

## REVISION TAXONOMICA DEL GENERO *TETRANEMA* (SCROPHULARIACEAE)

ISIDRO MENDEZ-LARIOS Y JOSE LUIS VILLASEÑOR

Instituto de Biología, U.N.A.M.  
Departamento de Botánica  
Apartado Postal 70-367  
04510 México, D.F.

### RESUMEN

Se revisa la taxonomía de *Tetranema* (Scrophulariaceae), grupo constituido por cuatro especies propias del este y sureste de México, Guatemala y Honduras. Un análisis cladístico, basado en características morfológicas, explora las relaciones filogenéticas a nivel infragenérico. Se presentan mapas de distribución, descripciones y sinonimia para cada una de las especies, así como una clave para su determinación.

### ABSTRACT

A taxonomic revision of *Tetranema* (Scrophulariaceae), a genus of four species distributed in eastern and southeastern Mexico, Guatemala and Honduras, is presented. A cladistic analysis, based on morphological characters, explores phylogenetic relationships among species. Distribution maps, descriptions and synonymy for each of the species, as well as a key to their identification are provided.

### INTRODUCCION

*Tetranema* Benth. ex Lindl., *nom. cons.*, forma parte de la familia Scrophulariaceae, perteneciente a la subfamilia Scrophularioideae y junto con 24 géneros más conforma la tribu Scrophularieae (De-Yuang, 1983), tradicionalmente conocida como Cheloneae (cf. Benthams & Hooker, 1876). Está constituido por cuatro especies, distribuidas en las regiones tropicales bajas del este y sureste de México, así como en Guatemala y Honduras; la mayoría de ellas se encuentran normalmente en el bosque tropical perennifolio, el bosque tropical subperennifolio o en el bosque mesófilo de montaña.

Por su hábito y singularidades morfológicas, *Tetranema* es un género muy particular dentro de las Scrophulariaceae. Fenotípicamente comparte rasgos con algunos miembros de la familia Gesneriaceae (por ejemplo *Nepeanthus* Gardner). Entre las características convergentes se pueden citar el hábito subcaulescente y las hojas casi tan largas como toda la planta; igualmente comparten afinidades ecológicas y climáticas, pues las especies de ambos géneros señalan preferencia por habitar laderas muy húmedas y sombrías. Sin embargo, *Tetranema* se puede diferenciar de las Gesneriaceae por la posición del ovario (súpero en *Tetranema*), el tipo de placentación (axilar en *Tetranema*), así como la forma y el arreglo de los retículos en la testa de la semilla (reticular en *Tetranema*, espiralmente reticulada en Gesneriaceae, por ejemplo *Nepeanthus*).

El objetivo de este trabajo es presentar la revisión taxonómica del género, basada en evidencias morfológicas, así como postular una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies que lo constituyen.

## MATERIALES Y METODOS

El estudio se fundamentó exclusivamente en el análisis de la morfología externa de material herborizado depositado en los herbarios BM, BR, CAS, ENCB, F, GH/A, K, MEXU, MICH, MO, NY, PH, TEX-LL, UC, US y XAL. El análisis filogenético se llevó a cabo utilizando el programa PAUP, versión 2.4 para MS DOS (Swofford, 1985).

## HISTORIA DEL GENERO

El género *Tetranema* fue originalmente descrito por J. Lindley (1843) con base en observaciones hechas por G. Bentham pero nunca publicadas. Tres años después, Bentham (1846) en su monografía de la familia Scrophulariaceae dio una diagnosis más amplia y citó los dos únicos ejemplares conocidos hasta la fecha. Sin embargo, M. Martens y H. Galeotti (1842), estudiando uno de los especímenes mencionados por Bentham (*H. Galeotti* 1905) lo describieron como *Episcia rosea*, con lo cual lo ubicaron como miembro de la familia Gesneriaceae. En 1889 J. Donnell Smith agregó un segundo componente para *Tetranema* (*T. evolutum*).

En 1914, T. S. Brandegeer propuso el género *Allophyton*, constituido por una especie (*A. megaphyllum*). Pennell (1925) en sus estudios taxonómicos de la familia Scrophulariaceae demostró que *Tetranema* y *Allophyton* son congenéricos y aceptó el segundo nombre, argumentando que el vocablo *Tetranema* ya había sido utilizado para un miembro de la familia Fabaceae (*Tetranema* Sweet).

En 1935 M. L. Greene propuso la conservación de *Tetranema* Benth. contra *Tetranema* Sweet ante el Comité Especial para Fanerógamas y Pteridofitas del VI Congreso Internacional de Botánica, llevado a cabo en Amsterdam en 1935. El Comité recomendó su aceptación (Sprague, 1940) y el nombre conservado apareció por primera vez en la versión no oficial de las Normas Internacionales de Nomenclatura Botánica (Camp et al., 1947), que servirían de base para la edición del Código Internacional de Nomenclatura Botánica conocido como Código de Estocolmo (Lanjouw, 1952).

Finalmente, L. O. Williams (1972) describió dos especies más de *Tetranema*, una de las cuales, *T. bicolor*, fue transferida por K. Barringer (1986) a la familia Gesneriaceae como un miembro de *Nepeanthus* (*N. bicolor* (L.O. Williams) Barringer).

## RELACIONES GENERICAS

Pennell (1925) señala la notable diferencia en el hábito de *Tetranema* con respecto a las otras Scrophulariaceae. También discute la aparente convergencia de las especies de este género con algunos representantes de la familia Gesneriaceae y comenta acerca de sus probables afinidades intergenéricas. En ese trabajo, Pennell propone una posible

relación de *Tetranema* con *Penstemon* Mitch., basándose en las ideas de Bentham y plasmadas en la descripción original hecha por Lindley (1843). Además propone un probable vínculo con *Russelia* Jacq., a raíz de la similitud floral y de la "dehiscencia loculicida" de sus frutos. Indudablemente *Tetranema*, *Penstemon* y *Russelia* presentan una gran similitud en sus rasgos florales, aunque difieren en la dehiscencia de sus cápsulas (loculicida en *Tetranema* contra septicida en *Penstemon* y *Russelia*). Lindley (1843) también hace referencia a una posible semejanza entre *Tetranema*, *Russelia* y *Capraria* L. Sin embargo, *Capraria* es un miembro de otra tribu (Digitaleae Benth.) y probablemente sus relaciones sean más distantes.

En este trabajo *Tetranema* se reconoce como un género monofilético, con base en las características de su hábito. Es único entre los miembros de la tribu Scrophularieae por presentar el tallo reducido, con los entrenudos muy cortos y las hojas bastante más largas en comparación con el tallo, brindando a las plantas muchas veces una apariencia subacaulescente, y las flores están sustentadas por pedúnculos en ocasiones más largos que las hojas. Dentro de la tribu Scrophularieae, *Tetranema* comparte con *Chionophila* Benth., *Hemichaena* Benth. y *Uroskinnera* Lindl., la dehiscencia loculicida de sus frutos, una aparente sinapomorfia que los distingue de los otros géneros americanos de la tribu, así como las inflorescencias de tipo cimoso. El resto de los géneros americanos de la tribu Scrophularieae que tienen fruto capsular presentan una dehiscencia septicida y sus inflorescencias pueden ser de tipo racemoso (p. ej. *Penstemon*) o cimoso (p. ej. *Russelia*).

## RELACIONES FILOGENÉTICAS

Las relaciones filogenéticas entre las especies de *Tetranema* se exploraron, siguiendo la metodología cladística (Villaseñor y Dávila, 1992) y utilizando la variación morfológica encontrada en seis características: la forma biológica, la disposición de las hojas, la forma de la corola, así como rasgos del labio superior de la corola, la condición de los pedúnculos y la forma de las semillas. Los estados de carácter evaluados en las diferentes especies se indican en el Cuadro 1 y en el Cuadro 2 se muestra la distribución de los estados de carácter en cada uno de los taxa analizados.

Los caracteres sin polarizar (Cuadro 2) fueron analizados utilizando el programa PAUP (Swofford, 1985), el cual se instaló en una computadora AT pc-386 con sistema operativo DOS. El programa se aplicó mediante el método interactivo con la opción llamada "ALL TREES"; de esta manera es posible llevar a cabo una búsqueda exhaustiva que garantiza la construcción del o de los cladogramas más parsimoniosos.

El conjunto interno conformado por las cuatro especies de *Tetranema*, fue enraizado utilizando el criterio del grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981). Bajo este criterio se consideran como plesiomórficos aquellos estados de carácter presentes tanto en *Tetranema* como en el grupo externo; los rasgos apomórficos son aquellos presentes sólo en el género estudiado. *Hemichaena* y *Uroskinnera* se utilizaron como grupos externos, con base en la idea de que, junto con *Chionophila* y *Tetranema* forman un grupo monofilético. La relación entre estos géneros se fundamenta en la dehiscencia loculicida de los frutos, un rasgo único que los distingue de los demás componentes de la tribu Scrophularieae. *Chionophila* no se empleó como grupo externo, en virtud de que es un género endémico del oeste de los Estados Unidos, poco conocido y escasamente recolectado.

Cuadro 1. Caracteres y estados de caracteres utilizados en el análisis filogenético de *Tetranema*.

1. Forma biológica	0= Arbustos
	1= Hierbas perennes o sufrútices
2. Disposición de las hojas	0= Hojas distribuidas a lo largo del tallo; plantas no subacaulescentes
	1= Hojas restringidas a la base; plantas subacaulescentes
3. Forma de la corola	0= Tubular
	1= Infundibuliforme
4. Labio superior de la corola	0= Con el ápice oblató
	1= Con el ápice truncado
5. Pedúnculos	0= Lisos o estriados longitudinalmente
	1= Acostillados longitudinalmente
6. Forma de las semillas	0= Ovoides
	1= Subcuadradas

Cuadro 2. Matriz de datos utilizada en el análisis cladístico de *Tetranema*.

Taxa	Caracteres					
	1	2	3	4	5	6
HEMI	0	0	0	0	0	0
UROS	0	0	0	0	0	0
EVOL	1	1	1	1	9	0
CYMO	1	1	1	1	0	0
MEGA	1	1	0	0	1	1
ROSE	1	1	1	0	1	1

HEMI= *Hemichaena*, UROS= *Uroskinnera*, EVOL= *Tetranema evolutum*, CYMO= *T. cymosum*, MEGA= *T. megaphyllum*, ROSE= *T. roseum*. Los caracteres están indicados de acuerdo con el cuadro 1 (9= no registrado u observado).

Los caracteres utilizados en el análisis pueden describirse de la siguiente forma:

1) Forma biológica. Las especies de *Tetranema* son hierbas perennes o sufrútices; por su parte, los miembros del grupo externo son básicamente plantas arbustivas.

2) Disposición de las hojas. Como se discutió previamente, el género es único entre los miembros de la tribu Scrophularieae por su hábito subacaulescente, es decir, con un

tallo reducido y las hojas dispuestas a lo largo de entrenudos muy cortos, en ocasiones las plantas aparentando ser escapiformes. Las inflorescencias nacen en las axilas de las hojas superiores, presentando un eje bastante alargado, el cual sustenta en su parte superior a las flores, que nacen en agregaciones dicasiales.

3) Forma de la corola. En la familia Scrophulariaceae la forma de la corola es muy variada, tanto que Pennell (1935) considera que su diversidad sólo puede ser superada por las orquídeas. Por lo tanto este carácter ha tenido importancia taxonómica tanto a nivel supra, como infragenérico. En *Tetranema*, por ejemplo, se puede observar una corola infundibuliforme, con una garganta bien diferenciada o una corola tubular (Fig. 1a, b).

4) Labio superior de la corola. Para algunos géneros de Scrophulariaceae, la forma y longitud de los labios de la corola suelen ser caracteres diagnósticos. En *Tetranema* se observan diferencias en el labio superior, siendo oblato en algunas especies y truncado en otras (Fig. 1c, d).

5) Pedúnculos. Una característica del género *Tetranema* son los pedúnculos muy desarrollados, con diferentes tipos de superficie. En algunas especies son evidentemente acostillados a todo lo largo, mientras que en otras apenas muestran unas estrías longitudinales (Fig. 1e, f).

6) Forma de la semillas. La familia Scrophulariaceae presenta semillas con la superficie muy variada (lisa, con crestas, reticular, etc.). En el género *Tetranema* la testa es reticulada y la forma de las semillas puede variar, desde ovoides, en algunas especies, hasta subcuadradas en otras.

El análisis dio como resultado un solo cladograma (Fig. 2), con una longitud de 7 y un índice de consistencia de 0.857. Los resultados apoyan la condición monofilética de *Tetranema*. El cladograma sugiere que el género es divisible en dos grupos o clados. Uno de ellos es el formado por *T. cymosum* y *T. evolutum*, un conjunto de especies hermanas caracterizado por presentar el labio superior de la corola truncado. Este clado es el grupo hermano de *T. megaphyllum* y *T. roseum*, que a su vez constituyen un par de taxa hermanos caracterizados por rasgos del pedúnculo y de las semillas.

Los grupos de especies hermanas definidos en el cladograma presentan cierta congruencia con su distribución geográfica, como se ilustra en la figura 3. El género es un elemento característico de la provincia florística de la Costa del Golfo de México (Rzedowski, 1978) y su ubicación fuera del territorio mexicano puede representar la extensión de dicha provincia florística en Centroamérica. El patrón de distribución sugiere que los clados en el género se formaron por especiación alopátrica. *Tetranema roseum*, el componente más ampliamente distribuido, comparte un ancestro común con *T. megaphyllum*, conformando un clado que al parecer tuvo su origen en las tierras bajas del sureste mexicano, de donde la primera especie ha extendido su área de distribución. El otro clado es probablemente un grupo vicariante, que ha evolucionado aisladamente en Guatemala.

La existencia de *T. roseum* en Centroamérica (Honduras), es difícil de explicar con la evidencia obtenida hasta el momento. El área de distribución de esta especie es la más amplia en relación con los demás miembros del género. El único registro en Centroamérica sugiere que *T. roseum* es rara en esa región. Esto puede significar que actualmente esté confinada a pequeñas áreas relictuales o bien representar una invasión reciente, que ha logrado establecerse y de esta manera se ha ampliado su área de distribución. La respuesta a estas interrogantes sólo podrá definirse con un trabajo de campo más intensivo que incluya el área completa de la distribución conocida de *Tetranema*.

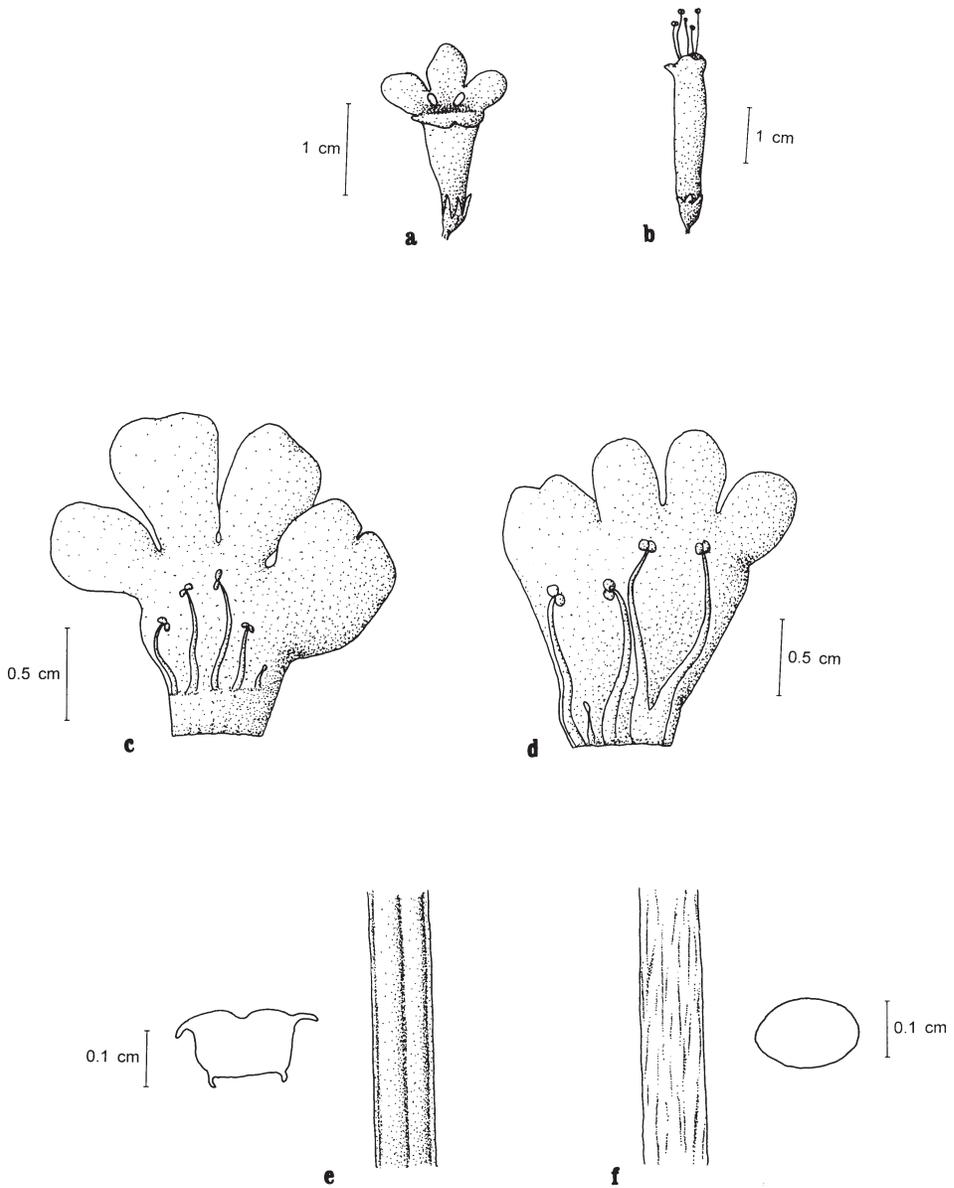


Fig. 1. Estados de caracteres utilizados en el análisis cladístico: a, corola infundibuliforme; b, corola tubular; c, corola mostrando el labio superior bilobulado, truncado; d, corola mostrando el labio superior bilobulado, obovato; e, pedúnculo cuadrangular, con las costillas en corte transversal; f, pedúnculo estriado y rollizo en corte transversal.

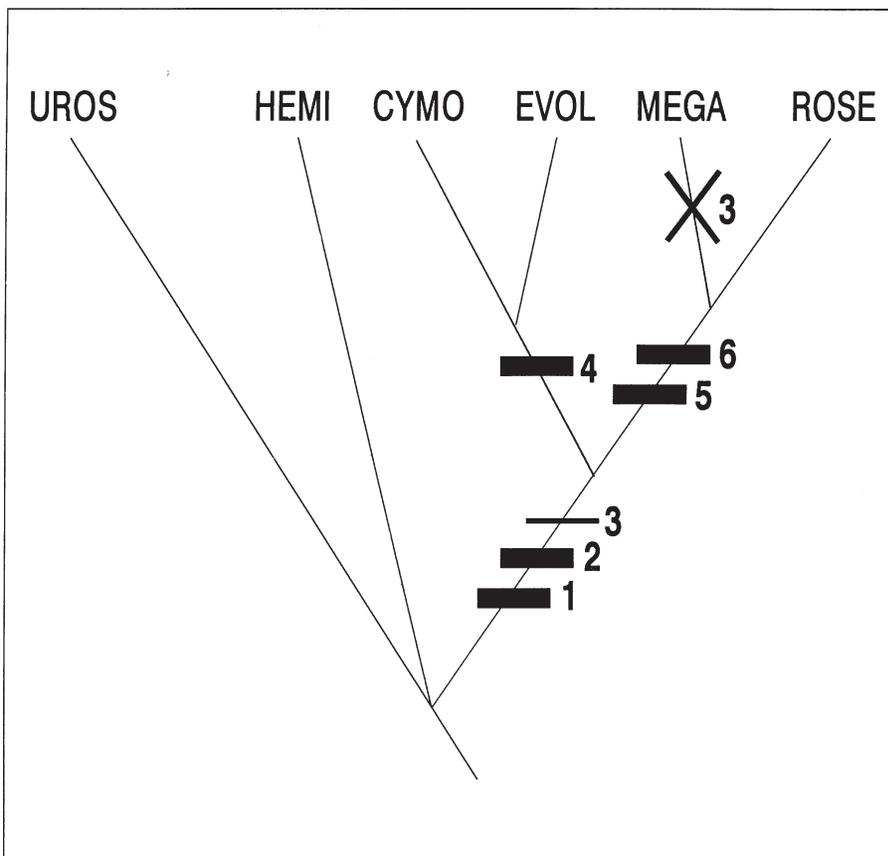


Fig. 2. Cladograma mostrando las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Tetranema*. Las barras gruesas indican sinapomorfías, las delgadas caracteres homoplásicos y la cruz una reversión. Los números se refieren a los caracteres del Cuadro 2. *Hemichaena* (HEMI), *Uroskinnera* (UROS), *Tetranema evolutum* (EVOL), *T. cymosum* (CYMO), *T. megaphyllum* (MEGA), *T. roseum* (ROSE).

#### TAXONOMIA

***Tetranema*** Benth. ex Lindl., Bot. Reg. 29: tab. 52. 1843. nom. cons., non *Tetranema* Sweet, 1830 (Fabaceae).

*Allophyton* Brandege, Univ. Calif. Publ. Bot. 6: 62. 1914.

Hierbas perennes o sufrútices subcaulescentes, erectos o decumbentes, en ocasiones con aspecto escapiforme. Tallos cortos, espacios internodales muy reducidos,

glabros o pubescentes. Hojas opuestas, sésiles o pecioladas, subenteras, dentadas o crenadas, borde glabro a ciliado, ápice agudo a redondeado, base atenuada, en ocasiones subamplexicaule. Inflorescencia básica una cima dicasial, dispuesta secundariamente en agregaciones cimosas, a veces semejando umbelas por la reducción de los pedúnculos secundarios; pedúnculos rollizos o cuadrangulares, muy desarrollados, a veces tan largos o más largos que las hojas, bracteados. Flores zigomórficas, pediceladas, pedicelos con bracteolas lineares o lanceoladas en la base; cáliz verde, gamosépalo, 5-partido; corola bilabiada, infundibuliforme o tubular, de color púrpura, azul, violeta o blanca, adaxialmente pubescente en el sitio de inserción de los estambres, labio superior bilobulado, truncado u oblato, lóbulos fusionados o a veces en el ápice ligeramente separados, labio inferior conspicuamente trilobulado; estambres 5, 4 fértiles, didínamos y un estaminodio rudimentario, anteras basifijas, bitecas; ovario súpero, bicarpelar, bilocular, estilo erecto, generalmente persistente en fructificación, estigma capitado. Fruto capsular, ovoide, glabro, con dehiscencia loculicida. Semillas numerosas, ovoides o subcuadradas, con la testa reticulada.

Especie tipo: *Tetranema mexicanum* Benth. ex Lindl. (= *T. roseum* (M. Martens & Galeotti) Standl. & Steyererm.)

#### CLAVE PARA DETERMINAR LAS ESPECIES DE *Tetranema*

- 1 Estambres exertos; estilo 20-30 mm de largo; corola tubular ..... *T. megaphyllum*
- 1 Estambres inclusos; estilo 7-12 mm de largo; corola infundibuliforme.
  - 2 Corola de color violeta con tintes azules; hojas con márgenes glabros o ligeramente pubescentes, con tricomas alrededor de 0.2 mm de largo, bicelulares .....  
..... *T. roseum*
  - 2 Corola roja o blanca; hojas con márgenes evidentemente ciliados, con tricomas 0.4-0.6 mm de largo, multicelulares.
    - 3 Corola blanca; estambres cortos de unos 4 mm de largo, estambres largos de unos 5 mm de largo; estaminodio de aproximadamente 0.3 mm de largo .....  
..... *T. cymosum*
    - 3 Corola roja; estambres cortos cerca de 8 mm de largo, estambres largos de unos 10 mm de largo; estaminodio alrededor de 1.2 mm de largo .....  
..... *T. evolutum*

***Tetranema cymosum*** L.O. Williams, Fieldiana, Bot. 34: 129-131. 1972. TIPO: GUATEMALA: Departamento de Izabal. Puerto Barrios, alt. 20-50 m, 23 abril 1940, J. Steyermark 39858 (Holotipo: F; isotipo PH!).

Hierbas perennes o sufrútices de unos 20 cm de alto. Tallos muy reducidos, pubescentes, espacios internodales 1 cm o menos. Hojas sésiles, 12-25 cm de largo, 4-8 cm de ancho, angostamente obovadas, borde ligeramente crenado, evidentemente ciliado, tricomas 0.4-0.6 mm de largo, multicelulares; ápice obtuso, base atenuada, pubescente. Inflorescencias cimosas, pedúnculos rollizos, estriados, más o menos 10 cm de largo,

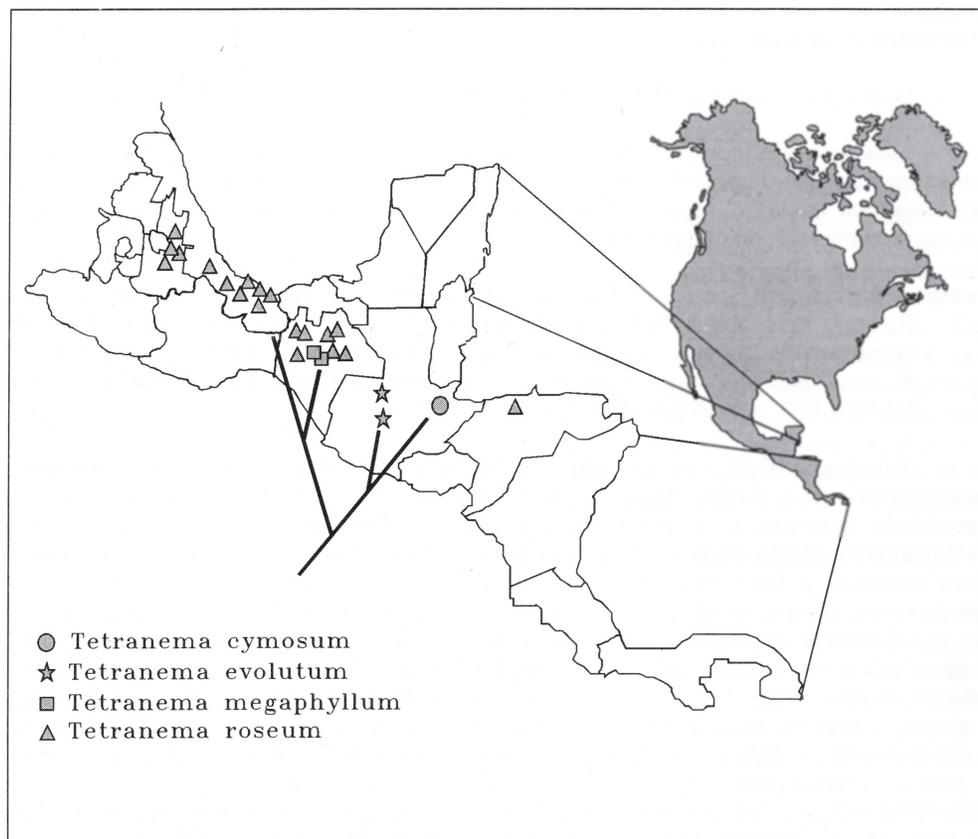


Fig. 3. Distribución geográfica de las especies de *Tetranema*. El cladograma sobrepuesto al mapa refleja la congruencia de las relaciones filogenéticas con la distribución geográfica de las especies.

generalmente más cortos que las hojas, vilosos, brácteas 2-3 mm de largo, lanceoladas. Flores 2-8, pediceladas, en agregaciones dicasiales, pedicelos alrededor de 5 mm de largo; cáliz 2.5-3.0 mm de largo, sépalos lanceolados, ápice agudo; corola infundibuliforme, blanca, alrededor de 1.5 cm de largo, limbo bilabiado, labio superior bilobulado, truncado, alrededor de 4 mm de largo, lóbulos fusionados casi hasta el ápice, labio inferior trilobulado, el lóbulo medio elíptico-ovado, 5-6 mm de largo, lóbulos laterales subcuadrado-ovados, 5-6 mm de largo; estambres inclusos, los cortos cerca de 4 mm de largo, los largos alrededor de 5 mm de largo, tecas alrededor de 0.5 mm de largo; estaminodio vestigial alrededor

de 0.3 mm de largo; estilo tubular, cerca de 7 mm de largo, incluso. Cápsula ovoide, alrededor de 5 mm de largo. Semillas subcuadradas, cerca de 0.4 mm de largo. Número cromosómico desconocido.

Ilustración: Fieldiana, Bot. 34: 130. 1972

Esta especie se conoce sólo del material tipo. Vegetativamente comparte características con *T. evolutum*, como por ejemplo los cilios evidentes en los bordes de las hojas. Sin embargo, se diferencia por el color de la corola, así como por la longitud de los estambres y del estaminodio.

**Tetranema evolutum** Donn. Sm., Bot. Gaz. 14: 29. 1889. *Allophyton evolutum* (Donn. Sm.) Pennell, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 77: 271. 1925. TIPO: GUATEMALA: Departamento de Alta Verapaz. On rocks. Pansamalá, alt. 3800 feet, mayo 1887, *H. von Tuerckheim 1218* (Holotipo US!, microficha MEXU!; isotipos: GH!, K, fotografía MEXU!, NY!, microficha MEXU!, PH!).

Sufrútices 10-25 cm de alto. Tallos muy reducidos, pubescentes, espacios internodales 1 cm o menos. Hojas sésiles, 6-18 cm de largo, 2.5-6.0 cm de ancho, ovadas, espatulado-obovadas o a veces oblongo-oblancoeladas, borde crenado o dentado, evidentemente ciliado, cilios 0.4-0.6 mm de largo, multicelulares; ápice agudo o redondeado, base atenuada, pubescente. Inflorescencias cimosas, pedúnculos florizos, estriados, 4-11 cm de largo, vilosos; brácteas 5-11 mm de largo, lanceoladas. Flores 3-10, pediceladas, en agregaciones dicasiales, pedicelos 6-30 mm de largo, ligeramente pubescentes, bracteolas 2-8 mm de largo; cáliz 5-7 mm de largo, sépalos lanceolados, ápice agudo; corola infundibuliforme, roja, 1.5-1.9 cm de largo, limbo bilabiado, labio superior bilobulado, truncado, alrededor de 6 mm de largo, lóbulos completamente fusionados, labio inferior profundamente trilobulado, el lóbulo medio ovado, cerca de 7 mm de largo, alrededor de 4 mm de ancho, emarginado, lóbulos laterales ovados, alrededor de 6 mm de largo; estambres inclusos, los cortos cerca de 8 mm de largo, los largos alrededor de 10 mm de largo, tecas alrededor de 0.5 mm de largo; estaminodio vestigial alrededor de 1.2 mm de largo; estilo tubular, cerca de 12 mm de largo, incluso. Cápsula ovoide, 4-5 mm de largo. Semillas subcuadradas, cerca de 0.5 mm de largo. Número cromosómico desconocido.

Ilustración: Fieldiana, Bot. part. 9, No 4: 410. 1973.

Planta con escasas colectas, relacionada con *T. cymosum*; ambas especies comparten caracteres semejantes en las hojas, en los pedúnculos y en las flores, además de ser endémicas a Guatemala (Fig. 3). Probablemente colectas futuras señalen que las diferencias que existen entre ellas con respecto al tamaño y el color de la corola son simplemente extremos de variación de una sola especie.

Ejemplares examinados: GUATEMALA: Departamento de Alta Verapaz: Chama a Cobán, alt. 2500 ft, 23 agosto 1920, *H. Johnson 642* (US). Near Chirriacté, on the Petén highway, alt. 900 m, 9 abril 1941, *P. C. Standley 91862* (PH). Cubilquitz, alt. 350 m, julio 1903, *H. von Tuerckheim 8370* (US).

**Tetranema megaphyllum** (Brandege) L.O. Williams, Fieldiana, Bot. 34: 131-132. 1972. *Allophyton megaphyllum* Brandege, Univ. Cal. Publ. Bot. 6: 62. 1914. TIPO: MEXICO: Chiapas, Finca Irlanda, septiembre 1913, C. A. Purpus 6855 (Holotipo UC!, foto PH!; isotipos: BM!, MO!, NY!, microficha MEXU!, US!, microficha MEXU!).

Sufrútices 25-40 cm de alto. Tallos muy reducidos, pubescentes, espacios internodales 3.5 cm o menos. Hojas pecioladas, 10-35 cm de largo, 3-10 cm de ancho, obovadas, espatulado-ovadas o a veces oblongo-oblancheoladas; borde crenado o dentado, glabro o con tricomas esparcidos alrededor de 0.2 mm de largo, bicelulares; ápice acuminado, base pubescente; pecíolo 6-10 mm de largo, ligeramente alado. Inflorescencias cimosas, pedúnculos cuadrangulares, evidentemente acostillados, 6-15 cm de largo, glabros; brácteas 6-7 mm de largo, lanceoladas. Flores 3-10, pediceladas, en agregaciones dicasiales, pedicelos 5-16 mm de largo; bractéolas 6-7 mm de largo, lanceoladas; cáliz 2-3 mm de largo, sépalos ovados, ápice acuminado; corola tubular, roja, 2-3 cm de largo, limbo bilabiado, labio superior bilobulado, oblato, alrededor de 4 mm de largo y 4.5 mm de ancho, lóbulos completamente fusionados o a veces en el ápice ligeramente separados, labio inferior profundamente trilobulado, el lóbulo medio ovado, alrededor de 3 mm de largo, cerca de 2.5 mm de ancho, lóbulos laterales ovados, alrededor de 2 mm de largo, y de 3 mm de ancho; estambres exertos, los cortos 26-32 mm de largo, los largos 28-34 mm de largo, tecas alrededor de 0.8 mm de largo; estaminodio vestigial alrededor de 0.9 mm de largo; estilo tubular, 20-30 mm de largo, exerto. Cápsula ovoide, 6-8 mm de largo. Semillas ovoides, cerca de 0.6 mm de largo. Número cromosómico desconocido.

*T. megaphyllum* es la especie con desarrollo vegetativo más vigoroso y se puede diferenciar fácilmente de las otras especies por sus flores tubulares, así como por sus estambres y estilo exertos. Es una planta poco conocida del estado de Chiapas (Fig. 4).

Ejemplares examinados: MEXICO: Chiapas: Mpio. Unión Juárez: B. Alpujarras, 3 diciembre 1941, F. Miranda 1793 (MEXU). From Chicharras, alt. 3,000-6,000 ft, 6 febrero 1896, E. W. Nelson 3748 (F fotografía, GH/A). Mpio. Escuintla: Finca Irlanda, junio 1914, C. A. Purpus 7213 (BM, GH/A, MO, NY, PH, US).

**Tetranema roseum** (M. Martens & Galeotti) Standl. & Steyerl., Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 23: 235. 1947. *Episcia rosea* M. Martens & Galeotti, Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 9: 39. 1842. *Tetranema mexicanum* Benth. ex Lindl., Bot. Reg. 6. t. 52. 1843. *Allophyton mexicanum* (Benth. ex Lindl.) Pennell, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 77: 271. 1925. TIPO: MEXICO: Veracruz, El Mirador. junio-octubre, 1840. H. Galeotti 1905 (Holotipo: BR!; isotipo K, fotografía MEXU!).

*Penstemon mexicanum* hort., pro syn. (fide Lindley, 1843).

Hierbas perennes o sufrútices, 15-40 cm de alto. Tallos muy reducidos, vilosos, espacios internodales 1.2 cm o menos. Hojas sésiles, 5-22 cm de largo, 2-8 cm de ancho, obovadas, espatulado-ovadas o a veces oblongo-oblancheoladas; borde crenado, dentado o a veces casi entero, glabro o con tricomas esparcidos cerca de 0.2 mm de largo, bicelulares; ápice agudo o redondeado, base atenuada, en ocasiones amplexicaule,



Fig. 4. *Tetranema megaphyllum* (Brandegee) L.O. Williams (basado en C. A. Purpus 6855).

pubescente. Inflorescencias cimosas con los pedúnculos secundarios reducidos, semejando umbelas, pedúnculos cuadrangulares, evidentemente acostillados, 5-17 cm de largo, glabros o ligeramente pubescentes; brácteas 3-4 mm de largo, lanceoladas, vilosas. Flores 3-20 o a veces más, pediceladas, en agregaciones dicasiales con pedicelos naciendo en un mismo punto, pareciendo agregaciones umbeliformes, pedicelos 3-4 mm de largo, bracteolas 1.5-2.0 mm de largo, lanceoladas; cáliz 3-5 mm de largo, sépalos lanceolados o angostamente ovados, ápice agudo o ligeramente acuminado; corola infundibuliforme, violeta con tintes azules o purpúrea, 1.5-2.5 cm de largo, limbo bilabiado, labio superior bilobulado, oblato, 4.5-6.0 mm de largo, 4-6 mm de ancho, lóbulos completamente fusionados o a veces en el ápice ligeramente separados, labio inferior trilobulado, el lóbulo medio rectangular, 6-10 mm de largo, 3-4 mm de ancho, lóbulos laterales ovados, ligeramente más cortos que el lóbulo medio; estambres inclusos, los cortos 4-5 mm de largo, los largos 5-6 mm de largo, tecas alrededor de 1 mm largo; estaminodio vestigial alrededor de 1.2 mm de largo; estilo tubular, 7-9 mm de largo, incluso. Cápsula ovoide, 4-6 mm de largo. Semillas ovoides, cerca de 0.5 mm de largo. Número cromosómico  $n = 20$ .

Ilustración: Addisonia 11(1): lámina 359. 1926.

*T. roseum* es la especie de más amplia distribución (Fig. 3) y la mejor colectada de todo el género. Se le encuentra de manera disyunta en México en los estados de Chiapas, Puebla y Veracruz, así como en Honduras, habitando lugares bastante húmedos y sombríos. Sus miembros se reconocen fácilmente por el color de sus corolas y por la disposición peculiar de sus flores, dispuestas en dicasios naciendo en el mismo verticilo, formando agregaciones umbeliformes.

Ejemplares examinados: HONDURAS: Departamento de Atlántida: Along the Danto river, slope of Mt. Cangrejal, alt. 1000 ft. 30 julio 1938, *T. G. Yuncker 8738*, *J. M. Koepfer* y *K. A. Wagner* (BM, GH/A, K fotografía MEXU, MICH, NY, TEX-LL, US). MEXICO: Chiapas: Mpio. Chilón: Paso del Macho, 85 km south of Palenque, alt. 1065 m, 26 enero 1982, *D. Breedlove 58056* y *F. Almeda* (CAS, NY, TEX-LL). Mpio. Ishuatán: 2.5 miles N of Ishuatán, alt. 360 m, 17 febrero 1979, *T. B. Croat 47845* (MO). Ishuatán, alt. 1,000 ft., 21 enero 1967, *T. MacDougall 75* (MEXU, US). Ishuatán, alt. 1,000 ft., 21 enero 1967, *T. MacDougall s/n* (NY). Mpio. Ocosingo: 70 km southwest of Palenque, on road to Ocosingo along the Jol Uk'um, alt. 550 m, 4 diciembre 1980, *D. Breedlove 47160* (CAS, MEXU). 70 km southwest of Palenque on road to Ocosingo along the Jol Uk'um, alt. 550 m, 4 diciembre 1980, *D. Breedlove 48294* y *F. Almeda* (CAS, MEXU, MO). Mpio. Ocozocoautla: 5 hours horse-back trip from El Refugio to Rancho Aguajito, alt. 3100 ft., 13 mayo 1949, *M. C. Carlson 2128* (MICH). Mpio. Solosuchiapa: 2-4 km below Ishuatán along road to Pichucalco, alt. 1200 m, 23 septiembre 1981, *D. Breedlove 53022* (ENCB). Puebla: Mpio. Cholula: Cercanías de Atexcaco, alt. 1170 m, 12 julio 1953, *D. Gold 331* (MEXU). Mpio. Cuetzala: Cuahtapanaloyan, 10 junio 1981, *F. Basurto 447*, *R. Patrón* y *R. Hernández* (MEXU). Mpio. Hueytamalco: Limonateno, alt. 1000 m, 11 febrero 1970, *F. Ventura 493* (DS, ENCB, MICH). Mpio. Tlatlauquitepec: Carretera Apulco-Mazatepec, 14 km al N con la carretera Oriental-Teziutlán, alt. 1100 m, 6 marzo 1977, *S. D. Koch 7719* y *P. A. Fryxell* (ENCB). Mpio. Zacatlán: Zacatlán, 3 abril 1913, *F. Salazar s/n* (MEXU). Mpio. Zapotitlán de Méndez: Talcomulteno, 10 km E de Zapotitlán, 19° 59' N, 97° 38' O, alt. 850 m, 20 noviembre 1987, *P. Tenorio*

14230, *G. Villalobos* y *J. González* (MEXU). Veracruz: Mpio. Alto Lucero: Cerro del Sombrero, cerca de Plan de las Hayas, alt. 1050 m, 23 junio 1972, *R. Hernández* 1621 (CAS, F, MEXU). Mpio. Atzacan: Arroyo Colorado, alt. 800 m, 14 diciembre 1974, *F. Ventura* 14846 (ENCB, XAL). Mpio. Atzatlán: Atenco, alt. 400 m, 26 enero 1977, *F. Ventura* 13788 (MEXU). Mpio. Chiconquiaco: 5 km de Paz Enríquez a Santa Anita, carretera a Misantla, alt. 1480 m, 6 enero 1977, *C. Castillo* 114 (XAL). Santa Rita, cerro de Chiconquiaco, alt. 1310 m, 10 julio 1967, *L. I. Nevling* 2 y *A. Gómez-Pompa* (F, XAL). Chiconquiaco, alt. 2000 m, 13 abril 1967, *E. Matuda* 37557 (MEXU). Mpio. Córdoba: Barranca de Techeolo, Teocelo, 19° 23' N, 96° 57' O, *F. Meléndez* 69 (MO). Chiquihuite, Valle de Córdoba, marzo 1866, *E. Borgeau* 2127 (BM, BR, GH/A, K fotografía MEXU, US). Mpio. El Fortín: Along the Mexican railway above Fortín, 15 noviembre 1908, *C. R. Barnes* 646 y *W. J. Land* (F, K fotografía MEXU). El Fortín, a lo largo del Río Mitlas, *I. K. Langman* 3667 (PH, US). Mirador, 1841-43, *F. M. Liebmann* s/n (US). Mirador, *F. M. Liebmann* 9343 (US). Mirador, 1838, *J. J. Linden* 443 (K fotografía MEXU, MICH). Barranca del Fortín near San Martín Tlacotepec, septiembre 1935, *C. A. Purpus* 16440 (F). Mpio. Jalacingo: El Bravo Chico, alt. 600 m, 19 marzo 1973, *F. Ventura* 8029 (ENCB, MICH). El Bravo Chico, alt. 500 m, 28 marzo 1983, *F. Ventura* 20363 (CAS, MEXU, XAL). Mpio. Juchique de Ferrer: En las faldas del cerro Amarillo, Santa Rosa Sur, 19° 50' N, 96° 43' O, alt. 600 m, 8 mayo 1981, *G. Castillo* 1886, *G. Cortés* y *J. Becerra* (F, XAL). Mpio. Misantla: Barranca del Huérfano, carretera Banderilla-Misantla, 19° 49' N, 96° 36' O, alt. 940 m, 8 marzo 1985, *F. Vázquez* 2260 (XAL, US). Mpio. Naolinco: Barranca de Tenampa, septiembre 1934, *C. A. Purpus* 16301 (F). Mpio. San Andrés Tuxtla: Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 24 junio 1970, *J. I. Calzada* 15 (MEXU, GH/A). Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", febrero 1971, *J. I. Calzada* 117 (MEXU). Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 28 febrero 1972, *J. I. Calzada* 691 (F, GH/A, MEXU). Cerro Vigía, Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", alt. 480 m, 21 mayo 1981, *A. Gentry* 32219 y *E. Lott* (CAS, MEXU, US). Bastonal-Sierra Santa Martha, road, ca. 14 km E of Lago Catemaco, alt. 700-800 m, 29 mayo 1981, *A. Gentry* 32427 y *E. Lott* (MO). Lote 67, Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 18° 34' N, 95° 04' O, alt. 530 m, 24 junio 1984, *G. Ibarra* 1802 y *R. Cedillo* (MEXU). Lote 71, Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 18° 34' N, 95° 04' O, alt. 400 m, 31 marzo 1989, *G. Ibarra* 3324 y *S. Sinaca* (MEXU). Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 18° 33' N, 95° 03' O, alt. 480 m, 4 julio 1970, *G. Martínez* 3042 (F, MEXU, US). Cerro Lázaro Cárdenas, Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 18° 36' N, 95° 09' O, alt. 550 m, 5 abril 1986, *S. Sinaca* 554 (MEXU). Laguna Escondida, 3 km al NO de Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 18° 34' N, 95° 04' O, alt. 160 m, 27 julio 1986, *S. Sinaca* 873 y *A. Ambros* (MEXU). Cerro Lázaro Cárdenas, Estación de Biología de los Tuxtlas, 18° 36' N, 95° 09' O, alt. 560 m, 6 mayo 1986, *S. Sinaca* 704 y *F. Chigo* (MEXU). Mpio. Tlapacoyan: Cerca de la cascada de La Tomata, 16 septiembre 1944, *F. Miranda* 3317 (MEXU). 6 km antes de Tlapacoyan, 40 m del puente El Tablaso, 19° 58' N, 97° 13' O, alt. 540 m, 24 julio 1981, *F. Vázquez* 136 (XAL). Río Sordo, alt. 200 m, 20 diciembre 1975, *F. Ventura* 11980 (ENCB, MEXU). El Papatal, alt. 200 m, 9 febrero 1976, *F. Ventura* 12423 (ENCB, MEXU). Paso Real, alt. 250 m, 11 mayo 1976, *F. Ventura* 12762 (ENCB, MEXU). Cuauhtojapan, alt. 250 m, 12 abril 1980, *F. Ventura* 17028 (ENCB, UC). Mpio. Tonayán: Congregación de Ixtepan, 28 noviembre 1975, *J. I. Calzada* 2114 (ENCB, F, XAL). Mpio. Vega de Alatorre: El Centenario,

20 km de Santa Gertrudís, alt. 550 m, 21 julio 1981, *G. Castillo 1999* y *A. Benavides* (F, ENCB, MEXU, XAL). El Centenario, alt. 750 m, mayo 1982, *M. Cházaro 2408* y *H. Oliva* (XAL). Mpio. Yecuatla: Santa Rita, sierra de Chiconquiaco, alt. 1540 m, 9 agosto 1966, *A. Gómez-Pompa 1545* (MEXU, MO). Nueva Reforma, 950 m, 19° 48' N, 96° 47' O, 16 diciembre 1987, *C. Gutiérrez 2981* (MEXU, XAL). 1 km al SO de Progreso de Juárez, dirección Barranca del Maíz, 19° 48' N, 96° 48' O, alt. 1050 m, 1 noviembre 1988, *C. Gutiérrez 3320* (XAL). Cuesta del Clarín, al E de Santa Rita, 19° 49' N, 96° 49' O, alt. 1300 m, 12 noviembre 1988, *C. Gutiérrez 3330* (XAL). Plan de Almanza, 1 km al N, 19° 53' N, 96° 48' O, alt. 650 m, 7 noviembre 1989, *C. Gutiérrez 3718* (MEXU). Along very winding road from Naolinco to Misantla, 13 km by road S of turnoff to Yecuatla and 6 km by road N of Paz de Enríquez, 19° 51' N, 96° 48' O, alt. 1200 m, 2 abril 1983, *M. Nee 26360*, *K. Taylor* y *G. Castillo* (NY). Ca. 11 mi S of Misantla, on road to Jalapa, 11 marzo 1980, *J. M. Poole 2231* y *J. A. McDonald* (TEX-LL). Los Capulines, near Paz Enríquez, ca. 8 km (by air) N of Chiconquiaco, 19° 47' N, 96° 49' O, alt. 1400-1600 m, 13 enero 1984, *Taylor 146* *M. Nee* y *G. Castillo* (F, MO, NY, XAL). 6 km al NO de Santa Rita, 22 febrero 1975, *M. Vázquez 1853* (MEXU). El Haya, 1300 m, 11 febrero 1971, *F. Ventura 3096* (ENCB, DS (CAS), MICH, NY). Mpio. Zacuapan: Barranca de Tenampa, enero 1905, *C. A. Purpus 2945* (F, GH/A, NY, MO, UC, US). Barranca de Tenampa, septiembre 1908, *C. A. Purpus 3077* (F, MO, UC). Barranca de Tenampa, enero 1912, *C. A. Purpus 5748* (BM, F, GH/A, NY, PH, UC, US). Barranca de Tenampa, septiembre 1934, *C. A. Purpus 16301* (F). Barranca de Zacuapan, septiembre 1906, *C. A. Purpus s/n* (UC). Mpio. desconocido: Barranca de Metlac, 04 noviembre 1948, *Miranda 4925*, (MEXU). Estado desconocido: De material cultivado en el Invernadero Faustino Miranda, U.N.A.M., 2 febrero 1964, *E. Matuda s/n* y *H. Quero*, (MEXU, TEX-LL). Cultivada en Royal Botanic Gardens, Kew, 12 jun 1954, *W. T. Stearn* (BM).

#### ESPECIES EXCLUIDAS

*Tetranema bicolor* L.O. Williams., Fieldiana, Bot. 34: 127-129, fig 4. 1972 = *Nepeanthus bicolor* (L.O. Williams) Barringer, Phytologia 59: 365-366. 1986 (Gesneriaceae).

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los Drs. Fernando Chiang y José Panero y a los M. en C. Guillermo Ibarra y Rafael Lira la revisión crítica del manuscrito. Las figuras 1 y 4 fueron elaboradas por la P. de Biól. Eloisa Duarte. Se agradece también a los curadores de los herbarios citados en materiales y métodos por el préstamo del material para su estudio. El Dr. Dan H. Nicolson, de la Institución Smithsonian en Washington, gentilmente nos ayudó con la investigación acerca de la conservación del nombre genérico y nos proporcionó la literatura correspondiente.

Este trabajo fue realizado en parte con apoyo económico de D.G.A.P.A-U.N.A.M (Proyecto IN204292) y de CONACyT (Proyecto 400355-5-3012N).

LITERATURA CITADA

- Barringer, K. 1986. *Tetranema bicolor* L.O. Williams (Scrophulariaceae) transferred to *Nepeanthus* (Gesneriaceae). *Phytologia* 59: 365-366.
- Bentham, G. 1846. Scrophulariaceae. In: De Candolle, A. P. (ed.). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Paris. 10: 331.
- Bentham, G. y J. D. Hooker. 1873. Scrophulariaceae. In: *Genera Plantarum* 2: 913-980.
- Brandegee, T. S. 1914. *Plantae Mexicanae Purpusianae*, VI. Univ. Calif. Publ. Bot. 6: 62.
- Camp, W. H., H. W. Rickett y C. A. Weatherby. 1947. International rules of botanical nomenclature. *Brittonia* 6: 1-120.
- De-Yuang, H. 1983. The distribution of Scrophulariaceae in the holarctic with special reference to the floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 701-712.
- Donnell Smith, J. 1889. Undescribed plants from Guatemala. VI. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 14: 25-30.
- Greene, M. L. 1935. 7510. *Tetranema* Benth. in *Bot. Reg.* t. 52 (1843) versus *Tetranema* Sweet, Hort. Brit. ed. 2, 149 (1830). In: Rehder, A., C. A. Weatherby, R. Mansfeld y M. L. Greene. XXXVI-Conservation of later generic homonyms. *Bull. Misc. Inform.* 6-9: 512-513.
- Lanjouw, J. 1952. International code of botanical nomenclature. Adopted by the 7th International Botanical Congress. Stockholm. July, 1950.
- Lindley, J. 1843. *Tetranema mexicanum*. In: *Edward's Bot. Reg.* 29: 52.
- Martens, M. y H. G. Galeotti. 1842. Enumeratio synoptica plantarum phanerogamicarum ab Henrico Galeotti in regionibus mexicanis collectarum. *Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles* 9(2): 39.
- Pennell, F. W. 1925. The genus *Allophyton* of southern Mexico and Guatemala. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 77: 269-272.
- Pennell, F. W. 1935. The Scrophulariaceae of eastern temperate North America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Monogr.* 1: 1-650.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, D.F. 432 pp.
- Sprague, T. A. 1940. 7510. *Tetranema* Benth. ex Lindl. In: XII-Additional nomina generica conservanda (Pteridophyta and Phanerogamae). *Bull. Misc. Inform.* 3: 122.
- Swofford, D. L. 1985. PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony). Version 2.4. Illinois Natural History Survey. Champaign, Illinois.
- Villaseñor, J. L. y P. Dávila. 1992. Breve introducción a la metodología cladística. Prensa de Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 48 pp.
- Watrous, L. E. y Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Williams, L. O. 1972. Tropical American plants, XII. *Fieldiana, Bot.* 34(8): 101-132.