



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeográfico del género *Smallanthus* Mack. [Asteraceae, Millerieae]

Vitali, Maira Soledad

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Katinas, Liliana

Co-dirección: Sancho, Gisela

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140421001329>



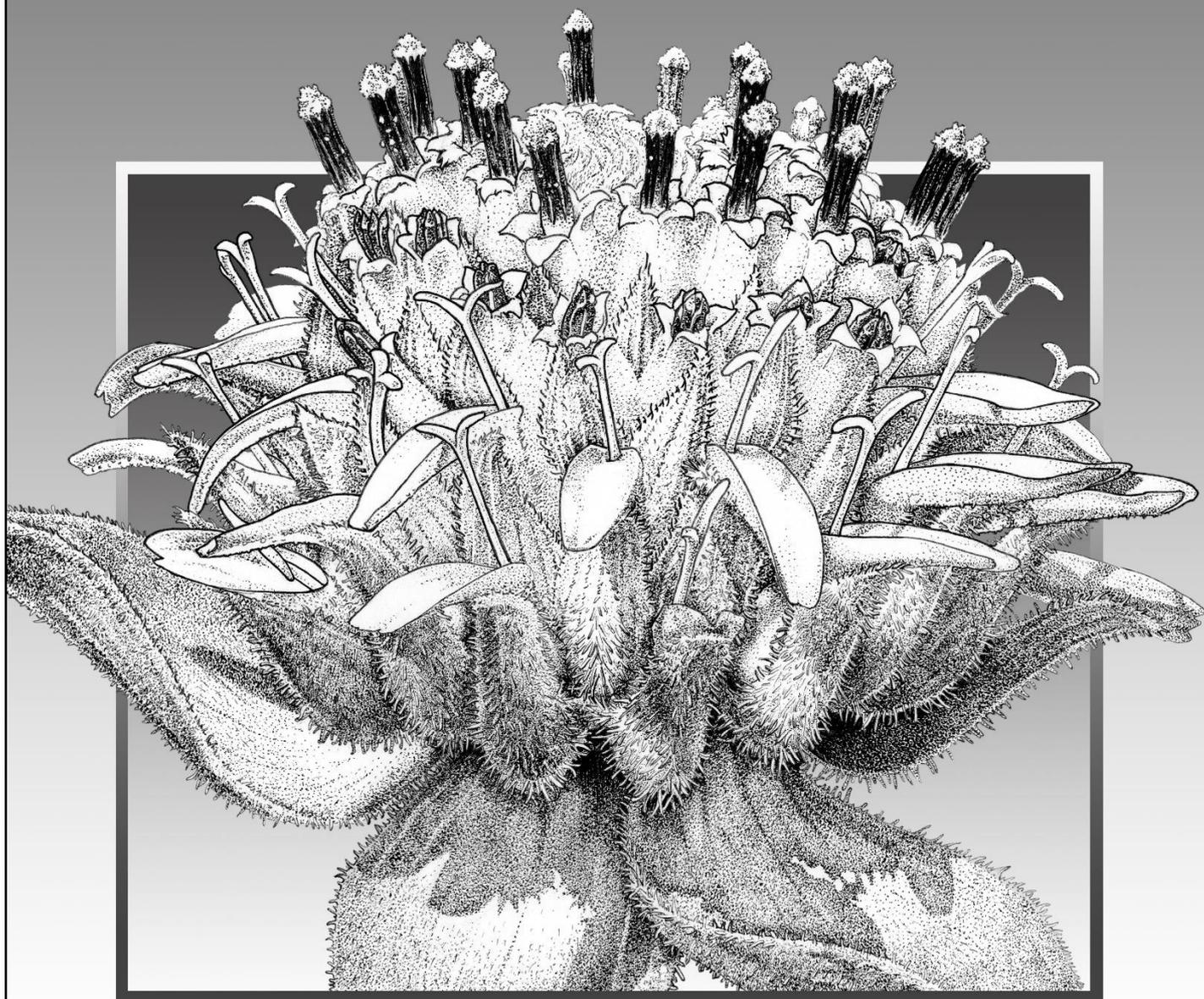
Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Revisión sistemática, análisis cladístico
y biogeográfico del género *Smallanthus*
Mack. (Asteraceae, Millerieae)



Maira Soledad Vitali

Directora: Dra. Liliana Katinas

Co-directora: Dra. Gisela Sancho

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Naturales
de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata
ARGENTINA

2014

Tesis en etapa final de desarrollo

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	iv
RESUMEN.....	v
ABSTRACT.....	vi
I-INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivos de este trabajo de tesis:	3
II-MATERIALES Y MÉTODOS	3
III-HISTORIA TAXONÓMICA.....	5
IV-ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS.....	7
1-HÁBITO	7
2-RAÍZ	7
3-TALLO.....	7
4-PECÍOLO	8
5-AURICULA	8
6-HOJA.....	12
a-Morfología externa.....	12
b-Anatomía.....	15
7-CAPÍTULO	19
8-INVOLUCRO	19
9-RECEPTÁCULO	19
10-FLORES.....	20
11-CIPSELA	21
12-NÚMERO CROMOSÓMICO	23
13-POLEN	24
Polinización.....	26
V-DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT	27
VI-TRATAMIENTO TAXONÓMICO	30
1-DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO.....	30
2-CLAVE DE LAS ESPECIES DE GÉNERO <i>SMALLANTHUS</i>	31
3-DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES.....	34
VII-ANÁLISIS CLADÍSTICO.....	129
1-INTRODUCCIÓN	129
2-ANTECEDENTES	129
3-METODOLOGÍA.....	130
4-RESULTADOS.....	135

5-DISCUSIÓN	139
VIII-ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO.....	145
1-INTRODUCCIÓN	145
2-ANTECEDENTES	146
3-METODOLOGÍA.....	147
4-RESULTADOS.....	151
5-DISCUSIÓN	155
IX-CONCLUSIONES.....	158
BIBIOGRAFÍA.....	161
APÉNDICE I. Índice de colectores.....	174
APÉNDICE II. Índice de nombre científicos.....	186

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a mi familia, a mi Madre que sin su amor, educación, contención y fortaleza, no hubiese logrado estar hoy donde me encuentro. A mis hermanos Virginia y Laureano, a mi Padre y a mi hermana Carolina, que esté donde esté, fue, es y será siempre mi referente, mi ejemplo y mi protectora. A mis cuatro sobrinos, a mis primos especialmente a Graciela por siempre estar. A Ramiro, quien además de ser el responsable del diseño de la portada de esta tesis y haberme ayudado enormemente estos últimos meses, es mi amor y compañero.

A la Dra. Katinas, por dirigir mi trabajo de tesis y no menos importante, la confianza que mostró en mí durante estos cuatro años.

A la Dra. Sancho, por dirigir mi trabajo de tesis y por transmitirme que siempre se puede un poco más.

Al Dr. Crisci por brindarme todo el apoyo y estímulo para llevar a cabo esta tesis.

A los jurados por su buena predisposición en la lectura crítica de esta tesis.

A mis amigos: Jessica que además de amiga es una gran compañera de trabajo, por los mejores asados al Chule, el Rena, Kikín y toda la banda, a Mariana Torres, a Pedro y a aquellos amigos que a pesar que la vida separó nuestro caminos, de alguna manera formaron parte de mi historia desde que entré a la Universidad.

A mis compañeros de trabajo: la Dra. Tellería por su ayuda en el trabajo de polen de esta tesis, a Laura y Marisa que siempre se preocupan por mí, a Mari por su gran generosidad laboral, a Diego por el aporte de fotos para esta tesis y su buena predisposición, a Hugo Calvetti por la ayuda en la realización de los mapas de esta tesis, a Anabela, María José y Piero.

A Alejandra Migoya por la realización de las láminas de ésta tesis.

A los curadores de los diferentes herbarios que me facilitaron el material sin el cual no podría haber realizado esta tesis.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas CONICET, por haber financiado las diferentes etapas de esta tesis.

GRACIAS A TODOS!

Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeográfico del género *Smallanthus* Mack. (Asteraceae, Millerieae).

Por Maira S. Vitali

RESUMEN

REVISION SISTEMÁTICA

El género *Smallanthus* pertenece a la familia Asteraceae, tribu Millerieae, subtribu Milleriinae. Fue descrito por Mackenzie en el año 1933, sobre la base de una sola especie norteamericana, *Smallanthus uvedalius* (L.) Mack. Fueron descritas nuevas especies y transferidas de otros géneros, quedando *Smallanthus* conformado por 24 especies, que se distribuyen desde el Sur-Este de Estados Unidos, México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Sur-Este de Brasil y el Centro-Este de Argentina. La gran mayoría de los endemismos se dan en el centro-sur de México. Como resultado de la revisión sistemática, se ampliaron las descripciones de todas las especies del género y se ilustraron, aportando mapas de distribución, datos ecológicos, fenológicos y clave para la identificación de las distintas especies del género. Se lleva a cabo una nueva combinación, *Smallanthus cocuyensis* (Cuatrec.) Vitali, quedando el género conformado por 25 especies. Se selecciona un lectotipo para *Smallanthus maculatus*. Se reconocen como sinónimos todas las variedades adjudicadas a *Smallanthus maculatus* y las adjudicadas a *Smallanthus uvedalius*. Las especies *Smallanthus lundelli* H. Rob. y *Smallanthus obscurus* B. L. Turner no son consideradas sinónimos de *Smallanthus maculatus* (Cav.) H. Robinson.

ANÁLISIS CLADÍSTICO

Para corroborar la monofilia de *Smallanthus* y establecer las relaciones entre sus especies, se realizó un análisis cladístico sobre la base de caracteres morfológicos considerando las 25 especies del género. Se utilizaron 31 caracteres cualitativos y siete cuantitativos. Como grupos externos se utilizaron especies

pertenecientes a los géneros *Acanthospermum*, *Ichthyothere* *Rumfordia* y *Tridax*. Se comprobó que el género *Smallanthus* es monofilético, definido por el carácter concentración densa de pelos cónicos en la base del tubo de la corola de las flores del radio. La especie basal del género es *S. microcephalus* y se pueden definir dos grandes clados; el clado A conformado por *S. glabratus*, *S. fruticosus*, *S. jelskii* y *S. pyramidalis* y el clado B por *S. connatus*, *S. siegesbeckius*, *S. macroscyphus*, *S. maculatus*, *S. riparius*, *S. uvedalius*, *S. cocuyensis*, *S. meridensis*, *S. oaxacanus*, *S. mcvaughii*, *S. sonchifolius*, *S. parviceps*, *S. riograndensis*, *S. apus*, *S. latisquamus*, *S. quichensis*, *S. lundelli*, *S. obscurus*, *S. putlanus*, y *S. araucariophilus*. De los grupos externos utilizados en el análisis, la especie *Rumfordia floribunda* es la más cercana filogenéticamente a *Smallanthus*. Los caracteres cuantitativos sin discretizar resultaron ser informativos y de considerable importancia en el estudio filogenético del género.

ANALISIS BIOGEOGRAFICO

Se realizó un análisis biogeográfico utilizando el método DIVA y el método de Áreas Ancestrales. El ancestro del género *Smallanthus* se habría originado en la provincia de Las Yungas, particularmente en la fitoregión de Los Yungas (laderas montañosas y cordilleras de las vertientes orientales de los Andes tropicales, desde el norte de Perú hasta el centro de Bolivia) aproximadamente hace 3,5 millones de años posiblemente antes del cierre del Istmo de Panamá. Posteriormente el cierre del Istmo, el cual actuó como un puente continental, habría permitido la primera dispersión de *Smallanthus* hacia el Norte. Dichas dispersiones a través del Istmo ocurrieron numerosas veces a lo largo de la historia del género. Los eventos vicariantes, se habrían producido durante las glaciaciones del Plioceno y del Pleistoceno.

ABSTRACT

SYSTEMATIC REVISION

The genus *Smallanthus* belongs to the family Asteraceae, tribe Millerieae, subtribe Milleriinae. It was described by Mackenzie in 1933, based on the single American species *Smallanthus uvedalius* (L.) Mack. New species were described or

transferred from other genera and *Smallanthus* was traditionally composed of 24 species, distributed from the south - eastern United States, México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Brazil South -East and Central-Eastern Argentina, with the majority of endemic species occurring in the south-central Mexico. As a result of the systematic revision performed here, the descriptions of all species of the genus were expanded and illustrations, distribution maps, ecological and phenological data and a key to identification of the different species of the genus are given. As a consequence of the new combination established here, *Smallanthus cocuyensis* (Cuatrec.) Vitali, the genus is made up of 25 species. As a result of this work, one lectotype is selected for *Smallanthus maculatus* and all varieties of *Smallanthus maculatus* and *Smallanthus uvedalius* are recognized as synonyms. The species *Smallanthus lundelli* and *Smallanthus obscurus* are not considered synonyms of *Smallanthus maculatus* (Cav.) H. Robinson.

CLADISTIC ANALYSIS

A cladistic analysis was performed on the basis of morphological characters considering the 25 species of the genus for testing the monophyly of *Smallanthus* and establishing the relationships among its species. Thirty-one qualitative and seven quantitative characters were used for the analysis. Species belonging to the genera *Acanthospermum*, *Ichthyothere*, *Rumfordia* and *Tridax*, were used as outgroups. The genus *Smallanthus* resulted monophyletic and defined by the presence of a dense concentration of simple conical hairs at the base of the ray corollas. *Smallanthus microcephalus* appears as the basal species within the genus and the others species of *Smallanthus* are recovered into two clades: the clade A includes *S. glabratus*, *S. fruticosus*, *S. jelskii* and *S. pyramidalis*, and the clade B includes *S. connatus*, *S. siegesbeckius*, *S. macroscyphus*, *S. maculatus*, *S. riparius*, *S. uvedalius*, *S. cocuyensis*, *S. meridensis*, *S. oaxacanus*, *S. mcvaughii*, *S. sonchifolius*, *S. parviceps*, *S. riograndensis*, *S. apus*, *S. latisquamus*, *S. quichensis*, *S. lundelli*, *S. obscurus*, *S. putlanus* and *S. araucariophilus*. From the outgroups used in the analysis, the species *Rumfordia floribunda* resulted sister to *Smallanthus*. Discretized quantitative characters included in the analysis resulted of considerable importance in the phylogenetic study of the genus.

BIOGEOGRAPHICAL ANALYSIS

A biogeographic analysis was performed using Dispersal-Vicariance analysis (DIVA) and the Ancestral Areas methods. As a result to these analyses, the ancestor of the genus *Smallanthus* would have originated in the province of the Yungas, particularly in Los Yungas fytorregion (mountain slopes and ridges of the eastern slopes of the tropical Andes, from northern Peru to central Bolivia) about 3.5 million years ago before the closure of the Isthmus of Panama. Afterwards, the closing of the Isthmus would acted as a continental bridge, that allowed the first northern dispersion of *Smallanthus* from its origin area. According to DIVA, such dispersions across the Isthmus occurred numerous times throughout the history of the genus. Vicariant events would have occurred during the Pliocene and Pleistocene glaciations.

I- INTRODUCCIÓN

El género *Smallanthus* tradicionalmente ha sido ubicado dentro de la tribu Heliantheae, subtribu Melampodiinae, por autores como Robinson (1978) y Bremer (1994). Sin embargo, con los últimos cambios taxonómicos (Funk et al. 2009) que dividieron en tribus menores a la tribu Heliantheae, *Smallanthus* está incluido en la tribu Millerieae, subtribu Milleriinae (Panero, 2007).

La tribu Millerieae actualmente está conformada por 8 subtribus (Desmanthodiinae, Dyscritothamninae, Espeletiinae, Galinsoginae, Guardioliinae, Jaegeriinae, Melampodiinae, Milleriinae) que reúnen en total 34 géneros aproximadamente y cerca de 400 especies. Las especies de esta subtribu se distribuyen principalmente en México y en los Andes norte, con pocas especies en las regiones tropicales del Viejo Mundo. Los miembros de la tribu son reconocidos principalmente por ser hierbas anuales o perennes, arbustos o árboles, por presentar hojas usualmente opuestas, pecioladas o sésiles y generalmente trinervadas, los capítulos terminales o axilares, el involucre con 1-5 series de filarios, el receptáculo paleáceo, las flores del radio pistiladas, con corolas raramente bilabiadas, las flores del disco, bisexuales o funcionalmente estaminadas, la cipsela a veces puede estar encerrada por los filarios internos o por las páleas y el papus puede estar presente o ausente.

La subtribu Milleriinae actualmente comprende los géneros *Axiniphyllum* Benth., *Guizotia* Cass., *Ichthyothere* Mart., *Micractis* DC., *Milleria* L., *Rumfordia* DC., *Siegesbeckia* L., *Smallanthus* Mack., *Stachycephalum* Sch. Bip. ex Benth., *Trigonospermum* Less. y *Unxia* L.F. Dichos géneros agrupan cerca de 84 especies que se caracterizan por ser hierbas anuales o perennes, arbustos y raramente árboles, con las hojas generalmente ovadas, los capítulos terminales, el involucre con 1 a 3 series de filarios, las flores del radio generalmente amarillas, la cipsela glabra de color negra y el papus ausente. Sus géneros se distribuyen principalmente en toda América y menos frecuentemente en África, India y Madagascar.

El género *Smallanthus* fue descrito originalmente por Mackenzie (1933), sobre la base de una sola especie norteamericana, *Smallanthus uvedalius* (L.) Mack. Posteriormente fueron transferidas a *Smallanthus* especies de otros géneros y descritas nuevas, por diferentes autores. Actualmente el género *Smallanthus*

está constituido por 24 especies, distribuidas desde el sud-este de EEUU hasta el centro-norte de Argentina, con un mayor número de especies en Perú y México.

Algunas especies del género, poseen gran importancia medicinal y alimenticia, siendo el ejemplo más conocido a nivel mundial *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Rob. ("yacón"), originario de la región Andina desde Colombia hasta el norte de Argentina, donde es cultivado y comercializado. Existen evidencias de otras especies de *Smallanthus* con propiedades similares al yacón, como por ejemplo *Smallanthus macroscyphus* (Baker ex Martius) A. Grau (Coll Aráoz, et al., 2008) y *Smallanthus connatus* (Spreng.) H. Rob. (Bach, et al., 2007). También, en el caso de *Smallanthus pyramidalis* (Triana) H. Rob., se identificaron metabolitos que son importantes en la recuperación y mantenimiento de los humedales en el equilibrio ambiental (Avedaño & Adame, 2011).

Si bien se han realizado análisis cladísticos dentro de la tribu y subtribu, que incluyeron a *Smallanthus*, nunca fueron consideradas todas las especies. Por lo tanto, el planteo de hipótesis acerca de las relaciones de parentesco entre las especies de *Smallanthus*, como así también la confirmación de su monofilia, contribuirán a un mayor conocimiento del género y por ende de la tribu y la subtribu a las cuales pertenece. Este trabajo permitirá, además, alcanzar un conocimiento global del género *Smallanthus* que resultará en una mayor comprensión de la evolución de la tribu Millerieae. Así mismo, un análisis morfológico y anatómico más detallado de las especies que componen el género *Smallanthus* será de gran utilidad para resolver su ubicación taxonómica dentro de la tribu.

El análisis biogeográfico del género no solo permitirá acercarnos a la comprensión de los eventos que condicionaron la actual distribución de *Smallanthus*, sino que también, aportará nueva información acerca de los procesos que actuaron sobre otros géneros que comparten el mismo patrón de distribución. Dado que se postula un origen norteamericano para la tribu Heliantheae en sentido amplio, será interesante realizar estudios para establecer el área de origen de un género como *Smallanthus* que posee el mayor número de especies en América del Sur.

Finalmente, debido a la importancia reconocida a nivel mundial de la especie originaria de los Andes, *Smallanthus sonchifolius* "yacon", por sus propiedades medicinales, siendo la más destacada que el consumo de sus raíces y hojas, tendría efectos hipoglucemiantes (Aybar et al., 2001) que podrían ser utilizados en

el tratamiento de la diabetes, como así también, por su importancia alimenticia en el consumo de sus raíces, económica como cultivo local y cosmética entre otras. La realización de estudios morfológicos, anatómicos y filogenéticos detallados del género *Smallanthus*, permitirán identificar especies afines a *Smallanthus sonchifolius* con potenciales usos medicinales, alimenticios, etc.

Objetivos de este trabajo de tesis:

a) Delimitar el género y las especies, ampliar las descripciones, resolver problemas nomenclaturales, proporcionar mapas de distribución y claves de determinación de las especies del género *Smallanthus*. Ampliar el conocimiento actual sobre aspectos anatómicos y morfológicos del género.

b) Comprobar la monofilia del género *Smallanthus* y establecer las relaciones cladísticas entre sus especies.

c) Realizar un estudio de biogeografía histórica de *Smallanthus*, para establecer su posible área de origen y comprender los procesos biogeográficos que actuaron en el pasado y generaron los actuales patrones de distribución del género.

II- MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio fue realizado sobre la base de ejemplares de herbario y fotografías de las siguientes instituciones:

AS: Herbarium, Botany Department, California. Academy of Sciences. Golden Gate Parck. San Francisco. USA.

B: Herbarium, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Berlín, Alemania.

BAB: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Herbario. INTA Castelar. Buenos Aires. Argentina.

C: Museum Botanicum Hauniense.

F: Chicago: Herbarium, Botany Department, Field Museum of Natural History. USA.

G: Conservatoire et Jardín Botaniques de la Ville de Genève, Chambèsy, Suiza.

GH: Harvard University Herbaria. Cambridge, Massachusetts, U.S.A.

HASU: Universidade do Vale do Rio dos Sinos – CCS/ Centro 2 Herbário Aloysio Aehnem-Unisinós. Brasil.

ICN: Herbário ICN. Departamento de Botânica. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Brasil.

K: Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Inglaterra.

LIL: Herbario Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251. 4000 San Miguel de Tucumán, Tucumán. Argentina.

LP: Herbario, División Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

MICH: Ann Arbor: herbarium, University of Michigan. USA.

MO: Herbarium Missouri Botanical Garden. P. O. Box 299. Saint Louis. Missouri. USA.

NY: Herbarium, New York Botanical Garden, Bronx, New York, U.S.A.

P: Muséum National d' Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, París, Francia.

QCNE: Herbario Nacional de Ecuador. Sección Botánica. Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. Avenida Río Coca E6-115 e Isla Fernandina, Quito. Ecuador.

S: Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Suecia.

SI: Herbario, Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Buenos Aires, Argentina.

TEX: Herbarium, Plant Resources Center, Botany Department, University of Texas, Austin. USA.

US: United States National Herbarium, Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.

Macrocaracteres morfológicos: los ejemplares fueron analizados a simple vista o mediante una lupa binocular. Las mediciones efectuadas de caracteres macroscópicos, fueron realizadas con una regla sobre un promedio de 10 ejemplares por especie.

Microcaracteres morfológicos: se recuperó el material tanto vegetativo como reproductivo colocándolo en agua con detergente o agua con glicerina durante 24 horas. En los casos en que fue necesario se aclararon con hipoclorito de sodio al 50% y se tiñeron luego con safranina diluida. El material fue montado en gelatina-glicerina. Los cortes anatómicos fueron realizados a mano alzada utilizando una

Gillette, fueron aclarados con hipoclorito de sodio al 50%, teñidos con safranina y finalmente montados en gelatina-glicerina. Las fotografías tomadas tanto de los corte anatómicos como de los microcaracteres fueron realizadas utilizando un microscopio Nikon Eclipse E 200, con cámara digital incorporada. La terminología de tricomas sigue a Ramayya (1962), la terminología de la morfología general sigue a Metcalfe & Chalk (1979) y Harris & Harris (1994).

La identificación de los materiales tipo se realizó a partir de los datos de colector, localidad y fecha citados por los autores en las descripciones originales (Protólogos), los cuales se correlacionaron con los datos de las etiquetas de los especímenes. Si solo se ha observado una foto del material tipo obtenida en la correspondiente base de datos de cada herbario, se indica con el término: foto!.

Sólo se transcribieron las etiquetas de los materiales tipo, la información correspondiente al material adicional examinado se encuentra ordenada por país y subdivisión política en orden alfabético donde se cita localidad, fecha, colector, número e institución en que se encuentra depositado el material. Los datos de color de flores, hábitat, fenología y usos se obtuvieron tanto de las etiquetas de herbario, como de materiales observados a campo. Se confeccionaron láminas de los especímenes de cada una de las especies.

Cuando no se ha podido determinar la ubicación del material tipo se ha seguido la obra *Taxonomic Literature* (Stafleu & Cowan, 1976-1988) y sus suplementos (Stafleu & Menega, 1992-2000) o bien se ha estudiado la historia del autor en particular. En los casos en que no se menciona en el protólogo la institución donde la colección original está depositada se presume que el holotipo o sintipo es un ejemplar que se encuentra donde el autor ha trabajado o donde se encuentran depositadas las mayores colecciones del colector del ejemplar, en el caso que no sea el mismo que el autor del nombre, de acuerdo a la recomendación 9A.4 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill *et al.*, 2006).

III-HISTORIA TAXONÓMICA

En la descripción original del género *Smallanthus*, Mackenzie (1933) incluyó una sola especie *Smallanthus uvedalius* (L.) Mack., basada en la especie descrita y publicada por Linneo (1753) *Osteospermum uvedalia* L. Posteriormente, Wells

(1965) transfirió *S. uvedalius* al género *Polymnia*, en concordancia con lo propuesto por Linneo en 1764. Robinson (1978), restableció el género *Smallanthus* y transfirió especies del género *Polymnia*, quedando *Smallanthus* conformado por las siguientes especies: *S. apus* (Blake) H. Rob., *S. connatus* (Spreng.) H. Rob., *S. fruticosus* (Benth.) H. Rob., *S. glabratus* (DC.) H. Rob., *S. jelskii* (Hieron.) H. Rob., *S. latisquamus* (Blake) H. Rob., *S. maculatus* (Cav.) H. Rob., *S. mcvaughii* (Wells) H. Rob., *S. meridensis* (Steyerm.) H. Rob., *S. microcephalus* (Hieron.) H. Rob., *S. oaxacanus* (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob., *S. parviceps* (Blake) H. Rob., *S. pyramidalis* (Triana) H. Rob., *S. quichensis* (Coul.) H. Rob., *S. riparius* (H. B. K.) H. Rob., *S. siegesbeckius* (DC.) H. Rob., *S. sonchifolius*, *S. suffruticosus* (Baker) H. Rob. y *S. uvedalius*. En el mismo trabajo, Robinson (1978) describió una nueva especie, *Smallanthus lundelli* H. Rob.

Posteriormente al trabajo de Robinson, la especie *Smallanthus suffruticosus* es considerada sinónimo de *Unxia suffruticosa* (Baker) Stuessy (Pruski, J.F. 1997) y fueron descritas cuatro especies nuevas para el género *Smallanthus*, *S. obscurus* Turner, 1988; *S. riograndensis* y *S. araucariophilus*, Mondin, 2004; *S. putlanus* Turner, 2010 y una nueva combinación, *S. macroscyphus* (Baker ex Martius) (Grau, 1999). Con ello el género queda conformado por 24 especies.

Relaciones genéricas:

Sanders (1977) hace referencia a que el género *Rumfordia*, y en particular la especie *R. guatemalensis* está estrechamente relacionada, desde el punto de vista morfológico, con ciertas especies de *Polymnia*, sobre la base de los siguientes caracteres: hábito, forma, textura y venación de la hoja, tipo de inflorescencia, pubescencia, forma de filarios, estructura y número de las corolas de las flores del disco y del radio y estructura de anteras. Las especies del género *Polymnia* a las que hace referencia Sanders (1977) fueron las que posteriormente transfirió Robinson (1978) al género *Smallanthus*. Estudios filogenéticos de la tribu Heliantheae sensu lato, basados en caracteres morfológicos y moleculares muestran a *Smallanthus* como grupo hermano de *Rumfordia* DC. (Karis, 1993; Panero, 1999). Por otra parte en un estudio filogenético donde se combinaron, ambos tipos de datos y utilizando una sola especie (*S. uvedalius*), *Smallanthus* es hermano de *Melampodium* L. (Baldwin, et al. 2002). Finalmente, Rauscher (2002) en su trabajo de filogenia molecular del complejo *Espeletia*, incluyó en su análisis,

13 especies de *Smallanthus*, resultando el género *Smallanthus* en una politomía con *Rumfordia guatemalensis* (J. M. Coult.) S. F. Blake y con el grupo formado por *Ichthyothere* Mart. y el complejo *Espeletia*.

IV- ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS

1- HÁBITO

El género está representado en su gran mayoría por hierbas perennes y erectas, generalmente de gran porte, llegando en algunos casos hasta los 3 metros de altura (*S. connatus*, *S. quichensis*). También existen especies de hábito arbustivo de hasta 7 metros de altura (*S. cocuyensis*, *S. parviceps*) y dos especies de hábito arbóreo de hasta 10 m de altura (*S. jelskii* y *S. pyramidalis*). (Fig. 1A).

2- RAÍZ

La raíz del género *Smallanthus* es principalmente tuberosa con desarrollo de raíces laterales fibrosas. En algunas especies como *S. sonchifolius* "yacón" dicho tubérculo alcanza dimensiones de hasta 25 cm de largo y 10 cm de ancho. Desde el punto de vista anatómico se observó en un corte de raíz lateral con crecimiento secundario, de la especie *S. connatus* (Fig. 2A), una peridermis, por debajo 4-6 capas de células parenquimáticas de forma más o menos isodiamétricas, hacia el interior se observaron numerosos canales secretores esquizógenos (Fig. 2B) y en el cilindro vascular xilema secundario y una zona de floema rodeando todo el cilindro central.

3- TALLO

Todas las especies de *Smallanthus* presentan un tallo hueco, erecto, fistuloso y ramificado. Generalmente los tallos son pubescentes en toda su longitud, en algunos casos la pubescencia va aumentando hacia el ápice o también puede hacerse glabrescente. Los tipos de tricomas que se encuentran en la mayoría de las especies, son los cónicos simples y los glandulares capitados biseriados (Fig. 2D). Anatómicamente se observa, un tallo con crecimiento primario, con cutícula gruesa sobre una epidermis, formada por una o tres capas de células más o menos isodiamétricas, en la cual se encuentran canales

secretores distribuidos de forma irregular en toda la circunferencia (Fig. 2E). Por debajo se encuentran varias capas de colénquima. Cada haz vascular está acompañada por parches de esclerénquima, luego hay una médula parenquimática que rodea el centro hueco (Fig. 2C).

4- PECÍOLO

Esta estructura es muy variable dentro del género, ya que puede estar ausente como es el caso de *Smallanthus apus* y *S. siegesbeckius*, o presente en el resto de las especies, donde son alados. En este último caso las alas pueden ser atenuadas hacia la base (e. g., *S. uvedalius* y *S. maculatus*, Fig. 1B) o rectas y de diámetro uniforme en toda su longitud (e. g., *S. parviceps*, Fig. 1C); también pueden ser lobulados (e. g., *S. riograndensis*) y pueden estar unidos en sus bases por una aurícula más o menos desarrollada (e. g., *S. connatus*).

Anatómicamente en un corte transversal de pecíolo a la altura de la vena central (Fig. 3A), se observó una cutícula relativamente gruesa sobre una epidermis uniestratificada y por debajo colénquima con engrosamiento angular de más de cinco capas de células. Hacia el interior hay un parénquima de células más o menos isodiamétricas, en el cual se encuentran los haces vasculares y cerca de 10 canales secretores (Fig. 3C). Respecto de la pubescencia se observaron tricomas glandulares capitados biseriados, en toda su superficie (Fig. 3B). En general en la mayoría de las especies de *Smallanthus* se encuentran además tricomas cónicos simples sobre la superficie del pecíolo.

5- AURICULA

Las aurículas están presentes generalmente en las especies con pecíolos alados, en el caso de *Smallanthus connatus* (Fig. 1D), están muy desarrolladas con una estructura laminar continua que une las bases de las hojas del mismo nudo. En otras especies las aurículas están menos desarrolladas y son incompletas, por ejemplo en *S. parviceps* o pueden estar ausentes como en el caso de *S. maculatus*. Anatómicamente en corte transversal (Fig.1E), se observó un solo haz vascular, ausencia de canales secretores y la pubescencia similar a la del pecíolo con abundantes tricomas glandulares capitados biseriados.

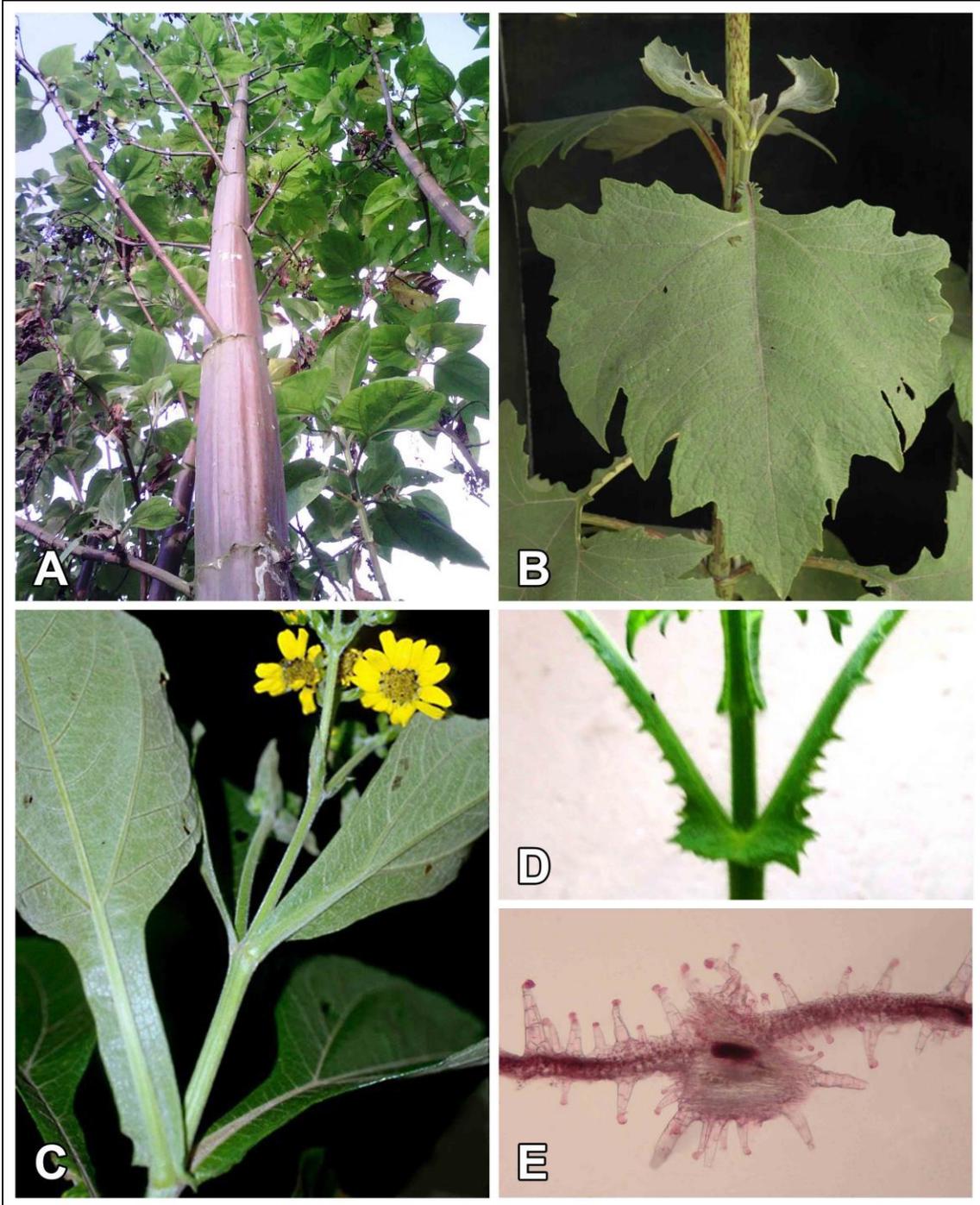


Fig.1. Aspectos generales y anatómicos del género *Smilax*. **A.** Hábito arbóreo de *Smilax pyramidalis*. **B.** Detalle de hoja y pecíolo de *Smilax maculatus*. **C.** Detalle de pecíolo alado de *Smilax parviceps*. **D.** Detalle de aurícula de *Smilax connata*. **E.** Sección transversal de aurícula *Smilax connata*. (E: Plos, A.; Iharlegui, L. & Hernández, M. 46. LP).

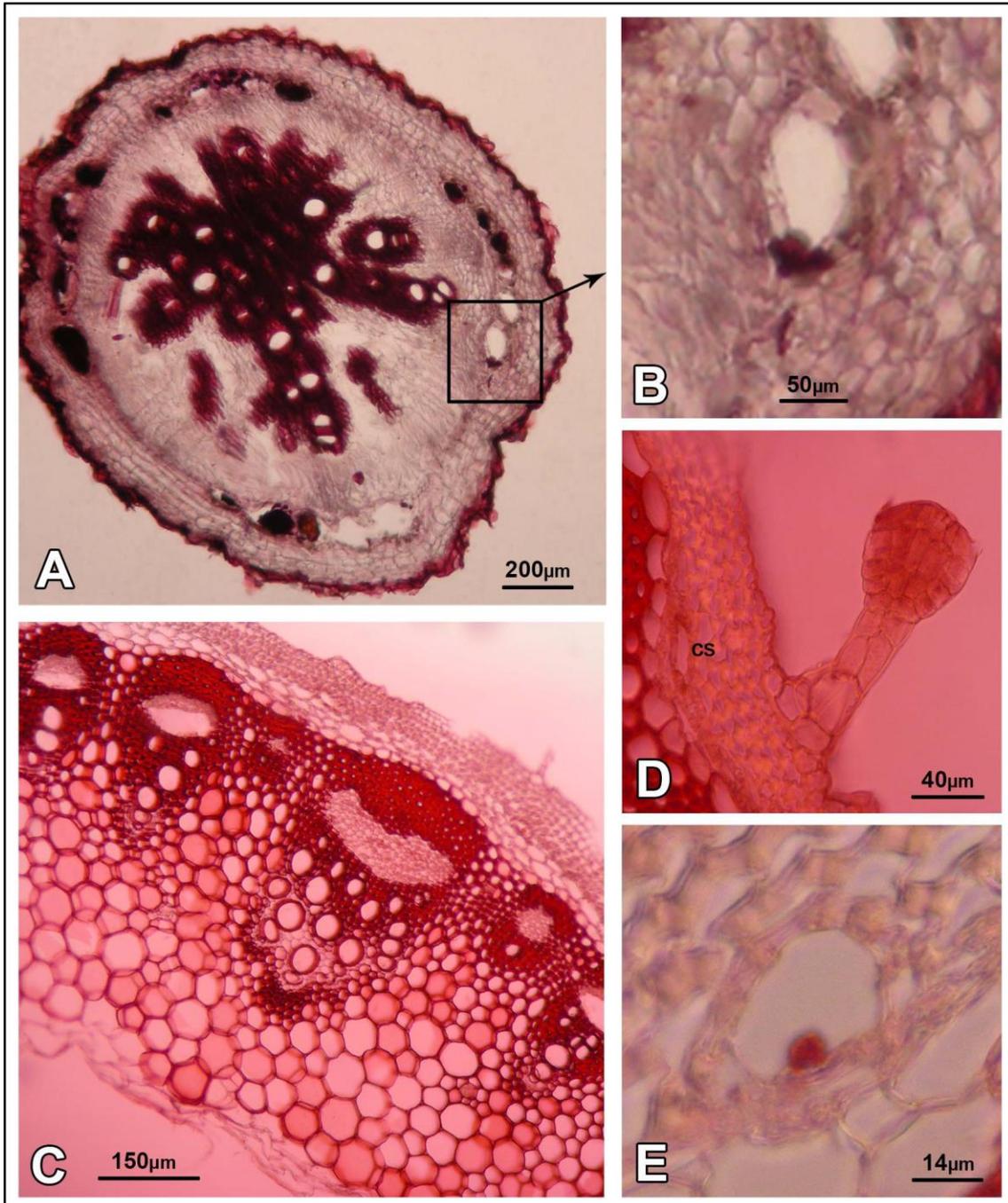


Fig.2. Anatomía de raíz y tallo en *Smalanthus*. **A.** Sección transversal de la raíz de *Smalanthus connatus*. **B.** Detalle ampliado del canal secretor de la raíz de *Smalanthus connatus*. **C.** Sección transversal del tallo de *Smalanthus siegesbeckius*. **D.** detalle de tricoma glandular capitado biseriado, del tallo de *Smalanthus siegesbeckius*. **E.** Detalle del canal secretor del tallo de *Smalanthus siegesbeckius*. (CS: Canal secretor). (A, B: Pedersen, T. M. 9551 S; C, D, E: Dusén, P. 9503. LP).

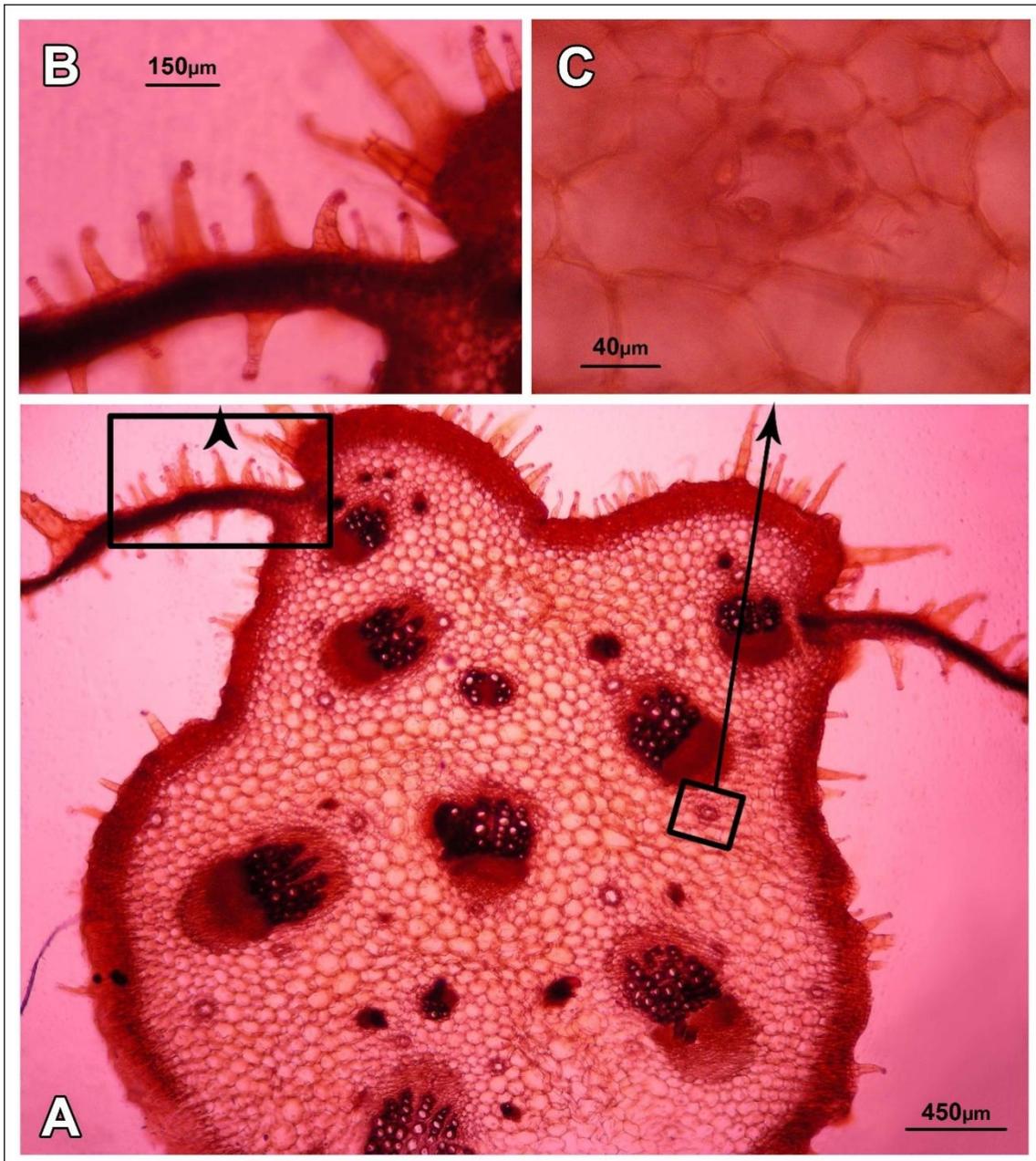


Fig.3. Anatomía de pecíolo de *Smalanthus connatus*. **A.** Sección transversal de pecíolo. **B.** Detalle de los tricomas (glandular capitado biseriado) del pecíolo. **C.** Detalle de canal secretor del pecíolo. (A, B, C: Plos, A.; Iharlegui, L. & Hernández, M. 46. LP).

6- HOJA

a- Morfología externa.

Filotaxis.

Las especies del género *Smallanthus* presentan en su mayoría hojas opuestas. En algunos casos, por ejemplo en *S. connatus* y *S. glabratus*, la disposición es decusada y en el caso particular de *S. pyramidalis*, *S. fruticosus* y *S. microcephalus* son verticiladas con aproximadamente 4 hojas por nudo en la porción superior de la planta. En la porción inferior las hojas son opuestas.

Caracteres de la lámina.

En la gran mayoría de las especies de *Smallanthus*, las hojas son isomorfas a lo largo del tallo, pero en algunos casos son heteromorfas como por ejemplo en *S. oaxacanus* y a su vez pueden ser las inferiores pecioladas y las superiores sésiles (e. g., *S. macroscyphus*). La forma de la lámina es muy variable dentro del género, ya que pueden ser ovadas, ovado-lanceoladas, deltoides, orbiculares, con ápices generalmente agudos y en algunos casos atenuados (e. g., *S. quichensis*). Las bases pueden ser obtusa, truncada, hastada, redondeada, cordada o atenuada. Los márgenes generalmente son mucronados y a su vez pueden ser enteros (e. g., *S. fruticosus*), dentados (*S. quichensis*), hendidos (*S. riparius*), tripartido (*S. uvedalius*), pinnatífido o pinnatisecto (*S. mcvaughii*). Los tamaños de las láminas dentro del género van entre los 6-30 cm de longitud y 5-27 cm de ancho, lo cual demuestra un amplio rango de los tamaños de las hojas del género.

Venación

Todas las especies del género *Smallanthus* son trinervadas. Las venas pueden presentarse en dos disposiciones principales según (Metcalf & Chalk 1979), actinódroma (tres o más venas primarias que divergen radialmente desde un único punto) o acródroma (dos o más venas primarias o secundarias fuertemente desarrollada formando arcos convergentes hacia el ápice de la hoja). La venación actinódroma es perfecta (ramificaciones de las venas laterales que cubren al menos dos tercios del área de la hoja), marginal (las venas llegan al margen) y a su vez puede ser basal (punto inicial de la ramificación en la base de la hoja) (*S. obscurus* y *S. putlanus*) o suprabasal (punto inicial de la ramificación

localizado a cierta distancia sobre la base de la hoja) como por ejemplo *S. uvedalius*. La venación acródroma puede ser perfecta o imperfecta y para ambas categorías es suprabasal en el género.

Indumento foliar:

Las hojas de la mayoría de las especies de *Smallanthus* presentan algún grado de pubescencia en una o en ambas caras de las hojas, a excepción de *S. glabratus*, que presenta hojas y tallos glabros, *S. latisquamus*, *S. microcephalus*, *S. mcvaughii*, *S. parviceps* son glabrescentes. En el otro extremo se encuentra la especie *S. jelskii* que presenta una pubescencia muy abundante que cubre toda la superficie de la hoja en la porción apical del tallo, con una textura lanuginosa densa. Por otra parte *S. fruticosus* presenta en el envés de las hojas, la pubescencia parecida a *S. jelskii* pero levemente menos abundante.

Los diferentes tipos de tricomas que podemos encontrar dentro del género *Smallanthus* y de acuerdo a la clasificación de Ramayya 1962, son: (A) Cónicos simples, (B) Filiformes simples, (C) Glandulares capitados biseriados (D) Glandulares capitados biseriados, vesiculados y (E) Glandulares biseriados vesiculares Subtipo beta.

-Tricomas no glandulares:

(A) Cónico simple (Fig. 4B, C): El pie puede ser simple o compuesto. El cuerpo es uniseriado, entero, de 2 o más células, cónicas, agudas o generalmente redondeadas hacia el ápice, con paredes transversales constrictas, a menudo nodulosas en las uniones de las células. Las células basales son 1 o más veces más anchas que largas, las paredes pueden o no estar engrosadas. Las paredes laterales pueden ser rectas o ligeramente cóncavas o convexas. Este tipo de tricomas son los más comunes en los órganos vegetativos (raíz, tallo, hoja, pedúnculo, filario externo e interno); en el caso de los órganos reproductivos pueden encontrarse en los tubos de las flores del disco (e. g., *S. parviceps*).

(B) Filiforme simple (Fig. 4A): El pie puede ser simple o compuesto. El cuerpo es uniseriado entero, de 1 a más células, filiformes, a menudo cilíndricas o estrechándose hacia el ápice, agudas o redondeadas hacia el ápice, con paredes transversales constrictas. Las células son de variada longitud, pero las basales son usualmente 1 o 2 veces más anchas que largas o isodiamétricas y la célula

terminal es relativamente larga. Este es el tipo de tricoma que conforma el ramillete de la base del tubo de las flores del radio, una característica que es común a todas las especies de *Smallanthus*, también son comunes en el ápice de la corola de las flores del disco y del radio. Se han encontrado en filarios externos de *S. mcvaughii*, a lo largo de las venas del limbo de las flores del radio en *S. riparius*, en el margen de los filarios internos de *S. quichensis*.

-Tricomas glandulares:

(C) Glandular capitado biseriado (Fig. 4D, E): El pie puede ser simple o compuesto. El cuerpo está diferenciado en pedúnculo y cabeza. El pedúnculo es biseriado, de variada longitud, con 3-7 células en cada fila, usualmente estrechándose hacia la cabeza. Las células del primer o segundo nivel son generalmente más anchas que largas o son isodiamétricas. Las paredes internas son delgadas y las externas son rectas, pero las más basales son ligeramente convexas y gruesas. La cabeza está formada por 1 a 5 capas de células, de variado tamaño, continuas o abruptamente diferenciadas y más cortas que las del cuerpo. Las paredes internas de las células, son delgadas, las laterales son rectas o ligeramente convexas, delgadas o gruesas. Este tipo de tricoma se encuentra generalmente en las hojas de *S. meridensis*, *S. oaxacanus* y *S. connatus*.

(D) Glandular capitado biseriado, vesiculado (Fig. 2D): Es muy similar al anterior, pero cada fila del pedúnculo está formada por 5 a 7 células, la cabeza posee 3 a 7 capas de células y posee una vesícula cuticular encerrando a la capa de células terminales, que puede ser persistente o puede colapsar tempranamente. Este tipo de tricoma se ha encontrado principalmente en las hojas de *S. uvedalius* y *S. sonchifolius* y también en los tallos de *S. siegesbeckius*.

(E) Glandular biseriado vesicular Subtipo beta (Fig. 4F): El pie puede ser simple o compuesto. El cuerpo es biseriado entero, de 4 a 10 células en cada capa, de forma oblonga o cuneada. Las células correspondientes a la segunda capa generalmente son subpuestas. Son de variada longitud, siendo más largas hacia el ápice o casi todas de la misma longitud, excepto las de la capa terminal que con frecuencia son más largas. La vesícula cuticular encierra 1 a 4 células terminales y que puede ser persistente o puede colapsar tempranamente. Este tipo de tricoma se encuentra en las hojas de muchas especies del género.

En algunas especies como *S. macroscyphus*, *S. maculatus* (Fig. 4G), *S. sonchifolius* (Fig. 4H) y *S. pyramidalis* (Fig. 4I) se observó la presencia de unas estructuras sobrelevadas sobre la superficie de la lámina, formadas por numerosas células epidérmicas, sobre las cuales se encuentran tricomas filiformes simples.

b- Anatomía

La epidermis es uniestrata (Fig. 5A), con células isodiamétricas o rectangulares en sección transversal; las paredes periclinales de las células epidérmicas se encuentran cutinizadas. En la mayoría de las especies, a la altura de la vena media y en posición subepidérmica se encuentra un colénquima con engrosamiento angular, el cual puede llegar a estar muy desarrollado conformando hasta 5 capas de células (Fig. 5B, C). Los haces vasculares son colaterales en número de 3 en la mayoría de las especies. Una característica importante de *Smallanthus*, por las sustancias de reconocida importancia alimenticia y medicinal, es la presencia de canales secretores (Fig. 5D, E). Los canales secretores a la altura de la vena media, están presentes en todas las especies, excepto en *S. uvedalius*. Se han observado hasta 10 canales secretores en algunas especies como *S. connatus* (Fig. 6A). En el mesófilo también se han observado canales secretores, como es el caso de *S. latisquamus* (Fig. 6B). Los estomas son del tipo anomocítico, encontrándose generalmente en el envés de la hoja (Fig. 6C). Se han observado también, en los filarios externos e internos, en las páleas y en algunas especies (*S. siegesbeckius*, *S. cocuyensis*, *S. parviceps*, *S. jelskii* y *S. latisquamus*) en la porción superior del limbo de las flores de radio y de las corolas de las flores del disco. El mesófilo es dorsiventral con una o dos capas de parénquima en empalizada en la cara adaxial y parénquima esponjoso en la abaxial (Fig. 6D).

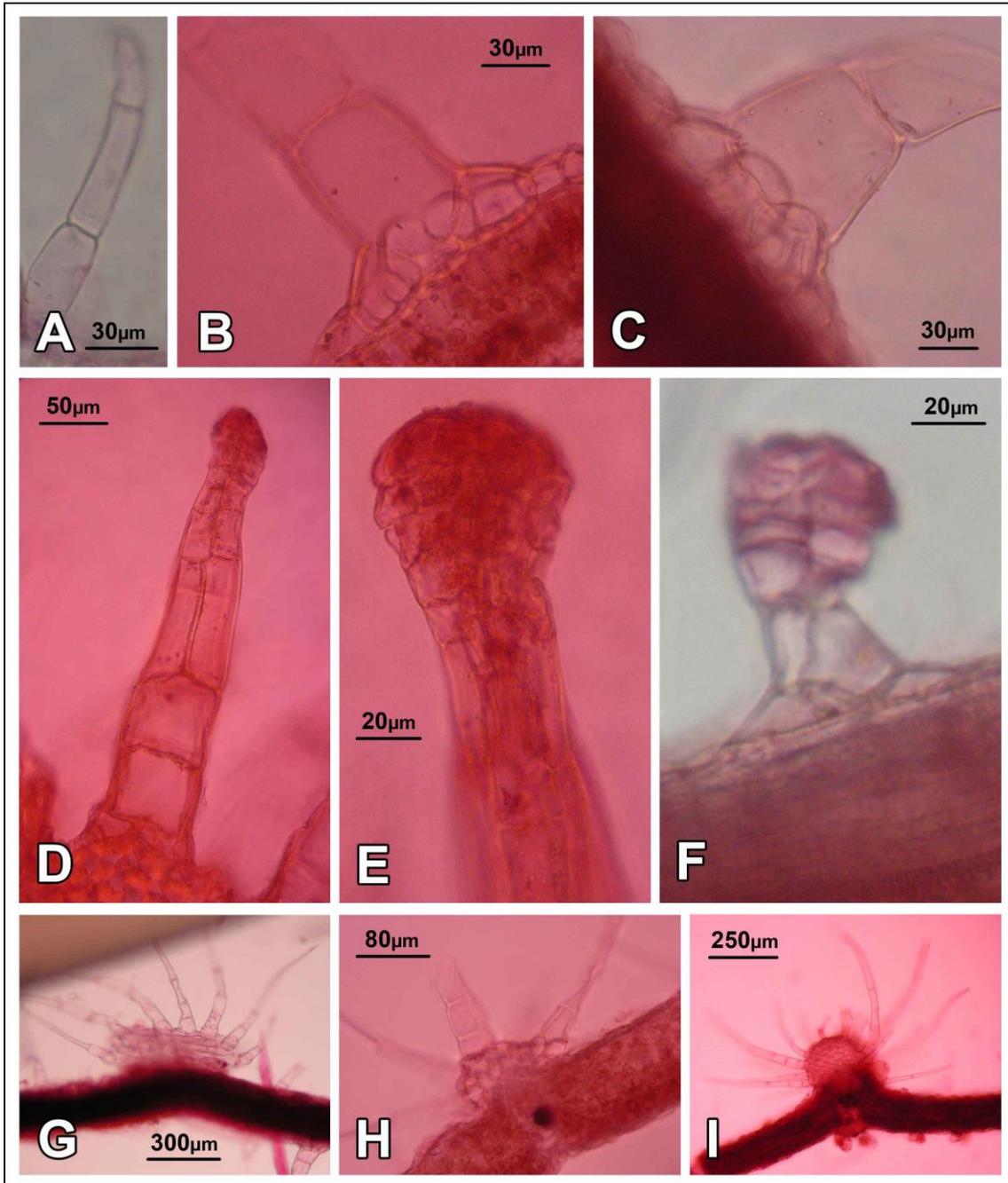


Fig.4. Tipos de tricomas y estructuras epidérmicas de las hojas en *Smallanthus*. **A.** Tricoma filiforme simple de *Smallanthus siegesbeckius*. **B** y **C.** Tricomas cónicos simples de *Smallanthus meridensis* y *Smallanthus oaxacanus*, respectivamente. **D** y **E.** Tricoma glandular capitado biseriado de *Smallanthus meridensis*, en **D** tricoma completo, en **E** detalle ampliado de la cabeza. **F.** Tricoma glandular biseriado vesicular Subtipo *beta* de *Smallanthus connatus*. **G, H** e **I.** Estructuras sobrelevadas sobre la superficie de la lámina de *Smallanthus maculatus*, de *Smallanthus sonchifolius* y de *Smallanthus pyramidalis*, respectivamente. (A: Isern, J. 2272 F; B, D y E: Steyermark J. A. 57519 F; C: Standley, C. P. 14781 F; F: Plos, A.; Iharlegui, L. & Hernández, M. 46 LP; G: Hidalgo, M. S. S/N LP; H: Cabrera, L. 14710 LP; I: King, R. M. 1041 GH).

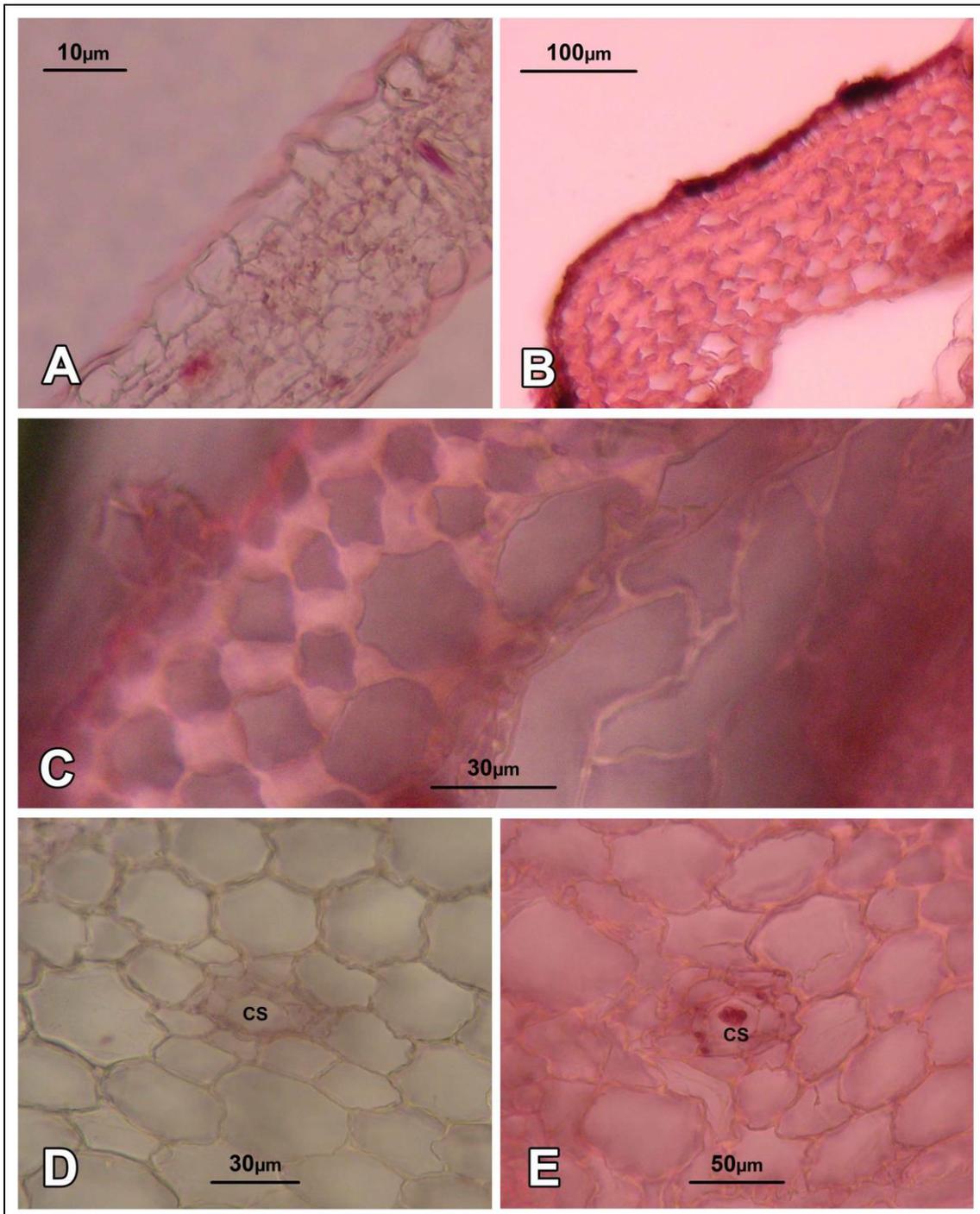


Fig.5. Anatomía foliar en *Smalanthus*. **A.** Sección transversal de la lámina foliar de *Smalanthus quichensis*. **B y C.** Sección transversal a la altura de la vena media, detalle del colénquima angular subepidérmico de *Smalanthus fruticosus* y *Smalanthus quichensis* respectivamente. **D y E.** Detalle de los canales secretores del mesófilo de *Smalanthus sonchifolius* y *Smalanthus fruticosus* respectivamente (CS: canal secretor.) A, C: Standley 86364 F; B y E: Ruiz & Pavón S/N F; Cabrera, L. 14710 LP).

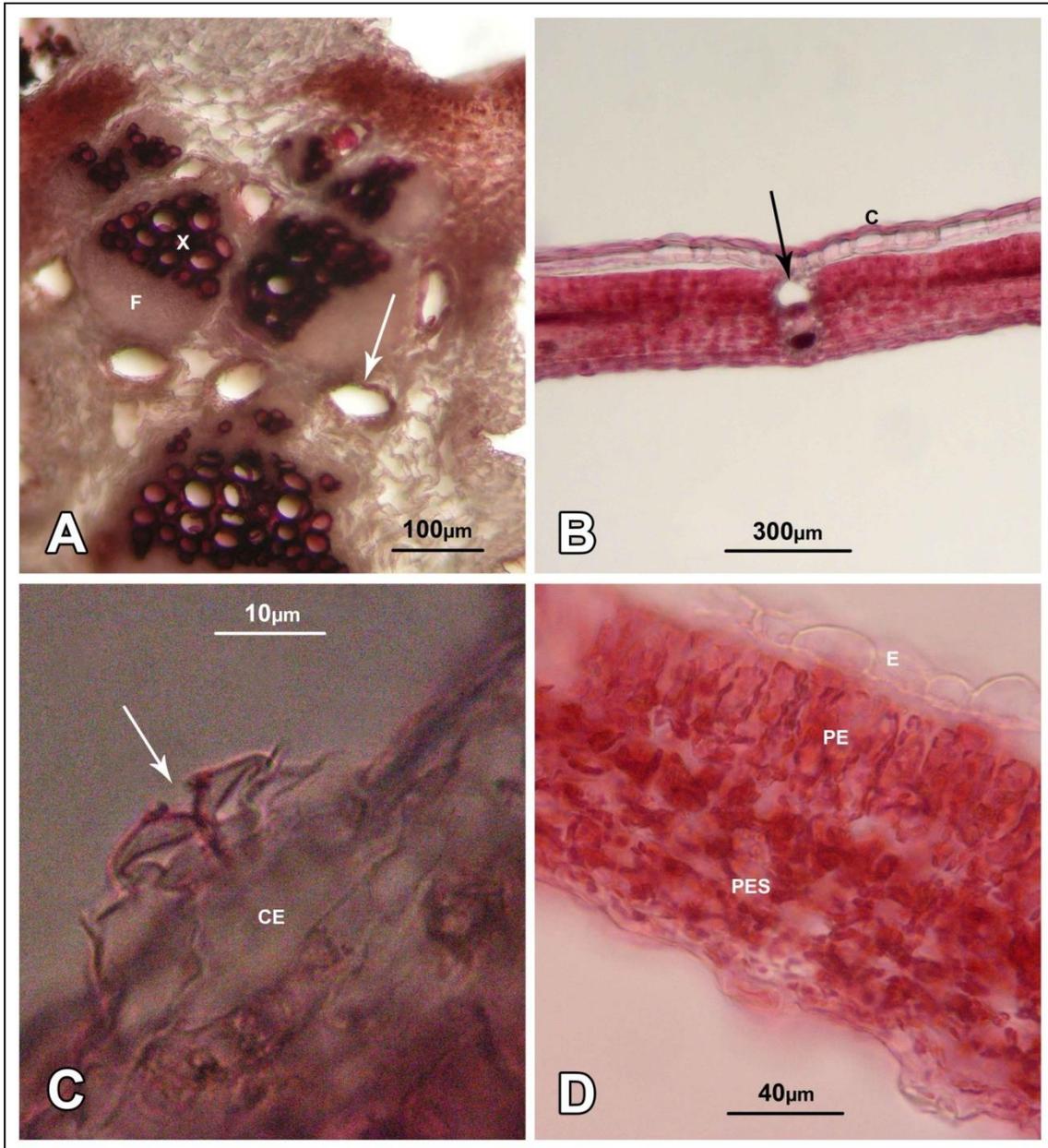


Fig.6. Anatomía foliar en *Smalanthus*. **A.** Sección transversal a la altura de la vena media de *Smalanthus connatus* (flecha: canal secretor). **B.** Sección transversal del mesófilo de *Smalanthus latisquamus* (C: cutícula, flecha: Canal secretor). **C.** Sección transversal de mesófilo de *Smalanthus siegesbeckius* (CE: cavidad estomática, flecha: estoma). **D.** Sección transversal del mesófilo dorsiventral de *Smalanthus maculatus* (E: epidermis; PE: parénquima en empalizada; PES: parénquima esponjoso) (A: Plos, A.; Iharlegui, L. & Hernández, M. 46 LP; Chrisles, M. A. 5544 F; C: Isem, J. 2272 F; D: Hidalgoy, M. S. S/N LP).

7- CAPÍTULO

Los capítulos son siempre heteromorfos y pedunculados (Fig. 7A, B). Los tamaños van desde 0,4 a 1,5 cm de alto y 0,4 a 1,9 cm de ancho; las flores del disco son funcionalmente estaminadas, con corolas tubulosas o a veces campanuladas. Las flores del radio son femeninas con corola ligulada. Dentro del género, podemos observar que los capítulos raramente son solitarios o hasta 3 por capitulescencia (*S. latisquamus*), mientras que para el resto de las especies, se pueden definir dos grupos en base al número y tamaño de capítulos. Un grupo, presenta hasta 20 capítulos por capitulescencia y más o menos el doble de tamaño que los capítulos del otro grupo, los cuales son siempre más de 20 y llegando hasta 100 capítulos por capitulescencia.

8- INVOLUCRO

Se presenta acampanado o hemisférico. Posee dos (Fig. 7C) o tres series de filarios generalmente foliáceos y pubescentes; los filarios internos son cóncavos y envuelven parcialmente a la cipsela (Fig. 7C,D), de tamaños que van entre 0,35-1,2 cm de longitud y 0,1-1 cm de ancho, la forma generalmente es ovada, con ápices agudos, atenuados y en algunos casos caudados (*S. siegesbeckius*, *S. riparius*), raramente papiráceos (*S. jelskii*, *S. pyramidalis*) y pueden estar en una serie o en dos series (*S. connatus*, *S. cocuyensis*, *S. macroscyphus* y *S. riograndensis*) y presentan cerca de 6 venas principales. Los filarios externos son planos, se encuentran en número de 4 o 5, de tamaños que van entre 0,3-2 cm de longitud y 0,2-1,2 cm de ancho, generalmente son ovados de ápice agudo y presentan cerca de 7 venas principales.

9- RECEPTÁCULO

El receptáculo en el género *Smallanthus* es plano, alveolado y raramente mamelonado (*S. jelskii*), paleáceo y generalmente glabro. La forma de las páleas del género es muy variada, las hay elípticas, ovadas, obovadas, oblongas, oblanceoladas o rómbicas, generalmente de ápice agudo, con tamaños de entre 0,25-0,75 cm de longitud y 0,1-0,4 cm de ancho, presentan entre 3-7 venas principales y generalmente son glabrescentes, presentando sólo tricomas no glandulares, solo glandulares o ambos.

10- FLORES

Las flores se presentan en dos tipos en los capítulos de *Smallanthus*:

-Flores del radio: El número de flores varía entre 10 y 30 flores por capítulo y pueden presentarse en una serie, o más raramente en dos series (*Smallanthus connatus*, *S. macroscyphus*, *S. cocuyensis* y *S. riograndensis*). El tamaño de las corolas varía entre los 0,2-2,8 cm de longitud y el tubo entre 0,01-0,2 cm de longitud. La forma del limbo es variable dentro del género, siendo generalmente oblongos (Fig. 16E), obovados (Fig. 34E), elípticos (Fig. 42E) u orbicular (Fig. 24E) y en su gran mayoría poseen el ápice trilobado. El limbo presenta cerca de 7 venas principales. El tubo presenta en todas las especies del género, un ramillete de tricomas filiformes simples en la base (Fig. 7E), que a pesar de variar en abundancia en las diferentes especies, le dan un aspecto característico a las flores de radio. Las corolas son de color amarillo o raramente naranja. Una excepción dentro del género, es la corola bilabiada y el limbo más ancho que largo de la especie *S. jelskii*. El estilo presenta un tamaño de entre 0,2-0,7 cm de longitud y es glabro, posee dos ramas estigmáticas lineares a oblongas de entre 0,05-0,7 cm de longitud, con ápice agudo a obtuso. La superficie externa de las ramas estigmáticas es papilosa, al igual que la superficie interna, pero en este caso las papilas de la zona receptiva se modifican y forman bandas estigmáticas que abarca casi toda la longitud de la porción interna de cada rama.

-Flores del disco: El número de flores varía entre 20 y 100 flores por capítulo. El tamaño de las corolas varía entre los 0,25-0,9 cm de longitud y el tubo entre 0,03-0,3 cm de longitud. La corola es tubulosa (Fig. 18F) y en algunos casos campanuladas (forma de campana invertida) (*S. parviceps* Fig. 44F, *S. fruticosus*, *S. glabratus*, *S. jelskii* y *S. microcephalus*) de color amarillo y de ápice pentalobado. Generalmente es pubescente, con tricomas filiformes simples en el tubo y en los lóbulos de la corola y en algunos casos pueden encontrarse también tricomas glandulares en el tubo. Son funcionalmente estaminadas, ya que el estilo está atrofiado por la fusión total o parcial de las ramas estigmáticas papilosas. El estilo presenta un tamaño de entre 0,17-0,9 cm de longitud y las ramas, cortas y de ápice generalmente agudo, de entre 0,01-0,2 cm de longitud. Los estambres son siempre cinco. Las anteras son lineares a oblongas, calcaradas, de base cortamente caudada. El apéndice conectival está bien desarrollado y es ovado a

deltoideo de ápice agudo a obtuso. El collar anteral está presente y su forma es más o menos oblonga y posee sus paredes engrosadas.

11- CIPSELA

Las cipselas (Fig. 7F) de *Smallanthus* son generalmente obovadas, siempre glabras, con finas estrías longitudinales, de color marrón a negro, los tamaños van desde 0,2-0,7 cm de alto y 0,1-0,6 cm de ancho. En algunas especies (*S. oaxacanus* Fig. 40G, *S. macroscyphus*) se puede presentar sobre la superficie de la cipsela unas protuberancias a modo de verrugas, que se disponen de forma irregular. El papus está ausente en *Smallanthus*.

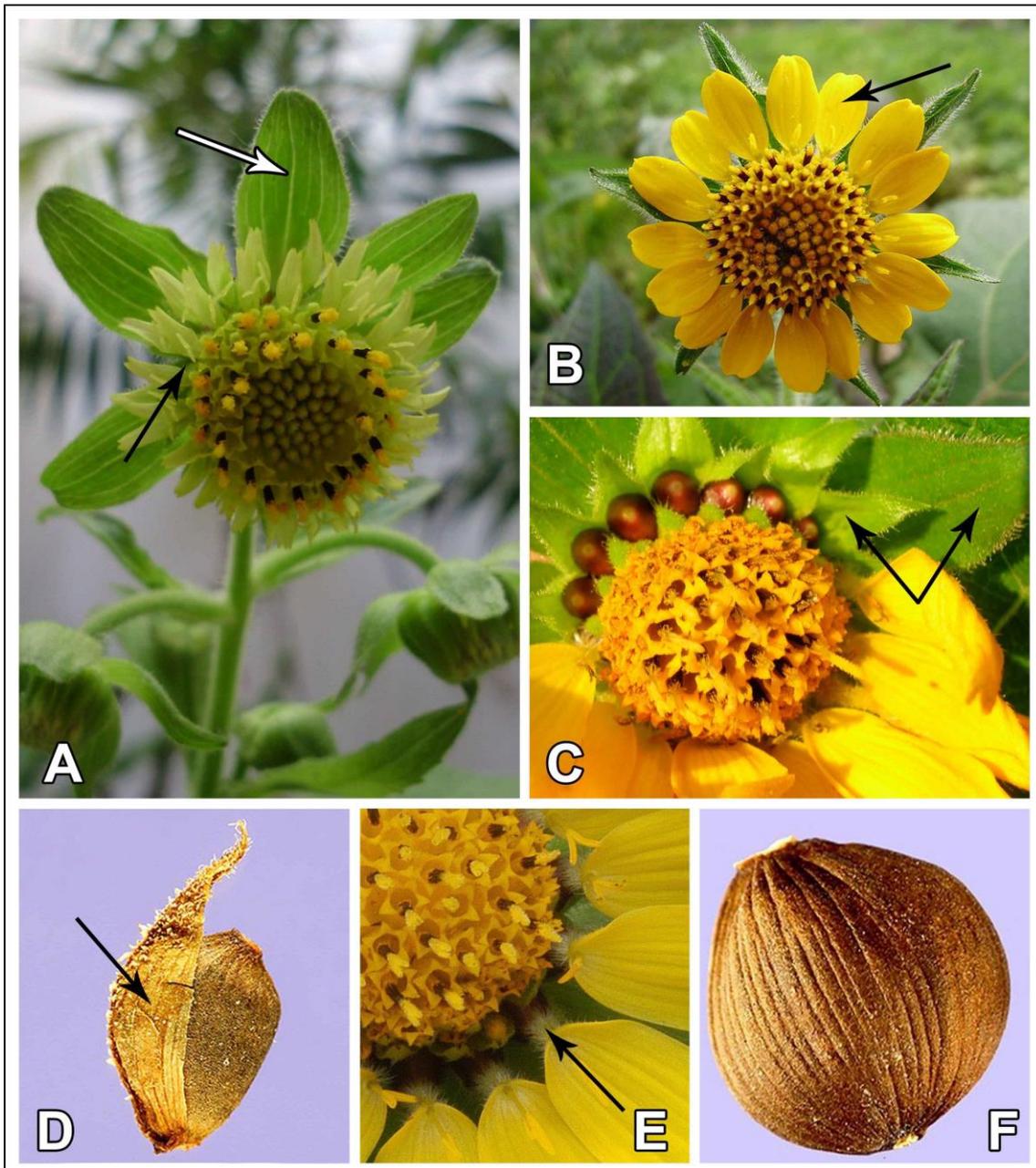


Fig.7. Aspectos generales de las estructuras reproductivas en *Smallanthus*. **A.** Capitulum de *Smallanthus connatus*, la flecha blanca muestra el filario externo, la flecha negra muestra la doble serie de flores del radio. **B.** Capitulum de *Smallanthus sonchifolius*, que posee una sola serie de flores del radio, flecha. **C.** Detalle del capitulum de *Smallanthus sonchifolius* para mostrar, la disposición de los filarios internos en una serie y las cipselas (flecha izq.) y los filarios externos (flecha der.). **D.** Detalle de cómo el filario interno (flecha) se relaciona con la cipsela en el género *Smallanthus*, imagen perteneciente a *Smallanthus sonchifolius*. **E.** Detalle de las flores del radio de *Smallanthus uvedalius*, donde se observa los tubos de las corolas con el ramillete de tricomas filiformes en la base (flecha), característico del género *Smallanthus*. **F.** Cipsela de *Smallanthus uvedalius*, donde se observa el aspecto general de la cipsela, glabra, con estrías longitudinales y la ausencia de papus en *Smallanthus*.

12- NÚMERO CROMOSÓMICO

Existen numerosos trabajos (Seminario et al. 2003; Mansilla, R. et al. 2006; Viehmannova, I. et al. 2009), donde se han analizado los números cromosómicos de la especie *S. sonchifolius* (yacón) por la importancia actual de su cultivo y mejoramiento, como así también por la antigüedad de la explotación del yacón: "Los antiguos agricultores andinos ya habían reconocido las propiedades del yacón y habrían transformado la planta en una especie cultivada. El yacón fue encontrado en cementerios de siglos anteriores a los incas. La representación más antigua del yacón, en la materia textil y la cerámica, se ha encontrado en un yacimiento arqueológico de Nazca (500-1200AC). La primera referencia escrita sobre el yacón proviene del cronista Jesuita Padre Bernabé Cobo en el año 1653. (K. Valentová & J. Ulrichová 2003).

Del resto de las especies de *Smallanthus*, se han determinado hasta el presente en diferentes trabajos, los números cromosómicos de solo 11 especies, que han sido recopilados a continuación:

Wells 1965:	
<i>Smallanthus apus</i> -----	n=16
<i>Smallanthus fruticosus</i> -----	n> 25
<i>Smallanthus maculatus</i> -----	n= 16
<i>Smallanthus oaxacanus</i> -----	n ca 20
<i>Smallanthus sonchifolius</i> -----	n= 30
<i>Smallanthus uvedalius</i> -----	n= 16
Robinson et al. 1981.	
<i>Smallanthus microcephalus</i> -----	n= 27-30
<i>Smallanthus riparius</i> -----	n= 16
Carr 1999.	
<i>Smallanthus glabratus</i> -----	2n= 30
<i>Smallanthus latisquamus</i> -----	2n= 16
<i>Smallanthus pyramidalis</i> -----	2n= 29

13- POLEN

Para este trabajo, el polen fue procesado de acuerdo con procedimientos estándar (Erdtman 1960). Para la microscopía electrónica de barrido (SEM), los granos de polen acetolizados se suspendieron en etanol al 90% y se montaron en trozos. Las muestras fueron recubiertas por pulverización catódica con oro-paladio y se examinaron en un JEOL JSM T-100 SEM. En este trabajo de tesis, se observó el aspecto general y se realizaron mediciones de los granos de polen de 12 especies del género (Tabla 1), para la obtención de la primera descripción general del polen del género *Smallanthus*: Granos tricolporados, esferoidales-subesferoidales y radiosimétricos. Contorno circular en vista polar. DP= 23-34 μm , DE= 24-35 μm , colpos largos, ora lalongada con extremos agudos. Exina de 2-5 μm de espesor entre espinas, tectada, equinada con cavus. Espinas de 4-9.5 μm de longitud, cónicas con extremo agudo y con varios canales apicales.

Especies	DP (μm)	DE (μm)	Exina (μm)	Espinas(μm)
<i>S. connatus</i>	27,5-33	28,5-32	3-4	7-8
<i>S. fruticosus</i>	25-29	27-30	3-4	5-6
<i>S. macroscyphus</i>	25-28,5	26-29	3-4	6
<i>S. maculatus</i>	24-28,5	26-28,5	3-4	5-7
<i>S. meridensis</i>	25-28	24-28	3-4	5-6
<i>S. pyramidalis</i>	25-28,5	26-28,5	3-4	5-7
<i>S. quichensis</i>	27-34	28-35	3-5	4-8,5
<i>S. riograndensis</i>	23-28	25-28	3	6-7
<i>S. riparius</i>	26-28	27-29	3	6-7
<i>S. siegesbeckius</i>	24-28,5	24-27	2-4	6-9,5
<i>S. sonchifolius</i>	23-27,5	25-27,5	3-4	4-5
<i>S. uvedalius</i>	27-29	27,5-29	3-4	6-9,5
Rango total	23-34	24-35	2-5	4-9,5

Tabla 1. Tabla comparativa del polen analizado de 12 especies del género *Smallanthus*. DP = Diámetro polar, DE = Diámetro ecuatorial, Exina = espesor entre espinas y Espinas = longitud de las espinas.

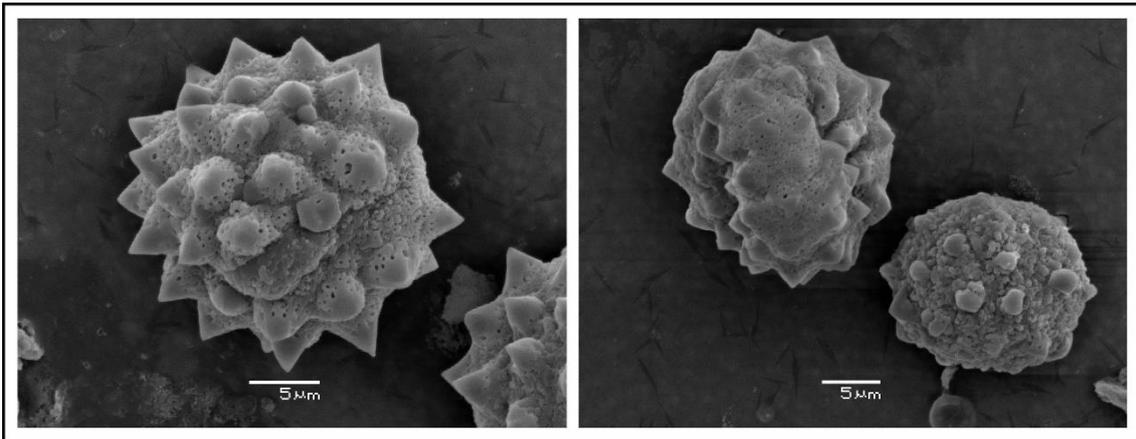


Fig.8. Granos de polen de *Smallanthus oaxacanus*, donde se pueden observar las anomalías en las longitudes de las espinas y en los tamaños de los granos. (L.O. Williams, L. O., A. R. Molina, A. R. 14665 GH).

-Antecedentes y comparación con estudios previos:

Las referencias a la morfología del polen de *Smallanthus* en particular, son escasas. No obstante, a partir de las observaciones realizadas en esta tesis, se constató que la exina reúne los caracteres diagnósticos de los taxa avanzados de Asteraceae como la presencia de cavea, ausencia de tectum interno y espinas largas con canales apicales (Blackmore et al., 2009). Las especies examinadas presentaron caracteres uniformes. Por su parte las especies *Smallanthus uvedalius*, *S. maculatus*, *S. connatus*, *S. quichensis*, *S. sonchifolius*, *S. oaxacanus* (Fig. 8) presentaron diversas anomalías. Al respecto Wells (1971), en su trabajo sobre la variación del polen de *Polymnia*, analizó las anomalías presentes en los granos de híbridos de *S. maculatus* y los comparó con su forma parental y con granos de polen de *S. uvedalius*. Wells (1971), encontró anomalías en el tamaño y forma de los pólenes y en la longitud de sus espinas. Frías et al. (1997, citado por Grau & Rea 1997) planteó que el desarrollo anómalo del polen, en muchos casos, es consecuencia de una meiosis anormal; pero sin embargo, en el caso de *Smallanthus sonchifolius* (yacón), la meiosis parece ser normal, a pesar de su ploidía y de su posible origen híbrido (Frías et al. 1997). Finalmente Wells (1971) plantea que el origen o las causas de estas variaciones no se han podido determinar. Por lo que sería importante, en estudios futuros, poder dilucidar dichas cuestiones, para una mayor comprensión de los procesos que afectan el desarrollo del polen y en consecuencia la fecundidad dentro del género *Smallanthus*.

Polinización

Lane (1996) plantea que los capítulos que poseen las flores del radio femeninas, son funcionalmente protoginias (apertura y receptividad de las flores femeninas, anterior a la liberación del polen de las flores del disco). Por su parte Seminario et al. (2003) reconocen que la protoginia es una característica de *Smallanthus sonchifolius*, lo que implica que muy probablemente *S. sonchifolius* sea de polinización cruzada y que necesite de agentes polinizadores. Este tipo de polinización, fue sugerida por Grau & Rea (1997), para otras Heliantheae del género *Helianthus*. En el trabajo de Seminario et al. (2003), se determinaron los probables polinizadores de la especie *Smallanthus sonchifolius*, los cuales pertenecían a los ordenes de insectos Coleóptera, Himenóptera, Díptera, Hemíptera y Lepidóptera. Es muy posible que más especies del género *Smallanthus* sean protoginias y requieran de agentes polinizadores (Fig. 9). En las etiquetas de herbario examinadas para esta Tesis, se encontró información sobre el tipo de polinizadores que visitaron diferentes especies de *Smallanthus*, como *Apis mellifera* visitando a *S. connatus* y a *S. riograndensis*.



Fig. 9. *Smallanthus uvedalius* (Foto de: North Carolina Native Plants Society – Native Plant Gallery – *Smallanthus uvedalius*).

V- DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT

El género *Smallanthus* es exclusivamente americano, abarca la porción Sur de la Región Holártica y la Región Neotropical (Regiones fitogeográficas según Cabrera, A.L. & Willink, A., 1973).

Se distribuye como un continuo desde el centro-este de la Argentina hasta el sur-este de Estados Unidos (Fig. 10). *Smallanthus* se halla en la mayoría de las provincias fitogeográficas de América Central y del Sur (según Cabrera, A.L. & Willinkm A. 1973), aunque está ausente en las provincias, Bosque montano, Xerófila mexicana, Guajira, Caribe, de Las Galápagos, del Páramo y en los Dominios Chaqueño, Andino-Patagónico, Antártico y Oceánico.

La gran mayoría de los endemismos se dan en el centro-sur de México (*S. apus*, *S. putlanus*, *S. obscurus* y *S. mcvaughii*), también hay especies endémicas en la región sur-este de Brasil, (*S. araucariophilus* y *S. riograndensis*), en Guatemala (*S. lundellii*), en la zona andina de Colombia (*S. cocuyensis*), Andes de Venezuela (*S. meridensis*) y una especie endémica de los Andes peruanos (*S. jelskii*). Hay especies ampliamente distribuidas (*S. maculatus* y *S. uvedalius*) con la particularidad que ninguna de ellas abarca la distribución total del género, como si sucede en otros géneros de Asteraceae con similares distribuciones.

Un caso particular en relación a la distribución geográfica, es el de *S. uvedalius* de las Bermudas; Blake (1917) estableció que esta especie presentaba tres variedades, las cuales fueron definidas por diferencias en la pubescencia de los pedúnculos. La distribución de estas variedades es norteamericana y posteriormente se naturalizaron, luego de ser introducidas, en las Islas Bermudas (Blake 1917). En concordancia con esto último, Turner (1988) sugirió que la probabilidad que lleguen las tres variedades a las islas como un proceso de dispersión natural era muy baja, por lo que su presencia se debería a sucesivas introducciones de ejemplares durante los años 1883-1905. En esta Tesis y en base a lo dicho por diferentes autores, la presencia de *Smallanthus* en las Islas Bermudas no ha sido considerada como parte de la distribución natural del género *Smallanthus* y por ello no ha sido incluida en los análisis biogeográficos aquí llevados a cabo.

Las especies del género *Smallanthus* habitan una gran diversidad de ambientes que son principalmente húmedos. Se las encuentra en bosques montanos (Fig. 11A), bosque nublados y selvas, generalmente asociados a lugares

sombreados, en quebradas o sobre laderas rocosas, abiertas o arbustivas. En bordes de los bosques (Fig. 11B) y bosques abiertos (Fig. 11C). También pueden encontrarse en bañados y matorrales, bordes de arroyos y tierras bajas pantanosas. Muchas de las especies del género, tales como *S. connatus*, *S. macroscyphus*, *S. maculatus*, *S. microcephalus*, *S. glabratus* y *S. oaxacanus*, se desarrollan exitosamente también en ambientes disturbados como bordes de caminos y carreteras y en las proximidades de cultivos de cafetales. En contraposición a esto último, algunas pocas especies poseen una alta especificidad de hábitat, como es el caso de *S. araucariophilus* que solo habita en zonas húmedas de bosques de Araucarias del sureste de Brasil.

El rango altitudinal del género es muy amplio y abarca desde los 0 m (*S. connatus*) hasta los casi 4000 m (*S. glabratus*), siendo las altitudes más comunes las superiores a los 1000 m.

Los tipos de suelos en donde se encuentran las especies pueden ser de tipo rocoso, arenoso, de grava seca y calcáreo, arcilloso con roca caliza, arcilloso húmedo y volcánico con cenizas negras en la capa orgánica.

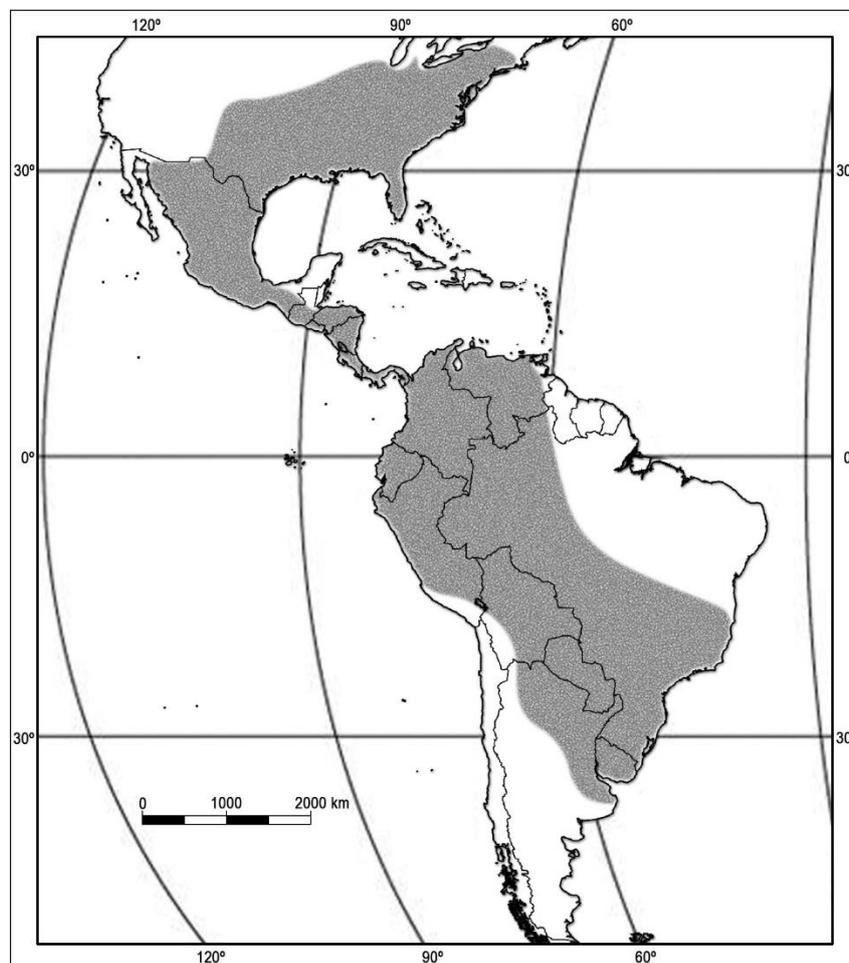


Fig. 10. Mapa de distribución del género *Smalanthus*.

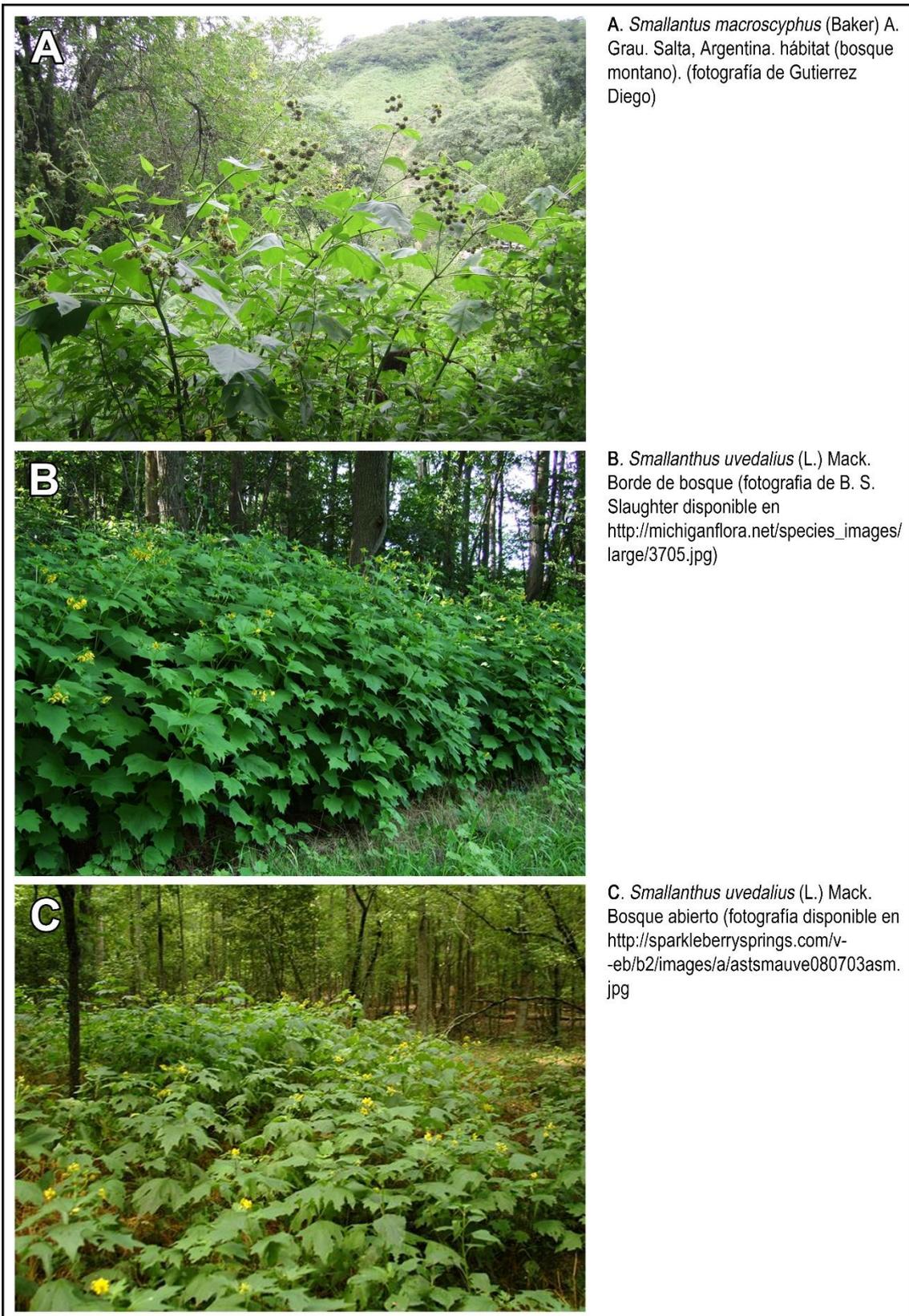


Fig. 11. Representación de algunos de los hábitat de las especies del género *Smallanthus*.

VI- TRATAMIENTO TAXONÓMICO

1- DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO

Smallanthus Mack.

Manual of the Southeastern Flora 1406. 1933.

=*Polymniastrum* Small (non Lam.). Small, J. K. y Carter J. J. Flora of Lancaster county 302. 1913.

HIERBAS, ARBUSTOS o ÁRBOLES (Fig. 1A). Tallos ramificados, huecos, erectos, estriados, generalmente pubescentes, principalmente cerca de la capitulescencia, raro glabros. **HOJAS** opuestas dispuestas en un mismo plano o a veces decusadas cerca del ápice, generalmente con pecíolos alados (Fig. 1C), que pueden o no estar unidos por sus bases formando aurículas más o menos desarrolladas (Fig. 1D), o sésiles, lámina generalmente ovada, base obtusa, cordada a redondeada, truncada a hastada o atenuada a aguda, ápice agudo, atenuado u obtuso margen entero, tripartito, pinnatífido, pinnatisecto, pubescentes, raro glabras o lanuginosas. Venación acródroma o actinódroma. **CAPITULOS** heterógamos, pedunculados, dispuestos en capitulescencias terminales (Fig. 7A, B), raramente solitarios. **INVOLUCRO** acampanado o hemisférico, filarios generalmente foliáceos en dos o tres series, una serie externa y una (Fig. 7C) o dos series internas pubescentes o glabrescentes; los filarios externos (Fig. 7A) en número de 4 o 5, foliáceos, planos, ovados, ovado-lanceolados u obovados, ápice obtuso, agudo; los filarios internos entre 10 y 30, foliáceos o papiráceos, cóncavos envolviendo parcialmente a la cipsela (Fig. 7D), ovados, ápice obtuso, agudo, atenuado o caudado. **RECEPTÁCULO** plano, generalmente alveolado, glabro y paleáceo, páleas elípticas, ovada-lanceoladas, oblanceoladas a rómbicas u oblongas, generalmente glabrescentes. **FLORES DEL RADIO** femeninas, de entre 10 y 30 flores por capítulo, en una (Fig. 7B) o dos series (Fig. 7A), corolas amarillas o anaranjadas, de limbo ovado a elíptico, oblongo, obovado u orbicular, raramente pubescentes, ápice bidentado, trilobado o entero, generalmente con 7 venas, tubo con un ramillete de tricomas filiformes simples en la base (Fig. 7E), ramas del estilo generalmente lineares con ápice agudo u obtuso. **FLORES DEL DISCO** funcionalmente masculinas, por atrofia de las ramas del estilo, de entre 20 y 100 flores por capítulo, corolas amarillas o anaranjadas, tubulosa o

campanulada, limbo con 5 lóbulos más o menos deltoideos, pubescente hacia el ápice, estilo con ramas total o parcialmente fusionadas, anteras calcaradas, cortamente caudadas, ápice conectival ovado, ovado-deltoideo, sub-ovado, collar anterol presente. Cipsela marrón a negro, obovado u obovado-esférico, superficie glabra, con finas estrías longitudinales, papus ausente.

Especie Tipo: *Smallanthus uvedalius* (L.) Mack.

Etimología: En honor al botánico John Kunkel Small, nacido el 31 de enero de 1869 en Harrisburg, Pensilvania. Asistió a Franklin and Marshall College, donde se graduó con una licenciatura en Botánica en 1892. Fue un taxónomo y explorador botánico, que se especializó en la flora del sureste de Estados Unidos, especialmente de la Florida. Fue el primer Curador de Museos en el Jardín Botánico de New York, un puesto en el que se desempeñó desde 1898 hasta 1906. Su tesis doctoral, publicada en la flora del sudeste de los Estados Unidos en 1903, sigue siendo la mejor referencia florística de gran parte de la esa zona. (http://sciweb.nybg.org/science2/libr/finding_guide/small.asp). El sufijo "anthus" significa flor.

Distribución geográfica: Sur-Este de Estados Unidos, México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Sur-Este de Brasil y el Centro-Este de Argentina.

2- CLAVE DE LAS ESPECIES DE GÉNERO SMALLANTHUS

1-Hojas sésiles.

2- Lámina rómbica a rómbico-suborbicular.....**S. apus**

2'- Lámina ovada.....**S. siegesbeckius**

1'-Hojas pecioladas con pecíolos alados o no.

3- Hojas con pecíolos no alados.....**S. lundelli**

3'-Hojas con pecíolos alados.

4-Hojas de margen entero.

5-Hábito arbóreo.

6- Filarios internos papiráceos.

- 7-Tallos y hojas con abundante pubescencia lanuginosa, corolas bilabiadas.....**S. jelskii**
- 7'-Hojas con el envés levemente lanuginoso, corolas nunca bilabiadas.....**S. pyramidalis**
- 6'-Filarios internos foliáceos.
- 5'- Hábito herbáceo o arbustivo.
- 8- Ápice de los filarios internos caudados.....**S. riparius**
- 8'-Ápice de los filarios, obtusos, agudos o atenuados.
- 9-Corolas de las flores del disco campanuladas.
- 10-Páleas con dos pequeñas proyecciones agudas a ambos lados del ápice más largo.
- 11-Hojas glabras con pecíolos alados no atenuados..**S. glabratus**
- 11'-Hojas pubescentes con pecíolos alados atenuados
.....**S. microcephalus**
- 10'-Páleas con ápice agudo, sin proyecciones a los lados del ápice.
- 12-Hojas dispuestas en verticilo con ca. 4 hojas por nudo en la porción superior.....**S. fruticosus**
- 12'-Hojas opuestas con 2 hojas por nudo en la porción inferior y superior.....**S. parviceps**
- 9'Corolas de las flores del disco tubulosas.
- 13- Venación de las hojas actinódroma.
- 14-Hojas con pecíolos alados no atenuados y más de 20 flores del radio por capítulo.....**S. cocuyensis**
- 14' Hojas con pecíolos alados atenuados y 10 flores del radio por capítulo.....**S. meridensis**
- 15-Filarios externos ovados a lanceolados, capítulos ca. 0,3 cm de alto y limbo de las flores del radio ca. 0,35 cm de longitud.....**S. araucariophilus**
- 15'-Filarios externos obovados, capítulos de 0,6-1,2 cm de alto, limbo de las flores del radio de 0,6, 1,4 cm de longitud
.....**S. maculatus**
- 13'-Venación de las hojas acródroma.
- 16-Capitulos 3 o menos por capitulescencia.
- 17-Base de las hojas obtusa, filarios externos orbiculares, limbo oblongo.....**S. latisquamus**

- 17´Base de las hojas atenuada, filarios externos ovados, limbo de las flores del radio elíptico.....**S. quichensis**
- 16´Capitulos más de 3 por capitulescencia.
- 18-Hojas ovado-orbiculares a levemente ovadas, pecíolos alados a levemente atenuados, no unidos por sus bases.....**S. macroscyphus**
- 18´-Hojas ovado deltoides, pecíolos alados que se unen con la hoja opuesta del mismo nudo.
- 19-Presencia de aurículas desarrolladas...**S. connatus**
- 19´Ausencia de aurículas.
- 20-Pecíolos con 1-2 pares de lóbulos deltoideos.....**S. riograndensis**
- 20´-Pecíolos lisos, no lobulados.....**S. sonchifolius**
- 4´- Hojas de márgenes lobados o partidos, nunca enteros.
- 21- Márgenes de las hojas tripartitos.
- 22- Pecíolos alados lobulados, capítulos ca. 1,7 cm de alto, limbo de las flores del radio elíptico, corola de las flores del disco de 0,7 cm de longitud**S. obscurus**
- 22´-Pecíolos no lobulados, capítulos de 0,8-1 cm de alto, limbo de las flores del radio oblongo, corola de las flores del disco ca. 0,5 cm de longitud.....**S. uvedalius**
- 21´-Margen nunca tripartito, pinnatisecto o pinnatipartido.
- 23-Hojas pinnatisectas (incisión de la lámina llega casi a la vena media).
- 24- Pecíolos lobulados, filarios externos con ápice marcadamente atenuado...**S. mcvaughii**
- 24´-Pecíolos no lobulados, filarios externos con ápice agudo, no atenuado.....**S. oaxacanus**
- 23´-´Hojas pinnatipartidas (incisión de la lámina llega a la mitad del semilimbo).....**S. putlanus**

3- DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

***Smallanthus apus* (S. F. Blake) H. Rob.** Phytologia 39: 49. 1978.

≡ *Polymnia apus* S. F. Blake, Contributions from the United States National Herbarium 22:604. 1924.

Tipo: "México, between Santa Gertrudis and Santa Teresa, México". August 8, 1897. *J.N. Rose* 2079 (holotipo en US foto!, sintipo en GH foto!). (Fig. 12)

Hierba ca. 1,5-3 m de altura, tallo grueso, pubescente hacia el ápice. **Hojas** opuestas, isomorfas, sésiles, rómbicas o rómbico-suborbicular, de 13,5-25,5 cm de longitud y 8,7-25 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, base cordada, margen irregularmente dentado, mucronado, venación acródroma perfecta suprabasal, pubescentes. Capítulos ca. 1, 4 cm de alto y 2,1 cm de ancho, pedunculados, pedúnculos de 6-8 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovado-lanceolados, ápice agudo, pubescentes, los externos de 1,7-2,5 cm de longitud y 0,5-0,9 cm de ancho, los internos ca. 1,1 cm de longitud y ca. 0,4 cm de ancho. **Receptáculo** con páleas ovado-lanceoladas de 0,7 cm de longitud y ca. 0,3 cm de ancho. **Flores del radio** 10, corolas amarillas, limbo oblongo de 1,7 cm de longitud y 0,5 cm de ancho, ápice tridentado con el lóbulo central más grande que los laterales. **Flores del disco** ca. 30, corolas amarillas, tubulosas, de 0,8 cm de longitud, lóbulos de 0,15 cm de longitud, tubo de 0,4 cm de longitud. **Cipsela** globosa, de 0,5 cm de longitud y 0,3 cm de ancho.

-**Nombres comunes:** No se conocen.

-**Fenología:** Colectada en flor, a principios de agosto.

-**Distribución:** Centro de México. (Fig. 13)

-**Ecología y Hábitat:** Habita en la provincia biogeográfica Mesoamericana de montaña.

-**Usos:** No se conocen.

-**Etimología:** El epíteto *apus* proviene del griego άπους y significa "sin pies", posiblemente haciendo referencia a la ausencia de pecíolos.

-**Observaciones:** Nota 1: En la descripción original de *Polymnia apus*, se aclara que el material tipo fue originalmente identificado como *Polymnia edulis* Wedd. El autor de la especie (Blake, S. F. 1924) dice que la especie sudamericana (*P.*

edulis), difiere considerablemente de la especie mexicana *S. apus* en que posee los filarios externos más largos y estrechos y las flores del radio más largas que *Smallanthus apus*, entre otros caracteres. Por su parte Wells (1965), también separa ambas especies. Considera a *Polymnia edulis* sinónimo de *Polymnia sonchifolia* y al describir a *Polymnia apus*, aclara, que a pesar de no haber podido observar las porciones inferiores de *Polymnia apus*, esta especie difiere de *Polymnia sonchifolia* en la morfología de las hojas, de las corolas de las flores del radio y de los filarios y en la pubescencia de los pedúnculos. En esta tesis se considera, tras la observación y análisis de materiales de las tres especies, que *Polymnia edulis* es sinónimo de *Smallanthus sonchifolius*, coincidiendo con Wells (1965). La identificación de *P. edulis* en el material tipo de *Smallanthus apus*, posiblemente haya sido un error en la elaboración de la etiqueta.

Nota 2: En el material del holotipo de *Smallanthus apus* B. L. Turner en el año 1956, colocó una etiqueta que dice que este ejemplar es una forma atípica e inusual de *Smallanthus uvedalius*, posteriormente el mismo autor, en el año 1988, hace la misma afirmación en otro ejemplar de *Smallanthus apus* cuyo colector es Rose 2077. En esta tesis se considera que los ejemplares *Rose 2079* (Holotipo) y *Rose 2077* pertenecen a la especie *Smallanthus apus* y que esta es distinta de *Smallanthus uvedalius*, pues ambas especies difieren significativamente, en el tipo de hoja (sésil, peciolada), el tipo de margen (entero, tripartito), en los tamaños de los capítulos, las longitudes de los filarios, entre otros caracteres.

Nota 3: dado que sólo se tuvo acceso a las fotografías de los ejemplares, las medidas de los estilos y las ramas de las flores del radio y del disco no se han podido realizar.

-Material adicional examinado:

México. Estado de Nayarit. Entre Santa Gertrudis y Santa Teresa. 08/08/1897, *Rose. J. N. 2077* (NY).

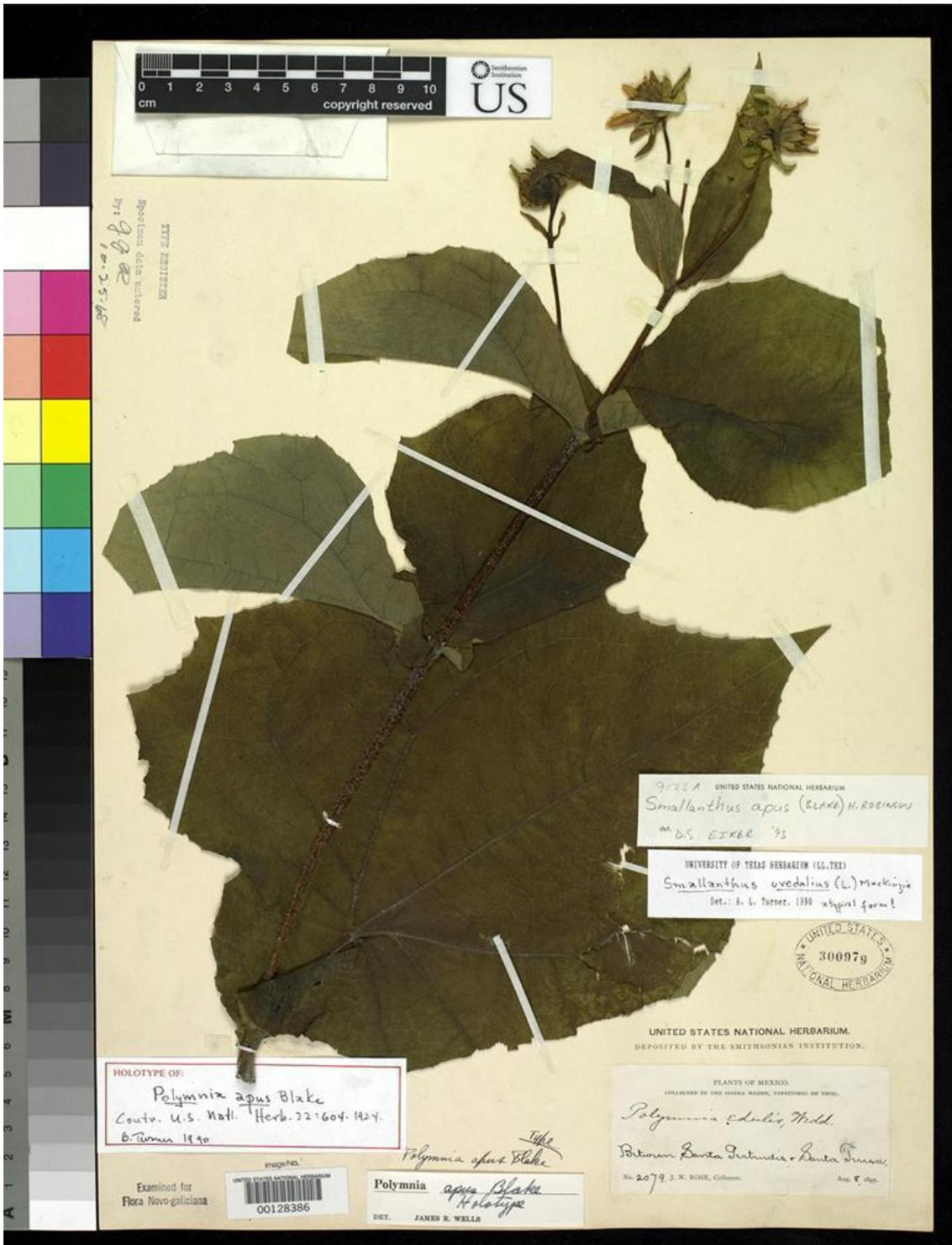


Fig.12. Holotipo de *Smallanthus apus* (Blake) H. Robinson, depositado en (US).

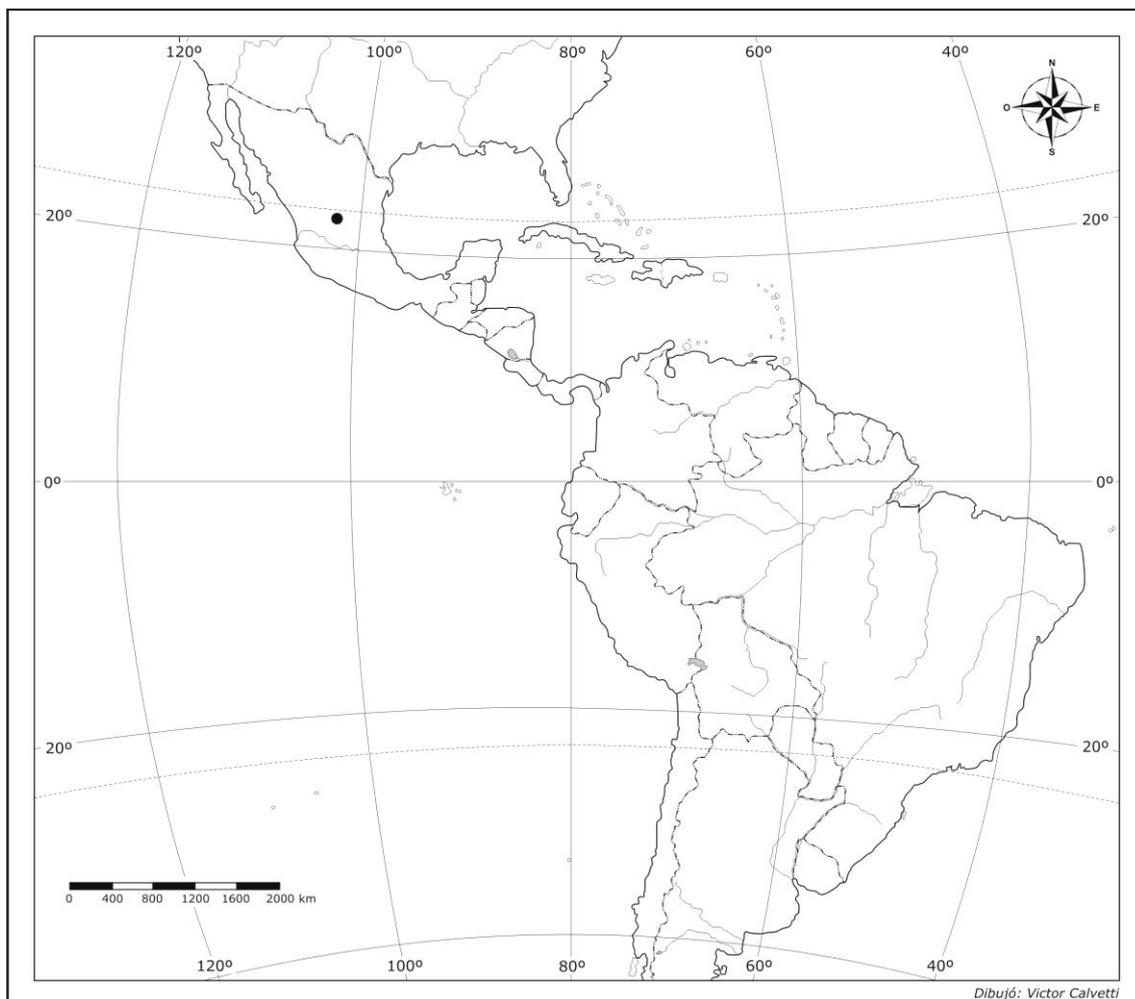


Fig.13. Mapa de distribución de *Smalanthus apus* (Blake) H. Robinson.

***Smalanthus araucariophilus* Mondin**, Compositae Newsletter 41:3-5. 2004.

Tipo: "Brasil. Rio Grande do Sul: Cambará do Sul, na estrada para Sao José dos Ausentes", 13 Feb. 2002, *Mondin & Iob* 2553". (Holotipo en ICN, foto!, Isotipo en HASU, PACA). (Fig. 14).

Hierba ca. 3 m de altura, tallo pubescente hacia el ápice. **Hojas** opuestas, heteromorfas, pecioladas, ovado-deltaideas, de 10-35 cm de longitud y 6-26 cm de ancho, ápice agudo, base truncada a levemente hastada, margen mucronado, lobado con 1-3 pares de lóbulos deltaideos de ápice agudo, pecíolos cortamente alados de 2-5 cm de longitud, venación actinódroma, suprabasal, marginal, pubescentes. Capítulos ca. 0,3 cm de alto y 0,4 cm de ancho, pedunculados, pedúnculos de 0,3-1,3 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos a tres series de filarios foliáceos, ovado-lanceolados,

pubescentes, los filarios externos de 0,6-1,2 cm de longitud y 0,3-0,7 cm de ancho, ápice agudo, pubescentes, los filarios internos de 0,5-0,9 cm de longitud y 0,2-0,3 cm de ancho, ápice agudo. **Receptáculo** con páleas lanceoladas de 0,5-0,6 cm de longitud y 0,1-0,2 cm de ancho. **Flores del radio** entre 17-26, corolas amarillas, limbo oblongo de 0,35 cm de longitud, ápice tridentado, tubo de 0,15-0,25 cm de longitud, glanduloso-piloso, estilo de 0,4-0,6 cm de longitud, ramas de 0,07-1 cm de longitud. **Flores del disco** entre 30 y 60, corolas amarillas, corola tubulosa de 0,5-0,6 cm de longitud, lóbulos de 0,08 cm de longitud, tubo de 0,01 cm de longitud, estilo ca. 0,6 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada, de 0,3 cm de longitud y 0,2-0,25 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece en los meses de Enero y Febrero.

-Distribución: Endémica del Sur-este de Brasil. (Fig. 15)

-Ecología y Hábitat: Esta especie es conocida solamente en las zonas húmedas de los bosques de *Araucaria*, sobre los 1000 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto hace referencia a que la especie habita sólo los bosques de *Araucaria*.

-Observaciones: Ver. Obs. en *Smallanthus connatus*.

-Material adicional examinado:

Brasil. Rio Grande do Sul. Cambará do Sul, 31/01/2003, *Mondin, C.* 2920 (Paratipo en HASU, foto en ICN); Cacapava do Sul, 09/12/2005, *Kinupp, V.F.* 3132 y *Lorenzi, H.*146694 (ICN).



Fig.14. Holotipo de *Smallanthus araucariophilus* Mondin depositado em (ICN).

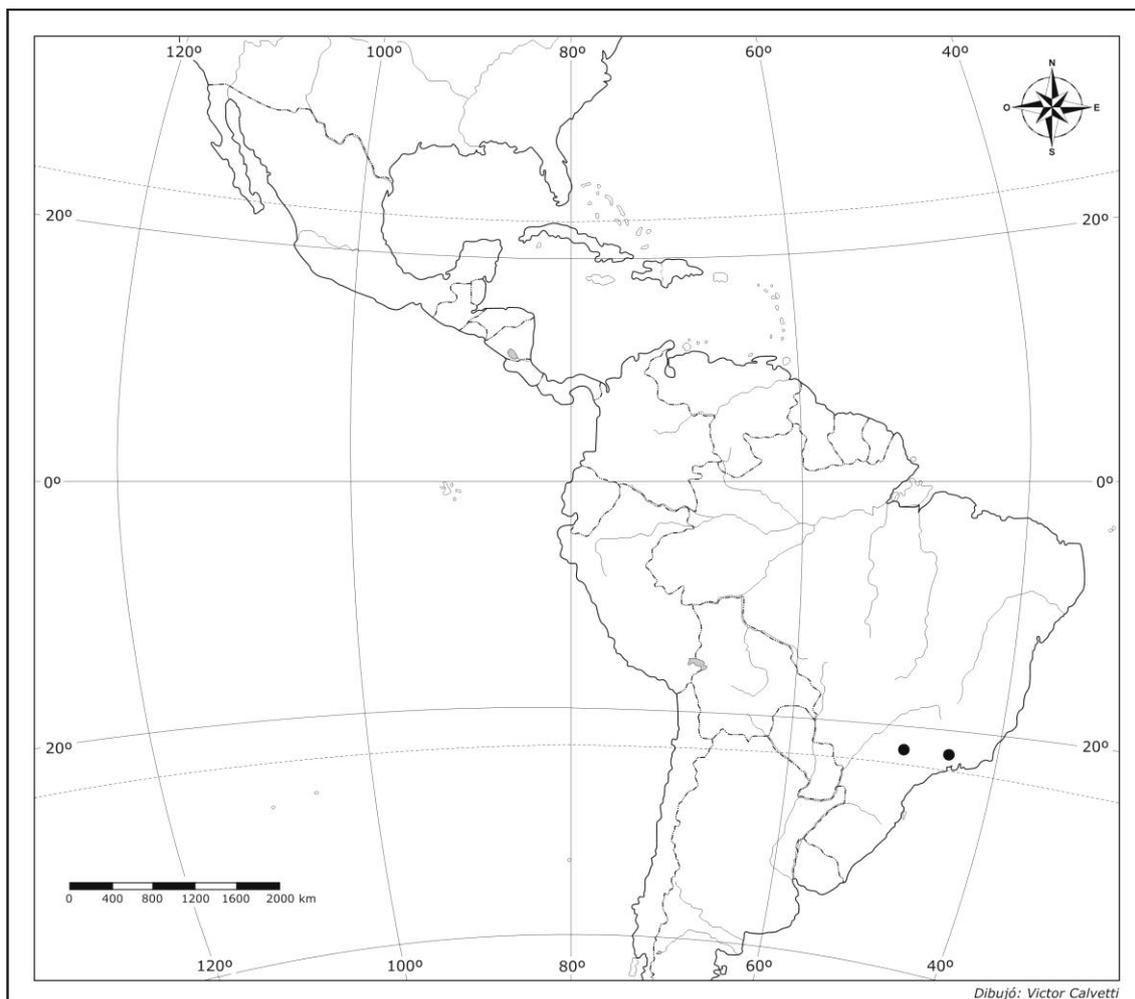


Fig.15. Mapa de distribución de *Smalanthus araucariophilus* Mondin.

***Smalanthus cocuyensis* (Cuatrecasas) Vitali, nov. comb.**

≡ *Polymnia cocuyensis* Cuatrecasas. Revista Académica Colombiana de Ciencias 9: 247. 1954. Tipo: "Colombia. Dpto. Boyacá: Cocuy, alrededores, 2750 m. alt., 14/09/1938 J. Cuatrecasas 1700 (Holotipo en F!, Isotipo en COL). (Fig. 16).

Arbusto de ca. 3 m de altura, tallo pubescente. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovado-deltaideas, de 24-40 cm de longitud y 20-28 cm de ancho, ápice agudo, base truncada, margen mucronado o irregularmente dentículo-mucronado, pecíolos alados de 7-13 cm de longitud, venación actinódroma, suprabasal marginal, pubescentes. Capítulos ca.1 cm de alto y 2 cm de ancho, pedunculados, pedúnculos de 1-2 cm de longitud, densamente pubescentes. **Involucro** hemisférico con tres series de filarios, una serie externa y dos series internas, foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos de 1,1-1,5 cm de largo y 0,8-

1,3 cm de ancho, ápice obtuso, con ca. 5 venas principales, los filarios internos de 0,9-1,1 cm de longitud y 0,4 cm de ancho, ápice atenuado, con ca. 8 venas principales. **Receptáculo** con páleas oblongas a lanceoladas de 0,7 cm de longitud y 0,2 cm de ancho, ápice agudo, glabrescentes, con ca. 7 venas principales. **Flores del radio** ca. de 20, dispuestas en dos series, corolas amarillas, limbo oblongo de 0,8-1 cm de longitud, con 9 venas principales, ápice bimoto tridentado, tubo de 0,15-0,2 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,35-0,5 cm de longitud, ramas de 0,15-0,2 cm de longitud, lineares de ápice agudo-obtuso. **Flores del disco** más de 50, corolas amarillas tubulosas de 0,6-0,7 cm de longitud, pubescente hacia el ápice, lóbulos de 0,1-0,12 cm de longitud, tubo de 0,13-0,15 cm de longitud, estilo de 0,6 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud de ápice agudo, antera con ápice conectival ovado a obtuso. **Cipsela** obovada, de 0,4 cm de longitud y 0,2-0,3 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre mayo y septiembre.

-Distribución: Cordillera Oriental de Colombia. (Fig. 17).

-Ecología y Hábitat: Habita en la porción norte de la provincia fitogeográfica de las Yungas, alrededor de los 2000 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto hace referencia al lugar donde fue colectada por primera vez, Cocuy, Colombia.

-Observaciones: Nota 1: Wells (1965), en su estudio taxonómico del género *Polymnia*, considera a *Polymnia cocuyensis* sinónimo de *Polymnia meridensis*, por su parte Robinson (1978) cuando re-establece al género *Smallanthus*, transfiere solamente *Polymnia meridensis* a *Smallanthus*. En esta tesis, se resuelve que estas especies no son sinónimos, ya que se han observado diferencias morfológicas en el hábito, en el número de series de filarios internos, en la pubescencia de las páleas y en la forma del limbo de las flores del radio. A su vez *Polymnia cocuyensis* es transferida al género *Smallanthus* ya que posee caracteres propios de éste género, como las series de filarios desiguales y el ramillete de tricomas filiformes simples en la base del tubo, entre otros.

Nota 2: El nombre del colector del ejemplar designado como holotipo de la especie es J. Cuatrecasas, por su parte los nombres de los colectores del ejemplar designado como isotipo de la especie son J. Cuatrecasas y H. García Barriga,

coincidiendo con todos los demás datos del Holotipo (número, sitio, fecha, etc.); en esta tesis y después del análisis de toda la información, se concluye que el ejemplar "J. Cuatrecasas & H. García Barriga 1700" es el Isotipo de *Smallanthus cocuyensis* a pesar de que en la etiqueta del holotipo sólo se mencione a Cuatrecasas como colector.

-Material adicional examinado:

Colombia. Dpto. Cundinamarca. Valle del Rio Guavio, 4 km. Al norte de Ubalá, 19/05/1944, *Grant, M.L. & Fosberg, F.R.* 9375 (F).

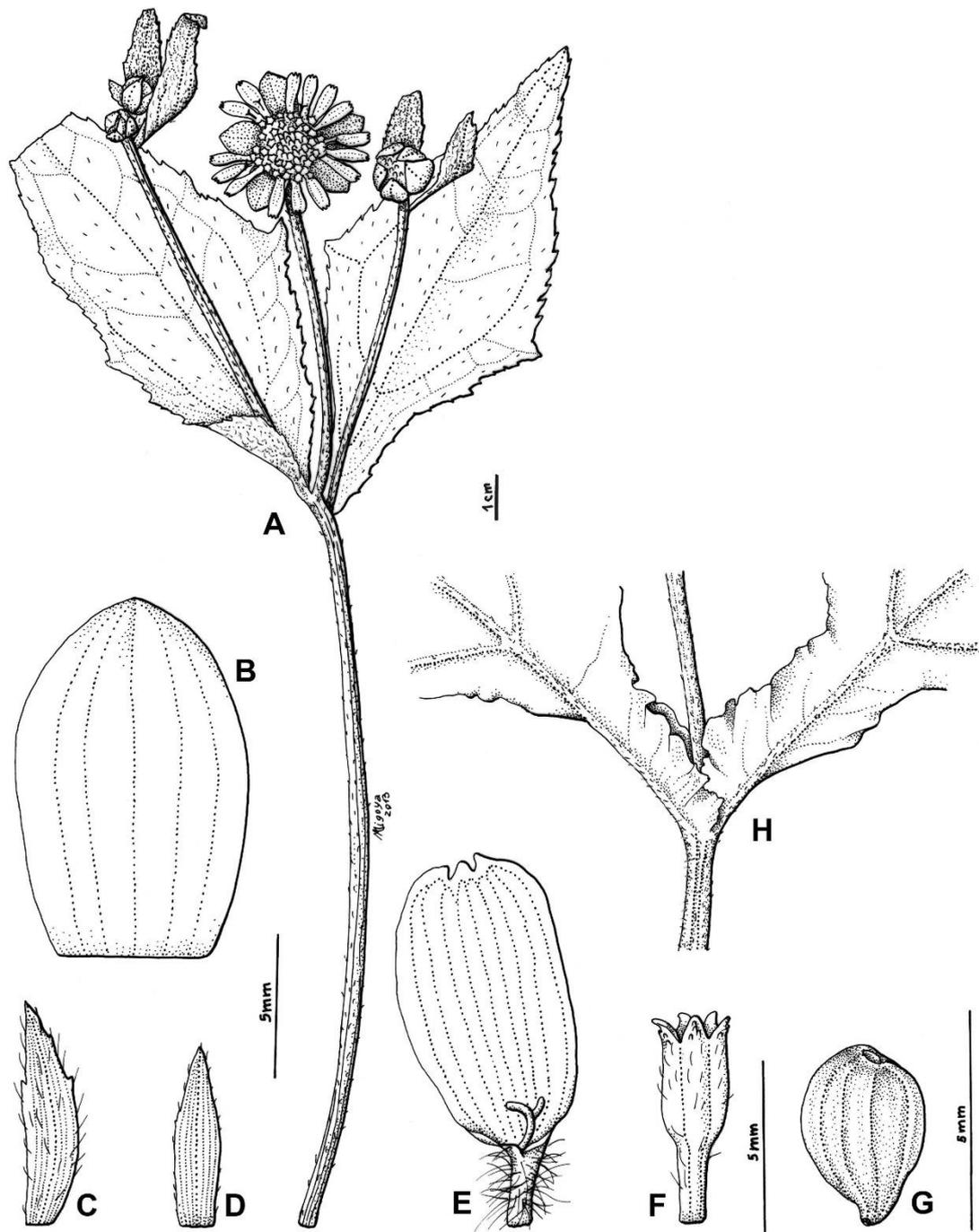


Fig. 16. *Smallanthus cocuyensis* (Cuatrecasas) Vitali. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. **H.** Detalle de la base de hoja. (Grant M.L. & Fosberg F.R 9375 F)

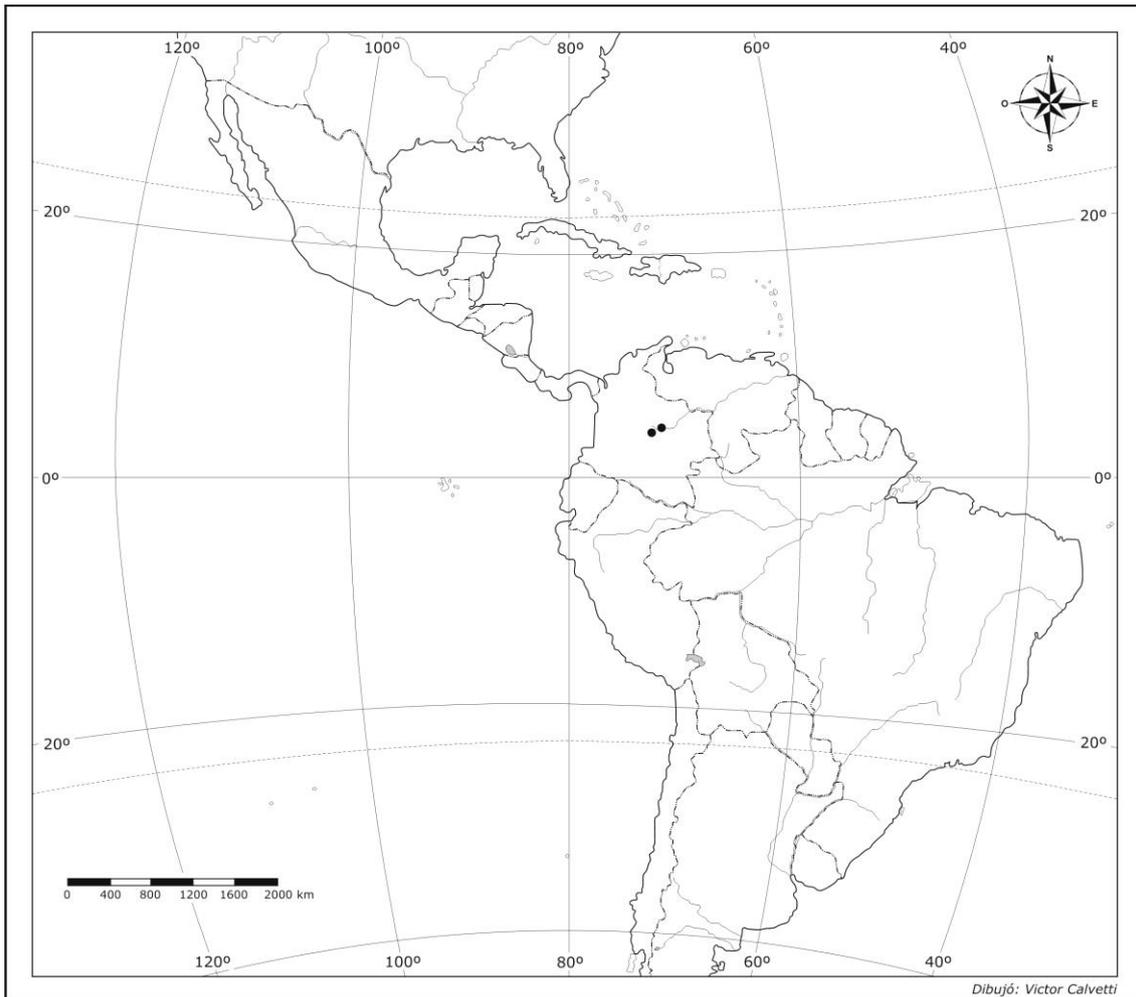


Fig.17. Mapa de distribución de *Smalanthus cocuyensis* (Cuatrecasas) Vitali.

***Smalanthus connatus* (Spreng.) H. Rob.** Phytologia 39: 49. 1978.

≡ *Gymnolomia connatum* Spreng., Systema Vegetabilium 3: 610. 1826. *Polymnia connata* (Spreng.) Blake, Contributions from the United States National Herbarium 26: 238. 1930. Tipo: "Brasil". Sello. 2485" (Holotipo en P foto!). (Fig. 18).

= *Polymnia silphioides* DC. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis.5: 516. 1836. Tipo: "h.brasil. n. 885" (Tipo en G-DC foto!).

= *Polymnia andrei* Arechav. Anales del Museo Nacional de Montevideo 1: 34-38. 1925. Tipo: "Uruguay- parajes hummedos Jumbrus-primavera". *Arechavaleta* s. n (Holotipo no encontrado, isotipo en W foto!).

= *Polymnia macroscypha* Baker ex Martius, Flora Brasiliensis 6: 158. 1884. (Isolectotipo designado por Wells [1965] en F foto!, sintipo en S!).

Hierba de 1-3 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, heteromorfas, pecioladas, ápice agudo, venación acródroma perfecta suprabasal, pubescentes, las hojas inferiores ovado-deltoides a levemente ovadas de 11-24 cm de longitud y 5-16 cm de ancho, pecíolos alados que se unen con la hoja opuesta del mismo nudo, de 3,8-5,5 cm de longitud, formando aurículas de 1-3 cm de ancho, base de la lámina atenuada o truncada, margen mucronado, irregularmente dentado 2-4 lobado-dentado, las hojas superiores ovadas-elípticas a rómbicas de 8-14,3 cm de longitud y 2,5-9 de ancho, pecíolo alado de 1,3- 4,1 cm de longitud, base obtusa a atenuada, margen denticulado mucronado. Capítulos ca. 0,5-1,5 cm de alto y 0,4-1,7 cm de ancho, pedúnculos de 3-9 cm de longitud, densamente pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con tres series de filarios, una serie externa y dos internas, foliáceos, ovados de ápice agudo, pubescentes, los filarios externos de 1,1- 1,6 cm de longitud y 0,4- 1 cm de ancho, con 3-5 venas principales, los filarios internos de 0,5-0,9 cm de longitud y de 2-4 cm de ancho, con 5-7 venas principales. **Receptáculo** con páleas sub-ovadas u oblongas, de 0,4-0,7 cm de longitud, de ápice agudo, pubescencia desde la porción media hacia el ápice, con 4-6 venas principales. **Flores del radio** ca. de 20, dispuestas en dos series, corolas amarillas, limbo ovado a oblongo, de 0,4-0,6 cm de longitud, con 7 venas principales, ápice bi- o tridentado, tubo de 0,2 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,4-0,5 cm de longitud, ramas de 0,08-0,1 cm de longitud, lineares de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 40, corolas amarillas tubulosas de 0,7 cm de longitud, lóbulos de 0,1 cm de longitud, tubo de 0,18-0,2 cm de longitud, estilo de 0,4 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Anteras con ápice conectival sub-ovado. **Cipsela** obovada, de 0,3-0,5 cm de longitud y de 0,25-0,35 cm de ancho.

-Nombres comunes: Girasolcito, Jaguarete, Ka'á.

-Fenología: Florece de septiembre a abril.

-Distribución: Sur de Brasil, Paraguay, Uruguay, norte y este de Argentina. (Fig. 19).

-Ecología y Hábitat: En bordes de bosques, montes, bañados, bordes de arroyos y en lugares perturbados como bordes de carretera. Entre los 0-1200 m de altitud.

-Usos: Potencial uso de sus semillas para petróleo (*Kinupp, V. F. 3204*)

-Etimología: El epíteto específico hace referencia a las bases de los pecíolos de las hojas opuestas unidos (connados) entre sí.

-Observaciones: Nota 1: Mondin (2004) cuando describe dos nuevas especies de *Smallanthus*, *S. araucariophilus* y *S. riograndensis* dice que ambas especies tienen similitudes con *S. connatus* por la forma de las hojas y por el tamaño de las flores del radio y que estas se encuentran dispuestas en dos series. Pero que se diferencian principalmente en la base de los pecíolos que están unidos en *S. connatus*. En coincidencia con Mondin, puedo agregar que estas especies se diferencian también en las longitudes de los pedúnculos, de los filarios y de las flores del disco, también en el número de flores del radio y en el tamaño de las cipselas.

Nota 2: En base a los datos de las etiquetas de diferentes materiales de herbario, esta especie es considerada vulnerable o en peligro de extinción en Brasil (*Sobral M. et al. 9514; Kinupp V. F 2968, 3204 y 2994*).

-Material adicional examinado.

Argentina. Prov. Buenos Aires. 07/12/1927 Cabrera A. L. 127 (LP); 26/03/1933 Cabrera A. L. 2784 (LP); 02/1942 Hunziker A. T. 3384 (LP); 06/01/1946 Hunziker J. H. 1545 (GH); 05/12/1950 Ruiz Leal 15931 (LP); 15/12/1960 Fabris H. A. 2458 (LP); Baradero, 07/12/2002 Torres Robles y D. Voglino 1178 (LP); Capital Federal, 12/12/1925 Clos A. C. 1842 (LP); Isla Martín García. 12/11/1961 Gamarro 1001 (LP); 14/10/1995 Hurrell J. et al. 2520 (LP); 22/01/1996 Hurrell J. et al. 2816 (LP); 22/01/1996 Hurrell J. et al. 2817 (LP); Isla Santiago, Sin fecha Cabrera A. L. 1711 (LP); La Plata, 08/12/1938 Eyerdam, Beetle A. A. Grondona E. 23363 (GH, G); 03/1939 Rodrigo A. P. 2214 (LP); 02/01/1939 Cabrera A. L. 4906 (LP); 30/11/1945 Krapovickas A. 2700 (GH); Magdalena, 28/12/1945 Rodrigo A. P. 3479 (LP); 15/01/2007 Hurrell J. et D. Buzzano 6336 (LP); 05/12/1941 Cabrera A. L. 7423 (LP); Punta Indio, 19/03/2003 Torres Robles 1342 (LP); Punta Lara 14/12/1939 Santesson R. 43 (S); 30/11/1944 Rodríguez V. 560 (S); 21/12/1980 Zardini E.M. 1295 (LP); 21/03/1981 Zardini E.M. 1334 (A) (LP); Tigre 23/11/1945 Lafranchi A. 429 (LP); **Prov. Corrientes** Dpto. Santo Tomás, 30/11/1970 Krapovickas A., Cristobal, Arbo, etc 16652 (LP); Dto. San Martín, 18/12/1946 Huidobro A. M. R. 3726 (F, S); 18/12/1946 Huidobro A. M. R. 3788 (F); Dpto. Santo Tomé, 12/11/1974 Schinini A. y R. Carnevali 10670 (G); 13/02/1991 Tressens S. G. Ferrucci, Radovancich 3862 (F, GH); **Prov. Jujuy** 08/04/1945 O´Donnell C. A. 2991 (S); **Prov. Misiones.** 03/12/1930 Gruner 591 (LP); 24/01/1973 Schinini A. y A. Fernandez 6020 (LP); Dpto. Apóstoles, 03/09/1944 Ibarrola C 975 (S); 13/11/1978 Cabrera A.L. et A.A Sáenz 29177 (LP); Dpto. Cainguás, 27/11/1945 Schwarz G. J.

1572 (F); Dpto. Candelaria, 14/11/1945 Montes J. E. 1447 (GH); Dpto. Capital, Posadas, 26/12/1907 Ekman E. L. 1027 (LP, S); Dpto. Concepción, 14/12/1946 Schwarz G. J. 3632 (LP); Dpto. Guaraní, 18/01/2006 Keller H. A. 3396 (K); Dpto. Iguazú. 19/12/1950 Montes J. E. 10758 (LP); 13/12/1986 Cecilia C. Xifreda y S. Maldonado 455 (LP); 18/12/1991 Vanni R. Ferrucci S. Lopez G. 2964 (GH, F); Dto. Leandro N Alem. Ruta 4 18/12/1986 Xifreda y Maldonado 538 (LP); Dto. San Pedro. 21/04/1950 Schwindt. E. 2998 (LP); **Prov. Salta.** 29/01/1947 Schulz A. G. 6.604 (F, G); **Prov. Tucumán.** 16/02/1907 Lillo. 5832 (GH); 06/03/1912 Rodriguez 374 (GH); 15/02/1924 Ventura S. 152 (BAB); Dpto. Burreyacu, 21/02/1986 Monetti L. N de Her. 24789 S/N (GH).

Brasil. 00/02/1989 Anjos G. M. 10 (F); **Distrito federal.** Brasilia. 01/12/1914 Malme A.O. 861 (S); Sin fecha Sello 2485 (K); **Estado de Paraná.** Curitiba, 09/1964 Dombrowski L. T. 239 (GH); Ponta Grossa 09/12/1903 Dusén P. 2494 (S); 01/12/1910 Dusén P. 10932 (S); 15/02/1911 Dusén P. 11362 (S); **Estado de Rio grande do Sul.** 30/03/1893 Malme A.O. 738 (S); 29/12/1946 Rambo B.S. J 35097 (S); Bom Jesús, 06/01/1988 Ritter M. R. 204 (K); Porto Alegre, 07/12/1974 Batista L. R. Irgang B. et allí S/N ICN 26834 (ICN); 03/01/1973 Girardi A. M. S/N ICN 21953 (ICN); 07/01/1978 Fleig M. 940 (ICN); 01/2002 Sobral M. et al. 9514 (ICN); 22/12/2004 Kinupp V. F. 2968 (ICN); 16/09/2005 Kinupp V. F. 2994 (ICN); 16/10/2006 Kinupp V. F. 3204 (ICN); 16/12/2007 Grings M. 441 (ICN); 00/04/2009 Savaris M. 109 (ICN); Santa María, 04/12/1936 Rau W. 19 (LP); Rambo B. 11475 (LP); Sao Francisco de Paula, 06/01/1946 Rambo L. 30992 (LP); 09/12/2002 Mondin C. 2858 (HASU); Triunfo, 06/04/2002 Mondin C. 2643 (HASU); **Estado de Santa Catarina.** 10/02/1957 Smith L. B. & Klein. 11204 (LP); 20/02/1959 Reitz & Klein 8472 (LP); 19/12/1964 Smith L. B. & Klein. 14157 (LP, GH); Lages 10/01/1951 Rambo B. S.J. 49620 (S); Urubici. 02/1996 Sobral M. & Jarenkow J. A. 8055 (ICN).

Paraguay. Sin fecha Jorgensen P. 4444 (GH, S); Sin fecha Hassler E. 5341 (F, GH); 10/1909 Fiebrig K. 5728 (GH); **Dpto. Alto Paraná.** 27/12/1994 Zardini E.M. & Gerrero L. 41908 (K); **Dpto. Misiones.** 13/12/1969 Pedersen T.M. 9551 (S).

Uruguay. 12/1942 Chebataroff J. 8964 (LP); **Dpto. Colonia.** 20/12/1943 Bartlett H. H. 21260 (GH); **Dpto. Maldonado.** La Barra, 02/1936 Chebataroff J. 969 (LP); **Dpto. Rio Negro.** Fray Bentos. 28/01/1877 Fruchart S/N (LP); **Dpto. Rocha.** Palmares de Castillos. 22/01/1944 Bartlett H. H. 21385 (LP); **Dpto. Tacuarembó.** 18/01/1944 Legrand 3372 (LP); **Dpto. Treinta y Tres.** 12/1947 Herter 379 (F).



Fig.18. *Smallanthus connatus* A. Hábito. B. Filario externo. C. Filario interno. D. Pálea. E. Flor del radio. F. Flor del disco. G. Cipsela. H. Detalle de hoja y pecíolo. (*Lafranchi A.429 LP*)

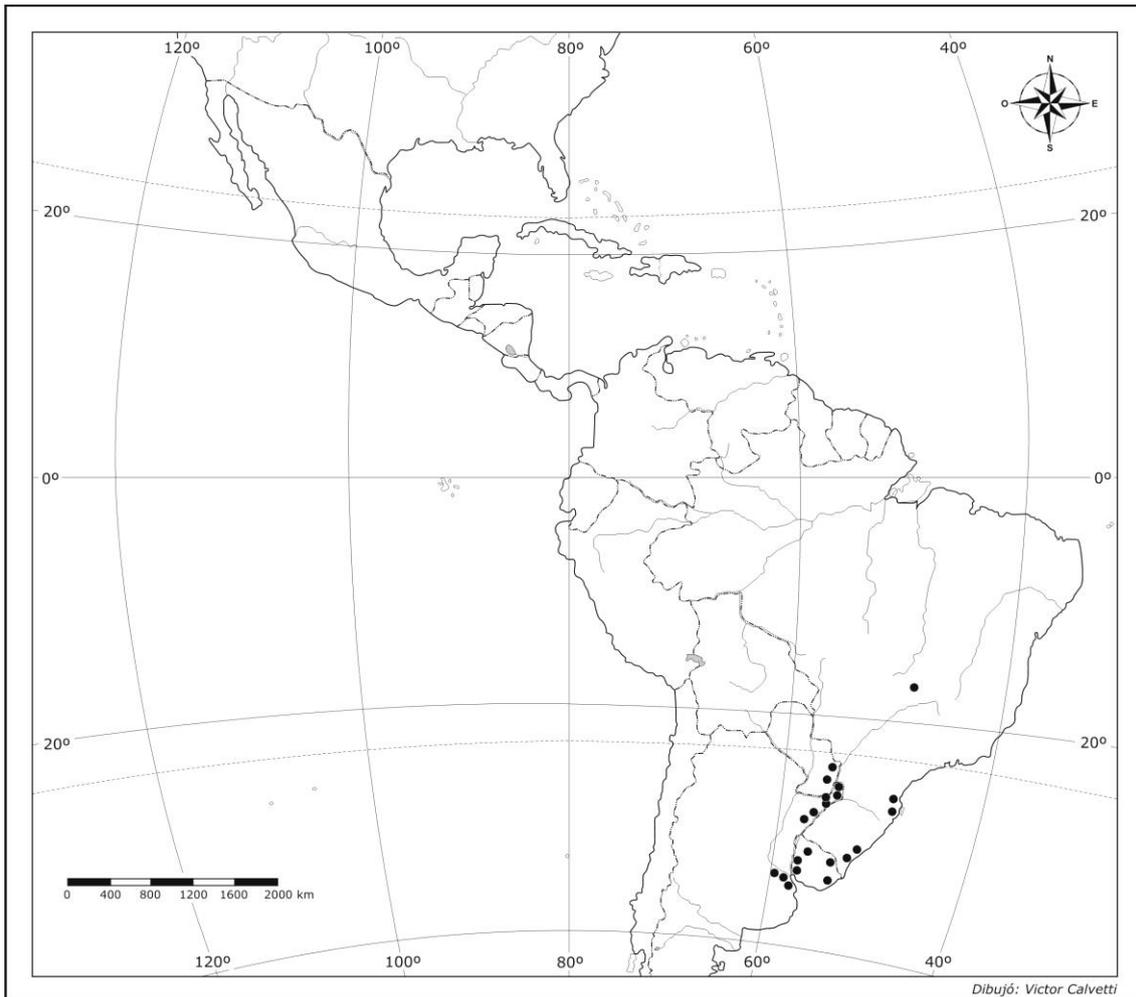


Fig.19. Mapa de distribución de *Smalanthus connatus* (Spreng.) H. Rob.

***Smalanthus fruticosus* (Benth.) H. Rob.** Phytologia 39: 49. 1978.

≡ *Polymnia fruticosa* Benth., Plantae Hartwegiana: 209. 1845. Tipo: "Ecuador. In montibus Quimia, prope Rumibamba" *Hartweg 1158* (Holotipo en K!, isotipo en F foto!; NY foto!; US foto!). (Fig. 20).

= *Polymnia arborea* Hieron., Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 29: 33–34 1900. Tipo: "Ecuador: Crescit in silvis subandinis et in altiplanitiebus, nomine vernáculo Polaco" *Sodirol 24/4*. (Holotipo destruido, isotipo en US foto!, F foto!).

Arbusto de 3-4 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** isomorfas, opuestas, decusadas cerca del ápice, pecioladas, ovado-lanceoladas de 8-28,5 cm de longitud y 1,7-12,4 cm ancho, ápice agudo, base obtusa, margen liso, pecíolos alados atenuados, de 2,8-8 cm de longitud, venación acródroma perfecta

suprabasal, haz pubescente, envés levemente lanoso. Capítulos de 0,4-1 cm de alto y 0,6-1,3 cm de ancho, pedúnculos de 0,8-3 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos de 0,5-1,3 cm de longitud y 0,3-0,7 cm de ancho, ápice obtuso, con ca. 9 venas principales, los filarios internos de 0,4-0,7 cm de longitud y 0,2-0,6 cm de ancho, ápice atenuado a agudo, con ca. 7 venas principales. **Receptáculo** con páleas ovadas, de 0,3-0,5 cm de longitud y 0,1-0,2 cm de ancho, glabrescente, con 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 15, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo oblongo de 0,4-1,5 cm de longitud, con 7 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,1-0,15 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,5 cm de longitud, ramas de 0,05-0,2 cm de longitud, oblongas de ápice agudo a obtuso. **Flores de disco** ca. 40, corolas amarillas, campanuladas de 0,3-0,5 cm de longitud, lóbulos de 0,05-0,1 cm de longitud, tubo de 0,1 cm de longitud, estilo de 0,2 cm de longitud, ramas de 0,03 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada, de 0,2-0,35 cm de longitud y 0,1-0,3 cm de ancho.

-Nombres comunes: Shita, colla, polaco.

-Fenología: Florece de noviembre a febrero.

-Distribución: Bolivia, Colombia, Perú y Ecuador. (Fig. 21).

-Ecología y Hábitat: En matorrales de monte, quebradas, laderas y también en praderas. Entre los 1000-3000 m de altitud. Se considera, localmente abundante.

-Usos: no se conocen.

-Etimología: Del latín *frutex*, que significa arbusto o arbustivo, por el hábito de esta especie.

-Observaciones: En la descripción original y en la etiqueta del tipo, dice que *Smallanthus fruticosus* se encuentra en Quimia cerca de Rumibamba. En los isotipos diferentes autores anotaron en los ejemplares, que esa ubicación correspondía a Colombia, otros a Ecuador y en otro caso dice que probablemente sea Ecuador. La localidad de Rumibamba pertenece al Dpto. de Cajamarca, Distrito de Las Pirias ubicada al norte de Perú cerca del límite con Ecuador. Por lo que posiblemente Quimia, localidad que no pude encontrar, se ubique en Ecuador muy cerca del límite con Perú.

-Material adicional examinado:

Bolivia. Prov. Larecaja. 18/09/1818 *Mandon, G. 30* (GH).

Colombia. Dpto. Nariño. 07/02/1945 *Ewan, A. J. 16893* (F).

Ecuador. Prov. Pichincha. 12/06/1968 *Harling, G., Storm, G. y Ström, B.* 10243 (F); Cotacollao, 08/1897, *Mille, L.* 490 (GH); Quito, 20/08/1949 *Acosta Solís M.* 13585 (F). **Prov. Azuay.** Cerca de Tarqui, 07/03/1945 *Camp W.H.* 2036 (K); 27/06/1945 *Camp W.H.* 3902 (S). **Prov. Bolívar.** Pucará de Telimbela, 18/11/1943 *Acosta Solís, M.* 6814 (F). **Prov. Cañar.** 30/01/1974, *King, R. M.* 6621 (F). 21/01/1979, *King R. M. y Almeda F.* 7738 (F, G, K). **Prov. Tungurahua.** Cerca de Patate, 01/08/1939 *Asplund, E.* 7981 (S).

Perú. Dto. Cajamarca. Prov. Contumazá, 24/05/1978 *Sagástegui A.A. y Mostacero J.* 9206 (F); 02/04/1981 *Sagástegui A.A. Garcia E., López S.* 9702 (F). Prov. San Marcos, 31/10/1992 *Sánchez Vega I. y Torres J.* 6414 (F). Prov. Celendín 24/02/1984 *Smith D.N.* 6210 (F); 03/07/1975 *Sánchez Vega I., Ruiz W y Sánchez J.* 1658 (F). Prov. San Miguel 15/02/1992 *Llatas Quiróz S.* 3063 (F). Prov. Cajamarca 16/10/1993 *Sánchez Vega I.* 6640 (F). **Dto. La Libertad.** Prov. Otuzco 14/06/1994 *Leiva S. G., Paredes y Rodríguez M.* 1196 (F); 12/06/1992 *Leiva S., y Leiva P.* 596 (F); 16/05/1991 *Leiva S. y Leiva P.* 314 (F). **Dto. Piura.** Prov. Huancabamba 01/05/1990 *Sánchez Vega I., Correa A. y Varas M.* 5187 (F). **Dto. Ancash.** Prov. Recuay, *Dillon M., Molau U. y Matekaitis* 3088 (F). Prov. Huaylas 10/04/1986 *Smith D.N., Valencia R. y Buddensiek M.* 12137 (F).



Fig.20. *Smallanthus fruticosus* (Benth.) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. (*Holmgren 921 S*)

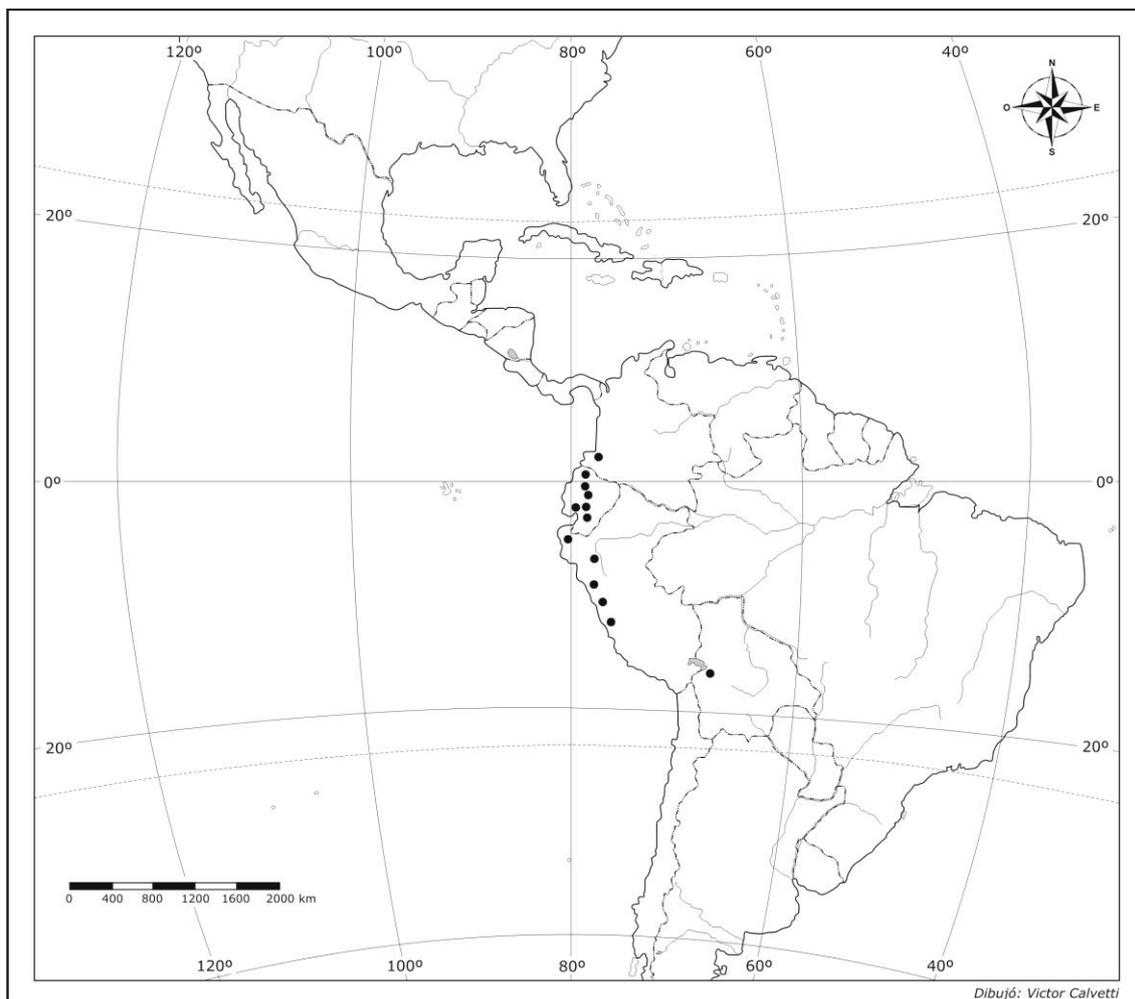


Fig.21. Mapa de distribución de *S. fruticosus*

***Smallanthus glabratus* (DC.) H. Rob.** Phytologia 39: 49. 1978.

≡ *Polymnia glabrata* DC. Prodrumus 5: 515. 1836. Tipo: " In Chili legit cl. *Haenke*. (v. s. in h. *Haenke* à cl. de *Sternberg* comm) ". (Fig. 22). No encontrado en esta tesis.

Arbusto de 1-6 m de altura, tallos glabros. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovadas-lanceoladas, de 19-23 cm de longitud y 8 cm de ancho, ápice agudo, base obtusa, margen liso, pecíolos alados de 5,5-9 cm de longitud, venación acródroma perfecta suprabasal, glabras. Capítulos ca. 0,5 cm de alto y 0,7 cm de ancho, pedunculados, pedúnculos de 0,9-2,5 cm de longitud, glabrescentes. **Involucro** hemisférico, con dos series de filarios, foliáceos, ovados a ovado-lanceolados, pubescentes, los filarios externos de 0,6 cm de longitud 0,5 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, con 5 venas principales, los filarios internos

de 0,4-0,5 cm de longitud y 0,2-0,3 cm de ancho, ápice agudo, pubescente con ca. 6 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas, de 0,3 cm de longitud y 0,2 cm de ancho, con dos pequeñas proyecciones agudas a ambos lados del ápice más largo, pubescentes, con ca. 7 venas principales. **Flores del radio** ca.10, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,45-0,5 cm de longitud, con 8 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,05-0,08 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,2 cm de longitud, ramas de 0,1 cm de longitud, oblongas de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 30, corolas amarillas, campanuladas ca. 0,2 cm de longitud, lóbulos de 0.05 cm de longitud, tubo 0.05 cm de longitud, estilo de 0,25 cm de longitud, ramas de 0,03-0,05 cm de longitud. Antera con ápice conectival ovado a deltoideo. **Cipsela** obovada, de 0,2 cm de longitud y 0,15 cm de ancho.

-Nombres comunes: Garita, poque, putaca.

-Fenología: Florece entre los meses de enero y septiembre.

-Distribución: Perú, Bolivia. (Fig. 23).

-Ecología y Hábitat: En orillas de ríos, laderas abiertas, borde de matorral y ambientes disturbados como bordes de carreteras. Entre los 2400-3900 m de altitud. Común.

-Usos: Para el reumatismo (*Carter, W. E. S/N*).

-Etimología: El epíteto hace referencia a su condición glabra en tallo y hojas.

-Observaciones: Nota 1: Wells (1965) establece que el tipo de *Polymnia glabrata* es el ejemplar "Chile *Haenke 8192*" depositado en G, sin aclarar si vio el material. El material al cual hace referencia Wells (1965) no fue encontrado durante esta tesis. Hind (2011) dice que el holotipo de *Smallanthus glabratus* está en PR y el isotipo en G-DC. A pesar que se consultaron estos herbarios, esta información no se ha podido corroborar en esta tesis. Por otro lado durante la búsqueda de los materiales originales de *Smallanthus glabratus*, fue encontrada una foto en K de dos ejemplares colocados en una misma cartulina. Uno corresponde a un ejemplar de *Smallanthus fruticosus* y el otro ejemplar está designado como "*Polymnia glabrata 326*, Chachapoyas, Perú, 1836". Dado que, la fecha de este último coincide con el año en que se publicó la especie *P. glabrata*, se podría considerar, como material histórico para una futura lectotipificación. No se ha realizado lectotipificación en esta tesis, pues se continuará con la búsqueda de ejemplares originales.

Nota 2: Sobre la base del material analizado y de la bibliografía investigada en esta tesis, no hay registros de *Smallanthus glabratus* en Chile. En la Flora de Chile del Reiche (1905) comentó que *Polymnia glabrata* no ha sido observada por más de un siglo y que quizá es del Perú donde *Haenke* colectaba sus materiales. Por lo que se considera en esta tesis que *Smallanthus glabratus* es una especie Peruana con pocos representantes en el noroeste de Bolivia. Futuras colecciones en Chile establecerían si *S. glabratus* habita o no en este país.

-Material adicional examinado:

Perú. Prov. Huarochiri. Dpto. Lima, 04/06/1940 *Asplund E. 11375* (S); 17/04/1929 *Killip E.P & Smith A.C.21647* (F). Dpto. Lima, 28/05/1940, *Asplund E.11186*(S). **Prov. Celendín.** Dpto. Cajamarca, 14/04/1982 *Sánchez Vega I.2781* (F); 08/01/1938 *Merril King L.R. & Bishop L.E.9111* (G, K). **Prov. Castrovirreina.** Dpto. Huancavelica, 27-28/03/1942 *Metcalf R.D. 30279* (G, GH). **Prov. Otuzco.** Dpto. La Libertad, 01/06/1951 *López A.M.603* (LP). **Prov. Huánuco.** Dpto. Huánuco, 02/03/1978 *Luteyn J.L.5496* (F). **Prov. Abancay.** Dpto. Cusco, Apurímac 01/1938 *Vargas C.C. 781* (F). **Prov. Pataz.** 21/02/1986, *Young K. 2940* (F).

Bolivia. Prov. Saavedra. Dpto. La Paz, 04/1978 *Carter W.E. s/n.* (F); Sorata, 09/1888 *Rusby H.H. 1669* (K).

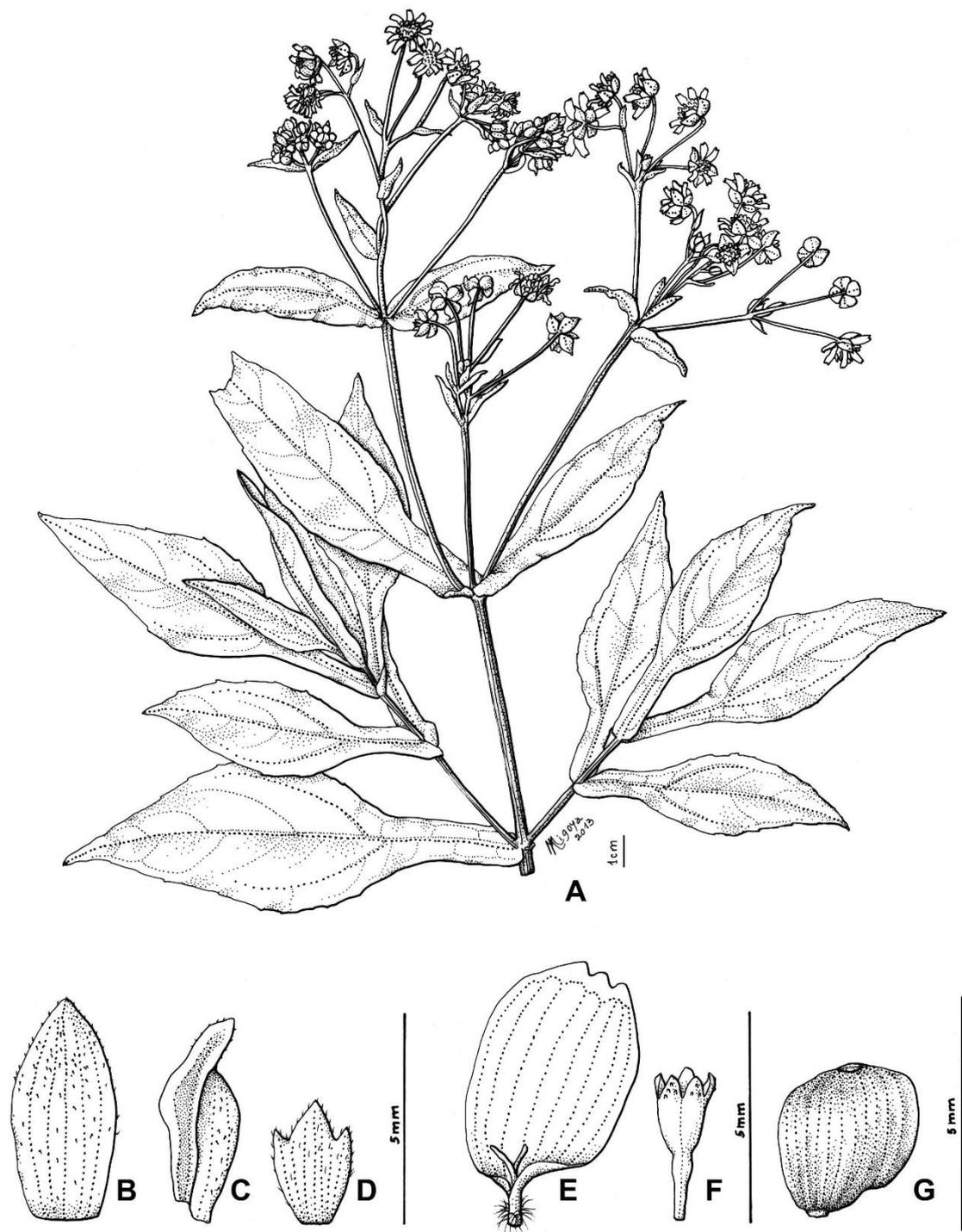


Fig.22. *Smallanthus glabratus* (DC.) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. (Asplund 11375 S)

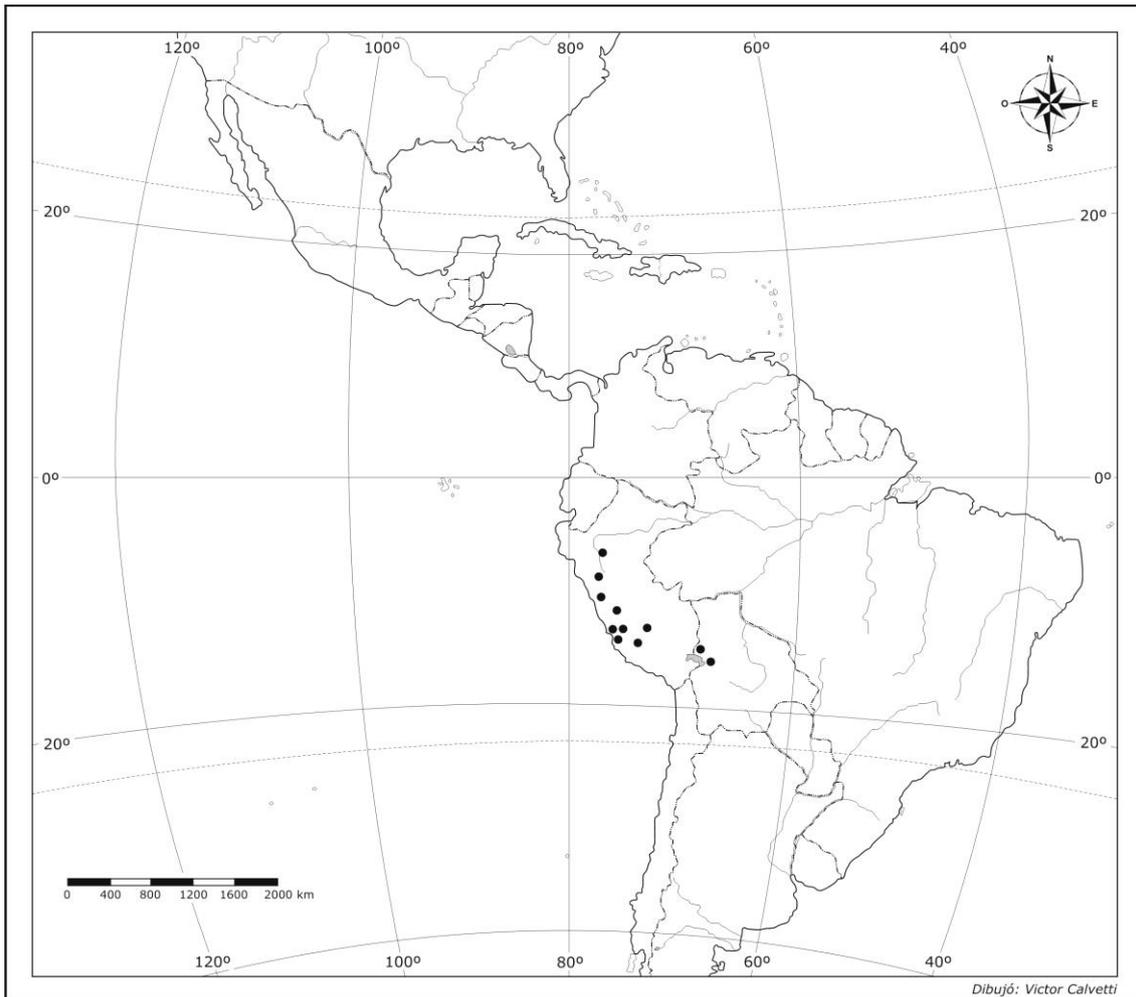


Fig.23. Mapa de distribución de *S. glabratus*

***Smallanthus jelskii* (Hieron.) H. Rob.** Phytologia 39: 49. 1978.

≡ *Polymnia jelskii* Hieron. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 36: 484. 1905. Tipo: "Plantae peruvia ex coll. C. de Jelski n. 687" (Posible holotipo en B foto!, isotipo en US foto!). (Fig. 24).

Árbol de 3-7 m de altura, tallos con pubescencia lanuginosa densa. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovado-deltaideas de 26-47 cm de longitud y 11-20 cm de ancho, ápice agudo, base obtusa a truncada, margen liso, pecíolos alados levemente atenuados, 8-9 cm de longitud, venación acródroma imperfecta suprabasal, envés con pubescencia lanuginosa densa. Capítulos de 0,4-0,7 cm de alto y 0,2-0,8 cm de ancho, pedúnculos 0,5-3 cm de longitud con pubescencia lanuginosa densa. **Involucro** hemisférico, con dos series de filarios, pubescentes,

los filarios externos foliáceos, ovados, de 0,5-0,8 cm de longitud y 0,2-0,4 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, con 6-9 venas principales, los filarios internos, papiráceos, obovados ca. 0,3 cm de longitud y 0,1 cm de ancho, ápice obtuso, con ca. 4 venas principales. **Receptáculo** con paleas rómbicas, de 0,2-0,3 cm de longitud y 0,1 cm de ancho, pubescentes, con ca. 3 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo orbicular, de 0,2-0,6 cm de longitud, con ca. 7 venas principales, ápice bi o tridentado, bilabiadas, labios ovados a oblongos de 1,5-2,5 cm de longitud, con 1 vena principal, tubo de 0,1-0,7 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,2-0,3 cm de longitud, ramas de 0,07-0,1 cm de longitud, lineares de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, campanuladas de 0,2-0,3 cm de longitud, lóbulos de 0,06 cm de longitud, tubo de 0,03-0,07 cm de longitud, estilo de 0,1-0,2 cm de longitud, ramas de 0,01 cm de longitud. Antera con ápice conectival anchamente ovado a deltoideo. **Cipsela** obovada de 0,2 cm de longitud y 0,1 cm de ancho.

-Nombres comunes: Shita.

-Fenología: Florece entre los meses de noviembre y abril.

-Distribución: Noroeste de Perú. (Fig. 25).

-Ecología y Hábitat: En laderas y quebradas, en bosques montanos fragmentados y bosques perennifolios de neblina. Crece sobre suelo arcilloso-rocoso. Entre los 2200-3350 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico es en honor al naturalista polaco y explorador del Perú y colector de los ejemplares tipo de la especie, Constantino de Jelski (1837-1896).

-Observaciones: es la única especie del género *Smallanthus* que presenta corolas bilabiadas.

-Material adicional examinado:

Perú. Dpto. Amazonas. Prov. Chachapoyas, 30/05/1962, *Wurdack J.J.* 618 (GH, LP). **Dpto. Cajamarca.** Prov. Cajamarca, 17/06/1975 *Sagástegui A.A., Cabanilles J.S. y Dios O. C.* 8090 (F); 17/06/1975 *Sanchez vega I. y Sanchez Vega J.* 1589 (F). Prov. Chota, 27/05/1965 *Lopez A. y Sagástegui A.A.* 5471 (LP); 20/04/1993 *Dillon M.O., Sanchez V.I. y Sanchez M.M.* 6422 (F). Prov. Cutervo, 25/06/1992 *Sanchez Vega I. y Miranda A* 6331 (F). Prov. Celendín, 19/08/1984 *Sagástegui A.A., Mostacero J. y Leiva S.* 12197 (F).



Fig.24. *Smilanthus jelskii* (Hieron.) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. **H.** Capítulo. (Wurdack J.J. 618 LP)

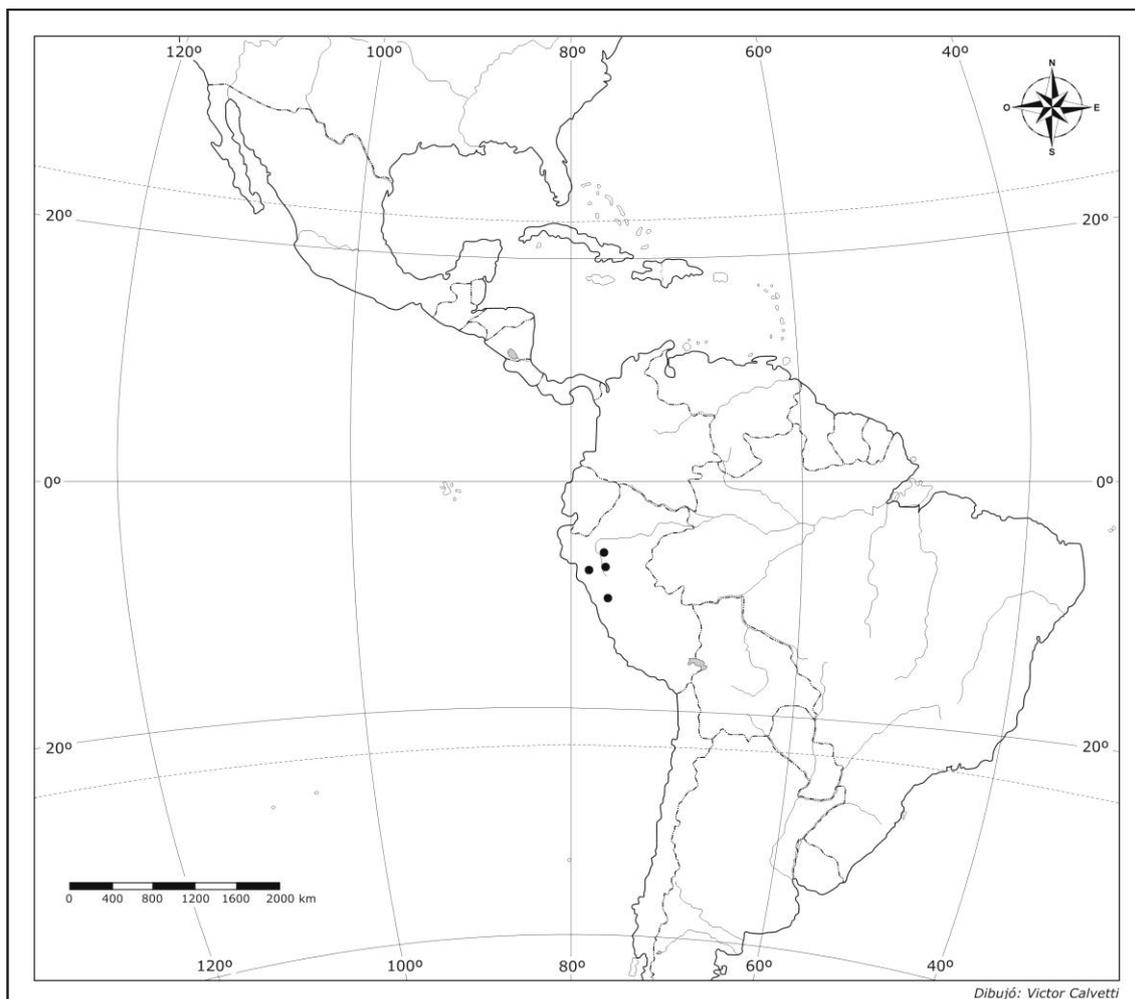


Fig.25. Mapa de distribución de *Smalanthus jelskii* (Hieron.) H. Rob.

***Smalanthus latisquamus* (S. F. Blake) H. Rob.** Phytologia 39: 49. 1978.

≡ *Polymnia latisquama* Blake, Journal of the Washington Academy of Sciences 16: 421. 1926. Tipo: Costa Rica. Along stream, southern slope of Volcán de Turrialba, near the Finca del Volcán de Turrialba, alt. 2000-2400 meters, 22 Feb. 1924. P. C. Standley 35340 (Lectotipo designado por Wells [1965] en US foto!, isotipo en GH foto!, sintipo en GH!). (Fig. 26).

= *Polymnia quichensis* J. M. Coulter. Botanical Gazette 20: 48. 1895. (Tipo: "Guatemala. Chiul, Depart. Quiché, alt. 8000 ft. April 1892" Heyde & Lux 3375. Holotipo en F!).

Hierba de 1-3 m de altura tallos glabrescentes. Hojas opuestas, isomorfas, pecioladas, ovado lanceoladas, de 9-23 cm de longitud y 4,5-15 cm de ancho, ápice agudo a levemente atenuado, base obtusa, margen irregularmente dentado,

pecíolos atenuados, levemente alados en la porción superior, de 0,5-3 cm longitud, venación acródroma, perfecta suprabasal, pubescentes. Capítulos, ca. 1-2 cm de alto y 2-4 de ancho, pedúnculos de 3-9 cm longitud, glabrescente. **Involucro** hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, glabrescentes, los filarios externos orbiculados, de ápice agudo a obtuso de 2-2,3 cm de longitud y 1,5-2 cm de ancho, con ca. 7 venas principales, los filarios internos ovados, de ápice agudo, ca. 1-1,3 cm de longitud y 0,8 cm de ancho, con ca. 5 venas principales. **Receptáculo** con páleas oblongas, de 0,75-0,9 cm de longitud y 0,2-0,3 cm de ancho, glabrescentes, con ca. 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 8, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de ca. 2,5 cm de longitud, con 7 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,15 cm de longitud, estilo de 0,7 cm de longitud, ramas de 0,3 cm de longitud, ápice agudo a obtuso. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, tubulosas de 0,8 cm de longitud, lóbulos de 0,1-0,2 cm de longitud, tubo ca. 0,2 cm de longitud, estilo de 0,8 cm de longitud, ramas ca. 0,1 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** de 0,6-0,8 cm de longitud y 0,5-0,6 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre los meses de febrero y julio.

-Distribución: Costa Rica, Guatemala. (Fig. 27).

-Ecología y Hábitat: En bosques nublados, matorrales húmedos y también a lo largo de arroyos. Entre los 2000-3000 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: Del latín *latus* que significa ancho y *squama* que significa filario, haciendo referencia a los filarios externos muy anchos.

-Observaciones: Wells (1965) considera a esta especie sinónimo de *Smallanthus quichensis*. No se consideran aquí sinónimos ya que ambas especies difieren significativamente en la base de las hojas, el tamaño de los capítulos y de las flores del radio, también en la forma de los filarios externos y las de páleas.

-Material adicional examinado:

Costa Rica. Dpto. Cartago. 30/07/1977 Webster G.L. 22131 (F); 16/05/1928 Stork H.E. 2071 (GH); 23/08/1940 Chrisles M. A. 5544 (F).

Guatemala. Dpto. Huehuetenango. 07/08/1965 Breedlove D. E. 11598 (F); 07/02/1965 Breedlove D. E. 8724 (F); 31/07/1942 Steyermark J. A. 49833 (F, G);

10/07/1942 Steyermark J. A. 48502 (F). Dpto. Jalapa. 04/12/1939 Steyermark J. A. 32621 (F).

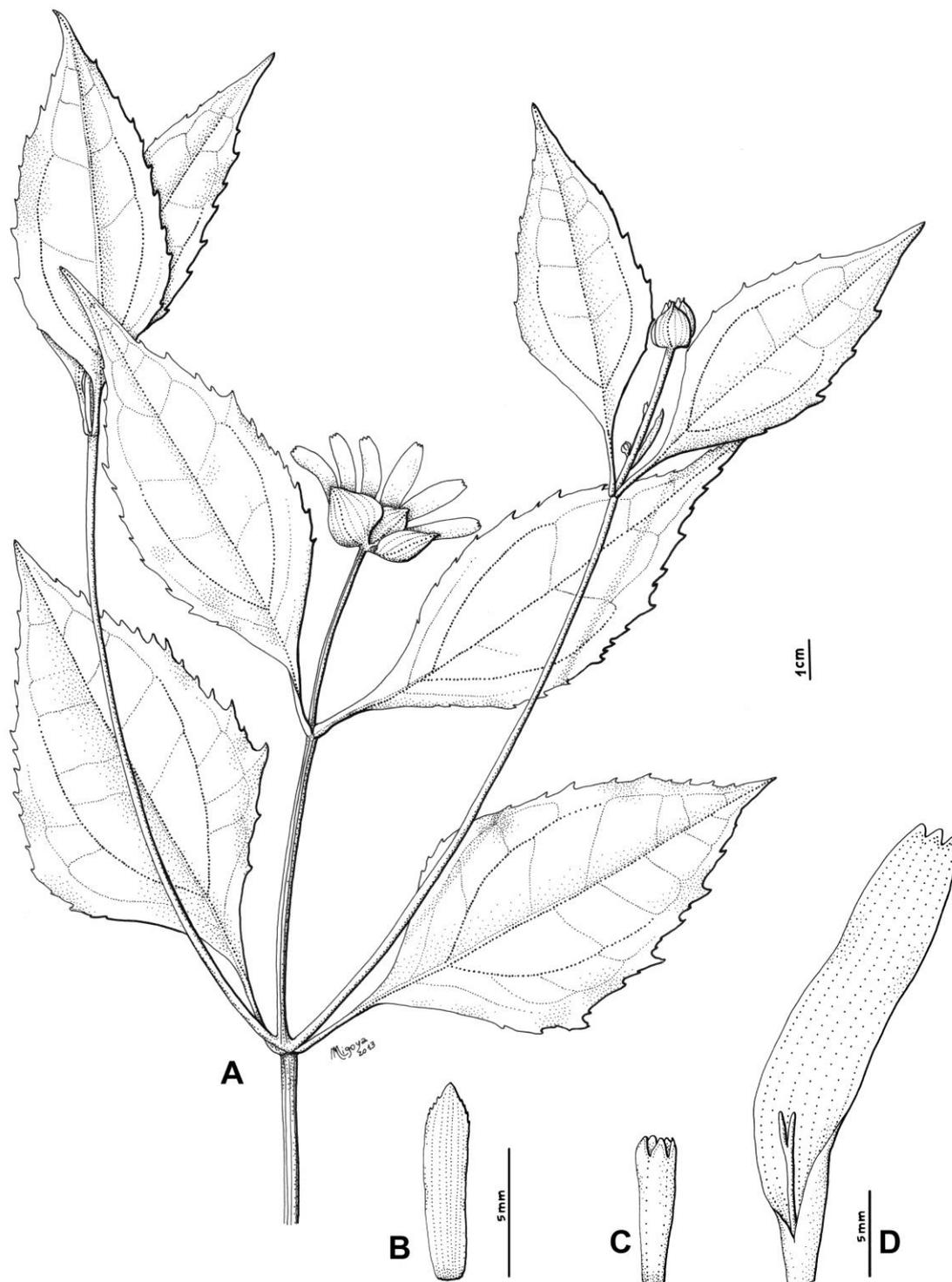


Fig.26. *Smallanthus latisquamus* A. Hábito. B. Filario externo. C. Flor del disco. D. Flor del radio. (Stork H.E.2071 GH)

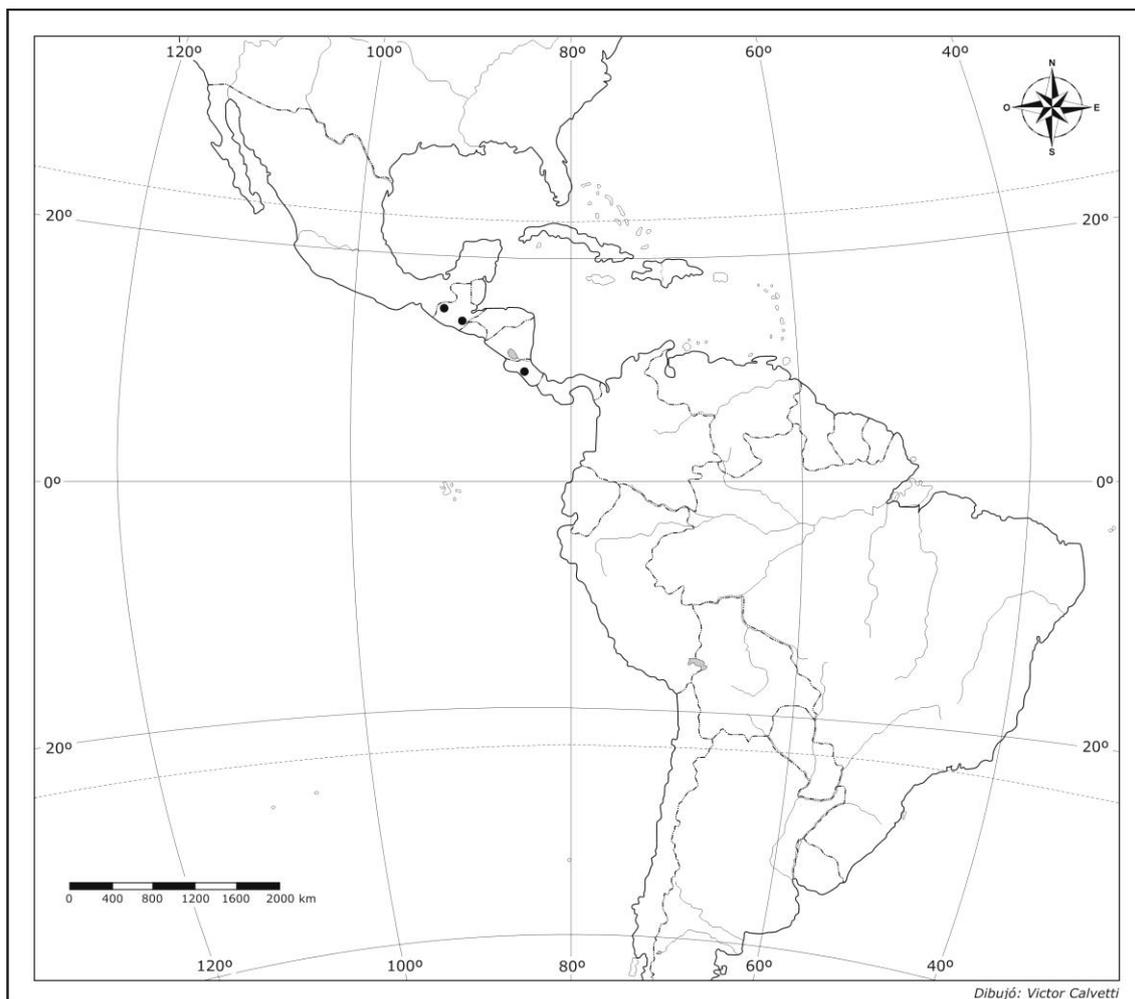


Fig.27. Mapa de distribución de *S. latisquamus*

***Smallanthus lundelli* H. Rob.** Phytologia. 39: 49-50. 1978.

Tipo: Guatemala: Baja Verapaz: Unión Barrios, on the Salama-Coban Road, south of km. 147, in high forest on hill. Coarse herb, rays of flowers yellow. Feb. 5, 1975. *C. L. Lundell & E. Contreras 18916.* (Holotipo en US foto!, Isotipo en LL foto!, TEX foto!). (Fig. 28).

Hierba de 1 m de altura, tallos pubescentes. Hojas opuestas, heteromorfas, pubescentes, pecioladas, ápice atenuado, venación acródroma perfecta suprabasal. Hojas inferiores ovadas, ca. 20 cm de longitud y 13 cm de ancho, ápice atenuado, base hastada, margen mucronado con 2-3 pares de lóbulos cortos triangulares y de ápice agudo, pecíolos levemente alados en la porción superior, ca. 4 cm de longitud. Hojas superiores ovadas a lanceoladas, ca. 5 cm de longitud, base obtusa, margen mucronado. Capítulos ca. 1 cm de alto y 1,3 cm de ancho,

pedúnculos de 3-5 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, de ápice obtuso, pubescentes, los filarios externos orbiculados, de 0,6-1,2 cm de longitud y 0,6-1,2 cm de ancho, de ápice agudo, los filarios internos, obovados, de 0,5 cm de longitud y 0,4 cm de ancho, de ápice obtuso. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 1,3 cm de longitud, oblonga, ápice tridentado, tubo de 0,2 cm de longitud. **Flores de radio** ca 100, corolas amarillas, tubulosas, de 0,6-0,65 cm de longitud, lóbulos ca 0,1 cm de longitud, tubo de 0,1 cm de longitud. **Cipsela** globosa u obovado de 0,4-0,45 cm de longitud.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Hallada en flor en el mes de febrero.

-Distribución: Centro-sur de Guatemala. (Fig. 29).

-Ecología y Hábitat: Encontrada en bosques y sobre colinas.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico fue dado en base al nombre del colector Cyrus L. Lundell (1907-1994).

-Observaciones: Dado que sólo se tuvo acceso a las fotografías de los ejemplares, muchas observaciones como por ejemplo las características de las páleas o la venación de filarios y flores no se ha podido realizar.



Fig.28. Holotipo de *Smallanthus lundellii* H. Rob.

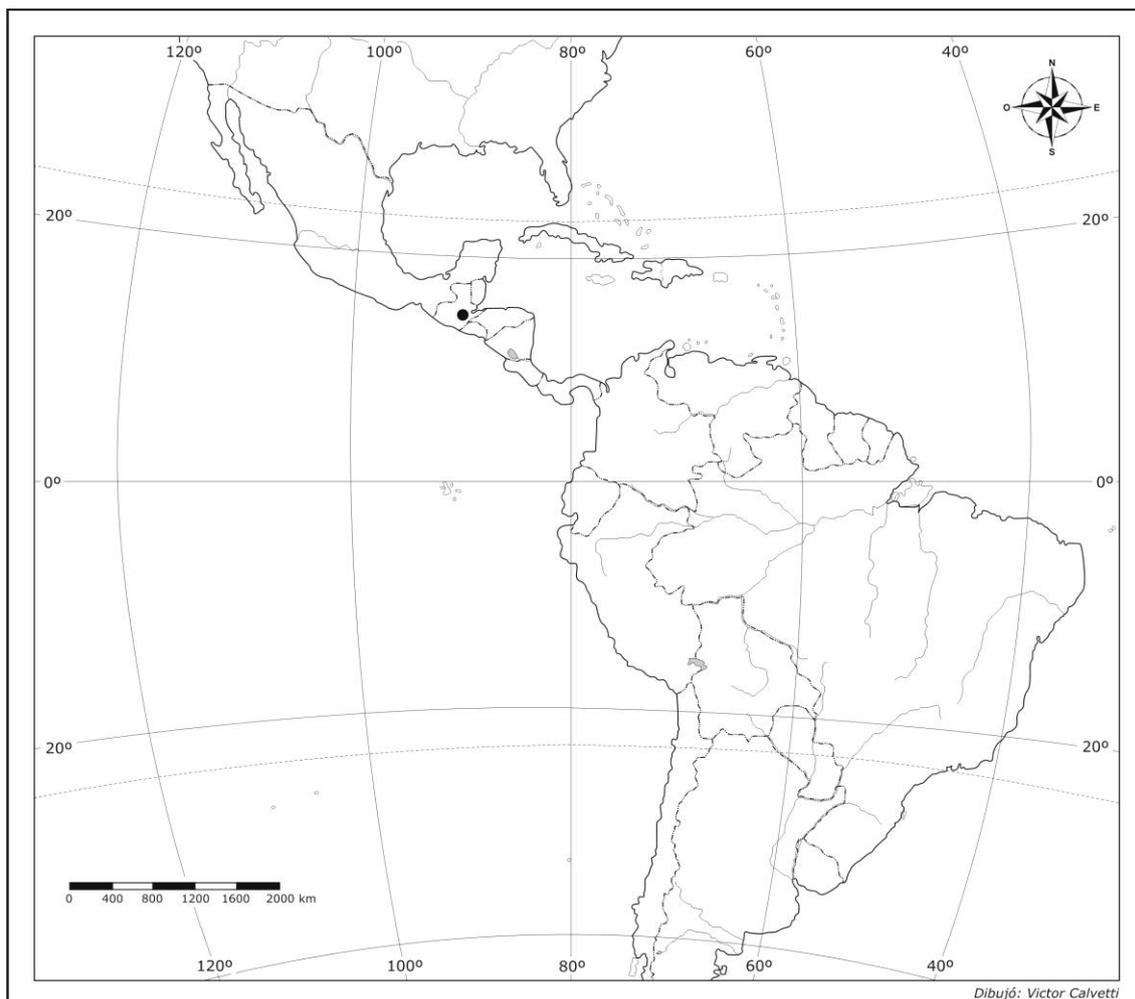


Fig.29. Mapa de distribución de *S. lundelli*

***Smallanthus macroscyphus* (Baker ex. Martius) A. Grau**, comb. Nov. Andean roots & tubers: Ahipa etc. 205. 1997.

≡ *Polymnia macroscypha* Baker ex Martius, Flora Brasiliensis 6: 158. 1884. (Isolectotipo designado por Wells [1965] en F foto!, sintipo en S!). Tipo: "Brasil, Rio de Janeiro and Sao Paulo" 02/1861 Weir 505. (Fig. 30).

Hierba robusta, de 2-3 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas heteromorfas, de ápice agudo, margen mucronado e irregularmente dentado, venación acródroma perfecta suprabasal, pubescentes, las hojas inferiores orbiculares a levemente ovadas, pecioladas, de 19,5-32,5 cm de longitud y 11-26,5 cm de ancho, pecíolo alado, levemente atenuado de 5,5-11,5 cm de longitud, base truncada a redonda, las hojas superiores ovado-lanceoladas, subsésiles, de 7-18,3

cm de longitud y 3-10,5 cm de ancho, base levemente atenuada. Capítulos ca. 0,5-1,1 cm de alto y 0,7-1,2 cm de ancho, pedúnculos de 0,6-3,9 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con tres series de filarios (una serie externa y dos series internas), foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos de 0,55-1 cm de longitud y 0,4-0,75 cm de ancho, ápice obtuso, con 6 venas principales, los filarios internos de 0,5-1,1 cm de longitud y 0,25-0,4 cm de ancho, ápice agudo, con ca. 7 venas principales. **Receptáculo** con páleas ovadas de 0,25-0,6 cm de longitud y 0,13-0,15 cm de ancho, ápice obtuso, pubescentes desde la porción media hacia el ápice, con 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 25, dispuestas en dos series, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,4-0,6 cm de longitud, con 7 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,15-0,2 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,5-0,6 cm de longitud, ramas de 0,1-0,15 cm de longitud, lineares, de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, tubulosas de 0,6-0,8 cm de longitud, lóbulos de 0,1 cm de longitud, tubo de 0,15 cm de longitud, estilo de 0,4-0,7 cm de longitud, ramas de 0,1 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado a deltoideo. **Cipsela** obovada, de 0,4-0,5 cm de longitud y 0,3-0,4 cm de ancho.

-Nombres comunes: Yacón de campo.

-Fenología: Florece de diciembre a mayo.

-Distribución: Noroeste de Argentina y sureste de Brasil. (Fig. 31).

-Ecología y Hábitat: En quebradas húmedas con selva en galería y en bosques montanos templados húmedos. También en ambientes con modificación antrópica que originalmente eran Yunga y en las proximidades de cultivos. Entre los 1200-2200 m de altitud.

-Usos: Sus hojas poseen un efecto farmacológico hipoglucemiante (Cabrera *et al.*, 2007)

-Etimología: El epíteto específico proviene del griego macro (μακρο) que significa grande y scyphus (κύπελλο) que significa copa, hace referencia al tamaño de los capítulos.

-Observaciones: Nota 1: En la descripción original Baker (1884) designa 3 sintipos pero no un holotipo. Wells (1965), lectotipifica y designa el ejemplar *Regnell 505* como isotipo. Posteriormente Grau (1999) dice que hay dos sintipos *Weir 505* y *Lindberg 5* y aclara que no han sido encontrados. Los dos sintipos, fueron encontrados en el herbario (BR) (fotografía) y observados en esta tesis.

Nota 2: La publicación del nombre *Smallanthus macroscyphus* (Baker) A. Grau ex A. A. Sáenz en 1999, es posterior a la publicación válida de la nueva combinación de A. Grau (1997), por lo que aquí se considera (según los artículos 11.5, 33.1, 33.2 y 33.3 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill *et al.*, 2006) como no válida.

Nota 3: Wells (1965) consideró a esta especie como sinónimo de *Polymnia connata*, pero en este trabajo se considera que las especies en cuestión difieren significativamente en la forma de las hojas, en el margen de la lámina, en la base del pecíolo, en la base de las hojas superiores y en el ápice del filario externo. Por lo tanto, se considera a *Smallanthus macroscyphus* una especie válida.

-Material adicional examinado:

Argentina. Prov. Salta. Dpto. Rosario de Lerma, 07/04/1987 Novara L. J. 6484 (G, S); 15/03/1987 Novara L. J. 6288 (G, S); 15/05/1988 Novara L. J. 7993 (G, S); 28/01/1988 Novara L. J. 7613 (G, S). Dpto. Orán, 21/04/1998 Schinini A., Saravia C.T. y Neuman R. 34710 (F, GH). Dpto. La Caldera, 12/02/1989 Novara L. J. 8575 (G, S), 16/05/1982 Novara L.J. Colina, Varela y Del Castillo s/n (BAB). Dpto. Chicoana, 20/03/1988 Novara L. J. 7846 (G, S); 09/02/1987 Novara L. J. 5932 (G, S).

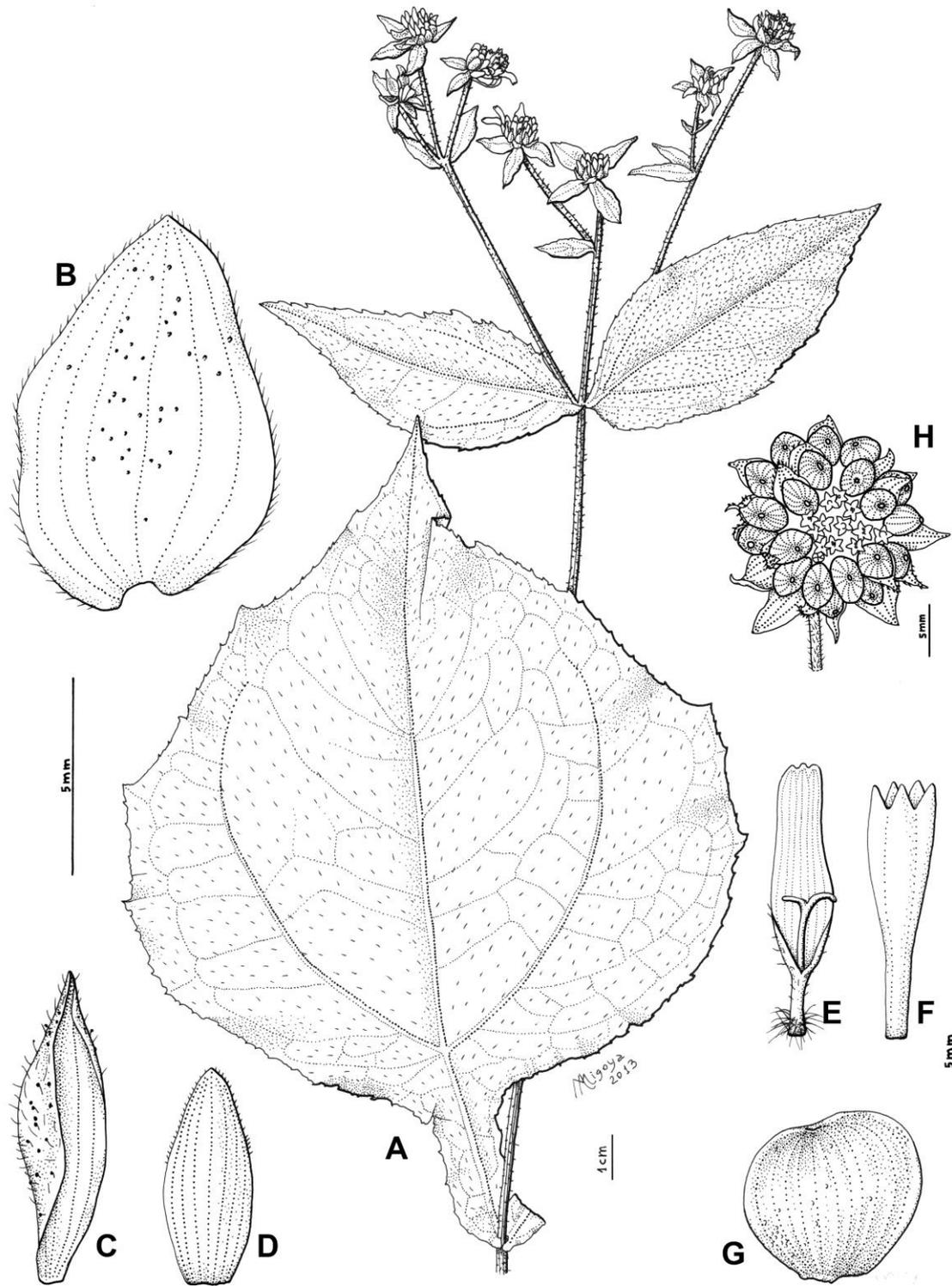


Fig.30. *Smallanthus macroscyphus* (Baker ex Martius) A. Grau. A. Hábito. B. Filario externo. C. Filario interno. D. Pálea. E. Flor del radio. F. Flor del disco. G. Cipsela. H. Capitulo. (Novara 6484 S)

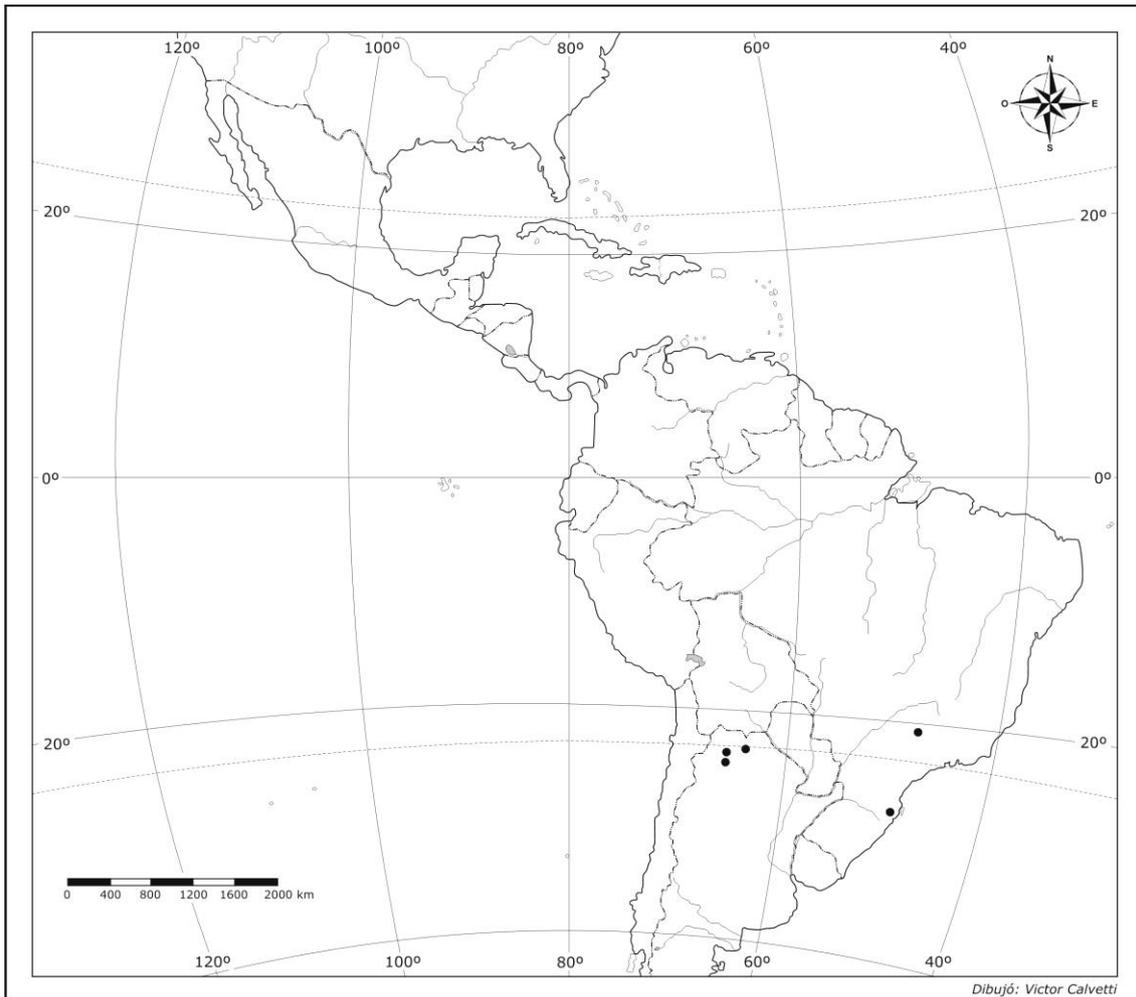


Fig.31. Mapa de distribución de *S. macroscyphus*

***Smallanthus maculatus* (Cav.) H. Robinson.** Phytologia 39: 50. 1978.

≡ *Polymnia maculata* Cav. Icones et Descriptiones Plantarum 3: 14, t. 227. 1794.
 Tipo: "Habitat in Nova-Hispania. Floruit in R. horto Matritense mense Decembri 1793. (Lectotipo aquí designado: Lámina 227 Icon!). (Fig. 32).

= *Polymnia maculata* var. *adenotricha* S.F. Blake. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 52: 34. 1917. Tipo: Guatemala: Chupadero, Dpto. Santa Rosa, Aug. 1892. *E.T. Heyde & E. Lux* 3807 (Lectotipo designado por Wells [1965] en GH, G foto!).

= *Polymnia maculata* var. *glabricalis* S. F. Blake. Journal of the Washington Academy of Sciences 25(7): 313–314. 1935. Tipo: MEXICO: Tamaulipas, Cerro Carrizo, near San José, 19 Jul 1930 *Bartlett* 10508 (Lectotipo designado por Wells [1965] en US!).

=*Polymnia maculata* var. *hypomalaca* S.F. Blake, Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 52: 33. 1917. Tipo: México, sin localidad Schmitz 250 (Lectotipo designado por Wells [1965] en GH).

=*Polymnia maculata* var. *vulgaris* S.F. Blake, Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 52: 33-34. 1917. Tipo: Sintipos: Honduras, Peck 875 en NY foto!, Guatemala, Tuerckheim 1105 en F foto!, Heyde & Lux 6161 en GH foto!, México, Michoacán, Pringle 3326 en GH!, Vera Cruz, Seaton 420 en F foto!.

=*Smallanthus lundelli* H. Robinson. Phytologia. 39: 49-50. 1978. Tipo: Guatemala: Baja Verapaz: Unión Barrios, on the Salama-Coban Road, south of km. 147, in high forest on hill. Coarse herb, rays of flowers yellow. Feb. 5, 1975. C. L. Lundell & E. Contreras 18916. (Holotipo en US foto!, Isotipo en LL foto!, TEX foto!).

=*Smallanthus obscurus* B. L. Turner. Phytologia 64: 406-407. 1988.

Tipo: "México, Oaxaca: Mpio. San Cristobal, Las Casas, along road to Chanal, 16-20 Km E of Chilil, 2380 m, 10/11/1976, Breedlove D. F. 42387 (Holotipo TEX!, Isotipo CAS, MO foto!)

=*Polymnia wedelia* Sessé & Moc. Flora Mexicana. 195. 1894. Tipo: México. "Habitat prope Guanaxuatum" (Lectotipo designado por Nelson [1997] en MA foto!

Hierba entre 1 y 3 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovadas a anchamente ovadas, de 18-34 cm de longitud y 7,5-23 cm de ancho, ápice agudo, base truncada a obtusa, margen mucronado, irregularmente lobado, pecíolos alados, levemente atenuados, lobulado o no, de 3-13,5 cm de longitud, venación actinódroma, perfecta, suprabasal, pubescentes. Capítulos ca. 0,6-1,1 cm de alto y 0,8-1,3 cm de ancho, pedúnculos de 0,9-1,4 cm de ancho, densamente pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, pubescentes, los filarios externos obovados de 0,8-1,3 cm de longitud y 0,35-1,2 cm de ancho, ápice obtuso, base obtusa a redonda, con ca. 6 venas principales, los filarios internos ovados a elípticos, de 0,5-1,2 cm de longitud y 0,2-1 cm de ancho, ápice agudo, con 7 venas principales. **Receptáculo** con páleas elípticas, de 0,4-0,7 cm de longitud y 0,15-0,3 cm de ancho, ápice agudo, pubescentes, con 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 15, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,6-1,4 cm de longitud, con ca. 6 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,1-0,3 cm de longitud, estilo de 0,4-0,7 cm de longitud, ramas de 0,1-0,2 cm de longitud,

lineares, de ápice agudo. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, tubulosas, de 0,45-0,7 cm de longitud, lóbulos de 0,05-0,1 cm de longitud, tubo ca. 0,2 cm de longitud, estilo de 0,5-0,8 cm de longitud, ramas de 0,1 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado a deltoideo. **Cipsela** obovada a globosa, de 0,3-0,6 cm de longitud y 0,15-0,4 cm de ancho.

-Nombres comunes: Shti-pú, balim k'in, batzil, ik'al k'ail, tz'ibal k'ayil, ax, chocotorro, mirasol, margarita, purca, tora y gigantón.

-Fenología: Florece durante todo el año.

-Distribución: Desde el centro de México, Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua y el norte de Panamá. (Fig. 33).

-Ecología y Hábitat: En bosques caducifolios y mixtos, nublados, húmedos y premontanos, también se encuentra en barrancos y quebradas húmedas, matorrales y en ambientes disturbados como bordes de caminos, vías del ferrocarril y áreas cultivadas. Entre los 0 y 3000 m de altitud. Crece en suelos arcillosos y de roca caliza. Abundante.

-Usos: Como somníferos para niños (*Balick et al. 2216 GH*).

-Etimología: El epíteto específico deriva del latín *maculata* que significa manchado, haciendo referencia a las manchas de color morado a lo largo del tallo que hay en algunos ejemplares.

-Observaciones: Nota 1: Muchas de las especies y géneros descritas por Cavanilles en *Icones et Descriptiones Plantarum* provenían de "La Real Expedición Botánica a Nueva España", llevada a cabo entre los años (1787-1803), donde se colectaban especímenes y también semillas que eran llevados al Real Jardín Botánico de Madrid. Las plantas que iban creciendo de esas semillas, fueron descritas y publicadas como nuevas especies por diferentes botánicos, entre ellos Cavanilles (Blanco Fernandez de Caleyá, 2000), pero no se herborizaban los materiales. En su obra, agregaba a la descripción de las especies, láminas de los ejemplares dibujadas por él mismo (Bas Martín 2004). En la descripción original de *Polymnia maculata*, no hay referencias del material tipo, por lo que la lámina del ejemplar sería el tipo del nombre de la especie, de acuerdo a los artículos 8.1 y 9.1, del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill et al., 2006).

Nota 2: Blake cuando describe las variedades de *Polymnia maculata*, *P. maculata* var. *adenotricha*, *P. maculata* var. *glabricaulis*, *P. maculata* var. *hypomalaca* y *P. maculata* var. *vulgaris*, las define por caracteres de pubescencias en tallo y hojas. Por su parte Wells (1965) considera sinónimos de *Polymnia*

maculata var. *maculata* a las variedades *vulgaris* e *hypomalaca*. Pruski (2013) considera a todas las variedades definidas por Blake (1917, 1935) como sinónimos de *Smallanthus maculatus*, ya que estudió ejemplares de la especie desde el nivel del mar hasta los 2000-3000 m de altitud y observó que la pubescencia varía clinalmente. Luego de la observación de gran cantidad de ejemplares que abarcan toda la distribución de esta especie y en coincidencia con Pruski (2013) se considera que las variedades descritas por Blake (1917, 1935) son sinónimos de *Smallanthus maculatus*.

Nota 3: Pruski (2013), considera a *Smallanthus lundelli* H. Rob. y *Smallanthus obscurus* B.L. Turner sinónimos de *Smallanthus maculatus*. En esta tesis se considera que ambas especies difieren significativamente de *S. maculatus*. *Smallanthus lundelli* difiere principalmente en la forma de los pecíolos, en el tamaño y forma de los filarios internos y en el número de las flores del radio y del disco. *Smallanthus obscurus* difiere principalmente en la forma de la lámina, de los filarios externos e internos y en la forma de las páleas.

-Material adicional examinado:

Belice. Distrito Cayo. 13/05/1995 *Whitefoord C.* 9306 (F); 07/10/1972 *Dwyer J.D. & Pippin R.* 10194 (F); San Antonio, 22/11/1989 *Balick M.J. Arvigo R. y Shropshire* 2216 (GH); San José Succotz 29/19/1967 *Contreras E.* 7148 (F); Vaca. 22/02/1938 *Gentle P.H.* 2215 (K, F).

Costa Rica. Prov. Alajuela. 30/03/1963 *Jiménez A. M* 555 (F y G); Zarcero, 01/10/1937 *Smith A.* 462 (F). **Prov. Cartago.** 08/10/1998 *Rodriguez A.* 4016 (F); 18/06/1974 *Merril King R.* 6810 (F); 12/1887 *Smith J.D.* 5827 (GH); 28/08/1892 *Pittier H.* 6993 (GH); Tucurrique, 02/1899 *Tonduz A.* 13270 (G); 20/05/1941 *León J.* 743 (F); **Prov. Puntarenas.** Monteverde, 17/10/1963 *Jiménez A. M.* 1209 (F); **Prov. San José.** 20-25/08/1917 *Burger W.C. y Gomez L.P.* 8362 (F, TEX); San Rafael de Coronado, 20/08/1938 *Orozco J.M.* 266 (F).

El Salvador. Dpto. Santa Ana. 08/09/2001 *Martinez V.M.* S/N (K); 05/11/2002 *Carballo R.A. y Aldana J.* 570 (K); 23/04/1942 *Tucker J.M.* 1281 (F).

Guatemala. 03/1870 *Bernoulli G.* 576 (K, G); 05/01/1939 *Standley P. C.* 62171 (F); 25/01/1969 *Williams L.O. Molina A. R. y Williams T. P.* 40062 (F); **Dpto. Alta Verapáz.** 01/1887 *Tuerckheim H. von* 1105 (GH); 11/1902 *Tuerckheim H. von* 8427 (GH, F); 08/1906 *Tuerckheim H. von II* 1334 (F,G, GH); 26/03-15/04 1939 *Standley P. C.* 69260 (F); 26/03- 15/04 1939 *Standley P. C.* 69485 (F); 10/06/1963 *Molina A. R.* 11962 (F); 04/01/1973 *Williams L.O. Molina A. R. y Williams T. P.*

42055 (F); 06/01/1973 *Williams L.O. Molina A. R. y Williams T. P.* 42220 (F); **Dpto. Baja Verapáz.** 07-12/1958 *Hawkes J.G., Hjerting J.P. y Lester R.N.* 1936 (K, F); **Dpto. Chimaltenango.** 25/10/1937 *Johuston J.R* 1103 (F); 31/10/1937 *Johuston J.R.* 1088 (F); 07/12/1938 *Standley P. C.* 59065 (F); **Dpto. Chiquimula.** 25/10/1939 *Steyermark J.A.* 30499 (F); 10/11/1939 *Steyermark J.A* 31553 (F); **Dpto. El progreso.** 05/02/1942 *Steyermark J.A* 43592 (F); **Dpto. Escuintla.** 03/1890 *Smith J.D.* 2384 (K, GH); 07/08/1970 *Harmon W.E. & Dwyer J.D.* 2977 (F); **Dpto. Guatemala.** 18/01/1939 *Standley P. C.* 62889 (F); 1939 *Aguilar I.* 366 (F); 26/09/1972 *Molina A. R.* 27547 (F); **Dpto. Huehuetenango.** 17/02/2000 *Castillo J.J. y Castillo A.* 2315 (F); **Dpto. Jalapa.** 08/01/1908 *Kellerman W. A.* 7701 (F); 7-18/11/1940 *Standley P. C.* 77151 (F); **Dpto. Jutiapa.** 19/11/1940 *Standley P. C.* 77567 (F); **Dpto. Petén.** 11/10/1966 *Contreras E.* 6378 (F); 14/08/1969 *Contreras E.* 8938 (F); 27/04/1970 *TúnOrtíz R.* 1048 (F); 23/09/1970 *TúnOrtíz R.* 1326 (F); **Dpto. Quetzaltenango.** 04/03/1916 *Holway* 553 (GH); 16/11/1971 *Molina A.R.* 27123 (F); **Dpto. Quiché.** 25/06-17/08 1964 *Proctor G.R.* 25374 (F); **Dpto. Retalhuleu.** 04/1892 *Smith J.D.* 2863 (G); 04/02/1906 *Kellerman W. A.* 5447 (F); 22/02/1941 *Standley P. C.* 88113 (F); **Dpto. Sacatepéquez.** 10/12/1938 *Standley P. C.* 59505 (F); 23/12/1938 *Standley P. C.* 60771 (F); 07/11/1965 *Molina A. R.* 15385 (F); **Dpto. Santa Rosa.** 08/1892 *Heyde& Lux* 3807 (G, K); 10/1894 *Heyde& Lux* 6161 (GH); 23/11/1940 *Standley P. C.* 78023 (F); **Dpto. Sololá.** 24/10/1984 *Spooner M. y Dorado O.R.* 2678 (F); **Dpto. Suchitepéquez.** 02/03/1905 *Kellerman W. A.* 5305 (F); 13/01/1906 *Kellerman W. A.* 5384 (F); 13/02/1906 *Kellerman W. A.* 5384 (F); **Dpto. Zacapa.** 11/10/1939 *Steyermark J.A.* 29748 (F).

Honduras. 28/06/1931 *Schipp W.A.* 804 (K, F, G); **Dpto. Atlántida.** 12/07/1938 *Yuncker T.G., Koepper J.M. y Wagner K.A.* 8422 (F, G); **Dpto. Comayagua.** 08/04/1936 *Yuncker T.G., Dawson R.F. y Youse H.R.* 6311 (K, S, G); 18/07/1962 *Molina A. R.* 10872 (F); **Dpto. Choluteca.** 07/11/1968 *Molina A.R.* 23231 (F); **Dpto. El Paraíso.** 12/08/1971 *Molina A.R.* 26140 (F); **Dpto. Morazán.** Las Flores, pendientes del Cerro de Uyuca, 20/10/1948 *Standley P. C.* 13319 (F); región del Jicarito, sobre el Zamorano, 01/12/1949 *Standley P. C.* 24857 (F); **Dpto. Santa Bárbara.** 22/08/1968 *Molina A.R.* 21993 (F); **Dpto. Olancho.** 18-26/03/1949 *Standley P. C.* 18416 (F).

México. 12/1865-1866 *Bourgeau M.* 1635 (K, G); 19/07/1930 *Bartlett* 10508 (US, MICH); 01/09/1936 *MacDaniels L.H.* 704 (F); 20/08/1957 *Solbrig O.T. y Ornduff R.* 4560 (G); 03/09/1967 *Hidalgo M.S.* S/N (LP, F); **Estado de Chiapas.**

18/10/1985 *Villaseñor J.L., Dávila P., Martínez E. y Riba R.* 865 (F); 21/08/1895 *Nelson E.W.* 3040 (GH); Acacoyagua, 29/02/1948 *Matuda E.* 17527 (F); Tenejapa 11/07/1964 *Breedlove D.E.* 6168 (F); 04/08/1964 *Breedlove D.E.* 6839 (F); Tenejapa 23/11/1964 *Breedlove D.E.* 7483 (F); Ocosingo. 07/09/1992 *Martinez E.S., Ramos C.H. y Lombera R.* 25213 (K); **Estado de Hidalgo.** Sin fecha *Gimate J.L.* 770 (G); Chapulhuacán 27/11/1937 *Kenoyer L.A.* 756 (F); Huehuetla 02/06/1976 *Vovides A.P.* 26 (F); Jacala 22/09/1949 *Moore H.E.* 5041 (G); **Estado de Jalisco.** 22/09/1952 *MacVaugh R.* 13169 (K); **Estado de México.** 01/09/1905 *Pringle C.G.* 13564 (G, S); 02/09/1905 *Pringle C.G.* 13564 (US); **Estado de Michoacán.** 23/10/1890 *Pringle C.G.* 3326 (G, GH, K, K, F, S); 04/09/1910 *Arséne s/n* (F); 10/08/1986 *Díaz-Barriga H.* 2888 (F); Patzcuaro, 10/10/1899 *Holway* 3598 (GH); **Estado de Nayarit.** 01/10/1955 *Templeton B.C.* 7538 (F); **Estado de Querétaro.** 15/08/1990 *Carranza E.* 2647 (F); **Estado de San Luis Potosí.** 02/05/1898 *Nelson E.W.* 4401 (GH, F); 30/06/1959 *Rzedowski* 11146 (LP); 01/04/1961 *King R.M.* 4427 (F); **Estado de Sinaloa.** 08/10/1975 *Reveal J.L. Harley R.M.* 4057(K); **Estado de Tabasco.** Tacotalpa, 10/05/1985 *Ventura F.A.* 21475 (F); **Estado de Veracruz.** 09/1908 *Purpus L.A.* 3024 (F); 30/08/1935 *MacDaniels L.H.* 536 (F); 14/09/1970 *Ventura F.A.* 2373 (F); 07/07/1077 *Calzada J.I.* 3228 (F); 26/07/1978 *Cochrane T.S.* 8629 (F); 23/06/1980 *Hansen B.F. y Nee M.* 7411 (F); Córdoba, 21/07/1882 *Kerber E.* 8 (G); 27/07/1932 *Plunkett O.A.* 191 (F); 27/07/1935 *Fisher L.* 35356 (S y F); Huatusco, 12/09/1975 *Márquez W. & Yong M.T.* M-372 (F); La Concepción, 25/06/1976 *Zola M.G.* 458 (F); Orizaba, 1872 *Bourgeau M.* 2847 (G); 20/08/1891 *Seaton* 420 (GH); Sin fecha *Botteri* 237 (GH); Orizaba, 12/08/1938 *Kenoyer L.A.* A 166 (F); San Andrés Tenejapan, 15/07/1976 *Vazquez V.* 438 (F); Santiago Tuxtla, 09/08/1972 *Beaman J.K.* 6425 (F); Teocelo, 07/04/1970 *Ventura F.A.* 840 (F).

Nicaragua. Dpto. de Zelaya. 23/04/1949 *Molina A.R.* 2338 (F); **Dpto. Esteli.** 01/10/1979 *Stevens W. D. Krukoff B. A. con Grijalva y Araquistain.* 14458 (F); **Dpto. Jinotega.** 02/03/1980 *Araquistain M. y Moreno P.P.* 1582 (F); **Dpto. Matagalpa.** 08/09/1980 *Gusmán M. Montiel A. y Castro D.* 731 (F).

Panamá. Prov. Chiriquí. 23/07/1970 *Luteyn J.L.* 1498 (F); 08/08/1972 *D'Arcy J. J. & W. G.* 6529 (F).

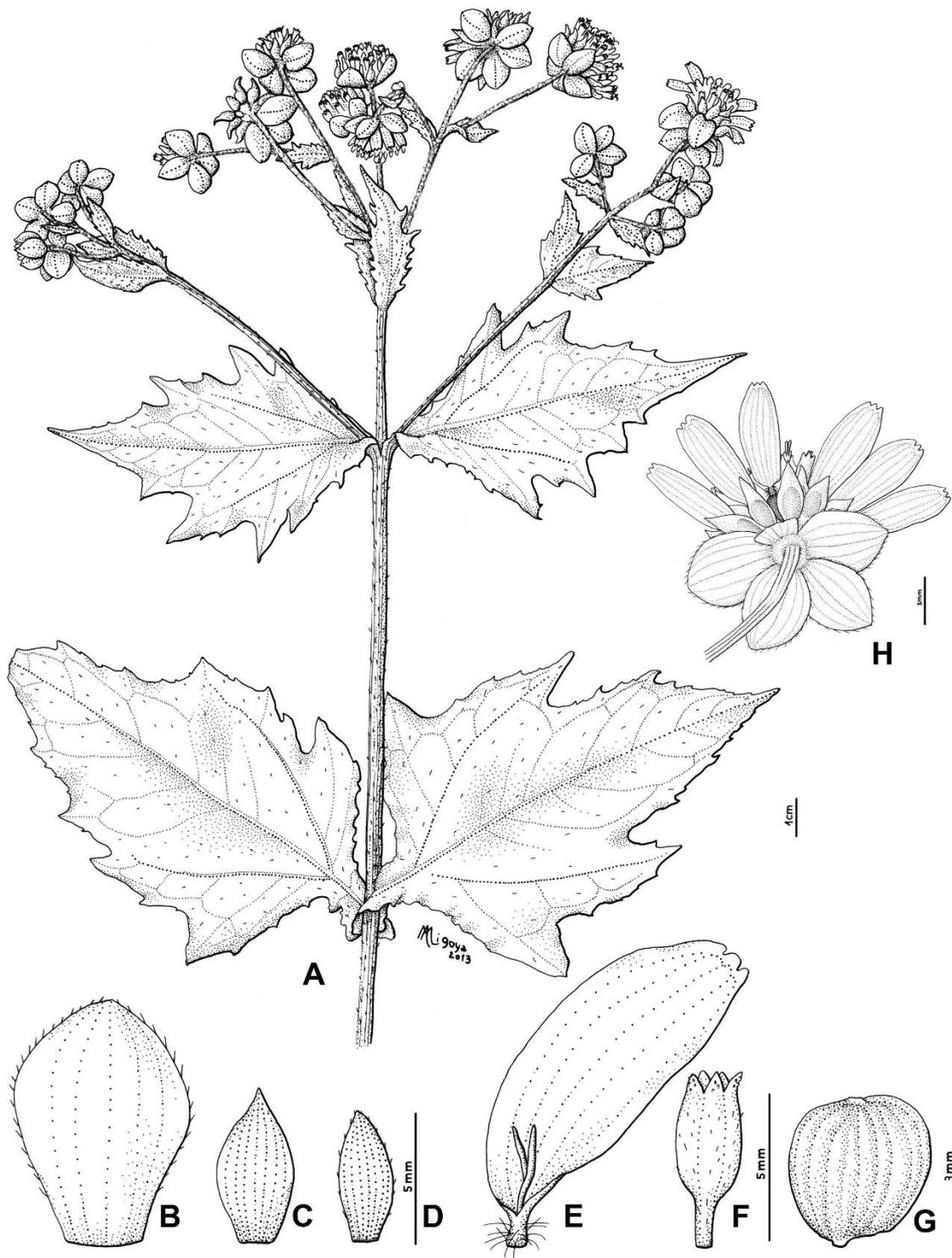


Fig.32. *Smallanthus maculatus*. A. Hábito. B. Filario externo. C. Filario interno. D. Pálea. E. Flor del radio. F. Flor del disco. G. Cipsela. H. Capítulo. (Molina A. R. 30729 F)

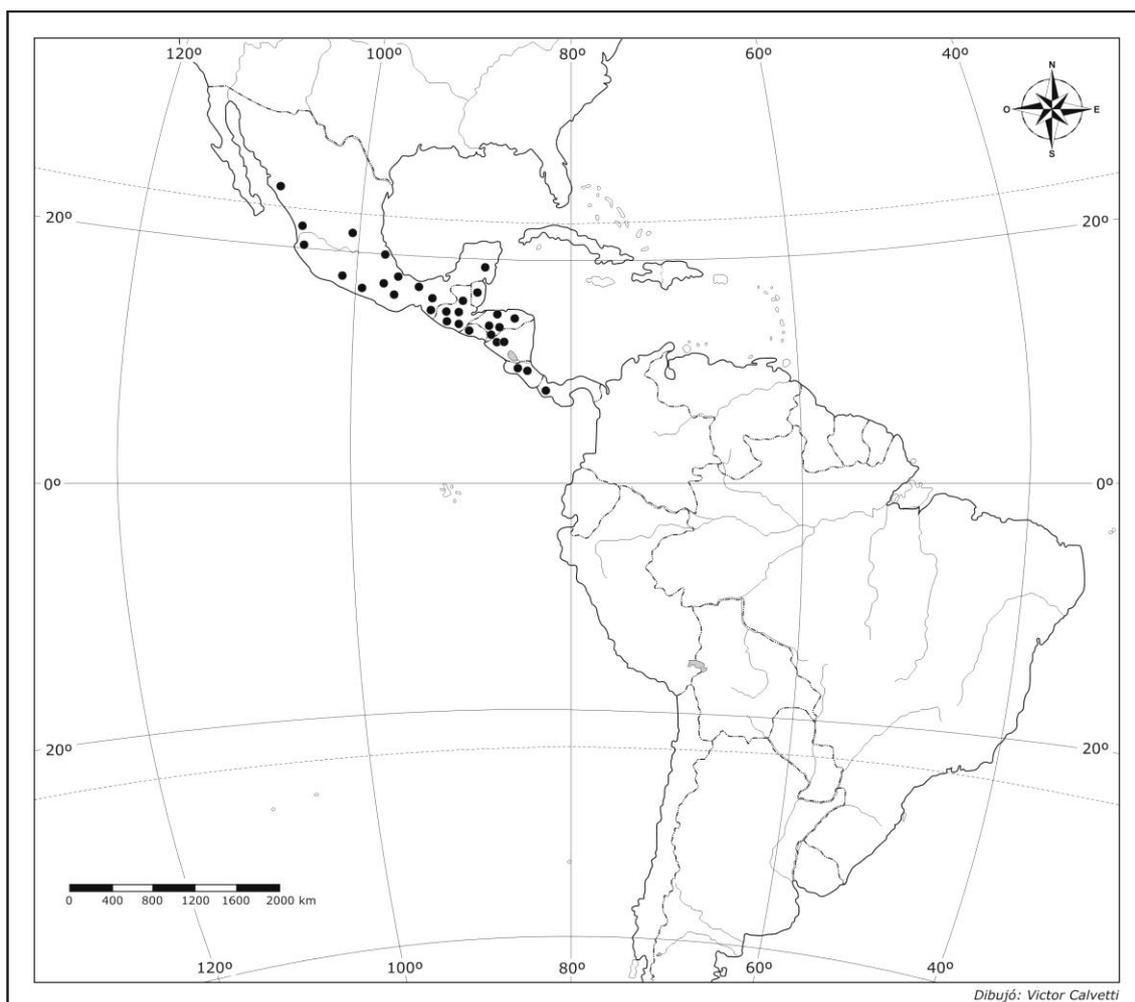


Fig.33. Mapa de distribución de *S. maculatus*

***Smallanthus mcvaughii* (Wells) H. Rob.** Phytologia 39: 50. 1978.

≡ *Polymnia mcvaughii* Wells. Brittonia 19: 392. 1967. Tipo: "México. Jalisco: Sierra de Manantlán (30-35 km SE of Autlán), precipitous seaward-facing slopes 1-4 km below the summit called La Cumbre", near lumber road between El Chante and Cuzalapa, and above the abandoned site of Durazno, lat. 19°32'N, long. 104°14'W, deciduous forest, 1500-1900 m, 22-23 Mar 1959". *McVaugh* 23189 (holotipo en MICH foto!, isotipos en LL foto!, CAS foto!, y en MO foto!). (Fig. 34).

Hierba de 5 m de altura, tallos glabrescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, anchamente ovadas, pinnatisectas, de 20-55 cm de longitud y 5-19,6 cm de ancho, ápice agudo a atenuado, base truncada a hastada, margen irregularmente lobado, mucronado, pecíolos alados ca. 9 cm de longitud, lobado,

venación actinódroma, perfecta, suprabasal, glabrescentes. Capítulos de 0,9-1 cm de alto y 1-1,5 cm de ancho, pedúnculos de 2-24 cm de longitud, glabrescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos de 1,2-1,7 cm de longitud y 0,2-0,4 cm de ancho, de ápice atenuado, con 7 venas principales, los filarios internos de 0,7-0,9 cm de longitud y 0,25-0,4 cm de ancho, de ápice agudo, con 6-8 venas principales. **Receptáculo** con páleas elípticas, de 0,5-0,9 cm de longitud y 0,2-0,3 cm de ancho, ápice agudo, pubescentes, con ca. 5 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo obovado, de 0,95-1,25 cm de longitud, con ca. 6 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,2-0,25 cm de longitud, estilo de 0,5 cm de longitud, ramas de 0,15-0,18 cm de longitud, lineares de ápice agudo. **Flores del disco** ca. 70, corolas amarillas, tubulosas, de 0,8-0,9 cm de longitud, lóbulos de 0,1 cm de longitud, tubo de 0,2 cm de longitud, glabro, estilo de 0,5 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Antera con ápice conectival ovado-deltaideo. **Cipsela** asimétricamente obovada, de 0,4-0,5 cm de longitud y 0,25-0,4 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre los meses de noviembre y marzo.

-Distribución: En el centro-oeste de México. (Fig. 35).

-Ecología y Hábitat: Se encuentra en bosques húmedos, en zonas sombrías de bosques montanos y en los bordes de bosques. Es abundante también en barrancos y quebradas. Entre los 150 y 1900 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: En honor al Dr. Roger McVaugh (30/05/1909-24/09/2009), quien fue su colector y dio un gran aporte al conocimiento de la Flora de México.

-Material adicional examinado:

México. Estado de Jalisco. 09/03/1992 *Campos A. V.* 4363 (GH); 10/03/1987 *Illis H.H., Benz B.F., Vázquez A.G. y Cházaro M.B.* 29436 (F); 19/03/1989 *Wetter M. A., Cochrane T.S. y Santana F.J.* 2034 (TEX); 09/03/1992 *Panero J.L., Campos A. y Cabrera L.* 2875 (TEX); 03/04/1965 *McVaugh R.* 23456 (TEX).

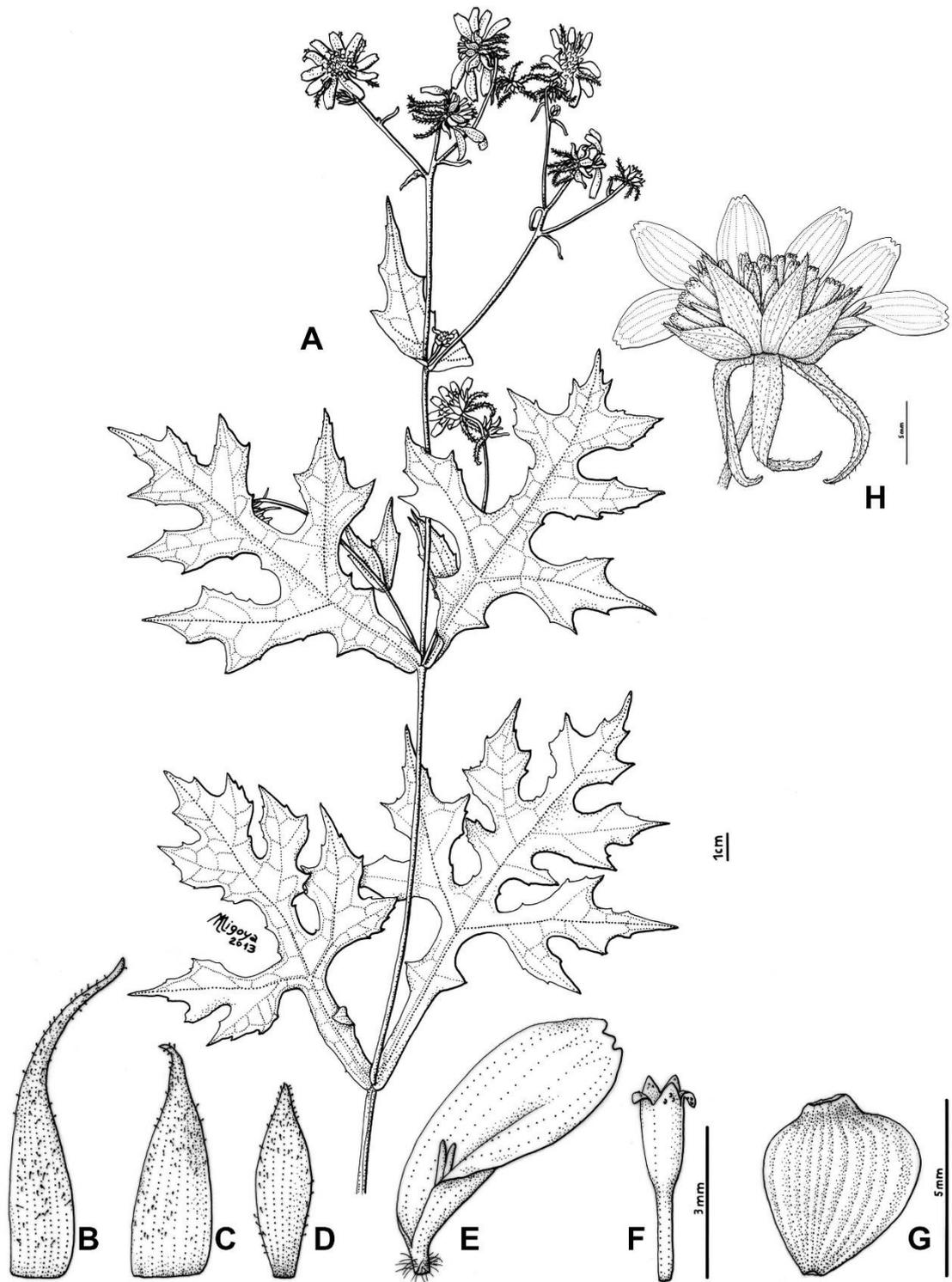


Fig.34. *Smallanthus mcvaughii* (Wells) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. **H.** Capítulo. (Panero J.L., Campos A. y Cabrera L. 2875 TEX)

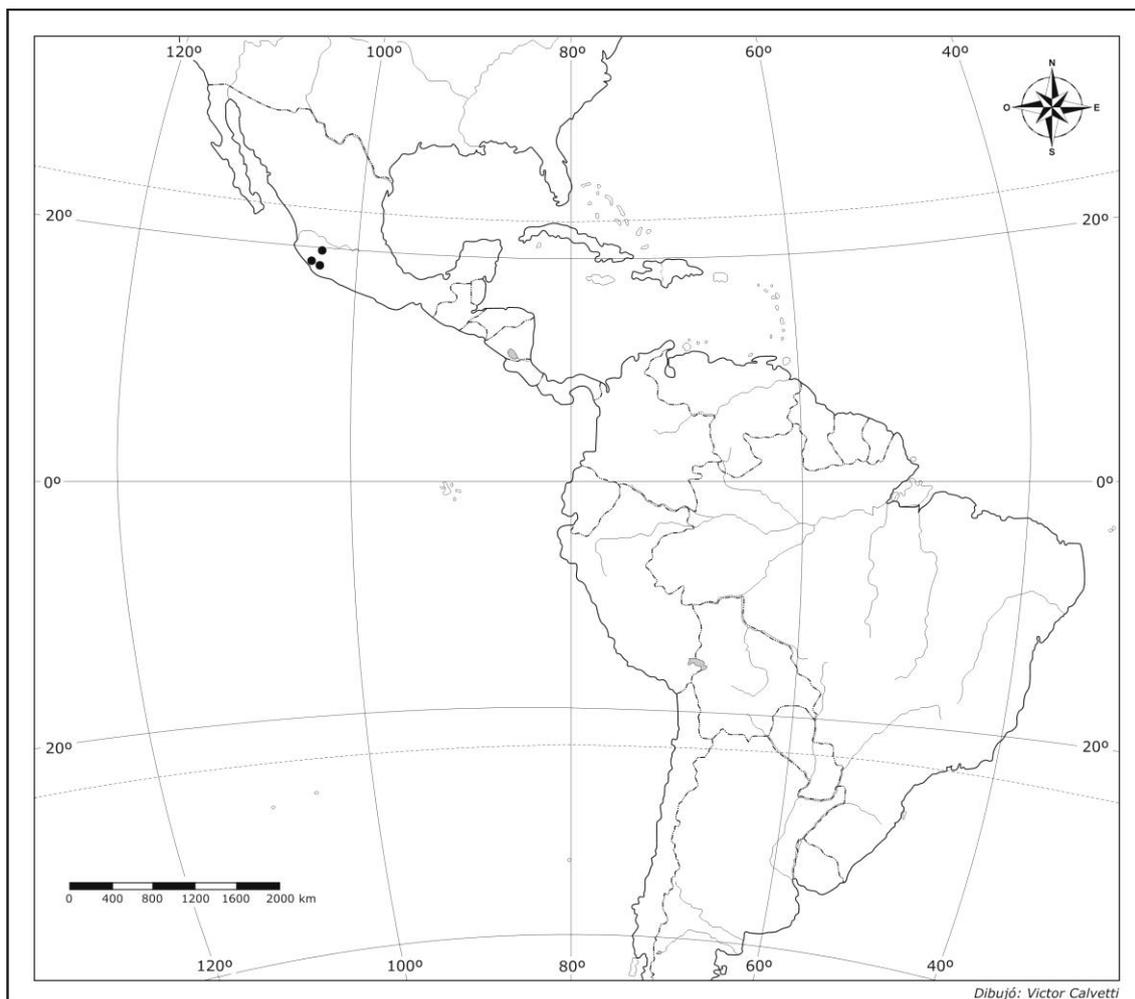


Fig.35. Mapa de distribución de *S. mcvaughii*

***Smallanthus meridensis* (Steerm.) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia meridensis* Steerm. Fieldiana: Botany, 28: 667. 1953. Tipo: "Venezuela. State of Mérida: rocky thickets on slopes below Chachopo, altitude 2045 meters" 22/07/1944. Steyermark J. A. 57519. (Holotipo en F!). (Fig. 36).

= *Polymnia cocuyensis* Cuatrecasas. Revista Académica Colombiana de Ciencias 9: 247. 1954 (Tipo: "Colombia. Dpto. Boyacá: Cocuy, alrededores, 2750 m. alt., 14/09/1938 J. Cuatrecasas 1700 Holotipo en F!).

Hierba de 1-1,7 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovado-deltaideas, 15-25 cm de longitud y 15-20 cm ancho, ápice agudo, base truncada a hastada, margen mucronado o irregularmente denticulado-mucronado, pecíolos alados, atenuados de 3,5-8 cm de longitud y 2-2,55 cm de ancho, venación actinódroma suprabasal marginal, pubescentes. Capítulos ca. 1

cm de alto y 1,2 cm de ancho, pedunculados, pedúnculos 0,6-1,5 cm de longitud, densamente pubescentes. **Involucro** hemisférico, con dos series de filarios desiguales, foliáceos, los filarios externos ovados de 0,7-1,3 cm de largo y 0,5-1,2 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, pubescentes, con ca. 7 venas principales, los filarios internos ovado a elípticos de 0,65-0,7 cm de longitud y 0,25-0,35 cm de ancho, ápice agudo, pubescentes, con ca. 5 venas principales. **Receptáculo** con páleas oblongo-lanceoladas de 0,5- 0,7 cm de longitud y 0,15-0,2 cm de ancho, ápice agudo a obtuso, glabrescente, con ca. 4 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo ovado a elíptico, de 0,7-1,2 cm de longitud, con ca. 5 venas principales, ápice bi- o tridentado, tubo ca. 0,1 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,3-0,5 cm de longitud, ramas de 0,1-0,2 cm de longitud, lineares a levemente ovadas de ápice obtuso. **Flores del discoca.** 50, corolas amarillo pálidas, tubulosas de 0,6-0,8 cm de longitud, pubescentes hacia el ápice, lóbulos de 0,1 cm de longitud, tubo de 0,15 cm de longitud, estilo de 0,5-0,6 cm de longitud, ramas de 0,15 cm de longitud. Antera con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada de 0,2-0,45 cm de longitud y 0,2-0,3 cm de ancho.

-Nombres comunes: Escorzonera.

-Fenología: Florece de julio a septiembre.

-Distribución: En Venezuela, en el Estado de Mérida. (Fig. 37).

-Ecología y Hábitat: En laderas rocosas. Entre los 2500-3045 m de altitud.

-Usos: Medicinal (*Aristeguieta L. 2484*).

-Etimología: El epíteto hace referencia al Estado de Mérida en Venezuela, donde se encuentra esta especie.

-Observaciones: Nota 1: La cipsela de esta especie presenta unas pequeñas protuberancias irregularmente distribuidas por la superficie, esta condición no ha sido considerada en esta tesis como un carácter dentro del género, ya que habría que observar más materiales adicionales y descartar que ésta sea una particularidad de un ejemplar.

Nota 2: Ver Obs. en *S. cocuyensis*.

-Material adicional examinado:

Venezuela. Estado de Mérida. La Carbonera, 09/1956, *Aristeguieta L. 2484* (F).

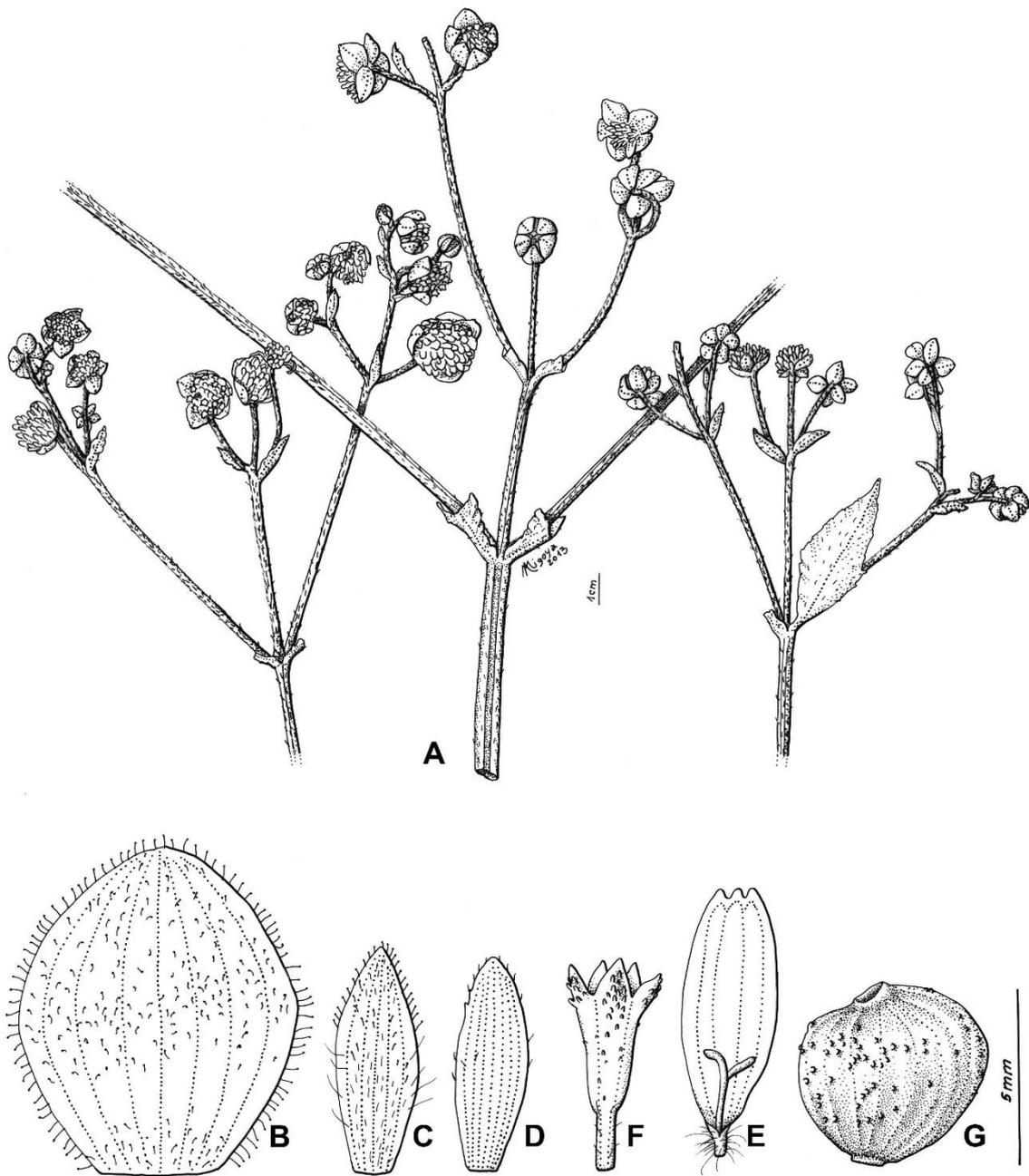


Fig.36. *Smallanthus meridensis* (Steyerm.) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. (Steyermark J.A. 57519 F)

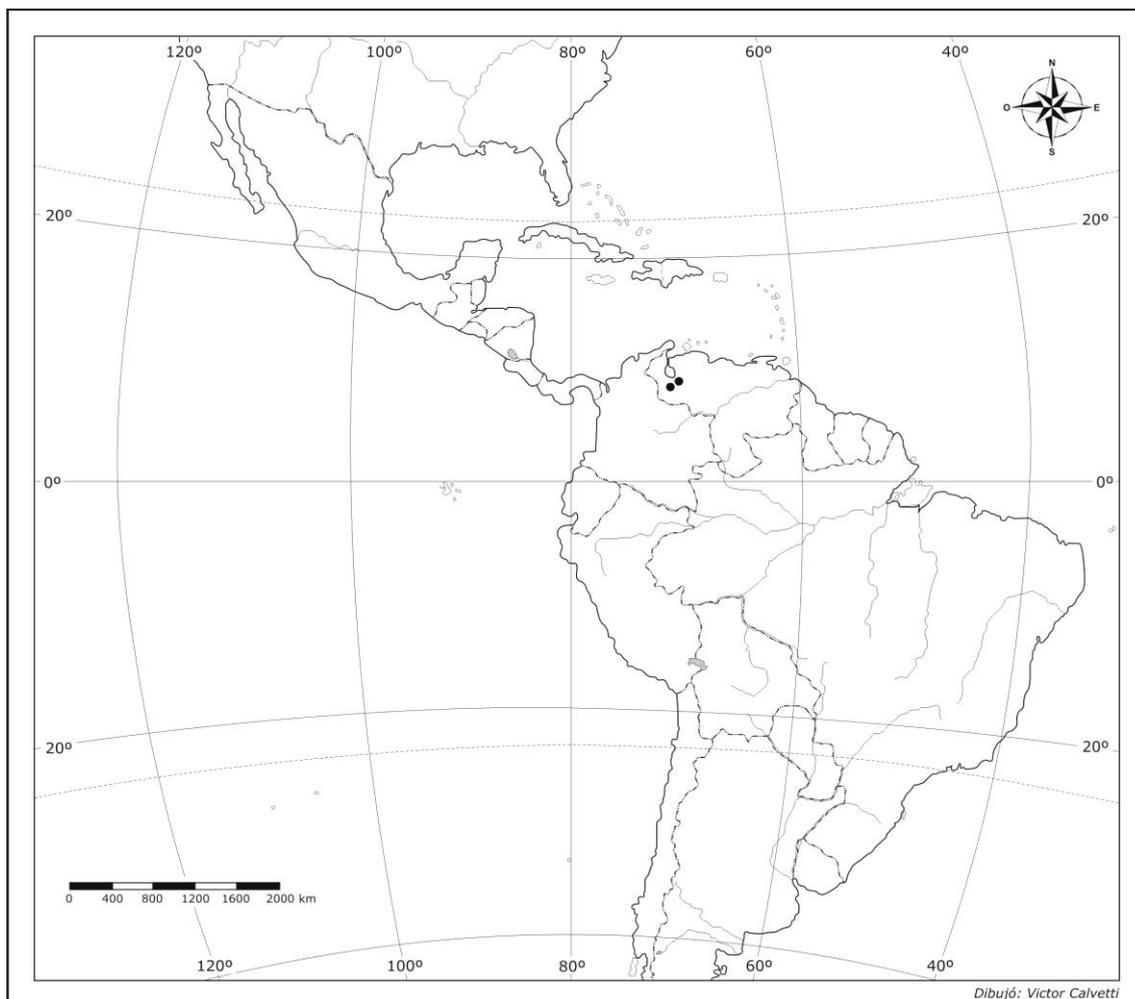


Fig.37. Mapa de distribución de *S. meridensis*

***Smallanthus microcephalus* (Hieron.) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia microcephala* Hieron. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 29: 33. 1900. Tipo: "Ecuador, crecit in valle Pallatanga, alt. s. m. 2000 m. *Sodi*ro 24/2. (Destruído en B, isotipo en US foto!, isotipo en F foto!. (Fig. 38).

= *Polymnia lehmannii* Hieron. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 28: 599. 1901. *Lehmann* 4895. (Isotipo US foto!, F).

Arbusto de 3-5 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovadas a anchamente ovadas de 27-13 cm de longitud y 13-6 cm de ancho, ápice agudo, base obtusa, margen denticulado-mucronado, pecíolos alados atenuados ca. 3 cm de longitud, venación acródroma, perfecta, suprabasal,

pubescentes, especialmente en el envés. Capítulos ca. 0,4 cm de alto y 0,5 cm de ancho, pedúnculos de 1-2 cm de longitud, glabrescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados de ápice agudo, pubescentes, los filarios externos ca. 0,55 cm de longitud y 0,2 cm de ancho, con 7 venas principales, los filarios internos ca. 0,4 cm de longitud y 0,2 cm de ancho con ca. 7 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas de 0,3 cm de longitud y 0,1 cm de ancho, con dos pequeñas proyecciones agudas a ambos lados del ápice agudo más largo, pubescentes con ca. 5 venas principales. **Flores del radio** ca. 12, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo oblongo a elíptico, de 0,8 cm de longitud, con ca. 6 venas principales, ápice bi- o tridentado, tubo de 0,1 cm de longitud, pubescente, estilo 0,2 cm de longitud, ramas de 0,13 cm de longitud, lineares de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, campanuladas, ca. 0,3 cm de longitud, lóbulos de 0,05 cm de longitud, tubo de 0,1 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,2 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Antera con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada de 0,2 cm de longitud y 0,1 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: hallada en flor, en el mes de febrero.

-Distribución: Ecuador y norte de Perú. (Fig. 39).

-Ecología y Hábitat: Se encuentra en los sub-páramos y en ambientes disturbados. Entre los 2000 y 3000 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico hace referencia al pequeño tamaño de los capítulos.

-Material adicional examinado:

Ecuador. Prov. Cañar, 2-6 km. NE de Pindilíg hacia Rivera, 19/01/1985
Luteyn J.L y Cotton E. 11,133 (F).

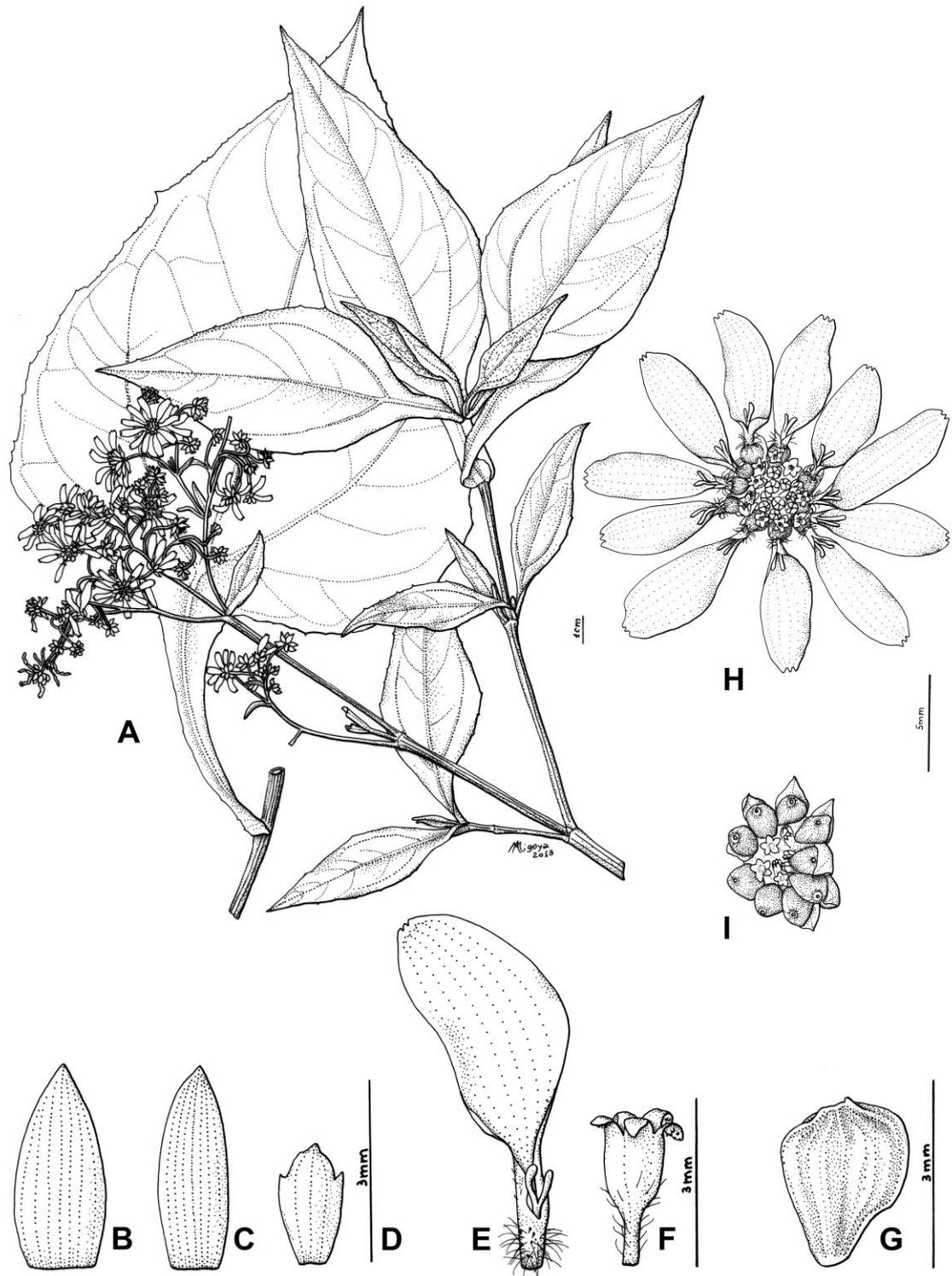


Fig.38. *Smallanthus microcephalus* (Hieron.) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. **H.** Capítulo. **I.** Detalle de capítulo sin flores del radio. (Panero J.L. y Clark B. 2906 TEX)

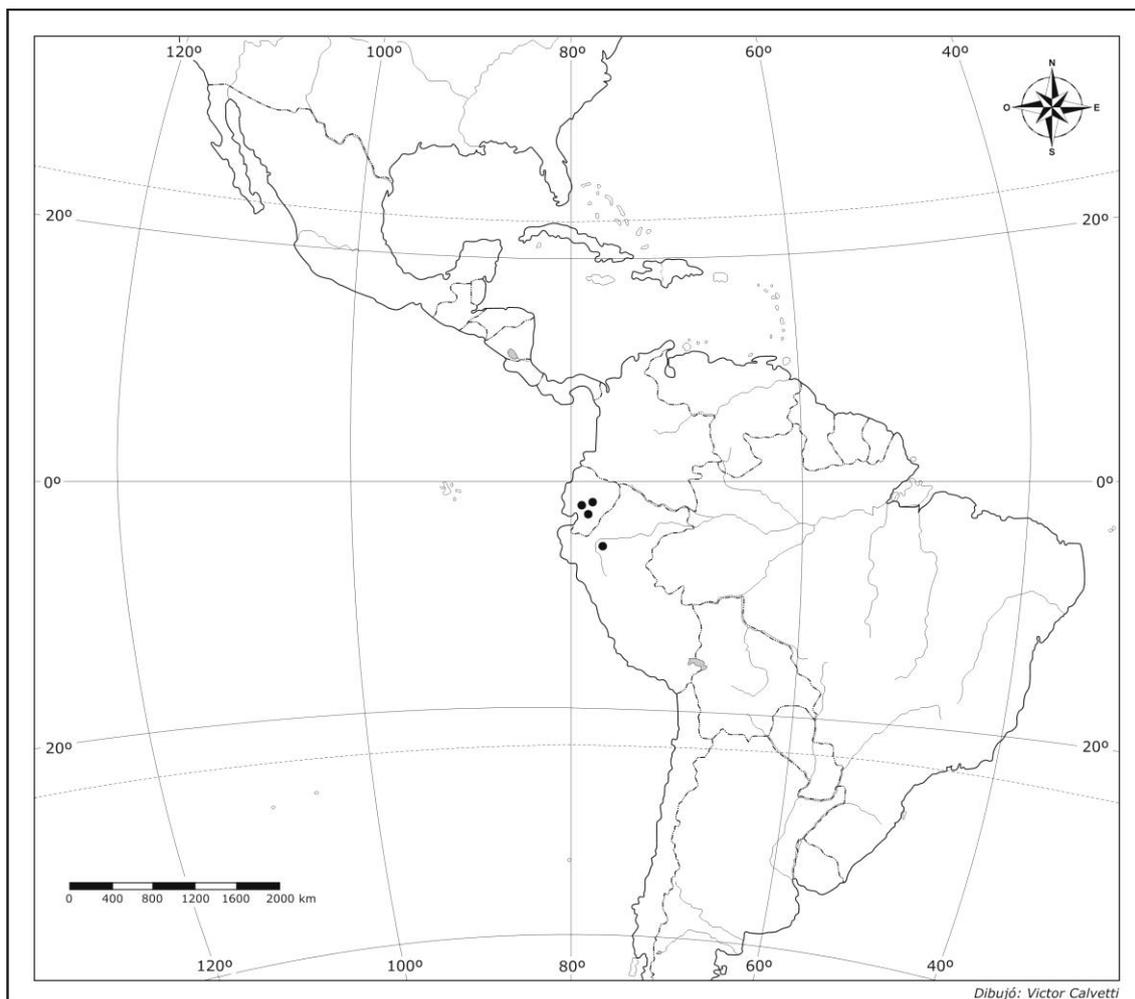


Fig.39. Mapa de distribución de *S. microcephalus*

***Smallanthus oaxacanus* (Sch-Bip. ex Klatt) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia oaxacana* Schultz Bip. Leopoldina 23: 89.1887. Tipo: México. "Trapiche de la Concepción" *Liebmann* 387. (Holotipo fragmento y dibujo en GH foto!, isotipo en US foto!, F foto!, sintipo en C foto!). (Fig. 40).

= *Polymnia nelsonii* Greenm. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 39: 99. 1903. Tipo: "México. Chiapas: near San Cristóbal de Las Casas, alt. 2150-2450 m, 18 Sep 1895". (Isotipo en US foto!, sintipo en GH foto!).

Hierba de 0,5-2 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, heteromorfas, de ápice agudo a atenuado, pecioladas, margen mucronado, pubescentes, pecioladas. Hojas inferiores pinnatisectas, de 9,5-26 cm de longitud y 5-19 cm de ancho, pecíolos anchamente alados, de 3,5-11 cm de longitud, unidos por sus bases, base truncada a hastada, venación actinódroma, perfecta

suprabasal, hojas superiores ovadas a lanceoladas, de 5,5-13 cm de longitud y 2-7 cm de ancho, pecíolos de 1,3-3,5 cm de longitud, base obtusa, venación acródroma perfecta suprabasal. Capítulos de 0,5-1 cm de alto y 0,7-1 cm de ancho, pedúnculos de 0,8-10 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados pubescentes, los filarios externos, de 0,5-1,2 cm de longitud y 0,25-0,6 cm de ancho, ápice agudo, con 7 venas principales, los filarios internos de 0,5-1 cm de longitud y 0,15-0,3 cm de ancho, ápice atenuado, con ca. 7 venas principales. **Receptáculo** con páleas oblongas, de 0,4-0,6 cm de longitud y 0,1 cm de ancho, ápice agudo, con 4 venas principales. **Flores del radioca.** 12, corolas anaranjadas, limbo obovado a elíptico, de 0,8-1,2 cm de longitud, con 6 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,1 cm de longitud, estilo de 0,4-0,5 cm de longitud, ramas de 0,1-0,2 cm de longitud, lineares, ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 30, corolas anaranjadas, tubulosas de 0,5-0,8 cm de longitud, lóbulos de 0,1-0,12 cm de longitud, tubo de 0,1 cm de longitud, estilo de 0,55-0,8 cm de longitud, ramas de 0,07 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada, de 0,2-0,35 cm de longitud y 0,12-0,2 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre los meses de julio y septiembre.

-Distribución: Sur de México, Honduras y Guatemala. (Fig. 41)

-Ecología y Hábitat: En bosques húmedos subtropicales, también en laderas y colinas, matorrales húmedos y a lo largo de arroyos. Se encuentra también en ambientes disturbados como bordes de carreteras. Entre los 800 y 2000 m de altitud. Abundante.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico hace referencia a la ciudad de Oaxaca, México, donde se encontró la especie por primera vez.

-Observaciones: Nota1: Ver. Obs. en *S. meridensis*.

Nota2: Wells (1965) comenta que el color de las flores cambia con la edad y con el proceso de secado, por lo tanto en el caso de *S. oaxacanus* el color de las corolas de los ejemplares secos y de varios años, se ven de violetas a púrpuras, lo cual observó en el isotipo de *P. oaxacana* depositado en TEX. Por otra parte, Prusky (2013), sin mencionar si observó material en el campo, destaca que el color naranja de las corolas de esta especie es atípico dentro del género y que

probablemente esté relacionado con diferencias en el síndrome de polinización respecto del resto de las especies de *Smallanthus*. Las etiquetas de la mayoría de los ejemplares examinados, durante esta tesis, mencionan el color naranja de las corolas de esta especie, por lo que se considera el anaranjado como el color natural de las corolas de *S. oaxacanus*.

-Material adicional examinado:

Guatemala. 29/01/1969 *Williams L.O., Molina A.R., Terua P.W. y Molina A.* 40308 (GH, F); **Dpto. Alta Verapaz**, 05/1886 *von Tuerckheim H.* 187 (GH, F); 12/1907 *von Tuerckheim H.* 1894 (GH, G, F, S); 1919 *Johnson H.* 20 (GH); 13/04/1941 *Standley P.C.* 92502 (F); 15/05/1963 *Standley P.C.* 12330 (F); 06/01/1973 *Williams L.O., Molina A.R. y Williams T.P.* 42223 (F); 24/06/1976 *King R.M., y Renner R.C.* 7109 (K); **Dpto. Baja Verapaz**, 11/11/1958 *Hawkes J.G., Hjerting J.P. y Lester R.* 1932 (S, F); **Dpto. Chiquimula**, 27/09/1971 *Molina A.R.* *Molina A.R.* 26794 (F); **Dpto. Huehuetenango**, 5/08/1942 *Steyermark J.A.* 51309 (GH, G, F); **Dpto. Quiché**, 1942 *Aguilar J.I.* 1193 (F).

Honduras. Dpto. Comayagua, 21/07/1936 *Yuncker T.G., Dawson R.F. y Youse H.R.* .6000 (GH, G, S); 08/08/1948 *Williams L.O. y Molina A.R.* 14665 (GH, F); 29/08/1955 *Molina A.R.* 5815 (F); 08/07/1962 *Molina A.R.* 10854 (F); **Dpto. El Paraíso**, 11/09/1949 *Williams L.O.* 15973 (F); **Dpto. Intibuca**, 26/11/1958 *Hawkes J.G., Hjerting J.P. y Lester R.* 2083 (K, F, G, S); 03/09/1968 *Molina A.R.* 22605 (F); **Dpto. Morazán**, 09/09/1943 *Rodriguez J.V.* 804 (F); 26/07/1946 *Williams L.O. y Molina A.R.* 10151 (GH, F); 28/07/1946 *Williams L.O. y Molina A.R.* 10160 (F); 22/02/1947 *Standley P.C.* 4217 (F); 26/07/1947 *Molina A.R.* 423 (GH, F); 07/08/1947 *Standley P.C.* 12001 (F); 05/07/1948 *Glassman S.F.* 1857 (GH, F); 10-11/1948 *Standley P.C.* 12753 (F); 18/11/1948 *Standley P.C.* 14781 (F); 10/06/1949 *Standley P.C.* 20568 (F); 02/07/1949 *Standley P.C.* 20707 (F); 27/08/1950 *Molina A.R.* 2749 (GH, F); 08/09/1950 *Standley P.C.* 26586 (GH, F); 26/09/1950 *Molina A.R.* 3325 (GH, F); 28/08/1951 *Molina A.R.* 4093 (GH, F); 03/08/1960 *Molina A.R.* 10011 (GH, F); 19/07/1963 *Molina A.R.* 12793 (F); 14/07/1964 *Molina A.R.* 14515 (F); 24/08/1971 *Molina A.R.* 26266 (F); **Dpto. Ocotepeque**, 26/08/1968 *Molina A.R.* 22225 (F); 01/09/1975 *Molina A.R.* *Molina A.R.* 30971 (F).

México. Estado de Chiapas, 09/1923 *Purpus C.A.* 9102 (GH).

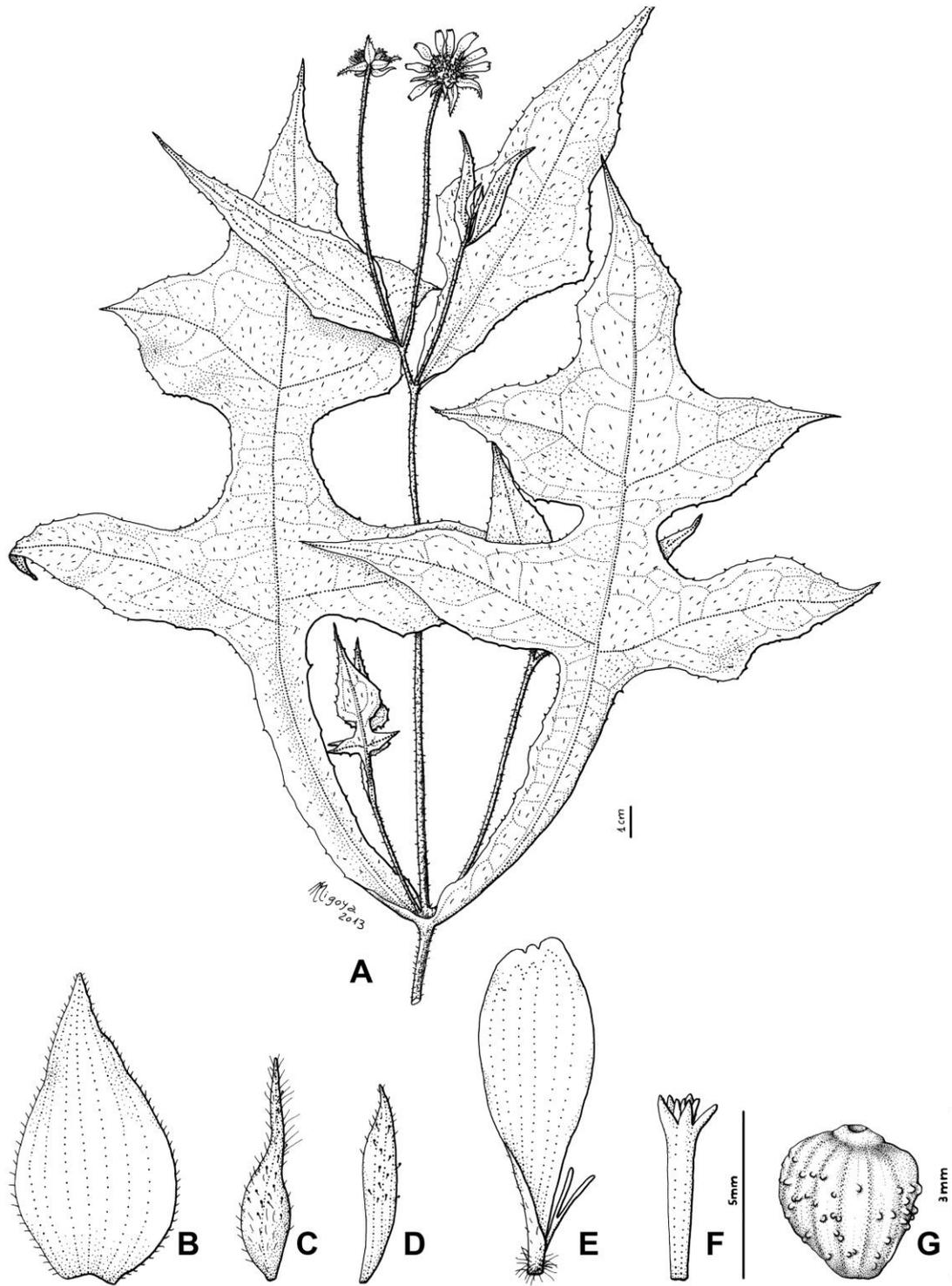


Fig.40. *Smilax oxacanus* A. Hábito. B. Filario externo. C. Filario interno. D. Pálea. E. Flor del radio. F. Flor del disco. G. Cipsela. (*Molina A.R. 10854 F*)

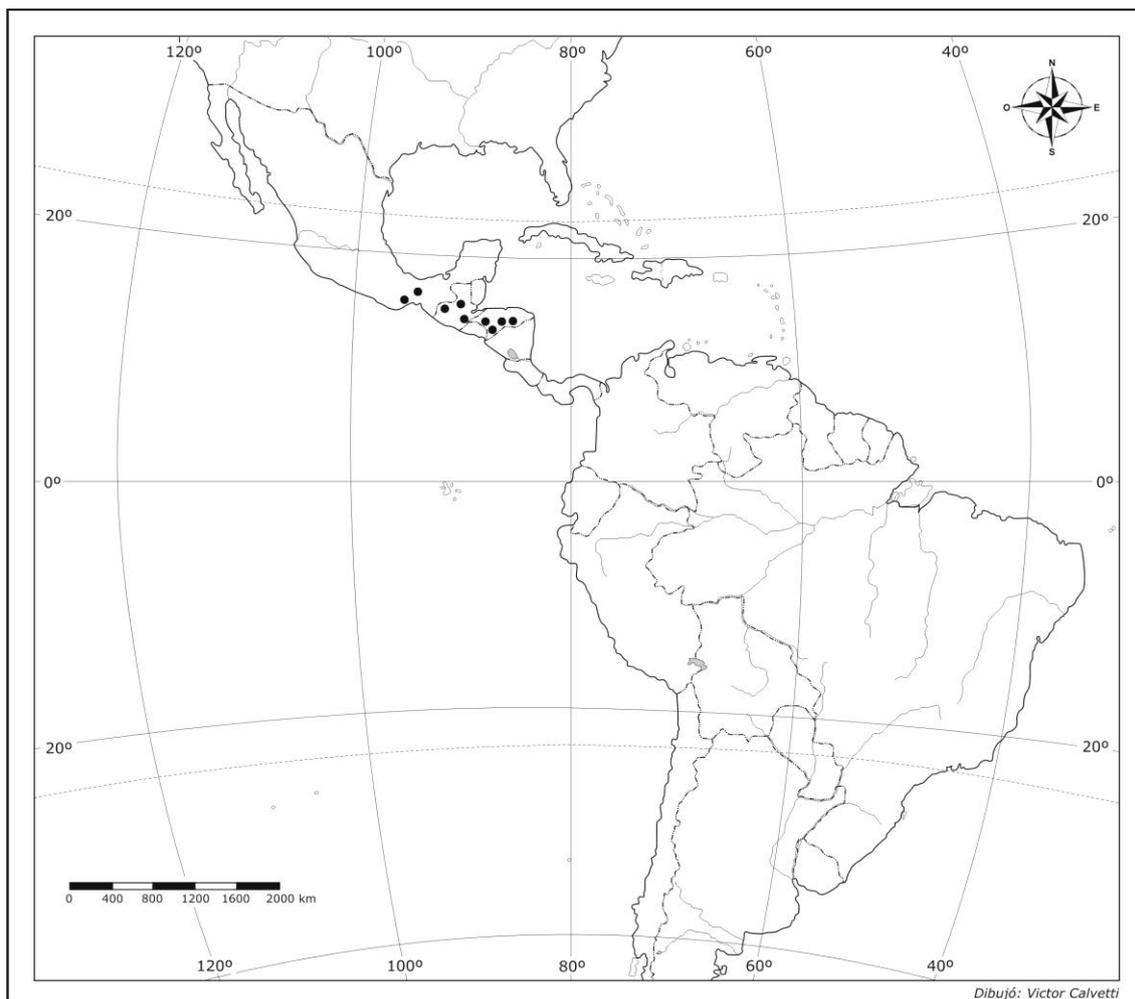


Fig.41. Mapa de distribución de *S. oxacanus*

***Smallanthus obscurus* B. L. Turner** Phytologia 64: 406–407. 1988.

Tipo: "México, Oaxaca: Mpio. San Cristobal, Las Casas, along road to Chanal, 16-20 Km E of Chilil, 2380 m, 10/11/1976, *Breedlove D. F.* 42387 (Holotipo TEX!, Isotipo CAS, MO foto!). (Fig. 42).

Hierba perenne, robusta de 1-2 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, heteromorfas, pecioladas, ápice agudo, base truncada a hastada, margen mucronado, irregularmente dentado, pecíolos alados, de 4-10 cm de longitud, venación actinódroma perfecta marginal basal, pubescentes. Hojas inferiores, anchamente ovadas, margen tripartito, de 12-20 cm de longitud y 8-16 cm de ancho, lóbulos ovados o elípticos a rómbicos, pecíolos lobulados. Hojas superiores ovado-deltaideas, ca. 7,5 cm de longitud, 2-4 lobadas, pecíolos ca. 3 cm de longitud, irregularmente dentados. Capítulos ca. 1,7 cm de alto y 1,2 cm de

ancho, pedúnculos de 4-7 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios, foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos ca. 1 cm de longitud y 0,7 cm de ancho, ápice agudo, con 8 venas principales, los filarios internos de 1 cm de longitud y 0,35 cm de ancho ápice atenuado, con ca. 7 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas, de 0,6 cm de longitud y 0,3 cm de ancho, ápice agudo, irregularmente dentado, pubescentes, con ca. 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 14, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo elíptico, de 0,8-1,3 cm de longitud, con ca. 8 venas principales, ápice tridentado, tubo de ca. 0,25 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,6 cm de longitud, ramas de 0,23 cm de longitud, lineares de ápice agudo. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas tubulosas, ca 0,7 cm de longitud, lóbulos ca. 0,1 cm de longitud, tubo ca. 0,18 cm de longitud, estilo ca. 0,35 cm de longitud, ramas ca. 0,06 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada a esferoidal, de 0,4 cm de longitud y 0,35 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre los meses de julio y noviembre.

-Distribución: Sur de México. (Fig. 43).

-Ecología y Hábitat: Principalmente sobre laderas, aproximadamente a los 2300 m de altitud. Abundante.

-Usos: No se conocen

-Etimología: El epíteto posiblemente hace referencia a la coloración rojizo a amarronada de los tallos observada por el autor de la especie.

-Observaciones: Turner (1988) considera que *Smallanthus obscurus* posee una combinación de caracteres entre *Smallanthus oaxacanus* y *Smallanthus uvedalius*, que podría ser el resultado de un proceso de hibridación entre ambas especies, además sostiene que existen bajas posibilidades para que dicho proceso se haya producido in-situ, ya que nunca *S. obscurus* fue colectada junto a sus “posibles especies parentales”. Durante el desarrollo de esta tesis, se observó asimismo otra especie, *Smallanthus putlanus* del suroeste de México, que posee ciertas similitudes con *S. obscurus*, principalmente en la forma de las hojas y de los filarios. Estudios futuros a nivel genético podrían esclarecer si las similitudes entre estas especies mexicanas, particularmente entre *S. oaxacanus*, *S. obscurus* y *S. putlanus*, son debidas a un posible origen híbrido”

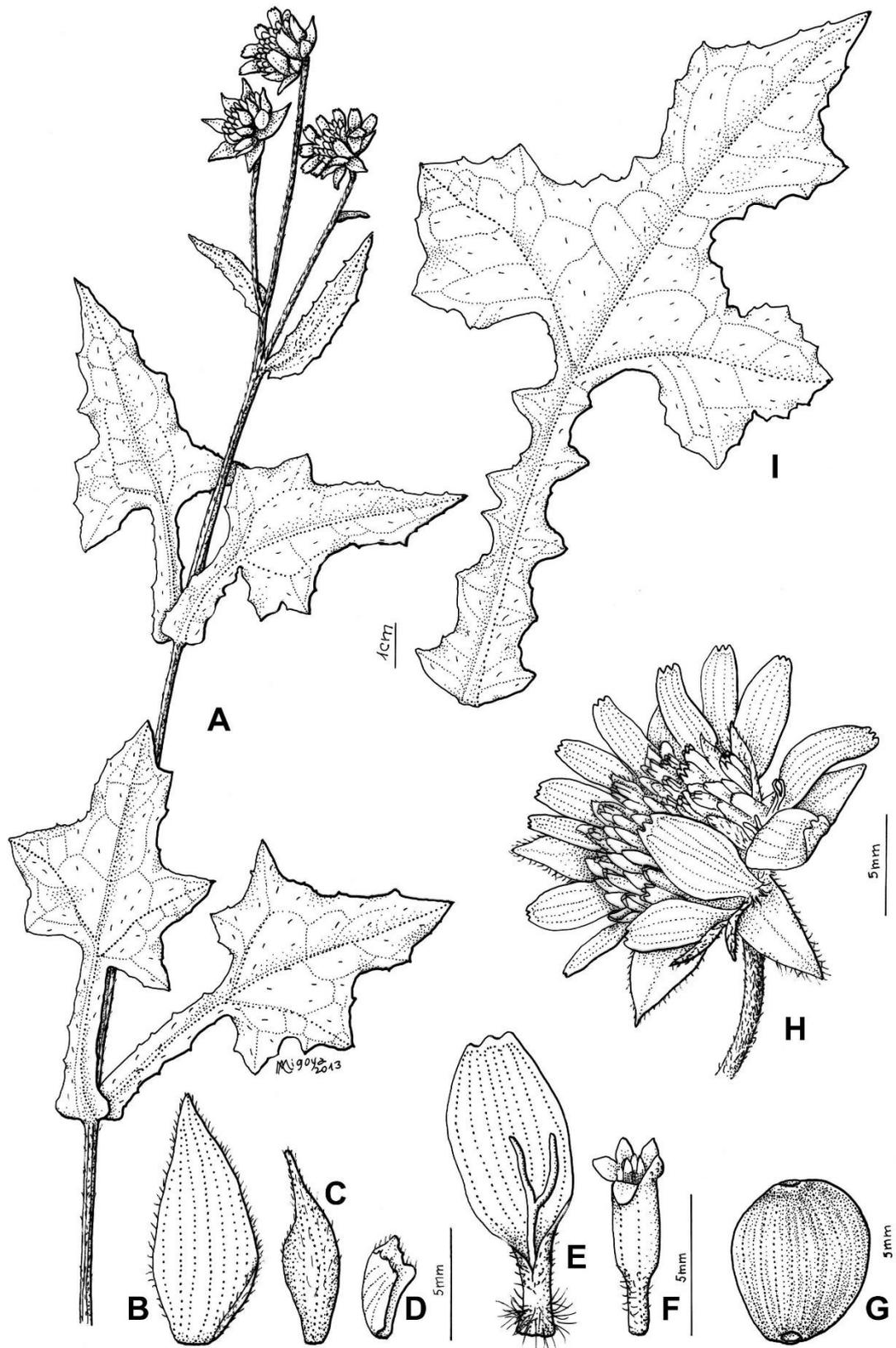


Fig.42. *Smalanthus obscurus* B. L. Turner. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. **H.** Capítulo. **I.** Hoja. (*Breedlove D. E. 41387 TEX*).

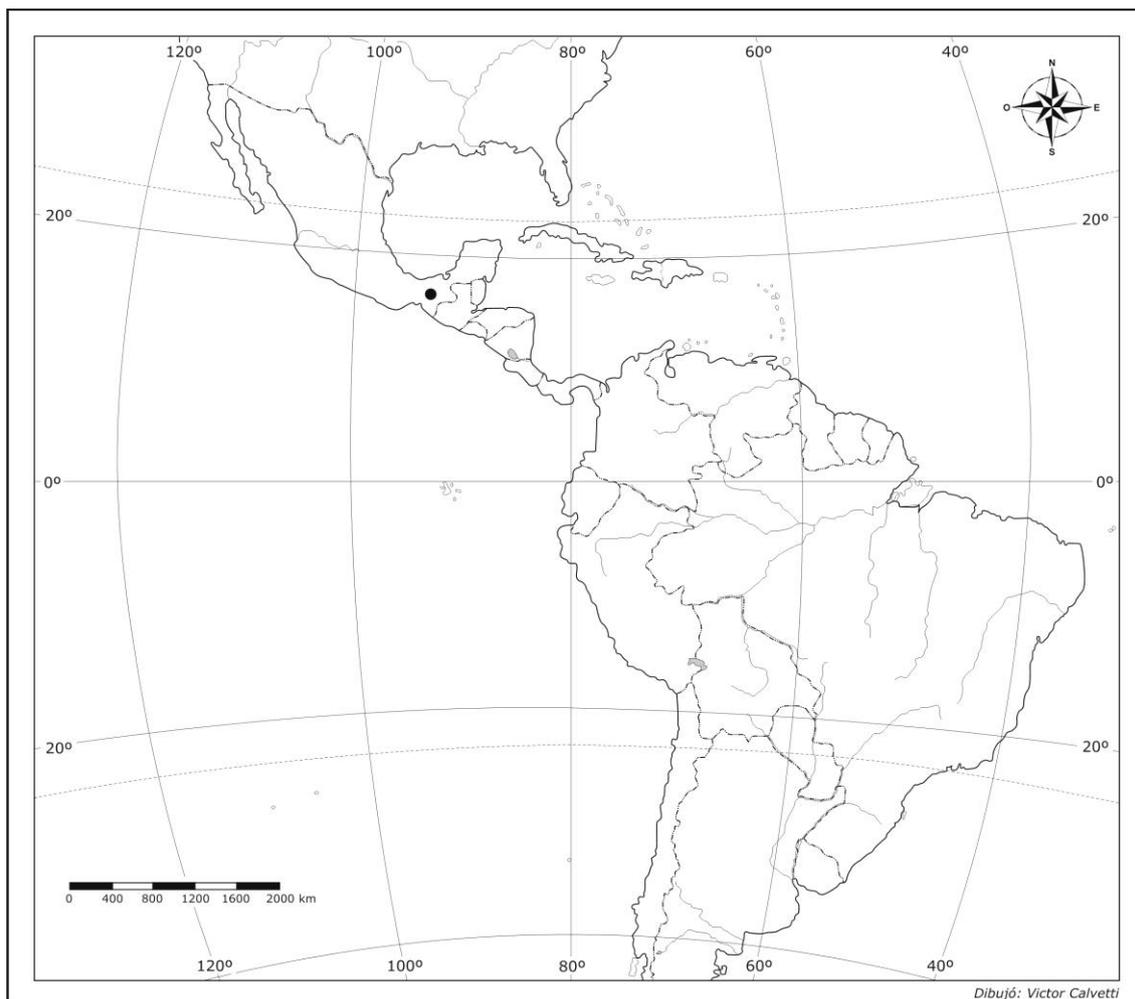


Fig.43. Mapa de distribución de *S. obscurus*

***Smallanthus parviceps* (Blake) H. Robinson** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia parviceps* Blake. Contributions from the United States National Herbarium 22: 604–605. 1924. Tipo: "Perú, Torontoy, Urubamba Valley; altitude about 2400 meters" 20/06/1915, *O.F. Cook and G.B. Gilbert 818* (Holotipo en US, foto!). (Fig. 44).

Arbusto de entre 2 y 5 m de altura, tallos glabrescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovadas, de 10-40 cm de longitud y 4-19,5 cm de ancho, ápice agudo, base obtusa, margen irregularmente dentado, pecíolos alados de 2,5-14,5 cm de longitud, venación acródroma perfecta suprabasal, glabrescentes. Capítulos ca. 0,5 cm de alto y 0,6-0,8 cm de ancho, pedúnculos de 0,3-2 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados, glabros, los filarios externos de 0,4-0,5 cm de longitud y

0,18-0,25 cm de ancho, ápice agudo, con 7 venas principales, los filarios internos de 0,3-0,4 cm de longitud y 0,2-0,4 cm de ancho, ápice agudo, con 8 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas de 0,28-0,4 cm de longitud y 0,2 cm de ancho, ápice agudo, con ca. 5 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,32-0,5 cm de longitud, con ca. 7 venas principales, ápice bi- o tridentado, tubo de 0,01-0,03 cm de longitud, pubescente, estilo de 0,4 cm de longitud, ramas de 0,07 cm de longitud oblongas de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 30 corolas amarillas, campanuladas de 0,3-0,45 cm de longitud, lóbulos de 0,06-0,07 cm de longitud, tubo de 0,07-0,15 cm de longitud, estilo ca. 0,23 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Anteras con ápice ovado a deltoideo. **Cipsela** obovada de 0,15-0,25 cm de longitud y 0,1-0,15 cm de ancho.

-Nombres comunes: Jareta, yarita.

-Fenología: Florece entre los meses de enero a julio.

-Distribución: Oeste de Perú y norte de Bolivia. (Fig. 45).

-Ecología y Hábitat: En laderas abiertas y arbustivas, quebradas y en las orillas de ríos. Crece sobre suelo arcilloso-húmedo. Entre los 1000-3600 m de altitud.

-Usos: Medicinal (*Herrera F.L. 1480*).

-Etimología: El epíteto específico deriva del latín, la raíz "parvi" significa pequeño y el sufijo "ceps" deriva de la palabra latina "caput" que significa cabeza, haciendo referencia a los pequeños capítulos que presenta la especie.

-Material adicional examinado:

Bolivia. Dpto. La Paz. Sorata, 21/04/1920 *E.W.D. & Holway M.M. 558* (GH).

Perú. Dto. Cusco. Prov. Quispicanchis, 01/01/1943 *Vargas C.C. 3065* (LP).
Prov. Calca, 07/01/1944 *Vargas C.C. 3972* (LP). **Dpto. Ayacucho.** 05/1929 *Killip E.P. & Smith A.C. 22268* (F). **Dpto. Puno.** Prov. Sandía, 18/07/1981 *Johns T.81-54* (F). **Dpto. Cajamarca.** Prov. Contumazá, 06/04/1985 *Sagástegui A.A. 12634* (F). **Dpto. Ancash.** Prov. Bologsi, *Ferreyra R. 7456* (LP). **Dpto. Huancavelica.** Prov. Tayacaja, 19/04/1962 *Tovar O. 3789* (LP).



Fig.44. *Smallanthus parviceps*. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. (Herrera F.L. 1480 GH)

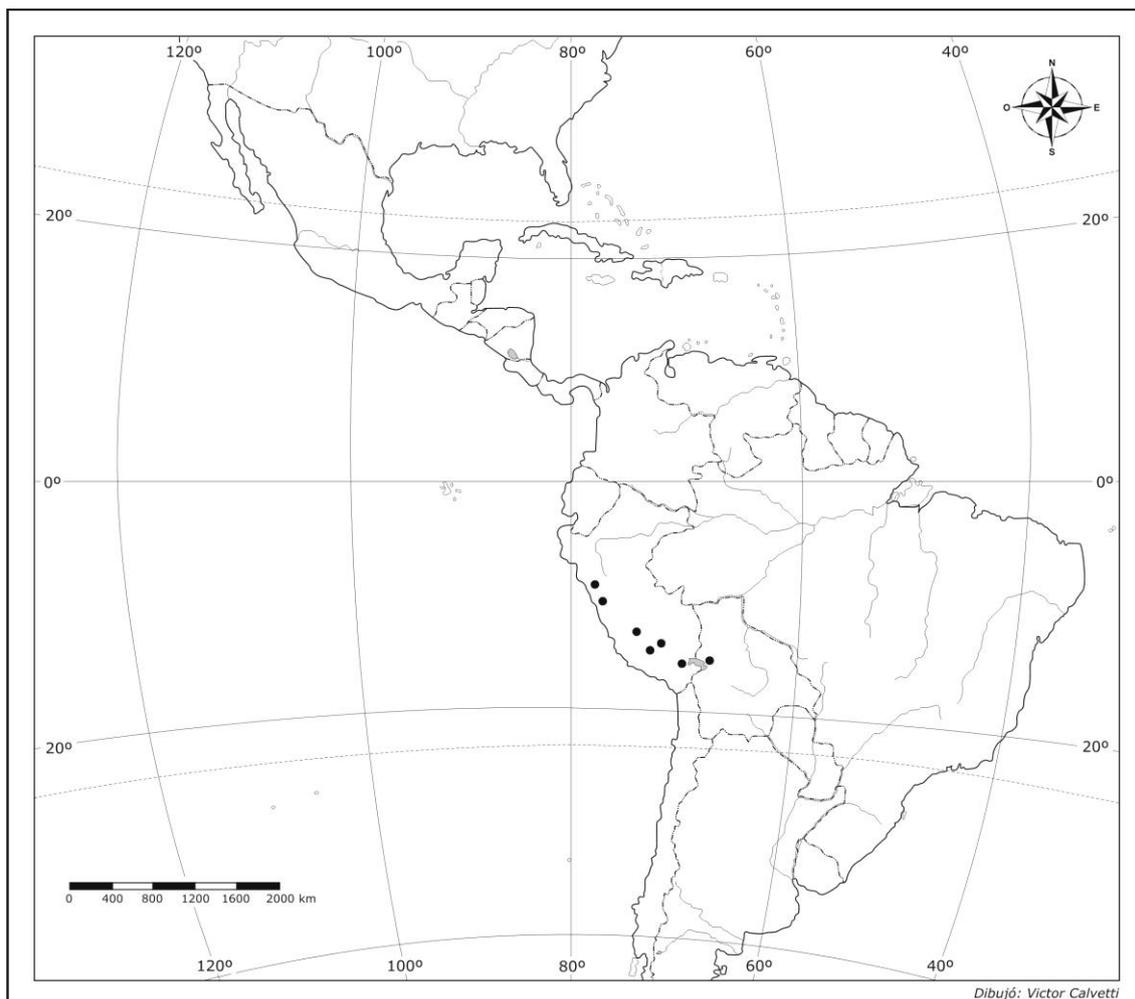


Fig.45. Mapa de distribución de *S. parviceps*

Smallanthus putlanus B.L. Turner. Phytologia 92: 358. 2010.

Tipo: "México. Oaxaca: Distrito de Putla, Mpio. Santa Cruz Itundujia, a 0.5 km en LR (W) de la Agencia de la Victoria, bosque de pino-encino secundario". ca1091 m 16° 44' 7" N, 97° 45'36" W, 2 Aug 2008, *Gutierrez K. V.* 3099. (Holotipo en TEX!). (Fig. 46).

Hierba de 0,5-1,5 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, anchamente ovadas, pinnatipartidas o pinatisectas, de 20-30 cm de longitud y 10-14 cm de ancho, ápice agudo a atenuado, base truncada a hastada, margen mucronado, pecíolos alados de 5-9 cm de longitud, auriculados en la base, venación actinódroma perfecta basal, pubescentes. Capítulos ca 1,5 cm de alto y 1 cm de ancho, pedúnculos de 2-4 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios, foliáceos,

pubescentes, los filarios externos obovados, de 0,5-0,8 cm de longitud y 0,2-0,4 cm de ancho, ápice obtuso, con 6 venas principales, los filarios internos ovados, ca 0,25-0,4 cm de longitud y 0,16-0,2 cm de ancho, ápice agudo, con 3 venas principales. **Receptáculo** con páleas lineares lanceoladas, ca. 0,3 cm de longitud y 0,17 cm de ancho, ápice agudo irregularmente denticulado, con 3 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 1 cm de longitud, con 8 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,08 cm de longitud, estilo de 0,5-0,6 cm de longitud, ramas de 0,3cm de longitud, lineares de ápice agudo. **Flores del disco** ca. 40, corolas amarillas, tubulosas, ca. 0,6 cm de longitud, lóbulos ca. 0,1 cm de longitud, tubo ca. 0,2 cm de longitud, estilo ca. 0,5 cm de longitud, ramas ca. 0,08 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** ovoide a cilíndrica, ca. 0,2 cm de longitud y 0,15 cm de ancho.

Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Hallada en flor en el mes de agosto.

-Distribución: Sur de México. (Fig. 47).

-Ecología y Hábitat: Encontrada en bosques, aproximadamente a los 1000 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico hace referencia al sitio donde fue encontrada, esta especie por primera vez, en el Distrito de Putla en México.

Observaciones: Ver. Obs. en *Smallanthus obscurus*.

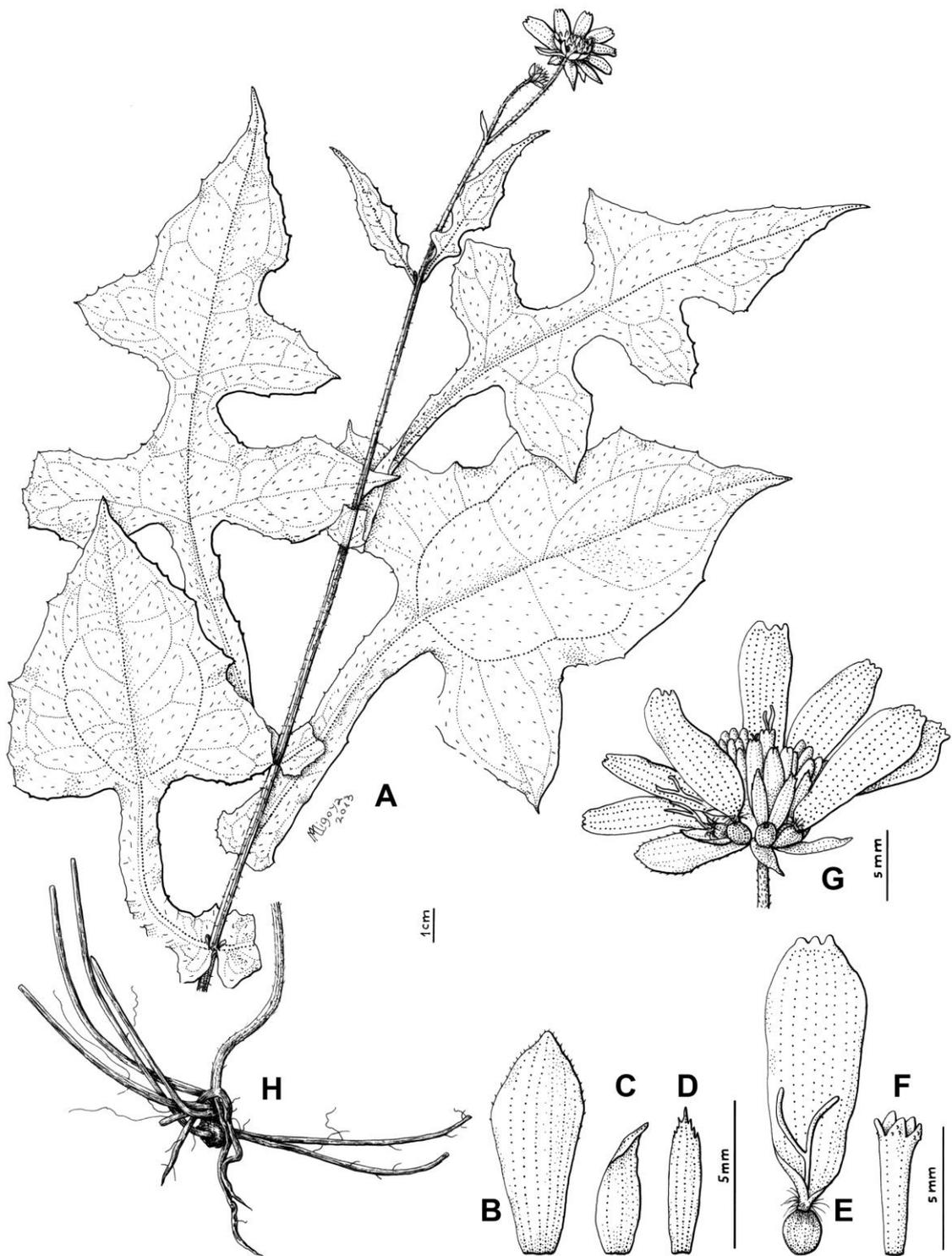


Fig.46. *Smallanthus putlanus*. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. **H.** Raíz. (*Gutierrez K.V. 3099 TEX*)

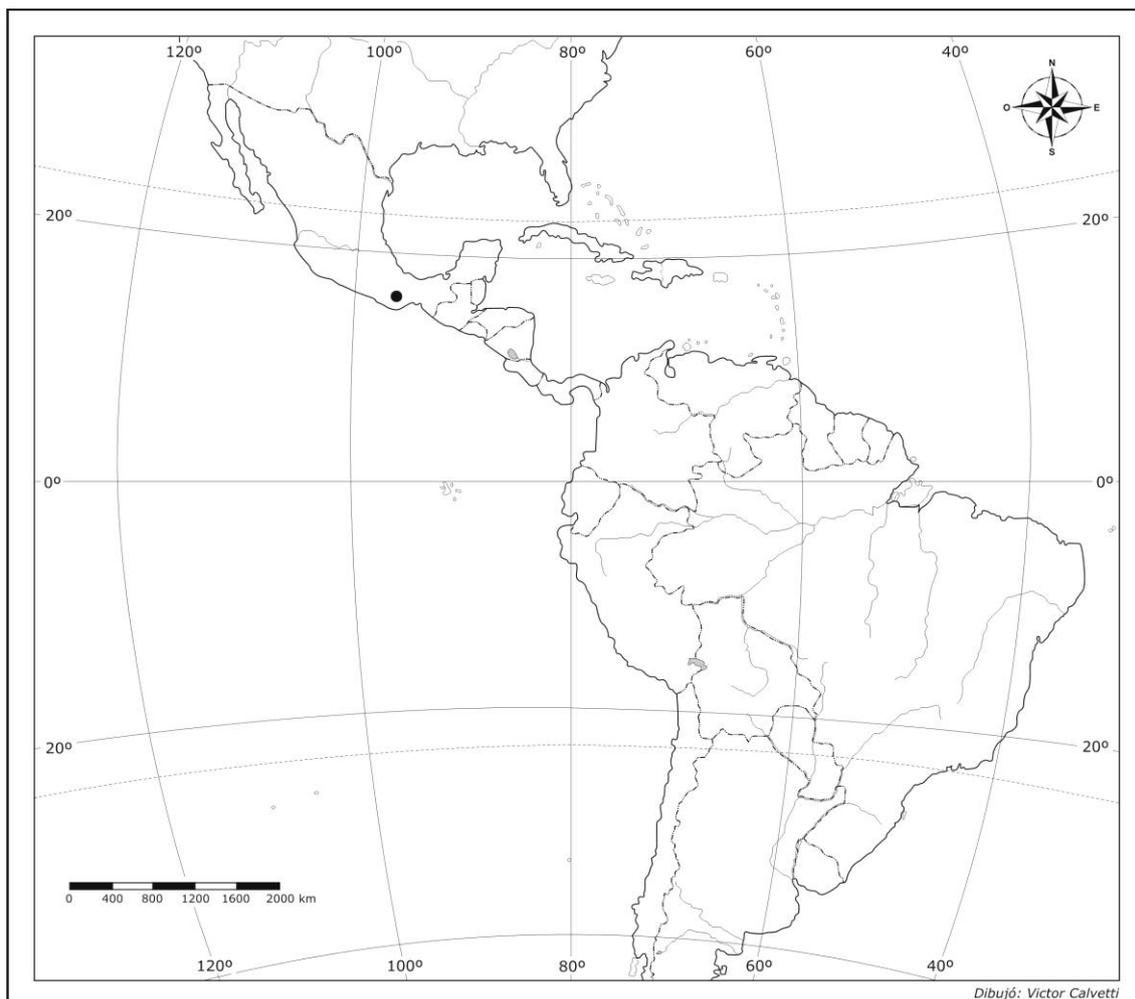


Fig.47. Mapa de distribución de *S. putlanus*

***Smallanthus pyramidalis* (Triana) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia pyramidalis* Triana. Annales des Sciences Naturelles; Botanique, série 4 9: 40. 1858. Tipo: "Colombia. Crecit in provincia Bogotá, ad altitudinem 2900 metr., ubicitur *Arboloco*". (Posible holotipo en P, probable isotipo F foto!, K foto!). (Fig. 48).

= *Polymnia eurylepis* Blake, Botanical Gazette 74: 415. 1922. (Holotipo en US foto!).

Árbol de hasta 10 m de altura, tallos mayormente glabrescentes, pubescentes hacia el ápice. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovadas, de 21-29 cm de longitud y 8-15 cm de ancho, ápice agudo, base redonda a truncada, margen mucronado, pecíolos alados atenuados, de 5-7 cm de longitud, venación acródroma, perfecta, suprabasal, glabrescentes en el haz y levemente lanuginosas en envés. Capítulos de 0,7-1 cm de alto y 1,1-1,2 cm de ancho, pedúnculos de 1,8-

2 cm de longitud, densamente pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios, ovados, los filarios externos foliáceos, de 0,9-1,1 cm de longitud y 0,5-0,7 cm de ancho, ápice obtuso, pubescentes, con ca. 8 venas principales; los filarios internos papiráceos, de 0,4-0,6 cm de longitud y 0,2-0,5 cm de ancho, ápice agudo, glabrescente, con ca. 5 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas, de 0,3-0,5 cm de longitud y 0,1-0,4 cm de ancho, ápice obtuso, pubescentes con ca. 5 venas principales. **Flores del radio** ca. 16, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,4-0,7 cm de longitud, con 8 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,1-0,15 cm de longitud, estilo de 0,2-0,3 cm de longitud, ramas de 0,1 cm de longitud, lineares, de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, campanuladas, de 0,3-0,4 cm de longitud, lóbulos de 0,07-0,1 cm de longitud, tubo de 0,1-0,15 cm de longitud, estilo de 0,3 cm de longitud, ramas de 0,4 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado a triangular. **Cipsela** obovada, de 0,2-0,45 cm de longitud y 0,1-0,3 cm de ancho.

-Nombres comunes: Arboloco, arbolaco, colla, polaco, anime y anime manso.

-Fenología: Florece durante casi todo el año, de enero y octubre.

-Distribución: Norte de Venezuela, Colombia y Ecuador. (Fig. 49).

-Ecología y Hábitat: En bosque montanos, laderas rocosas, barrancos con arbustos dispersos, también en valles secos interandinos, en riveras de ríos y matorrales y a lo largo del lecho de arroyos sobre canto rodado. Así mismo puede hallarse en ambientes disturbados como terrenos baldíos. Entre los 1500 y 3500 m de altitud.

-Usos: Para el tratamiento del dolor de cabeza (*Steyermark J.A. 57280*).

-Etimología: El epíteto específico proviene del latín que significa piramidal, haciendo referencia a la forma de la copa que posee esta especie.

-Material adicional examinado:

Colombia. Dpto. Cundinamarca. 28/05/1947 *Haught O. 5773* (LP); 08/01/1942 *Cuatrecasas J.13548* (F, LP); 19/03/1945 *Little E.L. y Little R.R 9792* (F, LP); 08/02/1969 *Cuatrecasas J. y del Llano M. 27325* (F, G); 22/03/1942 *Cuatrecasas J .13614* (F); 07/02/1945 *Little E.L. y Little R.R 9238* (F). **Dpto. Santander.**14-31/01/1927 *Killip E.P. y Smith A.C. 18043* (GH); 03-08/03/1927 *Killip E.P. y Smith A.C. 20484* (GH); 23/02/1927 *Killip E.P. y Smith A.C. 19693* (GH). **Dpto. Boyacá.** 11/11/1944 *Fosberg F.R. 22308* (F). **Dpto. Del valle.** 27/03/1946

Cuatrecasas J.20455 (F); 17/04/1946 *Cuatrecasas J. 20886* (F). **Dpto. El Cauca.** 17-18/06/1922 *Killip E.P. 6859* (GH). **Dpto. Putumayo.** 10/02/1963 *Chindoy P.J.B 78* (GH).

Ecuador. Prov. Chimborazo. Riobamba, 08/04/1934 *Schimpff 937* (G). **Prov. Pichincha.** Quito, 20/08/1949 *Acosta Solís M. 13455* (F). **Prov. Cañar.** Ingapirca, 27/12/1979 *Holm-Nielsen L. 20880* (GH).

Venezuela. Estado de Mérida. Mpio. Rangel, 23/10/1972 *Badillo V.M. 5320* (F), San Rafael, 04/04/1930 *Gehriger MR. 10* (F, G, GH); 22/02/1922 *Jahn A. 787* (GH). Mpio. Miranda. Timotes, 09/02/1928 *Pittier H. 12948* (GH). **Estado de Táchira.** 14/07/1944 *Steyermark J.A. 57280* (F).



Fig.48. *Smallanthus pyramidalis* (Triana) H. Rob. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela. (*Cuatrecasas J. 20886 F*)

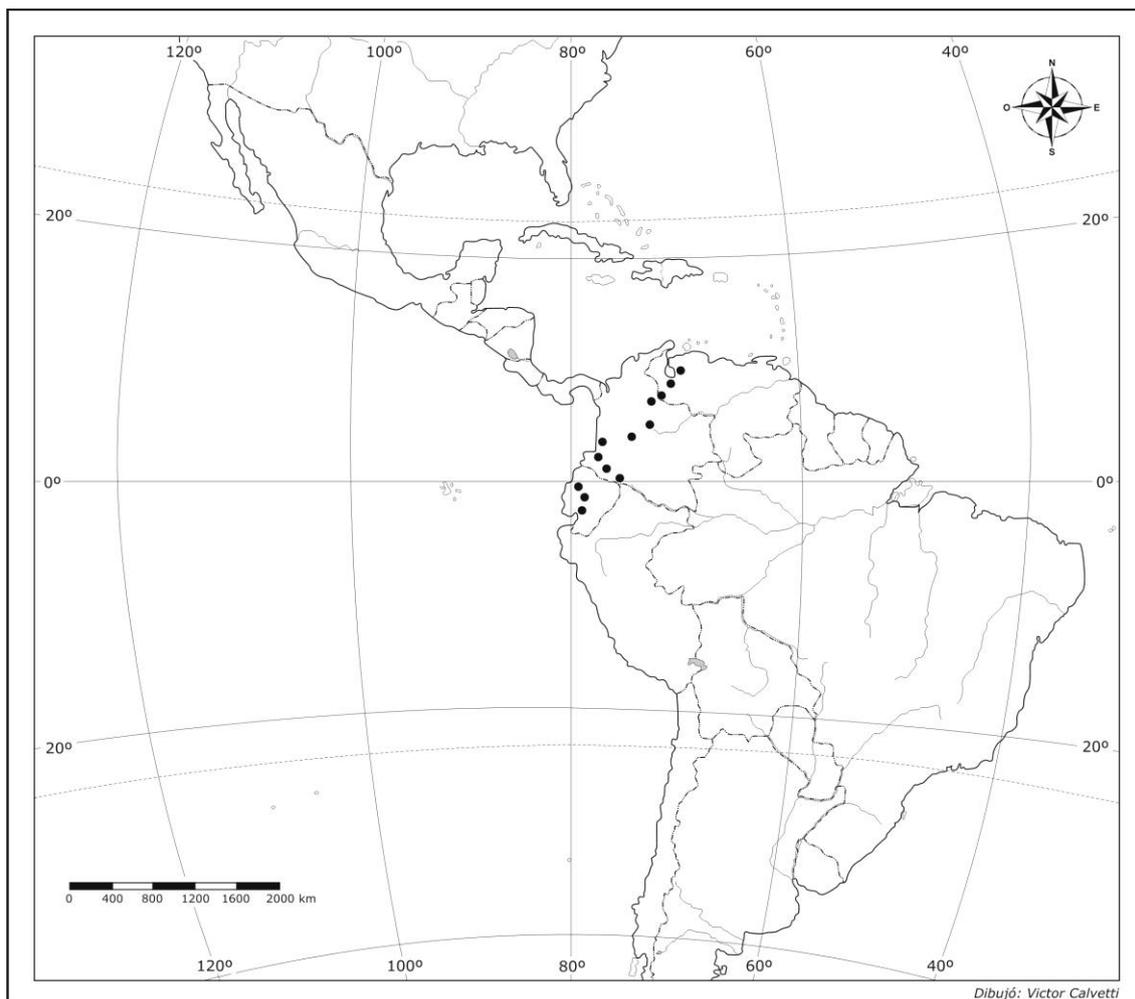


Fig.49. Mapa de distribución de *S. pyramidalis*

***Smallanthus quichensis* (Coul.) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia quichensis* J. M. Coulter. Botanical Gazette 20: 48. 1895. Tipo: "Guatemala. Chiul, Depart. Quiché, alt. 8000 ft. April 1892" Heyde & Lux 3375. (Holotipo en F!, isotipos en MO foto!, K foto!, US foto!, NY foto!). (Fig. 50).

Hierba de entre 1 y 3 m de altura, tallos glabrescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovado-lanceoladas, de 12-25 cm de longitud y 3-8 cm de ancho, ápice agudo a atenuado, base atenuada, margen irregularmente dentado, pecíolos cortos levemente alados ca. 0,9 cm de longitud, venación acródroma perfecta suprabasal, pubescentes. Capítulos de 0,7-1,5 cm de alto y 1,2-1,4 cm de ancho, pedúnculos de 2-8 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados, ápice agudo, pubescentes, los filarios externos de 1-1,6 cm de longitud y 0,8-1,1 cm de ancho,

con 7 venas principales, los filarios internos de 0,9-1,1 cm de longitud y 0,5-0,7 cm de ancho, con 9 venas principales. **Receptáculo** con páleas oblongas, de 0,4-0,75 cm de longitud y 0,2 cm de ancho, ápice agudo, glabrescentes, con 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo elíptico, de 1-2,7 cm de longitud, con 7 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,2 cm de longitud, estilo de 0,7 cm de longitud, ramas de 0,15-0,3 cm de longitud, ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 50, corolas amarillas, levemente campanuladas, de 0,6-0,9 cm de longitud, lóbulos de 0,1-0,15 cm de longitud, estilo de 0,8 cm de longitud, ramas de 0,15 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada a cilíndrica, de 0,4-0,7 cm de longitud y 0,3-0,6 cm ancho.

-Nombres comunes: Arnica, carricillo,

-Fenología: Florece entre los meses de agosto y noviembre.

-Distribución: En Guatemala y Costa Rica. (Fig. 51).

-Ecología y Hábitat: En bosques, quebradas y matorrales húmedos. Entre los 1800 y 3000 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico hace referencia al sitio donde fue encontrada la especie, en el Dpto. Quiché, Guatemala.

-Observaciones: Ver. Obs. en *Smallanthus latisquamus*.

-Material adicional examinado:

Guatemala. Dpto. San Marcos. 14/03/1939 *Standley P. C. 68555* (F); 14/03/1939 *Standley P. C. 68575* (F); 01/03/1940 *Steyermark J. A. 36952* (F); 06/02/1941 *Standley C. Paul 86364* (F); 06/02/1941 *Standley P. C. 86225* (F); 06/02/1941 *Standley P. C. 86278* (F, G); 06/02/1941 *Standley P. C. 86418* (F); 10-18/12/1963 *Williams L.O, Molina. 25809* (G); 10-18/12/1963 *Williams L.O 26262* (F); 10-18/12/1963 *Williams L.O 25600* (F); 31/12/1964, 01/01/1965 *Williams L.O 26804* (F); 03/01/1965 *Williams L.O 27187* (F); **Dpto. Quiché.** 17/11/1934 *Skutch A. F. 1704* (GH).

Costa Rica. Prov. San José. 10/03/2005 *Boyle 7579* (S).



Fig.50. *Smalanthus quichensis*. A. Hábito. B. Filario externo. C. Filario interno. D. Pálea. E. Flor del radio. F. Flor del disco. G. Cipsela. (Heyde et Lux 3375 G)

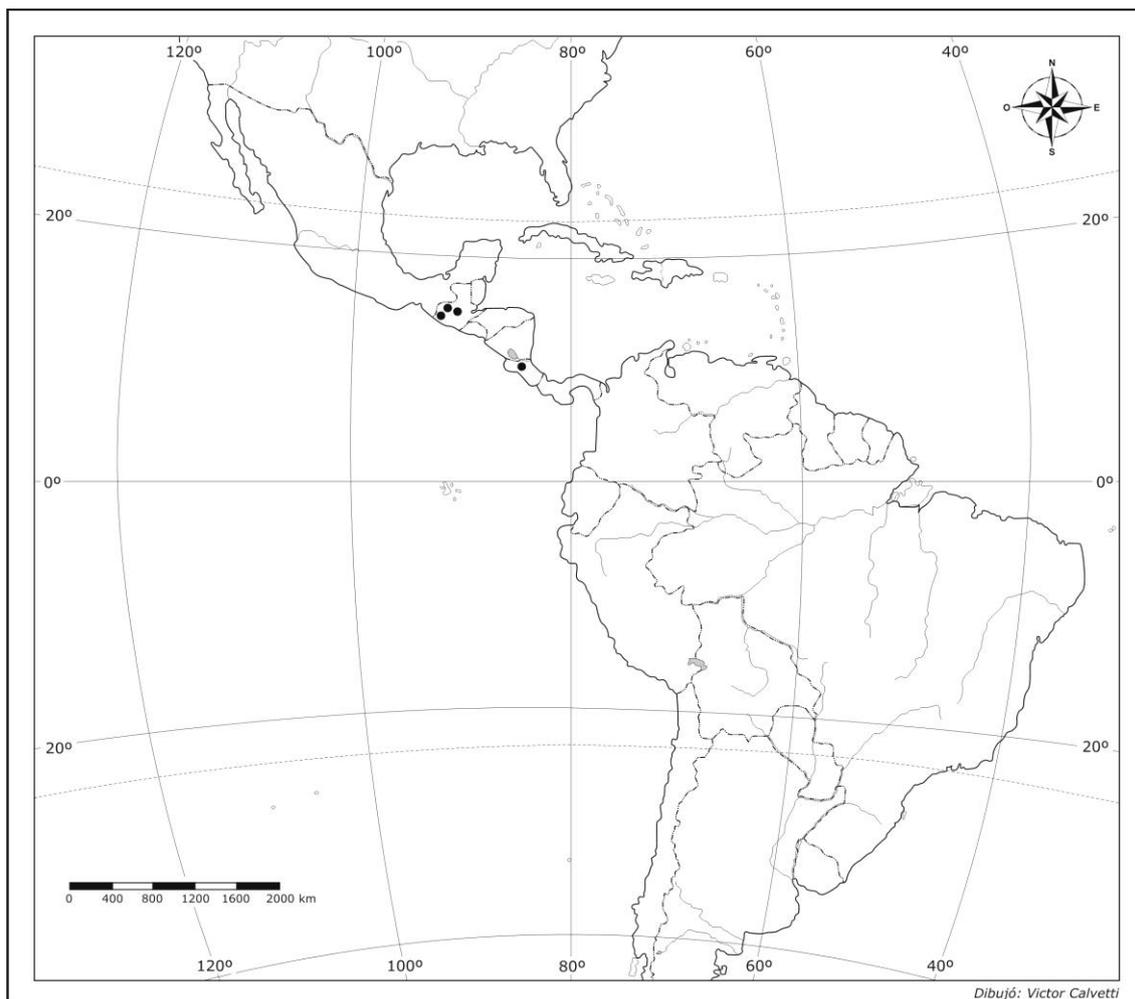


Fig.51. Mapa de distribución de *S. quichensis*

***Smallanthus riograndensis* Mondin.** Compositae Newsletter 41: 2-3. 2004.

Tipo: "Brasil. Rio Grande do Sul: Serra do Pinto, Mun. São Francisco de Paula, Tainhas, Aratinga, 27 Apr. 2002", *Mondin & Iob* 2653. (Holotipo en ICN, foto! isotipos en HASU, PACA). (Fig. 52).

Hierba de 3 m de altura, tallos, glabrescentes. **Hojas** opuestas, heteromorfas, pecioladas, ápice agudo, venación acródroma perfecta suprabasal, pubescentes. Hojas inferiores ovadas a anchamente ovadas, de 16-35 cm de longitud y 9-24 cm de ancho, base truncada a levemente hastada, margen lobado, pecíolos alados, decurrentes, de 3,5-13 cm de longitud, con 1-2 pares de lóbulos. Hojas superiores lanceoladas, ca. 10 cm de longitud y 4 cm de ancho, base obtusa, margen entero, pecíolos cortamente alados, de 1,5-3 cm de longitud. Capítulos ca. 1 cm de alto y 1 cm de ancho, pedúnculos de 1,8-3 cm de longitud,

pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con tres series de filarios (una serie externa y dos internas), foliáceos, pubescentes, los filarios externos de 1 cm de longitud y 0,7 cm de ancho, ovados a levemente obovados, ápice agudo a obtuso, con ca 10 venas principales, los filarios internos de 0,6 cm de longitud y 0,2 de ancho, anchamente lanceolados, ápice agudo, con ca. 4 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas a elípticas, de 0,6 cm de longitud y 0,3 cm de ancho, ápice atenuado, con ca. 5 venas principales. **Flores del radio** ca. 20, dispuestas en dos series, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,4 cm de longitud, con 6 venas principales, ápice bidentado, tridentado o entero, tubo de 0,2 cm de longitud, estilo de 0,45 cm de longitud, ramas de 0,12 cm de longitud, lineares, de ápice agudo a obtuso. **Flores del disco** ca. 30, corolas amarillas, tubulosas, de 0,5 cm de longitud, lóbulos de 1 cm de longitud, tubo de 1 cm de longitud, estilo de 0,5 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Anteras con ápice conectival deltoideo. **Cipsela** obovada, de 0,3 cm de longitud y 0,2 de ancho.

-**Nombres comunes:** No se conocen.

-**Fenología:** Florece entre los meses de febrero y abril.

-**Distribución:** Endémica del Sur-este de Brasil. (Fig. 53).

-**Ecología y Hábitat:** Se encuentra en lugares sombreados de bosques. Entre los 300-500 m de altitud.

-**Usos:** No se conocen.

-**Etimología:** El epíteto específico hace referencia al sitio donde fue colectada por primera vez, Rio Grande do Sul, Brasil.

-**Observaciones:** Ver Obs. en *Smallanthus connatus*.

-**Material adicional examinado:**

Brasil. Estado de Rio Grande do Sul. Sin fecha, *Matzenbacher 53449* (ICN). *Tres Coroas, 24/02/2006 Kinupp V.F., 3149 & H. Lorenzi 146711* (ICN).

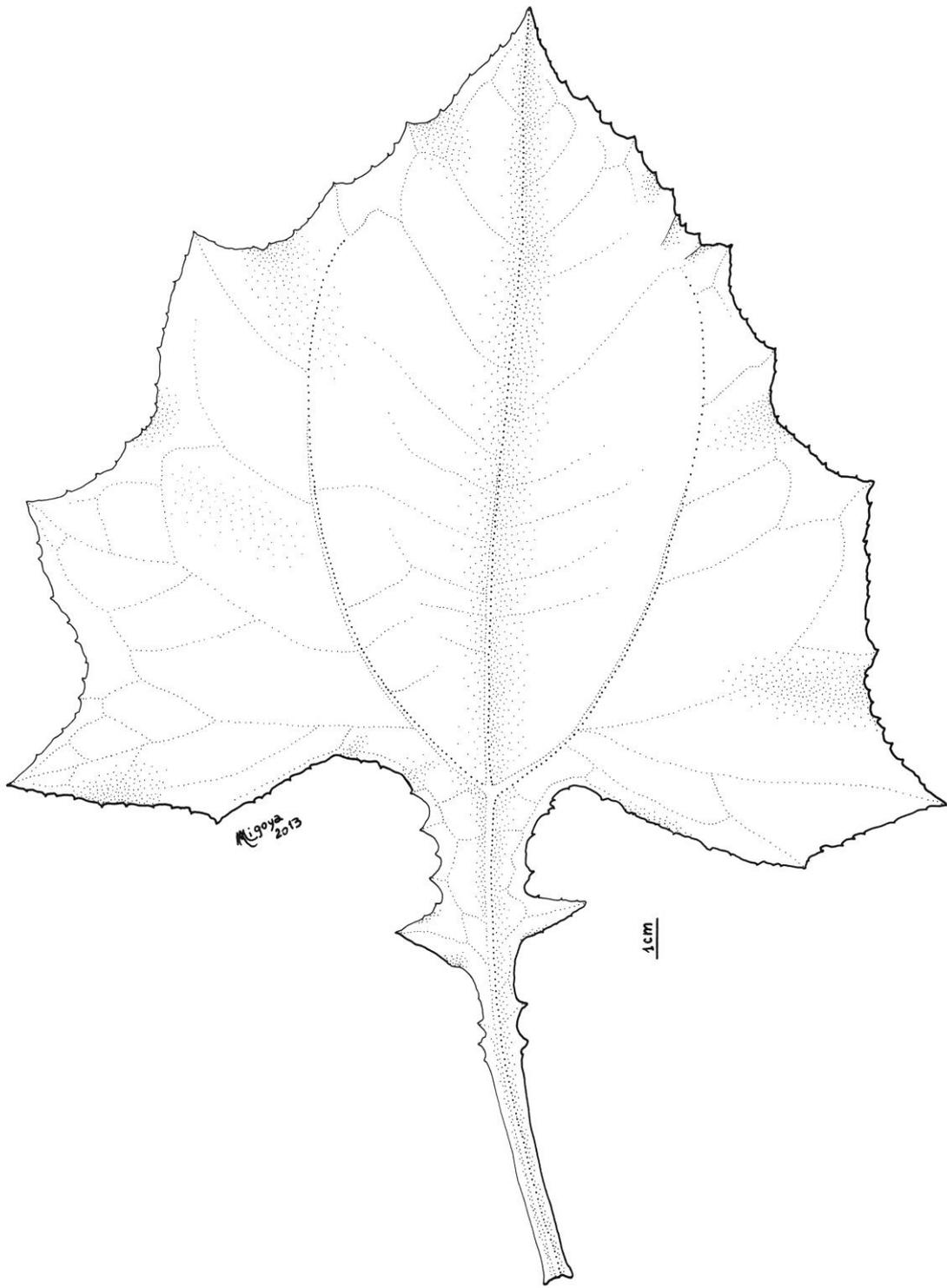


Fig.52. *Smallanthus riograndensis*, Hoja. (*Matzenbacher N. I. 53449* ICN)

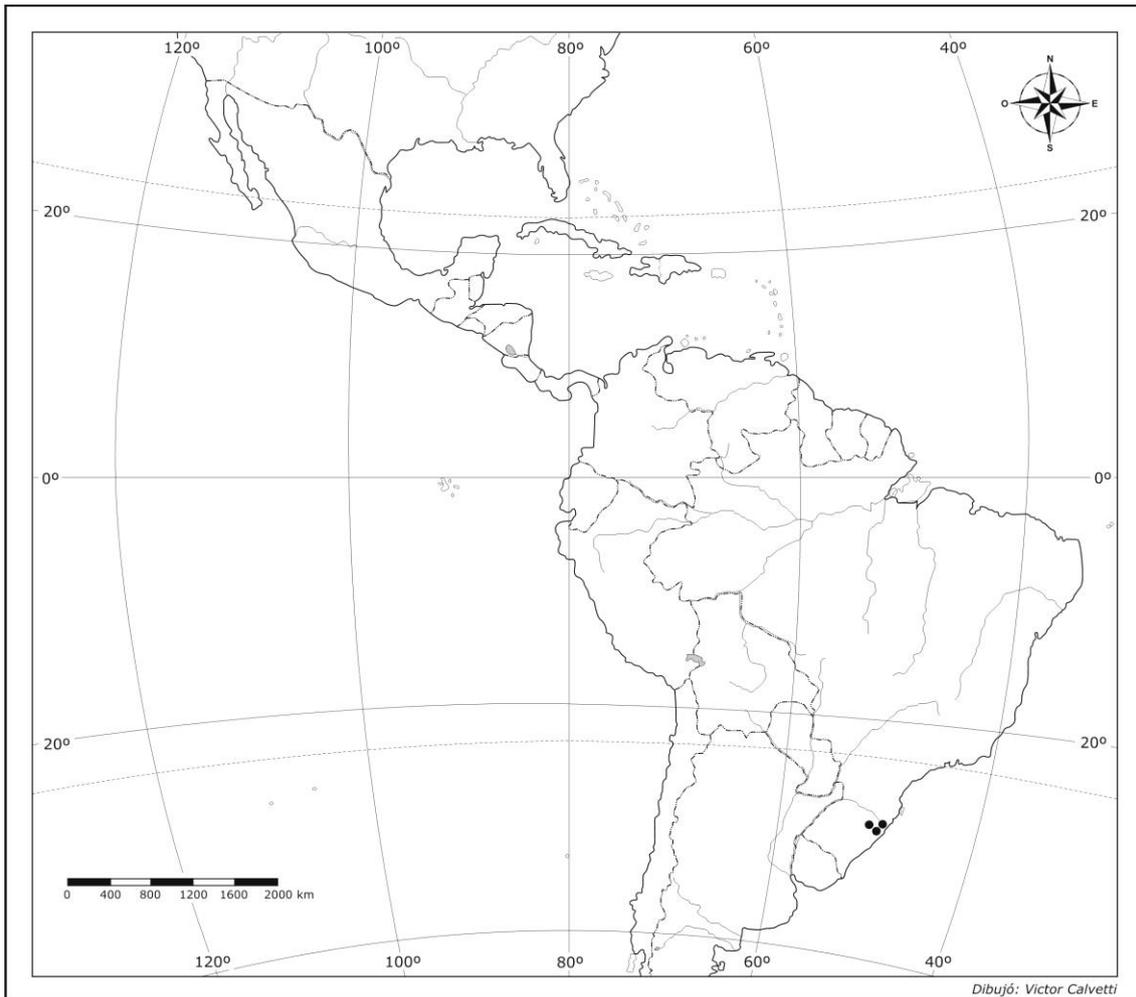


Fig.53. Mapa de distribución de *S. riograndensis*

***Smallanthus riparius* (Kunth) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia riparia* Kunth. Nova Genera et Species Plantarum 4: 222. 1818. Tipo: "Colombia. Prope Cascajo, Río Magdalena Maj.1801" *Bonpland. mss. 1640*. (Holotipo en P foto!, posible isotipo en F, foto!). (Fig. 54).

Arbusto de 1 a 3 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, ovado-deltaideas a anchamente ovadas, de 17,5-34 cm de longitud y 12-22,4 cm de ancho, ápice agudo a atenuado, base truncada a hastada, margen denticulado-mucronado, irregularmente lobado, lóbulos deltaideos, pecíolos alados, levemente atenuados de 4,5-11,7 cm de longitud, venación acródroma, imperfecta, suprabasal, pubescentes. Capítulos ca. 0,6-1 cm de alto y 0,8-1,6 cm de ancho, pedúnculos de 1,3-7 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** hemisférico con dos series de filarios foliáceos, los filarios externos

ovados a oblongos, 0,3-1,3 cm de longitud y 0,4-0,9 cm de ancho, ápice obtuso, glabrescentes, con ca.9 venas principales, los filarios internos ovados, 0,7-1,1 cm de longitud y 0,2-0,6 cm de ancho, ápice caudado, pubescentes, con ca. 5 venas principales. **Receptáculo** con páleas oblanceoladas, ca. 0,6 cm de longitud y 0,2 cm de ancho, ápice atenuado, pubescentes, con ca. 3 venas principales. **Flores de radio** ca. 10, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo elíptico, de 0,6-1,1 cm de longitud, con 7 venas principales, ápice bi- o tridentado, tubo ca. 0,2 cm de longitud, estilo ca. 0,5 cm de longitud, ramas ca. 0,15 cm de longitud, lineares, de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 40, corolas amarillas, tubulosa de 0,5-0,7 cm de longitud, lóbulos de 0,1 cm de longitud, tubo de 0,15 cm de longitud, estilo ca. 0,7 cm de longitud, ramas ca. 0,02 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado-deltaideo. **Cipsela** obovada, de 0,25-0,5 cm de longitud y 0,2-0,4 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece durante casi todo el año, de enero y octubre.

-Distribución: Noreste de Venezuela, Colombia, Ecuador y norte de Perú. (Fig. 55).

-Ecología y Hábitat: En llanos y matorrales, bordes de ríos y también en ambientes disturbados como bordes de caminos.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico proviene del latín "ripam" que significa orilla, rivera, haciendo referencia al sitio donde fue encontrada por primera vez, "en las orillas del Río Magdalena" (Colombia).

-Observaciones: De acuerdo a el trabajo de Hind D.J.N. & Jeffrey C. (2001), el tipo *Smallanthus riparius* es "Bonpl. mss. 1640. Prope Cascajo, Río Magdalena Maj.1801" en el herbario de Paris.

-Material adicional examinado:

Colombia. Dpto. Caldas. 25/07/1922 Pennell, F. W., Killip, E. P. & Hanzen, B. F. 8731 (GH). **Dpto. Cauca.** 19/12/1944 Cuatrecasas J. 19511 (F); 10/03/1947 Cuatrecasas J.23762 (F). **Dpto. Cundinamarca.** 07/09/1917 Pennell F. W.1844 (GH); 23/06/1940 Cuatrecasas J. 9636 (F). **Dpto. Santander.** 03/01/1927 Killip E. P.16437 (GH).

Ecuador. Prov. Pichincha. Chiriboga, 26/04/1955 *Asplund E.* 16066 (S).
Prov. Tungurahua. 17/07/1967 *Sparre B.* 17685(S).

Perú. Dpto. Piura. Prov. Huancabamba, 03/1912 *Weberbauer A.* 6016 (GH).
Venezuela. Estado Miranda. 11/09/1921 *Pittier H.* 978 (GH). Los Teques,
19/10/1917 *Pittier H.* 7510 (GH).

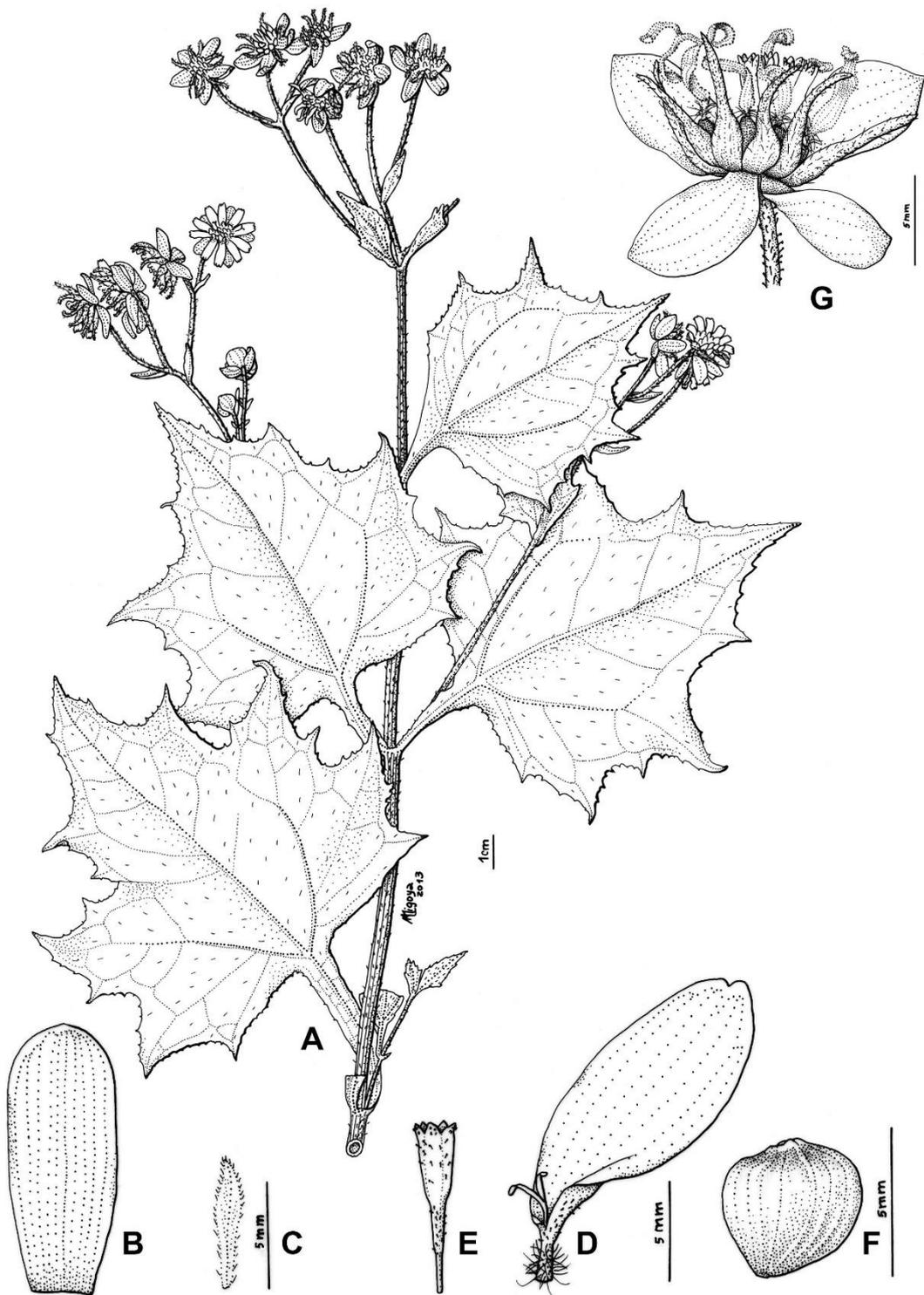


Fig.54. *Smallanthus riparius*. A. Hábito. B. Filario externo. C. Pálea. D. Flor del radio. E. Flor del disco. F. Cipsela. G. Capítulo. (Killip E. P. 16437 GH)

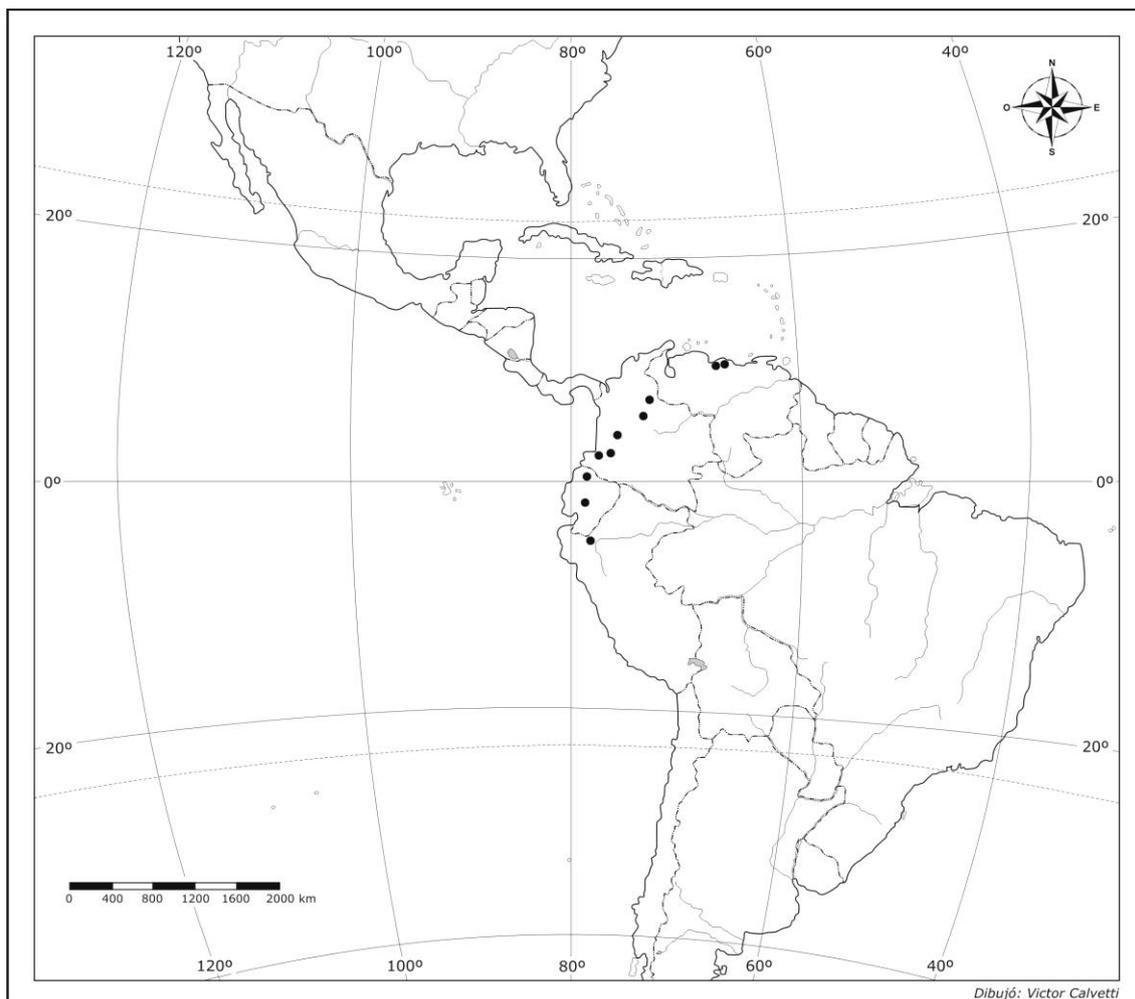


Fig.55. Mapa de distribución de *S. riparius*

***Smallanthus siegesbeckius* (DC.) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia siegesbeckia* DC. Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 5: 516. 1836. Tipo: "In Brasilia circa Rio-Janeiro *Gaudichaud* 692. (Holotipo en G foto!). (Fig. 56).

Hierba de 1-5 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, isomorfas, sésiles, ovadas, de 7-16 cm de longitud y 3-12 cm de ancho, ápice agudo, base obtusa, margen mucronado, venación acródroma perfecta suprabasal, pubescentes. Capítulos de 0,4-0,9 cm de alto y 0,5-1,2 cm de ancho, pedúnculos de 0,5-6 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios, foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos de 0,4-0,9 cm de longitud y 0,2-0,55 cm de ancho, ápice agudo, con ca. 5 venas principales, los filarios internos, de 0,4-1 cm de longitud y 0,1-0,3 cm de ancho,

ápice caudado, con ca. 4 venas principales. **Receptáculo** con páleas levemente obovadas, ápice agudo a atenuado, de 0,4 -0,6 cm de longitud y 0,1-0,2 cm de ancho, con ca. 4 venas principales. **Flores del radio** ca. 12, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,2-0,45 cm de longitud, con 3 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,1-0,2 cm de longitud, estilo de 0,4 cm de longitud, ramas de 0,05-0,1 cm de longitud, lineares de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 20, corolas amarillas, campanuladas, de 0,15-0,2 cm de longitud, lóbulos de 0,05 cm de longitud, tubo de 0,15-0,2 cm de longitud, estilo de 0,4 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada de 0,3-0,35 cm de longitud y 0,1-0,3 cm de ancho.

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre los meses de octubre y marzo.

-Distribución: Perú, Bolivia, Paraguay y sur-este de Brasil. (Fig. 57).

-Ecología y Hábitat: En bosques montanos, también en laderas y en ambientes disturbados como bordes de caminos. Entre los 600 y 1600 m de altitud.

-Usos: No se conocen.

-Etimología: El epíteto específico honra al médico y botánico alemán Johann Georg Siegesbeck (1686-1755), profesor de botánica de la Academia de Ciencias de Rusia desde 1735.

-Observaciones: Han existido controversias respecto a la identificación de esta especie. En la descripción original, esta especie es descrita con hojas sésiles. Wells (1965) describe a esta especie tanto con hojas sésiles, como con pecíolos alados y que examinó ejemplares de Bolivia que eran intermedios entre *Smallanthus riparius* y *S. siegesbeckius*. Posiblemente dichos materiales hayan correspondido a la especie Boliviana *Smallanthus parviceps* que posee pecíolos alados. Mercado et al. (2009) en su trabajo, describen la morfológica de *S. siegesbeckius* con pecíolos alados y presentan fotografías de un ejemplar vivo que consideran de dicha especie. Sin embargo, el análisis de dichas fotografías sugiere que este ejemplar no se corresponde con *S. siegesbeckius* ya que, las láminas foliares deltoides y el aspecto general de los capítulos, no concuerdan con las características típicas de dicha especie, sino con las de *S. sonchifolius*. Finalmente el análisis del material tipo y de otros ejemplares de *Smallanthus siegesbeckius* analizados en esta tesis, confirman el carácter sésil de las hojas de esta especie.

-Material adicional examinado:

Bolivia. 1890 *Bang M. 466* (G); Milluguaya, 07/1917 *Buchtien Otto 748* (G).

Brasil. 24/03/1937 *Tessmann G. 6124* (G); 24/03/1937 *Tessmann G. 6127* (GH); 25/01/1968 *Irwin H. S., Maxwell H. y Wasshausen D. C. 19180* (F); 19/02/1998 *Silva J. M., Poliquesi C. B. y Barbosa E. 2280* (K); **Estado de Distrito Federal.** Brasilia, Sin fecha *Riedel S/N* (GH y G); **Estado de Minas Geraes.** 1845 *Widgren S/N* (GH); **Estado de Paraná.** 08/03/1967 *Lindeman J.C. y J. H. de Haas 4713* (F); Curitiba, 13/03/1956 *Rudolf B. Lange S/N* (LP); Ponta Grossa, 06/03/1910 *Dusén P. 9503* (LP, GH); **Estado de Rio de Janeiro.** 05/1885 *Glaziou Mons. A. 15071* (K); 1896 *Garones 253* (G); **Estado de Santa Catalina** 08/02/1957 *Smith L. B. y Klein R. 11023* (LP).

Paraguay. Sin fecha *Jorgensen P. 4444* (F); Caazapá 24/11/1997 *Zardini M. E. y Benítez A. 47372* (K); **Dpto. Guairá.** Colonia Independencia, 3/1924 *Rojas T. 4833* (LP).

Perú. 10/1863 *Isern J. 625* (F); 15/10/1863 *Isern J. 2272* (F); **Dpto. Cajamarca.** 23/01/1983 *King R. M. y Bishop L. E. 9299* (G); Prov. Jaén, 02/08/1994 *Leiva S. G., Chuna P. y Cadle J. 1267* (F); **Dpto. Cuzco.** 29-30/12/1986 *Percy Nuñez, Washington y Miguel Cruz 6807* (F); Prov. La Convención, 08/03/1942 *Vargas C. 2583* (LP); **Dpto. Junín.** Prov. Chanchamayo, La Merced 10-24/08/1923 *Macbride Francis J. 5388* (GH y F); Prov. Tarma, 01/03/1948 *Woytkowski F. 35402* (F y G); **Dpto. San Martín.** Jepelacio, 12/1933 *Klug G. 3399* (GH, G y F).



Fig.56. *Smallanthus siegesbeckius*. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela **H.** Capítulo. (*Buchtien Otto 748 G*)

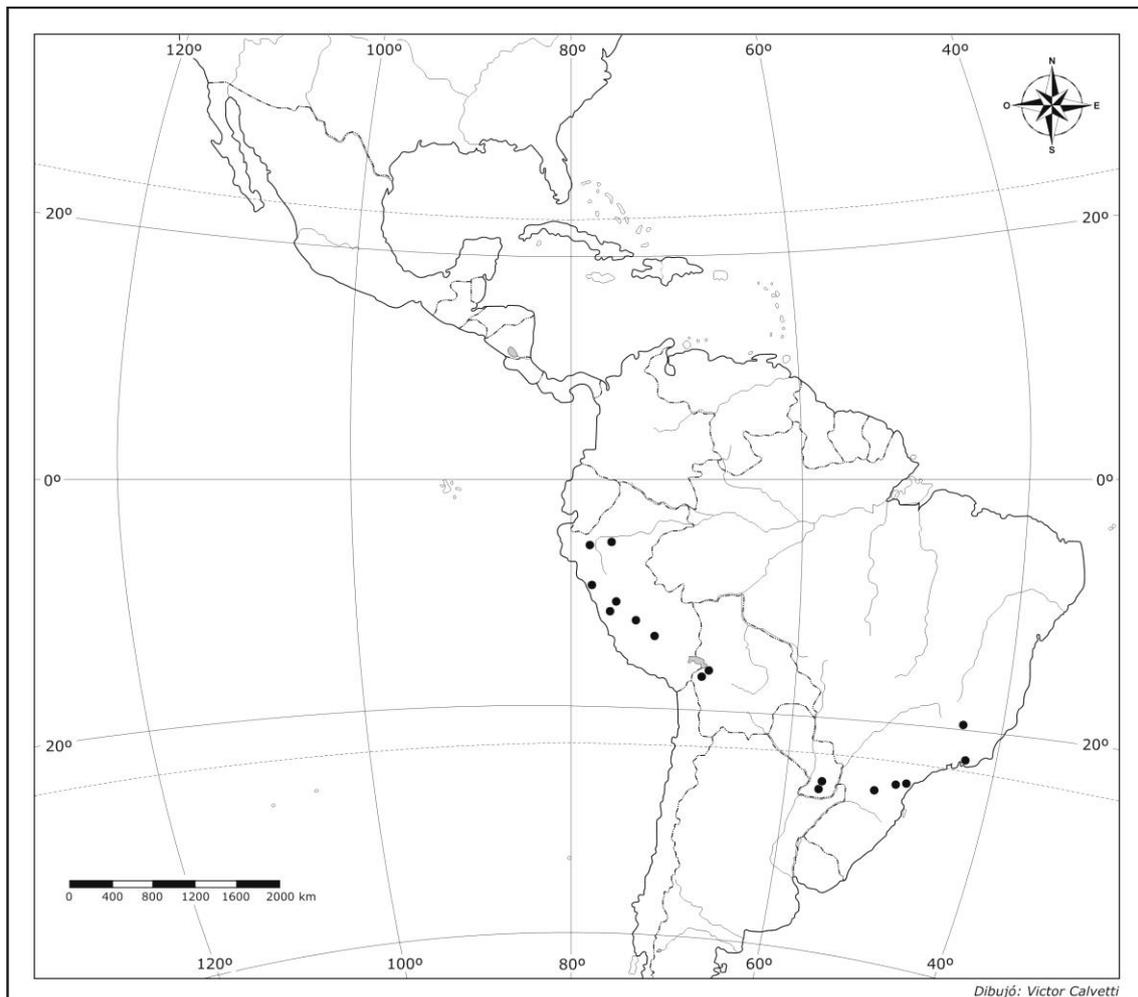


Fig.57. Mapa de distribución de *S. siegesbeckius*

***Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Rob.** Phytologia 39: 51. 1978.

≡ *Polymnia sonchifolia* Poepp. & Endl. Nova Genera ac Species Plantarum 3: 47. 1843. Tipo: "Perú. Crescit in montibus calcareis herbidis Peruviae orientalis ad cassapi. Januario florebat". (Isotipo en NY foto!, probable tipo *Poeppig* 1653 en W foto!). (Fig. 58).

= *Polymnia edulis* Annales des Sciences Naturelles; Botanique, série 4: 114. 1857. (Tipo: "Colombia. Sponte crecit prope Quetame, in declinative orientali Andium Bogotensium, ad altitudinem 2000 metr. (Triana); colitur in regione subtropica Peruviae et Novae Granatae, ubi, teste cl. Triana, nuncupatur *Jiquima, Jiquimilla*". en P foto!)

Arbusto de 1,5-3 m de altura, tallos pubescentes. **Hojas** opuestas, heteromorfas, con pecíolos anchamente alados, de ápice agudo, margen mucronado irregularmente dentado, venación acródroma suprabasal, pubescentes,

las hojas inferiores deltoides, de 17-27 cm de longitud y 10-23 cm de ancho, pecíolos de 8-2 cm de longitud y 1,5-2,3 cm de ancho unidos por sus bases, formando aurículas ca. 1 cm de ancho, base truncada, hojas superiores ovadas a elípticas, de 9-17 cm de longitud y 4,5-10 cm de ancho, pecíolos de 1,5-4 cm de longitud y 0,8-1,4 cm de ancho, base obtusa. Capítulos de 0,5-1,2 cm de alto y 0,8-1,9 cm de ancho, pedúnculos de 1,2-6 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios foliáceos, ovados, ápice agudo, pubescentes, los filarios externos de 0,7-2 cm de longitud y 0,3-0,8 cm de ancho, con 7 venas principales, los filarios internos de 0,5-0,7 cm de longitud y 0,2-0,4 cm ancho, con 5 venas principales. **Receptáculo** con páleas de 0,3-0,5 cm de longitud y 0,1-0,2 cm de ancho, ápice agudo, pubescentes, con 5 venas principales. **Flores del radio** ca. 15, dispuestas en una sola serie, corolas amarillas, limbo obovado a oblongo, de 0,4-0,7 cm de longitud, con 9 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,2 cm de longitud, estilo ca. 0,6 cm de longitud, ramas de 0,1-0,25 cm de longitud, lineares de ápice obtuso. **Flores del disco** ca. 60, corolas amarillas, tubulosas de 0,3-0,9 cm de longitud, lóbulos de 0,05 cm de longitud, tubo de 0,1 cm de longitud, estilo de 0,6 cm de longitud, ramas de 0,05 cm de longitud. Anteras con ápice conectival levemente ovado. **Cipsela** levemente obovoide, de 0,2-0,4 cm de longitud y 0,15-0,25 cm de ancho.

-Nombres comunes: El nombre común más generalizado es yacón, pero en diferentes regiones también puede llamarse, aricoma, aricama, chicama, jicama, jíquima, jiquimilla, llaqon, llacum, llacuma, shicama y yacumpi.

-Fenología: Florece entre los meses de abril y julio.

-Distribución: Ecuador, Perú y centro de Bolivia, cultivada principalmente en el noroeste de Argentina. (Fig. 59).

-Ecología y Hábitat: Es una especie que ha sido cultivada durante siglos. Hay muy poca información publicada sobre los requisitos ambientales de esta especie. La mayoría de las especies emparentadas con el yacón, habitan principalmente en las laderas orientales húmedas de los Andes cerca de la línea ecuatorial, una región con temperaturas suaves y generalmente con lluvias abundantes, aunque con un período seco. Estas condiciones probablemente sean parte de las exigencias ecológicas de esta especie (Grau y Rea, 1997). Por encima de los 2000 m de altitud.

-Usos: Son innumerables las formas de consumo y las propiedades que se le atribuyen a esta especie. El consumo más común son sus raíces como pasas de yacón, que son de sabor dulce y se consumen como golosina o en repostería, en Bolivia a este producto se le llama "Kisa de yacón", también en rodajas finas secas, se consumen como bocaditos o snacks. Como edulcorante se consume el jarabe de yacón que es un concentrado dulce, ya que su contenido calórico es menor al de otros edulcorantes similares. Las hojas comúnmente se usan en la preparación de té, té de yacón, el cual se estableció por primera vez en el Japón hace aproximadamente una década, siendo actualmente dicho país y Brasil los mayores productores de té de yacón. (Seminario et al., 2003). Desde el punto de vista medicinal Aybar et al. (2001) demostraron que el té de hojas de yacón administrado a ratas diabéticas en forma intensiva durante 30 días, tenía un efecto hipoglucemiante. También se ha reportado que el consumo de raíces frescas de yacón tiene un efecto hipoglucemiante en personas sanas (Mayta et al. 2001). Todo esto demuestra la gran importancia que tiene el cultivo de esta especie en muchos lugares del mundo.

-Etimología: Posiblemente el epíteto específico haga referencia al parecido de las hojas de esta especie con las del género *Sonchus* de la tribu Cichorieae (Asteraceae).

-Observaciones: Ver Obs. en *S. apus*.

-Material adicional examinado:

Bolivia. Dpto. Cochabamba. 1891 *Britton N. L. y H. H. Rusby* 1229 (GH); 1891 *Bang M.* 1229 (G). **Dpto. La Paz.** Sorata, 04/1859 *Mandon G.* 28 (G, S); Vallegrande 15/06/1991 *Israel G. Vargas C.* 1012 (F).

Ecuador. Prov. Chimborazo. Riobamba, mes de abril *Rimbach A.* 727 (S). **Prov. Pichincha.** 29/12/1919 *Holmgren I.* 130 (S).

Perú. Dpto. Cajamarca. Celendín, 03/07/1975 *Sánchez Vega* 1648 (F); 11/04/1991 *Sánchez Vega* 5550 (F).

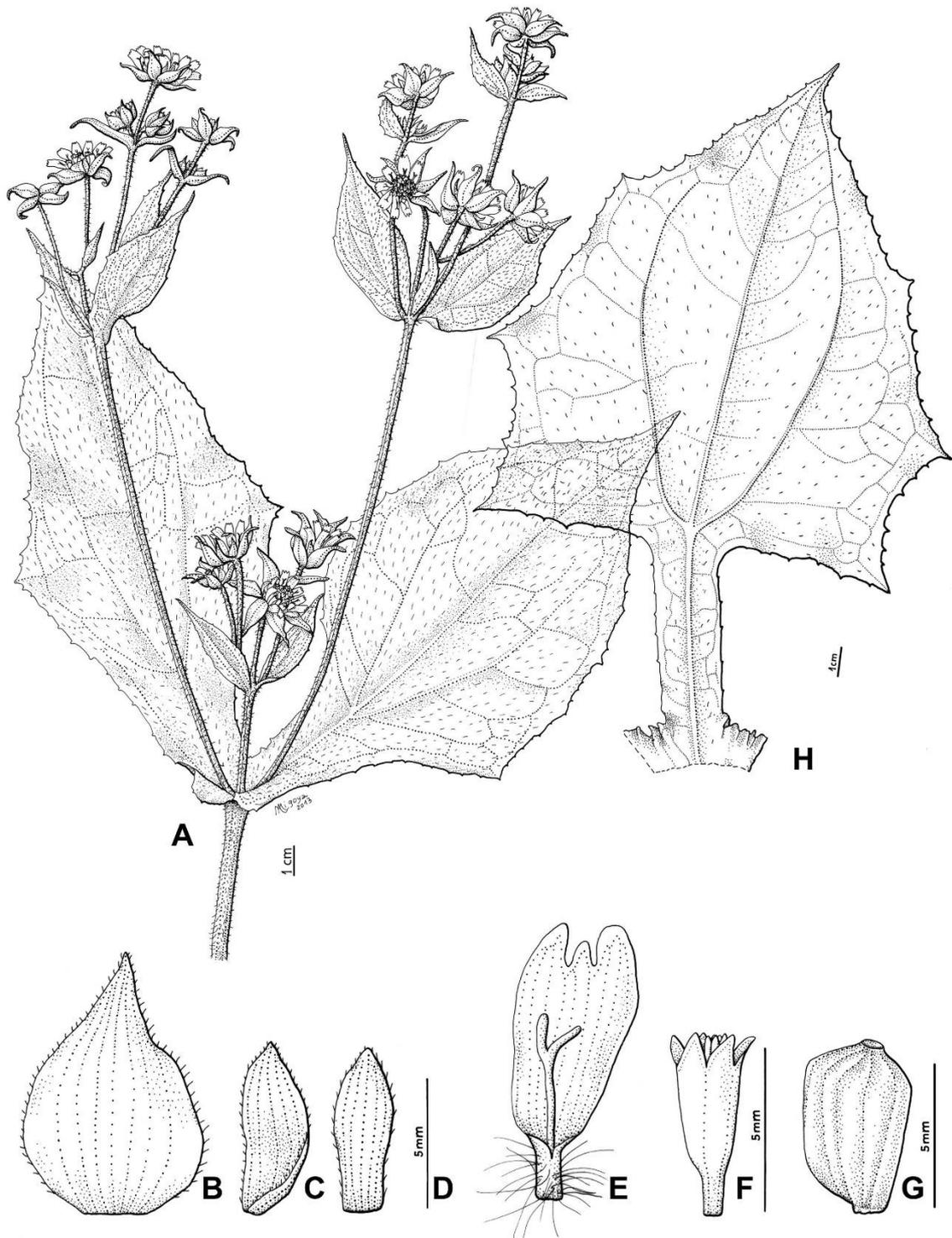


Fig.58. *Smilax sonchifolius*. **A.** Hábito. **B.** Filario externo. **C.** Filario interno. **D.** Pálea. **E.** Flor del radio. **F.** Flor del disco. **G.** Cipsela **H.** Hoja. (Sánchez Vega 5550 F)

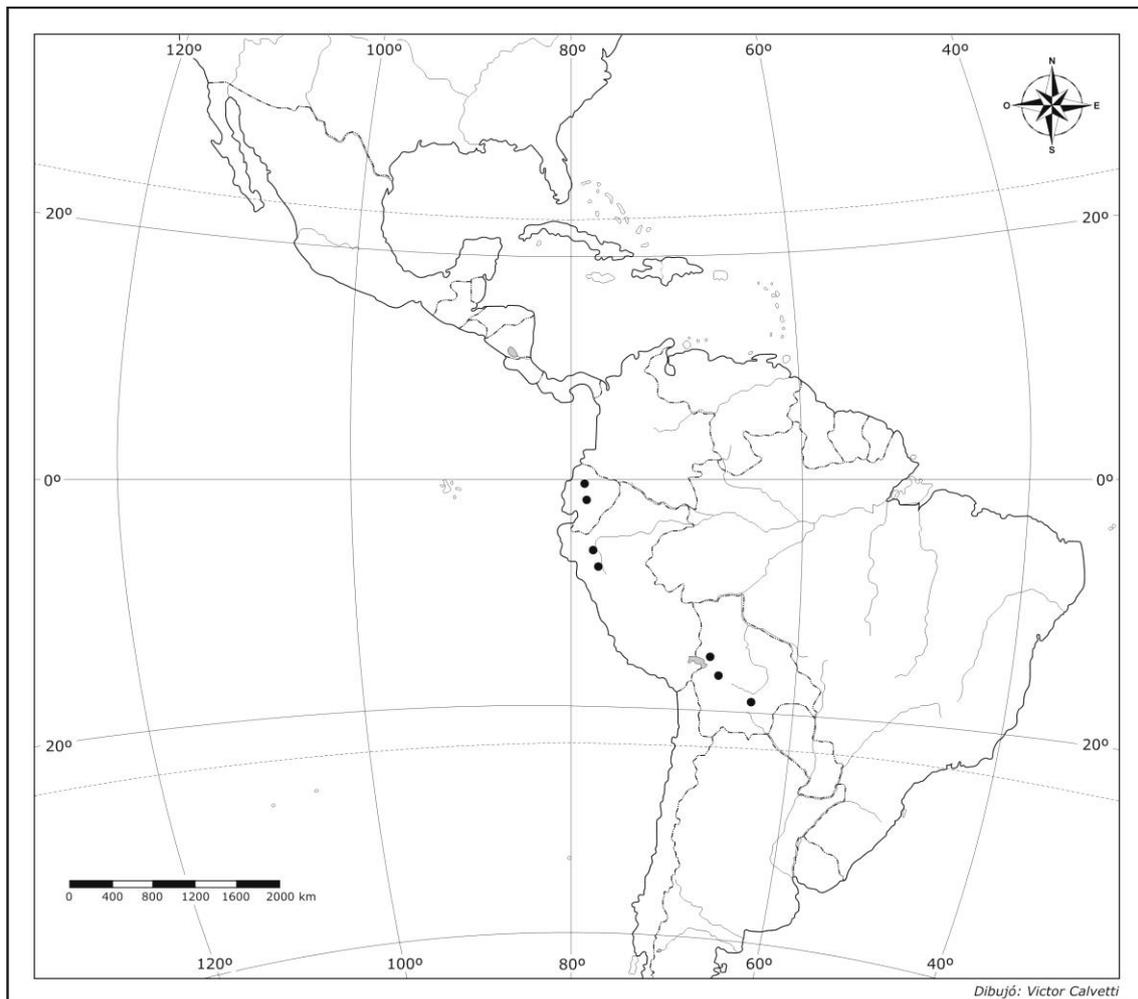


Fig.59. Mapa de distribución de *S. sonchifolius*

- Smallanthus uvedalius* (L.) Mack.** Manual of the Southeastern Flora 1406. 1933.
 ≡ *Osteospermum uvedalia* L., Species Plantarum 2: 923. 1753. *Polymnia uvedalia* (L.) L. Species Plantarum 2: 1303. 1763. Tipo: Estados Unidos "Osteospermum genu hispidis fol. oppositis palmatis". (Lectotipo designado por Wells [1965] en Linn foto!). (Fig. 60).
- = *Smallanthus uvedalius* var *densipilis* S. F. Blake. Rhodora 19: 48. 1917. Tipo: Estados Unidos, Texas cerca de New Braunfels, 08/1850, Lindheimer 381 (Holotipo en GH foto!).
- = *Smallanthus uvedalius* var *floridana* S. F. Blake. Rhodora 19: 47. 1917. Tipo: Estados Unidos, Florida, 02/12/ 1902, A. Fredholm 5626. (Holotipo en GH foto!).
- = *Smallanthus uvedalius* var *uvedalia* S. F. Blake

Hierba de 1 a 5 m de altura, tallos, glabrescentes y pubescentes hacia el ápice. **Hojas** opuestas, isomorfas, pecioladas, anchamente ovadas a deltoideas, de 17-25,5 cm de longitud y 11,5-14,5 cm de ancho, ápice agudo, base truncada a obtusa, margen tripartito, pecíolos alados, atenuados, de 4,5-9,8 cm de longitud y 2,2-2,4 cm de ancho, levemente lobado, venación actinódroma, suprabasal y marginal, pubescentes. Capítulos de 0,8-1 cm de alto y 1-1,4 cm de ancho, pedúnculos de 1,7-7 cm de longitud, pubescentes. **Involucro** acampanado a hemisférico, con dos series de filarios, foliáceos, ovados, pubescentes, los filarios externos de 1-1,1 cm de longitud y 0,8-0,9 cm de ancho, ápice agudo, con ca. 7 venas principales, los filarios internos, de 0,8-0,9 cm de longitud y 0,4-1 cm de ancho, ápice atenuado, con ca. 5 venas principales. **Receptáculo** con páleas obovadas a elípticas, de 0,7 cm de longitud y 0,3 cm de ancho, ápice agudo, pubescentes desde la parte media hasta el ápice, con ca. 7 venas principales. **Flores del radio** ca. 10, dispuestas en una serie, corolas amarillas, limbo oblongo, de 0,8-1,7 cm de longitud, con ca. 10 venas principales, ápice tridentado, tubo de 0,1 cm de longitud, estilo de 0,5 cm de longitud, ramas de 0,1-0,25 cm de longitud, lineares, ápice agudo. **Flores del disco** ca. 40, corolas amarillas, tubulosas, de ca. 0,5 cm de longitud, lóbulos, 0,1 cm de longitud, tubo de 0,1 cm de longitud, estilo de 0,9 cm de longitud, ramas de 0,2 cm de longitud. Anteras con ápice conectival ovado. **Cipsela** obovada a esférica, de 0,3-0,6 cm de longitud y 0, 2-0,5 cm de ancho,

-Nombres comunes: No se conocen.

-Fenología: Florece entre los meses de julio y septiembre.

-Distribución: Desde el Sureste de estado Unidos, México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua y el norte de Panamá. En las Bermudas se consideran introducidas Turner (1988). (Fig. 61).

-Ecología y Hábitat: Habita en bosques caducifolios abiertos, en pendientes boscosas húmedas y bordes de bosques, en matorrales húmedos, a lo largo de los bordes de arroyos y en tierras bajas pantanosas. Se encuentra también en ambientes disturbados como bordes de caminos. Entre los 0 y los 700 m de altitud. Crece en suelos rocosos, arenosos de grava seca y calcáreos.

-Usos: No se conocen.

-Observaciones: Nota 1: Wells (1965) lectotipifica a *Osteospermum uvedalia* con un ejemplar depositado en el herbario LINN, sin ningún tipo de especificación en relación al colector o el número de colector. Durante esta investigación se encontró en el herbario LINN un único ejemplar asociado a *Osteospermum uvedalia* con el número 1033.3, por lo que se considera que dicho ejemplar es el Lectotipo de Wells.

Nota 2: Cuando se describe el género *Osteospermum* en la Flora de Virginia (1743), Gronovius hace referencia a dos materiales: *Clayton 138* y *Clayton 221*, pero dicha publicación es anterior a 1753 por lo que de acuerdo al artículo 13.1 (a) del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill et al., 2006), los nombres no son válidos. Posteriormente Lineo (1753) describe a *Osteospermum uvedalia* y hace referencia a los dos materiales que cito Gronovius en la Flora de Virginia. Posteriormente Lineo (1763) hace la transferencia a *Polymnia uvedalia* (L.)L y se hace referencia sólo a uno de los materiales de Gronovius (*Clayton 138*). Durante la búsqueda de estos ejemplares, el curador del British and Irish & Sloane Herbarium (BM-SL), Dr. Mark A. Spencer, me respondió que el ejemplar *Clayton 138* ya no existe o aún no se ha encontrado en el Clayton Herbarium. Por otra parte el ejemplar *Clayton 221* fue encontrado en el herbario BM. Cuando Wells (1965) lectotipifica, lo hace con un material del herbario LINN y este ejemplar no es ninguno de los ejemplares de Clayton. Aquí se considera al ejemplar *Clayton 221*, como material original y posible sintipo de *Osteospermum uvedalia*.

Nota 3: Wells (1965) cuando define las variedades de *Smallanthus uvedalius* (*S. uvedalius* var. *densipilis* y *S. uvedalius* var. *floridana*) lo hace a partir de las diferentes pubescencias de los pedúnculos. Como resultado del estudio del género *Smallanthus* en su totalidad, considero que las diferentes pubescencias del pedúnculo, que plantea Wells no justifican la designación de variedades. Luego de observar gran cantidad de ejemplares de esta especie, he podido apreciar que la pubescencia y en particular la de los pedúnculos es muy variable y no me permite separar grupos de ejemplares como para coincidir con Wells. Por otro lado *S. uvedalius* es una especie ampliamente distribuida dentro del género, llegando hasta el norte de Panamá mientras que Wells se basó solo en ejemplares de Estado Unidos, por lo que el material que dicho autor analizó no es representativo de la especie.

-Material adicional examinado:

Bermuda. 06/1905 *Harshberger's W.J S/N* (GH); 21/07/1905 *Parish S. y Moore A.H. 3061* (GH); 09/1905 *Stewardson B. y Britton N.L. 321* (GH); 02-03/1908 *Stewardson B. 470* (GH); 02-03/1908 *Stewardson B. 494* (GH); 21/08/1913 *Collins F.S. 348* (GH); 02/05/1949 *Randolph Taylor 49-1216* (GH); 28/08/1963 *EAM 359* (GH).

Costa Rica. Prov. Cartago 07/10/1964 *Jiménez A. M. 2413* (F); **Prov. San José.** Aserri, 09/08/2001 *Acosta L. y Ramírez V. 3136* (S); Puriscal, 12/09/2001 *Acosta L. 3153* (S).

Estados Unidos. 21/09/1879 *Ward L.F. S/N* (GH); 03/08/1891 y 01/09/1896 *Steele E. S. S/N* (G); 18/07/1950 *Wilbur H. Duncan L. 11409* (LP); **Estado de Alabama.** 07/1902 *Sherwood W. L. S/N* (GH); 10/08/1973 *Kral R. 51114* (GH); **Estado de Arkansas.** 08/09/1917 *Palmer E. J. 12681* (GH); 19/09/1937 *Demaree Delzie 16292* (GH); 22/08/1939 *Demaree Delzie 20281* (GH); 28/08/1939 *Demaree Delzie 20497* (GH); 19/09/1953 *Demaree Delzie 34313* (GH); **Estado de Carolina del Norte.** 31 /7/ 1891 *Small J.K. S/N* (S); 23/08/1927 *Wiegand K. M. Manning W. E. 3315* (GH); 18/08/1937 *Godfrey R. K. S/N* (GH); 08/08/1938 *Godfrey R.K. 5921* (GH); 18/08/1938 *Godfrey R.K. 5185* (GH); 25/08/1950 *Godfrey R.K. y Boyce S.G. 50485* (GH); 09/08/1958 *Radford A.E. 39502* (S); 16/08/1988 *Hill S. R. con Hains J. 19845* (GH); **Estado de Carolina del Sur.** 13/07/1927 *Wiegand K. M. Manning W. E. 3311* (GH); 20/07/1927 *Wiegand K. M. Manning W. E. 3312* (GH); 10/07/1939 *Godfrey R. K. y Tryon R.M. 454* (GH); 18/07/1975 *Boufford D. E. y Wood E. W. 17426* (GH); 22/08/1956 *Radford A.E. 16587* (GH); 13/09/1987 *Hill S. R. 18812* (GH); 02/09/1994 *Nelson J. B. 16,141* (K); **Estado de Florida.** Sin fecha *Chapman A.W. S/N* (GH); 07-08/1897 *Chapman A.W. 788 c* (GH); 08/05/1918 *Small J.K. 8690* (GH); 06/08/1927 *Wiegand K. M. Manning W. E. 3314* (GH); 06/09/1943 *Butts E.H. S/N* (GH); 25/07/1956 *Kral R. 3090* (GH); 28/09/1957 *Kral R. & Godfrey R. K. 6035* (GH); 09/08/1965 *Burch D. 691* (GH); **Estado de Georgia.** 27/07/1900 *Harper R. M. 316* (K); 17/07/1948 *Cronquist A. 5504* (GH); 19/07/1948 *Duncan W.H. 8416* (GH); 27/07/1948 *Cronquist A. 5565* (GH); 18/07/1950 *Duncan W.H. 11409* (GH); 19/07/1956 *Wilbur H. Duncan L. 20324* (S); 21/07/1968 *DuMond D. M. 1306* (G); 28/08/1979 *Samuel B. Jones 23438* (GH); **Estado de Indiana.** 19/09/1895 *Bush B. F. 1329* (K); 11/08/1935 *Ralph M. Kriebel 3592* (GH); **Estado de Kentucky.** 8/1893 *Kearney T. H. S/N* (S, G); 28/08/1926 *Anderson W. A. 357* (GH); 17/07/1937 *Smith L. B. Hodgdon A. R. 4018* (GH); 16/07/1955 *Beckett M. R.*

689 (GH); 04/08/1955 *Wharton M. E.* 9285 (GH); 29/08/1955 *Beckett M. R.* 954(GH); **Estado de Maryland.** Accokeek, 26/08/1984 *Hill S. R.* 15367 (GH); **Estado de Mississippi.** 09/07/1956 *Ray J. D.* 6730 (GH); 05/09/1966 *Jones S. B.* 10226 (GH); **Estado de Missouri.** 22/08/1920 *Palmer E. J.* 13458 (GH); 11/09/1935 *Bush B. F.* 15193 (G); 11/09/1935 *Bush B. F.* 15183 (G); **Estado de New York.** Springport. 14/09/1919 *Eames A. J. Randolph, Wiegand* 13156 (GH); **Estado de Ohio.** 22/07/1932 *Ferguson L. C.* S/N (G); **Estado de Oklahoma.** 1915 *Itougleton H. W.* 3518 (GH); 26/07/1941 *Waterfall U.T.* 3048 (GH); **Estado de Pennsylvania.** 13/09/1908 *Churcuill J. R.* S/N (GH); 20/08/1922 *Dickey S.S* 129 (GH); 31/08/1937 *Tatnall R. R.* 3504 (GH); 01/08/1938 *Tanger L. F. A.* S/N (GH); **Estado de Tennessee.** 09/03/1905 *Ruth* S/N (S); 16/07/1922 *Svenson H. K.* 120 (GH); 22/08/1930 *Svenson H. K.* 4216 (GH); 06/08/1931 *Ruth* S/N (S); 06/08/1931 *Rhoades Wm.* 350/C (S); 23/07/1935 *Svenson H. K.* 7331 (GH); 18/08/1992 *McNeilus V. E.* 92-788 (GH); 21/08/1997 *Harbison T. G.* S/N (GH); 03/09/1998 *McNeilus V. E.* 98-850 (GH); **Estado de Texas.** 1847 *Lindheimer F.* 437 (GH); 09/1847 *Lindheimer F.* 637 (K); 08/1850 *Lindheimer F.* 954 (G); 24/09/1923 *Ruth A.* 331 (GH); 21/07/1996 *Enquist M.* 3099 (GH); **Estado de Virginia.** 30/8/1872 *Curtiss A.H.* S/N (S); 25/08/1918 *Blake S.F.* 7110 (S); 11/08/1921 *Grimes E.G.* 4219 (GH); 21/08/1924 *Churcuill J. R.* S/N (GH); 01/09/1930 *Walker E.H.* 1314 (LP); 07/08/1934 *Fernald M.L. y Long B.* 4253 (GH); 05/09/1935 *Fernald M.L. y Long B.* 5116 (GH); 05/09/1935 *Fernald M.L. y Long B.* 5118 (GH); 08/1936 *Fernald M.L., Griscom L. y Long B.* 6722 (GH); 22/07/1938 *Fernald M.L. y Long B.* 8892 (GH); 23/08/1938 *Fernald M.L. y Long B.* 9197 (GH); 18/08/1939 *Fernald M.L. y Long B.* 11193 (GH); 25/08/1940 *Fernald M.L. y Long B.* 12877 (GH); 30/08/1940 *Fernald M.L. y Long B.* 12876 (GH); 12/09/1944 *Fernald M.L. (y J.B. Lewis)* 14754 (GH); 31/07/1946 *F. W. H.* 18,709 (GH); 09/07/1962 *Hardin J. W.* 2503 (G); 16/08/1954 *Ruskin S. Freer* 2257 (GH); 28/07/1954 *Ruskin S. Freer* 2189 (GH); **Estado de Virginia Occidental.** 15/08/1922 *Dickey S.S* 101 (GH); 07/08/1930 *Berkeley E. E.* S/N (GH); 01/08/1938 *Gilbert F. A.* 743 (GH).

El Salvador. Dpto. San Salvador. 01/03/1968 *Molina A.R. y Montalvo E.* 21838 (F).

Guatemala. 20/01/1905 *Deam C.C.* 236 (GH); 19/02/1931 *Bequaert J.* 23 (F); **Dpto. Chimaltenango.** 12/09/1933 *Skutch A. F.* 608 (GH); 20/11/1936 *Johunton J.R.* 369 (F); 07/08/1960 *Beaman J. H.* 4022^a (GH); **Dpto. Escuintla.** 07/1891 *Smith J.D.* 2384 (K); **Dpto. Jalapa.** 02/12/1939 *Steyermark J. A.* 32544 (F); **Dpto.**

Quezaltenango. 29/05/1944 *White S.S.* 5222 (F); **Dpto. Retalhuleu.** 27/02/1939 *Standley P. C.* 66676 (F); 17/01-01/03/ 1947 *Standley P. C.* 88673 (F); **Dpto. San Marcos.** 15/03/1939 *Standley P. C.* 68880 (F); 31/12/1964- 01/01/1965 *Williams L.O., Molina A.R., Williams T.P., Gibson D.N., Laskowski C.* 26927 (F); **Dpto. Santa Rosa.** 10/1894 *Heyde et Lux* 6161 (G); **Dpto. Sololá.** 6-7/12/1963 *Williams L.O. Molina A.R. & Williams T.P.* 25268 (F); 01/1907 *Kellerman W. A.* 6310 (F).

Honduras. Dpto. Copán. 27/08/1975 *Molina A. R.* 30729 (F); **Dpto. Cortes.** 25-26/08/1955 *Molina A.R.* 5511 (F).

México. 04/09/1910 *Arséne S/N* (K); **Estado de Chiapas.** 04/11/1970 *Cronquist A.* 10874 (F, S); **Estado de Coahuila.** Mun. Arteaga, 16/08/1948 *Kenoyer y Crum* 2887 (GH); 24/07/1949 *Hinton. et al.* 16816 (GH); **Estado de Michoacán** 04/09/1910 *Arséne B.G.* 5882 (K, S); 17/10/1912 *Arsene B.G.* 8284 (F); 09/10/1966 *Anderson W.R. y Laskowski C.W.* 3912 (F); **Estado de Nayarit** 19/10/1970 *Webster G. y Breckon G.* 15745 (GH); **Estado de Nuevo León.** Mun. Gral. Zaragoza, 19/08/1948 *Meyer F. G. y D. J. Rogers* 3031 (GH); **Estado de Veracruz.** 16/10/1965 *Cronquist A. y M. Sousa* 10353 (GH); 25/06/1976 *Ortega R.* 286 (K, F); Mun. Ixtaczoquiatlán, 07/12/1981 *Nee M.* 23860 (F, GH); Mun. Orizaba 09/08/1924 *Fisher L. S/N* (F); Mun. San Andrés Tuxtla. 11/08/1953 *Dressler R. L. y C. Jones.* 48 (GH); Mun. Zacualpan 12/1907 *Purpus L.A.* 2853 (GH).

Nicaragua. Dpto. Jinotega, 22/08/1984 *Stevens W. D.* 23003 (F).

Panamá. Prov. Chiriquí. 20/07/1947 *Allen P.H.* 4726 (GH); 07/08/1972 *D'Arcy J. J. & W. G.* 6505 (F); Distrito Boquete, 15/07/1938 *Davidson M.E.* 978 (F); 03/08/1960 *Ebinger J.E.* 718 (F).

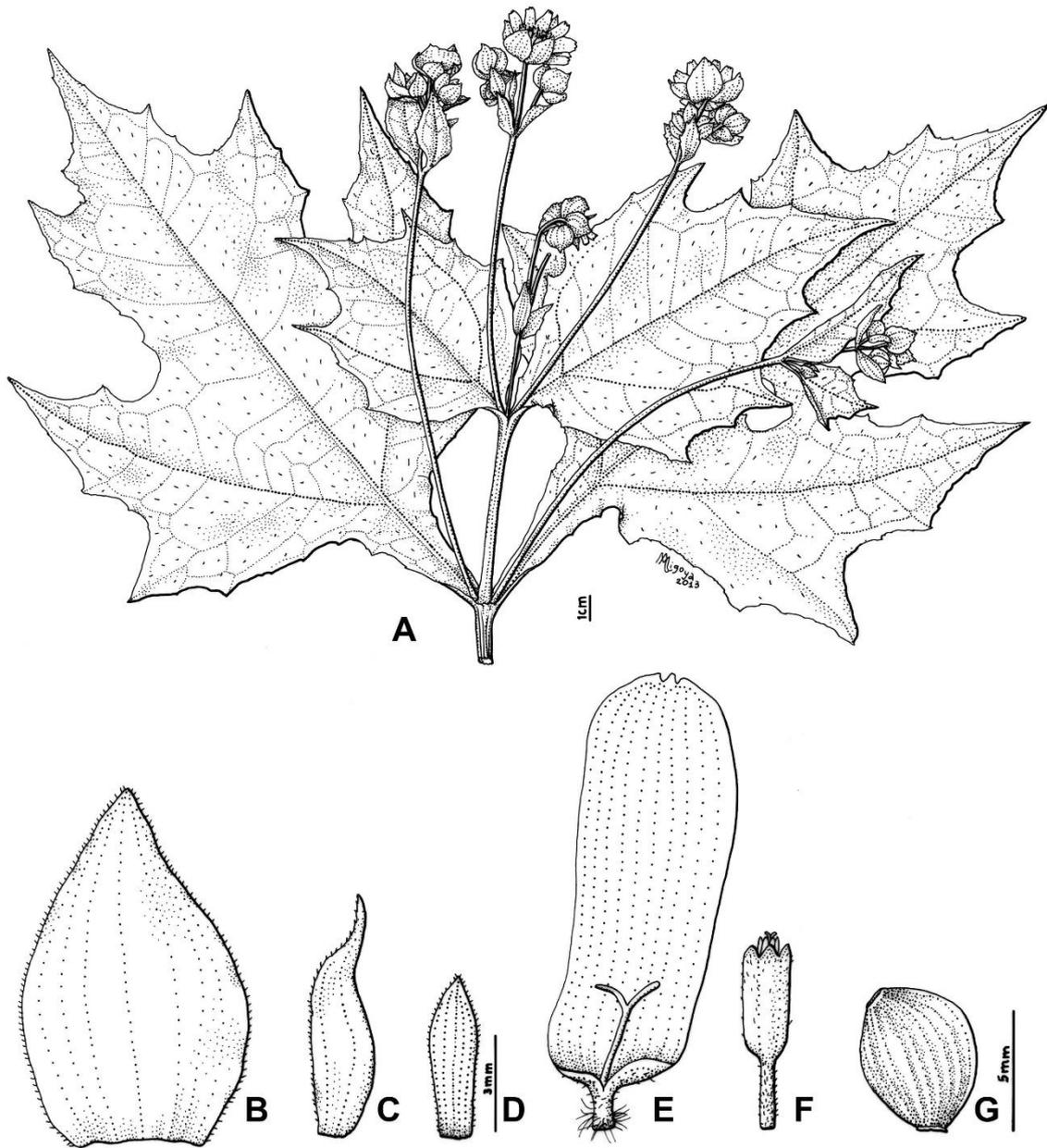


Fig.60. *Smilax uvedalius*. A. Hábito. B. Filario externo. C. Filario interno. D. Pálea. E. Flor del radio. F. Flor del disco. G. Cipsela. (*Tanger Louise F. A. s/n GH*)

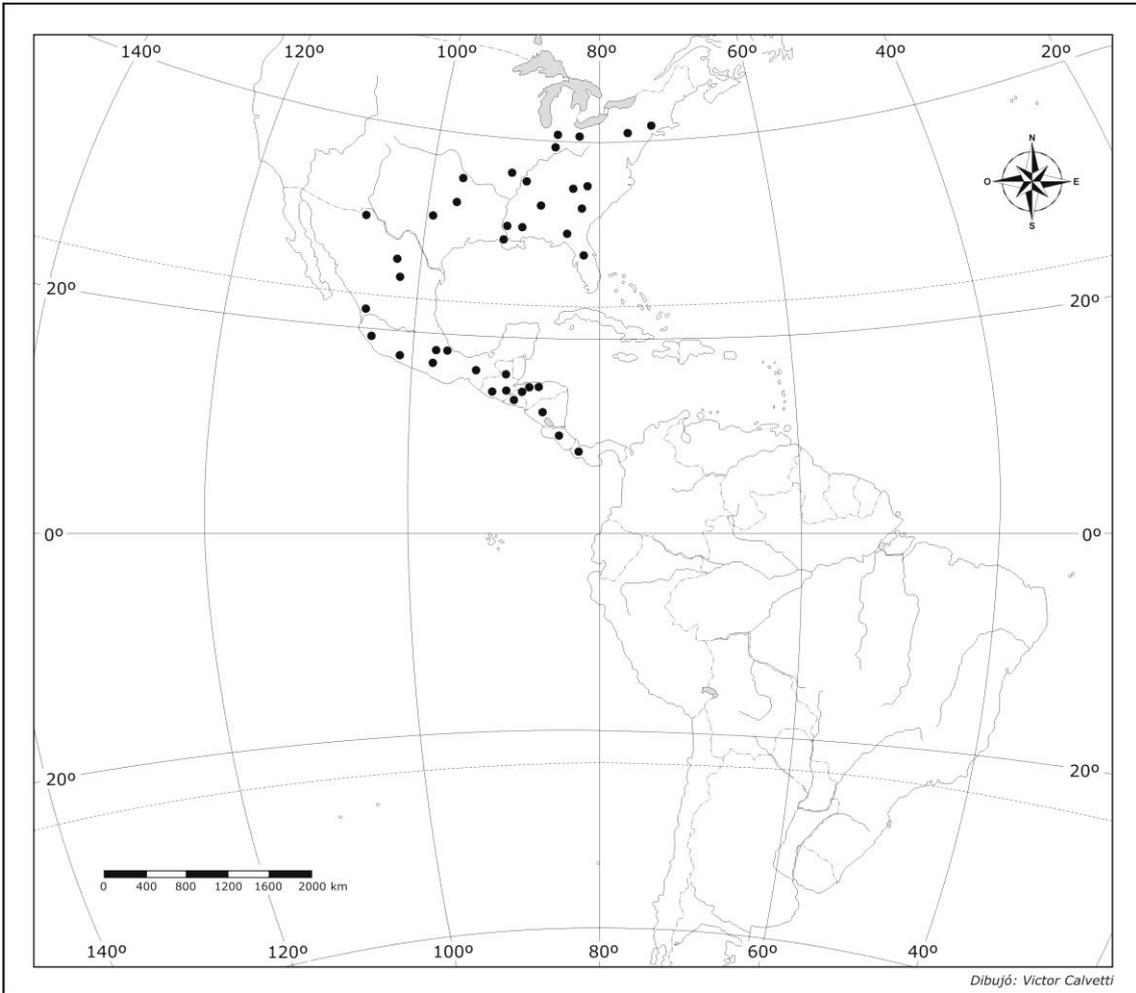


Fig.61. Mapa de distribución de *S. uvedalius*

VII- ANÁLISIS CLADÍSTICO

1- INTRODUCCIÓN

La Sistemática Filogenética o Cladística, fue formulada por Henning (1950, 1965, 1966), Eldredge & Cracraft (1980), Wiley (1981), Platnick (1979, 1982, 1986) y Nelson & Platnick (1981). Su postulado básico sostiene que sólo los grupos monofiléticos (i.e., aquellos que incluyen al ancestro común más reciente y a todos sus descendientes) pueden ser considerados como entidades históricas y por tanto constituyen unidades naturales para la clasificación taxonómica. La base lógica para inferir la monofilia de un grupo es el hallazgo de uno o más caracteres homólogos derivados restringidos a dicho grupo (sinapomorfías). Sobre la base de dichos caracteres, los taxones se ordenan de acuerdo a un patrón jerárquico representado por un diagrama con forma de árbol denominado cladograma. Un cladograma es una hipótesis de las relaciones de parentesco entre los taxones considerados.

La hipótesis a testear en esta tesis, fue la condición monofilética del género *Smallanthus*.

El análisis cladístico desarrollado en esta tesis tuvo como objetivos:

- Comprobar la monofilia del género *Smallanthus*
- Establecer las relaciones filogenéticas entre las especies de dicho género

2- ANTECEDENTES

En cuanto a las relaciones filogenética a nivel de tribu, en la filogenia molecular de Panero et al. (2001), la tribu Millerieae resultó hermana del clado (Madieae-Perityleae-Eupatorieae). A nivel de género y en base a análisis filogenéticos previos, donde se ha incluido al género *Smallanthus*, podemos mencionar que en un estudio filogenético de Heliantheae sensu lato basado en datos micromorfológicos Karis (1993), (donde no se especificó que especies de *Smallanthus* se utilizaron) dio como resultado a *Smallanthus* hermano de *Rumfordia*. Más recientemente, en un estudio filogenético molecular del "complejo *Espeletia*" (sensu Rauscher) basado en nrDNA ITS (Rauscher 2002) donde se

incluyeron 13 especies del género para el análisis; resultó una tricotomía entre el género *Smallanthus*, una especie del género *Rumfordia*, *R. guatemalensis* y el clado compuesto por el género *Ichthyothere* y el complejo *Espeletia*. Anteriormente Robinson (1981) había mencionado que *Smallanthus*, basandose en la presencia de las flores del disco funcionalmente estaminadas y las cipselas globosas, era hermano de la tribu Espeletiinae. Por otro lado las similitudes entre *Smallanthus* y *Rumfordia* fueron previamente mencionadas por diferentes autores (Greenman, 1903; Turner, 1989; Karis & Ryding, 1994; Sanders, 1977). A pesar de todos estos trabajos, hasta el momento no se han realizado análisis filogenéticos que incluyan la totalidad de las especies del género *Smallanthus*.

3- METODOLOGÍA

a- Muestreo.

Elección del grupo externo

La elección de los outgroup, se llevó a cabo sobre la base de: a) estudios filogenéticos previos (Panero et al. 2001; Karis, 1993; Rauscher, 2002); b) similitudes morfológicas y posibles relaciones de *Smallanthus* con otros grupos planteadas por autores previos (Greenman, 1903; Turner, 1989; Karis & Ryding, 1994; Sanders 1977; Robinson 1981) y c) las observaciones realizadas durante el desarrollo de esta tesis. Se seleccionaron especies pertenecientes a los géneros *Acanthospermum* (subtribu Melampodiinae), *Tridax* (subtribu Dyscritothamninae), *Ichthyothere* y *Rumfordia* (subtribu Milleriinae), todos pertenecientes a la tribu Millerieae.

Grupo interno

Se incluyó en este análisis la totalidad de las especies de *Smallanthus* (25). En total, los taxones terminales del análisis cladístico incluyendo el grupo interno y los externos, fueron 31.

b- Caracteres.

Para la obtención de los caracteres a medir, se utilizaron materiales de los siguientes herbarios: F, G, GH, ICN, K, LP, MO, NY, P, SI y US. En los casos donde no se podía acceder a ciertos materiales, se recurrió a imágenes digitales, fotografías y literatura específica. Para la observación del material al microscopio

óptico de las partes vegetativas y reproductivas fueron re-hidratadas, clarificadas en hipoclorito de sodio al 5% y posteriormente teñidas con safranina y montadas en portaobjetos. Las observaciones de los caracteres se llevaron a cabo mediante un microscopio óptico Nikon Eclipse E200 equipado con cámara clara y se tomaron fotografías con una cámara Nikon Coolpix S10. La terminología de tricomas sigue a Ramayya (1962), la terminología de la morfología general sigue a Metcalfe & Chalk (1979) y Harris & Harris (1994).

Para cada taxón se codificaron 38 caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos. Del total de los caracteres, 30 fueron codificados como cualitativos, 22 como binarios y 9 como multiestados (3-5 estados). El carácter 20 (número de series de filarios internos) a pesar de ser un carácter cuantitativo, fue codificado como cualitativo ya que los estados no presentan valores intermedios. Todos los caracteres fueron tratados como no aditivos. Los siete caracteres restantes fueron cuantitativos (tres discretos y cuatro continuos).

Caracteres

-Cuantitativos y sus rangos no estandarizados:

0. Longitud del pedúnculo: 0,15 cm-15 cm.
1. Longitud del limbo de las flores de radio: 0,1 cm-3,5 cm.
2. Longitud de la cipsela: 0,15 cm-0,85 cm.
3. Longitud del filario interno: 0,3 cm-1,2 cm.
4. Número de capítulos: 1-20.
5. Número de flores del disco: 7-100.
6. Número de flores del radio: 3-25.

-Cualitativos y sus estados:

7. Superficie del tallo: (0) estriado (1) liso.
8. Estructura del tallo: (0) hueco (1) macizo.
9. Pecíolo de las hojas inferiores: (0) presente (Fig. 18H) (1) ausente (Fig. 56A).
10. Forma del pecíolo: (0) no alado (Fig 28) (1) alado (Fig. 42I).
11. Aurícula: (0) ausente (Fig. 20A) (1) presente (Fig. 58H).
12. Forma de la aurícula: (0) incompleta (Fig. 58A) (1) completa (Fig. 18H).

13. Tipo del margen de las hojas: (0) dentado (Fig. 26A) (1) hendido (Fig. 54A) (2) entero (Fig. 22A) (3) tripartito (Fig. 60A) (4) pinnatífido o pinnatisecto (Fig. 40A).
14. Forma de la base de las hojas: (0) obtusa (Fig. 38A) (1) cordada a redonda (Fig. 48A) (2) truncada a hastada (Fig. 52) (3) atenuada a aguda (Fig. 50A).
15. Forma del ápice de las hojas: (0) atenuado (Fig. 50A) (1) agudo (Fig. 56A) (2) obtuso.
16. Venación de las hojas: (0) acródroma (Fig. 48A) (1) actinódroma (Fig. 60A).
17. Posición de los capítulos: (0) terminal (Fig. 50A) (1) axilar.
18. Textura de los filarios externos: (0) coriáceos (1) foliáceos.
19. Ápice de los filarios externos: (0) obtuso (Fig. 16B) (1) agudo (Fig. 46B).
20. Número de series de filarios internos: (0) 4 (1) 2 (Fig. 30H) (2) 1 (Fig. 56H).
21. Textura de los filarios internos: (0) coriáceos (1) papiráceos (2) foliáceos.
22. Forma de los filarios internos: (0) plano (1) cóncavo (Fig. 22C) (2) cerrado.
23. Ápice de los filarios internos: (0) obtuso (1) atenuado a agudo (Fig. 50C) (2) caudado (Fig. 56C).
24. Superficie del filario interno equinada a espinosa: (0) ausente (Fig. 50C) (1) presente.
25. Relación filario interno-cipsela: (0) sin relación (1) abrazante (Fig. 7D) (2) fusionado.
26. Receptáculo: (0) convexo (1) plano.
27. Forma de las páleas: (0) elíptica (1) ovada-lanceolada (Fig. 30D) (2) oblanceolada a rómbica (Fig. 48E) (3) oblonga (Fig. 32D).
28. Pelos cónicos simples en páleas: (0) ausentes (1) presentes.
29. Pelos glandulares en páleas: (0) ausentes (1) presentes.
30. Tipo de corolas de las flores del radio: (0) bilabiada (Fig. 24E) (1) ligulada (Fig. 56E).
31. Limbo de las flores del radio: (0) orbicular (Fig. 24E) (1) ovado a elíptico (Fig. 36E) (2) oblongo (Fig. 16E) (3) obovado (Fig. 40E).
32. Concentración densa de tricomas filiformes simples en la base del tubo de la corola de las flores del radio: (0) ausente (1) presente (Fig. 7E).

33. Relación corola de las flores del radio-cipsela: (0) corola más larga que la cipsela (Fig. 46G) (1) corola más corta que cipsela.

34. Sexualidad de las flores del disco: (0) hermafroditas (1) funcionalmente estaminadas.

35. Superficie de la cipsela: (0) lisa (1) estriada (Fig. 7F).

36. Superficie de la cipsela: (0) pubescente (1) glabra (Fig. 7F).

37. Papus: (0) presente (1) ausente (Fig. 7F).

2-Matrices

Especie/carácter	0	1	2	3	4	5	6
<i>T. trilobata</i>	2.906-4.564	2.815	1.963-2.259	1.657	1.668-1.965	1.926	1.883
<i>A. australe</i>	2.409	2.027	4.926-5.815	?	1.371	1.556	1.883
<i>A. hispidum</i>	1.961-2.011	2.139-2.196	3.148-4.333	2.007-2.708	1.371	1.325	2.090
<i>R. floribunda</i>	2.409-3.901	3.041	1.667-2.556	2.708	4.193	1.926	2.297
<i>R. guatemalensis</i>	2.409-2.641	2.815-3.153	1.963-2.259	1.657-2.708	3.450-3.599	5.621	3.542
<i>I. terminalis</i>	1.978	?	2.556	2.358-2.708	1.816	1.325	1.053
<i>S. apus</i>	3.901-4.564	3.829	3.741	4.460	3.005	3.311	2.712
<i>S. araucariophilus</i>	2.011-2.343	2.477-2.590	2.556	2.358-3.756	4.193	2.388	2.505
<i>S. cocuyensis</i>	2.243-2.575	2.815-3.041	3.148	3.759-4.460	2.707	3.311	3.749
<i>S. connatus</i>	2.906-4.896	2.252-2.646	2.556-3.741	2.358-3.759	2.262	3.311	3.542
<i>S. fruticosus</i>	2.177-2.906	2.365-3.604	1.963-2.852	2.007-3.058	4.193	3.311	4.579
<i>S. glabratus</i>	2.210-2.741	2.421-2.477	1.963	2.007-2.358	4.193	2.849	3.542
<i>S. jelskii</i>	2.077-2.906	2.083-2.477	2.259	1.832	4.193	3.311	2.920
<i>S. latisquamus</i>	2.906-4.896	4.167-5.857	4.333-5.518	4.109-5.161	1.965	3.311	3.749
<i>S. lundelli</i>	2.906-3.570	3.379	3.148-3.444	?	1.519	3.311	2.505
<i>S. macroscyphus</i>	2.110-3.205	2.365-2.590	3.148-3.741	2.358-4.460	3.450	3.311	5.616
<i>S. maculatus</i>	2.243-4.166	2.590-3.491	2.556-4.333	2.358-4.810	3.302	3.311	3.542
<i>S. mcvaughii</i>	2.575-3.404	2.984-3.322	3.148-3.741	3.058-3.759	2.410	5.621	2.505
<i>S. meridensis</i>	2.110-2.409	3.041-3.226	1.963-3.444	2.883-3.058	3.005	1.926	2.920
<i>S. microcephalus</i>	2.243-2.575	2.815	1.963	2.007	4.193	2.388	2.505
<i>S. oaxacanus</i>	2.177-5.228	2.872-3.266	1.963-2.852	2.358-4.810	3.302	3.311	2.090
<i>S. obscurus</i>	3.238-4.233	2.815-3.379	3.148	4.109	3.302	2.388	2.920
<i>S. parviceps</i>	2.011-2.575	2.275-2.477	1.667-2.259	1.657-2.007	4.193	3.311	2.505
<i>S. putnanus</i>	2.575-3.238	3.176	1.963	1.482-2.007	1.668	4.235	2.712
<i>S. pyramidalis</i>	2.508-2.575	2.365-2.759	1.963-3.444	2.007-2.708	4.193-1.222	2.388	2.505
<i>S. quichensis</i>	2.840-6.885	3.041-4.956	3.148-4.926	3.759-4.460	1.668	3.311	2.505
<i>S. riograndensis</i>	2.508-2.906	2.365	2.556	2.708	3.153	2.619	2.712
<i>S. riparius</i>	2.343-4.233	2.590-3.153	2.259-3.741	3.058-4.460	2.410	3.773	3.749
<i>S. siegesbeckius</i>	2.077-4.034	2.139-2.421	2.556-2.852	2.007-4.109	3.599	3.311	5.616
<i>S. sonchifolius</i>	3.835-2.309	2.365-2.703	1.963-3.148	2.358-3.058	4.193	2.849	3.542
<i>S. uvedalius</i>	2.475-4.233	2.815-3.829	2.556-4.333	3.409-3.759	3.302	2.849	2.505

Matriz 1. Parte de la matriz de datos utilizada en el análisis, representando solo los caracteres cuantitativos. Los valores están expresados en rangos estandarizados.

Especie/carácter	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
<i>T. trilobata</i>	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. australe</i>	0	1	0	0	0	?	0	0	2	0	[01]	1	1	2	2	2	?	1	2	1	2	1	1	1	3	0	1	1	0	1	1
<i>A. hispidum</i>	0	1	1	?	0	?	0	3	2	0	1	1	1	2	2	2	?	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>R. floribunda</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	[01]	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1
<i>R. guatemalensis</i>	0	0	0	1	0	?	0	1	1	0	[01]	1	1	2	2	1	1	0	1	0	?	1	0	1	3	?	0	0	1	1	1
<i>I. terminalis</i>	1	1	1	?	0	?	2	3	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0	1	2	1	0	1	?	0	1	1	0	1	1
<i>S. apus</i>	0	0	1	?	0	?	0	1	1	0	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. araucariophilus</i>	0	0	0	1	0	?	1	2	1	1	0	1	1	[12]	2	1	2	0	1	0	1	1	1	1	?	?	0	1	1	1	1
<i>S. cocuyensis</i>	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	2	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. connatus</i>	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>S. fruticosus</i>	0	0	0	1	0	?	2	0	1	0	0	1	0	2	2	1	1	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. glabratus</i>	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. jelskii</i>	0	0	0	1	0	?	2	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>S. latisquamus</i>	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. lundellii</i>	0	0	0	0	0	?	0	2	0	0	0	1	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	?	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. macroscyphus</i>	0	0	0	1	0	?	0	2	1	0	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. maculatus</i>	0	0	0	1	0	1	[13]	1	1	1	0	1	1	2	2	1	2	0	1	0	3	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. mcvaughii</i>	0	0	0	1	1	1	4	2	0	1	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	3	1	0	1	1	1	1
<i>S. meridensis</i>	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	2	2	1	1	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>S. microcephalus</i>	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. oaxacanus</i>	0	0	0	1	1	0	4	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	1	0	1	3	1	0	1	1	1	1
<i>S. obscurus</i>	0	0	0	1	1	0	3	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. parviceps</i>	0	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	2	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. putlanus</i>	0	0	0	1	0	?	1	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1	?	?	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. pyramidalis</i>	0	0	0	1	0	?	2	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. quichensis</i>	0	0	0	1	0	?	0	3	0	0	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1
<i>S. riograndensis</i>	0	0	0	1	0	?	0	2	1	0	0	1	1	1	2	1	1	0	1	0	2	1	0	1	2	?	0	1	1	1	1
<i>S. riparius</i>	0	0	0	1	0	?	1	2	1	1	0	1	1	2	2	1	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>S. siegesbeckius</i>	0	0	1	?	0	?	0	3	1	0	0	1	1	2	2	1	2	0	1	0	1	0	1	1	3	1	0	1	1	1	1
<i>S. sonchifolius</i>	0	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	2	1	1	1	3	1	0	1	1	1	1
<i>S. uvedalius</i>	0	0	0	1	0	?	3	2	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1

Matriz 2. Parte de la matriz de datos utilizada en el análisis, representando solo los caracteres cualitativos.

c- Análisis filogenético.

El análisis de máxima parsimonia se realizó mediante el programa TNT v 1.1 (Goloboff et al. 2008). Los cladogramas fueron obtenidos a través de una búsqueda heurística, partiendo de 1000 RAS (Random Addition Sequences) y usando el algoritmo TBR (tree bisection-reconnection) guardando 10 árboles por cada repetición. El Índice de Consistencia y de retención (CI y RI, respectivamente) se calcularon utilizando secuencias de comando en TNT. Los valores de soporte para cada clado, se obtuvieron mediante al análisis Jackknife (JK) (Farris et al. 1996) con 1000 réplicas y P=0, 36 y mediante el soporte de Bremer (SB) (Bremer 1988). En la matriz de datos, aquellos estados de carácter que eran inaplicables o que no pudieron definirse, se indicaron con "?". Para una mejor visualización de los caracteres y sus estados, la matriz de datos fue graficada aquí en dos partes, una representando solo los caracteres cuantitativos y otra representando solo los cualitativos. La evolución de cada carácter fueron discutida mediante la visualización de la opción "character mapping" del TNT.

4- RESULTADOS

El análisis cladístico resultó en un solo cladograma más parsimonioso, de 172 pasos de longitud. El índice de consistencia (CI)= 0, 392 y el de retención (RI)= 0, 516. El único cladograma obtenido en el análisis, fue graficado para una mejor visualización en dos figuras: la Fig. 62 con sólo los caracteres cualitativos y la Fig. 63 con solo los caracteres cuantitativos.

Los géneros *Ichthyothere* y *Acanthospermum* resultaron como grupos hermanos, con un Jackknife de 86 y un soporte de Bremer de 31. Mientras que el grupo monofilético formado por *Acanthospermum hispidum* y *A. australe* obtuvo un JK=71 y un SB=24. Los géneros *Rumfordia* y *Smallanthus* resultaron como grupos hermanos con un JK= 86 y SB= 36. De las dos especies de *Rumfordia* incluidas en este análisis, *R. floribunda* resultó hermana de *Smallanthus*. Las especies del género *Smallanthus* resultaron en un grupo monofilético, en el único cladograma obtenido con un JK<50). El clado de *Smallanthus* resultó soportado el carácter 32/1 presencia de una concentración densa de tricomas filiformes simples en la base del tubo de la corola de las flores del radio y por el carácter 34/1 flores del disco funcionalmente estaminadas. Dentro del clado del género *Smallanthus* se

podieron definir dos grandes clados (A y B) y *S. microcephalus* en un linaje independiente. El clado A quedó integrado por *S. glabratus*, *S. fruticosus*, *S. pyramidalis* y *S. jelskii* soportado por el carácter 13/2 (margen de las hojas entero). Dentro del clado A, *S. pyramidalis*, *S. jelskii* y *S. fruticosus* forman en un clado soportado por el carácter 19/0 (ápice del filario externo obtuso). El clado B quedó integrado por *S. sonchifolius*, *S. parviceps*, *S. riograndensis*, *S. apus*, *S. siegesbeckius*, *S. macroscyphus*, *S. latisquamus*, *S. quichensis*, *S. lundelli*, *S. riparius*, *S. maculatus*, *S. putlanus*, *S. uvedalius*, *S. araucariophilus*, *S. oaxacanus*, *S. mcvaughii*, *S. obscurus*, *S. meridensis*, *S. connatus* y *S. cocuyensis*, soportado por el carácter 14/2 (forma de la base de las hojas, truncada a hastada). Dentro del clado B, el único grupo que obtuvo un valor de soporte significativo quedó conformado por *S. macroscyphus* y *S. siegesbeckius*, el cual forma un grupo monofilético con un JK=53 y un SB=26, soportado por solo caracteres cuantitativos 1/0,45–0,6 (tamaño del limbo de las flores del radio), 4/15 (número de capítulos) 6/25 (número de flores del radio). El resto de los grupos del clado B, obtuvieron valores de soporte muy por debajo de 50.

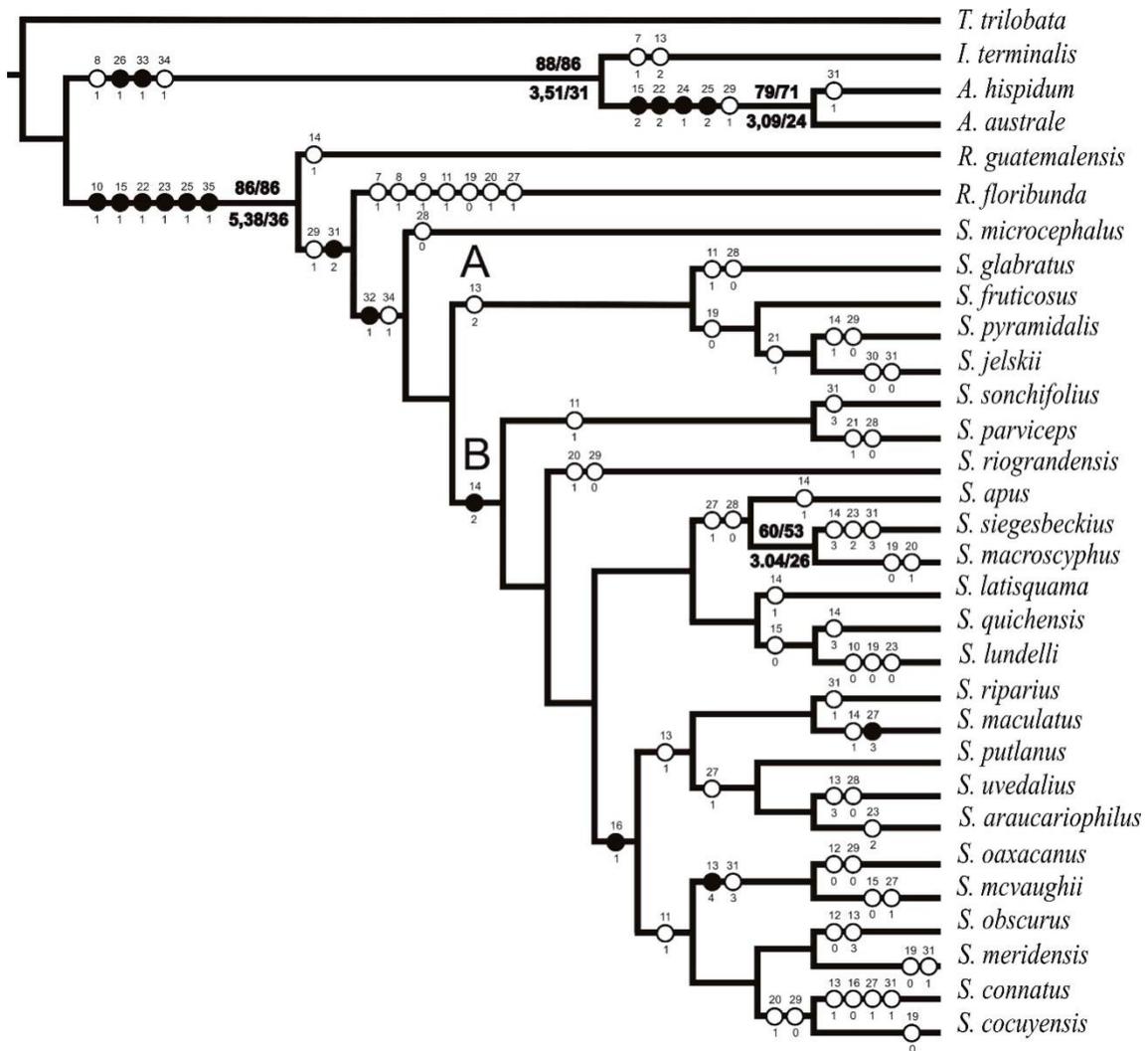


Fig.62.

El único cladograma más parsimonioso, de 172 pasos de largo, índice de consistencia (CI) =0.392 y el índice de retención (RI) =0.516. Del total de los caracteres incluidos en el análisis (cuantitativos y cualitativos) sólo los caracteres cualitativos están representados en esta figura, para una mejor visualización. Los números por encima de las ramas son los valores de soporte de Jackknife (absoluto / GC). Los números por debajo de las ramas son valores de soporte Bremer (absoluto / relativo). A y B representan los dos clados principales de *Smilanthus*. Los círculos negros son sinapomorfías y los círculos blancos son homoplasias. Los números por encima de los círculos son el número de carácter y el número por debajo de los círculos son el estado del carácter.

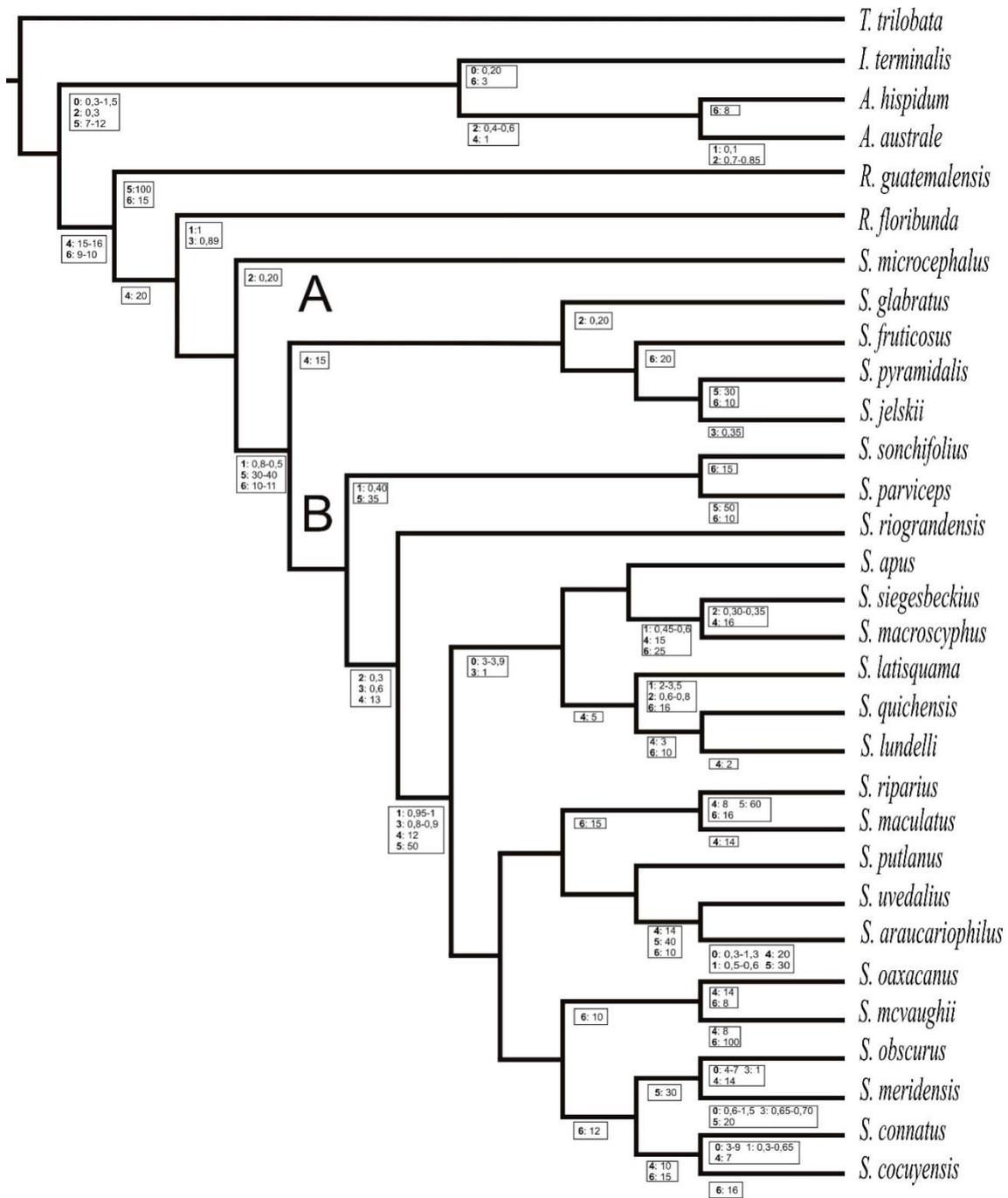


Fig.63

El único cladograma más parsimonioso, de 172 pasos de largo, Índice de consistencia (IC) =0.392 e índice de retención (RI) =0.516. Del total de los caracteres incluidos en el análisis (cuantitativos y cualitativos) sólo los caracteres cualitativos están representados en esta figura, para una mejor visualización. Los números por encima de las ramas son las sinapomorfías. Los caracteres cuantitativos fueron colocados aquí con sus valores no estandarizados para una mejor comprensión. Matriz 1.

5- DISCUSION

a- Circunscripción de *Smallanthus*

Como resultado del análisis, el género *Smallanthus* resultó monofilético. El único cladograma más parsimonioso obtenido, aunque con un relativo bajo soporte, mostró a *Smallanthus* definido por la presencia de una concentración densa de tricomas filiformes simples en la base del tubo de la corola de las flores del radio. Otro carácter que definió al género fue la presencia de flores del disco funcionalmente estaminadas, carácter que es compartido por el clado más basal *Ichthyothere-Acanthospermum*.

Los resultados de este análisis mostraron una estrecha relación entre *Smallanthus* y *Rumfordia* en coincidencia con trabajos previos (Greenman, 1903; Turner, 1989; Karis & Ryding, 1994; Robinson 1981). Sanders (1977) planteó que el género *Rumfordia*, y particularmente *R. guatemalensis*, presentaba ciertas semejanzas con algunas especies del género *Polymnia*, sin especificar con cuales especies de *Polymnia* existe la semejanza. El trabajo de Sanders (1977) fue previo al re-establecimiento del género *Smallanthus* (Robinson, 1981) en el cual gran parte de las especies pertenecientes a *Polymnia* fueron transferidas al género *Smallanthus*, por lo que posiblemente las especies a las que hizo referencia Sanders 1977 sean las que hoy pertenecen al género *Smallanthus*.

Por otro lado, el análisis de esta tesis resuelve parcialmente las politomías que resultaron del trabajo Rauscher (2002), ya que el género *Ichthyothere* y *Smallanthus* resultaron no estar cercanamente relacionados y el género *Rumfordia* resultó hermano de *Smallanthus*. A su vez los resultados de ésta tesis, coinciden con los de Rauscher (2002) en que *Rumfordia* no sería monofilético y *Smallanthus* si lo sería. Finalmente la especie del genero *Rumfordia* más cercana a *Smallanthus* en el análisis de Rauscher (2002) resultó ser *R. guatemalensis* mientras que en este análisis, la especie *R. floribunda* resultó hermana de *Smallanthus*.

Futuros estudios donde sean incluidas todas las especies del género *Rumfordia* son necesarios para resolver la monofilia del grupo y las relaciones de sus especies con el género *Smallanthus*.

b- Relaciones entre las especies de *Smallanthus*

Smallanthus microcephalus queda en la posición más basal dentro del género. Algunas de las especies del clado A, fueron incluidas en el "complejo glabrata" de Wells (1965). Las especies del complejo de Wells (1965) fueron: *S. glabrata*, *S. fruticosus*, *S. parviceps* y *S. microcephalus*; las cuales de acuerdo con el autor, quedaban reunidas por el hábito (arbustivo o arbóreo) y por la distribución geográfica (América del Sur, más específicamente Sur-oeste de Venezuela, Ecuador, Perú y Colombia). En el análisis de Rauscher (2002) las especies *S. fruticosus*, *S. microcephalus* (dos de las especies del complejo) no resultaron estar cercanamente relacionadas. En éste trabajo de tesis, las especies que componen el complejo de Wells (1965), resultaron en clados diferentes. Por lo que se podría concluir, que estas especies podrían no estar relacionadas entre sí y que el concepto de "complejo glabrata" no estaría sustentado filogenéticamente. Finalmente, sería importante tener en cuenta que las especies del clado A, tienen caracteres morfológicos en común, tales como hábito arbustivo o arbóreo, hojas isomorfos generalmente ovadas y de ápice agudo con pecíolos alados y márgenes nunca pinnatisectos, pinnatífidos, ni tripartitos, los capítulos (excepto *S. parviceps* del clado B y *S. microcephalus*), son pequeños y numerosos dándoles un aspecto característico a las plantas. También es importante comentar que estas especies de *Smallanthus* son las que más se asemejan morfológicamente a las especies del género *Rumfordia* utilizadas para este estudio, principalmente por el tamaño y la forma de sus hojas y en el número de capítulos.

Dentro del clado A, *S. jelskii*-*S. pyramidalis*, las únicas especies del género *Smallanthus* que poseen un hábito de crecimiento arbóreo, se encuentran formando un grupo monofilético definido por la presencia de los filarios internos papiráceos. En el trabajo de Rauscher (2002) ambas especies también resultaron en un grupo monofilético.

Una observación sobre *S. jelskii* es la presencia de la corola de las flores del disco de tipo unilabiada o bilabiada, que no se encuentra en ninguna otra especie del género *Smallanthus* y que comparte con el género *Tridax*. Esta característica de las flores de *S. jelskii* fue comentada en su descripción original por Hieronymus (1901). Wells (1965) por su parte, hizo referencia a la corola de *S. jelskii*, planteando que no es bilabiada sino que el "labio" sería una proyección del pericarpio del fruto. Finalmente Karis (1993) planteó que *Tridax* y *Smallanthus* a

veces poseen pequeños lóbulos adaxiales en las flores del radio. En este trabajo y en concordancia con los diferentes autores (Hieronymus, 1901; Karis, 1993), se considera que las corolas de *S. jelskii* son bilabiadas y comparables a las corolas presentes en el género *Tridax* y en el resto de las subtribus de la tribu Millerieae. Este carácter aparece independientemente en los diferentes grupos de la tribu Millerie, por lo que no tiene valor para definir grupos dentro de esta tribu.

Dentro del clado B, *S. macroscyphus*-*S. siegesbeckius* son el único grupo monofilético que posee soporte significativo. Ambas especies fueron incluidas en un grupo denominado "grupo Yacón" (Grau y Rea, 1997), dicho grupo está formado por las especies *S. sonchifolius*, *S. connatus*, *S. riparius*, *S. meridensis*, *S. siegesbeckius* y *S. macroscyphus*. Según (Grau y Rea, 1997), estas especies se agrupan sobre la base de su distribución geográfica, hábito de crecimiento y la morfología de las partes aéreas. Los estudios basados en datos moleculares no incluyeron a *S. macroscyphus*, ya que probablemente Rauscher (2002) se basó en lo expuesto por (Wells, 1965; Robinson, 1978), que consideraban a *S. macroscyphus* sinónimo de *S. connatus*. A su vez (Rauscher 2002) *S. siegesbeckius* resulta hermano del clado *S. connatus*-*S. fruticosus*. Finalmente, en este trabajo de tesis *S. fruticosus* se encuentra en un clado diferente (clado A) al resto de las especies del "grupo Yacón". Por lo que se concluye, que las especies incluidas dentro de este grupo, podrían no estar relacionadas filogenéticamente entre sí.

El resto de los grupos del clado B poseen bajos soportes, por lo cual no se podrían generar hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre estas especies. Por lo tanto, se discute a continuación solo algunos grupos de especies que han sido analizados previamente por otros autores, con los resultados de este trabajo.

En el caso del grupo conformado por *S. maculatus* y *S. uvedalius*, autores como Wells (1965) y Robinson (1978) consideran a estas especies como entidades diferentes. Por su parte Turner (1988), concluye que la razón para separar a *S. uvedalius* de *S. maculatus* que plantea Wells (1965) (tamaño de cipselas) no son razones suficientes, ya que el tamaño del fruto es un carácter muy inconsistente y variable (Turner 1988). Finalmente, en los resultados de Rauscher (2002), ambas especies no están cercanamente relacionadas, lo cual concuerda con nuestros resultados. Podemos concluir que no sólo son especies diferentes, sino también que estarían alejadas filogenéticamente.

El grupo *S. oaxacanus-S. mcvaughii* quedó definido en este trabajo, por los caracteres, presencia de 10 flores del radio, margen de la lámina pinnatífido y limbo de las flores del radio obovado. Wells (1967) planteó en su trabajo, que *S. mcvaughii* es muy similar a *S. oaxacanus*, principalmente en su aspecto general, pero que se diferencian principalmente por el tamaño de las plantas, las bases de las lámina, el tamaño del capítulo, la forma y el tamaño de los filarios, la forma y tamaño de paleas, el tamaño y color de las flores del radio y el tamaño y forma de la cipsela. Por su parte Rauscher (2002), no incluyó en su análisis a *S. mcvaughii*. A pesar de las similitudes observadas entre ambas especies, los bajos soportes no permiten generar ninguna hipótesis en base a las relaciones filogenética, que pueda existir entre estas especies.

Por último, en el caso de las especies *S. cocuyensis* y *S. meridensis*, en el trabajo de Wells (1965) *S. cocuyensis* es considerada sinónimo de *S. meridensis*. Los autores Robinson (1978) y Rauscher (2002), coinciden con Wells (1965) por lo que no consideraron a *S. cocuyensis* en sus análisis. En esta tesis, son consideradas especies diferentes (Ver. Pag 41. Obs. Nota 1) y a pesar del bajo soporte, ambas especies resultaron no estar cercanamente relacionadas.

c- Evolución y valor de los caracteres cuantitativos.

El análisis los caracteres cuantitativos sin discretizar, permitió observar diferentes patrones, que se discuten a continuación. Las especies basales de *Smallanthus* presentaron las corolas de las flores del radio comparativamente más cortas, como así también los filarios internos más cortos y un mayor número de capítulos por capitulescencia. Las especies más derivadas, por el contrario presentaron las corolas de las flores del radio y los filarios internos comparativamente más largos y también un menor número de capítulos por capitulescencia. Esto podría corresponder con la idea que plantea Andersson (1996, 2008), que sería más favorable la presencia de flores del radio cuando las unidades básicas de atracción son capítulos solitarios, que en lugar de pequeños capítulos en grandes inflorescencias. Es posible que la agregación de flores en unidades más grandes mejore la presentación visual de la planta, favoreciendo la selección de las flores más conspicuas (Andersson 1991).

La evidencia indirecta de tal sinergia, es provista por la ocasional reducción (o pérdida) de estructuras de atracción en compuestas con muchos capítulos

reunidos en inflorescencias compuestas (Burt 1977; Leppik 1977; Andersson 1991; Andersson and Widen, 1993).

El número de flores del disco es superior en las especies más basales del género *Smallanthus* y los valores más bajos se dan en las especies derivadas. A su vez, el número de flores del radio no evidenció una clara tendencia. Dentro de *Smallanthus* el número de flores del disco tiene un mayor rango de variación (entre 30 y 100 flores), que la observada para las flores del radio (de 8 a 25 flores). Este patrón también fue observado por Dos Santos y Stubblebine (1987) en *Acanthospermum hispidum* (subtribu Melampodiinae) sugiriendo un mayor compromiso de la planta, para una menor variación en el número de flores femeninas y un menor compromiso en el número de flores masculinas, probablemente debido a la importancia en el control del número de semillas.

Los caracteres cuantitativos utilizados en este análisis, aportaron información filogenética que permitió la distinción de algunos patrones en el número y medidas de las estructuras florales de *Smallanthus*. Estudios más específicos deberían llevarse a cabo en *Smallanthus* para poder establecer las interacciones planta-polinizador y la relación de estos patrones con la consecuentemente, dispersión del género.

d- Evolución de caracteres cualitativos

Uno de los caracteres que soportaron la monofilia del género *Smallanthus* es la presencia de flores de disco funcionalmente estaminadas, compartido con el clado basal *Ichthyothere-Acanthospermum*. Rauscher (2002) lo consideró como un carácter evolutivamente muy lábil. La agrupación de géneros por la esterilidad de las flores del disco, podría considerarse artificial, debido a que es probable que este carácter haya evolucionado independientemente en varias oportunidades dentro de las Asteraceae, como evidencia de ello, es la presencia de dicho carácter en diferentes tribus dentro de la familia Asteraceae (Bentham, 1873). Como señalaron Turner y Johnston (1956), Gray (1884) fue el primero en poner atención en la naturaleza artificial de la subtribu Melampodiinae, la cual estaba definida por los caracteres: flores del disco estériles y fusión de las ramas de los estilos, que aparecieron independientemente en varias líneas filogenéticas en las Asteraceae (Turner 1978a). Stuessy (1973) previamente había planteado la artificialidad en el agrupamiento de géneros por la esterilidad de las flores del disco, mientras que Turner (1978a) argumentó que los frecuentes cambios en la

función de las flores del disco entre especies estrechamente relacionadas de *Chrysanthellum* (tribu Coreopsidae) sería el resultado del simple sistema genético subyacente. La presencia flores del disco funcionalmente estaminadas, surgió independientemente en taxa de diferentes subtribus (Desmanthodiinae, Espeletiinae y raramente en Galinsoginae y Guardiolinae) dentro de Millerieae.

e- Análisis filogenéticos y componentes químicos

Diversos autores han propuesto relaciones entre las especies de *Smallanthus*, basados en sus constituyentes químicos. Estudios basados en lactonas sesquiterpénicas (Bach et al., 2007) y diterpenos en la corteza de la raíz (Coll Aráoz et al. 2010), proponen que *S. connatus* y *S. macroscyphus* son diferentes taxa, a diferencia de Wells (1965) y Robinson (1978) que consideraron a estas especies como sinónimos. En esta tesis, *S. connatus* resultó filogenéticamente distante de *S. macroscyphus*, en coincidencia con lo planteado por los análisis químicos previos.

Bach et al. (2007) también plantea en su trabajo que *S. connatus* está más relacionada químicamente con *S. sonchifolius* que con *S. macroscyphus*. En el análisis molecular de Rauscher (2002) *S. connatus* y *S. sonchifolius* se encuentran filogenéticamente distantes a igual que en nuestros resultados. Sería importante incluir en estudios futuros moleculares a *S. macroscyphus* con el fin de resolver la relación de esta especie con otras especies del género *Smallanthus*.

Finalmente Coll Aráoz et al. (2010) en el trabajo de sustancias derivadas del ácido kaurenoicoygeranylnerol reportadas en especies del género *Ichthyothere*, resultaron ser similares a las encontradas en el género *Smallanthus*, sugiriendo una estrecha relación entre ambos géneros.

VIII- ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

1- INTRODUCCIÓN

La biogeografía es el estudio de las distribuciones geográficas de los seres vivos, e incluye disciplinas como la geografía, biología y geología (Crisci *et al.*, 2000). A partir de De Candolle (1820) se distingue entre la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica. El enfoque histórico explica las distribuciones por factores históricos, es decir, los que no intervienen en la actualidad, busca sus explicaciones en las causas que existían en el pasado y se ocupa de cómo los procesos a largo plazo afectan la distribución. Existen cuatro enfoques que trabajan principalmente en la historia de la distribución de grupos individuales, uno de ellos es el de los métodos basados en eventos.

Los métodos basados en eventos han ganado reconocimiento en la biogeografía histórica en los últimos años (Miranda-Esquivel, 1999; Zink *et al.* 2000; Sanmartin *et al.* 2001; Vinnersten & Bremer, 2001). Postulan modelos explícitos de los procesos que afectan la distribución geográfica de los seres vivos. Los diferentes tipos de procesos (dispersión, extinción, duplicación y vicarianza) son identificados y se les asignan valores de costo-beneficio bajo un modelo explícito de funcionamiento de la naturaleza. En consecuencia, la historia de la distribución de un taxón es inferida sobre la base de la información filogenética y aplicando el criterio de máximo beneficio y mínimo costo con respecto a todos o sólo a algunos de estos procesos (Crisci *et al.*, 2000). Se han propuesto al menos cinco métodos basados en eventos. Específicamente en esta tesis se aplicará el análisis de dispersión vicariancia (DIVA) el cual permite también establecer la posible área ancestral del taxón en estudio. Este método fue desarrollado por Ronquist (1997) a partir de sus ideas previas, aplicadas originalmente a asociaciones entre especies. La reconstrucción de las áreas ancestrales de un taxón se realiza sobre la base de su cladograma de áreas, de dos reglas de optimización y una matriz de costos asignados a los distintos tipos de eventos. Las reglas de optimización son las siguientes: a) El nodo ancestral no puede contener un área que no esté ocupada por alguno de sus descendientes; b) El nodo ancestral debe contener al menos un área de la distribución de cada uno de sus dos nodos descendientes. DIVA opera a través de la optimización de una matriz tridimensional de costos, construida sobre la base de datos de distribución y cladísticos de uno o más grupos de organismos

que habiten un grupo de áreas en común. Las premisas para la construcción de estas matrices son las siguientes: si la especiación se debe a vicariancia, separando una distribución amplia en dos grupos de áreas mutuamente excluyentes, el costo asignado es 0; los eventos de dispersión entre áreas tienen un costo de 1 por cada área agregada a la distribución original; y los eventos de extinción tienen asimismo un costo de 1 por cada área eliminada de la distribución.

Por otra parte, se aplicará también el método de Áreas ancestrales. El método de Áreas ancestrales fue formulado por Bremer (1992, 1995), quien consideró que la búsqueda de las áreas ancestrales de un grupo determinado de organismos, es una parte válida del estudio de la historia natural de ese grupo. El método de Áreas ancestrales sostiene dos postulados: a) Las áreas que son topológicamente más plesiomórficas en un cladograma (presentes en las ramas más profundas) de un grupo particular de taxones, tienen la mayor probabilidad de ser parte del área ancestral de ese grupo respecto de aquellas que son posicionalmente más apomórficas; b) Las áreas representadas en numerosas ramas del cladograma tienen mayor probabilidad de ser parte del área ancestral respecto a aquellas representadas en pocas ramas. Este método se aplicará para poder determinar la probabilidad relativa de que determinadas áreas sean parte del área ancestral del género *Smallanthus* a partir de la topología de su cladograma de áreas y para comparar estos resultados con el/las área/s ancestral/es hallada/s por el DIVA.

2- ANTECEDENTES

Los registros polínicos más antiguos de Asteraceae son asignados a Carduoideae y Mutisioideae del Paleógeno (Eoceno-Oligoceno, 37-55 millones de años) de África, Australia y sur de Sudamérica (Zavada & De Villiers, 2000; Barreda *et al.*, 2009). Recientemente (Barreda *et al.*, 2010b) descubrieron el primer microfósil claramente asignable a Asteraceae, proveniente de la región noroeste de Patagonia, correspondiente al Eoceno Medio (47.5 millones de años). Esta datación coincide aproximadamente con aquella estimada por Funk *et al.* (2005) (50 millones de años) y por Kim *et al.* (2005) (42-47 millones de años) sobre la base de tasas de sustitución de distintos genes y establece la edad mínima para la familia. Por otra parte, la tribu Millerieae, en base a los últimos análisis filogenéticos (Baldwin 2009), estaría entre los linajes de más reciente aparición

dentro de las Heliantheae Alliance y de la familia Asteraceae. No existen registros fósiles que permitan realizar inferencias precisas acerca de la edad cronológica de la misma, pero si existen registros polínicos fósiles de otras tribus cercanas (Heliantheae-Helenieae), que datan de aproximadamente 15 millones de años (Mioceno medio) (Demarcq *et al.*, 1976; Nagy, 1969; Gray, 1964). Finalmente Rauscher (2002) estimó la edad aproximada de los ancestros del "complejo *Espeletia*", estrechamente relacionado al género *Smallanthus*, en aproximadamente 2 a 4 millones años.

OBJETIVOS

Desarrollar un estudio de biogeografía histórica del género *Smallanthus* para hallar la posible área ancestral del género y poder dilucidar los procesos que podrían haber moldeado la distribución actual del género.

3- METODOLOGÍA

-Delimitación de las áreas.

Un área de endemismo es definida como una región geográfica a la cual uno o más taxa están confinados. En este trabajo, la región en la cual se distribuye el género fue dividida en una primera instancia, en diez áreas de endemismo, de las cuales A, B, C, D, E, F y G corresponden a provincias fitogeográficas consideradas por Cabrera y Willink (1973) y las áreas H, I y J están basadas en Takhtajan (1986) y Thorne (1993). En una segunda instancia el área B, fue subdividida en tres áreas que corresponden a las fitoregiones de Josse, C. *et al.* (2009).

Áreas consideradas para el análisis de DIVA y Áreas Ancestrales:

- A** Provincia Paranense
- B** Provincia Yungas
- C** Provincia Pampeana
- D** Provincia Mesoamericana de montaña
- E** Provincia Pacífica
- F** Provincia Venezolana
- G** Provincia Guayana

H Costa atlántica y Golfo costero

I Provincia Apalaches

J Provincia Praderas de América del norte

Áreas consideradas para el segundo análisis de Áreas Ancestrales:

B1 Fitoregión Andes del Norte

B2 Fitoregión de Los Yungas

B3 Fitoregión Boliviano-Tucumano

Descripción de las áreas más representativas para el género *Smallanthus*:

Las áreas H, I y J no fueron descritas a continuación, ya que una sola especie del género, *Smallanthus uvedalius* habita en estas regiones, por lo que no se consideran aquí, dentro de las áreas más representativas del género.

(E) Prov. Pacífica, la cual se extiende por las laderas accidentales bajas de los Andes ecuatorianos y colombianos, los valles interandinos y se prolonga por las regiones bajas y las costas de América Central, siendo considerada una de las regiones más húmedas del globo. No hay especies de *Smallanthus* que sean endémicas de esta provincia. En el caso de *S. uvedalius* además de las regiones mencionadas más arriba, también tiene representantes aquí. Por su parte *S. maculatus* y *S. oaxacanus* se encuentra además en la provincia mesoamericana de montaña **(D)**.

(D) Prov. Mesoamericana de montaña: ocupa las llamadas "tierras frías" de América Central y México, sobre la Sierra madre Oriental, la Sierra madre Occidental, las cadenas del sur de México y las montañas elevadas de Guatemala y Panamá. Se encuentra por encima de los 1000 m y llega hasta algo más de los 4000 m. *Smallanthus* presenta 7 especies endémicas en esta provincia, *S. apus*, *S. latisquamus*, *S. lundelli*, *S. mcvaughii*, *S. obscurus*, *S. putlanus* y *S. quichensis*.

(F) Prov. Venezolana: ubicada entre la provincia de la Sabana de Venezuela y Colombia y las primeras estribaciones de los Andes. Una sola especie de

Smallanthus está presente en esta provincia, *S. riparius* la cual también se ha registrado en la provincia de las Yungas (B).

(B) Prov. de las Yungas: se extiende por las laderas orientales de los Andes, formando una angosta franja desde Venezuela hasta el noroeste de Argentina. La característica más importante que define a esta provincia es la constante presencia de neblinas que cubren las montañas, que junto a las abundantes precipitaciones conforman un ambiente muy húmedo. Esta es la provincia donde se encuentra el mayor número (9) de endemismos del género *Smallanthus*: todas las especies del clado A (*S. glabratus*, *S. fruticosus*, *S. pyramidalis*, *S. jelskii*), *S. cocuyensis*, *S. meridensis*, *S. microcephalus*, *S. parviceps*, y *S. sonchifolius*. Por otra parte también se encuentran las especies *S. macroscyphus* y *S. siegesbeckius* que además están en la Provincia Paranense (A) y *S. connatus* que también se encuentra en la provincia Pampeana.

(B1) Fitoregión Andes del Norte: Abarca desde el macizo de la Sierra de Santa Marta en Colombia hasta Abra de Porculla en la región conocida como la Depresión de Huancabamba en el norte del Perú (Van der Hammen 1974; Simpson 1975). Las especies de *Smallanthus* endémicas de esta región son *S. cocuyensis* y *S. meridensis*.

(B2) Fitoregión de Los Yungas: se extiende por las laderas montañosas y cordilleras de las vertientes orientales de los Andes tropicales, desde el norte de Perú hasta el centro de Bolivia. Las especies de *Smallanthus* endémicas de esta región son *S. glabratus*, *S. jelskii* y *S. parviceps*.

(B3) Fitoregión Boliviano-Tucumano: se extiende hacia el sur a continuación de los Yungas, se distribuye por las laderas y serranías orientales de la Cordillera Andina, desde el centro de Bolivia al noroeste de Argentina. Una única especie de *Smallanthus* es endémica de esta región *S. siegesbeckius*.

(A) Prov. Paranense: abarca el extremo sur del Brasil, al oeste de la Serra do Mar, hasta el centro de Rio Grande do Sul, el extremo nordeste de la Argentina y el este del Paraguay. El terreno es montañoso, con serranías de poca altura que van elevándose hacia el este, hasta alcanzar unos 1000 m en el extremo sur del planalto y hasta los 3000 m en las montañas costeras. Dos especies de

Smallanthus son endémicas de esta provincia, *S. araucariophilus* la cual se encuentra circunscripta a los bosques de araucarias (Mondin, 2004) y *S. riograndensis*.

(C) Prov. Pampeana: Abarca las llanuras del este de la Argentina, el Uruguay y la mitad austral del estado de Rio Grande do Sul en Brasil. Se caracteriza por zonas llanas o ligeramente onduladas, con algunas montañas de poca altura (hasta los 1200 m). Una única especie está presente en esta provincia *S. connatus*, siendo la más austral del género.

-Elección de los taxa.

En el cladograma obtenido, se reemplazaron todos los taxa terminales por sus respectivas distribuciones.

-El Análisis de dispersión y vicariancia (*DIVA*)

Las áreas ancestrales fueron reconstruidas usando *DIVA* 1.1 (Ronquist, 1996) según el método de optimización de dispersión-vicariancia. El programa *DIVA* versión 1.1 (Ronquist, 1996) aplica el método y genera las reconstrucciones posibles de las distribuciones ancestrales para cada nodo. Las diez áreas fueron corridas sin restricciones.

De acuerdo a Ronquist (1996), las optimizaciones se hacen menos confiables hacia la raíz del árbol, probablemente porque los estados globalmente óptimos en el nodo basal están influenciados por el resto del árbol. La distribución ancestral del grupo (el nodo basal) se hace menos confiable porque incluye todas o la mayoría de las áreas ocupadas por los terminales.

-Áreas ancestrales.

A partir del cladograma del grupo en estudio, obtenido en el análisis cladístico, se asignó para cada terminal el/las áreas de endemismo que coincidieron con la distribución geográfica de cada especie del género *Smallanthus*.

Todas las áreas ausentes se consideraron como pérdidas (L) y se indicaron con una cruz en los cladogramas de áreas; las áreas presentes como ganancias (G) y se

indicaron con una barra sobre los mismos cladograma de áreas (se realizaron esquemas simplificados de los cladogramas, correspondientes a las áreas A, B, C, D, E y F, por considerarse aquí las más representativas) (Fig. 65). Se computaron el número de ganancias (G) y el número de pérdidas (L) obtenidas para cada área individual y se colocaron en una tabla. Se calculó el cociente G/L para cada área (incluyendo las áreas B1, B2 y B3, posteriormente) Tabla 3. Se analizaron los valores obtenidos y se consideró la probabilidad relativa de que las áreas individuales sean parte del área ancestral, siendo mayor dicha probabilidad a mayor valor del cociente.

A partir de los resultados se elaboró una hipótesis sobre el posible origen del género *Smallanthus*.

4- RESULTADOS

Análisis de dispersión y vicarianza DIVA

El área ancestral reconstruida por DIVA para el nodo basal de *Smallanthus* es (B) Prov. Yungas. A través del análisis de las reconstrucciones de las áreas en cada nodo del cladograma (Fig. 64), se observan en el nodo 55 dos eventos de dispersión, uno hacia el sur hacia el área A (Prov. Paranense) y otro hacia el norte hacia el área D (Prov. Mesoamericana de montaña). Posteriormente ocurre un evento vicariante, que separa el área B (Prov. Yungas) de las áreas A y D y a su vez estas últimas, son separadas por un segundo evento vicariante en el nodo 54, quedando D como el área ancestral del resto de las *Smallanthus* el nodo 53. A partir de este punto, se sucedieron numerosos eventos de dispersión. Entre los eventos más frecuente se destacan los del área D al área B Yungas en los nodos 39, 46 y 51, del área D al área E (Prov. Pacífica) en los nodos 46 y 47 y finalmente del área B al área A en los nodos 39 y 50. Por otra parte, los eventos vicariantes también fueron frecuentes a lo largo del cladograma, particularmente aquellos que separaron el área B del D, en los nodos 48, 43 y el 55 nombrado más arriba.

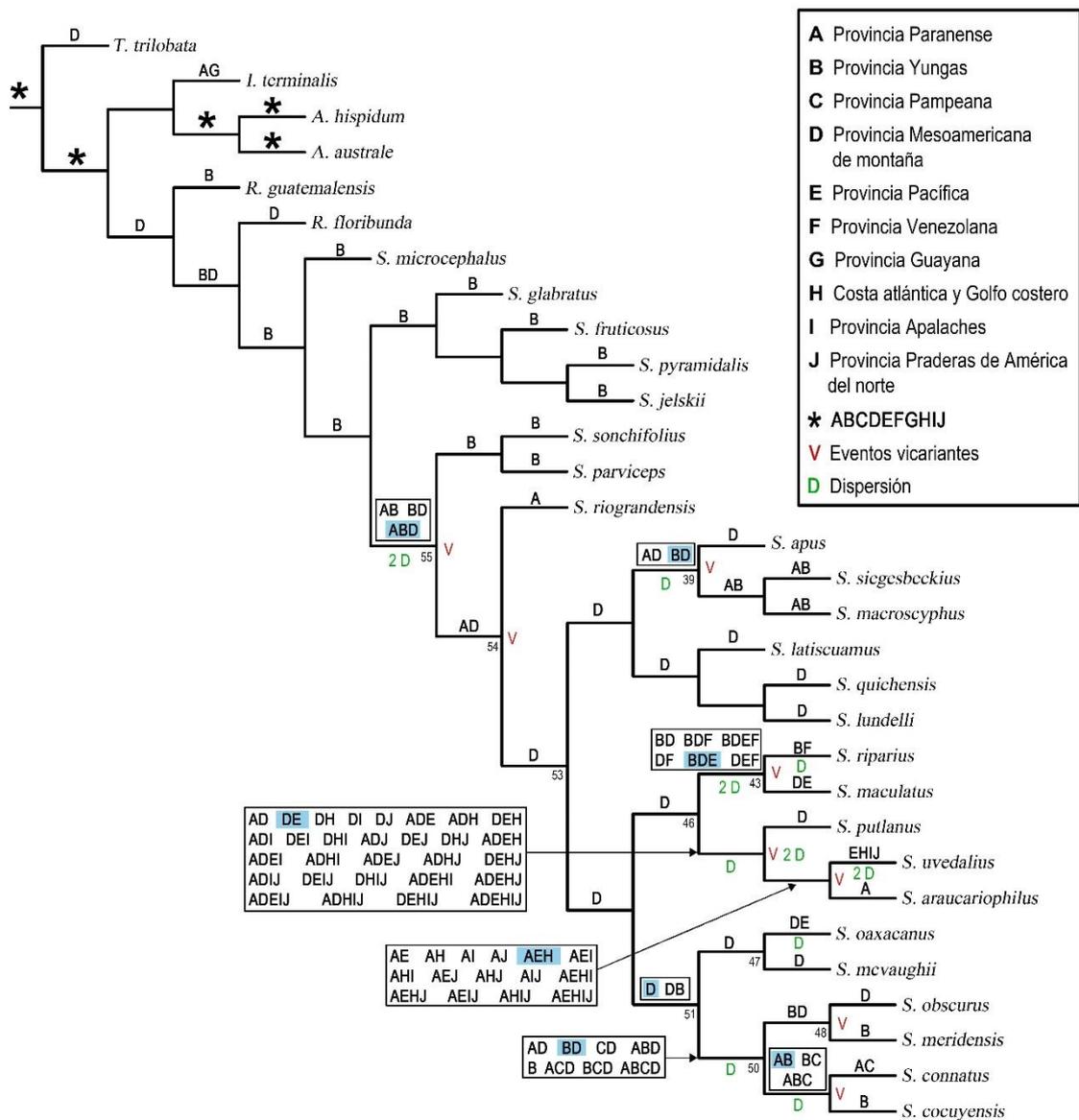


Fig.64. Representación gráfica de los resultados obtenidos mediante el método DIVA. Se indican los diferentes eventos (D y V). Las letras sobre los nodos indican las áreas reconstruidas por DIVA en cada nodo, en el caso de múltiples opciones, las sombreadas son las seleccionadas. Los números indican el número de nodo.

Frecuencia	DISPERSION	Frecuencia	VICARIANZA
1	A → C	1	B // AD
3	B → A	1	A // D
1	B → D	2	B // D
1	B → F	1	B // DE
1	D → A	1	D // E
3	D → B	1	A // EH
3	D → E	1	A // B
1	D → H		
1	H → I		
1	H → J		

Tabla 2 Eventos de dispersión (→) y vicarianza (//) donde se detallan los eventos ocurridos y sus frecuencias entre las diferentes áreas.

Áreas ancestrales

Los resultados obtenidos mediante la aplicación del método de áreas ancestrales muestran que la Provincia de las Yungas (área B), con el valor más alto de G/L, habría sido el área ancestral del género *Smallanthus*. Estos resultados concuerdan con los obtenidos mediante DIVA. Del segundo análisis de áreas ancestrales, subdivisión del área B, resultó la Fitoregión Los Yungas (área B2) como la posible área ancestral del género *Smallanthus*.

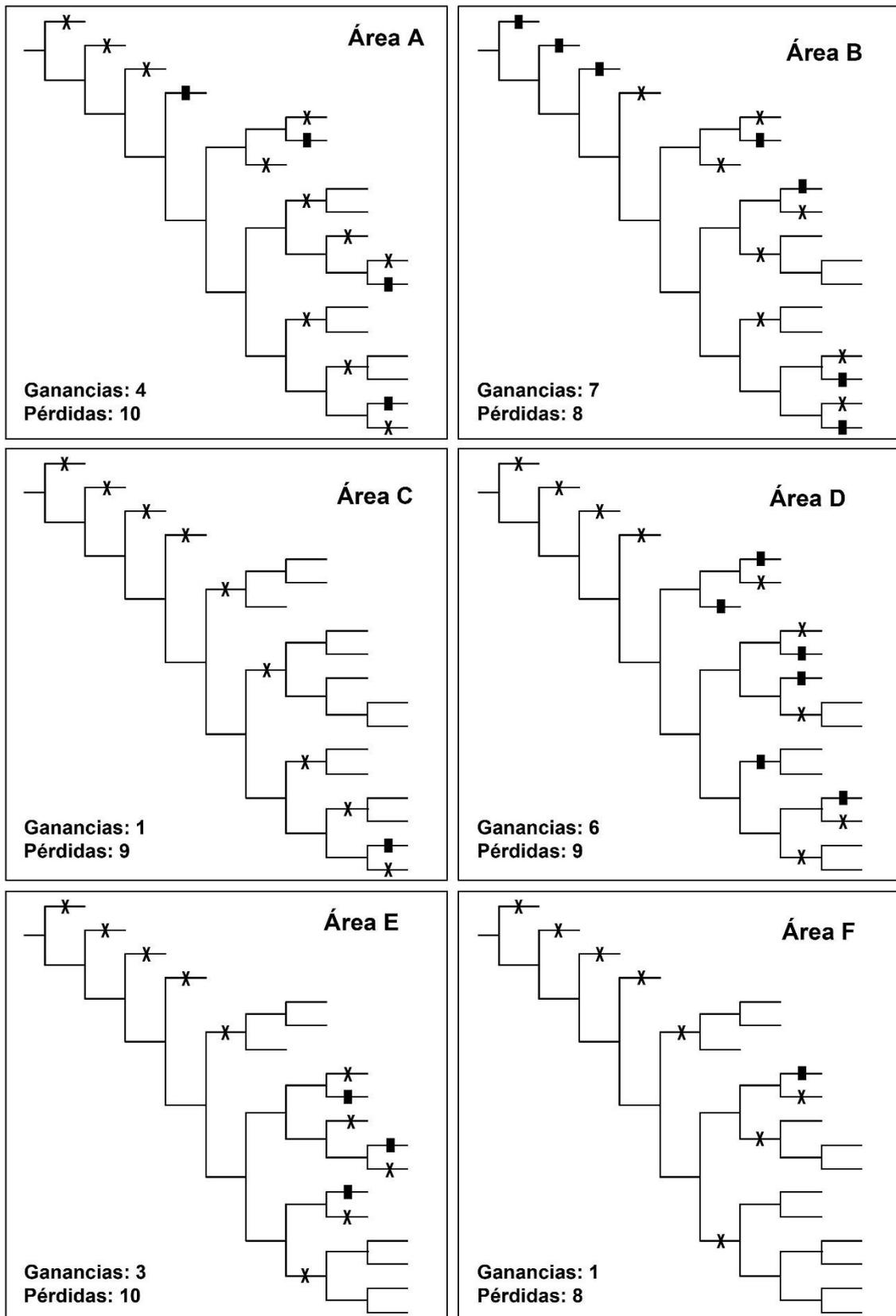


Fig. 65. Representación esquemática del cálculo de las Ganancias (rectángulo) y las Pérdidas (cruz) de las áreas más representativas para el género *Smilanthus*.

	Ganancia(G)	Perdida (P)	Ganancia/Perdida G/P
Provincia Paranense (A)	4	11	0.363
Provincia Yungas (B)	7	8	0.875
Fitoregión Andes del Norte (B1)	7	10	0,7
Fitoregión Los Yungas (B2)	7	9	0.777
Fitoregión Boliviano-tucumano (B3)	1	7	0.142
Provincia Pampeana (C)	1	9	0.111
Provincia Mesoamericana de montaña (D)	6	9	0.666
Provincia Pacífica (E)	3	10	0.30
Provincia Venezolana (F)	1	8	0.125
Costa atlántica y Golfo costero (H)	1	9	0.111
Provincia Apalaches (I)	1	9	0.111
Provincia Praderas de América del norte (J)	1	9	0.111

Tabla 3. Valores de ganancias y pérdidas de todas las áreas analizadas, en gris oscuro se muestra el área con mayor valor de G/P. En gris más claro, se muestra el área que resultó del segundo análisis de áreas ancestrales con el mayor valor de G/P.

5- DISCUSIÓN

Se ha postulado que la tribu Heliantheae se habría originado aproximadamente hace 15 millones de años (Mioceno medio) (Demarcq *et al.*, 1976; Nagy, 1969; Gray, 1964). Schmidt & Schilling (2000) estimaron mediante el análisis de las tasas evolutivas del gen *ndhF*, que el tiempo de divergencia, entre la tribu Eupatorieae y la tribu Heliantheae ocurrió hace 14,8 millones de años (Mioceno tardío-Plioceno) en América del Norte. Por otra parte, Van der Hammen y Cleef (1986) estimaron que los bosques montanos altos y páramos de los Andes del norte se habrían originado entre los 2 a 4 millones de años. En base a esto último, Rauscher (2002), estimó la edad aproximada de los ancestros del complejo *Espeletia*, planteando que los niveles de divergencia serían coincidentes con la hipótesis planteada por Van der Hammen y Cleef (1986). A su vez, en la filogenia molecular de Rauscher (2002) *Smallanthus* resultó estrechamente relacionado con el complejo *Espeletia*, lo cual permitiría tener una aproximación del periodo en el cual se habrían originado los ancestros del género *Smallanthus*. Finalmente en la filogenia de Baldwin (2009), la tribu Millerieae estaría estrechamente relacionada con las tribus Heliantheae y Eupatorieae, lo que permitiría estimar el origen de los

ancestros de la tribu *Millerieae* entre los 14 y 5 millones de años aproximadamente.

Los ancestros del género *Smallanthus*, se habrían originado probablemente, antes del cierre del Istmo de Panamá, hace aproximadamente 3,5 millones de años. Esto surge de la interpretación de los resultados del análisis biogeográfico desarrollado aquí, ya que las especies más basales del cladograma, que son *S. microcephalus* y las especies del clado A (*S. glabratus*, *S. fruticosus*, *S. pyramidalis* y *S. jelskii*), se encuentran distribuidas en la actualidad en el área B (Prov. Yungas) la cual resultó como posible área ancestral del género *Smallanthus*. A partir de esta área (B), habrían ocurrido dos eventos de dispersión, uno hacia el área A (Prov. Paranense) y otro hacia el área D (Prov. Mesoamericana de montaña), este último podría coincidir, en base a la edad estimada aquí de origen del género *Smallanthus*, con el cierre del Istmo de Panamá, el cual al cerrarse funcionó como un puente continental que podía ser traspasado por la biota en ambos sentidos (Benedetto, 2010). Este evento migratorio se conoce como el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (Stehli & Webb, 1985) y podría haber sido el comienzo de la dispersión del género *Smallanthus* hacia América Central y América del Norte.

Posteriormente, el análisis biogeográfico muestra la ocurrencia de dos eventos vicariantes, el primero que separa el área B (Prov. Yungas) de las áreas A (Prov. Paranense) y D (Prov. Mesoamericana de montaña) y el segundo que separa el área A del área D, ambos podrían haberse producido en el Plioceno tardío, ya que hay evidencias de glaciaciones en los Andes tropicales y extratropicales en el Plioceno tardío (3.27 y 2.20 millones de años) (Clapperton 1979, 1993). Las glaciaciones tempranas en distintas partes de los Andes, indican que las porciones de la cordillera eran lo suficientemente altas y las variaciones climáticas eran lo suficientemente grandes en el Plioceno, como para formar glaciares mucho antes de los episodios fríos del Pleistoceno (Seltzer 2007).

Como resultado de los eventos anteriores, el ancestro de las especies del clado B, excepto *S. sonchifolius*, *S. parviceps* y *S. riograndensis*, es decir el resto de las especies del género *Smallanthus*, se habría originado en el área D, probablemente a comienzos del Pleistoceno. Esta estimación surge, porque las dispersiones que se produjeron posteriormente, una de ellas desde el área D

(Prov. Mesoamericana de montaña) hacia el área B (Prov. Yungas), y las posteriores vicariancias que implicaron la separación del área B de las áreas A (Prov. Paranense) y D, podrían haber sido provocadas por las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, donde América del Sur habría experimentado períodos de extrema sequía y disminución de la temperatura, alternados con períodos lluviosos y cálidos (Ledru, et al., 1996; Pennington, et al., 2000; Ortiz-Jaureguizar & Caldera, 2006). A su vez, se podría decir que las dispersiones habrían ocurrido posiblemente a través de la cordillera de los Andes, ya que algunos autores (Janzen 1967; Ghalambor, 2006) postulan que desde un punto de vista biogeográfico, la cordillera de los Andes puede servir ya sea como una vía o como una barrera para la dispersión de las plantas. Finalmente y en coincidencia con lo planteado en este trabajo, en la actualidad se reconoce que la vegetación de los Andes fue dramáticamente afectada por los procesos orogénicos y climáticos, como los levantamientos y las glaciaciones del Plio-Pleistoceno (Simpson, 1983; van der Hammen y Cleef, 1983; Markgraf, 1993).

En base a todo lo expuesto, se podría concluir que posiblemente hayan sido el cierre del Istmo de Panamá, las fluctuaciones climáticas (en zonas más tropicales) y las glaciaciones (en los Andes) del Plioceno y del Pleistoceno, los eventos geológicos que tuvieron la mayor probabilidad de moldear la historia biogeográfica del género *Smallanthus*.

IX- CONCLUSIONES

A continuación se enumeran las conclusiones de esta tesis:

1-Se ampliaron las descripciones de todas las especies del género *Smallanthus*, se realizaron ilustraciones detalladas (Hábito, filarios, pálea, flor de radio, flor del disco y en algunos casos detalles de bases foliares y capítulos), se aportaron mapas de distribución, datos ecológicos, fenológicos, usos y las etimologías de los nombres de cada una de las especies del género.

2-Se analizaron un total de 603 ejemplares (materiales de herbario y fotografías), siendo el mayor muestreo del género hasta el momento.

3-El género quedó conformado por 25 especies y se presentó un mapa de distribución actualizado del género *Smallanthus*.

4- Por primera vez se describieron los caracteres anatómicos del pecíolo y se identificaron los tipos de tricomas presentes en el género (los tricomas no glandulares son del tipo cónicos simples y filiformes simples, los tricomas glandulares son del tipo capitado biseriado, vesiculado y biseriado vesicular subtipo beta). También se realizó una descripción completa de los caracteres morfológicos (Hábito, pecíolo, hoja, capítulo, involucre, receptáculo, flores y cipsela) y anatómicos (raíz, tallo y hoja) en las 25 especies.

5- Se realizó una recopilación de los números cromosómicos (11 en total de las 25 especies del género).

6- Por primera vez, se llevó a cabo una descripción general del polen de *Smallanthus* para lo cual se realizaron las mediciones del diámetro polar y ecuatorial, del grosor de la exina y la longitud de las espinas de 12 especies del género.

7- Se realizó, por primera vez, una clave dicotómica con todas las especies del género.

8-Se llevó a cabo una nueva combinación de la especie *Smallanthus cocuyensis* (Cuatrec.) Vitali.

9- Se seleccionó un lectotipo para *Smallanthus maculatus* (Cav.) H. Robinson.

10- Las variedades, *Polymnia maculata* var. *adenotricha* S.F. Blake, *P. maculata* var. *glabricaulis*, *P. maculata* var. *hypomalaca* S.F. Blake y *P. maculata* var. *vulgaris* S.F. Blake, son consideradas en esta tesis, sinónimos de *Smallanthus*

maculatus. A su vez, las variedades, *Smallanthus uvedalius* var *densipilis* S. F. Blake y *S. uvedalius* var *floridana* S. F. Blake, son consideradas sinónimos de *Smallanthus uvedalius*.

11- Las especies *Smallanthus lundelli* H. Rob. y *Smallanthus obscurus* B. L. Turner no fueron consideradas sinónimos de *Smallanthus maculatus* (Cav.) H. Robinson.

12- Se llevó a cabo por primera vez un análisis cladístico del género *Smallanthus*, donde resultó monofilético, definido por el carácter concentración densa de pelos cónicos en la base del tubo de la corola de las flores del radio. La especie basal del género es *S. microcephalus*. Se han podido definir dos grandes clados dentro del género; el clado A formado por *S. glabrata*, *S. fruticosus*, *S. jelskii* y *S. pyramidalis* y el clado B por *S. siegesbeckius*, *S. macroscyphus*, *S. maculatus*, *S. riparius*, *S. uvedalius*, *S. cocuyensis*, *S. meridensis*, *S. oaxacanus*, *S. mcvaughii*, *S. sonchifolius*, *S. parviceps*, *S. riograndensis*, *S. apus*, *S. latisquamus*, *S. quichensis*, *S. lundelli*, *S. obscurus*, *S. putlanus*, y *S. araucariophilus*. Se observó que de todas las especies del género *Smallanthus*, las del clado A, son las más similares morfológicamente a las especies del género *Rumfordia* analizadas aquí. Con respecto a los caracteres utilizados en el análisis, se puede agregar que los caracteres cuantitativos sin discretizar resultaron ser informativos y de considerable importancia en el estudio filogenético del género. La evidencia de estudios químicos en especies de *Smallanthus* concuerda con este trabajo sobre que *S. connatus* y *S. macroscyphus* son especies diferentes.

13- Se llevó a cabo por primera vez un análisis biogeográfico del género *Smallanthus* donde resultó el área ancestral reconstruida por DIVA, para el nodo basal de *Smallanthus*, la provincia de las Yungas. El resultado de la aplicación del método de áreas ancestrales coincide con los del DIVA. Del segundo análisis de áreas ancestrales, resultó la Fitoregión de Los Yungas, como la posible área ancestral del género *Smallanthus*.

14- Se logró estimar, que el origen del género *Smallanthus* podría haber ocurrido antes del cierre del Istmo de Panamá, hace aproximadamente 3,5 millones de años y que los eventos geológicos que tuvieron la mayor probabilidad de moldear la historia biogeográfica del género *Smallanthus*, hayan sido probablemente el cierre del Istmo de Panamá y las glaciaciones del Plioceno y del Pleistoceno.

Finalmente, cabe agregar que todos los objetivos planteados al inicio de esta tesis, fueron cumplidos.

X- Bibliografía

Andersson, S. & Widén, B. 1993. Pollinator-mediated selection on floral traits in a synthetic population of *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *OIKOS* 66: 72–79.

Andersson, S. 1991. Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Holarctic Ecology* 14: 186–191.

Andersson, S. 1996. Floral display and pollination success in *Senecio jacobaea* (Asteraceae): interactive effects of head and corimb size. *American Journal of Botany* 81: 71–75.

Andersson, S. 2008. Pollinator and nonpollinator selection on ray morphology in *Leucanthemum vulgare* (Oxeye Daisy, Asteraceae). *American Journal of Botany* 95: 1072–1078.

Avendaño, A. J. G & Barrera Adame, D. A. 2011. Estudio fitoquímico de hojas y flores de *Smallanthus pyramidalis* (Triana) H. Rob. (arboloco) y su uso en la recuperación de los humedales de Bogotá. *Colombia Forestal* 14: 41-50.

Aybar, M. J., Sánchez Riera, A. N., Grau, A. & Sánchez, S. S. 2001. Hypoglycemic effect of the water extract of *Smallanthus sonchifolius* (yacón) leaves in normal and diabetic rats. *Journal of Ethnopharmacology* 74: 125–132.

Bach, S. M., Schuff, C., Grau, A. & Catalán, C. A. N. 2007. Melampolides and other constituents from *Smallanthus connatus*. *Biochemical Systematics and Ecology* 35: 785–789.

Baldwin, B. G. 2009. Heliantheae alliance. En: Funk, V.A.; Susanna, A; Stuessy, T.F & Bayer, R.J. (eds.), *Systematic, Evolution and Biogeography of Compositae*, Pp.689-711. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, Austria.

Baldwin, B.G., Wessa, B.L. & Panero J.L. 2002. Nuclear rDNA evidence for major lineages of helenioid Heliantheae (Compositae). *Systematic Botany* 27: 161:198.

Barreda, V., Palazzesi, L. & Marenssi, S. 2009. Palynological records of the Paleogene Río Leona Formation (southernmost South America): stratigraphical and paleoenvironmental implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 154: 22-33.

Barreda, V., Palazzesi, L., Tellería, M.C., Katinas, L. & Crisci, J.V. 2010a. Fossil pollen indicates an explosive radiation of basal Asteracean lineages and allied families during Oligocene and Miocene times in the Southern Hemisphere. *Review of Palaeobotany and Palynology* 160: 102-110.

Bas Martín, N. 2004. Una aproximación a la biblioteca del botánico Antonio José Cavanilles (1745-1804): Antonio José Cavanilles (1745-1804). Segundo centenario de la muerte de un gran botánico. (ed.) Real Sociedad Económica de Amigos del País, Valencia pp 201-285.

Blake, S.F. 1917. *Polymnia uvedalia* and its varieties. *Rhodora* 19:46-48.

Benedetto, J. L. 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba. Argentina pp.384.

Bentham, G. 1873. Compositae. *In*: G. Bentham & J. D. Hooker (eds.), *Genera Plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definita*. L. Reeve, London, pp.1–554.

Blackmore, S., Wortley, A. H., Skvarla, J. J., Robinson, H. 2009. Evolution of pollen in Compositae. *In* Systematics, evolution and biogeography of the Compositae, Funk VA, Susanna A, Stuessy T & Bayer R (eds), IAPT, Viena, Austria.

Blanco Fernandez de Caleyra, P. 2000. Colecciones históricas: el herbario de la Real Expedición Botánica de Nueva España (1787-1803). *Boletín de la Asociación de Herbarios Ibero-Macaronésicos* 5: 5-10.

Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795–803.

Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology* 41: 436-445.

Bremer, K. 1994. *Asteraceae: Cladistics and classification*. Timber Press, Portland, Oregon.

Bremer, K. 1995. Ancestral areas: optimization and probability. *Systematic Biology* 44: 255-259.

Burtt, B. L. 1977. Aspects of diversification in the capitulum. *In*: Heywood, V.H., Harborne, J. B. & Turner, B.L. (eds.) *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic, London, pp. 41–59.

Cabrera, A. L. & Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. OEA Serie de Biología, Monografía 13, Washington, DC, pp.122.

Cabrera, W. de Pedro, A., Perotti, M. E., Grau, A., Catalán, C., Genta, S. & Sánchez, S. S. 2007. Hypoglycemic effect of *Smallanthus macroscyphus* leaves. Identification of the active principle. *Biocell* 31: 311.

Carr, G. D., King, R. M., Powel, A. M. & Robinson, H. 1999. Chromosome numbers in Composita. XVIII. *American Journal of Botany* 86: 1003-1013.

Clapperton, C. 1979. Glaciation in Bolivia before 3.27 Myr. *Nature*, 227: 375-376.

Clapperton, C. 1993. Nature and environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 101: 189-208.

Coll Aráoz, M. V., Mercado, M. I., Grau, A. & Catalán, C. 2010. Ent-Kaurane derivatives from the root cortex of yacón and other three *Smallanthus* species (*Heliantheae*, *Asteraceae*). *Biochemical Systematics and Ecology* 38: 1042–1048.

Coll Aráoz, M. V., Mercado, M. I., Grau, A. & Ponessa, G. I. 2008. Morfología y anatomía foliar, caulinar y radicular de *Smallanthus macroscyphus* (Asteraceae). *Lilloa* 45: 23–33.

Crisci, J. V. Katinas, L. & Posadas, P. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica (ed.). Buenos Aires. Argentina.

De Candolle A. 1820. Geographie botanique. *In* Dictionnaire des sciences naturelles, 18: 359–422.

Demarcq, G., Méon-Vilain, H., Miquet, R. & Kujaswski, H. 1976. Un basin paraliqne Néogène: celui de Skanes-Manastir (Tunisie orientale). *Notes Serv. Géol. Tunisie* 42: 97-147.

Dos Santos, F. & Stubblebine, W. 1987. Aspects of the determination of the number of flowers and sex allocation in *Acanthospermum hispidum* DC. (Heliantheae: Compositae). *Revista Brasileira de Botânica* 10: 99–104.

Eldredge, T. L. and Cracraft, J 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. Columbia University Press. New York.

Erdtman, G. 1960. The acetolysis method, revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561–564.

Farris, J. S., Albert, V. A., Källersjö, M., Lipscomb, D. & Kluge, A. G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99–124.

Frías, A. M., Grau, A., Lozzia, E. & Caro, S. 1997b. Estudio citológico del yacón (*Polymnia sonchifolia*) y el yacón del campo (*P. macroscypha*). 28 Congreso Argentino de Genética, Tucumán, Argentina.

Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. & Jansen, R.K. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske skrifter kongelige danske videnskabernes selskab* 55:343–374.

Funk, Vicki A., Susanna, Alfonso, Steussy, Tod F. and Robinson, Harold E. 2009. Classification of Compositae. *In*: Funk, Vicki A., Susana, A., Stuessy, T. F. and Bayer, Randall J., *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Vienna, Austria: International Association for Plant Taxonomy (IAPT), pp.171-189.

Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., and G. Wang. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's Hypothesis Revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46: 5-17

Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.

Grau, A. & Rea, J. 1997. Yacón, *Smallanthus sonchifolius* Poepp. & Endl.) H. Robinson. *In*: Hermann, M & Heller, J. (eds.). *Andean roots and tubers: Ahipa, arracacha, maca and yacon*. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben/International Plant Genetic Resources Institute, Rome, pp 199–242.

Grau, A. 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. Zuloaga, F.O. & Morrone, O. Missouri Botanical Garden Press.

Gray, A. 1884. Compositae. *In*: Wilson, J. & Son (eds.) *Synoptical Flora of North America*. Smithsonian Institution, Washington, pp 48-480.

Gray, J. 1964. Northwest American Tertiary palynology: the emerging picture. *En* L.M. Cranwell (ed.). *Ancient Pacific floras*. Univ. Hawaii Press, Honolulu. Pp. 21-30.

Greenman, J. M. 1903. New and otherwise noteworthy Angiosperms from México and Central América. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 39: 69-120.

Gronovius, J. F. 1743. Flora Virginica Exhibens Plantas Quas V.C. Johannes Clayton in Virginia Observavit atque Collegit. Cornelius Haak, Leiden, The Netherlands. Facsimile published 1946. Arnold Arboretum, Jamaica Plain, MA. (*Medeola* in Pars Prima. 1739.)

Guzmán Avendaño, A. J. & Barrera Adame D. A. 2011. Estudio fitoquímico de hojas y flores de *Smallanthus pyramidalis* (Triana) H. Rob. (Arboloco) y su uso en la recuperación de los humedales de Bogotá. Colombia Forestal 14: 41–50.

Harris, J. G. & M. W. Harris. 1994. Plant identification terminology: An illustrated glossary. Spring Lake Publishing, Spring Lake, UT.

Henning, W. 1950. Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematics.

Henning, W. 1965. Phylogenetics Systematics. Annual Review of Entomology 10:97-116.

Henning, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press. 514 pp.

Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21:620-637.

Hind, D. J. N. & C. Jeffrey. 2001. A checklist of the Compositae of Vol. IV of Humboldt, Bonpland & Kunth's Nova Genera et Species Plantarum. Compositae Newsletter. 37: 1-3.

Hind, N. D. J. 2011. An annotated preliminary checklist of the Compositae of Bolivia. The herbarium, library, art & archives Royal Botanic Gardens. Richmond.

Josse, C., Navarro, G., Comer, P., Evans, R., Faber-Langendoen, D., Fellow, M., Kittel, G., Menard, S., Pyne, M., Reid, K., Snow, K. & Teague, J. 2003. Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems. NatureServe, Arlington, 47 pp.

Karis, O & Ryding, O. 1994. Tribe Heliantheae. *In* Bremer, K. (ed.) *Asteraceae: cladistics and classification*. Timber, Portland, pp 559–624.

Karis, P. O. 1993. The Heliantheae sensu lato (Asteraceae) clades and classification. *Plant Systematics and Evolution* 188: 139–195.

Kim, K.J., Choi, K.S. & Jansen, R.K. 2005. Two Chloroplast DNA Inversions Originated Simultaneously During the Early Evolution of the Sunflower Family (Asteraceae) *Molecular Biology and Evolution* 22: 1783–1792.

Lane, M. A. 1996. Pollination biology of Compositae. *In* *Compositae: Biology & Utilization*. Proceeding of the International Compositae Conference, Kew 1994 (Calagari, P.D.S. & D.J.N. Hind, eds.) Royal Botanic Gardens, Kew. 2: 61-80.

Ledru, M.P., Soares Braga, P.I., Soubiès, F., Fournier, M., Martin, L., Suguio, K. & Turcq, B. 1996. The last 50.000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123: 239-257.

Leppik, E. E. 1977. The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. *In*: Heywood, V.H., Harborne, J. B. & Turner, B.L. (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic, London, pp. 61–89.

Linneo C. 1753. *Species Plantarum*. II. Holmiae, Impensis Laurentii Salvii, Stockholm, 2: 923.

Linneo C. 1763. *Species Plantarum*. II. Holmiae, Impensis Laurentii Salvii, Stockholm, 2: 1303.

Mackenzie, K. K. 1933. Family 2. Carduaceae Neck. *Smallanthus*. *In* Small, J.K., *Manual of the Southeastern Flora*. The University of North Carolina, Chapel Hill, pp. 1303–1486.

Mansilla, R. C., López, C. B., Blas, R., Chia, J. W & Baudoin, J. 2006. Análisis de la variabilidad molecular de una colección peruana de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson "yacón". *Ecología aplicada* 5: 1-2.

Markgraf, V. 1993 Lateglacial and Holocene variations of the Grey Glacier, and outlet of the South Patagonian Icefield. *Scottish Geographical Magazine* 109:27-31.

Mcneill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (Eds. & Compilers). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the Seventeenth International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005. Gantner, Ruggell (Regnum Vegetabile 146).

Mercado, M. I, Coll Aráoz, M. V., Grau, A. & Ponessa, G. I. 2009. Morfología y anatomía foliar, caulinar y radical de *Smallanthus siegesbeckius* (Heliantheae, Asteraceae). *Lilloa* 46: 77–87,

Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Clarendon, Oxford, 293 pp.

Miranda-Esquivel DR. 1999. Análisis filogenético de la tribu Simuliini (*sensu* Crosskey, 1987) para las regiones zoogeográficas Neotropical, Etiópica y Australiana. PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Mondin, C. A. 2004. Two new Species of *Smallanthus* (Asteraceae: Heliantheae) from Brasil. *Compositae Newsletter* 41: 1-5.

Nagy, E. 1969. Palynological elaborations of the Miocene layers of the Bakony Mountains (Valpalota) of Hungary. *Acta Botánica* 8: 153-163.

Nelson, G. & N. Platnick. 1981. Biogeography. *Carolina Biology Readers* 119, J. Headers (ed.) Carolina, 16 pp.

Nelson, C. 1997. Material tipo de la colección de Sessé y Mociño en el Real Jardín Botánico de Madrid 55: 2.

Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.

Panero, J.L. 2007. Tribe Helenieae (pp. 400-406), Tribe Bahieae (pp. 433-438), Tribe Polymnieae (pp.439-440), Tribe Heliantheae (pp.440-476), Tribe Millerieae (477-491), Tribe Perityleae (pp.507-509). En: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 8, Flowering Plants. Eudicots. Asterales.* Springer, Berlin.

Panero, J. L. & Funk, V. A. 2009. New Tribes in Asteraceae. *Phytologia*, 91(3): 568-570.

Pennington, R. T.; D. E. Prado; C. A. Pendry. 2000 Neotropical Seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *J. Biogeog.* 27: 261-273.

Platnick, N. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematics Zoology.* 28:537-546.

Platnick, N. 1982. Defining characters and evolutionary groups. *Systematics Zoology.* 31:282-284.

Platnick, N. 1986. Philosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics* 1:87-94.

Pruski J F. 2013. Tribe. Millerieae. *Flora Mesoamericana.* 5: 682-791.

Pruski, J. F. 1997. Asteraceae. In J. A. Steyermark, P. E. Berry & B. K. Holst Fl. Venez. Guayana 3. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. pp. 177-393.

Ramayya, N. 1962. Studies on the trichomas of some Compositae I. General structure. *Bulletin of the Botanical Survey of India* 4: 177–188.

Rauscher, J. T. 2002. Molecular phylogenetics of the *Speletia* complex (Asteraceae): evidence from nrDNA ITS sequences on the closest relatives of an Andean Adaptive radiation. *American Journal of Botany* 89: 1074–1084.

Reiche, C 1905. Flora de Chile. Familia 59. Cervantes, Santiago de Chile. Pp 466.

Robinson, H. 1978. Studies in the Heliantheae (Asteraceae). XII. Re-establishment of the genus *Smallanthus*. *Phytologia* 39:47–53.

Robinson, H., Powell, A.M., King, R.M. & Weedin, J.F. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1-28.

Ronquist, F. 1996. DIVA version 1. 1. Computer program and manual available by

Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*.46: 195-203.

Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*.46: 195-203.

Sanders, R. W. 1977. Taxonomy of *Rumfordia* (Asteraceae). *Systematic Botany* 2: 302–316.

Sanmartín I, Enghoff H, Ronquist F. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 345-390.

Schmidt, Gregory J. & Schillín, Edward E. 2000. Phylogeny and biogeography of *Eupatorium* based on nuclear ITS sequence data. *American Journal of Botany*. 87(5): 716-726.

Seltzer, G. O. 2007. Late Quaternary Glaciation of the Tropical Andes *In* The physical geography of South America Veblen, T. T., Young, K. R., & Orme, A. R (eds) Oxford University Press. 4: 60-75.

Seminario, J., Valderrama, M. & Manrique, I. 2003. El yacón: fundamentos para el aprovechamiento de un recurso promisorio. Centro Internacional de la Papa (CIP), Universidad Nacional de Cajamarca. Agencia Suiza para el desarrollo y la Cooperación (COSUDE), Lima, Perú, p 60

Simpson, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1: 273-294.

Simpson, B. B. 1983. An historical phytogeography of the high Andean flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 56:109-122.

Small, J. K. y Carter J. J. 1913. Flora of Lancaster county, New York. 302. 1913

Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. 1976-1988. Taxonomic literature. Vol. 1-7. Stafleu, F.A. (ed.). International Association of Plant Taxonomy, Utrecht.

Stafleu, F.A. & Mennega, E.R. 1992-2000. Taxonomic literature. Supl. 1-6. Greuter, W. (ed.). International Association of Plant Taxonomy, Königstein.

Stehli, F. G. & Webb, S. D. 1985. The Great American Biotic Interchange. Plenum Press, New York.

Stuessy, F. 1973. A Systematic review of the subtribe Melampodiinae (Compositae, Heliantheae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 203: 65–80.

Takhtajan, D. H. 1986. Floristic Regions of the World. Univ. California Press, Berkeley.

Thorne, R. F. 1993. Phytogeography, *In* Flora of North América, North of México. Oxford Univ. Press, New York, pp. 132–153.

Turner, B. L. & Johnston, M. C. 1956. Chromosome numbers and geographic distribution of *Lindheimera*, *Engelmannia*, and *Berlandiera* (Compositae-Heliantheae- Melampodinae). *Southwestern Naturalist* 1: 125-132.

Turner, B. L. 1956. A cytotaxonomic study of the genus *Hymenopappus* (Compositae). *Rhodora* 58: 163-308.

Turner, B. L. 1978. New Species and Combinations in the Genera *Sigesbeckia* and *Trigonospermum* (Compositae: Melampodiinae). *Brittonia* 30: 64–68.

Turner, B. L. 1988. A new species of, and observations an, the genus *Smallanthus* (Asteraceae-Heliantheae). *Phytologia* 64: 405–407.

Turner, B. L. 1989. A new species of *Rumfordia* (Asteraceae Heliantheae) *Phytologia* 65: 491-492.

Turner, B. L. 2010. *Smallanthus putlanus* (Asteraceae: Heliantheae), a new species from Oaxaca, México. *Phytologia* 92: 358-561.

University of Illinois Press, Urbana.

Valentová, K. & Ulrichová J. 2003. *Smallanthus sonchifolius* and *Lepidium meyenii*- prospective Andean crops for the prevention of chronic diseases. *Biomedical Papers* 147: 119-130.

Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes in vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.

Van der Hammen, T. y A.M. Cleef. 1983. Datos para la historia de la flora Andina. *Revista Chilena de Historia Natural* 56:97-107

Van der Hammen, T., y A. Cleef. 1986. Development of the High Andean Paramo Flora and Vegetation. High altitude tropical biogeography. Ed. F. Vuilleumier and M. Monasterio. Oxford University Press. Oxford. pp 153-201.

Viehmánová, I., Fernández Cusimamani, E., Bechyne, M., Vyvadilová, M & Greplova, M. 2009. In vitro induction of polyploidy in yacon (*Smallanthus sonchifolius*). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 97: 21-25.

Vinnersten A & K. Bremer. 2001. Age and biogeography of major clades in Liliales. *American Journal of Botany* 88: 1695-1703.

Wells, J. R. 1965. A taxonomic study of *Polymnia* (Compositae). *Brittonia* 17: 144–159.

Wells, J. R. 1967. A new species of *Polymnia* (Compositae: Heliantheae) from México. *Brittonia* 19: 391–394.

Wells, J.R. 1971. Variation in *Polymnia* pollen. *American Journal of Botany*. 38:124-130.

Wiley, E. 1981. *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. Jhon Wiley & Sons. New York.

Zavada, M. S. & De Villiers, S. 2000. Pollen of the Asteraceae from the Paleocene-Eocene of South Africa. *Grana*, 39: 39-45.

Zink, R. M, Blackwell-Rago RC, Ronquist, F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London* 267:

APENDICE I

Índice de colectores

Acrónimos de las especies: TT= *Tridax trilobata*, AA= *Acanthospermum australe*, AH= *Acanthospermum hispidum*, RF= *Rumfordia floribunda*, RG= *Rumfordia guatemalensis*, IT= *Ichthyothere terminalis*, SA= *Smallanthus apus*, SAR= *Smallanthus araucariophilus*, SC= *Smallanthus cocuyensis*, SCO= *Smallanthus connatus*, SF= *Smallanthus fruticosus*, SG= *Smallanthus glabratus*, SJ= *Smallanthus jelskii*, SL= *Smallanthus latisquamus*, SLU= *Smallanthus lundelli*, SM= *Smallanthus macroscyphus*, SMA= *Smallanthus maculatus*, SMC= *Smallanthus mcvaughii*, SME= *Smallanthus meridensis*, SMI= *Smallanthus microcephalus*, SO= *Smallanthus oaxacanus*, SOB= *Smallanthus obscurus*, SP= *Smallanthus parviceps*, SPU= *Smallanthus putlanus*, SPY= *Smallanthus pyramidalis*, SQ= *Smallanthus quichensis*, SR= *Smallanthus riograndensis*, SRI= *Smallanthus riparius*, SS= *Smallanthus siegesbeckius*, SSO= *Smallanthus sonchifolius*, SU= *Smallanthus uvedalius*.

Acosta, L. 3153 (SU).

Acosta, L. & Ramírez, V. 3136 (SU).

Acosta Solís, M. 13585 (SF); 5995 (SF); 6557 (SF); 6814 (SF); 13455 (SPY).

Aguilar, J. I. 366 (SMA); 1193 (SO).

Allen, P.H. 4726 (SU).

Anderson, W. A. 357 (SU). S/N (SCO).

Anderson, W.R. & Laskowski, C.W. 3912 (SU).

Anjos, G. M. 10 (SCO).

Araquistain, M. & Moreno, P.P. 1582 (SMA).

Aristeguieta, L. 2421 (SPY); 2484 (SME).

Arséne, B. G. 5882 (SU); 8284 (SU); S/N (SMA); S/N (SU).

Asplund, E. 7981 (SF); 11186 (SG); 11375 (SG); 16066 (SRI).

Badillo, V.M. 5320 (SPY).

Balick, M.J., Arvigo R. & Shropshire. 2216 (SMA).

Bang, M. 466 (SS); 1229 (SSO).

Bartlett, H. H. 10508 (SMA); 21385 (SCO); 21260 (SCO).

Batista, L. R., Irgang, B. S/N (SCO).

Beaman, J. H. 4022a (SU).

Beaman, J.K. 6425 (SMA).

Beckett, M. R. 689 (SU); 954 (SU).
Benítez de Rojas, C. E. 664 (SPY).
Benkt, S. 17685(SRI).
Bequaert, J. 23 (SU).
Berkeley, E. E. S/N (SU).
Berlandier. S/N (SMA).
Bernoulli, G. 576 (SMA).
Blackmore, S. & Chorley, M.4084 (SU).
Blake, S.F. 7110 (SU).
Blankinship, J.W. S/N (SU).
Botteri. 237 (SMA).
Boufford, D. E. & Wood, E. W. 17426 (SU).
Bourgeau, E. 514 (SMA); 569 (SMA); 596 (SU); 1635 (SMA); 2847 (SMA).
Boyle. 7579 (SQ)
Breedlove, D. E. 6168 (SMA); 6839 (SMA); 7483 (SMA); 8724 (SL); 41387(SOB); 11598 (SL).
Britton, N.L. & Rusby, H. H. 1229(SSO).
Buchtien, O. 748 (SS).
Burch, D. 691(SU).
Burger, W.C. & Gomez, L.P. 8362 (SL).
Bush, B. F. 1329 (SU); 15183 (SU); 15193 (SU).
Butts, E.H. S/N (SU).
Cabrera, A. L. 127 (SCO); 1711 (SCO); 2784 (SCO); 4906 (SCO); 7423 (SCO); 14710 (SSO); S/N (SSO).
Cabrera, A.L. & Sáenz, A. A.29177 (SCO).
Calzada, J.I. 3228 (SMA).
Camp, W.H. 2036 (SF); 3902 (SF).
Campos, A. V.4363 (SMC).
Carballo, R.A. & Aldana, J. 570 (SMA).
Carranza, E. 2647(SMA).
Carter, W.E. S/N (SG).
Castillo, J.J. & Castillo, A. 2315(SMA).
Cecilia C. X. & Maldonado, S. 455 (SCO).
Cerón, C. E. 15672 (SPY); 16048 (SF); 17656 (SF).
Chapman, A.W. 788 c (SU); S/N (SU).
Charpin, A. & Jacquemoud, F. 13599 (SPY).
Chas, C. D. 17,347 (SU).

Chebataroff, J. 969 (SCO); 8964 (SCO).
Chindoy, P.J.B. 78 (SPY).
Chrisles, M. A. 5544(SL).
Churcuill, J. R. S/N (SU).
Clos, A. C. 1842 (SCO).
Cochrane, T.S. 8629 (SMA).
Collins, F.S. 348 (SU).
Contreras, E. 6378 (SMA); 7148 (SMA); 8938 (SMA); 11065 (SLU).
Couthouy, J. P. S/N (SF).
Cowan, C.P. & Torrel, C.V. 4422 (SJ).
Cronquist, A. 5504 (SU); 5565 (SU); 10874 (SU).
Cronquist, A. & M. Sousa, M. 10353 (SU).
Cuatrecasas, J. 1700 (SC); 9636 (SRI); 11964 (SPY); 13548 (SPY); 13614 (SPY); 19511 (SRI); 20455 (SPY); 20886 (SPY); 23762 (SRI).
Cuatrecasas, J. & del Llano, M. 27325 (SPY).
Curtiss, A.H. 1380 (SU); S/N (SU).
D´Arcy, J. J. & W. G. 6505 (SU); 6529 (SMA).
Davidson, M.E. 978 (SU).
Deam, C.C. 236 (SU).
Demaree, D. 16292 (SU); 20281 (SU); 20497 (SU); 34313 (SU); 41622 (SU).
Díaz-Barriga, H. 2888 (SMA).
Dickey, S.S. 101 (SU); 129 (SU).
Diers, L. 1021 (SF).
Dillon, M., Aronson, J., Herra, A. & Berry, P. 1110 (SP).
Dillon, M., Molau, U. & Matekaitis. 3088 (SF).
Dillon, M.O., Dillon, D. & Sagástegui, A.A. 4545 (SF).
Dillon, M.O., Sanchez, V.I. & Sanchez, M.M. 6422 (SJ).
Dombrowski, L.T. 239 (SCO).
Dressler, R. L. & Jones, C. 48 (SU).
DuMond, D. M. 1306 (SU).
Duncan, W.H. 8416 (SU); 11409 (SU).
Dusén, P. 2494 (SCO); 9503 (SS); 10932 (SCO); 11362 (SCO).
Dwyer, J.D. & Pippin, R. 10194 (SMA).
Ebinger, J.E. 718 (SU).
Ekman, E. L. 1027 (SCO).
Enquist, M. 3099 (SU).
Ervendberg, L. C. 286 (SU).

Ewan, A. J. 16893 (SF).

Eyerdam, Beetle A. A. & Grondona E. 23363 (SCO).

Fabris, H. A. 2458 (SCO).

Ferguson, L. C. S/N (SU).

Fernald, M.L. & Lewis, J. B. 14754 (SU).

Fernald, M.L. & Long, B. 4253 (SU); 5116 (SU); 5118 (SU); 8892 (SU); 9197 (SU); 11193 (SU); 12876 (SU); 12877(SU).

Fernald, M.L., Griscom, L. & Long, B. 6722 (SU).

Ferreyra, R. 7456 (SP).

Fiebrig, K. 2852 (SSO); 5728(SCO).

Fisher, L. 35356 (SMA); S/N (SU).

Fleig, M. 940 (SCO).

Fosberg, F.R. 22308 (SPY).

Gehriger, M. R. 10 (SPY).

Gentle, P.H. 2215 (SMA).

Gilbert, F. A. 743 (SU).

Gimate, J. L. 770 (SMA).

Girardi, A. M. 21953 (SCO).

Glassman, S. F. 1857 (SO).

Glaziou Mons, A. 15071 (SS).

Godfrey, R. K. 5185 (SU); 5921(SU); S/N (SU).

Godfrey, R. K. & Boyce, S. G. 50485 (SU).

Godfrey, R. K. & Tryon, R.M. 454 (SU).

Grant, M. L. & Fosberg, F. R. 9375 (SC).

Grimes, E. G. 4219 (SU).

Grings, M. 441 (SCO).

Gusmán, M., Montiel, A. & Castro, D. 731 (SMA).

Gutierrez, K. V. 3099 (SPU).

Hansen, B. F. & Nee, M. 7411 (SMA).

Harbison, T. G. S/N (SU).

Hardin, J. W. 2503 (SU).

Harling, G., Storm, G. & Ström, B. 10243 (SF).

Harmon, W. E. & Dwyer, J.D. 2977 (SMA).

Harper, R. M. 316 (SU); 1225 (SU).

Harshberger's, W.J. S/N (SU).

Hassler, E. 5341 (SCO).

Haught, O. 5773 (SPY).

Hawkes, J.G., Hjerting, J.P. & Lester, R. 1932 (SO); 1936 (SMA); 2083 (SO).
Herrera, F. L. 1480 (SP).
Heyde & Lux. 3,375 (SQ); 3807 (SMA); 6161 (SU).
Hidalgoy, M. S. S/N (SMA).
Hill, S. R. 15367 (SU); 18812 (SU).
Hill, S. R. & Hains, J. 19845 (SU).
Holmgren, I. 130 (SSO); 921(SF).
Holm-Nielsen, L. 20880 (SPY).
Huidobro, A. M. R. 3726 (SCO); 3788 (SCO).
Hunziker, A. T. 1545 (SCO); 3384 (SCO).
Hurrell, J. & Buzzano, D. 6336 (SCO).
Hurrell J. et al. 2520 (SCO), 2816 (SCO); 2817 (SCO).
Ibarrola, C. 975 (SCO).
Ittis, H. H., Benz, B. F., Vázquez, A. G. & Cházaro, M. B. 29436 (SMC).
Irwin, H. S., Maxwell, H. & Wasshausen, D. C. 19180 (SS).
Isern, J. 625 (SS); 2272 (SS).
Israel, G. & Vargas, C. 1012(SSO).
Itougleton, H. W. 3518 (SU).
Jahn, A. 787 (SPY).
Jiménez, A. M. 555 (SMA); 1209 (SMA); 2413 (SU).
Johns, T. 81-54(SP).
Johnson, H. 20 (SO).
Johunton, J.R. 369(SU); 811 (SMA); 1088 (SMA); 1103 (SMA).
Jones, S. B. 10226 (SU).
Jorgensen, P. 4444 (SCO).
Kearney, T. H. S/N (SU).
Keller, H. A. 3396 (SCO).
Kellerman, W. A. 5305 (SMA); 5384 (SMA); 5447 (SMA); 6310 (SU); 7701 (SMA).
Kenoyer, L. A. A 166 (SMA); 756 (SMA).
Kenoyer, L. A. & Crum 2887 (SU).
Kerber, E. 8 (SMA).
Killip, E. P. 6859 (SPY); 16437 (SRI).
Killip, E.P & Smith A.C. 18043 (SPY); 19693 (SPY); 20484 (SPY); 21647 (SG); 22268 (SP).
King, R.M. 4427 (SMA); 6621 (SF); 10411 (SPY).
King, R.M. & Almeda, F. 7738 (SF).
King, R. M. & Bishop, L. E. 9299(SS).

King, R.M. & Garvey, R.M. 6971 (SF).
King, R.M. & Renner, R.C. 7109 (SO).
Kinupp, V. F. 2968 (SCO); 2994 (SCO); 3149 (SR); 3204 (SCO).
Kinupp V.F. & H. Lorenzi. 146694 (SAR).
Kinupp V.F. & H. Lorenzi. 146711(SR).
Klug, G. 3399 (SS).
Kral, R. 3090 (SU); 51114 (SU).
Kral, R. & Godfrey, R. K. 6035 (SU).
Krapovickas, A. 2700 (SCO).
Krapovickas, A., & Arbo, C. 16652 (SCO).
Kriebel, R. M. 3592 (SU).
Kuntze, O. S/N (SM).
Lafranchi, A. 429 (SCO).
Laudeman, C. S/N (SG).
Legrand, D. 3372(SCO).
Lehmann, F. C. 5528 (SRI).
Leiva, S. G., Chuna, P. & Cadle, J. 1267 (SS).
Leiva, S. G., Paredes & Rodríguez, M. 1196 (SF).
Leiva, S., Miñano, R., Palacios, A. 756 (SF).
Leiva, S. & Leiva, P. 314 (SF); 596 (SF).
León, J. 743 (SMA).
Lindeman, J.C. & de Haas, J. H. 4713 (SS).
Lindheimer, F. 437 (SU); 637 (SU); 954 (SU).
Little, E. L. & Little, R. R. 9238 (SPY); 9792 (SPY).
Llatas Quiróz, S. 3063 (SF).
Lopez, A. & Sagástegui, A.A. 5471 (SJ).
López, A.M. 603 (SG).
Lundell, C.L. & Contreras, E. 18916 (SLU).
Luteyn, J.L. 1498 (SMA); 5496 (SG).
Luteyn, J.L & Cotton, E. 11,133 (SMI).
Macbride, F. J. 3421 (SSO); 5388 (SS).
Macbride, F. J. & Featherstone 532 (SG); 1554 (SG); 1741(SG).
MacDaniels, L.H. 536 (SMA); 704 (SMA).
Malme, A.O. 738 (SCO) 861 (SCO).
Mandon, G. 28 (SSO); 30 (SF).
Márquez, W. & Yong, M.T. M-372 (SMA).

Martinez, V.M. S/N (SMA).

Martinez, E.S., Ramos, C.H. & Lombera, R. 25213 (SMA).

Matuda, E. 17527 (SMA).

Matzenbacher, N. I. 53449 (SR).

McNeilus, V. E. 92-788(SU); 98-850(SU).

McVaugh, R. 13169 (SMA); 23189 (SMC); 23456 (SMC).

Merril King, R. 6810 (SMA).

Merril King, L. R. & Bishop, L.E. 9111 (SG); 9138 (SG); 9269 (SG).

Metcalf, R.D. 30488 (SG); 30279 (SG).

Meyer, F. G. & Rogers, D. J. 3031(SU).

Mille, L. 490 (SF).

Molina, A. R. 423 (SO); 2338 (SMA); 2749 (SO); 3325 (SO); 4093 (SO); 5511(SU); 5815 (SO);10011 (SO); 10854 (SO); 10872 (SMA); 11962 (SMA);12793 (SO); 14515 (SO); 15385 (SMA); 22225 (SO); 21993 (SMA); 22605 (SO);23231 (SMA); 26140 (SMA); 26266 (SO); 26794 (SO); 27123 (SMA); 27547 (SMA); 30729 (SU); 30971 (SO).

Molina, A.R. & Montalvo, E.21838 (SU).

Mondin, C. 2643 (SCO); 2858 (SCO); 2922 (SR).

Mondin, C. & Iob, A. 2553 (SAR); 2653 (SR); 2654 (SR); 2920 (SAR).

Monetti, L. N. S/N (SCO).

Montes, J. E. 1447 (SCO); 10758 (SCO).

Moore, H. E. 5041 (SMA).

Nash, V. 2327 (SU).

Nee, M. 23860 (SU).

Nelson, E.W. 3040 (SMA); 3616 (SMA), 4401 (SMA).

Nelson, J. B. 16,141 (SU).

Novara, L. J. 5932 (SM); 6288 (SM); 6484 (SM); 7613 (SM); 7846 (SM); 7993(SM); 8575 (SM).

O´ Donell, C. A. 2991 (SCO).

Orozco, J.M. 266 (SMA).

Ortega, R. 286 (SU).

Ortíz Tun, R. 1326 (SMA).

Palmer, E. J. 12681 (SU); 13458 (SU).

Panero, J.L. & Clark, B. 2906 (SMI).

Panero, J.L., Campos, A. & Cabrera L. 2875 (SMC).

Parish, S. & Moore, A. H. 3061 (SU).

Peck 875 (SU).

Pedersen, T. M. 9551 (SCO).

Pennel, F. W. 1844 (SRI); 14542 (SF).
Pennell, F. W., Killip, E. P. & Hanzen, B. F. 8731 (SRI).
Percy Nuñez, W. & Cruz M. 6807 (SS).
Pittier, H. 4251 (SMA); 4923 (SMA); 6993 (SMA); 7510 (SRI); 9787 (SRI); 12948 (SPY).
Plos, A.; Iharlegui, L. & Hernández, M. 46(SC).
Plunkett, O.A.191 (SMA).
Porter, T. C. S/N (SU).
Pringle, C. G. 3326 (SMA); 13564 (SMA).
Proctor, G.R. 25374 (SMA).
Purpus, C. A. 9102 (SO).
Purpus, L. A. 2853 (SU); 3024 (SMA).
Radford, A. E. 16587 (SU); 39502 (SU).
Rambo, B. 11475 (SCO); 35097 (SCO); 49620 (SCO).
Rambo, L. 30992 (SCO).
Rau, W. 19 (SCO).
Ray, J. D. jr. 6730 (SU).
Reitz & Klein 8472 (SCO).
Reveal, J.L. & Harley, R.M.4057(SMA).
Rhoades, W. 350/C (SU).
Rimbach, A. 629 (SF); 727 (SSO).
Ritter, M. R. 204 (SCO).
Robinson, B. L. 50 (SU).
Rodrigo, A. P. 2214 (SCO); 3479 (SCO).
Rodriguez, A.4016 (SMA).
Rodriguez, J. V. 804 (SO).
Rodriguez, V. 560 (SCO).
Rojas, T. 4833 (SS).
Rose, J. N. 2077 (SA); 2079 (SA).
Rudolf, B. S/N (SS).
Ruiz Leal 15931 (SCO).
Ruiz & Pavón S/N (SF).
Rusby, H. H. 1669 (SG).
Ruskin, S. F. 2189 (SU), 2257 (SU).
Ruth, A.331 (SU).
Rzedowski 11146 (SMA).
Sagástegui, A. A. 14271 (SMI).

Sagástegui A. A. et al. 12634 (SP).
Sagástegui, A. A., Garcia, E. & López, S. 9702 (SF).
Sagástegui, A. A. & Mostacero, J. 9206 (SF).
Sagástegui, A. A., Mostacero, J. & Leiva, S. 12197 (SJ).
Sagástegui, A. A., Cabanillas, J.S. & Dios, O.C. 8090(SJ).
Sagástegui, A. A., Tellez, C. A. & Tirado, C.G. 14560 (SF).
Samuel, B. J. 23438 (SU).
Sánchez Vega, I.1648 (SSO); 2781 (SG); 5550 (SSO); 6640 (SF).
Sanchez Vega, I. & Miranda, A. 6331(SJ).
Sanchez Vega, I. & Sanchez Vega, J. 1589 (SJ).
Sánchez Vega, I. & Torres, J. 6414 (SF).
Sánchez Vega, I., Correa, A. & Varas, M.5187 (SF).
Sánchez Vega, I., Ruiz, W & Sánchez, J.1658 (SF).
Santesson, R. 43 (SCO).
Sartorius S/N (SMA).
Savaris, M. 109 (SCO).
Scala, A. C. 431 (SCO).
Schiefer, H. 899 (SPY).
Schimpff 633 (SF); 827(SF); 937 (SPY).
Schinini, A. & Fernandez, A. 6020 (SCO).
Schinini, A. & Carnevali, R. 10670 (SCO).
Schinini, A., Saravia, C.T. & Neuman, R. 34710 (SM).
Schipp, W. A. 804 (SMA).
Schmitz 250 (SMA).
Schulz, A. G. 6.604 (SCO).
Schwarz, G. J.1572 (SCO); 3632 (SCO).
Schwindt, E. 2998 (SCO).
Seaton 420 (SMA).
Seijo, G, Daviña, J. & Rodriguez, M. 223 (SCO).
Sello. 2485 (SCO).
Sherwood, W. L.S/N (SU).
Silva, J. M., Poliquesi, C. B. & Barbosa, E. 2280 (SS).
Skutch, A. F. 608 (SU).
Skutch, A. F.1704 (SQ).
Small, J. K. 8690 (SU); S/N (SU).
Small, J.K. & Heller, A. A. S/N (SU).

Smith, A. 462 (SMA).

Smith, D.N. 6210 (SF).

Smith, D.N. & Buddenslek, M. 10933 (SG).

Smith, D.N., Valencia, R. & Buddensiek, M. 12137 (SF).

Smith, H. H. 913 (SS).

Smith, J.D. 2384 (SU), 2863(SU); 5827 (SMA).

Smith, L. B. & Klein, R. 11023 (SS); 11204 (SCO); 14157 (SCO).

Smith, L. B. & Hodgdon, A. R. 4018 (SU).

Sobral, M. & Jarenkow, J. A. 8055 (SCO).

Sobral, M. et al. 9514 (SCO).

Sodiro, A. 24/2 (SMI); 24/4 (SF); S/N (SF).

Solbrig, O.T. & Ornduff, R. 4560 (SMA).

Spooner, M. & Dorado, O. R. 2678 (SMA).

Standley, C. P.4217(SO); 12001 (SO); 12330 (SO); 12753 (SO); 13319 (SMA); 14781 (SO); 18416 (SMA); 20707 (SO); 20568 (SO); 24857 (SMA); 26586(SO); 35412 (SL); 59065 (SMA);59505 (SMA);60771 (SMA); 62171 (SMA); 62889(SMA); 66676 (SU); 68555 (SQ); 68575 (SQ); 68880 (SU); 69260 (SMA); 69485 (SMA); 77151 (SMA); 77567(SMA); 77993 (SMA); 78023 (SMA); 86225 (SQ);86278 (SQ); 86364 (SQ);86418 (SQ); 88113 (SMA);88673 (SU);92502 (SO).

Steele, E. S. S/N (SU).

Stevens, W. D. 23003 (SU).

Stevens, W. D. et al. 14458 (SMA).

Stewardson, B.470 (SU); 494(SU).

Stewardson, B. & Britton, N. L. 321(SU).

Steyermark, J. A. 29748 (SMA); 30499 (SMA); 31553 (SMA); 32544 (SU); 32621 (SL); 36952 (SQ); 43592 (SMA); 48502 (SL); 49833 (SL); 51309 (SO); 55684 (SPY); 57280 (SPY); 57519(SME).

Stork, H. E. 2071(SL).

Stork, H. E., Horton, O. B. & Vargas, C.10600 (SG).

Svenson, H. K. 120 (SU); 4216 (SU); 7331(SU).

Tanger Louise, F. A. S/N (SU).

Tatnall, R. R. 3504 (SU).

Taylor, R. 49-1216(SU).

Templeton, B.C. 7538 (SMA).

Tessmann, G. 6124 (SS); 6127 (SS).

Tonduz, A. 699 (SSO); 8891 (SMA); 13270(SMA).

Torres Robles 1342 (SCO).

Torres Robles & Voglino D.1178 (SCO).

Tovar, O. 3789 (SP).

Tressens S. G. et al. 3862 (SCO).

Trolls. C. 9551

Tucker, J. M. 1281 (SMA).

Tuerckheim, H.von. 1105 (SMA); II 1334 (SMA); 8427 (SMA).

Tún Ortíz R. 1048 (SMA).

Valenzuela, L. et al. 4585 (SG).

Vanni, R., Ferrucci, S. & Lopez, G. 2964 (SCO).

Vargas C. C. 781(SG); 2583 (SS); 3065 (SP); 3972 (SP).

Vazquez, V. 438 (SMA).

Ventura, F. A. 840 (SMA); 2373 (SMA); 21475 (SMA).

Venturi S. 152 (SCO).

Villaseñor, J. L., Dávila, P., Martínez E. & Riba, R. 865 (SMA).

Vlastimil, Z. & Jaramillo, J. 3024 (SF); 3647 (SF).

Von Tuerckheein, H. 187 (SO); II 1334 (SMA); 1494 (SO); II 1732 (SF); 4015 (SMA); 8427 (SMA).

Vovides, A. P. 26 (SMA).

Walker, E. H. 1314 (SU).

Ward, L. F. S/N (SU).

Waterfall, U. T. 3048 (SU).

Weberbauer, A. 6016 (SRI).

Webster, G. & Breckon, G. 1 5745 (SU).

Webster, G. L. 22131 (SL).

Wetter, M. A., Cochrane, T. S. & Santana, F. J. 2034 (SMC).

Wharton, M. E. 9285 (SU).

White, S. S. 5222 (SU).

Whitefoord, C. 9306 (SMA).

Wiegand, K. M. & Manning W. E. 3311 (SU); 3312 (SU); 3314 (SU); 3315 (SU).

Wilbur, H. & Duncan, L. 11409 (SU); 20324 (SU).

Williams, L. O. 15973 (SO); 25600 (SQ); 26262 (SQ); 26804 (SQ); 27187 (SQ).

Williams L.O. & Molina, A. R. 10151 (SO); 14665 (SO); 10160 (SO); 25809 (SQ).

Williams, L. O., Molina, A. R. & Williams, T. P. 25268 (SU); 40062 (SMA); 42055 (SMA); 42220 (SMA); 42223 (SO).

Williams, L. O.; Molina, A. R. & Terua, P. W. 40308 (SO).

Williams, L. O.; Molina, A. R.; Williams, T. P.; Gibson, D. N. & Laskowski, C. 26927 (SU).

Woytkowski, F. 35402 (SS).

Wurdack, J. J. 618 (SJ).

Young, K. 2940 (SG).

Yuncker, T. G., Dawson, R. F. & Youse, H. R. 6000 (SO); 6311 (SMA).

Yuncker, T.G., Koepper, J. M. & Wagner, K. A. 8422 (SMA).

Zardini, E. M. 1295 (SCO); 1334 (a) (SCO).

Zardini, E. M. & Gerrero, L. 41908 (SCO).

Zardini, M. E. & Benítez, A. 47372 (S).

Zola, M. G. 458 (SMA)

APENDICE II

Índice de nombre científicos

Acanthospermum v, vii, 130, 135, 139, 143

hispidum 135, 143

australe 135

Axiniphyllum 1

Chrysanthellum 144

Espeletia 6,7, 129, 130, 147, 155

*Guizotia*1

Gymnolomia

connatum 44

Ichthyothere v, vii, 1, 7, 130, 135, 139, 143, 144

terminalis 133, 134

Melampodium 6

Micractis 1

Milleria 1

Osteospermum 123

uvedalia 5, 121, 123

Polymnia 6, 25, 41, 139

andrei 44

apus 34, 35

arborea 49

cocuyensis 40, 41, 80

connata 44, 68

edulis 34, 35, 117

eurylepis 99

fruticosa 49
glabrata 53, 54, 55
jelskii 57
latisquama 60
lehmannii 83
macroscypha 44, 66
maculata 70, 72
 adenotricha 70, 72, 158
 glabricalis 70, 72, 158
 hypomalaca 71, 72, 73, 158
 maculata 73
 vulgaris 71, 72, 73, 158
mcvaughii 77
meridensis 41, 80
microcephala 83
nelsonii 86
oaxacana 86, 87
parviceps 93
pyramidalis 99
quichensis 103
riparia 109
siegesbeckia 113
silphioides 44
sonchifolia 35, 117
uvedalia 121, 123
wedelia 71

Polymniastrum 30

Rumfordia vi, vii, viii, 1, 6, 7, 129, 130, 135, 139, 159

floribunda vi, vii, 135, 139

guatemalensis 6, 7, 130, 139

Siegesbeckia 1

Smallanthus

apus vi, vii, 6, 8, 27, 31, **33**, 34, 35, 36, 119, 136, 148, 159

araucariophilus vi, viii, 6, 27, 28, 32, **37**, 39, 40, 46, 136, 150, 159

cocuyensis v, vi, vii, 7, 15, 19, 20, 27, 32, **40**, 41, 42, 43, 44, 81, 136, 142, 149, 158, 159

connatus vi, vii, 2, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 22, 25, 26, 28, 33, 38, **44**, 46, 48, 49, 107, 136, 140, 143, 149, 150, 159

fruticosus vi, vii, 6, 12, 13, 17, 20, 32, **49**, 50, 52, 53, 54, 133, 134, 140, 141, 149, 156, 159

glabratus vi, vii, 5, 12, 13, 20, 28, 32, **53**, 54, 55, 56, 136, 149, 156

jelskii vi, vii, 6, 7, 13, 15, 19, 20, 27, **57**, 59, 60, 136, 140, 141, 149, 156, 159

latisquamus vi, vii, 6, 13, 15, 18, 19, 32, **60**, 62, 63, 104, 136, 148, 159

lundelli vi, vii, 6, 27, 31, **63**, 65, 66, 71, 73, 136, 148, 159

macroscyphus vi, vii, 2, 6, 12, 15, 19, 20, 21, 28, 32, **66**, 67, 68, 69, 70, 136, 140, 141, 144, 149, 159

maculatus v, vi, vii, 6, 8, 9, 15, 16, 18, 25, 27, 28, 32, **70**, 72, 73, 76, 77, 136, 141, 148, 158, 159

mcvaughii vi, vii, 6, 12, 13, 14, 27, 33, **77**, 79, 80, 136, 148, 159

meridensis vi, vii, 5, 14, 16, 27, 32, 41, **80**, 82, 83, 87, 136, 141, 149, 159

microcephalus vi, vii, 6, 12, 13, 20, 28, 32, **83**, 85, 86, 136, 140, 149, 156, 159

oaxacanus vi, vii, 6, 12, 14, 16, 21, 25, 28, 33, **86**, 87, 88, 89, 90, 91, 136, 142, 148, 159

obscurus vi, viii, 6, 12, 27, 33, 71, 73, **90**, 91, 92, 93, 97, 136, 148, 159

parviceps vi, vii, 6, 7, 8, 9, 13, 15, 20, 32, **93**, 114, 136, 140, 149, 156, 159

putlanus vi, viii, 6, 12, 27, 33, 91, **96**, 98, 99, 136, 148, 159

pyramidalis vi, vii, 2, 6, 7, 9, 12, 15, 16, 19, 32, **99**, 102, 103, 136, 139, 140, 149, 156, 159

quichensis vi, vii, 6, 7, 12, 14, 17, 25, 32, 60, 61, **103**, 105, 106, 136, 148, 159

riograndensis vi, vii, 6, 8, 19, 20, 26, 27, 33, 46, **106**, 108, 109, 136, 150, 156, 159

riparius vi, vii, 6, 12, 14, 19, 32, **109**, 110, 112, 113, 114, 136, 140, 141, 149, 159

siegesbeckius vi, vii, 6, 8, 10, 14, 15, 16, 18, 19, 31, **113**, 114, 116, 117, 136, 140, 141, 149, 159

sonchifolius vi, vii, 2, 3, 6, 7, 14, 16, 17, 15, 22, 23, 25, 26, 33, 35, 114, **117**, 120, 121, 136, 141, 144, 149, 157, 159

uvedalius v, vi, vii, 1, 5, 6, 8, 12, 13, 14, 15, 22, 25, 26, 27, 31, 33, 35, 91, **121**, 123, 136, 141, 148, 158, 159

densipilis 121, 123, 159

floridana 121, 123, 159

uvedalia 121

Stachycephalum 1

Tridax v, vii, 130, 140, 141

Trilobata 133, 134

Trigonospermum 1

Unxia 1

suffruticosa 6