

RELACIONES FENÉTICAS ENTRE LAS ESPECIES SUDAMERICANAS DE *LYCIUM* (SOLANACEAE)

LUIS M. BERNARDELLO*
SEGUNDO LEIVA-GONZÁLEZ**

RESUMEN

Las relaciones fenéticas de las especies sudamericanas de *Lycium* fueron investigadas utilizando análisis de agrupamiento (UPGMA) y métodos de ordenación por análisis de los componentes principales. Sudamérica —área considerada como centro de origen del género— alberga representantes de todas sus secciones: *Lycium*, *Mesocope*, *Schistocalyx* y *Sclerocarpellum*. Noventa caracteres morfológicos fueron obtenidos para las 39 OTUs consideradas (30 especies y 9 variedades). Los fenogramas de correlación y distancia mostraron algunas diferencias en la asociación de los taxa. El análisis de componentes principales concuerda, en términos generales, con los agrupamientos construidos en los fenogramas. Todas las especies se separan entre sí y algunas de ellas (e.g. *L. repens*, *L. humile*, *L. schreiteri*) quedan siempre aisladas. La sec. *Sclerocarpellum* está bien diferenciada en cualquier tratamiento y la sec. *Schistocalyx* lo hace en el fenograma de correlación y el análisis de componentes principales. Las restantes secciones (*Lycium* y *Mesocope*), aunque se entremezclan, forman grupos interiores separados. Los datos obtenidos concuerdan en general con la taxonomía y las líneas filogenéticas putativas previamente propuestas para el género.

Palabras clave: Relaciones fenéticas, taxonomía numérica, *Lycium*, Sudamérica, Solanaceae

ABSTRACT

The phenetic relationships of the South American species of *Lycium* were investigated by cluster analysis (UPGMA) and ordination by principal component analysis. In South America —area regarded as the center of origin of the genus— all the sections of the genus are represented (*Lycium*, *Mesocope*, *Schistocalyx*, and *Sclerocarpellum*). Ninety morphological characters were obtained for 39 OTUs (30 species and 9 varieties). Correlation and distance phenograms showed some differences in the association of taxa. Principal component analyses agree,

* Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC), C. C. 495, 5000 Córdoba, Argentina.

** Herbario HAO, Universidad Antenor Orrego, Av. América Sur 3145, Trujillo, Perú.

in general, with the clusters formed in the phenograms. All the species are separated in particular branches. Some of them (e.g. *L. repens*, *L. humile*, *L. schreiteri*) are always isolated. Sect. *Sclerocarpellum* is well differentiated from the other taxa in all treatments, and sect. *Schistocalyx* in the correlation phenogram and principal component analyses. The remaining sections (*Lycium* and *Mesocope*), although intermixed, form separate clusters. Results agree with the taxonomy and putative phylogeny previously proposed for the genus.

Key words: Phenetic relationships, numerical taxonomy, *Lycium*, South America, Solanaceae.

INTRODUCCIÓN

Lycium L. está ubicado en la subfam. Solanoideae, modernamente considerada monofilética y derivada (Olmstead y Palmer, 1992) y, dentro de ella, en la tribu *Lycieae* A. T. Hunz. (Hunziker, 1979). Se trata de uno de los pocos géneros cosmopolitas de la familia y está integrado por unas 75 especies distribuidas principalmente en regiones templadas (D'Arcy, 1991). América tiene la mayor concentración de especies (51), siendo Estados Unidos de América en el norte y Argentina en el sur sus centros de diversificación (Bernardello, 1986a, 1987; Chiang-Cabrera, 1981; Hitchcock, 1932); por otra parte, Sudamérica es el subcontinente donde se postula se han originado el género y la familia en general (D'Arcy, 1979; Hunziker, 1979).

Dentro de la tribu, el género es considerado primitivo y más antiguo, con una gran diversidad morfológica (Bernardello, 1987). Está subdividido en cuatro secciones: *Lycium*, *Mesocope* Miers, *Schistocalyx* Dunal y *Sclerocarpellum* C. Hitchc. (Bernardello, 1986a, b; Chiang, 1983; ver Cuadro 1), todas las cuales tienen representantes en América del Sur. Debe señalarse que es en este subcontinente donde se encuentra la mayor diversidad del género y donde las especies, tanto norteamericanas como del Viejo Mundo, encuentran sus taxa más afines (Hitchcock, 1932; Bernardello, 1987).

En esta contribución, se procesaron con técnicas numéricas los datos obtenidos previamente para los taxa sudamericanos (Bernardello, 1986a) con los objetivos de: 1) establecer las relaciones de similitud entre las especies sudamericanas del género, 2) determinar los conjuntos de caracteres discriminatorios para los grupos resultantes, y 3) comparar los datos obtenidos con la taxonomía previamente propuesta. Por último, debe destacarse que son comparativamente pocos los trabajos que, en la familia, han utilizado técnicas numéricas (e.g. Clausen y Crisci, 1989; Eshbaugh, 1970; Heiser *et al.*, 1965; Lester, 1979; Soria y Heiser, 1961; Whalen y Caruso, 1983), siendo éste el primero realizado en *Lycium*.

Cuadro 1. Caracteres diferenciales de las secciones de *Lycium*

Lycium: Carpelos plurióvulados; nectario inconspicuo, verde, no sobresaliente de la pared del ovario. Corola blanquecina, lilacina o violeta, glabra o con tricomas esparcidos en su exterior. Filamentos estaminales cilíndricos, con su base no engrosada y pubescente. Baya pluriseminada, y a veces con esclerosomas.

Mesocope: Carpelos plurióvulados; nectario prominente de la pared del ovario, rojo o anaranjado. Corola blanquecina, amarillenta o lilacina, glabra o con pelos esparcidos en su exterior. Filamentos estaminales cilíndricos, con su base no engrosada y pubescente o glabra. Baya pluriseminada, a veces con esclerosomas.

Schistocalyx: Carpelos plurióvulados; nectario inconspicuo y verde, no sobresaliente de la pared del ovario. Corola blanquecina con un anillo piloso en su tercio basal. Filamentos estaminales notablemente engrosados y ciliados en su base. Baya pluriseminada sin esclerosomas.

Sclerocarpellum: Carpelos unioóvulados; nectario ovárico rojo o anaranjado, prominente de su pared o no. Corola blanquecina, cremosa o lilacina, glabra exteriormente. Filamentos estaminales cilíndricos, con su base no engrosada y pubescente. Nuculanio con dos pirrenos uniseminados. Cáliz fructífero con esclereidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las 39 entidades (30 especies y 9 variedades) consideradas en Bernardello (1986a) constituyeron las OTUS (unidades taxonómicas operacionales) que fueron analizadas (Cuadro 2).

Se utilizaron 90 caracteres morfológicos (Cuadro 3). Los mismos incluyen: 29 vegetativos y 61 florales o carpológicos, 38 de los cuales son datos de doble estado y 52 multiestado. De estos últimos, 15 son cualitativos y 37 cuantitativos (5 discontinuos y 32 continuos). De los 37 caracteres cuantitativos, los siguientes fueron tomados en sus valores mínimos y máximos considerándose cada uno de ellos como dos caracteres diferentes e independientes: longitud de espinas, pedúnculo y anteras; longitud y latitud de hojas, tubo calicino, tubo corolino, lóbulos corolinos, fruto y semilla; número de flores por braquiblasto y de semillas por lóculo. Los caracteres multiestado 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21 y 22 fueron considerados de doble estado debido a la enorme variabilidad de los mismos en las distintas especies, facilitándose de esta manera su tratamiento.

Las técnicas numéricas usadas fueron análisis de agrupamiento y de componentes principales. La matriz básica de datos (véase Apéndice) fue estandarizada y con base en la misma se calcularon los coeficientes de distancia taxonómica promedio y de correlación del momento-producto de Pearson. Para el análisis de agrupamiento se utilizó el método del ligamiento promedio no ponderado (UPGMA). Asimismo, se calculó el coeficiente de correlación cosenética como medida de la distorsión introducida durante el agrupamiento.

Cuadro 2. Especies y variedades sudamericanas de *Lycium* con sus abreviaturas

-
- Sec. *Lycium*
1. CEST - *L. cestroides* Schlecht.
 2. CYAT - *L. cyathiforme* C. Hitchc.
 3. ELON - *L. elongatum* Miers
 4. INFA - *L. infaustum* Miers
 5. AMER - *L. americanum* Jacq.
 6. RACH - *L. rachidocladum* Dunal
 7. TENU - *L. tenuispinosum* Miers var. *tenuispinosum*
 8. TENF - *L. tenuispinosum* var. *friesii* (Dammer) C. Hitchc.
 9. TENC - *L. tenuispinosum* var. *calycinum* (Griseb.) Bernardello
- Sec. *Mesocope*
10. VIMI - *L. vimineum* Miers
 11. GLOM - *L. glomeratum* Sendt.
 12. MORO - *L. morongii* Britton
 13. CUNE - *L. cuneatum* Dammer
 14. MART - *L. martii* Sendt.
 15. SCHR - *L. schreiteri* Barkley
 16. REPE - *L. repens* Speg.
 17. HUMI - *L. humile* Phil.
 18. CHAN - *L. chanar* Phil.
 19. LEIO - *L. leiostemum* Wedd.
 20. STEN - *L. stenophyllum* Remy
 21. NODO - *L. nodosum* Miers
 22. PUBI - *L. pubitubum* C. Hitchc.
 23. DIST - *L. distichum* Meyen
 24. GILL - *L. gilliesianum* Miers
 25. FUSC - *L. fuscum* Miers
 26. MINU - *L. minutifolium* Remy
 27. DESE - *L. deserti* Phil.
- Sec. *Schistocalyx*
28. CILI - *L. ciliatum* Schlecht.
 29. CHIL - *L. chilense* Miers ex Bertero var. *chilense*
 30. CHIC - *L. chilense* var. *confertifolium* (Miers) Barkley
 31. CHID - *L. chilense* var. *descolei* Barkley
 32. CHIG - *L. chilense* var. *glaberrimum* Phil.
 33. CHIO - *L. chilense* var. *comberi* (C. Hitchc.) Bernardello
 34. CHIF - *L. chilense* var. *filifolium* (Miers) Bernardello
 35. CHIM - *L. chilense* var. *minutifolium* (Miers) Barkley
 36. CHIV - *L. chilense* var. *vergarae* (Phil.) Bernardello
- Sec. *Sclerocarpellum*
37. AMEG - *L. ameghinoi* Speg.
 38. MINI - *L. minimum* C. Hitchc.
 39. ATHI - *L. athium* Bernardello
-

Cuadro 3. Caracteres utilizados y sus respectivos estados

-
1. Arbustos (1), arbustos o arbolitos (2).
 2. Plantas erectas (1), rastreras (2).
 3. Longitud mínima de las plantas (m).
 4. Longitud máxima de las plantas (m).
 5. Plantas gráciles con ramas más o menos péndulas presentes (1), ausentes (0).
 6. Espinas caulinares presentes (1), ausentes (0).
 7. Longitud mínima de las espinas (mm).
 8. Longitud máxima de las espinas (mm).
 9. Hojas revolutas presentes (1), ausentes (0).
 10. Hojas membranáceas (1), carnosas (2).
 11. Hojas netamente pecioladas (1), sésiles o subsésiles (2).
 12. Hojas con borde ciliado presente (1), ausente (0).
 13. Hojas glabras (1), pubescentes (2), glabras a pubescentes (3).
 14. Hojas con tricomas simples presentes (1), ausentes (0).
 15. Hojas con tricomas ramificados presentes (1), ausentes (0).
 16. Hojas con tricomas glandulosos presentes (1), ausentes (0).
 17. Tricomas con cojinete presente (1), ausente (0).
 18. Hojas elípticas presentes (1), ausentes (0).
 19. Hojas lineares presentes (1), ausentes (0).
 20. Hojas obovadas presentes (1), ausentes (0).
 21. Hojas espatuladas a suborbiculares presentes (1), ausentes (0).
 22. Hojas ovadas presentes (1), ausentes (0).
 23. Longitud mínima de la hoja (mm).
 24. Longitud máxima de la hoja (mm).
 25. Latitud mínima de la hoja (mm).
 26. Latitud máxima de la hoja (mm).
 27. Hoja con ápice obtuso (1), obtuso o agudo (2), agudo (3).
 28. Hojas dorsiventrales (1), cilindráceas (2).
 29. Hojas anfistomáticas (1), hipostomáticas (2).
 30. Número mínimo de flores por braquiblasto.
 31. Número máximo de flores por braquiblasto.
 32. Longitud mínima del pedúnculo (mm).
 33. Longitud máxima del pedúnculo (mm).
 34. Zonas interlobulares del cáliz opacas (1), hialinas (2).
 35. Cáliz campanulado (1), tubuloso (2), acopado (3).
 36. Cáliz zigomorfo (1), actinomorfo (2), zigomorfo a actinomorfo (3).
 37. Cáliz glabro (1), pubescente (2), glabro a pubescente (3).
 38. Longitud mínima del tubo calicino (mm).
 39. Longitud máxima del tubo calicino (mm).
 40. Latitud mínima del tubo calicino (mm).
 41. Latitud máxima del tubo calicino (mm).
 42. Lóbulos calicinos más cortos que el tubo (1), de aproximadamente igual longitud (2), más largos (3), de longitud variable —más cortos, iguales o más largos (4).
 43. Cáliz acrescente presente (1), ausente (0).
 44. Lóbulos del cáliz lineares (1), subtriangulares (2), oblongo-ovados (3), linear-elípticos (4).
-

Cuadro 3. (continuación)

45. Corola blanca, blanquecina o lilacina (1), amarillo-verdoso o amarillenta (2), violácea a violeta (3).
46. Corola ampliamente infundibuliforme (1), angostamente infundibuliforme (2), tubuliforme (3).
47. Parte externa de la corola glabra (1), pubescente (2), glabra a pubescente (3).
48. Lóbulos corolinos más cortos que el tubo (1), de aproximadamente igual longitud (2), más largos (3).
49. Lóbulos de la corola subtriangulares (1), elípticos (2), ovados (3).
50. Parte interna de la corola glabra (1), pubescente (2).
51. Corola caduca (1), persistente (2).
52. Longitud mínima del tubo corolino (mm).
53. Longitud máxima del tubo corolino (mm).
54. Latitud mínima del tubo corolino (mm).
55. Latitud máxima del tubo corolino (mm).
56. Longitud mínima de los lóbulos corolinos (mm).
57. Longitud máxima de los lóbulos corolinos (mm).
58. Latitud mínima de los lóbulos corolinos (mm).
59. Latitud máxima de los lóbulos corolinos (mm).
60. Tubo corolino más largo que el cáliz (1), más corto (2).
61. Zona de abscisión de la corola subcircular (1), en zigzag (2).
62. Flores 5-meras (1), 4- o 5-meras (2), 4-meras (3).
63. Estambres inclusos (1), exertos (2), inclusos o exertos (3).
64. Estambres insertos debajo de la hemialtura de la corola (1), aproximadamente en la hemialtura (2), arriba de la hemialtura (3).
65. Filamentos estaminales insertos al mismo nivel en el tubo corolino (1), a distinto nivel (2).
66. Filamentos estaminales subiguales en longitud (1), desiguales (2).
67. Filamentos apenas ensanchados en la base (1), notoriamente ensanchados (2).
68. Filamentos estaminales pubescentes en la región basal (1), glabros (2).
69. Longitud mínima de las anteras (mm).
70. Longitud máxima de las anteras (mm).
71. Ovario con nectario inconspicuo (1), prominente (2).
72. Nectario verde (1), rojo-anaranjado (2).
73. Fruto baya (1), nuculanio (2).
74. Baya con concrecencias esclerosas apicales presente (1), ausente (0).
75. Fruto ovoide (1), ovoide a globoso (2), globoso (3).
76. Longitud mínima del fruto (mm).
77. Longitud máxima del fruto (mm).
78. Latitud mínima del fruto (mm).
79. Latitud máxima del fruto (mm).
80. Número mínimo de semillas por lóculo.
81. Número máximo de semillas por lóculo.
82. Longitud mínima de las semillas (mm).
83. Longitud máxima de las semillas (mm).
84. Latitud mínima de las semillas (mm).
85. Latitud máxima de las semillas (mm).

Cuadro 3. (conclusión)

-
86. Pireno completamente esclerificado presente (1), ausente (0).
 87. Pireno incompletamente esclerificado presente (1), ausente (0).
 88. Pireno elíptico presente (1), ausente (0).
 89. Pireno obovado presente (1), ausente (0).
 90. Cáliz fructífero sin esclereidas (1), con esclereidas (2).
-

Para el análisis de los componentes principales, a partir de la matriz básica de datos estandarizada, se obtuvo una matriz de correlación entre caracteres calculando el coeficiente de correlación de momento-producto de Pearson. El análisis de los componentes principales se efectuó sobre esta matriz, extrayéndose los tres primeros componentes. Las escalas usadas corresponden a las raíces cuadradas de los eigenvalores. En Sneath y Sokal (1973) o en Crisci y López Armengol (1983) pueden consultarse particularidades de todas las técnicas empleadas. Los datos fueron procesados mediante el programa NTSYS-pc versión 1.40 (Rohlf, 1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las figuras 1 y 2 se presentan, respectivamente, los fenogramas de correlación y distancia resultantes del análisis de agrupamiento. Si bien la mayoría de los grupos se mantienen en ambos gráficos, existen algunas diferencias en el ordenamiento general. Por otra parte, aunque los coeficientes de correlación cofenética son comparativamente altos, aquél del fenograma de correlación es algo menor que el de distancia (0,87 contra 0,93) indicando que presenta un poco más de distorsión respecto de su matriz original.

En el fenograma de correlación (Fig. 1), las OTUs se separan en dos grandes grupos. El primer grupo está formado por la casi totalidad de especies de la sec. *Mesocope*, la sec. *Sclerocarpellum* y algunas especies de la sec. *Lycium*. El primer subgrupo está integrado por un conjunto de taxa de porte arbóreo o arbustivo con hojas comparativamente grandes: *L. cestroides* y *L. cyathiforme* con flores de corolas tubulosas largas de color violeta de la sec. *Lycium*, y *L. glomeratum*, *L. martii*, *L. morongii* y *L. cuneatum* con corolas pequeñas y amarillentas de la sec. *Mesocope*. Aparecen luego *L. vimineum* y *L. nodosum*, y, por otro lado, *L. elongatum*, todas ellas especies argentinas bien definidas y diferentes de las demás. La particular sec. *Sclerocarpellum* (típica por sus carpelos uniovulados y su fruto nuculanio) se separa seguidamente con un conjunto de nueve taxa de la sec. *Mesocope* caracterizados por tener corolas tubulosas amarillentas y ramas espiniformes de bastante tamaño, las cuales habitan principalmente regiones andinas de Perú, Chile y Argentina. El segundo grupo define primero a *L. humile* y *L. repens*, dos especies relacionadas y típicas por su porte rastroso. Los taxa de la sec. *Schistocalyx* se separan en un conjunto homogéneo, terminándose el agrupamiento con *L. infaustum*, *L. america-*

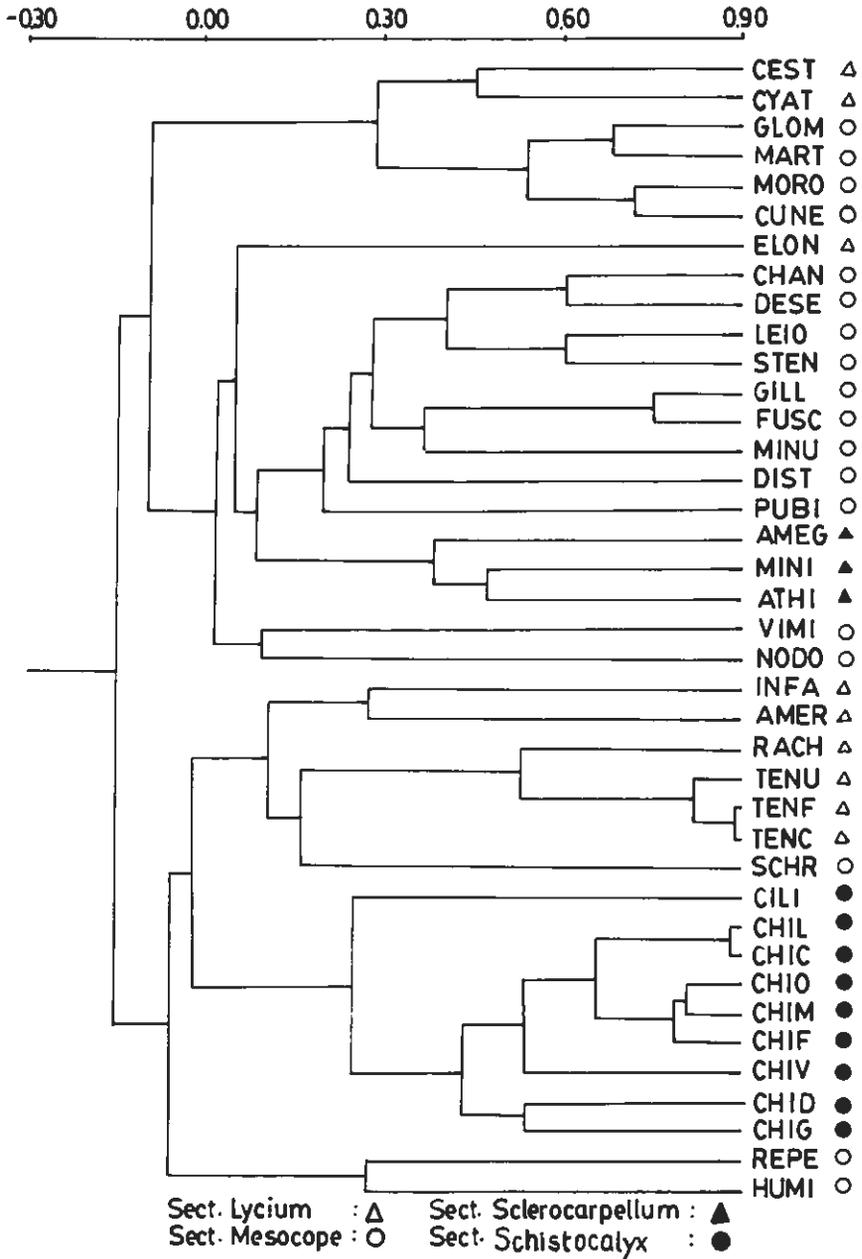


Fig. 1. Fenograma de correlación de las relaciones entre las especies sudamericanas de *Lycium* resultantes del análisis de agrupamiento (UPGMA). Coeficiente de correlación cofenética $r = 0,87$.

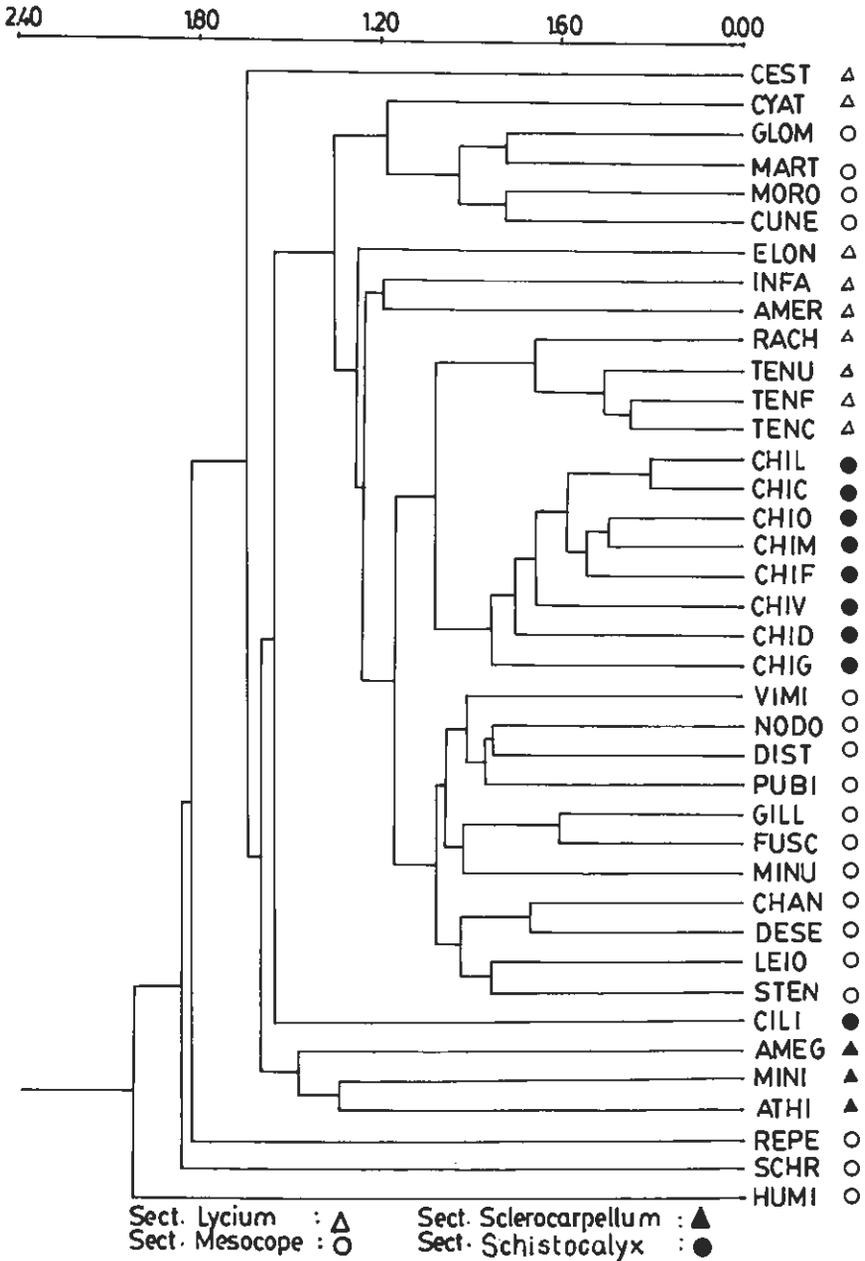


Fig. 2. Fenograma de distancia de las relaciones entre las especies sudamericanas de *Lycium* resultantes del análisis de agrupamiento (UPGMA). Coeficiente de correlación cofenética $r = 0,93$.

num, *L. rachidocladum*, *L. tenuispinosum* -todas de la sec. *Lycium*- y *L. schreiteri* de la sec. *Mesocope*, aislada de la rama anterior.

En el caso del fenograma de distancia, no se definen dos grupos importantes. Primero se separa *L. humile* del resto de las entidades, y sucesiva y posteriormente lo hacen *L. schreiteri*, *L. repens* y *L. cestroides*. Seguidamente, la sec. *Sclerocarpellum* se aísla completa en un subgrupo del resto de los taxa, tal como lo hace *L. ciliatum* en el próximo paso. Como en el fenograma anterior, y con la excepción de *L. cestroides*, se agrupan las especies arbóreas o arbustivas de hojas anchas, y se aísla *L. elongatum*. A continuación, *L. infaustum* y *L. americanum* forman un grupo aparte, a diferencia de lo que ocurre con estas especies en el fenograma previo. Aparece luego, con otra combinación, el grupo de especies de la sec. *Mesocope* con flores tubulosas amarillentas, *L. chilense* con sus variedades y, más separadas, *L. rachidocladum* y las variedades de *L. tenuispinosum*.

En las figuras 3-5 se presentan los gráficos del análisis de los componentes principales. Los porcentajes de traza de los tres componentes, indicadores del porcentaje de variación total, son: 16,27, 12,98 y 11,68 para los componentes I, II y III respectivamente, completando todos un total de 40,93%. En los gráficos se observa que el componente I discrimina a la sec. *Sclerocarpellum*, a la sec. *Lycium* de la sec. *Mesocope*, y a *L. chilense* de *L. ciliatum*. Los caracteres que más contribuyen a este componente son 81, 59, 62, 58, 40, 56, 57, 80, 70, 8, 41, 33, 7, 90, 79, 46 y 77 (cf. Cuadro 3), casi todos los cuales se refieren a flores o frutos. El componente II lo hace entre *L. chilense* y sus variedades (de la sec. *Schistocalyx*) y el grupo de especies arbóreas o arbustivas de hoja ancha; está conformado, entre otros, por los caracteres 30, 1, 22, 25, 11, 26, 24, 31, 23, 19, 42 y 55 (Cuadro 3), la mayoría de los cuales son vegetativos. Por fin, el componente III discrimina a la sec. *Schistocalyx* y dentro de la sec. *Sclerocarpellum*, y a *L. humile* y *L. repens*; los caracteres 50, 3, 82, 86, 4, 2, 78, 84, 10, 65, 52, 27, 39 y 38 (Cuadro 3) contribuyen principalmente a este componente. *Lycium schreiteri* es diferenciado en cada uno de los componentes. El gráfico tridimensional de la figura 5 resume la información antes citada.

Los datos obtenidos confirman mayoritariamente el tratamiento sistemático anterior (Bernardello, 1986a). *Lycium repens*, *L. humile* y *L. schreiteri* (sec. *Mesocope*) se destacan como especies aisladas del resto. *Lycium elongatum* (sec. *Lycium*) se aísla en los análisis de agrupamiento pero no en los de componentes principales mientras que *L. cestroides* (sec. *Lycium*) lo hace únicamente en el fenograma de distancia.

De las cuatro secciones reconocidas en el género, sólo *Sclerocarpellum* se diferencia bien en todos los tratamientos, siendo los caracteres carpológicos los más útiles para su delimitación. La sec. *Schistocalyx* surge en el fenograma de correlación, pero en el de distancia *L. ciliatum* aparece separado de *L. chilense*, siendo ambas las únicas especies de la sección. En el análisis de componentes principales, se diferencia aceptablemente del resto de los taxa; en este caso, tanto caracteres florales (relativos a los filamentos estaminales, corola, cáliz) como vegetativos (e.g. presencia de ramas péndulas, ausencia de espinas) contribuyen a su definición. Con métodos de taxonomía clásica, las dos especies de la sección aparecen como muy afines,

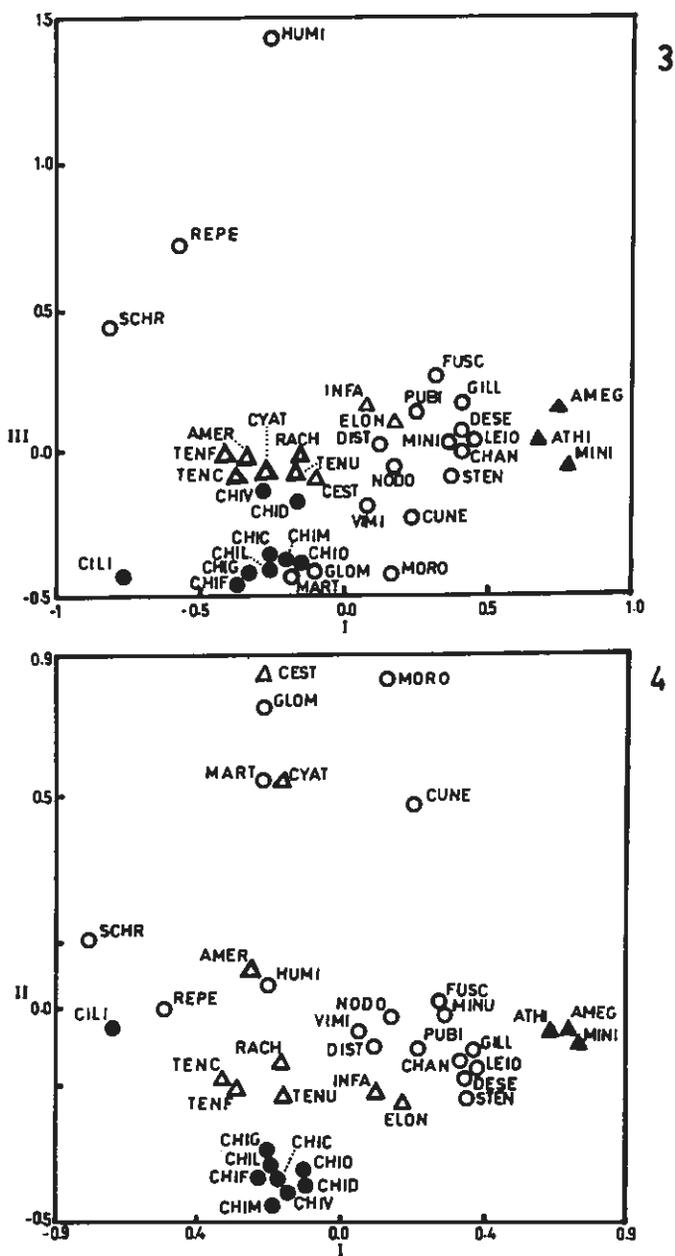


Fig. 3-4. Gráficos bidimensionales de las relaciones entre las especies sudamericanas de *Lycium* de acuerdo al análisis de los componentes principales. 3. Componentes I y II. 4. Componentes I y III. Símbolos de las secciones como en las figuras 1 y 2.

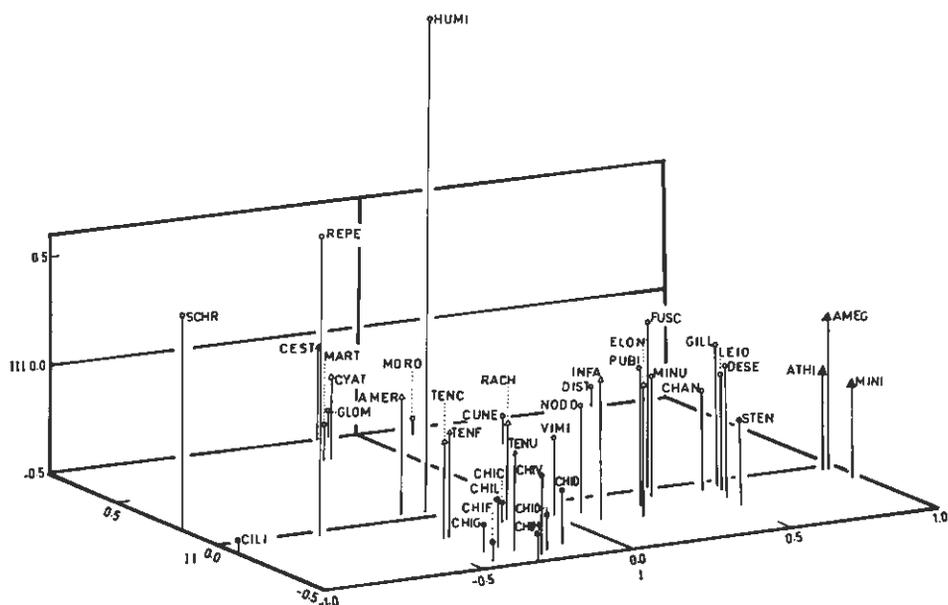


Fig. 5. Gráfico tridimensional de las relaciones entre las especies sudamericanas de *Lycium* de acuerdo al análisis de los tres primeros componentes principales en proyección oblicua. Símbolos de las secciones como en las figuras 1 y 2.

en tanto que este análisis numérico las muestra bien distinguibles. Cualquiera sea la forma de análisis, *L. chilense* y sus variedades se comportan como un grupo homogéneo; dentro de ellas, las variedades *chilense* y *confertifolium* por un lado, y *comberi*, *filifolium* y *minutifolium* por otro, aparecen más cercanas, mientras que las variedades *descolei*, *glaberrimum* y *vergae* están más aisladas dentro del complejo.

Las secciones *Lycium* y *Mesocope* aunque se entremezclan casi siempre, mantienen subgrupos de taxa definidos por varias características, al tiempo que unas pocas especies de ambas se aíslan del resto por sus particularidades exclusivas. Los caracteres que se usaron para definir estas últimas secciones son referidos al gineceo, y, siendo unos pocos dentro de los 90 empleados en este estudio, no es de esperar que estas secciones se delimiten claramente con la metodología empleada. Ocurre que varios caracteres vegetativos (e.g. longitud y tipo de planta, tamaño, forma, pubescencia y presencia de pecíolo en las hojas) contribuyen a formar grupos mixtos entre especies de estas secciones. Aun así, las especies de cada una forman subgrupos independientes dentro de cada ramificación. Se considera, sin embargo, que las características florales utilizadas para su delimitación tienen un sentido evolutivo y contribuyen a aclarar linajes filogenéticos dentro de un género complejo como éste (Bernardello,

1986a, b, 1987), al tiempo que los caracteres vegetativos son bastante variables.

En la sec. *Lycium*, *L. elongatum* y *L. cestroides* son los más distantes, aunque este último es cercano en algunos tratamientos a *L. cyathiforme*, y los siguientes pares de especies muestran afinidades fenéticas: *L. tenuispinosum* y *L. rachidocladum*, y *L. infaustum* y *L. americanum*. En la sección *Mesoscope*, se destaca la afinidad entre *L. humile* y *L. repens*, y el grupo homogéneo formado por *L. glomeratum*, *L. morongii*, *L. martii* y *L. cuneatum*.

Este género es sumamente variable en sus caracteres tanto vegetativos como florales (Barkley, 1953; Bernardello, 1986a; Chiang-Cabrera, 1981; Hitchcock, 1932), existiendo numerosas entidades en las que varios caracteres se encuentran en todos los estados posibles (Cuadro 3; por ej. hojas y cálices glabros a pubescentes, cálices actinomorfos o zigomorfos, estambres exertos o incluso, ápice foliar agudo u obtuso), circunstancia que afecta la delimitación de las mismas tanto por métodos tradicionales como numéricos. Sin embargo, las especies sudamericanas se separan sin dificultades con las técnicas aquí empleadas.

Si consideramos las líneas filogenéticas putativas propuestas por Bernardello (1987) con base en caracteres florales y carpológicos, y las comparamos con los agrupamientos fenéticos obtenidos aquí, se observa que las mismas forman grupos notoriamente consistentes. En efecto, la gran mayoría de los llamados "tipos" en el citado artículo forman grupos bien delimitados de los demás (como los tipos *L. americanum*, *L. nodosum*, *L. ciliatum*, *L. morongii*, *L. gilliesianum* y *L. ameghinoi*). Además, *L. schreiteri*, una especie particular cercana al género *Phrodus*, se muestra siempre separada de todas las demás. Sólo el denominado "tipo *L. cestroides*" se observa desmembrado, principalmente debido a que sus integrantes tienen numerosas diferencias entre ellos si bien comparten una morfología floral afín.

AGRADECIMIENTOS

A la National Geographic Society por el apoyo económico, a la Red Latinoamericana de Botánica por una beca de perfeccionamiento al segundo autor para trabajar en el IMBIV, al CONICET —a cuya Carrera del Investigador pertenece el primer autor— por su constante apoyo.

LITERATURA CITADA

- BARKLEY, F.A. 1953. "Lycium" in Argentina. *Lilloa* 26:177-238.
- BERNARDELLO, L.M. 1986a. Revisión taxonómica de las especies sudamericanas de *Lycium* (Solanaceae). *Bol. Acad. Nac. Ci. Córdoba* 57(3-4):173-356.
- BERNARDELLO, L.M. 1986b. Estudios en *Lycium* (Solanaceae) V. El gineceo de *Lycieae*. *Kurtziana* 18:23-45.
- BERNARDELLO, L.M. 1987. Comparative floral morphology in *Lycieae* (Solanaceae). *Brittonia* 39(1):112-129.

- CLAUSEN, A.M. y J.V. CRISCI. 1989. Análisis multivariado de la variación morfológica de poblaciones diploides y tetraploides de *Solanum gourlayi* (Solanaceae) y especies relacionadas. *Darwiniana* 29(1-4):247-259.
- CRISCI, J.V. y M.F. LÓPEZ ARMENGOL. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monogr. Ci. serie Biología 26, OEA, Washington, D.C. 132 pp.
- CHIANG, F. 1983. Nomenclatural changes for new sectional delimitation in *Lycium* (Solanaceae). *Taxon* 32(3):456-458.
- CHIANG-CABRERA, F. 1981. A taxonomic study of the North American species of *Lycium* (Solanaceae). Ph. D. Dissertation. The University of Texas, Austin.
- D'ARCY, W.G. 1991. The Solanaceae since 1976 with a review of its biogeography. In: J.G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee y N. Estrada (eds.) *Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry and Evolution*. Royal Bot. Gardens, Kew and Linnean Soc. London, Richmond, Surrey. pp. 75-137.
- ESHBAUGH, W.H. 1970. A biosystematic and evolutionary study of *Capsicum baccatum* (Solanaceae). *Brittonia* 22(1):31-43.
- HEISER, C.B., J. SORIA y D.L. BURTON. 1965. A numerical taxonomic study of *Solanum* species and hybrids. *Amer. Naturalist* 99:471-488.
- HITCHCOCK, C.L. 1932. A monographic study of the genus *Lycium* of the Western hemisphere. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 19:179-374.
- HUNZIKER, A.T. 1979. South American Solanaceae: A synoptic survey. In: J.G. Hawkes, R.N. Lester y A.D. Skelding (eds.) *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Symp. ser. 7. Linnean Soc., London. pp. 346-360.
- LESTER, R.N. 1979. The use of protein characters in the taxonomy of *Solanum* and other Solanaceae. In: J.G. Hawkes, R.N. Lester y A.D. Skelding (eds.) *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Symp. ser. 7. Linnean Soc., London. pp. 285-303.
- OLMSTEAD, R. y J. PALMER. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the *Solanaceae*: subfamilial relationships and character evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79:346-360.
- ROHLF, F.J. 1988. NTSYS-pc. *Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Exeter Publishing Ltd., Setauket, NY.
- SNEATH, P.H. y R.R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman and Co., San Francisco. 573 pp.
- SORIA, J. y C.B. HEISER. 1961. A statistical study of relationships of certain species of the *Solanum nigrum* complex. *Econ. Bot.*, 15(3):245-255.
- WHALEN, M.D. y E.E. CARUSO. 1983. Phylogeny in *Solanum* sect. *Lasiocarpa* (Solanaceae): congruence of morphological and molecular data. *Syst. Bot.* 8(4):369-380.

