



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

SISTEMÁTICA DE *LYCIANTHES* SECCIÓN *SYNANTHEROIDES* (*SOLANACEAE*)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
MIRIAM REYES CORNEJO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. HELGA OHOTERENA BOOTH
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA VICTORIA SOSA ORTEGA
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
DR. FERNANDO CHIANG CABRERA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de Septiembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **REYES CORNEJO MIRIAM** con número de cuenta **96324587** con la tesis titulada "**Sistemática de Lycianthes sección Synantheroides (Solanaceae)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH**:

Presidente: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Vocal: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Secretario: DR. FERNANDO CHIANG CABRERA
Suplente: DRA. PATRICIA HERNÁNDEZ LEDESMA
Suplente: DRA. MARIA VICTORIA SOSA ORTEGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 7 de enero de 2015.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo financiero otorgado durante los estudios de maestría, con el número de becario 412855.

A mi tutora, la Dra. Helga Ochoterena Booth, del Instituto de Biología (UNAM), por todo el apoyo brindado para la realización este trabajo.

A la Dra. Victoria Sosa Ortega, del Instituto de Ecología, A.C., por aceptar ser parte de mi comité, así como por todas sus sugerencias, comentarios y apoyo para la realización de este trabajo.

Al Dr. Fernando Chiang Cabrera, del Instituto de Biología (UNAM), por aceptar ser parte de mi comité, así como por todas sus sugerencias, comentarios y apoyo para la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL.

A la UNAM, por ser fundamental en mi desarrollo personal y académico una vez más.

A mi tutora, la Dra. Helga Ochoterena por su dirección en este trabajo, su tiempo, sus constantes revisiones, sugerencias, pero sobre todo por su apoyo en todo momento. Gracias.

A la Dra. Hilda Flores por sus palabras de apoyo y todos sus comentarios que sin duda ayudaron a mejorar este trabajo.

A la Dra. Martha Martínez por aceptar, una vez más, revisar mi manuscrito. Agradezco todos sus comentarios y observaciones que enriquecieron al mismo.

A la Dra. Patricia Hernández por su revisión al manuscrito y todas sus sugerencias, así como su disponibilidad para aclarar mis dudas.

A la M. en C. Berenit Mendoza por su tiempo para el procesamiento del polen, su observación al MEB y la toma de las fotografías de este trabajo.

A la M. en C. María del Rosario García Peña por toda su ayuda al solicitar los prestamos de ejemplares de otros herbarios y todo su apoyo a lo largo de este trabajo.

A la Dra. Ellen Dean, de UC Davis Center for Plant Diversity, por todo su apoyo, orientación y comentarios que enriquecieron ampliamente este trabajo.

A la familia Starbuck, Tom y Margaret, por toda su ayuda, apoyo y cariño durante mi estancia en Davis.

A todos los miembros del Herbario, The Herbarium Family, gracias por toda su ayuda, permitirme conocerlos y pasar tiempo con todos ustedes.

A mi familia Gris, Marco, Hugo, Yeni, Kat, Paola, Mateo, por todo su apoyo, palabras de aliento, juegos y todo su amor. A ti papá que aunque ya no estas aquí todo lo que me enseñaste si.

Core Eudico: Itzi, Paty, Rosario y Ana. Sin ustedes las horas de estudio, de terapia, de pelis o de salidas casuales, no son lo mismo. Gracias por su apoyo en este proceso que al fin logre terminar.

A mis amigos Lety, Irving, Héctor, Tere, Rub, Katy, Sandra, Aimée, Libo. El equipo ciencias, Homero, Tony-Fu, Tecui, Paty, Cary, Fer, Gerardo, Humberto, Luisa, Leticia. Los matemáticos Miguel, Paty, Jenia, David, Reynaldo, Judith y a todos que aquellos no mencione.... Gracias por cariño pero sobre todo por estar allí.

Dedicado a mis padres Norberto[†] y Griselda

Gracias por su apoyo incondicional y su paciencia

Pero sobre todo gracias por su amor

Índice

Introducción.....	1
Antecedentes.....	2
Objetivos.....	7
Materiales y métodos.....	7
Resultados.....	11
Discusión.....	78
Conclusiones.....	86
Referencias.....	88
Apéndice I.....	92

Lista de Figuras

Figura 1.....	37
Figura 2.....	38
Figura 3.....	39
Figura 4.....	40
Figura 5.....	41
Figura 6.....	63
Figura 7.....	64
Figura 8.....	65
Figura 9.....	66
Figura 10.....	70
Figura 11.....	71
Figura 12.....	72
Figura 13.....	73
Figura 14.....	74
Figura 15.....	75
Figura 16.....	76
Figura 17.....	77

Lista de Tablas

Tabla 1.....	13
Tabla 2.....	15
Tabla 3.....	36

Resumen en español

El género *Lycianthes* incluye 150-200 especies herbáceas o arbustivas; se distribuye principalmente en el continente Americano, no obstante, existen alrededor de 30 especies en Asia y Australia (Hunziker, 2001). La sección *Synantheroides* pertenece al subgénero *Polymeris*, originalmente incluía seis especies, distribuidas en México y Centroamérica (Bitter, 1919).

Los objetivos del trabajo son revisar la taxonomía de la sección y determinar si existe evidencia filogenética de que las especies de la sección constituyen un grupo monofilético.

Se revisó la taxonomía de la sección, eliminando la sinonimia se determinó que está conformada por cinco especies: *Lycianthes ceratocalycia* (Donn. Sm.) Bitter, *L. geminiflora* (M. Martens & Galeotti) Bitter, *L. heteroclita* (Sendtn.) Bitter, Bitter, *L. nitida* Bitter y *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter. En el estudio se incluyeron siete especies más: *Lycianthes anomala* Bitter, *L. connata* J.L. Gentry, *L. gongyloides* J.L. Gentry, *L. hypoleuca* Standl., *L. maxonii* Standl, *L. manantlanensis* Aa. Rodr. & O. Vargas y *L. sanctaeclarae* (Greenm.) D'Arcy, descritas después de 1919 y consideradas como la sección *Synantheroides* actualizada para la cual se proporcionan descripciones y claves de identificación.

En la segunda parte del trabajo se puso a prueba la sección actualizada en un contexto cladístico. Se generó una matriz con 64 caracteres morfológicos, se hizo un análisis cladístico utilizando el programa Winclada. Como resultado del análisis se obtuvieron dos cladogramas igualmente parsimoniosos con L=368, Ci=31, Ri=52, después de 20000 repeticiones. Posteriormente, se obtuvo el cladograma de consenso estricto con L=369, Ci=31, Ri=52. En todos los casos la sección no se recupera como un grupo monofilético, sino que es parafilética, compartiendo un ancestro en común con sección la *Polymeris*. Las especies *L. ceratocalycia* (Donn. Sm.), *L. connata* J.L. Gentry y *L. gongyloides* J.L. Gentry no forman parte de la misma al ubicarse en clados separados.

En conclusión, la sección *Synantheroides* no es monofilética y se propone a *L. anomala* Bitter, *L. sanctaeclarae* (Greenm.) D'Arcy y *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter, como únicos miembros de ella.

PALABRAS CLAVE. *Solanaceae*, *Lycianthes*, *Synantheroides*, Sistemática.

Resumen en Ingles (Abstrac)

The genus *Lycianthes* includes 150-200 herbaceous or shrub species; it is distributed mainly in the Americas, however, there are about 30 species in Asia and Australia (Hunziker, 2001). Section *Synantheroides* belongs to the subgenus *Polymeris*, it included six species originally, distributed in Mexico and Central America (Bitter, 1919).

The objectives of the study are to revise the taxonomy of the section and determine if there is phylogenetic evidence that the species of the section constitute a monophyletic group.

The taxonomy of the section was revised; by eliminating synonymy it was determined that it consists of five species: *Lycianthes ceratocalycia* (Donn. Sm.) Bitter, *L. geminiflora* (M. Martens & Galeotti) Bitter, *L. heteroclita* (Sendtn.) Bitter, *L. nitida* Bitter y *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter. Seven more species were included in the study: *Lycianthes anomala* Bitter, *L. connata* J.L. Gentry, *L. gongylodes* J.L. Gentry, *L. hypoleuca* Standl., *L. maxonii* Standl., *L. manantlanensis* Aa. Rodr. & O. Vargas, and *L. sanctaeclarae* (Greenm.) D'Arcy; described after 1919 and considered as the updated section *Synantheroides*, for which descriptions and identification keys are provided.

In the second part of the work, the updated section was tested in a cladistic context. A matrix with 64 morphological characters was generated, a cladistic analysis was made using the Winclada program. As a result of the analysis two equally parsimonious cladograms were obtained with L=368, Ci=31, Ri=52, after 20000 repetitions. Afterwards, the strict consensus cladogram with L=369, Ci=31, Ri=52 was obtained. In all cases the section is not retrieved as a monophyletic group, but as a paraphyletic section, sharing a common ancestor with the *Polymeris* section. The species *L. ceratocalycia* (Donn. Sm.), *L. connata* J.L. Gentry, and *L. gongylodes* J.L. Gentry are not part of it since they are located in separate clades.

In conclusion, section *Synantheroides* is not monophyletic and *L. anomala* Bitter, *L. sanctaeclarae* (Greenm.) D'Arcy and *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter are proposed as its only members.

KEYWORDS. Solanaceae, *Lycianthes*, *Synantheroides*, Systematics.

Introducción

La familia *Solanaceae* es moderadamente grande, con alrededor de 3500 especies, clasificadas en aproximadamente 90 géneros (D'Arcy, 1986). Se encuentra ampliamente distribuida en todos los continentes, en especial en las regiones tropicales y subtropicales, siendo Sudamérica el mayor centro de diversidad, con aproximadamente 60 géneros y alrededor de 555 especies endémicas (Hunziker, 1979; D'Arcy, 1991). En México existen pocos estudios relacionados con la diversidad de la familia, por lo que el número de géneros y especies no se conoce con exactitud; estimaciones aceptan 33 géneros, 430 especies y 60 variedades o subespecies (Villaseñor, 2003).

La familia tiene importancia económica para el hombre ya que incluye especies de gran valor como la papa (*Solanum tuberosum* L.) y el tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), así como una gran cantidad de especies de importancia alimentaria, como el jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), el tomate (*Physalis* spp.), el chile (*Capsicum* spp.), la berenjena (*Solanum melongena* L.) y hojas comestibles, como las de *Solanum aethiopicum* L. o *Solanum macrocarpon* L. (Muller *et al.*, 2005). También se emplea para la extracción de fármacos, como el toloache (*Datura innoxia* Mill.), la mandrágora (*Mandragora* spp.), el beleño (*Hyoscyamus niger* L.), la belladona (*Atropa belladonna* L.), entre otras (Heiser, 1987). Además, hay especies ornamentales importantes de los géneros *Browallia*, *Cestrum*, *Nierembergia*, *Petunia*, *Solandra* y *Brugmansia* (Long, 2001).

A lo largo del tiempo algunos géneros y especies han acumulado gran cantidad de sinónimos, como es el caso del género *Solanum*, que es el más grande y diverso dentro de la familia, con aproximadamente 1400 especies, las cuales se distribuyen en todo el mundo, con mayor concentración en las zonas tropicales (Bohs, 2005). En otros casos, las especies presentan características inusuales que han llevado a su clasificación en géneros monotípicos, mientras que en otros casos carecen de los rasgos típicos de la familia, por lo que su clasificación dentro de la familia ha causado controversia; tal es el caso de *Duckeodendron*, *Goetzea*, *Nolana* y *Sclerophylax* (Olmstead *et al.*, 1999 y 2008; Santiago-Valentin y Olmstead, 2003). La clasificación más aceptada la de Hunziker (2001) en donde divide a la familia en seis subfamilias: Subfamilia *Cestroideae* con ocho tribus y tres subtribus; Subfamilia *Juanulloae* con una tribu; Subfamilia *Solanoideae* con nueve tribus y cinco subtribus; y las subfamilias *Salpiglossoideae*, *Schizanthoideae* y *Anthocercidoideae* con una tribu respectivamente. El género *Lycianthes* (Dunal) Hassl. se ubica dentro de la subfamilia *Solanoideae* y en la tribu *Solaneae*, subtribu *Solaninae*.

Antecedentes

El género *Lycianthes* (Dunal) Hassl.

El género *Lycianthes* incluye entre 150 y 200 especies herbáceas o arbustivas. Está distribuido en su mayoría en el continente Americano, especialmente en Sudamérica, y alrededor de 30 especies se ubican en el sureste de Asia. Algunas especies producen frutos comestibles y en algunos lugares se comen los tallos tiernos o se cultivan como ornamentales (Benítez y D'Arcy, 1997; Hunziker, 2001; Niño *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2006; Orozco *et al.*, 2008).

Historia Taxonómica

Las especies de *Lycianthes* fueron inicialmente descritas como miembros de diferentes géneros de la familia Solanaceae: *Bassovia*, *Capsicum*, *Cyphomandra* y principalmente como un taxón infragenérico de *Solanum*, ya que tienen flores y frutos similares, así como anteras poricidas (Benítez y D'Arcy, 1997). Sin embargo, algunos autores consideraron que el grupo requería un rango genérico por mostrar ciertas características particulares, como la morfología del cáliz y las semillas envueltas por esclerénquima (Bitter, 1919; Rusby, 1926).

Rafinesque, en 1830 (cit. en Hunziker, 2001), publicó “Medical Flora, a manual of the Medical Botany of the United States of North America”, en el cual propuso un nuevo género llamado *Otilix*, sin embargo; ese trabajo no fue muy conocido.

Sendtner, en 1846 (cit. en Bitter, 1919), propuso el taxón “inermia” para agrupar a algunas especies de *Solanum*, algunas de las cuales se consideran pertenecientes al género *Lycianthes*, pero es Dunal, en 1852 (cit. en Bitter, 1919), quien finalmente propuso el nombre de *Lycianthes* para designar a un taxón infragenérico de *Solanum*.

Baillon en 1888, (cit. en Bitter, 1919) propuso el género nuevo *Parascopolia*, con base en una especie colectada en México, al norte de Acapulco, a la que llamó *Parascopolia acapulcensis* Baill., que ahora se reconoce como *Lycianthes acapulcensis* (Baill.) D'Arcy. Sin embargo, es Hassler, en 1917 (cit. en Bitter, 1919), quien estudiando detalladamente las semillas de varias especies del género, encontró elementos suficientes para elevar a rango genérico el taxón descrito por Dunal, considerando como carácter decisivo el fruto y semillas de *Solanum lycioides* L., que ahora reconocemos como *Lycianthes lycioides* (L.) Hassl. El nombre *Lycianthes* se propuso por D'Arcy (1972) como *nomina conservanda*

sobre el de *Parascopolia* Baillon y sobre el de *Otilix* Raf. y fue aceptado por el International Code of Botanical Nomenclature (ICBN), en el congreso de Tokio en 1994.

Bitter en 1919, expande el género a más de 100 especies y lo clasificó en cuatro subgéneros con base en características morfológicas, sin proporcionar una clave de identificación para los mismos. Rusby (1926) incluyó más especies al género, principalmente de Latinoamérica, incluyendo además a especies del género *Solanum* cuya morfología correspondía a *Lycianthes*.

Aun con esos trabajos, la circunscripción del género no era clara hasta que D'Arcy (1973 y 1986) lo clarificó con base en la anatomía del cáliz. En estos trabajos quedó señalado que el cáliz de *Lycianthes* es diferente al de *Solanum* al ser más complejo, considerándolo más avanzado y justificando así el rango genérico. La anatomía de *Lycianthes* es muy particular, ya que las cinco venas principales del cáliz se ramifican en tres y las venas laterales adyacentes se fusionan, dando como resultado un cáliz con diez nervios; cinco de éstos son la continuación de las venas principales y los otros cinco son derivados de la fusión de las ramificaciones (D'Arcy, 1986; Benítez y D'Arcy, 1997). La estructura del cáliz es apoyada también por la forma de los haces del xilema, donde algunos pueden estar fusionados y las células del parénquima alineadas radialmente (Armstrong, 1986).

Actualmente los estudios filogenéticos moleculares, apoyados con diversos marcadores, que se han hecho en *Solanaceae* (Bohs y Olmstead, 1997; Guzmán *et al.*, 2009; Lepschi y Symon, 1999; Olmstead y Palmer, 1992; Olmstead *et al.*, 1999; Walsh y Hoot, 2001), sugieren que *Lycianthes* está estrechamente relacionado con *Capsicum* L. Estos estudios también señalan que la connación de las anteras, similar a la de *Solanum*, es una convergencia, ya que no tienen un origen común (Glover *et al.*, 2004). En el 2001, Walsh y Hoot realizaron un estudio con *Lycianthes* y *Capsicum* con base en ADN del cloroplasto, el cual apoya que ambos géneros son monofiléticos y lo mismo se confirma con el estudio de Guzmán *et al.* (2009), con marcadores nucleares y del cloroplasto. Sin embargo; Olmstead *et al.* en el 2008, propusieron la hipótesis de que *Lycianthes* no es monofilético con respecto a *Capsicum* y que al menos una parte de *Lycianthes* debería transferirse a este último.

Dentro de los trabajos de taxonomía tradicional, realizados para el género *Lycianthes*, está el de Hunziker (2001), quien consideró más de 150 especies para el género, ubicadas principalmente en Centro y Sudamérica. Barboza y Hunziker (1992) publicaron la revisión del género para Argentina; Benítez y D'Arcy (1997) publicaron la revisión para Venezuela y Dean (2004) hace una revisión taxonómica para la serie *Meizonodonate*. En México no se han realizado tratamientos taxonómicos para

el género en todo el país, pero se menciona como parte de los listados florísticos y floras de diferentes regiones (Nee, 1986; Rzedowski *et al.*, 2001; Rodríguez, 2004; Cuevas *et al.*, 2008; Martínez *et al.*, 2008).

Clasificación infragenérica de *Lycianthes*

Tradicionalmente en los trabajos realizados para la taxonomía de *Lycianthes* se han utilizado tres tipos de caracteres: vegetativos, florales y del fruto para agrupar especies en subgéneros, secciones y series. Los caracteres vegetativos incluyen: la pubescencia del tallo y hojas, así como el tipo de tricomas; la forma de la base, el ápice, la textura de las hojas y el largo del pecíolo. Los caracteres florales incluyen: el arreglo de las flores (solitarias o en inflorescencia) así como el largo del pedúnculo; el número, tamaño y forma de los apéndices del cáliz; el ancho, largo y forma de los lóbulos de la corola; el tamaño de los filamentos estaminales, su pubescencia, curvatura y el tamaño de la antera. Los caracteres del fruto incluyen: el color y tamaño, la presencia o ausencia de esclerosomas, el número de semillas y la presencia de pirenos (Barboza y Hunziker, 1992; Benítez y D'Arcy, 1997; Rodríguez y Vargas, 2002; Dean, 2004).

Dentro del género, Bitter (1919) reconoció 134 especies clasificadas en 4 subgéneros: *Cypellocalyx*, *Eulycianthes*, *Polymeris* y *Syngenesis*, algunos con varias secciones, divididas a su vez en series. Desde entonces, de acuerdo al International Plant Name Index (IPNI) se han publicado 108 nombres específicos para el género, los cuales no siempre han sido asignados a alguna categoría infragenérica en particular.

El subgénero *Eulycianthes*, (= *Lycianthes* según el Artículo 23.1 del ICNB, Tokio, 1994), incluye dos especies que presentan inflorescencias sésiles, cáliz con 10 apéndices, cinco más pequeños, corola rotada, fruto tipo baya con dos pirenos, que es el endocarpo endurecido a modo de hueso en el interior del fruto carnoso (Moreno, 1984); este subgénero está distribuido en Sudamérica.

El subgénero *Cypellocalyx* incluye especies androdioicas, con cáliz y pedicelos con lenticelas, cáliz sin apéndices, corolas pequeñas o reducidas, pentámeras o tetrámeras; las especies de este subgénero están distribuidas en Nueva Guinea, Indonesia y Filipinas. Está dividido en dos series, *Anodontocalyx* y *Philippinensia*, la primera con 14 especies pentámeras y la segunda con tres especies tetrámeras

El subgénero *Syngenesis* incluye una sola especie, *Lycianthes anomala* Bitter. Tiene cáliz con 10 apéndices reducidos, anteras libres e iguales, corola rotada y está distribuido en México.

El subgénero *Polymeris* tiene siete secciones: *Asaropsis*, *Asiomelanesia*, *Eupolymeris*, *Kittoides*, *Perennans*, *Simplicipila* y *Synantheroides*.

La sección *Asaropsis* está formada por dos especies con cáliz con 10 apéndices pequeños, corola rotada, estambres iguales y distribuidas en Brasil y Venezuela. En la revisión de Benítez y D'Arcy (1997), se agregan como caracteres importantes para distinguir a esta sección las flores solitarias, diurnas y los frutos carentes de células pétreas.

La sección *Asiomelanesia* está formada por especies que presentan cáliz con 10 apéndices, corola rotada, estambres longitudinalmente connatos. Se distribuye de la India a Japón, Malasia y Nueva Guinea. Esta sección está dividida en dos series: *Erectae*, con 11 especies arbustivas, con inflorescencias de 20-30 flores y *Radicantes* con una especie herbácea, postrada y con flores solitarias.

La sección *Eupolymeris*, (= *Polymeris* según el Artículo 23.1 del ICBN, Tokio, 1994), contiene especies con cáliz con 10 apéndices, cinco más pequeños, corola rotada o campanulada, estambres desiguales y distribuidas en Centro y Sudamérica. En la revisión de Benítez y D'Arcy (1997), se agregan como caracteres importantes para distinguir a esta sección las flores fasciculadas, nocturnas y las células pétreas a menudo presentes en el fruto. Esta sección está dividida en seis series: *Pliochondra*, con ocho especies arbustivas y más de cuatro esclerosomas en el fruto; *Oligochondra*, con 17 especies arbustivas o subarbustivas, con corola rotada o campanulada y dos esclerosomas en el fruto, a lo que Benítez y D'Arcy (1997) agregan como caracteres importantes las flores fasciculadas, nocturnas, y los frutos péndulos con células pétreas a menudo presentes; *Virgatae* con 14 especies arbustivas, escandentes, sin esclerosomas en el fruto y con tricomas estrellados, a lo que Benítez y D'Arcy (1997) agregan las flores fasciculadas, nocturnas, y los frutos péndulos y sin células pétreas; *Glandulifera*, con tres especies que tiene tricomas glandulares en el ápice de las hojas y un estambre más largo que los otros; *Tricolores*, con dos especies que tienen tricomas simples y dos estambres más largos que los otros; *Caribaccolae*, con nueve especies que tienen tricomas simples o estrellados, hojas tomentosas, cáliz con 10 apéndices pequeños y estambres desiguales.

La sección *Kittoides* está conformada por una especie (*Lycianthes profunderugosa* Bitter) herbácea, con los apéndices del cáliz reducidos, tres anteras más largas y se distribuye en Colombia y Ecuador.

La sección *Perennans* incluye especies que tienen cáliz con 10 apéndices, corola rotada, un estambre más largo que el resto y está distribuida en Centroamérica. Está dividida en dos series: *Meizodantae*, con ocho especies que tienen cáliz con apéndices largos y flores solitarias y la serie *Microloba*, con una especie que tiene el cáliz con los apéndices reducidos y de dos a tres flores por inflorescencia.

La sección *Simplicila* está formada por especies arbustivas que tienen estambres iguales, tricomas simples y se distribuye en Centro y Sudamérica. En la revisión de Benítez y D'Arcy (1997), se agregan como caracteres importantes para distinguir a esta sección, las flores fasciculadas, diurnas, y los frutos erectos, con o sin células pétreas. Esta sección está dividida en tres series: *Holocalyx*, con una especie que tiene cáliz con los apéndices reducidos o ausentes, corola rotada y estambres subyugales; *Pilifera*, con cinco especies que tienen cáliz con 10 apéndices, corola campanulada-rotada y tricomas simples; *Strigulosa*, con 24 especies que tienen cáliz con 10 apéndices conspicuos y tricomas estrigosos. Bitter (1919) menciona a la serie *Pilifera* está relacionada con la sección *Synantheroides* debido a la coalescencia de las anteras y el parecido de la corola, pero dice que difieren en el cáliz y el número de flores por inflorescencia.

La sección *Synantheroides* está formada por arbustos o rara vez árboles pequeños. Sus especies tienen el cáliz cupulado, trunco, con 5-10 pequeños dientes redondeados debajo del limbo o completamente ausentes; corola estelada, de azul pálido a violeta intenso; estambres con filamentos iguales, libres, anteras 5, libres, en algunos casos conniventes, con poros apicales, a veces con dehiscencia lateral; fruto tipo baya, globoso, de tonos rojizos y numerosas semillas. La sección incluye seis especies, *Lycianthes ceratocalycia* (Donn. Sm.) Bitter, *Lycianthes geminiflora* (M. Martens & Galeotti) Bitter, *Lycianthes heteroclita* (Sendtn.) Bitter, *Lycianthes mitrata* (Greenm.) Bitter, *Lycianthes nitida* Bitter y *Lycianthes synanthera* (Sendtn.) Bitter, distribuidas en México y Centroamérica.

Esta clasificación (Bitter, 1919) no proporciona una clave para la identificación de las especies y dejó ciertas dudas en la circunscripción de algunas, como *L. heteroclita* (Sendtn.) Bitter, *L. mitrata* (Greenm.) Bitter y *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter, de la sección *Synantheroides* que algunos autores consideran como especies diferentes (Bitter, 1919, International Plant Names Index), mientras que otros las consideran como sinónimos (Tropicos.org). A la fecha no existe tratamiento que haya revisado y actualizado la taxonomía de esta sección, más aún, no se ha puesto a prueba su monofilia.

Objetivos

Revisar la taxonomía de *Lycianthes* sección *Synantheroides*, en particular de las especies *L. heteroclita*, *L. mitrata* y *L. synanthera* para evaluar su circunscripción.

Evaluar la monofilia de la sección *Synantheroides* por medio de un análisis cladístico basado en morfología.

Contribuir al entendimiento de la morfología de *Lycianthes*, evaluando el potencial filogenético de los caracteres usados tradicionalmente en la clasificación infragenérica.

Contribuir al conocimiento de la diversidad de México, en particular de *Lycianthes* sección *Synantheroides*.

Evaluar otras fuentes de evidencia como lo son los caracteres seminales y del polen

Materiales y métodos

Revisión preliminar de la sección *Synantheroides*

Este proceso se realizó en dos etapas. En la primera, se tomaron como base las especies que designa Bitter (1919) como miembros de la sección y se hizo una lista que se actualizó revisando los protólogos o descripciones originales de los 108 nombres de especies del IPNI para determinar si había alguna que pudiese pertenecer a la sección *Synantheroides*, considerando las características de la sección según la circunscripción de Bitter (1919): apéndices del cáliz reducidos, corola estrellada, estambres con filamentos iguales o aquellas que hubieran sido referidas en su descripción original como relacionadas o “afines” a algún taxón de la sección.

Una vez producida la lista de nombres potenciales se solicitaron préstamos de todas las especies al Missouri Botanical Garden Herbarium (MO) y Smithsonian Institution United States National Herbarium (US) y se revisaron las colecciones del Herbario de la Universidad de California Davis (AHUC) incluyendo préstamos del Herbario de la Universidad de Wisconsin-Madison Arboretum (WIS), del Missouri Botanical Garden Herbarium MO y del New York Botanical Garden (NY); Herbario de la Academia de Ciencias de California (CAS), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), Facultad Ciencias (FCME), Herbario Nacional de México (MEXU) y del Instituto de Ecología A.C., Xalapa (XAL).

Se revisaron las características morfológicas de todos los ejemplares disponibles, con la finalidad de evaluar la circunscripción de las especies y descartar posibles sinonimias, utilizando para ello el concepto morfológico de especie, con base en el cual se agruparon conjuntos de especímenes que compartían características morfológicas en común (morfoespecies), dejando de lado el nombre científico de los mismos. Cuando un conjunto de especímenes presentaba características diagnósticas en común, se consideraron como parte de la misma morfoespecie. Si un ejemplar no podía circunscribirse dentro del conjunto, se consideraron dos posibilidades: no pertenece a la especie dado que carece de las características diagnósticas para dicho conjunto o sí pertenece a la especie, siempre y cuando el concepto morfológico de especie se amplíe, considerando que el ejemplar tiene la mayoría de las características del conjunto.

Este proceso permite evidenciar los caracteres diagnósticos y las características variables a nivel intra e interespecífico. Las morfoespecies finales se comparan con los ejemplares tipo y de esta manera se define la posibilidad de que una morfoespecie tenga más de un nombre asociado (sinonimia) en cuyo caso se aplica el principio de prioridad (ICBN, Tokio, 1994), para asignar el nombre aceptado.

Las especies revisadas que cumplen con los caracteres diagnósticos proporcionados por Bitter (1919) para la sección *Synantheroides* conforman la sección actualizada y el grupo de trabajo (Tabla 1), para el cual se generaron claves de identificación y descripciones con el objetivo de proporcionar herramientas que garanticen la objetividad en tanto en la inclusión de especies como parte de la sección como para su circunscripción e identificación. Estas especies constituyen la hipótesis inicial sobre un grupo potencialmente monofilético (basándose en los caracteres morfológicos diagnósticos de Bitter) que será puesto a prueba en un contexto cladístico.

Análisis cladístico

Selección de especies

La selección de especies para incluirse como grupo interno en el análisis cladístico consideró aquellas reconocidas en la sección *Synantheroides* actualizada (ver Revisión preliminar de la sección *Synantheroides* arriba). El grupo externo incluyó representantes de la mayoría de las otras secciones del género para lo cual se procuró incluir especies abundantes, de fácil identificación y sin problemas nomenclaturales (Tabla 2). Con el objeto de contar con material para codificar los caracteres, se

solicitaron préstamos de todas las especies del grupo externo a los mismos herbarios indicados en la sección anterior.

Caracteres morfológicos

La definición de caracteres y estado de carácter se realizó observando detalladamente la morfología de las características vegetativas y reproductivas de los ejemplares de herbario. Adicionalmente se analizó la morfología de las semillas y polen. Solo se definen caracteres discretos que fueron codificados como binarios y multiestado, estos últimos se consideraron como aditivos en la mayoría de los casos. La información morfológica de los ejemplares revisados se capturó en una base de datos Access con 300 registros, considerando los siguientes datos: especie, colector, número de colecta, país, estado, distrito, municipio, localidad, altitud, tipo de vegetación, día, mes, año, herbario al que pertenece, número de catálogo, forma biológica y tamaño. Datos del ejemplar: forma general de la hoja, de su base y ápice, largo máximo y mínimo de la hoja principal (que es la más grande), largo máximo y mínimo de la hoja geminada (que es la más pequeña), ancho máximo y mínimo de la hoja, textura, largo máximo y mínimo del pecíolo, densidad de pubescencia, tipos de tricomas, orientación y tamaño de los tricomas en hojas y tallos. Largo del eje de la inflorescencia, número de pedicelos en la inflorescencia. Largo del pedicelo en flor y en fruto, pubescencia del cáliz, número de apéndices en el cáliz así como su forma, tamaño en flor y en fruto. Color, forma, tamaño y pubescencia de la corola. Tamaño de las anteras y de los filamentos y pubescencia. Color, forma, tamaño máximo y mínimo del fruto. Tamaño, forma y ornamentación de la semilla.

Trabajo de laboratorio

Para la morfología de las semillas se seleccionaron frutos maduros cuyas semillas se lavaron con una solución diluida de cloro comercial (hipoclorito de sodio) al 5% y con 1% de jabón líquido comercial por 5 minutos, se dejaron reposar por 5 minutos más y se enjuagaron con agua destilada. Se dejaron secar sobre papel filtro por una semana para ser montadas para su observación al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) en el Instituto de Biología de la UNAM. La terminología que se siguió para la descripción de su morfología fue la de Koch *et al.* (2009).

Para el polen se realizó el proceso de acetólisis en botones florales que aún estuviesen cerrados, pero lo más cercanos posible a la antesis. Las flores se obtuvieron de ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU). Los preparados palinológicos se realizaron utilizando la técnica de acetólisis de Erdtman (1952) y las laminillas resultantes se depositaron en la palinoteca del Instituto de Geología de

la UNAM. Para la observación al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), los preparados palinológicos se deshidrataron pasando por una serie de alcoholes graduales y secaron a punto crítico en una cámara Emitech K850. Posteriormente todas las muestras fueron montadas en portamuestras usando una cinta de carbón conductivo (SPIsupplies) y cubiertas con una combinación de oro-paladio dentro de una cámara ionizadora (emitech K550).

Análisis cladístico

Se realizó un análisis cladístico bajo el criterio de parsimonia generando y editando una matriz con caracteres morfológicos en WinClada (Nixon, 1999-2002). Cada uno de los caracteres fue considerado con el mismo peso y el análisis se realizó incluyendo solo caracteres potencialmente informativos. El programa NONA (Goloboff, 1999) fue usado para encontrar los árboles más parsimoniosos (AMP). La estrategia de búsqueda de los AMP fue la siguiente: se realizaron búsquedas heurísticas usando el método de TBR, con 2000 réplicas en grupos de 1000, partiendo de árboles de Wagner construidos con secuencias de adición al azar, reteniendo 20 árboles en cada repetición. Una vez obtenidos los AMP, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se calculó el consenso usando la opción “strict” en WinClada. El árbol del consenso fue guardado con formato de meta-archivo y editado en el programa CorelDRAW Graphics Suite X4.

Para estudiar la contribución de cada carácter en la topología del consenso y así tener una forma más objetiva de discutir las hipótesis de homología primaria y las relaciones entre las especies se realizó un análisis de remoción progresiva de caracteres (Davis, 1993) según su implementación en WinClada la opción “Analyze” seleccionando “Character removal”, éste se programó para ejecutar en cada búsqueda 1000 secuencias de adición al azar, reteniendo 20 árboles seguido de un TBR extensivo reteniendo hasta 10 mil árboles. El programa remueve uno a uno cada carácter resultando en tantos árboles de consenso como caracteres se hayan incluido, cada uno de ellos sin considerar el carácter correspondiente. Los árboles resultantes fueron guardados con formato meta-archivo y revisados en Power Point 2003.

Se evaluó la utilidad de los caracteres tradicionalmente usados para separar especies y grupos infragenéricos dentro del género en un contexto cladístico. Los caracteres incluyen la consistencia de las hojas, el tipo de pubescencia, el número de flores, el número de apéndices del cáliz, el color de la corola, la forma de la corola y el largo del filamento de los estambres.

Revisión final de Lycianthes sección Synantheroides

En la segunda parte de la revisión se puso a prueba la sección *Synantheroides* actualizada en un contexto cladístico.

Después de revisar el material de herbario, los tipos (en línea cuando no estuvieron físicamente disponibles) y las descripciones originales y conforme a los resultados del análisis cladístico, se definió la lista de nombres que podrían considerarse formalmente como integrantes de la sección *Synantheroides*. Se eliminó la sinonimia con base en la morfología de los ejemplares revisados y se generaron claves de identificación para la sección y las especies, así como sus descripciones.

Resultados

Revisión preliminar de la sección *Synantheroides*

Según la revisión de especies, se sugiere que *L. mitrata* (Greenm.) Bitter especie reconocida por Bitter (1919) corresponde a un sinónimo taxonómico, por lo que se reconocen entonces solo cinco de las seis originalmente propuestas por Bitter: *L. ceratocalycia* (Donn. Sm.) Bitter, *L. geminiflora* (M. Martens & Galeotti) Bitter, *L. heteroclita* (Sendtn.) Bitter [= *L. mitrata* (Greenm.) Bitter], *L. nitida* Bitter y *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter.

La revisión de nombres publicados posteriormente al trabajo de Bitter (1919) resultó ocho nombres (sin incluir sinonimia nomenclatural, la cual amplía la lista a 26 (Tabla 1) que cumplen con las características diagnósticas de *Lycianthes* sección *Synantheroides sensu* Bitter (1919). La revisión de los conceptos de especie redujo esta lista a siete, ya que *L. chiriquiensis* Standl. se considera como sinónimo de *L. synanthera* (Sendtn.) Bitter. Las especies agregadas a la sección *sensu* Bitter (1919) son: *L. anomala* Bitter, *L. connata* J.L. Gentry, *L. gongylodes* J.L. Gentry, *L. hypoleuca* Standl., *L. manantlanensis* Aa. Rodr. & O. Vargas, *L. maxonii* Standl. y *L. sanctaeclarae* (Greenm.) D'Arcy (Tabla 1).

La revisión de estas especies implicó dos lectotipificaciones que se discuten bajo las especies correspondientes.

De esta manera se propone que *Lycianthes* sección *Synantheroides sensu* Bitter (1919), está constituido por 12 especies, las cuales se caracterizan por ser arbustos, a veces escandentes, con cáliz cupulado,

trunco, con 5-10 apéndices reducidos o sin ellos. La corola, descrita como estrellada por Bitter (1919) también puede ser campanulada, ésta se presenta en *L. connata*, *L. gongylodes* y *L. hypoleuca* (Tabla 1). Lo mismo ocurre con el largo de los filamentos que Bitter (1919) describió como iguales, sin embargo en *L. connata* y *L. manantlanensis* tienen uno de los filamentos ligeramente más largo (Tabla 1). Las anteras son libres o conniventes y con dehiscencia apical.

Se presenta la clave de identificación para las doce especies de la sección *Synantheroides* ampliada y sus descripciones que reflejan los conceptos morfológicos de especie, producto de la revisión de todo el material disponible a la fecha.

Tabla 1. Especies de <i>Lycianthes</i> sección <i>Synantheroides</i> actualizada.				
Especie	Sinónimos	Descripción-caracteres diagnósticos	Distribución	Sección <i>Synantheroides</i>
<i>Lycianthes anomala</i> Bitter, Die Gattung <i>Lycianthes</i> 514–515. 1919.		Cáliz carnosos con 5 apéndices reducidos. Corola morado-vino, estrellada. Estambres 5, iguales.	México y Panamá.	Sección actualizada.
<i>Lycianthes ceratocalycia</i> (Donn. Sm.) Bitter, Die Gattung <i>Lycianthes</i> 498–499. 1919.	<i>Brachistus ceratocalycius</i> Donn.Sm. Botanical Gazette 48(4): 297–298. 1909.	Cáliz carnosos con 10 apéndices reducidos, alternos. Corola lila-morado, estrellada. Estambres 5, iguales.	Guatemala y México.	Asignada por Bitter.
<i>Lycianthes connata</i> J.L. Gentry, Phytologia 26(4): 271–273. 1973.		Cáliz carnosos con 10 apéndices reducidos, alternos. Corola blanca, campanulada. Estambres 5, uno más grande que el resto.	Guatemala y México.	Sección actualizada.
<i>Lycianthes geminiflora</i> (M. Martens & Galeotti) Bitter, Die Gattung <i>Lycianthes</i> 497–498. 1919.	<i>Solanum geminiflorum</i> M. Martens & Galeotti, Bulletin de l'Académie Royale des Sciences et Belles-lettres de Bruxelles 12(1): 142. 1845.	Cáliz papiráceo sin apéndices. Corola blanca, estrellada. Estambres iguales.	México	Asignada por Bitter.
<i>Lycianthes gongylodes</i> J.L. Gentry, Phytologia 26(4): 274–275. 1973.		Cáliz carnosos con 10 apéndices reducidos. Corola blanca, campanulada. Estambres 5, iguales.	Guatemala	Sección actualizada.
<i>Lycianthes heteroclita</i> (Sendtn.) Bitter, Die Gattung <i>Lycianthes</i> 494–496. 1919.	<i>Solanum heteroclitum</i> Sendtn. Flora 29(13): 193–194 [as 177–178]. 1846. <i>Brachistus escuintlensis</i> J.M. Coult. Botanical Gazette 16(5): 144. 1891. <i>Solanum mitratum</i> Greenm. Botanical Gazette 37(4): 211. 1904. <i>Lycianthes mitrata</i> (Greenm.) Bitter Die Gattung <i>Lycianthes</i> 500–501. 1919. <i>Bassovia escuintlensis</i> (J.M. Coult.) Standl. Contributions from the United States National Herbarium 23(4): 1304. 1924. <i>Solanum escuintlense</i> (J.M. Coult.) Hunz. Kurtziana 5: 166. 1969. <i>Lycianthes escuintlensis</i> (J.M. Coult.) D'Arcy Phytologia 25(3): 116. 1973.	Cáliz papiráceo, sin apéndices. Corola blanca-lila, estrellada. Estambres iguales.	Belice, Colombia, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Surinam.	Asignada por Bitter.

<i>Lycianthes hypoleuca</i> Standl. , Tropical Woods 9: 12. 1927	<i>Solanum hypoleucum</i> (Standl.) C.V. Morton Contributions from the University of Michigan Herbarium 9: 27. 1940.	Cáliz papiráceo, sin apéndices. Corola blanca, campanulada. Estambres iguales.	Belice, Honduras y México	Sección actualizada.
<i>Lycianthes manantlanensis</i> Aa. Rodr. & O. Vargas , Novon 12(2): 245–248, f. 1. 2002.		Cáliz papiráceo, con 5 apéndices reducidos o sin apéndices. Corola blanca, campanulada. Estambres 5, con uno más largo que el resto.		Sección actualizada.
<i>Lycianthes maxonii</i> Standl. , Journal of the Washington Academy of Sciences 17(1): 14. 1927.		Cáliz ligeramente carnoso con 5 apéndices reducidos o sin apéndices. Corola blanca, lila o morada, estrellada. Estambres 5, iguales.	Colombia, Ecuador, Nicaragua y Panamá.	Sección actualizada.
<i>Lycianthes nitida</i> Bitter , Die Gattung <i>Lycianthes</i> 501–502. 1919	<i>Solanum calochromum</i> S.F. Blake Contributions from the United States National Herbarium 24(1): 21. 1922.	Cáliz papiráceo sin apéndices. Corola lila, estrellada. Estambres 5, iguales.	Belice, Costa Rica, Guatemala, Guyana, Honduras, México y Nicaragua.	Sección actualizada.
<i>Lycianthes sanctaeclarae</i> (Greenm.) D'Arcy , Annals of the Missouri Botanical Garden 63(2): 364. 1976.	<i>Solanum sanctaeclarae</i> Greenm. Botanical Gazette 37(4): 211–212. 1904	Cáliz coriáceo sin apéndices. Corola morado-vino, estrellada. Estambres 5, iguales.	Costa Rica, Nicaragua y Panamá.	Sección actualizada.
<i>Lycianthes synanthera</i> (Sendtn.) Bitter , Die Gattung <i>Lycianthes</i> 501–502. 1919	<i>Solanum synantherum</i> Sendtn. Flora 29(13): 194 [as 178]. 1846 <i>Lycianthes chiriquiensis</i> Standl. Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 22: 100–101. 1940.	Cáliz coriáceo sin apéndices o con 5 reducidos. Corola morado-vino, estrellada. Estambres 5, iguales.	Costa Rica, Ecuador, Guatemala y Panamá.	Asignada por Bitter.

Tabla 2. Grupo externo para el análisis cladístico

Género	Subgénero	Sección	Serie	Especie	Distribución
<i>Capsicum</i>				<i>Capsicum annuum</i> L.	Cosmopolita
<i>Lycianthes</i>	Subgénero <i>Lycianthes</i>			<i>Lycianthes lycioides</i> (L.) Hassl.	Argentina, Bolivia, Chile, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela.
<i>Lycianthes</i>	Subgénero <i>Polymeris</i>	Sección <i>Asaropsis</i>		<i>Lycianthes asarifolia</i> (Kunth & Bouché) Bitter	Bolivia, Brasil y Venezuela.
		Sección <i>Asiomelanesia</i>		<i>Lycianthes biflora</i> (Lour.) Bitter	China, Filipinas, India y Japón.
		Sección <i>Kittoides</i>		<i>Lycianthes profunderugosa</i> Bitter	Colombia y Ecuador.
		Sección <i>Perennans</i>	Serie <i>Meizonodontae</i>	<i>Lycianthes ciliolata</i> (M. Martens & Galeotti) Bitter	Guatemala, Honduras y México.
			Serie <i>Microloba</i>	<i>Lycianthes pringlei</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Bitter	México.
		Sección <i>Polymeris</i>	Serie <i>Caribaccolae</i>	<i>Lycianthes sideroxyloides</i> (Schltdl.) Bitter	Honduras y México.
			Serie <i>Glandulifera</i>	<i>Lycianthes purpusii</i> (Brandege) Bitter	Belice, Caribe, Colombia, Guatemala, Honduras y México
			Serie <i>Oligochondrae</i>	<i>Lycianthes pauciflora</i> (Vahl) Bitter	Brasil, Caribe, Colombia, Ecuador, Guayana, Panamá, Surinam y Venezuela.
			Serie <i>Tricolores</i>	<i>Lycianthes arrazolensis</i> (J.M. Coult. & Donn. Sm.) Bitter	El Salvador, Guatemala, Honduras y México.
				<i>Lycianthes surotatensis</i> Gentry	México.
				<i>Lycianthes tricolor</i> (Sessé & Moc. ex Dunal) Bitter	El Salvador, Guatemala, Honduras y México.
		Serie <i>Virgatae</i>	<i>Lycianthes lenta</i> (Cav.) Bitter	Belice, Caribe, Cuba, Costa Rica, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua y Venezuela.	
		Sección <i>Simplicila</i>	Serie <i>Pilifera</i>	<i>Lycianthes quichensis</i> (J.M. Coult. & Donn. Sm.) Bitter	Guatemala, Honduras y México.
			Serie <i>Strigulosa</i>	<i>Lycianthes amatitlanensis</i> (J.M. Coult. & Donn. Sm.) Bitter	Bolivia, Ecuador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Perú y Venezuela.

Con formato: Fuente: Sin Cursiva

Tratamiento Taxonómico

Género *Lycianthes*

Sección *Synantheroides* Bitter Die Gattung *Lycianthes* 494. 1919.

Especie tipo: *Lycianthes synanthera* (Sendtn.) Bitte

Arbustos, a veces escandentes, con cáliz cupulado, trunco, con 5-10 apéndices reducidos o sin ellos. Corola estrellada o campanulada. Estambres 5, con filamentos iguales o uno ligeramente más largo, anteras libres o conniventes, con dehiscencia apical.

Clave de identificación sección *Synantheroides* actualizada

A. Corola color morado-vino; anteras connadas, abriendo por un poro introrso grande; cáliz coriáceo o ligeramente carnoso. Plantas con tricomas dendríticos.

B. Cáliz ligeramente carnoso, con 5 apéndices reducidos, reflexos en el fruto.

L. anomala

BB. Cáliz coriáceo, con o sin apéndices, nunca reflexos en el fruto.

C. Hojas claramente pubescentes, con tricomas dendríticos. Cáliz sin apéndices de ningún tipo, con tricomas dendríticos y con margen delgado formando lóbulos.

L. sanctaeclarae

CC. Hojas glabras, a veces con algunos tricomas dendríticos en la vena media. Cáliz sin apéndices o a veces con 5 apéndices reducidos, glabro y con un margen reducido y ondulado.

L. synanthera

AA. Corola color blanco, lila o morado; anteras libres o conniventes, abriendo por un poro apical; cáliz carnoso o papiráceo. Plantas con tricomas simples, estrellados o glabras.

D. Plantas pubescentes con tricomas estrellados. Tallos nunca colapsados al secar.

L. hypoleuca

DD. Plantas glabras o pubescentes con tricomas simples. Tallos colapsados o no, al secar.

E. Hojas rómbicas, glabras. Tallo verde amarillento al secar. Pedicelos claramente arqueados; fruto ovoide.

L. maxonii

EE. Hojas elípticas, lanceoladas u ovadas, pubescentes con tricomas simples. Tallo verde, pardo, raramente verde amarillento al secar. Pedicelos rectos; fruto esférico.

F. Plantas con hojas coriáceas, glabras. Tallos no colapsados al secar en toda la planta.

G. Hojas claramente geminadas, la hoja geminada diferente en forma con relación a la hoja principal. Corola estrellada con cinco lóbulos profundamente divididos. Fruto rojo en la madurez.

L. nitida

GG. Hojas en apariencia solitarias, pero en realidad geminadas, la hoja geminada igual en forma a la hoja principal. Corola campanulada con cinco lóbulos unidos. Fruto verde en la madurez.

L. manantlanensis

FF. Plantas con hojas papiráceas, pubescentes o escasamente pubescentes. Tallos colapsados al secar en toda la planta o al menos en las ramas más jóvenes.

H. Cáliz carnososo, con 10 apéndices reducidos.

I. Corola con cinco lóbulos profundamente divididos que le dan la apariencia de estrellada. Cáliz recto en flor y fruto.

L. ceratocalycia

II. Corola con cinco lóbulos unidos por una membrana que le dan la apariencia de campanulada. Cáliz reflexo en flor y en fruto.

J. Flores con manchas moradas en la base de la corola; anteras una más larga que el resto.

L. connata

JJ. Flores sin manchas en la base de la corola; anteras todas del mismo largo.

L. gongylodes

HH. Cáliz papiráceo, sin apéndices de ningún tipo.

Hojas elíptico-lanceoladas; pecíolos de menos de 6 mm. Flores con cáliz de 1-2 mm de alto. Anteras de 3 mm. Semillas con ornamentación pareja.

L. geminiflora

Hojas elíptico-ovadas, pecíolos de más de 6 mm. Flores con cáliz de 3 mm de alto. Anteras de más de 3 mm alto. Semillas con ornamentación diferente entre el centro y la orilla.

L. heteroclita

***Lycianthes anomala* Bitter**, Abh. Naturwiss. Vereine Bremen 24(2): 514, 1919.

SINTIPOS: Bourgeau 1753; México: Veracruz: Valle de Córdoba, Potrero (BR! BR0005528394, G-BOIS, K, M! M0171795, MPU, P, S, US! US0062404); Bourgeau 2536; México: Veracruz: Río Blanco, Orizaba (BR, G-BOIS, K! K000063121, GH! GH00077065, MPU, P, S); Ross 1158; México: Veracruz: Orizaba, Santa Gertrudis, 1100 m (M! M0171796).

LECTOTIPO (designado aquí): México: Orizaba, Río Blanco. Bourgeau, M., #2536, 1865.

En la publicación original de Bitter (1919), se citan estos tres ejemplares para describir esta especie. No se aclara cuál de ellos es el tipo por lo que aquí se asigna al ejemplar Bourgeau #2536, como lectotipo por ser un ejemplar bien preservado con varias flores y hojas. El ejemplar está depositado en el National Botanic Garden of Belgium (BR), con el número de catálogo BR0000005529056.

L. anomala se reconoce por sus hojas coriáceas y opacas. Cáliz carnoso, glabro, con 5 apéndices grandes, no unidos, a veces reflexos. Anteras adnatas formando un cono fuertemente unido, con un poro introrso de 1/3 del largo de las mismas.

Arbusto escandente.

Tallos cilíndricos, al secar no colapsados, con estrías y de color blanquecino. Glabros, raro con algunos tricomas dendríticos.

Hojas geminadas, alternas, ligeramente coriáceas, secando de forma lisa y opaca. La hoja principal con lámina elíptica de 180- 60 mm de largo y 67-25 mm de ancho. Hoja geminada con lámina obtusa de 70-35 mm de largo y 35-15 mm de ancho. Base cuneada, ápice acuminado o corto acuminado y margen entero. Glabras, con algunos tricomas dendríticos en la vena media por el envés. Pecíolos de 8 a 23 mm, escasamente pubescentes con tricomas dendríticos, a menudo de color marrón oscuro al secar.

Flores en inflorescencias con (1) 3 (6) flores a la vez, creciendo sobre el tallo sin formar un braquiblasto.

Pedicelos de 15-20 mm de largo, glabros, a menudo de color marrón oscuro al secar.

Cáliz de 4-6 mm de alto, trunco con tejido remante de la antesis repando, carnoso, de color marrón oscuro al secar, a veces verde, con cinco apéndices reducidos formando cinco protuberancias, a menudo unidas y reflexas en el fruto. Escasamente pubescente con tricomas simples.

Corola gruesa, carnosa de color morado-vino intenso por dentro, a veces verde por fuera, de 10-12 mm de largo, con cinco lóbulos unidos por una membrana que rompe fácilmente en la antesis, dando la apariencia de estrellada. Glabra solo presentando algunos tricomas simples en las puntas de los lóbulos.

Estambres cinco, iguales. Anteras connadas, amarillas, de 6-7 mm de largo, abriendo por un poro grande introrso, bifurcadas en la punta y fusionadas con la teca adyacente.

Estilo de 8mm largo, exerto, capitado.

Fruto una baya, ovada, amarillo-naranja en la madurez, de 8-10 mm de largo y 4-5 mm de ancho. Semillas numerosas, obladas, comprimidas.

Distribución. México y Panamá.

Ejemplares examinados

México. Veracruz, Coetzala, G. Diggs, M. Nee y G. Schatz 2731 (US). Orizaba, Botteri 1196 (US). Oaxaca, Santa María Chilchotla, X. Munn-Estrada 1315 (MEXU). Teotitlán, R. Torres C. 825 (MEXU).
Panamá. Chiriquí, B. Hammel 5735 (MO).

Lycianthes ceratocalycia (Donn. Sm.) Bitter, Abh. Naturwiss. Vereine Bremen 24(2): 498, 1919.
≡ *Brachistus ceratocalycius* Donn. Sm. Botanical Gazette 48(4): 297–298. 1909.

TIPO: GUATEMALA. Alta Verapaz: Coban, 15° 37' 4.10" N; 90° 05' 28.06" W, H. von Türckheim 2060, Mayo 1908 (BM! barcode 00624001 isotipo, US! Barcode: 00624001 isotipo)

Se reconoce por sus hojas papiráceas, escasamente pubescentes, generalmente solo en venas y margen. Cáliz con 10 dientes pequeños, alternos, no unidos ni reflexos. Corola lila-morada, estrellada y anteras libres con poros apicales.

Arbusto erecto de 50 cm a 2 m.

Tallos cilíndricos, colapsados en las ramas jóvenes y de color pardo verdoso al secar, pubescentes con tricomas simples.

Hojas solitarias, alternas, papiráceas, secando de forma lisa y opaca. Lámina elíptica-lanceolada de 20-125 mm de largo y 8-35 mm de ancho. Base atenuada, ápice acuminado o corto acuminado y margen entero.

Escasamente pubescentes, más denso en margen y venas con tricomas simples. Pecíolos de 5-12 mm, escasamente pubescentes con tricomas simples.

Flores en inflorescencias con 3-5 flores a la vez, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto muy corto. Pedicelos de 15-20 mm de largo, pubescentes con tricomas simples.

Cáliz de 3-4 mm de alto, trunco con abundante tejido remanente de la antesis formando lóbulos cortos, carnoso, de color pardo verdoso al secar, con apéndices reducidos formando diez protuberancias, a menudo cinco más pequeñas, no unidas entre sí y nunca reflexas. Escasamente pubescentes con tricomas simples y con agrupaciones de tricomas diminutos con apariencia de granos de azúcar.

Corola papirácea de color lila a morado pero no con tonos vino, de 8-12 mm de largo, estrellada, con cinco lóbulos profundamente divididos. Pubescente por fuera con tricomas simples, más denso en puntas y margen.

Estambres cinco, iguales, libres. Anteras libres en las puntas, ligeramente conniventes en la base, amarillas, de 4-5 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 7-8 mm largo, exerto, claviforme.

Fruto una baya, esférica, roja en la madurez, 5 mm. Semillas varias, obladas, comprimidas.

Distribución. Guatemala y México.

Ejemplares examinados

Guatemala. Alta Verapaz, *H. von Türckheim 2060* (US). **Cobán,** *F.C. Lehmann 1370* (US). **Huehuetenango,** *J.M. Maarten et al. 5563* (MO), *M. Pérez 1355* (MO).

México. Chiapas. La Trinitaria, *A. Méndez G. 7660* (MEXU), *D.E. Breedlove 9747*(US), *35229* (MEXU, MO, NY). **Oaxaca. San Miguel Metepec,** *R. Torres C. 5115* (MEXU). **Totontepec,** *J. Rivera Reyes 1831* (MEXU).

Lycianthes connata **J.L. Gentry**, *Phytologia* 26(4): 271–273. 1973

TIPO: GUATEMALA: Depart. Huehuetenango, Cruz de Limón entre San Mateo Ixtatán y Nucá, Sierra de Cuchumatanes, 2600-3000 m, *J. A. Steyermark 49828*, 31 Julio 1942 (F! Barcode V0072906F).

Se reconoce por sus hojas geminadas, papiráceas, ligeramente pubescentes. Cáliz carnoso con 10 apéndices formando un continuo que es reflexo en el fruto. Anteras desiguales con poros claramente visibles en sus ápices, formando un cono suelto.

Arbusto erecto de 2 m.

Tallos cilíndricos, al secar colapsados al menos en las ramas más jóvenes, de color verde al secar, ligeramente pubescentes con tricomas simples, más denso en los nudos.

Hojas geminadas, alternas, papiráceas, secando de forma lisa y opaca. La hoja principal con lámina elíptica-lanceolada de 30-140 mm de largo y 15-65 mm de ancho. Hoja geminada igual a la principal pero de menor tamaño, de 10-60 mm de largo y 6-30 mm de ancho. Base atenuada, ápice acuminado o largamente acuminado y margen entero. Ligeramente pubescentes con tricomas simples. Peciolos de 5-20 mm, escasamente pubescentes con tricomas simples.

Flores en inflorescencias con 1-4 flores a la vez, creciendo sobre el tallo sin formar un braquiblasto. Pedicelos de 10-30 mm de largo, delgados, glabros.

Cáliz de 2-4 mm de alto, trunco, con poco tejido remante de la antesis repando, carnoso, de color verde al secar, con diez apéndices, cinco más cortos, unidos y reflexos en el fruto, glabro.

Corola papirácea, blanca con manchas moradas en la base, de 8-11 mm de largo, con 5 lóbulos unidos por una membrana que da la apariencia de campanulada. Glabra, solo presentando algunos tricomas simples en las puntas de los lóbulos.

Estambres cinco, con un filamento más largo que el resto, libres. Anteras conniventes, amarillas, de 5 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 8 mm largo, exerto, capitado.

Fruto una baya, esférica, naranja en la madurez, de 4-6 mm. Semillas numerosas, reniformes, comprimidas.

Distribución. Guatemala y México.

Ejemplares examinados

México. Chiapas. Pueblo Nuevo, K. Roe, E. Roe y S. Mori 1222 (US). Tenejapa, D.E. Breedlove 15296 (US).

Oaxaca. San Felipe Usila, A. Rincón G. 351 (MO).

Guatemala. Alta Verapaz, H. von Türkheim 3935 (US), R. Foster y J. Morales S.N. (MO).

Lycianthes geminiflora (M. Martens & Galeotti) Bitter, Abh. Naturwiss. Vereine Bremen 24(2): 497, 1919.

≡*Solanum geminiflorum* M. Martens & Galeotti, Bulletin de l'Académie Royale des Sciences et Belles-lettres de Bruxelles 12(1): 142. 1845.

TIPO: MÉXICO. Oaxaca: Mpio. San Juan Toavela, *Galeotti H.G. 1242*, s.f. (TIPO: BR! Barcode BR0000005529049)

Se reconoce por sus hojas pubescentes al menos en las venas con tricomas simples pequeños. Cáliz con margen recto, de 1mm de alto, pubescente con tricomas simples, diminutos. Anteras de 3 mm de largo, iguales y libres.

Arbusto erecto de 1-6 m.

Tallos cilíndricos, colapsados y de color verde al secar, pubescentes con tricomas simples pequeños, glabrescentes con la edad.

Hojas geminadas, alternas, papiráceas, secando de forma lisa y opaca. La hoja principal con lámina elíptica-lanceolada de 35-160 mm de largo y 10-50 mm de ancho. Hoja geminada igual a la principal solo de menor tamaño, de 30-60 mm de largo y 15-30 mm de ancho. Base cuneada, ápice acuminado y margen entero.

Escasamente pubescentes por el haz y pubescentes por el envés con tricomas simples. Pecíolos de 6 mm o menos de largo, pubescentes con tricomas simples.

Flores en inflorescencias con 1-3 (6) flores a la vez, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto bien definido. Pedicelos de 7-18 mm de largo, pubescentes con tricomas simples.

Cáliz de 1-2 mm de alto, trunco, con tejido remante de la antesis recto, papiráceo, de color verde al secar, sin apéndices de ningún tipo, con cinco costillas marcadas, nunca reflexo. Pubescente con tricomas simples diminutos.

Corola delgada, papirácea de color blanco, de 7-11 mm de largo, estrellada, con cinco lóbulos profundamente divididos. Pubescente con tricomas simples.

Estambres cinco, iguales, conniventes. Anteras amarillas, de 3-4 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 7-9 mm largo, exerto, claviforme.

Fruto una baya, esférica, roja en la madurez, de 3-7mm. Semillas numerosas, olatas, no comprimidas.

Distribución. México.

Ejemplares examinados

México. Hidalgo, Tianguistengo, *M. Sousa Peña 594* (MEXU). **Tenango de Doria**, *R. Hernandez M. 7323* (MEXU). **Oaxaca. Chinantla**, *H. Galeotti 1225* (US). **Comaltepec**, *B. Boyle, D. Massart y E. Morales 2631* (MEXU), *C. Gallardo H. 1309* (MEXU), *G. Martínez Calderón 805* (MEXU), *L. Hernández García 153* (MEXU), *W. Hahn 653* (MEXU). **Ixtlán de Juárez**, *E. Martínez S. 8787* (MEXU), *R. Torres C. 1434* (MEXU), *T.F. Daniel 8360* (MEXU), *Y. Arellanes C. 72* (MEXU). **San Felipe Usila**, *J.I. Calzada 16982* (MEXU). **San Juan Bautista Valle Nacional**, *J.I. Calzada 16427* (MEXU). **Santiago Lachiguiri**, *R. Torres C. 13973* (MEXU). **Tuxtepec**, *A. García Mendoza 676* (MEXU). **Veracruz. Altotonga**, *M. Nee y B.F. Hansen 18519, 18657* (MEXU). **Totutla**, *F. Ventura A. 5299* (MEXU). **Xalapa**, *M. Nee 28981* (US). **Xico**, *J. Dorantes 97* (MEXU).

Lycianthes gongylodes **J.L. Gentry** Phytologia 26(4): 274–275. 1973

TIPO: GUATEMALA: Depart. Huehuetenango, Municipio de San Mateo Ixtatán, 4 millas al este de San Mateo Ixtatán camino a Barillas, Sierra de Cuchumatanes, 2590 m, *D. E. Breedlove 8771*, 07 Feb 1965 (Holotipo F! Barcode V0072910F)

Se reconoce por su cáliz con 10 apéndices pequeños como dientes. Flor blanca, campanulada, anteras iguales con poros apicales y fruto naranja en la madurez.

Arbusto erecto de 1.5-3.5 m.

Tallos cilíndricos colapsados en ramas más jóvenes y de color pardo verdoso al secar, pubescente, con tricomas simples.

Hojas generalmente geminadas, raro solitarias, papiráceas, secando de forma lisa y opaca. La hoja principal elíptica-lanceolada, de 65-175 mm de largo y de 28-83 mm de ancho. Hoja geminada igual a la principal pero de menor tamaño, de 10-80 mm de largo y de 8-40 mm de ancho. Base atenuada, ápice corto acuminado y margen entero. Escasamente pubescente con tricomas simples. Pecíolos de 5-30 mm escasamente pubescentes con tricomas simples.

Flores en inflorescencias con 2-4 flores a la vez, creciendo sobre el tallo sin formar un braquiblasto. **Pedicelos** de 10-25 mm de largo escasamente pubescentes con tricomas simples.

Cáliz de 2-3 mm alto, trunco con tejido remanente de la antesis repando, carnoso, de color verde al secar, con apéndices reducidos formando diez protuberancias no unidas entre sí y nunca reflexas. Escasamente pubescente con tricomas simples.

Corola papirácea, blanca, de 6mm de largo, con 5 lóbulos unidos por una membrana que da la apariencia de campanulada. La membrana abarcando $\frac{3}{4}$ partes del lóbulo.

Estambres cinco, uno más largo que el resto, conniventes en la base. Anteras amarillas, 5 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 7 mm largo, exerto.

Fruto una baya, esférica, naranja en la madurez, de 5-8 mm. Semillas numerosas, reniformes, no comprimidas.

Distribución. Guatemala.

Ejemplares examinados

Guatemala. El Quiché, G.R. Proctor 25432 (MO). Huehuetenango, D.E. Breedlove 11628 (US).

Lycianthes heteroclita (Sendtn.) Bitter, Abh. Naturwiss. Vereine Bremen 24(2): 494, 1919.

≡ *Solanum heteroclitum* Sendtn. Flora 29(13): 193–194 [as 177–178]. 1846.

TIPO: Guatemala: Escuintla: Escuintla, 1100 ft, J.D. Smith 2267 (LECTOTIPO: US; ISOTIPOS: F, G, GH). Lectotipo asignado por W. D'Arcy en Phytologia 25: 116 (1973).

=*Brachistus escuintlensis* J.M. Coult., Botanical Gazette 16(5): 144. 1891.
Lectotipo: J.D. Smith 2267; Mar 1890; Guatemala: Escuintla: Escuintla, alt. 1100
ft (US; ILT: F, G, GH) LT asignado por D'Arcy, Phytologia 25: 116 (1973).

≡*Bassovia escuintlensis* (J.M. Coult.) Standl. Contributions from the United States
National Herbarium 23(4): 1304. 1924.

≡*Solanum escuintlense* (J.M. Coult.) Hunz. Kurtziana 5: 166. 1969.

≡*Lycianthes escuintlensis* (J.M. Coult.) D'Arcy Phytologia 25(3): 116. 1973

Lectotipo: J.D. Smith 2267; Mar 1890; Guatemala: Escuintla: Escuintla, alt. 1100
ft (US; ILT: F, G, GH) LT designated by D'Arcy, Phytologia 25: 116 (1973)

=*Solanum mitratum* Greenm. Botanical Gazette 37(4): 211. 1904.

≡*Lycianthes mitrata* (Greenm.) Bitter Die Gattung Lycianthes 500–501. 1919.

Lectotipo: Donnell Smith 6673; Apr 1896; Costa Rica: Cartago: Atirro, alt. 600 m (GH; ILT:
US) LT designated by D'Arcy, Ann. Missouri Bot. Gard. 60: 636 (1973).

Se reconoce por sus hojas glabras y geminadas. Cáliz con margen recto, de 3 mm de alto, escasamente pubescente con tricomas simples, blancos, diminutos. Anteras de 7-12 mm de largo, iguales y libres.

Arbusto de 60 cm a 5 m.

Tallos cilíndricos, secando colapsados, con estrías y de color verde amarillento, pubescentes con tricomas simples, pequeños.

Hojas geminadas, alternas, papiráceas, secando de forma lisa y opaca. La hoja principal con lámina elíptica-ovada de 60-320 mm de largo y 23-150 mm de ancho. Hoja geminada igual a la principal, solo de menor tamaño, de 23-120 mm largo y 16-62 mm de ancho. Base atenuada a veces ligeramente cuneada, ápice acuminado y margen entero. Escasamente pubescentes con tricomas simples más denso en las venas, en ocasiones glabras. Pecíolos de 7-25 mm de largo, escasamente pubescentes con tricomas simples.

Flores en inflorescencias con (3) 6-12 (20) flores, creciendo sobre el tallo generalmente sin formar un braquiblasto, en raras ocasiones presente. Pedicelos de 11-25 mm de largo, pubescentes con tricomas simples.

Cáliz de 3-4 mm de alto, trunco, con poco tejido remante de la antesis recto, papiráceo, de color verde al secar, casi siempre sin apéndices, rara vez mostrando 5 reducidos, nunca reflexo. Escasamente pubescente con tricomas simples, diminutos y con agrupaciones de tricomas diminutos con apariencia granulada, a veces glabro.

Corola delgada, papirácea de color blanca o lila, nunca morado-vino intenso, de 7-13 mm de largo, estrellada, con cinco lóbulos profundamente divididos. Pubescente con tricomas simples.

Estambres cinco, iguales, conniventes. Anteras amarillas, de (5) 6 (8) mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 6-12 mm largo, exerto, claviforme.

Fruto una baya, esférica, roja en la madurez, de 5-10 mm. Semillas numerosas, cuneadas, no comprimidas.

Distribución. Belice, Colombia, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Surinam.

Ejemplares examinados

Belice. **El Cayo**, C.L. Lundell 6438 (US). **Santa Ana**, A.K. Monro y P. Guard Onan 3473 (MO). **Stann Creek**, P. H. Gentle 8381 (MEXU). **Toledo**, A.K. Monro y S. Cafferty 2697 (MEXU, MO), D.L. Holland y Benino Kid 84 (MO), G. Davidse 36046 (MO).

Colombia. **Chocó**, A. Juncosa 669 (MO). **Frontino**, R. Callejas, J.C. Betancur, A.L. Arbeláez, I.D. Castaño 6649 (MO).

Costa Rica. **Alajuela**, T. B. Croat 68106 (MO). **Coyol**, M.A. Carleton 547, 554 (US). **Heredia**, H. Hoyle 1 (MO), R. Aguilar 8060 (MO). **Limón**, P.J.M. Maas 7896 (MO). **San José**, E. Alfaro y A. Fonseca 1143 (MO), Gómez L.D. et al. 23231 (MO).

El Salvador. **Ahuachapán**, Berendsohn et al. 1341 (MO), J.M. Rosales 384, 567 (MEXU), 384 (MO), S. Castillo S.N. (MO). **Armenia**, José L. Linares 3580 (MEXU). **Cuscatlán**, Grupo Ecológico Cantón La Bermuda S.N. (MO). **Sonsonate**, P. C. Standley 22220 (US), S. Calderón 2214 (US).

Guatemala. **Alta Verapaz**, E. Contreras 7843 (MEXU). **Escuintla**, W.E. Harmon y J.D. Dwyer 2958 (MO).

Izabal, E. Contreras 9085 (MEXU), N.T. Marshall, J.J. Castillo y E.W. Marshall 411 (US). **Petén**, E. Contreras 2396 (MEXU), 6257 (MO).

Honduras. **Atlántida**, R. Lent 9 (US), T.G. Yuncker, J.M. Koepper y K.A. Wagner 8767 (US). **Cortés**, A. Molina R. 7328 (US). **Toledo**, P. H. Gentle 5277, 7154 (MEXU). **Yoro**, P. House y R. Zúñiga 3202 (MO).

México. **Chiapas.** **Acacoyagua**, B. Hansen y J.A. Hansen y M. Nee 1627 (US), T. B. Croat 78574 (MO).

Cacahoatán, E. Ventura y E. López 530 (US) **Escuintla**, T. B. Croat 47554 (MO). **Motozintla**, C.A. Pappus 7320 (US). **Ocosingo**, D. Álvarez 1403 (MEXU), E. Cabrera 6217 (MEXU), E. Martínez S. 7013 (MEXU), G.

Aguilar M. 802, 940 (MEXU), *G. Domínguez V. 132, 175* (US), *J. Calónico Soto 24652* (MEXU), *J. Meave 2215* (MEXU). **Palenque**, *T. Wendt, E.J. Lott y J. García P. 2291* (MEXU). **Tapachula**, *W. Nelson 3846* (US). **Unión de Juárez**, *E. Ventura y E. López 4402* (MEXU). **Yajalón**, *A. Méndez Ton 6555, 6803* (MEXU). **Colima**, *E. Lott 830* (MEXU). **Nayarit. San Blas**, *R. McVaugh 18788* (US). **Xalisco**, *J. A. Yáñez Ledesma 138* (MEXU). **Oaxaca. Huajapan**, *C.V. Morton y E. Makrinius 2655* (US). **Pochutla**, *E. Makrinius 758* (US), *R. Cedillo T. 2299* (MEXU), *R. Torres C. 667* (MEXU). **Santa María Chimalapa**, *H. Hernandez G. 26, 251* (MEXU). **Tabasco. Tacotalpa**, *E. López H. 257* (MEXU). **Tenosique**, *E. Matuda 3449* (US). **Veracruz. Catemaco**, *L. Wolfgang Boege 3192* (MEXU). **Hidalgotitlán**, *B. Dorantes 2834, 2969* (MEXU), *B. Vásquez 393* (MEXU), *J. Dorantes et al. 4017* (MEXU). **Jesús Carranza**, *W. Márquez R. 256* (MEXU). **Las Choapas**, *A. Gómez-Pompa y L. Nevling 1530* (MEXU). **San Andrés Tuxtla**, *D. H. Lorence 3486* (MEXU), *G. L. Webster y W. Scott Armbruster 20912* (MEXU), *G. Martínez C. 1706* (MEXU), *G. Ibarra Manríquez 636, 840, 1771, 3517* (MEXU), *T.P. Ramamoorthy 3721* (MEXU). **Tlaltetela**, *F. Ventura A. 18014* (MEXU). **Nicaragua. Chinandega**, *J.C. Sandino 1382* (MEXU), *R. Rueda, J. Masis, D. Paguaga y N. Toval 16023* (MO). **Granada**, *C.F. Baker 684* (US), *J. C. Sandino, H. Quant y J. Sáenz 2900* (MEXU). **Matagalpa**, *R. Rueda y O. Caballero 14145* (MO). **Nueva Segovia**, *D. Paguaga 158* (MO). **Zelaya**, *J. C. Sandino 3343* (MEXU).

Panamá. Bocas del Toro, *A.K. Monro y S. Cafferty 4820* (MO), *H. Von Wedel 959* (US), *T.B. Croat y G. Zhu 76460* (MO), *V.C. Dunlap 243* (US), *W.G. D'Arcy 11226* (MO). **Chiriquí**, *M. Sousa Peña 534* (MEXU), *W.G. D'Arcy, H.W. Churchill y C. Todzia 15987* (MEXU), *W.G. y J.J. D'Arcy 6608* (US). **Coclé**, *J. E. Ebinger 962* (US), *P.H. Allen 1209* (US). **Colón**, *H. Pittier 228, 4208* (US), *M. Huft y S. Knapp 1622* (MEXU). **Darién**, *J.F. McDonagh, B.A. Lewis, N.J. Gumpel y A.J. Plumtre 618* (US), *R. L. Hartman 12029* (MEXU), *R.S. Williams 818* (US), *V.C. Dunlap 574* (US). **Panamá**, *M. Huft y T. Jacobs 2008* (MEXU), *S. Knapp y J. Mallet 5128* (MEXU).

***Lycianthes hypoleuca* Standl.** Tropical Woods 9: 12. 1927.

≡ *Solanum hypoleucum* (Standl.) C.V. Morton Contributions from the University of Michigan Herbarium 9: 27. 1940

TIPO: BELICE: Orange Walk, *Winzerling H. W. V-14*, 1926 (HOLOTIPO: US! Barcode 00027883, ISOTIPOS: F! Barcode V0072913F).

Se reconoce por su tallo leñoso no colapsado al secarse, hojas pubescentes en el haz y tomentosas en el envés con tricomas estrellados blancos. Cáliz con costillas engrosadas. Flor campanulada, escasamente pubescente por fuera con tricomas simples y estrellados.

Arbusto escandente.

Tallos cilíndricos, al secar no colapsados, con estrías y de color pardo obscuro. Pubescente con tricomas estrellados, glabrescente con la edad.

Hojas geminadas, alternas, papiráceas, secando de forma lisa y opaca. La hoja principal con lámina elíptica-ovada de 20-140 mm de largo y 7-60 mm de ancho. Hoja geminada igual a la principal solo de menor tamaño, de 10-70 mm de largo y 5-30 mm de ancho. Base atenuada, ápice agudo o cortamente acuminado y margen entero. Pubescente o escasamente pubescentes por el haz con tricomas estrellados transparentes, tomentosa por el envés con tricomas estrellados blancos. Peciolos de 4-20 mm, pubescentes con tricomas estrellados.

Flores en inflorescencias con 1-3 (5) flores a la vez, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto.

Pedicelos de 14-27 mm de largo, pubescentes con tricomas estrellados.

Cáliz de 2-4 mm de alto, trunco con tejido remanente de la antesis formando lóbulos reducidos, papiráceo, verde, con costillas más oscuras ligeramente engrosadas, sin apéndices de ningún tipo, nunca reflexo.

Pubescente con tricomas estrellados.

Corola papirácea, de color blanco, de 6-10 mm de largo, con cinco lóbulos unidos por una membrana que da la apariencia de campanulada, esta membrana se dobla o se rompe fácilmente. Pubescente de la mitad de los lóbulos hacia arriba, con tricomas simples y estrellados.

Estambres cinco, iguales, conniventes en la base. Anteras amarillas, de 3-4 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 6-9 mm largo, exerto, capitado.

Fruto una baya, esférica, roja en la madurez, de 5-11 mm. Semillas numerosas, oblatas, comprimidas.

Distribución. Belice, Honduras y México.

Ejemplares examinados

Belice. **Cayo**, *Al Gentry 7969* (MEXU), *Percy H. Gentle 8776* (MEXU). **Orange Walk**, *J. Chavelas ES-5505* (MEXU). **Stann Creek**, *Percy H. Gentle 9196* (MEXU).

México. Campeche. **Calakmul**, *Demetrio Álvarez 5138* (MEXU), *E. Martínez S. 30840* (MEXU). **Chiapas.**

Margaritas, *Alonso Méndez 9067* (MEXU). **Ocosingo**, *E. Martínez S. 35716, 35859* (MEXU), *G. Aguilar M. 1221, 5306, 6910, 7166, 7521, 7762* (MEXU), *Edgar Cabrera 5689* (MEXU). **Quintana Roo.** **Othón P.**

Blanco. *Edgar Cabrera C. 5568* (MEXU), *O. Tellez 2142* (MEXU),

Lycianthes manantlanensis Novon 12(2): 245–248, f. 1. 2002.

TIPO: MEXICO: Jalisco, Mpio. Cuautitlán de García Barragán, Majada de las Avellanas, 3-4 km al NNW de El Durazno, 800-1000 m, R. Cuevas, E. Sánchez y F. J. Santana 5009, 6 Nov 1995 (Holotipo IBUG, isotipo ENCB, MEXU, MO, WIS, ZEA) No se revisaron porque el autor aun no deposita el material en los herbarios.

Se reconoce por sus hojas no geminadas, coriáceas, glabras y brillosas. Cáliz sin apéndices, con margen ondulado. Flor campanulada, con anteras desiguales y fruto verde en la madurez.

Arbusto erecto de 1-6 metros.

Tallos cilíndricos, al secar no colapsados, con estrías y de color pardo claro o blanco. Glabros.

Hojas geminadas, alternas, coriáceas, secando de forma lisa y brillante. La hoja principal con lámina elíptica-ovada, de 20-125 mm de largo y 18-56 mm de ancho. Hoja geminada igual a la principal solo de menor tamaño, de 10-85 mm de largo y 5-25 mm de ancho. Base cuneada, ápice agudo o corto acuminado, margen entero, glabras. Pecíolos de 4-15 mm, glabros.

Flores en inflorescencias con 3-5 flores a la vez, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto. Pedicelos de 15-30 mm de largo, delgados, glabros.

Cáliz de 2-3 mm de alto, trunco con tejido remanente de la antesis repando, papiráceo, de color verde, sin apéndices o presentando cinco reducidos como protuberancias, no unidas ni reflexas. Glabro, raramente con algunos tricomas simples.

Corola papirácea, de color blanca, de 8-11 mm de largo, con cinco lóbulos unidos por una membrana que llega a la mitad del lóbulo, dando la apariencia de campanulada. Pubescente solo en puntas y margen con tricomas simples.

Estambres cinco, con un filamento más largo, adnados. Anteras amarillas, de 2-3 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 6-8 mm largo, exerto, claviforme.

Fruto una baya, esférica, verde en la madurez, de 3-5 mm de largo. Semillas no más de 30, elípticas, comprimidas.

Distribución. México.

Ejemplares examinados

México. Chiapas. Acacoyagua, Angelita López Cruz 364 (MO). **El Triunfo**, M. Heath y A. Long 349 (MEXU). **Michoacán. Coalcomán**, H. von Türckheim. et al. 15942 (US). **Oaxaca. San Miguel Chimalapa**, Salomón Maya J. 811 (MO), 2702 (MEXU).

***Lycianthes maxonii* Standl.** Journal of the Washington Academy of Sciences 17(1): 14. 1927

TIPO: PANAMA: Gatun Lake, Isla Barro Colorado, Maxon W. R. 6808, 06 Jun 1923 (US Barcode 00027889!)

Se reconoce por sus hojas acuminadas abruptamente, de color verde oscuro y opaco. Pedicelos largos de 2-3 cm y ligeramente arqueados. Fruto ovado, rojo en la madurez, con 8-15 semillas de 4 mm de largo, con volumen, no planas.

Arbusto erecto, de 60 cm a 4 m de alto.

Tallos cilíndricos, al secar no colapsados o solo en ramas más jóvenes, de color pardo amarillento. Pubescente con tricomas simples pequeños, dando la apariencia de terciopelo, glabrescentes con la edad.

Hojas solitarias, raro geminada, alternas, ligeramente coriáceas, secando de forma lisa y opaca. Lámina obovada-rómbica, de 50-200 mm largo y 15-60 mm de ancho. Lámina geminada igual a la principal solo de menor tamaño, de 15-55 mm de largo y 13-25 mm de ancho. Base atenuada, ápice acuminado o largo acuminado, margen entero, en ocasiones ligeramente crenado. Glabras, a veces con algunos tricomas simples en la vena media por el envés. Pecíolos de 2-8 mm, escasamente pubescentes con tricomas simples.

Flores en inflorescencias con 1-3 flores, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto. Pedicelos de 10-20 mm de largo, engrosados y arqueados en fruto, glabros o con algunos tricomas simples cerca de la base.

Cáliz de 1-3 mm de alto, trunco con tejido remanente de la antesis repando, en ocasiones formando lóbulos reducidos, ligeramente carnoso, verde amarillento, con las costillas oscuras, engrosadas y rara vez con cinco apéndices reducidos como protuberancias, éstas nunca unidas ni reflexas. Escasamente pubescente con tricomas simples en botón, glabro en flor.

Corola papirácea, de color blanco, lila o morado-vino sin ser oscuro, de 5-11 mm de largo, estrellada, con cinco lóbulos profundamente divididos. Pubescente con tricomas simples en el margen y puntas de los lóbulos.

Estambres cinco, iguales, conniventes. Anteras amarillas, de 3-5 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta.

Estilo de 4-7 mm largo, exerto, claviforme.

Fruto una baya, ovada, roja en la madurez, de 5-10 mm de largo y 4-5 mm de ancho. Semillas 10 ó menos, obladas, irregulares, no comprimidas.

Distribución. Colombia, Ecuador, Nicaragua y Panamá.

Ejemplares examinados

Colombia. Chocó. Riosucio, *H. León 218, 494, 1.730* (MO). **Meta, Pablo Stevenson 454** (MO).

Ecuador. Napo, *Boyce A. Drummond 7332* (MO).

Nicaragua. Matagalpa, Río Blanco, *R. Rueda y O. Caballero 14298* (MO). **Jinotega. Cua Bocay, I.**

Coronado, M. Barrios, G. Pérez y F. Moncada 2251 (MO). **Río San Juan. Pedro P. Moreno 23155** (MO),

Ricardo Rueda, Indiana Coronado, Oscar Aráuz y Franklin Flores 5118 (MO),

Zelaya, A. Grijalva y P.P. Moreno 1133 (MO), *D. Neill 4346* (MO), *F. Ortiz 363* (MEXU), *1941* (MO), *J. C.*

Sandino 4535 (MO).

Panamá. Bocas del Toro, A.K. Monro y S. Cafferty 5054 (MO). **Colón, B. Hammel 4455** (MEXU), *K. J.*

Sytsma 1556, 2055 (MEXU), *1122* (MO), *K. Sytsma, L. Andersson y R. Dressler 4264* (MEXU), *M. Nee 7177*

(MO). **Panamá, G. de Nevers y D. Hews 3623** (MO). **Zona del Canal, W.G. D'Arcy 3939** (MEXU), *5507*

(MO), *E. L. Tyson y K. Blum 3942* (MO), *P. C. Standley 41088, 41145* (US), *R. J. Schmalzel 599* (MO),

Shattuck 277 (US), *T. B. Croat 6489* (MO).

***Lycianthes nitida* Bitter**, *Abh. Naturwiss. Vereine Bremen 24*(2): 501, 1919.

SINTIPO: Von Tuerckheim II.59, Guatemala: Alta Verapaz: Cubilquitz, 350 m (B, M; IST: NY, US!

Barcode 00027489, WIS)

SINTIPO: Donnell Smith 7637, Guatemala: Alta Verapaz: Cubilquitz, 350 m (B, M)

=*Solanum calochromum* S.F. Blake *Contributions from the United States National Herbarium 24*(1): 21. 1922.

TIPO: Blake 7370; 12 May 1919; Honduras: Copán: trail from Hacienda El Limón to El PAraíso (US).

En la publicación original, Bitter (1919) citó dos ejemplares para describir la especie. No se aclaró cuál de ellos es el tipo, por lo que se requiere de un trabajo de lectotificación más adelante.

Se reconoce por sus hojas claramente geminadas, lisas, coriáceas y brillosas. Cáliz sin apéndices, con algunos tricomas blancos y anteras con poros claramente visibles en las puntas, formando un cono suelto.

Arbusto escandente, a veces también erecto, de 1-5m.

Tallos cilíndricos, no colapsados, de color marrón al secar, glabros.

Hojas claramente geminadas, alternas, coriáceas, secando de forma lisa y lustrosa. La hoja principal con lámina elíptica-lanceolada de 100-170 mm de largo y 25-45 mm de ancho, a veces llegando hasta los 240 mm de largo y 70mm de ancho, base atenuada, ápice acuminado, margen entero, glabras. Hoja geminada con lámina obtusa de 18-65 mm de largo y 10-50 mm de ancho, base atenuada, ápice agudo, margen entero, glabras.

Pecíolos de 5-25 mm, a veces con algunos tricomas simples, a menudo de color marrón oscuro al secar.

Flores en inflorescencias con (3) 6 (21) flores, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto bien definido.

Pedicelos de 20-25 mm de largo, glabros, a menudo de color marrón oscuro al secar.

Cáliz de 3 mm de alto, trunco con escasamente tejido remanente de la antesis recto, papiráceo, de color verde al secar, a veces pardo, sin mostrar apéndices de ningún tipo y nunca reflexo. Glabro.

Corola delgada, papirácea, de color lila en tonalidades claras y más oscuras sin llegar a un morado-vino intenso, de 5-6 mm de largo en ocasiones hasta 9 mm, estrellada con cinco lóbulos profundamente divididos.

Glabra, solo presentando algunos tricomas simples en las puntas de los lóbulos.

Estambres cinco, iguales, conniventes. Anteras amarillas, de 5-7 mm de largo, abriendo por un poro apical, no bifurcadas en la punta ni fusionadas con la teca adyacente.

Estilo de 8 mm largo, exerto, capitado.

Fruto una baya, esférica, roja en la madurez, de 3-6 mm. Semillas numerosas, cuneadas, comprimidas.

Distribución. Belice, Costa Rica, Guatemala, Guyana, Honduras, México y Nicaragua.

Ejemplares examinados

Belice. Cayo, *M. Peña, A. Monro, S. Cafferty, M. Short y A. How 1043 (MO). Toledo, Bruce K. Holst 5923 (MO).*

Costa Rica. Alajuela, *William Haber 11859 (MO).*

Belice. Stann Creek, *Percy H. Gentle 2942 (US), 8203 (MO)*

Guatemala. Alta Verapaz, *Leg. H. von Tuerckheim 7637 (US). Izabal, Elias Contreras 100046 (MO), Julian A. Steyermark 39457 (US).*

Guyana. Upper Demerara-Berbice, *Chanderbali A. Y D. Gopaul 99 (US).*

Honduras. Atlántida, *Paul C. Standley 54203, 56748, 56887 (US), T.G. Yuncker, J.M. Koepper y K.A. Wagner 8684 (US). Cortés, Antonio Molina R. 6781 (US). Yoro, Gerrit Davidse, Ramón Zúniga y Paul R. House 34531 (MO).*

México. Chiapas, *Ocosingo, D.E. Breedlove 50886 (MO). Veracruz. Catemaco, J.H. Beaman 5827 (MEXU), 6101 (MO). Jesús Carranza, Mario Vázquez T. 2626 (MEXU). Minatitlán, Tom Wendt, A. Villalobos, I. Navarrete 264 (MEXU), 3393 (MEXU, MO). San Andrés Tuxtla, A. Gentry y E. Lott 32426 (MO), G.*

Martínez C. 3006 (MEXU), *G. Ibarra Manriquez 844* (MO), *J.I. Calzada 321* (MEXU), *M. Sousa Peña 593* (MEXU), *R. Hernández M. y Y. Vázquez de Hernández 558* (MEXU), *S. Sinaca Colín 53* (MEXU, WIS), *T.P. Ramamoorthy 3479* (MEXU).

Nicaragua. **Jinotega**, *I. Coronado, M. Barrios, G. Pérez, y F. Moncada 2468, 2879* (MO). **Matagalpa**, *R. Rueda y O. Caballero 14160* (MO). **Zelaya**, *Ricardo Rueda, Indiana Coronado y Franklin Flores 10547* (MO).

Lycianthes sanctaeclarae (Greenm.) D'Arcy Annals of the Missouri Botanical Garden 63(2): 364. 1976.

≡ *Solanum sanctaeclarae* Greenm. Botanical Gazette 37(4): 211–212. 1904.

TIPO: COSTARICA: La Emilia, Llanuras de Santa Clara, 250 m, Abril 1896, *Smith J.D. 6783* (HOLOTIPO: US! Barcode 00027786, ISOTIPO: K! Barcode K000585754).

Se reconoce por sus tallos leñosos no colapsados al secarse. Cáliz sin apéndices, coriáceo, margen formando lóbulos, pubescente con tricomas dendríticos. Anteras adnadas formando un cono fuertemente unido con un poro introrso de 1/3 del largo de la misma. Fruto amarillo naranja en la madurez

Arbusto escandente, a veces también erecto de 1.5-6 m.

Tallos cilíndricos, no colapsados y al secar de color blanquecino o marrón claro, pubescente con tricomas dendríticos a menudo glabrescente con la edad.

Hojas geminadas, alternas, coriáceas, secando de forma lisa y lustrosa. La hoja principal con lámina elíptica de 100-260 mm largo y 40-140 mm de ancho. Hoja geminada con lámina obtusa de 20-120 mm de largo y 15-60 mm de ancho. Base cuneada, ápice acuminado o corto acuminado y margen entero. Escasamente pubescentes en el haz, generalmente solo en la vena media y pubescentes por el envés con tricomas dendríticos. Corto pecioladas de 5-10 mm, en algunas ocasiones hasta de 20 mm de largo, escasamente pubescentes con tricomas dendríticos, de color marrón oscuro al secar.

Flores en inflorescencias con 2-4 flores a la vez, creciendo sobre el tallo formando un braquiblasto muy corto. Pedicelos de 10-16 mm de largo, gruesos, escasamente pubescentes con tricomas dendríticos, de color marrón oscuro al secar.

Cáliz de 6-11 mm de alto, trunco con abundante tejido remante de la antesis formando lóbulos, coriáceo, de color marrón oscuro al secar, sin apéndices de ningún tipo, pubescente con tricomas dendríticos.

Corola gruesa, carnosa de color morado-vino intenso por dentro, a veces verde por fuera, de 7-10 mm de largo, con cinco lóbulos unidos por una membrana que rompe en la anthesis dando la apariencia de estrellada,

Pubescente con tricomas simples en los lóbulos y en las puntas.

Estambres cinco, iguales, connados. Anteras amarillas, de 9 mm de largo, abriendo por un poro grande intorso, bifurcadas en la punta y fusionadas con la teca adyacente.

Estilo de 12 mm largo, exerto, capitado.

Fruto una baya, esférica, amarillo-naranja en la madurez, de 5-12 mm. Semillas numerosas, cuneadas, comprimidas.

Distribución. Costa Rica, Nicaragua y Panamá.

Ejemplares examinados

Costa Rica. **Alajuela**, *W. A. Haber y E. Bello C. 1748* (MEXU). **Cartago**, *R.K. Godfrey 66244* (MO), *R. Liesner 14335* (MEXU). **Heredia**, *D. Solano 112* (MO), *M. H. Grayum y B. Jacobs 3532* (NYBG). *M. Sousa Peña 631* (MEXU), *R.L. Wilbur 70423* (MO). **Limón**, *G. Herrera 7776* (MEXU), *R. Robles 1960* (MEXU), *W. Douglas Stevens 24208* (MEXU). **San José**, *A. Estrada 1829* (MEXU). **Turrialba**, *W.A. Haber T7A* (MEXU). **Nicaragua.** **Río San Juan**, *N. Toval y F. Guido 0016* (MO), *R. Rueda, B. Hernández y E. Palma 1754* (MO). **Panamá.** **Coclé**, *J.P. Folsom 1287* (MEXU). **Colón**, *B. Araúz 1923* (MO), *G. McPherson 20652* (MO). *S. Mori 6473* (MO), *S. Moro 5215* (MO). **Panamá**, *K. J. Sytsma 1042* (MO), *W. D'Arcy 10627* (US). **San Blas**, *G. McPherson 12386* (MEXU, MO), *11285* (MO).

Lycianthes synanthera (Sendtn.) Bitter, Abh. Naturwiss. Vereine Bremen 24(2): 501, 1919.

≡*Solanum synantherum* Sendtn. Flora 29(13): 194 [as 178]. 1846

TIPO: GUATEMALA, monte Aquacate, *Friedrichsthal, 1292*, 1842 (HOLOTIPO: W Photo Neg Number 33133).

=*Lycianthes chiriquiensis* Standl. Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 22: 100–101. 1940.

Tipo Davidson 623; 12 May 1938; Panama: Chiriquí: Boquete, 1140 m (F! Barcode V0072903F; IT: MO, US).

Se reconoce por sus hojas, rugosas al secarse, coriáceas y opacas. Cáliz sin apéndices, coriáceo, sin formar lóbulos, glabro. Anteras adnadas, formando un cono fuertemente unido, con un poro introrso de 1/3 del largo de las mismas.

Arbusto escandente.

Tallos cilíndricos, no colapsados cuando secos, de color blanquecino al secar, generalmente glabros, a veces tallos jóvenes pubescentes, glabrescentes con el tiempo, tricomas simples y/o dendríticos.

Hojas geminadas, raro solitarias, alternas, ligeramente coriáceas y al secar de apariencia arrugada. Hoja principal con lámina elíptica, de 40-220 mm de largo, 20-80 mm de ancho. Hoja geminada igual en forma a la principal, rara vez ovadas, de 20-83 mm de largo y de 10-50 mm de ancho. Base cuneada, ápice acuminado, margen entero. Glabras, pero con algunos tricomas dendríticos en la vena media. Pecíolos de 7-20 mm, glabros, a menudo de color marrón oscuro al secar.

Flores en inflorescencias con (1)2-6 (10) flores a la vez, todas creciendo sobre braquiblasto como eje principal. Pedicelos de 10-15 mm de largo, glabros.

Cáliz de 3-5 mm de alto, trunco con tejido remanente de la antesis recto y reducido, coriáceo, de color marrón oscuro al secar, sin costillas, rara vez con apéndices reducidos formando cinco protuberancias, nunca unidos ni reflexos.

Corola gruesa, carnosa de color morado-vino intenso por dentro, a veces verde por fuera, de (6) 8 (11) mm de largo, estrellada, con cinco lóbulos profundamente divididos. Glabra solo presentando algunos tricomas simples en las puntas de los lóbulos.

Estambres cinco, iguales, connadas. Anteras moradas, de 5-6 mm de largo, abriendo por un poro grande, introrso, bifurcadas en la punta y fusionadas con la teca adyacente.

Estilo de 8 mm largo, exerto, claviforme.

Fruto una baya esférica, amarillo-naranja en la madurez, de 8-5 mm de diámetro. Semillas numerosas, cuneadas, comprimidas.

Distribución. Costa Rica, Ecuador, Guatemala y Panamá.

Ejemplares examinados

Costa Rica. **Limón,** *Ángela Mora 113* (MO). **San José,** *P. Döbbeler 1455* (MEXU), *L.D. Gómez 24095* (MEXU).

Ecuador. **Cotopaxi,** *G. Harling y L. Andersson 19035* (MO). **Los Ríos,** *C.H. Dodson y A. Gentry 5797, 10077* (MO), *Walter Palacios y E. Freire 7400* (MO). **Manabí,** *Hugh H. Iltis y Michael G. Iltis E-159* (MO).

Pichincha, *Bruce Hansen 7846* (MO), *Carlos Jativa y Carl Epling 552* (US).

Guatemala. Izabal, *Julian A. Steyermark* 41657 (US).

Panamá. Bocas del Toro, *H. von Wedel* 2467 (US), *H.W. Churchill, G.Nevers y H.Stockwell* 4583 (MEXU), *Thomas B. Croat* 66807 (MEXU). **Boquete,** *Henk Van Werff y Cor Van Hardeveld* 6685 (MEXU). **Chiriquí,** *Henk van der Werff y Cor van Hardeveld* 6788 (MEXU). **Coclé,** *J.P. Folsom y R. Robinson* 2375 (MEXU), *W.G. D'Arcy, Carol Todzia y Greg de Nervers* 15827 (MEXU). **Herrera,** *Gordon McPherson* 10963 (MEXU). **Veraguas,** *R.L. Liesner* 898 (US).

Análisis cladístico

Grupo externo

En total se incluyeron 15 especies más (Tabla 2), pertenecientes a dos subgéneros, seis secciones y nueve series. El subgénero *Cypellocalyx* no fue incluido por falta de material y el subgénero monotípico *Syngenesis* ya está considerado en las especies potenciales con *L. anomala* al ser propuesto como sinónimo de *L. escuintlensis* y *L. synanthera*.

Codificación de caracteres morfológicos

Se capturó información de 300 ejemplares revisados en una base de datos diseñada ex profeso en Acces, con los campos mencionados en el método. En total se codificaron 64 caracteres potencialmente informativos (ver lista y discusión abajo) para 28 taxones, de los cuales 28 son vegetativos, 23 florales, dos de fruto y 11 de semillas. De éstos, 36 son multiestado y todos ellos fueron codificados como aditivos, salvo el carácter 46, por no presentar una secuencia progresiva lógica en los colores de las anteras. La matriz de datos (Tabla 3) incluyó un total de 1792 celdas, 36 de las cuales (2%) correspondieron a valores faltantes (?), 78 celdas (4%) a valores inaplicables (-) y 36 celdas (2%) a polimorfismos parciales o totales (\$ o * respectivamente).

Con relación a las muestras acetolizadas de polen, se tomaron fotos al microscopio óptico de las especies de la sección *Synantheroides* en vista polar y ecuatorial (Fig. 1 A-F). Los granos no presentaron diferencias morfológicas significativas en tamaño, forma u ornamentación, por lo que no se tomaron fotografías de todas las especies. También se tomaron fotos al microscopio electrónico de barrido en vista polar y ecuatorial (Fig. 1 G-J). Se observó la presencia de microornamentación pero no con diferencias relevantes para la sección, por lo que no se tomaron en cuenta para este análisis. Así mismo, se tomaron 54 fotos al MEB de las semillas en vista ecuatorial, del centro de la testa, del margen y del hilo (Figs. 2-4). Se fotografiaron todas las especies, excepto *L. asarifolia*, por falta de material. Estos registros sirvieron de base para postular varios caracteres (56-63).

Tabla 3. Matriz de caracteres utilizada en el análisis cladístico. ? = Valores faltantes; - = valores inaplicables; * = polimorfismos totales; polomorfismos parciales: A = 1 y 2; B = 0 y 1; C = 1, 2 y 3; D = 2 y 3.

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
<i>C. annuum</i>	1000A00A00101B103020001101002100001001B10100002-1001A10032011312												
<i>L. lycioides</i>	10012?1220010-0-21A100B1AA00110B00A000C012000000101010-1???0-11?												
<i>L. pauciflora</i>	1110000001-1111-30001-110002-01100001-31020???0????1111032111111												
<i>L. lenta</i>	1100020030-01B00D0020-A10030-10100031-31B20200021010211032011302												
<i>L. purpusii</i>	1110020030-01100D0020-B00020-101000D0-200202000B1110210031111211												
<i>L. tricolor</i>	1000200200101B103020011002002101002001300202000B1110212032010102												
<i>L. arrazolensis</i>	1000D00D0010111030200121020021010020013002020002111020-032110112												
<i>L. surotatensis</i>	1001201200001110312000A13000110002000030010100011010211032011202												
<i>L. sideroxyloides</i>	0110030031-01100D0031-210031-10100031-31010311011000211031111112												
<i>L. profunderugosa</i>	1110200200101100103000000300211110300121B20200001010?0-032011302												
<i>L. ciliolata</i>	0000200100001101302000000200210000200031B2000001101131210110-210												
<i>L. pringlei</i>	1001001000-0101031000-102000-10201000-3-120100021011210102011102												
<i>L. asarifolia</i>	0100100100B010013020000001000110002001D10200000010002????????????												
<i>L. quichensis</i>	100010020000101010200010010011010020013112020012110021200210-112												
<i>L. amatitlanensis</i>	1000200200100-10303001110D0021010020012000020101100020-002011303												
<i>L. biflora</i>	10002002000010B0102000110201111000200021B0000002100020-002011202												
<i>L. anomala</i>	1110010010-0110120000-100010-21110010-1-221000000201111032111011												
<i>L. ceratocalycia</i>	001020010001110-30200111020022110010003-1002010111002????????????												
<i>L. connata</i>	0000200100101110001001100000-20010000-30020000021110112032011102												
<i>L. geminiflora</i>	000020020010111000300111020021000020010-00020101110021112010-113												
<i>L. gongyloides</i>	1000200100101010302001100000-2111010002-02000?01110011203100-102												
<i>L. heteroclita</i>	000020010010111010200120010021000010010-B0020101110020-0121100012												
<i>L. hypoleuca</i>	1100000002-0110010002-110003-10100002-0-020110011100211032111011												
<i>L. maxonii</i>	101000010011120-1020011101002200001001B-B00101011201211132011302												
<i>L. manantlanensis</i>	1020000000-0110020000-110000-1000010010-010101011110010032010102												
<i>L. nitida</i>	1120000000-0110130000-210000-10000000-0-10000001120020-032011102												
<i>L. sanctaeclarae</i>	1120010020-0110120020-110020-01200010-0-20110000020010-032011302												
<i>L. synanthera</i>	1120010110-01100201100110010-01000010-0-20100110020010-022011302												

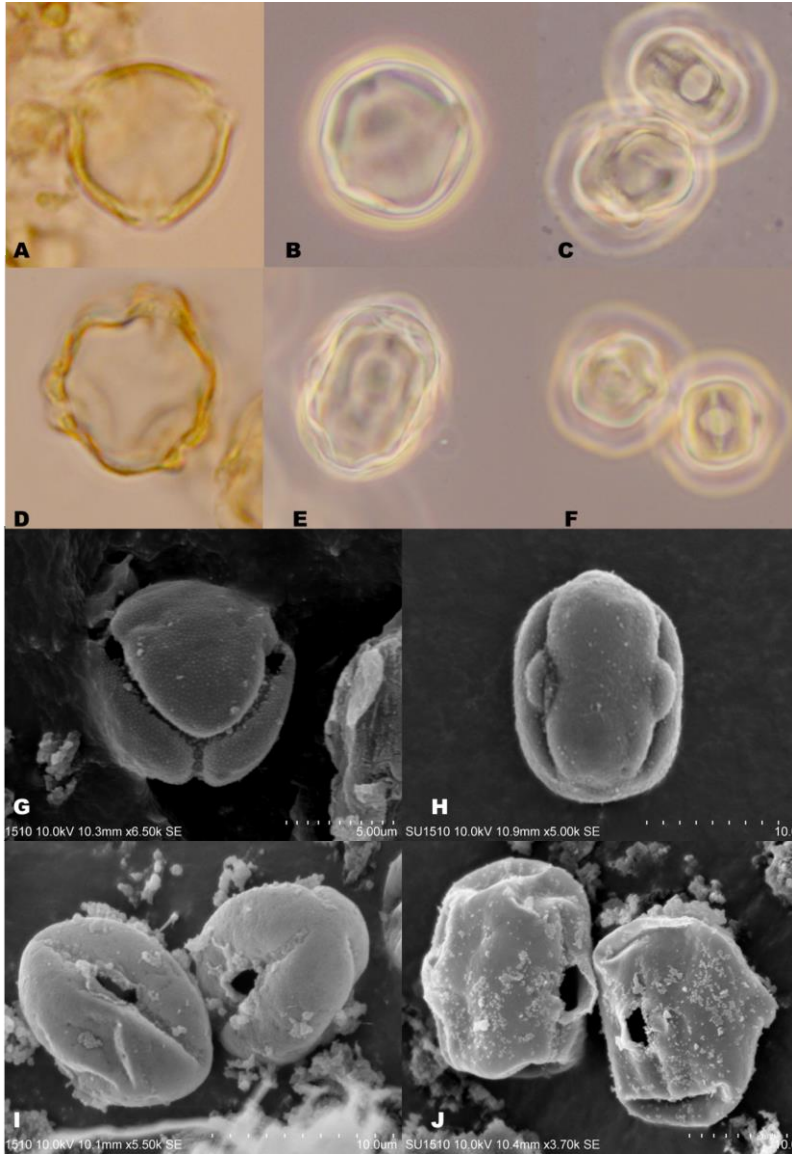


Figura 1. Granos de polen. **A)** *L. synanthera* en microscopio óptico (MO), vista polar. **B)** *L. synanthera* en MO, vista ecuatorial. **C)** *L. geminiflora* en MO, vista polar y ecuatorial. **D)** *L. heteroclita* en MO, vista polar. **E)** *L. heteroclita* en MO, vista polar. **F)** *L. nitida* en MO, vista polar y ecuatorial. **G)** *L. comata* en Microscopio electrónico de barrido (MEB), en vista polar. **H)** *L. ceratocalycia* en MEB, vista ecuatorial. **I)** *L. pringlei* en MEB, vista ecuatorial. **J)** *L. maxonii*, en vista ecuatorial.

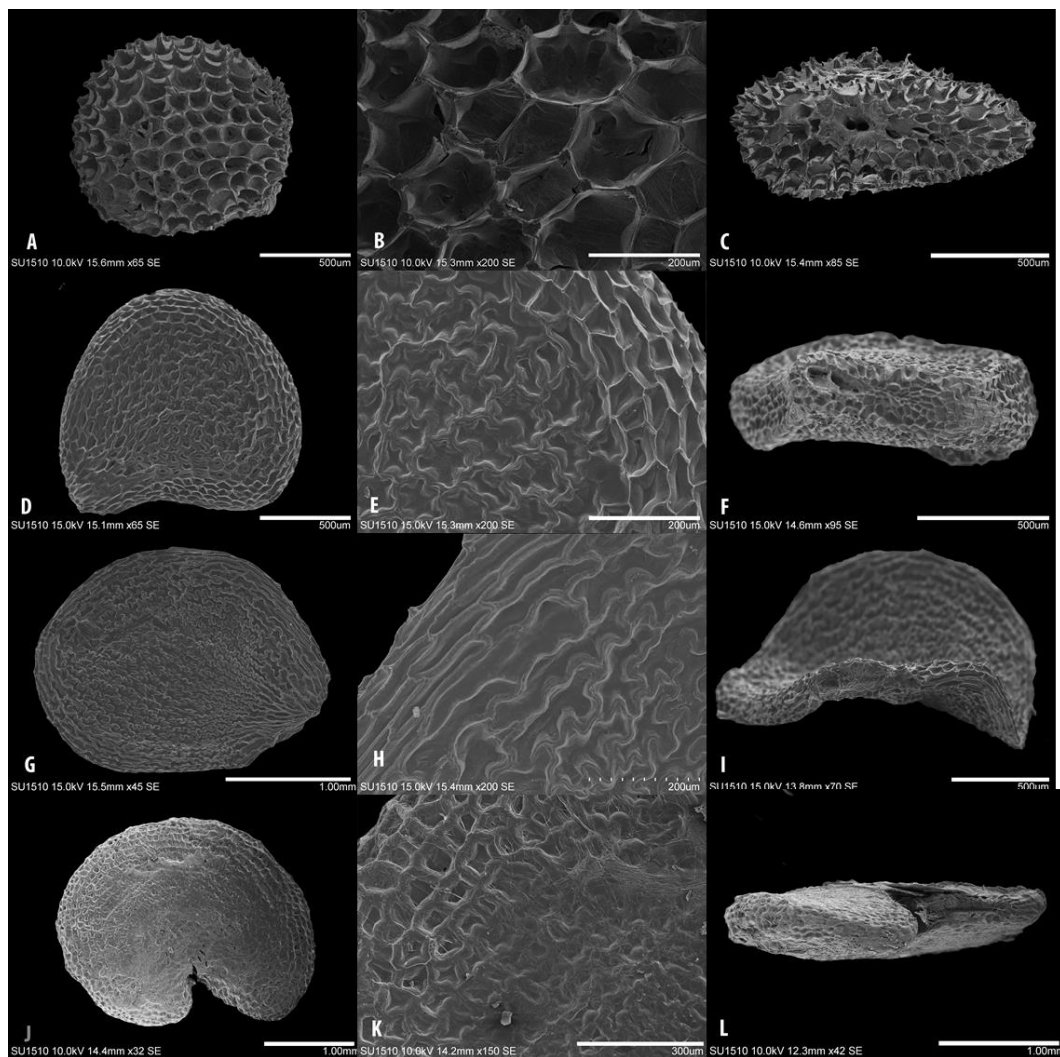


Figura 2. *L. geminiflora*, **A)** semilla oblata, **B)** células del centro poligonal, isométrica, con pared recta sin proyecciones entre las paredes, **C)** semilla no colapsada, con células de la orilla isométricas, no alargadas. *L. nitida*, **D)** semilla triangular, **E)** células del centro anguladas, poligonales alargadas, con pared en forma de Ω y con proyecciones entre las paredes, **F)** semilla plana o colapsada, con células de la orilla poligonales alargadas. *L. manantlanensis*, **G)** semilla elíptica, **H)** células del centro anguladas, poligonales alargadas, con pared en forma de Ω y con proyecciones entre las paredes, **I)** semilla plana o colapsada, con células de la orilla tetragonales, alargadas. *L. quichensis*, **J)** semilla reniforme, **K)** células del centro redondeadas, isométricas, con pared en forma de Ω y sin proyecciones entre las paredes, **L)** semilla plana o colapsada, con células de la orilla isométricas, no alargadas.

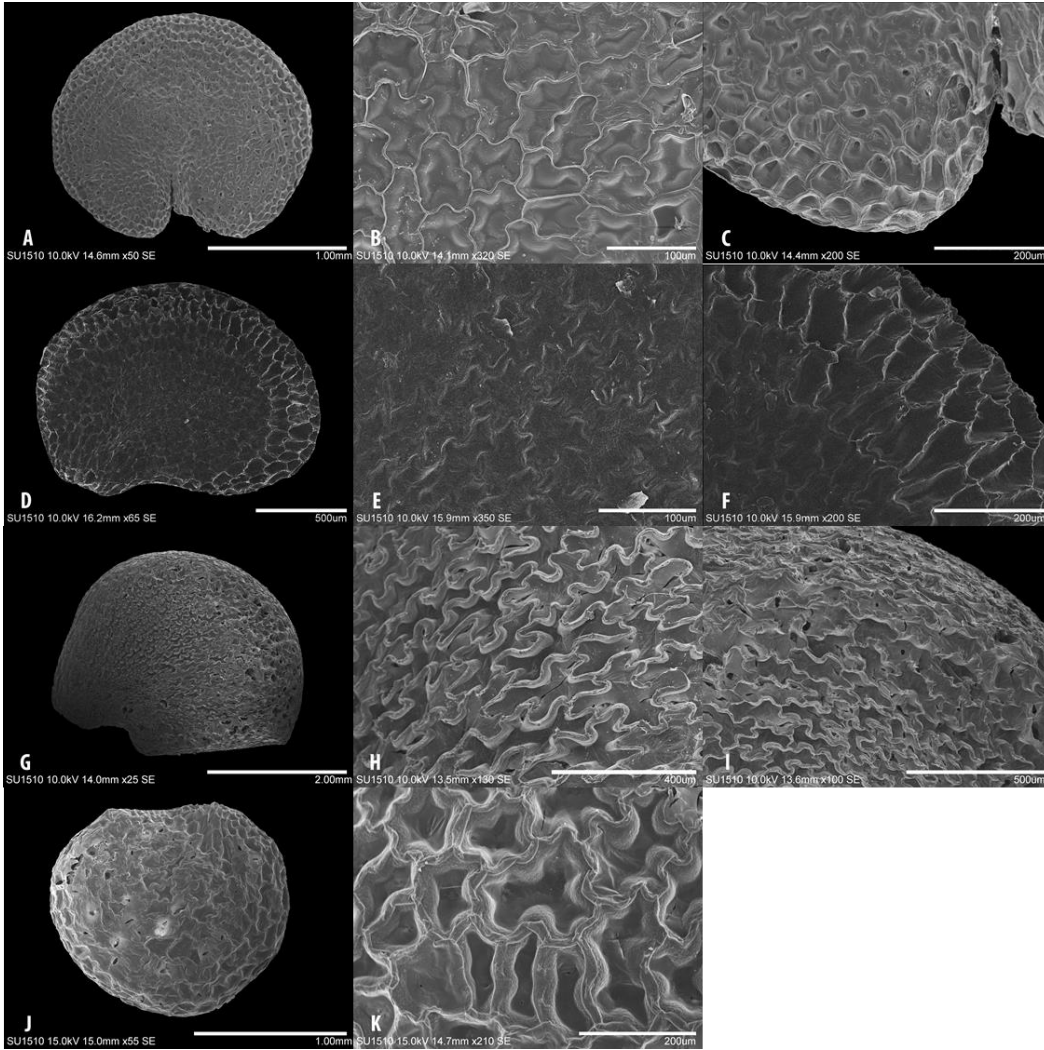


Figura 3. *L. gongylodes*, **A)** semilla reniforme, **B)** células del centro con pared en forma de S y con proyecciones entre las paredes, **C)** células del centro anguladas, poligonales, alargadas y las de la orilla redondeadas. *L. heteroclita*, **D)** semilla triangular, **E)** células del centro con pared en forma de Ω sin proyecciones entre las paredes, **F)** células del centro anguladas, tetragonales, isométricas y las de la orilla alargadas. *L. maxonii*, **G)** semilla oblada, **H)** células del centro con pared en forma de Ω con proyecciones entre las paredes, **I)** células del centro anguladas, poligonales, alargadas y las de la orilla alargadas. *L. pringlei*, **J)** semilla elíptica, con células del centro redondeadas, isométricas y células de la orilla alargadas, **K)** células del centro con pared en forma de Ω y con proyecciones entre las paredes.

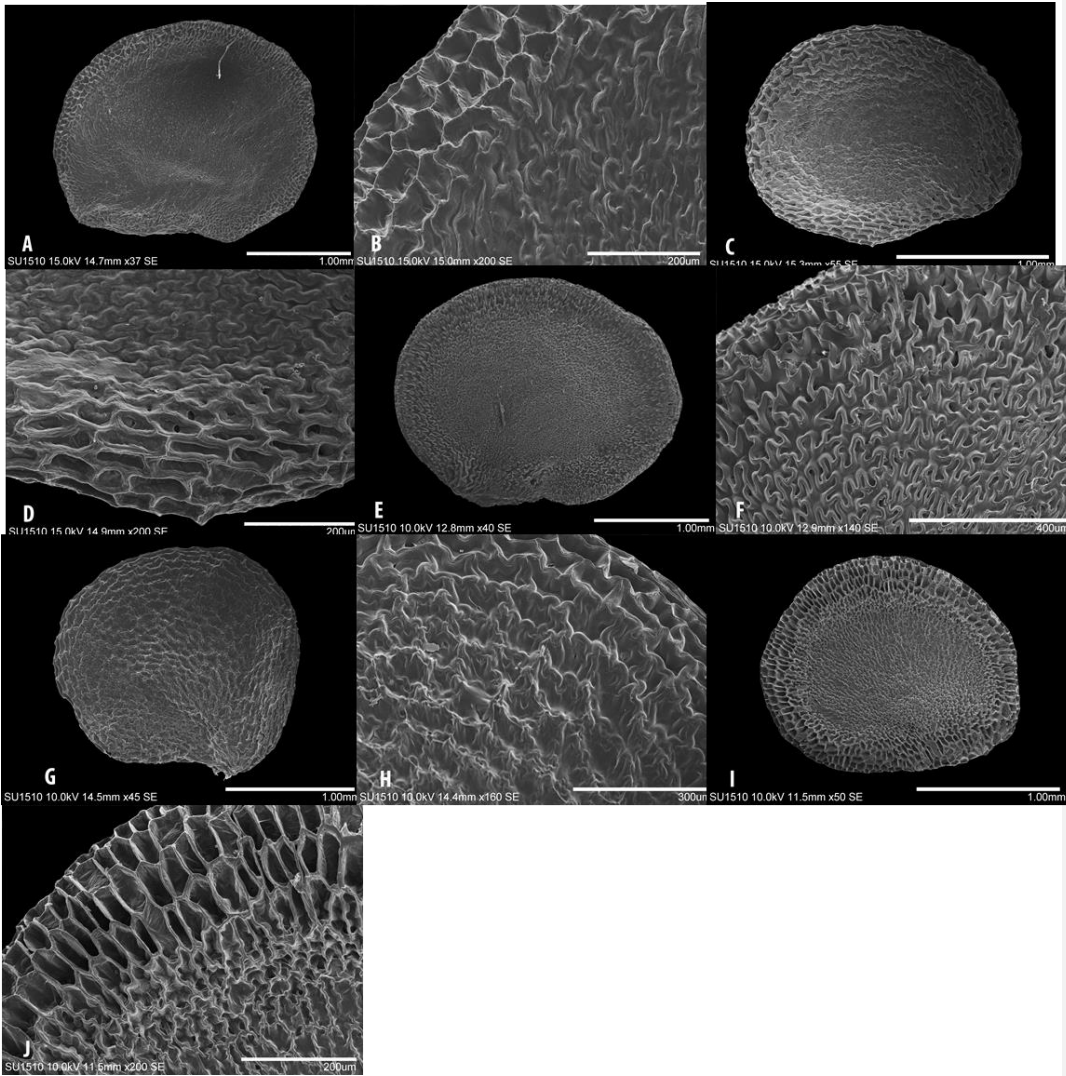


Figura 4. *L. anomala*, **A)** semilla oblada, con células con pared periclinal plana, **B)** células de la orilla poligonales, con pared en V sin proyecciones entre las paredes. *L. arrazolensis*, **C)** semilla triangular, con células con pared periclinal cóncava, **D)** células de las orilla tetragonales, con pared recta sin proyecciones entre las paredes. *L. lenta*, **E)** semilla oblata, con células con pared periclinal cóncava, **F)** células de orilla poligonales, con pared en forma de Ω y sin proyecciones entre las paredes. *L. surotatensis*, **G)** semilla oblada, con células con pared periclinal cóncava, **H)** células de orilla poligonales, con pared en forma de S y con proyecciones entre las paredes. *L. sideroxyloides*, **I)** semilla oblata con células con pared periclinal hemisféricas, **J)** células de orilla poligonales, con pared recta y sin proyecciones entre las paredes.

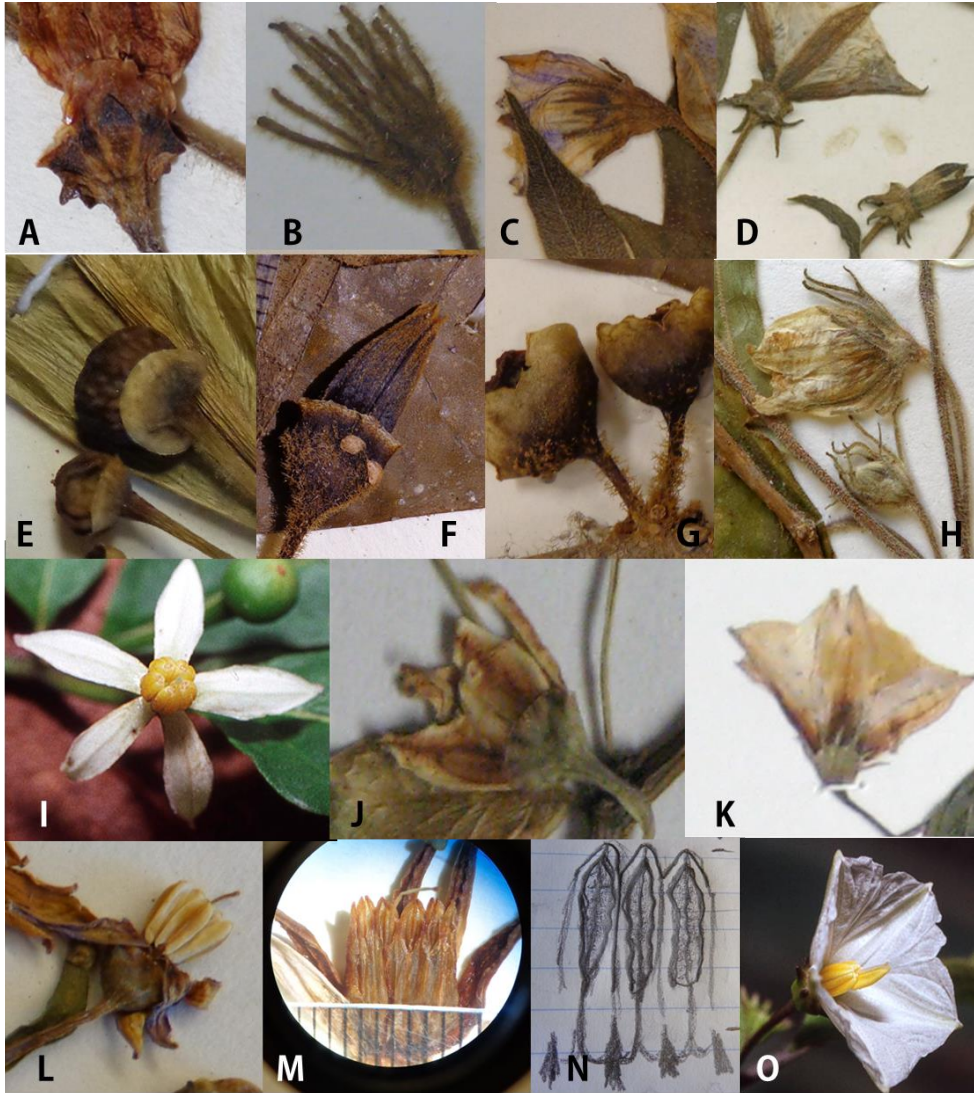


Figura 5. A) cáliz carnoso con apéndices reducidos. B) cáliz con diez apéndices, iguales en forma de cilio. C) cáliz con diez apéndices, alternos en forma de flagelo. D) cáliz carnoso, reflexo con apéndices en forma de flagelo. E) cáliz papiráceo, sin apéndices, con margen recto, no reflexo. F) cáliz coriáceo, no reflexo con margen repando. G) cáliz coriáceo, no reflexo con margen pseudolobado. H) cáliz con diez apéndices en forma de flagelo. I) corola profundamente lobada, membrana entre los lóbulos ausente. J) corola con membrana entre los lóbulos que llega a la mitad. K) corola con lóbulos unidos por una membrana de más de $\frac{1}{4}$ de largo del lóbulo. L) estambres iguales, libres. M) estambres connados y anteras bifurcadas. N) Dibujo de las anteras bifurcadas. O) estambres de diferente largo, anteras conniventes.

Lista de caracteres y estados

0. FORMA DE VIDA

Herbácea (0)

Arbustiva (1)

Las plantas del grupo pueden presentar dos formas de vida: **herbácea**, cuando tienen un ciclo de vida anual, generalmente son de baja estatura y no tienen tallos lignificados y consecuentemente se colapsan al secar; **arbustiva**, cuando son de estatura baja a media, perennes y con tallos lignificados que conservan su forma al secarse. Dentro del género las hierbas son la forma de vida más común pero en la sección *Synantheroides* la mayoría de las especies desarrolla una forma arbustiva que a veces es referida por los colectores como “arbolitos”. Estas referencias son más comunes en las especies de *L. manantlanensis*, *L. maxonii* y, en ambos casos, se han codificado como forma de vida arbustiva.

1. FORMA DE CRECIMIENTO

Erecta (0)

Escandente (1)

Cuando las plantas crecen erguidas, sin soportes adicionales, se consideran como **erectas**, mientras que aquellas plantas que no se mantienen erguidas, sino que se apoyan y se sostienen en diversos soportes (otras plantas) son consideradas como **escandentes**. La mayoría de las especies en el género son plantas erectas y dentro de la sección, las escandentes son claramente diferentes y a menudo se les llama “arbusto trepador” o incluso están reportadas como “epífitas”, sin embargo, no hay indicios de que los individuos se desarrollen por completo enrollándose sobre otras especies, por lo que aquí se consideraron como escandentes. Este carácter se puede prestar a confusión con el material de herbario, si el colector no indica la forma de crecimiento en la etiqueta, pero hay suficientes registros para poder hacer la generalización a nivel de especie.

2. TEXTURA DE LA HOJA

Papirácea (0)

Cartilaginosa (1)

Coriácea (2)

La textura de las hojas puede ser **papirácea**, cuando son delgadas como el papel, **cartilaginosa** cuando presentan una consistencia intermedia, es decir, más gruesa y recia que la papirácea, pero no tanto como la textura **coriácea** que es cuando presentan una consistencia recia aunque con cierta flexibilidad, como el cuero. Dentro del género la textura papirácea es la más común, pero en la sección *Synantheroides* varias especies, como *L. anomala*, *L. maxonii*, *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera*, presentan una textura coriácea. La textura cartilaginosa se encuentra en algunas de las especies del grupo externo, como *L. pauciflora*, *L. purpusii* y *L. profunderugosa*. Este carácter se codificó de forma aditiva al poderse postular un cambio progresivo y lógico entre sus estados.

3. PRESENCIA DE TRICOMAS GLANDULARES EN EL HAZ DE LA HOJA

Nula (0)

Pubescente (1)

Cuando la hoja tiene tricomas glandulares presenta prominencias del tejido epidérmico que tienen una estructura globosa en el ápice, aparentemente secretora. La cantidad de estos tricomas en el haz de la hoja es variable, puede ser **nula**, cuando éste carece de indumento glandular, lo cual es fácil de identificar con respecto a las hojas **pubescentes**, que tienen aproximadamente el 50% de la superficie cubierta por tricomas glandulares y estos se encuentran repartidos en toda la lámina, no solo en ciertos lugares (incluyendo la vena media o el margen). Solo tres especies de las estudiadas presentaron tricomas glandulares: *L. lycioides*, *L. pringlei* y *L. surotatensis*, lo que facilitó mucho su identificación.

4. DENSIDAD DE TRICOMAS SIMPLES EN EL HAZ LA HOJA

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Los tricomas simples son una proyección de la epidermis que no tiene ramificaciones o estructuras aparentemente secretoras. La cantidad de estos tricomas en el haz de la hoja madura es variable, puede ser **nula**, cuando el haz de la hoja carece de tricomas simples o pubescente, cuando presenta algunos tricomas. En este último caso, se considera que la hoja es **escasamente pubescente**, cuando tiene tricomas en menos del 20% de la superficie y generalmente se encuentran solo en la vena media y/o margen. En las hojas **pubescentes** aproximadamente 50% de la superficie está cubierta por tricomas y éstos se encuentran repartidos en toda la

lámina y no solo en ciertos lugares, lo que la distingue fácilmente de las hojas escasamente pubescentes. Finalmente las hojas **tomentosas** son aquellas en las que los tricomas cubren densamente el 100% de la superficie. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que puede postularse una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

5. DENSIDAD DE TRICOMAS DENDRÍTICOS EN EL HAZ DE LA HOJA

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Los tricomas dendríticos son una proyección de la epidermis, con una o varias ramificaciones distribuidas al azar sobre un eje principal, dándole la apariencia de “árbol”. La cantidad de estos tricomas en el haz de la hoja madura es variable, puede ser **nula**, cuando el haz de la hoja carece de este tipo de indumento en su superficie. Cuando la hoja es **escasamente pubescente** tiene tricomas en menos del 20% de la superficie y generalmente se encuentran solo en la vena media y/o margen. En las hojas **pubescentes** aproximadamente 50% de la superficie está cubierta por tricomas y estos se encuentran repartidos en toda la lámina y no solo en ciertos lugares, lo que las distingue de las hojas escasamente pubescentes. Finalmente las hojas **tomentosas** son aquellas en las que los tricomas cubren densamente el 100% de la superficie. La presencia de tricomas glandulares, simples o dendríticos parece ser independiente, es decir, en las diferentes especies se dan combinaciones diferentes en cuanto a la presencia/ausencia y densidad de los diferentes tipos de tricomas. Por esta razón, cada tipo de tricoma se ha codificado como un carácter diferente. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que existe una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

6. DENSIDAD DE TRICOMAS GLANDULARES EN EL ENVÉS DE LA HOJA

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones de tricomas glandulares ver el carácter 3. Definiciones de densidad ver carácter 4. También codificado como aditivo. La pubescencia del envés es independiente de la pubescencia del haz, ya que hay

casos como en *L. hypoleuca* donde el haz es pubescente y el envés es claramente tomentoso, por lo que se considera que no se está pesando la información de pubescencia al considerarla como independiente para las diferentes partes de la hoja.

7. DENSIDAD DE TRICOMAS SIMPLES EN EL ENVÉS DE LA HOJA

- Nula (0)
- Escasamente pubescente (1)
- Pubescente (2)
- Tomentosa (3)

Definiciones ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

8. DENSIDAD DE TRICOMAS DENDRÍTICOS EN EL ENVÉS DE LA HOJA

- Nula (0)
- Escasamente pubescente (1)
- Pubescente (2)
- Tomentosa (3)

Definiciones ver el carácter 5. Codificado como aditivo.

9. DENSIDAD DE TRICOMAS ESTRELLADOS EN EL ENVÉS DE LA HOJA

- Nula (0)
- Escasamente pubescente (1)
- Tomentosa (2)

Los tricomas estrellados son una proyección de la epidermis con una o varias ramificaciones, pero a diferencia de los tricomas dendríticos, en éstos todas las ramificaciones parten del mismo punto. Definiciones ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

10. ORIENTACIÓN DE LOS TRICOMAS SIMPLES EN LA HOJA

- Erectos (0)
- Antrorsos (1)

Los tricomas de las hojas se consideran como **erectos**, cuando forman un ángulo de 90° con relación a la lámina de la hoja, o se consideran como **antrorsos**, cuando están dirigidos hacia el ápice de la hoja.

11. DISPOSICIÓN DE LAS HOJAS

Geminadas (0)

No geminadas (1)

Las hojas pueden disponerse en el tallo de dos formas, la disposición **geminada** es cuando el tallo presenta dos hojas que se originan en el mismo punto, en cuyo caso generalmente una es más pequeña que la otra, o **no geminada**, cuando las hojas son solitarias.

12. FORMA DE LA HOJA PRINCIPAL

Linear (0)

Ensanchada (1)

El carácter se dividió en dos (aditividad binaria) con el objetivo de postular una relación de homología entre las hojas lineares y no lineares, donde entre los diferentes tipos de hojas ensanchadas la posición del ensanchamiento es variable. Consecuentemente, el primer carácter (12) postula la hipótesis de un cambio de una hoja linear a una ensanchada (o viceversa) y el segundo (13) postula una posible relación entre la posición del ensanchamiento en la hoja. Para codificar este carácter se considera como la hoja principal a la hoja única o a la más grande entre las hojas geminadas; su forma puede ser **linear**, cuando tienen el mismo ancho a lo largo de toda la hoja o **ensanchada** cuando el ancho de la hoja varía.

13. FORMA DE LA HOJA PRINCIPAL ENSANCHADA

Ovada (0)

Elíptica (1)

Obovada(2)

En este carácter se considera la posición del ensanchamiento en la hoja cuando ésta no tiene el mismo ancho a todo su largo. La forma de la hoja ensanchada puede ser **elíptica**, cuando la parte más ancha de la hoja está ubicada cerca de la mitad de la misma; **obovada**, cuando la parte más ancha está ubicada en la porción distal de la hoja u **ovada**, cuando la parte más ancha está ubicada en la porción proximal de la hoja. El cambio

progresivo en estos estados de carácter sugiere que se puede postular una relación jerárquica entre sus estados por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

14. FORMA DEL ÁPICE DE LA HOJA PRINCIPAL

Aguda (0)

Acuminada (1)

La hoja principal (definición ver carácter 12), puede tener un ápice con forma **aguda**, cuando presenta márgenes rectos o convexos que terminan en un ángulo de 45 a 90 grados, o **acuminada**, cuando presenta márgenes rectos o convexos que terminan en un ángulo menor de 45 grados y generalmente forman una proyección alargada.

15. FORMA DE LA HOJA GEMINADA CON RESPECTO A LA HOJA PRINCIPAL

Igual (0)

Diferente (1)

Cuando hay dos hojas que se originan en el mismo punto, se considera como la hoja geminada a aquella de menor tamaño. Esta hoja geminada puede mantener la forma de la hoja principal, considerándose **igual**, o puede presentar una forma distinta, considerándose **diferente**.

16. COLOR DEL TALLO AL SECARSE

Verde (0)

Verde-amarillento (1)

Verde-blanquecino (2)

Verde-pardo (3)

El tallo de las plantas en su generalidad es verde, pero al secarse puede tomar diferentes coloraciones que pueden ser informativas filogenéticamente. En la mayoría de los casos la coloración es muy notoria y constante en casi todos los ejemplares, como el tallo verde-amarillento de *L. maxonii* o el tallo verde-blanquecino de *L. synanthera*, por lo que se considera que es un carácter fácil de identificar.

Los casos que pueden causar confusión es porque presentan dos colores diferentes en el tallo del mismo ejemplar. En estos casos se tomó el color más abundante en el mismo para codificarlo. Este carácter no se

codificó como polimórfico, ya que el color más abundante abarca generalmente más del 80% del ejemplar y la frecuencia de estos ejemplares con dos colores en tallo es baja.

El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que puede postularse una relación jerárquica entre ellos por lo que el carácter se codificó como aditivo.

17. DENSIDAD DE TRICOMAS GLANDULARES EN EL TALLO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones de tricoma glandular ver carácter 3. Definición de densidad ver carácter 4. Codificado como aditivo.

18. DENSIDAD DE TRICOMAS SIMPLES EN EL TALLO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones ver carácter 4. Codificado como aditivo.

19. DENSIDAD DE TRICOMAS DENDRÍTICOS EN EL TALLO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones de tricoma ramificado ver el carácter 5. Definición de densidad ver carácter 4. Codificado como aditivo.

20. DENSIDAD DE TRICOMAS ESTRELLADOS EN EL TALLO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Definiciones de tricoma estrellado ver el carácter 9. Definiciones de densidad ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

21. ORIENTACIÓN DE LOS TRICOMAS EN EL TALLO

Erectos (0)

Antrorsos (1)

Definición ver el carácter 10.

22. AGREGACIÓN DE LAS FLORES

Solitarias (0)

Inflorescencia con 2-4 flores (1)

Inflorescencia con 6-15 flores (2)

En algunas especies se presentan flores solitarias, mientras que en otras las flores están agregadas en inflorescencias. Cuando existe una sola flor, ésta ocupa una posición axilar y se considera como **solitaria**. Si hay dos flores o más, éstas se consideran como inflorescencias que pueden ser de dos tipos, las que tienen de **2 a 4 flores** o las que tienen de **6 a 15 flores**. Existen algunas inflorescencias con 5 flores lo que podría complicar su codificación, pero si se revisa el ejemplar completo, es decir las otras inflorescencias, se verá que estas inflorescencias son excepcionales y que existe una tendencia muy marcada a tener ya sea 3 o más de 6 flores. Dentro de la sección, la mayoría de las especies tienen inflorescencias con 6 o más flores, pero también hay algunas con flores solitarias, como en *L. maxonii*. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que se puede postular una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

23. EXISTENCIA DE BRAQUIBLASTOS EN LAS INFLORESCENCIAS

Ausentes (0)

Presentes (1)

En algunas especies las inflorescencias crecen sobre un eje que forma una ramita de entrenudos muy cortos; en estos casos, se considera que los braquiblastos están **presente**; por su parte, si los pedicelos florales son caulinares, es decir, salen directamente del tallo, entonces se considera que los braquiblastos están **ausentes**.

24. DENSIDAD DE TRICOMAS GLANDULARES EN EL PEDICELO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definición de tricoma glandular ver el carácter 3. Definición de densidad ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

25. DENSIDAD DE TRICOMAS SIMPLES EN EL PEDICELO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

26. DENSIDAD DE TRICOMAS DENDRÍTICOS EN EL PEDICELO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definición de tricoma ramificado ver carácter 5. Definición de densidad ver carácter 4. Codificado como aditivo.

27. DENSIDAD DE TRICOMAS ESTRELLADOS EN EL PEDICELO

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones de tricoma estrellado ver el carácter 9. Definiciones de densidad ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

28. ORIENTACIÓN DE LOS TRICOMAS SIMPLES EN EL PEDICÉLO

Retrorsos (0)

Erectos (1)

Antrorsos (2)

Definición de caracteres ver el carácter 10. Los tricomas se consideran **retrorsos** cuando se dirigen hacia el lado contrario del cáliz. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que se puede postular una relación jerárquica entre ellos por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

29. TEXTURA DEL CÁLIZ

Papirácea (0)

Carnosa (1)

Coriácea (2)

La textura del cáliz tiene cierta variación entre las especies. El cáliz **papiráceo** (Fig. 5-E) es el más común entre las especies del género y se distingue por su textura delgada como el papel. La textura **carnosa** (Fig. 5-A) se distingue cuando es grueso con la consistencia de la carne y la textura **coriácea** (Fig. 5-F) cuando presentan una consistencia recia, aunque con cierta flexibilidad como el cuero. La variación morfológica en las texturas sugiere que se puede postular una relación progresiva entre ellas por lo que se codificaron como un carácter aditivo en el análisis cladístico.

30. COLOR DEL CÁLIZ AL SECAR

Verde (0)

Pardo (1)

El cáliz de las plantas en general es verde, pero al secarse puede tomar dos coloraciones que se consideran como diagnósticas para las especies. Los colores que puede presentar son **verde** o **pardo** los cuales se distinguen fácilmente. Esta característica es independiente al color del tallo ya que en algunos casos como en *L. synathera*

y *L. sanctaeflorae* el tallo es de color blanquecino y el cáliz pardo por lo que no se está duplicado el peso del carácter.

31. FORMA DEL MARGEN DEL CÁLIZ

Recto (0)

Repando (1)

Pseudlobado (2)

El cáliz del género *Lycianthes* es trunco y cuando la flor abre, lo hace rompiendo el tejido. El tejido remanente puede tener diferentes largos, lo que le proporciona diferentes formas. Se considera **recto** (Fig. 5-E) cuando el margen del cáliz, junto con el tejido remanente del botón, no tiene ningún patrón especial; **repando** (Fig. 5-F) cuando el tejido remanente del botón forma entradas escasas, irregulares y ligeramente redondeadas y **pseudolobado** (Fig. 5-G) cuando el tejido remanente del botón es abundante y se rompe formando porciones no demasiado profundas y más o menos redondeadas. La variación morfológica de este tejido remanente sugiere que se puede postular una relación progresiva entre ellos por lo que se codificaron como un carácter aditivo en el análisis cladístico.

32. PRESENTACIÓN DEL CÁLIZ

Recto (0)

Reflexo (1)

En algunas especies el cáliz y sus apéndices están erectos o dirigidos hacia el ápice de la flor, a lo que se considera como **recto** (Fig. 5-D). Cuando estos apéndices y cáliz están dirigidos hacia la base del cáliz o hacia el pedicelo o el receptáculo en el que se insertan, se consideran **reflexos** (Fig. 5-E), siendo más obvio cuando el cáliz está en fruto.

33. DENSIDAD DE TRICOMAS GLANDULARES EN EL CÁLIZ

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Definición de tricoma glandular ver el carácter 3. Definición de densidades ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

34. DENSIDAD DE TRICOMAS SIMPLES EN EL CÁLIZ

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

35. DENSIDAD DE TRICOMAS DENDRÍTICOS EN EL CÁLIZ

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definición de tricoma ramificado ver carácter 5. Definición de densidad ver carácter 4. Codificado como aditivo.

36. DENSIDAD DE TRICOMAS ESTRELLADOS EN EL CÁLIZ

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones de tricoma estrellado ver el carácter 9. Definiciones de densidad ver el carácter 4. Codificado como aditivo.

37. ORIENTACIÓN DE LOS TRICOMAS SIMPLES DEL CÁLIZ

Erectos (0)

Antrorsos (1)

Definición de caracteres ver el carácter 10.

38. NÚMERO DE APÉNDICES EN EL CÁLIZ

- 0 (0)
- 5 (1)
- 10 iguales (2)
- 10 desiguales (3)

El cáliz puede presentar o no, apéndices en diferente número. Dependiendo de la especie estos apéndices pueden estar **ausentes** (Fig. 5-E), o tener **cinco**, generalmente reducidos con forma de diente (Fig. 5-A), o tener diez. Cuando el cáliz tiene 10 apéndices éstos pueden ser todos del mismo largo, considerándose así como **10 iguales** (Fig. 5-B) o tener cinco más pequeños alternándose con los otros cinco más largos; a éstos se consideraron como **10 desiguales** (Fig. 5-C). Una de las características principales de la sección *Synantheroides* es la ausencia o la reducción de estos apéndices. Se considera que existe una relación progresiva entre los estados, por lo que este carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

39. FORMA DE LOS APÉNDICES NO REDUCIDOS DEL CÁLIZ

- Flagelada (0)
- Ciliada (1)

Los apéndices del cáliz, cuando no están reducidos, pueden presentar varias formas. De **flagelo** (Fig. 5-B) cuando son filamentos en forma de látigo con la punta más delgada que la base o de **cilio** (Fig. 5-H) cuando son filamentos con igual ancho en la base que en el ápice. Los terminales con cáliz reducido se codificaron como inaplicables (-).

40. COLOR DE LA COROLA

- Blanco (0)
- Violeta (1)
- Morado (2)

La corola generalmente es **blanca** pero en algunos grupos puede ser violeta o morada. Se codificaron como **violeta** todas las especies cuyas flores presentan tonos que no sean blanco o morado intenso. En el caso del color **morado** este se distingue del resto por ser obscuro, intenso y ligeramente parecido al color vino. Los

cambios progresivos en la coloración de la corola sugieren que es posible postular una relación progresiva entre los estados, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

41. LARGO DE LA MEMBRANA ENTRE LOS LÓBULOS DE LA COROLA

Cero, membrana ausente (0)

Hasta la mitad del lóbulo (1)

Más de $\frac{3}{4}$ del lóbulo (2)

En las corolas de las flores, los lóbulos pueden estar casi libres, solo fusionados en la base y dar así un aspecto de una corola estrellada; en este caso se considera que la membrana está ausente, asignándole el valor de **cero** (Fig. 5-I). En otros casos los lóbulos de la corola pueden estar unidos por una delgada membrana que le da un aspecto de campanulada. Esta membrana puede tener diferentes largos, puede llegar **hasta la mitad del lóbulo** (Fig. 5-J) o puede ser **más larga que $\frac{3}{4}$ partes del mismo** (Fig. 5-K). La corola campanulada es la más común dentro del género; sin embargo, una de las características de la sección *Synantheroides* es la corola estrellada. Los cambios lógicamente progresivos en el largo de la membrana entre los lóbulos de la corola sugieren que se puede plantear una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

42. TEXTURA DE LA COROLA

Papirácea (0)

Carnosa (1)

La textura de la corola tiene cierta variación entre las especies: puede ser **papirácea**, cuando es delgada como el papel, o **carnosa**, cuando es gruesa y tiene la consistencia de la carne. La consistencia papirácea es la más común dentro del género, sin embargo, varias de las especies de la sección presentan la corola carnosa, como *L. anomala*, *L. nitida*, *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera*.

43. DENSIDAD DE TRICOMAS SIMPLES EN LA PARTE MEDIA DE LOS LÓBULOS DE LA COROLA

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Pubescente (2)

Tomentosa (3)

Definiciones ver el carácter 4. También se codificó como aditivo. Para la codificación de este carácter se tomó en cuenta solo la parte media de los lóbulos de la corola, ya que la membrana que los une siempre es glabra y todas las flores presentan en el ápice de los lóbulos un conjunto de tricomas simples que se pueden extender por todo el margen. Consecuentemente, la región que muestra variación es la parte media del lóbulo, la cual puede ser pubescente, como el caso de *L. hypoleuca* y *L. sanctaeclarae* o pueden ser glabras como el caso de *L. nitida*.

44. DENSIDAD DE TRICOMAS ESTRELLADOS EN LA PARTE MEDIA DE LOS LÓBULOS DE LA COROLA

Nula (0)

Escasamente pubescente (1)

Definiciones ver el carácter 9.

45. FORMA DEL ESTILO

Capitado (0)

Claviforme (1)

El estilo de las flores puede ser **capitado**, cuando se distingue claramente el estigma más ancho que el estilo, o puede ser **claviforme**, cuando el estilo se va ensanchando gradualmente hacia el ápice que es redondeado, dándole forma de clava.

46. COLOR DE LAS ANTERAS

Amarillo (0)

Morado (1)

Azul-verde (2)

El color de las anteras más usual en las especies es el **amarillo**, pero en algunos casos, como *L. anomala*, *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera*, éstas pueden ser **moradas**. En el caso de *C. annuum*, las anteras tienen una coloración azul verdosa y es la única especie del estudio que presenta dicho color.

47. UBICACIÓN DEL PORO DE LAS ANTERAS

Introrso (0)

Apical (1)

Lateral (2)

Cuando las anteras tienen dehiscencia poricida, el poro por el que se libera el polen puede estar localizado en varias posiciones. Si el poro está en el ápice de las tecas se le considera **apical**, si está en la parte interna se le considera **introrso** y si está en los lados de las tecas (entre ellas) se le considera **lateral**. La variación morfológica de la posición del poro en la antera sugiere que se puede postular una relación progresiva (jerárquica) entre los estados, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

48. FORMA DE LAS TECAS

Bifurcada (0)

No bifurcada (1)

Las tecas que forman las anteras pueden estar unidas en el ápice o estar separadas. Si se separan se consideran como **bifurcadas** (Fig. 5-M y N) y si están unidas se consideran como **no bifurcadas** (Fig. 5-L). Esta bifurcación es poco usual y solo se presenta en *L. anomala*, *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera*.

49. GRADO DE FUSIÓN DE LAS ANTERAS

Libres (0)

Conniventes (1)

Connatas (2)

Las anteras pueden estar separadas unas de otras, considerándose así como **libres** (Fig. 5-L). Si están organizadas en un cono suelto donde las anteras están en contacto pero no unidas entre sí, se les consideran **conniventes** (Fig. 5-O) y si están agrupadas en un cono en el que las anteras están unidas entre sí, se les considera **connatas** (Fig. 5-M). La variación en la disposición de las anteras sugiere que se puede postular una relación progresiva (jerárquica) entre los estados, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

50. LARGO RELATIVO DE LOS FILAMENTOS DE LAS ANTERAS

Iguales (0)

Desiguales (1)

Los filamentos de las anteras pueden ser todos del mismo largo, a los que se considera como **iguales** (Fig. 5-L), o pueden tener uno o dos filamentos más largos, a lo que se considera como **desiguales** (Fig. 5-O). Las especies de la sección *Synantheroides* se caracterizan por tener los filamentos iguales, mientras que tener un filamento más largo es característico de las series *Glandulifera*, *Meizodontae*, *Microloba* y *Tricolores*, y tener dos estambres de diferente longitud, más cortos que el resto, es característica de la sección *Kittoides*.

51. FORMA DEL FRUTO

Esférico (0)

Ovoide (1)

El fruto puede presentar una forma **esférica**, que es la más común, u **ovoide**, cuando es ligeramente alargado y con un extremo más angosto.

52. COLOR DEL FRUTO MADURO

Verde (0)

Amarillo-naranja (1)

Rojo (2)

Morado-negro (3)

Comúnmente el color del fruto es **verde** al inicio de su desarrollo y conforme madura se oscurece, pasando por **amarillo-naranja**; así, cuando alcanza la madurez, cambia generalmente a **rojo** o continua oscureciendo se hasta tener un color **morado-negro**. Sin embargo, en algunos casos, dependiendo de la especie, el color en la madurez se mantiene **verde**, como en *L. manantlanensis*, o solo llega a ser **amarillo-naranja**, como en *L. sanctaeclarae*. Los cambios en los estados sugieren que es posible plantear una relación progresiva (jerárquica) entre los estados, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

53. FORMA DE LAS SEMILLAS EN VISTA ECUATORIAL

Triangular (0)

Redondeada (1)

Las semillas pueden presentar variación de forma entre las diferentes especies al verlas de frente (vista ecuatorial). Cuando la semilla tiene forma de cuña y la base de la misma es angosta se considera **triangular** (Fig. 2-D), como en el caso de *L. nitida*. Cuando las semillas carecen de ángulos se consideran **redondeadas** (Fig. 2-A, G, J). El cambio progresivo entre estos estados de carácter sugiere que es posible plantear una

relación jerárquica entre ellos, pero en este caso no se trata de una jerarquía linear, por lo que el carácter se codificó como aditivo binario en el análisis cladístico. Para este fin el carácter se dividió en dos caracteres. El primero se refiere a al cambio de una semilla triangular a una redondeada (o viceversa) y el segundo refleja la posición del ensanchamiento de la semilla.

54. FORMA DE LAS SEMILLAS REDONDEADAS EN VISTA ECUATORIAL

Elíptica (0)

Oblada (1)

Reniforme (2)

Las semillas redondeadas pueden presentar variación de forma entre las diferentes especies al verlas de frente (vista ecuatorial). La forma puede ser **elíptica** (Fig. 2-G), cuando es más larga que ancha y la parte más ancha está ubicada en la mitad de la semilla, como en el caso de *L. manantlanensis*; **oblada** (Fig. 2-A), cuando es ligeramente redondeada, más ancha que larga, como en el caso de *L. geminiflora*; o **reniforme** (Fig. 2-J), cuando tiene forma de riñón, como en el caso de *L. quichensis*. Ver discusión carácter 53.

55. FORMA DE LA SEMILLA EN VISTA POLAR

Comprimida (0)

No comprimida (1)

Cuando se observaron las semillas en vista polar, éstas pueden estar **comprimidas** (Fig. 2-D,G,J), es decir son planas, con orillas más o menos rectas y con un volumen reducido, o pueden ser **no comprimidas** (Fig. 2-A), al presentar una forma convexa, no plana y con un volumen mayor, como en *L. geminiflora*.

56. FORMA DE LAS CÉLULAS DE LA TESTA AL CENTRO DE LA SEMILLA

Redondeada isométrica (0)

Angulada tetragonal isométrica (1)

Angulada poligonal isométrica (2)

Angulada poligonal elongada (3)

Las semillas muestran en la mayoría de los casos, diferencias de forma entre las células que se encuentran al centro de la semilla y las que están en la orilla o periferia, por lo que se discutirán de manera independiente. Para describir la forma de las células de la testa se sigue la terminología de Koch et al. (2009): se consideran **redondeadas isométricas** (Fig. 3-J) cuando son irregulares, pero tienen la misma distancia del centro a la

periferia por lo que mantiene más o menos una forma circular, como en *L. pringlei*; **anguladas tetragonales isométricas** (Fig. 3-E) cuando presentan cuatro lados definidos y más o menos del mismo largo, como en *L. heteroclita*; **anguladas poligonales isométricas** (Fig. 2-B) cuando presentan más de cuatro lados y son más o menos del mismo largo, como en *L. geminiflora*; **anguladas poligonales alargadas** (Fig. 3-H) cuando la célula tiene cuatro o más lados y dos de ellos son notablemente más largos que los otros, como en *L. maxonii*. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que se puede plantear una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

57. FORMA DE LA PARED ANTICLINAL DE LAS CÉLULAS DEL CENTRO DE LA TESTA

Recta (0)

En S, ondulada (1)

En Ω , forma de omega (2)

Se sigue la terminología de Koch *et al.* (2009), donde se denomina pared anticlinal a los límites de dos células perpendiculares. Estos límites pueden ser **rectos** (Fig. 2-B), como en *L. geminiflora*, presentar ondulaciones en forma de **S** (Fig. 3-B), como en *L. gongylodes*, o un patrón profundamente sinuado en forma de Ω (Fig. 3-H), como en *L. maxonii*. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que se puede plantear una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

58. EXISTENCIA DE PROYECCIONES ENTRE LA UNIÓN DE LAS CÉLULAS DEL CENTRO DE LA TESTA

Presentes (0)

Ausentes (1)

La unión entre las paredes anticlinales puede tener una serie de proyecciones a todo lo largo como protuberancias o costillas, como en *L. gongylodes* y *L. maxonii* (**presentes**, Fig. 3-B,H), pero esta unión también puede ser lisa y continua, como en *L. heteroclita* y *L. geminiflora* (considerada como **ausentes**, Fig. 2-B, 3-E).

59. FORMA DE LAS CÉLULAS DEL MARGEN DE LA TESTA

Redondeada (0)

Alargada (1)

La forma de las células se considera **redondeada** (Fig. 3-C) cuando es más o menos circular, sin importar si es irregular o no, tetragonal o poligonal. Se considera una forma **alargada** (Fig. 3-F) cuando las células son más o menos rectangulares, sin importar el número de paredes que la conforma. El cambio progresivo entre estos estados de carácter sugiere que se puede plantear una relación jerárquica entre ellos, pero esta relación no es lineal, por lo que el carácter se codificó como aditivo binario en el análisis cladístico. Para este fin el carácter se dividió en dos caracteres. El primero se refiere a al cambio de una forma circular a una rectangular y el segundo al aumento en el número de lados.

60. FORMA DE LAS CÉLULAS ALARGADAS DEL MARGEN DE LA TESTA

Tetragonal (0)

Poligonal (1)

Se considera **tetragonal** (Fig. 4-D) si una célula tiene dos de sus paredes más largas que las otras dos y **poligonal** (Fig. 4-B) si la célula tiene más de cuatro paredes y dos de ellas son más largas que el resto. Ver carácter 59.

61. FORMA DE LA PARED ANTICLINAL DE LAS CÉLULAS DEL MARGEN DE LA TESTA

En V (0)

Recta (1)

En S, ondulada (2)

En Ω , forma de omega (3)

Definición de caracteres ver el carácter 57. Se considera en **V** (Fig. 4-B) cuando los límites de dos células forman ángulos de 45°, como en *L. anomala*. El cambio progresivo entre estos estados de carácter sugiere que se puede plantear una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico (Fig. 4).

62. EXISTENCIA DE PROYECCIONES ENTRE LA UNIÓN DE LAS CÉLULAS DEL MARGEN DE LA TESTA

Presentes (0)

Ausentes (1)

Definiciones ver el carácter 58. (Fig. 4)

63. FORMA DE LA PARED PERICLINAL DE LAS CÉLULAS DE LA TESTA

- Convexa (0)
- Plana (1)
- Cóncava (2)
- Hemisférica (3)

La pared periclinal es igual en toda la semilla y puede tener diferentes profundidades que van de lo cóncavo a lo convexo. En el caso de las semillas de *Lycianthes*, la pared periclinal puede ser **plana** (Fig. 4-A), cuando no presenta ninguna inclinación, **cóncava** (Fig. 4-C), es decir ligeramente hundida, **hemisférica** (Fig. 4-I) cuando está profundamente hundida con un ángulo de inclinación cercano a los 30° o **convexa**, cuando la pared se proyecta hacia el exterior de la semilla, como en *L. ciliolata*. El cambio progresivo en estos estados de carácter sugiere que se puede plantear una relación jerárquica entre ellos, por lo que el carácter se codificó como aditivo en el análisis cladístico.

Análisis de parsimonia

Como resultado del análisis se obtuvieron dos cladogramas igualmente parsimoniosos con longitud (L)=368, índice de consistencia (Ci)=0.31, e índice de retención (Ri)=0.52. Ambos cladogramas difieren en la posición relativa de *L. tricolor* y *L. arrazolensis*, pues en uno de ellos son derivadas (Fig. 6 A) y en el otro son hermanas (Fig. 6 B). En el cladograma de consenso (L=369, Ci=0.31, Ri=0.52) los valores de bootstrap y jaknife son muy bajos; la figura 7 muestra aquellos que fueron significativos y usa longitud de ramas proporcional al número de cambios. El cladograma de consenso presenta dos clados principales, el primero incluyendo la mayoría de las especies de la sección *Polymeris* y *Synantheroides* y el segundo con algunas especies de la sección *Synantheroides* y las secciones restantes (Fig. 8).

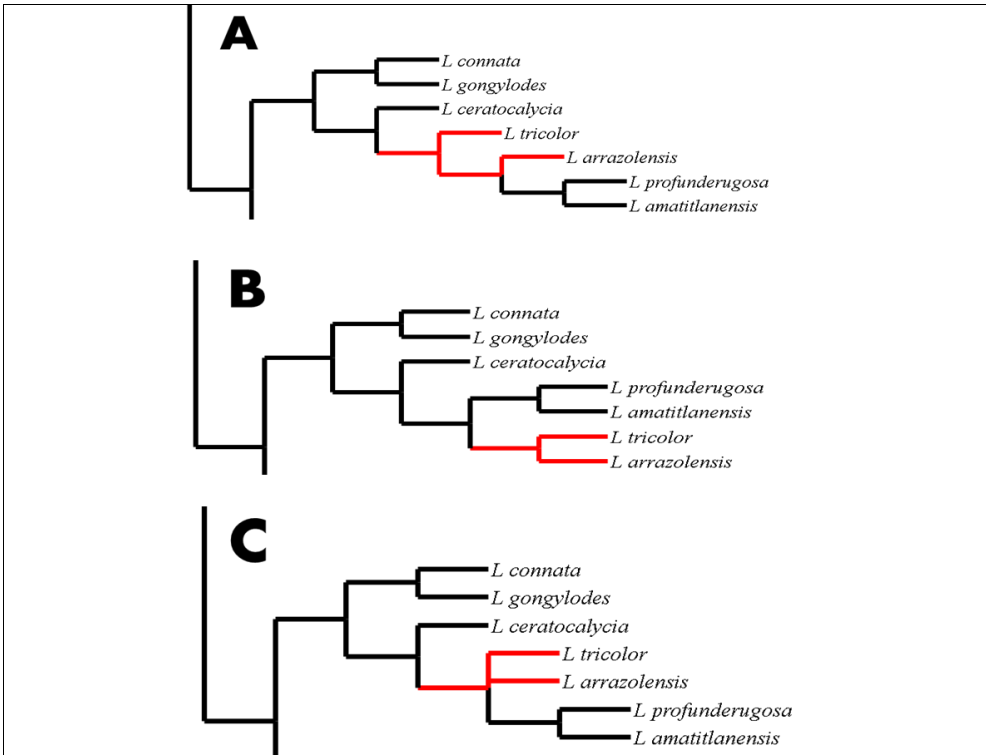


Figura 6. Resoluciones alternativas entre los dos cladogramas más parsimoniosos y el de consenso. **A**, *L. tricolor* y *L. arrazolensis* como derivadas. **B**, *L. tricolor* y *L. arrazolensis* como hermanas. **C**, *L. tricolor* y *L. arrazolensis* sin resolver (consenso).

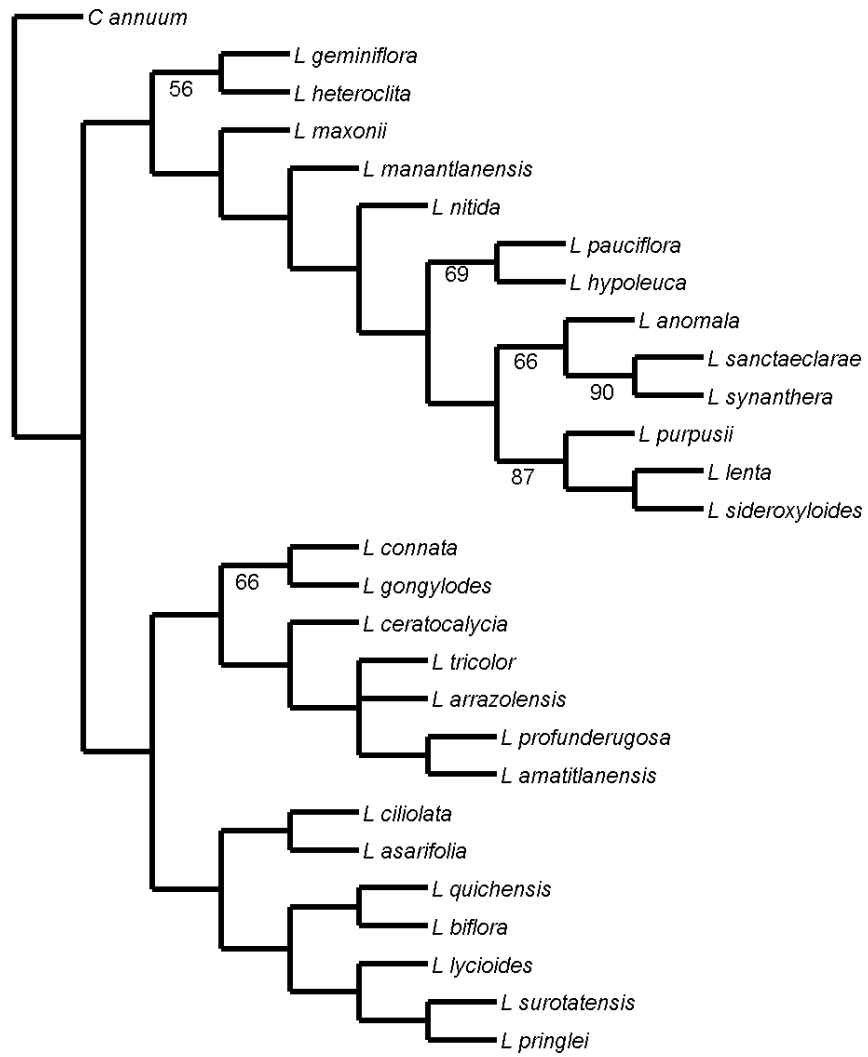


Figura 7. Cladograma de consenso (L=369, Ci=0.31, Ri=0.52) resultado de los dos cladogramas igualmente parsimoniosos (L=368, Ci=0.31, Ri=0.52) utilizando el número de cambios y mostrando los valores significativos de bootstrap.

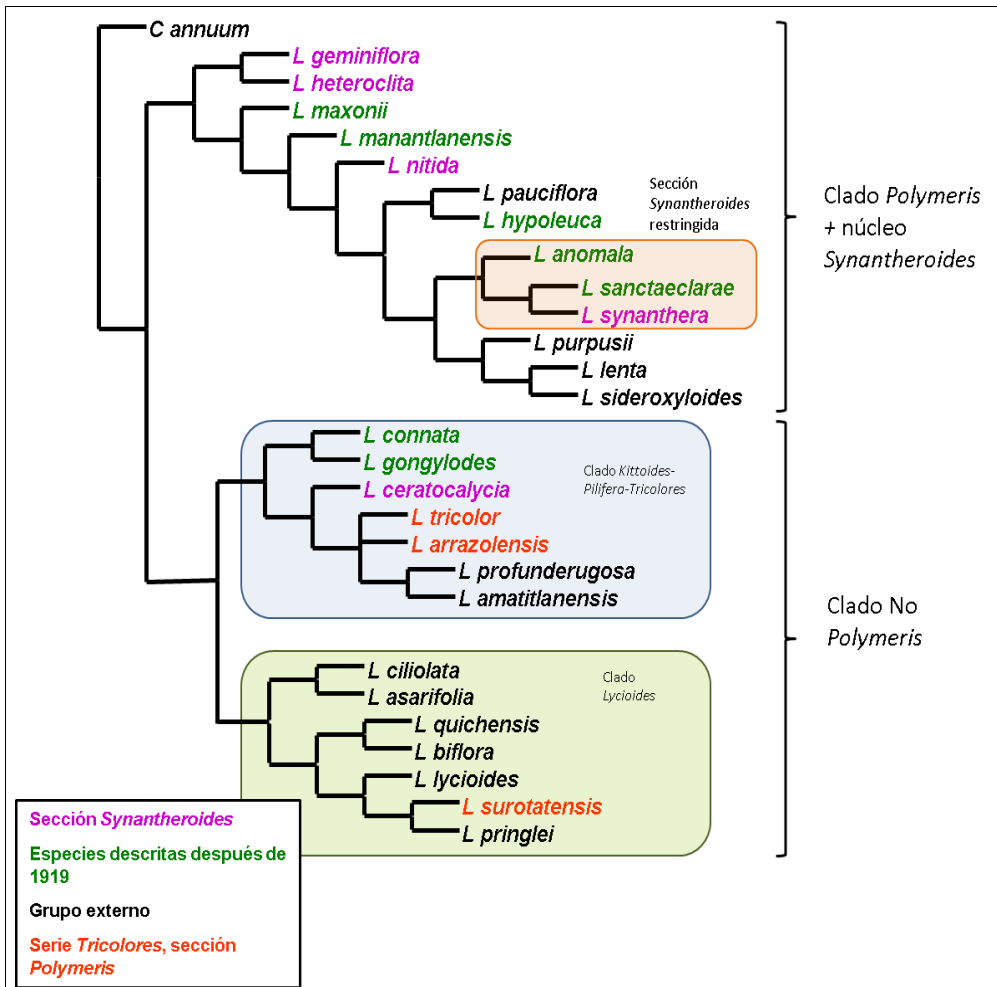


Figura 8. Ubicación de la sección *Synantheroides* en el cladograma de consenso.

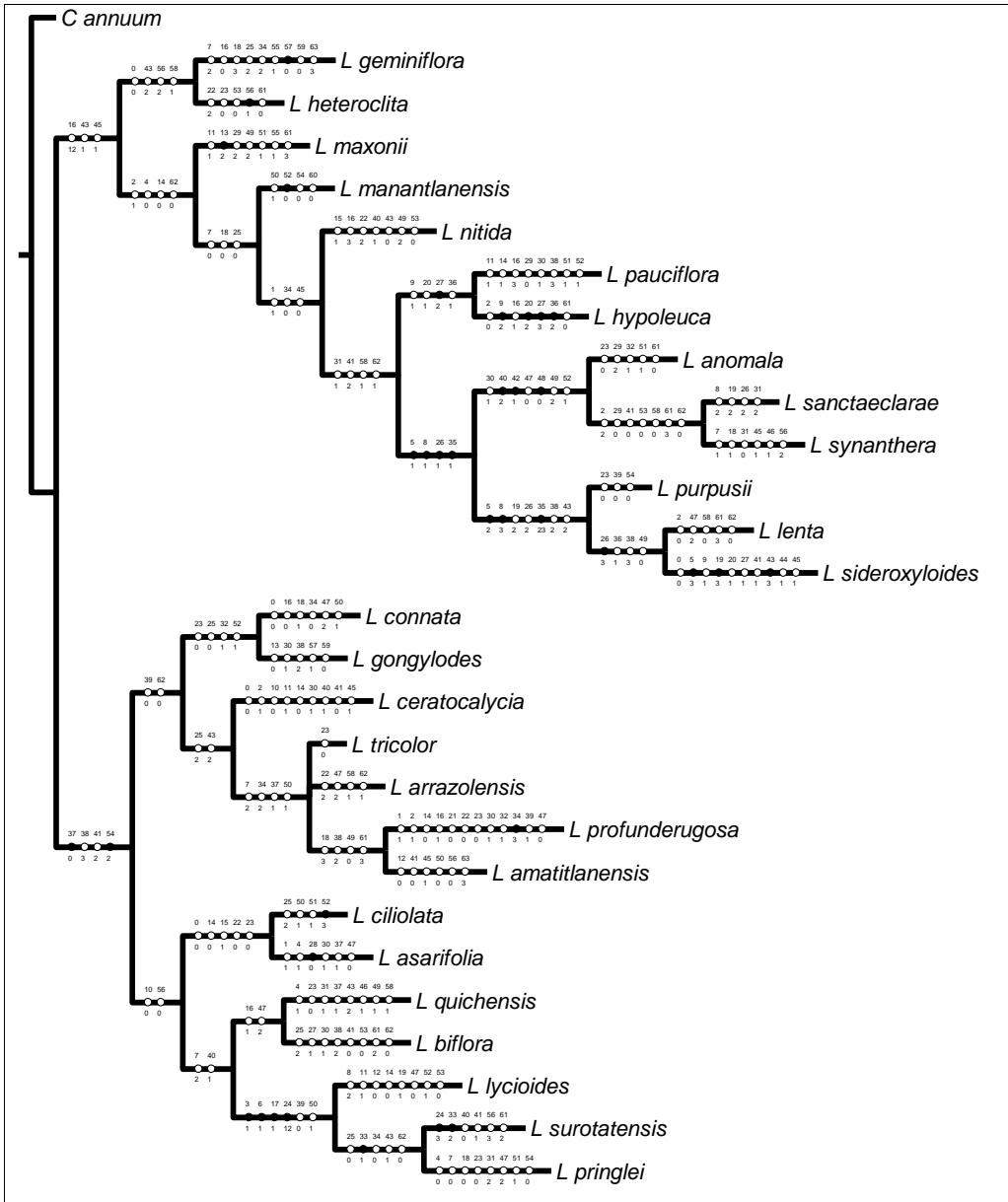


Figura 9. Cladograma de consenso con los caracteres y estados de caracter. Las sinapomorfias se señalan con círculos negros.

En ninguno de los cladogramas, ni las especies inicialmente planteadas como la sección *Synantheroides* ni las potencialmente pertenecientes a la misma (sección *Synantheroides* actualizada) comparten un ancestro común inmediato, sino que el grupo es polifilético. Las especies de la sección se anidan en dos grupos, con la mayoría de las especies representativas de la sección *Polymeris* compartiendo un ancestro en común con ellas, pero aún ahí no forman un grupo monofilético (Fig. 8). Las especies *L. ceratocalycia* (Donn. Sm.), *L. connata* J.L. Gentry y *L. gongyloides* J.L. Gentry se ubicaron en otro clado (“Clado No *Polymeris*”). La sección *Polymeris* tampoco se corrobora como monofilética (Fig. 8), pues las especies pertenecientes a la serie *Tricolores* se anidan en otro clado (“Clado No *Polymeris*”).

Dentro del clado *Polymeris*, *L. geminiflora* y *L. heteroclita* tienen un soporte de bootstrap de 56 (Fig. 7) el clado está apoyado por la forma de vida herbácea (carácter 0/estado 0), la corola pubescente con tricomas simples (43/2), la forma de las células angulada poligonal isométrica al centro de la semilla (56/2) y la ausencia de proyecciones en la unión de las células del centro de la testa de las semillas (58/1; Fig. 9).

En el clado hermano están *L. maxonii*, *L. manantlanensis* y *L. nitida* que forman un linaje parafilético con respecto a tres clados con las especies de la sección *Polymeris* (excepto la serie *Tricolores*) y otras especies de la sección *Synantheroides* (Fig. 8) al compartir las hojas papiráceas (2/1), glabras en el haz (4/0), con ápice agudo (14/0), y con proyecciones entre la unión de las células del margen de la semilla (62/0) (Fig. 9). Uno de los clados derivados del mismo ancestro hipotético agrupa la especie *L. pauciflora*, que pertenece a la serie *Oligochondrae*, con una especie incluida en la sección *Synantheroides* revisada, *L. hypoleuca*, agrupadas con un soporte de bootstrap de 69 (Fig. 7) por los tallos escasamente pubescentes con tricomas estrellados (20/1), el envés de la hoja escasamente pubescente con tricomas estrellados (9/1), el cáliz escasamente pubescente con tricomas estrellados (36/1) y el pedicelo pubescente con tricomas estrellados (27/2), siendo este último una sinapomorfía (Fig. 9). Como hermano de este clado está otro clado con dos sub-grupos que a pesar de carecer de valores significativos de bootstrap (Fig. 7) comparten cuatro sinapomorfias: el haz de la hoja escasamente pubescentes con tricomas dendríticos (5/1), el envés de la hoja escasamente pubescente con tricomas dendríticos (8/1), los pedicelos escasamente pubescente con tricomas dendríticos (26/1) y el cáliz escasamente pubescente, con tricomas dendríticos (35/1). Las tres especies representantes de las series *Caribaccola*, *Glandulifera* y *Virgatae* (*L. sideroxyloides*, *L. purpusii* y *L. lenta*, respectivamente) se agruparon, entre otros caracteres, por las sinapomorfias de el haz de la hoja pubescente con tricomas dendríticos (5/2), el envés tomentoso con tricomas dendríticos (8/3) y el cáliz pubescentes o tomentoso con tricomas dendríticos (35/2-3) (Fig. 9). El otro clado, con un soporte de bootstrap de 66 (Fig. 7), contiene a la especie tipo de la sección *Synantheroides* (*L. synanthera*) además de a *L. anomala* y *L. sanctaeclarae* y está apoyado por las

sinapomorfias (Fig. 9): color de la corola morado oscuro-vino (40/2) con textura carnosa (42/1) y las anteras bifurcadas (48/0).

Clado No Polymeris

En este clado se ubican las especies pertenecientes al subgénero *Lycianthes*, el resto de las secciones del subgénero *Polymeris*, la serie *Tricolores* de la sección *Polymeris* y tres especies incluidas en la sección *Synantheroides* revisada: *L. connata*, *L. gongylodes* y *L. ceratocalycia*, esta última propuesta ya por Bitter (1919) y compartiendo ancestro común inmediato con especies representativas de las secciones *Kittoides*, *Simplicila*, serie *Pilifera* y *Polymeris*, serie *Tricolores*, agrupadas por tener apéndices en el cáliz alargados como flagelos (39/0) y proyecciones en la unión de las células del centro de la testa de las semillas (62/0). Las especies *L. connata* y *L. gongylodes*, propuestas como miembros de la sección *Synantheroides* revisada, comparten pedicelos glabros (23/0), cáliz reflexo (32/1), semilla no comprimida (52/1) y la ausencia de braquiblastos (23/0).

En el otro clado principal dentro del clado No *Polymeris* (el clado *Lycioides*), se agrupan, *L. ciliolata* de la sección *Perennans*, serie *Meizonodontae*; *L. asarifolia* de la sección *Asaropsis*; *L. quichensis* de la sección *Simplicila*, serie *Pilifera*; *L. biflora* de la sección *Asiomelanesia*; *L. lyciodes* del subgénero *Lycianthes*; *L. surotatensis* de la sección *Polymeris*, serie *Tricolores* y *L. Pringlei* de la sección *Perennans*, serie *Microloba*, agrupadas por los tricomas simples erectos de las hojas (10/0) y la forma redondeada isométrica de las células del centro de la semilla (56/0).

Remoción de caracteres

Como resultado del análisis de remoción de caracteres se obtuvieron los 64 árboles de consenso correspondientes a los análisis de la remoción progresiva de cada uno de los caracteres. La remoción de seis caracteres, el 12, 20, 30, 41, 49 y 63, altera exclusivamente el clado *No Polymeris*, haciendo que pierda resolución (e.g., Fig. 10). Mientras que la remoción de ocho caracteres, el 6, 9, 18, 27, 33, 40, 45 y 58 alteran la topología del cladograma con respecto al consenso original, formándose diversas politomías (e.g., Fig. 11). La remoción de los 51 caracteres restantes, tiene un impacto menor o nulo en la topología del cladograma al disminuir la resolución o cambiar la posición de algunos taxa en clados menos inclusivos (e.g., Fig. 12).

Se evaluaron los caracteres tradicionalmente usados para separar especies y grupos infragenéricos, corroborándose como útiles la textura de las hojas (carácter 2), los tricomas simples en el envés de la hoja (7), en el cáliz (34) y en la corola (43); los tricomas glandulares en las hojas (3 y 6); los tricomas dendríticos en las

hojas (5 y 8) y en el cáliz (35); los tricomas estrellados en el envés de las hojas (9), en el tallo (20) y en la corola (43); el número de apéndices del cáliz (38) y su forma (39); el color de la corola (40) y su forma (41); el largo del filamento de los estambres (50) y la forma del estilo (45); y la forma de las semillas (54 y 55). Sólo el número de flores (22) no se corroboró como útil en el análisis cladístico. De este análisis resultaron como nuevos caracteres con información filogenética y que no se habían considerado para discriminar entre especies y secciones dentro del género, el color del tallo al secar (16), la forma del ápice de la hoja (14) y la orientación de los tricomas simples de la hoja (10) y en el cáliz (37) y las proyecciones en la unión de las células de la orilla de la testa (62) (Fig. 13-17).

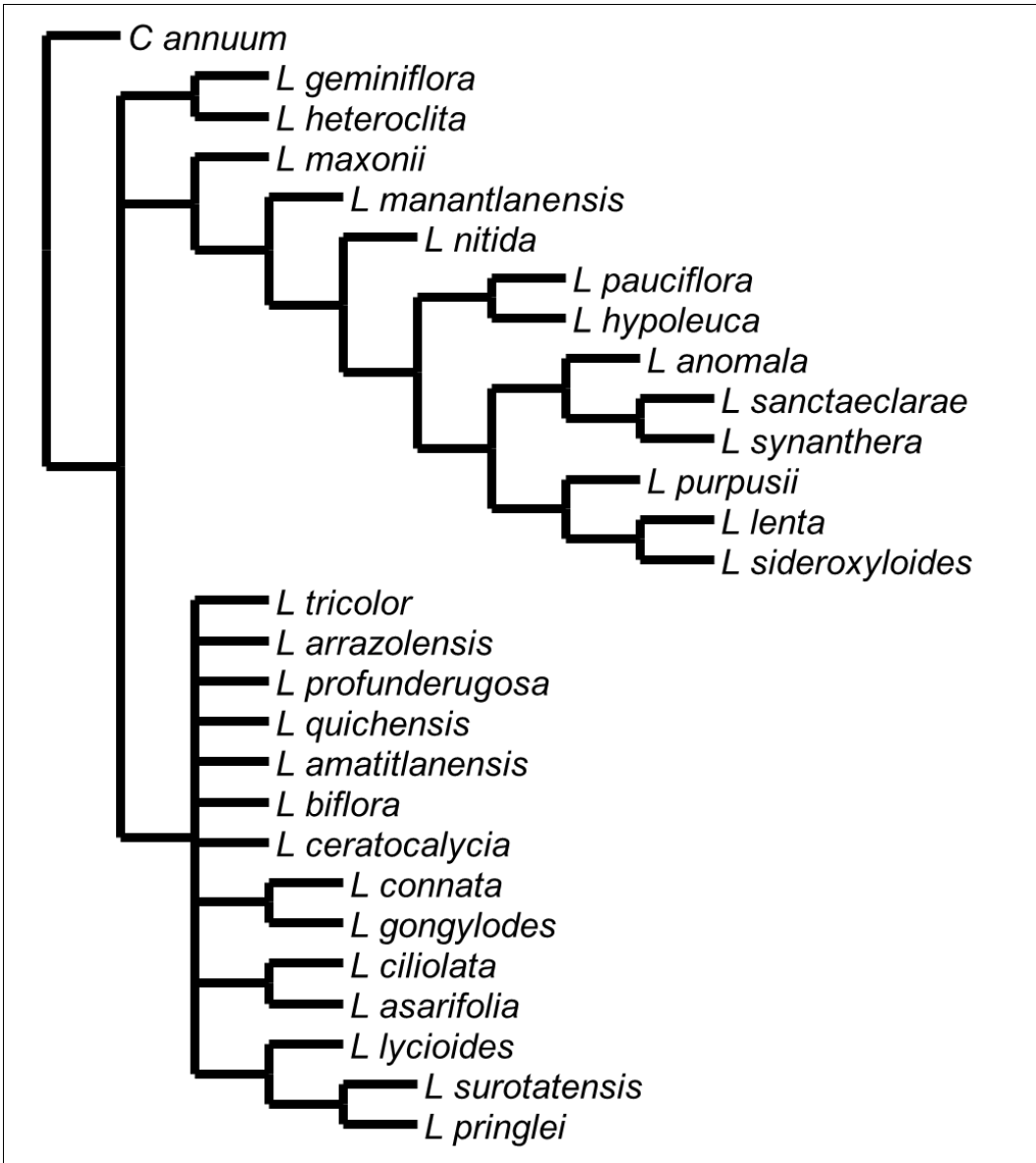


Figura 10. Cladograma del análisis de remoción de caracteres sin el carácter 12, forma de la hoja principal.

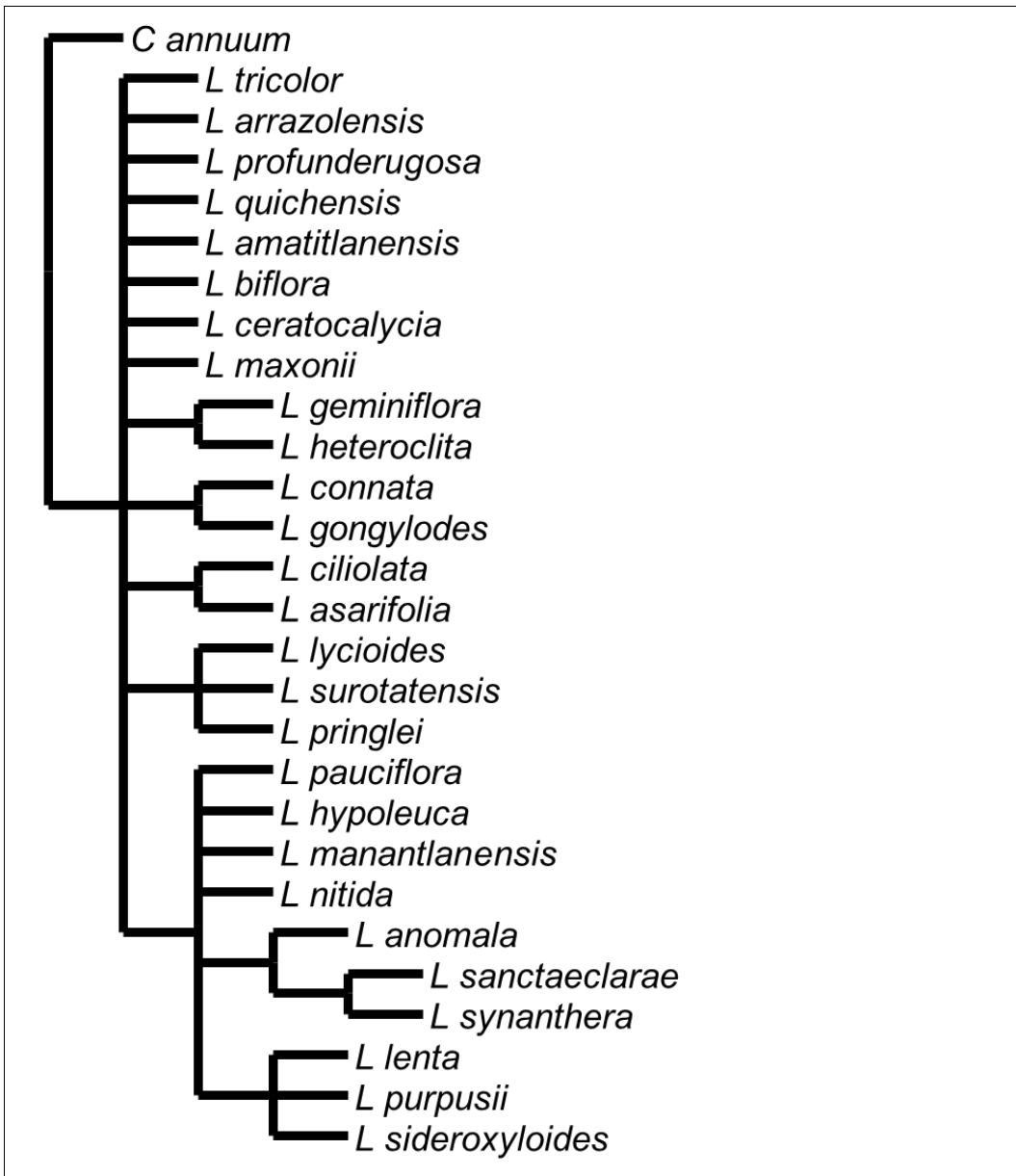


Figura 11. Cladograma del análisis de remoción de caracteres sin el carácter 33, densidad de tricomas glandulares en el cáliz.

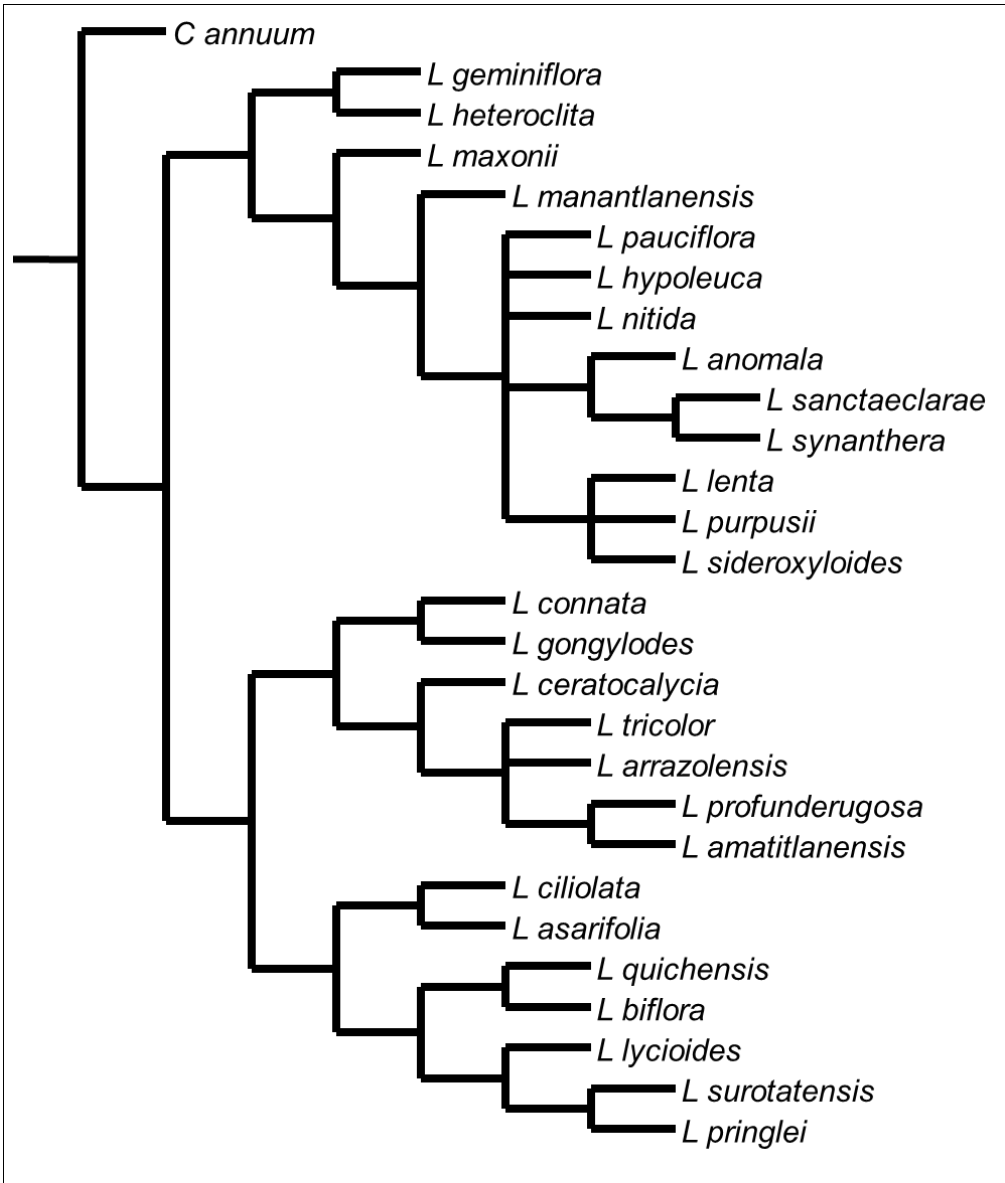


Figura 12. Cladograma del análisis de remoción de caracteres sin el carácter 29, textura del cáliz.

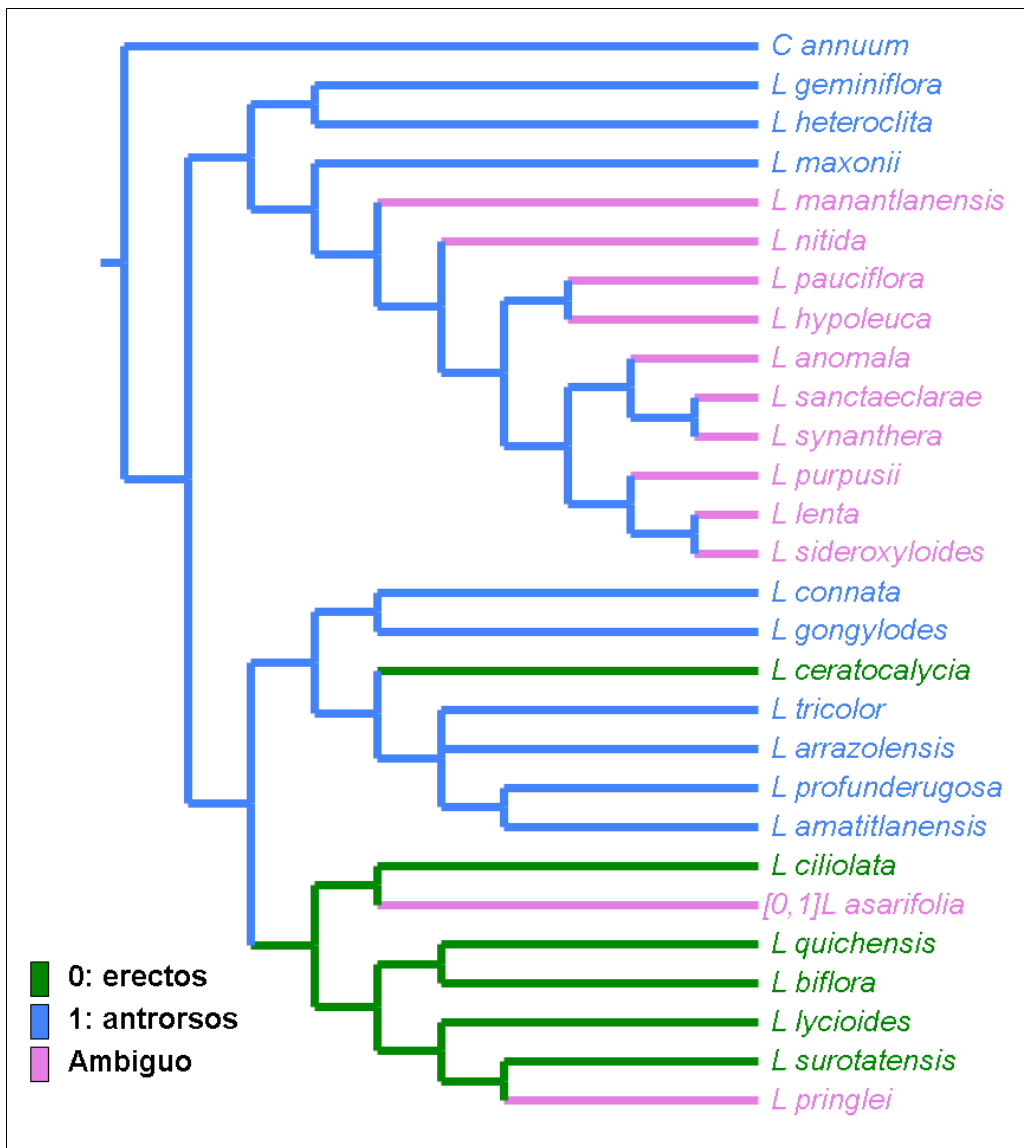


Figura 13. Evolución de la orientación de los tricomas simples en la hoja (carácter 10), interpretada sobre el cladograma de consenso.

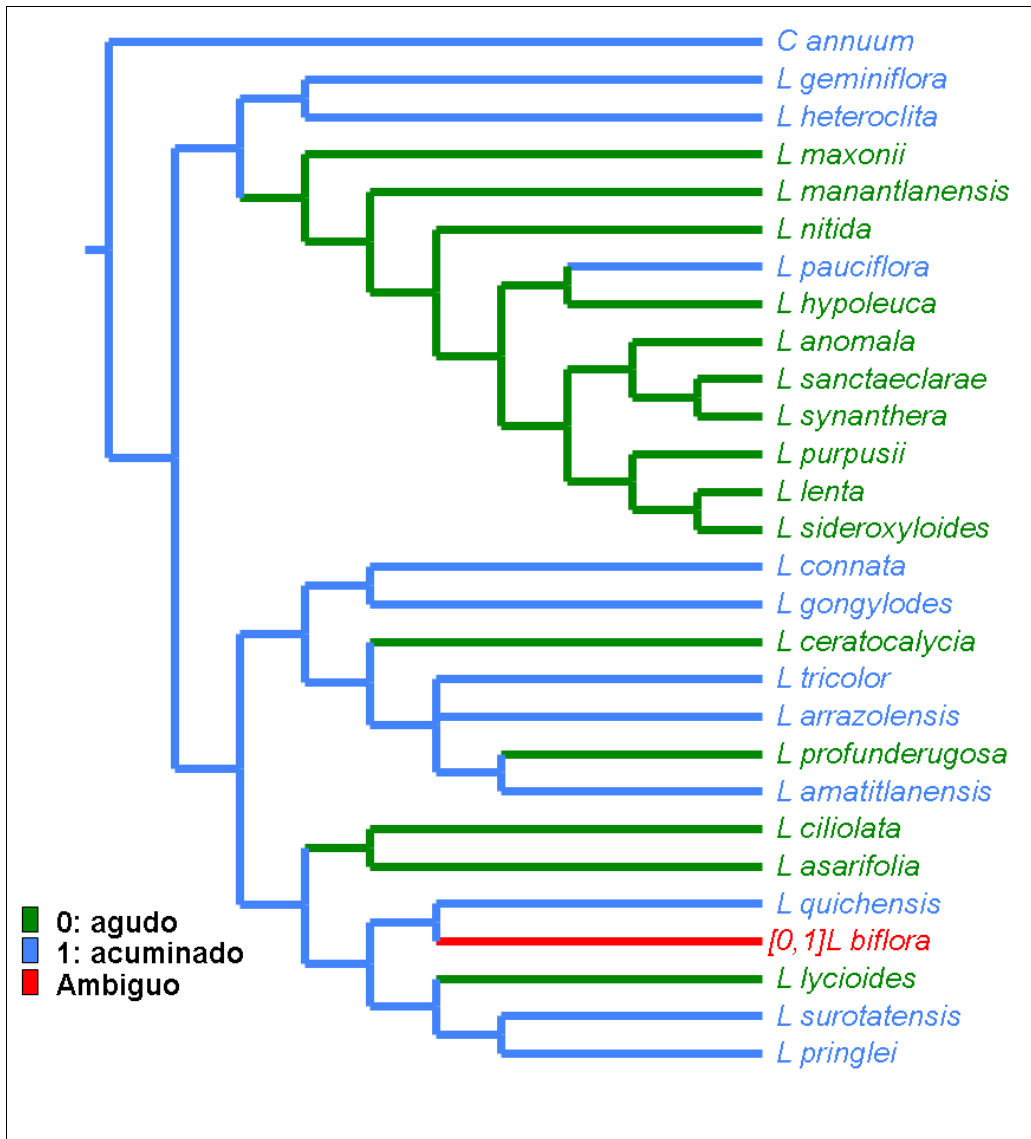


Figura 14. Evolución de la forma del ápice de la hoja principal (carácter 14), interpretada sobre el cladograma de consenso

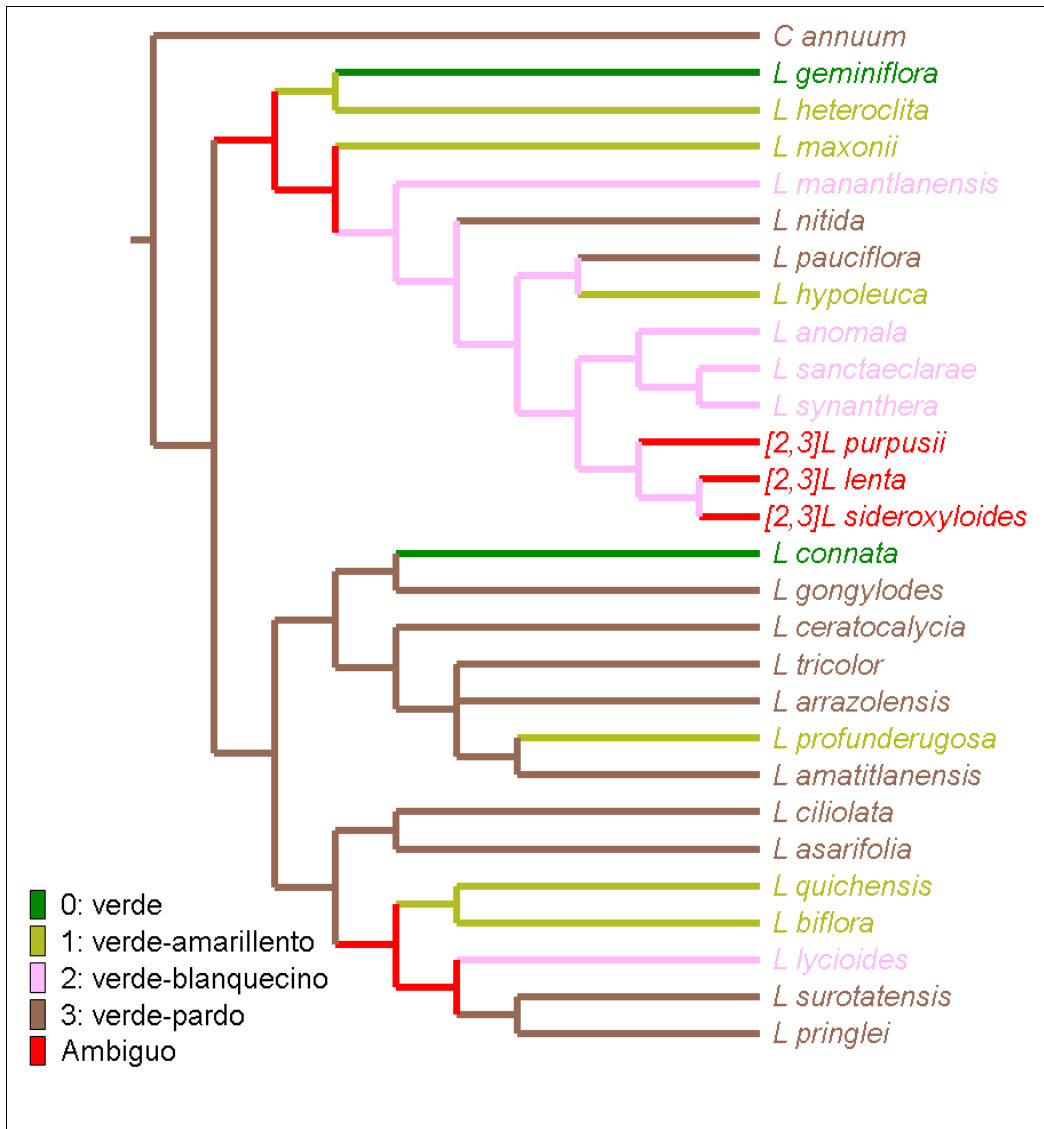


Figura 15. Evolución del color del tallo al secar (carácter 16), interpretada sobre el cladograma de consenso.

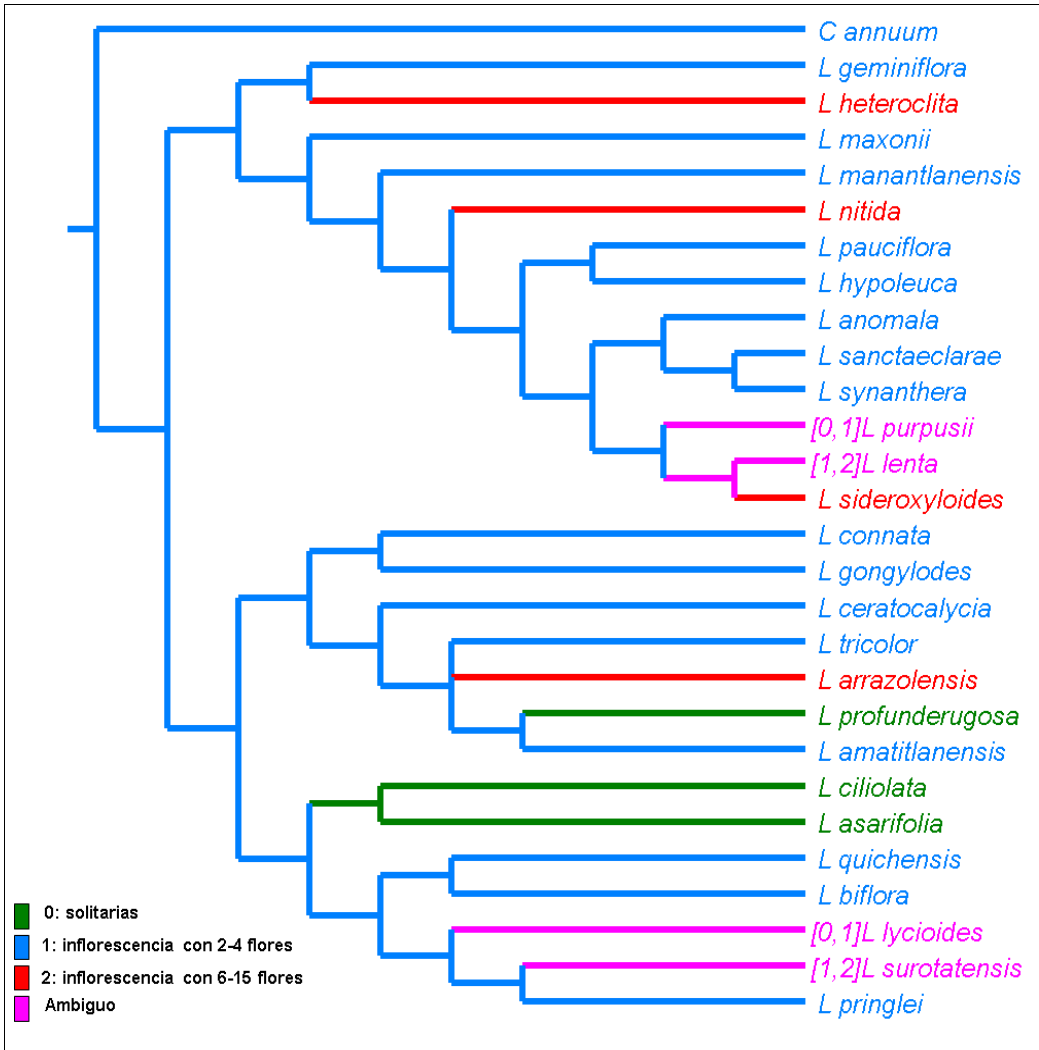


Figura 16. Evolución de la agregación de las flores (carácter 10), interpretada sobre el cladograma de consenso.

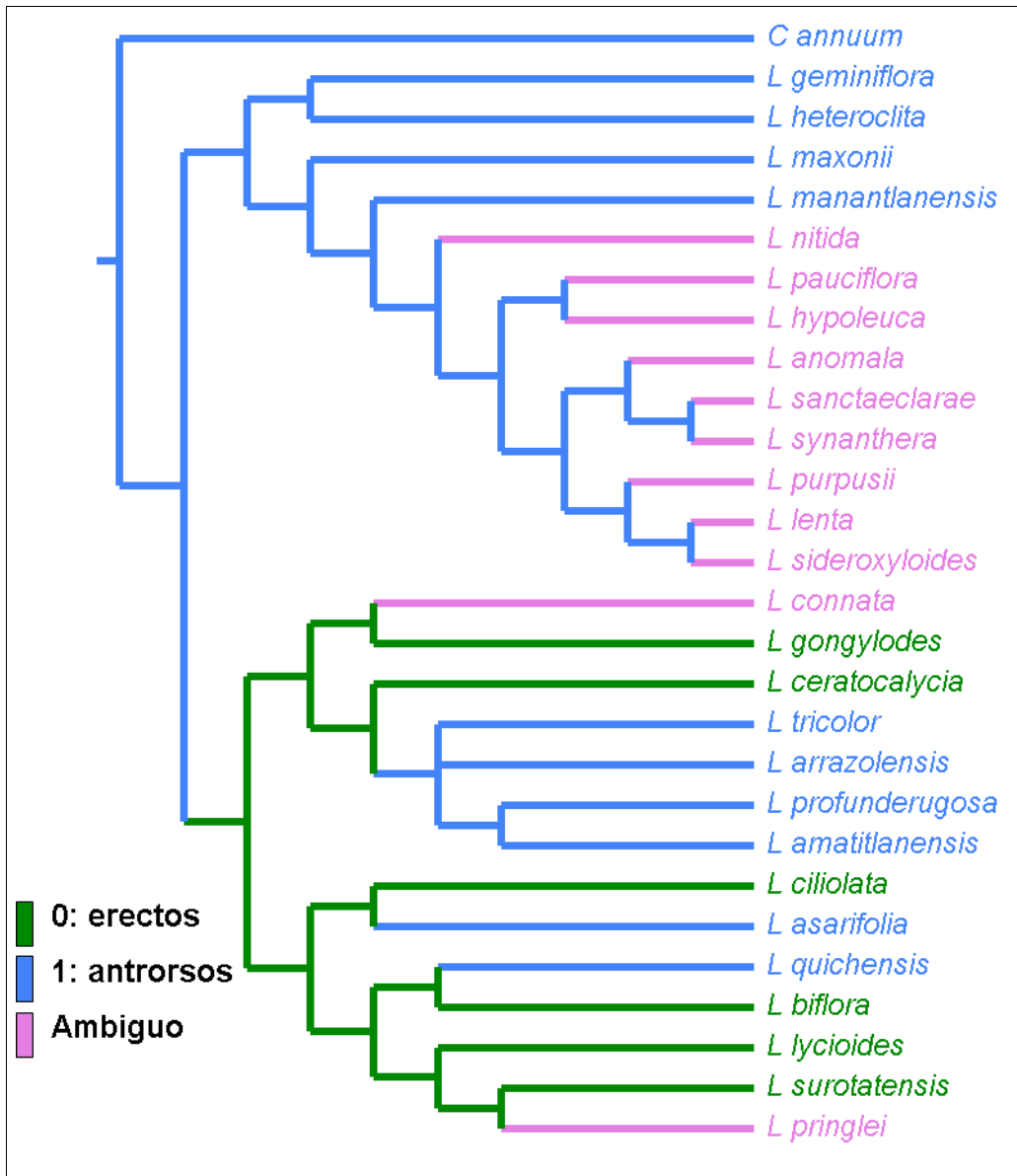


Figura 17. Evolución de la orientación de los tricomas simples en el cáliz (carácter 37), interpretada sobre el cladograma de consenso.

Discusión

Revisión preliminar de la sección *Synantheroides*

Los caracteres diagnósticos de la sección, asignados por Bitter, fueron usados para agregar siete especies más que fueron descritas después de su trabajo en 1919. Dos de estos caracteres diagnósticos, corola estrellada y anteras iguales, fueron redefinidos para la sección, ya que algunas especies (*L. connata*, *L. gongylodes*, *L. hypoleuca* y *L. manantlanensis*) muestran similitud morfológica con la misma y solo difieren en alguno de estos caracteres con respecto a los demás propuestos por Bitter.

Después de revisar la lista de nombres asignables a la sección y el material de herbario se resolvieron algunos problemas de sinonimia como el de *L. heteroclita* (Sendtn.) Bitter, descrita en 1919, que es una especie con hojas glabras y geminadas. Cáliz con margen recto, de 3 mm de alto, escasamente pubescente con tricomas simples, blancos, diminutos. Anteras de 7-12 mm de largo, iguales y libres. Debido a su variación morfológica varios autores (D'Arcy, 1973; Tropicos.org) la han considerado como varias especies separadas, entre ellas *L. escuintlensis* (J.M. Coult.) D'Arcy y *L. mitrata* (Greenm.) Bitter, pero al comparar los ejemplares de herbario y los tipos en línea, no se observaron diferencias morfológicas significativas para considerarlas especies diferentes; por lo que se han designado como sinónimos de *L. heteroclita*, con base en el principio de prioridad, como lo había propuesto Nee en la flora de Veracruz (1986).

Por otro lado *L. anomala* Bitter se había propuesto por D'Arcy (1973) como un sinónimo de *L. escuintlensis* (ver discusión anterior), sinónimo a su vez de *L. heteroclita*, pero después de revisar el material de herbario se determinó que son dos especies diferentes, ya que *L. heteroclita* tiene tallos herbáceos, flores blancas y cáliz sin apéndices, mientras que *L. anomala* tiene tallos leñosos, flores moradas y cáliz con apéndices reducidos y reflexos en fruto.

Después de revisar el material de herbario y los tipos en línea se corroboró la propuesta de D'Arcy (1973) de ubicar a *L. chiriquiensis* Standl., como coespecífica de *L. synanthera* Bitter y no como especies independientes. Los ejemplares asignables a ambos nombres se caracterizan por tener hojas coriáceas, cáliz sin apéndices, coriáceo, sin formar lóbulos, glabro, corola morado-vino, anteras adnadas y no presentan variación significativa, por lo que el principio de prioridad ubica como nombre aceptado *L. synanthera* Bitter.

Análisis Cladístico

Las especies elegidas como grupo externo son representativas de los subgéneros, *Lycianthes*, *Polymeris* (con sus siete secciones) y el subgénero monoespecífico *Syngenesis*. Cabe señalar que para futuros análisis sería interesante incluir al subgénero *Cypellocalyx*, y conocer su posición con respecto a la sección *Synantheroides*, ya que ambas taxa carecen de apéndices en el cáliz; en este trabajo no fue incluido por falta de material.

Los estudios del polen dentro de la familia *Solanaceae* han mostrado ser útiles para separar géneros y especies (Al-Quran, 2004; Edmonds, 1984; Pearsson, 1994; Perveen, 2007; Punt, 1977; Stafford, 2006) y aunque los trabajos preliminares de las especies de la sección *Synantheroides* no mostraron variación, ésta si se presenta entre las otras secciones del género con la presencia de diferentes tipos de microornamentación observadas al MEB, esto puede ser útil para separar grupos, por lo que se podría tomar en cuenta para estudios posteriores y que no se exploró completamente aquí al no formar parte de los objetivos de este trabajo.

Análisis de Parsimonia

De los dos árboles obtenidos en el análisis de parsimonia solo hay conflicto con respecto a la posición de *L. tricolor* y *L. arrazolensis* y que consecuentemente aparece en el árbol de consenso sin resolver. Cabe señalar que estas dos especies son muy parecidas morfológicamente y su relación ha sido un poco conflictiva ya que es difícil distinguirlas si no se tiene el fruto maduro y en algunos casos se sospecha de hibridación (DEAN COM. PERS.). Por lo que hacen falta más estudios al respecto que resuelvan las relaciones entre estas especies.

En el cladograma de consenso se encuentra que las especies se dividen en dos clados principales a los que se denominaron tentativamente como el clado *Polymeris* y el clado no *Polymeris*. En el clado *Polymeris* se encuentran la mayoría de las especies de esta sección y las especies de la sección *Synantheroides* y en el segundo clado las especies de las secciones restantes. De las tres secciones del subgénero *Polymeris* muestreadas con más de un terminal (*Perennans*, *Polymeris* y *Simplicipila*), ninguna se corroboró como monofilética (Fig. 8). Las especies de la sección *Perennans* comparten un ancestro en común pero no inmediato y se ubican en clados diferentes, una como tempranamente divergente y otra como derivada. Las especies de la sección *Simplicipila* se ubican en clados completamente independientes, sin compartir algún ancestro en común. La sección *Polymeris* se muestra como polifilética al agruparse la serie *Tricolores* fuera de esta, en un clado independiente. La sección *Synantheroides* no se recuperó como monofilética en los análisis de parsimonia, sino como polifilética, dejando además a la sección *Polymeris* como parafilética.

Clado *Polymeris*

En el primer grupo del clado *Polymeris* se encuentran *L. geminiflora* y *L. heteróclita* que son muy parecidas morfológicamente y cuya asociación también es respaldada por el estudio molecular de Guzmán (2009) donde tienen un soporte estadístico de bootstrap de 98 y un índice de consistencia de 100, por lo que son dos especies con una relación muy cercana. Sin embargo, ni ellas ni las otras especies de la sección *Polymeris* (*L. maxonii*, *L. manantlanensis* y *L. nitida*), se agrupan con la especie tipo de la sección *Synantheroides*: *L. synanthera*. De esta manera *L. geminiflora*, *L. heteroclita* y *L. nitida*, que estaban asignadas a esta última (Bitter, 1919) y *L. maxonii* y *L. manantlanensis* que se propusieron como especies de la sección actualizada, no forman parte de la sección *Synantheroides* en un contexto cladístico.

Uno de los clados derivados del mismo ancestro hipotético agrupa la especie *L. pauciflora*, que pertenece a la serie *Oligochondra* (sección *Polymeris*) con la especie potencial *L. hypoleuca*. Esta serie originalmente propuesta por Bitter (1919), era caracterizada por tener flores campanuladas, con anteras notablemente desiguales, libres y con los apéndices del cáliz largos y aunque *L. hypoleuca* tiene flor campanulada sus anteras son iguales, conniventes y no tiene apéndices en el cáliz. Los caracteres que las agrupan son la presencia de tricomas estrellados en el tallo, en el envés de la hoja, en el cáliz y en el pedicelo, siendo este último una sinapomorfía. En la clasificación de Bitter (1919) no se menciona el tipo de tricomas, por lo que esto sería un punto importante a evaluar en futuros análisis para la serie *Oligochondrae*, así como ampliar la muestra, ya que Bitter (1919) asigna a 17 especies a esta serie, por lo que hacen falta más estudios para determinar si esta serie forma o no un grupo natural.

Como hermano de este clado está un clado con dos sub-grupos, uno con las secciones *Caribaccolae-Glandulifera-Virgatae* y en el otro la especie tipo de la sección *Synantheroides*, *L. synanthera*. Las tres especies representantes de las secciones *Caribaccolae-Glandulifera-Virgatae* se agruparon por las sinapomorfias de los tricomas dendríticos en la hoja y cáliz pero falta mayor evidencia para considerarlos un grupo natural, ya que solo se muestrearon tres especies de un total de 26, de las tres series. Sin embargo, estas series se corroboran como parte de la sección *Polymeris* al agruparse en el mismo clado, pero su relación dentro de la misma queda aún sin resolver.

Synantheroides

De las doce especies propuestas para la sección *Synantheroides* revisada, *L. ceratocalyca*, *L. connata* y *L. gongyloides* no se agrupan en el clado de la misma por lo que no forman parte de la sección, ya que no

comparten un ancestro en común. Las especies restantes se dividen en dos grupos que se anidan dentro de la sección *Polymeris* y no como una sección independiente como se había propuesto en la clasificación de Bitter (1919). El primer grupo *L. geminiflora*, *L. heteróclita*, *L. maxonii*, *L. manantlanensis* y *L. nítida* (ver discusión anterior) y el segundo con *L. anomala*, *L. sanctaeclarae* y la especie tipo de la sección *L. synanthera*.

El clado *Synantheroides*, que abarca tres especies (*L. anomala*, *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera*), comparte tres sinapomorfias: color de la corola morado oscuro-vino (40/2) con textura carnosa (42/1) y las anteras bifurcadas (48/0), está apoyado con un bootstrap de 66, mientras que el soporte de *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera* tiene un bootstrap de 90. Estas sinapomorfias son caracteres florales y uno de ellos, las anteras bifurcadas en el ápice, está relacionado directamente con el síndrome de polinización por vibración, característico del género (D'Arcy, 1986); por lo que se encuentran sujetos a una menor variación morfológica debido a los factores ambientales (Takhtajan, 1991; Travis, 1994), lo cual da un mayor apoyo a este grupo natural. Parte de este grupo: *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera* se recuperaron como grupos hermanos en el estudio filogenético de Guzmán *et al.* (2009) basado en caracteres moleculares; en el cual se soportan con un Bootstrap de 100, por lo que se pueden considerar como un grupo natural junto con *L. anomala* al tener evidencia morfológica y molecular que las respalde.

Como resultado de este análisis se propone limitar a la sección *Synantheroides* a estas tres especies que forman un grupo natural soportado por caracteres morfológicos y moleculares. Al limitar la sección también hay que redefinir los caracteres diagnósticos ya que los propuestos por Bitter (1919) presentan homoplasia y no ayudan a identificarla claramente. Debido a esto se proponen como nuevos caracteres diagnósticos las tres sinapomorfias del grupo que son: corola de color morado oscuro-vino, con textura carnosa y las anteras bifurcadas, así como una nueva diagnosis y clave de identificación para las especies (Apéndice 1).

Con relación a la posición de la sección *Synantheroides* dentro del género, es incierta aunque se anida en el clado *Polymeris* debido a su morfología, compartiendo caracteres como el color del tallo al secar, la densidad de tricomas simples y la forma del estilo. Cabe señalar que estos caracteres tienen homoplasia, reversiones y un bajo valor de bootstrap, por lo que la agrupación debe ser considerada con reservas hasta obtener un soporte estadístico mayor en futuros análisis, ya que por el momento no se han encontrado sinapomorfias o caracteres diagnósticos de la sección *Polymeris-Synantheroides* que apoyen la agrupación. Se considera prematuro proponer una nueva clasificación del género y una delimitación de la sección *Synantheroides* como serie, sin un soporte más robusto que incluya un muestreo más amplio de las especies de la sección *Polymeris*, así como caracteres morfológicos y moleculares.

Clado No Polymeris

Este clado está apoyado por dos sinapomorfias: la de los tricomas simples erectos en el cáliz (37/0) y la forma de la semilla reniforme (54/2). Sin embargo, tiene bajos valores de bootstrap y algunas asociaciones se contradicen con datos moleculares (Guzman, 2009), por lo que debe considerarse con precaución hasta que futuros análisis brinden evidencia más clara.

Este clado se divide en dos grupos principales, el clado *Lycioides* y el clado *Kittoides-Pilifera-Tricolores* (Fig. 8). Es en este último se encuentran a las especies *L. ceratocalycia*, *L. connata* y *L. gongylodes* propuestas como miembros de sección *Synantheroides* actualizada. Después del análisis cladístico se propone que estas especies no forman parte de la sección *Synantheroides*. Como clado derivado de este grupo está la especie representante de la sección *Kittoides*, *L. profunderugosa* asociada con la serie *Piliferae* de la sección *Simplicipila*, junto con la serie *Tricolores*. Este clado no comparte ninguna sinapomorfia o carácter molecular (Guzman, 2009) que lo apoye, pero pone en evidencia que la sección *Simplicipila* no es monofilética ya que *L. profunderugosa*, no se agrupó con la otra serie *Strigulosa*, también miembro de esta sección. Con relación a la serie *Tricolores* su posición quedó sin resolver en el árbol de consenso, contrastando con el estudio molecular de Guzmán *et al.* (2009), en el cual la sección se agrupa con el resto de las especies de la sección *Polymeris* en un solo clado, soportado por un bootstrap de 79. La posición de la sección *Tricolores* es incierta y se requieren de estudios posteriores donde se consideren los caracteres moleculares así como los morfológicos.

En el otro clado principal del clado no *Polymeris*, el clado *Lycioides*, aparece como clado hermano de *L. ciliolata* y *L. asarifolia*, aunque sin sinapomorfias. Los datos moleculares de Guzmán *et al.* (2009) apoyan parcialmente esta asociación ya que estas especies se ubican en el mismo clado pero la posición de *L. asarifolia* no está resuelta. Como clado hermano está *L. lycioides* junto con *L. pringlei* y *L. surotatensis* compartiendo las sinapomorfias de los tricomas glandulares en hojas, tallos y pedicelos y aun así con bajos valores de bootstrap. De éstos, el único apoyado por los datos moleculares (Guzman *et al.* 2009) es *L. pringlei* y *L. surotatensis*, que se agrupan por la sinapomorfia de los tricomas glandulares en el cáliz y en los estudios moleculares se agrupan en el mismo clado, aunque una como tempranamente divergente (*L. pringlei*) y la otra como derivada (*L. surotatensis*). Sin embargo, en este mismo estudio se ubica a *L. lycioides* en un clado completamente separado, por lo que habría que evaluar los caracteres morfológicos junto con los moleculares para determinar la ubicación de estas tres especies y sus relaciones (Guzmán *et al.*, 2009; Walsh y Hoot, 2001).

La clasificación de Bitter (1919), basada en caracteres morfológicos, no se corrobora como natural con el muestreo realizado en este estudio, en su lugar parece haber solo dos grandes grupos o clados principales, respaldados parcialmente en el análisis de Guzmán *et al.* (2009), donde también aparecen dos clados principales, en los cuales coincide la agrupación de *L. lenta*, *L. geminiflora*, *L. heteroclita*, *L. nitida*, *L. sanctaeclarae* y *L. synanthera* en un clado y *L. ciliolata*, *L. lycioides* y *L. asarifolia* en otro. Sin embargo, se necesitan más análisis con un mayor número de representantes de las secciones, así como explorar caracteres moleculares, palinológicos y sumarlos a los morfológicos para obtener una hipótesis más robusta que pueda resultar en una propuesta de clasificación.

Remoción de caracteres

De los 64 caracteres usados en este trabajo 51 de ellos no afectaron la topología del árbol de forma significativa generando confianza sobre los resultados, ya que el cladograma no se afecta significativamente al remover individualmente la mayoría de los caracteres.

Con el análisis de remoción de caracteres, se identificaron seis caracteres con una fuerte señal filogenética para el clado *No polymeris*, dos de ellos vegetativos, tres florales y uno del fruto. Los caracteres vegetativos involucran la densidad de tricomas estrellados en el tallo, que ha mostrado ser además, un carácter útil para distinguir las secciones y especies. Los otros caracteres han sido abordados por diversos autores (Barboza, 1992; Benítez, 1997; Dean, 2004; Seithe 1979), corroborándose así la importancia de seguir considerándolos para futuros análisis.

También se encontraron siete caracteres que afectan la topología de todo el cladograma y no solo enparcialmente. De estos caracteres cuatro son vegetativos, dos florales y uno del fruto. Los caracteres vegetativos todos son relacionados a los tricomas, lo que muestra la importancia de este tipo de carácter que aún no ha sido explorado completamente, así mismo resalta la necesidad de futuros estudios lo tomen en cuenta y lo analicen con cuidado y rigidez para determinar la importancia de su potencial filogenético (Davis, 1993; Davis *et al.*, 1993).

Evaluación de los caracteres

Se evaluaron los caracteres que tradicionalmente han sido usados por diversos autores para definir especies y grupos infragenéricos, como lo son: la consistencia de las hojas, que fue utilizado por Bitter (1919) para separar

entre especies y ha sido poco retomado en otros estudios. En este estudio, este carácter separa algunos grupos pero es un carácter que presenta homoplasia, por lo que puede ser diagnóstico para distinguir entre algunas especies pero no para grupos mayores.

Otro carácter es el tipo de pubescencia. La importancia taxonómica de los tricomas en la familia Solanaceae se ha demostrado en diversos estudios, que han permitido delimitar secciones, series e incluso establecer diferencias entre géneros (Adedeji *et al.*, 2007; Seithe, 1979; Seithe y Anderson, 1982; Seithe y Sullivan, 1990). El género *Lycianthes* puede presentar tricomas glandulares y tricomas eglandulares simples, denticados, estrellados y tradicionalmente se ha usado la densidad para separar entre especies (Barboza y Hunziker, 1992; Benítez D'Arcy, 1997; Bitter 1919; Dean 2004). Los tricomas simples son los más frecuentes en el género pero, no es extraño encontrar especies con tricomas estrellados o denticados además de estos. La densidad de estos tricomas se corroboró como útil para separar entre especies a pesar de ser un carácter vegetativo considerado como influenciado por el ambiente (Molina-Montenegro, 2008; Travis, 1994) ya que la densidad de los tricomas en el envés de la hoja, en el cáliz y en la corola ayuda a separar grupos (Dean, 2004). Una observación nueva que separa en grupos o secciones es la orientación de estos tricomas en la hoja y en el cáliz, por lo que pueden ser un carácter importante a considerar en futuros estudios.

La presencia de tricomas glandulares, denticados o estrellados se corrobora como útil para separar entre secciones y muestra una mayor utilidad que la presencia de los apéndices del cáliz que han sido mayormente utilizados, como en el caso del clado *Oligochondrae*. Cabe señalar que los tricomas estrellados se muestran como derivados de los tricomas denticados y no a la inversa, como en el caso de *Solanum*, como lo había señalado Seithe (1979).

El color del tallo. Dentro del género el color verde del tallo al secar, es el más común, pero en algunos grupos es amarillento o blanquecino lo que resultó muy útil para distinguir entre especies y para agrupar a algunos clados más pequeños como el *Synantheroides* y parte del clado *No Polymeris*. Este es un carácter a tener en consideración en futuros análisis y tratamientos taxonómicos, ya que puede ser informativo.

La forma de las hojas principales puede ser variable en el género pero mantienen el rasgo de tener una lámina entera, salvo en *L. asarifolia* y *L. ciliolata*, de forma generalmente elíptica y con un ápice agudo o acuminado. De estos datos la forma del ápice resultó útil en el análisis cladístico, al separar parte del clado *Polymeris* y a un clado más pequeño del clado *No Polymeris*, a pesar de tener homoplasia.

Número de flores. Es un carácter que se había propuesto por Bitter (1919) y Barboza y Hunziker (1992) para separar entre especies, principalmente aquellas que tienen inflorescencia de las que presentan flores solitarias. Este carácter presenta homoplasia y polimorfismo en las especies, por lo que su utilidad se limita al nivel de especie y aun así depende de las especies en cuestión, por lo que no se corrobora como útil.

Número de apéndices del cáliz. Este ha sido uno de los caracteres más usados a lo largo de la historia para separar especies y secciones dentro del género. Fue propuesto por Bitter (1919) en el tratamiento inicial del género, ya que es uno de los rasgos más característicos del mismo y de fácil observación. El número de estos apéndices, así como su forma y disposición, se han corroborado como caracteres útiles para separar especies y secciones en el género, como se refleja en el análisis cladístico, a pesar de tener homoplasia. Estos caracteres permiten separar secciones y distinguir entre especies, como ya lo han señalado diversos autores en los trabajos existentes sobre el género (Barboza y Hunziker, 1992; Benítez y D'Arcy, 1997; Bitter 1919; Dean 2004).

Corola. El color de la corola ha sido usado por casi todos los autores que han trabajado el género para distinguir entre especies. En el análisis cladístico este carácter se corrobora como útil para distinguir especies, pero no así para distinguir secciones, ya que presenta homoplasia y polimorfismo por lo que su utilidad queda limitada. Sin embargo, se podría retomar desde el aspecto químico, ya que en algunas especies las flores morado-lila tienden a decolorarse al secarse mientras que en otras el color se oscurece o se mantiene, por lo que es probable que tengan una composición química diferente (Baudui, 2006).

La forma de la corola fue propuesta como un carácter para diferenciar especies en el tratamiento de Benítez y D'Arcy (1997). Dentro de los rasgos evaluados está el largo de la membrana que une a los lóbulos de la corola, ya que puede estar ausente, llegar a la mitad o continuar hasta $\frac{3}{4}$ partes del lóbulo. El largo de la membrana entre los lóbulos se corrobora como un carácter útil para distinguir especies, secciones y aunque presenta homoplasia permite apoyar clados principales. La corola puede ser fuente de caracteres taxonómicos importantes por lo que se requieren estudios más detallados para explorar su utilidad por completo.

Caracteres florales reproductivos. El largo de los filamentos de los estambres fue propuesto por Bitter (1919) como un carácter importante para separar secciones dentro del género. Varios autores lo han retomado en sus claves de identificación como un carácter diagnóstico, ya que el largo de los filamentos así como la posición del poro en las anteras está fuertemente relacionado con el síndrome de polinización por vibración característico del género. (Buchmann y Cane, 1989; D'Arcy, 1986; Glover et al., 2004; Hunziker, 2001). El largo de los filamentos demostró en el análisis cladístico ser útil para separar secciones principalmente. En las especies

revisadas de *Lycianthes*, el estilo aparece como capitado o claviforme y aunque es un carácter que tiene homoplasia resultó útil para apoyar clados, no así a nivel de especie.

El largo de los filamentos de los estambres, así como la forma del estilo, por ser estructuras reproductivas, son más consistentes bajo la presión de un medio ambiente fluctuante, en comparación con las estructuras vegetativas (Sivarajan, 1991) por lo que pueden ser estudiadas con mayor detalle en futuros análisis.

Semillas. La forma de las semillas así como su ornamentación han sido caracteres importantes taxonómicamente y se han utilizado en diversas familias (Barthlott, 1981). En las solanáceas han mostrado gran relevancia en géneros como *Physalis*, *Petunia* y *Solanum* (Axelius, 1992; Watanabe, 1999; Zhang *et al.*, 2005) y a pesar de ser poco estudiados para *Lycianthes*, han demostrado tener potencial (Dean, 2004). De los rasgos utilizados en este estudio, la forma redondeada de las semillas así como la presencia-ausencia de proyecciones en la unión de las células de la orilla de la testa, ayudan a separar clados pero se resolvieron como homoplasias. La forma de las semillas es útil para apoyar clados pequeños, como el *Synantheroides* y para diferenciar entre especies, pero no así para separar entre secciones. Las proyecciones en la unión de las células de la orilla de la testa resultaron ser útiles para apoyar clados, como en el caso del clado *Oligochondrae* y parte del clado *No Polymeris*. Estas proyecciones pueden ser cortas, largas o irregulares pero, debido a que las semillas solo se lavaron y no se digirieron no se pudo observar su morfología a detalle y explorar a profundidad la utilidad de este carácter. Estudios posteriores en los cuales se observe la pared periclinal y sus ornamentaciones podrían ser de gran valor taxonómico para el género.

Conclusiones

La sección *Synantheroides* revisada no se corrobora como un grupo natural; en su lugar, se restringe a tres especies.

No se encontraron sinapomorfias o caracteres diagnósticos para el clado que incluye a las especies de las secciones *Polymeris-Synantheroides*, por lo que es prematuro proponer una nueva clasificación de las mismas y una delimitación de la sección *Synantheroides* como serie de la misma.

La clasificación infragenérica propuesta por Bitter (1919) para el género no se corrobora como natural, en su lugar parece haber dos grandes grupos o clados, pero faltan más estudios que incluyan más terminales para resolver su clasificación.

Los caracteres tradicionalmente usados para discriminar entre secciones y taxones infragenéricos se corroboraron como útiles en mayor o menor grado y se propones tres caracteres nuevos para separar entre especies y clados.

Dentro de los caracteres que no se habían considerado en la literatura como diagnósticos para las secciones, pero que en este trabajo mostraron cualidades para separar entre taxa son: la orientación de los tricomas simples de la hoja y cáliz, las proyecciones en la unión de las células de la orilla de la testa, el color del tallo al secar y la forma del ápice de la hoja.

Referencias

- Adedeji O, Ajuwon O.Y. & Babawale O.O. 2007. Foliar Epidermal Studies, Organographic Distribution and Taxonomic Importance of Trichomes in the Family *Solanaceae*. **International Journal of Botany** 3(3): 276-282.
- Armstrong J. 1986. Comparative Floral Anatomy of Solanaceae: A Preliminary Survey. En: D'Arcy W.G. (Ed.) **Solanaceae, Biology and Systematics**. Columbia University Press, New York. Estados Unidos. 101-113.
- Axelius B. 1992. Testa patterns in some species of *Physalis* L. and some other genera in the tribe *Solaneae* (*Solanaceae*). **International Journal of Plant Sciences** 153 (3): 488-502.
- Barboza G.E. & Hunziker A.T. 1992. El género *Lycianthes* en la Argentina. **Darwiniana** 31: 17-34.
- Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. **Nordic Journal of Botany** 1:345-355.
- Benítez C. & D'Arcy W.G. 1997. The genus *Lycianthes* (*Solanaceae*) in Venezuela. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 84: 167-200.
- Bitter G. 1919. Die Gattung *Lycianthes*. **Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Vereine zu Bremen** 24 (2): 292-520.
- Bohs L. & Olmstead G. 1997. Phylogenetic Relationships in *Solanum* (*Solanaceae*) Based on *ndhF* Sequences. **Systematic Botany** 22: 5-17.
- Bohs L. 2005. Major clades in *Solanum* based on *ndhF* sequences data. En: Keating R.C, Hollowell V.C. y Croat T.B. (Eds). **A festschrift for William G, D'Arcy: the legacy of a taxonomist**. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Estados Unidos. 27-49.
- Buchmann S & Cane J. 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. **Oecologia** 81 (3): 289-294
- Cuevas-Arias C, Vargas O & Rodríguez A. 2008. Diversidad de la familia *Solanaceae* en el estado de Jalisco, México. **Revista Mexicana de Biodiversidad** 79: 67-79.
- D'Arcy W.G. 1972. Solanaceae studies II: typification of subdivisions of *Solanum*. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 59: 262-278.
- D'Arcy W.G. 1973. Solanaceae en: Flora of Panama. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 60: 573-780.
- D'Arcy W.G. 1986. The calyx in *Lycianthes* and some other genera. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 73: 117-127.
- D'Arcy W.G. 1991. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography. En: J.G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee y N. Estrada (Eds.) **Solanaceae III: Taxonomy-Chemistry-Evolution**. Royal Botanic Garden. Kew, Reino Unido. 75-137.
- Davis J.I. 1993. Character removal as a means for assessing stability of clades. **Cladistics** 9: 201-210.
- Davis J.I, Frohlich M. & Soreng R. 1993. Cladistic Characters and Cladogram Stability. **Systematic Botany** 18 (2): 188-196.

- Dean E. 2004. A taxonomic revision of *Lycianthes* series *Meizonodontae* (*Solanaceae*). **Botanical Journal of the Linnean Society** 145: 385-424.
- Edmonds J.M. 1984. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum*. **Botanical Journal of the Linnean Society** 88(3): 237-251.
- Erdtman G. 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. **Chronica Botanica Co.**, Waltham, Massachusetts, 1952.
- Gentry J.L. Jr. & Standley P.C. 1974. Solanaceae en: Flora of Guatemala. **Fieldiana Botany** 24: (10):1-151.
- Glover B, Bunnewell S & Martin C. 2004. Convergent evolution within the genus *Solanum*: the specialised anther cone develops through alternative pathways. **Gene** 331: 1-7.
- Goloboff P. 1999. **NONA** (NO NAME) ver. 2 Published by the author, Tucumán, Argentina
- Guzmán A, Dean E & Bohs L. 2009. Hot and not so hot: phylogenetic relationships in *Capsicum* and *Lycianthes* (*Solanaceae*). **Botany & Mycology Congress, Snowbird Utah**. (Electronic Abstract Site Overview <http://2009.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=158> consultado el 30 agosto 2013).
- Heiser C. 1987. Origins of *Solanum lasiocarpa* and *S. repandum*. **American Journal of Botany** 74: 1045-1048.
- Hunziker A.T. 1979. South American Solanaceae: A synoptic survey. En: Hawkes J.G, Lester R.N. y Skedling A.D. (Eds). **The biology and Taxonomy of the Solanaceae**. Academic Press London. London, Reino Unido. 346-360.
- Hunziker A.T. 2001. **The genera of Solanaceae**. A.R.G. Gantner Verlag K.-G. Ruggell, Alemania. 326-329.
- International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code). 1994. Regnum Vegetabile 131. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- The International Plant Names Index. (<http://www.ipni.org/> consultado el 30 agosto del 2013).
- Koch K, Bhushanb B & Barthlotta W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. **Progress in Materials Science** 54 (2): 137-178.
- Lepschi B.J. & Symon D.E. 1999. En: A preliminary cladistic analysis of Australasian *Solanum* and *Lycianthes*. En: Nee M, Symon D.E, Lester R.N. y Jessop J.P. (Eds). **Solanaceae IV: advances in biology and utilization**. Royal Botanic Gardens. Kew, Reino Unido. Pp. 161-170
- Long J.T. 2001. Una semblanza de las *Solanaceae*. **Etnobiología** 1:17-23.
- Martínez, M, Rodríguez A, Chiang F, & Montero J.C. 2008. Solanáceas (Dicotiledóneas), en S. Ocegueda y J. Llorente-Bousquets (coords.), Catálogo taxonómico de especies de México, en **Capital natural de México**, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, CD1.
- Molina-Montenegro M.A. 2008. Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. **Ecosistemas** 17 (1): 146-154.
- Moreno N. 1984. **Glosario botánico ilustrado**. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bioticos. Editorial continental. Xalapa, México.

- Muller L, Solow T, Taylor N, Skwarecki B, Buels R, Binns J, Lin C, Wright M, Ahrens R, Wang Y, Herbst E, Keyder E, Menda N, Zamir D & Tanksley S. 2005. The SOL Genomics Network. A Comparative Resource for *Solanaceae* Biology and Beyond. **Plant Physiology** 138: 1310–1317.
- Nee M. 1986. *Solanaceae* I. En: Gómez-Pómpa A. et al. (editores). **Flora de Veracruz**. Fascículo 49. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos bióticos. Xalapa, México. Pp 85-110.
- Niño J, Correa M & Mosquera O.M. 2006. Antibacterial, Antifungal, and Cytotoxic Activities of 11 Solanaceae Plants from Colombian Biodiversity. **Pharmaceutical Biology** 44(1): 14–18.
- Nixon, K. C. 1999-2002. **WinClada** ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Olmstead R.G. & Palmer J.D. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and carácter evolution. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 79: 346-360.
- Olmstead R.G. & Palmer J.D. 1997. Implications for the Phylogeny, Classification and Biogeography of *Solanum* from cpDNA Restriction Site Variation. **Systematic Botany** 22(1): 19-29.
- Olmstead R.G, Sweere J.A, Spangler R.E, Bohs L. & Palmer J.D. 1999. Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA. En: Nee M, Symon D.E, Lester R.N. y Jessop J.P. (Eds). **Solanaceae IV: advances in biology and utilization**. Royal Botanic Gardens. Kew, Reino Unido. 111-137.
- Olmstead R.G, Bohs L, Migid H.A, Santiago-Valentin E, Garcia V.F. & Collier S.M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. **Taxon** 57 (4): 1159-1181.
- Orozco C, Vargas C. & Serralde L. 2008. A new species of *Lycianthes* (Solanaceae) from the pacific region of Colombia. **Novon** 18: 237-240.
- Persson V., Knapp S. & Blackmore S. 1994. Pollen morphology and systematics of tribe *Juanulloae* A.T. Hunziker (*Solanaceae*). **Review of Palaeobotany and Palynology** 83 (1-3): 1-30.
- Rzedowski J, Rzedowski G.C. de & colaboradores, 2001. **Flora fanerogámica del Valle de México**. 2a. ed., Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.
- Rodríguez A. & Vargas O. 2002. *Lycianthes manantlanensis* (*Solanaceae*), a new species from Mexico. **Novon**. 12 (2): 245-248.
- Rodríguez A. 2004. Solanáceas En: Briones-Salas M, García-Mendoza A, Ordóñez Díaz M. **Biodiversidad de Oaxaca**. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F, México. 297 -304
- Rusby H. 1926. Additions to the Genus *Lycianthes* Dunal. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** 53 (4): 209-213.
- Salazar J, Velásquez R, Quesada S, Piccinelli A & Rastrelli L. 2006. Chemical composition and antinutritional factors of *Lycianthes synanthera* leaves (chomte). **Food Chemistry** 97: 343–348.
- Santiago-Valentin E. & Olmstead R. 2003. Phylogenetics of the Antillean *Goetzeoideae* (*Solanaceae*) and Their Relationships Within the *Solanaceae* Based on Chloroplast and ITS DNA Sequence Data. **Systematic Botany** 28 (2): 452-460.
- Seithe A. 1979. Hair types as taxonomic characters in *Solanum*. En: Hawkes JG, Lester RN y Skelding AD (editores). **The biology and taxonomy of the Solanaceae**. Prensa de la Academia. Londres, Inglaterra.

- Seithe A. & Anderson G.J. 1982. Hair morphology and the relationships of species in *Solanum* sect. *Basarthrum*. **Plant Systematics and Evolution** 139: 229-256.
- Seithe A. & Sullivan J. 1990. Hair morphology and systematics of *Physalis* (*Solanaceae*). **Plant Systematics and Evolution** 170: 193-204.
- Sivarajan V.V. 1991. **Introduction to the Principles of Plant Taxonomy**. (segunda ed.) Press Syndicate of the University of Cambridge. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Stafford P. & Knapp S. 2006. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic-flowered nightshades (*Solanaceae*; *Salpiglossideae* sensu D'Arcy, 1978 and *Cestroideae* sensu D'Arcy, 1991, pro parte): A review. **Systematics and Biodiversity** 4 (2): 173-202.
- Takhtajan A. 1991. **Evolutionary trends in flowering plants**. Columbia University Press. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Travis J. 1994. Evaluating the Adaptive Role of Morphological Plasticity. En: **Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology**. Wainwright P.C. y Reilly S.M. editores. Universidad de Chicago. Chicago, Estados Unidos de América.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 08 Aug 2014 <<http://www.tropicos.org>>
- Villaseñor R.J.L. 2003. Diversidad y distribución de las *Magnoliophyta* en México. **Interciencia** 28(3): 160-167.
- Walsh B & Hoot S. 2001. Phylogenetic relationships of *Capsicum* (*Solanaceae*) using DNA sequences from two noncoding regions: the chloroplast *atpB-rcbL* spacer region and nuclear waxy introns. **International Journal of Plant Science** 162: 1409-1418.
- Watanabe H, Ando T, Nishino E, Kokubun H, Tsukamoto T, Hashimoto G & Marchesi E. 1999. Three groups of species in *Petunia* sensu Jussieu (*Solanaceae*) inferred from the intact seed morphology. **American Journal of Botany** 86 (2): 302-305.
- Zhang Z, Yang D, Lu A. & Knapp S. 2005. Seed morphology of the tribe *Hyoscyameae* (*Solanaceae*). **Taxon**. 54 (1): 71-83.

Apéndice 1

Lycianthes Sección *Synantheroides* restringida

Diagnosis: Arbustos escandentes; cáliz sin apéndices o, si presentes, cinco y reducidos; corola morado-vino, carnosa, anteras poricidas con el ápice bifurcado; fruto una baya roja o anaranjada.

Descripción:

Arbustos escandentes.

Tallo de color verde-blanquecino al secar, escasamente pubescentes o pubescente con tricomas dendríticos y/o simples en el envés, sin tricomas glandulares, simples o estrellados.

Hojas cartilaginosas o coriáceas; escasa pubescentes con tricomas dendríticos en el haz, sin tricomas glandulares, simples o estrellados. Escasa pubescentes o pubescente con tricomas dendríticos y/o simples en el envés, sin tricomas glandulares, simples o estrellados. Hojas geminadas, la hoja principal elíptica, ápice agudo y forma de la hoja geminada con respecto de la principal, igual o diferente.

Flores agrupándose en inflorescencias con 2-4 flores, con o sin braquiblastos. Pedicelos escasamente pubescentes con tricomas dendríticos, sin tricomas glandulares, simples o estrellados.

Cáliz carnoso o coriáceo, de color pardo al secar, con margen repando, recto o pseudolobado, reflexo o recto, escasamente pubescentes con tricomas dendríticos, sin tricomas glandulares, simples o estrellados, sin apéndices o con cinco reducidos.

Corola morada, con una membrana entre los lóbulos de la corola de más de $\frac{3}{4}$ del lóbulo o sin membrana, con textura carnosa, escasamente pubescente con tricomas simples o glabra en la parte media de los lóbulos, sin tricomas estrellados.

Estilo capitado o claviforme.

Anteras amarillas o moradas, con un poro intorso, tecas bifurcadas, anteras connadas, de igual largo.

Fruto ovoide o esférico, amarillo-naranja en la madurez, semilla redondeadas o triangulares, comprimidas, con las células del centro angulada poligonal elongada o angulada poligonal isométrica, la pared anticlinal en omega y con o sin proyecciones entre las uniones. Las células de la orilla alargadas poligonales, la pared anticlinal en V o en Ω , con o sin proyecciones entre las uniones. La pared periclinal de las células de la semilla plana o cóncava.

La sección en la circunscripción que aquí se propone incluye tres especies: *L. anomala*, *L. sanctaeclarae*, y *L. synanthera*.

Clave para las especies de la Sección *Synantheroides* restringida

Braquiblastos ausentes; cáliz coriáceo, reflexo; membrana entre los lóbulos de la corola presente; fruto ovado; semilla en vista ecuatorial redondeada, proyecciones entre la unión de las células de la testa la semilla ausentes, pared anticlinal de las células de la testa en el margen de la semilla en forma de V

..... *L. anomala*

Braquiblastos presentes; cáliz papiráceo, recto; membrana entre los lóbulos de la corola ausente; fruto esférico; semilla en vista ecuatorial triangular, proyecciones entre la unión de las células de la testa de la semilla presentes, pared anticlinal de las células de la testa en el margen de la semilla en forma de Ω

Tallo con tricomas simples ausentes, dendríticos presentes; hoja con tricomas simples en el envés ausentes, tricomas dendríticos en el envés presentes; pedicelos con tricomas dendríticos presentes; margen del cáliz pseudolobado; anteras amarillas; estilo capitado; células de la testa en el centro de la semilla alargadas *L. sanctaeclarae*

Tallo con tricomas simples presentes, dendríticos ausentes; hoja con tricomas simples en el envés escasamente pubescentes, tricomas dendríticos en el envés ausentes; pedicelos con tricomas dendríticos ausentes; margen del cáliz recto; anteras moradas; estilo claviforme; células de la testa en el centro de la semilla isométricas

..... *L. synanthera*

L. anomala:

Tallo glabro.

Hojas cartilaginosas. Escasamente pubescentes con tricomas dendríticos en el envés, sin tricomas glandulares, simples o estrellados. La hoja geminada de forma diferente a la principal.

Flores sin formar braquiblastos.

Cáliz carnoso, con margen repando, reflexo nunca recto, con cinco apéndices reducidos.

Corola con una membrana entre los lóbulos de la corola de más de $\frac{3}{4}$ del lóbulo, glabra.

Estilo capitado. **Anteras** amarillas.

Fruto ovoide, amarillo-naranja en la madurez, semilla oblada, con las células del centro angulada poligonal elongada, la pared anticlinal en omega y sin proyecciones entre las uniones, las células de la orilla alargadas, poligonales, la pared anticlinal en V y sin proyecciones entre las uniones, la pared periclinal de las células de la semilla plana.

L. sanctaeclarae:

Tallo pubescente con tricomas dendríticos, sin tricomas glandulares, simples, estrellados.

Hojas coriáceas. Pubescentes con tricomas dendríticos en el envés, sin tricomas glandulares, simples o estrellados. La hoja geminada de forma diferente a la principal.

Flores formando braquiblastos.

Cáliz coriáceo, con margen pseudolobado, recto no reflexo, sin apéndices de ningún tipo.

Corola sin una membrana entre los lóbulos de la corola, escasamente pubescente con tricomas simples en la parte media de los lóbulos sin tricomas estrellados.

Estilo capitado. **Anteras** amarillas.

Fruto esférico, semilla triangulares, con las células del centro angulada poligonal elongada, la pared anticlinal en omega y con proyecciones entre las uniones, las células de la orilla alargadas, poligonales, la pared anticlinal en omega y con proyecciones entre las uniones, la pared periclinal de las células de la semilla concava.

L. synanthera:

Tallo escasamente pubescente con tricomas dendríticos y simples, sin tricomas glandulares o estrellados.

Hojas coriáceas, Escasa pubescentes con tricomas dendríticos y simples en el envés, sin tricomas glandulares o estrellados. La hoja principal elíptica con ápice agudo; la hoja geminada de igual forma a la principal.

Flores formando braquiblastos.

Cáliz coriáceo, con margen recto, recto no reflexo, sin apéndices.

Corola sin una membrana entre los lóbulos de la corola, glabra.

Estilo claviforme. **Anteras** moradas.

Fruto esférico, semilla triangulares, con las células del centro angulada poligonal isométrica, la pared anticlinal en omega y con proyecciones entre las uniones, las células de la orilla alargadas, poligonales, la pared anticlinal en omega y con proyecciones entre las uniones, la pared periclinal de las células de la semilla concava.