



## Revisión del género *Skytanthus* (Apocynaceae, grado Rauvolfioides, Plumerieae)

## Revision of the genus *Skytanthus* (Apocynaceae, Rauvolfioid grade, Plumerieae)

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1,2</sup> 

### Resumen:

**Antecedentes y Objetivos:** El género *Skytanthus* fue descrito hace más de 190 años y se reconocen dos especies: *S. acutus* y *S. hancorniifolius*. Aunque ambas especies comparten similitudes florales generales, presentan diferencias considerables en su morfología vegetativa y reproductiva, así como en su distribución y hábitat. Los objetivos de este trabajo fueron presentar una revisión actualizada de *Skytanthus*, seleccionar el lectotipo y excluir nombres, así como presentar su distribución actual y estado de conservación.

**Métodos:** Se realizó una recopilación bibliográfica y revisión de material en los herbarios G, MO y NY. Los caracteres de la cabeza estilar se estudiaron a partir de las colecciones preservadas en alcohol y de las secciones anatómicas depositadas en la Universidad de Zúrich, así como observaciones en microscopía electrónica de barrido. Para la elaboración de los mapas de distribución se incluyó la información de los ejemplares de herbario y observaciones registradas en iNaturalist.

**Resultados clave:** Se presentan la revisión del género *Skytanthus*, claves de identificación de la tribu Plumerieae y de las especies de *Skytanthus*, así como las lectotipificaciones necesarias. Los miembros de *Skytanthus* se clasifican provisionalmente como preocupación menor (Least Concern) y se confirma que *S. acutus* es endémico de Chile, mientras *S. hancorniifolius* lo es para Brasil.

**Conclusiones:** La subtribu Thevetiinae es un grupo morfológicamente muy diverso, y en el caso de *Skytanthus* requiere análisis adicionales para comprender mejor su morfología y distribución.

**Palabras clave:** Brasil, Chile, *Habsburgia*, sistemática, *Thevetia*.

### Abstract:

**Background and Aims:** The genus *Skytanthus* was described over 190 years ago, and two species are recognized: *S. acutus* and *S. hancorniifolius*. Although both species share general floral similarities, they have considerable differences in their vegetative and reproductive morphology, distribution, and habitat. The objectives of this study were to present an updated review of *Skytanthus*, select the lectotype and exclude names, as well as present its current distribution and conservation status.

**Methods:** A bibliographic compilation and review of material from G, MO, and NY herbaria were carried out. Styler head characters were studied from spirit collections and anatomical sections deposited at the University of Zurich, as well as observations using scanning electron microscopy. Information from herbarium specimens and iNaturalist observations was included for the elaboration of distribution maps.

**Key results:** A review of the genus *Skytanthus* is presented, along with identification keys for the tribe Plumerieae and the species of *Skytanthus*, as well as the necessary lectotypifications. The members of *Skytanthus* are provisionally classified as Least Concern, and it is confirmed that *S. acutus* is endemic to Chile, while *S. hancorniifolius* is endemic to Brazil.

**Conclusions:** The subtribe Thevetiinae is a morphologically very diverse group and in the case of *Skytanthus*, further analysis is required to better understand its morphology and distribution.

**Key words:** Brazil, Chile, *Habsburgia*, systematics, *Thevetia*.

<sup>1</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Laboratorio de Plantas Vasculares, Apdo. postal 70-282, 04510 Cd. Mx., México.

<sup>2</sup>Autor para la correspondencia: leonardoac@ciencias.unam.mx

Recibido: 11 de junio de 2025.

Revisado: 4 de agosto de 2025.

Aceptado por Rosario Redondo-Martínez: 23 de enero de 2026.

Publicado Primero en línea: 3 de febrero de 2026.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 133(2026).

Citar como: Alvarado-Cárdenas, L. Revisión del género *Skytanthus* (Apocynaceae, grado rauvolfioides, Plumerieae). Acta Botanica Mexicana 133: e2480. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm133.2026.2480>



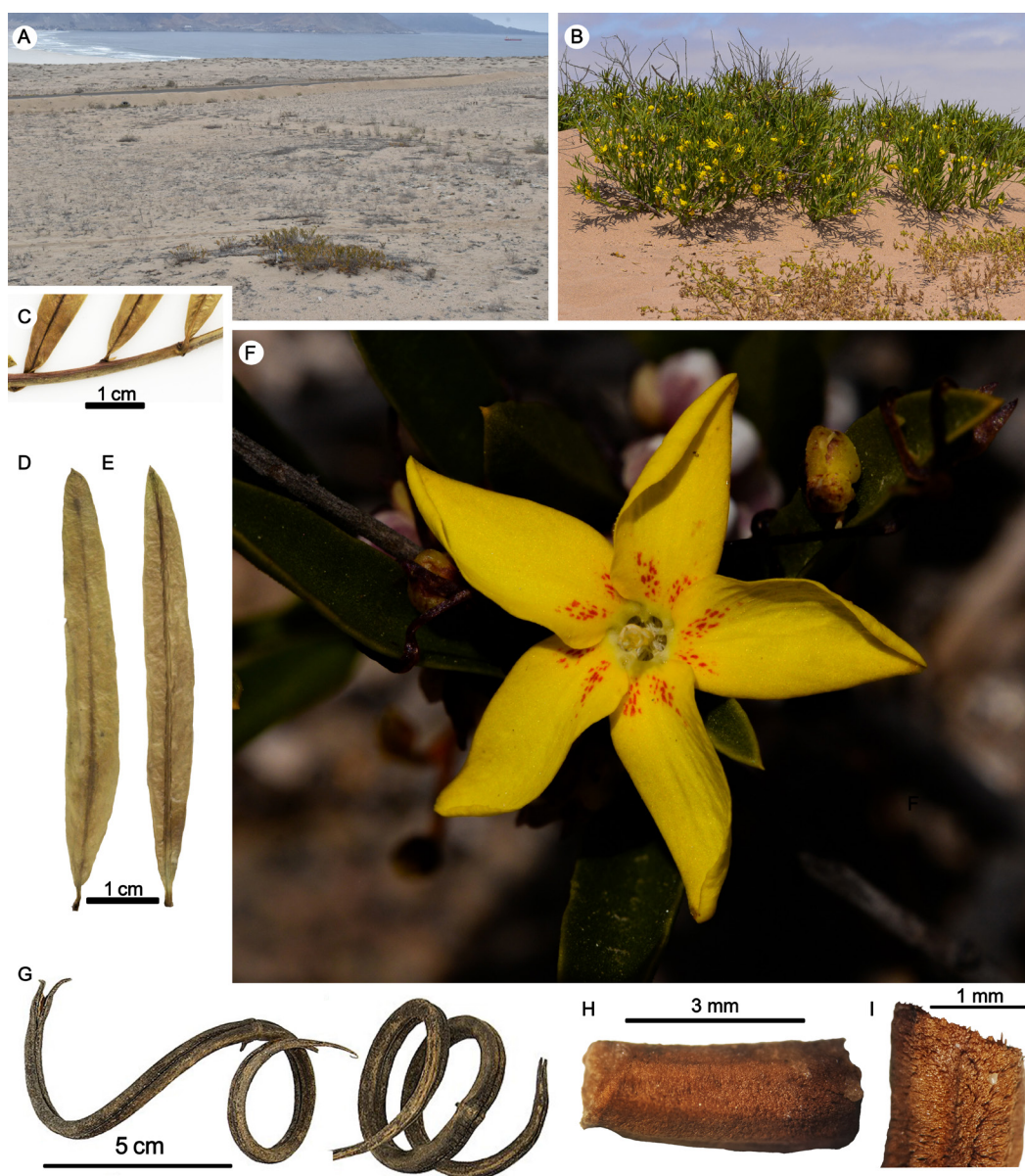
Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

## Introducción

*Skytanthus* Meyen (Plumerieae, grado Rauvolfioides, Apocynaceae) (Alvarado-Cárdenas y Ochoterena, 2007; Endress et al., 2014, 2019) es un género de plantas presentes en Brasil y Chile, con flores amarillas, anteras libres de la cabeza estigmática, con un largo apéndice apical y frutos foliculares (Pichon, 1948; Alvarado-Cárdenas y Ochoterena, 2007). El género incluye a *Skytanthus acutus* Meyen, que crece en la zona árida chilena de Atacama

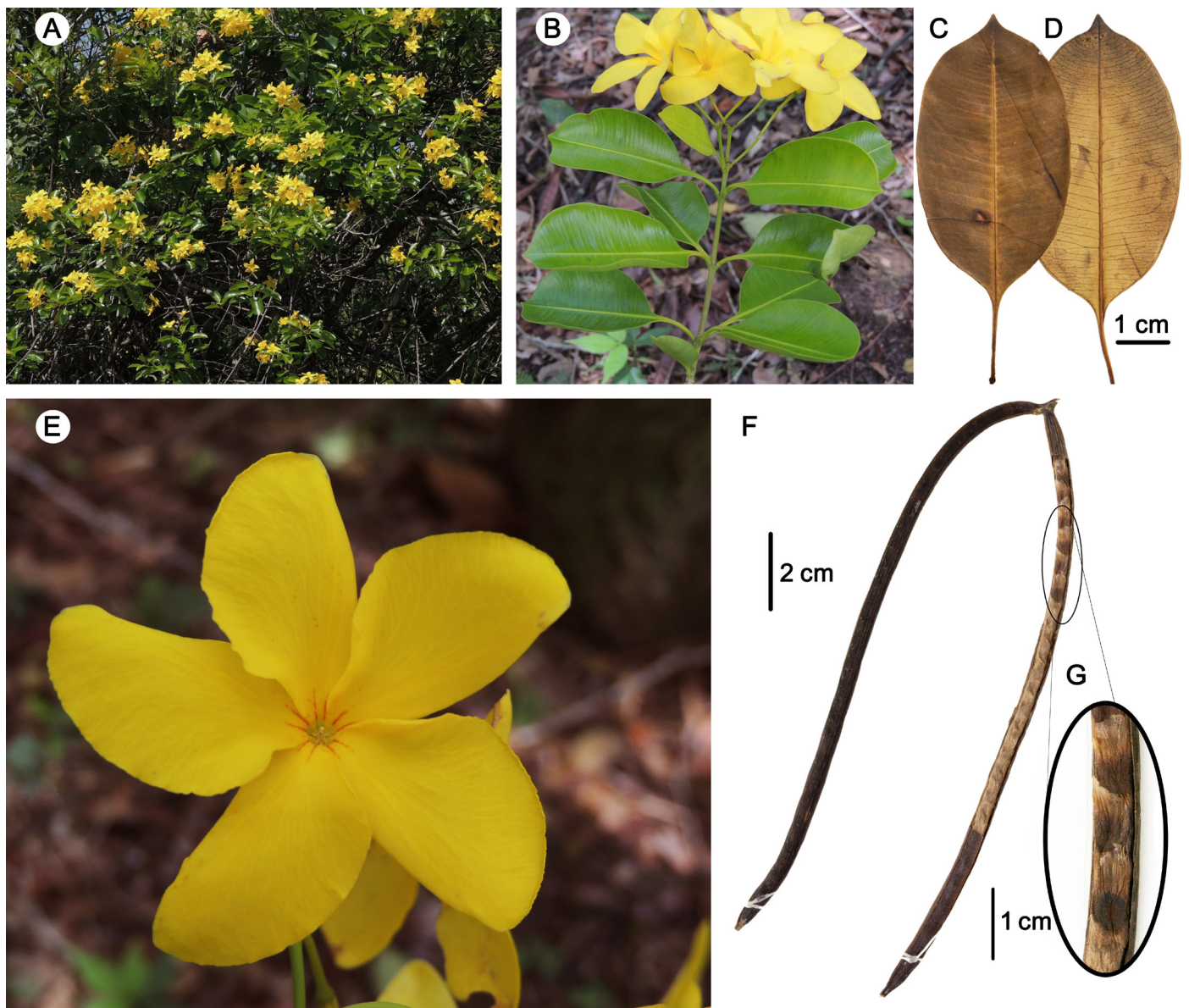
(Fig. 1A, B) y *S. hancorniifolius* (A. DC.) Miers (Fig. 2A), localizada en el trópico seco de Brasil (Endress et al., 2019). Los últimos estudios morfológicos sobre las especies de este género fueron realizados por Pichon (1948; 1949) y Morales (2013), quienes proporcionaron descripciones y dibujos de estas plantas. Ambas especies han sido tratadas dentro del mismo género y la filogenia morfológica de Alvarado-Cárdenas y Ochoterena (2007) las recuperó como un clado.



**Figura 1:** *Skytanthus acutus* Meyen. A. hábitat (iNaturalistMX, 2019); B. hábito (iNaturalistMX, 2021); C. segmento de una rama donde se puede notar que la filotaxia es alterna; D. vista del haz de la hoja; E. vista del envés de la hoja; F. flor (iNaturalistMX, 2021); G. frutos foliculares con diferentes grados de torsión (Wikicommons, 2004); H. semilla; I. detalle del ápice y de la superficie de la semilla. Créditos: A=J. Santore (<https://mexico.inaturalist.org/observations/36529396> CC BY-NC); B, F=N. Villaseca Merino (<https://mexico.inaturalist.org/observations/109446114> CC BY-NC); C, D, E, H, I=L. O. Alvarado-Cárdenas; G=R. Culos (<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=44750054> CC BY-NC).

Aunque ambas especies presentan diferencias en su morfología vegetativa y reproductiva, así como en su distribución y hábitat, comparten similitudes florales generales que permiten ubicarlas en el mismo género. Los objetivos de este trabajo fueron presentar una revisión actualizada de *Skytanthus* y seleccionar los lectotipos correspondientes, así como presentar su distribución actual y estado de conservación.

El género *Skytanthus* fue propuesto por **Meyen (1834)** con una sola especie, *S. acutus*, caracterizada por sus hojas alternas y anteras con un largo apéndice apical. **Martius (1843)** creó el género *Habsburgia* con la especie *H. comans* Mart., de Brasil, sin descripción (nomen tantum/nomen nudum), y señaló que era un arbusto (*frutex*) con propiedades medicinales. **Schauer (1843)** propuso el nombre *Scytalanthus* como variante ortográfica de *Skytanthus*.



**Figura 2:** *Skytanthus hancorniiifolius* A. DC. A. hábito (iNaturalistMX, 2013); B. rama con inflorescencia (iNaturalistMX, 2013), se puede notar que la filotaxia es verticilada; C. vista del haz de la hoja; D. vista del envés de la hoja; E. flor (iNaturalistMX, 2013); F. frutos foliulares; G. detalle de las semillas. Créditos: A, B, E=G. Shimizu (<https://mexico.inaturalist.org/observations/209326179> CC BY-NC); C, D, F, G=L. O. Alvarado-Cárdenas.

Sin embargo, De Candolle (1844) consideró *Scytalanthus* un nombre inválido y aceptó *Skytanthus* como nombre correcto, pero como género dudoso. Al mismo tiempo creó el género *Neriandra* con tres especies sudamericanas: *N. hancornifolia* (*N. hancorniaefolia*) A. DC. de Brasil, *N. angustifolia* A. DC. de Chile y *N. suberecta* (Jacq.) A. DC. (= *Pentalinon luteum* (L.) B.F. Hansen & Wunderlin) de la isla de San Vicente, San Vicente y las Granadinas. El género fue nombrado así porque las anteras se parecen al género *Nerium* L. Además, *Neriandra* fue incluida en la tribu Alstonieae junto con *Alstonia* R. Br., *Nerium* y *Strophanthus* DC., aún cuando De Candolle (1844) consideró a *Neriandra* como un taxón distinto, pero la descripción de *Neriandra angustifolia* es similar a la de *S. acutus*.

Martens y Galeotti (1844) propusieron la especie *Neriandra aurantiaca* M. Martens & Galeotti (= *Vallesia aurantiaca* (M. Martens & Galeotti) J.F. Morales), pero con una interpretación del género completamente distinta de la de De Candolle (1844). Los autores sugirieron que esta especie probablemente pertenece a otro género, lo cual fue señalado por Müller Argoviensis (1860a), quien propuso un nuevo taxón (*N. havanensis* Müll. Arg. (= *Cameraria havanensis* (Müll. Arg.) Benth. & Hook. f. ex B.D. Jacks.)); y posteriormente en la Flora Brasiliensis (Müller Argoviensis, 1860a) describió *N. martiana* Müll. Arg. y sinonimizó a *Habsburgia comans* en esta especie.

Bentham y Hooker (1876) reconocieron a *Skytanthus* como nombre aceptado en su tribu II (Plumerieae), y a los géneros *Neriandra* y *Habsburgia* como sus sinónimos. No hicieron cambios nomenclaturales, pero sugirieron que las especies *N. suberecta* y *N. havanensis* debían transferirse a los géneros *Urechites* Müll. Arg. y *Cameraria* L., respectivamente. Miers (1878) aceptó *Skytanthus* y transfirió las especies *N. hancornifolia* (*N. hancorniaefolia*), *N. havanensis* y *N. martiana* a este género. También confirmó que *N. suberecta* no pertenecía a *Skytanthus*, basándose en las características de las flores y las semillas, pero asentó esta especie y seis más en su nuevo género *Chariomma* Miers.

Pichon (1948; 1949) aceptó a *Skytanthus*, con dos especies y una variedad, por lo que subordinó a *Neriandra*

y *Habsburgia* como sus sinónimos. Pichon (1948) colocó a *Skytanthus* en la subfamilia Cerberoideae, en la tribu "Skytantheae", mencionando que era el género más "primitivo" debido a la presencia de numerosos óvulos y a que su fruto folicular difería de los demás géneros de la subfamilia. Endress y Bruyns (2000) y Endress et al. (2014; 2019) ubicaron a *Skytanthus* en la tribu Plumerieae y en el ahora grado rauvolfioides.

En la filogenia del complejo de especies *Cascabela* Raf., *Thevetia* L. y géneros relacionados, basada en morfología (Alvarado-Cárdenas y Ochoterena, 2007), los miembros de *Skytanthus* se recuperaron en un clado y se corroboró su posición dentro de Plumerieae. El análisis situó a este taxón como miembro de la subtribu Thevetiinae A. DC. (Cerberoideae sensu Pichon), y es el clado hermano de los otros géneros incluidos en la subtribu (*Anechites* Griseb., *Cameraria*, *Cascabela*, *Cerbera* L., *Cerberiopsis* Vieill. ex Pancher & Sebert, *Thevetia*). La posición de *Skytanthus* respalda la propuesta de Pichon como taxón en el nodo basal de Thevetiinae.

Los análisis filogenéticos y filogenómicos han recuperado a *S. acutus* como parte de la tribu Plumerieae y miembro de la subtribu Thevetiinae. En el análisis filogenético de Nazar et al. (2019), basado en un marcador nuclear (PHYA) y uno del cloroplasto (*trnL-F* intergenic spacer), se incluyeron *Anechites nerium* Urb., *Cascabela thevetia* (L.) Lippold (= *Thevetia peruviana* (Pers.) K. Schum.) y *S. acutus*, que se recuperaron como un clado, en el que *Anechites nerium* es el taxón hermano de *Skytanthus* y *Cascabela*. Fishbein et al. (2018) y Wang et al. (2023) utilizaron plastomas, y *S. acutus* se recuperó como especie hermana de *Cascabela thevetia* (= *Thevetia peruviana*) y *Cerbera mangas* L., además de que este clado es hermano de *Allamanda* L. y *Plumeria* L., que también fueron incluidos en el análisis.

## Materiales y Métodos

Se realizó una recopilación bibliográfica que comprende trabajos taxonómicos y estudios filogenéticos: Woodson (1938); Pichon (1948; 1949); Boiteau y Allorge (1978); Fallen (1983; 1984; 1986); Leeuwenberg (1983; 1994; 1999); Sennblad y Bremer (1996; 2002); Sennblad et al. (1998); Endress y Bruyns (2000); Potgieter y Albert (2001); Simões



y Kinoshita (2002); Morales (2013); Fishbein et al. (2018); Nazar et al. (2019); Wang et al. (2023).

Las estructuras florales y vegetativas se estudiaron a partir del material depositado en los herbarios G, MO y NY (Thiers, 2024). Los ejemplares tipo se consultaron en línea, utilizando la plataforma JSTOR (2024). Las estructuras florales observadas en un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2460N (Hitachi Ltd., Tokio, Japón) en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México fueron deshidratadas y cubiertas con oro-paladio en una cámara ionizada Emitech K550 (Emitech, Kent, Inglaterra). Las estructuras florales se muestrearon con la autorización de los respectivos curadores de los herbarios MO y NY. Los caracteres de la cabeza estilar se estudiaron a partir de las colecciones preservadas en alcohol y de secciones anatómicas florales depositadas en la Universidad de Zúrich, Suiza.

Para la elaboración de los mapas de distribución se incluyó la información de las bases de datos GBIF (2024), IBdata (2024), iNaturalist (2024) y TROPICOS (2024). Los ejemplares digitales y los consultados en herbarios (ALCB, ASE, BR, CEN, HACAM, HCF, HUEFS, HST, HTSA, HVASF, IBGE, IPA, K, MA, MAC, MBM, MO, NY, PEUFR, RB, SP, TEPB, UEC, UFP) (acrónimos de acuerdo con Thiers, 2024) están integrados en los ejemplares examinados. La base fue depurada para eliminar duplicados y registros carentes de información en las localidades, las coordenadas y el colector. Según el caso, los registros de herbario fueron georreferenciados con el programa ArcMap GIS v. 10.8 (ESRI, 2020) cuando la información de la localidad era lo suficientemente detallada. En el caso de iNaturalist-MX (2024) se consultaron todas las observaciones y solo aquellas con grado de investigación (observaciones con tres o más confirmaciones del nombre) se integraron en el mapa de distribución.

Los mapas se elaboraron con el programa ArcMap GIS v. 10.8 (ESRI, 2020). El estado de conservación de cada especie se evaluó según las normas de la IUCN (IUCN, 2012). La herramienta GeoCAT (Bachman et al., 2011) se empleó para calcular la Extensión de Ocurrencia (EOO) y el Área de Ocupación (AOO) usando una gradilla de 2 × 2 km (IUCN, 2012). La información de GeoCAT se complementó con el

conocimiento de las condiciones ambientales y problemática asociada a la distribución de cada una de las plantas.

## Hipótesis explicativas

En este trabajo se consideran los taxones (géneros y especies) como hipótesis explicativas empleadas para describir y explicar la diversidad biológica. Estos planteamientos se construyen mediante la inferencia abductiva, que requiere conocimiento previo y supuestos sobre la historia evolutiva (teorías y supuestos causales), junto con las observaciones de los organismos (Griffiths, 1996; Fitzhugh, 2005, 2009). La hipótesis de especie aquí empleada se basa en el concepto de especies de cohesión (Templeton, 1989). Los taxones se sugieren en función de su similitud fenotípica, ecológica y genética planteada en el concepto (Templeton, 1989).

## Resultados

Se presenta una clave para identificar a los géneros de la tribu Plumerieae y el tratamiento taxonómico del género *Skytanthus*.

### Clave para géneros de la tribu Plumerieae

- 1a. Árboles o arbustos ..... 2
- 1b. Trepadoras ..... 12
- 2a. Hojas principalmente alternas ..... 3
- 2b. Hojas principalmente opuestas o verticiladas ..... 11
- 3a. Arbustos; distribución restringida al desierto de Atacama, Chile ..... *Skytanthus* Meyen
- 3b. Árboles o arbolitos; distribuidos en diferentes países, pero no de forma natural en Chile ..... 4
- 4a. Corola hipocrateriforme ..... 5
- 4b. Corola infundibuliforme ..... 10
- 5a. Flores con apéndices corolinos ..... 6
- 5b. Flores sin apéndices corolinos ..... 8
- 6a. Plantas monocárpicas; frutos sámaras .....  
..... *Cerberiopsis* Vieill. ex Pancher & Sebert
- 6b. Plantas policárpicas; frutos drupas o drupáceos ..... 7
- 7a. Flores amarillas; frutos drupáceos con endocarpo partiéndose en cuatro ..... *Thevetia* L.
- 7b. Flores blancas a veces con tonos rosados, anaranjados a rojizos; frutos drupas con endocarpo no dividido .....  
..... *Cerbera* L.



- 8a. Pecíolos sin glándulas; brácteas mayores de 1 cm de largo ..... *Himatanthus* Willd. ex Roem. & Schult.
- 8b. Pecíolos con glándulas; brácteas menores de 0.5 cm de largo ..... 9
- 9a. Lóbulos del cáliz deciduos después de la antesis; ovario súpero; cabeza estilar con estigmas pilosas .....  
..... *Mortoniella* Woodson
- 9b. Lóbulos del cáliz persistentes después de la antesis; ovario semisúpero; cabeza estilar con estigmas glabras ..... *Plumeria* L.
- 10a. Frutos drupas negras a púrpuras, con un endocarpo pétreo, no dividido ..... *Cascabela* Raf.
- 10b. Frutos drupáceos rojos con un endocarpo fibroso que se divide en cuatro ..... *Thevetia* L.
- 11a. Hojas verticiladas; flores con corola infundibuliforme; ovario sincárpico; frutos capsulares ..... *Allamanda* L.
- 11b. Hojas opuestas; flores con corola hipocrateriforme; ovario apocárpico; frutos samaroides ..... *Cameraria* L.
- 12a. Flores amarillas; anteras con apéndices apicales lineares; folículos glabros; semillas aladas .....  
..... *Skytanthus* Meyen
- 12b. Flores blancas; anteras sin apéndices apicales; drupas con tricomas retrorsos; semillas desnudas .....  
..... *Anechites* Urb.

## Tratamiento taxonómico

***Skytanthus*** Meyen, Reise, 1. 376. 1834. Notes: Benth. & Hook. f. 2. 704.

≡ *Scytalanthus* Schauer in Nov. Actorum Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 19, Suppl. 1. 361. 1843.

= *Habsburgia* Mart. Syst. Mat. Med. Bras. 36. 1843, nomen nudum.

= *Neriandra* A. DC. Prodr. 8: 422. 1844.

Arbustos o trepadoras, tallos teretes a subteretes con látex blanco, coléteres intrapeciolares numerosos; hojas alternas, algunas subopuestas o opuestas, a veces verticiladas, generalmente en las ramas con inflorescencias;

inflorescencias terminales, cimosas, bracteadas y bracteoladas; cáliz pentámero, sépalos fusionados en la base, escariosos, eglandulares; corola hipocrateriforme, pentamera, con estivación sinistrorsa, con 5 apéndices internos supraestaminales, pilosos; anteras libres y no conniventes a la cabeza estigmática, con un apéndice apical linear; gineceo bicarpelar, súpero, estilo 1, cabeza estilar capitada-bilobada o cónica, estigmas divergentes o convergentes, nectarios ausentes; frutos folículos; semillas numerosas, fimbriadas o aladas.

## Clave para especies de *Skytanthus*

- 1a. Arbustos; hojas principalmente alternas, algunas subopuestas, sésiles o con pecíolos 2-3(-5) mm de largo; cabeza estilar capitada-bilobada, estigmas divergentes ..... *S. acutus* Meyen
- 1b. Trepadoras; hojas opuestas, a veces verticiladas principalmente en las ramas con inflorescencias, pecíolos (0.6)1-1.8 cm de largo; cabeza estilar cónica, estigmas convergentes ..... *S. hancorniifolius* (A. DC.) Miers

***Skytanthus acutus*** Meyen, Reise Erde 1: 376. 1834.

≡ *Scytalanthus acutus* Schauer, Nov. Act. Nat. Cur. 19 Suppl. 1: 362. 1843.

TIPO: CHILE. Sine locus, III. 1831, *F. Meyen s.n.* (primer paso de lectotipificación designado por Morales, 2013); (segundo paso de la lectotipificación aquí designado K000587759!; isolectotipo: K000587760!).

= *Neriandra angustifolia* A. DC., Prodr. 8: 422. 1844. TIPO: CHILE. Coquimbo, "provincia Coquimbo", 1843, *T. Bridges 1375* (holotipo: G-DC!; isotipos: E, K K000587761!, P).

Arbustos 0.5-1.5 m de alto, tallos puberulentos a glabros o glabrescentes; hojas sésiles o con pecíolos 2-3(-5) mm de largo, principalmente alternas, aunque algunas subopuestas, láminas (2.3-)2.8-6 × 0.4-0.9 cm, eglandulares, lineares a linear-obovadas, coriáceas, ápice obtuso-mucronulado o redondeado-mucronulado, base



atenuada, margen a veces ligeramente revoluto, glabras en ambas superficies, venas secundarias y terciarias no evidentes; inflorescencias con 5(12) flores, glabras a densamente puberulentas; pedúnculos 1-18 mm de largo; pedicelos 4-12 mm de largo; brácteas 3.5 mm de largo, escariosas; bractéolas a veces presentes, hasta 1.5 mm de largo; sépalos 2.1-3.7 × 1-1.2 mm, ovados a angostamente ovados, ápice acuminado, reflexo; corolas amarillas, tubo 5.5-8.5 × 1.5-3.1 mm, lóbulos 9-12 × 4-4.6 mm, ovado-lanceolados, con estivación sinistrorsa; anteras 2.5 mm de largo, apéndices apicales 6.5-7 mm de largo; ovarios ca. 1.5 mm de largo, estilos 1.5-2.1 mm de largo, cabezas estilares 1.1-1.5 mm de largo, capitadas-bilobadas, estigmas divergentes, con células oblongas a anchamente ovadas; folículos 30 × 0.9 cm, pericarpo grueso, divergentes, pero al secar enrollándose sobre sí mismos, lisos, glabros, fuertemente leñosos; semillas 8-10 mm de largo, rectangulares, testa rojiza cubierta de mucílago (Cuadro 1; Figs. 1A-I, 3A,B).

Distribución y hábitat: *Skytanthus acutus* es endémica de Chile, habita en las regiones Antofagasta (II), Atacama (III) y Coquimbo (IV), creciendo en zonas áridas, desérticas y arenosas del litoral y del interior, entre los 0 y 800 m s.n.m. (Fig. 4).

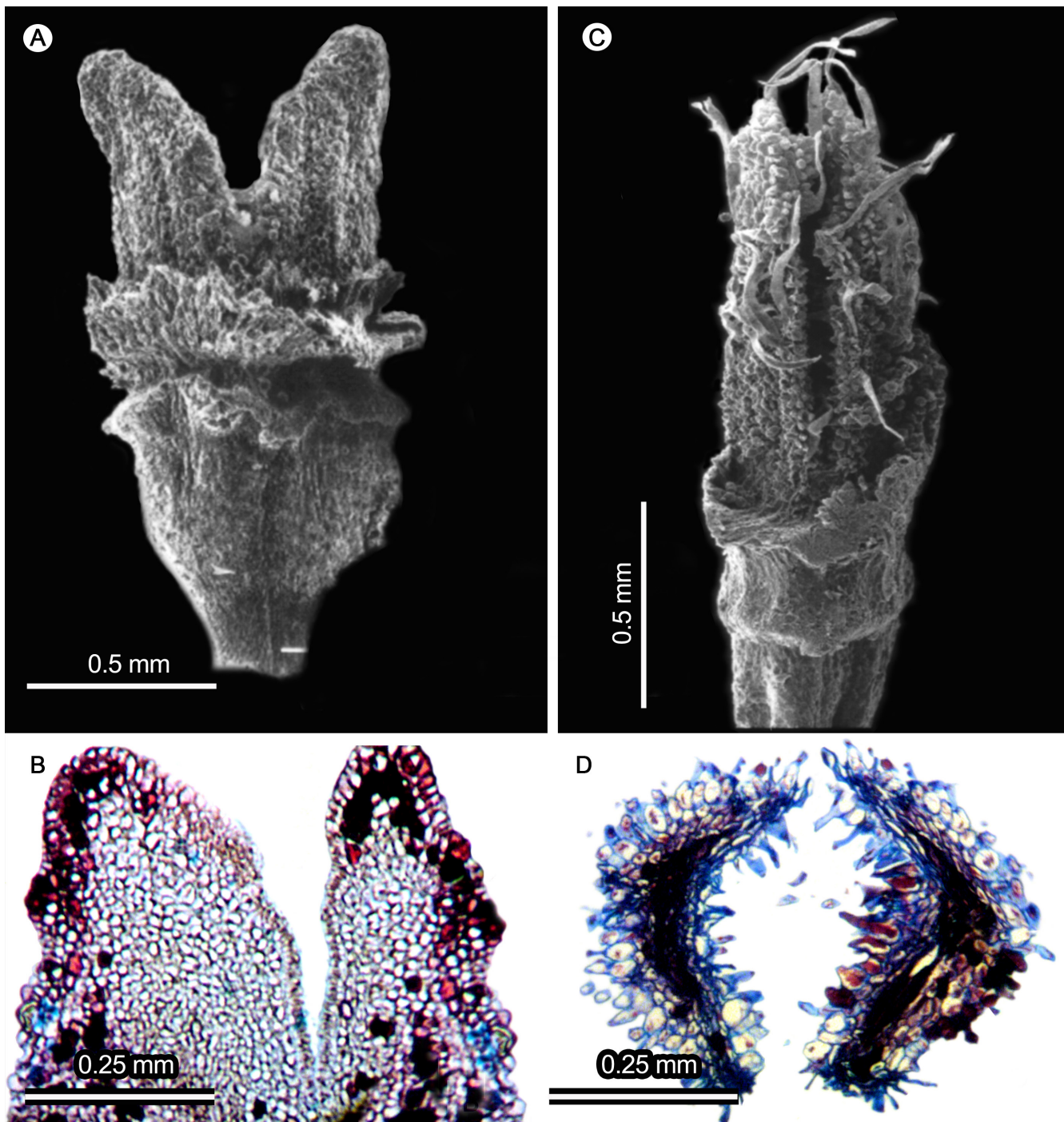
Fenología: floración de septiembre a febrero y fructificación de diciembre a febrero. No se han registrado potenciales polinizadores de esta especie. En las observaciones de iNaturalistMX (2015) se observaron orugas de la polilla colibrí *Hyles annei* Guérin-Ménéville 1839 (Lepidoptera, Sphingidae) consumiendo hojas, así como individuos de *Cuscuta* L. (Convolvulaceae) que las parasitaban.

Estado preliminar de conservación: los análisis para evaluar la categoría de riesgo de esta especie han indicado que *Skytanthus acutus* se encuentra en Peligro para la Región IV Coquimbo (Arancio et al., 2001), mientras que Squeo et al. (2008) sugieren que la especie está fuera de

**Cuadro 1:** Diferencias morfológicas entre las especies de *Skytanthus* Meyen.

Caracteres	<i>Skytanthus acutus</i> Meyen	<i>Skytanthus hancorniifolius</i> (A. DC.) Miers
Hábito	Arbusto	Trepadora
Filotaxia	Alterna, a veces subopuestas	Opuesta, rara vez verticilada
Venación	Inconspicua	Conspicua
Inflorescencia	Cimas compactas	Panículas
Forma de las flores	Hipocrateriforme	Hipocrateriforme
Forma de los lóbulos de la corola	Ovado-lanceolados	Espatulados
Color de las flores	Amarillas con 5(10) franjas rojas en la base de los lóbulos	Amarillas con 10 franjas rojas en la base de los lóbulos
Apéndices corolinos	Presentes	Presentes
Apéndices estaminales	Presentes	Presentes
Forma y disposición de las estigmas	Deltoides y divergentes	Cónicas y convergentes
Forma de las células de las estigmas	Más o menos oblongas a ovadas	Cónicas y algunas de ellas se torna filamentosas
Tamaño de las estigmas	Del mismo tamaño que la zona secretora inferior	Del doble de tamaño que la zona secretora inferior
Tipo de fruto	Folículo de pericarpo grueso y fuertemente lignificado	Folículo de pericarpo delgado y lignificado
Forma de las semillas	Rectangulares	Elípticas aplanadas
Ornamentación de las semillas	Ciliadas a fimbriadas y cubiertas de una capa mucilaginosas	Reticuladas y con un ala papilosa en ambos lados





**Figura 3:** Vista de la morfología de la cabeza estilar de las especies de *Skytanthus* Meyen. A. cabeza estilar de *S. acutus* Meyen, con microscopía electrónica de barrido; B. corte anatómico longitudinal de *S. acutus* donde se puede observar la forma de las células de las estigmas; C. cabeza estilar de *S. hancornifolius* Miers, con microscopía electrónica de barrido; D. corte anatómico transversal de *S. hancornifolius* donde se puede observar la forma de las células de las estigmas. Créditos: A-D=L. O. Alvarado-Cárdenas.

peligro en el país. En el presente trabajo se realizó una reevaluación del estado de conservación, considerando información de bases de datos y colecciones biológicas. Al integrar la información de su distribución, se obtuvo

un AOO de 568 km<sup>2</sup> (categoría sugerida VU) y el EOO de 74.027,019 km<sup>2</sup> (categoría sugerida LC).

*Skytanthus acutus* es una especie restringida al desierto de Atacama, en Chile, sus poblaciones son

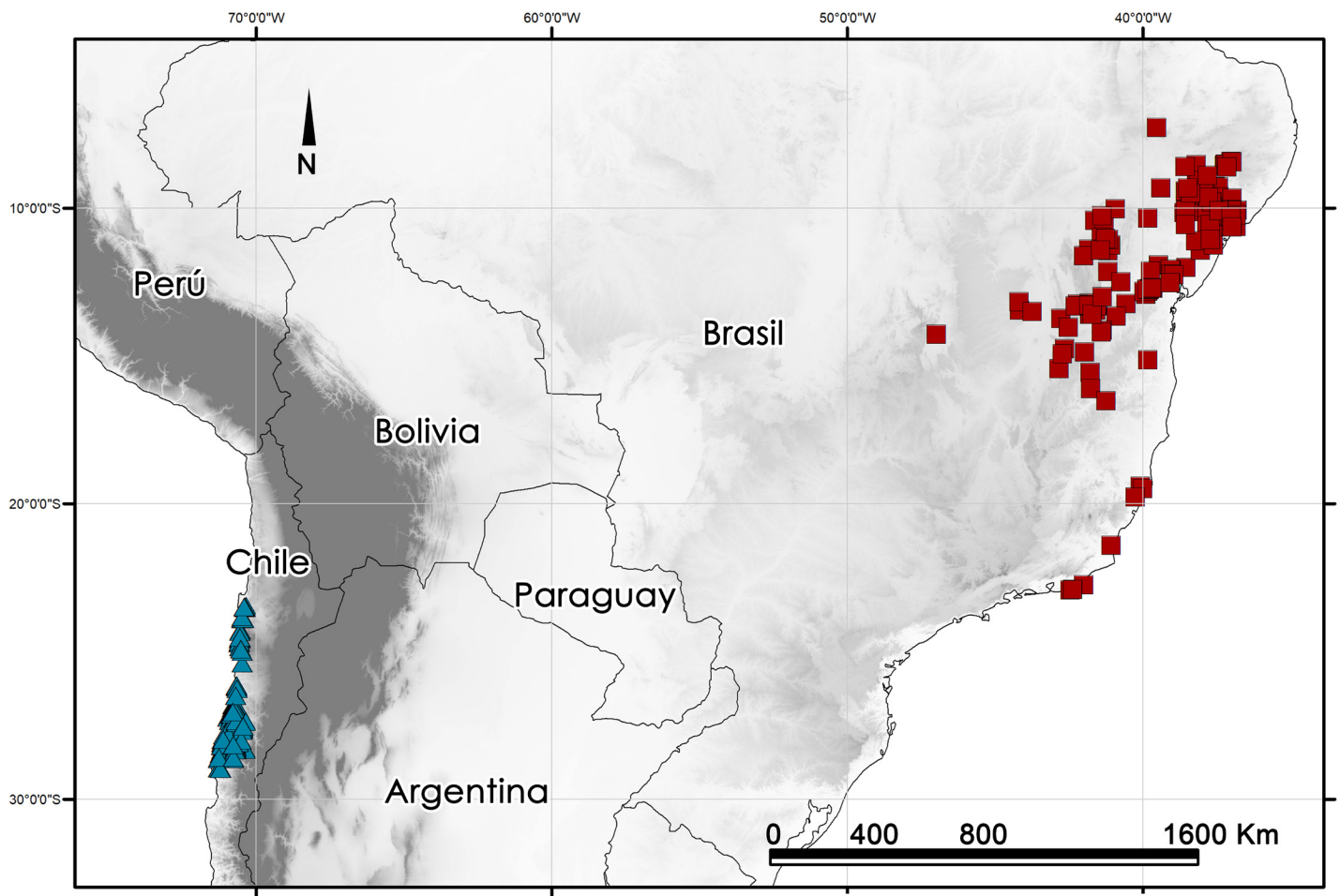


Figura 4: Mapa de distribución de *Skytanthus* Meyen. *Skytanthus acutus* Meyen (triángulos azules); *S. hancornifolius* A. DC. (cuadros rojos).

numerosas, aunque en algunas localidades los individuos están dispersos. A pesar de que es una planta bien conocida y documentada, está sujeta a diferentes impactos negativos para su supervivencia en el futuro; por ejemplo, el cambio de los patrones de precipitación que genera aislamiento en las poblaciones y pérdida de diversidad (Stotz et al., 2021), el impacto de la minería (Campos-Ortega y Jorquera-Jaramillo, 2008) y los vertederos ilegales de ropa usada (Soto et al., 2022). En suma, estas crecientes amenazas denotan una pérdida de la calidad de su hábitat y, en consecuencia, una reducción del área de ocupación de sus poblaciones. Aun con las amenazas potenciales a largo plazo, la extensión y abundancia actuales de las poblaciones, se propone que se ubique provisionalmente en la categoría de preocupación menor (LC).

Nombres comunes: cachos de cabra, cuerno de cabra, cuernecillo, monte de burro.

Ejemplares examinados: CHILE. Región de Atacama, provincia Chañaral, carretera Panamericana, entre Chañaral y Caldera, km 19, frente a Punta Los Médanos, 26°28'59.88"S, 70°40'59.88"W, 09.II.1988, C. Marticorena 9911 (MA); camino costero Chañaral a Pan de Azúcar, Primer km, 26°15'S, 070°38'W, 31.X.1991, M. Muñoz et al. 2790 (MO). Provincia Copiapó, Caldera, Atacama, 5 m, 19.II.1939, A. Beetle 26128 (MO); valley floor, full sun, 5 m, 22.II.1939, A. Beetle 26154 (MO); Bahía Inglesa (S Caldera), 27°6'0"S, 70°49'60"W, 21.XI.1997, F. Billiet s.n. (BR); entre Vallenar y Copiapó, 39 km de Copiapó, 27°40'0.12"S, 70°28'0.12"W, 2.II.1963, M. Ricardi 672 (MA); between Vallenar and Copiapó, ca. 5 km W of Totoral on road to coast,



dry slopes, 27°50'S, 70°55'W, 8.X.1991, C. M. Taylor et al. 10795 (MO). Provincia Huasco, N du Chili, 3rd Region, 31 km N of Vallenar, 570 m, 28°15'S, 070°42'W, 7.II.1989, J. Aronson 7724 (MO); Panam., 93 km avant Copiapo, Steppe semi-désertique, 28°05'S, 70°35'W, 24.X.1991, F. Billiet y B. Jadin 5343 (BR, MO); 13 km south of Los Sapos intersection, 60 km N of Vallemar, 94 km S of Copiapo, 28°00'S, 70°30'W, 23.X.1990, O. F. Clarke 801 (MO); quebrada El Caspiche, road to El Bronce, 28°34'55"S, 71°15'21"W, 177 m, 06.XII.2004, Darwin Chilean Initiative 1884 (E); llano de La Juala, ca. 27 km N of Valle r, 28°19'48"S, 70°42'W, 02.XII.1987, M. O. Dillon 5033 (F, MO); in province Atacama in Carrizal Bajo, 11.X.1982, O. Zöllner 11373 (MO).

Comentarios taxonómicos: *Skytanthus acutus* puede diferenciarse de los demás miembros de la tribu Plumerieae por sus folículos leñosos que se enroscan en espiral al secarse (vs. carnosos en *Cascabela*, *Cerbera* y *Thevetia*; cápsulas en *Allamanda*; sámaras en *Cameraria* y *Cerberiopsis*; folículos rectos en los demás géneros). Adicionalmente, otros caracteres que ayudan a reconocerla son sus hojas coriáceas, con venas secundarias y terciarias inconspicuas, las flores amarillas con tonos rojos en la garganta y su hábitat restringido a zonas desérticas.

En la revisión del género *Skytanthus* para Chile, Morales (2013) designó como lectotipo un ejemplar del herbario de Kew (K). Sin embargo, la lámina está integrada por tres fragmentos que tienen asignados distintos números de catálogo del herbario. Aquí se selecciona el fragmento de la izquierda (K000587759) como el lectotipo (de segundo paso; Art. 9.17 del ICN, Turland et al., 2025), en el que se observan las estructuras vegetativas y florales en buen estado.

***Skytanthus hancorniifolius*** (A. DC.) Miers, Apocyn. S. Amer. 109. 1878. Fig. 2.

TIPO: BRASIL. Prov. Bahiensis, in montibus jalatinae, J. S. Blanchet 3644 (lectotipo: K000587755! aquí designado; isolectotipo: MO-100327!).

≡ *Neriandra hancorniifolia* A. DC., Prodr. 8: 422. 1844.

= *Neriandra martiana* Müll. Arg. Mart. Fl. Bras. 6(1): 62. 1860.

≡ *Skytanthus martianus* (Müll. Arg.) Miers, Apocyn. S. Am. 110. 1878. TIPO: BRASIL. Prov. Bahiensis, Rio St. Francisco, C. F. P. von Martius s.n. (lectotipo: M0198691! aquí designado; isolectotipo: M0198690!, M0198693!).

= *Hancornia fluminensis* Glaz., Bull. Soc. Bot. France 57, Mem. 3e: 448. 1910., nom. inval. (Art. 34, Turland et al., 2025).

Trepadoras leñosas, tallos puberulentos a glabros o glabrescentes; hojas con pecíolos (0.6)1-1.8 cm de largo, opuestas, a veces verticiladas, láminas (3)4.5-6 × 1.9-2.8 cm, eglandulares, obovadas a elípticas u oblongo-elípticas, membranáceas, ápice redondeado-mucronulado, base aguda, margen patente a revoluto, glabras en ambas superficies, venas secundarias oblicuas y subparalelas, venas terciarias no evidentes; inflorescencias con 10 a 15 flores, glabras; pedúnculos 13-18 mm de largo; pedicelos 6-13.5 mm de largo; brácteas 1.2-1.4 mm de largo, ovado-lanceoladas, escariosas; bractéolas 0.9-1.2 mm de largo, ovado-lanceoladas, escariosas; sépalos 1.4-1.7 × 0.7-1 mm, ovoides a lanceolados, ápices acuminados, erectos; corolas hipocrateriformes amarillas, tubo (5.6)6-7.5 × 1.5-1.9 mm, lóbulos 9-12 × 4.8-5.6 mm, espatulados, con estivación sinistrorsa; anteras 2-2.5 mm de largo, apéndices apicales 6.5-7 mm de largo; ovarios ca. 1.5 mm de largo, estilos ca. 1 mm de largo, cabezas estilares 1.3-1.5 mm de largo, cónicas, estigmas convergentes, con células cónicas y pilosas ovadas; folículos 28-32 × 0.9-1 cm, pericarpo delgado, rectos a falcados, lisos, glabros, leñosos; semillas 1-1.5 × 0.5-0.7 cm, oblongas, alas en ambos extremos, 0.4-0.5 × 0.5-0.6 cm, pardas, sin mucílago (Cuadro 1; Figs. 2A-G; 3C,D).

Distribución y hábitat: *Skytanthus hancorniifolius* es endémica de Brasil (Fig. 4), se distribuye en los estados de Alagoas, Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Pernambuco, Río de Janeiro y Sergipe; crece en zonas secas de Caatinga y la Mata Atlántica, entre los 260-650 m s.n.m.



Fenología: floración de octubre a abril y fructificación de diciembre a febrero.

Estado preliminar de conservación: *Skytanthus hancorniifolius* se restringe a la parte este de Brasil. Tiene un EOO de 1.023.866,023 km<sup>2</sup> (categoría sugerida LC) y un AOO de 712.000 km<sup>2</sup> (categoría sugerida VU). Existen numerosas colecciones de esta especie, por lo que se conocen varias poblaciones naturales. Sin embargo, existen presiones antropogénicas que podrían afectar a largo plazo su distribución. Se ha documentado que las zonas de la Caatinga que aún conservan vegetación de bosques secos tropicales están en riesgo por el cambio de uso de suelo agrícola, habitacional y de pastoreo, la fragmentación y los incendios, así como por el cambio climático (Silva et al., 2017; Teixeira et al., 2021; Niemeyer y Vale, 2022). Dada la amplia extensión de *Skytanthus hancorniifolius* y las numerosas poblaciones conocidas, provisionalmente se sugiere ubicarla en la categoría de preocupación menor (LC).

Nombres comunes: no se conocen.

Ejemplares examinados: BRASIL. Estado de Alagoas, municipio Água Branca, RVS do Crauna e do Padre, Pedra Montada, 9°18'44"S, 37°53'38"W, 19.10.2013, M. C. S. Mota 12248 (MAC). Municipio Aquidabã, Mangabeiras, 10°15'55.69"S, 37°6'39.58"W, 22.I.2010, F. Chagas 7008 (MAC); loc. cit., 22.I.2010, F. Chagas 7029 (MAC). Municipio Belo Monte, serra do Urubu, 9°53'27.92"S, 37°7'41.47"W, 12.XII.2014, J. W. Alves 1510 (MAC); Mata da Serra do Urubu, 9°53'27.92"S, 37°7'41"W, 11.XII.2015, J. W. Alves 1519 (MAC); Serra do Urubu, 9°53'27"92"S, 37°7'41.46"W, 12.XII.2014, R. P. Lyra 13974 (MAC). Municipio Capela, serra das Mãos, 10°37'11.72"S, 37°2'54.14"W, 22.III.1983, G. L. Esteves 1713 (MAC); Fazenda Santa Bárbara, 10°29'29.17"S, 36°59'36.47"W, 12.II.2002, R. P. Lyra 6083 (MAC). Municipio Chorrocó, sitio de serra, Serra do Simão, 9°19'60"S, 39°23'20"W, 8.IV.2015, A. P. Fontana 2557 (HTSA). Municipio Jaramatia, Serra das Mãos, próximo á Vila Campreste e ao riacho ribeira, 9°40'41.9"S, 36°59'3.99"W, 15.XI.2000, R. P. Lyra 5111 (HST, HUEFS,

MAC, TEPB). Municipio Jeremoabo, s.l., 9°52'13.6"S, 38°31'26.93"W, 22.X.2016, M. Figueira 508 (MAC); margens do Rio Traipu, 10°7'46.56"S, 38°27'37.17"W, 21.II.2009, R. P. Lyra 11763 (MAC); Margem do Rio Traipu, 10°7'46.44"S, 38°27'37.16"W, 22.II.2009, R. P. Lyra 11920 (MAC). Municipio Maravilla, serra da Caiçara, Pedra do avião, 9°17'6.67"S, 37°33'23.33"W, 27.I.2018, A. P. N. Prata 3953 (MAC); serra da Caiçara, 9°17'6.67"S, 37°33'23.33"W, 27.I.2018, A. P. N. Prata 3954 (HACAM, MAC); APA da Caiçara, fazenda do Dr. Adeval, 9°14'20.6"S, 37°19'41.84"W, 23.II.2018, A. P. N. Prata 3969 (MAC). Municipio Nossa Senhora de Lourdes, Serra do Brejo, 10°3'48.39"S, 36°59'48.53"W, 23.III.1983, M. N. Rodrigues 544 (MAC). Municipio Olho d'Água Grande, vegetação arbustiva arbórea em encosta de morro, 10°4'51"S, 36°49'3.11"W, 21.V.1994, C. S. S. Barros 195 (MAC). Municipio Pariconha, sítio de Serra, serra do Simão, 9°12'20.9"S, 38°0'50"W, 08.IV.2015, A. P. Fontana 9289 (HUEFS, RB). Municipio Paulo Afonso, afloramentos quartzíticos base da Serra do Parafuso, 9°30'0"S, 38°13'20"W, 08.XI.2016, A. P. Fontana 4176 (HTSA); serra do Parafuso, 9°33'19.9"S, 38°13'19.9"W, 10.XI.2016, A. P. Fontana 4234 (HTSA). Municipio Popriá, Brejo, AL-101, a 15 km de Arapiraca, 10°14'5.57"S, 36°50'27.78"W, 26.XI.1982, M. N. Rodrigues 422 (MAC). Municipio São Brás, serra da Itapaiu, 10°4'57.16"S, 36°49'31.72"W, 13.XI.2010, F. Chagas 9420 (MAC). Municipio São José da Tapera, serra do Gugi, 9°37'39.56"S, 37°25'14.33"W, 31.I.2010, F. Chagas 7488 (MAC). Municipio Taipu, serra da Mão, 9°58'16.4"S, 37°1'32.19"W, 18.XI.2010, A. Costa 456 (MAC). Bahia, municipio Rio de Contas, ca 10 km de Rio de Contas na estrada para Jussiape, Margem da Estrada, 13°36'S, 41°48'W, 10.III.2003, A. M. Giulietti 2564 (MO). Ceará, municipio Aracruz, Beira rio doce, 19°46'38"S, 40°15'2", 12.XI.2009, G. S. Siqueira 502 (CVRD). Municipio Estrada do Cajueiro, sítio Minguiriba, 7°17'20.6"S, 39°32'23.5"W, 23.10.2007, A. L. Jorge 31 (HCDAL, UEC). Espírito Santo, municipio de Linhares, arredores de Linhares, 20.II.1965, A. P. Duarte 8821 (MO); s.l., 19°25'31"S, 40°4'42.999"W, 04.III.2019, A. Pujals s.n. (MBM); Flona Goytacazes, 23.XI.2015, M. C. Vergneet al. 91 (MO). Goiás, municipio Flores de Goiás, fazenda Capim Puba (parte da antiga Faz), 14°16'42.9"S,



46°59'21.8"W, 14.X.2004, R. C. Mendonça 5820 (HCF, HUEFS, IBGE, UEC). Minas Gerais, municipio Espinosa, Estrada Espinosa-Montezuma, 11 km de Espinosa, 14°56'23"S, 42°43'11"W, 06.XI.2002, A. O. Araújo 42 (ASE, CEN, MAC, RB, UEC). Municipio Jequitinhonha, Itaobim, BR-367, km 186, Mumbuca, estrada vicil para plantação de Eucaliptos, 16°31'55.9"S, 41°14'51"W, 20.X.2014, H. C. de Lima 7852 (HUEFS, K, UEC). Municipio Mato Verde, serra de Viamão, 15°26'17"S, 42°49'36.998"W, 07.XI.2018, M. L. Brotto 2900 (MBM). Municipio Medina, Estrada staobim para Joaíma, Caatinga ao lado do Río Jequitinhonha, 14.XI.1959, G. M. Magalhães 15664 (MO); Itaobim, Caatinga, XII.1961, G. M. Magalhães 18312 (MO). Municipio Santa Cruz de Salinas, sítio 6. Ponto 6, 16°6'49"S, 41°45'41"W, 04.XII.2016, A. Cássio Sevilha 6187 (CEN, HUEFS, MAC). Municipio São João do Paraíso, sítio 8, 15°34'13.998"S, 41°47'15.997"W, 06.XII.2016, A. Cássio 6250 (CEN, HUEFS, MAC). Pernambuco, municipio Arcoverde, serra das Torres, Ramal do Agreste, 8°25'40"S, 37°0'52"W, 27.08.2019, M. R. L. Constantino 605 (HUEFS, MAC); serra das Varas, Mata da Jacu - estrada que ladeia a mata, 8°26'34.199"S, 36°59'18.7"W, 22.II.2006, R. Pereira 2507 (IPA). Municipio Buíque, Brejo de São José (Pingadeira), 8°32'12"S, 37°13'51.999"W, 19.XII.2013, M. E. Alencar 2437 (HUEFS). Municipio Catimbau, parque cio do Catimbau, Pedra do Cachorro, 8°34'18"S, 37°14'30.998"W, 31.V.2012, G. C. Delgado 351 (UFP); parque cio do Catimbau, Trilha da Caver, 813 m, 8°35'43.001"S, 37°14'8.001"W, 05.XII.2012, G. C. Delgado 552 (UFP); sítio Pititi; sopé da Serra Branca, 8°37'24"S, 37°9'21"W, 05.XII.1996, L. Figueiredo 265 (PEUFR); sítio Pititi, 8°37'30"S, 37°9'15"W, 12.IV.1996, A. P. S. Gomes 328 (PEUFR, UEC); parque ciol do Catimbau, Vale do Catimbau, próximo a Serra do Cachorro Pititi, 8°35'22.999"S, 37°13'59.998"W, 26.I.2012, C. R. S. Oliveira 190 (HVASF); parque ciol do Catimbau, Brejo São José, 8°32'3"S, 37°12'5"W, 27.I.2011, M. Oliveira 5455 (HVASF); parque ciol do Catimbau, Trilha da Caver, 8°35'43.001"S, 37°14'8.001"W, 24.V.2013, J. A. Siqueira 2905 (HVASF). Municipio Floresta, parque cio do Catimbau, Brejo de São João, 8°32'40.999"S, 38°11'25"W, 15.I.2013, G. C. Delgado 587 (UFP); Reserva Biológica de Serra Negra, 8°35'60"S, 38°34'14.879"W, 10.XII.1995, M. Oliveira 135 (NY, UEC).

Municipio Inajá, Reserva Biológica de Serra Negra, 8°54'7"S, 37°49'26"W, 27.VIII.1994, M. J. N. Rodal 352 (NY). Municipio Tacaratu, Tacaratuzinho, beira da estrada, 9°4'59.002"S, 38°7'26"W, 23.XI.2009, A. P. Fontana 6236 (HVASF); fazenda Xingó, perto de Xingozinho, 3 km da divisa com a Bahia, 9°1'48"S, 38°1'3"W, 25.IV.2001, R. M. Harley 54306 (ALCB, HUEFS, RB, UESC); Saco do Romão, caminho para tribo indígena Pankararus, 9°6'56.999"S, 38°10'50.001"W, 20.I.2010, M. Oliveira 4606 (HVASF). Rio de Janeiro, municipio de Armacao de Buzios, restinga arborea da praia Gorda, 15.XII.1999, Fernandes 367 (MO); João Fernandes, Reserva, Canto direito da pista sentido João Fernandes, Floresta, 260 m, 17.XI.2013, M. Furtado 60 (MO); parque Estadual da Costa do Sol, área de Proteção Ambiental-APA do Pau-Brasil, Trilha das Caravelas, 22°48'29"S, 41°57'5"W, 09.XII.2017, M. Verdi 7550 (HUEFS). Municipio Cabo Frio, Reserva Tauá, limite entre os municipios de Armação dos Búzios e Cabo Frio, 22°45'14"S, 41°59'48.998"W, 31.X.2017, L. J. S. Pinto 1948 (RB). Municipio São Francisco de Itabapoana, Boa Esperança do Sul (Coréia), Mata do Carvão, futura Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba, 21°24'56.002"S, 41°4'37.999"W, 14.XII.2004, J. M. A. Braga 7741 (RB). Municipio São Pedro da Aldeia, Ilha dos Macacos, vegetação ao norte do Assentamento Ademar Moreira (Inkra) e ao sul do médio rio U (margem direita), bairro São Mateus, 22°43'9"S, 42°7'20"W, 23.XI.2019, F. M. Bastos F4 (RB). Municipio Saquarema, parque Estadual da Costa do Sol; rodovia para Cabo Frio e Arraial do Cabo; em reserva de restinga a 60 m do mar, 22°54'23.198"S, 42°22'48.399"W, 18.XII.2015, N. G. Bordon 29 (UEC); fora do Parque Estadual da Costa do Sol no lado oposto mais próximo da praia em área mais alterada; rodovia para Cabo Frio e Arraial do Cabo; em reserva de restinga a 60m do mar, 22°54'21.701"S, 42°22'48.799"W, 18.XII.2015, N. G. Bordon 30 (UEC); Parque Estadual Costa do Sol, Núcleo Massambaba, Restinga de Jacarepiá, 22°55'35"S, 42°27'33"W, 06.II.2019, M. Gomes 1162 (HUEFS, MBM, RB); Beira de estrada, 22°54'24.998"S, 42°22'50.001"W, XII.2013, J. F. Morales 944 (HRCB). Sergipe, municipio Arauá, Margem da BR - 101, 11°15'45"S, 37°37'10"W, 31.III.1982, E. M. Carneiro 341 (ASE). Municipio Canindé de São Francisco, Lami



d'água, 170 m, 9°32'21"S, 37°57'27"W, 27.X.2000, D. M. Coelho 494 (IPA, PEUFR, SP); Poço Verde, 9°38'57.998"S, 37°47'32.999"W, 19.XI.1999, R. A. Silva 1289 (PEUFR). Municipio Carmópolis, Mata de Sta. Bárbara Mata, 10°39'51"S, 36°58'0"W, 13 m, 10.IV.1975, A. C. C. Barreto 329 (ASE, HVASF). Municipio Itapicuru, Fazenda de Dr. Belmiro, 11°7'27.998"S, 38°12'47.001"W, 06.II.2014, M. C. V. Farias 790 (ASE). Municipio Jeremoabo, fazenda Poço Verde, 10°9'36.94"S, 38°36'7.53"W, 14.I.2005, D. M. Coelho 634 (MAC); canindé do São Francisco, Fazenda Baixa Verde, 10°4'59.999"S, 38°33'33.31"W, 09.XI.1999, D. M. Coelho 883 (MAC). Municipio Lagarto, assentamento Che Guevara, Mata do Dr. João, 10°52'46.7"S, 37°38'43"W, 17.I.2013, R. M. Déda 217 (ASE); Mata do Doutor João, 10°55'2"S, 37°38'60"W, 18.IV.2013, G. S. Freire 72 (ASE); Faz. Tapera do Nico, 10°55'5.002"S, 37°38'59.999"W, 19.III.1982, G. Viana 383 (ASE). Municipio Pinhão, s.l., 10°34'1.999"S, 37°43'22"W, 14.IV.1982, G. Viana 401 (ASE). Municipio Pirambu, Mata Sambaiba, Mata ao longo de pequeno curso de água, solo mais estruturado e úmido, 10°37'39"S, 36°50'38"W, 18.II.2011, M. A. Farinaccio 813 (ASE). Municipio Poço Redondo, serra da Guia, 9°58'45.998"S, 37°51'49.6"W, 04.III.2013, R. M. Déda 229 (ASE); serra da Guia, 9°48'19"S, 37°41'3"W, 19.XII.2009, W. J. Machado 99 (ASE); serra da Guia, 9°48'19"S, 37°41'3"W, 08.II.2010, W. J. Machado 183 (ASE); serra da Guia, 9°48'19.001"S, 37°41'3.001"W, 03.III.2010, W. J. Machado 236 (ASE). Municipio Riachão do Municipio Dantas, fazenda de Zezé Rocha, 11°2'49.6"S, 37°41'38.6"W, 11.IV.2013, M. C. V. Farias 364 (ASE); faz. Salobre, 11°4'8"S, 37°43'28.999"W, 04.XII.1981, G. Viana 279 (ASE).

Comentarios taxonómicos: cuando De Candolle (1844) propuso *Neriandra hancorniifolia*, citó los especímenes de J. S. Blanchet 3385 y 3644. Sin embargo, en ningún trabajo se ha señalado alguno de ellos como lectotipo, por lo que se mantuvo en su categoría de sintipos. Aquí se propone que el ejemplar J. S. Blanchet 3644 sea el lectotipo de *N. hancorniifolia*, ya que es un espécimen de la colección original revisada por De Candolle (1844) y presenta la mayoría de sus estructuras vegetativas y reproductivas.

En la propuesta de *Neriandra martiana*, Müller Argoviensis (1860b) no designó un holotipo y citó tres especímenes asociados a la descripción que corresponden a los sintipos: *Martius s.n.*, *Pohl s.n.* y *Saint-Hilarie s.n.* En la revisión del material, se seleccionó como lectotipo la colecta de *Martius s.n.* depositada en el herbario de Múnich (M0198691), Alemania, porque es el espécimen con las estructuras vegetativas y reproductivas en mejor estado.

### Taxones excluidos

Se presenta una lista de los nombres asociados a *Neriandra* y *Skytanthus* que actualmente se asignan como sinónimos de otros taxones (ver historia taxonómica).

***Vallesia aurantiaca*** (M. Martens & Galeotti) J.F. Morales Novon 8(3): 263. 1998.

≡ *Neriandra aurantiaca* M. Martens & Galeotti, Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 11(6): 356. 1844. TIPO: MÉXICO. Veracruz, au bord des rivières qui coulent dans le fond des ravins, près de Santiago de Huatusco, surtout au Rio Xamapa, vers 3500-4000 pieds, IV.1841, H. Galeotti 1591 (holotipo: BR).

***Cameraria latifolia*** L., Sp. Pl.: 210. 1753.

TIPO: Herb. Clifford: 76, *Cameraria* No. 1 (lectotipo: BM000558143! designado por Leeuwenberg (1993)).

= *Neriandra havanensis* Müll. Arg., Linnaea 30: 401-402. 1860. *Skytanthus havanensis* (Müll. Arg.) Miers, Apocyn. S. Am. 110; *Cameraria havanensis* (Müll. Arg.) Benth. & Hook.f. ex B.D. Jacks., Index Kew. 2: 1272. 1895. TIPO: CUBA. habitat in Havana insula, R de la Sagra 274 (holotipo: G-DC).

***Pentalinon luteum*** (L.) B.F. Hansen & Wunderlin, Taxon 35: 167. 1986.

= *Echites suberectus* Jacq., Enum. Syst. Pl., 13. 1760. *Neriandra suberecta* (Jacq.) A. DC., Prodr. 8: 422. 1844; *Urechites suberectus* (Jacq.) Müll. Arg., Linnaea 30: 444. 1860. (holotipo: probablemente en LINN).



## Discusión

*Skytanthus* tiene una historia taxonómica compleja, sus miembros no habían sido revisados en detalle y tampoco su problemática. La sistemática del género se caracterizó por propuestas nomenclaturales cambiantes e inclusión de especies heterogéneas. Autores como Miers (1878) y Pichon (1948) comenzaron a excluir especies basándose en la morfología de las flores, frutos y semillas, estableciendo las bases del género *Skytanthus* actual y de otros taxones de la tribu Plumerieae y de la familia Apocynaceae.

El resultado de la filogenia morfológica sugiere una hermandad entre ambas especies de *Skytanthus* (Alvarado-Cárdenas y Ochoterena, 2007). Aunque actualmente se realizan inferencias filogenéticas con datos moleculares (Fishbein et al., 2018; Wang et al., 2023), solo se cuenta con información de *S. acutus*, por lo que no se puede corroborar la monofilia del género. Asimismo, hay otros aspectos que requieren evaluación para explicar; por ejemplo, la presencia del apéndice apical en las anteras, una condición homoplásica que se observa en varios grupos, como en *Cameraria* de la tribu Plumerieae, y en *Adenium*, *Nerium* y *Pentalinon* Voigt de Echiteae (Endress et al., 2019).

La revisión integral del género *Skytanthus* resalta las notables diferencias morfológicas entre las dos especies, lo cual podría deberse a divergencias adaptativas. El hábito arbustivo y xerófito de *S. acutus*, restringido al desierto de Atacama, contrasta marcadamente con el hábito lianescente de *S. hancorniifolius*, propio de los bosques secos del este de Brasil. La marcada discrepancia en la distribución de ambos taxones encuentra una explicación plausible en la biogeografía histórica de Sudamérica. Este patrón de distribución disyunta podría explicarse mediante un modelo de vicarianza impulsado por la aridificación del Mioceno y la expansión de formaciones secas en el continente, observada en numerosos grupos de organismos (Pennington et al., 2000; Antonelli, 2021). La evidencia sugiere que *Skytanthus* es un linaje cuya historia evolutiva ha estado marcada por una divergencia morfológica que podría responder a presiones ambientales contrastantes. La integración futura de ambas especies del género en análisis filogenómicos será crucial para demostrar su

monofilia, elucidar las relaciones dentro de Thevetiinae y calibrar temporalmente este evento de especiación continental.

## Contribución de autores

Administración del proyecto: LOAC; Análisis formal: LOAC; Conceptualización: LOAC; Curación de datos: LOAC; Investigación: LOAC; Metodología: LOAC; Obtención de financiamiento: LOAC; Recursos: LOAC; Redacción - borrador original: LOAC; Redacción - revisión y edición: LOAC.

## Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el presupuesto operativo de LOAC como personal de tiempo completo de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

## Agradecimientos

A los curadores de los herbarios visitados por las facilidades y acceso a las colecciones. A Sarahi Díaz-Mota y Sofía Islas-Hernández, por sus comentarios y aportes para mejorar el manuscrito. A Mary Endress, por su ayuda y acceso a las colecciones en espíritu y cortes anatómicos. A Berenit Mendoza Garfias, por su ayuda en la toma de fotografías en el microscopio electrónico de barrido, en el Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

## Literatura citada

- Alvarado-Cárdenas, L. O. y H. Ochoterena. 2007. A phylogenetic analysis of the species complex *Cascabela-Thevetia* (Plumerieae; Apocynaceae) based on morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94(2): 298-323. DOI: [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2007\)94\[298:APAOTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2007)94[298:APAOTC]2.0.CO;2)
- Antonelli, A. 2021. The rise and fall of Neotropical biodiversity. *Botanical Journal of the Linnean Society* 199: 8-24. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab061>
- Arancio, G., M. Muñoz y F. A. Squeo. 2001. Descripción de algunas especies con problemas de conservación en la IV Región de Coquimbo, Chile. In: Squeo, F. A., G. Arancio y J. R. Gutiérrez (eds.). *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios*



- para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena, Chile. Pp. 63-103.
- Bachman, S., J. Moat, A. Hill, J. de la Torre y B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial Conservation Assessment Tool. *ZooKeys* 150: 117-126. DOI: <https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109>
- Bentham, G. y J. Hooker. 1876. Apocynaceae. In: Bentham, G. y J. Hooker (eds.). *Genera Plantarum ad exemplaria impimis in herbariis Kewensibus servata*. Paris, Francia. Pp. 681-728.
- Boiteau, P. y L. Allorge. 1978. Morphologie et biologie florales des Apocynacées: 1. Differences essentielles entre les Plumerioïdées et les Tabernaemontanoidées. *Adansonia* 17(3): 305-326.
- Campos-Ortega, C. H. y C. Jorquera-Jaramillo. 2008. Minería y Conservación en Atacama. In: Squeo, F. A., G. Arancio y J. R. Gutiérrez (eds.). *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Atacama*. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena, Chile. Pp. 323-338.
- De Candolle, A. P. 1844. Apocynaceae. In: De Candolle, A. P. (ed.). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Fortin Masson, Paris. Pp. 318-489.
- Endress, M. E. y P. V. Bruyns. 2000. A revised classification of the Apocynaceae s. l. *The Botanical Review* 66(1): 1-56. DOI: <http://doi.org/10.1007/BF02857781>
- Endress, M. E., S. Liede-Schumann y U. Meve. 2014. An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa* 159(3): 175-194. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.159.3.2>
- Endress, M. E., U. Meve, D. J. Middleton y S. Liede-Schumann. 2019. Apocynaceae. In: Kadereit, J. y V. Bittrich (eds.). *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 15*. Springer. Cham, Suiza. Pp. 207-411. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_3)
- ESRI. 2020. ArcMap GIS version 10.8. Environmental Systems Research Institute. Redlands, CA, USA.
- Fallen, M. E. 1983. A systematic revision of *Anechites* (Apocynaceae). *Brittonia* 25(3): 222-231. DOI: <https://doi.org/10.2307/2806018>
- Fallen, M. E. 1984. The style head of the Apocynaceae, its structure and significance. *American Journal of Botany* 71(5): 28-29.
- Fallen, M. E. 1986. Floral structure in the Apocynaceae: Morphological, functional and evolutionary aspects. *Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 106(2): 245-2.
- Fishbein, M., T. Livshultz, S. C. Straub, A. O. Simões, J. Boutte, A. McDonnell y A. Foote. 2018. Evolution on the backbone: Apocynaceae phylogenomics and new perspectives on growth forms, flowers, and fruits. *American Journal of Botany* 105(3): 495-513. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1067>
- Fitzhugh, K. 2005. The inferential basis of species hypotheses: the solution to defining the term 'species'. *Marine Ecology* 26(3-4): 155-165. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.14390485.2005.00058.x>
- Fitzhugh, K. 2009. Species as explanatory hypotheses: refinements and implications. *Acta Biotheoretica* 57(1-2): 201-248. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10441-009-9071-3>
- Griffiths, P. E. 1996. The historical turn in the study of adaptation. *The British Journal for the Philosophy of Science* 47(4): 511-532. DOI: <https://doi.org/10.1093/bjps/47.4.511>
- GBIF. 2024. Global Biodiversity Information Facility. *Skytanthus*. GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.btufq> (consultado junio de 2024).
- IBdata4. 2024. Base de Datos de las Colecciones Biológicas Nacionales, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. <https://www.ibdata.abaco2.org/web/> (consultado enero de 2024).
- iNaturalistMX. 2013. *Skytanthus hancorniiifolius*, observación 209326179. Naturalista, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <https://mexico.inaturalist.org/observations/209326179> CC BY-NC (consultado enero de 2024).
- iNaturalistMX. 2015. *Skytanthus acutus*, observación 95070169. Naturalista, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <https://mexico.inaturalist.org/observations/95070169> CC BY-NC (consultado enero de 2024).
- iNaturalistMX. 2019. *Skytanthus acutus*, observación 36529396. Naturalista, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <https://mexico.inaturalist.org/observations/36529396> CC BY-NC (consultado enero de 2024).



- iNaturalistMX. 2021. *Skytanthus acutus*, observación 109446114. Naturalista, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <https://mexico.inaturalist.org/observations/109446114> CC BY-NC (consultado enero de 2024).
- iNaturalistMX. 2024. iNaturalistMX. Naturalista, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <https://www.naturalist.mx> CC BY-NC (consultado enero de 2024).
- IUCN. 2012. The International Union for Conservation of Nature. IUCN Red List categories and criteria, version 3.1, second edition. <https://www.iucnredlist.org> (consultado junio de 2024).
- JSTOR. 2024. JSTOR Global Plants. <https://www.jstor.org/> (consultado enero de 2024).
- Leeuwenberg, A. J. M. 1983. Some remarks on the taxonomy of the Plumerioideae. *Bothalia* 14(3-4): 799-801.
- Leeuwenberg, A. J. M. 1993. Apocynaceae. In: Jarvis, C. E., F. R. Barrie, D. M. Allan y J. L. Reveal (eds.). *A list of Linnaean generic names and their types*. *Regnum Vegetabile*. Koeltz Scientific Books. Königstein, Alemania. 100 pp.
- Leeuwenberg, A. J. M. 1994. Taxa of the Apocynaceae above the genus level. *Series of Apocynaceae*: 38. Wageningen Agricultural University Papers 94(3): 45-60.
- Leeuwenberg, A. J. M. 1999. *Series of revisions of Apocynaceae* 47. The genus *Cerbera* L. Ed. Wageningen Agricultural University papers. Wageningen, Netherlands. 64 pp.
- Martens, M. y H. G. Galeotti. 1844. *Enumeratio synoptica plantarum phaneroganicarum ab Henrico Galeotti in regionibus mexicanum collectarum*. *Bulletin de l'Academie Royale des Sciences et Belles-lettres de Bruxelles* 11(6): 367-368.
- Martius, C. F. P. 1843. *Systema Materiae Medicae Vegetabilis Brasiliensis*. Fleischer. Lipsiae, Alemania. 156 pp.
- Meyen, F. J. F. 1834. *Reise um die Erde ausgeführt auf dem Königlich preussischen Seehandlungs-Schiffe Prinzess Louise, commandirt von Captain W. Wendt, in den Jahren 1830, 1831 und 1832*. Sanderschen. Berlin, Alemania. 492 pp.
- Miers, J. 1878. *Skytanthus*. In: Miers, J. (ed.). *On the Apocynaceae of South America: with some preliminary remarks on the whole family*. Ed. Williams and Norgate. Covent Garden, UK. 372 pp.
- Morales, J. 2013. Sinopsis de las Apocynaceae S. Str. (Apocynoideae y Rauvolfioideae) de Chile. *Darwiniana* 1(1): 39-45. DOI: <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2013.11.514>
- Müller Argoviensis, J. 1860a. *Species novae nonnullae americanae ex Ordine Apocynearum et observationes quaedam in species generis Echitis Auctorum earumque distributio in genera emendata et nova*. *Linnaea* 30: 387-454.
- Müller Argoviensis, J. 1860b. Apocynaceae. In: Martius, C. F. P. y A. G. Eichler (eds.). *Flora Brasiliensis*, Vol. 6. Fleischer. Leipzig, Alemania. Pp. 1-195.
- Nazar, N., J. J. Clarkson, D. Goyder, E. Kaky, T. Mahmood y M. W. Chase. 2019. Phylogenetic relationships in Apocynaceae based on nuclear PHYA and plastid trnL-F sequences, with a focus on tribal relationships. *Caryologia* 72(1): 55-81. DOI: <https://doi.org/10.13128/cayologia-251>
- Niemeyer, J. y M. M. Vale. 2022. Obstacles and opportunities for implementing a policy-mix for ecosystem-based adaptation to climate change in Brazil's Caatinga. *Land Use Policy* 122: 106385. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2022.106385>
- Pennington, R. T., E. Prado y C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pichon, M. 1948. *Classification des Apocynacées. V. Cerbéroidées*. *Notulae Systematicae* 13(3): 212-229.
- Pichon, M. 1949. *Classification des Apocynacées: XXVII, Détermination des graines de Plumérioidées et de Cerbéroidées*. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle* 21(2): 266-269.
- Potgieter, K. y V. A. Albert. 2001. Phylogenetic relationships within Apocynaceae *s.l.* based on trnL intron and *trnL-F* spacer sequences and propagule characters. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88(4): 523-549. DOI: <https://doi.org/10.2307/3298632>
- Schauer, J. C. 1843. *Scytalanthus*. *Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 19: 361-362.
- Sennblad, B. y B. Bremer. 1996. The familial and subfamilial relationships of Apocynaceae and Asclepiadaceae evaluated with rbcL data. *Plant Systematics and Evolution*



- 202(3-4): 153-175. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00983380>
- Sennblad, B. y B. Bremer. 2002. Classification of Apocynaceae s.l. according to a new approach combining Linnaean and phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology* 51(3): 389-409. DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150290069869>
- Sennblad, B., M. E. Endress y B. Bremer. 1998. Morphology and molecular data in phylogenetic fraternity: The tribe Wrightieae (Apocynaceae) revisited. *American Journal of Botany* 85(8): 1143-1158. DOI: <https://doi.org/10.2307/2446347>
- Silva, J. M. C., L. C. F. Barbosa, I. R. Leal y M. Tabarelli. 2017. The Caatinga: understanding the challenges. In: Silva, J. M. C., I. R. Leal y M. Tabarelli (eds.). *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer, Cham, Switzerland. Pp. 3-19. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_1)
- Simões, A. O. y L. S. Kinoshita. 2002. The Apocynaceae s. str. of the Carrancas region, Minas Gerais, Brazil. *Darwiniana* 40(1-4): 127-169. DOI: <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.401-4.251>
- Soto, M., F. Uarac y J. P. Doussoulin. 2022. Rentabilidad económica del reciclaje. *Revista Venezolana de Gerencia* 27(8): 1182-1195. DOI: <https://doi.org/10.52080/rvgluz.27.8.29>
- Squeo, F. A., G. Arancio, J. R. Gutiérrez, L. Letelier, M. T. K. Arroyo, P. León-Lobos y L. Rentería-Arrieta. 2008. *Flora Amenazada de la Región de Atacama y Estrategias para su Conservación*. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena, Chile. 8 pp.
- Stotz, G. C., C. Salgado-Luarte, A. T. Vigil, H. J. De La Cruz, V. Pastén-Marambio y E. Gianoli. 2021. Habitat-islands in the coastal Atacama Desert: loss of functional redundancy, but not of functional diversity, with decreased precipitation. *Annals of Botany* 127(5): 669-680. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa206>
- Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte, D. y J. A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, USA. Pp. 3-27.
- Teixeira, M. G., E. M. Venticinque, M. B. Lion y M. P. Pinto. 2021. The Brazilian Caatinga protected areas: an extremely unbalanced conservation system. *Environmental Conservation* 48(4): 287-294. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892921000308>
- Thiers, B. 2024 (continuously updated). Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (consultado noviembre de 2024).
- Tropicos. 2024. Tropicos.org ver. 3.3.2. Missouri Botanical Garden. <https://www.tropicos.org/home> (consultado enero de 2024).
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, K. N. Gandhi, J. Gravendyck, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, R. R. Klopper, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, T. W. May, A. M. Monro, J. Prado, M. J. Price, G. F. Smith y J. C. Zamora Señoret. 2025. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Madrid Code)*, Regnum Vegetabile 162. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 288 pp.
- Wang, Y., C. F. Zhang, W. O. Odago, H. Jiang, J. X. Yang, G. W. Hu y Q. F. Wang. 2023. Evolution of 101 Apocynaceae plastomes and phylogenetic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 180: 107688. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107688>
- Wikicommons. 2004. *Skytanthus acutus*. MHNT.BOT.2004.0.93. jpg. Roger Culos. <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=44750054> CC BY-SA 3.0 (consultado enero de 2024).
- Woodson, R. E. 1938. An evaluation of the genera *Plumeria* L. and *Himatanthus* Willd. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 25(1): 189-224.

