



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

**“Relaciones filogenéticas del género *Carminatia* Moc. ex DC. (Eupatorieae-
Compositae)”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

PRESENTA:

OSCAR HINOJOSA ESPINOSA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F.

MARZO, 2013

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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de octubre de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **HINOJOSA ESPINOSA OSCAR** con número de cuenta **301017097** con la tesis titulada **"RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL GÉNERO *Carminatia* Moc. Ex DC. (EUPATORIEAE-COMPOSITAE)"**, realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**:

Presidente: DR. RAFAEL LIRA SAADE
Vocal: DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Suplente: M. EN. C. RAMIRO CRUZ DURÁN
Suplente: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de enero de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por la oportunidad brindada para realizar mis estudios de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada número 250764, para la manutención de mis estudios de Maestría en Ciencias Biológicas.

A mi Comité Tutor constituido por:

Dr. José Luis Villaseñor Ríos (tutor principal).

Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado.

Dra. Susana Valencia Ávalos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos por todo el apoyo que me ha brindado. Gracias al Dr. Villaseñor, pude ingresar al Instituto de Biología a realizar estudios de posgrado, además de poder salir a varios lugares increíbles a recolectar compuestas y conocer otros herbarios. Valoro con grandeza todos los consejos, comentarios y críticas que el Dr. Villaseñor me ha brindado. Igualmente, el Dr. Villaseñor dio todas las facilidades para realizar mis estudios y siempre estuvo atento y disponible para resolver cualquier situación. Agradezco la paciencia y tolerancia que el Dr. Villaseñor tuvo conmigo. Agradezco también lo que pude aprender de Taxonomía gracias a su clase del posgrado y al tiempo que he estado con él en el IB.

A la Dra. Teresa Terrazas por ser parte de mi comité tutorial. Agradezco el tiempo que se tomó para asistir a los tutorales y a las actividades relacionadas con mis estudios. Agradezco sus comentarios y críticas y valoro la brillante revisión que hizo de mi manuscrito.

A la Dra. Susana Valencia por ser parte de mi comité tutorial y por tomarse el tiempo para asistir a los tutorales y revisar mi trabajo. También agradezco su amabilidad, sus comentarios, críticas y las oportunidades que me ha dado para recolectar plantas en Guerrero.

A Enrique Ortiz por su amabilidad y su ayuda para resolver las peripecias que a veces acaecían. Agradezco la calidez con la que me recibió y sus claras explicaciones para aprender a georreferenciar y a trabajar con bases de datos.

A Rosario Redonda por toda la ayuda que me ha brindado, en especial en la salida de campo al Río Papagayo. Agradezco su gentileza y buena voluntad para introducirme al uso de Winclada y a realizar mapas de distribución geográfica.

A Lupita Segura por su trato gentil y a Gustavo Cárdenas por su asesoría y enseñanza en el uso de programas de estadística. También agradezco la amistad y bondad de Joselín Cadena y su apoyo para mejorar mis mapas.

Al M. en C. Ramiro Cruz Durán, quien siempre me ha recibido gentilmente en el Herbario de la Facultad de Ciencias. Valoro la seriedad y el detalle con el que revisó mi tesis y todos los comentarios y sugerencias que realizó para mejorarlo. Agradezco también su apoyo para conseguir el vehículo para poder salir al campo.

A la Dra. Helga Ochoterena por la revisión y evaluación de mi trabajo, así como los comentarios realizados para mejorarlo. Agradezco también la afable asesoría de la Dra. Helga para resolver mis dudas en temas de Cladística y también todo lo que pude aprender de este método gracias a su clase de posgrado.

Al Dr. Salvador Arias por revisar y evaluar mi trabajo de manera estupenda. Agradezco sus valiosísimos comentarios y la amabilidad con la que me recibió en su oficina.

Al Dr. Rafael Lira, por la revisión y evaluación de mi trabajo y por sus comentarios para mejorarlo. Agradezco la amabilidad y buena voluntad con la que me recibió en su oficina.

A los Técnicos Académicos de MEXU, en especial a María Angélica de la Paz Ramírez Roa, Verónica Juárez, Rafa Torres, Alberto Reyes, Maru, Gilda Ortiz y Martha Olvera, quienes siempre me han tratado con grandísima cortesía y me han permitido trabajar en MEXU con enorme comodidad.

A la M. en C. María Angélica Ramírez Roa por todos sus consejos y su amabilidad. Gracias a la maestra Angélica me dediqué al estudio taxonómico de las plantas.

A la M. en C. María del Rosario García Peña por solicitar amablemente ejemplares digitalizados de *Carminatia* a herbarios extranjeros y por proporcionarme ejemplares digitalizados de grandísima calidad de los tipos de *Carminatia* en MEXU.

A los curadores de los herbarios F, GH, MICH, MO, TEX, UC y US por enviar gentilmente ejemplares digitalizados de *Carminatia* de altísima calidad.

Al Dr. Taylor Quedenslay por enviar amablemente fotos de ejemplares digitalizados de *Carminatia* depositados en TEX.

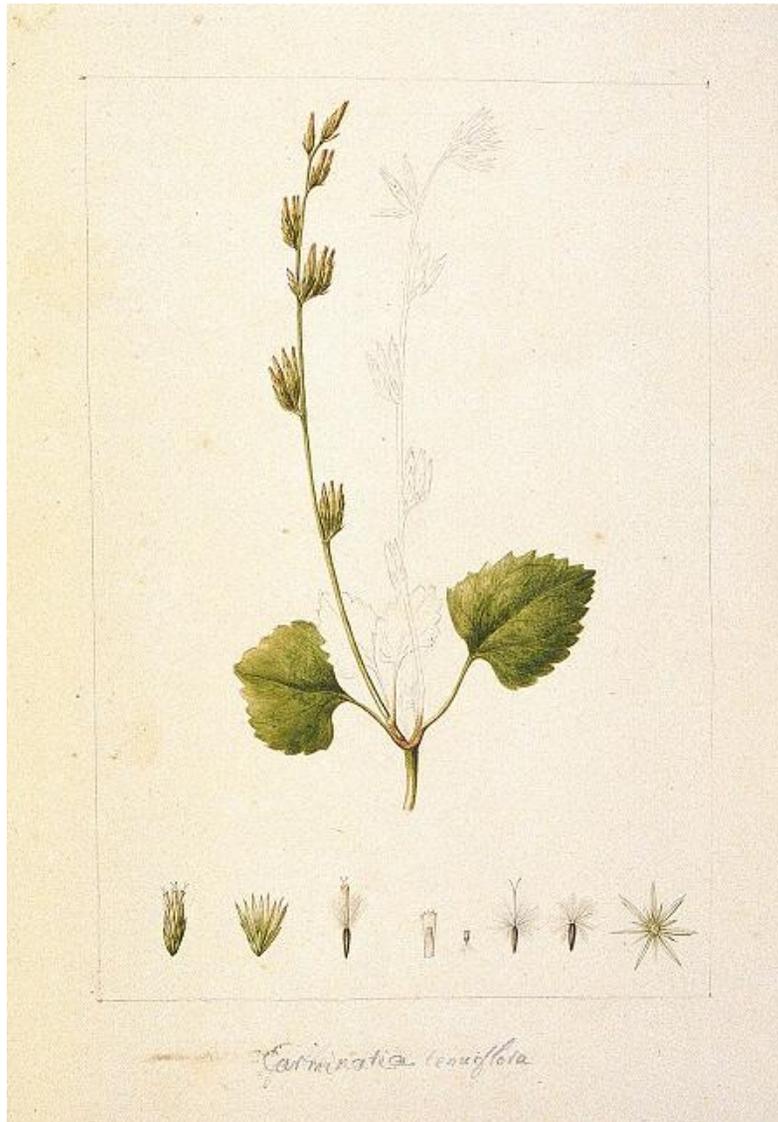
A Rocío González Acosta por su amable y sonriente atención.

A todos mis amigos, en especial a Caro, Joselín, Ricardo Iván, José Luis Martínez y Ángel Gabriel.

A todas las personas que lamentablemente olvido pero que participaron en mi formación académica o me apoyaron durante mis estudios de maestría.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo con cariño a mi familia,
especialmente a mis papás, a mis hermanos y a mi tía Adela.



ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. OBJETIVOS	8
3. HIPÓTESIS	8
4. ANTECEDENTES	9
5. MATERIALES Y MÉTODOS	12
6. RESULTADOS	20
7. DISCUSIÓN	38
8. CONCLUSIONES	49
9. TRATAMIENTO TAXONÓMICO	51
10. LITERATURA CITADA	78
11. ANEXO 1.	86

RESUMEN

Carminatia Moc. ex DC. es un género de la familia Compositae, tribu Eupatorieae, constituido por cuatro especies de hierbas anuales que se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos hasta El Salvador. *Carminatia* se reconoce principalmente por su hábito y su vilano de cerdas plumosas. Es un género muy homogéneo y bien delimitado; sin embargo, no se ha puesto a prueba su monofilia y sus relaciones filogenéticas han sido enigmáticas. Se realizó un análisis cladístico con datos morfológicos para poner a prueba la monofilia de *Carminatia* y evaluar sus relaciones filogenéticas, tanto genéricas como interespecíficas. Además, se realizó una revisión taxonómica del género que incluye una clave para identificar los taxones, descripciones, sinonimia y mapas de distribución en México. Con los datos empleados, se corrobora la monofilia de *Carminatia* y *Brickellia* Elliot se recupera como su grupo hermano. Asimismo, *C. recondita* McVaugh y *C. alvarezii* Rzed. & Calderón se recuperan como especies hermanas y *C. tenuiflora* DC. como la especie más tempranamente divergente del género. En el presente tratamiento se reconocen tres especies, *C. alvarezii*, *C. recondita* y *C. tenuiflora*. Además, se propone reconocer a *C. papagayana* como *C. alvarezii* Rzed. & Calderón var. *papagayana* (B. L. Turner) Hinojosa y una nueva variedad, *C. alvarezii* Rzed. & Calderón var. *balsana* Hinojosa.

ABSTRACT

Carminatia is a genus of the family Compositae, tribe Eupatorieae, constituted by four species of annual herbs, distributed from southwestern United States to El Salvador. *Carminatia* is recognized mainly by its habit and its pappus of plumose bristles. It is a very homogeneous and well-delimited genus; however, its monophyly has not been tested and its phylogenetic relationships have been enigmatic. A cladistic analysis based on morphological data was carried out to test the monophyly of *Carminatia* and evaluate its phylogenetic relationships, both generic and interspecific. This work also includes a taxonomic revision of the genus that contains an updated key to species identification, descriptions, synonymy, and distribution maps in Mexico. With the data employed, the monophyly of *Carminatia* was corroborated and *Brickellia* results as its sister group. Moreover, *C. recondita* McVaugh and *C. alvarezii* Rzed. & Calderón are recovered as sister species, and *C. tenuiflora* as the earliest divergent species of the genus. In the actual taxonomic treatment three species are recognized, *C. alvarezii*, *C. recondita* and *C. tenuiflora*. Furthermore, it is proposed to recognize *C. papagayana* as *C. alvarezii* Rzed. & Calderón var. *papagayana* (B. L. Turner) Hinojosa, and a new variety, *C. alvarezii* Rzed. & Calderón var. *balsana* Hinojosa.

1. INTRODUCCIÓN

Carminatia Moc. ex DC. es un género de la familia Compositae, constituido por cuatro especies de hierbas anuales, *C. alvarezii* Rzed. & Calderón, *C. papagayana* B. L. Turner, *C. recondita* McVaugh y *C. tenuiflora* DC. Es un género principalmente mexicano, confinado a la región que abarca el suroeste de Estados Unidos hasta El Salvador (Turner, 1988, 1997).

1.1. Historia del género

Carminatia fue descrito por De Candolle (1838) como género monotípico basado en *C. tenuiflora*. De Candolle dedicó el género a Bassiani Carminati, autor de un libro sobre higiene, terapéutica y farmacología en el siglo XVIII (Keil, 2006; McVaugh, 1984). El epíteto específico de *C. tenuiflora*, hace referencia a sus corolas filiformes, las cuales miden menos de 0.45 mm de ancho.

Más de un siglo y medio después, McVaugh (1972) describió *C. recondita*. De acuerdo con McVaugh (1972), *C. recondita* es casi idéntica en apariencia general a *C. tenuiflora*. No obstante, la inspección de las corolas, entre otros caracteres, permite distinguir fácilmente entre las dos especies (Turner, 1988).

Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987), añadieron una tercera especie al género, *C. alvarezii*. El nombre de esta especie rinde homenaje al Dr. José Álvarez del Villar, un destacado biólogo (ictiólogo) mexicano (Rzedowski y

Calderón de Rzedowski, 1987). De acuerdo con Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987), *C. alvarezii* se distingue principalmente por presentar glándulas estipitadas en el tallo y ramas, corolas conspicuamente constreñidas debajo del ápice y cerdas del vilano sinuosas. Por otro lado, Turner (1988) describió este mismo taxón como *C. anomala* B. L. Turner, sin saber que ya se había publicado como *C. alvarezii* (Turner, 1997). Sin embargo, a diferencia de Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987), quienes consideraron a *C. alvarezii* como endémica del noroeste de Oaxaca, Turner (1988) incluyó en esta especie representantes de Guerrero, Hidalgo, México, Oaxaca, Puebla, Querétaro y San Luis Potosí.

Por último, Turner (2009) publicó *C. papagayana* B. L. Turner. De acuerdo con Turner (2009), esta especie se diferencia por sus pedúnculos largos y erectos, que miden entre 1-4 cm.

1.2. Clasificación de *Carminatia*

El género *Carminatia* siempre ha sido clasificado en la tribu Eupatorieae. Los miembros de esta tribu se caracterizan principalmente por presentar capítulos discoides, corolas blanquecinas a violáceas, rosadas, moradas o rojizas pero nunca amarillentas, ramas del estilo alargadas, sobresalientes, con apéndices apicales y superficies estigmáticas divididas en dos líneas marginales y paralelas que nacen desde la base de cada rama (King y Robinson, 1987; Bremer et al., 1994).

Además, actualmente *Carminatia* se clasifica en la subtribu Alomiinae. De acuerdo con King y Robinson (1987), los miembros de esta subtribu se caracterizan por presentar involucreo subimbricado, corolas tubulares y ramas del estilo con apéndices clavados.

1.3. Características morfológicas de *Carminatia*

Las especies de *Carminatia* son hierbas anuales con tallos delicados y fistulosos en la madurez. Las hojas son opuestas, simples y notablemente pecioladas; las láminas son ovado-deltoides o cordadas a muy ampliamente ovadas. La capitulescencia suele tener una apariencia de racimo y muchas veces constituye 2/3 o más del brote. Los capítulos están constituidos por 11 flósculos, por lo general tienen pedúnculos cortos y se producen de manera monocásica-helicoidal. El involucreo es oblongo, cilíndrico y está constituido por tres series de brácteas traslapadas y progresivamente alargadas. Las corolas son blanquecinas (a menudo con tintes morado-rojizos), tubulares y presentan cinco diminutos lóbulos apicales. Las cipselas son linear-subfusiformes a estrechamente turbinadas y pentagonales en corte transversal.

Una de las principales características diagnósticas de *Carminatia* es su vilano de cerdas plumosas; la condición plumosa se debe a la presencia en cada cerda de tricomas laterales pilosos de hasta 2.5 mm de largo. Por otro lado, las especies de *Carminatia* poseen juegos cromosómicos de $n = 10$ (King et al., 1976; Pinkava y Keil, 1977; Strother, 1983; Sundberg et al., 1986; Turner,

1988, 2009; Strother y Panero, 2001; Watanabe et al., 1995) lo que ha llevado a suponer que el número cromosómico básico del género es $x = 10$. En *Carminatia* se desconocen fenómenos de poliploidía e hibridización (Turner, 1988).

1.4. Relaciones filogenéticas

Las especies de *Carminatia* comparten numerosas características morfológicas, lo que ha llevado a pensar en que están muy estrechamente relacionadas (Turner, 1997). Sin embargo, no se ha evaluado si las especies de este género constituyen un grupo monofilético. Por otra parte, aunque *Carminatia* es un género bien delimitado sus relaciones filogenéticas han sido enigmáticas. Dentro de la subtribu Alomiinae se desconoce cuáles son los géneros más relacionados con *Carminatia*. Asimismo, hasta el momento no se han hecho estudios sobre las relaciones filogenéticas del género (King y Robinson, 1987; Turner, 1988, 1997, 2009; Bremer et al., 1994; Robinson et al., 2009). Igualmente, las relaciones entre las especies del género tampoco se han evaluado; sin embargo, de acuerdo con Turner (1988), el taxón más generalizado es *C. recondita*, el más avanzado es *C. tenuiflora*, mientras que *C. alvarezii* parece más cercana a *C. recondita*. En cuanto a *C. papagayana*, Turner (2009) la considera afín a *C. recondita*.

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

En esta contribución se evalúan por primera vez la monofilia y las relaciones genéricas e interespecíficas del género *Carminatia* a través de un análisis cladístico empleando caracteres morfológicos. Cabe señalar que esta clase de estudio es pionero en las Eupatorieae mexicanas, pues de los más de 40 géneros presentes en México (Villaseñor, 2004) en ninguno se han evaluado ni su monofilia ni sus relaciones filogenéticas.

2. OBJETIVOS

1. Evaluar si el género *Carminatia* se sostiene como un grupo monofilético mediante un análisis cladístico empleando datos morfológicos.
2. Estudiar las relaciones filogenéticas del género *Carminatia* a través de un análisis cladístico empleando datos morfológicos.
3. Estudiar las relaciones filogenéticas entre las especies de *Carminatia* por conducto de un análisis cladístico empleando datos morfológicos.
4. Realizar una revisión taxonómica del género *Carminatia*.

3. HIPÓTESIS

El género *Carminatia* es un grupo monofilético, pues sus especies comparten numerosas características que a su vez lo delimitan claramente de otros géneros de la tribu Eupatorieae.

4. ANTECEDENTES

De Candolle (1838) señaló afinidad entre *Carminatia* y los géneros *Kuhnia* L. y *Liatris* Gaertner ex Schreber, debido a que en estos taxones las cerdas del vilano son plumosas. *Kuhnia* es un grupo constituido por unas cuatro especies de hierbas perennes a sufruticosas, distribuido desde el suroeste de Estados Unidos hasta el norte de México (Turner, 1989). Cabe mencionar que las especies de *Kuhnia* fueron transferidas a *Brickellia* Elliot por Shinnery (1971), concepto que se ha mantenido desde entonces (King y Robinson, 1977, 1987; McVaugh, 1984; Turner, 1989, 1997; Bremer et al. 1994; Scott, 2006; Hind y Robinson, 2007; Robinson et al., 2009). *Brickellia* está constituido por más de 90 especies, la mayoría de ellas son hierbas perennes o arbustos y se distribuye principalmente desde Norteamérica a Centroamérica (King y Robinson, 1987; Turner, 1997; Scott, 2006). Por su parte, *Liatris* es un género norteamericano constituido por 37 especies de hierbas perennes (Nesom, 2006a).

Robinson (1913) realizó una clave para la identificación de los géneros de la tribu Eupatorieae conocidos hasta ese momento. En dicha clave, el género más cercano a *Carminatia* es *Helogyne* Nutt., un grupo de ocho especies de sufrutices o arbustos sudamericanos (Bremer et al., 1994). La cercanía en la clave se debe a que *Helogyne* presenta cipselas pentagonales y a que algunas de sus especies tienen las cerdas del vilano plumosas (King y Robinson, 1987).

Keil y Pinkava (1976) transfirieron las especies de *Carminatia* a *Brickellia* citando un número cromosómico de $n = 9$ en ambos géneros y notando que en algunos conceptos de *Brickellia* se incluían elementos con vilano plumoso y cipselas pentagonales (King y Robinson, 1987). Keil y Pinkava se retractaron restableciendo a *Carminatia* cuando se demostró ser erróneo el número cromosómico de $n = 9$, corrigiéndolo a $n = 10$ (Keil y Pinkava, 1977; Pinkava y Keil, 1977).

King y Robinson (1977) clasificaron a *Carminatia* en la subtribu Alomiinae, entre *Dissothrix* A. Gray y *Steviopsis* R. M. King & H. Rob. *Dissothrix* es un género monotípico, endémico de Brasil, del que sólo se conoce el material tipo, recolectado en 1839. *Steviopsis* está consituido por cuatro a ocho especies de hierbas perennes a sufruticasas, distribuido principalmente en México (King y Robinson, 1987; Bremer et al., 1994).

King y Robinson (1987) vuelven a colocar a *Carminatia* en la subtribu Alomiinae entre *Dissothrix* y *Steviopsis*. Además, rechazan que el vilano plumoso indique parentesco filogenético entre *Carminatia* y *Brickellia*, *Helogyne* o *Liatris*.

Turner (1988) no considera a *Brickellia* relacionado con *Carminatia*, debido a diferencias morfológicas y en número cromosómico. Para Turner (1988), *Carminatia* no tiene parientes cercanos verdaderos; sin embargo, acepta la posición de *Carminatia* en la subtribu Alomiinae y menciona que quizás *Dissothrix* sea el género más cercano a *Carminatia*.

Hojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Bremer et al. (1994) y Hind y Robinson (2007) adoptaron el tratamiento de King y Robinson (1987), manteniendo a *Carminatia* en la subtribu Alomiinae. Por último, Robinson et al. (2009) presentaron un par de cladogramas de la tribu Eupatorieae basados en caracteres moleculares (ADN ribosomal y ADN del cloroplasto); en dichos cladogramas, *Carminatia* y *Brickellia* forman un clado.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Selección de terminales

Los terminales se seleccionaron con el objetivo de poner a prueba la monofilia de *Carminatia* de la manera más rigurosa posible. En total se incluyeron en el análisis 20 terminales, las cuales se distribuyen de la siguiente manera.

5.1.1. Grupo interno

El grupo interno está constituido por las cuatro especies de *Carminatia* reconocidas por Turner (2009). Además, para reducir los polimorfismos, ya que éstos introducen error en el cálculo de la longitud de los cladogramas (Nixon y Davis, 1991), se dividió a *C. alvarezii* en dos terminales. Con *C. alvarezii*-A se representa a las poblaciones de distribuidas en la provincia morfotectónica Oaxaquense (Ferrusquía-Villafranca, 1990), principalmente en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y que presentan capitulescencia foliosa y cerdas del vilano sinuosas, mientras que con *C. alvarezii*-B se representa a las poblaciones presentes en su mayor parte en la provincia morfotectónica Jalisco-Guerrero (Ferrusquía-Villafranca, 1990), en la Cuenca del Río Balsas y que presentan la capitulescencia desnuda y las cerdas del vilano rectas. Por lo tanto, el grupo interno está constituido por cinco terminales, *C. alvarezii*-A, *C. alvarezii*-B, *C. papagayana*, *C. recondita* y *C. tenuiflora*.

5.1.2. Grupo externo

Está constituido por los géneros que se han considerado cercanos a *Carminatia* (*Brickellia*, *Dissothrix*, *Helogyne*, *Liatris* y *Steviopsis*). Además, debido a que mientras más grupos externos se incluyan en el análisis cladístico, la prueba de monofilia se hace más robusta (Nixon y Carpenter, 1993) se anexaron representantes de otros tres géneros de la subtribu Alomiinae, *Brickelliastrum* R. M. King y H. Rob., *Flyriella* R. M. King y H. Rob. y *Kyrsteniopsis* R. M. King y H. Rob., los cuales comparten con *Carminatia* la base del estilo sin engrosamiento, las cipselas pentagonales y el número cromosómico de $n = 10$.

Todos los géneros del grupo externo pertenecen a la subtribu Alomiinae, con excepción de *Liatris* que se clasifica en la subtribu Liatrinae. Se incluyó como terminal una especie de cada género, con excepción de *Brickellia*, debido a que algunas de las especies de este género son las que más se asemejan a *Carminatia* en hábito y en características de las hojas y vilano. En total se incluyeron como terminales siete especies de *Brickellia*, *B. adenolepis* (B. L. Rob.) Shinnery, *B. diffusa* (Vahl) A. Gray, *B. filipes* B. L. Rob., *B. laxiflora* (Brandege) B. L. Turner, *B. odontophylla* A. Gray, *B. oreithales* (B. L. Rob.) Shinnery y *B. sonorana* B. L. Turner. En el caso de *B. diffusa* y *B. filipes*, estas especies son similares a *Carminatia* en hábito y en la morfología de las hojas. Además, las corolas de *B. diffusa* son filiformes como las de *C. tenuiflora*. Por otro lado, *B. laxiflora* y *B. sonorana* pertenecen al grupo *Barroetia* A. Gray de

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Brickellia, el cual está constituido principalmente por hierbas anuales. Este par de especies se asemeja a *Carminatia* en hábito y en la presencia de cinco costillas por cipsela (a diferencia de la mayoría de las especies de *Brickellia* que presentan 10 costillas por cipsela). Además, *B. sonorana* tiene los pedúnculos largos como los de *C. papagayana*. Por su parte, *B. adenolepis* y *B. oreithales* son un par de especies originalmente descritas como parte del género *Kuhnia*, el cual es similar a *Carminatia* por la presencia de vilano plumoso. En cuanto a *B. odontophylla*, esta especie se asemeja a *C. recondita* en la orientación reclinada a descendente de sus capítulos. Por otro lado, la orientación de los capítulos de *B. seemannii* A. Gray es también similar a la de *C. recondita*; sin embargo, se excluyó el empleo de esta especie como terminal debido a que no se contó con ejemplares de herbario.

De los géneros restantes se seleccionaron a *Brickelliastrum fendleri* (A. Gray) R. M. King & H. Rob., *Flyriella parryi* (A. Gray) R. M. King y H. Rob. y *S. rapunculoides* (DC.) R.M. King & H. Rob., por ser las especies tipo de sus respectivos géneros. Del monotípico *Dissothrix* se incluyó a *D. imbricata* (Gardner) B. L. Rob. y de *Helogyne* y *Liatris* se seleccionaron a *H. straminea* (DC.) B. L. Rob. y *L. punctata* Hook., por ser las únicas especies con las que se contó con material de herbario.

5.1.3. Grupo externo funcional

Está constituido por *Ayapana amygdalina* (Lam.) R. M. King & H. Rob., la especie tipo de la subtribu Ayapaniinae. De acuerdo con King y Robinson (1987) y Robinson et al. (2009), la subtribu Ayapaninae es la más relacionada con la subtribu Alomiinae.

5.2. Búsqueda y recopilación de bibliografía

Para cada uno de los taxones estudiados se buscaron y recopilamos todas las publicaciones taxonómicas y filogenéticas, tales como revisiones, monografías, tratamientos en floras, descripciones originales, claves para identificación y filogenias: Blake y Turner (1986); Bremer et al. (1994); Calderón et al. (2005); De Candolle (1836, 1838); EUPATORIEAE (2012); Gray (1851, 1882); Hind y Robinson (2007); Hinojosa (2008); Hinojosa y Cruz-Durán (2010); Keil (2006); Keil y Pinkava (1976, 1977); King y Robinson (1970, 1971, 1971a, 1972, 1972a, 1975, 1977, 1987); King et al. (1976); McVaugh (1972, 1984, 2000); Nash (1976); Nesom (2006, 2006a); Pinkava y Keil (1977); Robinson (1911, 1911a, 1913, 1917, 1918); Robinson et al. (2009); Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987); Scott (2006); Shinnars (1971); Strother (1983, 2006); Strother y Panero (2001); Sundberg et al. (1986); Turner (1988, 1989, 1991, 1997, 2009); Turner et al. (1991); Watanabe et al. (1995).

5.3. Trabajo de Herbario

Se examinaron los ejemplares herborizados de las colecciones del Herbario Nacional de México (MEXU), el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), el Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME) y el Herbario del Instituto de Biología de la Universidad de Guadalajara (IBUG). También se consultaron las colecciones ciberespaciales de las siguientes instituciones: Herbario de la Universidad de Arizona (ARIZ), Herbario del Museo de Historia Natural de Chicago (F), Herbario de la Universidad de Harvard (GH), Herbario de los Jardines Botánicos de Kew (K), Herbario de la colección Hinton (HINTON), Herbario de la Universidad de Michigan (MICH), Herbario del Jardín Botánico de Nueva York (NY), Herbario de la Universidad de Texas (TEX), Herbario de la Universidad de California (UC) y Herbario Nacional de Estados Unidos (US). En la mayoría de estas colecciones se incluyen ejemplares tipo (Anexo 1). Además, para la revisión taxonómica de *Carminatia* se estudiaron mediante el préstamo de ejemplares, las colecciones del Herbario de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (SLPM) y del Herbario de la Universidad Autónoma de Querétaro (QMEX). Asimismo, se solicitaron ejemplares digitalizados a los herbarios F, GH, MICH, MO, TEX, UC y US.

5.4. Trabajo de campo

En 2010 y 2011 se visitó y estudió una población de *Carminatia tenuiflora* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México, D. F. También, en octubre de 2011 se realizó una salida al estado de Guerrero, en donde se visitaron localidades de *C. alvarezii*-B en el municipio de Atenango del Río, *C. papagayana* en el Río Papagayo, municipio de Juan R. Escudero y *C. recondita* en el municipio de Chilpancingo. Durante el trabajo de campo se realizaron observaciones sobre la morfología, hábitat y abundancia de las especies y se recolectaron ejemplares de herbario (con excepción de *C. recondita*, debido a la inmadurez de los individuos observados) los cuales se depositaron en MEXU.

5.5. Selección y codificación de caracteres

Después de haber analizado y estudiado a los taxones muestreados, se seleccionaron los caracteres que representan las homologías potenciales. Se parte de los supuestos de que los diferentes caracteres empleados son heredables e independientes entre sí (Nixon y Ochoterena, 2001). Además, se trataron de incluir los caracteres diagnósticos de los terminales, con el fin de poner a prueba su valor diagnóstico y también para poder resolver las relaciones de los terminales del grupo externo (Nixon y Carpenter, 1993). Para no favorecer ningún modelo evolutivo *a priori* entre los estados de carácter

(Wiley et al., 1991; Lipscomb, 1998), todos los caracteres se consideraron como no aditivos y tampoco se le asignó peso *a priori* a ningún carácter.

5.6. Análisis cladístico

La matriz de datos se construyó con el programa Winclada (Nixon, 1999-2002) y se analizó con NONA (Goloboff, 1999) implementado en Winclada. La búsqueda de cladogramas se realizó mediante 100 secuencias de adición al azar sometidas a múltiple TBR (*tree bisection and reconnection*), colectando cinco cladogramas por secuencia de adición y almacenando hasta 500 cladogramas en la memoria. Los cladogramas resultantes se corroboraron analizando la matriz con el programa TNT (Goloboff et al., 2003) empleando el método exacto de enumeración implícita (Goloboff et al., 2008). Con Winclada también se calculó la longitud de los cladogramas, los índices de consistencia y de retención y el árbol de consenso. Para el cálculo de los índices de consistencia se eliminaron los caracteres carentes de información potencial. Los cladogramas obtenidos se visualizaron en Winclada colapsando las ramas con apoyo ambiguo.

Para evaluar el ajuste de los datos a la topografía del cladograma y la estabilidad de los clados, se realizaron remuestreos de *bootstrap* y un análisis de remoción de caracteres. Estos procedimientos se llevaron a cabo con el programa NONA (Goloboff, 1999), a partir de 1000 remuestreos de la matriz original, buscando los cladogramas mediante 100 secuencias de adición

sometidas a múltiple *TBR*, recolectando cinco cladogramas por secuencia de adición y almacenando hasta 500 árboles.

5.7. Revisión taxonómica de *Carminatia*

Se elaboró una lista de las especies del género con descripciones, sinonimia y mapas de distribución en México. Cada descripción viene acompañada con datos sobre hábitat, distribución altitudinal y fenología. También se hizo una descripción del género y una clave para la identificación de las especies. Con la información de los ejemplares herborizados se construyó una base de datos con 288 registros. Por cada registro se georreferenciaron las coordenadas geográficas para realizar los mapas de distribución de las especies.

6. RESULTADOS

6.1. Caracteres y estados de carácter

A continuación se describen los caracteres empleados y sus respectivos estados de carácter.

1. Duración del ciclo de vida: 0-perenne, 1-anual.

Los taxones considerados perennes son plantas herbáceas a sufruticosas que presentan un tallo subterráneo y persistente, del cual brotan cada año nuevos vástagos epigeos. Los taxones considerados anuales completan su ciclo de vida en menos de un año. La mayoría de los miembros de la subtribu Alomiinae son plantas perennes (King y Robinson, 1987). Entre algunas de las excepciones están *Carminatia*, *Dissothrix* y algunas especies de *Brickellia*.

2. Presencia de glándulas estipitadas en el tallo y ramas: 0-no, 1-sí.

De acuerdo con Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987), *C. alvarezii* se diferencia de las demás especies del género por la presencia de glándulas estipitadas en el tallo y sus ramas; sin embargo, en ocasiones también se presentan glándulas estipitadas en el tallo y ramas de *C. recondita* por lo que el carácter fue codificado polimórfico para esta especie.

3. Tipo de médula del tallo: 0-continua, 1-hueca.

En *Carminatia*, la médula del tallo se desintegra en la madurez dejando una cavidad central. En el resto de los taxones estudiados, la médula es continua, es decir, persiste en la parte central del tallo (Radford et al., 1974).

4. Filotaxia: 0-opuesta, 1-alterna.

En la mayoría de los taxones estudiados la filotaxia es opuesta, con excepción de *Brickellia adenolepis*, *B. odontophyla*, *B. oreithales*, *Helogyne straminea*, *Liatris punctata* y *Steviopsis rapunculoides* quienes presentan filotaxia alterna.

5. Longitud del peciolo: 0-corto, 1-largo.

El peciolo se consideró corto cuando mide entre 2 y 15 mm de largo y la lámina es desde seis o más veces más larga que el peciolo. Por otra parte, el peciolo se consideró largo cuando mide más de 15 mm de largo y la lámina es de igual longitud o hasta dos veces más larga que el peciolo. Solamente se codificaron con peciolo corto a *Ayapana amygdalina*, *B. adenolepis*, *B. oreithales*, *H. straminea* y *S. rapunculoides*. Las hojas de *Liatris punctata* son sésiles por lo que el carácter se codificó como inaplicable para esta especie. Por otro lado, el carácter se codificó como desconocido para *Disothrix*

imbricata ya que el estado de preservación del material estudiado no permite establecer con precisión el estado de carácter.

6. Presencia de espínulas en los dientes del margen de la hoja: 0-no, 1-sí.

En los terminales del grupo *Barroetia* de *Brickellia* (*B. laxiflora* y *B. sonorana*), cada diente del margen de la hoja termina en una espínula. Este carácter se codificó como inaplicable para los taxones con margen entero (*Helogyne straminea* y *Liatris punctata*).

7. Tipo de venación de la hoja: 0-pinnada, 1-trinervada, 2-palmada, 3-uninervia.

Las hojas con venación pinnada presentan un nervio central del que surgen lateralmente nervios secundarios. En los terminales con venación trinervada, la hoja presenta tres nervios principales de los que surgen lateralmente nervios secundarios. En los terminales con venación palmada (*Carminatia*, *B. diffusa* y *B. filipes*), las hojas presentan de tres a cinco nervios principales de los que surgen lateralmente nervios secundarios. En *L. punctata* la venación es uninervia, es decir, se presenta un solo nervio central, sin nervios secundarios. Por otro lado, el carácter se codificó como desconocido para *H. straminea* ya que el estado de preservación del material estudiado no permite establecer con precisión el estado de carácter.

8. Presencia de gotitas de resina en el envés de la hoja: 0-sí, 1-no.

Las gotitas de resina son tricomas glandulares, multicelulares y subsésiles (Robinson, 2009). Están ausentes en *Carminatia* y en otros taxones como *Brickelliastrum fendleri*, *Dissothrix imbricata*, *Flyriella parryi* y *Steviopsis rapunculoides*.

9. Presencia de hojas en la capitulescencia: 0-sí, 1-no.

Con excepción de *C. alvarezii*-A, los terminales de *Carminatia* carecen de hojas en la capitulescencia. El resto de los terminales presenta hojas en la capitulescencia.

10. Orientación de los capítulos en la antesis: 0-difusos a ascendentes, 1-reclinados a descendentes.

Se consideraron como difusos a ascendentes los capítulos que se dirigen hacia arriba y como reclinados a descendentes cuando se dirigen hacia abajo. Los capítulos reclinados a descendentes en la antesis son una de las principales características diagnósticas de *C. recondita*. En el campo, los capítulos de *C. alvarezii*-B, *C. papagayana* y *C. tenuiflora* se observaron ascendentes a erectos en la antesis; sin embargo, en *C. alvarezii*-B, algunos de los capítulos se pueden volver reclinados a descendentes. Por otro lado, tras el estudio de los especímenes de herbario, los capítulos de *C. alvarezii*-A se codificaron como ascendentes a erectos.

11. Longitud de los pedúnculos: 0-cortos, 1-largos.

Los pedúnculos se consideraron cortos cuando miden entre 1-20 mm de longitud, que es la amplitud de variación de *Ayapana amygdalina* (King y Robinson, 1975). Los pedúnculos se consideraron largos cuando superan los 20 mm de largo. De acuerdo con Turner (2009), *Carminatia papagayana* se caracteriza por sus pedúnculos largos, los cuales alcanzan hasta 40 mm de longitud. En los terminales del grupo externo, sólo *Brickellia adenolepis*, *B. oreithales* y *B. sonorana* tienen pedúnculos que superan los 20 mm de longitud.

12. Tipo de involucre: 0-subimbricado, 1-eximbricado.

De acuerdo con King y Robinson (1987) el involucre subimbricado está constituido por brácteas dispuestas en dos o más series progresivamente alargadas, mientras que el involucre eximbricado, está constituido por una o dos series de brácteas iguales o subiguales en longitud. De los taxones incluidos sólo *Steviopsis rapunculoides* presenta el involucre eximbricado.

13. Presencia de glándulas estipitadas en el margen de las brácteas del

involucro: 0-no, 1-sí.

Una de las características diagnósticas de *Brickellia adenolepis* es la presencia de glándulas estipitadas en el margen de las brácteas del involucro (Robinson, 1911).

14. Color de las corolas: 0-violáceas, 1-blanquecinas.

De acuerdo con King y Robinson (1987), las corolas de color violáceo son anómalas en la subtribu Alomiinae, cuyos miembros presentan generalmente corolas blancuecinas. En los taxones estudiados, *Ayapana amygdalina*, *Liatris punctata* y *Steviopsis rapunculoides* presentan las corolas de color violáceo.

15. Forma de las corolas: 0-infundibuliforme, 1-tubular, 2-filiforme.

Las corolas infundibuliformes presentan un limbo amplio, claramente diferenciado del tubo. Las corolas tubulares no presentan una clara diferenciación entre el limbo y el tubo y miden más de 0.45 mm de diámetro a nivel de las anteras. Las corolas filiformes tampoco se diferencian en limbo y tubo y tienen un diámetro a nivel de las anteras de 0.20-0.45 mm. La corola filiforme es la principal característica diagnóstica de *Carminatia tenuiflora* (McVaugh, 1972, 1984; Turner, 1988, 1997).

16. Presencia de una constricción subapical en la corola: 0-no, 1-sí.

La presencia de una constricción subapical en la corola es una de las principales características diagnósticas de *Carminatia alvarezii* (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1987). Por otro lado, el estudio en campo y en especímenes de herbario *C. papagayana* demostró que las corolas de esta especie también presentan una constricción subapical.

17. Forma de los apéndices de las ramas del estilo: 0-puntiagudos, 1-clavados, 2-lineares.

King y Robinson (1987) consideraron los apéndices de las ramas del estilo como clavados cuando son anchos y engrosados. De acuerdo con tales autores, este tipo de apéndice es característico de la subtribu Alomiinae. Por otra parte, aunque los apéndices de las ramas del estilo de *C. recondita* y *C. tenuiflora* se han descrito como filiformes; el estudio en campo y de ejemplares de herbario demostró que en la anthesis los apéndices de estas dos especies también son clavados. Por el contrario, en *Ayapana amygdalina* y *Brickellia diffusa*, los apéndices de las ramas del estilo se estrechan hacia el ápice, lo cual se consideró como apéndices puntiagudos. Por otra parte, se consideró como apéndices lineares a los de *Liatris punctata*, los cuales son obtusos a ligeramente agudos.

18. Presencia de engrosamiento en la base del estilo: 0-sí, 1-no.

Una de las principales características de *Brickellia* es la presencia de un engrosamiento en la base del estilo. Este engrosamiento también se presenta en *Dissothrix* y *Flyriella* y está ausente en *Brickelliastrum*, *Carminatia*, *Helogyne*, *Kyrsteniopsis*, *Liatris* y *Steviopsis*.

19. Forma de las cipselas en corte transversal: 0-pentagonal, 1-rolliza a tetragonal, 2-biconvexa.

La mayoría de las Alomiinae presenta cipselas pentagonales en corte transversal. El género *Brickellia* es una excepción, pues la mayoría de sus especies posee cipselas cuya forma varía de rollizas a tetragonales. El grupo *Barroetea* de *Brickellia* se caracteriza por sus cipselas tangencialmente comprimidas, las cuales se observan biconvexas en corte transversal. Las cipselas de *Liatris* (subtribu *Liatrinae*) también son rollizas a tetragonales en corte transversal.

20. Número de costillas en las cipselas: 0-cinco, 1-diez, 2-seis a nueve.

En la mayoría de las Alomiinae se presentan cinco costillas por cipsela. Las especies de *Brickellia* generalmente presentan diez costillas por cipsela, con excepción de las especies del grupo *Barroetea* que suelen presentar cinco costillas. Por otro lado, en *Brickelliastrum*, *Helogyne* y *Steviopsis* se observan cipselas con seis a nueve costillas.

21. Presencia de tricomas pilosos en el ápice de las cipselas: 0-no, 1-sí.

En los dos terminales de *Carminatia alvarezii*, *C. recondita* y *C. papagayana*, el ápice de las cipselas presenta tricomas pilosos justo debajo de donde se inserta el vilano. En el resto de los terminales no se presentan estos tricomas.

22. Presencia de glándulas estipitadas en las cipselas: 0-no, 1-sí.

Steviopsis rapunculoides se caracteriza por presentar glándulas estipitadas en las cipselas. Estas glándulas también se presentan en *Helogyne straminea*, *Kyrsteniopsis nelsonii* y *Liatris punctata*.

23. Tipo de superficie de las cipselas: 0-lisa, 1-corrugada.

La superficie de las cipselas de *Carminatia* se vuelve corrugada en la madurez (Fig. 1). En el resto de los terminales la superficie se mantiene lisa.

24. Tamaño de las cerdas del vilano: igual-0, desigual-1.

La principal característica diagnóstica de *Dissothrix* es su vilano desigual, constituido por alrededor de cinco cerdas largas entremezcladas con varias cerdas cortas (King y Robinson, 1987). En el resto de los taxones estudiados el vilano está constituido por cerdas iguales en tamaño y forma.

25. Tipo de cerdas del vilano: 0–capilares, 1-plumosas.

El vilano de cerdas capilares es el más común en las Eupatorieae y está compuesto por cerdas lisas o con muy diminutas prolongaciones laterales (0.1 mm de largo o menos). Una de las características diagnósticas de *Carminatia* es el vilano de cerdas plumosas y consiste en cerdas con tricomas laterales pilosos y largos. También se les ha llamado cerdas plumosas a las del vilano del grupo *Kuhnia* de *Brickellia* y del género *Liatris*.

26. Postura de las cerdas del vilano: 0-rectas, 1-sinuosas.

Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987) consideraron a las cerdas del vilano sinuosas como característica diagnóstica de *C. alvarezii*. En *C. alvarezii*-A este atributo es conspicuo; sin embargo, en *C. alvarezii*-B, las cerdas del vilano por lo general son rectas, al igual que en el resto de los terminales.

27. Volumen de las cerdas del vilano: 0-rollizo, 1-aplanado.

De acuerdo con King y Robinson (1987), *Brickellia* y *Carminatia* tienen las cerdas del vilano aplanadas, a diferencia del resto de los terminales en el que las cerdas son rollizas.

28. Número cromosómico: 0- n = 10, 1- n = 9.

En *Brickelliastrum*, *Carminatia*, *Flyriella* y *Kyrsteniopsis*, el número cromosómico es $n = 10$ y en *Brickellia* es $n = 9$. Los números cromosómicos de *C. alvarezii*-B, *Dissothrix imbricata*, *Helogyne straminea* y *Steviopsis rapunculoides* se desconocen.

6.2. Matriz de datos

La matriz de datos está constituida por 20 terminales y 28 caracteres (Cuadro 1), de los cuales 24 son binarios y cuatro (7, 15, 19 y 20) son multiestado. Cuatro caracteres (12, 13, 24 y 26) resultaron no informativos. En total 560 celdas constituyen la matriz, una de ellas con un polimorfismo total (*), otra con un carácter inaplicable (-) y cinco con caracteres desconocidos (?).

6.3. Análisis cladístico

Se obtuvieron ocho cladogramas igualmente parsimoniosos, con longitud de 58 e índices de consistencia y retención de 0.55 y 0.77 respectivamente. El consenso de estos cladogramas tiene una longitud de 70 e índices de consistencia y retención de 0.45 y 0.66 respectivamente (Fig. 1).

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Cuadro 1. Matriz de datos para el análisis cladístico de *Carminatia* y grupos afines.

	1	5	10	15	20	25
1.Ayapana amygdalina	0	0	0	0	0	0
2.Brickellia adenolepis	0	0	0	1	0	1
3.Brickellia diffusa	1	0	0	0	0	0
4.Brickellia filipes	1	0	0	0	0	0
5.Brickellia laxiflora	1	0	0	0	0	0
6.Brickellia odontophylla	0	0	1	0	0	0
7.Brickellia oreithales	0	0	1	0	0	0
8.Brickellia sonorana	1	0	0	1	0	0
9.Brickelliastrum fendleri	0	0	0	0	0	0
10.Carminatia alvarezii-A	1	1	0	2	1	0
11.Carminatia alvarezii-B	1	1	0	2	1	0
12.Carminatia papagayana	1	0	1	0	2	1
13.Carminatia recondita	1*	0	1	0	2	1
14.Carminatia tenuiflora	1	0	1	0	2	1
15.Dissothrix imbricata	1	0	0	0	0	0
16.Flyriella parryi	0	1	0	0	0	0
17.Helogyne straminea	0	0	0	0	0	0
18.Kyrsteniopsis nelsonii	0	0	0	0	0	0
19.Liatris punctata	0	0	0	0	0	0
20.Steviopsis rapunculoides	0	0	0	0	0	0

6.3.1. Monofilia de *Carminatia*

En los ocho cladogramas igualmente parsimoniosos (CIP), los terminales de *Carminatia* forman un grupo monofilético (Fig. 1), el cual se sustenta por dos sinapomorfias: médula del tallo hueca (3/1) y superficie de las cipselas corrugada en la madurez (23/1) (Fig. 2). El clado de *Carminatia* también tiene apoyo de cuatro homoplasias: venación palmada de la hoja: (7/2), hojas ausentes en la capitulescencia (9/1), ausencia de engrosamiento en la base del estilo (18/1) y vilano de cerdas plumosas (25/1) (Fig. 2).

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

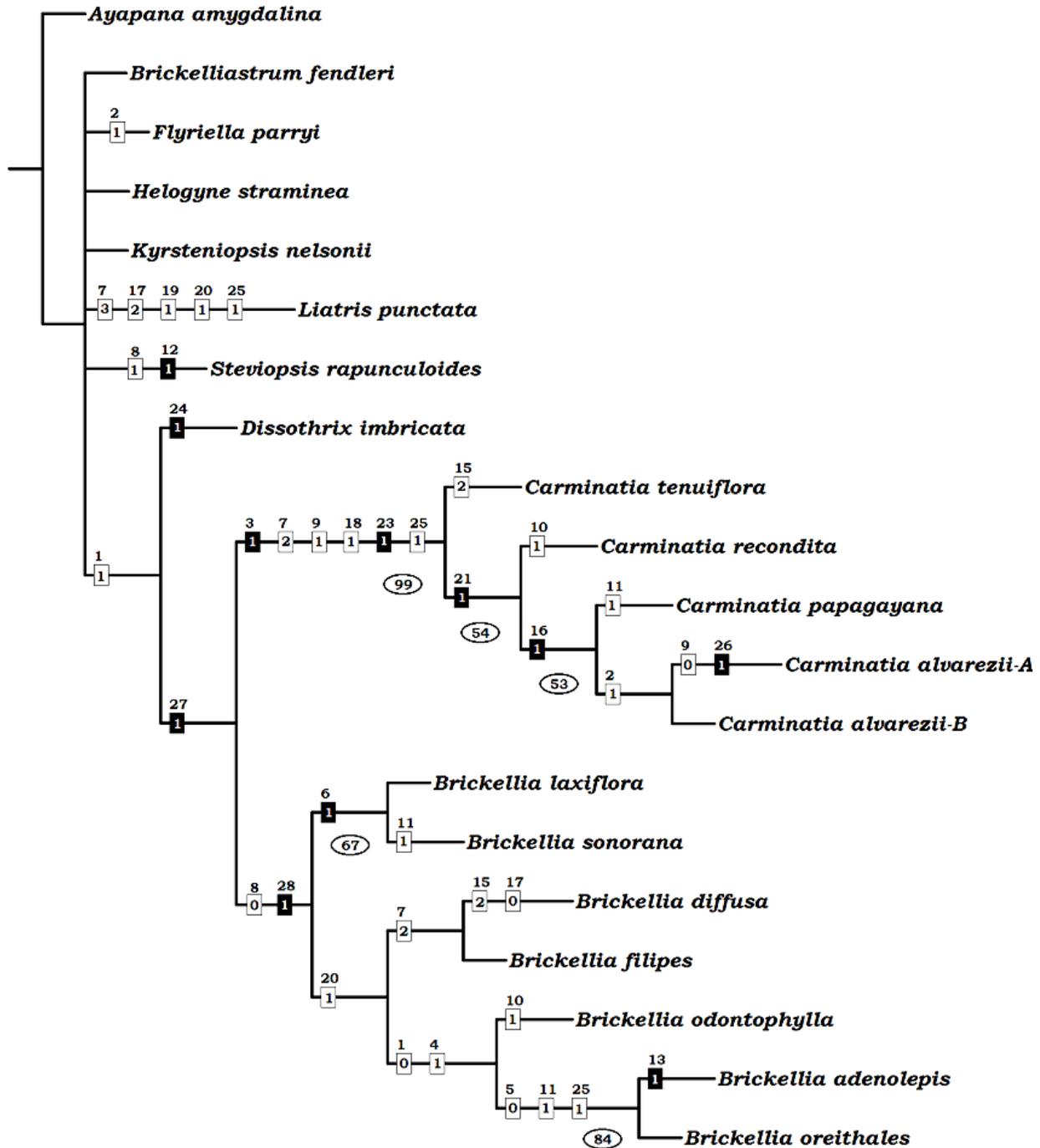


Figura 1. Consenso de los ocho CIP resultantes del análisis cladístico de *Carminatia* (L = 70, IC = 0.45, IR = 0.66). Los números ubicados arriba de los barras corresponden a los caracteres y los números por dentro a los estados. Las barras negras representan estados apomórficos y las barras blancas estados homoplásicos. Sólo se mapearon los caracteres presentes de manera no ambigua en los ocho CIP. Dentro de las elipses se muestran los valores de *bootstrap*; sólo se muestran los clados que presentan un valor mayor a 50.



Figura 2. Superficie corrugada de una cipsela madura de *Carminatia tenuiflora*, Rzedowski 40588 (MEXU). También se puede observar la condición plumosa y aplanada de las cerdas del vilano.

6.3.2. Relaciones filogenéticas de *Carminatia*

En los ocho CIP *Brickellia* se recupera como el grupo hermano de *Carminatia* (Fig. 1) con apoyo de una sinapomorfia: cerdas del vilano aplanadas (27/1) (Fig. 2). Asimismo, el clado formado por *Carminatia* y *Brickellia* tiene a *Dissothrix* como grupo hermano, con apoyo de una homoplasia: duración anual del ciclo de vida (1/1).

6.3.3. Relaciones filogenéticas entre las especies de *Carminatia*

Los dos terminales de *C. alvarezii* forman un clado sustentado por una homoplasia: presencia de glándulas estipitadas en el tallo y ramas (2/1).

Asimismo, *C. papagayana* se recupera como la especie hermana de *C. alvarezii* con apoyo de una sinapomorfia: presencia de una constricción subapical en la corola (16/1) (Fig. 3).



Figura 3. Parte superior de algunas corolas de *C. alvarezii*, Mota 107 (MEXU). Se observa la presencia de una constricción subapical en las corolas. Barra = 1 mm.

Asimismo, *C. recondita* se recupera como el grupo hermano del clado formado por los terminales de *C. alvarezii* y *C. papagayana*, con sustento de una sinapomorfia: presencia de tricomas pilosos en el ápice de la cipsela (21/1) (Fig. 4). Por otro lado, *C. tenuiflora* se ubica como la especie más tempranamente divergente del género.



Figura 4. Parte superior de una cipsela de *Carminatia alvarezii*, Tenorio 17622 (MEXU), en donde se puede observar la presencia de tricomas pilosos. Barra = 200 μ m.

Además, la rama de *C. tenuiflora* presenta una homoplasia: corolas filiformes (15/2). La rama de *C. recondita* también presenta una homoplasia: capítulos reclinados a descendentes en la antesis (10/1). Por su parte, la rama de *C. papagayana* presenta una homoplasia: pedúnculos largos (11/1). Asimismo, la rama de *C. alvarezii*-A presenta dos características, una autapomorfia: postura sinuosa de las cerdas del vilano (6/1) y una homoplasia: presencia de hojas en la capitulescencia (9/0).

6.4. Bootstrap y Remoción de Caracteres

Los resultados del remuestreo de *bootstrap* se presentan en la figura 1. Por otra parte, la remoción independiente de 12 de los 25 caracteres informativos no afecta la topología del consenso. Estos caracteres son: tipo de médula del tallo (3), longitud del peciolo (5), presencia de hojas en la

capitulescencia (9), orientación de los capítulos en la antesis (10), longitud de los pedúnculos (11), color de las corolas (14), forma de los apéndices de las ramas del estilo (17), presencia de engrosamiento en la base del estilo (18), forma de las cipselas en corte transversal (19), tipo de superficie de las cipselas (23), tipo de cerdas del vilano (25) y número cromosómico básico (28).

En contraste, cuando se remueven cualquiera de los siguientes seis caracteres: duración del ciclo de vida (1), filotaxia (4), presencia de gotitas de resina en el envés de la hoja (8), forma de las corolas (15), número de costillas en las cipselas (20) y presencia de glándulas estipitadas en las cipselas (22), se generan consensos de hasta 12 pasos más cortos en comparación con el consenso obtenido con la matriz original. La remoción del carácter 4 produce un consenso de 58 pasos con topología idéntica al de uno de los cladogramas igualmente parsimoniosos, en el que sólo son ambiguas las relaciones de *Liatris punctata* y *Steviopsis rapunculoides*. Si se remueve el carácter 20, se obtiene un consenso de 60 pasos en el que nuevamente sólo son ambiguas las relaciones de *L. punctata* y *S. rapunculoides*; sin embargo, se pierden los clados formados por las especies anuales de *Brickellia*. Tras remover el carácter 1, se obtiene un consenso de 62 pasos y se recupera un clado constituido por *Helogyne straminea*, *Kyrsteniopsis nelsonii*, *L. punctata* y *S. rapunculoides*; sin embargo, las relaciones de *Carminatia* se vuelven ambiguas. Si se remueven los caracteres 8 ó 15, se produce un consenso de 64 pasos en el que se recupera un clado constituido por *H. straminea*, *L. punctata* y *S. rapunculoides*. Cuando

se remueve el carácter 22, se genera un consenso de 66 pasos con topología similar al consenso de la matriz original, con excepción de que *Flyriella* se recupera como el grupo hermano del clado constituido por *Dissothrix*, *Carminatia* y *Brickellia*.

Por otro lado, tras remover cualquiera de los siguientes seis caracteres: presencia de glándulas estipitadas en el tallo y ramas (2), presencia de espínulas en los dientes del margen de la hoja (6), tipo de venación de la hoja (7), presencia de una constricción subapical en la corola (16), presencia de tricomas pilosos en el ápice de la cipsela (21) y volumen de las cerdas del vilano (27), se generan consensos de hasta 11 pasos más largos en comparación con el consenso obtenido con la matriz original. Cuando se remueve el carácter 2, se obtiene un consenso de 71 pasos, colapsando el clado formado por los dos terminales de *C. alvarezii*. Tras remover los caracteres 6 ó 7 se generan consensos de 71 pasos, en donde solamente se ven afectadas las relaciones entre las especies anuales de *Brickellia*. Si se remueve el carácter 21, las relaciones entre *C. recondita*, *C. tenuiflora* y el clado formado por los terminales de *C. alvarezii* y *C. papagayana* se vuelven ambiguas. Asimismo, tras remover el carácter 16, se pierde el clado formado por los dos terminales de *C. alvarezii*, *C. papagayana* y *C. recondita*. La remoción del carácter 27 es la que más afecta la topología del consenso. Tras la remoción de este carácter, se produce un consenso de 81 pasos, prácticamente sin resolución, aunque se mantiene el clado formado por los terminales de *Carminatia*.

7. DISCUSIÓN

7.1. Monofilia de *Carminatia*

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que las especies de *Carminatia* constituyen un grupo monofilético. Se considera que se puso a prueba la monofilia del grupo interno de manera robusta, ya que la monofilia de *Carminatia* se intentó refutar incluyendo en el análisis cladístico a los géneros de la subtribu Alomiinae que presentan más similitudes morfológicas con *Carminatia* (*Brickellia*, *Brickelliastrum*, *Dissothrix*, *Flyriella*, *Kyrsteniopsis*) y también aquellos géneros que en cierto modo, han sido relacionados con el grupo interno (*Helogyne*, *Liatris*, *Steviopsis*). Además, el clado de *Carminatia* tiene un valor elevado de *bootstrap* (99) y no se vio afectado por el análisis de remoción de caracteres, lo cual brinda confianza en cuanto a la solidez y estabilidad de este clado.

Aparte de las sinapomorfias que sustentan a *Carminatia* como grupo monofilético (médula del tallo hueca y superficie de las cipselas corrugada en la madurez), es posible que el tipo de cerdas plumosas de *Carminatia* representen otra sinapomorfia del género. De acuerdo con King y Robinson (1987), las cerdas del vilano de *Carminatia* son únicas en las Eupatorieae debido a que ningún otro taxón con vilano plumoso presenta la combinación de cerdas aplanadas, dilatadas en la base y con tricomas laterales tan largos (hasta 2.5

mm). No obstante, en el análisis cladístico se optó por considerar como cerdas plumosas a las presentes en los terminales del grupo *Kuhnia* de *Brickellia* (*B. adenolepis* y *B. oreithales*), *Carminatia* y *Liatris punctata*, debido a que la condición plumosa del vilano es el atributo por el que originalmente se consideró afinidad entre estos taxones. Los resultados obtenidos son congruentes con King y Robinson (1987), quienes argumentan que el vilano plumoso del grupo *Kuhnia* de *Brickellia* y *Liatris* no representa una evidencia de afinidad de estos taxones con *Carminatia*, sino que se ha desarrollado de manera independiente (Robinson et al., 2009).

Igualmente, los capítulos de las especies de *Carminatia* están constituidos constantemente por 11 flósculos. Es posible que este atributo también represente una sinapomorfia del género; sin embargo, es necesario realizar conteos precisos del número de flósculos por capítulo presentes en los grupos externos, actividad que no se pudo realizar debido a la escasez de material herborizado de algunos grupos externos (*Dissothrix imbricata*, *Helogyne straminea*, *Brickelliastrum fendleri*, *Brickellia filipes*, *B. laxiflora*, *Flyriella parryi*, entre otros).

7.2. Relaciones filogenéticas de *Carminatia*

El clado formado por *Brickellia* y *Carminatia* no presenta un valor significativo de *bootstrap* y se colapsa cuando se remueve el carácter que lo sustenta (cerdas del vilano aplanadas) y también cuando se remueve el carácter

duración del ciclo de vida. No obstante, este resultado es congruente con los análisis moleculares de la tribu Eupatorieae presentados por Robinson et al. (2009), en los que *Carminatia* y *Brickellia* forman un clado. Por el contrario, Turner (1988) no considera a *Brickellia* relacionado con *Carminatia*, principalmente por la diferencia en el número cromosómico básico: $x = 9$ para *Brickellia* y $x = 10$ para *Carminatia*. Además, Turner (1988) menciona que morfológicamente *Carminatia* no parece estar relacionado con *Brickellia*, posiblemente debido a que en *Brickellia* la base del estilo está engrosada y por lo general las cipselas son rollizas a tetragonales y con diez costillas, mientras que en *Carminatia* la base del estilo no está engrosada y las cipselas son pentagonales y con cinco costillas. La presencia de un engrosamiento en la base del estilo, la forma de las cipselas y el número de costillas, se han usado ampliamente en la taxonomía tradicional de la tribu para el reconocimiento de géneros; sin embargo, King y Robinson (1987) y Robinson (2009) señalan la importancia de estudiar nuevos caracteres, principalmente microscópicos. De acuerdo con los resultados, el atributo que resulta como evidencia de la cercanía entre *Carminatia* y *Brickellia*, es el de las cerdas del vilano aplanadas, uno de los caracteres novedosos estudiados por King y Robinson (1987).

Por otro lado, *Dissothrix* no se corrobora como el género más cercano a *Carminatia*, aunque constituye el grupo hermano del clado formado por *Brickellia* y *Carminatia*. Igualmente, los resultados obtenidos sugieren que ni

Brickelliastrum, *Flyriella*, *Kyrsteniopsis*, *Helogyne* o *Steviopsis* comparten un ancestro común inmediato con *Carminatia*.

7.3. *Carminatia papagayana* como variedad de *C. alvarezii*

En el análisis cladístico se consideró como *C. alvarezii*-A a las poblaciones presentes en la provincia morfotectónica Oaxaquense (Ferrusquía-Villafranca, 1990), principalmente en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Oaxaca y Puebla. En esta región, *C. alvarezii* presenta una capitulescencia foliosa, abundantes glándulas estipitadas (en el tallo, ramas, pedúnculos, involucreo y a veces también en el peciolo y en el margen de la hoja), corolas más largas (Fig. 5) y vilano de cerdas más cortas (Fig. 6) y sinuosas. Además, en esta región, *C. alvarezii* se presenta principalmente en matorrales xerófilos, ubicados entre 1350-2400 msnm.

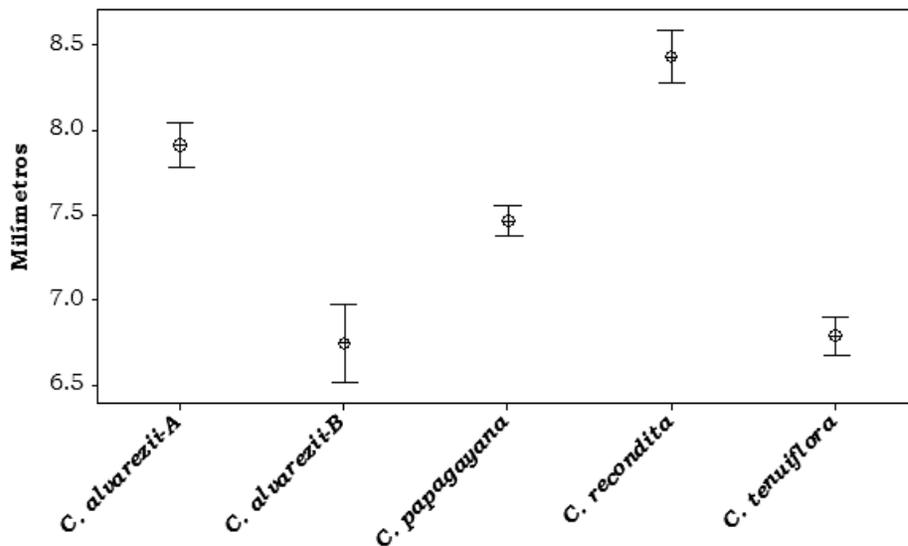


Figura 5. Gráfica de intervalos para la media (95% de confianza) de la longitud de la corola entre las especies de *Carminatia*.

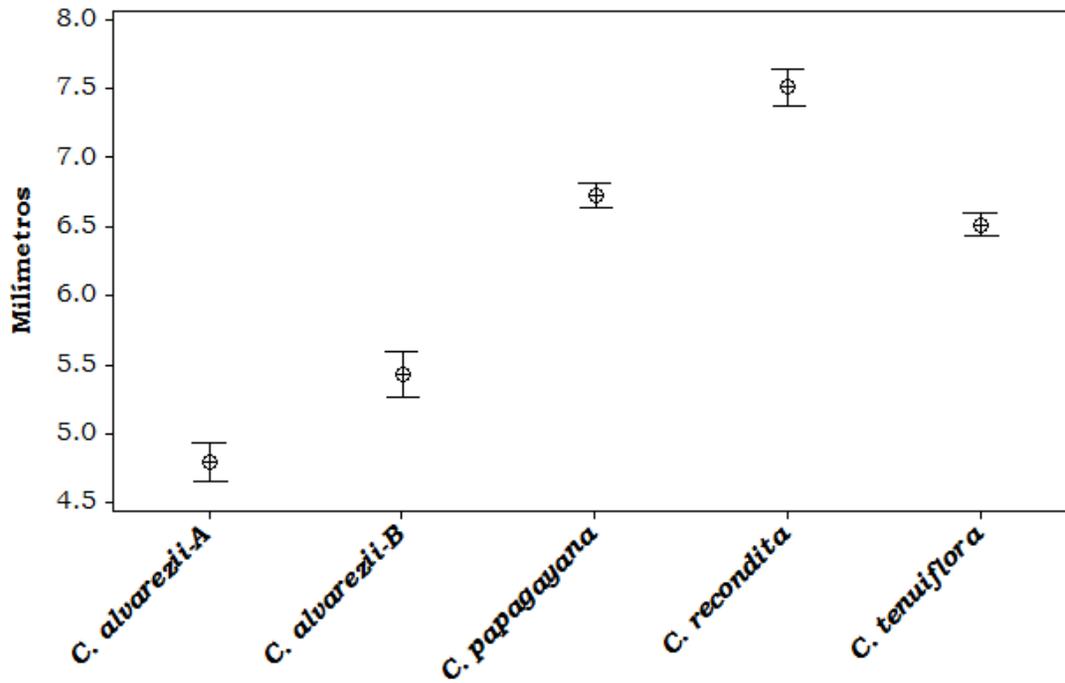


Figura 6. Gráfica de intervalos para la media (95% de confianza) de la longitud del vilano entre las especies de *Carminatia*.

Por otra parte, en el análisis cladístico se consideró como *Carminatia alvarezii-B*, a las poblaciones presentes en su mayor parte en la provincia morfotectónica Jalisqueño-Guerrerense (Ferrusquía-Villafranca, 1990), en la Cuenca del Río Balsas sensu Fernández-Nava et al. (1998). En esta región, *C. alvarezii* presenta una capitulescencia desnuda, menor cantidad de glándulas estipitadas (presentes al menos en el tallo, a veces también en las ramas, pedúnculos e involucro), corolas más cortas (Fig. 5), cipselas más cortas (Fig. 7) y cerdas del vilano más largas (Fig. 6), generalmente rectas. Además, en esta zona *C. alvarezii* se presenta principalmente en bosque tropical caducifolio, ubicados entre 300-1780 msnm.

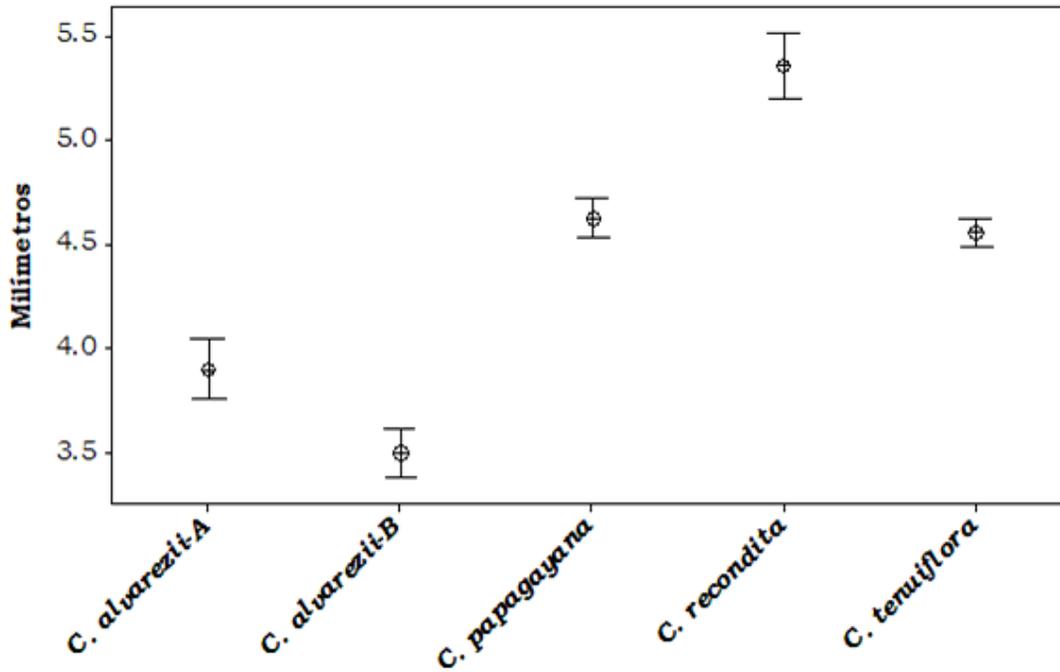


Figura 7. Gráfica de intervalos para la media (95% de confianza) de la longitud de la cipsela entre las especies de *Carminatia*.

A pesar de la variabilidad morfológica de *C. alvarezii*, esta especie se puede reconocer de las demás especies del género por la combinación de los siguientes caracteres: involucro corto, menor de 13 mm de largo (Fig. 8), corolas con una constricción subapical y cipselas siempre turbinadas. Debido a que *C. papagayana* presenta la combinación de las características diagnósticas de *C. alvarezii*: involucro corto (Fig. 8), constricción subapical de la corola (Fig. 9) y cipselas turbinadas (Fig. 10), se considera que *C. papagayana* representa una variante más de *C. alvarezii*, en este caso constituida por las poblaciones presentes en la región del Río Papagayo, en los lomeríos a sotavento de la provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña (Ferrusquía-Villafranca, 1990),

en el estado de Guerrero. En esta región *Carminatia alvarezii* se caracteriza por la ausencia de glándulas estipitadas (salvo algunas glándulas ocasionales en el pedúnculo y en el tallo), pedúnculos más largos (Fig. 11), cipselas más largas (Figs. 7 y 10) y cerdas del vilano más largas (Fig. 6), por lo general rectas. Cabe mencionar que Turner (1988) citó originalmente como *C. alvarezii* a material de la región del Río Papagayo (*Kruse 1220* ENCB).

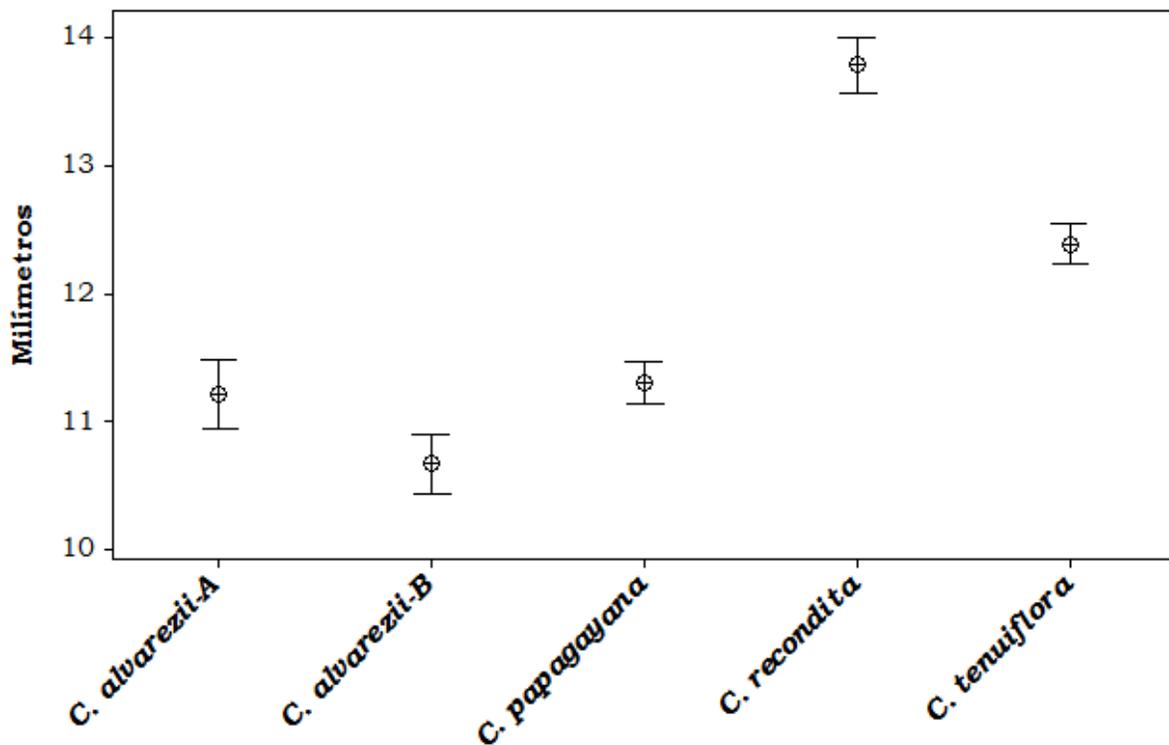


Figura 8. Gráfica de intervalos para la media (95% de confianza) de la longitud del involucre entre las especies de *Carminatia*.



Figura 9. Parte superior de una corola del ejemplar *Hinojosa 578* (MEXU), recolectado en la región del Río Papagayo, provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña, estado de Guerrero, en donde se muestra la presencia de una constricción subapical. Barra = 1 mm.



Figura 10. Variación en la morfología de la cipsela en *Carminatia alvarezii*. Los ejemplares de la provincia morfotectónica Oaxaquense, principalmente en la zona del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (izquierda, *Tenorio 17622* MEXU), presentan cipselas más negruscas. Los ejemplares de la provincia morfotectónica Jalisco-Guerrero, en la Cuenca del Río Balsas (centro, *Matuda 27499* MEXU), presentan cipselas más cortas (Fig. 3) y grisáceas. Los ejemplares de la región del Río Papagayo, en la provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña, en el estado de Guerrero (derecha, *Hinojosa 578* MEXU), presentan cipselas más largas (Fig. 3), también grisáceas. A pesar de la variación en longitud y coloración, las cipselas son turbinadas y con la base algo arqueada. Barra = 1 mm.

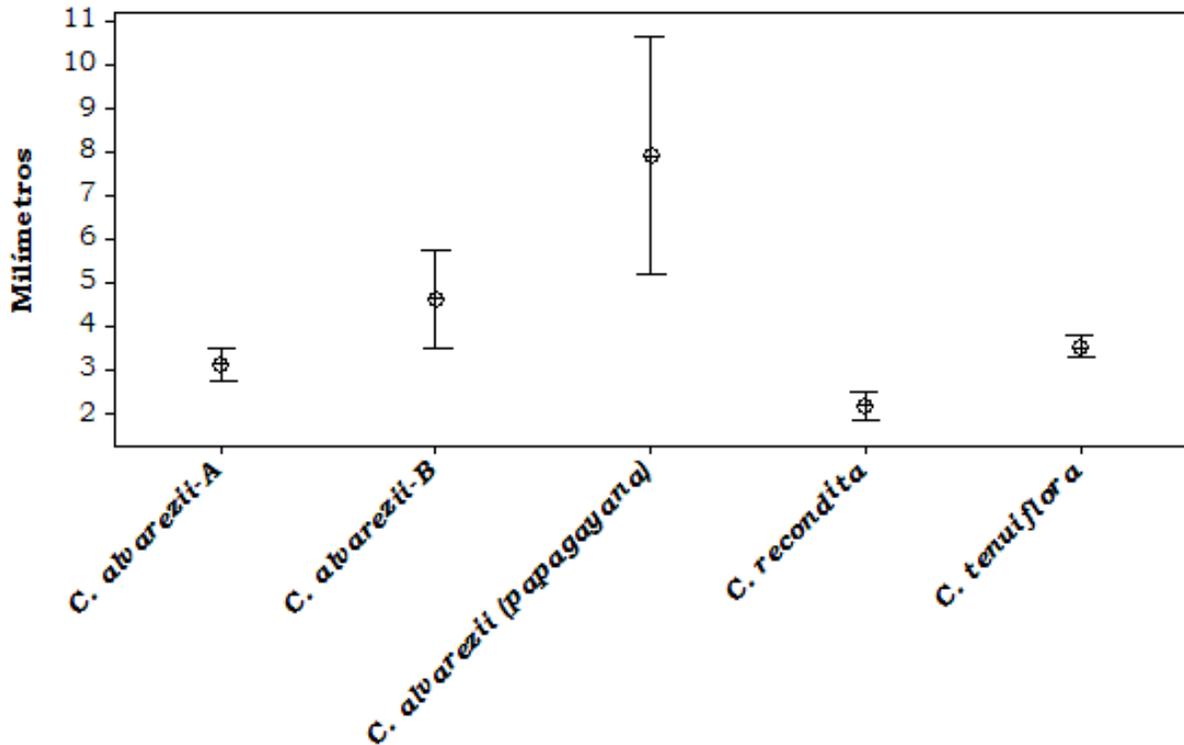


Figura 11. Gráfica de intervalos para la media (95% de confianza) de la longitud del pedúnculo entre las especies de *Carminatia*.

Se propone reconocer como variedades de *C. alvarezii* a los terminales *C. alvarezii-A* (la variedad típica, presente en la provincia morfotectónica Oaxaquense), *C. alvarezii-B* (*C. alvarezii* Rzed. & Calderón var. *balsana* Hinojosa, presente en la Cuenca del Río Balsas, principalmente en la provincia morfotectónica Jalisco-Guerrero) y *C. papagayana* (*C. alvarezii* Rzed. & Calderón var. *papagayana* (B. L. Turner) Hinojosa, presente en la región del Río Papagayo, en la provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña, en el estado de Guerrero) (Fig. 12). De esta manera, se considera que el género contiene solamente tres especies *C. alvarezii*, *C. recondita* y *C. tenuiflora*.

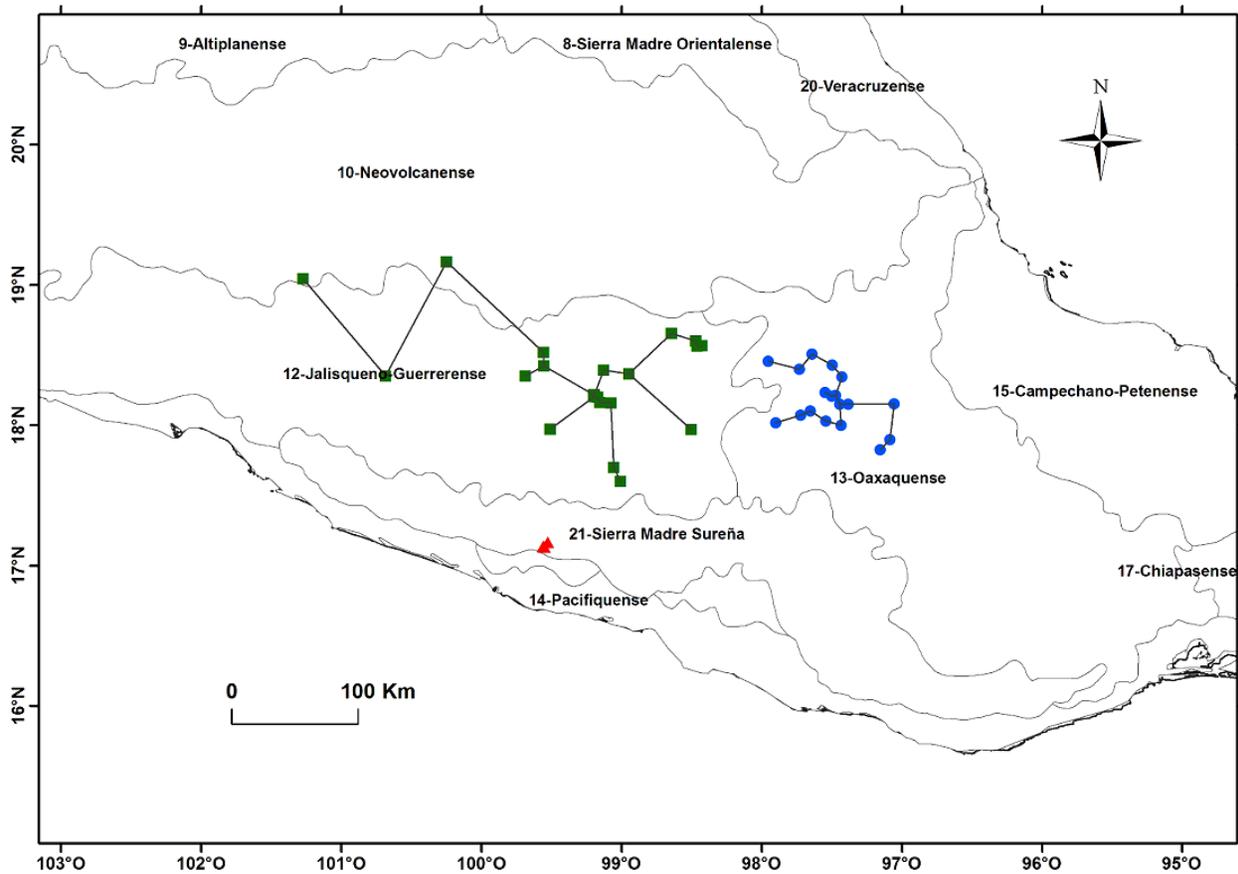


Figura 12. Distribución de las tres variedades propuestas para *Carminatia alvarezii*. Los círculos corresponden a la variedad típica, los cuadros a *C. alvarezii* var. *balsana* y los triángulos a *C. alvarezii* var. *papagayana*. Los sitios de recolecta están unidos mediante una red de tendido mínimo para ilustrar el trazo biogeográfico de las variedades.

7.4. Relaciones filogenéticas entre las especies de *Carminatia*

Al considerarse a *C. papagayana* como una variedad de *C. alvarezii*, los resultados obtenidos indican que *C. recondita* es la especie hermana de *C. alvarezii*. Este resultado es congruente con la hipótesis de Turner (1988) de que estas dos especies están más cercanas, debido a que ambas presentan corolas anchas, además de que ocasionalmente *C. recondita* presenta glándulas

estipitadas en el tallo al igual que *Carminatia alvarezii*. Además, *C. alvarezii* y *C. recondita* comparten la presencia de tricomas pilosos en el ápice de la cipsela, atributo que se corrobora como una sinapomorfia. McVaugh (1972, 1984) notó que la presencia de tricomas pilosos en el ápice de la cipsela permitía reconocer a *C. recondita* de *C. tenuiflora*. Por otro lado, Rzedowski y Calderón de Rzedowski (1987) y Turner (1988) no describieron la presencia de tricomas pilosos en el ápice de la cipsela de *C. alvarezii*; sin embargo, en la ilustración de la especie de Turner (1988), se muestra el esquema de una cipsela con un acercamiento en el ápice, en el cual se ilustra la presencia de los tricomas pilosos. Por otra parte, Turner (1988) consideró a *C. tenuiflora* como la especie más avanzada del género; sin embargo, los resultados obtenidos no corroboran esta hipótesis pues indican que esta especie es la más tempranamente diversificada del género.

8. CONCLUSIONES

Con los datos empleados se apoya la hipótesis de que el género *Carminatia* es un grupo monofilético. Las sinapomorfias de este género son la médula del tallo hueca y la superficie de las cipselas corrugada en la madurez. Estudios futuros pueden demostrar que el tipo de cerdas plumosas del vilano y el número constante de 11 flósculos por capítulo también son sinapomorfias del género.

Por otra parte, con los datos empleados, *Brickellia* se recupera como el grupo hermano de *Carminatia*. La relación de hermandad está sustentada por una sinapomorfia, las cerdas del vilano aplanadas. Los resultados también indican que la condición plumosa del vilano se originó independientemente en el grupo *Kuhnia* de *Brickellia*, en *Carminatia* y *Liatris*.

Con base en los resultados del análisis cladístico se propone dividir a *C. alvarezii* en tres variedades. De este modo, *C. alvarezii* var. *alvarezii* representa las poblaciones de la provincia morfotectónica Oaxaquense, principalmente en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, *C. alvarezii* var. *balsana* a las poblaciones distribuidas en su mayor parte en la provincia morfotectónica Jalisco-Guerreroense, principalmente en la Cuenca del Río Balsas y *C. alvarezii* var. *papagayana* a las poblaciones de la región del Río Papagayo, en la zona de sotavento de la provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña, en el estado de Guerrero. Debido a que *C. papagayana* se propone como variedad de

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Carminatia alvarezii, en el tratamiento taxonómico sólo se reconocen tres especies para el género, *C. alvarezii*, *C. recondita* y *C. tenuiflora*.

En cuanto a las relaciones filogenéticas entre las especies de *Carminatia*, los resultados indican que *C. tenuiflora* es la especie más tempranamente divergente del género, mientras que *C. recondita* y *C. alvarezii* resultan como especies hermanas con sustento de una sinapomorfía, presencia de tricomas pilosos en el ápice de las cipselas.

9. TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Carminatia Moc. ex DC., in Prodr. 7: 267. 1838. **Tipo:** *C. tenuiflora* DC.

Hierbas anuales, erectas, delgadas, 15-200 cm alto, pilosas o glandular-estipitadas, glabrescentes, los tricomas multicelulares, hialinos, uniseriados y puntiagudos en el ápice, los glandulares biseriados. **Tallos** hexagonales a cilíndricos, verdosos a morado-rojizos, ligeramente surcados, fistulosos en la madurez. **Hojas** simples, notablemente pecioladas, opuestas y decusadas, en ocasiones alternas en la capitulescencia; lámina cordada u ovado-deltaoide a muy ampliamente ovada, ápice agudo o acuminado, margen eroso, base redondeada a cordada, venación palmada, con tres a cinco venas principales originadas desde la base de las que surgen venas secundarias anastomosadas formando un retículo. **Capitulescencia** estrecha y racemiforme, a veces amplia y paniculiforme, por lo general desnuda, a veces foliosa, constituyendo un tercio o por lo general más de la mitad del brote. **Capítulos** homógamos, discoides, a menudo fasciculados, a veces notablemente pedunculados, ascendentes a descendentes. **Involucro** cilíndrico a turbinado, a veces subcampanulado u ovoide, subimbricado, triseriado, las brácteas verdosas o verdoso-amarillentas, a menudo con tintes morado-rojizos, las exteriores ovado-elípticas, las intermedias lanceolado-oblongas, las internas conduplicadas y abrazando a los flósculos periféricos, casi tan largas como ellos, ápice agudo-apiculado a caudado-cuspidado, margen escarioso, a menudo ciliado, superficie

abaxial con tres estriás negruscas, glabra o pilulosa, a veces glandular.

Receptáculo plano, desnudo, alveolado tras la caída de las cipselas. **Flósculos** 11 por capítulo, hermafroditas y fértiles; **corolas** tubulares a filiformes, sin distinción clara entre tubo y limbo, a veces atenuadas desde el ápice hacia la base, con cinco lóbulos apicales diminutos, ovados a triangulares, atenuadas o conspicuamente constreñidas debajo de los lóbulos, la base dilatada, blanquecinas, blanquecino-verdosas o blanquecino-amarillentas, varias veces con tintes morado-rojizos, glabras o con glándulas en el ápice y en los lóbulos; **anteras** insertas, hialinas, con apéndices apicales ovados, planos, las bases obtusas; **ramas del estilo** exertas, filiformes a lineares, con apéndices apicales clavados en anthesis, base del estilo no engrosada, glabra. **Cipselas** pentagonales, turbinadas o linear-turbinadas a linear-subfusiformes, a veces arqueadas en la base, con 5 costillas, lisas a corrugadas en la madurez, grisáceas o negruscas, espiculadas. **Vilano** de cerdas plumosas, aplanadas, dilatadas la base, persistentes, rara vez frágiles y decíduas, ya sea como unidad o en grupos, cada cerda con tricomas laterales pilosos, de hasta 2.5 mm largo. **Polen** amarillento, tricolporado, caveado, estructura tectada, equinada, tectum perforado, escultura columelada. **Número cromosómico** $n = 10$.

Género constituido por tres especies y tres variedades, distribuido desde el suroeste de Estados Unidos hasta El Salvador. Las especies de *Carminatia* crecen en regiones cálidas, generalmente en ambientes húmedos y umbrosos, tales como cañadas, laderas lóbregas, riberas, zanjas y bajo la copa de los

árboles en claros de bosques. También se pueden presentar en asociaciones vegetales secundarias y a la orilla de caminos.

Clave para las especies del género *Carminatia*

1a. Corolas de 0.45 mm o menos de ancho a nivel de las anteras; ápice de las cipselas sin tricomas pilosos; cerdas del vilano 10 por cipsela.

1. *C. tenuiflora*

1b. Corolas de más de 0.45 mm de ancho a nivel de las anteras; ápice de las cipselas con tricomas pilosos; cerdas del vilano 11-19 por cipsela.

2a. Involucro de más de 13 mm de largo (si más corto, las ramas del estilo filiformes); corolas sin una constricción subapical; cipselas generalmente linear-subfusiformes.

2. *C. recondita*

2b. Involucro de 9-12 (-13) mm de largo; corolas con una constricción subapical; cipselas turbinadas a estrechamente turbinadas.

3. *C. alvarezii*

1. *Carminatia tenuiflora* DC., in Prodr. 7: 267. 1838.—**Tipo:** México.

Guanajuato: León, Méndez s.n. (holotipo: G-DC., no visto).

Brickellia tenuiflora (DC.) Keil & Pinkava, Amer. J. Bot. 63: 1393. 1976.

Hierbas 20-120 cm alto, pilosas a glabrescentes. **Limbo foliar** 1-10 cm largo, 1.2-15.0 cm ancho, peciolo 1-7 cm largo. **Capitulescencia** estrecha,

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

racemiforme, desnuda, constituyendo 2/3 o más del brote. **Capítulos** ascendentes en antesis, fasciculados, pedúnculos 1.2-6.0 mm largo. **Involucro** estrechamente ovoide a cilíndrico, 11-14 mm largo, las brácteas agudo-apiculadas en el ápice. **Corolas** filiformes, ligeramente atenuadas hacia el ápice, (5-) 6-7 (-8) mm largo, 0.3-0.4 mm ancho, lóbulos apicales 0.1 mm largo, a menudo provistos de tricomas en la superficie abaxial; **anteras** 0.6-0.8 mm largo; **ramas del estilo** filiformes, los apéndices ligeramente clavados, 0.1 mm ancho o menos. **Cipselas** linear-turbinadas a linear-subfusiformes, 4.5 mm largo, 0.5-0.7 mm ancho, grisáceas; **vilano** de 10 cerdas, 5.5-7.5 mm largo, a menudo frágiles y desprendiéndose como un anillo o en grupos, rectas.

Vegetación: Bosque de *Cupressus*, bosque de galería, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Quercus* y *Pinus*, bosque tropical caducifolio, chaparral, matorral subtropical, matorral xerófilo.

Intervalo altitudinal: 994-2312 m.

Floración: Septiembre-noviembre.

Distribución: Desde el suroeste de Estados Unidos (Nuevo México, Arizona y Texas) hasta Veracruz y Oaxaca, México. En la figura 13 se presenta la distribución de *Carminatia tenuiflora* en México.

Ejemplares examinados: **ESTADOS UNIDOS:** **Arizona:** *Reeves R1791* (ARIZ). **Nuevo México:** *Worthington 15101* (NY). **Texas:** *Correll 33677* (ENCB).

MÉXICO: **Aguascalientes:** *de la Cerda 7043* (SLPM); *García 4485* (MEXU); *Ramírez 946* (SLPM). **Baja California Sur:** *Carter 3474* (MEXU); *León 741*

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

(MEXU). **Coahuila:** *Henrickson 15044* (MEXU); *Wendt 1722* (MEXU).

Chihuahua: *Gentry 2874* (MEXU); *Laferriere 2105* (MEXU); *Lebgue 2520* (MEXU); *Palmer 239* (MEXU, NY); *Pringle 1017* (MEXU, NY); *Spellenberg 12100* (MEXU); *Spencer 1135* (MEXU); *Sundberg 2778* (MEXU); *Weber 8375* (MEXU).

Distrito Federal: *Céspedes 671* (MEXU); *Hinojosa 573* (MEXU); *Hinojosa 574* (MEXU); *Lyonnet 800* (MEXU); *Lyonnet 1679* (MEXU, NY); *Urbina 8807* (MEXU).

Durango: *González 3019* (MEXU); *Patoni 267* (ENCB, MEXU). **Guanajuato:** *Aguilera 288* (IBUG); *Flores 19* (ENCB, MICH, MEXU); *Rzedowski 40588* (ENCB, MEXU); *Zamudio 4673* (MEXU). **Estado de México:** *Hinton 4871* (HINTON); *Vibrans 5622* (MEXU); *Vibrans 6227* (MEXU). **Guerrero:** *Moore 5564* (MEXU).

Hidalgo: *Moore 5423* (MEXU). **Jalisco:** *Breedlove 61654* (MEXU, NY); *Carrillo 3495* (IBUG); *Gaiser 53*(MEXU); *Gaiser 70* (MEXU); *Harker 1860* (IBUG); *Harker 1879* (IBUG); *Harker 1915* (IBUG); *Harker 2004* (IBUG); *Herrera 5* (IBUG); *Hidalgo 44* (MEXU); *Keil 15604* (MEXU); *Lot 1351* (MEXU); *Navarro 64* (IBUG); *Reyna 593* (IBUG); *Sahagún 17* (IBUG); *Santana 7577* (IBUG); *Tena 174* (IBUG); *Villarreal de Puga 1140* (IBUG); *Villarreal de Puga 2098* (IBUG); *Villarreal de Puga 3559* (IBUG); *Villarreal de Puga 8081* (IBUG); *Villarreal de Puga 8152* (IBUG); *Villarreal de Puga 10887* (IBUG); *Villarreal de Puga 11403* (IBUG); *Villaseñor 724* (MEXU); *Zarate 50* (IBUG). **Michoacán:** *Díaz 2952* (ENCB, IBUG); *Díaz 3132* (ENCB, IBUG); *Díaz 3188* (MEXU); *Escobedo 2189* (MEXU); *Espinosa 2242* (ENCB, SLPM); *Grimaldo 581* (MEXU); *Ramamoorthy 4326* (MEXU); *Rzedowski 39108* (ENCB, IBUG, MEXU); *Santos 1852* (ENCB, IBUG, MEXU);

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Silva 447 (MEXU); *Tejero* 5270 (MEXU). **Morelos:** *Cabrera* 12124 (MEXU); *Castro* 127 (IBUG); *Cerros* 356 (FCME, IBUG). **Nayarit:** *Flores* 1464 (MEXU); *Flores* 1586 (MEXU); *Flores* 1646 (MEXU); *Flores* 4028 (MEXU); *Harker* 822 (IBUG); *Téllez* 11059 (MEXU); *Tenorio* 16530 (MEXU). **Nuevo León:** *Hinton* 22524 (HINTON). **Oaxaca:** *Sundberg* 3071 (TEX). **Querétaro:** *Hernández* 4765 (QMEX). **Sinaloa:** *Vega* 1754 (IBUG, MEXU, SLPM). **Sonora:** *Búrquez* 1244 (MEXU); *Flores* 5057 (MEXU); *Joyal* 1857 (MEXU); *Thurber* 1017 (NY); *Van Devender* 506 (MEXU). **Veracruz:** *Müller* 671 (NY). **Zacatecas:** *Balleza* 9636 (IBUG, MEXU); *Balleza* 1301 (MEXU); *Balleza* 7269 (MEXU); *Balleza* 10080 (MEXU); *Balleza* 11799 (MEXU); *González* 29 (IBUG).

Carminatia tenuiflora se caracteriza por presentar capítulos ascendentes en la antesis (Fig. 14), cortamente pedunculados, corolas filiformes, cipselas linear-turbinadas (Fig. 15) a linear-subfusiformes y vilano constituido constantemente por 10 cerdas. Las ramas del estilo de esta especie también presentan apéndices clavados en la antesis (Fig. 14). Asimismo, es la única especie del género que carece de glándulas estipitadas en el tallo y ramas y que no presenta tricomas pilosos en el ápice de la cipsela.

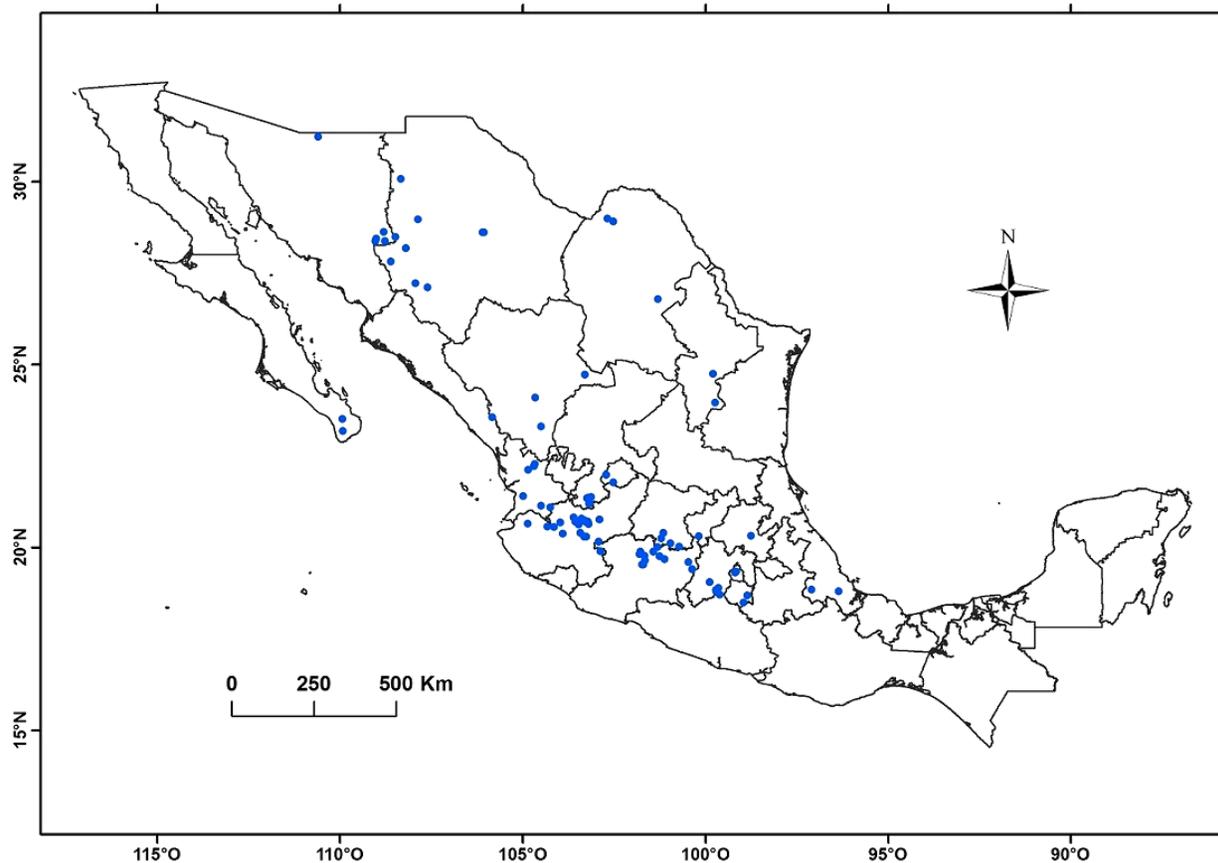


Figura 13. Distribución de *Carminatia tenuiflora* en México.



Figura 14. Capitulos ascendentes en la antesis de *C. tenuiflora* en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D. F. En la fotografía derecha se observan las ramas del estilo exertas y con apéndices clavados.



Figura 15. Cipsela madura de *Carminatia tenuiflora*, Rzedowski 40588 (MEXU). Barra = 1 mm.

2. *Carminatia recondita* McVaugh, Contr. Univ. Michigan Herb. 9: 384.

1972.—**Tipo:** Mexico. Nayarit: Mountains 10 miles southeast of Ahuacatlán, on the road to Barranca del Oro and Amatlán, precipitous rocky southfacing slopes, elevation 1100-1300 m, wooded ravine near water, above the road, weedy in an old road, 17-18 november 1959, McVaugh 804 (holotipo: MICH!, isotipos: ENCB!, NY!, TEX!, US!).

Brickellia recondita (McVaugh) Keil & Pinkava, Amer. J. Bot. 63: 1393. 1976.

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Hierbas de 20-200 cm alto, pilosas a glabrescentes, a veces glandular-estipitadas. **Limbo foliar** 2-15 cm largo, 2-17 cm ancho, peciolo 1-15 cm largo. **Capitulescencia** estrecha, racemiforme, desnuda, constituyendo 2/3 o más del brote. **Capítulos** péndulos, por lo general fasciculados, reclinados a descendentes en antesis, pedúnculos 0.5-5.0 mm largo. **Involucro** cilíndrico, 13-17 mm largo, las brácteas agudo-apiculadas en el ápice, a veces caudado-cuspidadas. **Corolas** tubulares, a menudo atenuadas desde el ápice hacia la base, 7-10 mm largo, 0.6-1.0 mm ancho, lóbulos apicales 0.2-0.4 mm largo, glabras o en ocasiones con escasos tricomas dispersos en el ápice; **anteras** 1.0-1.5 (-2.5) mm largo; **ramas del estilo** filiformes a lineares, los apéndices clavados, 0.10-0.25 mm ancho. **Cipselas** linear-subfusiformes, a veces estrechamente turbinadas, (4-) 5-8 mm largo, 0.5-0.7 mm ancho, grisáceas, el ápice con tricomas pilosos; **vilano** de 11-17 cerdas, 5-9 mm largo, por lo general persistentes, ocasionalmente frágiles y desprendiéndose como un anillo o en grupos, rectas (Fig. 16).

Vegetación: Bosque de *Juniperus* y *Pinus*, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Quercus* y *Pinus*, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, matorral subtropical, matorral xerófilo.

Intervalo altitudinal: 10-2200 m.

Floración: Octubre-noviembre.

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.



Figura 16. Holotipo de *Carminatia recondita* (MICH).

Distribución: Desde el norte de México hasta Guatemala y El Salvador. En la figura 17 se presenta la distribución de esta especie en México.

Ejemplares examinados: **MÉXICO:** **Colima:** *Cuevas 5402* (IBUG); *Orcutt 4655* (MEXU); *Ramírez 2412* (IBUG); *Reyes s.n.* (IBUG). **Chiapas:** *Bachem 216* (MEXU); *Breedlove 13498* (NY); *Breedlove 13826* (ENCB, NY); *Breedlove 29091* (ENCB, NY); *Breedlove 40599* (MEXU); *Breedlove 46151* (ENCB); *Breedlove 46691* (MEXU); *Breedlove 46769* (MEXU, NY); *Breedlove 54306* (NY); *Breedlove 54482* (MEXU, NY); *Breedlove 70835* (MEXU); *Cronquist 9667* (MEXU, NY, TEX); *Davidse 29732* (MEXU); *Fryxell 3238* (MEXU); *Fryxell 3317* (ENCB, MEXU, NY); *Panero 6228* (MEXU); *Reyes 1146* (MEXU); *Soto 13501* (MEXU). **Estado de México:** *Hinton 2228* (HINTON, MEXU, NY); *Matuda 27035* (MEXU, NY); *Matuda 30116* (NY); *Matuda 31771* (MEXU, NY); *Paray 2776* (ENCB); *Vibrans 6359* (MEXU). **Guerrero:** *Barrie 492* (MEXU); *Calónico 12031* (FCME, MEXU); *Calónico 12962* (FCME); *Calónico 17868* (FCME); *Calónico 18123* (FCME, MEXU); *Calónico 19011* (FCME); *Campos 1774* (FCME); *Cruz 1572* (FCME, MEXU); *García 294* (FCME); *Hinton 14949* (HINTON, NY); *Martínez 1969* (FCME, MEXU); *Martínez 4976* (MEXU); *Reyes 247* (FCME); *Soto 6778* (MEXU); *Tenorio 4848* (MEXU); *Valencia 4466* (FCME); *Villaseñor 1071* (MEXU); *Villaseñor 1819* (MEXU); *Villaseñor 1870* (MEXU); *Villaseñor 1873* (MEXU); *Villaseñor 1885* (MEXU); *Yahara 296* (MEXU); *Yahara 1942* (MEXU). **Hidalgo:** *Coulter 242* (GH); *Cruz 1424* (ENCB); *Moore 1685* (GH); *Rzedowski 23328* (ENCB); *Villarreal de Puga 15112* (IBUG). **Jalisco:** *Barrie 1153* (MEXU, NY); *Díaz 4483* (MEXU);

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Guerrero 1004 (IBUG); *Harker 479* (IBUG); *Harker 1946* (IBUG); *Harker 1972* (IBUG); *Michel 37* (IBUG); *Ornelas 15* (IBUG); *Ramírez 1787* (MEXU); *Santana 108* (IBUG); *Santana 4852* (IBUG); *Urbina s.n.* (MEXU); *Velasco s.n.* (IBUG); *Villarreal de Puga 15026* (IBUG); *Webster 15985* (IBUG). **Michoacán:** *Arsene 2550* (MEXU); *Barrie 567* (MEXU, NY); *González 763* (MEXU); *Hinton 15228* (ENCB, HINTON, NY); *King 4600* (MEXU, NY); *Labat 1130* (MEXU); *Martínez 5313* (MEXU); *Martínez 5360* (MEXU); *Martínez 5396* (MEXU); *Moore 5603* (MEXU); *Soto 10699* (MEXU); *Soto 11015* (MEXU); *Soto 11070* (MEXU); *Soto 11117* (MEXU); *Steinmann 2113* (MEXU); *Steinmann 4754* (MEXU); *Torres 13128* (MEXU); *Torres 13479* (MEXU); *Ventura 2499* (ENCB); *Villaseñor 301* (FCME, MEXU). **Morelos:** *García 4* (MEXU); *Miranda 4803* (MEXU); *Ripley 14558* (NY). **Nayarit:** *Campos 5027* (MEXU); *Cronquist 9601* (MEXU); *Harker 974* (IBUG); *Téllez 9897* (MEXU). **Nuevo León:** *Yahara 1453* (MEXU); *Yahara 1752* (MEXU). **Oaxaca:** *Anderson 12987* (MEXU); *Bartholomew 3055* (MEXU); *Breedlove 13703* (MEXU, NY); *Calzada 19370* (MEXU); *Conzatti 1900* (MEXU); *Koch 78433* (ENCB, MEXU, NY); *Koch 79358* (ENCB, MEXU, NY); *Koch 79443* (ENCB, MEXU, NY); *Linares 4453* (MEXU); *Martínez 33110* (MEXU); *Pascual 1672* (MEXU); *Reyes 667* (MEXU); *Rivera 1996* (MEXU); *Salinas 6250* (MEXU); *Sánchez 52* (MEXU); *Sundberg 3038* (NY); *Sundberg 3045* (ENCB, MEXU); *Tenorio 3556* (MEXU); *Velasco 569* (MEXU); *Villaseñor 331* (MEXU); *Warnock 2557* (MEXU); *Zamudio 10964* (MEXU). **Querétaro:** *Carranza 2850* (MEXU, QMEX); *Fernández 2083* (ENCB, MEXU, NY); *Hernández 5977* (MEXU, QMEX);

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Hernández 9301 (MEXU); *Rubio* 326 (MEXU, QMEX); *Rzedowski* 47517 (MEXU, QMEX); *Smith* 842 (TEX); *Treviño* 367 (QMEX); *Webster* 16357 (TEX); *Zamudio* 5874 (QMEX). **San Luis Potosí:** *Purpus* 4812 (F, MO, UC); *Rzedowski* 6811 (ENCB); *Rzedowski* 8214 (ENCB, MEXU, TEX). **Sinaloa:** *Breedlove* 35662 (MO). **Veracruz:** *Purpus* 2192 (NY).

GUATEMALA: **Guatemala:** *Prusky* 4506 (MO) **Huehuetenango:** *Stuessy* 4320 (MEXU).

EL SALVADOR: **Ataco:** *Linares* 3780 (MEXU); *Sandoval* 1501 (MEXU).

Candelaria de la Frontera: *Linares* 952 (MEXU), *Linares* 3948 (MEXU).

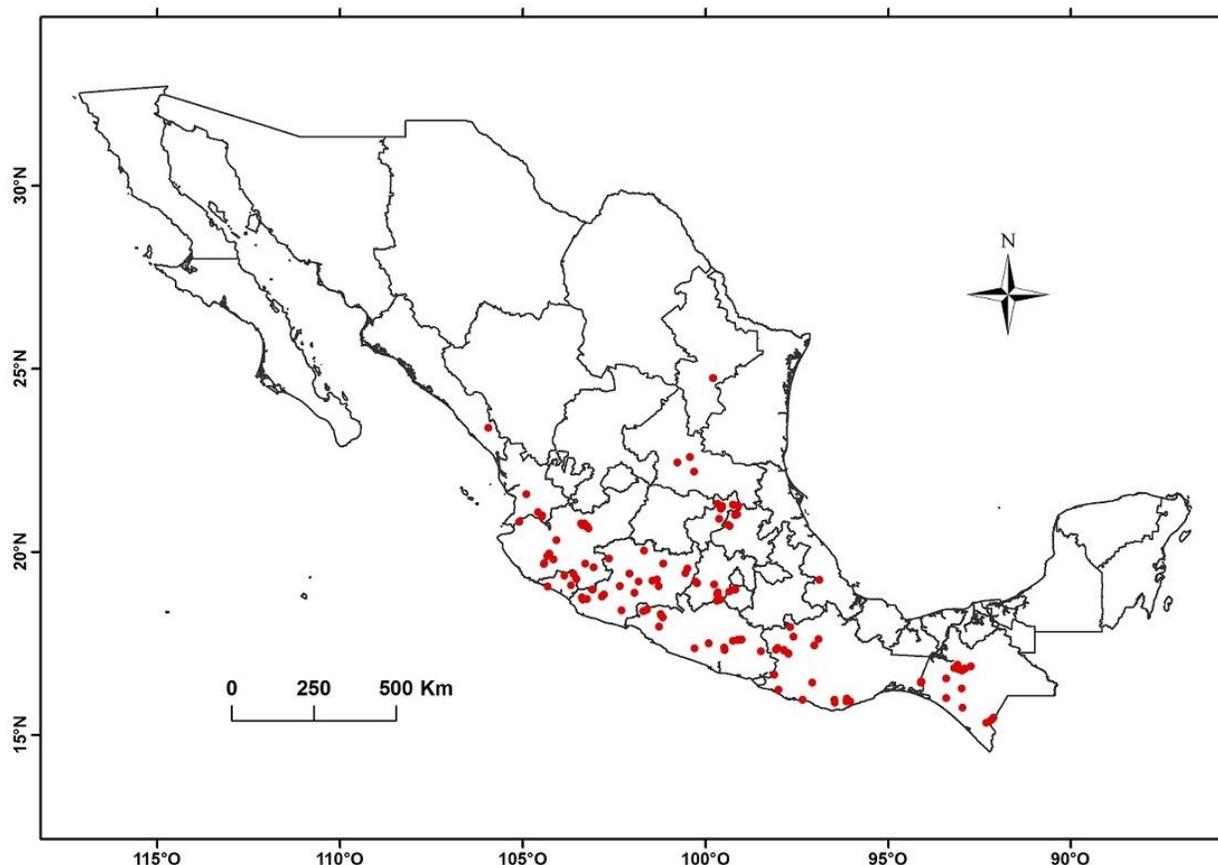


Figura 17. Distribución de *Carminatia recondita* en México.

Carminatia recondita se caracteriza por presentar capítulos reclinados a descendentes en la antesis (Fig. 18) y cipselas generalmente linear-subfusiformes (Fig. 19) a estrechamente turbinadas.



Figura 18. Capítulos reclinados a descendentes en la antesis de *C. recondita*.



Figura 19. Cipsela linear-subfusiforme de *C. recondita*, Flores 1646 (MEXU).

Además, es la especie que presenta el involucre (Fig. 8), las corolas (Fig. 5), las cipselas (Fig. 7) y las cerdas del vilano (Fig. 6), en promedio más largos y los pedúnculos (Fig. 11) en promedio más cortos. Aunque por lo general la especie carece de glándulas estipitadas, los ejemplares estudiados de Hidalgo, Querétaro, Nuevo León y San Luis Potosí, presentan glándulas estipitadas en el tallo, ramas y a veces también en los pedúnculos y en el involucre. Asimismo, algunos ejemplares de Chiapas (p. ej. *Cronquist 9667 MEXU*) y Oaxaca (p. ej. *Zamudio 10964 MEXU*), presentan escasas a moderadas glándulas estipitadas en el tallo y ramas.

3. *Carminatia alvarezii* Rzed. & Calderón, *Anales Esc. Nac. Ci. Biol.* 31: 9.

1987.—**Tipo:** México: Oaxaca, 5 km al E de Teotitlán del Camino, sobre la carretera a Huautla, altura 1350 m, ladera gneissica con vegetación de bosque tropical caducifolio, 25-X-1980. *Rzedowski 37075* (holotipo: ENCB!; isotipos: MEXU!, NY!).

Hierbas 20-170 cm alto, pilosas a glabrescentes, con abundantes a escasas glándulas estipitadas. **Limbo foliar** 2.0-19 cm largo, 2-14 cm ancho, peciolo 2-11 cm largo. **Capitulescencia** amplia y paniculiforme a estrecha y racemiforme, foliosa o desnuda, constituyendo 1/3 o más del brote. **Capítulos** difusos a ascendentes en la antesis, a veces reclinados a descendentes después de la antesis, fasciculados a notablemente pedunculados, pedúnculos 2-20 (-52) mm

largo. **Involucro** cilíndrico a subcampanulado, 9-12 (-13) mm largo, las brácteas caudado-cuspidadas en el ápice. **Corolas** tubulares, con una constricción subapical conspicua, a veces retorcidas en el ápice, 5.5-9.0 mm largo y 0.7-1.3 mm ancho, lóbulos apicales 0.2-0.4 mm largo, blanquecinas, blanquecino-amarillentas o blanquecino-verdosas, glabras o con glándulas en el ápice, lóbulos y en la parte media de la corola; **anteras** 1.7-2.5 mm largo; **ramas del estilo** lineares, los apéndices clavados, 0.15-0.30 mm ancho. **Cipselas** turbinadas a estrechamente turbinadas, a menudo algo arqueadas en la base, 3.0-7.0 mm largo, 0.7-1.0 mm ancho, grisáceas o negruscas, el ápice con tricomas pilosos; **vilano** de 11-19 cerdas, 3.0-8.0 mm largo, por lo general persistentes, rectas a sinuosas (Fig. 20).

La principal característica diagnóstica de *Carminatia alvarezii* es la presencia de una constricción subapical en la corola. Además, el involucro mide entre 9-13 mm y las cipselas siempre son turbinadas y a menudo algo arqueadas en la base. Por otro lado, Turner (1988) mencionó que en la región de la localidad tipo esta especie es bastante homogénea, pero que en otras partes es más variable. En el presente tratamiento se reconocen tres variedades, en función de la morfología exhibida por las especie en diferentes regiones (Fig. 12).

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

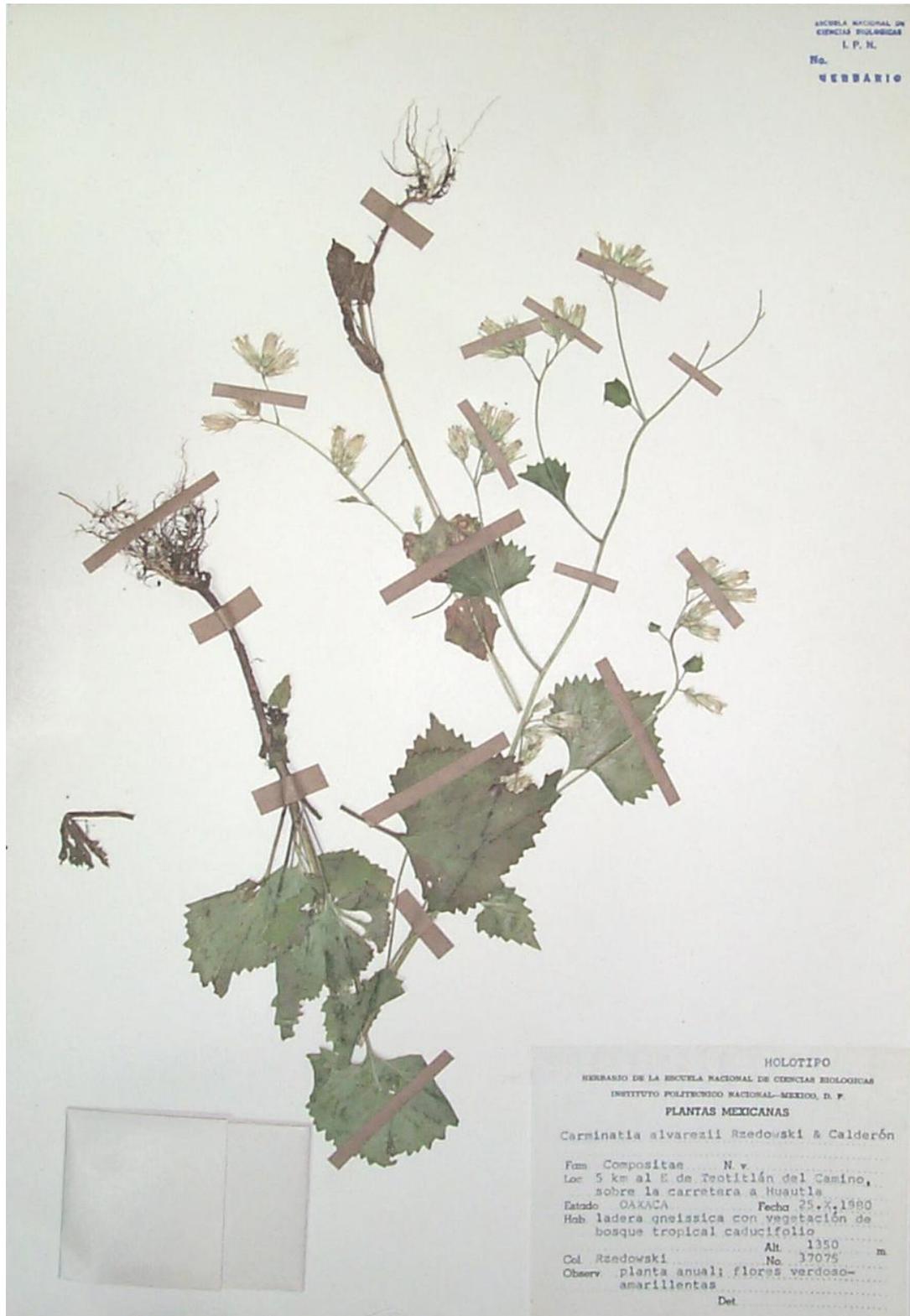


Figura 20. Holotipo de *Carminatia alvarezii* (ENCB).

Clave para las variedades de *Carminatia alvarezii*

1a. Glándulas estipitadas ausentes (a veces algunas cuantas presentes pero muy poco notables); taxón restringido a la región del Río Papagayo, en la provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña, estado de Guerrero (Figs. 12 y 21).

3b. *C. alvarezii* var. *papagayana*

1b. Glándulas estipitadas presentes, conspicuas, al menos en la parte vegetativa del tallo.

2a. Capitulescencia foliosa, cerdas del vilano sinuosas; Oax. y Pue., en la provincia morfotectónica Oaxaquense, principalmente en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Figs. 12 y 21).

3a. *C. alvarezii* var. *alvarezii*

2b. Capitulescencia desnuda, cerdas del vilano rectas; Edo. de Méx., Gue., Mich., Pue., principalmente en la provincia morfotectónica Jalisco-Guerrero, en la Cuenca del Río Balsas (Figs. 12 y 21).

3c. *C. alvarezii* var. *balsana*

3a. *Carminatia alvarezii* Rzed. & Calderón var. *alvarezii*.

Carminatia anomala B. L. Turner, Pl. Syst. Evol. 160:173. 1988.—**Tipo:**

México: Puebla: Along Hwy. 190 to Oaxaca, 3.6 mi N of the Oaxaca border, between Izucar de Matamoros and Huajuapán de León, limestone soil, with fan palms, 6 oct. 1984, *Sundberg 3032* (holotipo: TEX!, isotipos: MEXU!, MO!, NY!).

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

Hierbas 20-80 cm alto, con abundantes glándulas estipitadas en el tallo, ramas, pedúnculos, involucro y a veces también en los márgenes y peciolo de las hojas. **Limbo foliar** 2.3-6.0 cm largo, 2.6-7.3 cm ancho, peciolo 2.5-7.0 cm largo. **Capitulescencia** amplia y paniculiforme, foliosa, constituyendo 1/3 o más del brote. **Capítulos** difusos a ascendentes en la antesis, cortamente pedunculados, pedúnculos 1-7 mm largo. **Involucro** turbinado a subcampanulado, 9-12 (-13) mm largo. **Corolas** 7-9 mm largo y 0.8-1.1 mm ancho, a menudo retorcidas en el ápice, lóbulos apicales 0.3-0.4 mm largo, con glándulas dispersas; **anteras** 1.7-2.5 mm largo; **ramas del estilo** lineares, los apéndices clavados, 0.15-0.30 mm ancho. **Cipselas** turbinadas, 3.0-4.8 mm largo, 0.8-1.0 mm ancho, negruscas; **vilano** de cerdas notablemente sinuosas, 3-5 mm largo.

Vegetación: Bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio, chaparral, matorral esclerófilo, matorral submontano, matorral xerófilo.

Intervalo altitudinal: 1350-2420 m.

Floración: Septiembre-diciembre.

Distribución: Endémica de la provincia morfotectónica Oaxaquense (Fig. 12), principalmente en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Oaxaca y Puebla (Fig. 21).

Ejemplares examinados: **MÉXICO:** **Oaxaca:** s.c. 377 (MEXU); *Panero* 6776 (TEX); *Salinas* 6485 (MEXU); *Tenorio* 17622 (MEXU); *Tenorio* 21343 (MEXU).

Puebla: *Mota* 107 (MEXU); *Ripley* 14709 (NY); *Rosas* 240 (MEXU); *Sundberg*

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

3027 (TEX); Tenorio 7250 C (MEXU); Tenorio 7624 (TEX); Tenorio 7693 (MEXU); Tenorio 7788 (ENCB, MEXU); Tenorio 7924 (MEXU); Tenorio 15311 (MEXU); Tenorio 17711 (FCME, MEXU, SLPM); Tenorio 21101 (MEXU).

Carminatia alvarezii var. *alvarezii* se caracteriza por presentar abundantes glándulas estipitadas (en el tallo, ramas, pedúnculos, involucreo y a veces en los márgenes foliares y peciolos), capitulescencia foliosa, involucreo turbinado a subcampanulado, corolas más largas (Fig. 5), cipselas más negras (Fig. 10) y vilano de cerdas sinuosas (Fig. 22), en promedio más cortas (Fig. 6). Además, los brotes son de menor tamaño y presentan ramas alternas bien desarrolladas (Fig. 20). De las tres variedades, *C. alvarezii* var. *alvarezii* es la que se presenta a mayores altitudes y en ambientes más áridos.

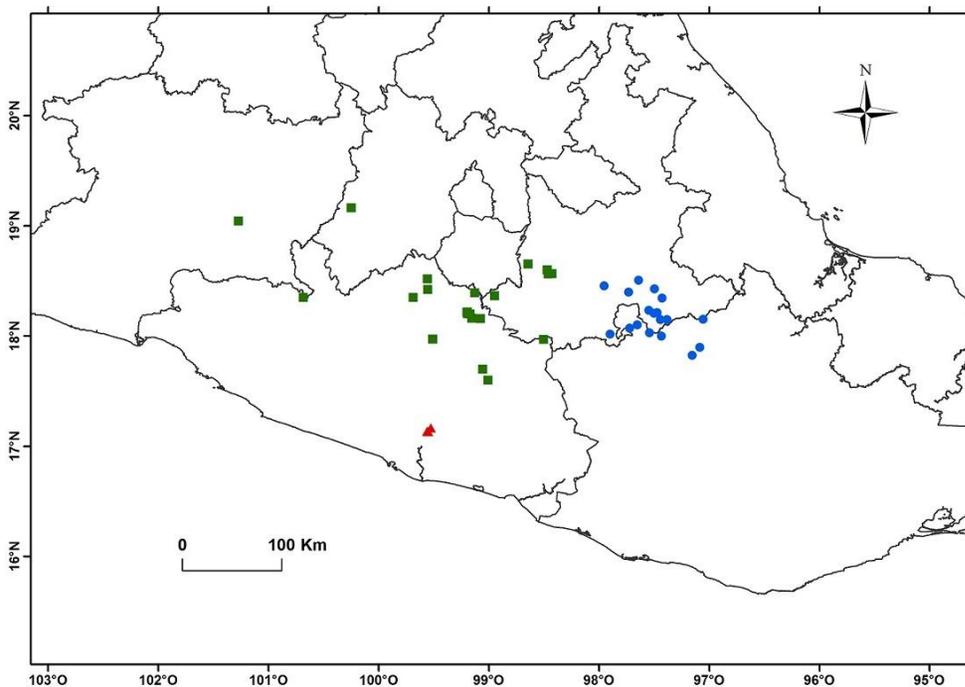


Figura 21. Distribución de las tres variedades de *C. alvarezii*. Los puntos azules corresponden a *C. alvarezii* var. *alvarezii*, los cuadros verdes a *C. alvarezii* var. *balsana* y los triángulos rojos a *C. alvarezii* var. *papagayana*.



Figura 22. Parte basal del vilano de una cipsela de *Carminatia alvarezii* var. *alvarezii* Tenorio 7693 (MEXU). Se observa la condición sinuosa de las cerdas del vilano.

3b. *Carminatia alvarezii* Rzed. & Calderón var. *papagayana* (B. L. Turner)

Hinojosa, *comb. et stat. nov.* *C. papagayana* B. L. Turner, *Phytologia* 91: 88-91. 2009.—**Tipo:** México. Guerrero: Acapulco. Autopista del Sol México Acapulco, zona rocosa a unos metros del puente sobre el Río Papagayo. Hierbas anuales de 20-70 cm de alto, corolas blancas. Selva baja caducifolia. Ocasional 280 m 17° 08' 2.9" 99° 33' 24.2", 9 Oct 1995, *Panero 6193* (holotipo: TEX!, isotipo: MEXU!).

Hierbas 20-170 cm alto, glabrescentes, sin glándulas estipitadas, salvo algunas cuantas ocasionalmente presentes en los pedúnculos y en el tallo.

Limbo foliar 3.4-10 cm largo, 3.7-14 cm ancho, peciolo 3.4-11 cm largo.

Capitulescencia amplia y paniculiforme, desnuda, constituyendo 1/3 del brote. **Capítulos** difusos a ascendentes en la antesis, por lo general notablemente pedunculados, pedúnculos 1-52 mm largo. **Involucro** cilíndrico, 10-13 mm largo. **Corolas** 6.5-8.4 mm largo y 0.7-1.1 mm ancho, no retorcidas en el ápice, lóbulos apicales 0.2-0.3 mm largo, glabras o con glándulas en los lóbulos; **anteras** 1.7-2.3 mm largo; **ramas del estilo** lineares, los apéndices clavados, 0.15-0.30 mm ancho. **Cipselas** turbinadas a estrechamente turbinadas, (3.5-) 4.5-7.0 mm largo, 0.7 mm ancho, grisáceas; **vilano** de cerdas rectas, a veces ligeramente sinuosas, 5-8 mm largo (Fig. 23).

Vegetación: Bosque tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 157-280 m.

Floración: Septiembre-noviembre.

Distribución: Endémica de la región del Río Papagayo, Tierra Colorada, Gro., en la provincia morfotectónica Sierra Madre Sureña (Figs. 12 y 21).

Ejemplares examinados: **MÉXICO: Guerrero:** *Hinojosa* 578 (MEXU); *Kruse* 1220 (ENCB, FCME, MEXU); *Villaseñor* 1857 (MEXU).

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.



Figura 23. Holotipo de *C. alvarezii* var. *papagayana* (TEX).

A diferencia de las otras dos variedades, *Carminatia alvarezii* var. *papagayana* prácticamente carece de glándulas estipitadas, aunque el examen minucioso de especímenes muestra la presencia de algunas glándulas, en especial en los pedúnculos, justo debajo del involucro y a veces también en el tallo. Los capítulos de esta variedad son difusos a ascendentes en la antesis (Fig. 24).



Figura 24. Capitulos difusos a ascendentes en la antesis de *C. alvarezii* var. *papagayana*.

Esta variedad también se caracteriza por su tendencia a desarrollar más largos los pedúnculos (Fig. 11), el involucro (Fig. 8), las cipselas (Figs. 7 y 10) y las cerdas del vilano (Fig. 6). Igualmente, las corolas de *C. alvarezii* var. *papagayana* son en promedio más largas que las de *C. alvarezii* var. *balsana*,

pero más cortas que las de la variedad típica (Fig. 5). Además, es la variedad que se presenta a menores altitudes y en ambientes más húmedos.

3c. *Carminatia alvarezii* Rzed. & Calderón var. ***balsana*** Hinojosa, *var. nov.*—

Tipo: México. Guerrero: Mpio. Atenango del Río, 2.2 km al NO de Tuzantlán, 18° 12' 58" N, 99° 11' 48" O, bosque tropical caducifolio, cañada húmeda y umbrosa, 1107 m de altitud, 8-oct-2011, *Hinojosa* 576 (holotipo: MEXU).

Annua 30-170 cm alta, glandulo-puberula, lamina ovata vel late deltoideo ovata, 2.4-19.0 cm longis, 2.4-9.5 cm latis, petiolis 1.0-8.0 cm longis. Capitulescentia nuda, capitulis 11 floris, erectis in anthesis vel posteriore nutantibus. Involucrum 10-12 mm longum. Corolla 5.5-7.5 mm longa, 0.7-0.9 mm lata, infra limbum plus minusve constricta, antherae 1.5-2.3 mm longae. Cypselae turbinatae, 2.9-4.3 mm longa, pappi setae rectae vel breviter sinuatae, 1.5-4.5 mm longae.

Hierbas 30-170 cm alto, esparcidamente pilosa y con glándulas estipitadas en el tallo, ramas y pedúnculos, a veces sólo en el tallo, a menudo glabrescente.

Limbo foliar 2.4-19 cm largo, 2.4-9.5 cm ancho, peciolo 1.0-8.0 cm largo.

Capitulescencia estrecha y racemiforme, desnuda, constituyendo 2/3 o mas del brote. **Capítulos** ascendentes en la antesis, a veces descendentes después de la antesis, cortamente pedunculados, a menudo fasciculados, pedúnculos

Hinojosa-Relaciones filogenéticas del género *Carminatia*.

0.5-8.0 (-20) mm largo. **Involucro** cilíndrico a turbinado, 10-12 mm largo.

Corolas 5.5-7.5 mm largo y 0.7-0.9 mm ancho, no retorcidas en el ápice, lóbulos apicales 0.2-0.3 mm largo, glabras o con glándulas en el ápice; **anteras** 1.5-2.3 mm largo; **ramas del estilo** lineares, los apéndices clavados, 0.1-0.2 mm ancho. **Cipselas** turbinadas, 2.9-4.3 mm largo, 0.7-0.8 mm ancho, grisáceas; **vilano** de cerdas rectas, a veces ligeramente sinuosas, 4-6.5 mm largo.

Vegetación: Bosque de *Juniperus*, bosque tropical caducifolio.

Intervalo altitudinal: 300-1780 m.

Floración: Octubre-diciembre.

Distribución: Endémica de la Cuenca del Río Balsas, principalmente en la provincia morfotectónica Jalisqueño-Guerrerense, conocida para el Estado de México, Guerrero, Michoacán y Puebla (Figs. 12 y 21). Posiblemente en Morelos.

Ejemplares examinados: **México: Estado de México:** *Matuda 27499* (MEXU, MO, US). **Guerrero:** *Cruz 999* (FCME); *Cruz 1901* (FCME, MEXU); *Cruz 6797* (FCME, MEXU); *Delgado 982* (FCME, MEXU); *Hinojosa 17* (FCME); *Hinojosa 70* (FCME); *Hinojosa 214* (FCME, MEXU); *Hinojosa 215* (FCME, MEXU); *Hinojosa 226* (FCME, MEXU); *Hinojosa 373* (MEXU); *Hinojosa 576* (MEXU); *Hinton 6870* (MICH, MO, NY); *Luckow 3850* (MEXU, NY); *Moreno 1134* (FCME); *Reyes 169* (FCME); *Rojas 302* (MEXU); *Soto 3340* (ENCB, MEXU); *Valencia 2618* (FCME). **Michoacán:** *Soto 10683* (MEXU). **Puebla:** *Gaiser 74* (GH); *Guízar 1787* (SLPM); *Miranda 2320* (MEXU); *Miranda 2442* (MEXU).

La variedad se nombra por la Cuenca del Río Balsas, región donde se distribuye ampliamente. *Carminatia alvarezii* var. *balsana* se caracteriza por su capitulescencia desnuda, frecuentemente con apariencia de racimo (en especial cuando los capítulos están inmaduros), presencia de glándulas estipitadas, pero en menor cantidad en comparación con la variedad típica, corolas más cortas en promedio (Fig. 5), cipselas grisáceas, más cortas en promedio (Fig. 10) y cerdas del vilano por lo general rectas. Los capítulos son difusos a ascendentes en la antesis (25), aunque después se pueden volver reclinados a descendentes (Hinojosa, 2008). En apariencia general, esta variedad es más similar a *C. alvarezii* var. *papagayana*.



Figura 25. Capitulos difusos a ascendentes en la antesis de *C. alvarezii* var. *balsana*.

Fotos tomadas en la localidad tipo.

10. LITERATURA CITADA

Calderón, G., J. Rzedowski y colaboradores. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., 1a reimp., Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, 1406 p.

Blake, M. y B. L. Turner. 1986. Taxonomy of *Flyriella* (Asteraceae-Eupatorieae). *Sida* 11: 300-317.

Bremer, K., A. A. Anderberg, P. O. Karis y J. Lundberg. 1994. Eupatorieae. In *Asteraceae: Cladistics & Classification*, K. Bremer (ed.). Timber Press, Portland. p. 625-680.

De Candolle, A. P. 1836. *Eupatorium stramineum*. In *Prodr.* 5: 150. Paris.

De Candolle, A. P. 1838. *Carminatia*. In *Prodr.* 7: 267. Paris.

EUPATORIEAE. 2012.

www.bio.utk.edu/schilling/Danielweb/eup/mainframe.html; última consulta: 16.X.2012.

Fernández-Nava, R., C. Rodríguez-Jiménez, M. Arreguín-Sánchez y A.

Rodríguez-Jiménez. 1998. Listado florístico de la Cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica* 9: 1-151.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. Provincias bióticas (con énfasis en criterios morfotectónicos). Escala 1:4000000. In *Regionalización biogeográfica*, IV.8.10, Atlas Nacional de México, vol. II. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.

- Goloboff, P. A., J. S. Farris y K. C. Nixon. 2003. TNT: Tree analysis using new technology. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Goloboff, P. A. 1999. NONA (No Name). v. 2. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- Gray, A. 1851. Characters of a new genus of Compositae-Eupatorieae, with remarks of some other genera of the same tribe. *Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany* 3: 223-225.
- Gray, A. 1882. Contributions to North American botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 17: 1882: 163-233.
- Hind, J. D .H. y H. Robinson. Eupatorieae. *In* The families and genera of vascular plants, vol. 8. Flowering plants. Eudicots. Asterales. Kadereit, J. W. & Jeffrey C. (eds.). Springer, Berlin p. 510-575.
- Hinojosa, O. 2008. La familia Compositae en Atenango del Río. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 106 p.
- Hinojosa, O. y R. Cruz-Durán. 2010. *Brickellia jimenezii* (Asteraceae, Eupatorieae) a New Species from Guerrero, Mexico. *Novon* 20: 43-46.

- Keil, D. J. 2006. *Carminatia*. In Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 16+ vols. Nueva York y Oxford. Vol. 21. p. 511-512.
- Keil, D. J. y D. J. Pinkava. 1976. Chromosome counts and taxonomic notes for Compositae from the United States and Mexico. American Journal of Botany 63: 1393-1403.
- Keil, D. J. y D. J. Pinkava. 1977. Reinstatement of *Carminatia* DC. (Compositae: Eupatorieae). Phytologia 35: 323.
- King, R. M. y H. Robinson. 1970. Studies in the Eupatorieae (Compositae) XXX. The genus *Ayapana*. Phytologia 20: 210-212.
- King, R. M. y H. Robinson. 1971. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae) LIII. A new genus, *Kyrsteniopsis*. Phytologia 24: 145-146.
- King, R. M. y H. Robinson. 1971a. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae) LIX. A new genus, *Steviopsis*. Phytologia 24: 156-157.
- King, R. M. y H. Robinson. 1972. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae) LXXVIII. A new genus, *Brickelliastrum*. Phytologia 24: 64-65.
- King, R. M. y H. Robinson. 1972a. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae) LXXX. A new genus, *Flyriella*. Phytologia 24: 67-69.
- King, R. M. y H. Robinson. 1975. Eupatorieae. In Flora of Panamá, G. Davidse, W. G. D'Arcy, J. D. Dwyer y P. Goldblatt (eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri. p. 888-1004.

- King, R. M. y H. Robinson. 1977. Eupatorieae Systematic review. *In* The biology and chemistry of the Compositae. I., V. H. Heywood, J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.). Academic Press, Londres. p. 437-485.
- King, R. M. y H. Robinson. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 22: 1-581.
- King, R. M., D. W. Kyhos, A. M. Powell, P. H. Raven y H. Robinson. 1976. Chromosome numbers in Compositae. XIII. Eupatorieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 862-888.
- Lipscomb, D. 1998. *Basics of Cladistic Analysis*. George Washington University, Washington DC. 75 p.
- McVaugh, R. 1972. *Compositarum Mexicanarum Pugillus*. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9: 359-484.
- McVaugh, R. 1984. *Flora Novo-Galiciana*, vol. 12. Compositae. University of Michigan Press. 1157 p.
- McVaugh, R. 2000. *Botanical results of the Sessé & Mociño Expedition (1787-1803)*. Hunt Institute for Botanical Documentation. Pittsburg, Pennsylvania. 626 p.
- Nash, D. L. *Flora of Guatemala-Part XII, Compositae*. *Fieldiana Botany* 24: 1-603.

- Nesom, G. 2006. *Brickelliastrum*. In Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 16+ vols. Nueva York y Oxford. Vol. 21. p. 509.
- Nesom, G. 2006a. *Liatris*. In Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 16+ vols. Nueva York y Oxford. Vol. 21. p. 512-535.
- Nixon, K. C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000. Publicado por el autor. Ithaca, Nueva York, E.U.
- Nixon, K. C. y J. I. Davis. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* 7: 233-241.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nixon, K. C. y H. Ochoterena. 2001. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. In Hernández, H. M., A. N. García-Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (Comps.). Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 15-38.
- Pinkava, D. J. y D. J. Keil. 1977. Chromosome counts of Compositae from the United States and Mexico. *American Journal of Botany* 64: 680-686.
- Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey y C. R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper and Row, Publishers. Nueva York. 891 p.

- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1987. *Carminatia alvarezii*
Rzedowski y Calderón, una nueva especie mexicana de Compositae,
Eupatorieae. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas,
México 31: 9-11.
- Robinson, B. L. 1911. On the classification of certain Eupatorieae. Proceedings
of the American Academy of Arts and Sciences 47: 189-202.
- Robinson, B. L. 1911a. Revision of the genus *Barroetia*. Proceedings of the
American Academy of Arts and Sciences 47: 202-206.
- Robinson, B. L. 1913. A key to the genera of the Compositae-Eupatorieae.
Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 49: 429-437.
- Robinson, B. L. 1917. A monograph of the genus *Brickellia*. Memoirs of the
Gray Herbarium of Harvard University 1: 3-151.
- Robinson, B. L. 1918. Diagnosis and notes relating to tropical American
Eupatorieae. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences
54: 235-263.
- Robinson, H. 2009. An introduction to microcharacters of Compositae. *In*
Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae, V. A. Funk, A.
Susanna, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). I. A. P. T. Viena. p. 89-100.
- Robinson, H., E. E. Schilling y J. L. Panero. 2009. Eupatorieae. *In* Systematics,
Evolution, and Biogeography of Compositae, V. A. Funk, A. Susanna, T.
F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Viena, I. A. P. T. p. 731-744.

- Scott, R. 2006. *Brickellia*. In Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 16+ vols. Nueva York y Oxford. Vol. 21. p. 491-507.
- Shinners, L. H. 1971. *Kuhnia* L. transferred to *Brickellia* Ell. (Compositae). Sida 4: 274. 1971.
- Strother, J. L. 1983. More chromosome studies in Compositae. American Journal of Botany 70: 1217-1224.
- Strother, J. L. 2006. *Flyriella*. In Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 16+ vols. Nueva York y Oxford. Vol. 21. p. 507-508.
- Strother, J. L. y J. L. Panero. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. American Journal of Botany 88: 499-502.
- Sundberg, S., C. P. Cowan y B. L. Turner. 1986. Chromosome counts of Latin American Compositae. American Journal of Botany 73: 33-38.
- Turner, B. L. 1988. Taxonomy of *Carminatia* (Asteraceae, Eupatorieae). Plant Systematics and Evolution 160: 169-179.
- Turner, B. L. 1989. An overview of the *Brickellia* (*Kuhnia*) *eupatorioides* (Asteraceae, Eupatorieae) complex. Phytologia 67: 121-131.
- Turner, B. L. 1991. *Brickellia sonorana* (Asteraceae) a new species from Mexico belonging to the subgenus *Phanerostylis*. Phytologia 71: 51-56.
- Turner, B. L. 1997. The Comps of Mexico. A Systematic account of the family Asteraceae. Vol 1. Eupatorieae. Phytologia Memoirs 11: 1-272.

- Turner, B. L. 2009. *Carminatia papagayana* (Asteraceae: Eupatorieae), a new species from western Guerrero, Mexico. *Phytologia* 91: 88-91.
- Turner, B. L., K. J. Kim y J. Norris. 1991. Taxonomic status of *Barroetia glutinosa* (Asteraceae-Eupatorieae) and its allies: Morphological evidence for the transfer of *Barroetia* to *Brickellia*. *Phytologia*: 7: 38-50.
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de las plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75: 105-135.
- Watanabe, K., R. M. King, T. Yahara, M. Ito, J. Yokoyama, T. Suzuki y D. J. Crawford. 1995. Chromosomal cytology and evolution in Eupatorieae (Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 581-592.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication 19, Kansas. 158 p.

ANEXO 1. Especímenes estudiados de los taxones del grupo externo.

Ayapana amygdalina: **Bolivia:** *Guillén 3876 (MEXU); Guillén 3931 (MEXU); Guillén 4154 (MEXU);* **Costa Rica:** *Herrera 512 (MEXU); Herrera 1550 (MEXU); Skutch 2460 (NY); Skutch 4110 (NY).* **El Salvador:** *Linares 4812 (MEXU).* **Guatemala:** *Kellerman 13605 (NY).* **Honduras:** *Nelson 7455 (MEXU); Nelson 8634 (MEXU).* **Nicaragua:** *Atwood 4531 (NY); Moreno 25275 (MEXU); Stevens 7594 (MEXU); Stevens 12785 (MEXU); Stevens 19406 (MEXU); Stevens 19443 (MEXU); Stevens 19641 (MEXU).* **Panamá:** *Barclay s.n. (K); Dwyer 4706 (NY); Macbride 2826 (NY); Van der Werff 6164 (MEXU); Wilbur 11311 (NY); Williams 578 (NY).*

Brickellia adenolepis: **México:** *Carrillo 2822 (IBUG); Iltis 2210 (ENCB, IBUG); Limón 11698 (IBUG); McVaugh 25903 (MEXU); Panero 2874 (MEXU); Pringle 5289 (MEXU); Pringle 2933, holotipo (GH); Villareal de Puga 2531 (IBUG); Villareal de Puga 3535 (IBUG); Villareal de Puga 6175 (IBUG); Villareal de Puga 11556 (IBUG); Villareal de Puga 15249 (IBUG).*

Brickellia diffusa: **México:** *Benitez 2999 (MEXU); Calónico 6058 (MEXU); Calónico 12845 (MEXU); Calónico 19188 (MEXU); Calzada 9700 (MEXU); Cowan 4701 (MEXU); Croat 62940 (MEXU); Cronquist 9813 (MEXU); Cruz 675 (MEXU); Hernández 9348 (MEXU); Hinojosa 44 (MEXU); Martínez 11333 (MEXU); Matuda 29725 (MEXU); Rzedowski 48107 (MEXU); Soria 3 (MEXU); Soto 5040 (MEXU); Varela 96-480 (MEXU); Ventura 12116 (MEXU); Ventura 18108 (MEXU); Vibrans 6481 (MEXU); Villalobos 119 (MEXU); Vizcarra 183 (MEXU).*

***Brickellia filipes*: México:** *Boege 444* (MEXU); *Cuevas 553* (IBUG); *Díaz 3698*

(IBUG); *Gallardo 362* (MEXU); *Hinton 5723* (MEXU); *Langlassé 682*, paratipo (K); *Lino 1067* (MEXU); *Lozada 299* (MEXU); *Kruse 1204* (MEXU); *Nelson 7009*, lectotipo (GH, US); *Rzedowski 17920* (MEXU); *Rzedowski 34524* (MEXU).

***Brickellia laxiflora*: México:** *Fryxell 3409* (ENCB, MEXU, NY); *Hunn OAX-462*

(MEXU); *Koch 8388* (K); *Luna 19* (MEXU); *Martínez 32892* (MEXU); *Nelson 1520* (K, US); *Purpus 4128*, holotipo (UC), isotipos (F, GH, NYGG); *Rzedowski 37074* (ENCB); *Tenorio 7768* (MEXU); *Tenorio 7947* (MEXU) *Torres 9* (MEXU).

***Brickellia odontophylla*: México:** *Acevedo 262* (MEXU); *Palmer 442* (NY); *Palmer*

761, holotipo (GH), isotipo (US); *Pringle 10101* (MEXU, NY); *Rzedowski 6567* (MEXU); *Sundberg 2794* (MEXU); *Tenorio 9903* (MEXU); *Tenorio 9921* (MEXU); *Villarreal 3429* (MEXU); *Villarreal 8330* (MEXU).

***Brickellia oreithales*: México:** *Gentry 2767* (MEXU); *Gentry 2912* (MEXU);

González 2528 (MEXU); *González 2305* (MEXU); *Nesom 5476* (MEXU); *Nesom 5740* (MEXU); *Reveal 3059* (MEXU); *Sundberg 2784* (MEXU); *Townsend 260*, sintipos (GH, NYBG, TEX, US).

***Brickellia sonorana*: México:** *Antio 175* (MEXU); *Flores 4822* (MEXU); *García 2*

(MEXU); *Gentry 1326*, holotipo (TEX), isotipo (MEXU); *Gentry 2923* (MEXU); *Jasso 76* (MEXU); *Mateos 136* (MEXU); *Sanders 13354* (MEXU); *Steinmann 94-101* (MEXU); *Vega 899* (MEXU); *Webster 24368* (MEXU).

***Brickelliastrum fendleri*: Estados Unidos:** *Earle 161* (MO); *Wooton 335* (MO).

***Dissothrix imbricata*: Brasil:** *Gardner 2211*, sintipos (GH, K).

***Flyriella parryi*: México:** Chase 7020 (NY); Chiang 9070f (MEXU); Chiang 9449 (MEXU); Chiang 11899 (MEXU); Hinton 25788 (TEX); Hinton 27084 (TEX); Johnston 10611 (MEXU); Johnston 11920 (MEXU); Mayfield 1385 (MEXU); Nesom 7416 (MEXU); Patterson 7400 (MEXU); Poole 2531 (MEXU); Wendt 578 (MEXU); Wendt 1428 (MEXU); Wendt 1720 (MEXU).

***Helogyne straminea*: Bolivia:** Fiebrig 2980 (K); Fiebrig 3066 (K); Nee 31292 (MEXU).

***Kyrsteniopsis nelsonii*: México:** Anderson 5889 (MEXU); Calzada 19678 (MEXU); Calzada 21523 (MEXU); Calzada 23491 (MEXU); Calzada 23715 (MEXU); McVaugh 25976 (MEXU); Nelson 2144, lectotipo (US); Pringle 5637 (MEXU); Torres 14220 (MEXU).

***Liatris punctata*: México:** Carranza C-910 (MEXU); Chiang 9172 (MEXU); Gentry 23135 (MEXU); Henrickson 22524 (MEXU); Henrickson 11790 (MEXU); González 224 (MEXU); Johnston 457 (MEXU); Johnston 4157 (MEXU); Marsh 965 (MEXU); Marsh 792 (MEXU); Purpus 5144 (MEXU); Riskind 2168 (MEXU); Robert 5118 (ENCB); Villarreal 6944 (MEXU); Wendt 65 (ENCB, MEXU); Wendt 564A (MEXU); Wendt 1281 (MEXU).

***Steviopsis rapunculoides*: México:** Arguelles 3289 (MEXU); Balleza 7284 (MEXU); McVaugh 13280 (MEXU); Pringle 2312 (MEXU); Pringle 11517 (MEXU); Rzedowski 44954 (MEXU); Tenorio 16514 (MEXU).