

# ANÁLISIS CLADÍSTICO DE *CENTRONIA* (MERIANIEAE/MELASTOMATACEAE) CON BASE EN CARACTERES MORFOLÓGICOS

Humberto Mendoza-Cifuentes<sup>1</sup>, José Luis Fernández-Alonso<sup>2</sup>

## Resumen

**Mendoza-Cifuentes, H., J. L. Fernández-Alonso:** Análisis cladístico de *Centronia* (Meranieae/Melastomataceae) con base en caracteres morfológicos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **35** (137): 431-450, 2011. ISSN 0370-3908.

*Centronia* es un género neotropical de 15 especies que presenta problemas de circunscripción con otros géneros de la Tribu Meranieae como son *Meriania* y *Graffenrieda*. Para evaluar su monofilia, se realizó un análisis cladístico con base en caracteres morfológicos. En el muestreo se incluyeron 45 especies de 10 géneros; como grupo más externo se utilizó una especie del género *Miconia* de la tribu Miconieae; para *Centronia* se consideraron 13 especies. Un total de 103 caracteres morfológicos fueron utilizados en el análisis. *Centronia* es un grupo polifilético con 10 especies que se asocian al género *Meriania*, una al género *Wurdastom*, dos de posición genérica incierta y un grupo monofilético de dos especies que conforman a *Centronia* "sensu stricto". *Centronia s. str.* no posee sinapomorfías y los caracteres que lo sustentan también se encuentra en *Graffenrieda*, pero la resolución del análisis no permitió concluir aun sobre su transferencia a este género. Se propone que el grupo de especies de *Centronia* del norte de los Andes sea transferido a *Meriania*.

**Palabras clave:** *Centronia*, filogenia, *Graffenrieda*, Melastomataceae, *Meriania*, Meranieae, *Wurdastom*.

## Abstract

*Centronia* is a neotropical genus with 15 species that present circumscription problems with other genus of the tribe Meranieae like *Meriania* and *Graffenrieda*. To test its monophyly, a cladistic analysis of the genus based on morphological characters was carried out. Fourth five species of 10 genera there were included in the sample; one species of *Miconia* from tribe Miconieae was the most external group; of *Centronia* we considered 13 species. A whole of 103 morphological characters was employed. *Centronia* is a polyphyletic group with 10 species associated to the

<sup>1</sup> Investigador independiente, Claustro de San Agustín, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia. Correo electrónico: hummendoza@gmail.com

<sup>2</sup> Real Jardín Botánico RJB-CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, España. Correo electrónico: jlfernandez@rjb.csic.es

genus *Meriania*, one to *Wurdastom*, 2 of general uncertain position and 2 species that conform the monophyletic group *Centronia* “*sensu stricto*”. *Centronia s.str.* don't has sinapomorphies its characters support also been in *Graffenrieda*, however the resolution of this analysis is not enough to merge it in *Graffenrieda*. Here we propose that the Andean group of this genus should be transfer to *Meriania*.

**Key words:** *Centronia*, *Graffenrieda*, Melastomataceae, *Meriania*, Meranieae, phylogeny, *Wurdastom*.

## Introducción

*Centronia* D. Don es un género neotropical conformado por 15 especies distribuidas entre Colombia, Venezuela y Perú. Las especies se encuentran desde el nivel del mar hasta zonas de páramos, pero la mayoría crecen en el norte de los Andes entre los 1200 y 3000 m de altitud. Dos de sus especies se encuentran en el Escudo Guayanés de Colombia y Venezuela y otras dos en las zonas de la Cordillera del Cóndor en Ecuador y Perú (Wurdack, 1980; Lozano & Becerra, 1999a; Mendoza & Ramírez, 2006). El género fue descrito por Don (1823) y su especie tipo es *C. laurifolia* D. Don.

*Centronia* se ubica dentro de la tribu Meranieae, la cual está constituida por 15 géneros y alrededor de 280 especies neotropicales (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). Triana (1871) y Cogniaux (1891) produjeron monografías del género como parte de sus tratamientos de toda la familia, pero desde entonces no se ha realizado una evaluación taxonómica integral y la literatura existente sólo comprende publicaciones de nuevas especies y tratamientos en floras regionales (Almeda, 1993; Lozano & Becerra, 1999a; Wurdack, 1973, 1980).

La circunscripción de *Centronia* comprende la presencia de cáliz caliptrado con dehiscencia circuncísil y estambres con poro de las anteras orientado ventralmente (Wurdack, 1973). No obstante, estos caracteres son variables dentro del género y además se encuentran en otros de la misma tribu como son *Graffenrieda* DC. y *Meriania* Sw. (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). Todas las especies de *Centronia* poseen caliptras, sin embargo, son de diferentes formas y tienen dehiscencias variables, no sólo circuncísil (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). La orientación del poro de la antera, que se ha utilizado para separar este género de *Meriania* (Wurdack, 1973), es polimórfico en *Centronia*, pues el 67% de sus especies presentan poros dorsales, el 26% ventrales y el 7% apicales (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). *Centronia* es el único género en Meranieae con un taxón con flores haplostemonas y con caracteres que se asocian al género *Wurdastom* B. Wall., de posición tribal

incierto (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). Estas variaciones e inconsistencias en los caracteres diagnósticos no permiten actualmente diferenciar a *Centronia* de géneros cercanos como *Graffenrieda* y *Meriania* y es un indicio de que este taxón no es un grupo natural.

Considerando lo expuesto, este trabajo evaluó la monofilia de *Centronia* por medio de un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos. También buscó establecer pautas para redefinir su circunscripción o la posible inmersión de sus especies en otros géneros de la tribu.

## Métodos

### Taxones analizados

Se consideraron 45 especies que representan 10 géneros, 9 de ellos pertenecientes a Meranieae. De las especies se evaluaron un total de 192 ejemplares de 11 herbarios en Colombia, Ecuador y EE.UU. (Apéndice 1). Como grupo más externo se utilizó a *Miconia dodecandra* (Desr.) Cogn. de Miconieae, tribu hermana de Meranieae (Clausing & Renner, 2001; Michelangeli *et al.*, 2004). De Meranieae se consideraron los siguientes géneros reconocidos para la tribu (Renner, 1993): *Phainantha* Gleason (1 sp), *Pachyloma* DC. (1 sp), *Huberia* DC. (1 sp), *Meriania* (13 spp), *Graffenrieda* (7 spp), *Adelobotrys* DC. (3 sp) y *Axinaea* Ruiz & Pav. (3 spp).

Como grupo interno de *Centronia* se consideraron 13 de las 15 especies del género. Se excluyeron *C. pulchra* Cogn. por contar con poco material y ser muy similar a *C. brachycera* (Naudin) Triana (Wurdack, 1973), y *C. eximia* (Naudin) Triana por no encontrarse ejemplares en los herbarios visitados o tener dudas de las determinaciones. También se excluyeron especies inéditas (nomen nudum) como *C. nobilis*, *C. lehmannii* y *C. subrotundifolia*. De *C. reticulata* Triana se utilizaron ejemplares determinados como afín, pero cuya morfología y descripción coinciden con la del tipo. Dada la afinidad de *C. ruizii* Lozano con el género *Wurdastom*, en el análisis filogenético se incluyeron dos especies de este último.

### Caracteres y estados

Se examinaron ejemplares vivos (8 especies) cuando fue posible. Se colectaron flores y frutos en alcohol para realizar disecciones. En caso de no contar con material fresco, se rehidrataron con agua caliente estructuras florales y del fruto obtenidas de ejemplares de herbario plenamente identificados y en algunos pocos casos se observaron directamente los tipos. Se obtuvieron semillas de ejemplares de herbario, las cuales fueron fotografiadas con un microscopio electrónico de barrido (SEM). Las semillas fueron recubiertas con Gold-Paladium por 2 minutos y luego fueron fotografiadas en un microscopio marca Hitachi 4500S-SEM. Para algunas especies se establecieron los estados de caracteres con observación por medio de un microscopio óptico.

Los caracteres y sus estados, en parte, se basaron en los trabajos de **Becquer** (2008), **Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso** (2010), **Michelangeli** (2000), **Penneys** (2007) y **Schulman & Hyvönen** (2003). Los caracteres de las semillas fueron basados parcialmente en **Michelangeli** (2000). En total se consideraron 103 caracteres, de los cuales 48 fueron doble-estado y los demás multiestado; ningún carácter fue considerado como aditivo.

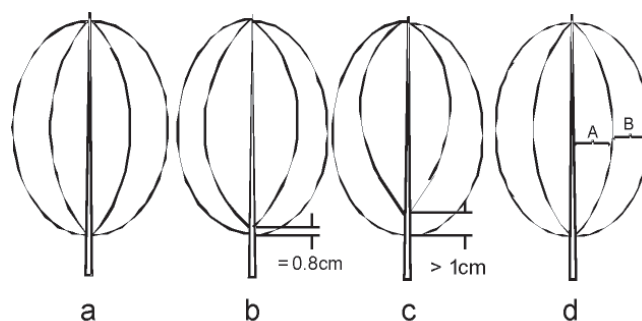
La terminología empleada se basó en **Mendoza & Ramírez** (2006) y **Wurdack** (1973, 1980), y para caracteres referentes al concepto de sinflorescencia se empleó la terminología propuesta por **Mora-Osejo** (1992). Los caracteres utilizados se presentan en el Apéndice 2 y en las Figuras 1 a 8; la lista de los caracteres excluidos se presenta en el Apéndice 3.

### Análisis cladístico

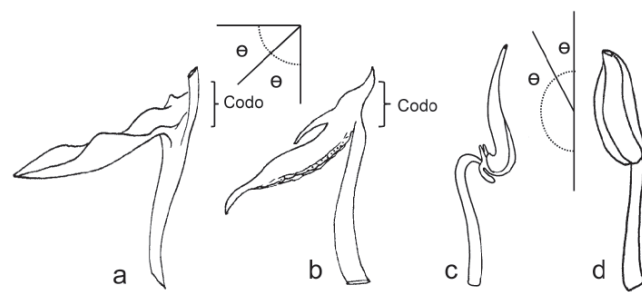
La matriz de datos fue construida y editada con WinClada (**Nixon**, 1999). La filogenia fue realizada por medio del programa Nona y utilizando su interfase WinClada (**Golobof**, 1993). Se consideraron los siguientes parámetros de análisis: estrategia de búsqueda heurística de árboles más parsimoniosos con un número máximo de árboles retenidos de 10000, 1000 réplicas y 10 árboles por réplica de inicio; todos los caracteres fueron pesados igual; finalmente se obtuvo el árbol de Consenso Estricto. Se obtuvieron soportes de los clados usando el Índice de Soporte de Bremer (SB) por medio del programa Paup\* versión 4.0b10 (**Swofford**, 2002), y de acuerdo al procedimiento propuesto por **Hovekamp** (2005).

### Resultados y discusión

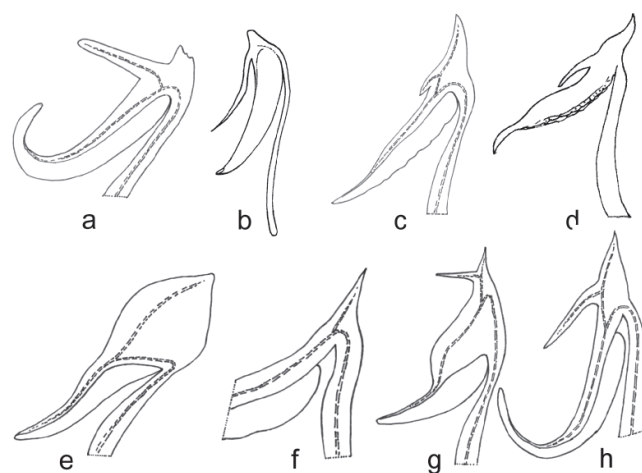
La matriz morfológica construida tuvo un total de 3,1% de caracteres perdidos por desconocimiento de estados



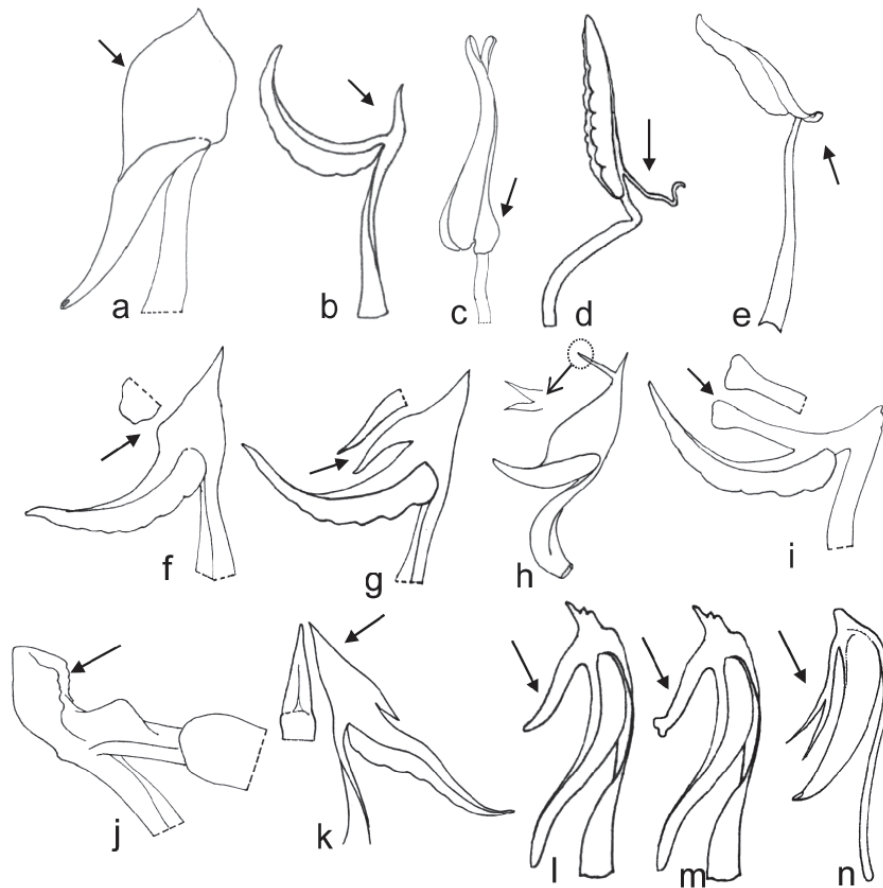
**Figura 1.** Caracteres de la nerviación foliar. **a, b, c,** Carácter 13; **a,** nerviación basal; **b,** nerviación levemente plinervia; **c,** nerviación fuertemente plinervia; **d,** carácter 15, medidas de la relación A/B.



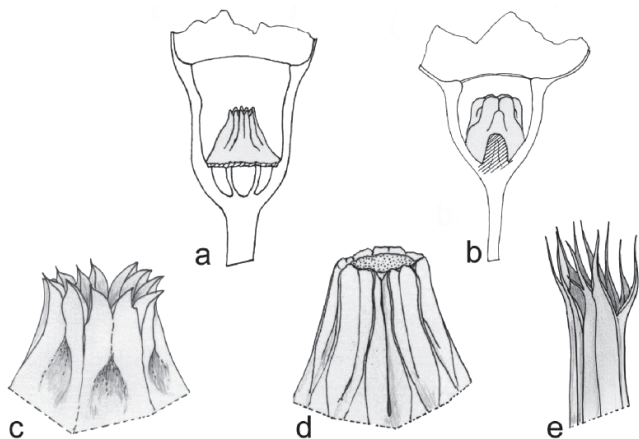
**Figura 2.** Carácter 55 del estambre, disposición filamento-antera. **a, b,** estambre no geniculado, anteras en ángulo agudo a recto con respecto al filamento; **c, d,** estambre geniculado, antera dispuesta en ángulo de 180° o no recto con respecto al filamento.



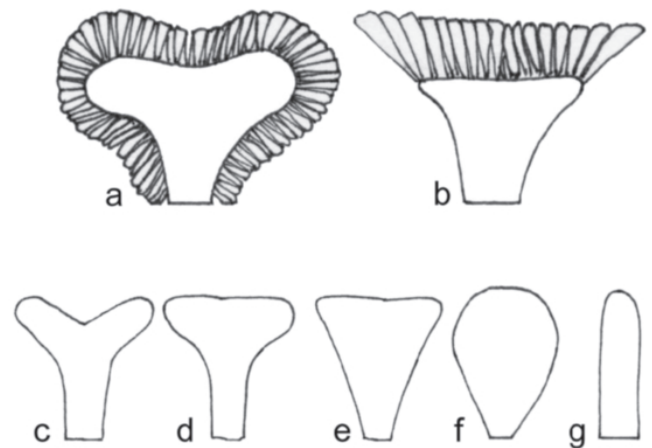
**Figura 3.** Caracteres 57 y 58 del conectivo dorsal de la antera. **a-b,** estambres con haz vascular orientado hacia el ápice de la antera; **a,** representación del haz vascular; **b,** morfología externa de un estambre; **c-d,** estambre con el haz vascular orientado hacia la base de la antera; **c,** representación del haz vascular; **d,** morfología externa del estambre; **e-h,** representación de estambres con haces vasculares orientados hacia la base de la antera; **e, f,** estambres con el haz no bifurcado; **g, h,** estambres con el haz bifurcado.



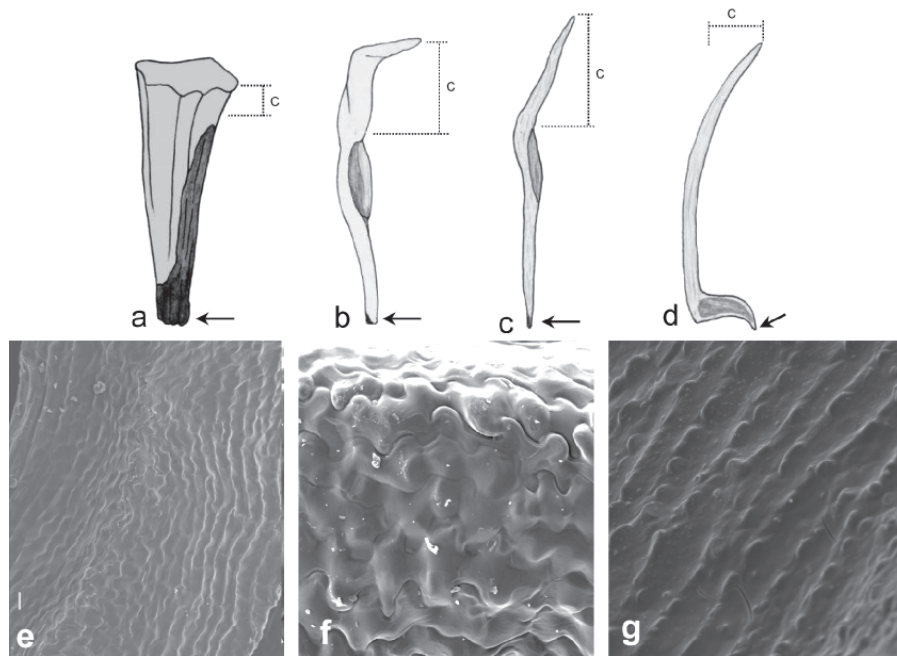
**Figura 4.** Caracteres del conectivo dorsal de la antera. **a-e**, Caracter 59; **a**, apéndice globoso; **b**, subulado; **c**, a manera de almohadilla; **d**, filiforme; **e**, lenguiforme; **f-i**, Caracter 97; **f**, apéndice romo o dentiforme; **g**, subulado; **h**, bifido; **i**, cilíndrico; **j-k**, Caracter 98; **j**, codo del filamento truncado e irregularmente rugoso o dentiforme; **k**, de forma subulada; **l-n**, Caracter 99; **l**, apéndice subulado; **m**, ensanchado en el ápice; **n**, bifido.



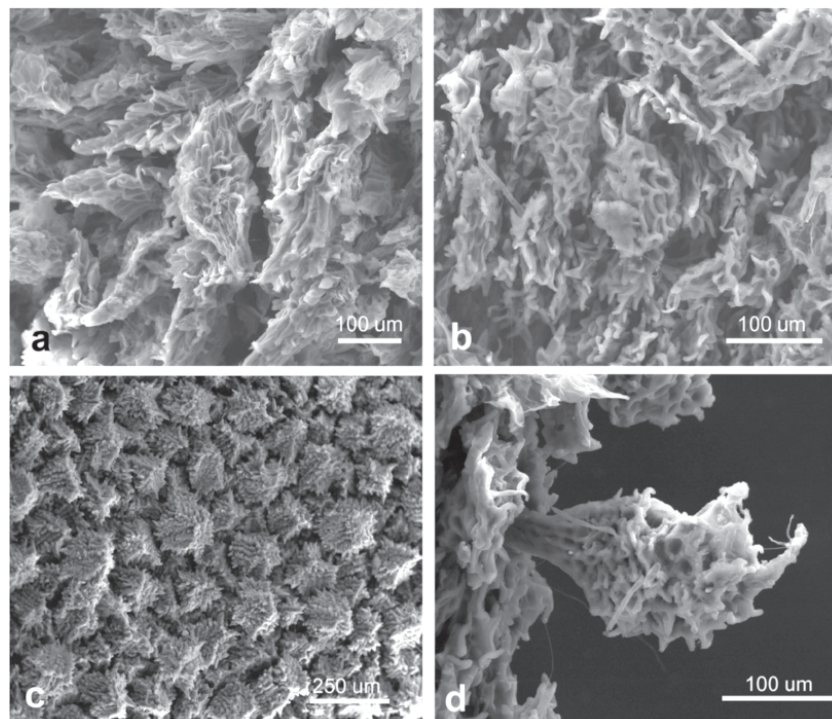
**Figura 5.** Caracteres del ovario. **a-b**, Caracter 75, forma de fusión del ovario al hipanto; **a**, en una circunferencia continua; **b**, en aristas intercaladas; **c-e**, Caracter 79, forma de los apéndices divididos del ápice del ovario; **c**, a manera de dientes triangulares; **d**, redondeados o truncados; **e**, largos subulados y bifidos.



**Figura 6.** Caracteres de la placenta. **a-b**, Caracter 84, distribución de los rudimentos seminales; **a**, sobre todas las superficies; **b**, sólo en el dorso. **c-g**, Caracter 83, forma en corte transversal; **c**, **d**, en forma de Y o T; **e**, triangular; **f**, obovada; **g**, linear.



**Figura 7.** Caracteres de la semilla. **a-d**, Caracter 90, forma del ápice (C) de las semillas rectas, las flechas representan el hilo; **a**, de ápice corto y recto; **b**, de ápice largo y recto; **c**, de ápice alargado y filamentososo; **d**, de ápice con pico frontal tan o más largo que el embrión; **e**, Caracter 93, tipo de escultura de la testa a manera de líneas a lo largo de la testa; **f-g**, Caracter 95, notoriedad de las divisiones celulares de la testa; **f**, conspicuas; **g**, no conspicuas.



**Figura 8.** Caracteres de cubiertas ferrugíneas del hipanto. **a-b**, Caracter 101, tipo de tricomas del hipanto; **a**, triangular deltoides; **b**, esponjosos irregulares; **c-d**, Caracter 102, tipo de tricomas triangulares; **c**, deltoides simétricos; **d**, asimétricos irregulares.

de carácter, y 11,8% por estados inaplicables; el 3,6% de los datos representan polimorfismos (Apéndice 4). De la totalidad de caracteres, el 14,5% (15) fueron autopolimórficos, el 44,7% (44) presentaron IR menor de 0,50 y el 44,7% (44) IR mayor o igual de 0,50. Con NONA se obtuvieron 356 árboles más parsimoniosos de 515 pasos incluyendo todos los caracteres y valores del IC de 0,33 y del IR de 0,58 (Farris, 1989).

### Clados que consideran a *Centronia*

La Figura 9 muestra uno de los árboles más parsimoniosos y en donde se mapean los caracteres diagnóstico de *Centronia*. Se observa que el género se anida en siete clados distintos, lo que indica su artificialidad. La especie tipo de *Centronia* (*C. laurifolia*) se anida con *C. reticulata* en un clado junto con *Graffenrieda rupestris*, mientras que el resto de especies se encuentran asociadas en diferentes clados, algunas asociadas a los géneros *Meriania* y *Wurdastom*. El clado con mayor número de especies de *Centronia* se asocia a *Meriania huilensis* en una de las partes más derivadas del árbol.

Los caracteres diagnósticos de *Centronia*, como son la presencia de caliptra (36/3), la dehiscencia circuncísil de la caliptra (37/2) y el poro de la antera orientado ventralmente (53/0) (Triana, 1871; Wurdack, 1973), se encuentran en diferentes partes del cladograma indicando que son homoplásicos. Estos caracteres diagnósticos del género, ya sean considerados de forma individual o como un conjunto de caracteres, no constituyen una sinapomorfía de *Centronia* o de un subgrupo de sus especies (Fig. 9).

En el árbol de consenso estricto colapsaron 23 nodos y los valores del Índice de Soporte de Bremer (SB) fluctuaron entre 1 y 11 (Fig. 10). En este árbol *Centronia* se anida en siete diferentes clados confirmando su naturaleza polifilética mostrada en uno de los árboles más parsimoniosos. De acuerdo con esto, *Centronia* está conformado por los siguientes grupos: 1) *C. laurifolia* y *C. reticulata* en el clado I; 2) *C. neblinae*, sin una relación de parentesco definida con estos resultados; 3) *C. vaupesana*, sin una relación de parentesco definida con estos resultados; 4) *C. ruizii*, que se relaciona con el género *Wurdastom* en el clado k; 5) *C. sessilifolia*, que se asocia al género *Meriania* en el clado N; 6) *C. peruviana*, asociada con especies de *Meriania* en el clado O; 7) *C. haemantha*, *C. insignis*, *C. mutabilis*, *C. mutisii*, *C. brachycera* y *C. dichromantha*, asociadas al género *Meriania* en el clado Q (Fig. 10).

**Clado I.** Se puede considerarse como *Centronia* “*sensu stricto*” puesto que contiene a la especie tipo del género.

No posee sinapomorfías y el conjunto de caracteres que lo soporta se asocian a la forma del peciolo (10/0), las flores sésiles (29/1), el ovario levemente fusionado al hipanto (74/0), el ápice del ovario con apéndices fimbriados (79/2), y las semillas de ápice alargado (90/1); todos estos caracteres resultaron ser poco informativos. Este conjunto de dos especies, junto con *C. neblinae* y *C. vaupesana*, comparten con el género *Graffenrieda* caracteres como el poro de la antera orientado ventralmente (53/0), las anteras fuertemente arqueadas hacia el dorso (63/1), las placentas triangulares en corte transversal y con rudimentos seminales sólo en la superficie dorsal (83/1, 84/1), y las anteras con el haz vascular del conectivo dorsal no bifurcado (58/1). A pesar de estas semejanzas, el nivel de resolución del árbol de consenso estricto, no permite considerar estas especies como parte de *Graffenrieda* y su resolución demandaría un análisis con mayor muestreo. Este último género cuenta con 54 especies (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010) y sólo siete de ellas fueron consideradas en este trabajo.

**Clado K.** El clado K con el género *Wurdastom* y donde se encuentra *C. ruizii*, indica que esta última especie está mal ubicada genéricamente. Este clado está fuertemente soportado (SB = 10) y cuenta con tres caracteres sinapomórficos como son flores haplostemonas (50/1), ovario ínfero (74/1) y anteras oblongas (64/1) (Figs. 9 y 10). El primer carácter no es conocido en la tribu Merianieae, el segundo sólo se conoce en el género *Merianthera* Kuhlman y el último se encuentra sólo en algunas especies de *Behuria* Cham. y *Bisglaziovia* Cogn. (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). *Wurdastom* es un género reciente y de posición tribal incierta (Wallnöfer, 1996), aunque los caracteres del ovario y el número de estambres permiten asociarlo al género *Allomaeita* Gleason de la tribu Cyphostileae (Lozano & Becerra, 1999b). Su anidamiento cerca de algunas especies de *Graffenrieda* se deba a efectos de muestreo, ya que este análisis no incluyó taxones de la tribu Cyphostileae. *Centronia ruizii* indudablemente debe ser transferida a *Wurdastom* y, en especial, ser confrontada con *W. sneidernii* (Wurdack) B.Wal., pues comparten muchos caracteres y la localidad tipo.

La totalidad de las especies restantes de *Centronia* se ubicaron a partir del clado N, en donde sólo se encuentran, adicionalmente, especies del género *Meriania*. Dentro de este grupo se encuentra el clado O, con *C. peruviana*, *M. tomentosa* y *M. phlomoides* el cual presentó el mayor soporte de todo el árbol de consenso estricto con un SB de 11. Este clado se caracteriza por las corolas tubulosas (42/0), inflorescencias con grandes forófilos en inflorescencias jóvenes (26/0), anteras seudoresupinadas y con

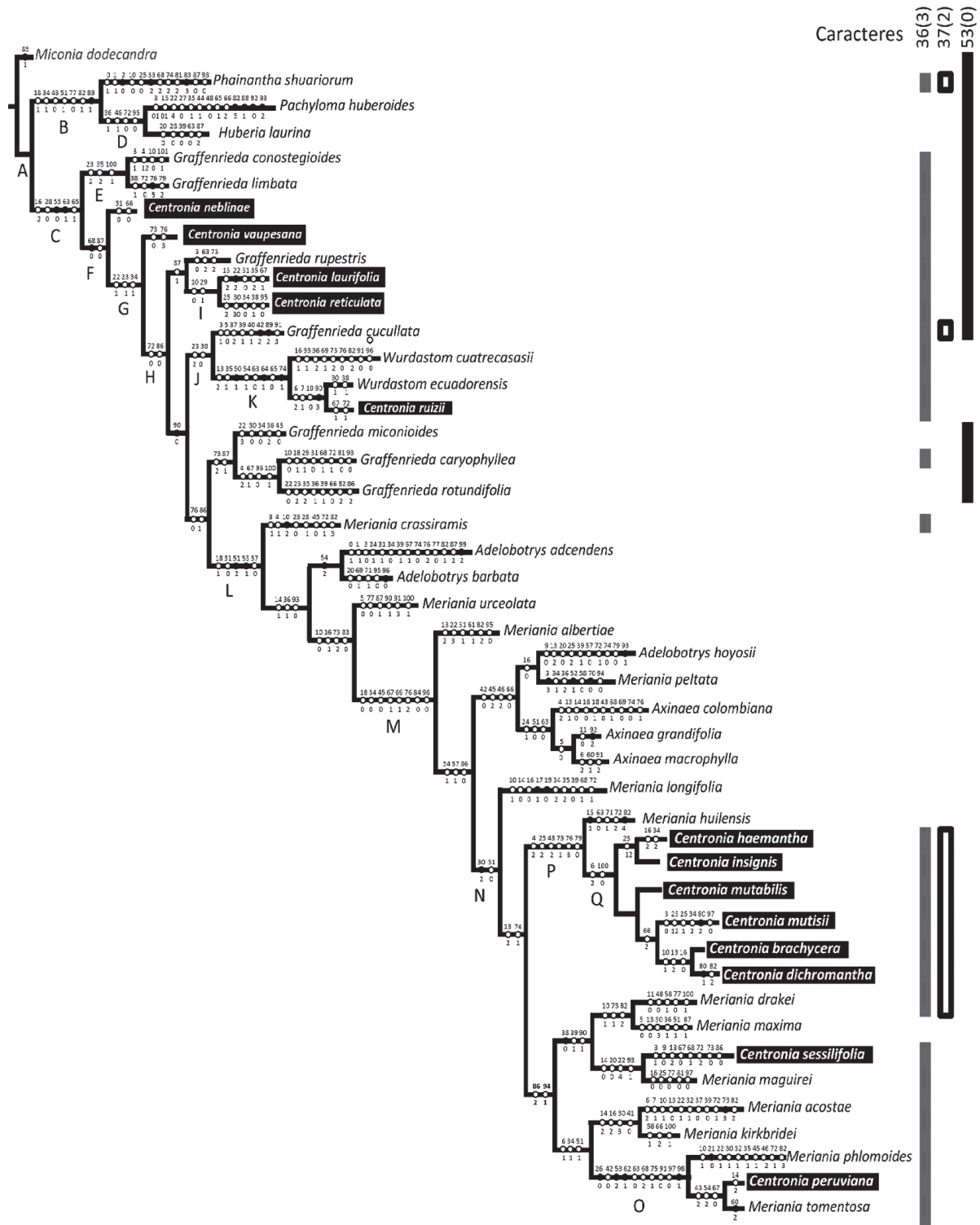
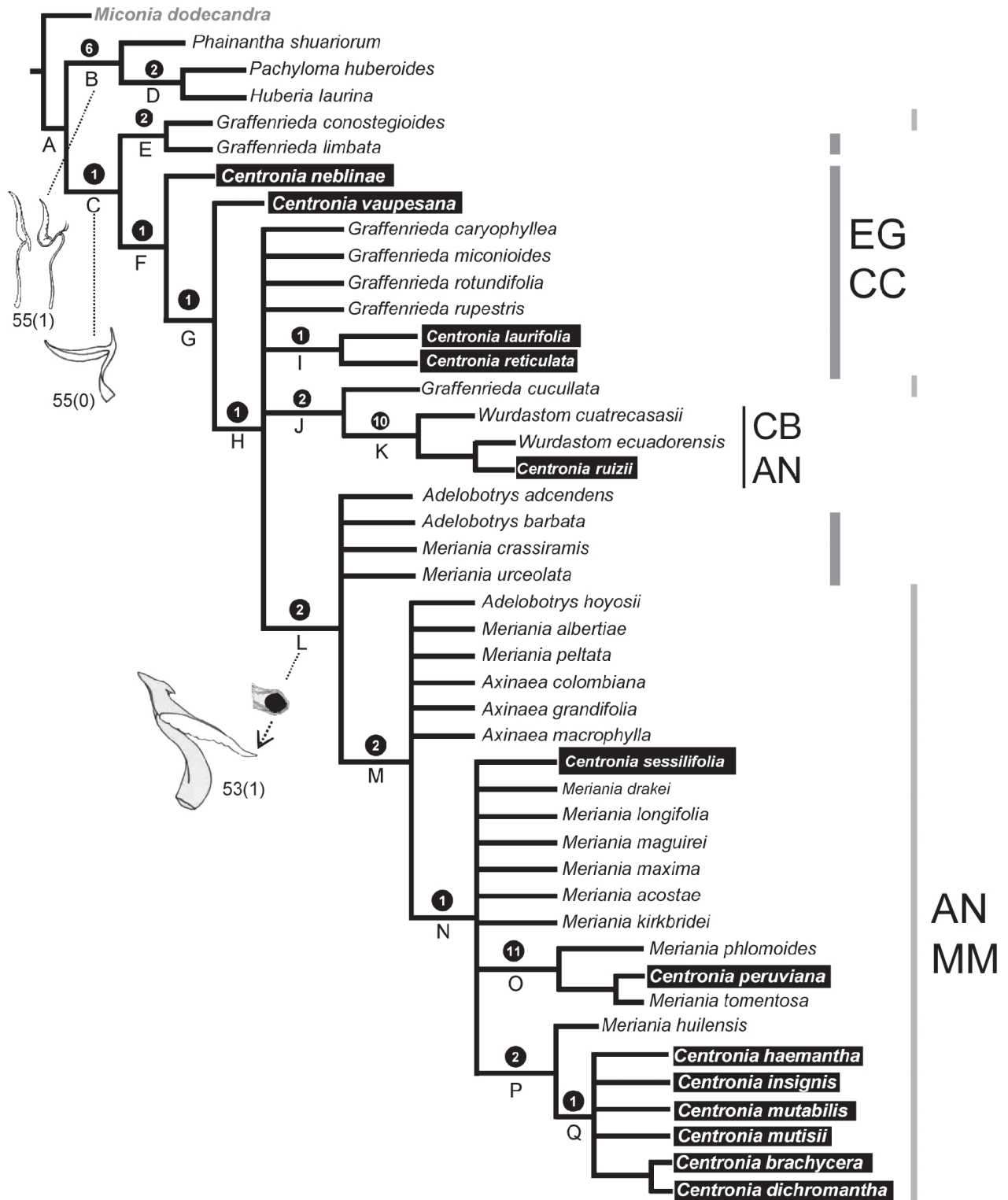


Figura 9. Uno de los 356 árboles más parsimoniosos del análisis cladístico de *Centronia* D. Don (Merianieae), realizado con NONA. Letras mayúsculas representan nodos que no colapsan en el Consenso Estricto; los números son los caracteres (parte superior) y sus estados (parte inferior). Los puntos negros corresponden a sinapomorfias o autapomorfias. En la derecha se mapean los caracteres diagnósticos de *Centronia*: 36(3) cáliz caliptrado, 37(2) caliptra con dehiscencia circuncisil, 53(0) anteras con poros ventrales.



**Figura 10.** Árbol de Consenso Estricto de 356 árboles más parsimoniosos de la evaluación filogenética de *Centronia* D. Don (Merianieae), realizado con NONA. Ilustraciones con números representan caracteres sinapomórficos de los principales clados; (E) Índice de Soporte de Bremer. En la derecha se mapean regiones geográficas: CB, Chocó biogeográfico; AN, norte de los Andes; EC, Escudo Guayanés; CC, Cordillera del Cóndor en Ecuador-Perú; MM, Magdalena Medio de Colombia.



poro apical (53/2, 62/0), y conectivo dorsal de forma irregular (98/1). *Centronia peruviana* fue descrita por Macbride (1941) en "Flora of Peru" y fue considerada dentro de *Centronia* por la presencia de la caliptra a pesar de que su dehiscencia es por fisuras irregulares. La especie comparte muchos caracteres con *M. tomentosa* a tal punto que puede ser considerada como una forma de ésta última y debe ser sinonimizada. El clado O se puede decir que representa un grupo muy particular dentro de *Meriania* por los caracteres de la corola tubulosa (40/2) y las anteras pseudoresupinadas (53/2). Este grupo está conformado por unas 18 especies que crecen desde Bolivia hasta Venezuela y Costa Rica, a lo largo de los Andes y el Chocó biogeográfico, y también por algunas especies que crecen en las Antillas, como *M. involucrata* (Desr.) Naudin. Dentro de *Meriania*, este grupo es plenamente reconocible con el anterior conjunto de caracteres.

**Clado Q.** El clado Q, es el mayor grupo constitutivo de *Centronia* con cinco especies. Este grupo de *Centronia* se caracteriza por los estambres isomórficos (51/0), las caliptras de ápice agudo (38/1-2), cubierta del hipantocaliptra de tricomas ferrugíneos pinoide-deltoides (100/1), y cambio de coloración de los pétalos de rojo púrpura a violeta (47/0). De acuerdo con estos resultados, este conjunto de especies puede ser transferido a *Meriania* y es posible considerarlo como un grupo natural dentro de este género ya que el anterior conjunto de caracteres no se encuentra en otras especies de *Meriania* (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2012).

**Clado N.** Finalmente, la especie *C. sessilifolia*, presente en el clado N, tiene caracteres que permiten transferirla a *Meriania* como son el tamaño de los pétalos y la forma de los estambres (caracteres 30/2, 57/1, 58/0). Esta especie comparte caracteres particulares con *M. maguirei* como son las caliptras de ápice redondeado (38/0), presencia de dientes dorsales del cáliz (39/1) e inflorescencias reducidas (20/0).

#### Clados basales (Meranieae)

En el árbol de consenso estricto se diferencian dos grupos en la tribu Meranieae: el de *Phainantha*, *Huberia* y *Pachyloma* (clado B) con valor del SB de 6, y el grupo de *Graffenrieda*, *Meriania*, *Axinaea*, *Adelobotrys* y *Centronia* (clado C), con valor del SB de 1 (Fig. 10). El clado B presentó estambres geniculados, semillas aladas o cocleadas y placentas lineares excepto por *Pachyloma*. El clado C presentó dos sinapomorfías que son los estambres no geniculados y las anteras rectas o curvadas hacia el dorso y no hacia el vientre; este clado también se caracterizó por las semillas cuneiformes o filamentosas. Resultados similares documentan Schulman & Hyvönen (2003),

donde separan a "Core Meranieae" de otros géneros entre los que se encuentran *Pachyloma*, *Behuria* y *Huberia* (PBH Clade). Se puede decir que en Meranieae existen dos grupos de géneros: los de estambres geniculados y los de estambres no geniculados (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010). Este último grupo constituye el clado C de este trabajo y comprende cinco de los 15 géneros que constituyen la tribu; no obstante, estos cinco géneros poseen el 80% de las especies de Meranieae (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010).

#### Clados relacionados con *Graffenrieda* y *Meriania*

Considerando que la mayor parte de las especies de *Centronia* se asocian ya sea a *Graffenrieda* o a *Meriania*, es importante comentar aspectos de las diferencias entre estos dos géneros de acuerdo con los resultados de este análisis cladístico.

**Graffenrieda.** Los subclados basales dentro del clado C involucraron principalmente a especies del género *Graffenrieda* (clados E, H, J). El nivel de resolución del árbol de consenso estricto no permite establecer mayor comentario sobre este género, no obstante, *Graffenrieda* tiene caracteres estables del cáliz y los estambres (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010), así como del ovario y de los pétalos, que permiten separarlo de otros géneros de Meranieae. Entre estos caracteres se encuentran: el poro de la antera orientado ventral o apicalmente (53/0-2); las anteras arqueadas hacia el dorso (63/1), placentas triangulares en corte transversal y con rudimentos seminales sólo en la superficie dorsal (83/1, 84/1), y estambres con un haz vascular del conectivo dorsal no bifurcado (58/1). El anterior conjunto de caracteres, junto con los pétalos diminutos a medianos y de coloración blanca o rosada, sólo se encuentra en *Graffenrieda* y permite diferenciarlo principalmente de *Meriania*. Como se comenta párrafos arriba, cuatro especies de *Centronia* comparten algunos de estos caracteres con *Graffenrieda*, lo que sugiere su posible transferencia en este último género, no obstante, el árbol de consenso estricto no muestra suficiente resolución al respecto y es necesario un análisis con mayor muestro.

**Meriania.** Por otro lado, el género *Meriania* se muestra más derivado en el árbol de consenso estricto con respecto a *Graffenrieda*, y se encuentra a partir del clado L (Fig. 10). Este clado presenta SB de 2 y 11 caracteres de soporte, dos de ellos sinapomórficos: dimorfismo estaminal (51/2), y anteras con poros dorsales (53/1). Los bajos valores del SB, el anidamiento de especies de los géneros *Adelobotrys*, *Axinaea* y *Centronia* dentro de este clado, y

la gran variabilidad en los caracteres de los estambres y el cáliz (**Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso**, 2010) permite sugerir que *Meriania* no es un grupo natural. Considerando futuros arreglos o depuraciones de este género, algunos de los caracteres importantes que pueden sustentar a *Meriania* son: anteras con poros dorsales (53/1) y pétalos de tamaño grande a gigante (30/2-3). El carácter de la placenta con rudimentos seminales en todas las superficies (84/0) fue estable en todas las especies de este género en este análisis, pero aun falta mayor evaluación en otras especies.

### Aspectos biogeográficos

Las consideraciones biogeográficas que pueden deducirse del árbol de consenso estricto no son muy amplias dado el grado de resolución dentro del clado C. En la parte basal de este clado son coincidentes grupos del Escudo Guayanés y zonas de los Andes asociadas a la Cordillera del Cóndor en los límites entre Ecuador y Perú. En la parte más derivada se encuentran grupos de los Andes del norte (Fig. 10). Todas las especies de *Centronia* no asociadas a *Meriania* se encuentran en el Escudo Guayanés y Cordillera del Cóndor, mientras que las especies que se asocian a *Meriania* se restringen a los Andes excepto por *C. ruizii*. Esta asociación geográfica respalda aun más los distintos orígenes de grupos de especies de *Centronia* y su artificialidad taxonómica.

El grupo con mayor número de especies de *Centronia*, clado Q, se concentra en el norte de los Andes, en especial en la Cordillera Oriental de Colombia y su continuación en Venezuela entre los 1200 m hasta zonas de páramo. En Ecuador este grupo solo está representado en el norte, cerca de la frontera con Colombia, y vuelve a aparecer en el norte de Perú (*C. haemantha*). Esta asociación geográfica confirma la necesidad de transferir las especies de *Centronia* de los Andes del norte al género *Meriania* (**Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso**, 2012).

El clado K, en donde se encuentra *Centronia ruizii* y especies de *Wurdastom*, se encuentra en la planicie del Chocó biogeográfico y a lo largo del piedemonte occidental de los Andes hasta los 2000 m de altitud. Como se discute arriba, su presencia dentro del clado C obedece a efectos de muestreo, por lo que no se puede establecer alguna relación biogeográfica con estos resultados.

### Variación y evolución de caracteres

A continuación se discuten algunos de los caracteres con mayores valores del IR y que pueden ser importantes taxonómicamente dentro del clado C de Meranieae. También se consideran algunos caracteres ampliamente utilizados dentro de la tribu.

Entre los caracteres vegetativos es importante resaltar la nerviación foliar. Los caracteres 14 y 15, con valores del IR de 0,54 y 0,72 respectivamente, mostraron correspondencia geográfica y taxonómica. La nerviación con sólo un par de venas secundarias y cercanas a la margen (broquidódroma) fue constante en todas las especies de *Graffenrieda* no andinas consideradas en el análisis, lo que indica que puede ser un carácter útil dentro de este género. En *Meriania* el carácter 14 es variable pero predomina la nerviación con varios pares de venas secundarias.

Caracteres del cáliz han sido utilizados clásicamente para diferenciar géneros y establecer secciones dentro de géneros en Meranieae (**Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso**, 2010). Esta estructura es bastante plástica en la tribu y algunos de sus caracteres resultaron ser homoplásicos en este análisis. Los caracteres 36 al 40 corresponde al cáliz y sus valores del IR fluctuaron entre 0,0 y 0,32, excepto por el carácter 37 (forma de apertura de las caliptras). Este último carácter muestra ser plesiomórfico en su estado “apertura por fisuras irregulares”. El carácter “presencia de caliptra” ha emergido varias veces en Meranieae (clado C) y no es útil para establecer diferencias genéricas en la tribu. Este carácter se encuentra en la tribu Cyphostileae (**Lozano & Becerra**, 1999b) y en varios géneros de Miconieae, Blakeeae y Henrietteae (**Mendoza & Ramírez**, 2006; **Penneys**, 2007; **Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso**, 2010; **Penneys et al.**, 2010), lo que muestra que también es homoplásico al nivel de la familia.

El tamaño de los pétalos (30) mostró un IR de 0,64 y es un subgrupo del tamaño de la flor. De acuerdo con los resultados, los pétalos grandes a gigantes es el estado derivado y caracteriza al grupo netamente andino de *Meriania* (clado O). Los pétalos de tamaño pequeño a mediano predominaron en las especies de *Graffenrieda*. Otro carácter de los pétalos es el cambio de coloración de rojo púrpura a violeta (47), con un IR de 1, siendo este cambio un carácter derivado que caracteriza al clado Q. El tipo de corola (42) también presentó un valor alto del IR y los resultados indican que las corolas tubulosas son un carácter derivado y en *Meriania* ha emergido en dos grupos distintos: en el grupo de *Meriania tomentosa* y en el grupo de especies asociado a *Meriania peltata*.

De caracteres de los estambres es importante resaltar la orientación del poro de la antera en estambres opositipétalos (53), con un IR de 1. En *Graffenrieda* este carácter varía en especies asociadas a los Andes, como *G. cucullata*, con poros apicales, pero en el resto de especies siempre es ventral. En *Meriania*, *Adelobotrys* y *Axinaea*,

la orientación del poro es dorsal excepto por un pequeño grupo en *Meriania* con poros apicales (clado O). El carácter 55 es igualmente importante pues permite separar dos grandes grupos dentro de Meranieae. Este carácter es invariable dentro del clado C, donde se encuentran estambres no geniculados (55/0); no obstante, este estado de carácter también se encuentra en algunas especies de *Blakea* de la tribu Blakeeae (Penneys, 2007).

Los caracteres asociados a la placenta han sido poco utilizados en Melastomataceae, no obstante, trabajos como el de Schulman & Hyvönen (2003) y de Becquer (2008) documentan que poseen valor filogenético. Dentro de Meranieae clado C, los caracteres 83 y 84 de forma de la placenta y distribución de los rudimentos seminales, respectivamente, presentaron altos valores del IR y mostraron ser congruentes. El carácter 84 muestra una clara diferencia entre taxones como *Graffenrieda* y los géneros *Meriania*, *Adelobotrys* y *Axinaea*. De acuerdo con estos resultados las placentas con rudimentos sólo en dorso corresponde al estado plesiomórfico dentro del clado C.

La forma de la semilla también es otro carácter importante para establecer el clado C de Meranieae. Sin embargo, dentro de este clado los caracteres como la forma del ápice o “cabeza” de la semilla y de la testa presentaron bajos valores del IR y variaciones dentro de subclados, que indican cierto nivel de plasticidad. Por ejemplo, la cabeza de las semillas en *Adelobotrys* y *Meriania* es variable entre cabeza alargada y cabeza corta.

## Conclusiones

La evaluación filogenética de *Centronia* con base en caracteres morfológicos indica que el género es polifilético. Las especies del género se anidaron en siete lugares distintos del árbol de consenso estricto. De acuerdo con esto *Centronia s. str.* se reduce a *C. laurifolia* y *C. reticulata*; una especie debe ser transferida al género *Wurdastom* (*C. ruizii*), y 10 especies deben transferirse al género *Meriania* (*C. sessilifolia*, *C. peruviana*, *C. haemantha*, *C. insignis*, *C. mutabilis*, *C. mutisii*, *C. brachycera*, *C. dichromantha*, *C. pulchra* y *C. eximia*). Las especies *C. neblinae* y *C. vaupesana* se consideran de posición genérica incierta y para su plena resolución filogenética es necesario realizar un análisis cladístico completo del género *Graffenrieda*.

*Centronia s. str.* no posee caracteres sinapomórficos y el conjunto de caracteres que lo sustenta también se encuentra en *Graffenrieda*. No obstante, el nivel de resolución del árbol de consenso estricto no permite concluir aun sobre su inmersión o fusión con *Graffenrieda*.

## Agradecimientos

Este proyecto (Núm. 201010011273) contó con la financiación de la Dirección de Investigación (DIB) de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá a quien expresamos nuestro agradecimiento. Del mismo modo, el segundo autor agradece al Ministerio de Ciencia e Investigación de España, el apoyo del Proyecto CGL 2010-19747 (Subprograma BOS) para la finalización de este trabajo. Nuestros sinceros agradecimientos a las siguientes instituciones por la ayuda prestada para el desarrollo de este trabajo: Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia; Instituto Alexander von Humboldt; Field Museum de Chicago, Missouri Botanical Garden, New York Botanical Garden, Instituto Smithsonian; los herbarios COL, COAH, FMB, CUVC, HUQ, CAUP, QCA, QCNE, MO, F, NY, UPTC, US. A los colegas Fabian Michelangeli, Carmen Ulloa, Corine Vriecendrop, Tyana Wachter, Robin Foster, William Ariza, Gorky Villa, Wilson Quishpe y Janet Muñoz quienes contribuyeron de forma variada, suministrando imágenes, ejemplares o facilitando el apoyo logístico. A Fernando Alzate, Fabio González, Carlos Parra y a dos evaluadores anónimos por sus valiosas observaciones al manuscrito.

## Referencias bibliográficas

Considera las referencias citadas en el Apéndice 2

- Almeda, F. 1993. An evaluation of the mesoamerican species of *Meriania* (Melastomataceae: Meranieae). Proceedings of the California Academy of Sciences 48(7):141-152.
- Becquer, E. R. 2008. Taxonomía y filogenia del género *Pachyanthus* (Melastomataceae: Miconieae). Universidad de la Habana, Jardín Botánico Nacional, Cuba. Tesis de Doctorado.
- Clausing, G. & S. S. Renner. 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. American Journal of Botany 88(3):486-498.
- Cogniaux, A. 1891. Melastomatacées. (p. 425). En: de Candolle (ed.), Monographie Phanerogamarum 7. Paris.
- Don, D. 1823. An Illustration of the natural family of plants called Melastomataceae. Memoirs of the Wernerian Natural History Society. Edinburgh.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. Cladistics 5:417-419.
- Goloboff, P. 1993. Nona. Versión 2.0. Software and documentation by the author. Tucuman, Argentina.
- Hovenkamp, P. 2005. Branch Support. Nationaal Herbarium Nederland, Leiden University. Leiden (Fecha de consulta: 5/ Jun/2009. <http://www.nationaalherbarium.nl/taskforcemolecular/PDF/Branch%20supporters.pdf>).
- Lozano, G. & N. Becerra. 1999a. Notas sobre el género *Centronia* (Melastomataceae) en Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias 23:79-83.

- Lozano, G. & N. Becerra.** 1999b. Los géneros *Allomaieta* y *Cyphostyla* (Melastomataceae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* **23**(86):5-18.
- Macbride, J. F.** 1941. Melastomataceae - Flora of Peru. Publications of the Field Museum of Natural History. Botanical series 13, pt. 4:327.
- Mendoza-Cifuentes, H. & B. Ramírez.** 2006. Guía ilustrada de géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Universidad del Cauca, Bogotá D.C. 288 p.
- & **J. L. Fernández-Alonso.** 2010. Evaluación de caracteres del cáliz y los estambres en la tribu Merianieae (Melastomataceae) y definición de homología. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* **34**(131): 143-172.
- & **J. L. Fernández-Alonso.** 2012. Novedades en *Centronia* y *Meriana* (Merianieae, Melastomataceae) y revisión taxonómica del "Grupo Brachycera". *Anales del Jardín Botánico de Madrid -Entregado-*.
- Michelangeli, F.** 2000. A cladistic analysis of the genus *Tococa* (Melastomataceae) based on morphological data. *Systematic Botany* **25**(2):211-234.
- , **D. S. Penneys, J. Giza, D. Soltis, M. H. Hils & J. D. Skean Jr.** 2004. A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* **53**(2):279-290.
- Mora-Osejo, L. E.** 1992. La evolución de la reproducción en la cormobionta y de las unidades de crecimiento y floración de las Angiospermae. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* **18**(70):311-322.
- Nixon, K. C.** 1999. WinClada. Version 1.00.08. Software and documentation distributed by the author. Cornell University, Ithaca, N.Y.
- Peneys, D. S.** 2007. Phylogeny and character evolution in the Blakeeae (Melastomataceae). Tesis de Doctorado, University of Florida. 176 p.
- , **F.A. Michelangeli, W.S. Judd & F. Almeda.** 2010. Henrietteae (Melastomataceae): A new neotropical berry-fruit tribe. *Systematic Botany* **35**(4):783-800.
- Renner, S. S.** 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**(5):519-550.
- Schulman, L. & J. Hyvönen.** 2003. A cladistic analysis of *Adelobotrys* (Melastomataceae) based on morphology, with notes on generic limits within the Tribe Merianieae. *Systematic Botany* **28**(4):738-756.
- Swofford, D. L.** 2002. Paup\* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods). Versión 4.0b10 para Macintosh. Sinauer, Sunderland.
- Triana, J.** 1871. Les Melastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London* **28**:1-188.
- Varassin, I. G., D. S. Penneys & F. A. Michelangeli.** 2008. Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Annals of Botany* **102**:899-909.
- Wallnöfer, B.** 1996. A revision of the genus *Alloneuron* Pilg. and segregation of *Wurdastom* gen. n. (Melastomataceae). *Annalen Naturhistorischen Museums in Wien* **98B** Supplement: 447-462.
- Wurdack, J. J.** 1973. Melastomataceae (Memecyleae by T. Morley). P 1-819. En: T. Lasser (ed.). *Flora de Venezuela*. No. 8. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- , 1980. Melastomataceae. En: G. Harling & B. Sparre (eds.). *Flora of Ecuador*. No. 13. Univ. Göteborg & Riksmuseum, Stockholm. 406 p.

Recibido: abril 13 de 2011.

Aceptado para su publicación: diciembre 2 de 2011.

### Apéndice 1. Lista de ejemplares revisados.

#### \* Ejemplares evaluados con flores o frutos fresco preservados en alcohol

*Adelobotrys adscendens* (Sw.) Triana - C. Barbosa 1449 (FMB), A. Gentry 15243 (COL), M. Silva 2383 (COL), J. Cuatrecasas 26079 (COL), D. Soejarto 2664 (COL), E. Renteria 29 (COL), D.D. Soejarto 3211 (COL), M. Correa 3506 (COL), J.D. Shepherd 690 (COL) / *A. barbata* Triana - R. E. Schultes 15908 (COL), R. E. Schultes 17129 (COL), C. Sastre 218 (COL), M. Colella 2195 (NY), J. G. Wessels 2361 (US), M. Córdoba 410 (COL), H. Poppendieck 79-183 (US) / \**A. hoyosii* Wurdack - H. Mendoza 16884 (FMB), H. Mendoza 16918 (FMB) / *Axinaea colombiana* Lozano & Alvear - W. Devia 1960 (COL), W. Devia 2042 (COL), H. Sánchez 819 (FMB), Wolf 910 (COL) / *A. grandifolia* (Naudin) Triana - H. G. Barclay 10320 (COL), B. Maguire 62098 (COL), W. Schwabe sn (COL) / \**A. macrophylla* Triana - B. Ramírez 12613 (FMB), H. Mendoza 16719 (FMB), A. S. Barclay 3207 (FMB) / *Centronia insignis* (Naudin) Triana - J. A. Steyermark 100822 (COL), H. Mendoza 14677 (FMB), H. García-Barriga 20726 (COL), H. Mendoza 7207 (FMB) / *C. aff. reticulata* Triana - F. Woytkowski 8029 (US), T. B. Croat 8029 (MO) / \**C. brachycera* (Naudin) Triana - A. Prieto 1768 (FMB), A. Prieto 1921 (FMB), A. Prieto 1928 (FMB), S. Cortés 3077 (COL), R. Schultes 3186A (COL), M. Hernández 979 (COL), J. Duran sn (COL) / \**C. dichromantha* L. Uribe - M. Melampy 1226 (FMB), A. Prieto 1543 (FMB), A. Prieto 1564 (FMB), H. Mendoza 17376 (FMB), C. Rodríguez 23 (FMB), L. Uribe 4246 (COL), L. Uribe 5219 (COL), J. Betancur 9833 (FMB) / \**C. haemantha* (Planch. & Linden) Triana - H. Mendoza 2249 (FMB), H. Mendoza 2330 (FMB), H. Mendoza 2960 (FMB), H. Mendoza 3205 (FMB), H. Mendoza 3258 (FMB), H. Mendoza 4089 (FMB), R. Ardila 82 (FMB), R. López 7500 (FMB) / *C. laurifolia* D. Don - W. Quishpe 2050 (QCNE), W. Quishpe 2058 (QCNE), W. Quishpe 2071 (QCNE), T. B. Croat 97310 (QCNE) / *C. mutabilis* Gleason - C. R. Fernández 15 (HUQ), C. A. Agudelo 1540 (HUQ, COL), W. Vargas 578 (HUQ), H. Rincón sn (HUQ) / \**C. mutisii* (Bonpl.) Triana - H. Mendoza 16974 (FMB), G. Téllez 631 (UDBC, FMB, COL), G. Téllez 632 (UDBC, FMB, COL) / *C. neblinae* Wurdack - M. Nee 31183 (MO), M. Nee 31183 (NY), B. Maguire 42195 (NY), B. Maguire 42507 (F) / *C. peruviana* J.F. Macbr. - M. Dillon 2602 (F), B. Maguire 44432 (COL, NY), J. L. Luteyn 5477 (NY), H. E. Stork 9928 (F) / *C. ruizii* Lozano - J. Díaz 8 (FMB), C. Acevedo 8719 (COL) / *C. sessilifolia* Cogn. - J.G. Sánchez 302 (F), I. Sánchez Vega 4531 (F) / *C. vaupesana* Wurdack - R.E. Schultes 17100 (COL) / *Graffenrieda caryophyllea* Triana - B. Maguire 41596 (COL), J. Cuatrecasas 6881 (COL) / *G. conostegioides* Triana - C. I. Orozco 1116 (COL), H. García-Barriga 12406 (COL), S. Espinal 1508 (COL), G. Lozano 3741 (COL) / *G. cucullata* (Triana) L.O. Williams - H. Mendoza 4005 (FMB), H. Mendoza 828 (FMB), G. Herrera 9593 (FMB), Acosta Solis 12760 (F) / *G. limbata* Triana - E. W. Davis 111 (COL), H. García-Barriga 16033 (COL), J. Zarucchi 1681 (COL), P. H. Allen 3380 (F) / *G. miconioides* Naudin - R.E. Schultes 12936 (COL), M. P. Galeano 1765 (COL), J. Schunke 12554 (F), S. Knapp 8283 (F) / \**G. rotundifolia* (Bonpl.) DC. - A. Cuervo 11 (FMB), P. Vincelli 1128 (FMB), H. Mendoza 15687 (FMB), J. Zarucchi 3415 (FMB), J. Zarucchi 3654 (FMB) / *G. rupestris* Ducke - R. E. Schultes 14566 (COL), J. Espina 297 (COL), J. M. Cardiel 6452 (COL), G. Galeano CHAN 160 (COL), S. Castroviejo CHIN 320 (FMB) / *Huberia laurina* DC. - H. S. Irwin 27911 (COL), W. R. Anderson 8969 (COL) / *Meriania acostae* Wurdack - G. Herrera 9586 (FMB), R. Fonnegra 5711 (MO) / *M. crassiramis* (Naudin) Wurdack - B. Maguire 33336 (MO) / *M. drakei* (Cogn.) Wurdack - Macbride 1001 (QCA, MO), J. Jaramillo 12483 (COL), H. Vargas 2450 (QCNE), W. Palacios 9601 (QCNE, MO) / *M. huilensis* Wurdack - J. Cuatrecasas 11627 (COL), A. Álvarez 1722 (MO), J. E. Henao 223 (COL), J. Cuatrecasas 8614 (COL), G. Mahecha 8868 (COL), E. L. Little 8872 (COL) / *M. kirkbridei* Wurdack - J. H. Kirkbride 4208 (F, Q) / *M. longifolia* (Naudin) Cogn. - R. Jaramillo 102 (COL), H. García-Barriga 17235 (COL), L. Uribe 1824 (COL), W. R. Phillipson 2242 (COL), J. M. Duque-Jaramillo 2645 (COL), S. Díaz 3270 (COL), L. Uribe 3790 (COL), P. Ortíz Valdivieso 4289 (COL), J. M. Idrobo 5338 (COL) / *M. maguirei* Wurdack - D. Neill 12857 (MO), J. Homeier 162 (MO), Carlos Chimbo 25 (MO), G. P. Lewis 3615 (MO) / *M. maxima* Markgr. - D. Neill 11866 (MO), W. Ramírez 161 (MO), E. Cotton 1702 (MO), L. Holm-Nielsen 24460 (MO), A. Gentry 34981 (COL), B. Maguire 44257 (COL), D. Neill 9810 (MO) / \**M. peltata* L. Uribe - H. Mendoza 16641 (FMB), L. Uribe 3285 (MO) / *M. phlomoides* (Triana) Almeda - W. R. Stevens 13985 (MO), B. Hammel 14240 (MO), F. Almeda 2728 (MO), F. Almeda 2872 (MO), W. A. Haber 5337 (MO), M. H. Grayum 7730 (MO) / *M. tomentosa* (Cogn.) Wurdack - E. Gudiño 149 (MO), I. Sánchez Vega 5788 (MO), A. Gentry 65357 (MO), W. Palacios 9838 (MO) / *M. urceolata* Triana - R. Liesner 19279 (MO), R. Liesner 20187 (MO), R. Liesner 20655 (MO), B. Maguire 35409 (MO), S. Elcoro 625 (MO), D. Cárdenas 6966 (MO) / *Miconia dodecandra* Cogn. - J. Cuatrecasas 13369 (COL), R. Fonnegra 4524 (COL), V. Rico 599 (COL) / *Pachyloma huberoides* (Naudin) Triana - D. Cárdenas 14726 (COL), G. T. Prance 16173 (COL), G. Davidse 17109 (MO), H. García-Barriga 20862 (COL), G. Davidse 27795 (MO) / *Phainantha shuariorum* C. Ulloa & D.A. Neill - J. Homeier 1503 (MO), T. B. Croat 96563 (MO), D. Neill 15853 (QCNE) / *Wurdastom cuatrecasasii* (Wurdack) B. Walln. - J. Cuatrecasas 15565 (US) / *Wurdastom ecuadorensis* (Wurdack) B. Walln. - J. Bittner 2753 (FMB), G. Herrera 9664 (FMB).

## Apéndice 2. Caracteres utilizados para el análisis cladístico de *Centronia* D. Don.

Notas: <sup>1</sup> basado en Schulman & Hyvönen (2003); <sup>2</sup> Michelangeli (2000);

<sup>3</sup> Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso (2010); <sup>4</sup> Becquer (2008).

**0. Tallo - Estado del hábito:** (0) Tallo erecto; (1) Tallo flexuoso y trepador / **1. Entrenudos - Raíces adventicias**<sup>1</sup>: (0) Ausente; (1) Presente / **2. Hoja - simetría entre hojas**<sup>1</sup>: (0) Anisófilas (una de las hojas del mismo nudo al menos 2 o más veces mayor en longitud a la otra o una de las hojas completamente atrofiada); (1) Isófilas (ambas hojas del mismo nudo de igual tamaño o levemente disímiles pero en menor proporción de longitud 2:1) / **3. Hoja - forma de la base de la lámina.** Este carácter y el siguiente son continuos y mostraron ser polimórficos en algunas especies, pero en otras estables: (0) Cordada; (1) Trunca-da o redondeada; (2) Aguda a obtusa; (3) Peltada / **4. Hoja - forma ápice de la lámina:** (0) Aguda a acuminada; (1) Redondea-do; (2) Obtuso; (3) Emarginado-asimétrico / **5. Hoja - forma base de la lámina:** (0) Revoluta hacia el envés; (1) No revoluta / **6. Hoja - margen lámina:** (0) Entera (lisa o con un reborde grueso); (1) Denticulada (sobresalen las venas terciarias formado protuberancias minúsculas de ápices redondeados, entre estas denticulaciones la margen es lisa); (2) Dentada o serrada (la margen es la que se deforma y origina dientes triangulares grandes o pequeños) / **7. Hoja - superficie adaxial lámina:** (0) Lisa (sin ninguna clase de protuberancias, retículo o tricomas); (1) No lisa (rugosa o con tricomas tuberculados) / **8. Hoja - Haz no lisa, tipos:** (0) Con tricomas de base tuberculada (como en *Tibouchina lepidota*); (1) Rugosa (con celdas reticuladas y separadas por fisuras dando una apariencia de piel vieja) / **9. Hoja - desarrollo del pecíolo:** (0) Poco o no desarrollado (hojas sésiles o con pecíolo menor de 0,5 cm); (1) Desarrollado (pecíolo = 1 cm longitud) / **10. Hoja - forma del pecíolo en corte seccional en la mitad de su longitud:** (0) Terete; (1) Acanalado en la superficie abaxial y redondeado en la adaxial / **11. Hoja - forma ápice (Parte distal) del pecíolo:** (0) Con escutelo; (1) Liso, sin ninguna tipo de ensanchamiento / **12. Hoja - con domacios tipo penacho en las axilas de las venas principales por el envés:** (0) No presentes; (1) Presentes / **13. Nerviación lámina – Tipo** (Fig. 1): (0) Basal (también en hojas peltadas como en *Meriania peltata*); (1) Levemente plinervia (primer par de venas suprabasales a = 0,8 cm de la base foliar); (2) Fuertemente plinervia (primer par de venas suprabasales a > 1 cm de la base foliar) / **14. Nerviación lámina - Número de pares de venas:** se cuentan sólo las venas secundarias que recorren de forma notoria la longitud de la hoja hasta el ápice; algunas venas cerca de la margen se disipan antes de llegar al ápice, éstas no se consideran en el número de venas: (0) 1 par; (1) 2 pares; (2) 3 pares; (3) 4 pares / **15. Nerviación lámina - Relación de la distancias A (entre la vena media y la primera vena secundaria) y B (la distancia entre la primera vena secundaria y la margen) en la parte media de la lámina**<sup>1</sup> (Fig. 1d): (0) < 2,5; (1) = 2,5 o < 7; (2) = o > 7 / **16. Nerviación lámina - Densidad-distancia entre las venas inter-secundarias aledañas a la vena media en la parte media de la lámina**<sup>1</sup>: (0) Densa, 1-2 mm separadas; (1) Semidensa, >2-5 mm separadas; (2) Laxa, >5 mm separadas / **17. Nervia-ción lámina - Forma de las venas intersecundarias aledañas a la vena media:** (0) No anastomosadas ni interrumpidas; (1) Reticulada o anastomosada a partir de la mitad de su recorrido (semejante a *Meriania longifolia*) / **18. Nerviación lámina - Reticulación terciaria del envés:** (0) Conspicua y sobresalientes; (1) Inconspicua o no sobresaliente (superficie entre las venas principales es completamente lisa o no se nota el retículo formado por las venas de 3° y 4° orden). **19. Sinflorescencia - Tipo** (considerando el modelo tipológico seguido por Mora-Osejo, 1992): (0) Holocaulo (sinflorescencia con forófilos semejantes a hojas fotosintéticas, es decir son autótrofas; se asimila a la inflorescencia axilar); (1) Antoblasto (sinflorescencia especializada, heterótrofa, es decir sin brácteas fotosintéticas semejantes a hojas; se asimila a la inflorescencia terminal plenamente diferenciable de la parte vegetativa del vástago) / **20. Sinflorescencia - Patrón de ramificación y desarrollo.** No aplica a holocaulos o sin inflorescencias unifloras: (0) Con truncamiento del antotagma o parte final de la sinflorescencia (de apariencia dicasial abierta en donde los ejes laterales son más largos que el eje central o de igual longitud); (1) Con el eje central desarrollado y sin truncamiento y con paracladios laterales de 1 a 3 ordenes de ramificación (de apariencia paniculada) / **21. Sin inflorescencia - Tendencia a la reducción de ejes** (paracladios con ejes atrofiados formando puntos de vericilos a lo largo de un eje como en *Meriania phlomoides*). No aplica a sinflorescencias de ejes unifloros y holocaulos: (0) Con paracladios reducidos, flores aglomeradas en verticilos; (1) Con paracladio con ejes definidos / **22. Sinflorescencia - Tipo de ramificación de los ápices** (de acuerdo a la terminología propuesta por Rua, 1999): (0) Dicasial (con una flor central y dos brácteas opuestas con yemas activas que desarrollan ejes laterales o flores; también aplica a tres flores sésiles en el ápice de un eje); (1) Corimbiforme (múltiples brotes floríferos con entrenudos muy cortos); (2) Cefaloide (múltiples flores sésiles insertas en un mismo punto); (3) Sciaciode (múltiples flores pediceladas insertas en el mismo punto); (4) Uniflora (es un dicasio con las yemas laterales atrofiadas generando sólo una flor como en *Meriania longifolia*; generalmente se presenta una sola flor en un pedúnculo largo); (5) Helicoide / **23. Sinflorescencia - Nivel de ramificación de los paracladios** (nivel de ramificación de las ramas basales de la inflorescencia): (0) 1° orden;

(1) 2° orden; (2) 3° o más órdenes / **24. Sinflorescencia - Orientación de la seudoflorescencia o paracladios:** (0) Erecta; (1) Péndula / **25. Sinflorescencia - Forma del eje central basal de la seudoflorescencia en corte seccional:** (0) Terete u oblongo; (1) Cuadrangular, rectangular acanalado; (2) Aplanado-elíptico / **26. Brácteas - Inflorescencias juveniles con grandes brácteas protectoras** (similar a como ocurre en *Meriania phlomoides* y *Meriania tomentosa*): (0) Presente; (1) Ausente / **27. Brácteas - Presencia en las ramificaciones o base de los paracladios:** (0) Presencia; (1) Ausencia / **28. Brácteas - Bracteolas conspicuas en la base de las flores o botones florales:** (0) No presentes; (1) Presentes. **29. Flor – Pedicelo:** (0) Flores pediceladas; (1) Flores sésiles o muy corto pediceladas (pedicelo < 0,2cm) / **30. Flor - Tamaño pétalo.** Este es un subrogado del tamaño de la flor y se da en términos de longitud. Es un caracter continuo y los intervalos se establecieron con base en la observación de los tamaños de flores que exponen los géneros de Melastomataceae de Colombia (Mendoza & Ramírez, 2006). Con base en este trabajo se pudo establecer que géneros como *Adelobotrys* y *Graffenrieda* tienen flores medianas a pequeñas, *Meriania* y *Centronia* grandes a gigantes, y *Axinaea* flores medianas: (0) Pequeño = 0.5 cm; (1) Mediano >0.5 hasta 2 cm; (2) Grande >2 hasta 3,5 cm; (3) Gigante > 3,5 cm / **31. Hipanto - Textura-grosor:** (0) Carnoso - cartáceo grueso; (1) Membranoso - papiráceo delgado (= 0.8 mm grosor) / **32. Hipanto - Forma superficie externa:** (0) Terete y liso; (1) Acostillado en igual o doble número que lóbulos calicinos / **33. Hipanto - Forma en corte horizontal:** (0) Circular; (1) Triangular; (2) Cuadrangular / **34. Hipanto - Nivel-posición del torus en flores en antesis.** Este caracter no aplica a taxones con ovarios completamente ínferos; en especies con dientes en el ápice del ovario se considera donde nace el estilo: (0) Torus a la altura del ápice del ovario o por debajo de éste (la longitud del tálamo del hipanto es más corto o igual que la longitud del ovario); (1) Torus por encima del ápice del ovario (la longitud del tálamo del hipanto más la longitud del ovario es 1-2 a 2 veces más largo que la longitud del ovario solo); (2) Torus por debajo del ápice del ovario conspicuamente / **35. Hipanto - Superficie interna del tálamo:** (0) Liso o con cicatrices lineares longitudinales (paredes lisas o con huellas pero sin protuberancias); (1) Con tabiques o ribetes longitudinales dando la apariencia de celdas (como en *Wurdastom cuatrecasatii*); (2) Con costillas o ribetes pero poco sobresalientes (como en *Graffenrieda rupestris*) / **36. Cáliz - Forma del ápice<sup>3</sup>.** Este caracter corresponde a una nueva interpretación de lo que generalmente se considera en Melastomataceae como la presencia o el desarrollo de lóbulos calicinos. Se combina el desarrollo de estructuras foliosas en el ápice del cáliz y el grado de desarrollo de líneas de división que origina los lóbulos calicinos. De acuerdo con esto, pueden encontrarse estados sin desarrollo del ápice del cáliz y con desarrollo del ápice del cáliz pero con líneas de división o no (para mayor detalle ver caracter 0 en Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso (2010): (0) Lobulado (con lóbulos evidentes ya sean triangulares, redondeados, subulados o lineares); (1) Truncado (ápice abierto pero con tálamo de los lóbulos poco desarrollado y sin zonas o líneas de separación de los lóbulos como en *Meriania pastazana*; aquí también se consideran aquellos tálamos calicinos con lóbulos anchamente triangulares poco desarrollados y cálices ondulados); (2) Subcaliptrado (el cáliz es levemente cerrado pero en el ápice sobresalen los pétalos y durante la antesis hay rompimiento parcial del cáliz); (3) Caliptrado (cuando el ápice del cáliz es completamente cerrado formando una capucha; hay desarrollo del ápice del cáliz pero no hay ejes de división que generen lóbulos) / **37. Cáliz - Forma de apertura de la caliptra<sup>3</sup>** (aplica sólo a cálices caliptrados o subcaliptrados; para mayor detalle ver Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso (2010): (0) Apertura por fisuras regulares que genera lóbulos en igual número que pétalos; (1) Apertura por fisuras irregulares; (2) Dehiscencia circuncísil, o cuando la caliptra cae de forma íntegra / **38. Cáliz - Forma de la caliptra<sup>3</sup>:** (0) Caliptras apicalmente redondeadas, (1) Caliptras apicalmente obtusas; (2) Caliptras apicalmente agudas o apiculadas / **39. Cáliz - desarrollo de dientes calicinos dorsales<sup>3</sup>.** Regularmente en Melastomataceae se considera que el ápice del cáliz puede desarrollar lóbulos internos y externos (Wurdack, 1973, 1980). En este trabajo se consideran sólo una serie de lóbulos, que se asimila a lo que usualmente se refiere como lóbulos internos. En el dorso central de estos lóbulos se pueden desarrollar en diferentes grados dientes que se asimilan a lo que se conocen como los lóbulos calicinos externos (para mayor detalle ver Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso, 2010): (0) Dientes dorsales conspicuamente desarrollados; (1) Dientes dorsales poco desarrollados y a manera de protuberancias, como en *Meriania maxima*; (2) Sin dientes dorsales / **40. Cáliz - Textura de la caliptra:** (0) Caliptras papiráceas o cartáceas; (1) Caliptras membranáceas, transparentes y muy delgadas / **41. Torus – Forma:** (0) Ondulado con callosidades en la base de los estambres; (1) Liso y continuo / **42. Corola – tipo:** (0) Pseudotubular de acuerdo con Varassin *et al.* (2008) (los pétalos se disponen de tal forma que la corola despliega una forma cerrada acocada similar a lo que podemos observar en especies de *Axinaea* y en *Meriania tomentosa*); (1) Patente (pétalos expandidos completamente durante la antesis de tal forma que las flores parecen un disco) / **43. Corola - Número de pétalos:** (0) 4 pétalos; (1) 5; (2) 6; (3) 7; (4) 8; (5) 9; (6) 10 / **44. Pétalo – Color:** (0) Claros (color crema, verde claro, blanco o rosado. Los colores albos pueden presentar leves variaciones en flores de un mismo individuo; por ejemplo *Meriania phlomoides* puede tener flores de pétalos blancos o rosados al igual que en *Wurdastom cuatrecasatii* en donde puede darse pétalos

color crema y otros color rosado; en *Miconia dodecandra* se encuentran individuos que pueden exhibir flores de pétalos blancos o rosados. Por esto se incorporan en un solo estado las variaciones de colores poco llamativos); (1) Rojos, magenta o violeta (regularmente una misma flor puede variar de rojo a violeta dependiendo de su madurez por lo que aquí se consideran como el mismo estado); (2) Naranja / **45. Pétalo – Forma:** (0) Obovado, proporción largo ancho entre 1 y 1,3; (1) Obovado, más largo que ancho, proporción largo ancho > 1,5; (2) Oblongo / **46. Pétalo – Forma ápice:** (0) Emarginados-asimétrico (levemente cóncavo en el centro); (1) Agudo o acuminado; (2) Redondeado o truncado / **47. Pétalo – Cambio en la coloración.** Este cambio de coloración, posiblemente atribuible a la polinización, sólo se ha visto que ocurre en flores de pétalos color rojo púrpura o azul; por esto este carácter no aplica a taxones con pétalos albos o naranja: (0) Cambio de color rojo-morado a azul oscuro con la maduración de la flor; (1) Sin cambio drástico de rojo a azul oscuro / **48. Pétalo – Pubescencia** (presencia de tricomas): (0) Pétalos con pubescencia parca o densa; (1) Pétalos glabros / **49. Pétalo – Tipo de tricomas:** (0) Glandulares; (1) Pinoides. **50. Androceo – Proporción del número de estambres con relación al número de pétalos<sup>3</sup>:** (0) Doble número de estambres que de pétalos (flores diplostemonas); (1) Igual número de estambres que de pétalos (flores haplostemonas) / **51. Androceo – Dimorfismo estaminal<sup>3</sup>.** Corresponde a la simetría en forma-tamaño o variaciones en función entre verticilos de los estambres opositipétalos y los opositisépalos en flores diplostémonas: (0) Verticilos isomórficos (ambas series similares en tamaño y forma). En varios géneros de Merianieae es frecuente que se encuentren estambres conformando una estructura zigomorfa y en donde la totalidad de los estambres son disímiles en longitud del filamento. Esta asimetría del androceo se desarrolla en etapas adelantadas del botón floral y se acentúa en el momento de la antesis; no obstante, se considera que los dos verticilos son similares en tamaño y forma; (1) Verticilos levemente dimórficos. Dos formas levemente desiguales en tamaño o forma del filamento, antera o conectivo, pero funcionalmente similares; (2) Verticilos fuertemente dimórficos. Una de las series muy diferentes en tamaño o forma a la otra, o con diferencias en función. Conspicuamente dos tipos de estambres que se diferencian desde la fase de botón; algunas veces una de ellas es atrofiada. Aquí también se incluye cuando hay diferencias en la orientación del poro de la antera, pues esto se considera como una diferencia en función / **52. Androceo – Tipo de dimorfismo fuerte o funcional<sup>3</sup>:** (0) Los dos verticilos funcionales en producción de polen; (1) Uno de los verticilos sin función polínica o atrofiado por completo en función / **53. Antera – Orientación del poro en estambres opositipétalos<sup>3</sup>:** (0) Ventral; (1) Dorsal; (2) Apical (o cuando difícilmente se puede definir su orientación) / **54. Antera – Orientación del poro en estambres opositisépalos<sup>3</sup>:** (0) Ventral; (1) Dorsal; (2) Apical (o cuando difícilmente se puede definir su orientación) / **55. Estambre – Disposición filamento-antera** (Fig. 2). Este carácter hace referencia a la forma del estambre y disposición de la antera con respecto al filamento. En *Meriania*, *Centronia*, *Axinaea*, *Graffenrieda* y *Adelobotrys*, se observó que el filamento estaminal en fase de botón siempre es recto y no presenta ninguna clase de flexionamiento en el ápice como si ocurre con muchas especies de *Miconia* y *Clidemia* (ver Mendoza & Fernández, 2010). En Mendoza & Fernández (2010) se plantea que en los principales géneros de Merianieae en el ápice del filamento ocurrió una fusión de tejidos del filamento con tejidos de la base-dorsal y base ventral del conectivo que origina que la antera no se pueda descontorsionar y los estambres no sean geniculados: (0) Estambres no geniculados; filamento recto en la fase de botón, antera en la antesis orientada en ángulo agudo a recto con respecto al filamento; (1) Estambres geniculados; filamento inflexo hacia el ápice en botón, se endereza en la antesis; antera dispuesta en el mismo eje del filamento o levemente diferente pero o no en ángulo recto o agudo / **56. Apéndices conectivo de la antera – Ubicación en estambres opositipétalos<sup>3</sup>:** (0) Apéndices dorsales; (1) Apéndices ventrales; (2) Apéndices basales sin orientación definida / **57. Conectivo dorsal de la antera – Orientación del haz vascular<sup>3</sup>** (para estambres geniculados o no, observado sólo en estambres opositipétalos; para mayor detalle de este carácter y los cinco siguientes ver en Mendoza & Fernández (2010), caracteres 12<sup>a</sup> a 12<sup>f</sup>) (Fig. 3): (0) Hacia el ápice de la antera; (1) Hacia la base de la antera / **58. Conectivo dorsal de la antera – Forma del haz vascular en estambres opositipétalos<sup>3</sup>** (Fig. 3): (0) Conspicuamente bifurcado; (1) Sin bifurcación conspicua. En *Axinaea* es posible encontrar un haz muy ramificado dendríticamente (Wilson 1950), pero lo brazos de ramificación no son conspicuos; este carácter se considera en este estado / **59. Conectivo dorsal de la antera – Forma del apéndice dorsal propiamente en estambres con haces vasculares no divididos orientados hacia la base de la antera<sup>3</sup>** (Fig. 4): (0) Globoso; (1) Subulado; (2) A manera de almohadilla corta; (3) Filiforme; (4) Lingüiforme / **97. Conectivo dorsal de la antera – Forma del apéndice dorsal propiamente en estambres con el haz dividido y orientado hacia la base de la antera<sup>3</sup>** (Fig. 4): (0) Romo a dentiforme; (1) Subulado; (2) Bífido; (3) Cilíndrico / **98. Conectivo dorsal de la antera – Forma del codo del ápice del filamento en estambres con el haz dividido y orientado hacia la base de la antera (estambres no geniculados)<sup>3</sup>** (Fig. 4): (0) Conspicuamente subulado; (1) Truncado e irregularmente rugoso o dentiforme / **99. Conectivo dorsal de la antera – Forma del apéndice en estambres con el haz vascular orientado hacia el ápice de la antera<sup>3</sup>** (Fig. 4): (0) Cilíndrico a subulado; (1) Cilíndrico ensanchado en el ápice, algunas veces levemente bífido; (2) Conspicuamente bífidos en el ápice, ramas subuladas / **60. Androceo – Tamaño de los estambres<sup>3</sup>** (aplica



a taxones con androceos dimórficos): (0) Estambres opositipétalos más grandes; (1) Estambres opositisépalos más grandes; (2) Estambres entre verticilos sin diferencias notables en tamaño / **61. Color apéndice conectival:** (0) Blanco-crema; (1) Amarillo; (2) Rojizo; (3) Azul o violeta claro / **62. Lugar de conexión de las tecas y el conectivo**<sup>3</sup>: (0) Conectivo uniendo las tecas cerca o sobre su parte dorsal. El conectivo es conspicuo sobre el dorso de la antera y no es visible por el vientre de las tecas; (1) Cuando el conectivo se une a las tecas cerca de la parte abaxial y medial de éstas. Esto ocasiona que las anteras tengan apariencia resupinada como en *Meriania versicolor* y *Meriania tomentosa* / **63. Curvatura de la antera en anthesis en estambres opositipétalos:** (0) Recta; (1) Muy curva hacia el dorso; (2) Levemente curva, sigmoidea u ondulada; (3) Muy curva hacia la parte ventral / **64. Forma de la antera**<sup>3,4</sup>: (0) Subulada (se adelgaza hacia el ápice); (1) Oblonga u oblongo-ovada / **65. Androceo - Disposición en flores abiertas:** (0) Alrededor del estilo de forma más o menos circular; (1) A un lado de la flor de forma zigomorfa / **66. Anteras - Color tecas:** (0) Blanco, crema o verde claro; (1) Amarillo; (2) Rojo, violeta, morado. **67. Estilo - Forma de ápice en la anthesis:** (0) Recto; (1) Curvo / **68. Estilo - Forma:** (0) Cónico; (1) Cilíndrico; (2) Abultado hacia el ápice / **69. Estilo - Grosor:** (0) Filiforme; (1) Robusto / **70. Parte distal del estilo y el estigma:** (0) Exserto en botones florales; (1) No exserto en botones / **71. Estigma - Superficie:** (0) Papilosa o farinácea; (1) Lisa / **72. Estigma - Forma**<sup>4</sup>: (0) Puntiforme (indiferenciado del ápice del estilo); (1) Glandiforme (como un glande, es decir, es notorio pero no es mucho más grueso que el diámetro del ápice del estilo); (2) Disciforme / **73. Longitud relativa del estilo.** Los rangos de los estados se basaron en observaciones de proporciones en los géneros colombianos de la familia (Mendoza & Ramírez, 2006): (0) Igual longitud que la del ovario o ligeramente más largo; (1) 1.5 – 2.5 veces más largo que la longitud del ovario; (2) 3 o más veces la longitud del ovario / **74. Ovario - Disposición.** Este carácter al parecer es aditivo si se compara entre géneros, pero dentro de cada género se encuentra plenamente diferenciado en alguno de los tres siguientes estados: (0) Parcialmente fusionado al hipanto; (1) Completamente ínfero; (2) Completamente súpero / **75. Forma de unión del ovario al hipanto** (no aplica a ovarios completamente súperos o ínferos) (Fig. 5): (0) En una circunferencia continua; (1) En aristas intercaladas de espacios sin unión (como en *Meriania tomentosa*) / **76. Número de lóculos:** (0) 3; (1) 4; (2) 5; (3) 6; (4) 7; (5) 8; (6) 9; (7) 10 / **77. Ovario - Forma del ápice** (no aplica a ovarios ínferos): (0) Liso (ya sea redondeado, truncado o cóncavo); (1) Con apéndices (la base del estilo inmersa en el ápice del ovario) / **78. Ovario - Forma de los apéndices del ápice:** (0) Divididos (como en *Graffenrieda*); (1) A manera de un anillo alrededor de la base del estilo / **79. Ovario - Forma apéndices divididos del ápice** (Fig. 5): (0) Cada lóculo con una proyección apical que remata en dos dientes triangulares, dentiformes o subulados; (1) Cada lóculo con una leve proyección apical redondeada o truncada; (2) Cada lóculo con una proyección apical larga y muy conspicua de ápice bifido / **80. Ovario - Forma de los dientes de los apéndices triangulares:** (0) Con dientes cortos tan largos como anchos; (1) Con dientes subulados; (2) Con dientes fimbriados / **81. Ovario - Forma en corte transversal** (no aplica a ovarios completamente ínferos): (0) Oblongo-circular (tan largo como ancho); (1) Ovoide a cónico; (2) Cilíndrico-oblongo (más largo que ancho) / **82. Placenta - Forma frontal.** Las placentas de los ovarios en Merianieae presentan variaciones notorias en forma y la disposición de los rudimentos seminales que pueden ser útiles para la circunscripción de los géneros. Los caracteres 82 a 84 exploran las variaciones observadas en los taxones muestreados: (0) Ovoide; (1) Linear; (2) Obovada, obovada delgada; (3) Oblonga; (5) Elíptica (ambos extremos igual de anchos y agudos) / **83. Placenta - Forma en corte seccional** (en caso de ser una prolongación; se determina en flores abiertas) (Fig. 6): (0) En forma de Y o T; (1) Triangular (en *Huberia* es triangular y muy delgada de dorso irregular); (2) Obovada; (3) Linear / **84. Placenta - Distribución de los rudimentos seminales** (no aplica en placentas lineares) (Fig. 6): (0) Sobre todas las superficies; (1) Sólo en el dorso. **85. Tipo de fruto:** (0) Capsular; (1) Tipo baya / **86. Relación fruto – hipanto** (no aplica a frutos de ovario ínfero): (0) Ápice del fruto sobresaliendo del hipanto-cáliz; (1) Ápice del fruto inmerso completamente en el tálamo del hipanto-cáliz; (2) Ápice del fruto al mismo nivel o levemente sobresaliendo del ápice del hipanto-cáliz (similar a *G. conostegioides*) / **87. Forma del hipanto en el fruto** (no aplica en taxones con ovarios completamente ínferos): (0) No constricto en el torus, en forma de copa; (1) Ligeramente constricto en el torus, cilíndrico a urceolado; (2) Fuertemente constricto en el torus, elipsoide a ovoide; (3) Fuertemente constricto en el torus, globoso / **88. Semilla - Forma:** (0) Con embrión recto – semillas filiformes, aladas o cuneiformes; (1) Con embrión curvado – semillas cocleadas o subcocleadas / **89. Semilla - Forma de las semillas con embrión recto** (no aplica a semillas con embrión curvado): (0) Cuneiformes (con la base aguda y engrosadas hacia el ápice, embrión lateral); (1) Elípticas aladas (con la base y el ápice agudos, de márgenes aladas, embrión central); (2) Filamentosas, ahusadas en ambos ápices / **90. Semilla - Forma del ápice en semillas rectas cuneiformes y filiformes** (no aplica a semillas cocleadas o aladas) (Fig. 7): (0) Ápice corto y recto; (1) Ápice alargado y recto; (2) Ápice alargado y agudo; (3) Ápice prolongado en un pico frontal tan o más largo que el embrión (cuerpo central) / **91. Semilla - Tamaño de las semillas rectas** (no aplica a semillas cocleadas o subcocleadas). Los rangos se establecieron considerando los tamaños de la totalidad de los taxones del muestreo y tratando de establecer rangos que generaran el menor número de especies con

medidas intermedias. Estos rangos coinciden aproximadamente con la forma de la cabeza de la semilla, siendo las de cabeza corta las diminutas y pequeñas, las de cabeza larga las medianas y las semillas filamentosas y algunas aladas las grandes: (0) = 0,6 mm (diminuta); (1) 0,75-1,3 mm (pequeña); (2) 1,5-2,5 mm (mediana); (3) > 2,7 mm (Grande) / **92. Semilla - células periclinales de la testa**. Se observa hacia el ápice de la semilla: (0) Tuberculada; (1) Lisa / **93. Semilla – Tipo de escultura de la testa** (Fig. 7): (0) Ausente; (1) A manera de líneas a lo largo de la semilla; (2) Compleja- tuberculada / **94. Semilla - Pared anticlinal de la testa**<sup>2</sup>. Se observa hacia el ápice de las semillas: (0) Derecha; (1) Curvada-sigmoidea; (2) Curveada a manera de rompecabezas / **95. Semilla - Notoriedad de las líneas de división de las células de la testa** (Fig. 7). Se observa en el ápice de la semilla: (0) Líneas no conspicuas (posiblemente se deba a una cutícula cerosa); (1) Líneas notorias / **96. Semilla - Color de la testa**<sup>2</sup>: (0) Área del rafe más oscura que la testa; (1) Área del rafe del mismo color que la testa; (2) Área del rafe más clara que la testa / **100. Hipanto – Cubierta ferrugínea** (conformada por tricomas aracnoides o cortos de paredes rizadas): (0) Ausente; (1) Presente / **101. Hipanto – Tipo de tricomas** (sólo aplica a taxones con cubiertas ferrugíneas en el hipanto) (Fig. 8): (0) Triangular deltoides, (1) Esponjosos irregulares; (2) Aracnoides / **102. Hipanto – Tipo de tricomas triangulares** (sólo aplica a taxones con cubierta ferrugínea de tricomas triangulares) (Fig. 8): (0) Deltoides – simétricos; (1) Asimétricos – irregulares.

### Apéndice 3. Caracteres excluidos del análisis cladístico de *Centronia* D. Don.

**1. Tallo - Desarrollo de tejidos leñosos** (sin variación en las especies consideradas) / **2. Condición del hábito de crecimiento** (se entrecruza con el carácter 0) / **3. Forma del entrenudo en corte seccional** (eliminado por subjetividad) / **4. Cubiertas del entrenudo** (carácter complejo y difícil de establecer las homologías) / **4. Disposición de las hojas** (no variable en los taxones evaluados excepto por *Phainantha*) / **5. Posición de la lámina en hojas maduras** (carácter fue retomado de Schulman & Hyvönen (2003) pero de difícil establecimiento de las homologías de los estados propuestos por estos autores) / **6. Cubiertas del envés foliar** (igual problema que en el carácter 4) / **7. Forma base del pecíolo** (ensanchado o no ensanchado) (sin variación en el grupo muestreado) / **8. Cubiertas ejes de la inflorescencia** (igual problema que 4) / **9. Cubiertas del hipanto** (igual problema que en el carácter 4) / **10. Número de poros de la antera** (igual problema que en el carácter 1) / **11. Longitud del filamento con respecto a la antera en estambres ubicados frente a los pétalos** (es muy variable dentro de individuos y dentro de especies) / **12. Forma de apertura de los carpelos del fruto** (sin variación, solo se presentaron aperturas loculicidas) / **13. Indumento del filamento** (sólo presentó variación en *Meriania drakei* con filamentos pubescentes) / **14. Forma del filamento en corte seccional en su parte media** (igual problema que en el carácter 1) / **15. Desarrollo apéndice conectival dorsal** (no desarrollado, levemente desarrollado, fuertemente desarrollado - replanteado pues los estados no corresponden a verdaderas homologías) / **16. Forma estilo en corte seccional cerca de la base** (difícil de definir en flores rehidratadas) / **17. Forma de la placentación** (sobre una prolongación, axilar-sésil - sin variación pues todos los taxones evaluados tienen placentas prolongadas y conspicuas) / **18. Grosor de la pared del hipanto en fruto** (puede ser lo mismo que el carácter grosor del hipanto en flores) / **19. Persistencia del hipanto** (retomado de Schulman & Hyvönen (2003); carácter subjetivo y difícil de evaluar) / **20. Semilla -Tamaño del rafe** (difícil de evaluar en semillas con igual color de la testa y el rafe; también se observó amplia variación dentro de las especie evaluadas).



