sobre la parte positiva de la primera función discriminante. Hacia la parte negativa de esta función se agrupan los individuos de *C. guatemalense* y *C. pacayense* sin una separación clara. Al centro de este agrupamiento, cerca del cero de la segunda función se agruparon individuos de ambas especies y el tipo de *C. kellermanii*. Hacia la parte positiva del segundo componente se encuentra el tipo de *C. pacayense* con la mayoría de los ejemplares de esta especie. Hacia la parte negativa de este componente se encuentra el tipo de *C. guatemalense* y la mayoría de los ejemplares de esta especie. Los ejemplares p41 y p42 que en el ACP se encontraban entre los 2 grupos principales, en este análisis se circunscriben a la elipse que delimita a los ejemplares de *C. pacayense*.

Discusión

El ACP indica que los caracteres más importantes para resumir la variación de las especies son el largo de la porción libre del filamento, seguido por el diámetro del cáliz. Los discriminantes canónicos también indican la importancia del diámetro del cáliz en la ordenación, pero en lugar de destacar la porción libre del filamento asignan una mayor importancia a la porción adnada

Tabla 3

Desempeño de los caracteres en los 3 primeros componentes del ACP y en los determinantes canónicos.

Carácter	PC1	PC2	PC3	LD1	LD2
Largo de la hoja (Hl)	-0.363	-0.382	-0.045	4.257	6.054
Ancho de la hoja (Ha)	-0.287	-0.224	0.006	0.900	0.031
Base de la hoja (Hb)	-0.325	-0.447	-0.098	-1.887	-0.970
Largo del pecíolo (Pc)	-0.143	-0.515	-0.049	-1.657	-0.036
Largo de la inflorescencia (If)	-0.147	0.059	-0.355	0.831	0.100
Largo del pedicelo (Pd)	-0.112	0.210	-0.663	0.579	-0.019
Diámetro del cáliz (Dcz)	-0.206	0.170	-0.157	2.616	-1.395
Largo del cáliz (Tcz)	-0.278	0.167	-0.086	1.315	1.770
Largo del lóbulo del cáliz (Lcz)	-0.117	0.166	-0.059	1.981	-2.865
Largo de la corola (Tc)	0.033	-0.130	-0.148	0.518	-0.577
Diámetro de la corola (Dc)	-0.165	0.088	-0.143	1.135	0.514
Unión de las venas de la corola (Uv)	0.306	-0.077	-0.549	-0.320	-1.229
Porción adnada del filamento (Fa)	0.272	-0.242	-0.128	-4.668	1.699
Porción libre del filamento (Fl)	-0.540	0.319	0.094	1.917	-0.882
Longitud del estilo (Eo)	0.064	-0.125	-0.127	0.718	0.890

del mismo. De cualquier manera, esto va en concordancia con la ordenación en 2 grupos. En *C. mexicanum*, la porción libre del filamento tiene una media de 4.6 mm y la porción adnada del filamento de 7.2 mm, mientras que en *C. guatemalense* la porción libre es de 2.9 mm y la adnada es de 10.7 mm, similar a *C. pacayense* que tiene la porción libre del filamento de 2.8 mm y la adnada de 11.4 mm. La adnación de los filamentos se usó por Benítez y D'Arcy (1998) en la delimitación taxonómica de los *Cestrum* distribuidos en Venezuela con buenos resultados. En cuanto al diámetro del cáliz, *C. mexicanum* tiene una media de 3.1 mm, mientras que en *C. pacayense* y *C. guatemalense* es de 2.2 mm y 2.3 mm respectivamente. Otros caracteres que aportan en el mismo sentido de la separación en 2 grupos es el diámetro de la corola y el tamaño de la inflorescencia, ambos de mayores dimensiones en *C. mexicanum* comparados con los ejemplares de las otras especies. La concordancia de los ACP y el análisis discriminante canónico en la obtención de un agrupamiento discreto de los ejemplares de *C. mexicanum* incluyendo al tipo de esta especie nos brinda confianza para proponer a estos ejemplares que se restringen a las montañas del norte y a la meseta central de Chiapas como una especie distinta.

Por otro lado, el largo del pedicelo es una característica utilizada por Francey (1935, 1936) para diferenciar a los taxones aquí considerados; sin embargo, los análisis realizados evidenciaron este carácter como poco importante. Otro atributo que este autor utiliza para caracterizar a *C. guatemalense* es el tamaño de las hojas. La importancia de este carácter se refleja en el segundo componente principal y en ambos coeficientes de discriminación lineal. Sin embargo, la influencia de los caracteres de hoja no es suficiente para separar a las especies propuestas, encontrando en las gráficas de ambos análisis un grupo en el que se mezclan individuos de *C. guatemalense* y *C. pacayense*. Aunque el tipo de la primera especie se ubica entre los ejemplares de hojas más pequeñas y el tipo de la segunda con los de hojas grandes, hay un continuo de ejemplares de hojas medianas, donde por cierto se encuentra el tipo de *C. kellermani*, lo que podría estar indicando que *C. guatemalense* y *C. pacayense* son los extremos de la variación de las hojas de una sola especie. Con base en los caracteres analizados no es posi-

ble sugerir una separación adicional entre estos 2 taxones. Si bien se pueden detectar agrupamientos donde predominan ya sea *C. pacayense* o *C. guatemalense*, los ejemplares intermedios y su distribución compartida en las montañas de Guatemala podrían estar indicando una variación clinal. Para descartar este efecto clinal es necesario un estudio donde se registren datos de pendiente y orientación, y clima de las localidades de recolecta, contrastándolos con los datos morfométricos. También es recomendable procurar colectas con frutos y semillas para incluir caracteres de estas estructuras en subsecuentes estudios morfométricos. Un análisis adicional con marcadores moleculares contribuiría a indicar el flujo génico entre las poblaciones o a encontrar evidencia para proponer linajes independientes.

Si bien Benítez y D'Arcy (1998) y Castro-Laportte y Ruíz-Zapata (2000) propusieron que los polinizadores están incidiendo en la evolución de las flores de las especies de *Cestrum* —como el caso del cáliz en las especies del centro de México, del cual D'Arcy (1999) señala que la evolución de dicha estructura es una respuesta evolutiva al robo de néctar—, en este estudio se evidenció que algunos caracteres florales se han conservado entre las especies y otros se han diferenciado, lo que podría estar indicando que la evolución en las partes florales no está actuando sobre un síndrome, sino que cada componente evoluciona de forma independiente. De esta manera, para algunas estructuras la evolución está actuando de forma diversificadora y en otras estructuras actúa de forma estabilizadora. En estudios de biología reproductiva (Thomson y Wilson, 2008; Wilson, Wolfe, Armbruster y Thomson, 2007) se ha propuesto que la estasis de los caracteres florales podría estar indicando que están actuando restricciones funcionales importantes que impiden la divergencia evolutiva.

Caracteres como los lóbulos de la corola, antera, estigma y ovario son muy homogéneos entre las especies estudiadas. Las características morfométricas que permiten separar más fácilmente a *C. mexicanum* son el filamento del estambre adnado a la corola entre 3/5 a 3/4 partes de su longitud y el diámetro del cáliz de 2.7 a 3.4 mm. Otras características que han sido utilizadas en la separación de *C. guatemalense* y *C. pacayense*, como el pedicelo de las flores y las dimensiones de la hoja, aunque

presentan variación, no son definitivas en la delimitación de estas entidades.

Agradecimientos

A Sergio Zamudio, Omar Chassin, Gabriela Domínguez y a los revisores anónimos por las sugerencias realizadas en versiones preliminares y final de este estudio. Asimismo, se agradece a los curadores de los herbarios F, IEB, MEXU, MO, NY, TEX, US, el permitirnos examinar los ejemplares de sus colecciones. La autora principal agradece a la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Biología de la UMSNH y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología la beca otorgada (CVU/Becario): 238201/216639.

Apéndice 1. Especímenes considerados en este estudio. Se indica la especie, el país, estado o departamento, colector, número de colecta, código que se utilizó en las figuras [en paréntesis cuadrados], fecha de colecta y herbarios donde se encuentra depositado el ejemplar.

Cestrum guatemalense. **Guatemala**, Atitlán, D. Burch, 5556 [g7], 5558 [g8], 20/11/1971, (F, MO); Chichoy, L. O. Williams, 15314, 27/01/1949, (F); El Progreso, J. A. Steyermark, 43097, 21/01/1942, (F, NY); Jalapa, J. A. Steyermark, 32897 [g21], 07/12/1939, (F); Sololá, L. O. Williams, 25398 [g14], 07/12/1963, 27353 [g18], 05/01/1965, 27363 [g19], 05/01/1965, 41732 [g22], 24/12/1972, (F); Chaulcol, E. W. Nelson, 3645 [g6], 2/1/1896, (F); Chimaltenango, P. C. Standley, 58736 [g23], 58784 [g24], 04/12/1938, 58789 [g25], 05/12/1938, 61067, 26/12/1938, 61094, 26/12/1938, (F); Quetzaltenango, L. O. Williams, 25541 [g15], 09/12/1963, (F); R. A. Molina, 16607, 23/01/1966 (NY), 30203 [g20], 10/01/1974, (F); P. C. Standley, 66309 [g28], 66360 [g29], 22/02/1939, 84224, 84345 [g31], 85746 [g33], 85841, 21/01/1941, (F); Sacatepequez, P. C. Standley, 65060 [g27], 11/02/1939, (F); R. A. Molina, 21015 [g10], 13/11/1967, (F, NY); San Juan Ixcay, R. A. Molina, 21317 [g11], 18/11/1976, (F); Sta. Helena, J. R. Johnston, 403 [g3], 12/05/1936, (F); Totonicapán, R. A. Molina, 15914, 21/11/1965, (F, NY); L. O. Williams, 22920 [g12], 13/12/1962, 41442, 20/12/1972, (F); P. C. Standley, 84042 [g30], 19/01/1941, (F); C. Davidson, 3319 [g5], 59/10/1975, (F, MO); M. Véliz, 8676, 15/05/1996, (MEXU); 8736, 26/04/2000, (F); R. A. Molina, 15928 [g9], 21/11/1965, (F, NY); L. O. Williams, 23153 [g13], 16/12/1962, (F, MO); P. C. Standley, 62656, 62717 [g26], 84506 [g32], 84132, 14/01/1939, (F); San Marcos, T. C. Plowman, 3038, 3039 [g4], 11/03/1971, (F); L. O. Williams, 27014 [g16], 27044 [g17], 02/01/1965, (F); N. M. Gallardo, 9014, 31/05/1996, (MEXU); Volcán de Agua, M. Véliz, 93.2563 [g1], 17/01/1993, (MEXU); J. R. Johnston, 197 [g2], 11/12/1936, (F); **México**, San Cristóbal de las Casas, M. L. Robert, 2219, 30/09/1966, (MEXU); E. Martínez, 2831, 27/03/1939, (MEXU); G. A. Méndez, 8744, 11/01/1986, 8848, 15/02/1986, (MEXU).

Cestrum mexicanum. **México**, Chamula, D. E. Breedlove, 7847 [m7], 12/12/1964, (F); Oxchuc, A. Chamé, 534 [m2], 19/10/1994, (MEXU); San Andrés Larrainzar, M. Nee, 32321

[m18], 22/12/1985, (MEXU); San Cristóbal de las Casas, T. A. Méndez, 8656, 05/01/1986, (MEXU); D. E. Breedlove, 55605 [m22], 55613 [m20], 17/11/1981, (MO, NY); R. C. Santíz, 543, 12/01/1988, (MO); M. C. Carlson, 2398, 28/01/1952, (MEXU); F. Miranda, 4979 [m5], 20/12/1948, (MEXU); D. E. Breedlove, 12897 [m13], 10/10/1965, (MEXU, US); 22049 [m15], 8/11/1871, (MO); W. Schwabe, sn [m21], 10/11/1978, (MEXU); T. A. Méndez, 7942 [m8], 25/10/1984, 7984 [m9], 25/09/1984, 9457, 15/11/1986, (MEXU); 9483 [m12], 15/11/1986, (MEXU, MO); D. E. Breedlove, 14163 [m14], 07/11/1965, (F, TEX, US); 22941 [m16], 30/11/1971, (MEXU); 23004 [m17], 05/12/1971, (MEXU, MO, NY); T. A. Méndez, 8656 [m10], 05/01/1986, (MEXU, TEX); A. Méndez, 7984, 25/09/1984, (MEXU, TEX); T. A. Méndez, 9457 [m11], 15/11/1986, (MEXU, MO, NY); 1976, 30/01/1967, (F, US); Tenejapa, T. A. Méndez, 5087 [m6], 16/11/1982, (MEXU); 461 [m1], 05/01/1966, (F); 577 [m3], 12/01/1966, (F, US); 844, 14/04/1966, 1976 [m4], 30/01/1967, (F, US); Zinacatán, D. E. Breedlove, 55568 [m19], 16/11/1981, (MEXU, NY).

Cestrum pacayense. **El Salvador**, Santa Ana, M. C. Carlson, 712, 19/02/1946, (F); J. M. Tucker, 1231 [p2], 14/04/1942, (F); P. H. Allen, 6876, 26/04/1958, (F); Sonsonate, P. H. Allen, 7080 [p7], 06/11/1958, (F); **Guatemala**, P. C. Standley, 58403 [p20], 30/11/1938, (F); P. C. Standley, 58437 [p21], 01/12/1938, 80656 [p33], 80673 [p34], 80711 [p35], 20/12/1940, (F); Pacaya, C. P. Standley, 80528 [p32], 20/12/1940, (F); R. A. Molina, 27648 [p15], 28/09/1972, (MEXU); Totonicapán, R. A. Molina, 16402 [p8], 23/01/1966, (MEXU); Acatenango, J. J. Castillo, 2062 [p4], 27/11/1993, (F); Chimaltenango, L. O. Williams, 41794 [p18], 25/12/1972, (F, MO, NY); P. C. Standley, 57780 [p19], 22/11/1938, 60070 [p22], 15/12/1938, 61777 [p23], 03/01/1939, (F); 80237 [p29], 80248 [p30], 80279 [p31], 16/12/1940, (F); El Progreso, J. A. Steyermark, 43649, 07/02/1942, (F); Quetzaltenango, P. C. Standley, 65370 [p25], 17/02/1939, 67336, 67340 [p26], 04/03/1939, 67565 [p27], 67583 [p28], 06/03/1939, 67915, 08/03/1939, 85961 [p39], 03/02/1941, (F); A. E. Willis, 412 [p1], 19/12/1963, (F); J. A. Steyermark, 33973, 12/02/1940, 83437, 15/01/1941 83618 [p36], 16/01/1941, 83945 [p37], 18/01/1941, 84992, 27/01/1941, 85035 [p38], 27/01/1941, 85877 [p40], 85981, 03/02/1941, (F); Quiché, J. L. Aguilar, 919, 1942, (F); San Juan Ostuncalco, R. A. Molina, 16628 [p9], 12/01/1966, (F); San Marcos, L. O. Williams, 25659 [p13], 25823 [p14], 18/12/1963, (F); J. A. Steyermark, 35863, 16/02/1940, 36168, 36236, 20/02/1940, (F); P. C. Standley, 68639, 15/04/1939, (F); Sololá, L. O. Williams, 23199 [p11], 17/12/1962, (F); C. Davidson, 3312 [p5], 29/10/1975, (F, MO); L. O. Williams, 23172 [p10], 17/12/1962, (F, NY); R. A. Molina, 24996 [p12], 29/11/1969, (F, MO, NY); J. A. Steyermark, 46868, 46892, 47020, 05/06/1942, (F); P. C. Standley, 62347 [p24], 11/01/1939, (F); Totonicapán, J. G. Hawkes, 1829 [p3], 07/11/1958, (F); **Honduras**, El Merendón, R. A. Molina, 31307 [p16], 17/01/1976, (F, MO); Mozarán, C. V. Morton, 7469, 25/03/1951, (F); R. A. Molina, 7700, 17/03/1957, (F); L. O. Williams, 17463, 24/03/1951, (F); Ocotepeque, D. Mejía, 393, 24/03/1993, (MO, MEXU); San Juancito, L. O. Williams, 17430, 22/03/1951, (F); Tegucigalpa, C. Soto, 203, 29/02/1980, (MO); **México**, Chiapas, E. Matuda, 2901,

30/03/1939, (F); D. E. Breedlove, 41743 [p17], 22/02/1940, (MEXU, MO); J. S. Miller, 2635, 03/05/1987, (MEXU, MO); E. Matuda, 2831, 27/03/1939, (F, NY); E. Ventura, 4917 [p6], 19/11/1987, (F); E. Martínez, 19494 [p43], 05/02/1987; 19515 [p44], 05/02/1987 (MEXU); T. Wendt 2457 [p45], 17/12/1979 (NY); S. E. Martínez, 14212 [p41], 21/10/1985, 19275 [p42], 22/11/1986, (MEXU).

Referencias

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62, 245–253.
- Baker, M. A. (2006). Circumscription of *Echinocereus arizonicus* subsp. *arizonicus*, phenetic analysis of morphological characters in section *triglochidiatus* (Cactaceae), part II. *Madroño*, 53, 388–399.
- Bartlett, M. S. (1937). Properties of sufficiency and statistical tests. *Proceedings of the Royal Statistical Society, Series A*, 160, 268–282.
- Benítez, C. E. y D'Arcy, W. G. (1998). The genera *Cestrum* and *Sessea* (Solanaceae, Cestreae) in Venezuela. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 273–351.
- Castro-Laportte, M. y Ruíz-Zapata, T. (2000). Biología floral y síndrome de polinización de cinco especies de *Cestrum* (Solanaceae). *Kurtziana*, 28, 205–210.
- Chakravarti, A. K. y Chakravarti, D. (1969). Steroid saponins of some Indian plants. *Journal of Scientific and Industrial Research*, 41, 26–28.
- Cuevas-Guzmán, R. y Montero-Castro, J. C. (2011). Nuevo registro de *Cestrum mortonianum* (Solanaceae) y descripción de una variedad en la vertiente pacífica de México. *Acta Botanica Mexicana*, 95, 37–43.
- D'Arcy, W. G. (1999). Red-flowered *Cestrum* and red-loving hummingbirds. En M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester, y J. P. Jessop (Eds.), *Solanaceae IV: Advances in biology and utilization* (pp. 33–43). Kew, UK: Royal Botanic Gardens.
- De-Faria, A. P. G., Wendt, T. y Brown, G. K. (2010). A revision of *Aechmea* subgenus *Macrochordion* (Bromeliaceae) based on phenetic analyses of morphological variation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162, 1–27.
- De la Estrella, M., Aedo, C. y Velayos, M. (2009). A morphometric analysis of *Daniellia* (Fabaceae-Caesalpinioideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159, 268–279.
- De Luna, E. y Gómez-Velasco, G. (2008). Morphometrics and the identification of *Braunia andrieuxii* and *B. secunda* (Hedwigiaceae, Bryopsida). *Systematic Botany*, 33, 219–228.
- Domínguez, Y., da Silva, S. R., Panfet-Valdés, C. M. y de Miranda, V. F. O. (2014). Inter- and intra-specific diversity of Cuban *Pinguicula* (Lentibulariaceae) based on morphometric analyses and its relation with geographical distribution. *Plant Ecology and Diversity*, 7, 519–531.
- Duperon, R., Thiersault, M. y Duperon, P. (1983). High level of glycosylated sterols in species of *Solanum* and sterol changes during the development of the tomato. *Phytochemistry*, 23, 743–746.
- Egan, A. N. (2015). Species delimitation and recognition in the *Pediomelum megalanthum* complex (Fabaceae) via multivariate morphometrics. *PhytoKeys*, 44, 65–87.
- Fajardo, D., Castillo, R., Salas, A. y Spooner, D. M. (2008). A morphometric study of species boundaries of the wild potato *Solanum* series *Conicibaccata*: a replicated field trial in Andean Peru. *Systematic Botany*, 33, 183–192.
- Francey, P. (1935). Monographie du genre *Cestrum* L., parte I. *Candollea*, 6, 46–398.
- Francey, P. (1936). Monographie du genre *Cestrum* L., parte II. *Candollea*, 7, 1–132.
- Fritsch, P. W., Schiller, A. M. y Larson, K. W. (2009). Taxonomic implications of morphological variation in *Cercis canadensis* (Fabaceae) from Mexico and adjacent parts of Texas. *Systematic Botany*, 34, 510–520.
- Gage, E. y Wilkin, P. (2008). A morphometric study of species delimitation in *Sternbergia lutea* (Alliaceae, Amaryllidoideae) and its allies *S. sicula* and *S. greuteriana*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 158, 460–469.
- Gentry, J. L. y Standley, P. C. (1974). Solanaceae. Flora of Guatemala. *Fieldiana, Botany*, 24, 1–151.
- Gonzalo, R., Aedo, C., Nickrent, D. L. y García, M. A. (2012). A numerical taxonomic investigation of *Stipa* sect. *Smirnovia* and *S.* sect. *Subsmirnovia* (Poaceae). *Systematic Botany*, 37, 655–670.
- Halim, A. F., Collins, R. y Berigare, M. S. (1971). Isolation and characterization of the alkaloids of *Cestrum nocturnum* and *Cestrum diurnum*. *Planta Medica*, 20, 44–49.
- Harrison, K. y Hebda, R. J. (2011). A morphometric analysis of variation between *Elymus alaskanus* and *Elymus violaceus* (Poaceae): implications for recognition of taxa. *Madroño*, 58, 32–49.
- Hodálová, I., Mered'a, P., Jr., Mártonfi, P., Mártonfióvá, L. y Danihelka, J. (2008). Morphological characters useful for the delimitation of taxa within *Viola* subsect. *Viola* (Violaceae): a morphometric study from the west Carpathians. *Folia Geobotanica*, 43, 83–117.
- Hong-Wa, C. y Besnard, G. (2014). Species limits and diversification in the Madagascar olive (*Noronhia*, Oleaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174, 141–161.
- Hughes, M. R., McCain, T. A., Chang, S. Y., Haussler, M. R., Villareale, M. y Wasserman, R. H. (1977). Presence of 1,25-dihydroxyvitamin D₃glycoside in the carcinogenic plant *Cestrum diurnum*. *Nature*, 268, 347–349.
- Janovec, J. P. y Harrison, J. S. (2002). A morphological analysis of the *Compsonura sprucei* complex (Myristicaceae), with a new combination for the Central American species *Compsonura mexicana*. *Systematic Botany*, 27, 662–673.
- Joly, S. y Bruneau, A. (2007). Delimiting species boundaries in *Rosa* sect. *Cinnamomeae* (Rosaceae) in Eastern North America. *Systematic Botany*, 32, 819–836.
- Kaplan, Z. y Marhold, K. (2012). Multivariate morphometric analysis of the *Potamogeton compressus* group (Potamogetonaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 112–130.
- Karaway, M. S., Rizk, A. M., Hammouda, F. M., Diab, A. M. y Ahmed, Z. F. (1971). Phytochemical investigation of certain *Cestrum* species. General analysis, lipids, and triterpenoids. *Planta Medica*, 20, 363–367.
- Mascarenhas, I., Silveira, L. y Paganucci, L. (2014). Morphological analyses suggest a new taxonomic circumscription for *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *PhytoKeys*, 38, 101–118.
- Monro, A. (2012). Eight new species of *Cestrum* (Solanaceae) from Mesoamerica. *PhytoKeys*, 8, 49–82.
- Montero, J. C. (2011). *Cestrum sotonunzei*, a new species of Solanaceae from central Mexico. *Novon*, 21, 244–248.
- Montero, J. C., Delgado, A., de Luna, E. y Eguiarte, L. E. (2006). Phylogenetic analysis of *Cestrum* section *Habrothamnus* (Solanaceae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 31, 843–850.
- Morton, C. V. (1936). The genus *Cestrum* in Guatemala. *Journal of the Arnold Arboretum*, 17, 341–349.
- Nee, M. (2001). An overview of *Cestrum*. En R. G. Van de Berg, G. W. M. Barendse, G. M. van der Weerden, y C. Mariano (Eds.), *Solanaceae V: advances in taxonomy and utilization* (pp. 109–136). Nijmegen, Netherlands: University Press.
- Otieno, D. F., Balkwill, K. y Paton, A. J. (2006). A multivariate analysis of morphological variation in the *Hemizygia bracteosa* complex (Lamiaceae, Ocimeae). *Plant Systematic and Evolution*, 261, 19–38.
- Pearson, K. (1905). On the general theory of skew correlation and non-linear regression. In *Mathematical contributions to the theory of evolution*, 14. London: Dulau and Co.
- Pedersen, H. Æ. (2010). Species delimitation and recognition in the *Brachycorythis helferi* complex (Orchidaceae) resolved by multivariate morphometric analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162, 64–76.
- Peruzzi, L. y Passalacqua, N. G. (2008). Taxonomy of the *Onosma echioides* (L.) L. complex (Boraginaceae) based on morphometric analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157, 763–774.
- Pierre, A. H., le Moguédec, G., Lowry, P. P. y Munzinger, J. (2014). Multivariate morphometric analysis and species delimitation in the endemic New

- Caledonian genus *Storthocalyx* (Sapindaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 176, 127–146.
- Pinzón, J. P., Ramírez-Morillo, I. M. y Fernández-Concha, G. C. (2011). Morphometric analyses within the *Tillandsia utriculata* L. complex (Bromeliaceae) allow for the recognition of a new species, with notes on its phylogenetic position. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 353–365.
- Pometti, C. L., Cialdella, A. M., Vilardi, J. C. y Saidman, B. O. (2007). Morphometric analysis of varieties of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae), taxonomic inferences in the context of other Argentinean species. *Systematics and Evolution*, 264, 239–249.
- Ponsie, M. E., Johnson, S. D. y Edwards, T. J. (2009). A morphometric analysis of the *Bonatea speciosa* complex (Orchidaceae) and its implications for species boundaries. *Nordic Journal of Botany*, 27, 166–177.
- R-Core-Team. (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 [consultado 15 May 2016]. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Segura, O. (2013). *Biología reproductiva y síndrome de polinización de tres especies simpátricas de Cestrum (Solanaceae)*. Tesis de Maestría. Querétaro, México: Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro.
- Ripperberger, H. y Schreiber, K. (1981). *The alkaloids, chemistry and physiology*. New York: Academic Press.
- Salariato, D. L., Zuloaga, F. O. y Al-Shehbaz, I. A. (2012). Morphometric studies and taxonomic delimitation in *Menonvillea scapigera* and related species (Cremolobae: Brassicaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 298, 1961–1976.
- Sánchez, D., Arias, S. y Terrazas, T. (2013). Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia*, 65, 368–385.
- Schrader, J. A. y Graves, W. R. (2011). Taxonomy of *Leitneria* (Simaroubaceae) resolved by ISSR, ITS, and morphometric characterization. *Castanea*, 76, 313–338.
- Shapiro, S. S., Wilk, M. B. y Chen, H. J. (1968). A comparative study of various tests for normality. *Journal of American Statistical Association*, 63, 1343–1372.
- Sosa, M., Panseri, A. y Dematteis, M. (2012). Morphometric analysis of *Stemodia hyptoides* and *S. stricta* (Plantaginaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 298, 1315–1323.
- Soto-Solís, A. (2007). Una nueva especie de *Cestrum* (Solanaceae). *Brenesia*, 67, 25–28.
- Thomson, J. D. y Wilson, P. (2008). Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 23–38.
- Wilson, P., Wolfe, A. D., Armbruster, W. S. y Thomson, J. D. (2007). Constrained lability in floral evolution: counting convergent origins of hummingbird pollination in *Penstemon* and *Keckiella*. *New Phytologist*, 176, 883–890.