



# ¿Es *Annona lutescens* un sinónimo de *A. reticulata* (Annonaceae)? Uso de datos de morfometría geométrica y de coloración para resolver esta controversia

## Is *Annona lutescens* a synonym of *A. reticulata* (Annonaceae)? Use of geometric morphometric and coloration data to solve this controversy

Gilberto Ocampo<sup>1,3</sup> y Marisol Castro-Moreno<sup>2</sup>

### RESUMEN:

**Antecedentes y Objetivos:** *Annona lutescens* fue descrita en 1914 como una especie nueva conocida únicamente de Guatemala. Estudios posteriores permitieron localizarla también en Chiapas, México. No obstante, algunos autores la consideran como un sinónimo de *A. reticulata*, una especie de origen americano que actualmente se cultiva en muchas partes del mundo. Los caracteres originales propuestos para separar estas dos especies son la forma de la hoja y el color del fruto. El objetivo de este trabajo fue evaluar si los caracteres anteriores son de utilidad para separar *A. lutescens* de *A. reticulata*.

**Métodos:** Se evaluó la forma de la hoja por medio de análisis de morfología geométrica. También se observaron las diferencias en coloración del fruto y del hipocótilo de las plántulas que germinaron en condiciones ambientales controladas.

**Resultados clave:** El análisis de morfometría geométrica indica que la forma de las hojas de estas dos *Annona* es muy variable y que no hay diferencias significativas entre ellas. El color del fruto y del hipocótilo es específico para cada taxon.

**Conclusiones:** Se sugiere que por el momento, y en espera de más datos que clarifiquen las relaciones entre ellas, se trate a *A. lutescens* como sinónimo de *A. reticulata*.

**Palabras clave:** *Annona*, Annonaceae, color del fruto, color del hipocótilo, morfometría geométrica.

1 Universidad Autónoma de Aguascalientes, Departamento de Biología, Centro de Ciencias Básicas, Av. Universidad 940, 20130 Aguascalientes, Aguascalientes, México.

2 Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Instituto de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal, Libramiento Norte Poniente 1150, Colonia Lajas Maciel, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

3 Autor para la correspondencia: [gaocampo@correo.uaa.mx](mailto:gaocampo@correo.uaa.mx)

Citar como:

Ocampo, G. y M. Castro-Moreno. 2016. ¿Es *Annona lutescens* un sinónimo de *A. reticulata* (Annonaceae)? Uso de datos de morfometría geométrica y de coloración para resolver esta controversia. Acta Botanica Mexicana 117: 109-115.

Recibido: 7 de marzo del 2016.

Revisado: 16 de junio del 2016.

Aceptado: 2 de septiembre del 2016.

### ABSTRACT:

**Background and Aims:** *Annona lutescens* was described in 1914 as a new species from Guatemala. Further studies allowed to locate this taxon in Chiapas, Mexico. However, some authors consider it as a synonym of *A. reticulata*, a species of American origin that is widely cultivated in many parts of the world. Leaf shape and fruit color are the original characters proposed to segregate these two species. The aim of this study was to evaluate whether both characters can be used to distinguish these taxa.

**Methods:** Leaf shape was evaluated using a geometric morphometric approach. In addition, differences in fruit color and hypocotyl coloration of seedlings maintained in controlled environmental conditions were observed.

**Key results:** The geometric morphometric analysis showed that the leaf shape of both species is very variable and that there is no significant difference between them. Fruit and hypocotyl coloration is specific to each species.

**Conclusions:** It is suggested that *A. lutescens* should be treated as a synonym of *A. reticulata* until more evidence is obtained to clarify the relationships between them.

**Key words:** *Annona*, Annonaceae, fruit color, geometric morphometrics, hypocotyl color.

## INTRODUCCIÓN

La familia Annonaceae tiene ca. 108 géneros y más de 2,400 especies distribuidas principalmente en los trópicos y subtropicos del mundo (Chatrou et al., 2012). *Annona* L. es el género más grande de la familia y cuenta con alrededor de 200 especies (Ortiz-Rodríguez et al., 2015), algunas de las cuales son cultivadas debido a que producen frutos comestibles para el humano. En Mesoamérica hay ciertas especies que se utilizan para este fin y *A. reticulata* L. es una de ellas. Ésta especie es probablemente originaria de los trópicos americanos (Li et al., 2011) o de las Antillas (Lim, 2012), pero en la actualidad se encuentra bajo cultivo en muchas partes del mundo (Lim, 2012). Esta especie arbórea se caracteriza por poseer hojas lanceolado-elípticas a lanceolado-oblongas, así como por producir frutos de un color rojo oscuro (Standley y Steyermark, 1946) (Fig. 1A).

*Annona lutescens* Safford, una especie descrita originalmente de Guatemala, es un árbol con hojas ovadas a elípticas u obovadas y con frutos de color amarillo. La especie también se encuentra en Chiapas, México, en donde se le conoce por el nombre de “anona amarilla”. Crece de forma silvestre en sitios con bosque tropical caducifolio, aunque también es tolerada en forma de cercas vivas. En la descripción original Safford (1914) reporta que los caracteres florales de *A. lutescens* se asemejan a los de *A. reticulata*; no obstante, él mismo señala que la forma más ancha de las hojas y el color amarillo del fruto (Fig. 1B) son características suficientes para diferenciarlas. Standley y Steyermark (1946) propusieron que estas características distintivas de *A. lutescens* no son suficientes para considerarla como un taxon diferente de *A. reticulata* y que bien podría tratarse de una variación de esta última. Trabajos posteriores consideran a *A. lutescens* como sinónimo de *A. reticulata* (Schatz, 1992; Lim, 2012; Rainer y Chatrou, 2014), aunque no proporcionan mayor evidencia o discusión para apoyar esta conclusión. A pesar de lo anterior, estudios bioquímicos recientes consideran a estas dos especies como taxa independientes (González-Esquinca et al., 2012; Castro-Moreno et al., 2013; González-Esquinca et al., 2014), y se ha encontrado que algunos

compuestos químicos están presentes en *A. reticulata*, más no en *A. lutescens* (Costa et al., 2008; Castro-Moreno et al., 2013). Esta situación podría ser evidencia que indique que se trate de dos especies diferentes.

Debido a esta controversia, en este estudio se evaluaron algunos de los caracteres que pueden ser de utilidad para separar las dos especies. Más específicamente, se estudiaron los dos caracteres que fueron propuestos por Safford (1914) en la descripción original de *A. lutescens*: la forma de las hojas y la coloración del fruto. Además, se estudió la coloración del hipocótilo de las plántulas de ambas para definir si éste puede ser un carácter que permita la separación de *A. lutescens* y *A. reticulata*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material de estudio

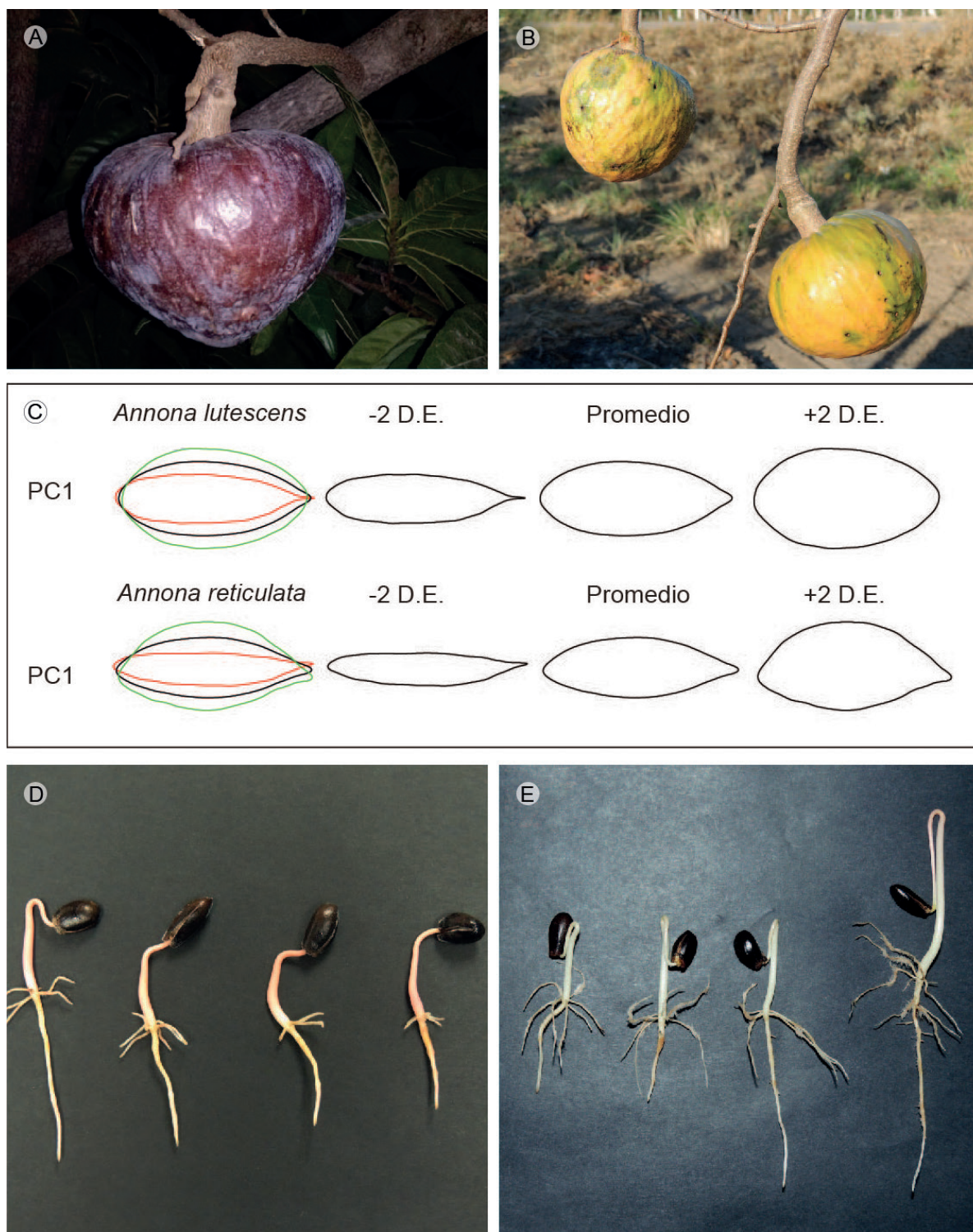
Se analizaron 11 ejemplares de *A. lutescens* y 12 especímenes de *A. reticulata* para estudiar la forma de las hojas (Apéndice). Únicamente se compararon hojas de individuos de ambas especies que se colectaron en Chiapas (algunos de los especímenes se tomaron de árboles cultivados). Adicionalmente, se incluyó en el análisis al ejemplar tipo de *A. lutescens* que fue colectado en Guatemala. El ejemplar tipo de *A. reticulata* es una ilustración (Sloane, 1725; lámina 226), por lo que se utilizó un ejemplar de herbario colectado en Jamaica, país de donde se reportó la especie por primera vez, para evitar un sesgo potencial en la forma de la hoja.

Para estudiar la coloración del fruto, se observaron 90 frutos maduros correspondientes a las dos especies bajo estudio (*A. lutescens*, Castro-Moreno 3; *A. reticulata*, Castro-Moreno 1).

Por otro lado, se obtuvieron alrededor de 300 semillas de cada especie para reportar la coloración del hipocótilo de las plántulas (*A. lutescens*, Castro-Moreno 3, 4, 5; Castro-Moreno y Ocampo 7; *A. reticulata*, Castro-Moreno 1).

### Forma de la hoja

Se utilizó un procedimiento basado en morfología geométrica para probar si existe una diferencia significativa en-



**Figura 1:** A. fruto maduro *Annona reticulata* L.; B. frutos maduros de *A. lutescens* Saff.; C. variación del tamaño de la hoja basada en los descriptores elípticos de Fourier. El primer componente derivado de un análisis de componentes principales explica más de 79% de la variación morfológica de la hoja. La primera columna muestra los contornos empalmados de -2 desviaciones estándar (D.E.), el promedio y + 2 D.E. D. plántulas de *A. reticulata*, nótese el color rojizo de los hipocótilos; E. plántulas de *A. lutescens*; nótese el color blanco a blanco-verdoso de los hipocótilos. Sin embargo, 20% de las plántulas de esta especie mostraron una coloración rojo-café clara en la parte distal del hipocótilo (véase la plántula que se encuentra en el extremo derecho de la figura).

tre la forma de las hojas de *A. lutescens* y *A. reticulata*. Las imágenes de los ejemplares de herbario (excepto del tipo de *A. lutescens*) fueron obtenidos con una cámara digital Canon (Power Shot SX150IS). Se tomó al azar una hoja de cada espécimen que mostrara claramente su forma (i.e., se descartaron hojas con dobleces) y se extrajo la imagen utilizando el programa Adobe Photoshop CS4 versión 11.0. Todas las imágenes de las hojas de una misma especie se incluyeron en un archivo digital de Adobe Illustrator CS6 versión 16.0.3, en donde la parte adaxial de la hoja se mostraba hacia el observador y la misma hoja se rotó de tal forma que el ápice se dirigió hacia la parte superior de la imagen (en caso de que las hojas estuvieran mostrando la superficie abaxial en el ejemplar de herbario, el eje de la imagen de la hoja se reflejó de manera vertical para así obtener la forma correspondiente que mostraría la superficie adaxial). Las imágenes finales de hojas de cada especie se analizaron por separado utilizando el grupo de programas SHAPE versión 1.3 (Iwata y Ukai, 2002) para estudiar la variación en la forma de la hoja utilizando descriptores elípticos de Fourier (DEF). La forma de las hojas se estimó utilizando los primeros 20 armónicos y se efectuó un análisis de componentes principales (ACP) para resumir la información derivada de los DEF. La diferencia entre los puntajes de los componentes principales (CP) de las formas de las hojas de cada especie se evaluó a través de un análisis multivariado de varianza (MANOVA) efectuado en el programa PAST versión 3 (Hammer et al., 2001).

### Color del fruto

Los frutos inmaduros se observaron aun en los árboles esperando la temporada de fructificación plena para poder colectarlos. Las fechas de fructificación para ambas especies fueron en marzo y abril de 2015.

### Coloración del hipocótilo de las plántulas

De los frutos maduros obtenidos para el análisis de color, se obtuvieron 300 semillas de *A. lutescens* y *A. reticulata*. Las semillas se colocaron a germinar en una cámara de crecimiento Conviron™ serie CMP4030 (Controlled Environ-

ments Ltd., Manitoba, Canada) con 12 horas de intensidad luminosa de  $300 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los hipocótilos de las plántulas se observaron y se caracterizaron por su color.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis del programa SHAPE arrojó cuatro puntajes de los CP de los coeficientes de la forma de la hoja que en total abarcan ca. 98% de la variación morfológica. Para ambas especies, el primer puntaje de los CP incluyó más de 79% de la variación de la forma de la hoja, el cual correspondió a las diferencias existentes en la anchura de la misma (Fig. 1C). La prueba de normalidad multivariada de Mardia para los primeros cuatro puntajes de los CP no pudo rechazar la hipótesis de que los datos provienen de una población distribuida normalmente (prueba de asimetría corregida para número de muestras pequeñas: estadístico=19.85, grados de libertad=20,  $p=0.467$ ). La prueba de MANOVA indicó que los puntajes de los primeros CP de la forma de la hoja de *A. lutescens* y *A. reticulata* no presentan diferencias significativas ( $\lambda=1$ ,  $F=1.32\text{E-}06$ ,  $p=1$ ). Este resultado muestra que la forma de la hoja, en particular su anchura, es muy variable dentro de cada especie. Las hojas más angostas de *A. lutescens* tienen una semejanza con las de *A. reticulata*. Observaciones en el campo indican que los retoños que se originan en el tronco principal de *A. lutescens* tienden a producir hojas más anchas, las cuales coinciden muy bien con las registradas en la descripción original; no obstante, las hojas de las partes más viejas de esta especie son más variables. Debido a esto, se especula que el ejemplar tipo fue preparado a partir de un retoño, el cual muestra hojas ovadas a elípticas y obovadas. Aunque Safford (1914) propuso que las hojas de *A. lutescens* pueden utilizarse para diferenciarla de *A. reticulata*, este estudio morfométrico demuestra que la forma de hoja es muy variable y que no es significativamente diferente entre estas dos especies. Por lo tanto, se concluye que éste no es un carácter distintivo que pueda utilizarse para fines de identificación.

Los frutos de *A. lutescens* siempre presentaron un color verde en su estado inmaduro, mientras que los maduros se tornaron de un color amarillo. Por otro lado, los



frutos inmaduros de *A. reticulata* variaron en coloración, presentando un rango de morado a rojo, mientras que los maduros fueron de un color rojo oscuro. En contraste con la forma de la hoja de estas dos especies, el color del fruto es específico para cada taxon. Se sabe que el color del fruto es importante para diferenciar las especies cultivadas de *Annona* (Purohit, 1995), por lo que este carácter puede representar evidencia para considerar a *A. lutescens* como una especie independiente de *A. reticulata*.

Los hipocótilos de *A. reticulata* tuvieron una coloración rojiza (Fig. 1D), mientras que los hipocótilos de *A. lutescens* presentaron un color blanco a blanco-verdoso. No obstante, ca. 20% de las plántulas de este último tuvieron hipocótilos con una coloración rojo-café muy tenue hacia su porción apical (Fig. 1E). Se sabe que la coloración rojiza de los hipocótilos de *A. reticulata* es el resultado de un proceso de acumulación de antocianinas (Iván De La Cruz, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, datos no publicados). La ausencia de este compuesto en plántulas de *A. lutescens* bien podría indicar no solamente diferencias en procesos metabólicos, sino también en diferencias en estrategias de sobrevivencia en etapas tempranas del crecimiento del individuo. No obstante, se desconoce la razón por la cual en algunos individuos de *A. lutescens* existe una coloración rojo-café localizada únicamente en la parte apical del hipocótilo. Aunque los aspectos bioquímicos de *A. lutescens* se encuentran aún bajo estudio, se sabe que ésta es químicamente diferente de *A. reticulata*. Por ejemplo, se tiene reportada la presencia de alcaloides  $\beta$ -carbolicos y bencilisoquinolínicos en *A. reticulata* (Leboeuf et al., 1980; Guinaudeau et al., 1994; Costa et al., 2008), mientras que en los individuos de *A. lutescens* en la depresión central de Chiapas solo se encontraron alcaloides bencilisoquinolínicos, que son más característicos de la familia (Castro-Moreno et al., 2013). Estos datos cobran importancia debido a que los precursores (triptófano para  $\beta$ -carbolicos y tirosina y fenilalanina para bencilisoquinolínicos), rutas biosintéticas y enzimas que generan ambos grupos de alcaloides son distintos, por lo que *A. reticulata* activa una ruta biosintética distinta a la de *A. lutescens*.

## CONCLUSIONES

Los resultados derivados de este estudio demuestran que la forma de la hoja de ambas especies es muy variable y que no puede ser utilizada para separarlas. Por otro lado, la coloración de los frutos y de los hipocótilos, así como la bioquímica de las plantas parecen ser específicos para cada taxon. Actualmente se llevan a cabo estudios de filogenia molecular con el fin de estimar las relaciones evolutivas de *A. lutescens* y *A. reticulata*. Por el momento, se recomienda que *A. lutescens* se considere como sinónimo de *A. reticulata* hasta que se analicen más evidencias que esclarezcan las afinidades de estas dos especies de *Annona*.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Heimo Reiner su ayuda para obtener una imagen digital del holotipo de *A. lutescens*, así como a dos revisores anónimos por sus comentarios acertados.

## LITERATURA CITADA

- Castro-Moreno, M., C. L. Tinoco-Ojangurén, M. R. Cruz-Ortega and A. R. González-Esquinca. 2013. Influence of seasonal variation on the phenology and liriodenine content of *Annona lutescens* (Annonaceae). *Journal of Plant Research* 126: 529-537. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10265-013-0550-x>
- Chatrou, L. W., M. D. Pirie, R. H. Erkens, T. L. P. Couvreur, K. M. Neubig, J. R. Abbott, J. B. Mols, J. W. Maas, R. M. K. Saunders and M. W. Chase. 2012. A new subfamilial and tribal classification of the pantropical flowering plant family Annonaceae informed by molecular phylogenetics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169: 5-40. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01235.x>
- Costa, E.V., M. L. B. Pinheiro, A. D. L. de Souza, A. G. dos Santos, F. R. Campos, A. G. Ferreira and A. Barison. 2008. Full NMR analysis of annonontine, methoxy-annonontine and N-hydroxyannonontinepyrimidine- $\beta$ -carbolinealkaloids. *Magnetic Resonance in Chemistry* 46: 69-74. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/mrc.2134>
- González-Esquinca, A. R., L. M. Luna-Cazdres, M. A. S. Guzmán, I. De la Cruz Chacón, G. L. Hernández, S. F. Breceda and P. M. Gerardo. 2012. *In vitro* larvicidal evaluation of

- Annona muricata* L., *A. diversifolia* Saff. and *A. lutescens* Saff. extracts against *Anastrepha ludens* larvae (Diptera, Tephritidae). *Interciencia* 37: 284-289. Disponible en <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33922748008>
- González-Esquinca, A. R., I. De La Cruz-Chacón, M. Castro-Moreno, J. A. Orozco-Castillo and C. A. Riley-Saldaña. 2014. Alkaloids and acetogenins in Annonaceae development: biological considerations. *Revista Brasileira de Fruticultura* 36(spe1): 1-16. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452014000500001>
- Guinaudeau, H., M. Leboeuf and A. Cavé. 1994. Aporphinoid alkaloids, V. *Journal of Natural Products* 57: 1033-1135. DOI: <http://dx.doi.org/10.1021/np50110a001>.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontology Electronic* 4: 9 pp. Disponible en [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm). (consultado febrero de 2016).
- Iwata, H. and Y. Ukai. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93: 384-385. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jhered/93.5.384>
- Leboeuf, M., A. Cavé, P. K. Bhaumik, B. Mukherjee and R. Mukherjee. 1980. The phytochemistry of the Annonaceae. *Phytochemistry* 21: 2783-2813. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0031-9422\(80\)85046-1](http://dx.doi.org/10.1016/0031-9422(80)85046-1)
- Li, B., M. G. Gilbert and G. Schatz. 2011. Annonaceae. In: Wu, Z. Y., P. H. Raven y D. Y. Hong (eds.). *Flora of China*, vol. 19. Science Press. Beijing, China y Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, USA. pp. 672-713.
- Lim, T. K. 2012. *Edible medicinal and non-medicinal plants*, vol. 1, fruits. Springer. Rotterdam, Holanda. 835 pp. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-90-481-8661-7>
- Ortiz-Rodríguez, A. E., V. Sosa y E. Ruíz-Sánchez. 2015. Annonaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Fascículo 191. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, México. 15 pp.
- Purohit, A. G. 1995. Annonaceous fruits. In: Salunkhe, D. K. and S. S. Kadam (eds.). *Handbook of fruit science and technology*. Marcel Dekker. Nueva York, USA. pp. 377-385.
- Rainer, H. and L. W. Chatrou. 2014. AnnonBase: World species list of Annonaceae. <http://www.annonaceae.org> y <http://herbarium.botanik.univie.ac.at/annonaceae/listTax.php>. (consultado julio de 2016).
- Safford, W. E. 1914. Classification of the genus *Annona* with descriptions of new and imperfectly known species. *Contributions from the United States National Herbarium* 18: 1-68.
- Schatz, G. E. 1992. Taxonomic Notes on Mesoamerican *Annona* Section *Atta* (Annonaceae), including *Annona pruinosa* sp. nov. *Novon* 2: 249-251. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/3391561>
- Sloane, H. 1725. *A voyage to the islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica: with the natural history of the herbs and trees, four-footed beasts, fishes, birds, insects, reptiles, &c. of the last of those islands; to which is prefix'd, an introduction, wherein is an account of the inhabitants, air, waters, diseases, trade, &c. of that place, with some relations concerning the neighbouring continent, and islands of America. Illustrated with figures of the things described, which have not been heretofore engraved. In large copper-plates as big as the life.* R. Bentley y M. Magnes. Londres, UK. 499 pp. DOI: <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.642>
- Standley, P. C. and J. A. Steyermark. 1946. Annonaceae. In: Standley, P. C. and J. A. Steyermark (eds.). *Flora of Guatemala*, parte 4. *Fieldiana, Botany* 24: 270-294. DOI: <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.2233>



**Apéndice 1:** Ejemplares estudiados. \* = ejemplares incluidos en el análisis de los descriptores elípticos de Fourier.

*Annona lutescens* Safford

GUATEMALA. Alta Verapaz, Cahabón, 25.IV.1904, \**O.F. Cook 93* (holotipo: US; imagen digital del holotipo: HUAA!). MÉXICO. Chiapas, municipio de Tuxtla Gutiérrez, cañada Piahtimbak (N de Tuxtla Gutiérrez), 8.II.1951, \**F. Miranda 6883* (CHIP!); Lapayá, camino a San Fernando, río Los Anza, 20.V.1995, \**Puyé et al. 61* (HEM!); espécimen cultivado en campo experimental de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), proveniente de Terán, cerca de la Escuela Veterinaria, Tuxtla Gutiérrez, 15.X.2014, \**G. Ocampo 1845* (HUAA!); espécimen cultivado en campo experimental de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), proveniente de Terán, Tuxtla Gutiérrez, 15.X.2014, \**G. Ocampo 1846* (HUAA!); Terán, cerca de la Escuela Veterinaria, Tuxtla Gutiérrez, 16.XI.2014, \**M. Castro-Moreno 3* (HUAA!); Terán, Tuxtla Gutiérrez, 16.XI.2014, \**M. Castro-Moreno 4* (HUAA!); cerca de Valle Bonito, carretera a San Fernando, ca. km 9, 16.XI.2014, \**M. Castro-Moreno 5* (HUAA!); camino a Parral, cerca de la gasolinera que se encuentra en la carretera Tuxtla Gutiérrez - Julián Grajales, 3.XII.2014, \**M. Castro-Moreno y G. Ocampo 6* (HUAA!); aprox. 2 km de la gasolinera que se encuentra en la carretera Tuxtla Gutiérrez - Julián Grajales, en dirección a este último, 3.XII.2014, \**M. Castro-Moreno y G. Ocampo 7* (HUAA!). Sin municipio, sobre terracería de Arriaga - Colonia 20 de Noviembre, 9.VI.2002, \**A. Reyes-García y D. Gómez 5089* (HEM!).

*Annona reticulata* L.

JAMAICA. St. Catherine Parish, vicinity of Spanish Town, Bowers Wood road, 30.VIII.1908-3.IX.1908, \**N.L. Britton 3084* (NY; imagen digital: HUAA!). MÉXICO. Chiapas, municipio de Acacoyagua, Acacoyagua, 20.VIII.1948, \**E. Matuda 18382* (CHIP!). Municipio de Cintalapa, Rancho BIAK, 17.IX.1999, \**Z. J. Lázaro y F. Jiménez 15* (CHIP!), 24.VI.2000, \**Z. J. Lázaro y F. Jiménez 180* (CHIP!). Municipio de Jiquipilas, ejido Quintana Roo, 11.VII.1993, \**O. Farrera 193* (CHIP!). Municipio de Ocozocoautla, San Antonio El Bajío, 21.IV.2004, \**M. Gutiérrez y T. Acero 646b* (CHIP!). Municipio de San Fernando, colonia Miguel Hidalgo, 20.X.2005, \**N. Herrera y E. Nafate 56* (CHIP!). Municipio de Tuxtla Gutiérrez, camino al Playón, Parque Nacional Cañón del Sumidero, 18.XII.2007, \**J. A. Espinosa Jiménez 557* (HEM!); camino a San Fernando, fracc. Don Ventura, 17.IX.1990, \**A. R. González Esquinca et al. 10* (MEXU; imagen digital: HUAA!); árbol cultivado en terreno cercano a la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, 16.XI.2014, \**M. Castro-Moreno 1* (HUAA!); árbol cultivado en zona urbana de Tuxtla Gutiérrez, obtenido de semillas colectadas en Palenque, 16.XI.2014, \**M. Castro-Moreno 2* (HUAA!); aprox. 3 km de la gasolinera que se encuentra en la carretera Tuxtla Gutiérrez - Julián Grajales, en dirección a este último, 3.XII.2014, \**M. Castro-Moreno & G. Ocampo 8* (HUAA!). Municipio de Villa Corzo, predio El Chilar, 22.II.2004, \**E. Meléndez López 3826* (HEM!). Sin municipio, rancho El Triángulo, ejido Las Palmas, carretera Tonalá/Tapaca, 7.IV.1999, \**A. R. González E. 102* (CHIP!).