



Universidad Nacional del  
Nordeste

Facultad de Ciencias  
Exactas y Naturales  
y Agrimensura



## TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN

“Evolución de caracteres morfológicos en especies sudamericanas de *Scoparia* (Gratiolleae-Plantaginaceae)”



## Licenciatura en Ciencias Biológicas

**Autor:** Landi, Mauricio Andrés

**Directora:** Dra. Sosa, María de las Mercedes

**Codirectora:** Dra. Angulo, María Betiana

**Lugar de trabajo:** Área de Taxonomía del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE)

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la Universidad Nacional del Nordeste por permitirme formarme y educarme en esta querida institución. También a cada uno de los docentes que me ha tocado tener a lo largo de la carrera por compartir parte de sus conocimientos y su pasión por la biología durante mi paso por la universidad.

A la Secretaria General de Ciencia y Técnica por otorgarme una beca de pregrado que me permitió avanzar con gran parte de esta tesina.

A mis directores Merce, Beti y Javier por darme la oportunidad de trabajar junto a ellos. Por enseñarme, educarme y guiarme teniendo mucha paciencia, brindándome sus conocimientos y dedicando su tiempo para que pueda cumplir esta meta.

Muchas gracias a todos los nuevos amigos que conocí en la universidad, especialmente a Joaquín, Guada, Cami, Guille, Tomás y Sofi por dar tanta alegría y dejar tan bonitos recuerdos en esta etapa de mi vida que hicieron que pasara volando. Gracias por sus apuntes, sus chistes, sus mates, sus tardes de estudio. Los quiero a todos y gracias por ser lo mejor que me dio esta facultad.

Muchas gracias a mi familia: A mi papá Diego y mi mamá Lorena y mis hermanos Bruno y Sofía por siempre apoyarme y estar a mi lado en cada decisión. También a mis tíos Romi, Hugo, Dai, Pily, Ariel y Belén por tantas ayudas que recibí de su parte sin esperar nada a cambio. Muchas gracias a mis abuelos Carlos y Mary por brindarme su apoyo, su techo o un plato de comida en todo momento, y por llevarme a algún lado si necesitara. También a mis abuelos que ya no están, Ana y Francisco que me apoyaron y me dieron todo lo que podían ofrecerme hasta el último día. A todos ellos gracias por el cariño y el amor los cuales fueron mi motor que me permitió avanzar en la carrera.

A mi novia Gabriela, quien también una vez fue mi compañera de clase, por estar a mi lado en todos los momentos difíciles. Gracias por acompañarme, por cebarme unos mates y escucharme mientras estudiaba.

## **INDICE**

RESUMEN .....	4
INTRODUCCIÓN .....	5
OBJETIVO GENERAL.....	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	7
HIPÓTESIS DE TRABAJO .....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
RESULTADOS... ..	9
DISCUSIÓN .....	27
CONCLUSIÓN .....	31
BIBLIOGRAFÍA .....	32
ANEXO .....	35

## RESUMEN

Gratioleae es una de las tribus con mayor número de especies y mayor diversidad morfológica y ecológica dentro de la familia Plantaginaceae. Los estudios de filogenia molecular determinaron la formación de varios clados dentro de la tribu, uno de ellos es el clado *Scoparia and allies*. En este trabajo se plantea estudiar la evolución de los caracteres morfológicos (optimización de caracteres) sobre la base de estudios previos de filogenia molecular, con énfasis en las especies del género *Scoparia*, a fin de contribuir al conocimiento taxonómico del género.

Para ello, se llevaron a cabo reconstrucciones de caracteres ancestrales a partir de la filogenia molecular publicada con anterioridad, utilizando el criterio de máxima verosimilitud con el fin de estudiar la evolución de rasgos morfológicos diagnósticos en el clado *Scoparia and allies*. Se seleccionaron doce variables morfológicas discretas vegetativas y reproductivas luego de un análisis morfológico de las especies, basándose en la revisión de material de herbario, observación de ejemplares digitalizados y descripciones bibliográficas. Los caracteres optimizados fueron: porte, ciclo de vida, crecimiento del tallo, indumento del tallo, peciolo, lámina foliar, indumento de las hojas, simetría de la flor, número e indumento de sépalos, número de pétalos, forma del estigma.

El análisis morfológico realizado permitió la selección de caracteres con valor diagnóstico, con los que se pudo elaborar dos claves dicotómicas, una de los géneros que conforman el clado *Scoparia and allies* y otra de las especies del género *Scoparia*.

De los caracteres analizados, los estados con mayor probabilidad de ancestralidad para el clado *Scoparia and allies* fueron: porte sufrútice (63,97%), ciclo de vida perenne (73,73%), tallo erecto (99,41%), presencia de indumento en el tallo (99,33%), lámina entera (73,01%), hoja con indumento presente (99,33%), presencia de peciolo (97,19%), flor zigomorfa (99,78%), sépalos con indumento (96,13%), estigma capitado (99,57%), cinco pétalos (99,99%) y cinco sépalos (99,99%).

En el clado de *Scoparia*, los estados de mayor probabilidad son: ausencia de indumento en el tallo; hojas sésiles, sépalos sin indumento; corola actinomorfa y tetrámera (100%).

En cuanto a las otras especies emparentadas con el género *Scoparia* dentro del clado *Scoparia and allies*, algunos caracteres utilizados para la reconstrucción como ciclo de vida anual, porte herbáceo, son característicos del clado II (clado hermano de *Scoparia*) sin embargo no resultaron ser sinapomórficos.

## INTRODUCCIÓN

Plantaginaceae Juss. es una familia cosmopolita, heterogénea y muy numerosa ya que comprende más de 2000 especies de hierbas anuales o perennes, arbustos y plantas acuáticas (Albach *et al.* 2005; Estes & Small 2008). En las últimas décadas, esta familia ha sido objeto de reestructuración con la implementación de estudios de filogenia molecular en los análisis taxonómicos, siendo uno de los casos más importantes la incorporación de gran parte de la tribu Gratioleae Benth. (antes Scrophulariaceae *sensu lato*) y de otros géneros que se encontraban en familias muy diversas como *Callitriche* L., *Globularia* L., *Hippuris* L., *Poskea* Vatke, previamente incluidos en Callitrichaceae, Globulariaceae e Hippuridaceae respectivamente (Olmstead & Reeves 1995; Olmstead *et al.* 2001; Oxelman *et al.* 2005; Rahmzadeh *et al.* 2005). Esta tribu comprende cerca de 320 especies distribuidas ampliamente por Sudamérica presentando una amplia variedad morfológica y ecológica; abarcando desde hierbas terrestres o acuáticas, arbustos rupestres, subarbustos perennes, hasta plantas carnívoras como las del género *Philcoxia* Taylor & Souza (Taylor *et al.* 2000; Albach *et al.* 2005; Estes & Small 2008; Souza & Giulietti 2009; Pereira *et al.* 2012; Scatigna *et al.* 2018, 2019, 2020).

Los estudios filogenéticos moleculares más recientes realizados en la tribu (Scatigna *et al.* 2018, 2020, 2022) se basan en regiones cloroplásticas (intrones *rpl16*, *rps16* y *trnL* y el espaciador intergénico *trnL-trnF*) y un espaciador intergénico nuclear (*ITS1*), cuyos resultados demostraron varios clados diferentes con fuerte consistencia y soporte, destacando la necesidad de reevaluar los conceptos y circunscripciones de algunos géneros. Uno de esos clados que se forma es el denominado *Scoparia and allies* por Scatigna *et al.* (2022), en el cual se encuentran las especies del género monofilético *Scoparia* L., emparentadas filogenéticamente con algunas especies de *Conobea* Aubl., *Leucospora* Nutt., *Schistophragma* Benth. y *Stemodia* L., cuyos géneros resultaron ser parafiléticos.

El género *Scoparia* comprende cerca de 20 especies que crecen en América tropical con una sola especie de distribución pantropical, *S. dulcis* L. (Sosa & O'Leary, 2018). Este género se caracteriza por tener corola tetrámera y rotácea, carácter importante que lo distingue del resto de los géneros de la tribu. En relación a su ubicación taxonómica dentro de la familia, ha sido controversial debido a los diferentes enfoques que han adoptado los taxónomos que realizaron revisiones dentro de la familia. En ese sentido, Bentham & Hooker (1876) y Chodat (1908) lo ubicaron dentro de otra tribu, Sibthorpieae Benth., junto a géneros como *Sibthorpia* L., *Hemiphragma* Wall. y *Capraria* L. La inclusión del género *Scoparia* en Sibthorpieae fue compartida por Descole & Borsini (1954) en el *Genera Species Plantarum* de Argentina. Sin embargo, Wettstein (1891) en su revisión taxonómica de la familia, incorporó a *Scoparia* en la tribu Digitalideae (Dum.) Dum. junto a *Capraria* L., *Digitalis* L., *Veronica* L., etc., por compartir caracteres florales (corola rotácea a subrotácea con tubo corto, número de estambres igual al de los lóbulos de la corola y anteras sagitadas). Recién en 1935, Pennell, en su revisión para América de la familia, incorpora al género en la tribu Gratioleae, criterio que comparten Thieret (1967), Dawson (1968) y Falcão-Ichaso & Barroso (1970) en sendos trabajos taxonómicos. Fries (1906), realizó una revisión del género donde propone 18 especies y lo divide en dos subgéneros: *Tetracomia* (cáliz tetrámero) y *Pentacromia* (cáliz pentámero); este número de especies se asemeja a lo propuesto por Dawson (1968), D'Arcy (1979) y Holmgren & Molau (1984) en sus aportes taxonómicos. El número de especies es cuestionado por Souza & Giulietti (2009), que reconocen solo 10 concentradas en la Región Neotropical (considerado como centro de diversidad) principalmente en Paraguay, Uruguay, Argentina y Sur de Brasil. El análisis morfológico realizado en todo el

género permitió reunir en tan solo 11 especies, en concordancia con Souza & Giulietti (2009).

Es importante destacar que algunas especies del género como *S. dulcis* tienen usos medicinales debido a la presencia de sustancias fitoquímicas como alcaloides, flavonoides, esteroides, glucósidos, triterpenos y glutinol; que tienen propiedades curativas en problemas cardiovasculares, gastrointestinales, hepáticos, neurológicos y respiratorios (De Farías *et al.* 1993; Hayashi *et al.* 1990; Zulfiker *et al.* 2010; Patra *et al.* 2014; Moniruzzaman *et al.* 2015; Pamunuwa *et al.* 2016) por lo que conocer su relación y afinidad taxonómica con otras especies, permitirá investigar a otras que potencialmente puedan tener las mismas propiedades medicinales.

En relación a las especies más emparentadas con el género en estudio, *Conobea* es un género tropical que crece desde los Estados Unidos hasta la Argentina, con alrededor de siete especies (O'Leary 2018). De acuerdo a Wettstein (1891), este género estaba compuesto por tres secciones: (1) "*Sphaerotherca*", que incluye a especies con cápsulas globosas (*C. aquatica* Aubl., y *C. scoparioides* Benth.); (2) "*Leucospora*" que abarca especies con cápsulas ovoides (*L. intermedia* A. Gray); y (3) *Schistophragma* que comprende especies con capsulas lineales (*S. pusilla* Benth.= *S. mexicanum* Benth.). Thieret (1967) propuso el reconocimiento de estas secciones a nivel genérico y proporcionó una clave con caracteres diagnósticos como la superficie de semillas, tipo de fruto, forma de la hoja y otras características florales. En ese aspecto, *Leucospora* y *Schistophragma* son géneros que de acuerdo a Henrickson (1990) y Turner & Cowan (1993a) comprenden especies que aún no están ubicadas correctamente ya que son tratadas indistintamente en ambos géneros. Luego de la reconstrucción filogenética de Scatigna *et al.* (2022) todas las especies pertenecientes a estos géneros quedaron dentro de un mismo clado, a excepción de las especies de *Conobea* en el cual solo quedó *C. glechomoides* (Spreng.) V.C. Souza, mientras que las otras especies del género quedaron emparentadas con especies de *Bacopa* L.

La reconstrucción de caracteres ancestrales ha sido utilizada como método de estudio en varios trabajos de filogenia molecular para lograr entender el contexto evolutivo y dar soporte morfológico a los clados generados a partir de datos de ADN nuclear y plastidial (Divakar *et al.* 2013; Banks *et al.* 2014; de Oliveira *et al.* 2014; Wu *et al.* 2015; Jeyarani *et al.* 2018; Chiavegatto *et al.* 2020). En este trabajo, la selección y optimización de caracteres morfológicos contribuirá a escoger buenos descriptores diagnósticos, lo que favorecerá la tarea de botánicos y/o técnicos agrónomos no familiarizados con el grupo, como también permitirá analizar la evolución de los caracteres morfológicos del clado *Scoparia and allies*.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

- Contribuir al conocimiento de la evolución de las especies sudamericanas de *Scoparia*, a través del estudio de los caracteres morfológicos sobre la base de la filogenia molecular.

## Objetivos Específicos

- Identificar las especies y caracterizarlas morfológicamente.
- Establecer los límites morfológicos de las especies de *Scoparia*, para su correcta identificación.
- Buscar descriptores morfológicos taxonómicamente importantes para las especies.
- Elaborar una matriz de los datos morfológicos, con los descriptores relevantes de las especies.
- Identificar y evaluar algunas sinapomorfías morfológicas útiles para sustentar las especies del género *Scoparia*.

## HIPÓTESIS DE TRABAJO

- Los caracteres vegetativos y reproductivos que se analizan en este trabajo permiten identificar y caracterizar a cada una de las especies de *Scoparia*, además de que ciertos caracteres son sinapomorfía para el género *Scoparia*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Revisión de bibliografía y de material de herbario

Se buscó información sobre la descripción, distribución y clasificación taxonómica de las distintas especies que conforman el clado *Scoparia and allies*. Para ello se consultaron distintas bases de datos digitales como Tropicos, Lista de Especies da Flora do Brasil, Specieslink, Missouri Botanical Garden y JSTOR Global Plants. Además, se revisó y analizó material herborizado tanto de colecciones presentes en el Herbario CTES (Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina) como ejemplares digitalizados de alta calidad presentes en otros herbarios internacionales (AS, BAB, BOLV, CORD, F, FCQ, G, HULE, LL, MEXU, MO, NY, PY, SI, US), las siglas del herbario de acuerdo a Thiers (2022).

### Análisis de caracteres

Luego de un análisis morfológico exhaustivo de los ejemplares de herbario de todas las especies que se encuentran en el clado *Scoparia and allies* enlistadas en el Anexo, sumado información extraída de material bibliográfico (Bentham 1846; Wettstein 1891; Minod 1918; Thieret 1967; D'Arcy 1979; Turner & Cowan 1993a, b; Souza & Giulietti 2009), fueron seleccionados doce caracteres morfológicos (Tabla 1). Se tuvieron en cuenta aquellas características que permiten diferenciar a las especies, considerando las de fácil observación, cualitativas y que tradicionalmente son consideradas diagnósticas para la diferenciación de algunos géneros. Los estados se determinaron a partir de observaciones directas de material herborizado, fotografía digital o datos disponibles en la literatura, posteriormente, fueron colocados en una matriz de datos para su análisis (Tabla 1 del Anexo).

Los caracteres fueron observados utilizando un microscopio estereoscopio Wild M3C, microscopio óptico binocular *Leica Wild M3C* y otros, como detalles de tricomas en flores y frutos, con microscopio electrónico de barrido (MEB) *Jeol 5800 LV* de la Secretaria General de Ciencia y Técnica de la Universidad

Nacional del Nordeste. En el caso de las observaciones del MEB, las muestras tanto fijadas en FAA (formaldehído, alcohol, ácido acético) como rehidratadas, fueron sometidas a una serie creciente de acetona y posteriormente se secaron a punto crítico con CO<sub>2</sub>. La metalización se llevó a cabo con un delgado baño de oro-paladio.

### Reconstrucción de caracteres ancestrales

Para la reconstrucción de los estados ancestrales se utilizó el árbol consenso de mayoría del conjunto combinado generado por inferencia bayesiana de Scatigna *et al.* (2022) (Figura 1 del Anexo), el cual fue podado utilizando la función Drop.tip con el programa R utilizando el paquete “APE” (Paradis *et al.* 2004). A partir de dicho árbol se podó el clado *Scoparia and allies* junto con dos especies (*Bacopa monnieri* (L.) Wettst. y *Gratiola peruviana* L.) que fueron elegidas como grupo externo, teniendo en cuenta su ubicación cercana al clado analizado y la disponibilidad del material.

Una vez obtenido el árbol, se llevó a cabo la reconstrucción de caracteres ancestrales usando el criterio de máxima verosimilitud (ML) en Mesquite v. 3.70 (Maddison & Maddison 2021) bajo el modelo de parámetro de estado de Markov o modelo mk1 (Schulter *et al.* 1997; Pagel 1999).

**Tabla 1.** Caracteres morfológicos y sus estados seleccionados para la reconstrucción de estados ancestrales.

Carácter	Estados del carácter	
	0	1
Porte	Herbácea	Sufrútice
Ciclo de vida	Anual	Perenne
Crecimiento del tallo	Erecto	Decumbente
Indumento del tallo	Ausente	Presente
Lámina foliar	Entera	Dividida
Pecíolo	Ausente	Presente
Indumento de la hoja	Ausente	Presente
Simetría de la flor	Actinomorfa	Zigomorfa
Indumento de los sépalos	Ausente	Presente
Número de sépalos	Cuatro	Cinco
Número de pétalos	Cuatro	Cinco
Forma del estigma	Capitado	Bilobado



## RESULTADOS

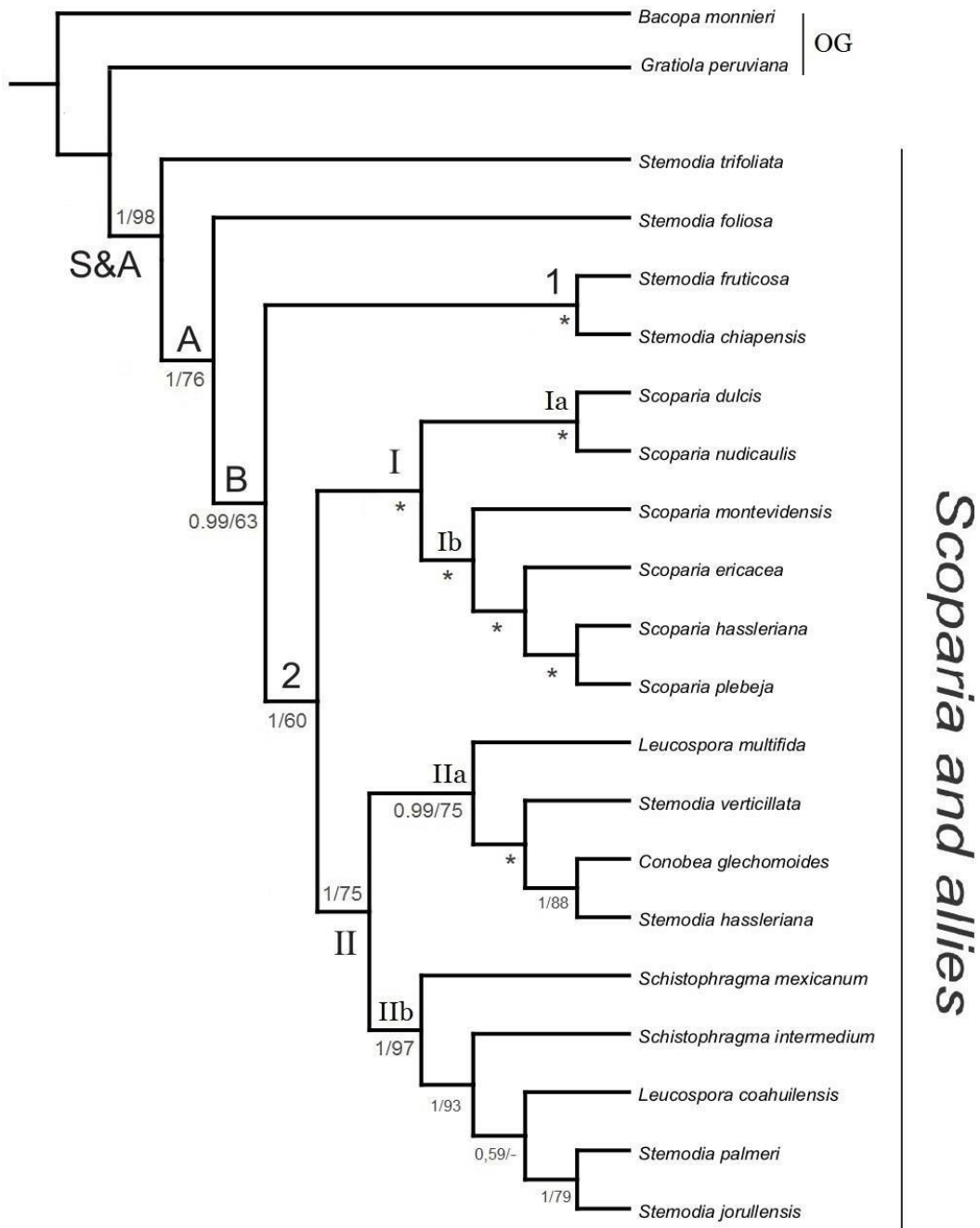
### Descripción del árbol filogenético analizado

Para este trabajo se utilizó el clado *Scoparia and allies*, podado a partir del estudio filogenético realizado en la tribu Gratioleae por Scatigna *et al.* (2022), mostrado en la Figura 1, el cual presenta una Probabilidad posterior (PP) de 1 y un Bootstrap (BS) de 98. Este clado comprende a: *Stemodia trifoliata* (Link) Rchb., y al **clado A** (PP=1; BS=76). El **clado A** está conformado por *S. foliosa* Benth. y el **clado B** (PP=0.99; BS=63). En este último se encuentran el **clado 1** (PP=1; BS=100) el cual incluye a *Stemodia fruticosa* Lundell y *S. chiapensis* B. L. Turner, y es recuperado como hermano del **clado 2** (PP=1; BS=60) en el cual se agrupan a los **clados I y II**. El **clado I** (PP=1; BS=100) está compuesto por todas las especies de *Scoparia* agrupadas en dos clados: por un lado está el **clado Ia**, conformado por *S. nudicaulis* Chodat y *S. dulcis* L., mientras que el **clado Ib** agrupa a *S. ericacea* Cham. & Schltld., *S. hassleriana* Chodat, *S. montevidensis* (Spreng.) R. E. Fr., y *S. plebeja* Cham. & Schltld. El **clado II** (PP=1.00; BS=75) también está constituido por dos clados: el **Ila** que agrupa a *Conobea glechomoides* (Spreng.) V. C. Souza, *Leucospora multifida* (Michx.) Nutt., *Stemodia hassleriana* Chodat y *Stemodiaverticillata* (Mill.) Hassl; mientras que en el **clado Iib** se encuentran *Leucospora coahuilensis* Henrickson, *Schistophragma intermedium* (A. Gray) Pennell, *Schistophragma mexicanum* Benth. ex D. Dietr., *Stemodia jorullensis* Kunth. y *Stemodia palmeri* A. Gray.

### Estudios morfológicos:

Las especies que conforman el clado *Scoparia and allies* reúnen a plantas herbáceas o sufrútice, con un ciclo de vida anual o perenne, que se distribuyen por todo el continente americano, a excepción de *Scoparia dulcis* que es cosmopolita. Las plantas de este grupo miden entre 6 a 100 cm aproximadamente. En cuanto al tallo, pueden tener crecimiento erecto o postrado (decumbente), de forma cuadrangular o circular, puede o no tener indumentos (como pelos, tricomas y/o glándulas). Las hojas son simples; opuestas o verticiladas, pecioladas o sésiles, con lámina entera (ovada a lanceolada) o dividida (pinnatífida); margen entero, crenado o aserrado. Flores axilares, solitarias, sin bractéolas. Cáliz con cinco sépalos, a veces cuatro (*Scoparia dulcis* y *S. nudicaulis*), iguales. Corola con cinco pétalos, a veces cuatro (*Scoparia*), con forma rotácea y actinomorfa (*Scoparia*) o campanulada y zigomorfa; de color azul, violeta, blanca o amarilla en *Scoparia montevidensis*. Androceo con cuatro estambres, didínamos o no, tecas separadas por un tejido conectivo ovoide o globoso; o unidos lateralmente (*Conobea glechomoides*). Ovario ovoide con estigmas capitados o bilobados (con forma de V). Cápsulas ovoides, globosas o elipsoides. Semillas elipsoides, ovoides o piramidales.

El análisis exhaustivo de los caracteres morfológicos, permitió la selección de doce caracteres correspondientes a aspectos vegetativos (porte, ciclo de vida, crecimiento del tallo, indumento del tallo, lámina foliar, indumento de la hoja y peciolo) como florales o reproductivos (simetría de la flor, indumento de sépalos, número de sépalos, número de pétalos y forma del estigma), los cuales se ilustran en las Figuras 2 y 3.



**Figura 1.** Árbol podado y modificado de Scatigna *et al.* (2022) mostrando las especies y clados analizados. Se marcan los valores de probabilidad posterior y bootstrap en todos los nodos. Los asteriscos representan valores de PP=1 y BS=100.

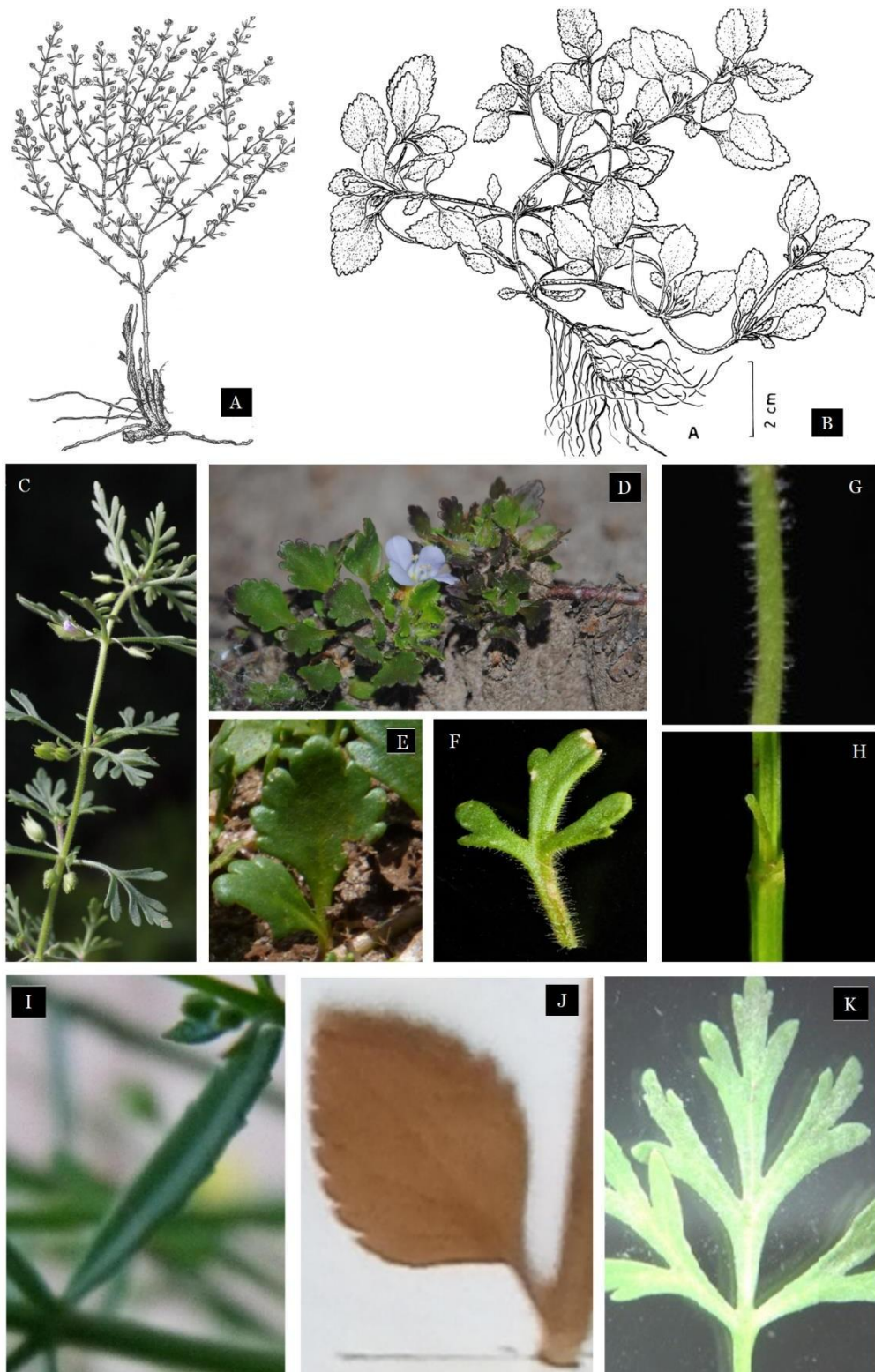
El análisis morfológico permitió la elaboración de dos claves dicotómicas, una de los géneros que incluyen el clado *Scoparia and allies* y otra de las especies del género *Scoparia*.

**Clave para la identificación de los géneros que se encuentran en el clado *Scoparia and allies***

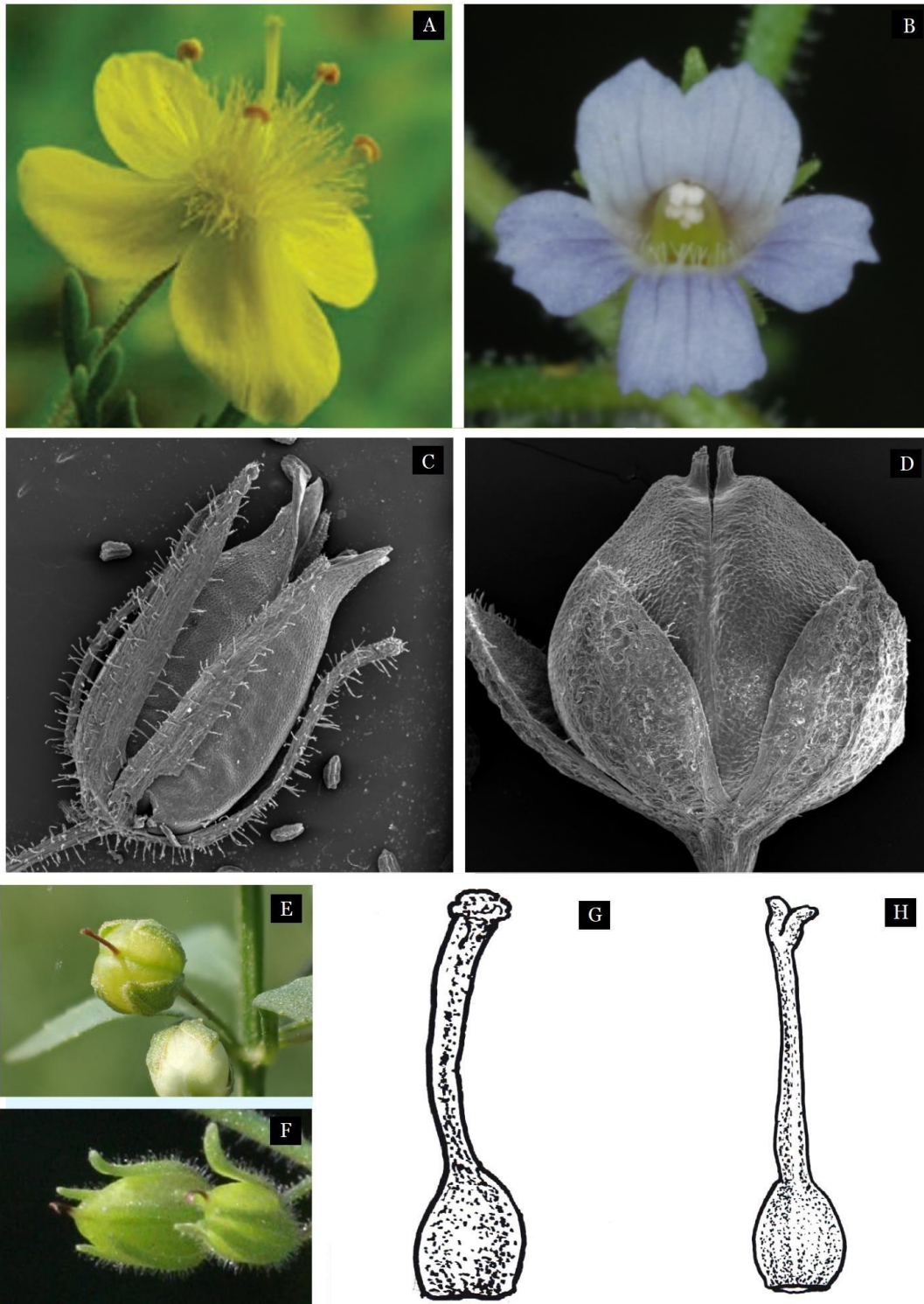
- 1 Hojas sin peciolo, corola tetrámera, rotácea, actinomorfa..... **Scoparia**
- 1' Hojas peciolada, corola pentámera, tubular, zigomorfa... 2
- 2 Hojas generalmente enteras, cápsulas globosas ..... 3
- 2' Hoja divididas, cápsulas ovoides o alargadas ..... 4
- 3. Plantas decumbentes, tecas paralelas ..... **Conobea**
- 3' Plantas erectas, tecas separadas por un conectivo globoso..... **Stemodia**
- 4 Cápsula alargada, semillas con surcos y crestas espiralados, color amarronado. Estigma capitado ..... **Schistophragma**
- 4' Cápsula ovoide, semillas escalariformes reticular, color crema. Estigma bilobado ..... **Leucospora**

**Clave taxonómica de *Scoparia* con las especies que forman parte del clado *Scoparia and allies***

- 1 Porte sufrútice, flores con 4 sépalos, corola blanca o violáceo claro... 2
  - 2 Presencia de indumento solo en los nudos..... **S. dulcis**
  - 2' Plantas completamente ausente de indumento en el tallo... **S. nudicaulis**
- 1' Porte herbáceo (raramente sufrútice), flores con 5 sépalos, corola violácea o amarilla... 3
  - 3 Corola amarilla ..... **S. montevidensis**
  - 3' Corola violácea ..... 4
    - 4 Planta pubescente..... **S. hassleriana**
    - 4' Planta glabra ..... 5
      - 5 Planta no tan ramificada, margen de la hoja denticulada ..... **S. plebeja**
      - 5' Planta muy ramificada, margen de la hoja entera ..... **S. ericacea**



**Figura 2 Caracteres morfológicos vegetativos analizados en el clado *Scoparia and allies*.** **A:** Ilustración del porte sufrútice de *Scoparia nudicaulis*. **B:** Ilustración de porte herbáceo en *Stemodia verticillata*. **C:** Tallo erecto de *Leucospora multifida*. **D:** Tallo decumbente de *Conobea glechomoides*. **E:** Hoja sin indumento de *C. glechomoides*. **F:** Hoja con indumento de *Schistophragma intermedia*. **G:** Detalle del tallo con indumento de *Leucospora multifida*. **H:** Detalle del tallo sin indumento de *Scoparia dulcis*. **I:** Hoja entera sésil, sin indumento de *Scoparia nudicaulis*. **J:** Hoja entera peciolada de *Stemodia trifoliata*. **K:** Hoja con lámina dividida de *Stemodia hassleriana*. **Fuentes:** A, B: Extraído del capítulo Plantaginaceae de la Flora Argentina (Sosa & O’Leary 2018: pg. 427, 431); D, E, I: fotos de M.M Sosa; C, G, F, H: imágenes extraídas de [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org).



**Figura 3 Caracteres morfológicos reproductivos analizados en el clado *Scoparia and allies*.** **A:** Detalle de la flor tetrámera, actinomorfa de *Scoparia montevidensis*. **B:** Detalle de la flor pentámera, zigomorfa de *Leucospora multifida*. **C:** Detalle del fruto mostrando el cáliz con indumento de *L. multifida*. **D:** Detalle del fruto mostrando el cáliz sin indumento de *Scoparia dulcis*. **E:** Detalle del cáliz con cuatro sépalos, sin indumento de *Scoparia nudicaulis*. **F:** Detalle del cáliz con sépalos, con indumento de *L. multifida*. **G:** Ilustración del estigma capitado de *Stemodia hassleriana*. **H:** Ilustración del estigma bilobado en *Stemodia verticillata*. **Fuentes:** A, B, E, F: Extraído de [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org); C, D: Fotos obtenidas con MEB.

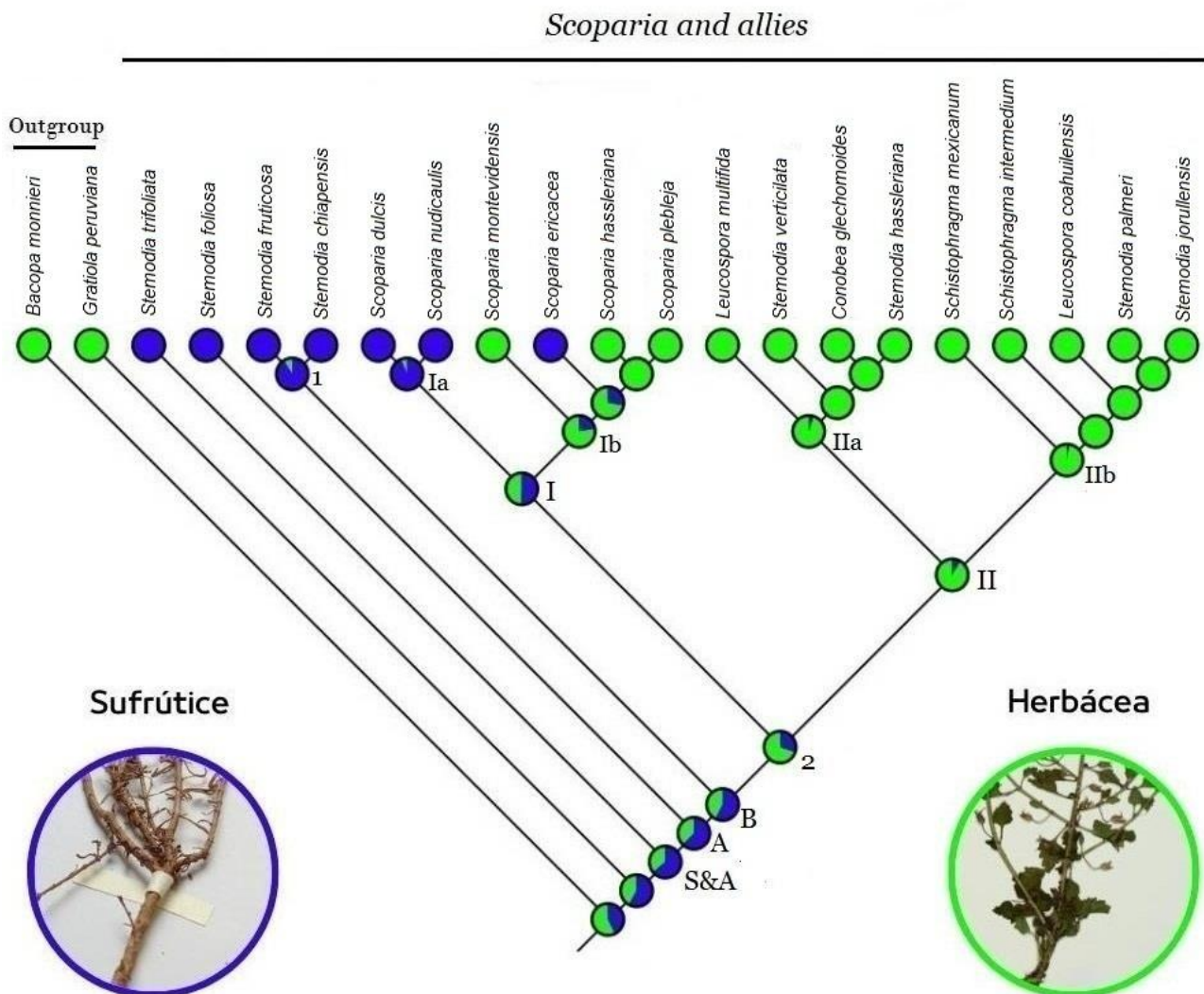
## Reconstrucción de estados ancestrales

A continuación, se detallan la reconstrucción ancestral de los caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos. Los valores de máxima verosimilitud para todos los caracteres analizados se encuentran resumidos en el anexo, Tabla 2.

### Caracteres morfológicos vegetativos

#### Porte

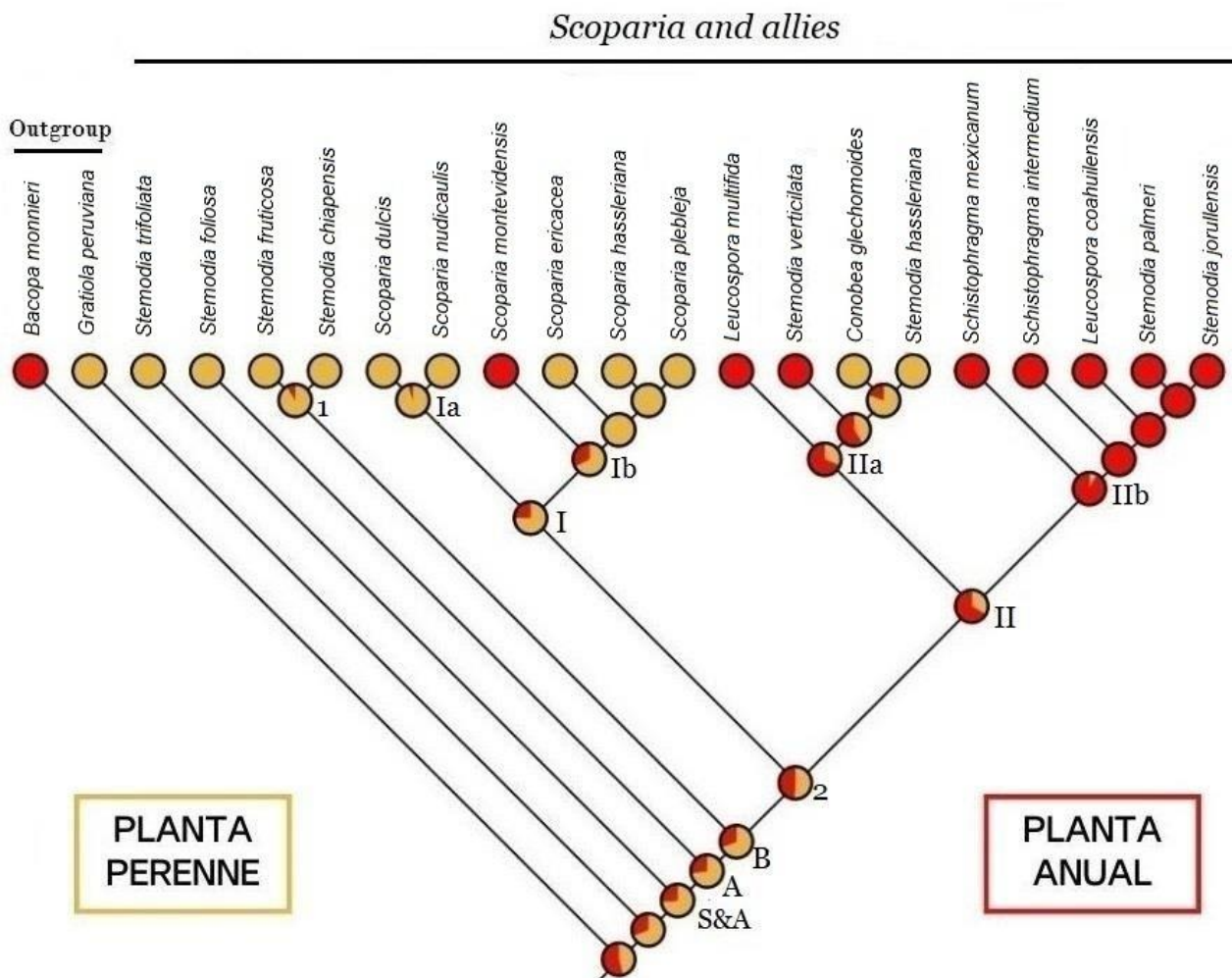
Con respecto al porte, la reconstrucción reveló que el estado sufrútice fue el estado ancestral más probable para el clado *Scoparia and allies* (63,97%), mostrando una transición a herbácea en el ancestro del clado 2 (Figura 4). Dentro del clado I, que agrupa a las especies de *Scoparia*; tres especies mostraron una transición al estado herbácea: *S. dulcis*, *S. nudicaulis* y *S. ericacea*.



**Figura 4. Reconstrucción ancestral del carácter "porte".** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa el estado del carácter.

## Ciclo de vida

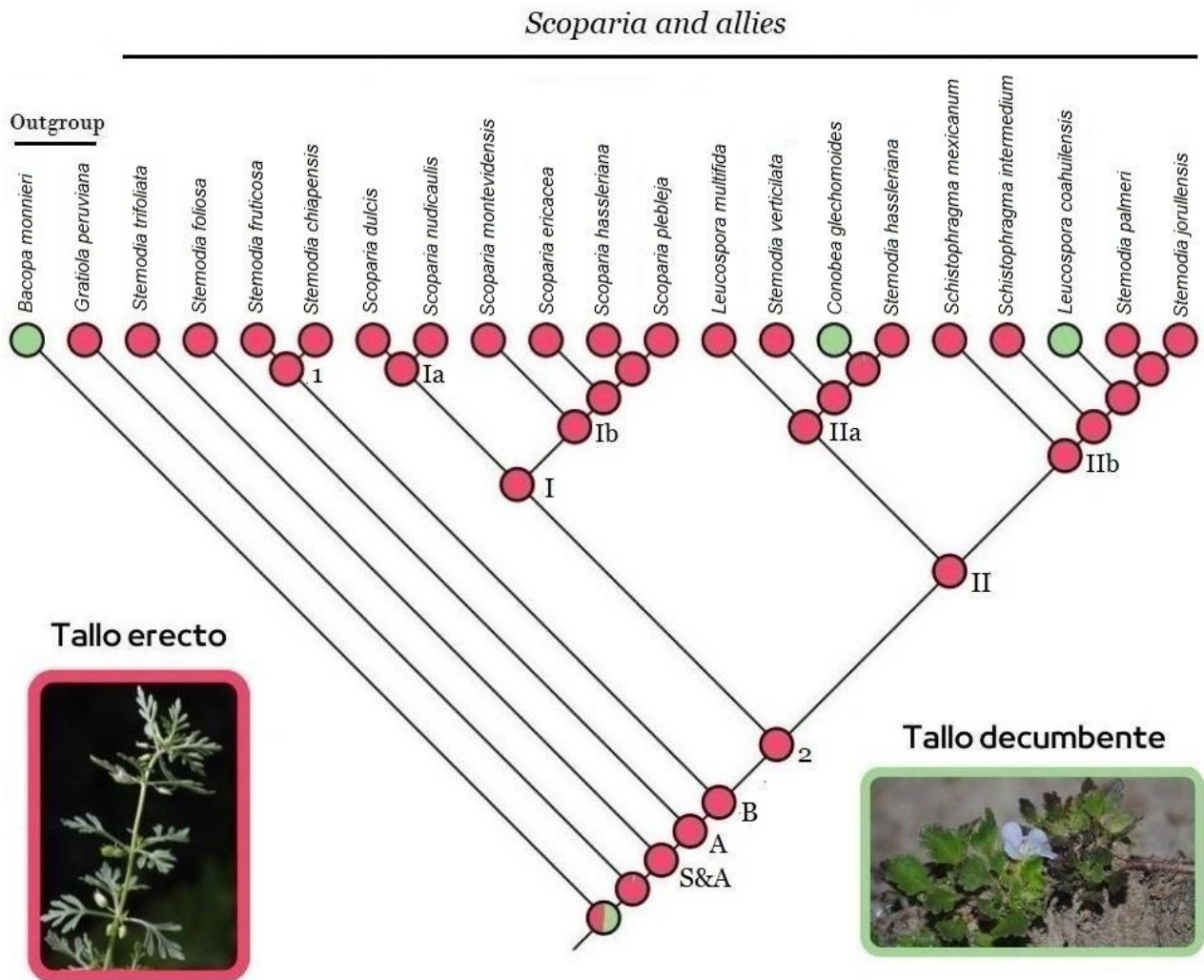
Con respecto al ciclo de vida, el estado perenne resultó el estado ancestral más probable para el clado *Scoparia and allies* con una probabilidad de 73,73%. Este estado se mantuvo también como el ancestro más probable para el clado I y cambió a un ciclo de vida anual solo en *Scoparia montevidensis*. El ancestro del clado II se observó un cambio a un ciclo de vida anual, con una regresión a perenne en *Conobea glechomoides* y *Stemodia hassleriana*, sin embargo, lo más probable para el ancestro del clado II que haya tenido un ciclo de vida anual (Figura 5).



**Figura 5. Reconstrucción ancestral del carácter "ciclo de vida".** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Crecimiento del tallo

La reconstrucción ancestral del crecimiento del tallo reveló que el estado erecto es el ancestral más probable (99,41%) mientras que el estado decumbente apareció en *Conobea glechomoides* y *Leucospora coahuilensis* como autapomorfías, en ambas especies. (Figura 6).

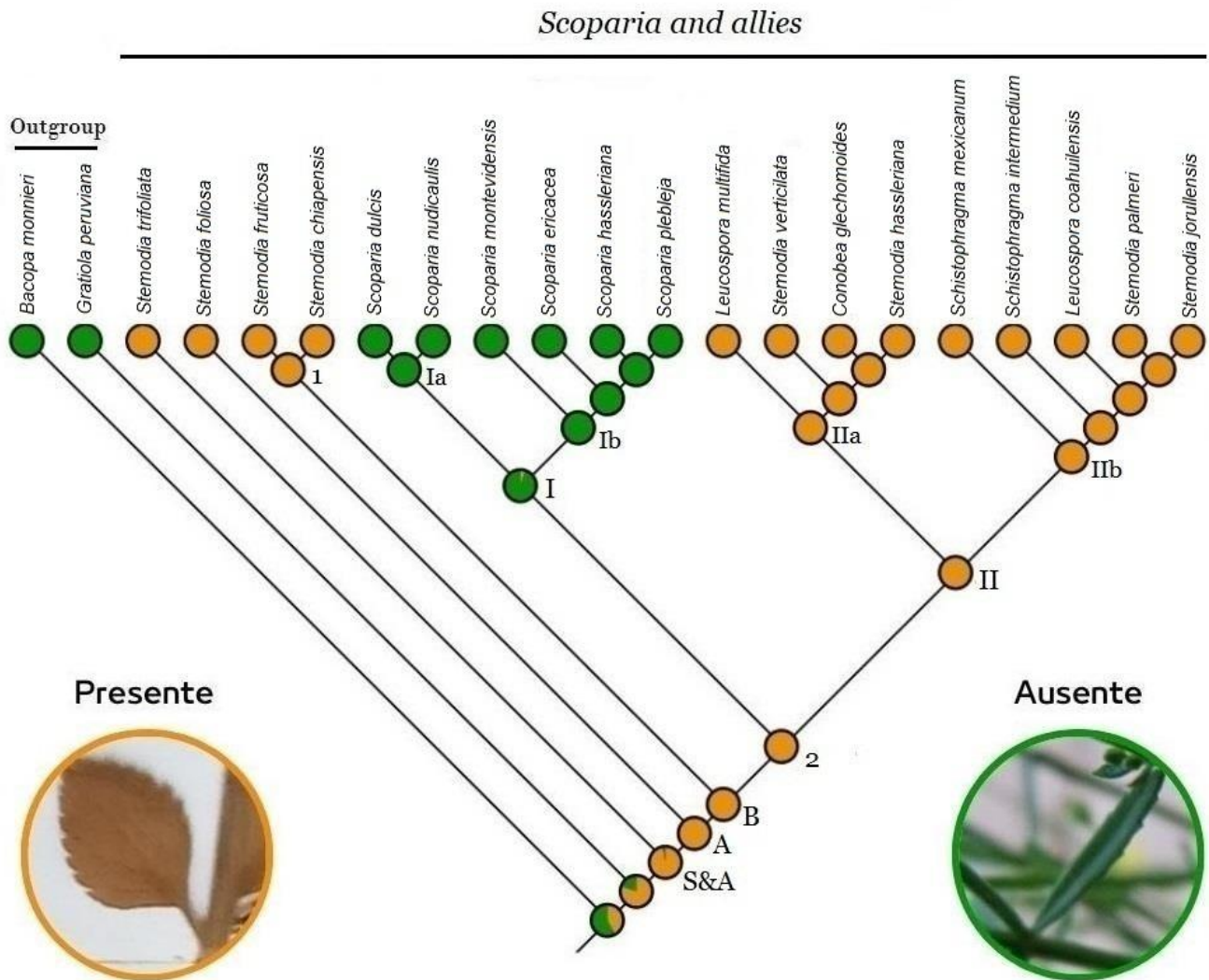


**Figura 6. Reconstrucción ancestral del carácter “crecimiento del tallo”.** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.



## Peciolo

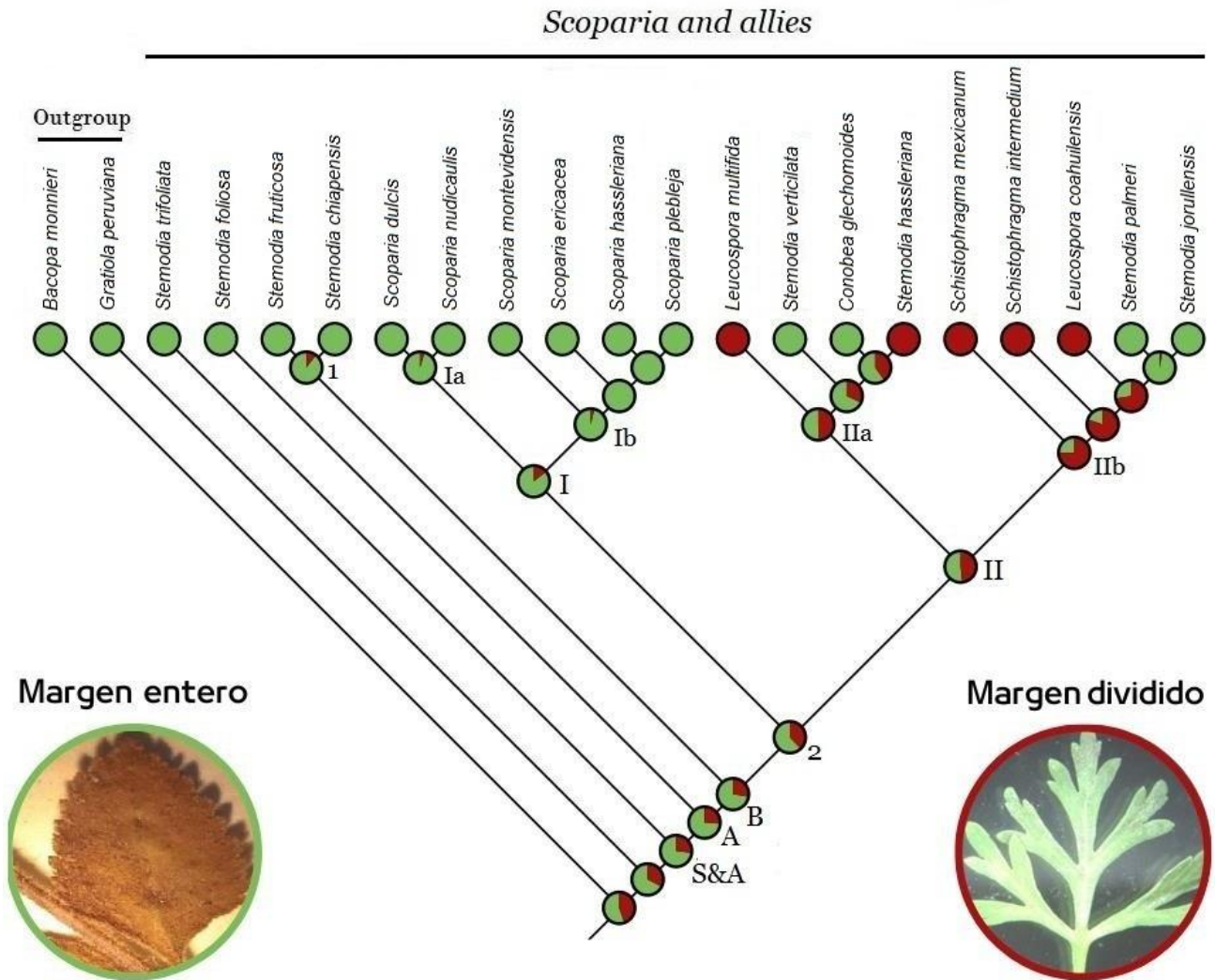
La presencia de peciolo es el carácter ancestral más probable para el clado *Scoparia* and allies (97,17%). En el ancestro del clado I ocurrió un cambio de estado hacia la ausencia de hojas pecioladas (Figura 7), el cual se mantuvo en todo ese clado.



**Figura 7. Reconstrucción ancestral del carácter de "presencia de peciolo".** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Lámina foliar

La lámina entera fue el estado más probable para el ancestro del clado *Scoparia and allies* (73,01%) cambiando a dividida en cinco especies del clado II: *Leucospora multifida*, *Stemodia hassleriana*, *Schistophragma mexicanum*, *S. intermedium* y *Leucospora coahuilensis* (Figura 8).



**Figura 8. Reconstrucción ancestral del carácter de "lámina foliar".** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Indumento del tallo

Para el caso del carácter indumento del tallo, el estado ancestral más probable para el clado *Scoparia and allies* es la presencia de indumento en el tallo (99,33%). Ahora bien, el estado ausencia de indumento apareció en el ancestro del clado I (93,87%) y se mantuvo en todas sus especies, a excepción de *Scoparia hassleriana* para la cual se observó una reversión a la presencia de indumento (Figura 9).

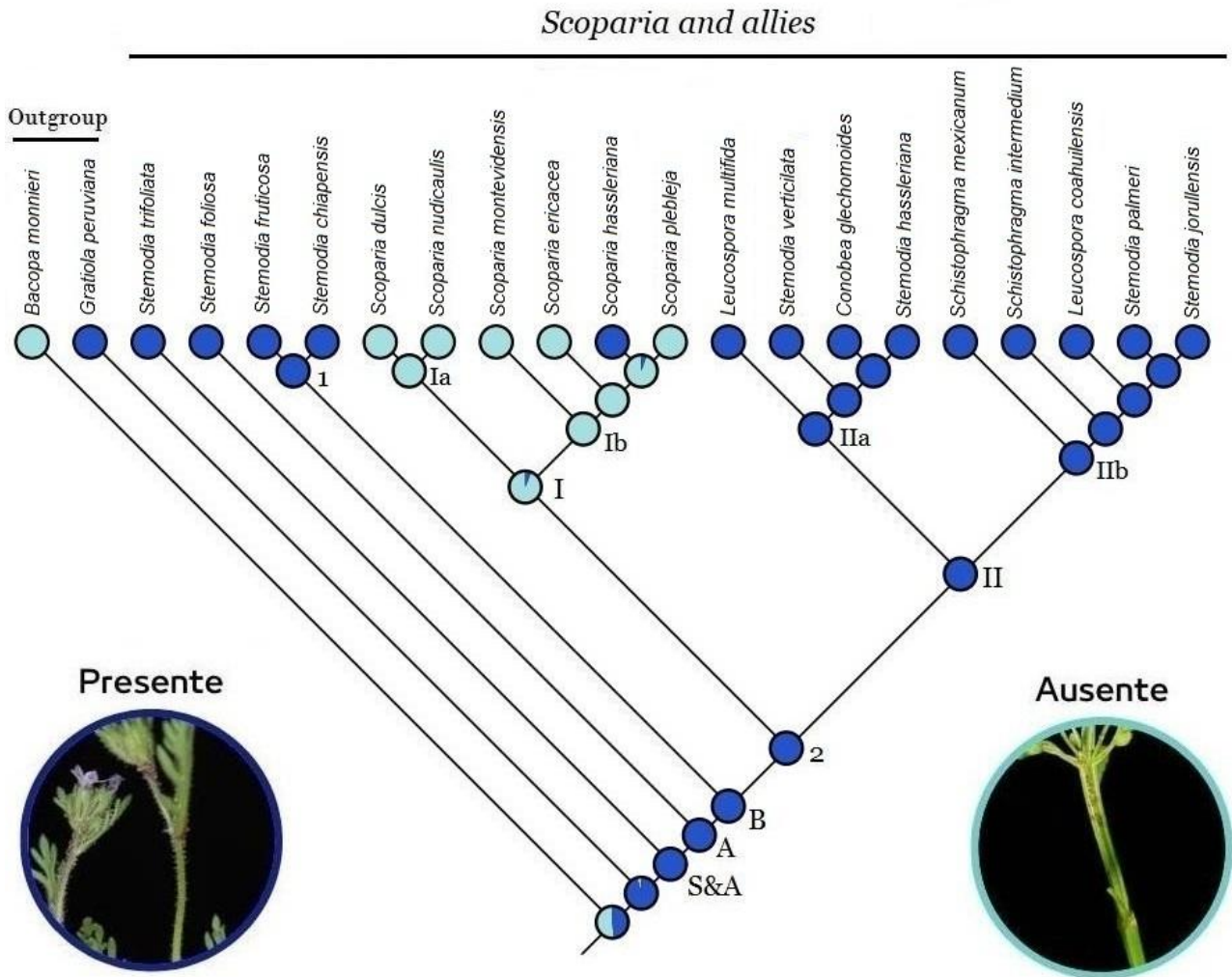
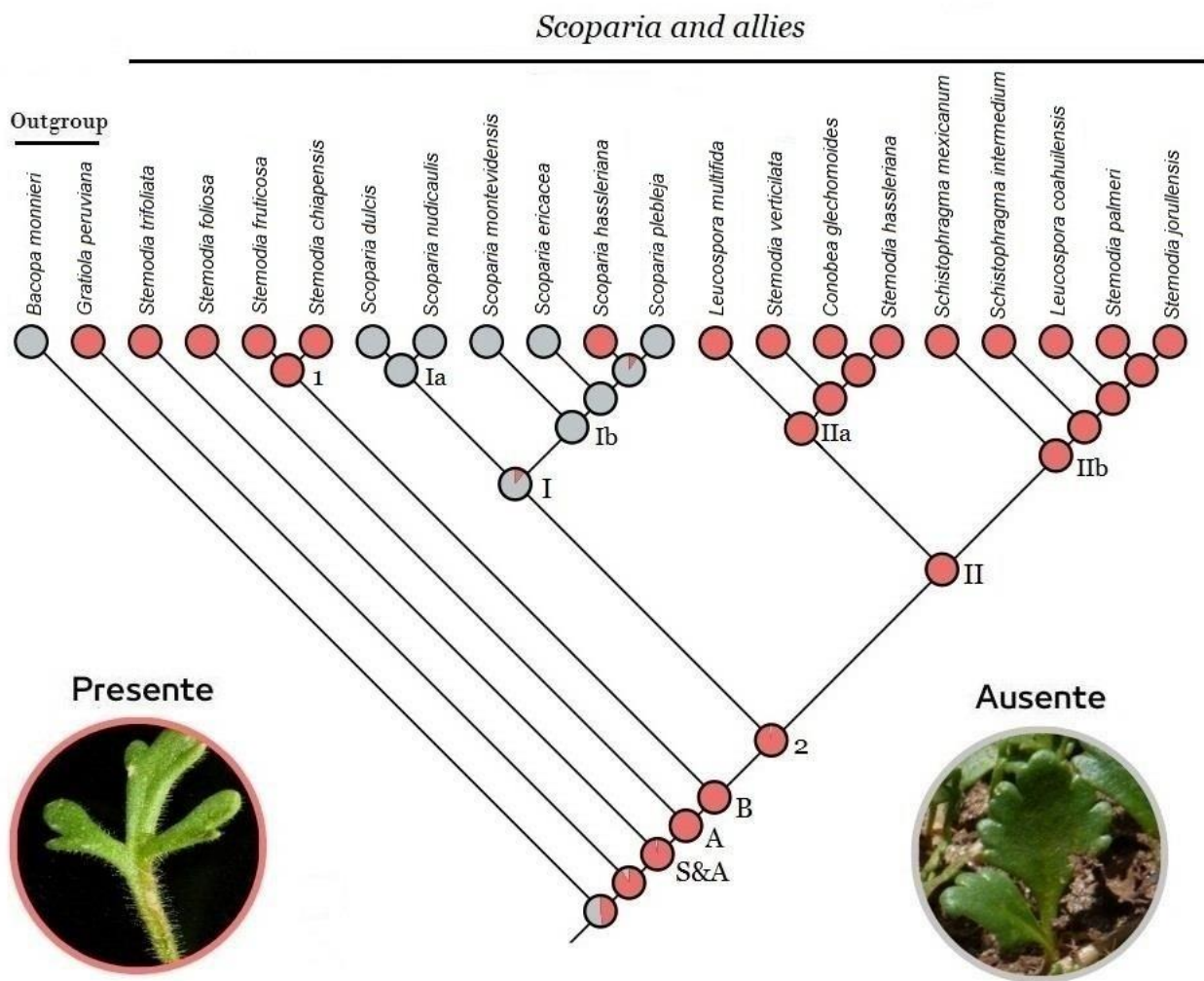


Figura 9. Reconstrucción ancestral del carácter de "Indumento del tallo". Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Indumento de las hojas

El ancestro del clado *Scoparia and allies* tiene un 99% de probabilidad de que sus hojas hayan presentado indumento. El estado ausencia de indumento apareció en el ancestro de clado I (82,08%), reversionando nuevamente a la presencia de indumento en *Scoparia hassleriana* (Figura 10).

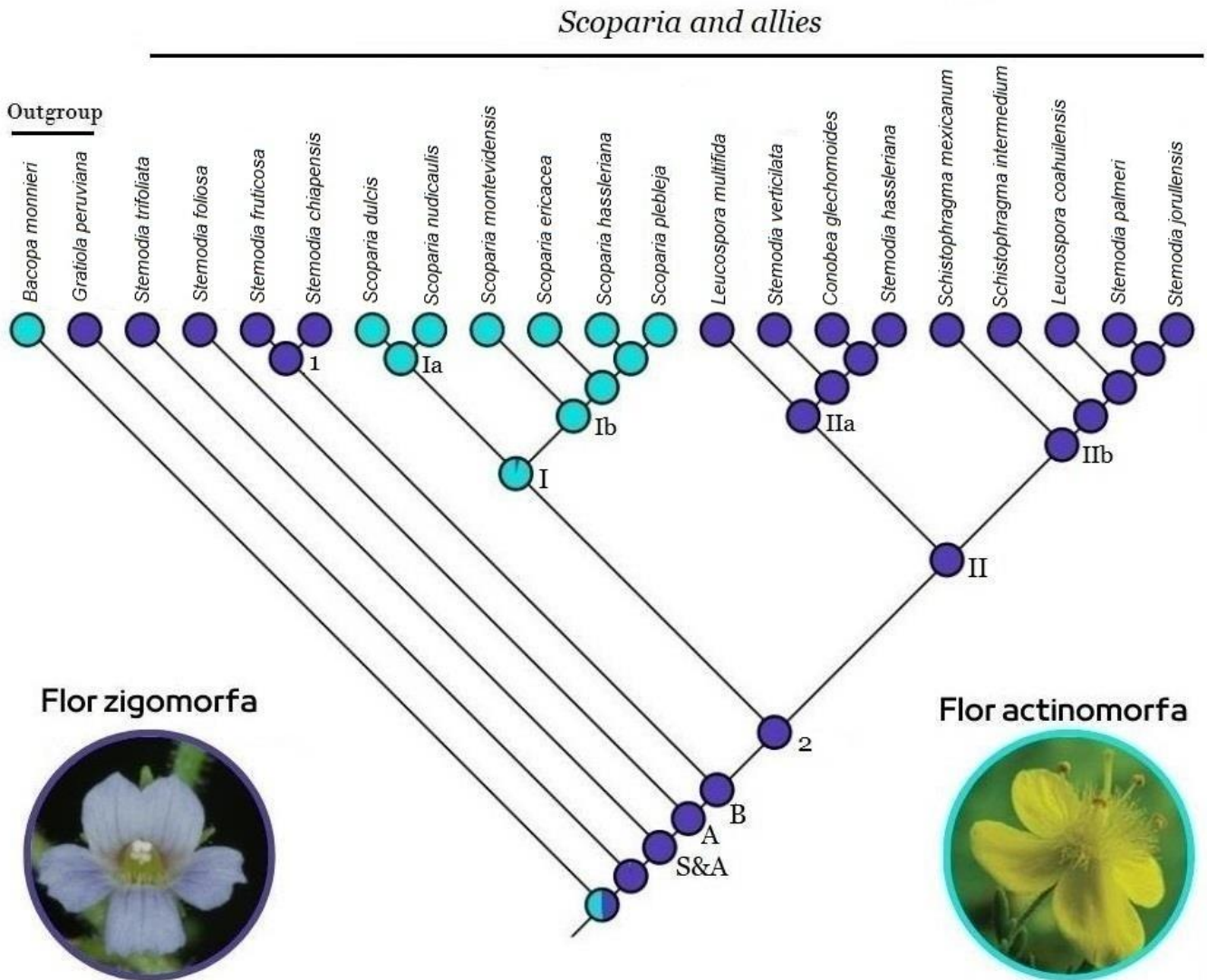


**Figura 10. Reconstrucción ancestral del carácter de "Indumento de las hojas".** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Caracteres reproductivos

### Simetría de la flor

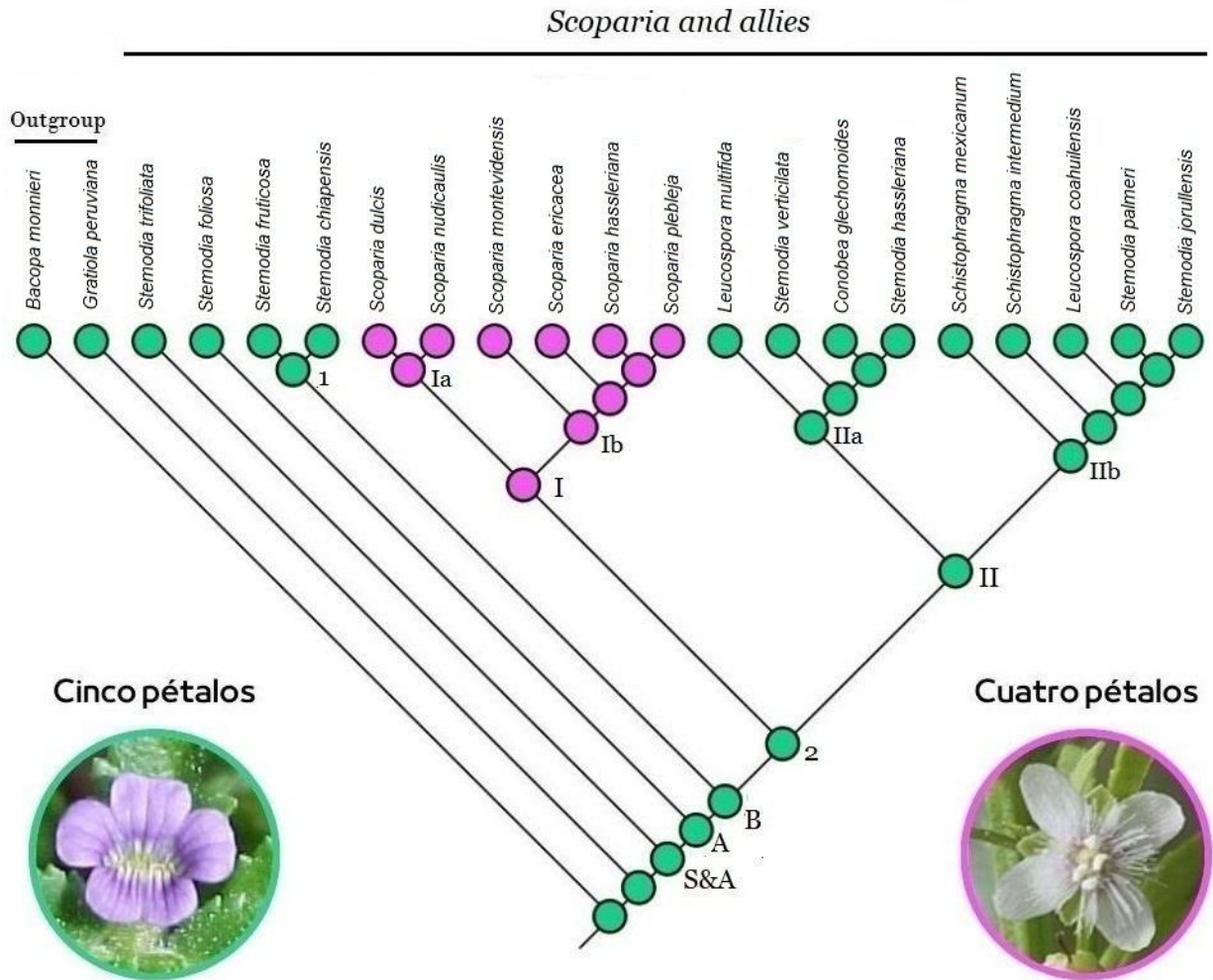
En la característica “simetría de la flor”, el estado zigomorfo aparece como el estado ancestral más probable de *Scoparia and allies* (99,78%). Se observó un cambio al estado actinomorfo en el ancestro del clado I manteniéndose en todas las especies de *Scoparia* (Figura 11).



**Figura 11. Reconstrucción ancestral del carácter de “simetría de la flor”.** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa el estado del carácter.

## Número de pétalos

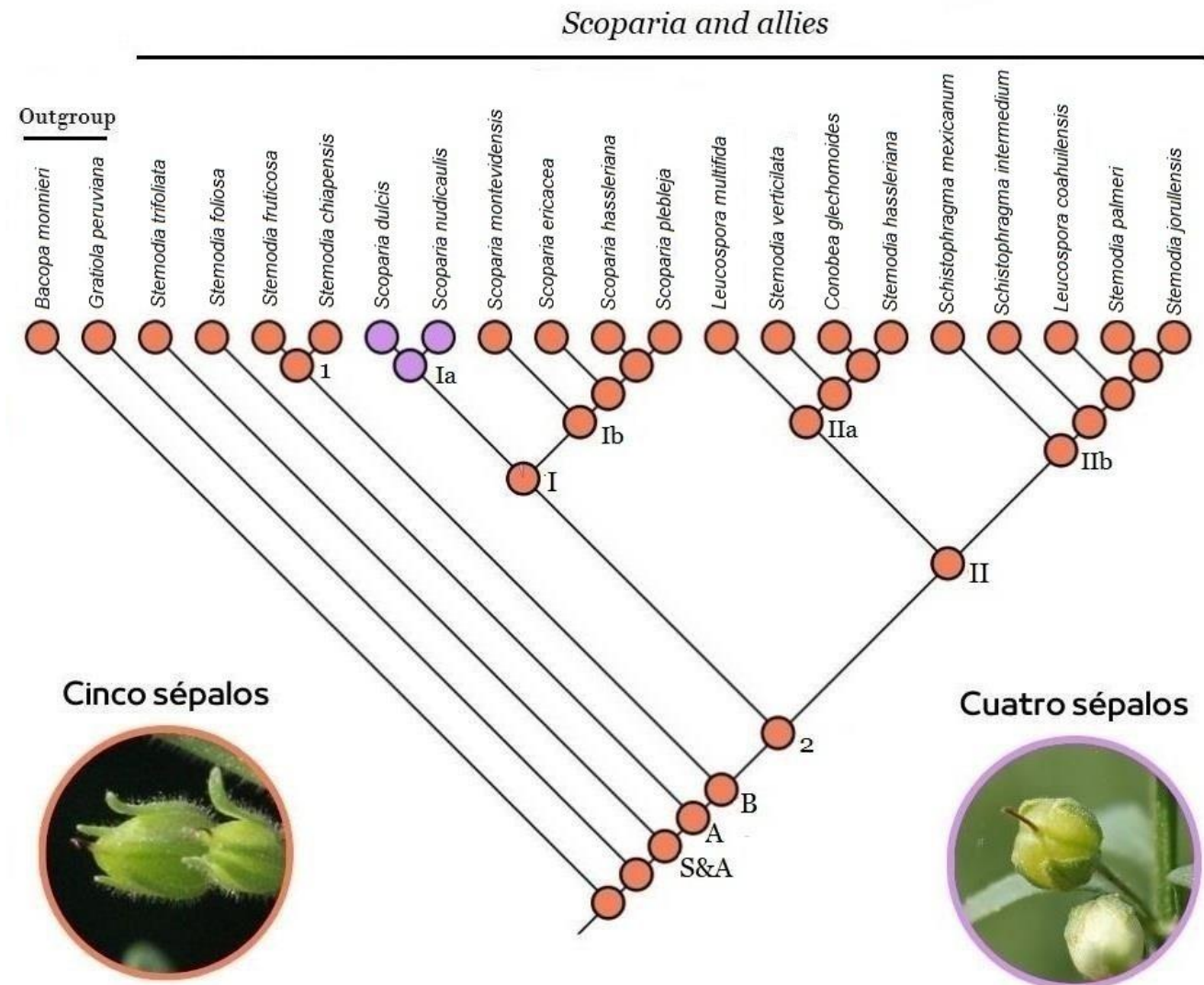
En el carácter número de pétalos, el estado más probable para el ancestro del clado *Scoparia and allies* es tener flores con cinco pétalos. Sin embargo, en el ancestro del clado I ocurrió una transición a la reducción a cuatro pétalos con una probabilidad de 98,33% (Figura 12).



**Figura 12. Reconstrucción ancestral del carácter de “número de pétalos”.** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Número de sépalos

En cuanto al número de sépalos, el clado *Scoparia and allies* presenta cinco sépalos como carácter ancestral más probable. Mientras que en el clado Ia, conformado por *Scoparia dulcis* y *S. nudicaulis*, se observó una transición a la reducción del número de sépalos a cuatro (Figura 13).

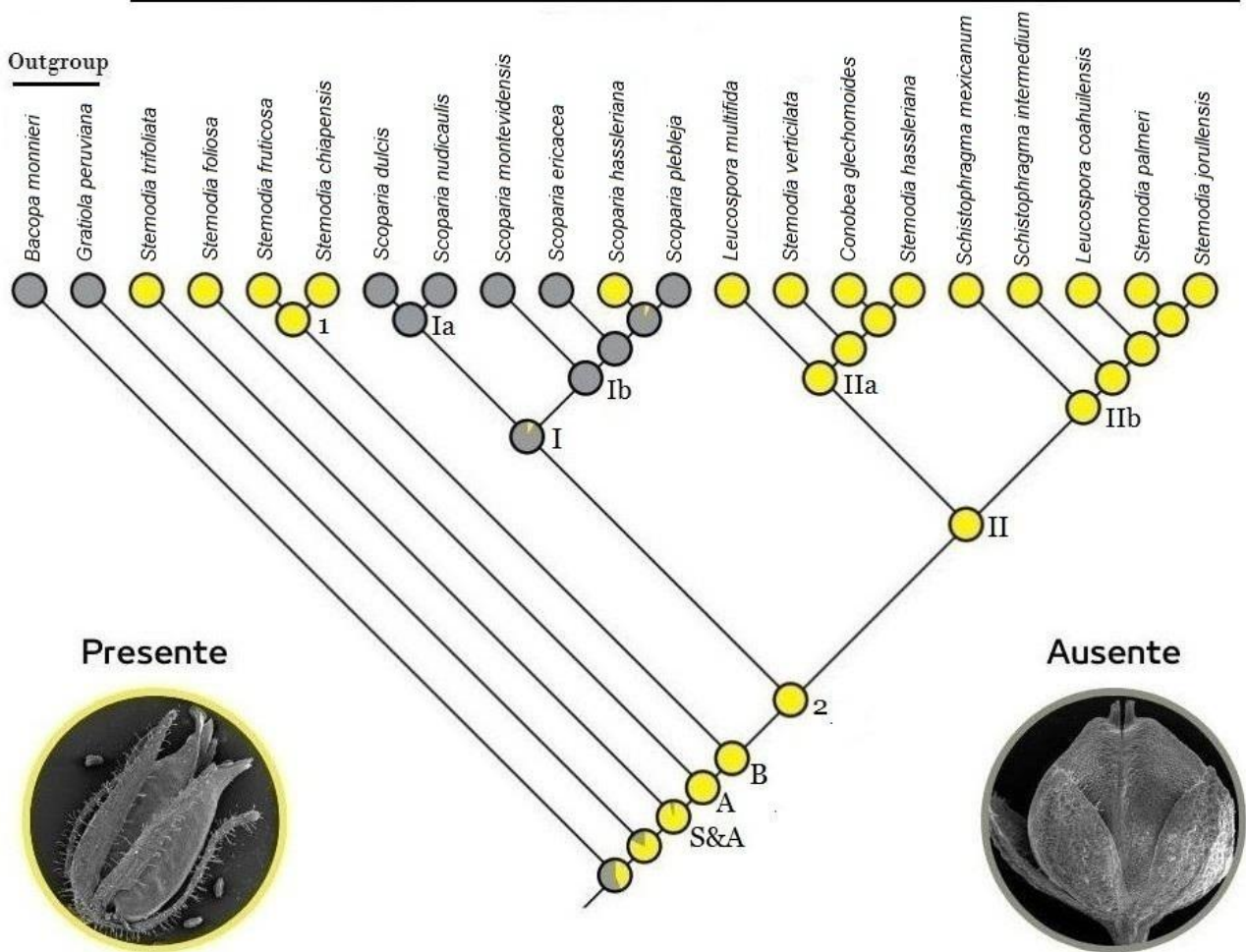


**Figura 13. Reconstrucción ancestral del carácter de "número de sépalos".** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

## Indumento de sépalos

Para el carácter indumento de los sépalos, el estado presente, se obtuvo como el más ancestral dentro de *Scoparia and allies*. El estado ausencia de indumento surgió en el ancestro del clado I de las especies del género *Scoparia*, cambiando nuevamente al estado presencia de indumento en *S. hassleriana* (Figura 14).

## Scoparia and allies



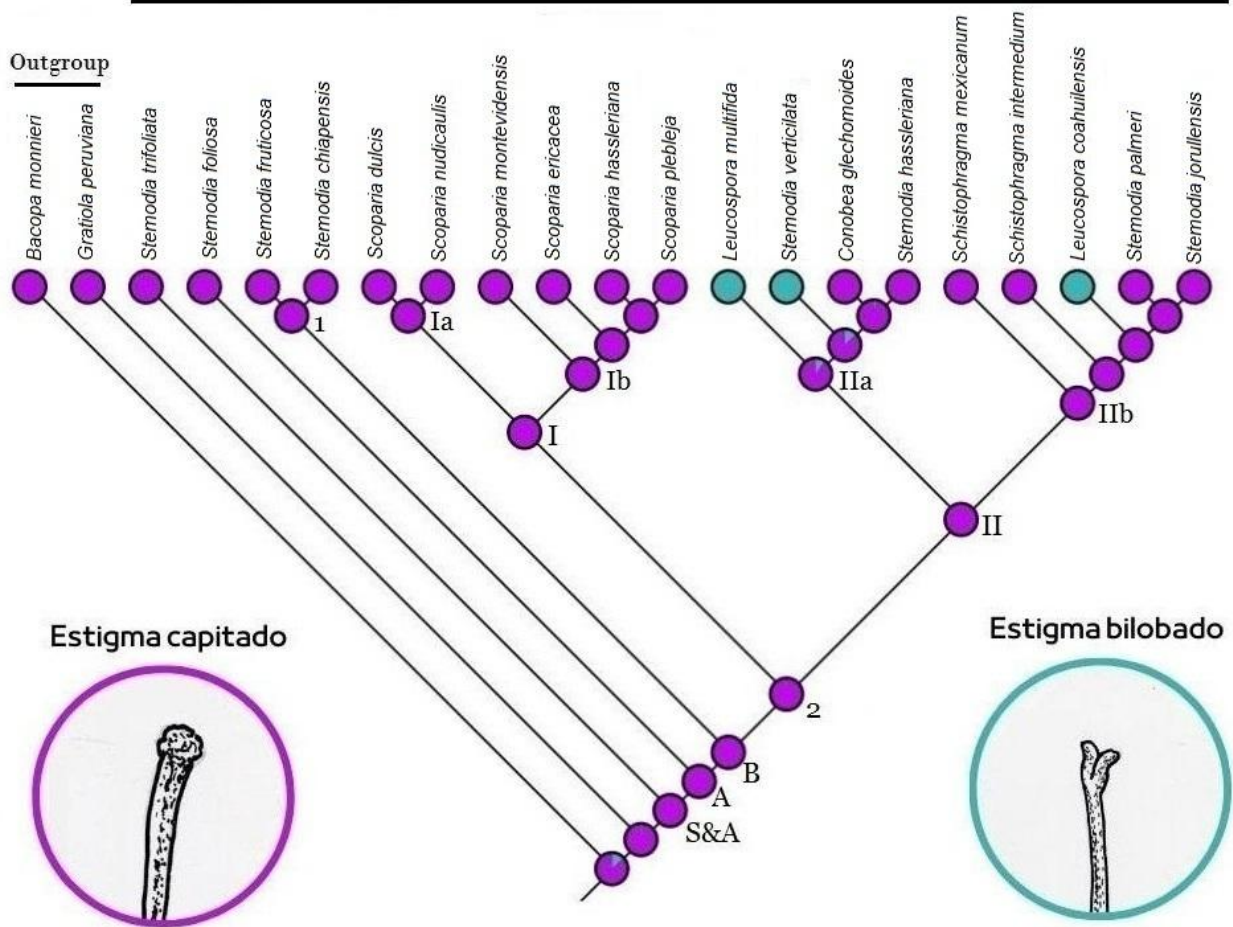
**Figura 14. Reconstrucción ancestral del carácter de “indumento de los sépalos”.** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

### Forma del estigma

Finalmente, para el carácter forma del estigma, el estado ancestral para el clado *Scoparia and allies* es capitado con una probabilidad de 99,57%, apareciendo de manera independiente el estigma bilobado en *Leucospora multifida*, *L. coahuilensis* y *Stemodia verticillata* del clado II (Figura 15).

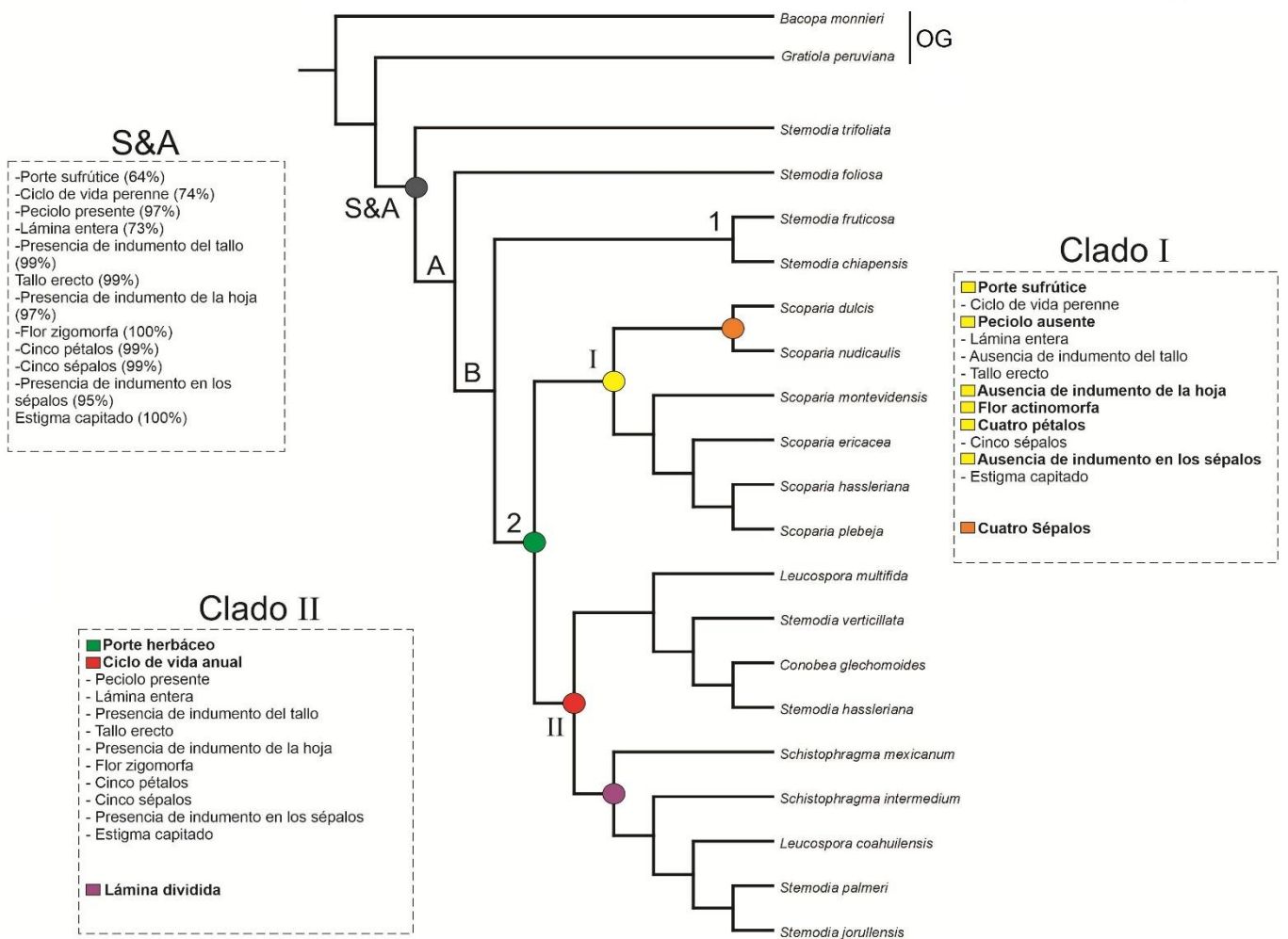


## *Scoparia and allies*



**Figura 15. Reconstrucción ancestral del carácter de “forma del estigma”.** Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter.

A modo de resumen, en la Figura 16 se muestran las características de los clados I y II en base a los caracteres analizados, así como de los principales cambios de estado a lo largo de la historia evolutiva de todo el clado *Scoparia and allies*.



**Figura 16. Resumen de los estados ancestrales de *Scoparia and allies*.** Se muestran en cuadros los rasgos morfológicos de los posibles ancestros de *Scoparia and allies*, así como de los clados I y II. Además, se resalta con negrita y figuras de colores los principales cambios de estado ocurridos en la historia evolutiva del clado.

## DISCUSIÓN

Si bien Scatigna *et al.* (2022) han realizado la reconstrucción ancestral y han determinado el valor sistemático algunos caracteres (como flores con o sin pedicelo, con o sin bractéolas, piezas iguales o diferentes del sépalo, posición invertida o no de la flor, número de estambres anteriores y posteriores y números de tecas fértiles de las anteras), en esta tesina se efectuó una reconstrucción de estados ancestrales de otros caracteres discretos vegetativos y reproductivos que no fueron utilizados y que también resultan útiles e importantes para definir la taxonomía del género *Scoparia*. Los resultados del presente trabajo demostraron que los caracteres ancestrales para *Scoparia and allies* son: porte sufrútice, ciclo de vida perenne, tallo erecto, presencia de indumento en el tallo, lámina foliar entera, presencia de indumento en la hoja, presencia de peciolo, flor zigomorfa, cinco pétalos, presencia de indumento en los sépalos, cinco sépalos y estigma capitado. Mientras que los caracteres ancestrales para *Scoparia* son: Porte sufrútice, ciclo de vida perenne, peciolo ausente, lámina entera, ausencia de indumento del tallo, tallo erecto, ausencia de indumento de la hoja, flor actinomorfa, cuatro pétalos, cinco sépalos, ausencia de indumento en los sépalos y estigma capitado.

### Reconstrucción ancestral de caracteres vegetativos

La reconstrucción del carácter **porte** reveló que el estado sufrútice es el ancestral y que hay una tendencia a un porte herbáceo en el clado 2. El clado I que reúne a las especies de *Scoparia* presenta especies tanto sufrútices como herbáceas. Este carácter ya fue usado por Fries (1906), en una revisión sistemática del género *Scoparia*, en el cual se utilizó en una clave dicotómica para separar especies. Los resultados aquí obtenidos demuestran que el estado sufrútice es característico de *S. dulcis* y *S. nudicaulis* que conforman el clado Ia, mientras que el estado herbáceo caracteriza al ancestro del clado Ib, que agrupa al resto de especies de *Scoparia*. Sin embargo, *S. ericacea* de acuerdo a nuestros resultados y Souza & Guilietti (2009), es subfrútice. Las especies de *Stemodia* presentes en el clado 1, igual a *S. trifoliata* y *S. foliosa* son todas sufrútices, característica utilizada en la clave taxonómica del género, realizado por Turner & Cowan (1993a, b), para diferenciarlas de otras especies que se encuentran anidadas en el clado 2, como *Stemodia verticillata*, *S. hassleriana*, *S. palmeri* y *S. jorullensis*.

Con respecto al **ciclo de vida**, el estado plesiomórfico es el perenne, mientras que el estado anual es más probable que haya aparecido dentro del clado II y sea una sinapomorfía. En estudios previos de reconstrucción ancestral de caracteres se ha visto que generalmente el estado anual deriva del perenne, como el caso del género *Veronica* L. (Plantaginaceae), dentro del cual el estado anual ha surgido al menos seis veces a partir de ancestros perennes (Wang *et al.* 2016); lo cual ocurre de manera similar a los resultados observados en este trabajo. Por otra parte, en nuestros resultados se observó que *Conobea glechomoides* y *Stemodia hassleriana*, reversionaron al estado perenne. Este carácter, junto con otros como el crecimiento del tallo, indumento de la hoja y tipo de corola, contribuyen a separar a *Conobea glechomoides* del resto de las especies del género. En ese sentido, Scatigna *et al.* (2022), proponen combinar a *Conobea scoparioides* como *Bacopa scoparioides* (Cham. & Schtdl.) Scatigna y renombrar a *C. aquatica* como *Bacopa aubletiana* Scatigna, debido a que, en su filogenia molecular, estas especies quedaron anidadas junto con las especies de *Bacopa*. Lo mismo sucede con *Stemodia hassleriana* que en concordancia con Minod (1918) y Scatigna *et al.* (2022) se trata como el género monotípico *Verena* Minod, separándose del resto de las especies de *Stemodia* por un conjunto de caracteres, como el modo de vida,

la lámina dividida y la forma de la corola, entre otras.

Con respecto al **peciolo**, todas las especies del clado I carecen de esta característica y, por tanto, se trata de una sinapomorfía para las especies de *Scoparia*, como lo habían establecido Descole & Borsini (1954) y Sosa & O'Leary (2018), quienes utilizan este atributo para separar a este género de los otros en las claves de la familia.

En cuanto a la reconstrucción de los caracteres **indumento del tallo e indumento de las hojas**, el estado presencia de indumento en tallo y hoja, resultó ser ancestral en ambos.

La ausencia de indumento es un carácter derivado que surgió en el ancestro del clado I, donde están las especies de *Scoparia*, sin embargo, en *S. hassleriana* ocurrió una reversión, considerando que esta especie crece en ambientes abiertos, húmedos, característicos de la provincia Paranaense (Arana 2018) de donde es endémica esta especie, a diferencia del resto de las especies de *Scoparia* que crecen en otra variedad de ambiente (Sosa & O'Leary 2018).

En relación a la **lámina foliar**, se puede observar que la lámina dividida de tipo pinnado ha surgido únicamente en el clado II. Según nuestros resultados, el ancestro de este clado tiene una probabilidad aproximadamente de 50% de haber tenido lámina entera o dividida, aunque dentro de este último el clado IIb tiene una probabilidad mayor de haber tenido lámina dividida (75%). Este estado derivado se presenta en especies de *Leucospora* y *Schistophragma*, ambas especies son similares morfológicamente entre sí (Henrickson 1990). El carácter lámina dividida es compartido además con *Stemodia hassleriana*, el cual fue utilizado por Minod (1918), junto a la forma de la corola, para separar a esta especie del género *Stemodia* y proponerlo como el género monotípico *Verena*.

En el **crecimiento del tallo**, el estado decumbente surgió de manera independiente como autapomorfía en dos especies del clado II: *Conobea glechomoides* y *Leucospora coahuilensis*. Probablemente estas dos especies han desarrollado esta característica en relación al ambiente donde crecen (Henrickson 1990). No obstante, resultó ser un carácter poco útil para caracterizar a los cladogramas obtenidos, tratándose entonces de una homoplasia.

### **Reconstrucción ancestral de caracteres florales**

En cuanto a la **simetría de la flor**, el estado ancestral es corola zigomorfa. Las especies de *Stemodia*, *Conobea*, *Schistophragma* y *Leucospora* que presentan este tipo de simetría, tienen una corola bilabiada, cuyo labio superior emarginado estaría conformado por dos lóbulos y el labio inferior por tres lóbulos. Sin embargo, en el clado I, que reúne a las especies de *Scoparia*, con corola actinomorfa, nos hace suponer que como se trata de un carácter derivado, pudo haber ocurrido, una fusión de dos pétalos y evolución hacia una corola actinomorfa, caso que ocurrió en otro género dentro de la familia Plantaginaceae como *Plantago* o *Verena* (Donoghue *et al.* 1998).

Con respecto al **número de pétalos, el carácter pentámero es ancestral** y en el clado I deriva a tetrámero, tratándose de una sinapomorfía para este clado. El carácter pentámero, junto con la corola bilabiada (zigomorfa) es característico del orden Lamiales (APG IV). Sin embargo, en el género *Scoparia* surge la corola tetrámera como un carácter derivado, que permite separar al género.

En cuanto al **número de sépalos**, la mayoría de las especies de clado *Scoparia and allies*, son pentámeras, carácter ancestral. Sin embargo, en el clado Ia que comprende a *Scoparia dulcis* y *S. nudicaulis*, cambió a cáliz tetrámero, por lo que se trataría de una sinapomorfía para este clado. En ese aspecto, Fries (1906) ya separó al género *Scoparia* en dos subgéneros: *Tetracromia* que incluía a *S. dulcis*

y *S. nudicaulis*; y *Pentacromia*, que reunía a las restantes especies, considerando este carácter con importancia taxonómica, criterio que compartió más tarde Descole & Borsini (1954). Nuestros resultados, demostraron que este carácter es derivado del cáliz pentámero y contribuye con la taxonomía del género *Scoparia*.

En relación al indumento de las piezas del cáliz, sépalos, el estado ancestral es presencia de indumento. Este carácter, se comportó de forma similar al indumento del tallo y hoja, donde la ausencia de indumento resultó ser un carácter derivado que surgió en el ancestro del clado I. Este clado (I) incluye las especies de *Scoparia*, pero *S. hassleriana* sufrió reversión a presencia de indumento.

Por último, la **forma del estigma** que predomina en el clado de *Scoparia and allies*, es el capitado, mientras que un estigma bilobado surgió de manera independiente en varias especies del clado II, en *Leucospora multifida*, *L. coahuilensis* y *Stemodia verticillata*. Sin embargo, resultó poco útil para caracterizar a los clados formados en la filogenia molecular porque se trata de una homoplasia. A pesar de ello, junto a otros caracteres permitió separar especies de *Leucospora* en las claves dicotómicas (Henrickson 1990).

En concordancia con los resultados de Scatigna *et al.* (2022) el carácter más útil resultó ser el tipo de flores, ya que contribuyó a definir al clado I. De acuerdo a ello, el tipo floral 5 descrito por Scatigna *et al.* (2022) se caracteriza por tener corola actinomorfa, no resupinada, con cuatro sépalos, androceo compuesto por cuatro estambres (dos ventrales y dos dorsales), anteras libres, tecas convergentes y sin brazo conectivo.

### **Análisis morfológico y sus implicancias taxonómicas**

*Stemodia trifoliata*, *S. foliosa*, *S. fruticosa* y *S. chiapensis* (estos dos últimos conforman el clado 1), comparten rasgos ancestrales en los caracteres analizados. *Stemodia chiapensis* y *S. fruticosa*, resultaron ser hermanos. En este trabajo se encontró que tienen características en común como, por ejemplo, tener hábito sufrútice, hojas pecioladas, ebracteoladas, entre otras, sumado a que comparten su área de distribución, ya que se encuentran en Centroamérica, específicamente en los alrededores de la península de Yucatán, sur de México y parte de Centroamérica (Turner & Cowan 1993a).

Las especies de *Scoparia* (clado I) reúnen un conjunto de características como el porte herbáceo en la mayoría de las especies; tallo sin indumentos (excepto *Scoparia hassleriana*), hojas sésiles; flores con 4-pétalos, sin indumentos (excepto *S. hassleriana*), corola actinomorfa, tetrámera. Estos caracteres nos permitieron elaborar una clave taxonómica con caracteres morfológicos bien claros, como los nombrados arriba.

El clado II, resultó ser muy heterogéneo desde el punto de vista de los géneros que lo conforman: incluye a dos especies de *Leucospora*, cuatro de *Stemodia*, dos de *Schistophragma* y a *Conobea glechomoides*. Los últimos resultados filogenéticos de Scatigna *et al.* (2022) incluyeron a las especies: *Conobea aquatica* y *C. scoparioides*, pertenecientes a la sección *Sphaerotherca* de Wettstein (1891), junto a las especies de *Bacopa*, razón por la cual estos autores proponen circunscribir a estas especies de *Conobea* dentro del género *Bacopa*. Sin embargo, *C. glechomoides* quedó anidada en el clado *Scoparia and allies*, por ello Scatigna *et al.* (2022), proponen el restablecimiento de *C. glechomoides*, como un género monotípico. Nuestros resultados contribuyen y avalan dicha propuesta, sobre todo porque comparte

características con *Stemodia hassleriana*, ya que ambas tienen corola cortamente campanulada (Sosa, 2010), otra especie que se propuso como género monotípico. *Leucospora* y *Schistophragma* comparten características morfológicas como el hábito herbáceo, de tamaño pequeño (30-50 cm), hojas con lámina dividida (pinatífidas), corola zigomorfa, fruto alargado u ovoide. Si bien son tratadas como géneros diferentes por Scatigna *et al.* (2022), aún estos géneros no están definidos taxonómicamente en cuanto a su número de especies. Henrickson (1990), describió a *Leucospora coahuilensis* con características intermedias entre *S. intermedium* y *L. multifida*, considerando que tiene frutos similares a *Schistophragma* y semillas similares a *Leucospora*. Nuestros resultados demostraron que el estigma bilobado de *L. coahuilensis*, es un carácter homoplásico que comparte con *Stemodia verticillata* y *L. multifida*. En ese aspecto, Turner & Cowan (1993a) en su revisión del género *Stemodia* combinaron a *L. coahuilensis* como *Stemodia coahuilensis*, lo mismo proponen que sucede con *Leucospora multifida*= *Stemodia multifida*.

El análisis morfológico de las especies que conforman el clado II permitió la selección de otros tipos de caracteres como el fruto. Esta característica, junto a otras, permitió la elaboración de claves dicotómicas de los géneros. Sin embargo, se considera que las especies de los géneros que conforman el clado II, requieren mayor cantidad de análisis morfológicos debido a la escasa información bibliográfica sobre las mismas, sobre todo buscar otros caracteres que puedan ser de utilidad para la correcta ubicación taxonómica.

## CONCLUSIÓN

El análisis morfológico permitió determinar caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos más relevantes tanto para las especies del género *Scoparia* como así también para los taxones afines de *Conobea*, *Leucospora*, *Schistophragma* y *Stemodia*, pudiendo caracterizar a los mismos. A partir de estos análisis, se logró generar claves dicotómicas para su correcta identificación. Varios caracteres que fueron utilizados posteriormente para la reconstrucción de estados ancestrales, resultaron de utilidad para la elaboración de estas claves.

De acuerdo a los análisis de optimización, se evidencia que posiblemente el ancestro de *Scoparia* presentaba caracteres ancestrales vegetativos como tener ciclo de vida perenne, de tallo erecto, sin indumento, hojas sésiles, de lámina entera y ausente de indumento. En cuanto a los caracteres reproductivos, el ancestro probablemente tuvo flores actinomorfas, tetrámeras, con cinco sépalos sin indumento y con estigma capitado. En relación al hábito, no se pudo inferir el estado ancestral ya que los resultados mostraron igual probabilidad para ambos estados (hierba/sufrútice). A su vez, se observaron que algunos caracteres como hojas sésiles, flores actinomorfas y tetrámeras constituyen sinapomorfías para el grupo. Por otra parte, el análisis de los caracteres nos permitió distinguir a los clados Ia y Ib por presentar porte sufrútice con cuatro sépalos el primero, y porte herbáceo con cinco sépalos el segundo.

En las especies de *Conobea*, *Leucospora*, *Stemodia* y *Schistophragma*, algunos de los caracteres analizados, como el porte, ciclo de vida y lámina foliar sirvieron como diagnóstico de algunos clados y permitieron proponer tendencias evolutivas entre las especies que la conforman. Los dos clados que conforman el clado II pueden diferenciarse entre sí por la forma del fruto. Sin embargo, estos géneros requieren ser re-evaluados taxonómicamente para su correcta ubicación sistemática.

## BIBLIOGRAFÍA

- Albach, D. C., H. M. Meudt. & B. Oxelman. 2005. Piecing together the “new” Plantaginaceae. *American Journal of Botany*. 92:297-315.
- Arana, M. D., Natale, E. S., Ferretti, N. E., Romano, G. M., Oggero, A. J., Martínez, G. & Morrone, J. J. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina.
- Banks H, Forest F, Lewis G. Evolution and diversity of pollen morphology in tribe Cercideae (Leguminosae). *Taxon*. 2014; 63(2):299–314. 10.
- Bentham G. 1846. Scrophulariaceae. In: De Candolle A. ed. *Prodromus*, Vol. 10. Paris: Victor Masson, 186–201.
- Bentham, G., & Hooker, J. D. 1876. Scrophulariaceae. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, 10, 186-586.
- Chiavegatto, R. B., Carta, A., Pereira, D. G. S., Benites, F. R. G., Techio, V. H., & Peruzzi, L. 2020. Reconstructing ancestral chromosome numbers and inflorescence features in Eleusininae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 193(3), 402-418.
- Chodat R. 1908. Étude critique des genres *Scoparia* L. et *Hasslerella* Chod. *Bull. Herb. Boissier ser.2*. 8: 1-16; 85-89.
- D'Arcy W.G. 1979. Flora of Panama, part IX. Family 171. Scrophulariaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66:173-274.
- Dawson, G. 1968. Las tribus y géneros de Escrofulariáceas representados en Austro-América y su distribución geográfica. *Revista del Museo de La Plata*, 11(59), 101-128.
- De Farías, S. M., J. A. Da Silva Emim, A. J. Lapa, C. Souccar & L. M. B. Torres. 1993. Analgesic and anti-inflammatory properties of *Scoparia dulcis* L. extracts and glutinol in rodents. *Phytotherapy Research*. 7(6):408-414.
- Descole H.R. & O.H. Borsini. 1954. Scrophulariaceae. In: Descole HR, ed. *Genera et species plantarum Argentinarum*, Vol. 5. Buenos Aires: Guillermo Krafta Ltda, 1-167, tabs. I-LXXXVI.
- Divakar P.K, Kauff F, Crespo A, Leavitt SD, Lumbsch HT. 2013. Understanding phenotypical character evolution in parmelioid lichenized fungi (Parmeliaceae, Ascomycota). *PLoS One*. 2013; 8(11):e83115.
- Donoghue, M. J., R. H. Ree, & D. A. Baum. 1998. Phylogeny and the evolution of flower symmetry in the Asteridae. *Trends in Plant Science*, 3(8), 311-317.
- Estes, D. & R. L. Small. 2008. Phylogenetic relationships of the monotypic genus *Amphianthus* (Plantaginaceae Tribe Gratiolae) inferred from chloroplast DNA Sequences. *Systematic Botany* 33 (1):176-182.
- Falcão-Ichaso C.L. & G.M. Barroso 1970. Escrofulariáceas; R. Reitz (ed.), *Flora Ilustrada Catarinense*. 1: 1-114.
- Fries R. E. 1906. Systematische Übersicht der Gattung *Scoparia*. *Arkiv för Botanik*. 6(9): 1-31.
- Hayashi, T., M. Kawasaki, Y. Miwa, T. Taga & N. Morita. 1990. “Antiviral agents of plant origin. III. Scopadulin, an ovel tetra cyclic di terpene from *Scoparia dulcis* L.,” *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, vol.38, no.4, pp.945-947.
- Henrickson, J. 1990. A new species of *Leucospora* (Scrophulariaceae) from the Chihuahuan desert of México. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 12(3), 435-439.
- Holmgren N. H. & U. Molau. 1984. Scrophulariaceae in Flora de Ecuador. Harling G. & Sparee B. (ed.) 21: 20-



25. Publishing House.

- Jeyarani, J. N., Yohannan, R., Vijayavalli, D., Dwivedi, M. D., & Pandey, A. K. (2018) .Phylogenetic analysis and evolution of morphological characters in the genus *Jasminum* L. (Oleaceae) in India. *Journal of Genetics*, 97(5), 1225-1239.
- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2021. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70 <http://www.mesquiteproject.org>.
- Minod M. 1918. L'étude du genre *Stemodia* et du groupe des Stémodiées en Amerique. *Bulletin de la Société botanique de Genève* 2: 155-252.
- Moniruzzaman, M., A. Rahman, & A. Ferdous. 2015. Evaluation of sedative and hypnotic activity of ethanolicextract of *Scoparia dulcis* Linn. *Evidencesed Complementary and Alternative Medicine*. Vol. 2015, Article ID 873954, 6 pages, 2015.
- O'Leary, N. 2018. Conobea. En O'Leary N. (Coord.) Plantaginaceae Flora Argentina: Flora Vascular de la República Argentina. Dicotyledoneae: Lamiales. Instituto de Botánica Darwinion, InstitutoMultidisciplinario de Biología Vegetal, San Isidro, Buenos Aires.Vol. 20 (1): 362.
- Oliveira L. L., L. S. Calazans, E. de Morais, S. J. Mayo, C. G. Schrago, C. M. Sakuragui. 2014. Floral evolution of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae). *PLoS One*. 9(2):e89701.
- Olmstead, R. G. & P. A. Reeves.1995. Evidence for polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcl* and *ndhF* sequences. *Annalsofthe MissouriBotanicalGarden*.82:176-193.
- Olmstead, R. G.,C.W. Depamphilis, A.D. Wolfe, N.D. Young, W.J. Elisos& P.A. Reeves. 2001. Disintegrationof the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany* 88:348-361.
- Oxelman, B., P. Kornhall, R. G. Olmstead & B. Bremer. 2005. Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon*.54:411-425.
- Pagel, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*. 48:612-622.
- Pamunuwa, G., D. Karunaratne & V. Y. Waisundara. 2016. Antidiabetic Properties, bioactive constituents, and other therapeutic effects of *scoparia dulcis*. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*.1-11.
- Paradis, E., Claude, J. and Strimmer, K. 2004.-APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- Patra, P.K., J. Debata, E. A. Reddy & H. B. Samal. 2014. Antioxidant study of different extracts of *Scoparia dulcis*. *International journal of pharmacy and pharmaceutical sciences*. 6 (1):600-3.
- Pereira, C.G., D.P. Almenara, C.E. Winter, P.W. Fritsch, H. Lambers & R. S. Oliveira. 2012. Underground leaves of *Philcoxia* trap and digest nematodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109: 1154-1158.
- Rahmanzadeh, R. K., K. Muller, E. Fischer, D. Bartels & T. Borsch. 2005. The Linderniaceae and Gratiolaceae are further lineages distinct from the Scrophulariaceae (Lamiales). *PlantBiology* 7: 67-78.
- Scatigna, A. V., P.W. Fritsch, V.C. Souza & A.O. Simões. 2018. Phylogenetic relationships and morphological evolution in the carnivorous genus *Philcoxia* (Gratiolaceae, Plantaginaceae). *Systematic Botany* 43: 910-919.
- Scatigna A. V. 2019. Systematics of Gratiolaceae (Plantaginaceae): redefining *Stemodia* L. Tesis Doctoral.
- Scatigna, A. V., V. C. Souza, R. M. Machado & A. O. Simões. 2020. *Lapaea* (Plantaginaceae, Gratiolaceae), a

- new genus endemic to the Espinhaço Range (Brazil) with a remarkable red-flowered new species. *Systematics and Biodiversity*. 18 (8): 739-756.
- Scatigna, A. V., Souza, V. C., Sosa, M. D. L. M., Colletta, G. D., Machado, R. M. & Simões, A. O. 2022. Phylogenetics of Gratiolaeae (Plantaginaceae): paraphyly of *Stemodia* and its implications for generic circumscriptions, with insights from floral evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 200 (2), 194-217.
- Schluter, D., T. Price, A.O. Mooers & D. Ludwig. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptative radiation. *Evolution* 51:1699–1711.
- Sosa, M. de las M. 2010. Primer registro de *Stemodia hassleriana* (Plantaginaceae) para Brasil. *Bonplandia* 19 (2): 147-152.
- Sosa, M. de las M. & N. O'Leary. 2018. *Scoparia*. En O'Leary N. (Coord.) Plantaginaceae Flora Argentina: Flora Vasculare de la República Argentina. Dicotyledoneae: Lamiales. Instituto de Botánica Darwinion, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, San Isidro, Buenos Aires. Vol. 20 (1): 423-428.
- Souza, V.C. & A.M. Giuliatti. 2009. Levantamento das espécies de Scrophulariaceae *sensu lato* nativas do Brasil. *Pesquisas botânica*. 60: 7-288.
- Taylor, P., V.C. Souza, A.M. Giuliatti & R.M. Harley. 2000. Philcoxia: A new genus of Scrophulariaceae with three new species from eastern Brazil. *Kew Bulletin* 55:155-163.
- Thieret, J. W. 1967. Supraspecific classification in the Scrophulariaceae: a review. *SIDA, Contributions to Botany*, 3(2), 87-106.
- Thiers B. 2022. Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (acceso 05 de Julio 2021).
- Turner, B. L. & C. C. Cowan. 1993a. Taxonomic overview of *Stemodia* (Scrophulariaceae) for North America and the West Indies. *Phytologia* 74: 61-103.
- Turner, B. L. & C. C. Cowan. 1993b. Taxonomic overview of *Stemodia* (Scrophulariaceae) for South America. *Phytologia* 74: 281-324.
- Wang J-C, Pan B-R, Albach DC. 2016. Evolution of morphological and climatic adaptations in *Veronica* L. (Plantaginaceae). *PeerJ* 4, e2333.
- Wettstein, R. 1891. Scrophulariaceae. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, IV, 3b., 39-107.
- Wu, Z. Y., R. I. Milne, C. J. Chen, J. Liu, H. Wang, & D. Z. Li. 2015. Ancestral State Reconstruction Reveals Rampant Homoplasy of Diagnostic Morphological Characters in Urticaceae, Conflicting with Current Classification Schemes. *PLOS ONE*, 10(11), e0141821.
- Zulfiker, A. H. M., M. M. Rahman, M. K. Hossain, K. Hamid, M. E. H. Mazumder & M. S. Rana. 2010. In vivo analgesic activity of ethanolic extracts of two medicinal plants- *Scoparia dulcis* L. and *Ficus racemosa* Linn. *Biology and Medicine*. 2(2):42-48

## ANEXO

### Material de herbario consultado

- ❖ ***Bacopa monnieri* (L.) Wettst:** ARGENTINA: Corrientes, Dpto. Concepción, Tabay, Arbo 122 03/04/1969 (CTES); Dpto. Lavalle, Schinini 19195 20/03/1977 (CTES); Dpto. Goya, Schinini, 12709, 12/03/1976, (CTES); Dpto. San Martín, 30/05/1971, Krapovickas 20298 (CTES).
- ❖ ***Conobea glechomoides* (Spreng.) V. C. Souza:** ARGENTINA: Corrientes, Monte Caseros: Scatigna & Sosa 1160, (CTES); 27/1/2017 Scatigna & Sosa 1159 (CTES); 14/1/1980, Scatigna & Sosa 1160 (CTES), Cabrera et al. 28097 (CTES). Formosa, Dep. Laishí: 18/1/19 Guaglianone Sancho & Zuloaga 712, (CTES). Entre Ríos. Colón: Romanczuk., Figueroa Romero, Martínez & Rotman75 (CTES).
- ❖ ***Gratiola peruviana* L.:** ARGENTINA: Corrientes: Dep. Sauce: Ahumada, 1181, 20/10/1977 (CTES). Dep. San Cosme: 08/19/1972, Krapovickas et al. 22256, (CTES). Dep. Santo Tomé, 30/10/2001, Schinini et al. 35665 (CTES), Dep. Santo Tomé, 06/12/1974, Quarín et al. 2429 (CTES). Dep. Capital: 16/09/1973, Cristóbal & Schinini 1094 (CTES).
- ❖ ***Leucospora multifida* (Michx.) Nutt.:** ESTADOS UNIDOS: Texas: Uvalde Correll & Johnston 18136, 17/07/1957, (CTES).
- ❖ **\**Leucospora coahuilensis* Henrickson:** MEXICO: Coahuila: 4 km by winding road N of Rancho Santa Anita and about 5 km due E of Castillon. 28°21' N, 103°31' W, 01/10/1972, Chiang C., F.; Wendt, T.; Johnston, M. C., 9631 (LL)
- ❖ ***Schistophragma intermedium* (A. Gray) Pennell:** MÉXICO: Coahuila de Zaragoza: 02/10/1990, Carranza, M. A. & Carranza, J. F., 551 (CTES).
- ❖ **\**Schistophragma mexicanum* Benth. ex D. Dietr.:** MÉXICO: Sessé & Mociño, #2352, 09/03/2010, (MA); Pinalejo: sin colector 1854, (K000529077)
- ❖ ***Scoparia dulcis* L.:** ARGENTINA: Corrientes, Dep. Bella Vista, 22/05/1973. Schinini, A. V., 6524 (CTES). Dep. Berón de Astrada: O. Ahumada, 558, 16/01/1977, (CTES). Dep. Capital: Soler, H., 121, 03/12/1975, (CTES). Dep. Concepción: Keller, H., 1020, 28/06/2001, (CTES). Dep. Empedrado: Pedersen, 12748, 28/12/1979, (CTES). Dep. Esquina: Keller, H. A., Franco, M. & Araujo, J. 6194, 06/10/2008, (CTES). Dep. Ituzaingó, Paula-Souza et al., 18/01/2007, (CTES). Dep. Mburucuyá: Parque Nacional Mburucuyá, Cocucci et al., 3070, 20/11/2003, (CTES). Dep. Mercedes: Reserva Natural Provincial del Iberá, Tressens et al., 3657, 24-28/02/1989, (CTES). Dep. San Cosme: Ingenio Primer Correntino: Benítez et al., 156, 29/04/1974, (CTES). Dep. San Luis del Palmar, Lomas de Galarza: R. Carnevali, 4292, 20/02/1980, (CTES). Dep. San Martín, Krapovickas et al. 29249, 16/02/1976, (CTES). BOLIVIA: Dep. Beni: Prov. Marbán: St. G. Beck, 2717, 07/10/1979, (CTES). Trinidad, 14/04/1979, Krapovickas & Schinini, 34988, (CTES). Dep. La Paz: Prov. A. Iturralde, 29/11/2004, Araujo et al. 1643 (CTES). Dep. Pando, Provincia Manuripi: M. Morales, 322, 26/08/1985, (CTES). Dep. Santa Cruz: Michel, R. 2528,

20/05/1999, (CTES); Toledo, M. 257, 17/11/1994, (CTES). Ferrucci, et al. 2390,01/04/2006, (CTES), Abbott 16952, 12/06/1995, (CTES). Prov. Velasco:Bruderreck, B.,96,15/12/1987, (CTES). **BRASIL: Minas Gerais:** Diamantina:Souza, V. C. 1520, 18/05/1990, (CTES). **Bahia:** Milagres, Franca, F. 2147, 15/03/1997, (CTES). Melo, E. et al. 26603 (CTES). Arbo et al. 7295, 16/01/1997 (CTES). **Santa Catarina:** Rambo, 31429, 31/01/1946, (CTES). **BELICE: Distrito Stann Creek:** Gentle, P. H., 7986, 03/08/1953, (CTES). **PANAMÁ:Prov. Panamá,** Wendehke, C.,12, 26/02/1969, (CTES). **PARAGUAY: Dep. Amambay:** Ferrucci, M. S. et al., 1674, 18/12/1999, (CTES). **Dep. Caaguazú:** Schinini, A., 22973, 12/12/1982, (CTES). **Dep. Canideyú:** Carnevali, R. 3908,26/05/1976, (CTES).

- ❖ **Scoparia nudicaulis Chodat: ARGENTINA: Corrientes:** Dep. San Cosme, Paso de la Patria, R. Carnevali, 2847, 08/02/1972, (CTES). **Chaco:** Dep. Quitilipi, Bordón, A., 408492, 02/10/1972, (CTES). Colonia Benitez, Schulz, 7226, 02/1948, (CTES). Schulz, 8710, 15/03/1954 (CTES). Schulz 7226, 02/1948, (CTES). Schulz, 7233, 17/03/1948, (CTES). Schulz, 76, 09/1930, (CTES). **Formosa:** Dep.Matacos, Ing. G. Juárez, P. Arenas, 2384, 28/02/1983, (CTES). Schulz 9711, 14/12/1967 (CTES). **Jujuy:** Dep. Carmen, Araque & Barkluy, 521, 28/11/1949, (CTES). **Salta:** Dep. Anta, Salta Forestal, Toledo, C. S., 1498, 02/12/1987, (CTES). Dep. Campo Santo, Quemes, Cristóbal, C. A., 2657, 03/04/1945, (CTES). Metán, Dematteis et al. 3021, 08/12/2008, (CTES). Dep. Rivadavia, Santa Victoria del Este, Scarpa, G. F., 447, 20/12/2002, (CTES). Krapovickas & Cristóbal, 46378, 25/11/1994, (CTES). Dep. Rosario de la Frontera, 30473, 23/03/1977, (CTES). Gral. José de San Martín, Keller et al., 7013, 26/03/2009, (CTES). **BOLIVIA: Dep. Tarija:** Prov. Gran Chaco, Seijo et al., 3349., 09/01/2005, (CTES). **BRASIL: Mato Grosso Do Sul:** Corumbá, Pott & Pott, 4445 12/04/1989,(CTES). **PARAGUAY: Dep. Alto Paraguay:** Gómez, et al., 8727, 12/03/2005, (CTES). **Dep. Boquerón:** Colonia Fernheim, August, 68, 01/02/1984, (CTES). Florentin Pena, Molas L., 245, 21/09/1989, (CTES). Arenas, 443, 13/03/1974, (CTES). Schinini et al., 21109, 22/08/1981, (CTES). Mcal. Estigarribia, Schinini & Palacios, 25555, 10/12/1987, (CTES). Mereles & Degen, 4711, 13/10/1992, (CTES). Vanni, et al., 2498, 28/02/1991, (CTES). Vanni et al., 2284, 26/02/1991, (CTES). **Dep. Chaco:** R. Duré, 436, 11/1984, (CTES). Schinini & Bordas. 15113, 06/06/1978, (CTES). **Dep. Pte. Hayes:** Pedersen, 14607, 13/10/1986, (CTES).

- ❖ **Scoparia montevidensis (Spreng.) R. E. Fr.: ARGENTINA: Corrientes:** Dep. Alvear, Ahumada et al., 6761, 09/12/1993, (CTES). Dep. Capital, Santa Catalina, Carnevali, 66, 03/11/1947, (CTES). Dep. Cruzú Cuatiá: Tressens, et al. 612, 31/10/1964, (CTES). Dep. Empedrado, Carnevali, 3020, 20/03/1972, (CTES). Dep. Esquina, Krapovickas et al., 27479, 12/03/1975, (CTES). Dep. General Paz, Ahumada, O., 2056, 17/03/1978, (CTES). Dep. Ita ibaté, Isla Merilla: Neiff 785, 23/11/1977 (CTES). Dep. Ituzaingó: Krapovickas, et al. 18005, 13/02/1971, (CTES). Dep. Lavalle: Dematteis & Schinini, 532, 13/12/1996, (CTES). Dep. Mburucuyá, Parque Nacional Mburucuyá, Arbo. et al. 9377, 18/10/2006, (CTES). Dep. Mercedes, Tressens, et al., 2302, 21/02/1984, (CTES). Dep. Monte Caseros, O. Ahumada, 2639, 22/03/1979, (CTES). Dep. Paso de los Libres, Ahumada 277919/02/1979, (CTES). Dep. San Martín, Ahumada, 2962, 08/02/1979, (CTES). Dep. San Miguel, Ahumada, O., 1723,

13/03/1978, (CTES). Dep. San Roque: *Carnevali* 2111, 08/04/1970, (CTES). Dep. Santo Tomé, Ea. El Timbó, *Schinini, et al.*, 23395, 25/02/1983 (CTES). Dep. Sauce, Río Guayquiraró, *Cristóbal et al.* 1580, 09/10/1977, (CTES). **Chaco:** Dep. 1° de Mayo, Colonia Benítez, *Schulz*, 6813, 21/12/1947, (CTES). **Formosa:** Dep. Laishi, Reserva Ecológica El Bagual, *Diagiacomo*, 360, 15/11/1998, (CTES). Misiones. Dep: Alem, *Keller & Franco*, 4794, 22/01/2008, (CTES). **Salta:** Dep. Anta, San Javier, C. Saravia *Toledo*, 1848, 26/01/1989, (CTES). **Santa Fe:** Dep.Gral. Obligado, Villa Ana, C. *Quarin* 642, 26/12/1972.

- ❖ ***Scoparia hassleriana* Chodat: ARGENTINA: Corrientes:** Dep. Ituzaingó, Ea. Santa Rita, *Tressens, et al.* 3275, 31/05/1987, (CTES). Dep. San Martín, Ea. La Morocha, *J. G. Fernández*, 1064, 01/12/1988, (CTES). Dep. Santo Tomé, *A. Schinini*, 36240, 22/11/2002, (CTES). **Misiones:** Dep. Guaraní, El Soberbio, *Keller & Ferreira*, 4060, 15/03/2007, (CTES).
- ❖ ***Scoparia ericacea* Cham. & Schldl.: ARGENTINA: Chaco:** Dep. Bemejo, Pcia. Plaza, 04/09/1972, *Bordón* 5743 (CTES). **BRASIL: Rio Grande do Sul:** Arrollo dos Ratós, 16/11/1984, *Hagelund, K.* 15426, (CTES). 11/11/1979, *Hagelund, K.* 13169, (CTES). Morro do Caracol, 25/10/1971, *Soares, Z.* 18 (CTES). Serra, 17/10/1971, *Lindeman e Irgang* 8720 (CTES).
- ❖ ***Scoparia plebeja* Cham. & Schldl.: ARGENTINA: Corrientes:** Dep Itatí, Ea. Santa Catalina, *Ahumada, et al.*, 757 26/02/1977, (CTES). Dep. Ituzaingó, Isla Apipé Chico, *Schinini & Vanni*, 15422, 29/09/1978, (CTES). Dep. Mburucuyá, *Arbo et al.* 9303, 17/10/2006, (CTES). *Arbo et al.*, 9383, 18/10/2006, (CTES). Dep. Saladas, San Lorenzo, G. J. Scwarz, 9808, 23/02/1950, (CTES). Dep. San Cosme, Santa Ana, B. Pérez, 118, 04/ 07/1976, (CTES). Dep. San Martín, Tres Cerros, *Schinini, et al.* 18514, 15/09/1979, (CTES). Dep. Santo Tomé, *Arbo, et al.* 6316, 16/11/1994, (CTES). Chaco. Dep. Bemejo, La Leonesa, *Bordón*, 406172, 03/09/1973, (CTES). Formosa. Dep. Pilcomayo, *Morel*, 6583, 09/12/1948, (CTES). Dep. Pirané, Pirané, *Morel*, 601, 02/01/1946, (CTES). **Misiones:** Dep. Candelaria, *Vanni & Cáceres*, 595, 24/11/1986, (CTES).
- ❖ **\**Stemodia chiapensis* B. L. Turner: MEXICO: Chiapas:** Breedlove D. E. & F. Almeda 60155; 13 /11/1983; (TEX). Breedlove D. E. & F. Almeda 60155; 13 /11/1983; (NYBG)
- ❖ ***Stemodia foliosa* Benth.: BRASIL, Bahía:** *Hatschbach, G. et al.*, 75553, 21/06/2003, (CTES) *Hatschbach, G.*, 44152, (CTES). Lauro de Freitas. *Raimundo*, 06/03/89, (CTES). **Mato Grosso do Sul:** *Hatschbach, G.; Pott, V. & Silva, J.M.* 60925, (CTES). Bahia, librabento do brumado. *Ribeiro A. J.*, 283, 26/05/91, (CTES). **Minas Gerais:** Diamantina. Parra L.R. *et al.*, 130., 14/07/1996, (CTES). **BOLIVIA, Santa cruz:** Chiquitos. *Krapovickas, A. & Schinini, A.*, 36380, (CTES). Velazco. *Seijo, J. et al.*, 3703, (CTES).
- ❖ **\**Stemodia fruticosa* Lundell: BELIZE, Belize:** Gentle, P.H. 2252; 24/02/1938; (MICH). Gentle, P.H. 2252; 24/02/1938; (CAS). **HONDURAS:** Gentle, P.H 2252; 24/02/1938; (BRIT)
- ❖ ***Stemodia hassleriana* Chodat: PARAGUAY, Amambay:** *Sosa, M. M.; Peichoto, M. C. & Schinini, A.* 213, (CTES). *Schinini, A. & Barrail, O.*, 31754. (CTES). Bella vista. *Schinini, A.*, 9026, (CTES). *Cowan, C. P.*, 4170, (CTES). *Vanni, R. et al.*, 312, (CTES). *Sosa, M. M.; Peichoto M. C. & Schinini, A.*, 211(CTES).
- ❖ **\**Stemodia jorullensis* Kunth: MEXICO, Cerro de Tonalá:** Purpus, C. A. 6806; 01/09/1913;

(GH). Purpus, C. A. 6806; 01/09/1913; (UC).

- ❖ **\*Stemodia palmeri A.Gray: MEXICO, Chihuahua:** Palmer, E. 221;01/08/1885;(PH). Palmer, E. 221;01/08/1885; (US). Palmer, E. 250; 01/11/1885;(GH). **Sonora:** Alamos: Palmer, E. 727; 16-09-1890; (K).
- ❖ **Stemodia trifoliata (Link) Rchb.: BRASIL. Paraná:** Morro Grande. Cerro Azul. *Hatschbach G.* 23434. 27/01/1970, (CTES). *Dunsen P.*, 16310, 14/01/1915, (CTES).
- ❖ **Stemodia verticillata (Mill.) Hassl: ARGENTINA: La Rioja:** Dep. Gobernador Gordillo, Sierra de los Llanos, Quebrada de la aguadita. 18/04/1978. *Biurum, F.*, 1345 (CTES). **Jujuy:** Dep. Ledesma. *Sosa, M. M. et al.*, 231, 16/12/2005, (CTES). **Formosa:** Dep. Pilcomayo. *Schinini, A, et al.* 31311, 19/09/1996, (CTES). Dep. Pilcomayo. *Morel, I.*, 5931, 20/07/1948 (CTES). *Schinini, A & Cuadrado, G.*, 30257, 24/10/1995., (CTES). **Chaco:** Dep. Fernández. *Perez, B.*, 487, 27/11/1977, (CTES).  
**BOLIVIA: Dep. Santa Cruz;** Prov. Andrés Ibáñez. *Nee, M.* 34327, 03/03/1987, (CTES).

Las especies de *Leucospora coahuilensis* Henrickson, *Schistophragma mexicanum* Benth. ex D. Dietr., *Stemodia chiapensis* B. L. Turner., *S. fruticosa* Lundell., *S. jorullensis* Kunth. y *S. palmeri* A. Gray. (todas marcadas con un asterisco), no presentaban ejemplares en el herbario CTES (IBONE), por lo tanto, sus datos solamente fueron obtenidos a partir de herbarios digitales e información bibliográfica.

**Tabla 1. Matriz de datos:** Matriz de caracteres que muestra los estados de los caracteres para todas las especies utilizadas en la reconstrucción del estado ancestral en Mesquite. **A=** Porte; **B=** Ciclo de vida; **C=** crecimiento del tallo; **D=** Indumento del tallo; **E=** lámina foliar; **F=** Pecíolo; **G=** Indumento de la hoja; **H=** simetría de la flor; **I=** Indumento de los sépalos; **J=** Números de sépalos; **K=** Numero de pétalos; **L=** Forma del estigma

Especies / Caracteres	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
<i>Bacopa monnieri</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Conobea glechomoides</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Gratiola peruviana</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Leucospora coahuilensis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Leucospora multifida</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Schistophragma intermedium</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Schistophragma mexicanum</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Scoparia dulcis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Scoparia ericacea</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Scoparia hassleriana</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Scoparia montevidensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Scoparia nudicaulis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scoparia plebeja</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Stemodia chiapensis</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stemodia foliosa</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stemodia fruticosa</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Stemodia hassleriana</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Stemodia jorullensis</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stemodia palmeri</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stemodia trifoliata</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stemodia verticillata</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1

**Tabla 2.** Valores de máxima verosimilitud en porcentaje (%) para la reconstrucción de los estados en nodos específicos del árbol por carácter analizado en el clado *Scoparia and allies*. Se resalta con negrita los valores mayores a 60%.

Nodo	PORTE		CICLO DE VIDA		CREC. DEL TALLO		PECIOLO	
	Herbácea	Sufrútice	Anual	Perenne	Erecto	Decumbente	Ausente	Presente
<b>Ancestro <i>Scoparia &amp; allies</i></b>	36,02	<b>63,97</b>	26,26	<b>73,73</b>	<b>99,41</b>	0,58	2,82	<b>97,17</b>
<b>Ancestro A</b>	37,56	<b>62,43</b>	27,26	<b>72,73</b>	<b>99,89</b>	0,10	0,53	<b>99,46</b>
<b>Ancestro B</b>	42,61	57,38	30,84	<b>69,15</b>	<b>99,97</b>	0,02	0,27	<b>99,72</b>
<b>Ancestro 1</b>	9,10	<b>90,89</b>	8,63	<b>91,36</b>	<b>99,87</b>	0,12	0,11	<b>99,88</b>
<b>Ancestro 2</b>	<b>70,14</b>	29,85	48,93	51,06	<b>99,98</b>	0,01	0,56	<b>99,43</b>
<b>Ancestro I</b>	49,62	50,37	24,57	<b>75,42</b>	<b>99,78</b>	0,12	<b>94,81</b>	5,18
<b>Ancestro Ia</b>	6,51	<b>93,48</b>	04,56	<b>95,43</b>	<b>99,93</b>	0,06	<b>99,70</b>	0,29
<b>Ancestro Ib</b>	<b>78,05</b>	21,94	32,40	<b>67,59</b>	<b>99,94</b>	0,05	<b>99,78</b>	0,21
<b>Ancestro II</b>	<b>91,69</b>	8,30	<b>66,63</b>	33,36	<b>99,99</b>	0,007	0,04	<b>99,95</b>
<b>Ancestro IIa</b>	<b>95,10</b>	4,89	<b>68,61</b>	31,38	<b>99,96</b>	0,03	0,02	<b>99,97</b>
<b>Ancestro IIb</b>	<b>98,04</b>	1,95	<b>92,45</b>	07,54	<b>99,94</b>	0,05	0,02	<b>99,97</b>



Nodo	LÁMINA FOLIAR		INDUMENTO DEL TALLO		INDUMENTO DE LAS HOJAS		SIMETRÍA	
	Entera	Dividida	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Ausente	Presente
<b>Ancestro <i>Scoparia &amp; allies</i></b>	<b>73,01</b>	26,98	0,66	<b>99,33</b>	0,66	<b>99,33</b>	0,66	<b>99,33</b>
<b>Ancestro A</b>	<b>73,79</b>	26,20	0,17	<b>99,82</b>	0,17	<b>99,82</b>	0,17	<b>99,82</b>
<b>Ancestro B</b>	<b>72,21</b>	27,78	0,12	<b>99,87</b>	0,12	<b>99,87</b>	0,12	<b>99,87</b>
<b>Ancestro 1</b>	<b>89,42</b>	10,57	0,14	<b>99,85</b>	0,14	<b>99,85</b>	0,14	<b>99,85</b>
<b>Ancestro 2</b>	<b>62,06</b>	37,93	0,48	<b>99,51</b>	0,48	<b>99,51</b>	0,48	<b>99,51</b>
<b>Ancestro I</b>	<b>85,60</b>	14,39	<b>93,87</b>	6,12	<b>93,87</b>	6,12	<b>93,87</b>	6,12
<b>Ancestro Ia</b>	<b>95,33</b>	46,61	<b>99,60</b>	0,39	<b>99,60</b>	0,39	<b>99,60</b>	0,39
<b>Ancestro Ib</b>	<b>96,33</b>	03,66	<b>99,47</b>	0,52	<b>99,47</b>	0,52	<b>99,47</b>	0,52
<b>Ancestro II</b>	51,71	48,28	0,04	<b>99,95</b>	0,04	<b>99,95</b>	0,04	<b>99,95</b>
<b>Ancestro Ila</b>	50,76	49,23	0,03	<b>99,96</b>	0,03	<b>99,96</b>	0,03	<b>99,96</b>
<b>Ancestro Ilb</b>	24,63	<b>75,36</b>	0,03	<b>99,96</b>	0,04	<b>99,95</b>	0,04	<b>99,95</b>

Nodo	NUMERO DE PÉTALOS		NÚMERO DE SÉPALOS		INDUMENTO SÉPALOS		FORMA DEL ESTIGMA	
	Cuatro	Cinco	Cuatro	Cinco	Cuatro	Cinco	Cuatro	Cinco
<b>Ancestro <i>Scoparia &amp; allies</i></b>	0,002	<b>99,99</b>	0,003	<b>99,99</b>	0,002	<b>99,99</b>	0,003	<b>99,99</b>
<b>Ancestro A</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>
<b>Ancestro B</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>
<b>Ancestro 1</b>	0,003	<b>99,99</b>	0,003	<b>99,99</b>	0,003	<b>99,99</b>	0,003	<b>99,99</b>
<b>Ancestro 2</b>	0,11	<b>99,88</b>	0	<b>99,99</b>	0,11	<b>99,88</b>	0	<b>99,99</b>
<b>Ancestro I</b>	<b>98,33</b>	1,66	5,81	<b>94,18</b>	<b>98,33</b>	1,66	5,81	<b>94,18</b>
<b>Ancestro Ia</b>	<b>99,97</b>	0,02	<b>98,34</b>	1,65	<b>99,97</b>	0,02	<b>98,34</b>	1,65
<b>Ancestro Ib</b>	<b>99,97</b>	0,02	0,07	<b>99,92</b>	<b>99,97</b>	0,02	0,07	<b>99,92</b>
<b>Ancestro II</b>	0,002	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0,002	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>
<b>Ancestro IIa</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>
<b>Ancestro IIb</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>	0	<b>99,99</b>

**Figura 1. Árbol de Scatigna et al. 2022:** Árbol de consenso obtenido a partir de los análisis de inferencia bayesiana del conjunto de datos combinados. Los números representan los distintos clados formados. En rojo se resalta el clado 4=*Scoparia and allies*.

