

ANÁLISIS MACROMORFOLÓGICO Y CITOGENÉTICO DEL GÉNERO *COSMOS* (ASTERACEAE, COREOPSIDEAE), CON UNA CLAVE PARA SU IDENTIFICACIÓN

ARTURO CASTRO-CASTRO¹, GEORGINA VARGAS-AMADO², MOLLIE HARKER² Y AARÓN RODRÍGUEZ^{2, 3}

¹Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

²Herbario Luz María Villarreal de Puga del Instituto de Botánica (IBUG), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

³Autor para la correspondencia: rca08742@cucba.udg.mx

Resumen: *Cosmos* es un género que tiene sus límites de distribución natural en América, y México representa su centro de diversificación. Su repartición geográfica es interesante, pues algunas especies tienen una amplia distribución y han sido intensamente recolectadas, mientras que otras, debido a su distribución restringida, son poco conocidas. Este hecho ha generado incompreensión sobre su variabilidad morfológica y sus límites infragenéricos, interespecíficos, e incluso, intergenéricos en la tribu Coreopsi-deae. En *Cosmos*, la variabilidad en los niveles de ploidía entre especies y entre poblaciones de una misma especie, sugiere que la poliploidía y aneuploidía han jugado un papel importante en la especiación del grupo. Ante este escenario, se aportan datos macromorfológicos para el entendimiento de los límites intergenéricos, de los grupos infragenéricos y de las especies. Además, se incluye información acerca de la variabilidad cromosómica y distribución geográfica de *Cosmos*. Por último, se brinda una clave para la identificación de todas las especies.

Palabras clave: endemismo, México, poliploidía, xilopodio.

Abstract: The genus *Cosmos* is restricted to the Americas, and Mexico represents its center of diversification. Some species have a wide distribution and have been intensively collected, whereas others, due to their narrow distribution, are poorly known. This has generated a poor understanding of its morphological variability and infrageneric and interspecific limits, as well as confusion at the intergeneric level within tribe Coreopsi-deae. Polyploidy and aneuploidy have played an important role in the speciation of the group. The ploidy level variation can be seen between species, as well as in populations of the same species. Macromorphological data are used to support recognition of intergeneric limits, infrageneric groups, and species. Evidence of chromosome number variability and geographic distribution information for *Cosmos* is also included. These data are fundamental for the taxonomic understanding of the genus. A key for the identification of all species of *Cosmos* is provided.

Keywords: endemism, Mexico, polyploidy, xylopodium.

La circunscripción de la tribu Coreopsi-deae Lindl. (Asteraceae) ha sido propuesta en múltiples formas (Panero y Funk, 2002; Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Panero, 2007; Crawford *et al.*, 2009). Crawford y Stuessy (1981), Robinson (1981) y Ryding y Bremer (1992) la reconocieron por la presencia de dos series de filarias distintas, con canales resiníferos conspicuos en la serie interna y la presencia de pigmentos flavonoides. De acuerdo con Panero y Funk (2002) y Crawford *et al.* (2009), la tribu integra a 24 géneros y cerca de 600 especies. Como alternativa, Panero (2007) reconoce 30 géneros y alrededor de 550 especies.

Aunque es cosmopolita, su mayor diversidad se encuentra en América, donde los géneros *Bidens* L., *Coreopsis* L., *Cosmos* Cav. y *Dahlia* Cav. representan el 85% de su diversidad. México es diverso en Coreopsi-deae y concentra el 50% de su riqueza en los géneros *Bidens*, *Chrysanthellum* Rich., *Coreocarpus* Benth., *Coreopsis*, *Cosmos*, *Dahlia*, *Dicranocarpus* A.Gray, *Goldmanella* (Greenm.) Greenm., *Henricksonia* B.L.Turner, *Heterosperma* Cav., *Hidalgoa* La Llave & Lex. y *Thelesperma* Less.

Un caso particular de la diversidad de Coreopsi-deae en América y en México es *Cosmos*, grupo que concentra a

35 especies (Castro-Castro *et al.*, 2013; Cuadro 1). El género tiene sus límites de distribución natural en América. Se desarrolla desde los 38.1° N, en el centro del estado de Colorado, en E.U.A., hasta los 26.7° S, en las provincias de Catamarca y Tucumán en el noroeste de Argentina (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). El género ha diversificado y colonizado una gran variedad de ambientes y constituye un elemento importante en el paisaje de numerosas formaciones vegetales. *Cosmos parviflorus* (Jacq.) Pers. tiene la distribución más boreal, mientras que *C. caudatus* Kunth y *C. peucedanifolius* Wedd. crecen en las regiones más australes. En un contexto biogeográfico y evolutivo, *C. peucedanifolius* se distingue por ser endémica a Sudamérica (Cuadro 1). Por su parte *C. caudatus*, *C. pacificus* Melchert y *C. sulphureus* Cav. se encuentran en las islas del Caribe y planicies costeras de México, Centroamérica y Sudamérica. Además, *C. atrosanguineus* (Hook.) A.Voss, *C. bipinnatus* Cav., *C. caudatus* y *C. sulphureus* se cultivan y han naturalizado en el trópico y subtropico.

México representa el centro de diversificación de *Cosmos*. En su territorio crecen 34 especies (94% de la diversidad), de las cuales, 32 (86%) son endémicas (Cuadro 1). Los estados de Durango, Guerrero, Jalisco y México son las entidades con mayor diversidad y endemismos (Vargas-Amado *et al.*, 2013). Jalisco es el estado con la mayor riqueza, con 19 taxa, seguido de Durango con 12 y el Estado de México y Guerrero con 11 cada uno (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). Su repartición geográfica es interesante, *Cosmos bipinnatus*, *C. caudatus*, *C. crithmifolius* Kunth, *C. parviflorus*, *C. peucedanifolius* y *C. sulphureus* tienen una amplia distribución y han sido intensamente recolectadas, mientras que *C. deficiens* (Sherff) Melchert, *C. juxtlahuacensis* Panero & J.L. Villaseñor, *C. longipetiolatus* Melchert, *C. mattfeldii* Sherff, *C. schaffneri* Sherff y *C. sherffii* Melchert, debido a su estrecho endemismo o por su distribución irregular y localizada, casi no se han colectado, sino en tiempos recientes (Vargas-Amado *et al.*, 2013). Este fenómeno es tan marcado que se puede suponer la existencia de especies aún no descritas.

Sherff (1932, 1955) estudió la taxonomía de *Cosmos*. Con base en los hábitos de crecimiento, color de las flores liguladas y la morfología de los aquenios, él estableció a *C.* sección *Cosmos*, *C.* sección *Discopoda* (DC.) Sherff, *C.* sección *Klibea* Sherff y *C.* sección *Mesinenia* Sherff. En la sección *Cosmos* incluyó a ocho especies: “hierbas, anuales y con flores liguladas anaranjadas, amarillas, rosadas, blancas, etc., aquenios por lo común más o menos tetragonales, rostrados o errostrados, aristados, aristas retrorso barbadas, glabros y no alados”. Por otro lado, en la sección *Discopoda* circunscribió 13 especies: “hierbas perennes, de raíces tuberoso fasciculadas, ascendentes o erectas. Hojas caulinares o basales. Flores liguladas rara vez blanco rosadas, en su mayoría rosadas, violadas, lilas, púrpuras o atropurpúreas. Aquenios de base atenuada, irregular, areolada, rostro elon-

gado, aristas retrorso barbadas”. En la sección *Mesinenia* limitó a cinco: “hierbas perennes, erectas, base leñosa y en consecuencia más o menos engrosada. Flores liguladas blancas, rosadas, violadas, etc. Aquenios por lo general tetragonales, nunca alados, rostro atenuado a elongado, aristados, retrorso barbados”. En contraste, integró en la sección *Klibea* a tres especies [*C. blakei* (Sherff) Melchert, *C. exiguus* A.Gray y *C. steyermarkii* Sherff] por ser: “hierbas probablemente anuales. Flores liguladas, rosadas o blancas. Aquenios fuertemente aplanados, alados o no alados, rostrados, aristados, aristas por completo hispidas”. Sin embargo, con base en la presencia de flavonoides tipo chalconas y auronas en sus hojas, lígulas amarillas, bicolors, con máculas rojizas en su base, filamentos glabros y aquenios con tres surcos longitudinales en cada una de sus caras, los miembros de *Cosmos* sección *Klibea* fueron transferidos a *Bidens* (Melchert, 1975).

La filogenia de *Cosmos* no ha sido resuelta. Evidencia morfológica (Ryding y Bremer, 1992) y molecular (Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Muñoz-Mendoza, 2008) apoyan la monofilia del género. Los filamentos pubescentes y los aquenios tetragonales con uno o dos surcos longitudinales por cara son caracteres sinapomórficos. Además, con distintas fuentes de evidencia se reconocen a *Bidens* (Tadesse *et al.*, 2001), *Coreocarpus* (Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Muñoz-Mendoza, 2008) y *Heterosperma* (Ryding y Bremer, 1992) como su grupo hermano. Sin embargo, estas hipótesis deben ser consideradas con mesura, debido al incompleto número de géneros incluidos, el reducido número de especies de *Cosmos* analizadas y el soporte débil de las relaciones filogenéticas identificadas.

Se ha sugerido que reducciones y duplicaciones cromosómicas han favorecido la diversificación de Coreopsidae (Robinson *et al.*, 1981; Crawford *et al.*, 2009; Semple y Watanabe, 2009). De acuerdo con Robinson *et al.* (1981) y Smith (1975), los números cromosómicos básicos (x) más comunes en la tribu son $x = 12$ ó 14 . Sin embargo, Crawford *et al.* (2009) determinaron el valor de $x = 16$ como número básico, argumentando distintos eventos de aneuploidía. Un escenario similar ocurre en *Cosmos*, en donde distintos eventos de poliploidía y aneuploidía se han asociado con su evolución. Melchert (1968) correlacionó la morfología con los datos cromosómicos y sugirió la existencia de dos complejos. La primera dicotomía evolutiva originó a las secciones *Cosmos* y *Discopoda* por un lado y a *Mesinenia* por el otro. Las especies sufrutices de la sección *Mesinenia* poseen un número cromosómico básico $x = 11$ ($n = 11, 22, 33$). En contraste, las hierbas perennes de la sección *Discopoda* y las anuales de la sección *Cosmos* poseen un número base de $x = 12$ ($n = 12, 24, 36, 48$).

La morfología de *Cosmos* es muy variable y no ha sido analizada. La labilidad de distintas estructuras vegetativas y reproductivas ha generado alrededor de 80 sinonimias entre *Cosmos*, *Bidens*, *Coreopsis* y *Dahlia*. De la misma forma,

la variabilidad morfológica de *Cosmos* ha dado lugar a inconsistencias en la definición de los grupos infragenéricos propuestos por Sherff (1932). Ante este contexto, el objetivo del presente trabajo fue analizar la variabilidad macromorfológica y cromosómica en *Cosmos*, como punto de partida para el entendimiento preciso de sus límites intergenéricos, infragenéricos e interespecíficos.

Una clave dicotómica es útil para la identificación de los taxa. Sherff (1932, 1955) generó una para la identificación de 20 especies. Por su parte, Melchert (2010b) propuso otra, pero además de no incluir a todas las especies, tiene problemas en algunos dilemas. Por ejemplo, se omiten o no siguen un mismo orden los caracteres entre los pares 6, 7, 8, 11, 17, 19. El número del par 22 está duplicado. Los caracteres de la copla 3 se encuentran repetidos. Existen inconsistencias en el uso del color de las flores del disco entre los dilemas 22, 25, 26, 28 y 29. Otro caso es el conjunto de coplas para separar a las especies de *Cosmos* sección *Mesinenia*, en el que se incluye a *C. juxtlahuacensis* (*Cosmos* sección *Discopoda*: 15, 15'). Aún más, en los pares 8, 22 y 27 el redireccionamiento hacia otro par es incorrecto. Por tal razón, aquí se presenta una clave enmendada y que incluye a todas las especies ahora conocidas.

Materiales y métodos

Los datos morfológicos y geográficos fueron obtenidos de ejemplares de herbario depositados en BAA, CIIDIR, ENCB, GUADA, HCIB, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MO, MOL, NY, TEX, UAGC, USZ, XAL y ZEA (acrónimos según Thiers, 2013). Asimismo, especímenes tipo fueron consultados por medio de los sitios virtuales de los herbarios B, F, G, GH, IA, K, MICH, NY, P, TEX y US (acrónimos según Thiers, 2013). Además, de 2009 a 2013 fueron recolectadas todas las especies en sus localidades tipo y otros sitios de presencia esperada. La colección principal ha sido depositada en el herbario IBUG y los duplicados fueron enviados a CIIDIR, ENCB, IEB, MEXU, XAL y ZEA.

Por otro lado, fueron revisados los protólogos y otras descripciones de las especies incluidas en monografías y trabajos florísticos (De Candolle, 1836; Greenman, 1904; Robinson, 1909; Sherff, 1917, 1923, 1925, 1926 1929, 1930, 1932, 1936, 1937, 1955, 1959, 1962, 1964; Melchert, 1967, 1968, 1975, 1976, 1990a, b, c, 2010b; McVaugh, 1984; Melchert y Turner, 1990; Panero y Villaseñor, 1996; Strother, 1999; Hind y Fay, 2003; Hind, 2005; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2008; Novara y Gutiérrez, 2010). También, se hicieron ilustraciones y se tomaron fotografías de las estructuras que demuestran la variabilidad morfológica. Las definiciones sobre los distintos caracteres morfológicos siguen los conceptos de Font Quer (1953), Moreno (1984) y Harris y Harris (1994).

La información cromosómica de *Cosmos* fue obtenida de

Melchert (1968, 1990a, b, 2010a), Keil y Stuessy (1975), Robinson *et al.* (1981), Crawford (1982), Strother (1983), Sundberg *et al.* (1986), Carr *et al.* (1999), Strother y Panero (2001) y Castro-Castro *et al.* (datos sin publicar). También se utilizó la base de datos *Index to Chromosome Numbers in Asteraceae* (Watanabe, 2013).

Resultados

A partir del análisis de la variabilidad morfológica y distribución geográfica de 3,400 ejemplares de herbario, y la recolección y estudio de todas las especies en campo, se coincidió con Sherff (1932) en la definición de los grupos infragenéricos en *Cosmos*.

***Cosmos* sección *Cosmos*.** Hierbas anuales, 0.5-2.5 m de altura. **Raíz** axonomorfa (Figura 1A). **Tallos** pubescentes (*Cosmos bipinnatus*, *C. parviflorus* y *C. sulphureus*), glabros (*C. pacificus*) o variables (*C. caudatus*), hexangonales o teretes (*C. parviflorus*). **Pecíolos** de 2-12 cm de longitud, alados y pericládicos. **Hojas** caulinares, membranáceas, 1-2 pinnatisectas (*C. bipinnatus*, *C. caudatus* y *C. parviflorus*) o 3 pinnatisectas (*C. pacificus* y *C. sulphureus*), pubescentes (*C. bipinnatus* y *C. sulphureus*) o glabras (*C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. parviflorus*). **Segmentos** de las hojas enteros o lobados, lineares a filiformes (*C. bipinnatus* y *C. parviflorus*) u oblongos a elíptico-ovados o lineares (*C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. sulphureus*) y de margen escabruísculo. **Capítulos** reunidos en un multi-dicasio (cima compuesta) folioso y ramificado por arriba de la mitad del eje principal. **Pedúnculos** 15-30 cm de longitud (Figura 2A). **Involucro** campanulado a subhemisférico. **Filarias** externas ocho, lanceoladas, triangulares, ovadas o subuladas, agudas a acuminado-caudadas, de color verdes, glabrescentes o glabras (*C. parviflorus*), con nervaduras oscuras en su cara dorsal, adpresas a las filarias internas o ligeramente extendidas (Figura 3P, O, U, V); internas ocho, oblongas a elípticas u obovadas, agudas, erectas, translúcidas o del mismo color que las lígulas pero con el margen hialino, glabras (Figura 3P, Q, U, V). **Pálea**s lanceoladas, translúcidas, glabras. **Flores liguladas** ocho (ocasionalmente 10-12 en *C. bipinnatus*), ágamas; lígulas ovadas, obovadas a oblanceoladas, de color blanco-violáceo (*C. bipinnatus*, *C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. parviflorus*) o anaranjado (*C. sulphureus*), con 3-5 nervaduras pilosas en su cara dorsal (Figura 4). **Flores del disco** (5-)10 (*C. pacificus* y *C. sulphureus*) a 120 (*C. bipinnatus*), infundibuliformes a hipocrateriformes, 5-lobadas, glabras o puberulentas en el tubo y la garganta, de color amarillo (Figuras 5, 6). **Androceo** fanerostémono, de color café oscuro; anteras sagitadas o redondeadas, apéndices lanceolados a ovados, caudados a redondeados y con una prolongación evidente del conectivo (Figura 5). **Polen** de color amarillo. **Estigma** bifurcado, ramas seríceas en su porción media a terminal, provistas de apéndices caudados o cirrosos (Figura



Figura 1. Raíces y mecanismos de perennidad desarrollados en el género *Cosmos*. A) raíz axonomorfa típica de especies anuales (*Cosmos* sección *Cosmos*); B, C, F) rizoma corto con raíces tuberosas en *Cosmos* sección *Discopoda*; D) rizoma horizontal con raíces adventicias (*Cosmos* sección *Discopoda*); E, G, H) rizoma vertical con raíces adventicias crasas y fibrosas a manera de un xilopodio en *Cosmos* sección *Mesinenia*. A) *C. caudatus*; B) *C. nitidus*; C) *C. ramirezianus*; D) *C. mcvaughii*; E) *C. intercedens*; F) *C. scabiosoides*; G) *C. lineari-folius*; H) *C. ochroleucoflorus*. Créditos: Georgina Vargas-Amado (A, B); Arturo Castro-Castro (C-H).

5A-D). **Aquenios** lineares a fusiformes, tetragonales, con un surco longitudinal en cada lado o ligeramente aplanados y entonces 4-costillados, de color café oscuro a negro, glabros o setulosos, con rostro de 0.5-6(-10) mm de longitud. **Vilano** de 2-6 aristas retrorso barbeladas, 3-5 mm de longitud, a veces caedizas o ausentes. **Carpóforo** discoide (Figura 6). **Receptáculo** plano o ligeramente convexo. El número cromosómico básico es $x = 12$, con cuatro especies diploides y una tetraploide (Cuadro 1).

***Cosmos* sección *Discopoda*.** Hierbas perennes, 0.3-1.5 m de altura. **Rizomas** cortos con raíces tuberosas, rizomas largos que producen plantas en apariencia independientes (*Cosmos diversifolius* Otto ex Knowles & Westc.) o rizoma largo y

con raíces fibrosas (*C. mcvaughii* Sherff; Figura 1B, C, D, F). **Tallos** glabros o ligeramente pubescentes, lisos, teretes o hexagonales (*C. ramirezianus* Art.Castro, M.Harker & Aaron Rodr.). La variación foliar en *Cosmos* sección *Discopoda* se resume en el Apéndice 2. **Capítulos** solitarios a manera de un escapo o reunidos en dicasios corimbiformes que ramifican por debajo o arriba de la mitad del eje principal. **Pedúnculos** 10-80 cm de longitud (Figura 2B, D-G). **Involucro** campanulado o subhemisférico. **Filarias** externas, por lo común (6-)8-10, aunque llegan a 12 en *C. mcvaughii* y *C. nelsonii* Rob. & Fern., oblongas o triangulares, lanceoladas, ensiformes, obovadas o truladas y acuminadas o redondeadas, de color verde oscuro, amarillento o pardo, con nervaduras múltiples, oscuras y conspicuas en su cara dorsal, gla-

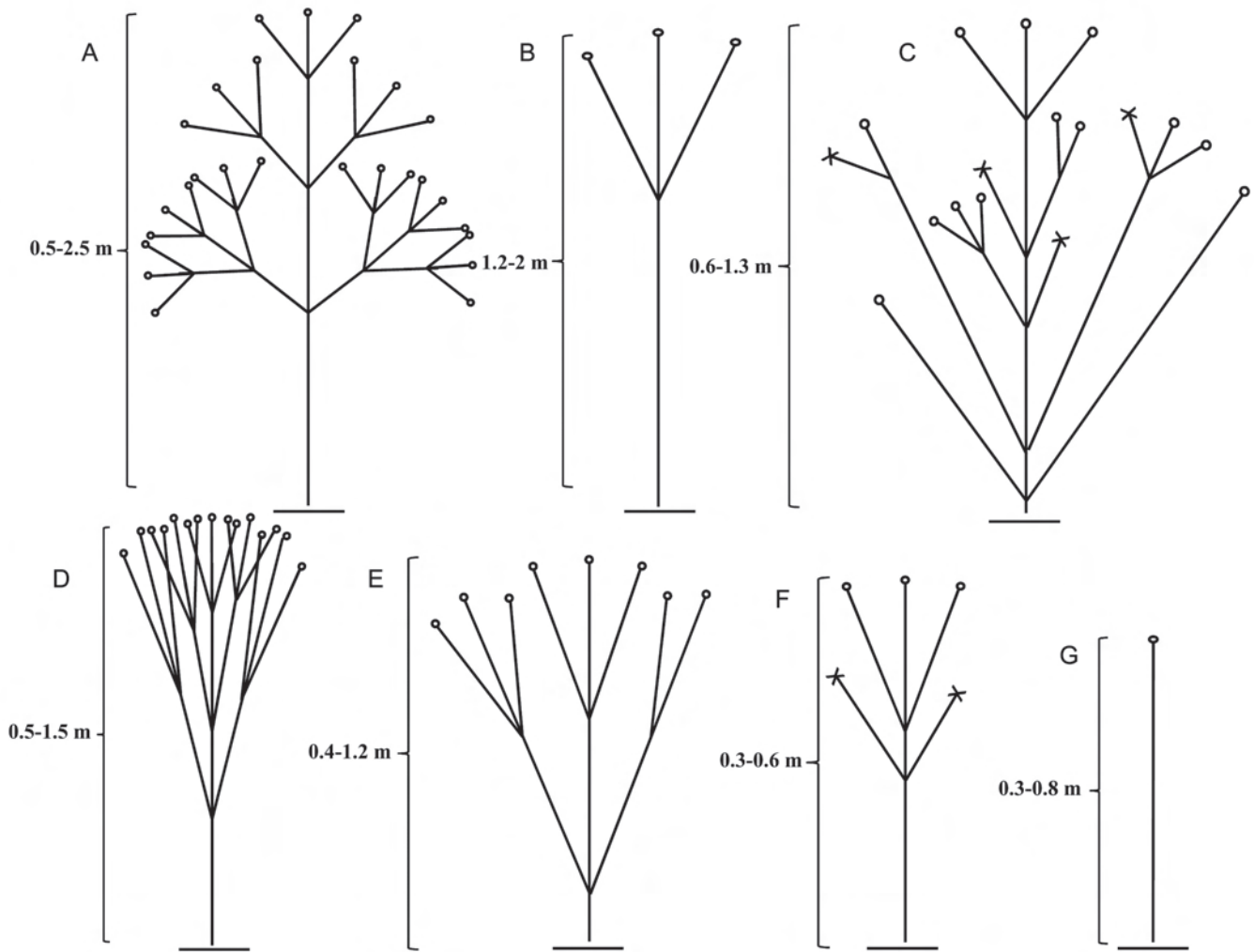


Figura 2. Arreglo de capitulescencias en el género *Cosmos*. A) multi-dicasio (cima compuesta) folioso ramificado a la mitad del eje principal; B) dicasio ramificado por arriba de la mitad del eje principal; C) cima compuesta asimétrica ramificada cerca de la base; D) cima compuesta foliosa corimbiforme ramificada por abajo de la mitad del eje principal; E) dicasio corimbiforme ramificado cerca de la base; F) dicasio corimbiforme ramificado cerca de la mitad del eje principal; G) escape. Alturas para la planta completa. X = capítulos abortivos.

bras, adpresas, deflexas, imbricadas o libres (Figura 3A-O); filarias internas ocho, aunque siete en *C. peucedanifolius* o diez en *C. concolor* Sherff y *C. diversifolius*, glabras pero algunas especies tienen un mechón de pelos multicelulares en el ápice, oblongas a oblanceoladas, obovadas u ovadas, a menudo acrescentes, endurecidas en el ápice en la madurez de los capítulos, de color gris, amarillo, verde, púrpura o bien pueden ser translúcidas, con múltiples nervaduras conspicuas, hialinas (Figura 3A-O). **Páleas** linear-oblongas, con nervaduras oscuras o por completo translúcidas y glabras, semejando a las filarias internas. Un resumen de la variabilidad de las filarias externas e internas en *Cosmos* sección *Disco-poda* se muestra en el Apéndice 2. **Flores liguladas** ocho, aunque pueden ser diez en *C. concolor*, *C. diversifolius* y *C.*

nelsonii, ágamas; ligulas ovadas, obovadas a oblanceoladas, de color blanco (Figura 4A-F), violado (Figura 4G-X), púrpura o atropurpúreo (Figura 4AA, BB, EE, GG-MM), 3-5 nervadas y pilosas en su cara dorsal, ápice entero o tridentado. **Flores del disco** 21-50, aunque pueden ser 80 o más, pero en *C. mcvaughii*, *C. nelsonii*, *C. pringlei* B.L. Rob. y *C. pseudoperfoliatus*, corolas infundibuliformes o tubulares (*C. nelsonii*), 5-lobadas o 4-lobadas (*C. pseudoperfoliatus*), glabras o puberulentas en el tubo y en la garganta, de color amarillo, amarillo con lóbulos púrpura o blanco con lóbulos púrpura (Apéndice 2; Figura 4). **Androceo** fanerostémono, de color café o negro; anteras sagitadas, con lóbulos agudos a redondeados, apéndices ovados, caudados a redondeados, con o sin prolongación evidente del conectivo (Figura 5). **Po-**

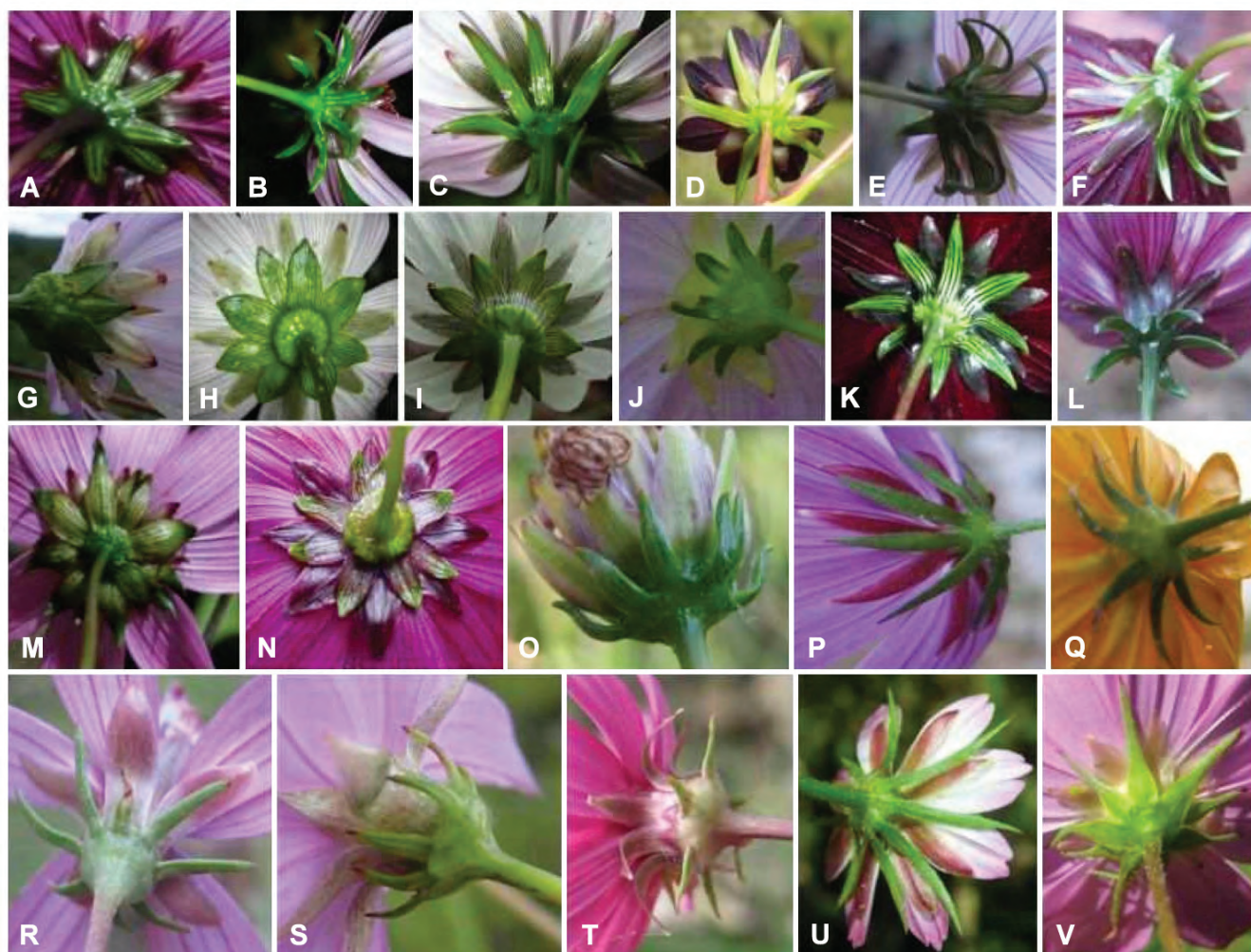


Figura 3. Variabilidad de filarias internas y externas en el género *Cosmos*. A) *C. montanus*; B) *C. nitidus*; C) *C. schaffneri*; D) *C. jaliscensis*; E) *C. sessilis*; F) *C. stellatus*; G) *C. pringlei*; H) *C. diversifolius*; I) *C. palmeri*; J) *C. modestus*; K) *C. juxtlahuacensis*; L) *C. scabiosoides*; M) *C. peucedanifolius*; N) *C. concolor*; O) *C. ramirezianus*; P) *C. pacificus*; Q) *C. sulphureus*; R) *C. carvifolius*; S) *C. ochroleucoflorus*; T) *C. linearifolius*; U) *C. caudatus*; V) *C. bipinnatus*. Créditos: Arturo Castro-Castro (A, D-T, V); Georgina Vargas-Amado (B, C, U).

len de color amarillo. **Estigma** bifurcado, sus ramas seríceas en su porción media a terminal (Figura 5E-Z). La morfología de los aquenios en *Cosmos* sección *Discopoda* es útil para el reconocimiento de las especies. **Aquenios** lineares a fusiformes, tetragonales, erostrados y con un surco longitudinal en cada una de sus caras, rectos o falcados (*C. mattfeldii* y *C. peucedanifolius*; Figura 7H), de color café claro, café oscuro o negro, glabros, escábridos en la parte distal, glabriúsculos en la porción basal o tuberculados (*C. longipetiolatus*, *C. pseudoperfoliatus*, *C. sessilis* y *C. stellatus*; Figura 7G, P, V, W). **Vilano** de 2-4 aristas, hasta seis (*C. nelsonii*, *C. palmeri* y *C. pringlei*) o exaristados (*C. deficiens* y *C. mcvaughii*), aristas peniciladas, retrorsamente barbeladas. **Carpóforo** discoide, romboide o poligonal (Figura 7). **Receptáculo** convexo. El número cromosómico básico en la sección es $x = 12$, en su mayoría las especies son diploides, pero existen especies

tetraploides, hexaploides y octoploides. Además, extremos de variación cromosómica se presentan en *C. juxtlahuacensis* ($n = 13$) y *C. pringlei* ($n = 46$; Cuadro 1).

***Cosmos* sección *Mesinenia*.** Sufrútices, 0.6-1.3 m de altura. **Rizomas** con raíces adventicias robustas a manera de un xilopodio (Figura 1E, G, H). **Tallos** glabros o pubescentes (*Cosmos carvifolius* Benth.), estriados, hexagonales o teretes (*C. carvifolius* y *C. intercedens* Sherff). **Pecíolos** alados y pericládicos (*C. carvifolius*, *C. crithmifolius* Kunth, *C. intercedens* y *C. landii* Sherff) o sésiles y casi perfoliados [*C. linearifolius* (Sch. Bip.) Hemsl. y *C. ochroleucoflorus* Melchert]. **Hojas** caulinares, coriáceas o membranáceas (*C. carvifolius*), enteras, lobadas o pinnatisectas, glabras o pubescentes (*C. carvifolius* y *C. intercedens*), márgenes involutos, con frecuencia con pelos rígidos y retrorsos.



Figura 4. Variabilidad morfológica y de colores en las flores liguladas y del disco en el género *Cosmos*. A) *C. deficiens*; B) *C. mcvaughii*; C) *C. schaffneri*; D y K) *C. pacificus*; E) *C. palmeri*; F) *C. parviflorus*; G) *C. landii* var. *achalconensis*; H y NN) *C. sessilis*; I) *C. carvifolius*; J) *C. caudatus*; L) *C. diversifolius*; M) *C. peucedanifolius*; N) *C. bipinnatus*; O) *C. ochroleucoflorus*; P) *C. montanus*; Q) *C. pseudoperfoliatus*; R) *C. crithmifolius*; S) *C. intercedens*; T y II) *C. stellatus*; U) *C. sherffii*; V) *C. linearifolius*; W) *C. montanus*; X) *C. nitidus*; Y) *C. purpureus*; Z) *ramirezianus*; AA y GG) *C. sulphureus*; BB) *C. scabiosoides*; CC) *C. juxtlahuacensis*; DD y EE) *C. landii* var. *landii*; FF) *C. longipetiolatus*; HH) *C. mattfeldii*; JJ) *C. atrosanguineus*; KK) *C. jaliscensis*; LL) *C. concolor*; MM) *C. nelsonii*. Créditos: Aarón Rodríguez (B, F, G, K, L, P, R, S, Y, DD, EE, JJ, NN); Arturo Castro-Castro (A, D, E, H, I, N, O-Q, V, Z, AA, BB, GG, II, KK, LL, TT); Francisco J. Santana-Michel (FF); Georgina Vargas-Amado (C, J, X, CC); Jesús G. González-Gallegos (HH); Pablo Carrillo-Reyes (Q); Pilar Zamora-Tavares (U, MM).

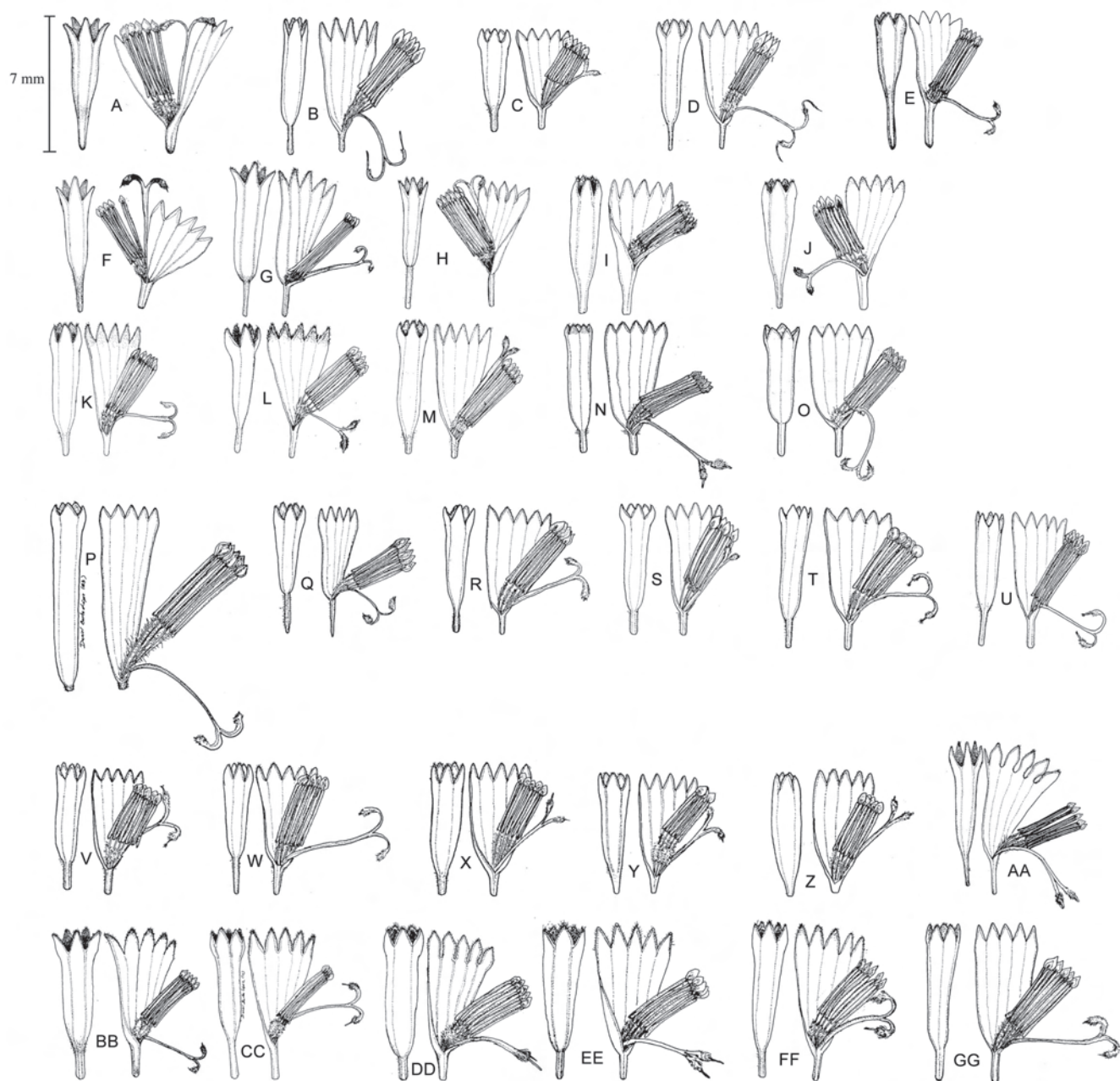


Figura 5. Variabilidad morfológica en flores del disco, androceo y gineceo en especies del género *Cosmos*. A-D) *Cosmos* sección *Cosmos*; E-Z) *Cosmos* sección *Discopoda*; AA-GG) *Cosmos* sección *Mesinenia*. A) *C. bipinnatus* (A. Rodríguez et al. 6002); B) *C. pacificus* (A. Rodríguez et al. 5607); C) *C. parviflorus* (M. Harker & P. Carrillo-Reyes 1307); D) *C. sulphureus* (A. Rodríguez et al. 5652); E) *C. atrosanguineus* (M. Harker et al. 3881); F) *C. concolor* (M. Harker et al. 3976); G) *C. deficiens* (A. Castro-Castro et al. 2415); H) *C. diversifolius* (A. Rodríguez et al. 6450); I) *C. jaliscensis* (A. Rodríguez et al. 5913); J) *C. juxtalahuacensis* (A. Rodríguez et al. 5954); K) *C. longipetiolatus* (A. Castro-Castro & J.L. Villa-Vázquez 2296); L) *C. mattfeldii* (J.G. González-Gallegos 434a); M) *C. mcvaughii* (M. Harker & F.J. Rendón-Sandoval 3833); N) *C. modestus* (A. Rodríguez et al. 5240); O) *C. montanus* (A. Castro-Castro et al. 1965); P) *C. nelsonii* (A. Rodríguez et al. 6525); Q) *C. nitidus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6009); R) *C. palmeri* (M. Harker & A. Castro-Castro 4031); S) *C. peucedanifolius* (P. Carrillo-Reyes & A. Cosacov 5941); T) *C. pringlei* (M. Harker et al. 3963); U) *C. purpureus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6035); V) *C. scabiosoides* (A. Rodríguez et al. 5662); W) *C. schaffneri* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6030); X) *C. sessilis* (A. Castro-Castro & L.F. Pérez-Álvarez 1859); Y) *C. sherffii* (A. Rodríguez et al. 6511); Z) *C. stellatus* (A. Castro-Castro et al. 2222); AA) *C. carvifolius* (M. Harker et al. 3131); BB) *C. crithmifolius* (M. Harker et al. 3348); CC) *C. intercedens* (A. Castro-Castro et al. 2281); DD) *C. landii* var. *achalconensis* (M. Harker et al. 3912); EE) *C. landii* var. *landii* (J.A. Lomelí & E. Sahagún 3133); FF) *C. linearifolius* (M. Harker & A. Castro-Castro 4023); GG) *C. ochroleucoflorus* (A. Castro-Castro et al. 1975). Ilustraciones y edición: Daniel Barba-López y Karina Castro-Castro.



Figura 6. Variabilidad morfológica, pubescencia y vilano en aquenios del género *Cosmos* sección *Cosmos*. A) *C. bipinnatus* (A. Rodríguez et al. 6002); B) *C. caudatus* (Cabrera-Rodríguez 102); C) *C. pacificus* (A. Rodríguez et al. 5607); D) *C. parviflorus* (M. Harker & P. Carrillo-Reyes 1307); E) *C. sulphureus* (A. Rodríguez et al. 5652). Ejemplares depositados en el herbario IBUG. Fotografías y edición: Susana A. de Santiago-Moreno y Karina Castro-Castro.

Segmentos y sus lóbulos lineares, filiformes o ensiformes, ápices rígidos o suavemente acuminados, con frecuencia falcados. **Capítulos** ordenados en un multi-dicasio folioso asimétrico que ramifica cerca de la base del eje principal (Figura 2C). El involucreo es campanulado a subhemisférico. **Filarias** externas 4-8 (*C. carvifolius*), cinco (*C. intercedens* y *C. landii*) o 6-12 (*C. crithmifolius*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus*), lineares o deltoides, rígido-acuminadas, deflexas o extendidas, no adpresas a las filarias internas, libres, de color verde, glabras (Figura 3R-T); filarias internas ocho (*C. intercedens*, *C. landii*, *C. ochroleucoflorus*), cinco (*C. carvifolius* y *C. crithmifolius*) u 8-10 (*C. linearifolius*), de color translúcido-grisáceo a violado, con nervaduras oscuras inconspicuas, oblongas a elípticas, agudas, naviculares, glabras pero con un mechón de pelos simples en el ápice, sus bases forman un tubo que envuelve y separa a todas las flores y páleas de las filarias externas (Figura 3R-T). **Flores liguladas** cinco (*C. crithmifolius*, *C. intercedens*, *C. landii* y *C. ochroleucoflorus*), 5-8 (*C. carvifolius*) u 8-10 (*C. crithmifolius* y *C. linearifolius*), ágamas o neutras (*C. crithmifolius*), lígulas circulares, elípticas, lanceoladas, ovadas u oblanceoladas, de color rosado a violado (*C. carvifolius*, *C. crithmifolius*, *C. intercedens*, *C. ochroleucoflorus* y *C. linearifolius*), amarillo (*C. landii* var. *landii*) o amarillo pálidas (*C. landii* var. *achalconensis* Melchert), con 3-5 nervaduras pilosas en su cara dorsal (Figura 4G, I, O, R, S, V, DD, EE). **Flores del disco** 10-30(-60), *C. crithmifolius* presenta la más amplia variación, que va desde 10 hasta 60 flores, corolas tubulosas, 5-lobadas, puberulentas en el tubo y la garganta, de color amarillo (*C. crithmifolius*, *C. intercedens* y *C. landii*), blanco-translúcido (*C. carvifolius* y *C. ochroleucoflorus*) o violado (*C. linearifolius*; Figura 4G, I, O, R, S, V, DD, EE). **Androceo** de color café (*C. crithmifolius*, *C. intercedens*, *C. landii* y *C. linearifolius*) o negro (*C. carvifolius* y *C. ochroleucoflorus*; Figura 5), anteras sagitadas, con lóbulos agudos a redondeados, apéndices deltoides, con prolongación evidente del conectivo (Figura 5AA-GG). **Polen**

de color amarillo en las especies con flores del disco de color amarillo, y blanco en las especies con flores del disco de color blanco o violado. **Estigma** bifurcado, ramas seríceas en su porción media a terminal (Figura 5AA-GG). **Aquenios** lineares a penicilados, erostrados, tetragonales, con 1 o 2 surcos longitudinales en cada una de sus caras, de color café claro u oscuro, escábridos en su porción distal o glabros (*C. carvifolius*), lisos (*C. carvifolius*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus*), muricados (*C. landii* var. *achalconensis*) o tuberculados (*C. crithmifolius* y *C. intercedens*). **Vilano** de 2-6 aristas lineares o deltoides, retrorsamente barbeladas. **Carpóforo** discoide (*C. carvifolius*, *C. crithmifolius* y *C. linearifolius*), romboide (*C. landii* y *C. ochroleucoflorus*) o deltoide (*C. intercedens*; Figura 8). **Receptáculo** convexo. El número cromosómico básico en *Cosmos* sección *Mesinenia* es $x = 11$, condición autapomórfica para la sección. *Cosmos carvifolius* y *C. intercedens* son diploides; *C. landii*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus* son tetraploides y *C. crithmifolius* es hexaploide (Cuadro 1).

Discusión

Límites morfológicos entre *Cosmos* y *Bidens*. El límite entre *Cosmos* y *Bidens* no ha sido claro, por lo que esta situación ha asimilado abundante sinonimia (p. ej. Hemsley, 1881; Sherff, 1929, 1932; Melchert, 1975, 1990a, c). Sin embargo, existen caracteres morfológicos que permiten distinguirlos. Por ejemplo, *Cosmos* agrupa a hierbas erectas pero algunas especies de *Bidens* son rastreras o trepadoras. En corte transversal, los tallos de *Cosmos* son teretes o hexagonales, mientras que en *Bidens* pueden ser teretes, tetragonales o hexagonales. En *Cosmos*, las hojas son opuestas. Por el contrario, en *Bidens* algunas especies producen hojas alternas. En *Cosmos*, el número de filarias oscila entre 5-8 (-10) por serie, en general son glabras y con canales resiníferos bien marcados. En contraste, en *Bidens* el número de filarias varía entre 4 y 22, con frecuencia son pubescentes y

Cuadro 1. Diversidad del género *Cosmos*, distribución geográfica natural y números cromosómicos. Secciones propuestas por Sherff (1932, 1955). x = número cromosómico básico. n = número cromosómico en condición haploide. Abreviaciones de los estados de México de acuerdo a INEGI (2013).

Especies	Distribución geográfica	Distribución en México	n
Sección <i>Cosmos</i> Sherff ($x = 12$)			
<i>C. bipinnatus</i> Cav.	EUA, México y Guatemala	Ags, Chih, Chis, Coah, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tlax, Ver, Zac	$n = 12$ (Melchert, 1968, 2010a; Carr <i>et al.</i> , 1999)
<i>C. caudatus</i> Kunth	México, América Central, Antillas y Sudamérica	Chis, Oax, QRoo, SLP, Tab, Tamps, Ver	$n = 24$ (Melchert, 1990b, 2010a; Jose y Mathew, 1995)
<i>C. pacificus</i> Melchert	México	Col, Gro, Jal, Méx, Mich, Sin	$n = 12$ (Melchert, 1990b, 2010a)
<i>C. parviflorus</i> (Jacq.) Pers.	EUA y México	Ags, BC, Chih, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tamps, Ver, Zac	$n = 12$ (Melchert 1968, 2010a; Keil y Stuessy, 1975; Carr <i>et al.</i> , 1999)
<i>C. sulphureus</i> Cav.	México, América Central	Ags, BC, Chis, Col, Dgo, Gro, Gto, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, QRoo, Sin, SLP, Son, Ver, Yuc, Zac	$n = 12$ (Melchert, 1968, 2010a)
Sección <i>Discopoda</i> (DC.) Sherff ($x = 12$)			
<i>C. atrosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	México	Gto, Hgo, Qro, SLP	$n = 24$ (Lawrence, 1929; Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. concolor</i> Sherff	México	Dgo, Zac	$n = 36$ (Melchert, 1968)
<i>C. deficiens</i> Melchert	México	Jal	$n = 12$ (Melchert, 2010a)
<i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc.	México y Guatemala	Chis, DF, Gto, Hgo, Méx, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, SLP, Tamps, Tlax, Ver	$n = 12, 24$ (Melchert, 1968, 2010a; Turner <i>et al.</i> , 1961, 1962)
<i>C. jaliscensis</i> Sherff	México	Jal	$n = 24, 36$ (Melchert 1968, 2010a)
<i>C. juxtahuacensis</i> Panero & Villaseñor	México	Oax	$n = 13$ (Strother y Panero, 2001)
<i>C. longipetiolatus</i> Melchert	México	Jal	Sin dato
<i>C. mattfeldii</i> Sherff	México	Gro	Sin dato
<i>C. mcvaughii</i> Sherff	México	Jal	$n = 12$ (Melchert, 1968)
<i>C. modestus</i> Sherff	México	Méx	$n = 12$ (Melchert, 2010a)
<i>C. montanus</i> Sherff	México	Dgo, Jal, Nay, Zac	$n = 24$ (Melchert, 1968)
<i>C. nelsonii</i> Rob. & Fern.	México	Oax	$n = 24$ (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. nitidus</i> Paray	México	Méx	$n = 12$ (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. palmeri</i> B. L. Rob.	México	Ags, Chih, Dgo, Gto, Jal, SLP, Zac	$n = 24$ (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. peucedanifolius</i> Wedd.	Argentina, Bolivia y Perú		$n = 12$ (Robinson <i>et al.</i> , 1981)
<i>C. pringlei</i> B. L. Rob.	México	Chih, Dgo, Gto, Nay	$n = 46, 48$ (Melchert, 2010a)
<i>C. pseudoperfoliatus</i> Art. Castro, Harker & Aaron Rodr.	México	Jal	$n = 24$ (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. purpureus</i> (DC.) Benth & Hook.f. ex Hemsl.	México	Gro, Méx, Mor, Oax	$n = 12, 24$ (Melchert, 1968, 2010a)

Cuadro 1. Continuación

Especies	Distribución geográfica	Distribución en México	n
<i>C. ramirezianus</i> Art. Castro, Harker & Aaron Rodr.	México	Jal	n = 12 (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. scabiosoides</i> Kunth	México	Chis, DF, Dgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Pue, Tlax, Ver, Zac	n = 12, 24 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. schaffneri</i> Sherff	México	Gro, Méx	n = 12 (Melchert, 1968)
<i>C. sessilis</i> Sherff	México	Jal	n = 12 (Melchert, 1967)
<i>C. sherffii</i> Melchert	México	Oax	n = 12 (Melchert, 1967)
<i>C. stellatus</i> Sherff	México	Jal, Mich	n = 12 (Melchert, 1990a, 2010a)
Sección Mesinenia Sherff (x = 11)			
<i>C. carvifolius</i> Benth.	México	Dgo, Jal, Mich, Nay, Sin	n = 11 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. crithmifolius</i> Kunth	México y América Central	Ags, Chis, DF, Dgo, Gro, Gto, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Tamps, Ver, Zac	n = 33 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. intercedens</i> Sherff	México	Jal, Nay	n = 11 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. landii</i> Sherff var. <i>landii</i>	México	Jal	n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. landii</i> Sherff var. <i>achalconensis</i> Melchert	México	Jal	n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl.	México	Chih, Dgo, Jal, Mich, Nay	n = 22 (Melchert, 1968)
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>maysilesii</i> Sherff	México	Dgo	n = 22 (Melchert, 1968)
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>magnifolius</i> Sherff	México	Chih	n = 22 (Melchert, 1968)
<i>C. ochroleucoflorus</i> Melchert	México	Dgo, Jal, Nay	n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)

los canales resiníferos están ausentes o son inconspicuos. En *Cosmos* los capítulos son heterógamos, y con frecuencia son homógamos en *Bidens*. Las flores liguladas son ágammas o neutras en *Cosmos* y fértiles en algunas especies de *Bidens*. En *Cosmos* los filamentos son pubescentes en sus partes medias pero glabros en el resto de las Coreopsidaeae, incluido *Bidens*. Por otro lado, los aquenios en *Cosmos* son tetragonales, con uno o dos surcos longitudinales en cada una de sus caras y con vilano de aristas retrorso barbeladas. En cambio, en *Bidens*, los aquenios son 3 o 4-gonales o dorsalmente aplanados, con 2-4 surcos por cara y con vilano de aristas antrorso o retrorso barbeladas. Aún más, a diferencia de *Cosmos*, en algunas especies de *Bidens* se desarrollan aquenios alados.

Complejos de especies en Cosmos sección Discopoda. *Cosmos* es morfológicamente muy diverso y citológicamente complejo. Para su identificación se requiere el análisis de tantos caracteres como sea posible, incluida la distribución

geográfica. A partir de la experiencia obtenida de este análisis, es pertinente hacer recomendaciones sobre la recolección de ejemplares botánicos, con el fin de que el proceso de identificación sea lo más fácil posible. En primer lugar y en la medida de lo posible, se debe recolectar toda la planta; de lo contrario, se sugiere hacer observaciones sobre el hábito de crecimiento y tipo de raíz. También es importante indicar el número de filarias por serie y el color de las flores del disco. Es muy recomendable incluir aquenios y capítulos adicionales que permitan examinar todos sus lados y preparar disecciones.

Existen complejos de especies en donde los límites morfológicos no son claros. Un caso es la delimitación entre *Cosmos scabiosoides*, *C. mattfeldii* y *C. jaliscensis*. La morfología vegetativa de estas tres especies es confusa y parece representar una variación clinal a lo largo de una amplia área geográfica (Cuadro 1). Caracteres útiles en su delimitación son las dimensiones, pubescencia y segmentación de las hojas, forma y tamaño de las dos series de filarias y la



Figura 7. Variabilidad morfológica, pubescencia y vilano en aquenios del género *Cosmos* sección *Discopoda*. A) *C. atrosanguineus* (M. Harker et al. 3881); B) *C. concolor* (M. Harker et al. 3976); C) *C. deficiens* (A. Castro-Castro et al. 2415); D) *C. diversifolius* (A. Rodríguez et al. 6450); E) *C. jaliscensis* (A. Rodríguez et al. 5913); F) *C. juxtlahuacensis* (A. Rodríguez et al. 5954); G) *C. longipetiolatus* (A. Castro-Castro & J.L. Villa-Vázquez 2296); H) *C. matfeldii* (J.G. González-Gallegos 434a); I) *C. mcvaughii* (M. Harker & F.J. Rendón-Sandoval 3833); J) *C. modestus* (A. Rodríguez 5240); K) *C. montanus* (A. Castro-Castro et al. 1965); L) *C. nelsonii* (A. Rodríguez et al. 6525); M) *C. nitidus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6009); N) *C. palmeri* (M. Harker & A. Castro-Castro 4031); O) *C. pringlei* (M. Harker et al. 3963); P) *C. pseudoperfoliatus* (A. Castro-Castro & A. Rodríguez 1979); Q) *C. purpureus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6035); R) *C. peucedanifolius* (L.J. Novara 8607, SI); S) *C. ramirezianus* (A. Castro-Castro & L.M. González-Villarreal 2295); T) *C. scabiosoides* (A. Rodríguez et al. 5662); U) *C. schaffneri* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6030); V) *C. sessilis* (A. Castro-Castro & L.F. Pérez-Álvarez 1859); W) *C. stellatus* (A. Castro-Castro et al. 2222). Ejemplares depositados en el herbario IBUG, excepto *C. peucedanifolius*. Fotografías y edición: Susana A. de Santiago-Moreno y Karina Castro-Castro.



Figura 8. Variabilidad morfológica, pubescencia y vilano en achenes del género *Cosmos* sección *Mesinenia*. A) *C. carvifolius* (M. Harker et al. 3131); B) *C. crithmifolius* (M. Harker et al. 3348); C) *C. intercedens* (A. Castro-Castro et al. 2281); D) *C. landii* var. *achalconensis* (M. Harker et al. 3912); E) *C. linearifolius* (M. Harker & A. Castro-Castro 4023); F) *C. ochroleucoflorus* (A. Castro-Castro et al. 1944). Ejemplares depositados en el herbario IBUG. Fotografías y edición: Susana A. de Santiago-Moreno y Karina Castro-Castro.

morfología de los achenes (Apéndice 2; Figuras 2, 3, 4, 7). Otro aspecto que resulta de utilidad en el reconocimiento de estos taxa es su distribución geográfica. *Cosmos jaliscensis* sólo se conoce del oeste de Jalisco en la Faja Volcánica Transmexicana, *C. mattfeldii* crece en una porción estrecha de la Sierra Madre del Sur, en Guerrero, y *C. scabiosoides* se distribuye en el sur de la Sierra Madre Occidental y a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana (Vargas-Amado et al., 2013; Cuadro 1).

Otro caso es el complejo *Cosmos sessilis* y *C. stellatus*. Ambas especies tienen una distribución restringida al occidente de México, en la zona de transición entre la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur. De acuerdo a Sherff (1964), *C. sessilis* produce un sólo tallo mientras que *C. stellatus* ramifica en 2 o 3 tallos. En *C. sessilis* las hojas son 3-7 lobadas y de lóbulos lanceolados y enteros, mientras que en *C. stellatus* las hojas son 5-7 lobadas y de lóbulos lineares y pinnatisectos. Sherff (1964) también

señaló que *C. sessilis* tiene capítulos discoides y aquenios exaristados. Mientras que en *C. stellatus* los capítulos son radiados y los aquenios biaristados. Sin embargo, estas diferencias son aparentes y dependen del estado fenológico en que se colectan. Ambas especies producen capítulos radiados pero las flores liguladas son caedizas. Aún más, las formas descritas por Sherff (1964) pueden ser localizadas en simpatría en las sierras de Juanacatlán, Quila y San Sebastián del Oeste, Jalisco, México (A. Castro-Castro y L.F. Pérez 1859; A. Rodríguez et al. 5916, 5922; J.A. Pérez de la Rosa 2031; J.G. González-Gallegos y R. Guerrero 1100; M. Harker et al. 3122, 3155, 3362, 4005; R. Ramírez-Delgadillo y A. Langle 6207; R. Ramírez-Delgadillo et al. 7689; ejemplares depositados en IBUG).

En esta misma sección, es posible que el par integrado por *Cosmos palmeri* y *C. pringlei* represente otro caso de variación clinal de una sola especie. Robinson (1909) señaló, en los protólogos de ambas especies, una serie de caracteres que cuantitativamente se traslapan o son continuos. Los individuos analizados en el presente estudio muestran esta misma situación, observándose una diferenciación local, correlacionada con las condiciones edáficas, de altitud y de clima. Esta correlación también existe cuando se analiza la distribución geográfica y los niveles de ploidía de las especies. De acuerdo a Vargas-Amado et al. (2013), *C. pringlei* se desarrolla con mayor frecuencia en la porción norte de la Sierra Madre Occidental, en donde las poblaciones analizadas por Melchert (2010a) son octoploides (Cuadro 1). Mientras que *C. palmeri* mantiene una distribución más amplia, compartiendo espacios con *C. pringlei*, pero extendiéndose hacia el sur del mismo sistema de montañas y con poblaciones tetraploides (Cuadro 1).

Cosmos nitidus y *C. purpureus* constituyen otro par de especies difíciles de distinguir. No es posible diferenciarlas morfológicamente si se tiene en cuenta las hojas, filarias y flores liguladas (Cuadro 1). Sólo se pueden distinguir si se tienen en cuenta la longitud de los internodos, la segmentación y pubescencia de las hojas y, la dimensión y márgenes de los folíolos (ver clave dicotómica). Ambas crecen en simpatría en el sur de México. *Cosmos nitidus* se restringe al municipio de Sultepec en el Estado de México y *C. purpureus* se extiende además, a los estados de Guerrero y Morelos (Vargas-Amado et al., 2013; Cuadro 1)

Un último complejo dentro *Cosmos* sección *Discopoda* es el formado por *C. diversifolius* y *C. peucedanifolius*. Entre ambas especies, la labilidad de los caracteres foliares es similar y amplia (Apéndice 2). Los capítulos son también similares, aunque la forma, color y tamaño de las filarias es distinta (Apéndice 2). Los aquenios en *C. diversifolius* son fusiformes, tetragonales, de color café claro y 2-6 aristados, mientras que en *C. peucedanifolius* son fusiformes, ligeramente aplanados, falcados, de color café oscuro y 2-3 aristados (Figura 7). En cuanto a su distribución, *C. diversifolius* es una especie distribuida del noreste de México a

Guatemala, mientras que *C. peucedanifolius* se restringe al norte de Argentina, oeste de Bolivia y sur de Perú (Vargas-Amado et al., 2013).

Complejos de especies en Cosmos sección Mesinenia. Dentro de *Cosmos* sección *Mesinenia*, los límites entre *C. crithmifolius*, *C. intercedens* y *C. landii* son difíciles de establecer. Sherff (1964) separó a *C. intercedens* de *C. crithmifolius* por tener segmentos de las hojas falcados y de 1.5-3.5 cm de longitud, y pecíolos alados de 1.0 cm de longitud. McVaugh (1984) consideró a *C. intercedens* y *C. landii* tan sólo como variantes geográficas de *C. crithmifolius*, restringidas a las barrancas de las cuencas de los ríos Santiago y Ameca en el centro de Jalisco y sur de Nayarit, México. Por su lado, Melchert (2010a, b) reconoció a *C. landii* y *C. crithmifolius*, con base en los niveles de ploidía, como variantes tetraploide y hexaploide del diploide *C. intercedens*, respectivamente. Aunque los límites morfológicos entre estos taxa son complejos, caracteres como las dimensiones y formas foliares, el número y color de las flores liguladas y del disco, morfología de los aquenios y la distribución geográfica, son útiles en su reconocimiento (Cuadro 1; Figuras 5, 6, 9; ver clave dicotómica).

Correlación entre morfología y números cromosómicos en Cosmos. En Angiospermas, la aneuploidía y la poliploidía son frecuentes y han jugado un papel importante en su diversificación (Jiao et al., 2011). Los diferentes niveles de ploidía observados en *Cosmos* se han explicado como eventos de aneuploidía y poliploidía (Melchert, 1968). Como muestra, 42% de los taxa reconocidos y de los cuales se conocen sus números cromosómicos son poliploides. El número básico de cromosomas es $x = 11, 12$ y 13 , con una serie gamética amplia ($n = 11, 22, 33; n = 12, 24, 48$, Cuadro 1).

En *Cosmos* sección *Cosmos*, *C. bipinnatus*, *C. pacificus*, *C. parviflorus* y *C. sulphureus* son diploides ($2n = 2x = 24$). En cambio, *C. caudatus* es tetraploide ($2n = 4x = 48$). Por su morfología general, *C. bipinnatus* y *C. parviflorus* representan un subconjunto distinto al grupo conformado por *C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. sulphureus*, y no existe una correlación entre niveles cromosómicos y la morfología de las especies. Por su parte, en *Cosmos* sección *Mesinenia*, *C. carvifolius* y *C. intercedens* son diploides; *C. landii*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus* son tetraploides y, *C. crithmifolius* es hexaploide. *Cosmos carvifolius* ($n = 11$), *C. intercedens* ($n = 11$) y *C. landii* ($n = 22$) representan una serie morfológicamente distinta al complejo poliploide integrado por *C. crithmifolius* ($n = 33$), *C. linearifolius* ($n = 22$) y *C. ochroleucoflorus* ($n = 22$). Aunque Melchert (2010a) encontró poblaciones diploides de *C. linearifolius* ($n = 11$), en ambas secciones la poliploidía explica la diversidad cromosómica.

En contraste, la variación cromosómica en *Cosmos* sección *Discopoda* implica otros procesos. En esta sección se

distinguen dos grupos de especies morfológicamente similares y poliploides. El primer grupo está representado por los tetraploides *C. atrosanguineus*, *C. concolor*, *C. montanus*, *C. nelsonii* y *C. palmeri* ($2n = 4x = 48$). En este mismo complejo, en *C. jaliscensis* hay poblaciones tetraploides y hexaploides ($2n = 4x = 48$; $2n = 6x = 72$). De forma análoga, *C. purpureus* y *C. scabiosoides* producen poblaciones diploides y tetraploides ($2n = 2x = 24$; $2n = 4x = 48$). Así mismo, *C. pringlei* representa un caso donde la poliploidía y la aneuploidía explican su variación cromosómica. En esta especie se han registrado dos tipos de poblaciones octoploides. En la primera $2n = 8x = 96$. La segunda requiere además una modificación a la serie poliploide, pues $2n = 8x = 92$, fenómeno denominado por Darlington (1956) y Grant (1989) como reducción de la poliploidía (Cuadro 1). En apariencia morfológica, este primer grupo es diferente a un segundo complejo de especies en su mayoría diploides y formado por *C. deficiens*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. peucedanifolius*, *C. ramirezianus*, *C. schaffnerii*, *C. sessilis*, *C. sherffii* y *C. stellatus* ($2n = 2x = 24$; Cuadro 1). En este grupo, una excepción es *C. diversifolius*, que tiene poblaciones diploides y tetraploides ($2n = 2x = 24$; $2n = 4x = 48$). Otra excepción es el aneuploide *C. juxtlahuacensis* ($2n = 2x = 26$). Estos hechos resultan de interés en un contexto filogenético, bajo el cual se podría plantear la hipótesis de un origen común de las especies con niveles de ploidía compartido; o por el contrario, la repetición de distintas series de ploidía por eventos independientes.

En *Cosmos*, la hibridación es otro fenómeno común. Con frecuencia se encuentran individuos que representan híbridos naturales. Por ejemplo, en *Cosmos* sección *Mesinenia* han sido identificados híbridos entre *C. carvifolius* y *C. linearifolius* (Melchert, 1968), y otros examinados durante la revisión de herbarios del presente trabajo (*N. Carman et al. 65b*, MEXU, tres ejemplares). Estos individuos resultan interesantes en un contexto biogeográfico, puesto que se encuentran justo en las zonas de contacto de la distribución natural de estas dos especies (Vargas-Amado *et al.*, 2013). La hibridación entre estas especies se puede inferir cuando se analizan distintos caracteres morfológicos. Los individuos híbridos presentan hojas simples y capítulos con ocho flores liguladas como en *C. linearifolius*, pero los segmentos de las hojas son membranáceos y filiformes como en *C. carvifolius*. Además, las flores del disco son translúcidas y similares a *C. carvifolius*, pero su cantidad en cada capítulo es semejante a *C. linearifolius*.

Un escenario similar ocurre entre *Cosmos crithmifolius*, *C. intercedens* y *C. carvifolius*. Durante el trabajo de campo del presente estudio, se encontraron poblaciones simpátricas de estos tres taxa en el municipio de Ayutla, Jalisco, México. Allí, las formas de morfología intermedia son comunes (*M. Harker & A. Castro-Castro 4199, 4200*, IBUG.). Otro caso fue documentado por Melchert (1968), entre *C. linearifolius* y *C. ochroleuoflorus* (*D.E. Breedlove 4251*, TEX). Asimismo,

el aislamiento reproductivo entre especies de *Cosmos* sección *Cosmos* no es completo. La hibridación entre *C. pacificus* y *C. sulphureus* es frecuente en la vertiente del Pacífico de Jalisco, México, en donde es común localizar poblaciones en simpatria con individuos de morfología intermedia (*J.G. González-Gallegos y D. Juárez 1143*, IBUG, IEB, MEXU).

Por último, en *Cosmos* existe una correlación entre hábitos de crecimiento y números cromosómicos. Las especies perennes tienen con mayor frecuencia niveles de ploidía más elevados que las anuales (Cuadro 1). Por ejemplo, el 78% de las especies sufrútices de *Cosmos* sección *Mesinenia* son poliploides. Aún más, cuando se comparan las hierbas perennes y anuales, la tendencia a la poliploidía es mayor en las perennes (Cuadro 1). Este hecho concuerda con lo observado por Müntzing (1936) en los géneros *Helianthus*, *Zea* y *Sorghum* y, por Stebbins (1938) en 220 géneros de dicotiledóneas.

Correlación entre números cromosómicos y distribución geográfica en Cosmos. La poliploidía es un proceso evolutivo importante (Soltis y Soltis, 1999; Wood *et al.*, 2009). Produce variación genética y facilita la colonización de nuevos y diferentes hábitats (Soltis *et al.*, 2009). Como consecuencia, se espera que los poliploides tengan una distribución geográfica más amplia en comparación con sus congéneres diploides (Grant, 1989). En *Cosmos*, las observaciones en este sentido son contradictorias.

En el grupo de las hierbas anuales, *Cosmos caudatus* es tetraploide y tiene la distribución geográfica más amplia. Con una distribución similar, pero menor, se encuentra *C. sulphureus*, un diploide. Las otras especies diploides del grupo, *C. bipinnatus*, *C. pacificus* y *C. parviflorus*, tienen rangos de distribución menores (Vargas *et al.*, 2013).

De forma similar, en las especies sufrútices, el hexaploide *C. crithmifolius* está ampliamente distribuido en México y se extiende hasta Guatemala, Honduras, Nicaragua y Costa Rica (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). A su vez, los tetraploides *C. landii*, *C. linearifolius* y *C. ochroleuoflorus* tienen una distribución geográfica restringida en la Sierra Madre Occidental en México. Sin embargo, la distribución geográfica del diploide *C. carvifolius* es más amplia que la de sus congéneres tetraploides y se extiende en la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana.

Cosmos sección *Discopoda* requiere un análisis por sí sólo. La sección agrupa a 24 especies, diez son diploides y cuentan con una distribución geográfica restringida las siguientes especies: *C. deficiens*, *C. juxtlahuacensis*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. ramirezianus*, *C. schaffnerii*, *C. sessilis*, *C. sherffii* y *C. stellatus*. La excepción entre los diploides es *C. peucedanifolius*, cuya distribución se extiende a través de Los Andes en Perú, Bolivia y Argentina. *Cosmos diversifolius* y *C. scabiosoides* tienen poblaciones diploides y tetraploides con una distribución

geográfica muy grande en México (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). Ambos taxa ocupan rangos elevacionales amplios sobre hábitats diversos, comportamiento que confirma el fenómeno denominado por Grant (1989) como homeostasis fisiológica aumentada y que apoyan el principio de heterosis. En contraste, *C. purpureus* tiene la misma condición de ploidía, pero su rango geográfico es reducido. *Cosmos atrosanguineus*, *C. montanus*, *C. nelsonii*, *C. palmeri* y *C. pseudoperfoliatus* son tetraploides y microendémicos con rangos elevacionales estrechos y con requerimientos de hábitat particulares. *Cosmos jaliscensis* agrupa poblaciones tetraploides y hexaploides; sin embargo, es una especie endémica de la parte oeste de Jalisco, México. Otro caso interesante es *C. concolor*, un hexaploide endémico del sur de la Sierra Madre Occidental. Por último, se tiene el caso de *C. pringlei*, un octoploide restringido al norte de la Sierra Madre Occidental (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). En conclusión, las hierbas perennes no muestran una relación directa entre los niveles de ploidía y la distribución geográfica. Inferencias acerca de la evolución cromosómica podrían ser abordadas a la luz del conocimiento de la genética de poblaciones, las relaciones filogenéticas y el análisis de procesos de hibridación e introgresión en *Cosmos*.

Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento otorgado al proyecto 80200 y las becas concedidas a GVA (228901) y ACC (229039). Gracias a la Universidad de Guadalajara por el apoyo financiero otorgado a ACC (V/2010/316) y a la organización Idea Wild por el equipamiento concedido a ACC. Asimismo, se agradece al personal de los herbarios B, BAA, CIIDIR, ENCB, G, GUADA, HCIB, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MO, MOL, NY, TEX, UAGC, USZ, XAL y ZEA por las facilidades cedidas. Un agradecimiento especial a Tom Wendt de la Universidad de Texas por la digitalización de ejemplares de herbario. ACC agradece de manera especial a Estrella Urtubey, Mónica Ihasz y Susana Freire del Instituto de Botánica Darwinion; a Marilú Parrado, Nora Muruaga y Luis Moreno de la Fundación Miguel Lillo; a Thamara Chuviru y Roxana Ledezma del Museo de Historia Natural Noel Kempff y; a Olga Martínez y Janet Chambi de la Universidad Nacional de Salta, por la confianza, hospitalidad y asesoría conferida. Gracias a Ana Villegas, Guadalupe Munguía Lino, Judith Ochoa, Luz María González Villarreal, Pilar Zamora Tavares, Virginia Ramírez Cruz, Alfredo Frías Castro, Elián Guerrero, Ernesto De Castro Arce, Jesús González Gallegos, José Luis Villa Vázquez y Pablo Carrillo Reyes por su asistencia durante el trabajo de campo y la autorización para el uso de fotografías. Los atinados comentarios y sugerencias de tres revisores mejoraron el manuscrito sustancialmente. Por último, agradecemos a Susana A. de Santiago Moreno

por la fotografía y a Daniel Barba López por su apoyo en la elaboración de ilustraciones.

Literatura citada

- Carr G.D., King R.M., Powell A.M. y Robinson H. 1999. Chromosome numbers in Compositae. XVIII. *American Journal of Botany* **86**:1003-1013.
- Castro-Castro A., Harker M., Vargas-Amado G. y Rodríguez A. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* **146**:35-49.
- Crawford D.J. 1982. Chromosome numbers and taxonomic notes for Mexican *Coreopsis*, sections *Electra* and *Pseudoagarista* (Compositae: Heliantheae). *Brittonia* **34**:384-387.
- Crawford D.J. y Stuessy T.F. 1981. The taxonomic significance of anthochlors in the subtribe Coreopsidinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* **68**:107-117.
- Crawford D.J., Tadesse M., Mort M.E., Kimball R.T. y Randle C.P. 2009. Coreopsidae. En: Funk V.A., Susanna A., Stuessy T.F. y Bayer R.J. Eds. *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, pp. 713-730, International Association for Plant Taxonomy, Universidad de Viena, Viena.
- Darlington C.D. 1956. Natural populations and the breakdown of classical genetics. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **920**:350-364.
- De Candolle A.P. 1836. *Prodromus Sistematice Naturalis Regni Vegetabilis*. Pars Quinta. Paris.
- Font Quer P. 1953. *Diccionario de Botánica*. 2ª ed. Península. Barcelona.
- Grant V. 1989. *Especiación Vegetal*. Limusa. México, D.F.
- Greenman J. M. 1904. Diagnoses and synonymy of Mexican and Central American Spermatophytes. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **40**:28-52.
- Harris J.G. y Harris M.W. 1994. *Plant Identification Terminology. An Illustrated Glossary*. Springer Lake Publishing, Payson.
- Hemsley W.B. 1881. Botanica. En: Godman F.D. y Salvin O. Eds. *Biologia Centrali-Americana; or Contributions to the Knowledge of the Fauna and Flora of Mexico and Central America*, pp. 198-199, R.H Porter y Dulao & CO., Londres.
- Hind N. 2005. *Cosmos peucedanifolius*: Compositae. *Curtis's Botanical Magazine* **22**:161-168.
- Hind N. y Fay M.F. 2003. *Cosmos atrosanguineus*: Compositae. *Curtis's Botanical Magazine* **20**:40-48.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2013. Abreviaturas de las entidades federativas, México. <<http://www.inegi.org.mx/>> (consultado 8 abril 2013).
- Jiao Y., Wickett N.J., Ayyampalayam S., Chanderbali A.S., Landherr L., Ralph P.E., Tomsho L.P., Hu Y., Liang H., Soltis P.S., Soltis D.E., Clifton S.W., Schlarbaum S.E., Schuster S.C., Ma H., Leebens-Mack J., de Pamphilis C.W. 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* **473**:97-100.
- Jose J.C. y Mathew P.M. 1995. Chromosome numbers in the South Indian Heliantheae (Compositae). *Compositae Newsletter* **27**:7-10.
- Keil D.J. y Stuessy T.F. 1975. Chromosome counts of Compositae from the United States, Mexico and Guatemala. *Rhodora* **77**:171-195.
- Kimball R.T. y Crawford D.J. 2004. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**:127-139.

- Lawrence W.J.C. 1929. The genetic and cytology of *Dahlia* species. *Journal of Genetics* **2**:125-159.
- McVaugh R. 1984. Compositae. En: Anderson W. Ed. *Flora Novogaliciana XII. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico*, pp. 262-281, University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Melchert T.E. 1967. Systematic studies in the Coreopsidinae (Compositae): new *Cosmos* from Mexico. *Sida* **3**:170-176.
- Melchert T.E. 1968. Systematic studies in the Coreopsidinae: cytology of Mexican and Guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* **55**:345-353.
- Melchert T.E. 1975. New combinations in the Coreopsidinae. *Phytologia* **32**:291-298.
- Melchert T.E. 1976. *Cosmos*. En: Nash D.L. y Williams L.O. Eds. *Flora de Guatemala. Fieldiana: Botany* **24**:229-234.
- Melchert T.E. 1990a. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Phytologia* **68**:189-199.
- Melchert T.E. 1990b. *Cosmos caudatus* (Asteraceae: Coreopsidae) in México: a cytotoxic reappraisal. *Phytologia* **69**:200-215.
- Melchert T.E. 1990c. *Cosmos ocellatus*, a *Bidens* (Asteraceae, Coreopsidae). *Phytologia* **69**:436-444.
- Melchert T.E. 2010a. Chromosome counts of *Bidens*, *Cosmos* and *Thelesperma* species (Asteraceae, Coreopsidinae). *Phytologia* **92**:312-333.
- Melchert T.E. 2010b. *Cosmos*. En: Turner B.L. Ed. *The Comps of Mexico A Systematic Account of the Family Asteraceae (Chapter 10: subfamily Coreopsidae)*, Phytologia Memoirs Vol. 15, pp. 82-105, Texensis Publishing, Gruver.
- Melchert T.E. y Turner B.L. 1990. New species, names and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsidae). *Phytologia* **69**:20-31.
- Moreno N.P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.
- Mort M.E., Randle C.P., Kimball R.T., Tadesse M. y Crawford D.J. 2008. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Taxon* **57**:109-120.
- Müntzing A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* **21**:263-378.
- Muñiz-Mendoza R. 2008. Análisis filogenético preliminar del género *Cosmos* (Asteraceae) con base en secuencias del ADN ribosomal (ITS). Tesis de licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, 38 pp. <http://biblioteca.cucba.udg.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/5042/Muniz_Mendoza_Rodolfo.pdf?sequence=1> (consultado 6 julio 2013).
- Novara L.J. y Gutiérrez D.G. 2010. Asteraceae Bercht. & Presl, Tr. V. Heliantheae Cass. *Flora del Valle de Lerma* **9**:1-201.
- Panero J.L. 2007. Tribe Coreopsidae. En: Kubitzki K., Kaderit J.W. y Jeffrey C. Eds. *The Families and Genera of Vascular Plants Vol. VIII. Flowering Plants, Eudicots, Asterales*, pp. 406-417, Springer-Verlag, Berlín.
- Panero J.L. y Funk V.A. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **115**:909-922.
- Panero J.L. y Villaseñor J.L. 1996. Novelty in Asteraceae from southern Mexico. *Brittonia* **48**:79-90.
- Robinson B.L. 1909. Diagnoses and transfers of the Tropical American phanerogams. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **44**:613-626.
- Robinson H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* **51**:1-102.
- Robinson H., Powell A.M., King R.M. y Weedin J.F. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* **52**:1-28.
- Ryding O. y Bremer K. 1992. Phylogeny, distribution and classification of the Coreopsidae (Asteraceae). *Systematic Botany* **17**:649-659.
- Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G. 2008. Compositae. Tribu Heliantheae I (géneros *Acmella* – *Jefea*). *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* **157**:1-344.
- Semple J.C. y Watanabe K. 2009. A review of chromosome numbers in Asteraceae with hypotheses on chromosomal base number evolution. En: Funk V.A., Susanna A., Stuessy T. y Bayer R.J. Eds. *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*, pp. 61-72, International Association of Plant Taxonomy, Universidad de Viena, Viena.
- Sherff E.E. 1917. Studies in the genus *Bidens*. IV. *Botanical Gazette* **64**:21-41.
- Sherff E.E. 1923. New or otherwise noteworthy Compositae. *Botanical Gazette* **76**:78-94.
- Sherff E.E. 1925. New or otherwise noteworthy Compositae. II. *Botanical Gazette* **80**:367-389.
- Sherff E.E. 1926. *Cosmos blakei*, a new species from Guatemala. *Botanical Gazette* **82**:333-335.
- Sherff E.E. 1929. New or otherwise noteworthy Compositae. III. *Botanical Gazette* **88**:285-309.
- Sherff E.E. 1930. New or otherwise noteworthy Compositae. IV. *Botanical Gazette* **89**:362-373.
- Sherff E.E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* **8**:401-447.
- Sherff E.E. 1936. Additions to the genus *Euphorbia* L. and to certain genera of the Compositae. *Botanical Gazette* **97**:580-609.
- Sherff E.E. 1937. Certain new plants from Hawaii and Mexico. *American Journal of Botany* **24**:88-90.
- Sherff E.E. 1955. *Cosmos*. En: Sherff E.E. y Alexander E.J. Eds. *North America Flora, Compositae-Heliantheae-Coreopsidinae*, pp. 130-146, The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Sherff E.E. 1959. Notes on Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* **11**:188-190.
- Sherff E.E. 1962. New Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* **14**:172-173.
- Sherff E.E. 1964. Some new or otherwise noteworthy Coreopsidinae (Compositae) from Mexico. *Brittonia* **16**:58-73.
- Smith E.B. 1975. The chromosome numbers of North American *Coreopsis* with phyletic interpretations. *Botanical Gazette* **136**:78-86.
- Soltis D.E. y Soltis P.S. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:348-352.
- Soltis D.E., Albert V.A., Leebens-Mack J., Bell C.D., Paterson A.H., Zheng C., Sankoff D., dePamphilis C.W., Wall P.K. y Soltis P.S. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* **96**:336-348.
- Stebbins G.L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany* **25**:189-198.
- Strother J.L. 1983. More chromosome studies in Compositae. *American Journal of Botany* **70**:1217-1224.

- Strother J.L. 1999. Compositae-Heliantheae *s.l.* En: Daniel T.F. Ed. *Flora de Chiapas Vol. 5*, pp. 1-232. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Strother J.L. y Panero J.L. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. *American Journal of Botany* **88**:499-502.
- Sundberg S., Cowan C.P. y Turner B.L. 1986. Chromosome counts of Latin American Compositae. *American Journal of Botany* **73**:33-38.
- Tadesse M., Crawford D.J. y Kim S.C. 2001. A cladistic analysis of morphological features in *Bidens* L. and *Coreopsis* L. (Asteraceae-Heliantheae) with notes on generic delimitation and systematics. En: Friis I. y Ryding O. Eds. *Biodiversity Research in the Horn of Africa Region*, pp. 85-102, Biologiske Skrifter, The Royal Danish Academy of Sciences and Letters, Copenhagen.
- Thiers B. 2013. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>> (consultado 9 mayo 2014).
- Turner B.L., Beaman J.H. y Rock H.F.L. 1961. Chromosome numbers in the Compositae. V. Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* **63**:121-129.
- Turner B.L., Powel A.M. y King R.M. 1962. Chromosome numbers in the Compositae. VI. Additional Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* **64**:251-271.
- Vargas-Amado G., Castro-Castro A., Harker M., Villaseñor J.L., Ortiz E. y Rodríguez A. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**:536-555.
- Watanabe K. 2013. Index to Chromosome Numbers in Asteraceae <http://www.lib.kobe-u.ac.jp/infolib/meta_pub/G0000003asteraceae_e> (consultado 11 junio 2013).
- Wood T.E., Takebayashi N., Barker M.S., Mayrose I., Greenspoon P.B. y Rieseberg L.H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:13875-13879.

Recibido: 23 de agosto de 2013

Aceptado: 26 de octubre de 2013

Apéndice 1. Clave para la identificación de las especies de *Cosmos*.

-
1. Plantas anuales; tallo ramificado por arriba de la mitad del eje principal; rizoma ausente; raíz axonomorfa con múltiples ramificaciones laterales (*Cosmos* sección *Cosmos*).
2. Hojas bipinnatisectas; segmentos linear-filiformes, 0.1-2 mm de ancho; filarias externas lanceolado-subuladas; flores liguladas de color blanco, violeta o purpúreo claro.
3. Capítulos de 4-9 cm de diám. (incluidas las lígulas extendidas); flores liguladas 8(10-12); lígulas 3-5 cm long., más largas que las filarias externas; amplia distribución en América *C. bipinnatus*
3. Capítulos de 0.5-2.5 cm diám. (incluidas las lígulas extendidas); flores liguladas 5-8; lígulas 0.3-1.5 cm long., más cortas que las filarias externas; desde el SSO de E.U.A. hasta el NO y el Altiplano Central de México *C. parviflorus*
2. Hojas 2-3 pinnatisectas; segmentos lanceolados, 2-11 mm de ancho; filarias externas lineares a lanceoladas; flores liguladas de color violeta o anaranjado.
4. Flores liguladas de color anaranjado *C. sulphureus*
4. Flores liguladas de color blanco a violeta.
5. Capítulos de 4-8 cm diám. (incluidas las lígulas extendidas); lígulas más largas que las filarias externas; filarias externas pubescentes; de la vertiente del Pacífico en México *C. pacificus*
5. Capítulos de 2-4 cm diám. (incluidas las lígulas extendidas); lígulas con frecuencia más cortas que las filarias externas; filarias externas glabrescentes; de la vertiente Atlántica desde México a Brasil y por la Pacífica desde México hasta Perú *C. caudatus*
1. Plantas perennes, leñosas o herbáceas; tallos ramificados desde la base o por debajo de la mitad del eje principal; rizoma presente; raíces adventicias robustas o tuberosas.
6. Rizomas con raíces adventicias robustas a manera de un xilopodio; hábito sufrútice; tallo 4-6 angulado o terete, leñoso hacia la base; hojas en su mayoría coriáceas, profundamente pinnatisectas o linear-enteras; segmentos lineares, 1.5-10 cm long., 1-5 mm lat.; filarias externas e internas 5-8; flores liguladas 5 u 8(10), de color amarillo, purpúreo claro, violeta o blanco; aquenios en su mayoría hispídos (*Cosmos* sección *Mesinenia*).
7. Flores del disco de color blanco, rosa pálido, translúcidas u oroleucas; polen de color blanco.
8. Hojas membranáceas, todas 1-3 pinnatisectas; segmentos de las hojas lineares, 0.2-0.7 mm lat.; flores del disco translúcidas o de color blanco; filarias internas 5; del oeste de la Faja Volcánica Transmexicana, sur de la Sierra Madre Occidental y noroeste de la Sierra Madre del Sur (Jalisco, Michoacán, Nayarit, Durango, Zacatecas, Sinaloa), México *C. carvifolius*
8. Hojas rígidas, las caulinares simples, a veces las basales pinnatisectas, 1-5 mm de ancho; flores del disco de color rosa pálido, oroleuco o rara vez blanco; filarias internas 5-8; de la Sierra Madre Occidental (Chihuahua, Durango, Nayarit, Sinaloa y Sonora), México.
9. Hojas 2-5 mm lat.; filarias externas 8-10 y las internas 8; flores liguladas 8-10, de color rosa; flores del disco 25-35, de color rosa pálido; ramas del estigma de color purpúreo *C. linearifolius*
9. Hojas 0.5-2 mm lat.; filarias externas 5(8-9) y las internas 5(-8); flores liguladas 5, de color violeta; flores del disco 10-20, de color oroleuco a blanco; ramas del estigma de color rojizo *C. ochroleucoflorus*
7. Flores del disco y polen de color amarillo.
10. Hojas 5-15 cm long.; flores liguladas 5-8(-10), de color violeta a purpúreo intenso; amplia distribución en México, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Costa Rica *C. crithmifolius*
10. Hojas 2-7.5 cm long.; flores liguladas 5, de color blanco, violeta claro o amarillo; distribución restringida a Jalisco y Nayarit, México.
11. Lígulas de color violeta, rara vez blanco; hojas 2-6.5 cm long., 2-5.5 cm ancho, con segmentos marcadamente falciformes; del occidente Jalisco y sur de Nayarit *C. intercedens*
11. Lígulas de color amarillo, blanco o rosa pálido; hojas 2-7.5 cm long., 1.5-6.5 cm ancho, con segmentos lineares a ligeramente falciformes; del centro de Jalisco *C. landii*
6. Rizoma corto con raíces tuberosas o rizoma largo con raíces adventicias de apariencia fibrosa; hábito herbáceo; tallos teretes; hojas membranáceas, simples, lobadas, pinnatífidas, pinnatisectas o pinnadas; segmentos de las hojas variables; filarias externas e internas 8-10; flores liguladas 8(10-12), de color purpúreo claro a intenso, violeta o blanco; aquenios hispídos o glabros (*Cosmos* sección *Discopoda*).
12. Plantas semiacuáticas; rizoma largo con raíces adventicias de apariencia fibrosa; filarias externas elíptico-obovadas, obtusas; flores liguladas de color blanco; aquenios exaristados; del occidente de Jalisco, México *C. mcvaughii*
12. Plantas terrestres; rizoma corto con raíces tuberosas; filarias externas triangular estrechas, lanceoladas,
-

Apéndice 1. Continuación

ensiformes o truladas, acuminadas; flores liguladas de color purpúreo, violeta o blanco; aquenios en su mayoría aristados; amplia distribución desde México hasta Argentina.

13. Plantas escaposas a subescaposas; capítulos 1(3-5); pedúnculos 10-45 cm long.; pecíolos 1.5-9(15) cm long., con frecuencia más largos que las hojas.

14. Filarias externas 1.0-2.5 cm long., 0.3-0.6 cm ancho; de Argentina, Bolivia y Perú *C. peucedanifolius*

14. Filarias externas 0.5-1.0 cm long., 0.1-0.3 cm ancho; de México y Guatemala.

15. Flores del disco de color atropurpúreo; de Guanajuato, Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, México *C. atosanguineus*

15. Flores del disco de color amarillo; amplia distribución.

16. Hojas bipinnadas, rara vez tripinnadas, raquis no alado, folíolos folíolos 1.5-5 mm ancho; pecíolos 1.5-7(-9) cm long., tan largos como las láminas; filarias externas 6-8, linear lanceoladas; aquenios exaristados; del oeste de Jalisco, México *C. deficiens*

16. Hojas simples, pinnatífidas o pinnadas, raquis parcialmente alado; folíolos 0.5-2.5 cm ancho; pecíolos 3-15 cm long., más cortos que las láminas (cuando son más largos que las láminas, el folíolo terminal es dentado y dos veces más largo que los folíolos laterales); filarias externas 8-10, oblongo-lanceoladas a oblanceoladas o lineares; aquenios 2-4(-6) aristados; del centro y sur de México hasta Guatemala.

17. Hojas simples, pinnatífidas o pinnadas; folíolos iguales, margen entero; filarias externas oblongo-lanceoladas a oblanceoladas; desde el oriente, centro y sur de México hasta Guatemala *C. diversifolius*

17. Hojas pinnadas; folíolo terminal más largo que los laterales, margen denticulado; filarias externas linear-lanceoladas; de Taxco, Guerrero, México *C. schaffnerii*

13. Plantas caulescentes; capítulos 3-6(-9); pedúnculos 10-20(-40) long.; pecíolos 0.5-2(-4) cm long., más cortos que las hojas o sésiles.

18. Flores del disco de color amarillo.

19. Capítulos con lígulas deflexas, en ocasiones ligeramente extendidas; hojas pinnatisectas; de Oaxaca, México.

20. Pecíolo 0.7-2 cm long., no alado; capítulos 3-18, 2-4 cm diám. incluidas las lígulas; filarias externas 5-9 mm long., 1-2 mm ancho; flores liguladas de color atropurpúreo, glabras; lígulas 1.2-1.6 cm long.; flores del disco 18-32; aquenios 1-1.3 long., 1-2 mm ancho; de Juxtlahuaca, Oaxaca, México *C. juxtlahuacensis*

20. Pecíolo 1.5-2.5 cm long., alado; capítulos solitarios, 4.5-7.5 cm diám. incluidas las lígulas; filarias externas 1-2.5 cm long., 5-7 mm ancho; flores liguladas de color rojo intenso, aterciopeladas; lígulas 2-2.5 cm long.; flores del disco 51-80; aquenios 1.5-2.5 cm long., 2-3 mm ancho; de Zimatlán, Oaxaca, México *C. nelsonii*

19. Capítulos con lígulas extendidas; hojas simples, lobadas, pinnatífidas o pinnatisectas; amplia distribución en México.

21. Hojas sésiles o con pecíolos de 3 mm long.

22. Flores liguladas de color violeta; flores del disco 50-80; filarias externas 3-4 mm ancho, con 5 canales resiníferos conspicuos en la cara abaxial; de Guachinango, Jalisco, México *C. pseudoperfoliatus*

22. Flores liguladas de color violeta o atropurpúreo; flores del disco 10-30; filarias externas 1-1.5 mm ancho, con 3 canales resiníferos conspicuos en la cara abaxial; de Jalisco y Michoacán, México.

23. Hojas con lóbulos enteros; lóbulos 5-8 mm ancho *C. sessilis*

23. Hojas con lóbulos 1-divididos; lóbulos 1-3 mm ancho *C. stellatus*

21. Hojas con pecíolos de 1-4(-9) cm long.

24. Hojas simples o pinnatisectas; segmentos lineares.

25. Pedúnculos 15-30 cm long.; flores del disco 25-30 *C. palmeri*

25. Pedúnculos 30-40 cm long.; flores del disco 35-50 *C. pringlei*

Apéndice 1. Continuación

24. Hojas bipinnatisectas a tripinnatisectas; segmentos linear-lanceolados a lanceolado-estrechos u oblanceolados.
26. Aquenios tuberculados; aristas caedizas.
27. Hojas de 10-23 cm long.; pecíolos 3-9 cm long.; segmentos terminales de 0.3-1 cm lat.; flores liguladas de color atropurpúreo a purpúreo rojizo; de Ayutla, Jalisco, México *C. longipetiolatus*
27. Hojas de 5-7(10) cm long.; pecíolos 1.5-3 cm long.; segmentos terminales de 1-2 mm lat.; flores liguladas de color violeta; de Santiago Tenango, Oaxaca, México *C. sherffii*
26. Aquenios lisos; aristas persistentes.
28. Tallos grisáceo-puberulentos; hojas con envés de color ferrugíneo y haz de color verde claro; del sur del Estado de México, México *C. modestus*
28. Tallos glabros; hojas de color verde concoloras; de Durango, Jalisco, Nayarit y Zacatecas, México *C. montanus*
18. Flores del disco de color purpúreo o amarillo con lóbulos de color purpúreo.
29. Serie de páleas externas formando un tubo que envuelve y aísla a las flores del disco.
30. Plantas acaulescentes, escaposas a subscaposas; pedúnculos de 30-60 cm long.; aquenios fusiformes; de la Sierra Madre Oriental en Guanajuato, Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, México *C. atosanguineus*
30. Plantas caulescentes; pedúnculos 15-27 cm de long.; aquenios fusiforme-falcados; de la Sierra Madre del Sur en Coahuayutla, Guerrero, México ...
..... *C. mattfeldii*
29. Serie de páleas externas sin envolver a las flores del disco.
31. Lígulas de color violeta; aquenios lisos.
32. Hojas bipinnadas; folíolos ovado romboides a ovado deltoides, glabrescentes en ambas caras, folíolo terminal más grande que los laterales, márgenes con 4-5 dientes concentrados hacia la base; de Sultepec, Estado de México, México *C. nitidus*
32. Hojas pinnadas; folíolos ovado lanceolados, hirsutos en ambas caras, folíolos semejantes, enteros o con 1-4 dientes concentrados hacia el ápice; del Estado de México, Guerrero y Morelos, México
..... *C. purpureus*
31. Lígulas de color purpúreo claro o atropurpúreo; aquenios muriculados.
33. Filarias externas ovadas a deltoides; de la Sierra Madre Occidental en Durango y Zacatecas, México *C. concolor*
33. Filarias externas linear-lanceoladas; de la Faja Volcánica Transmexicana.
34. Hojas simples, lobadas o pinnadas; pecíolo 3-5 mm long.; de Chiapas, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Puebla, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas, México *C. scabiosoides*
34. Hojas simples, lobadas, pinnadas, pinnatisectas o ternadas; pecíolo 0.8-3.0 cm long. o ausente; de Jalisco, México.
35. Hojas ternadas, pubescentes, membranáceas, 2-4 cm long.; pecíolo 0.8-2.5 cm long.; de Atenguillo y Mascota, Jalisco, México.
..... *C. jaliscensis*
35. Hojas pinnatisectas, glabras, coriáceas, 4-14 cm long.; pecíolo 2.0-3.0 cm long.; de Zapopan, Jalisco, México
..... *C. ramirezianus*

Apéndice 2. Variación morfológica en hojas, filarias y flores del disco en *Cosmos* sección *Discopoda*.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. atrosanguineus</i>	Basales o caulinares; pecíolo 5.0-8.0 mm, alado; lámina 3.0-7.0 cm, ovada a elíptica, aguda, cuneado-decurrente, simple, lobulada en la base, pinnada o trifoliolada, membranacea; folíolos 3-7, ovado-romboides, cuneados, el terminal a menudo trilobado, 2.0-5.0 cm × 1.5-4.5 cm, verde oscuros en el haz, pálidos en el envés, pubescentes o glabros.	Externas 8, 7.0-10.0 mm, oblongas a oblanceoladas, 7-15 nervadas, verdes o púrpura; internas 8, 10-13 mm, lanceolado-ovadas, púrpura sobre todo hacia la porción distal, ápice glabro.	30-50, tubulares, 7.0-8.0 mm, amarillas con lóbulos púrpuras; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados, glabras; tubo glabro.
<i>C. concolor</i>	Caulinares; pecíolo 3.0-7.0 mm, alado; lámina 3.0-7.0 cm, ovada a elíptica, aguda, cuneado-decurrente, simple, pinnada o bipinnatisecta, membranacea; folíolos 3-5, ovado-romboides, cuneados, a veces dentados en la mitad superior, 1.5-3.0 cm × 1.5-4.5 cm, verdes oscuros en el haz, pálidos en el envés, pubescentes o glabros.	Externas 7-8, 6.0-7.0 mm, ovadas a oblanceoladas, 7-10 nervadas, verdes; internas 8, 8-9 mm, ovadas, púrpura, ápice glabro.	20-30, infundibuliformes, 7.0-8.0 mm, púrpuras; lóbulos glabros; tubo piloso.
<i>C. deficiens</i>	Basales; pecíolo 1.5-3.5 cm; lámina 2.0-5.0 cm, ovada a romboide, aguda, obtusa, 2-3-pinnada, membranacea; folíolos 3-7, ovados, obtusos, 2-5 cm × 0.5-1.5 cm; foliolulos 3-5, lanceolados, agudos, cuneados, 0.5-1.0 cm × 0.2-0.5 cm, verdes, pubescentes en ambas caras.	Externas 6-8, 4.0-7.5 mm, lanceoladas a lineares, sin nervaduras, verdes; las internas 5-8, 7-9 mm, elípticas, translúcidas, pero los ápices púrpura y con un mechón de pelos.	30-40, infundibuliformes, 5.0-7.0 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo glabro.
<i>C. diversifolius</i>	Basales o caulinares; pecíolo 2.0-9.0 cm, alado; lámina 2.0-8.0 cm, espatulada o elíptica, aguda o redondeada, cuneada, simple o pinnatisecta, membranacea; folíolos 3-7(-9), ovados a lineares, 0.5-3.5 cm × 0.2-1.5 cm, enteros o a veces alguno provisto de uno o dos lóbulos, verdes en el haz, pálidos en el envés, glabros o glabriúsculos.	Externas 6-10, 7.0-12.5 mm, lanceoladas u ovadas, 5-7 nervadas, verdes pero amarillentas hacia la base; internas 8, 9.0-13.0 mm, elípticas, translúcidas, pero los ápices púrpura, 8-13 nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	35-50, infundibuliformes, 7.0-10 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo glabriúsculo.
<i>C. jaliscensis</i>	Caulinares; pecíolo 0.8-2.5 cm; lámina 2.0-4.5 cm, ovado-deltoides, aguda, cuneada, pinnada, membranacea; folíolos 3, ovados, cuneados, dentados en la mitad superior, 1.0-4.5 cm × 1.0-2.5 cm, verdes oscuros en el haz, pálidos en el envés, pubescentes.	Externas 8, 4.5-10.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 5.0-10.0 mm, elípticas u ovadas, translúcidas, 8-15 finamente nervadas, ápices con un mechón de pelos.	15-35, tubulares, 6.0-8.0 mm, amarillas con lóbulos púrpuras; lóbulos ciliados; tubo glabro.
<i>C. juxtahuacensis</i>	Caulinares; pecíolo 0.7-2.0 cm; lámina 2.5-7.5 cm, ovada a deltoides, aguda, bipinnada o tripinnada, membranacea; folíolos 5-7, ovados; foliolulos lanceolados, agudos, cuneados, lobados, 0.5-3.5 cm × 0.5-2.5 cm, verdes, ciliados, glabriúsculos.	Externas 6-8, 5.0-9.0 mm, lanceoladas, 5 nervadas, verdes; internas 8, 8.0-11.0 mm, elípticas u ovadas, translúcido grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice glabro.	18-32, tubulares, 6.0-7.0 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. longipetiolatus</i>	Caulinares; pecíolo (3.0-)6.0-9.0 cm, alado; lámina 2.0-16.0 cm, ovada, aguda a redondeada, bipinnada o tripinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovados, cuneados, lobados, 1.0-7.5 cm × 0.5-1.5 cm, segmentos terminales de 0.3-1 cm de ancho, verdes, ciliados, glabriúsculos.	Externas 8, 8.0-11.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 7.0-14.0 mm, elípticas a lanceoladas, translúcido amarillentas, 20-25 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	40-50, tubulares, 5.0-6.5 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. mattfeldii</i>	Caulinares; pecíolo 2.5-4.0 cm; lámina 5.0-8.5 cm, lanceolada a ovada, aguda, pinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovado, cuneados, dentados, 2.0-3.0 cm × 0.8-1.5 cm, verde oscuros en el haz y verde pálidas y ferrugíneas en el envés, ciliados, glabros.	Externas 8-9, 8.0-11.0 mm, lanceoladas, 5 nervadas, verdes; internas 8, 8.0-14.0 mm, elípticas a lanceoladas, translúcido purpúreas, 10-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	30-40, infundibuliformes, 7.0-8.5 mm, amarillas en su tubo y purpúras en la porción distal; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo glabro.
<i>C. mcvaughii</i>	Caulinares; pecíolo 1.5-3.5 cm; lámina 5.0-10.0 cm, ovada, aguda, obtusa, pinnada, membranácea; folíolos 3-11, elípticos a lanceolados, 1.0-5.0 cm × 0.2-0.7 cm, verdes, ciliados, glabros.	Externas 8-12, 5.0-8.0 mm, elípticas a obovadas, verdes; internas 8, 8.0-10.0 mm, elípticas, translúcido grisáceas, 10-12 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos blancos.	50-65, tubulares, 7.0-8.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. modestus</i>	Caulinares; pecíolo 0.7-1.5 cm; lámina 5.0-6.5 cm, ovada, aguda o redondeada, cuneada, pinnada, membranácea; folíolos 3-7, lanceolados o romboides, dentados, 1.0-4.0 cm × 0.5-1.5 cm, verdes y glabriúsculos en el haz y pilosos y ferrugíneos en el envés, ciliados.	Externas 6-8, lanceoladas, 5.0-7.0 mm, verdes, 3-5 nervadas; internas 8, 8.0-10.0 mm, lanceolado-ovadas, translúcido amarillentas, 12-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-35, infundibuliformes, 5.0-6.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. montanus</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-2.5 cm; lámina 4.0-9.0 cm, ovada o deltoide, aguda, cuneada, simple o pinnada, membranácea; folíolos 5-10, lanceolados o lineares, lobados o dentados, 1.0-5.0 cm × 0.3-0.6 cm, verdes glabros, ciliados.	Externas 8, 4.5-7.0 mm, lineares o lanceoladas, verdes o púrpuras, 3-5 nervadas; internas 8, 8.0-12.0 mm, elípticas, translúcidas o púrpuras, 10-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-45, infundibuliformes, 6.0-7.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo glabro.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. nelsonii</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-2.0 cm; lámina 4.5-8.0 cm, deltoide, aguda, decurrente, pinnada o bipinnada, membranacea; folíolos 3-5, deltoides; foliolúlos lanceolados, cuneados, lobados, 1.0-2.0 cm × 0.3-0.8 cm, verdes pálidos y glabriúsculos en el haz y verde ferrugíneos en el envés, ciliados.	Externas 8, 7.5-10.0 mm, linear-oblongas, verdes, 5-7 nervadas; internas 8, 8.0-12.0 mm, ovado-oblongas, translucido grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice glabro.	45-80, tubulares, 10.0-12.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. nitidus</i>	Caulinares; pecíolo 2.0-14.0 cm; lámina 4.5-12.0 cm, romboide, acuminada, cuneada, pinnada, membranacea; folíolos 3-5, deltoides o romboides, acuminados, cuneados, 2.0-3.5 cm × 0.5-1.8 cm, dentados, verdes, ciliados.	Externas 8, 5.0-6.0 mm, lanceoladas, verdes, 5-9 nervadas; internas 8, 6.0-7.0 mm, lanceolado-ovadas, translucido grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	20-30, infundibuliformes, 5.0-6.5 mm, purpuras; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. palmeri</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-1.5 cm, alado; lámina 3.0-6.0 cm, ovada, rómbica o lanceolada, aguda, cuneada, simple, trifoliada, pinnada o bipinnada, membranacea; folíolos lineares u oblongos, 3.0-5.0 cm × 1.0-7.0 mm, dentados, agudos, verde oscuros en el haz, verde pálidos en el envés, pilosas en ambas caras o al menos sobre las nervaduras.	Externas 8, 3.0-6.0 mm, obovadas a deltoides, verdes, 3-5 inconspicuamente nervadas; internas 8, 6.0-8.0 mm, lanceoladas, translúcidas, 8-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	35-45, infundibuliformes, 7.0-8.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. peucedanifolius</i>	Caulinares o basales; pecíolo 1.5-6.0 cm, alado; lámina 5.0-14.0 cm, ovada, rómbica o lanceolada, aguda, simple, pinnada o bipinnada, membranacea; folíolos 9, lineares o lanceolados, 3.0-5.0 cm × 4.0-7.0 mm, verdes, enteros, glabros.	Externas 7-10, 7.0-29.0 mm, lanceoladas u ovadas, 9-11 nervadas, verdes; internas 7-8, 5.0-12.0 mm, elípticas, translucido violadas, 8-13 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	35-65, infundibuliformes, 6.0-8.5 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. pringlei</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-2.5 cm, alado; lámina 3.0-19.0 cm, ovada, rómbica o lanceolada, aguda o redondeada, simple, lobada o pinnada, membranacea; folíolos lineares, enteros, agudos, 3.0-5.0 cm × 4.0-7.0 mm, verdes, glabros.	Externas 6-8, 7.0-11.0 mm, lanceoladas, 5-8 nervadas, verdes; internas 7-8, 7.0-12.0 mm, lanceoladas, translúcidas, 8-11 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	45-55, infundibuliformes, 8.0-9.5 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. pseudoperfoliatus</i>	Caulinares; sésiles; lámina 4.5-7.5 cm, ovada o deltoide, aguda o redondeada, obtusa, simple, 3 lobada o pinnatifida, membranacea; lóbulos lanceolados, enteros, redondeados o agudos, 3.5-7.0 cm × 2.0-2.5 mm, verdes, pilosos y ciliados.	Externas 7-8, 6.0-7.5 mm, lanceoladas, inconspicuamente 3 nervadas, verdes; internas 8, 6.5-9.0 mm, lanceoladas, translúcidas, no nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	50-80, tubulares, 6.0-7.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. purpureus</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-1.5 cm; lámina 4.5-9.5 cm, deltoide, aguda, bipinnada o trifoliada, membranácea; folíolos ovados, enteros o lobados, 1.0-2.0 cm × 5.0-14.0 mm, verdes, pilosos.	Externas 7-8, 6.0-8.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 6.5-9.0 mm, lineares, translúcidas, 6-13 nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-30, infundibuliformes, 6.0-7.5 mm, púrpuras o tubo blanquecino con lóbulos púrpura; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. ramirezianus</i>	Caulinares; pecíolo 2.0-3.0 cm; lámina 10.0-20.0 cm, deltoide, aguda, pinnatisecta, coriácea; segmentos 3-7, lineares, 4.0-10.0 cm × 2.0-5.0 cm, verdes, glabros, rígido ciliados.	Externas 6-10, 4.0-9.0 mm, lanceoladas, verdes, 4-5 nervadas; internas 8-11, 6.5-12.0 mm, oblongo-ovadas, translúcidas o a penas violadas, no nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	45-50, infundibuliformes, 7.0-7.5 mm, amarillas con lóbulos púrpura; lóbulos glabros; tubo piloso.
<i>C. scabiosoides</i>	Caulinares; sésiles o con pecíolo de 3-5 mm y alado; lámina 4.0-10.0 cm, lanceolada o obovada, aguda u obtusa, simple, lobada o pinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovados, lineares, lanceolados, oblongos o rómbicos, 2.0-3.5 cm × 1.0-2.5 cm, dentados, redondeados o agudos, verdes, glabros o glabriúsculos en el haz, pilosos en el envés, ciliados.	Externas 8, 3.0-8.0 mm, triangulares a lanceoladas, verdes, 1-3 nervadas; internas 8, 6.0-8.0 mm, elípticas a oblanceoladas, púrpura, 12-18 nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-55, infundibuliformes, 6.0-8.0 mm, amarillas con los lóbulos púrpura; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. schaffneri</i>	Basales o caulinares; pecíolo 3.0-7.0 cm, alado; lámina 5.5-9.5 cm, ovada a elíptica, acuminada, simple, lobada, pinnada o bipinnada, membranácea; folíolos 3-5, obovados o lanceolados, acuminados, cuneados, 2.0-3.5 cm × 0.-2.0 cm, dentados, verdes, ciliados.	Externas 7-9, 5.0-6.5 mm, lineares, verdes con ápice púrpura, 5-7 nervadas; internas 8, 6.0-7.5 mm, lanceoladas, translucido grisáceas, 10-12 finamente nervadas, ápice glabro.	40-60, infundibuliformes, 6.0-6.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. sessilis</i>	Caulinares; sésiles; lámina 1.5-4.5 cm, ovada, redondeada, obtusa, 3-7 lobada, membranácea; lóbulos lanceolados, enteros, redondeados o agudos, 2.0-2.5 cm × 5.0-8.5 mm, verdes, ciliados.	Externas 8, 4.0-6.5 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, lanceoladas, 7.5-8.5 mm, translúcido grisáceas, 10-15 nervadas, ápice glabro.	15-30, tubulares, 5.0-5.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. sherffii</i>	Caulinares; pecíolo 1.0-3.0 cm; lámina 5.0-10.0 cm, ovada a romboide, agudas, bipinnada o tripinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovados, agudos, cuneados, 3-5 lobados, 2.5-4.5 cm × 1.0-2.5 cm, segmentos terminales de 1-2 mm de ancho, verdes, lisos, glabros.	Externas 8, 5.0-8.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 9.0-11.5 mm, lanceoladas, translúcido amarillentas o grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice glabro.	20-30, tubulares, 5.5-7.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. stellatus</i>	Caulinares; sésiles; lámina 1.5-4.5 cm, ovada, aguda, obtusa, 5-7 lobada, membranácea; lóbulos lineares, agudos, pinnatisectos, 0.5-2.5 cm × 2.0-4.5 mm, verdes, ciliados.	Externas 7-9, 5.0-9.5 mm, lineares, 3-7 nervadas, verdes; internas 8, 6.5-9.5 mm, lanceoladas, translúcido grisáceas o amarillentas, 6-12 nervadas, ápice glabro.	20-30, tubulares, 5.0-5.5 mm, amarillas; lóbulos pilosos en cara interna y ciliados; tubo glabro.