



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

Sistemática de Antiphytum DC. ex Meisn. (Boraginaceae)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Nidia Mendoza Díaz

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Hilda Flores Olvera
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Helga Ochoterena Booth
Instituto de Biología, UNAM
Dr. Enrique Martínez Hernández
Instituto de Geología, UNAM

TUTOR INVITADO: Dr. Michael J. Moore
Science Center, Oberlin College, Ohio

MÉXICO, D.F., NOVIEMBRE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de agosto de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **MENDOZA DÍAZ NIDIA** con número de cuenta **407043381** con la tesis titulada "**Sistemática de *Antiphytum* DC. Ex Meisn. (Boraginaceae)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA**:

Presidente: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Vocal: DRA. JENY SOLANGE SOTUYO VÁZQUEZ
Secretario: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Suplente: DRA. PATRICIA HERNÁNDEZ LEDESMA
Suplente: DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de octubre de 2015.

María del Coro Arizmendi Arriaga

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, bajo la modalidad de Maestría del plan 4085, orientación 6, la oportunidad de realizar el presente proyecto. Así mismo, agradezco el apoyo económico otorgado por el CONACYT bajo el número de becario 288698, con el que fui beneficiada durante el tiempo de realización de esta maestría.

También agradezco a los miembros de mi Comité Tutor su guía invaluable para llevar a cabo el presente trabajo: a mi tutora, Dra. Hilda Flores Olvera, a la Dra. Helga Ochoterena Booth, al Dr. Enrique Martínez Hernández y al Dr. Michael J. Moore.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A la Dra. Hilda Flores Olvera, quien ha sido mi directora de tesis desde la licenciatura. Gracias por continuar compartiéndome su pasión y conocimiento de la Sistemática de plantas. Gracias por encauzarme hasta el final de este camino. Gracias por ser guía y apoyo en este proyecto.

A la Dra. Helga Ochoterena Booth, quien ha sido una segunda tutora en mis años de formación. Gracias por todo el conocimiento compartido, por los buenos consejos y los regaños a tiempo.

A la Dra. Hilda Flores Olvera y a la Dra. Helga Ochoterena Booth, por el rescate.

Al Dr. Michael J. Moore, por brindarme recursos, apoyo, conocimiento y oportunidades para crecer académicamente. Gracias por confiar en mí antes del inicio del proyecto, durante éste y en los momentos de duda.

Al Dr. Enrique Martínez Hernández, por su guía en la parte palinológica, por ser parte de mi Comité tutor y por enseñarme sobre el polen, valiosa herramienta taxonómica.

A la Dra. Martha Martínez Gordillo, a la Dra. Jeny Solange Sotuyo, a la Dra. Helga Ochoterena Booth, a la Dra. Patricia Hernández Ledesma y al Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa, por sus valiosos comentarios y correcciones que, como parte de mi jurado, hicieron a esta tesis, la cual tuvieron a bien revisar.

A la Dra. Patricia Hernández Ledesma (Patty), por ser parte de mi jurado, por darme valiosas correcciones que mejoraron en gran medida mi tesis, pero además, por estar presente. Gracias por los años que he podido tratarte y conocerte.

Al Dr. Norman Douglas, por su apoyo en el trabajo de laboratorio, por su paciencia y guía en responder mis dudas. Gracias por proporcionarme el método para obtener la secuencia de la especie sudamericana que aparece en este trabajo.

Al Dr. Martín García Varela, por haber confiado en mí y ayudarme a concretar este proyecto.

A Rocío, por su sonrisa y amabilidad que acompañaron cada resolución de duda y guía durante el posgrado.

Al Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes, por su amabilidad y apoyo en los trámites requeridos para culminar la maestría.

A la M. en C. María del Rosario García Peña, por todo el apoyo con los préstamos de herbario y las solicitudes de permisos para trabajar con ellos.

A la Dra. Lidia Cabrera, por el apoyo en el trabajo molecular en el Instituto de Biología.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfías, por su apoyo en el MEB.

Al Dr. Jim Cohen, por sus trabajos en Boraginaceae y su amabilidad para conmigo.

Al M. en C. Alejandro Torres Montúfar.

A la Dra. Angélica Cervantes.

Al próximamente Dr. Iván Emmanuel Ramos Martínez.

A la Lic. Teresa González, por su apoyo y compañía para obtener datos palinológicos.

Al personal de biblioteca del Instituto de Biología, gracias por su trato amable durante todos estos años.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por todas las oportunidades y cobijo.

Al Instituto de Biología, UNAM, por guarecerme en sus pasillos, cubículos y espacios; aunque a veces parecían irreconocibles, no dejaron nunca de aceptarme.

A Galdino Facio Hernández, con especial gratitud.

A mi familia, porque aunque ignota de lo que hago, me ha apoyado y acompañado siempre con confianza pronta y expedita.

A los integrantes de los cubículos A-106 y A-216: Ceci, Meli, Angie, Diana, María, Vianney, Alejandro.

Al grupo de danza Butoh.

A quienes por alguna razón insospechada me consideran entre sus seres queridos. Yo entiendo por qué los quiero, pero no los entiendo a ustedes al quererme, ja.

DEDICATORIA

A todos los que pronunciaron mi nombre y me convirtieron en realidad.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	5
Objetivos	7
Objetivos generales.....	7
Objetivos particulares.....	7
Método	7
Documentación bibliográfica, trabajo de campo y herbario.....	8
Morfología fase 1.....	9
Estudio palinológico.....	9
Estudio molecular.....	10
Morfología fase 2.....	13
Mapeo de caracteres de distribución y afinidad edáfica	13
Resultados	14
Historia Taxonómica.....	14
Circunscripción de <i>Antiphytum</i>	23
Trabajo de campo y herbario.....	23
Morfología fase 1.....	23
Estudio palinológico.....	26
Estudio molecular.....	32
Morfología fase 2.....	44
Mapeo de caracteres de distribución y afinidad edáfica.....	48
Discusión	52
Monofilia del género <i>Antiphytum</i> y su circunscripción.....	52
Especies reconocidas dentro del género <i>Antiphytum</i>	55
Diversificación del género.....	58
Endemismo edáfico en el género <i>Antiphytum</i>	61
Acercamiento biogeográfico.....	64
Perspectivas y preguntas pendientes.....	70
Conclusiones	73
Referencias	74
Tratamiento taxonómico	87
Apéndice	126

Lista de figuras

- Fig. 1.** Esquema explicativo del método utilizado en este trabajo _____ 8
- Fig. 2.** Esquema de las regiones secuenciadas para este trabajo. **A.** Región ITS y ubicación de los marcadores, de acuerdo a White *et al.* (1990); **B.** Ubicación de la región *ndhF-rpl32* en el cloroplasto, modificado de Shaw *et al.* (2007) _____ 11
- Fig. 3.** Resumen esquemático de la historia taxonómica del género *Antiphytum* _____ 22
- Fig. 4.** Comparación en MEB, de los diferentes tipos palinológicos de las tribus de Boraginaceae, con especial énfasis en *Antiphytum* _____ 27
- Fig. 5a.** Fotografías en MEB del polen de *Antiphytum*. **A.** *Antiphytum paniculatum* P6288; **B.** *A. peninsulare* R6786; **C.** *A. floribundum* P19282 (primera de arriba a abajo), H625 (segunda y tercera de arriba a abajo); **D.** *A. caespitosum* _____ 29
- Fig. 5b.** Fotografías en MEB del polen de *Antiphytum*. **A.** *Antiphytum parryi* JR49601; **B.** *A. hintoniorum* GH1878; **C.** *A. stoechadifolium* KH13468 _____ 30
- Fig. 6.** Representación esquemática de las diferentes vistas del polen de *Antiphytum*, ordenadas de mayor a menor tamaño. **A.** *Antiphytum stoechadifolium*; **B.** *A. caespitosum*; **C.** *A. hintoniorum*; **D.** *A. peninsulare*; **E.** *A. heliotropioides* _____ 31
- Fig. 7.** Mónadas de las morfoespecies de *Antiphytum* estudiadas en detalle, ordenadas de mayor a menor tamaño. **A.** *Antiphytum stoechadifolium*; **B.** *A. caespitosum*; **C.** *A. hintoniorum*; **D.** *A. peninsulare*; **E.** *A. heliotropioides*. Microscopía óptica. 100X _____ 32
- Fig. 8.** Polimorfismo dentro de *A. hintoniorum* en la secuencia de cloroplasto *ndhF-rpl32* _____ 34
- Fig. 9a.** Árbol consenso de ITS mostrando los caracteres de cada rama. **a.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. **b.** Topología de *Antiphytum*. **c.** Topología de las arrosetas del este de México _____ 38
- Fig. 9b.** Árbol consenso de ITS con valores de Jackknife mayores a 64. **a.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. **b.** Topología de *Antiphytum*. **c.** Topología de las arrosetas del este de México _____ 39
- Fig. 10a.** Árbol consenso de *ndhF-rpl32* mostrando los caracteres de cada rama. **a.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. **b.** Topología de *Antiphytum* _____ 40
- Fig. 10b.** Árbol consenso de *ndhF-rpl32* con valores de Jackknife mayores a 64. **a.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. **b.** Topología de *Antiphytum* _____ 41
- Fig. 11a.** Árbol consenso del análisis combinado ITS+*ndhF-rpl32* mostrando los caracteres de cada rama. _____ 42
- Fig. 11b.** Árbol consenso del análisis combinado ITS+*ndhF-rpl32* con valores de Jackknife mayores a 64. _____ 43
- Fig. 12.** Ornamentación de las clusas de los principales morfotipos de *Antiphytum* _____ 44

Fig. 13. Vista ventral de las clusas de <i>Antiphytum</i> tomadas en MEB. A. <i>Antiphytum stoechadifolium</i> KH13468; B. <i>A. cruciatum</i> RJ2346; C. <i>A. floribundum</i> JE2225; D. <i>A. caespitosum</i> NMD 583; E. <i>A. parryi</i> JN54; F. <i>A. paniculatum</i> NMD620; G. <i>A. peninsulare</i> ILW17328; H. <i>A. heliotropioides</i> ATH802; I. <i>A. hintoniorum</i> H18098 _____	45
Fig. 14a. Vista lateral y basal de las clusas de <i>Antiphytum</i> tomadas en MEB. A. <i>Antiphytum heliotropioides</i> ATH802; B. <i>A. peninsulare</i> ILW17328; C. <i>A. hintoniorum</i> H18098 _____	46
Fig. 14b. Vista lateral y basal de las clusas de <i>Antiphytum</i> tomadas en MEB. A. <i>Antiphytum stoechadifolium</i> KH13468; B. <i>A. cruciatum</i> RJ2346; C. <i>A. floribundum</i> JE2225; D. <i>A. caespitosum</i> NMD 583; E. <i>A. parryi</i> JN54; F. <i>A. paniculatum</i> NMD620 _____	47
Fig. 15. Ejemplares representativos de los clados obtenidos al interior de <i>Antiphytum heliotropioides</i> , en el árbol consenso del ITS _____	48
Fig. 16a. Mapeo del tipo de suelo sobre el árbol consenso del análisis combinado, mediante la optimización ACCTAN _____	49
Fig. 16b. Mapeo del tipo de suelo sobre el árbol consenso del análisis combinado, mediante la optimización DELTRAN _____	50
Fig. 17. Optimización ACCTAN para la distribución de individuos de <i>Antiphytum</i> norteamericanos en las regiones biogeográficas de México según Morrone (2005) _____	51
Fig. 18. Posible explicación a la distribución actual de la tribu Echiochileae (modificado de Erkens <i>et al.</i> , 2009) _____	67
Fig. 19. Distribución de <i>Antiphytum</i> _____	89
Fig. 20. Distribución de <i>Antiphytum caespitosum</i> _____	94
Fig. 21. Distribución de <i>Antiphytum cruciatum</i> _____	96
Fig. 22. Distribución de <i>Antiphytum floribundum</i> _____	98
Fig. 23. Distribución de <i>Antiphytum heliotropioides</i> _____	120
Fig. 24. Distribución de <i>Antiphytum hintoniorum</i> _____	107
Fig. 25. Distribución de <i>Antiphytum paniculatum</i> _____	109
Fig. 26. Distribución de <i>Antiphytum parryi</i> _____	113
Fig. 27. Distribución de <i>Antiphytum peninsulare</i> _____	115
Fig. 28. Distribución de <i>Antiphytum stoechadifolium</i> _____	117
Fig. 29. Distribución de <i>Antiphytum</i> sp. 1 _____	119
Fig. 30. Distribución de <i>Antiphytum</i> sp. 2 _____	121

Fig. 31. Esquematación de la inflorescencia y porte de las especies de *Antiphytum*: a. *Antiphytum peninsulare*; b. *A. heliotropioides*; c. *A. hintoniorum* _____ 122

Fig. 32. Esquematación de la inflorescencia y porte de las especies de *Antiphytum*: arrosetadas. a. *Antiphytum parryi*; b. *A. caespitosum*; c. *A. paniculatum*; d. *A. floribundum* _____ 123

Fig. 33. Esquematación de la inflorescencia y porte de las especies de *Antiphytum*: nuevas especies y especies sudamericanas. a. *Antiphytum sp1*; b. *A. sp. 2*; c. *A. cruciatum*; d. *A. stoechadifolium* _____ 124

Lista de cuadros

Cuadro 1. Morfoespecies procesadas para el estudio palinológico _____	10
Cuadro 2. Morfoespecies reconocidas y distribución geográfica _____	25
Cuadro 3. Resumen comparativo del polen de las tribus, con especial énfasis en Echiochileae _____	28
Cuadro 4. Medidas de mayor a menor tamaño de las morfoespecies mejor representadas palinológicamente. _____	29
Cuadro 5. Morfoespecies para las cuales se obtuvo secuencias al menos para un marcador _____	33
Cuadro 6. Resumen de la información contenida en las matrices _____	34
Cuadro 7. Número de árboles más parsimoniosos, y estadísticos del análisis filogenético _____	35

Índice de Herbarios

AAH	Arnold Arboretum, Harvard University, EUA.
ARIZ	University of Arizona, EUA.
ASU	Arizona State University, EUA.
B	Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin, Alemania.
BM	The Natural History Museum, Inglaterra.
BR	Botanic Garden Meise, Bélgica.
CAS	California Academy of Sciences, EUA.
CHAPA	Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
CIIDIR	CIIDIR, Unidad Durango, IPN, México.
ENCB	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México.
FCME	Facultad de Ciencias, UNAM. México.
G	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Suiza.
G-DC	Candolle Herbarium, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Suiza.
GH	Gray Herbarium, Harvard University, EUA.
HCIB	Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Baja California Sur, México.
HUH	Harvard University, EUA.
IEB	Herbario del Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C., México.
K	Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra.
MEXU	Herbario Nacional, Universidad Nacional Autónoma de México.
MO	Missouri Botanical Garden, EUA.
NMC	New Mexico State University, EUA.
NY	New York Botanical Garden, EUA.
P	Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia
R	Museu Nacional, Brasil.
RSA-POM	Rancho Santa Ana Botanic Garden-Pomona College, EUA.
TEX	University of Texas at Austin, EUA.
UAT	Universidad Autónoma de Tamaulipas, México.
UC	University of California, EUA.
US	Smithsonian Institution, EUA.
W	Naturhistorisches Museum Wien, Austria.

RESUMEN

Antiphytum DC. ex Meisner, género cuya mayor diversidad de especies se encuentra en México, pertenece a la familia Boraginaceae, tribu Echiochileae, de acuerdo a los más recientes estudios moleculares, en los cuales no se muestrea exhaustivamente la variación inter ni intra específica del mismo. Bajo este escenario, sus grupos más cercanos con los que integra la tribu, son dos géneros primariamente africanos. Desde que fuera creado hasta la fecha, la delimitación conceptual del género ha requerido cambios de circunscripción y nomenclatura, lo cual se refleja en su intrincada historia taxonómica. El último trabajo integrativo y fundamental en el entendimiento del mismo, es la revisión taxonómica realizada por Johnston en 1923, en la cual *Antiphytum* queda circunscrito por nueve especies distribuidas disyuntamente en Sudamérica y Norteamérica. La necesidad de actualizar la información sobre el género bajo un contexto filogenético, plantea como principal objetivo de este trabajo re-circunscribir *Antiphytum* y delimitar el número de especies que lo integran por medio de un análisis cladístico, en correspondencia con el reconocimiento de caracteres morfológicos diagnósticos. A través de la hipótesis filogenética propuesta en este estudio, se busca evaluar las relaciones entre las especies y contextualizar el origen del endemismo a suelos yesosos de *Antiphytum hintoniorum*. Para abordar los objetivos, se reunió evidencia palinológica, morfológica y molecular de las regiones ITS y *ndhF-rpl32*. El muestreo molecular incorporó a casi todos los taxa del género, y se obtuvieron 196 y 101 secuencias (incluyendo grupo externo) de cada marcador, respectivamente, sin embargo, las regiones resultaron poco variables en *Antiphytum*. Debido a la disponibilidad y calidad de material sudamericano, el muestreo molecular para los taxa de Sudamérica sólo consistió en una secuencia de ITS de una de las especies. Se realizó un análisis de parsimonia por cada marcador y un análisis combinado. *Antiphytum* restringido a Norteamérica se resolvió monofilético en los tres análisis. El resultado del análisis combinado es la hipótesis propuesta de las relaciones filogenéticas entre las especies norteamericanas del género. En el análisis de ITS, la especie de Sudamérica resultó hermana al clado norteamericano, sin embargo, no es posible concluir bajo este escenario su posición en relación con el resto de *Antiphytum*. El polen, el análisis de ITS y la continuidad en la variación de los caracteres morfológicos apoyaron la afinidad entre las especies de Sudamérica y Norteamérica, por lo que se circunscribió un género de distribución disyunta y monofilético, con once especies: *A. caespitosum*, *A. cruciatum*, *A. floribundum*, *A. heliotropioides*, *A. hintoniorum*, *A. paniculatum*, *A. parryi*, *A. peninsulare* y *A. stoechadifolium*, más dos especies nuevas de Guerrero. El género quedó circunscrito principalmente por caracteres palinológicos, en tanto que las especies fueron circunscritas por caracteres morfológicos vegetativos, del fruto y de las flores, en congruencia con los clados obtenidos en las filogenias. *Antiphytum peninsulare* resultó la primera especie en diverger en Norteamérica, mientras que el grupo monofilético formado por las especies arrosetadas *A. caespitosum*, *A. paniculatum* y *A. parryi* es el de divergencia más reciente, coincidiendo con su problemática en circunscripción y determinación. *Antiphytum hintoniorum* se obtuvo en una posición intermedia en el cladograma y el origen de su afinidad edáfica resultó ambiguo, pero se propone que fue secundario como consecuencia de la adaptación al medio, pues el género presenta especies facultativas al yeso. Algunos resultados filogenéticos y morfológicos sugieren hipótesis de especiación dignas de ser tratadas con otros métodos. La distribución del género *Antiphytum* en conjunto con los patrones documentados en otros grupos de Boraginaceae, plantean para éste un origen Boreotropical con los elementos sudamericanos como descendientes de un linaje norteamericano. Se requerirá ampliar el muestreo y el número de caracteres para robustecer y confrontar las conclusiones y resultados obtenidos.

ABSTRACT

Antiphytum DC. ex Meisner (Boraginaceae) is a small genus of South American and North American herbs and small shrubs with by far the greatest diversity in Mexico. Recent molecular systematic studies of Boraginaceae, which have lacked sampling of most species of *Antiphytum*, recover *Antiphytum* within tribe Echiochileae, along with two primarily African genera. The confusing taxonomic history of *Antiphytum* has involved several changes in circumscription and nomenclature for the genus and its species since its original description. The last taxonomic treatment by Johnston in 1923 circumscribed *Antiphytum* as having nine species with a biogeographic disjunction between North and South America. This study aims to re-circumscribe *Antiphytum* and its species using cladistic analysis, to know the phylogenetic relations between the species of the genus, to characterize important morphological traits used to circumscribe the genus and its species, to reconstruct the origin of edaphic endemism in the gypsum endemic species *A. hintoniorum*, and to understand the biogeographic relationships within *Antiphytum* and its closest relatives. To address these objectives, palynological and morphological character data were scored, and the nuclear ITS and plastid *ndhF-rpl32* spacer regions were sequenced for almost all taxa in the genus. Sequence variation within *Antiphytum* was relatively low for both loci, according the respective 196 and 101 sequences (including outgroup) used in this study. Parsimony analyses of separate and concatenated matrices resolved relationships among North American species, but were not able to resolve relationships with South American taxa because only one accession of a South American species was successfully sequenced, and only for ITS. *Antiphytum* restricted to North America was monophyletic in both loci, and for ITS, was a sister clade of the South American specie. Molecular ITS and morphological characters, especially the palynological ones, both suggest the affinity of South American species of *Antiphytum* with the North American ones, therefore the genus was kept including both lineages. Eleven species were recognized by these analyses: *A. caespitosum*, *A. cruciatum*, *A. floribundum*, *A. heliotropioides*, *A. hintoniorum*, *A. paniculatum*, *A. parryi*, *A. peninsulare*, *A. stoechadifolium* and two new species from Guerrero, Mexico. The genus is mainly circumscribed by palynological characters, and species are circumscribed by morphological characters in congruence with molecular data. Phylogenetic analyses revealed that the Baja California species *A. peninsulare* is sister to remaining North American *Antiphytum*, while the monophyletic group of rosette-forming species, *A. caespitosum*, *A. paniculatum* and *A. parryi*, appears to be more recently derived, coinciding with its problematic circumscription and identification. *Antiphytum hintoniorum* has an intermediate position in the cladogram, but reconstructions of edaphic affinity did not resolve whether gypsum endemism first appeared in this lineage or earlier in the genus, but we propose as secondary because the genus has gypsum facultative species. Some phylogenetic and morphological findings, suggest speciation hypothesis worthy of being treated with other methods. Biogeographic reconstructions in other Boraginaceae groups and the distribution pattern of *Antiphytm* suggest a Boreotropical origin of the genus, with South American species derived from North American ancestors. Broader taxon and locus sampling will be necessary to resolve these questions and confront these results and conclusions.

INTRODUCCIÓN

La Sistemática es una ciencia histórica que trata en última instancia no con clases ahistóricas y definidas por una ley universal, sino con individuos singulares con únicos orígenes, límites, conexiones históricas y destinos (Frost y Kluge, 1994). Sus cuatro grandes temas son la diversidad, la filogenia, la biogeografía y la clasificación -pilares de otras disciplinas en Biología- que en Sistemática se abordan de forma que tienen que ver y ocupan, de un grado u otro, todo el conocimiento biológico (Cracraft, 2002). Como ciencia sintética, busca organizar la información de los organismos de forma comparativa y predictiva, para lo cual precisa de la Taxonomía, área que se encarga de descubrir, nombrar, describir, identificar y clasificar la diversidad del planeta. Las circunscripciones taxonómicas son hipótesis científicas que en la actualidad se delinean con base en variadas evidencias (Agnarsson y Kuntner, 2007) y que pueden ser puestas a prueba en múltiples niveles (una especie es una hipótesis, la homología de dos estructuras es una hipótesis, cada clado en la clasificación Linneana es una hipótesis; establecer caracteres que definen una especie o clado de mayor jerarquía es una hipótesis) ya que cada una de éstas representa una generalización desde la cual se predicen futuras observaciones específicas que, al ser realizadas, corroboran o rechazan las hipótesis (Wheeler, 2004).

Dentro de la agenda prioritaria en Sistemática se encuentra entender la diversidad de la Tierra y conocer el número de especies que la habitan (Cracraft, 2002). Sin embargo, la realidad es que a nivel mundial, con excepción de lo conocido para unos cuantos taxa, muchos datos están rebasados, son obsoletos o poco fiables y cuantiosos especímenes representan especies mal determinadas o no descritas (Wheeler *et al.*, 2004). Esta carencia de información taxonómica repercute directamente en los datos incluidos y analizados para la obtención de filogenias, pues descubrir y describir la diversidad es el punto de partida de todo el conocimiento biológico (Cracraft, 2002). Las filogenias, hipótesis de relación evolutiva entre organismos con las que se busca sintetizar y manejar el conocimiento biológico, dependen y deben ser abordadas a partir del conocimiento taxonómico de los grupos en estudio (Agnarsson y Kuntner, 2007), pues a falta de éste, resultan pobres, efímeras y erosionadas en su exactitud y contenido de información (Wheeler, 2004). Además, el avance realizado a nivel descriptivo en monografías, revisiones y floras mejora el conocimiento de cualquier otra área de la Biología –especialmente Biogeografía y Ecología-, pues aunado a lo anterior, cada descripción de una especie es una hipótesis sobre la distribución discontinua de una combinación única de caracteres; conforme especímenes adicionales y poblaciones son descubiertos o estudiados, estos límites hipotéticos son puestos a prueba (Wheeler, 2004) y, por ende, la clasificación filogenética previamente obtenida y cualquier explicación evolutiva que se le haya dado.

En México, contrariamente a lo deseado, muchos de los taxa nativos de plantas están pendientes de una revisión taxonómica. Martínez-Meyer *et al.* (2014) documentan que en más de 200 años de colecta sistemática se han descrito alrededor de 100,000 especies de todos los grupos taxonómicos, lo que representaría entre el 30 y 50% de las especies que pueden existir en el país.; de éstas, 21,841 pertenecen a plantas con flores de las 250,000 estimadas que existen en el planeta (un 8.7% del total), con alrededor de 7,000 especies aún por describir. En este contexto, el género *Antiphytum* DC. ex Meisner, de la familia Boraginaceae, pertenece justamente al grupo de plantas cuyo estudio ha sido complicado, pues está circunscrito dentro de un clado en el cual históricamente se han

encontrado problemas de delimitación intrafamiliar, tribal o genérica (p.ej. De Candolle, 1846; Riedl, 1967, 1968, Al-Shebaz, 1991, Stevens, 2001, en adelante; Långstrom y Chase, 2002). Sus especies se distribuyen principalmente en México y su última revisión fue realizada por Johnston en 1923, aunque previamente había sido objeto de cambios en circunscripción, número de taxa o nombres para algunos de éstos (p. ej., Macbride, 1916; Brand, 1929, 1931). Después de los trabajos de Johnston se describió a *Antiphytum hintoniorum* L.C. Higgins & B.L. Turner (1983) y muchas filogenias construidas sobre Boraginaceae no incluyeron o incluyeron sólo una o dos especies del género, curiosamente las más variables morfológicamente con sólo una muestra representando a cada especie (por. ej. Långström y Chase, 2002; Weigend *et al.*, 2010, Nazaire y Hufford, 2012, Cohen, 2014). Ningún tratamiento posterior ha reunido todas las especies descritas para *Antiphytum*, ni tampoco se ha puesto a prueba su monofilia, ya que incluye elementos distribuidos disyuntamente, que van desde el sur de EUA hasta el sur de México, con un salto biogeográfico hasta el norte de Uruguay/sur de Brasil. Además, el género presenta un endemismo edáfico a suelos yesosos, ubicado en Galeana, Nuevo León, México, que es de interés para conocer el origen de la flora gipsófila del Desierto Chihuahuense.

Con la finalidad de actualizar la información del género desde una perspectiva filogenética y aportar al conocimiento de la flora de México, se ha realizado este trabajo, pues se considera que el género *Antiphytum* es digno de estudio porque 1) desde el aspecto florístico nacional, es una necesidad entender un grupo que reside casi totalmente en México, 2) es prioritario saber si estos elementos mexicanos –dos alcanzando el sur de EUA- forman una unidad natural con los elementos sudamericanos y 3) la preferencia edáfica de los elementos mexicanos, entre los que destaca el endemismo a suelos yesosos de *Antiphytum hintoniorum*, convierten al género en un grupo de estudio útil para entender la especialización edáfica a través de la filogenia.

El “impedimento taxonómico”, término acuñado para nombrar al problema que reside en tener más especies de las que se pueden describir por un grupo cada vez más pequeño de taxónomos a nivel global y una crisis ambiental que amenaza con la desaparición de miles de especies antes de que puedan ser estudiadas, descritas y catalogadas (Wheeler *et al.*, 2004; Martínez-Meyer *et al.*, 2014), requiere ser enfrentado dando el reconocimiento que se merece el área taxonómica y sistemática (Agnarsson y Kuntner, 2007; Carvalho *et al.*, 2007) y formando más profesionales dentro de ésta, pues ningún código de barras ni herramienta molecular podrá sustituir la necesidad de formular y poner a prueba de forma rigurosa las hipótesis sobre especies (Wheeler *et al.*, 2004), aunado a que quizá ésta es la última generación con la oportunidad de explorar y documentar la diversidad de especies en el planeta (Wheeler, 2004) y por ende, actuar en consecuencia.

Por ello, este trabajo no sólo recae en la documentación de un elemento componente de la flora de México, sino que aborda este tema desde la perspectiva de la Sistemática, ciencia que organiza el conocimiento para cualquier desarrollo ulterior de investigación en Biología, con el objetivo de aportar datos sobre un género cuya última revisión taxonómica data de 1923.

ANTECEDENTES

Desde que fuera descrita por De Jussieu (1789), la familia Boraginaceae *s.l.* ha sido clasificada dentro de diferentes órdenes y dividida diferencialmente en subfamilias y tribus a través de su historia (ver Al-Shehbaz, 1991 y Weigend *et al.*, 2014). Sin embargo, en sentido estricto, la familia Boraginaceae se refiere únicamente al grupo cosmopolita compuesto en su mayoría por hierbas con estilo ginobásico, ovario dos-partido que se divide en cuatro clusas e inflorescencia tipo cima escorpioidea/helicoidal que antes fue referido como subfamilia Boraginoideae por De Candolle (1846), Bentham y Hooker (1976), Gürke (1897), Takhtajan (1980, 1997), Cronquist (1981), Johnston (todos sus estudios sobre Boraginaceae, indexados por Hilger y Zippel, 2001) y Al-Shehbaz (1991). Mientras estas características son consistentes dentro de la familia, las características vegetativas, florales, palinológicas y de los frutos varían entre sus integrantes (Cohen, 2014).

Las otrora subfamilias de Boraginaceae *s.l.* son actualmente reconocidas a nivel de familias independientes y el orden Boraginales se integra por un total de ocho: ((Codonaceae (Wellstediaceae, Boraginaceae)),((Hydrophyllaceae I, Heliotropiaceae), (Hydrophyllaceae II (Cordiaceae, Ehretiaceae)))) (Weigend *et al.*, 2014). Estas jerarquías taxonómicas son aceptadas por diversos autores (p. ej., Hilger *et al.*, 2004; Weigend *et al.*, 2010; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014; APG III, Stevens 2001 en adelante), mientras que su relación y circunscripción continúan siendo objeto de estudio.

A mayores niveles jerárquicos, las Boraginales pertenecen al clado Lamiidae (equivalente a Asterideae I de APG III) junto con los órdenes Gentianales, Lamiales y Solanales y una serie de clados más pequeños que se ubican mayormente como grupos más tempranamente divergentes con respecto a éstos: Garryales, Icacinaceae, Metteniusiaceae, Oncothecaceae y Vahliaceae, y cuya relación entre órdenes es: (Garryales (Gentianales (Solanales (Boraginales, Lamiales)))) (Rodríguez y Olmstead, 2014).

Tradicionalmente la clasificación de las Boraginales ha sido basada de forma primaria en la naturaleza del acoplamiento del estilo al ovario, el número de ramas estilares y el tipo de fruto (Al-Shehbaz, 1991; Weigend *et al.*, 2010). En contraste, la clasificación tribal de la familia Boraginaceae descansa primariamente sobre el tipo de acoplamiento de las clusas a la ginobase y en la posición de las cicatrices que deja este acoplamiento (Al-Shehbaz, 1991). Sin embargo, la aplicación del acoplamiento de las clusas como la base de la delimitación tribal, puede conducir a una delimitación tribal artificial y a circunscripciones genéricas erróneas, pues estas características son homoplásicas a través de la familia (Al-Shehbaz, 1991; Cohen, 2014). En la familia Boraginaceae se reconocen esencialmente cuatro tribus, usando primariamente caracteres moleculares en los análisis filogenéticos: (Echiochileae (Cynoglosseae (Boragineae, Lithospermeae))) (Långström y Chase, 2002; Långström y Oxelman, 2003; Weigend *et al.*, 2010; Nazaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014).

El género *Antiphytum* DC. ex Meisn. se encuentra incluido actualmente dentro de la tribu Echiochileae (Långström y Chase, 2002; Långström y Oxelman, 2003; Nazaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014), aunque por mucho tiempo presentó dificultades para ser ubicado dentro de la clasificación tribal de Boraginaceae, al igual que otros géneros

“problemáticos” de la familia. De Candolle (1846) lo situó dentro de la tribu Cynoglosseae, pero a partir de Bentham y Hooker (1876) el género se ciñó únicamente a los elementos sudamericanos y se ubicó dentro de Lithospermeae (también Baillon, 1890 y Gürke, 1897). Johnston (1923) nuevamente incorporó elementos norteamericanos al género y lo trató como parte de la tribu Lithospermeae hasta su trabajo de 1954b, pues aunque algunas características coincidían con la diagnosis de Lithospermeae, las estructuras del fruto tenían más afinidad con la tribu Eritricheae (subtribu dentro de Cynoglosseae que fue separada en calidad de tribu por Bentham y Hooker en 1876). A partir de entonces, *Antiphytum* y otros géneros inciertos por sus caracteres morfológicos, no tuvieron una afiliación tribal constante ni consensuada. Para lidiar con este problema, Riedl (1967, 1968) creó la tribu Trigonotideae en la que colocó a *Antiphytum*, *Moritzia* DC. ex Meisn., *Thaumatocaryon* Baill., *Trigonotis* Steven y *Sericostoma* Stocks ex Wight., agregando en 1997 a *Ogastemma* Brummitt, a pesar de la heterogeneidad morfológica de estos grupos (Weigend *et al.*, 2010). El carácter artificial de Trigonotideae se reveló con los trabajos posteriores de morfología y sistemática molecular, pero también la dificultad que suponía y sigue suponiendo organizar a estos taxa dentro de sus grupos naturales. Actualmente Trigonotidae se ha segregado por su polifilia y la circunscripción en tribus de Boraginaceae se ha reducido a los grupos estrictamente monofiléticos, quedando aún clados que pueden ser tratados como subtribus y cuyas características morfológicas y palinológicas los hace proclives a un tratamiento aparte (Cohen, 2014). La reubicación de los antiguos integrantes de Trigonotidae incluye a *Thaumatocaryon* y *Moritzia* dentro de la tribu Boragineae (Weigend *et al.*, 2010; Nazaire y Hufford, 2012; Cohen, 2014), *Trigonotis* en Cynoglosseae (Långström y Chase, 2002; Weigend *et al.*, 2010; Nazaire y Hufford, 2012; Cohen, 2014) y *Sericostoma* (actualmente dentro de *Echiochilon* Desf.), *Ogastemma* y *Antiphytum* en Echiochileae (Långström y Chase, 2002; Långström y Oxelman, 2003; Nazaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014).

Antes de ser enlazado con *Ogastemma* y *Echiochilon*, *Antiphytum* fue relacionado y confundido con los géneros sudamericanos *Thaumarocaryon* y *Moritzia* (únicos representantes americanos de la tribu Boragineae), llegando a coincidir dentro de Lithospermeae; incluso se llegó a sugerir la reducción del género *Thaumatocaryon* a sinonimia de *Antiphytum* (Riedl, 1993) o *Moritzia* (Brand, 1929). La relación entre estos géneros inició al incluir a *Thaumatocaryon tetraquetrum* (Cham.) I.M. Johnst. como parte de las especies con que De Candolle publicó el género *Antiphytum* en 1846.

El trabajo de Johnston de 1957 fue el primero que relacionó a *Antiphytum* con *Echiochilon* y *Ogastemma*, y el que sirvió de parámetro para que Lönn (1999) revisara morfológicamente a los dos últimos y Långström y Chase (2002) reunieran a estos tres géneros bajo un análisis filogenético que derivó en descubrir la tribu Echiochileae.

Junto con las familias Codonaceae y Wellstediaceae, que son los grupos hermanos inmediatos de Boraginaceae (ver relación entre las familias del orden Boraginales), la tribu Echiochileae está mayormente compuesta por plantas desérticas sufruticosas/fruticosas, en tanto que las otras tres tribus de Boraginaceae incluyen un amplio intervalo de formas de crecimiento (de efímeras a arborescentes), con taxa perennes desérticos restringidos principalmente a Lithospermeae y Cryptanthae/Eritricheae dentro de Cynoglosseae, y una dominancia de hierbas anuales y perennes en Boragineae y Cynoglosseae (Weigend *et al.*, 2014).

Aunque los autores coinciden en la pertenencia de *Antiphytum* a la tribu Echiochileae, el muestreo del género en muchos trabajos se omite (p.ej. Weigend *et al.*, 2010) o sólo incorpora una o dos especies (Långström y Chase, 2002; Långström y Oxelman, 2003; Nazaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014) que no representan adecuadamente los taxa con los cuales Johnston (1923) circunscribió al género. La revisión de *Antiphytum* de Johnston (1923), que es la más reciente, reconoce nueve especies con distribución disyunta entre Norteamérica y Sudamérica y no se ha puesto a prueba en un contexto filogenético, en tanto que tampoco incorpora a *Antiphytum hintoniorum*, un endémico edáfico a suelos yesosos descrito posteriormente por Higgins y Turner (1983). Consecuentemente, se precisa una revisión de *Antiphytum* que tome en cuenta el nuevo material recolectado desde entonces, que evalúe la circunscripción de las especies descritas y que describa las relaciones filogenéticas al interior del mismo, pues para afirmar la posición de *Antiphytum* dentro de una clasificación tribal primero se requiere replantear el concepto del género .

OBJETIVOS

Objetivo general

Reevaluar la circunscripción del género *Antiphytum* y de las especies que lo integran.

Objetivos particulares

- Delimitar las especies del género *Antiphytum* e hipotetizar sus relaciones filogenéticas por medio de un análisis cladístico.
- Evaluar el origen del endemismo edáfico en *A. hintoniorum* con base en su posición filogenética.
- Describir los patrones generales de distribución de *Antiphytum*.
- Realizar una clave de identificación, descripciones y mapas de distribución de las especies del género.

MÉTODO

La re-circunscripción del género *Antiphytum* se llevó a cabo por medio de los siguientes pasos generales: colección bibliográfica de nombres y especies asociadas al género; estimación del número posible de especies y sinónimos nomenclaturales y taxonómicos de acuerdo a fuentes bibliográficas y la reconstrucción de la historia taxonómica; revisión de material herborizado de varios herbarios y colectas personales; evaluación morfológica de los ejemplares de herbario con la exclusión de los no correspondientes al género; separación de morfotipos de los ejemplares de *Antiphytum* sin consideración de nombres científicos; uso de los nombres disponibles en el paso bibliográfico y comparación con los morfotipos para conversión en morfoespecies; descripción palinológica del género con base en el estudio de algunas morfoespecies; análisis filogenético molecular con un muestreo sobre las morfoespecies reconocidas; reevaluación y adición de caracteres morfológicos de acuerdo a la hipótesis filogenética obtenida; uso de la evidencia total combinada y reconocimiento de especies con nombres asignados de acuerdo al principio de prioridad; elaboración del tratamiento taxonómico. A la separación en morfotipos y morfoespecies se le ha llamado “Morfología fase 1”, en tanto que a la reevaluación morfológica tras el análisis filogenético molecular, se le ha llamado “Morfología fase 2”. La estrategia metodológica general se resume en el siguiente esquema (Fig. 1) y se explica con mayor detalle en los subtítulos subsiguientes.

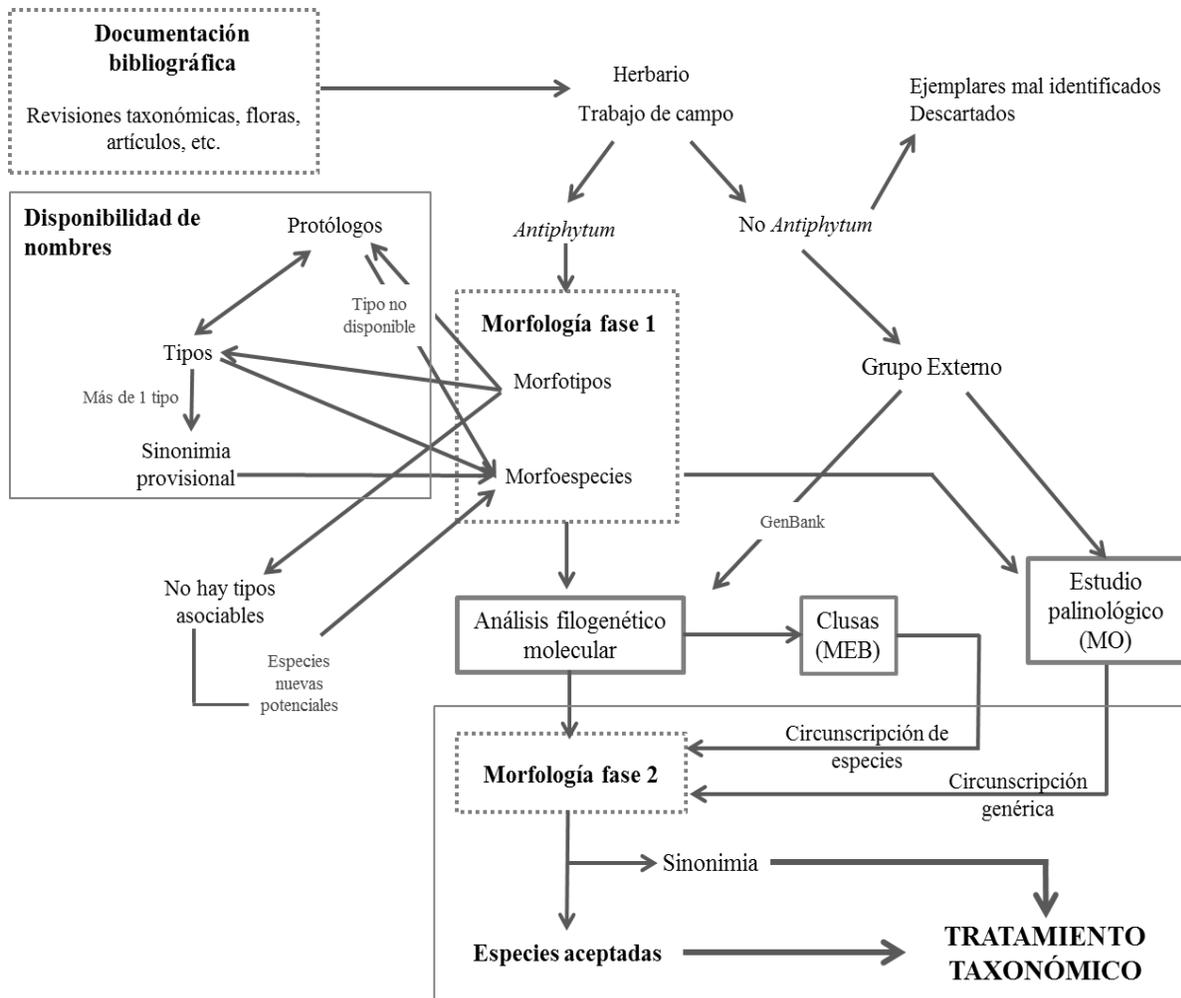


Fig. 1. Esquema explicativo del método utilizado en este trabajo.

Documentación bibliográfica, trabajo de campo y herbario

El trabajo se inició con la revisión de todas las fuentes bibliográficas en las que se ha tratado o incluido al género *Antiphytum*. Se reconstruyó la historia taxonómica y se generó una base de datos de las especies y nombres asociados al género a lo largo de la historia. Los nombres recabados se evaluaron bajo el análisis de protólogos, revisiones taxonómicas del género, literatura sobre la familia Boraginaceae y tratamientos florísticos acotados al grupo. Con esto se depuró la base de datos y se realizó un estimado del número potencial de especies en el género y la relación nombres-especies existente.

Se obtuvo material en préstamo que estuviera identificado bajo el género *Antiphytum* o géneros con los que se ha confundido de acuerdo a la investigación bibliográfica, proveniente de los herbarios ARÍZ, ASU, B, BM, CAS, CHAPA, CIIDIR, ENCB, G, HCIB, HUH, IEB, K, MO, NMC, NY, P, R, RSA-POM, TEX, UAT, UC y US (ver índice de herbarios al inicio de este trabajo), entre los que se incluyeron los tipos nomenclaturales disponibles; este material se revisó junto con el de los herbarios MEXU y FCME. Del total de ejemplares herborizados, se descartaron aquellos que no correspondieron a *Antiphytum* de acuerdo a la bibliografía más reciente y a la observación morfológica realizada. Así mismo, se evaluaron las especies que tuvieron baja o ninguna

representación en las colecciones, y se realizó trabajo de campo en las zonas registradas de su distribución y localidad tipo cuando fue necesario.

Morfología fase 1

Se revisaron las características morfológicas de un total de 755 ejemplares herborizados de *Antiphytum*, entre las que se buscaron las que unificaran morfológicamente al género y aquellas que circunscribieran a las especies, definiendo a éstas exclusivamente por criterios morfológicos (morfotipos) con independencia del nombre científico asignado. Cuando los ejemplares mostraron una alta variación en las características diagnósticas de algún morfotipo, pero la misma combinación y aspecto para ser considerado parte de éste, es decir, formando una variación continua, se manejó un concepto amplio del morfotipo.

El material separado se comparó con los ejemplares tipo disponibles en herborizados (33 ejemplares de los herbarios G, GH, MEXU, MO, NY, P, TEX, UC y US) o en fotografías asequibles en ejemplares o en línea (AAH, BR, G, G-DC, GH, K, UC, US, W) y sus respectivos protólogos. Para el manejo y muestreo de los ejemplares, se asignaron “etiquetas” provisionales para los morfotipos de acuerdo a los nombres de las especies con los que coincidían, convirtiéndose en morfoespecies. Las plantas colectadas en las localidades tipo de las especies de las que no se tuvo acceso a ejemplares tipo de ninguna índole, o que exclusivamente contaban con el material del ejemplar tipo, fueron trabajados aparte y se les asignó el nombre de la especie asociado con la localidad de colecta.

Estudio palinológico

Se realizó una descripción palinológica del género *Antiphytum* con base en el estudio de algunas morfoespecies definidas en la fase uno del trabajo morfológico, para las que se seleccionaron flores en anthesis del material herborizado. Las flores de cada ejemplar fueron maceradas mientras se hidrataron en baño María, sin realizar emasculación por su tamaño. El macerado se deshidrató con ácido acético y se concentró por medio de centrifugación, tras lo cual se procedió a acetolizar mediante el método de Erdtman (1966) modificado por el Laboratorio de Paleopalínología del Instituto de Geología, UNAM (Martínez-Hernández, *com. pers.*). Consiste en una mezcla acetólica de ácido sulfúrico y ácido anhídrico acético que destruye todas las sustancias orgánicas, a excepción de la esporopolenina (Hesse y Waha, 1989). Tras la reacción acetolítica, el material se lavó en ciclos repetidos, primero con ácido acético y después con agua destilada, acompañando cada lavado con centrifugación y decantación, hasta obtener el polen libre de residuos químicos u orgánicos. El polen de cada morfoespecie se montó en gelatina glicerizada y se anotó con un folio dentro de la colección palinológica del Instituto de Geología, UNAM (ver Cuadro 1).

La observación de las laminillas se realizó en microscopía óptica en aumentos de 40X y 100X. Se midieron los ejes polar (EP) y ecuatorial (EE), así como el ancho y largo de las endo y ectoaberturas. Se calculó el índice polar (EP/EE), con el que se obtuvo la forma del grano de polen, y el índice del área polar. El mejor material fue fotografiado con una cámara Zeiss AxioCam.

El material fotografiado en MEB de las especies norteamericanas que se usa en este trabajo fue procesado por Julián Náder (no publicado). La morfoespecie sudamericana *A. stochaedifolium* fue fotografiada para este estudio a partir del residuo de la acetólisis, previa deshidratación en alcoholes y secado de punto crítico. La muestra se montó en cinta carbonatada y se cubrió con oro-paladio para ser fotografiada en un MEB Hitachi SU 1510 en el Laboratorio de Microscopía Electrónica y

Fotografía de la Biodiversidad (I) del Instituto de Biología, UNAM, con la ayuda de M. en C. Berenit Mendoza Garfias.

Cuadro 1. Morfoespecies procesadas para el estudio palinológico

Morfoespecie	Herbario	Colecta	No. Folio Colección Palinológica Instituto de Geología, UNAM
<i>A. caespitosum</i>	MEXU	NMD 581, 583, JN 75	H-1194, H-1564, H-1565
<i>A. ehrenbergii</i>	MEXU	NMD 599	H-1561
<i>A. floribundum</i>	MEXU	JGS 730; HSG 8375	H-1196, H-1197
<i>A. heliotropioides</i>	MEXU	LRS 170	H-1192
<i>A. hintoniorum</i>	MEXU	JN 105	H-1191
<i>A. humilis</i>	MEXU	NMD 598	H-1562
<i>A. paniculatum</i>	MEXU	HOB, 811; NMD 620	H-1337, H-1556
<i>A. parryi</i>	MEXU	NMD 582, 604, 610; JR 35249	H-1198, H-1338, H-1563, H-1566
<i>A. peninsulare</i>	MEXU	WIL 17328	H-1193
<i>A. stoechaedifolium</i>	MO	KH 13468	H-1195

Estudio molecular

Los datos moleculares se obtuvieron en dos fases. Inicialmente, se trabajaron muestras en el Lab Research on Plant Systematics de Oberlin College, Ohio, bajo la responsabilidad del Dr. Michael Moore, y posteriormente, se completó el trabajo en el Laboratorio de Sistemática Molecular del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM), desarrollando el mismo método.

Muestreo de terminales y marcadores

El muestreo de terminales se enfocó enteramente en el género *Antiphytum* (grupo interno), con un total de 196 ejemplares. El trabajo realizado en el Lab Research on Plant Systematics fue prospectivo y se empleó material herborizado y en sílica-gel de las morfoespecies norteamericanas registradas en la literatura. El trabajo en el IBUNAM tuvo un muestreo enfocado en las morfoespecies reconocidas durante la fase uno del trabajo morfológico. Se eligieron especímenes herborizados en buen estado de preservación y con las fechas de colecta más recientes para aumentar las probabilidades de obtener ADN. Para las morfoespecies norteamericanas, se utilizaron los ejemplares de los herbarios MEXU y HCIB, más las muestras preservadas en sílica-gel de las colectas realizadas durante este trabajo. Las morfoespecies sudamericanas se muestrearon de ejemplares de los herbarios B, GH, MO y NY.

Se utilizaron como marcadores moleculares la región nuclear ITS (Fig. 2a) y la región no codificante de cloroplasto *ndhF-rpl32* (Fig. 2b). Las secuencias de los marcadores utilizadas para ITS fueron las diseñadas por White *et al.* (1990) para ITS 5/4:

Forward ITS 5: GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG

Reverse ITS 4: TCCTCCGCTTATTGATATGC,

en tanto que las de *ndhF-rpl32* fueron diseñadas por Michael J. Moore:

Forward rpl32.4R: GAAGTACGYTTTTTTGGAAGTGC

Reverse ndhF.40R.Bor: ACATAGGAACTGTWAGTGGAAG

El grupo externo de cada marcador se construyó incluyendo todas las secuencias de la familia Boraginaceae disponibles en GenBank de estas regiones.

En ITS se encontraron 69 secuencias con representantes de la tribu **Echiochileae** [dos secuencias de *Ogastemma pusillum* (Långström y Oxelman, 2003; Weigend *et al.*, 2009) y 16 secuencias de *Echiochilon* (Långström y Oxelman, 2003; Mozzafar *et al.*, 2003; Thomas *et al.*, 2007)]; la tribu **Cynoglosseae** (siete secuencias de *Trigonotis* (Kuriyama *et al.*, 2012; Nazzaire y Hufford, 2012; Huang *et al.*, 2013; Ikeda *et al.*, 2013), una secuencia de *Lindefolia longiflora* (Långström y Oxelman, 2003); una de *Bothriospermum tenellum* (Ikeda *et al.*, 2013) y una de *Omphalodes japonica* (Ikeda *et al.*, 2013)]; la tribu **Boragineae** [22 secuencias de *Anchusa* (Hilger *et al.*, 2004; Bacchetta *et al.*, 2008; Cecchi y Selvi, 2009)] y la tribu **Lithospermeae** [17 secuencias de *Lithospermum* (Weigend *et al.*, 2009), una secuencia de *Buglossoides purpureocaerulea* (Långström y Oxelman, 2003) y una secuencia de *Echium vulgare* (Långström y Oxelman, 2003)].

Para *ndhF-rpl32* se encontraron 39 secuencias que no incluyeron a los otros dos géneros de la tribu Echiochileae; para el resto de las tribus sólo se encontraron 34 secuencias de *Lithospermum* (Cohen y Davis, 2009; Cohen, 2011), dos secuencias de *Omphalodes* (Cohen, 2011), una secuencia de *Cynoglossum* (Cohen, 2011) y una de *Echium vulgare* (Cohen y Davis, 2009). También se agregó una secuencia de *Cryptantha* sp. obtenida durante este trabajo. La información de respaldo de los ejemplares se presenta en el Apéndice.

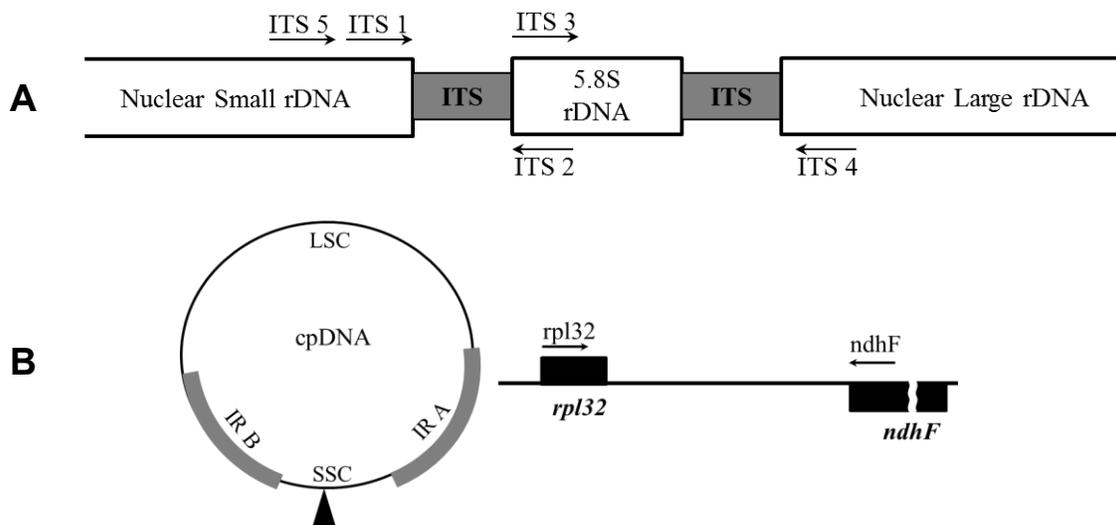


Fig. 2. Esquema de las regiones secuenciadas para este trabajo. **A.** Región ITS y ubicación de los marcadores, de acuerdo a White *et al.* (1990); **B.** Ubicación de la región *ndhF-rpl32* en el cloroplasto, modificado de Shaw *et al.* (2007); LSC=Long single copy, SSC= Small single copy, IR= Inverted repeat.

Extracciones de ADN

Para las muestras de Norteamérica se realizaron con el kit de extracción Nucleon PhytoPure GE Healthcare y su respectivo protocolo estandarizado en el Lab Research on Plant Systematics a partir de tejido foliar. La extracción de las muestras de Sudamérica, debido a la antigüedad de los herborizados, se realizó a partir de semillas de acuerdo al protocolo de Kang *et al.* (1998) con las siguientes adaptaciones realizadas por Norman Douglas (*com. pers.*):

En el paso del cloroformo-IAA fenol, se elabora una solución de 24 partes de cloroformo por 1 parte de IAA. El volumen total de la solución CHCl₃-IAA-fenol debe ser más o menos equivalente al volumen total de la fase acuosa del CTAB-SDS-proteinasas K con la semilla molida dentro. El 5% de fenol se calcula directamente sobre el volumen de la fase acuosa y la diferencia es el volumen de la solución cloroformo-IAA.

Al añadir la solución CHCl₃-IAA-fenol a la fase acuosa CTAB-SDS-proteinasas K con la semilla molida dentro, no es necesaria mucha delicadeza para mezclar hasta que quede homogéneo. Una vez que se logra esto, se debe permitir que el contenido se asiente y las capas se separen. Continuar con los siguientes pasos del protocolo.

Amplificación

Para la reacción de PCR se usaron como reactivos la TaqPolimerasa PROMEGA Flexi junto con el FailSafe PCR 2X PreMix de Epicentre y la TaqPolimerasa PROMEGA Colorless MasterMix, modificando el protocolo de los productos para manejar un volumen de 12.5 µl.

El programa de amplificación se corrió en una termocicladora MJ Research PTC-200 bajo los siguientes parámetros estandarizados por el Lab Research on Plant Systematics:

1. Inicio	94° por 3:00 minutos
2. Desnaturalización	94° por 0:50 segundos
3. Alineamiento del cebador	50° por 0:50 segundos
4. Elongación de la cadena	72° por 1:20 minutos
5. Número de ciclos	Regresar al paso 2 x 34 veces
6. Elongación final	72° por 7:00 minutos
7. Conservación	4.0° para siempre
8. Final	Fin

Las muestras del marcador *ndhF-rpl32* que no amplificaron, necesarias para obtener paridad de resultados en ambos marcadores, se corrieron en un programa con gradiente para adecuar la temperatura en el paso tres, a partir del cual se ajustó la temperatura a 43.8° C para 26 muestras. Las secuencias que no amplificaron son consecuencia del fallo en la amplificación o la mala calidad del ADN extraído.

Limpieza de productos de PCR y secuenciación

Los productos de PCR se limpiaron con el kit ExoSAP-IT de GE Life Sciences en una reacción de 16.5 µl, de acuerdo al protocolo del producto modificado por el Lab Research on Plant Systematics. La secuenciación fue realizada por la empresa SeqWright en Houston, Texas, EUA.

Edición de secuencias, ensamblaje de secuencias y alineamiento

Las secuencias de *Antiphytum* fueron editadas y ensambladas una a una con el programa PhyDE ver. 0.9971 (Müller *et al.*, 2010). Se consideraron de baja calidad las secuencias en las que no se pudo leer claramente los electroferogramas *Reverse* y *Forward*, por lo que éstas fueron descartadas. Para cada marcador se formó una matriz al unir y alinear con este mismo programa las secuencias de GenBank con las obtenidas en este trabajo. El alineamiento se realizó de forma manual, buscando patrones dentro de las secuencias de cada región, tratando de minimizar el número de cambios y eliminando las regiones iniciales y finales que no eran comparables entre los terminales.

Análisis de parsimonia

Las matrices de cada marcador se importaron al programa WinClada ver.1.00.24 (Nixon, 1999-2002). Con la opción del programa “*New matrix merge*” se creó una matriz combinada conservando los terminales de *Antiphytum* cuyas muestras amplificaron con los dos marcadores. A esta matriz se le asignó como grupo externo la especie *Echium vulgare*, combinando las secuencias de ambos marcadores aunque no pertenecieran al mismo ejemplar, debido a que fuera de *Antiphytum* ninguna secuencia provenía del mismo espécimen resguardo y se requería enraizar el árbol de este análisis. Se puede confiar en la validez de este procedimiento, debido a que en los análisis separados la especie elegida se recuperó en la misma posición filogenética, por lo que es posible descartar el riesgo de mezclar información. En cada matriz se evaluaron las secuencias idénticas y los caracteres no informativos para el método de parsimonia, los cuales fueron eliminados para el análisis filogenético. Los Gaps fueron tratados como valores faltantes.

Los análisis de parsimonia fueron corridos por matriz individual en NONA ver. 2.0 (Goloboff, 1999) utilizando WinClada como interfase y TNT ver. 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000). En el primer programa se realizó una búsqueda heurística manteniendo un máximo de 2000 árboles en la memoria, con 500 replicaciones y 20 árboles de inicio por replicación, usando como estrategia de búsqueda Múltiple TBR+TBR. En TNT ver. 1.1 se utilizaron Búsquedas de Nueva Tecnología, incluyendo búsquedas sectoriales, Ratchet, deriva y fusión de árboles hasta estabilizar el consenso tres veces con un factor de 100. En los resultados de cada búsqueda se desecharon los árboles subóptimos y los duplicados.

Los valores de Jackknife se calcularon con TNT, con un valor de probabilidad de remoción de 36%. Se usaron Búsquedas de Nueva Tecnología con 10,000 repeticiones, en una búsqueda dirigida hasta encontrar la mínima longitud dos veces, sin reemplazar los árboles existentes.

Morfología fase 2

Con base en los clados formados en los análisis filogenéticos, se reevaluaron los caracteres morfológicos de los ejemplares asignados a cada morfoespecie inicialmente propuesta. Tras la reevaluación morfológica, se muestrearon clusas de al menos un integrante de cada clado y se observó su ornamentación (ultraescultura del pericarpo) en MEB.

La evidencia combinada del polen, las características de los frutos, la morfología y las hipótesis filogenéticas obtenidas, se utilizó para circunscribir al género *Antiphytum* y sus especies. Para aplicar el nombre a cada especie se comparó con el material tipo y se siguió el principio de prioridad (ICBN, Melbourne, 2012) cuando se hallaron sinonimias. Se elaboró una clave de identificación, descripciones del género y de las especies reconocidas. Los mapas de distribución fueron creados con el programa QGis ver. 2.6 (QGis Development Team, 2015), con base en la información geográfica disponible en las etiquetas de los ejemplares herborizados. Los sitios que no contaron con coordenadas geográficas fueron georeferenciados manualmente con la ayuda de capas de INEGI (2009) y del programa Google Earth ver. 7.1.2.2041 (Google Inc., 2015).

Mapeo de caracteres de distribución y afinidad edáfica

La matriz combinada con todos los terminales –incluyendo secuencias repetidas– se empleó para generar un árbol consenso sobre el que se evaluó la afinidad edáfica del género, así como su patrón de distribución; para ello se creó una matriz con los caracteres “Tipo de suelo” y “Distribución”. En

el primero se definieron tres estados de acuerdo a los sustratos en los que se distribuyen las especies de *Antiphytum*: suelo yesoso, suelo calcícola y suelo volcánico; en el segundo se definieron nueve estados, que en México fueron determinados por las regiones biogeográficas propuestas por Morrone (2005): Asia, Europa, Baja California, Altiplano Mexicano, Tamaulipas, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Trans-Mexicano y Sierra Madre del Sur. Los caracteres se mapearon sobre el árbol consenso, que no incluyó a las especies sudamericanas, puesto que éstas no figuran en la matriz combinada.

RESULTADOS

Historia Taxonómica

La historia taxonómica del género se puede resumir en dos problemas principales: 1) la validez del nombre *Antiphytum* dadas las especies con las que fue publicado inicialmente, considerando además que la iconografía que promovió la creación de este género, representa una especie que pertenece a la familia Heliotropiaceae, y 2) si la aplicación del nombre *Antiphytum* debe restringirse a las especies sudamericanas de la publicación inicial, o si también abarca a las especies descritas en Norteamérica. En la Fig. 3 se resume la historia taxonómica de *Antiphytum*, enfatizando en estos dos problemas.

La publicación de Antiphytum DC. ex Meisn., un inicio confuso

Aunque Meisner publicó el género *Antiphytum* en 1837 dentro de su obra *Plantarum vascularium genera*, consistente en dos partes: la tabla diagnóstica, donde describe las características del género, y el comentario, en el cual enlista las especies que lo conforman, el género había sido propuesto por De Candolle con base en una iconografía de la Real Expedición Botánica a Nueva España a cargo de Sessé y Mociño (1787-1803). Muchas especies producto de esta expedición fueron respaldadas iconográficamente por los artistas Atanasio Echeverría y Vicente de la Cerda, principalmente (Olavide *et al.*, 1999), sin embargo, aunque Sessé y Mociño ya tenían preparados dos manuscritos con las descripciones de los ejemplares colectados, las condiciones políticas y militares de ese momento histórico no propiciaron que éstos salieran a la luz sino póstumamente, a cargo del gobierno mexicano, con ediciones entre 1887 y 1894 en las que sólo se incluyó texto ante las dificultades para añadir láminas (Olavide *et al.*, 1999), y cuando ya mucha de la identificación era obsoleta (Bruno, 2015). Consecuentemente, a pesar de que Mociño y Sessé nombraron por primera vez las especies mexicanas no conocidas en su tiempo, su publicación fue posterior a la publicación de nombres que dieron otros botánicos a las mismas especies (Flores-Olvera *et al.*, 2010). Mociño fue el depositario de las ilustraciones y los manuscritos tras la muerte de Sessé (Olavide *et al.*, 1999) y, bajo el gobierno francés de José Napoleón en España, ejerció el cargo de Secretario de la Academia de Medicina, lo cual fue causa de exilio tras la total retirada francesa en 1812. En Montpellier, donde huye con los dibujos y manuscritos (Olavide *et al.*, 1999; Bruno, 2015). conoce a De Candolle, a quien presta las iconografías para que las estudie los siguientes cinco años, tiempo durante el cual De Candolle se mueve hacia el Jardín Botánico en Ginebra (Bruno, 2015). Una de las especie de Sessé y Mociño se transforma entonces en el primer *Antiphytum*, sin embargo, De

Candolle no publicará sino hasta 1846 y en tanto, las especies con las que Meisner publica este nuevo género son: “*Anchusa oppositifolia* HBK, *A. cruciata* Cham., *A. stoechadifolia* Cham. y finalmente “*A. mexicana* DC. ap. Moc. ic. Fl. Mex. ined.”. Y es aquí donde inicia la historia formal del género.

Como Meisner (1837) no hace los cambios nomenclaturales pertinentes en la primera publicación de *Antiphytum*, sino que presenta la lista citada anteriormente, es menester preguntarse a qué especie de Sessé y Mociño se refiere. Las primeras tres anchusas no causan problema ni mayor confusión, puesto que sus datos de publicación son inequívocos, en cambio, la última en ser enlistada se cita como “*A. mexicana*”, epíteto femenino que Brand (1929) acertadamente observó correspondía al género *Anchusa* y no a *Antiphytum*, con “DC. ap. Moc. ic. Fl. Mex. ined.” como autoría. Según la descripción del trabajo póstumo de Sessé y Mociño (1887), *Anchusa mexicana* Sessé y Mociño tiene hojas alternas, es hierba y tiene espigas ternadas.

El nombre *Antiphytum* hace clara referencia a una filotaxia opuesta, que enfatizan tanto Meisner y De Candolle en sus respectivas publicaciones (“*unde nomen*”), por ello, no es posible que *Anchusa mexicana* haya sido considerada por De Candolle como *Antiphytum* al proponer el género. Meisner, como alumno de De Candolle, tuvo acceso a la información de éste para realizar tanto su *Plantarum Vascularium Genera* como su estudio sobre el género *Polygonum* L. (Ithaca, Jstor, 2000-2015); por ende, es fácil conjeturar que de entre las especies de Mociño, pudo haber confundido el nombre que iba incluido en el nuevo género, lo cual se puede respaldar porque cuando De Candolle (1846) hace la primera monografía del género en el *Prodromus*, incorpora todas las especies que mencionara Meisner a excepción de *Anchusa mexicana*, la cual ni siquiera sinonimiza bajo alguna combinación nueva para el género *Antiphytum*. La primera especie en ser listada por Meisner, *Anchusa oppositifolia*, queda como sinónimo de *Antiphytum linifolium* DC.; las siguientes dos especies, descritas por Chamisso (1829) y de origen sudamericano, las presenta como *Antiphytum cruciatum* (Cham.) DC. y *Antiphytum stoechadifolium* (Cham.) DC. Finalmente, la combinación más parecida al epíteto “mexicana” que incluyera Meisner es *Antiphytum mexicanum* DC. (en masculino, en correspondencia con el nombre del género), especie basada en la iconografía no. 288 de Mociño, *Symphytum fruticosum*, sobre la que se lee el nombre *Antiphytum oppositifolium*, escrito a lápiz quizá por De Candolle (Mociño y Sessé, 2010). Este último nombre no es mencionado en la publicación de 1846, como en cambio sí lo son *Symphytum fruticosum* y *Antiphytum fruticosum* bajo sinónimos de *Antiphytum mexicanum*.

Symphytum fruticosum Sessé y Mociño, de acuerdo a la descripción póstuma de 1887, presenta hojas opuestas, hábito de sufrútice y espigas conjugadas, por lo que encaja con las características asignadas bajo el nombre *Antiphytum*. En la actualidad, se ha sinonimizado con *Heliotropium calcicola* Fernald (Brand, 1929; Nash y Moreno, 1981), pues su descripción e iconografía coinciden con ésta. En contraste, *Anchusa mexicana* no ha podido ser situada con seguridad dentro de alguna categoría taxonómica, ya que sólo cuenta con la descripción que no cita ninguna iconografía, y en la colección herborizada dejada por Sessé y Mociño no se ha encontrado algún ejemplar de esta especie (McVaugh, 2000), de suerte que con la descripción, Johnston la refiriera dudosamente a *Lithospermum distichum* Ort. (McVaugh, 2000) y The Plant List (2013) lo considere un nombre “irresuelto”.

Siguiendo lo anterior, se concluye que la publicación original del género contiene un error en la especie de Mocino incluida, pues debió haber sido citada *Symphytum fruticosum* en vez de *Anchusa mexicana*, que no debió figurar como parte de *Antiphytum* en ningún momento. Más interesante aún, la especie que detona la creación del género, al final no es parte de éste.

Descripción de las especies de Antiphytum, cambios en nomenclatura y circunscripción

Después de la publicación de Meisner (1837), De Candolle (1846) ratificó al género con siete especies: las cuatro anteriormente citadas, *Antiphytum Walpersii* A.DC., la nueva especie *A. heliotropioides* A.DC., y *A. tetraquetrum* (Cham.) DC. en calidad de dudosa. En el mismo *Prodromus*, se incluyó a *Amsinckia mexicana* M. Martens & Galeotti, publicada en 1844, y se creó dentro del género *Eritrichium* la sección *Amblynotus*, para incluir únicamente a la especie asiática *Eritrichium ovobatum* (Ledeb.) DC. Antes de De Candolle, *Antiphytum* había sido referido por Endlicher (1836-1840), aludiendo a Meisner y a la ilustración de *Anchusa oppositifolia* Kunth, como un género mexicano-austroamericano. Posterior a estos trabajos, el género fue manejado con independencia de sus integrantes según se tratara de trabajos regionales de Norte o Sudamérica, sin generar comparaciones o diagnosis en común entre las especies de ambas zonas.

De esta forma, Fresenius (1857) en su aportación a la Flora de Brasil, incluyó sólo las tres especies sudamericanas de Chamisso que enlistara De Candolle dentro de *Antiphytum*, todas de hojas opuestas: *A. cruciatum* (Cham.) DC., *A. stochaedifolium* (Cham.) DC., y *A. tetraquetrum* (Cham.) DC. Esta lista de especies sudamericanas de *Antiphytum* no sufrió cambios y fue respetada por la mayoría de autores posteriores. El problema de delimitación genérica se concentró en las especies norteamericanas, en las que se encuentra la mayoría de sinonimia.

En Norteamérica, Torrey (1859) publicó la especie *Eritrichium floribundum* y trasladó *Antiphytum heliotropioides* A.DC. al género *Eritrichium*, bajo el argumento de que los ejemplares colectados no podían ser *Antiphytum* por poseer hojas alternas, aun coincidiendo en todos los demás aspectos con las colectas tipo de *A. heliotropioides*.

En 1874, Gray rechazó el cambio nomenclatural de Torrey sobre *Antiphytum heliotropioides* y trasladó dentro de *Antiphytum* a la especie de éste; creando la combinación *A. floribundum* (Torr.) A. Gray. Aunque se basó en el trabajo de De Candolle, no asoció *Amsinckia mexicana* con la nueva especie de Torrey, de la cual resultaba ser sinónimo taxonómico. Para su circunscripción genérica, Gray no revisó las especies brasileñas que incluyó De Candolle en el *Prodromus*, pero consideró a la pequeña perforación en la cicatriz de la clusa que presentan *A. floribundum* y *A. heliotropioides*, la característica que las excluye del género *Eritrichium* y que las unifica dentro de *Antiphytum* (rasgo incluido por De Candolle en su diagnosis genérica de 1846). Consecuentemente, consideró a *A. linifolium* y *A. Walpersii* como Eritrichias y a *Antiphytum mexicanum* DC. (con la que se origina el género, explícitamente dicho por Gray) probablemente un congénere de *A. heliotropioides*.

Conforme a la diagnosis de Gray, Watson (1883) publicó como nueva especie a *Antiphytum parryi*, en cuya descripción señaló la perforación en la cicatriz de la clusa.

En 1876, Bentham y Hooker señalaron la heterogeneidad del género *Antiphytum* y las características inconsistentes de la iconografía que lo origina, al indicar que ésta no tiene las hojas del todo opuestas (lo cual sería inexplicable si se refiere al dibujo de *Symphytum fruticosum*, que

claramente las muestra opuestas), y que presenta una inflorescencia más parecida a un *Heliotropium* y extraña a la tribu Borragineae (entendida actualmente como la familia Boraginaceae *s.str.*). Con estos argumentos, restablecieron un género *Antiphytum* restringido a las especies sudamericanas, como lo presentara Fresenius (quien quizá sólo estaba interesado en las especies brasileñas), y ubicaron a *A. heliotropioides* y a *A. linifolium* (= *A. Walspersii* según los autores) dentro del género *Eritrichium*. Gürke (1897) coincidirá con esta circunscripción del género en *Die natürlichen Pflanzenfamilien* de Engler y Prantl.

Para 1885, ya conociendo el trabajo de Bentham y Hooker, Gray reinstaura los géneros *Krynitzkia* Fisch. & C.A. Mey. y *Plagiobothrys* Fisch. & C.A., para ubicar las especies que ellos trataron como *Eritrichium*, y, reconsiderando la historia oscura de *Antiphytum* como fuera propuesto por De Candolle, concuerda en una circunscripción de *Antiphytum* que sólo incluye las especies brasileñas de hojas opuestas. En cuanto a las especies norteamericanas, las inserta como peculiares dentro del subgénero *Amblynotus*, el cual toma de la sección de De Candolle, quedando éste comprendido por la especie asiática *K. obovata* (Ledeb.) A. Gray (= *Eritrichium obovatum* (Ledeb.) DC.), *K. lithocarya* Greene ex Gray (especie nueva de California, actualmente *Plagiobothrys*), *K. heliotropioides* (A. DC.) A. Gray (= *Antiphytum heliotropioides*), *K. floribunda* (Torr.) A. Gray (= *A. floribundum*) y *K. parryi* (Watson) A. Gray (= *A. parryi*).

Con base en este trabajo, Rose (1890) publica dentro del género *Krynitzkia*, una nueva especie de Baja California colectada por Palmer, denominándola *K. peninsularis*. En 1981, Conzatti emplea, en la Flora Sinóptica Mexicana, la circunscripción del subgénero *Amblynotus* de *Krynitzkia*, ya incluyendo a la especie de Rose.

El género *Krynitzkia* resulta ser, sin embargo, un grupo heterogéneo, y autores como Greene (1887) empiezan a reubicar a sus integrantes, razón por la que Loesener (1913) cambia *K. heliotropioides* al género *Cryptantha* Lehm. ex G. Don (= *C. heliotropioides* (DC.) Loes.) y Macbride (1916) crea el género *Amblynotopsis* para reunir en un grupo natural a las especies norteamericanas del subgénero *Amblynotus* de Gray, descartando de éste a *K. lithocarya* y *K. obovata*. El trabajo incorpora la especie de Rose (*Amblynotopsis peninsularis* (Rose) J.F. Macbr.) y describe como nueva especie a *Amblynotopsis duranguensis*, muy similar a *A. floribunda* (Torr.) J.F. Macbr. (= *Antiphytum floribundum*), pero de acuerdo al autor, diferente por el indumento, la ornamentación de las clusas y el tamaño del cáliz. Para Macbride, el hábito, la forma en que está fijada la clusa a la ginobase y la consecuente cicatriz y ornamentación de aquélla, son características importantes para definir a los integrantes de géneros tan morfológicamente afines como lo son *Allocarya* Greene, *Plagiobothrys*, *Cryptantha* y su recién creado *Amblynotopsis*, por lo que no concuerda con la ubicación dada por Loesener a *K. heliotropioides*, pues las criptantas, a diferencia de ésta, presentan un surco en la cara ventral de la clusa. Con excepción del hábito y la distribución geográfica, Macbride considera semejantes con el género *Amblynotopsis* las características florales y del fruto de la especie asiática *Eritrichium obovatum*, tipo de la sección *Amblynotus*, por lo que el nombre dado a su nuevo género fue creado intencionalmente para evidenciar una aparente relación con esta especie. Johnston (1924) crearía posteriormente el género monotípico *Amblynotus* para ubicar a la especie asiática como *A. obovatus* (Ledeb.) I.M. Johnston, utilizando el nombre de la sección de De Candolle. Actualmente se han descrito tres especies más en el género y Weigend *et al.* (2013) lo han resuelto

anidado dentro de *Eritrichium*, tribu Cynoglosseae. Con esta evidencia, se descarta cualquier relación con *Antiphytum*, que se halla dentro de Echiochileae.

Durante ese tiempo, como especies sudamericanas de *Antiphytum* sólo fueron descritas *A. Börnmülleri* Pilger y su variedad *asperior* en 1906, especie muy cercana a *A. tetraquetrum* que Pilger diferenció por las bases cordadas de sus hojas más anchas, inflorescencias acortadas más densas y sépalos estrechos. En 1909, Arechavaleta describió e incluyó después en la Flora Uruguay a *Myosotis Berroi*, especie dedicada al señor Berro quien encontrara la planta en los “‘Cerros del Gobierno’, *pedregosos y áridos*”. Hasta entonces las especies sudamericanas eran colectas realizadas en Brasil, y al parecer Arechavaleta no revisó la literatura de *Antiphytum* al publicar su nueva especie, pues la descripción coincide con *A. stoechadifolium* (Cham) DC., como comentara Johnston (1924a). El nombre, inválido por no designar tipo en la publicación, no fue incluido en ningún trabajo posterior, y su uso sólo se encontró en un ejemplar herborizado de GH (Rosengurt 2346) bajo la combinación *Antiphytum berroi*, nombre inválido y escrito por el colector uruguayo que muy probablemente conocía la literatura de Arachevaleta.

La circunscripción del género *Antiphytum*, incluyendo nuevamente integrantes sudamericanos y norteamericanos, la realizó Johnston en 1923. Johnston notó que el género de Macbride no había sido contrastado con las especies sudamericanas a las que se había restringido el género *Antiphytum*, y que tal análisis arrojaba, como únicas diferencias entre ellos, el color azul de la flor y la filotaxia totalmente opuesta de las especies sudamericanas, contra el color blanco y amarillo y la filotaxia alterna hacia las inflorescencias de *Amblynotopsis*. Estas diferencias fueron consideradas insuficientes por Johnston, pues él escribe que si el color de la flor fuera característica importante, se deberían erigir tres géneros, ya que “sólo *Antiphytum peninsulare* (combinación usada por vez primera por Johnston) tiene flores blancas, mientras el resto de las mexicanas, amarillas”, lo cual hace pensar que Johnston únicamente vio ejemplares herborizados, ya que todos los representantes norteamericanos las tienen blancas, y el herborizado les da un tono amarillento. Para la filotaxia, Johnston había encontrado que en *Amblynotopsis* iba desde alterna a opuesta, pasando por todas las gradaciones. Con estos criterios, unificó bajo el género *Antiphytum* al género *Amblynotopsis* y a las especies sudamericanas.

El trabajo de Johnston de 1923 es la primera revisión formal del género *Antiphytum* con integrantes sudamericanos y norteamericanos desde que fuera publicado por Meisner. En este trabajo, Johnston valida sólo dos especies sudamericanas para el género: *A. cruciatum* (Cham.) DC y *A. tetraquetrum* (Cham.) DC, con *A. stoechadifolium* siendo sinónimo de la primera y *A. Börnmülleri* de la segunda. En las especies norteamericanas reinstaura la nomenclatura de las especies que ya habían sido referidas con anterioridad en *Antiphytum*, realiza la nueva combinación para *Antiphytum peninsulare* (Rose) I.M. Johnst. y sinonimiza *Amblynotopsis durangensis* dentro de *Antiphytum floribundum*. Como adiciones al género, incluye a *A. paniculatum* I.M. Johnst., especie inicialmente descrita como *Lithospermum linifolium* M. Martens y Galeotti en 1844 antes del trabajo de De Candolle, aunque posterior al de Meisner. Johnston no pudo usar el epíteto del basiónimo porque De Candolle en 1846 ya había usado la combinación *Antiphytum linifolium* para la *Anchusa oppositifolia* de Kunth. Finalmente, describe dos nuevas especies, *A. caespitosum* I.M. Johnst. y *A. nudicalces* I.M. Johnst.

Algunos integrantes del género continuaron siendo trabajados por Johnston en algunos de sus trabajos posteriores: en 1924, Johnston mantiene la circunscripción del trabajo de 1923; en 1925 establece la identidad de *Amsinckia mexicana* como sinónimo taxonómico de *A. floribundum*, y en 1927, en su revisión de las Boraginoideae de Sudamérica, declara que el género *Antiphytum* está aún sujeto a revisión y que a las especies mexicanas el nombre genérico *Amblynotopsis* es aplicable; también llama “verdadero *Antiphytum*” al material sudamericano, pero insiste en la carencia de caracteres fundamentales para separar a las especies mexicanas del género, por lo que lo sigue manteniendo con miembros de ambas regiones geográficas. En el trabajo de ese año cambia la circunscripción de *Antiphytum*, pues reinstaura el género *Thaumatocaryon* de Baillon para ubicar a *A. tetraquetrum* (*Thaumatocaryon tetraquetrum* (DC.) I.M. Johnst.), que por primera vez sale de *Antiphytum*. A esta especie le corresponden como sinonimias las especies *A. Bornmülleri*, *A. Bornmülleri* var. *asperior* y *Thaumatocaryon hilarii* Baill., tipo de *Thaumatocaryon*. En el género de Baill. también incluye dos especies que Fresenius (1857) había ubicado anteriormente en *Moritzia*, género sudamericano con el que tiene relación (Johnston, 1927; Riedl, 1993; Weigend *et al.*, 2010). Junto con este cambio, Johnston reconoce las especies restantes de Chamisso como diferentes, por lo que reinstaura a *Antiphytum stoechadifolium* (Cham.) DC. como especie aparte de *A. cruciatum*, dejando ver la reserva en la decisión, pues reconoce la pobreza del material que pudo examinar.

Otras especies que corresponden al género *Antiphytum* fueron publicadas independientes al trabajo de Johnston. En 1926, Brand publicó bajo el género *Amblynotopsis* dos nuevas especies, *A. Ehrenbergii* y *A. humilis*, las cuales no han sido citadas subsecuentemente, salvo por él mismo en 1931 y en el trabajo de Govaerts (1995) bajo la nomenclatura del género *Antiphytum*, sin embargo, en éste sólo aparecen enlistadas sin diagnosis, discusión ni referencias. Finalmente, el último miembro del género en ser descrito fue *Antiphytum hintoniorum* Higgins & Turner, en 1983, una especie arbustiva endémica a suelos yesosos, de Galeana, Nuevo León, con filotaxia opuesta y la única sin sinónimos nomenclaturales ni taxonómicos.

El nombre Antiphytum y su mantenimiento

Que la especie que llevara a De Candolle a crear un nuevo género no fuera al final parte de éste, es quizá desafortunado en términos nomenclaturales y, aunado a la confusión descrita anteriormente, dio lugar a una larga disertación por parte de Brand (1929) para proponer mandar a la sinonimia el nombre *Antiphytum*. Ni Meisner ni De Candolle establecieron tipo para el género, y ante la evidencia posterior de la heterogeneidad de sus integrantes, la aceptación y circunscripción de éste fue variando de acuerdo a la descripción de otras especies dentro de *Antiphytum*, la consideración de que el género era sinónimo o una sección dentro de otro género más grande, o reservado para las especies sudamericanas de Chamisso.

Johnston lectotipificó el género en 1923 con *Antiphytum cruciatum* (Cham.) DC., considerando que de la publicación original, y “por lógica de residuos”, las especies de Chamisso eran las que tenían mayor representación dentro del género y por tanto, eran sobre las que debería preservarse el nombre, ya que las otras dos especies de la publicación pertenecían a géneros diferentes, además de que “el uso había mantenido el nombre sobre estas especies y coincidían en cada aspecto de la diagnosis original, a excepción de nunca ser hierbas” (aunque en la diagnosis de De Candolle de 1846 el hábito es de sufrútices para el género, rara vez hierbas y en la de Meisner incluye ambos).

Para Brand (1929), en cambio, no se justifica el uso del nombre ni siquiera para las especies sudamericanas, pues la especie que dio origen al género es un *Heliotropium* y la primera en ser enlistada una *Allocarya* (según Brand), por lo que la definición del género ha sido errónea desde sus orígenes y no puede proceder la tipificación que propone Johnston; incluso exclama en su trabajo que si un género conformado por especies que no sólo son de géneros diferentes, sino de tribus distintas tenga derecho a existir (“Hat ein solches Genus Existenzberechtigung?”).

El concepto del género en este punto y para este autor no es únicamente nomenclatural, pues es claro que Brand no reconoce como un grupo natural la unión de las especies sudamericanas y norteamericanas de *Antiphytum*, pues crea el nuevo género *Chamissoniophila* para las especies de Chamisso (quedando como *C. cruciata* (Cham.) Brand y *C. stochaedifolia* (Cham.) Brand) y propone *Amblynotopsis* de Macbride para las norteamericanas. Así mismo, transfiere el género *Thaumatocaryon* como una sección dentro de *Moritzia*, de forma que *T. tetraquetrum* se transforma en *M. tetraquetra* (Cham.) Brand, a la cual le reconoce la variedad *Bornmülleri* y la subvariedad *asperior*.

Para 1931, Brand realiza cambios de circunscripción y nomenclatura en *Amblynotopsis*: cambia *Amblynotopsis paniculata* (Johnston) Brand a *A. linifolia* (M. Martens y Galeotti) Brand, respondiendo al epíteto del basiónimo y no al nombre dado por Johnston, ya que la combinación no tenía problemas en *Amblynotopsis* y, excluye a *A. floribunda* del género, creando en vez al monotípico *Amphibologyne* para incluir a la especie bajo el nombre de *A. mexicana* (M. Martens y Galeotti) Brand; combinación que usa como basiónimo a *Amsinckia mexicana*, descrita antes que *Eritrichium floribundum*. Brand considera necesaria esta transferencia por la variación en la ginobase de los especímenes que componen la especie, dentro de la cual incluye a *A. durangensis* como sinónimo (aunque no cita a esta especie como tal al inicio de la descripción de 1931 del género *Amphibologyne*, pero sí al final de *Amblynotopsis*, mientras que en el trabajo de 1929 ni siquiera la menciona).

Johnston (1966), en la Flora de Texas, no concuerda con mandar a la sinonimia el nombre *Antiphytum*, pues alega que por consistencia muchos géneros linneanos deberían ser también tratados como sinónimos según el argumento de Brand, y que las especies sudamericanas de Chamisso sirven en la tipificación del género, pues *A. cruciatum* estaba incluida en la publicación original, por lo que el nombre puede preservarse. Tampoco concuerda con la exclusión de *Antiphytum floribundum*, a la que reincorpora al género, pues, aunque peculiar respecto al resto de integrantes de *Antiphytum*, Johnston afirma que son muchos los caracteres que la unen al género y ninguno que la separe.

El proceso de tipificación realizado por Johnston (1923) es totalmente válido, pues se debe tipificar con la especie que reúna las características de la publicación original y no con la primera en ser enlistada (Dra. Sara Knapp, *com. pers.*). Por tanto, el nombre *Chamissoniophila* es un nombre superfluo y el nombre *Antiphytum* está siendo correctamente aplicado y no requiere ser propuesto como nombre conservado. El nombre *Amblynotopsis*, en cambio, es necesario para las especies norteamericanas, si éstas no forman un grupo monofilético con las especies sudamericanas a las que está asociado el nombre *Antiphytum*.

Evaluaciones finales

La herencia que se tiene del género, es aquella que legó Johnston, principalmente con su revisión de 1923 y la re-circunscripción de 1927. Muchos tratamientos y trabajos que contienen al género se basan en las diagnósis dadas por este autor, con poca atención a las críticas de Brand, sus cambios o inclusiones. De esta forma, el concepto que se sigue de *Antiphytum* es la estructura genérica que Johnston en 1927 consideró que necesitaba mayor estudio y revisión. Es claro una vez que se debe enfrentar al material de herbario, que toda esta historia taxonómica confusa y caótica del género, ha dado por resultado un entendimiento muy precario de las características que comparten sus integrantes y que los define como tal, lo cual se observa en las etiquetas con sinonimias y determinaciones erróneas, producto de que tras Johnston, poco se ha trabajado de este género

Antiphytum: "planta de hojas opuestas"

Reconocimiento del género

Real Expedición Botánica a Nueva España - Colector junto con Sessé (1787-1803).



Mociño



Iconografía no. 288, Mociño y Sessé (2010) "*Symphitum fruticosum*". Esta iconografía despertará la inquietud de reconocer un nuevo género.

De Candolle



Tras ver la iconografía, usa por primera vez el nombre *Antiphytum* sin publicarlo (en un manuscrito) y posteriormente, en el *Prodromus* (1846), la usa para describir *A. mexicanum*.

Meisner



Plantarum vascularium genera (1837)

Publica por vez primera el género *Antiphytum*, citando a DC, pero menciona cuatro especies sin designar explícitamente a alguna como el tipo.

Concepto actual del género

Antiphytum cruciatum
Lectotipo designado por Johnston (1923).



I.M. Johnston

Studies in the Boraginaceae (1923)

Hace la primera revisión formal del género (1923) con integrantes sudamericanos y norteamericanos. Lo circunscribe por el hábito, color de flores y el estigma geminado.



La iconografía de Mociño y Sessé (2010) corresponde a *Heliotropium calcicola* Fernald.

Cronología del género y sus especies

* = posteriormente transferidas a *Antiphytum*.

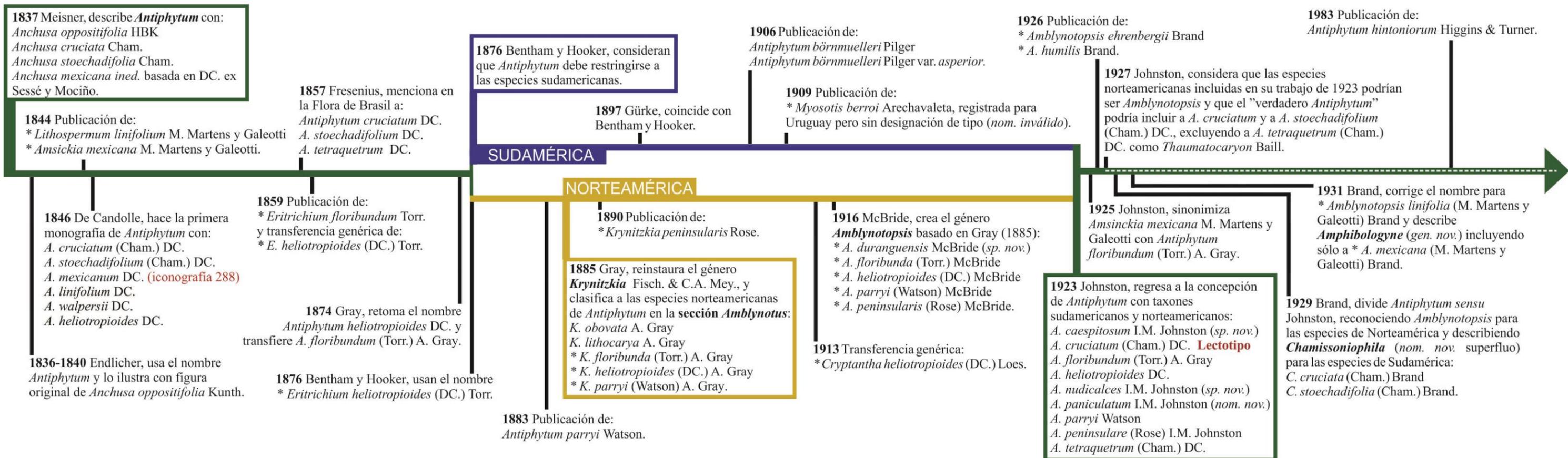


Fig. 3. Resumen esquemático de la historia taxonómica del género *Antiphytum*. La línea punteada en la flecha del cronograma indica la incertidumbre sobre si el género contiene especies norteamericanas o está restringido a las especies de Sudamérica.

Circunscripción de *Antiphytum*

Trabajo de campo y herbario

Se revisaron en total 755 ejemplares herborizados. Las especies descritas por Brand, *A. humilis* y *A. ehrenbergii*, sólo fueron conocidas del protólogo y de un fragmento para la primera, ya que no están registradas ni existen en la colección del herbario donde fue depositado el material tipo (Dr. Vogt, curador de B, *com. pers.*).

El material herborizado con el que se trabajó, mostró asimetría en cuanto a abundancia y calidad entre los morfotipos. El material sudamericano fue el más restrictivo, con sólo 21 ejemplares y la colecta más reciente datada en 1988. La mayoría del material está fragmentado y las inflorescencias se encuentran poco desarrolladas. La pobreza del material y la forma en que está montado lo hacen factible a malinterpretaciones en cuanto a número de inflorescencias axilares, forma de la hoja y tamaño del individuo, características clave en la identificación de las morfoespecies sudamericanas.

El material proveniente de Norteamérica es el mejor representado en herbarios internacionales y por razones obvias, en MEXU y otros herbarios nacionales. Hubo especies descritas en la literatura que contaron con pocos (*A. paniculatum*) o ningún ejemplar herborizado (*A. ehrenbergii*, *A. humilis*, *A. nudicalces*). También se se contó con la colecta de Seler (3073) de Comitán, Chiapas, fechada en 1856, que fue parte de la serie tipo utilizada por Johnston en 1923 para describir *A. caespitosum*. Este registro representa la posición geográfica más sureste del género en México y la única colecta en ese estado.

En Hidalgo, se colectaron plantas de las localidades tipo que pudieran asociarse con la descripciones del protólogo para *A. ehrenbergii* y *A. humilis* (Brand, 1926). Con las mismas intenciones se colectó en Oaxaca, en búsqueda de *A. nudicalces* (Johnston, 1923). En Chiapas se hizo una búsqueda en los alrededores de Comitán para verificar la presencia de *A. caespitosum*, pero por la ambigüedad de la información de la etiqueta, no se encontró ningún *Antiphytum*. En el caso de *A. paniculatum*, dada su distribución restringida a Tehuacán con su más reciente registro de 1905, la localización de una nueva población a las afueras de la zona urbana de Tehuacán, permite descartar la idea de extinción generada por la ausencia de nuevas colectas y el proceso de urbanización del área.

Morfología fase I

A pesar del problema histórico de circunscripción, *Antiphytum* es un género que morfológicamente se puede reconocer por las características del fruto, en cuanto a la cicatriz dejada por el modo de inserción a la ginobase, así como la forma de ésta. Durante la revisión del material, se encontró que es confundido principalmente con el género *Cryptantha* Lehm. ex G.Don de la tribu Cynoglosseae y en menor grado se han identificado como *Antiphytum* ejemplares del género *Heliotropium* L. (Heliotropiaceae) y *Lithospermum* L. (tribu Lithospermeae, Boraginaceae). *Heliotropium* tiene estilo terminal y no pertenece a Boraginaceae (Weigend *et al.* 2010). *Lithospermum* tiene clusas unidas basalmente a la ginobase, erectas, lisas a ligeramente foveadas, blancas y lustrosas (Cohen y Davis, 2009); *Cryptantha* tiene una ginobase piramidal del largo (o casi) de las clusas alargadas y lanceoladas, y una cicatriz en forma de surco en toda la cara ventral de éstas (Johnston, 1923). Distintivamente, *Antiphytum* presenta clusas ovoides a lanceoladas angulosas, con cicatrices

ventrales en posición infra-ventral, supra-basal o basal, con la ginobase plana a cortamente piramidal, así como una perforación en la parte superior de la cicatriz que se corresponde con un tallo filiforme de la ginobase (ver Figs. 13 y 14). Esta descripción, que incluye tanto a ejemplares examinados de Norteamérica y Sudamérica considera que el fruto, elemento empleado comúnmente dentro de la taxonomía de Boraginaceae, no es un factor disruptivo entre las especies de ambos hemisferios. El resto de caracteres morfológicos que diferencian a los morfotipos sudamericanos de los norteamericanos, a excepción del color, se encontraron como gradaciones en el género: las hojas opuestas se presentan en algún grado dentro de todos los morfotipos norteamericanos y uno de ellos comparte la filotaxia totalmente opuesta de los morfotipos sudamericanos; la inserción de las clusas en los norteamericanos va de mayormente infra-ventral a supra-basal, culminando en basal en los morfotipos de Sudamérica, con presencia de un estípite en la cara ventral de cuatro morfotipos. Sólo el color de las flores es un cambio que se atañe con la geografía: corolas blancas en el hemisferio norte contra azules en el sur.

Considerando los ejemplares de Norteamérica y Sudamérica, las características asociadas a estructuras fértiles que sirvieron para definir morfotipos fueron, en orden no jerárquico: 1) flores solitarias o arregladas en cimas helicoidales, 2) presencia o ausencia de fornículos en la corola, 3) largo de las cimas helicoidales, 4) tamaño de la corola, 5) posición de la cicatriz de la clusa, 6) color de la corola, 7) forma de la ginobase y 8) presencia o ausencia de un estípite en la cara ventral de la clusa.

Vegetativamente, los morfotipos reconocidos se pueden dividir claramente en aquellos en los cuales no se presenta una roseta basal como porte distintivo de la planta, de aquellos en los que sí. Las hojas caulinares pueden ser totalmente opuestas o mayormente alternas, principalmente hacia las inflorescencias. La forma y tamaño de la hoja varían entre y al interior de los morfotipos y los tallos y hojas pueden o no presentar tricomas glandulares.

Una vez asociados a los nombres disponibles para el género, el trabajo morfológico en esta fase resultó en la separación de 10 morfoespecies para Norteamérica y dos para Sudamérica; además de dos especies nuevas con distribución exclusiva en el estado de Guerrero. Las morfoespecies y el número de ejemplares revisados son, en orden decreciente, *A. heliotropioides* (326), *A. floribundum* (130), *A. caespitosum* (118), *A. parryi* (68), *A. hintoniorum* (23), *A. paniculatum* (22), *A. peninsulare* (14), *A. cruciatum* (13), *A. stoechadifolium* (8), *A. sp. 1* (4) y *A. sp. 2* (2). Para las morfoespecies *A. ehrenbergii* (4), *A. humilis* (6) y *A. nudicalces* (25), designadas por localidad tipo, se usaron únicamente las colectas generadas en este trabajo. Los ejemplares correspondientes a las especies nuevas fueron encontrados y examinados en la última parte de este trabajo, y sólo *Antiphytum* sp. 1 fue usado en el trabajo molecular; ninguno se estudió palinológicamente. Las morfoespecies y su ubicación geográfica se enlistan en el Cuadro 2.

Descripción sucinta de las morfoespecies

Antiphytum floribundum y *A. paniculatum* son las únicas morfoespecies sin fornículos y presentan roseta al igual que *A. caespitosum*, *A. humilis*, *A. nudicalces* y *A. parryi*. El conjunto de arrosietadas, excluyendo a *A. floribundum*, forma un grupo con elementos casi homogéneos a nivel vegetativo, sobre todo en los estadios más tempranos de desarrollo, cuando las inflorescencias están inmaduras o no se cuenta con flores para la identificación. A éste se ha denominado el grupo de las arrosietadas

Cuadro 2. Morfoespecies reconocidas y distribución geográfica

Morfoespecies	Distribución			
	NA*	SA*	Países	Estados o Departamentos
<i>A. cruciatum</i>		○	Brasil, Uruguay	Río Grande do Sul / Cerro Largo
<i>A. caespitosum</i>	○		México	Guerrero, Chiapas (?), Oaxaca, Puebla
<i>A. ehrenbergii</i>	○		México	Hidalgo
<i>A. floribundum</i>	○		México, EUA	Chihuahua, Coahuila, Durango, Jalisco, Michoacán, SLP**, Zacatecas / Nuevo México, Texas
<i>A. heliotropiodes</i>	○		México, EUA	Chihuahua, Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, SLP**, Tamaulipas, Zacatecas / Texas
<i>A. hintoniorum</i>	○		México	Nuevo León
<i>A. humilis</i>	○		México	Hidalgo
<i>A. nudicalces</i>	○		México	Oaxaca
<i>A. paniculatum</i>	○		México	Puebla
<i>A. parryi</i>	○		México	Guanajuato, Hidalgo, México, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala
<i>A. peninsulare</i>	○		México	Baja California
<i>A. stoechadifolium</i>		○	Brasil, Uruguay	Río Grande do Sul, São Paulo / Rivera
<i>A. sp.1</i>	○		México	Guerrero
<i>A. sp.2</i>	○		México	Guerrero

*NA: Norteamérica; SA: Sudamérica; ** San Luis Potosí

del este de México, ya que la única morfoespecie arrositada que se distribuye en el occidente del país es *A. floribundum* (Cuadro 2). En este grupo se identificaron la mayoría de errores de determinación en el género. Para reconocer cada morfoespecie, se requirió de una combinación de características concernientes a la inflorescencia, el ancho del limbo floral y la presencia o ausencia de fornículos. La flor es vital para un reconocimiento entre éstas: *A. caespitosum* y *A. nudicalces* se caracterizan por flores con fornículos en la garganta de 5 hasta 8 mm de ancho; *A. paniculatum* puede ser identificada por no presentar fornículos en la corola; *A. parryi* y *A. humilis* presentan flores con fornículos y limbo floral de 2 a 4 mm de ancho, que es la medida más pequeña dentro del género. En muchos de los ejemplares de estas dos últimas morfoespecies, se adoleció de carencia de flores. A pesar de ello, se encontraron dos intervalos sin traslape en el tamaño de la corola: de 2 a menos de 3 mm de diámetro, y 3 a 4 mm de diámetro. Los primeros se presentan a partir de Tehuacán hasta el norte de Oaxaca, mientras que los segundos se distribuyen a partir de Tehuacán hacia San Luis Potosí. Los ejemplares de corolas más pequeñas también presentaron algunas flores con fornículos poco desarrollados o incompletos, con sólo tres de cinco (colectas AGM 2515; JN 54; JR 3085).

Antiphytum heliotropioides y *A. floribundum* son las morfoespecies de más amplia distribución geográfica. Aunque con una estructura generalizada fácil de reconocer, en ambas se presenta variación en el tamaño del individuo, hojas y brácteas florales. En *A. floribundum*, además, se encontró variación entre ejemplares en el tipo y grado de pubescencia, en el tamaño del cáliz y la ornamentación de las clusas -de marcadamente verrugosa a casi lisas-, y en la forma de la ginobase,

que va de plana a depreso-piramidal incluso en un mismo individuo; estas características llevaron a Macbride (1916) a describir a *Amblynotopsis duranguensis* y a Brand (1931) a erigir al género *Ambhibologyne* para este morfotipo. La morfoespecie asignada como *A. ehrenbergii* no difirió conspicuamente de *A. heliotropioides*, sino que se observó como parte de su variación.

Antiphytum peninsulare, con una distribución restringida en Baja California Sur, es fácilmente reconocible por el limbo floral de hasta 1 cm de ancho y las hojas lineares conspicuamente ciliadas. La morfoespecie *A. hintoniorum* es la que evidenció cabal consenso morfológico y una gran diferencia respecto al resto de morfoespecies. Es la única morfoespecie norteamericana que presenta hojas totalmente opuestas y, la única del género que en vez de inflorescencias, presenta flores solitarias rematando las ramillas, junto con un porte arbustivo. Su distribución se restringe a los suelos yesosos en el municipio de Galeana, Nuevo León.

Los morfotipos de Sudamérica tienen filotaxia totalmente opuesta y a pesar del pobre material revisado, se reconocieron dos morfoespecies: *A. cruciatum* y *A. stoechadifolium*, que se pueden diferenciar por la forma de las hojas y el número de inflorescencias axilares que porta cada una. En estas morfoespecies se observaron tricomas glandulares no distribuidos de forma regular en las partes más apicales de los órganos aéreos y en las inflorescencias, los cuales no estuvieron presentes en todos los ejemplares examinados y fueron difíciles de encontrar.

Finalmente, las especies nuevas se caracterizan por inflorescencias de tipo laxo paniculiforme, que no se corresponden con ninguna descripción dada anteriormente para especies del género, ni con el resto de morfoespecies reconocidas, aunque se asemejan a la inflorescencia que presenta *A. floribundum*. *Antiphytum* sp. 1 comparte el tipo de cicatriz y la presencia de estípites en las clusas con esta última, pero posee fornículos en la garganta de la corola. *Antiphytum* sp.2 no presenta estípites en las clusas, tiene corolas con fornículos y la cicatriz de la clusa ocupa una posición infra-ventral, como en la mayoría de las morfoespecies norteamericanas; sólo se puede asociar a *A. floribundum* por la forma de la inflorescencia. Ninguno de los ejemplares examinados fue colectado con órganos subterráneos ni con las partes basales, por lo que se desconoce la presencia o ausencia de roseta, sin embargo, la forma y tamaño de las hojas caulinares también son peculiares con respecto al resto del género. Estas especies son los únicos exponentes norteamericanos que presentan tricomas glandulares hacia los ápices de la planta, como los encontrados en las morfoespecies sudamericanas.

Estudio palinológico

La observación y descripción palinológica del género por medio de microscopía óptica, se dificultó por el tamaño de los granos de polen y lo escaso de éstos en las preparaciones. Fueron pocas las mónadas encontradas en vista polar y ecuatorial, y en muchas morfoespecies no se pudieron realizar las mediciones precisas de las aberturas, ni de los ejes polar y ecuatorial.

Por estas razones, de las morfoespecies reconocidas se describieron con detalle las características del polen de *A. caespitosum*, *A. heliotropioides*, *A. hintoniorum*, *A. peninsulare* y *A. stoechadifolium*. El polen correspondiente a *A. parryi*, *A. paniculatum*, *A. floribundum*, y de muestras colectadas en las localidades tipo de *A. ehrenbergii* y *A. humilis*, no permitió la observación minuciosa ni la toma de medidas necesarias para realizar descripciones comparativas.

Sin embargo, el polen, más que para buscar caracteres diagnósticos de cada morfoespecie considerada en el género, se ha empleado en este trabajo para la delimitación genérica de *Antiphytum*. Por ello, independientemente de la falta de descripción palinológica de todas las morfoespecies, el polen ha arrojado características importantes que sostienen al grupo.

De acuerdo a lo observado, el polen no evidencia separación entre la morfoespecie sudamericana y las norteamericanas. De todas las observaciones realizadas se puede proponer un esquema general de la morfología y arquitectura del polen de *Antiphytum*, que se presenta tanto en *A. stoechadifolium*, como en las morfoespecies norteamericanas: mónadas isopolares subproladas, tricolporadas, ectoaberturas con membrana colpal verrugada y endoaberturas con costae transversales convergentes sin bordes meridionales; área polar grande, contorno polar circular a levemente cóncavo; exina tectada perforada de estructura columelar y con patrón microreticulado.

Este tipo palinológico de *Antiphytum*, muestra características en común con los otros dos géneros que forman la tribu Echiochileae. En conjunto, esta tribu se puede distinguir por las mónadas de forma subprolada a más o menos redondeada o cuadrangular en vista ecuatorial, con sólo dos a tres aberturas iguales, que pueden ser colpos o colporos, la membrana colpal verrugada y la exina perforada (Johnston, 1957, 1966; Lönn, 1999, este trabajo). El polen de *Ogastemma*, que es un género monotípico distribuido en las Islas Canarias, norte de África y Arabia (Lönn, 1999), muestra gran afinidad con el de *Antiphytum*, y no es posible, con la descripción de Lönn (1999), saber en este punto cuáles son sus diferencias. Además, ambos géneros se resuelven como grupos hermanos en las filogenias.

En suma, el polen no sólo ratifica las relaciones filogenéticas para *Antiphytum* propuestas por Långström y Chase (2002); Långström y Oxelman (2003), Weigend *et al.* (2010), Nazaire y Hufford (2012), Weigend *et al.* (2013) y Cohen (2013), al agruparlo con *Echiochilon* y *Ogastemma* dentro de Echiochileae, sino que además presenta características suficientes para mantenerlo entendido como las especies norteamericanas y sudamericanas.

En el cuadro 3 y figura 4, se resumen de forma comparativa las características de la tribu Echiochileae y sus componentes, *Moritzia* y *Thaumatocaryon* de la tribu Boragineae, y las tribus Cynoglosseae y Lithospermeae, que también presentan membranas colpales.

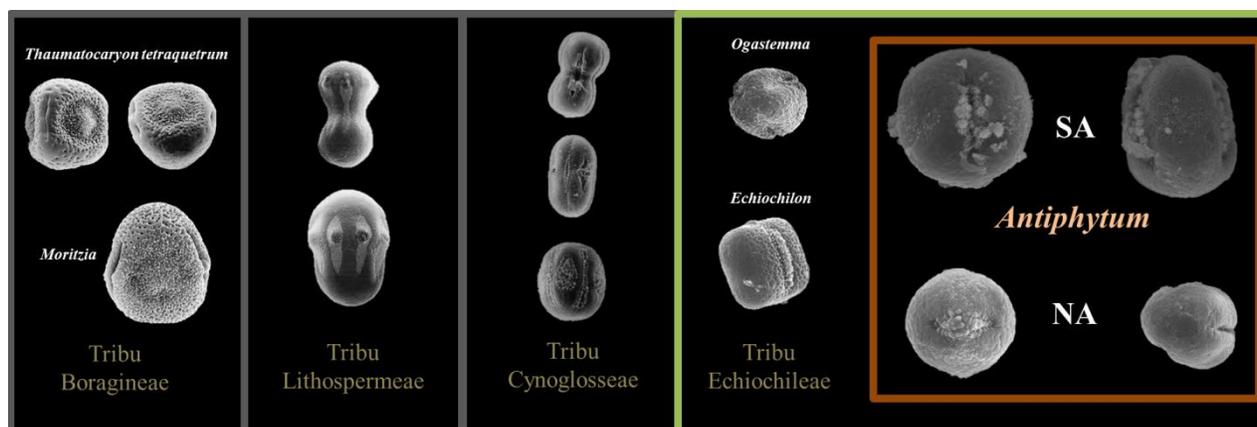


Fig. 4. Comparación en MEB, de los diferentes tipos palinológicos de las tribus de Boraginaceae, con especial énfasis en *Antiphytum*. Imágenes de Weller (1980); Díez y Valdés (1991), Lönn (1999), Weigend *et al.* (2012) y este trabajo.

Cuadro 3. Resumen comparativo del polen de las tribus, con especial énfasis en Echiochileae*

Tribu	Género	Aberturas			Membrana colpal		Forma
		Tipo	Número	Heterocolpos	Presente	Características	
Echiochileae	<i>Antiphytum</i>	Compuestas (colporos)	3	No	Sí	Verrugada	Subprolada
	<i>Ogastemma</i>	Compuestas (colporos)	3	No	Sí	Verrugada	Subprolada
	<i>Echiochilon</i>	Simples (colpos) o compuestas (colporos)	2-3	No	Sí	Verrugada	Subprolada
Boragineae	<i>Moritzia</i>	Simples (colpos)	3-4 (-5)	No	No		Prolada
	<i>Thaumatocaryon</i>	Simples (colpos)	3	No	No		Hexagonal
Lithospermeae		Simples (poros, colpos) y compuestas (colporos)	3-20	No	Sí	Microequinada	Subesferoidal, prolada, ovoide
Cynoglosseae		Simples (colpos, poros, pseudocolpi) y compuestas (colporos)	6-8-10	Sí	Sí	Verrugada	Prolada o perprolada

*Información tomada de Díez y Valdés (1991); Lönn (1999), Liu *et al.* (2010); Weigend *et al.* (2009); Weigend *et al.*, (2010); Cohen (2014); este trabajo.

Características palinológicas en las morfoespecies de *Antiphytum*

Las figuras 5, 6 y 7 presentan las imágenes de los granos de polen de *Antiphytum* en microscopía óptica, MEB y representación esquemática.

Tamaño. El eje más grande de los granos de polen mide entre 13.4-19 μm (ver Cuadro 4). La morfoespecie sudamericana tiene la mónada más grande y la ectoabertura más larga en el género, mientras que *A. heliotropioides* es la morfoespecie con el grano de polen más pequeño. Dentro de las morfoespecies norteamericanas, *A. caespitosum* es la de mayor tamaño de polen.

Membrana colpal verrugada. Presenta la densidad de verrugas concentrada principalmente en la zona que coincide con la endoabertura, con las verrugas más grandes perfilando el borde de la ectoabertura, mientras que hacia los ápices se presentan unas pocas de tamaño pequeño (menores a 1 μm de ancho). La anchura de la membrana colpal y el tamaño de las verrugas que la forman, fueron características distintivas entre morfoespecies (ver Cuadro 4): las verrugas de *A. stoehadifolium* son las más grandes en el género y visibles a un aumento de 40X, contrario a las de las morfoespecies norteamericanas, cuyo tamaño las hace visibles sólo a 100X. En éstas, las verrugas son prácticamente semejantes en tamaño y cualitativamente más pequeñas que las de la sudamericana. La membrana colpal más ancha, después de *A. stoehadifolium*, se presenta en *A. caespitosum*; y la más estrecha en *A. hintoniorum* (Cuadro 4).

Cuadro 4. Medidas de mayor a menor tamaño de las morfoespecies mejor representadas palinológicamente

Morfoespecies	EP (µm)	EE (µm)	EP/EE	Forma	Índice del área polar	Ancho de la membrana colpal (µm)
<i>A. stoechadifolium</i>	19	15,4	1,23	Subprolada	0.75	4
<i>A. caespitosum</i>	15,5	13	1,19	Subprolada	0.62	3,2
<i>A. hintoniorum</i>	15,3	12,8	1,2	Subprolada	0.66	2,4
<i>A. peninsulare</i>	14,7	12	1,23	Subprolada	0.68	1,6
<i>A. heliotropiodes</i>	13,4	10,9	1,23	Subprolada	0.58	1,2

EP: Eje polar; EE: Eje ecuatorial

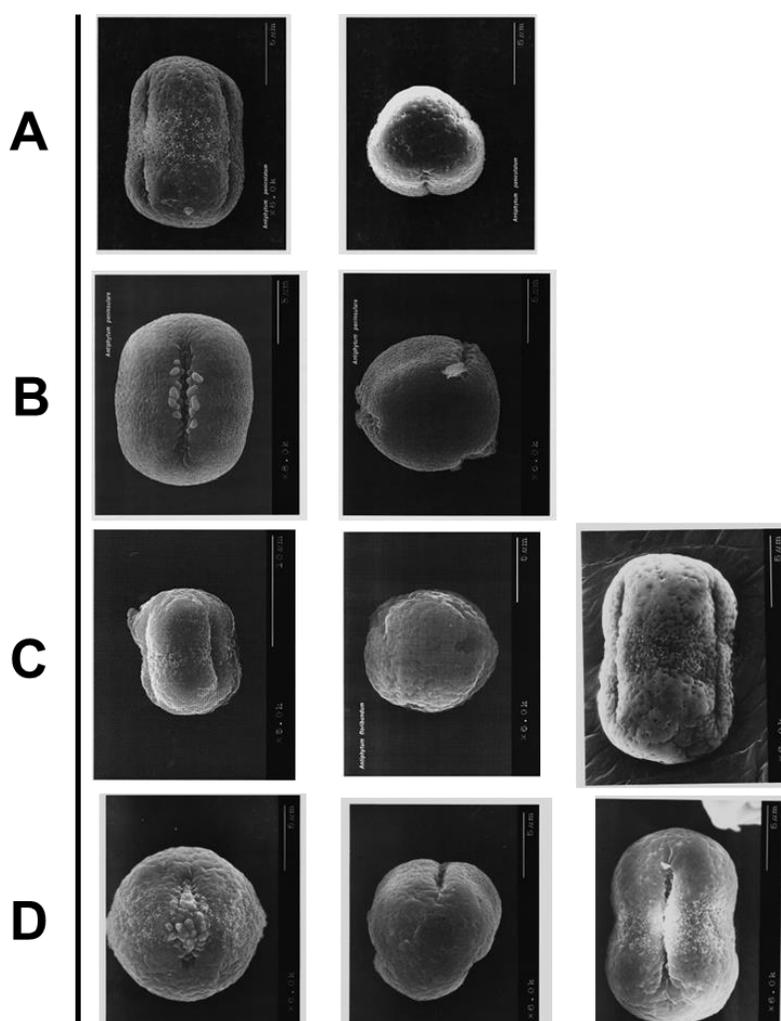


Fig. 5a. Fotografías en MEB del polen de *Antiphytum*. **A.** *Antiphytum paniculatum* P6288; **B.** *A. peninsulare* R6786; **C.** *A. floribundum* P19282 (primera de arriba a abajo), H625 (segunda y tercera de arriba a abajo); **D.** *A. caespitosum*.

Ectoabertura. Entre las morfoespecies se puede observar una separación entre las que presentan margo en los ápices de la ectoabertura y una terminación manifiestamente redondeada (*A. caespitosum* y *A. hintoniorum*), de aquellas cuyos ápices no presentan este engrosamiento y la terminación no es evidente, sino más bien difusa (*A. heliotropioides*, *A. peninsulare* y *A. stoechadifolium*).

Endoabertura. En *A. stoechadifolium* la forma es circular, en *A. caespitosum* es lalongada pero prácticamente circular a cuadrangular, y en el resto es lalongada de rectangular estrecha (*A. hintoniorum* y *A. peninsulare*) a elipsoidal (*A. heliotropioides*).

Las mónadas de *A. parryi*, *A. paniculatum* y *A. humilis*, se observaron prácticamente iguales al polen de *A. caespitosum* en forma y aberturas, pero no se obtuvieron medidas con las cuales examinar diferencias en tamaño. El material de *A. ehrenbergii* fue el más escaso de todos y no permitió reconocer alguna diferencia con respecto a lo observado para *A. heliotropioides*. El material de *A. floribundum* permitió observar el esquema general presente en las otras morfoespecies, pero no se obtuvieron datos de las aberturas.

Dado que todas las morfoespecies presentan un tipo palinológico que puede entenderse como distintivo del género *Antiphytum*, se considera que los caracteres variables entre éstas están principalmente en las aberturas. Por ello, parece posible identificar las morfoespecies del género, combinando el tamaño de la mónada con características de los colporos, tales como el ancho de la membrana colpal, el tamaño de las verrugas de ésta, la presencia o ausencia de margo en las terminaciones de la ectoabertura, así como el largo y ancho de la endoabertura.

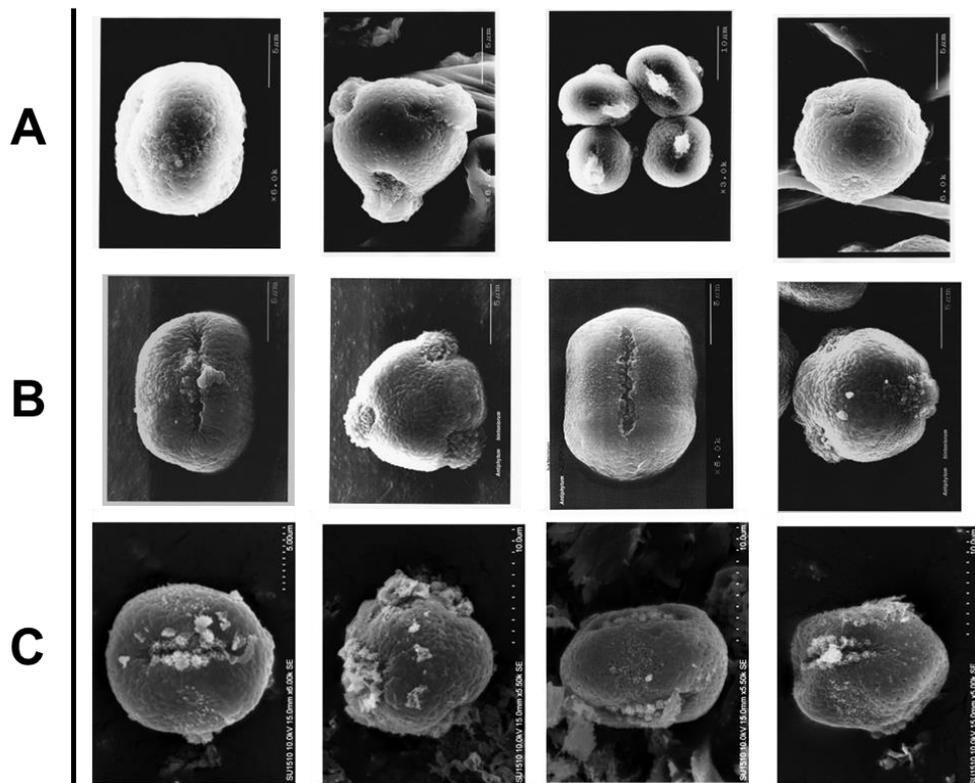


Fig. 5b. Fotografías en MEB del polen de *Antiphytum*. **A.** *Antiphytum parryi* JR49601; **B.** *A. hintoniorum* GH1878; **C.** *A. stoechadifolium* KH13468.

Empero, el tamaño de las mónadas, además del poco material que se recupera tras el proceso de acetólisis, hacen difícil la observación de estas características bajo microscopía óptica para todas las morfoespecies. A continuación, se ejemplifica la identificación a través de una clave dicotómica de polen, de las cinco morfoespecies estudiadas con detalle.

- A. Eje polar del grano de 17 hasta 19 μm , verrugas de la membrana colpal evidentes a 40x.....*A. stoechadifolium*
- AA. Eje polar del grano menor a 17 μm , verrugas de la membrana colpal no evidentes a 40x
 - B. Ectoabertura con ápices delimitados por un margo evidente y redondeado
 - C. Margo estrecho y aguzado, membrana colpal estrecha (1.2 μm).....*A. hintoniorum*
 - CC. Margo romo y ancho, membrana colpal ancha (3.2 μm) *A. caespitosum*
 - BB. Ectoabertura con ápices difusos sin margo
 - D. Endoabertura rectangular estrecha, membrana colpal ancha (2.4 μm).....
 -*A. peninsulare*
 - DD. Endoabertura elipsoidal, membrana colpal estrecha (1.6 μm)..... *A. heliotropioides*

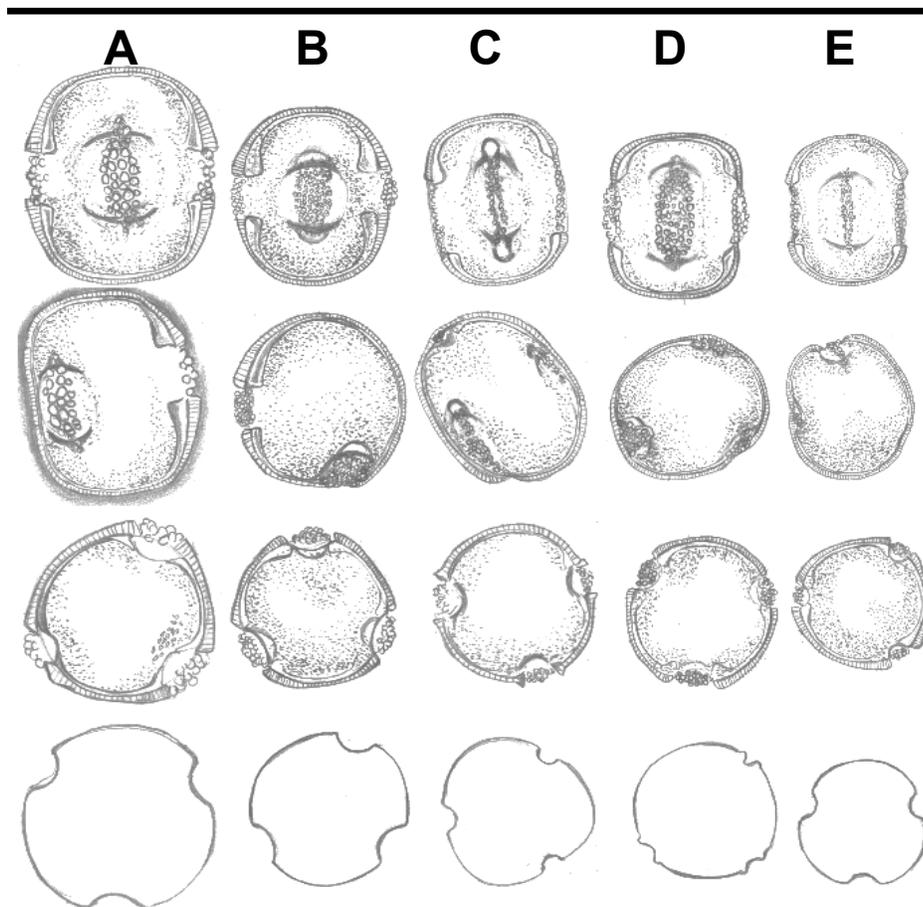


Fig. 6. Representación esquemática de las diferentes vistas del polen de *Antiphytum*, ordenadas de mayor a menor tamaño. **A.** *Antiphytum stoechadifolium*; **B.** *A. caespitosum*; **C.** *A. hintoniorum*; **D.** *A. peninsulare*; **E.** *A. heliotropioides*. De arriba a abajo: vista ecuatorial, vista ecuatorial oblicua, vista polar.

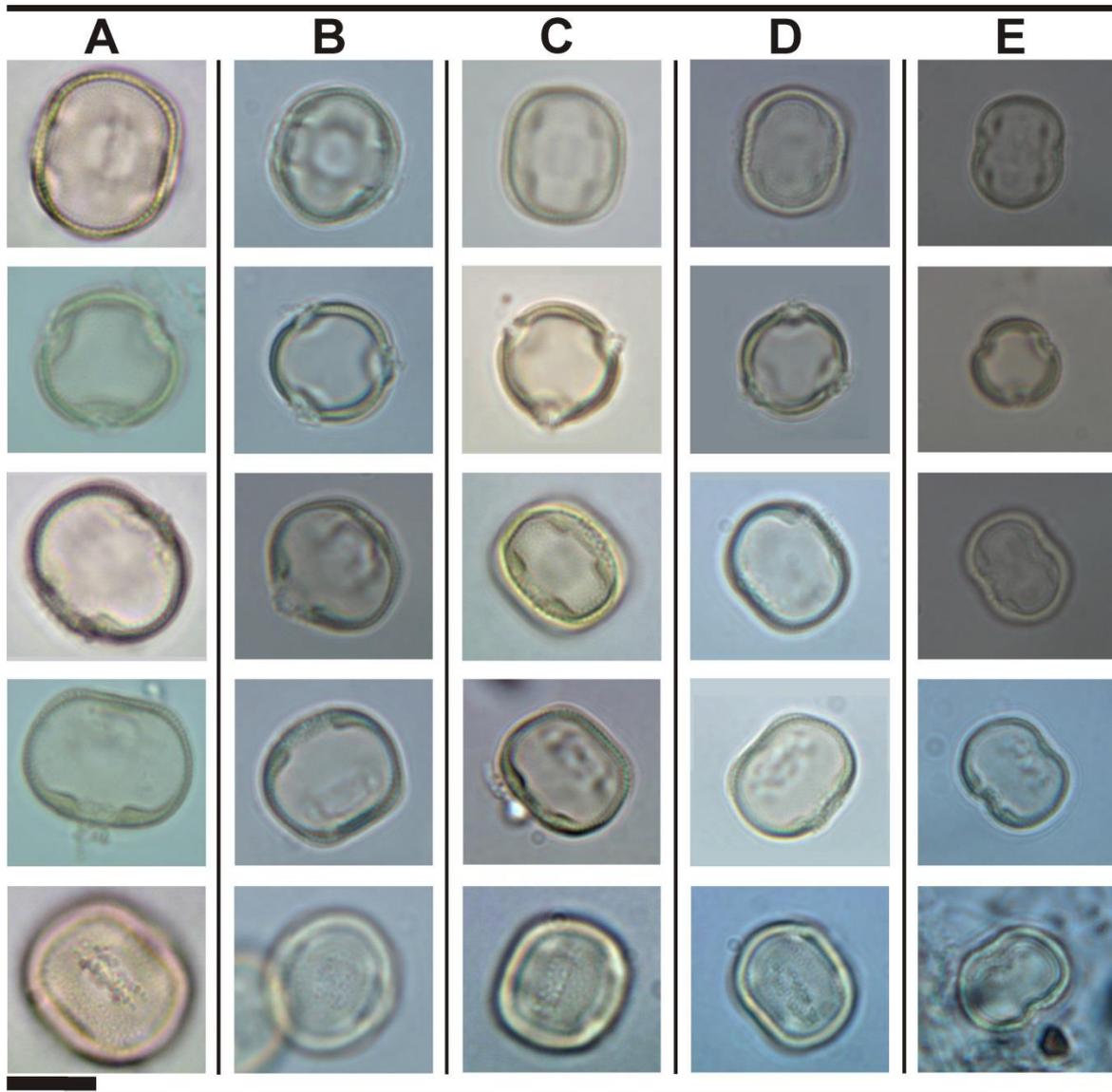


Fig. 7. Mónadas de las morfoespecies de *Antiphytum* estudiadas en detalle, ordenadas de mayor a menor tamaño. **A.** *Antiphytum stoechadifolium*; **B.** *A. caespitosum*; **C.** *A. hintoniorum*; **D.** *A. peninsulare*; **E.** *A. heliotropioides*. De arriba hacia abajo: vista ecuatorial, vista polar, vista ecuatorial oblicua. (tres últimas). Microscopía óptica. 100X. La barra de escala equivale a 10 μ m.

Estudio molecular

Se realizó PCR a un total de 180 extracciones con buena calidad de ADN, obtenidas de 198 ejemplares de *Antiphytum* de los que éste fue aislado, abarcándose las morfoespecies consideradas para el muestreo a excepción de *Antiphytum* sp. 2. El PCR fue exitoso para 63 secuencias del marcador de cloroplasto *ndhF-rpl32*, correspondiente a 11 morfoespecies norteamericanas, mientras que en ITS se lograron 126 secuencias de 10 morfoespecies norteamericanas, y una secuencia correspondiente a *A. cruciatum* de Sudamérica. Sólo se logró la paridad en secuencias para 55 ejemplares de *Antiphytum*, todos norteamericanos, con lo cual se logró una buena representación del género en Norteamérica para un análisis combinado (Cuadro 5).

Cuadro 5. Morfoespecies para los cuales se obtuvo secuencias al menos para un marcador

Morfoespecies	Secuencias		
	ITS	<i>ndhF-rpl32</i>	Ambos marcadores
<i>A. cruciatum</i>	1	0	0
<i>A. caespitosum</i>	26	6	6
<i>A. ehrenbergii</i>	3	2	2
<i>A. floribundum</i>	10*	6*	4
<i>A. heliotropiodes</i>	31	16	13
<i>A. hintoniorum</i>	8*	5	5
<i>A. humilis</i>	4	3	2
<i>A. nudicalces</i>	17	5	5
<i>A. paniculatum</i>	9	5	5
<i>A. parryi</i>	15	11	10
<i>A. peninsulare</i>	3	4	3
<i>A. sp.1</i>	0	1	0
<i>A. stoechadifolium</i>	0	0	0
Total	127	64	55

*Una secuencia obtenida de GenBank

La matriz de ITS incorporó un total de 196 secuencias, 127 de *Antiphytum*, de las que dos fueron de GenBank (Långström y Oxelman, 2003; Cohen, 2014) y 69 del grupo externo. La matriz de *ndhF-rpl32* incorporó un total de 101 secuencias, 64 de *Antiphytum*, incluyendo una de GenBank (Cohen, 2011) y 39 del grupo externo. La matriz combinada, considerando estrictamente sólo las muestras que amplificaron para ambos marcadores, contuvo un total de 55 secuencias de *Antiphytum* (una de GenBank del mismo ejemplar resguardo). Las características de las matrices, en cuanto a número de terminales, secuencias idénticas y caracteres potencialmente informativos para parsimonia, se muestra en el Cuadro 6.

Dentro de las matrices, la información útil para el análisis filogenético es exigua, es decir, estos marcadores tienen poca variación para el género. Mucha información se encuentra en el grupo externo, como se puede ver por el reducido número de caracteres potencialmente informativos para parsimonia, que hay en una matriz exclusiva de *Antiphytum* (Cuadro 6). El marcador de cloroplasto es el que tiene menor variación y bajo este escenario, hay más terminales que caracteres potencialmente informativos; incluyendo al grupo externo, apenas si hay una relación 1:1 entre terminales y caracteres.

Las secuencias de *ndhF-rpl32* para *Antiphytum* fueron altamente conservadas, tanto en el género como dentro de algunas morfoespecies, en las que las secuencias fueron idénticas entre cada individuo muestreado. Para el caso de las especies arrosietadas del este de México, la secuencia fue idéntica para las cinco morfoespecies que se incluyeron en el grupo –*A. caespitosum*, *A. humilis*, *A.*

nudicalces, *A. paniculatum* y *A. parryi*-, a excepción de las autopomorfias encontradas en dos secuencias. La morfoespecie que presentó mayor variación en cloroplasto fue *A. hintoniorum*, lo cual es notable dada la poca variación del marcador y que morfológicamente, ésta sea la morfoespecie más fácilmente reconocible, además de la más disímil del resto de las morfoespecies. La variación responde, de acuerdo al muestreo, a zonas puntuales dentro de su área de distribución restringida (Fig. 8).

Cuadro 6. Resumen de la información contenida en las matrices. GE= Grupo externo; Total T= Total de terminales; LM= Longitud máxima de la secuencia; Lm= Longitud mínima de la secuencia; Lp= Longitud promedio de la secuencia; No. Car.=Número de caracteres en la matriz alineada; CI= Caracteres potencialmente informativos; SD= Secuencias diferentes; SI= Secuencias idénticas

Marcador	<i>Antiphytum</i>		GE	Total T	LM	Lm	Lp	No. car.	CI	SD	SI
	NA	SA									
ITS	Sí (126)	Sí (1)	No	127	648	463	555	657	100	74	53
			Sí (69)	196	660	267	463	709	305	143	53
<i>ndhF-rpl32</i>	Sí (64)	No	No	64	781	519	650	709	19	33	31
			Sí (39)	103	781	305	543	816	81	71	32
<i>ITS/ndhF-rpl32</i>	Sí (55)	No	Sí (1)	56	-	-	-	1525	98	47	9

En ITS, la relación entre caracteres potencialmente informativos y número de terminales también fue baja. Con este marcador se presentó variación al interior de las morfoespecies, aunque las secuencias para cada una de ellas fueron similares y en algún grado distinguibles. La morfoespecie *A. heliotropioides* es la que presentó mayor variación entre sus elementos, sobretodo en la secuencia MJM1311, la cual, aunque desde la lectura del electroferograma resultó complicada y de poca calidad, tuvo picos claros de bases disímiles a las del resto muestreado.

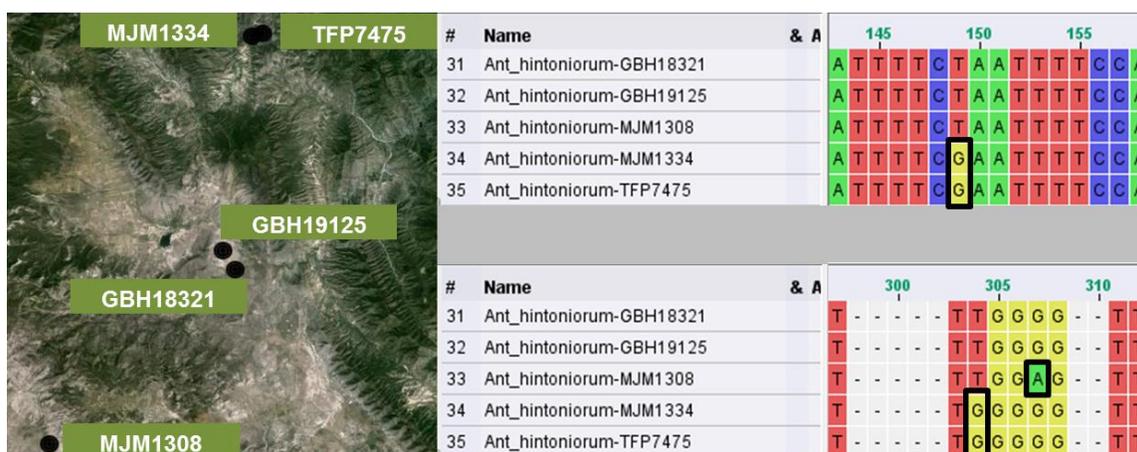


Fig. 8. Polimorfismo dentro de la morfoespecie *A. hintoniorum* en la secuencia de cloroplasto *ndhF-rpl32*.

Análisis de parsimonia

Los resultados de los análisis de parsimonia realizados con NONA ver. 2.0 se corroboraron con TNT ver. 1.1. En cada matriz, las islas de árboles encontradas en la búsqueda heurística tuvieron la misma longitud, aun aumentando el número de réplicas, por lo se puede concluir que el árbol de consenso estricto de cada una resume las mejores hipótesis filogenéticas, dada la información contenida en ellas.

Cuadro 7. Número de árboles más parsimoniosos y estadísticos del análisis filogenético

Marcador	No. Árboles	L	Ci	Ri	Consenso estricto		
					L	Ci	Ri
ITS	83	1217	0.47	0.88	1255	0.45	0.87
<i>ndhF-rpl32</i>	146	134	0.74	0.97	163	0.61	0.95
ITS + <i>ndhF-rpl32</i>	2	164	0.79	0.95	168	0.77	0.95

En ITS se obtuvieron 83 árboles con 1217 pasos, Ci=0.47, Ri=0.88 y un consenso estricto de 1255 pasos. Con la matriz de *ndhF-rpl32* se obtuvieron 146 árboles de 134 pasos, Ci=0.74, Ri=0.97 y un consenso estricto de 163 pasos. La matriz combinada resultó en sólo dos árboles de 164 pasos, Ci=0.79, Ri=0.95 y un consenso estricto de 168 pasos. Los datos de los árboles obtenidos, su longitud, índice de consistencia y de retención se presentan en el Cuadro 7.

El bajo índice de consistencia para los árboles más parsimoniosos de ITS, refleja un alto grado de homoplasia de los caracteres en el árbol, sin embargo, el índice de retención refleja una alta fracción de posible sinapomorfía de los caracteres. La homoplasia en *ndhF-rpl32* y en el análisis combinado es mucho menor que en ITS, mientras que la fracción de posible sinapomorfía es muy alta y casi cercana a uno. En conclusión, la topología en las diferentes hipótesis obtenidas a partir de las tres matrices, está sustentada por caracteres sinapomórficos aun con la homoplasia presente en algunos caracteres.

En todos los casos se obtuvieron árboles con estructura, a pesar de los pocos caracteres potencialmente informativos disponibles para el análisis filogenético, en especial los que presentaba el marcador *ndhF-rpl32*. El árbol consenso de ITS (Figs. 9a y 9b) recupera al género *Antiphytum* como parte de la tribu Echiochileae, como ha sido propuesto por otros autores (Långström y Chase, 2002; Långström y Oxelman, 2003; Weigend *et al.*, 2010; Nazzaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014; Weigend *et al.*, 2014), pero ahora con un muestreo enfocado en *Antiphytum* que ratifica esta posición.

Tanto ITS, *ndhF-rpl32* (Figs. 10a y 10b) e ITS-*ndhF-rpl32* (Figs. 11a y 11b), recuperan a los integrantes norteamericanos de *Antiphytum* como un grupo monofilético. Mientras que en los dos últimos el género incluye únicamente morfoespecies norteamericanas, en ITS se puede observar la secuencia de *A. cruciatum* como hermana al grupo de Norteamérica, y a su vez, al género monotípico *Ogastemma* como hermano de éstos. El valor estadístico de Jackknife que apoya el clado norteamericano de *Antiphytum*, es de 100 en *ndhF-rpl32* (Fig. 10b), pero el muestreo no incluye elementos de Echiochileae. En cambio, en ITS no tienen soporte estadístico de Jackknife, ni la relación entre *A. cruciatum* y *Antiphytum* de Norteamérica, ni la relación entre *Antiphytum* (Sudamérica y Norteamérica) y *Ogastemma*. Un análisis de parsimonia con ITS, sólo incluyendo elementos de la tribu Echiochileae y enraizado con *Echium vulgare*, muestra un consenso estricto con estos elementos colapsados y formando una politomía, por lo que no hay resolución entre el género *Antiphytum* y *Ogastemma*, ni en las relaciones entre las especies que integran a éstos (árbol no mostrado).

En el análisis combinado, la inclusión de la secuencia del terminal sudamericano de *Antiphytum*, privativa de ITS, resulta en la pérdida de estructura al interior de clado del género, ya que *A. cruciatum* queda como un terminal flotante (no mostrado). Con estos resultados, el análisis filogenético no contiene la información ni los elementos necesarios para conocer la relación entre los representantes norteamericanos y sudamericanos de *Antiphytum*, pero sí para observar que con ambos conjuntos se forma un clado.

Relaciones entre morfoespecies norteamericanas

ITS. Con este marcador no se resuelve la relación entre morfoespecies norteamericanas, aunque el grupo de las especies arrosadas del este de México está parcialmente resuelto. Debido a que son máximo dos los caracteres que sustentan cada hipótesis de relación en los árboles parsimoniosos obtenidos, las diferentes topologías entran en conflicto y derivan en una politomía en el consenso estricto, por lo que la información de este marcador es insuficiente para explicar estas relaciones.

Con respecto a las morfoespecies, el árbol consenso recuperó como monofiléticas a *A. floribundum*, *A. hintoniorum*, *A. paniculatum* y *A. peninsulare*. La morfoespecie *A. ehrenbergii* queda incluida en el clado de *A. heliotropioides*, mientras que los individuos etiquetados como *A. nudicalces* quedan en el mismo clado que *A. caespitosum*, formando prácticamente una politomía (Figs. 9a y 9b). La morfoespecie *A. humilis* se anida en el mismo clado de *A. parryi*, pero elementos de esta morfoespecie quedan por fuera de este clado. Con esto, la relación entre *A. paniculatum* y *A. parryi* se recupera como una politomía.

A excepción del clado de *A. parryi* y *A. humilis*, los clados que presentan la monofilia de las morfoespecies (considerando la inclusión de *A. ehrenbergii* en *A. heliotropioides* y la unión de *A. caespitosum* y *A. nudicalces*) presentan un apoyo estadístico de Jackknife muy alto (Fig. 9b) y al menos una sinapomorfia sustentándolos (Fig. 9a). La excepción se encuentra en el clado de *A. heliotropioides*, que aunque tiene un apoyo de 75, está sostenido por dos caracteres homoplásicos de acuerdo al árbol consenso.

Al interior de los clados *A. heliotropioides* y *A. floribundum*, que son las morfoespecies de más amplia distribución, se obtiene una estructura de subgrupos con apoyos altos y algunas sinapomorfias de sustento.

***ndhF-rpl32*.** Con este marcador sólo se recuperaron monofiléticas las morfoespecies *A. hintoniorum* y *A. floribundum* como fueron muestreadas originalmente. El grupo de las especies arrosadas del este de México no mostró variación alguna y quedaron incluidas como politomía en un clado que resultó hermano a *A. floribundum*. La morfoespecie *A. peninsulare* se recuperó parafilética al clado de mayoría *A. heliotropioides*, dentro del cual se anidaron las morfoespecies *A. ehrenbergii* y sorpresivamente, por la gran diferencia morfológica de ésta, la secuencia de *Antiphytum* sp.1 (Figs. 10a y 10b).

La relación entre morfoespecies que exhibe el consenso, muestra a los taxa arrosados del género en un clado aparte de los que no poseen esta roseta. Sin embargo, aunque la relación hermana entre *A. floribundum* y el grupo de las especies arrosadas del este tiene un apoyo estadístico de Jackknife de 92 (Fig. 10b) y tres sinapomorfias de sustento (Fig. 10a), el otro clado no presenta apoyo estadístico de Jackknife y sólo una sinapomorfia lo sostiene. Sólo el clado de mayoría *A.*

heliotropioides, recuperado como politomia, muestra un apoyo estadístico de 84 con dos sinapomorfias. La relación parafilética de *A. peninsulare* y la posición de grupo hermano de *A. hintoniorum*, tampoco tienen apoyo estadístico de Jackknife.

Dado el bajo número de caracteres potencialmente informativos en parsimonia presentes en la matriz de *ndhF-rpl32*, aunado a los bajos apoyos estadísticos de Jackknife obtenidos, este árbol no se puede tomar como hipótesis filogenética de relaciones al interior del género, ya que no es robusta.

ITS-*ndhF-rpl32*. Finalmente, el árbol consenso de la matriz combinada muestra una topología que resuelve la relación filogenética entre las morfoespecies norteamericanas de *Antiphytum*. Se puede sugerir a este árbol como la hipótesis que refleja la filogenia del grupo al incluir ambos marcadores y la información que de ellos deriva. Este árbol es uno de los más parsimoniosos del marcador ITS, por lo que la información aportada por el cloroplasto fue congruente con la de ITS y permitió resolver la politomia del consenso de ITS.

Bajo esta hipótesis, las morfoespecies recuperadas como monofiléticas son *A. caespitosum* (incluido *A. nudicalces*), *A. floribundum*, *A. heliotropioides* (incluido *A. ehrenbergii*), *A. hintoniorum*, *A. paniculatum* y *A. peninsulare*. Cada uno de estos clados se recuperó con un apoyo estadístico de Jackknife por encima de 90 (Fig. 11b), excepto *A. paniculatum* con 84 de soporte, y de dos a más sinapomorfias de sustento (Fig. 11a). *A. parry*+*A. humilis* quedan en la misma situación descrita anteriormente para ITS y sin apoyo estadístico.

La relación recuperada muestra un orden de divergencia en el que *A. peninsulare* es hermana al resto de los elementos norteamericanos; posteriormente diverge *A. heliotropioides* con respecto al clado con los elementos restantes, en el que *A. hintoniorum* es hermana al grupo con rosetas. En este grupo, *A. floribundum* es hermana a los taxa arrosados del este de México, y dentro de éstos, *A. caespitosum* es hermana al clado que contiene la politomía de *A. paniculatum* y *A. parry*+*A. humilis*.

Los valores de apoyo estadístico de Jackknife para estas relaciones, salvo para el clado de arrosadas del este de México, son bajos. Considerando que 64 es el valor a partir del cual ya no hay apoyo estadístico, la relación entre *A. hintoniorum* y *A. floribundum*+especies arrosadas del este de México tiene un apoyo estadístico de sólo 66 y una sinapomorfia de sostén. La relación entre *A. floribundum* y su grupo hermano tiene un apoyo estadístico de Jackknife de 69 con tres sinapomorfias. La posición de *A. peninsulare* como hermana al resto de *Antiphytum* norteamericanos se sostiene por cuatro sinapomorfias y un valor estadístico de Jackknife de 72.

Aunque ésta se propone como la hipótesis filogenética provisional del género, es deseable aumentar el número de caracteres y terminales de interés.



Fig. 9a. Árbol consenso de ITS mostrando los caracteres de cada rama. L= 1255 Ci=0.45 Ri=0.87 **A.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. **B.** Topología al interior de *Antiphytum*. **c.** Topología al interior de las especies arrosetadas del este de México. Los círculos sólidos representan las homologías y los vacíos las homoplasias sobre el estado de caracter.

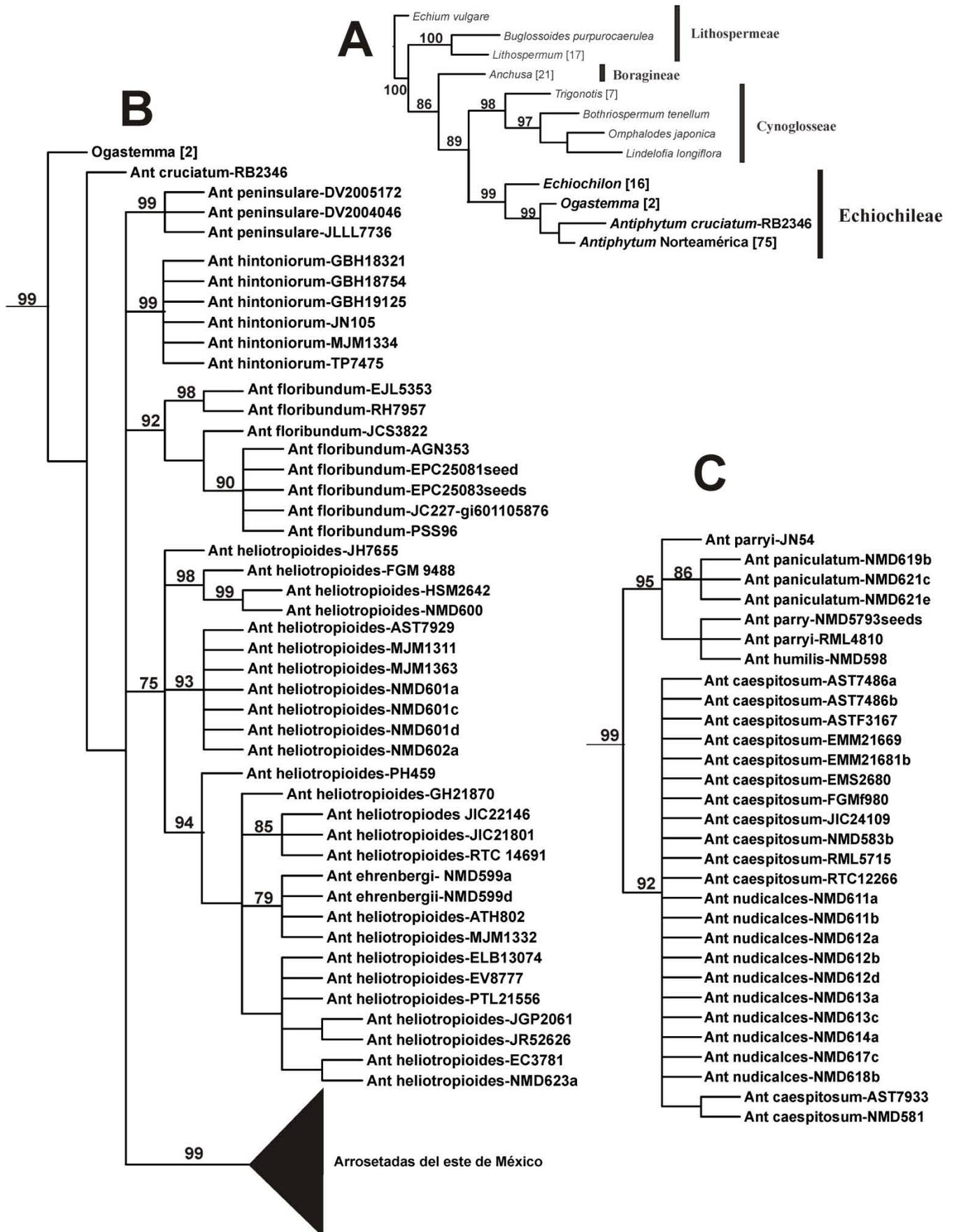


Fig. 9b. Árbol consenso de ITS con valores de Jackknife mayores a 64. L=1255 Ci= 0.45 Ri=0.87. A. Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. B. Topología al interior de *Antiphytum*. c. Topología al interior de las especies arrosetadas del este de México.

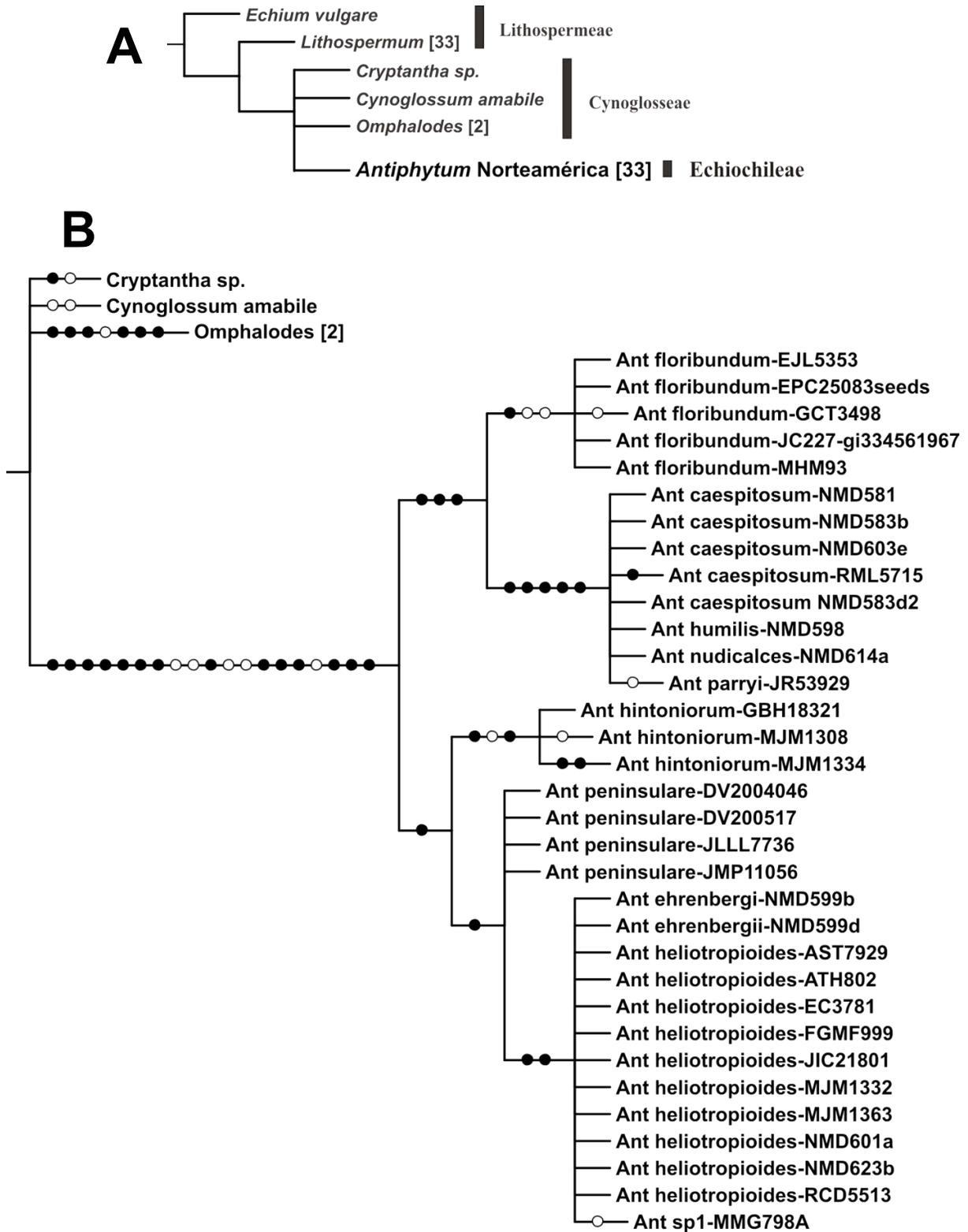


Fig. 10a. Árbol consenso de *ndhF-rpl32* mostrando los caracteres de cada rama. L=163 Ci=0.61 Ri=0.95. **A.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytium* y las tribus de Boraginaceae. **B.** Topología al interior de *Antiphytium*. Los círculos sólidos representan las homologías y los vacíos las homoplasias sobre el estado de carácter.

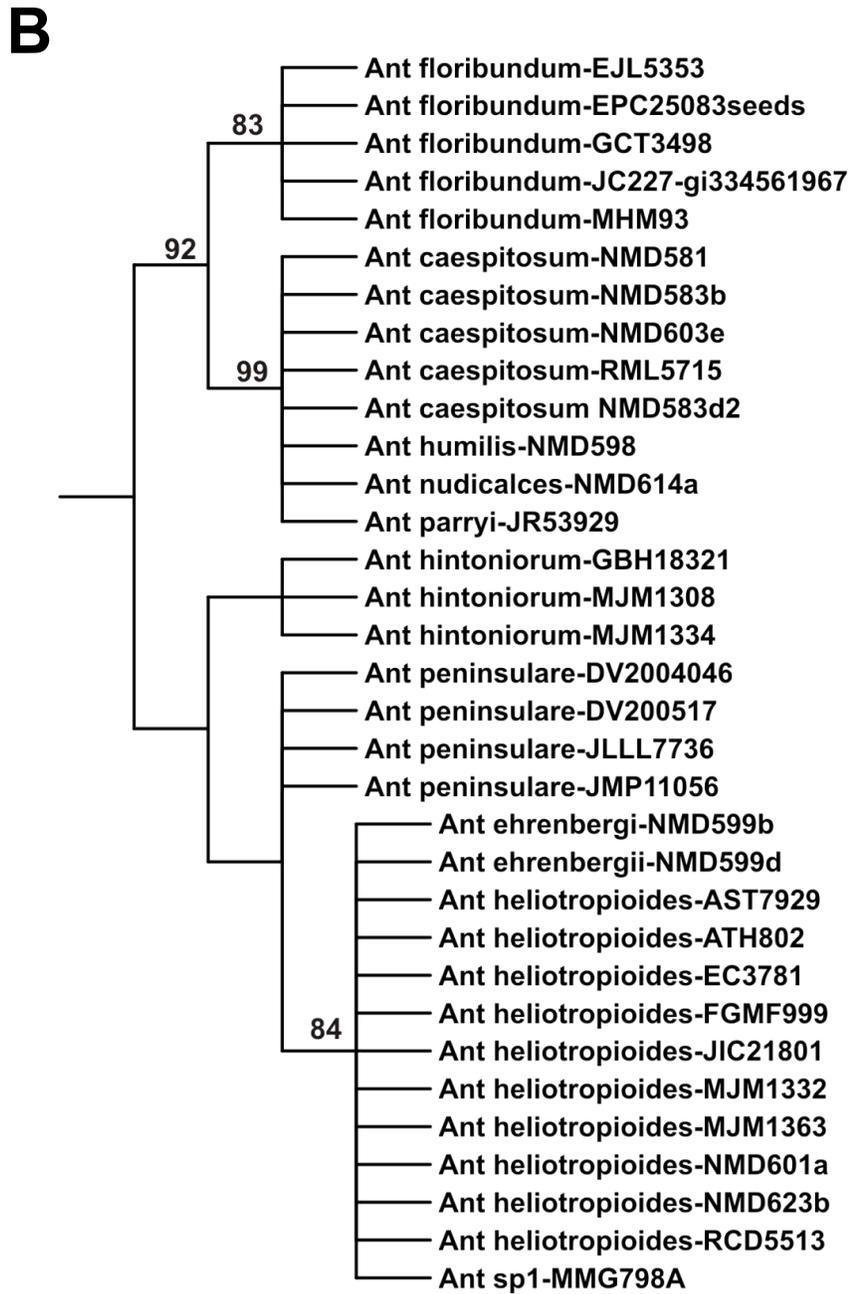
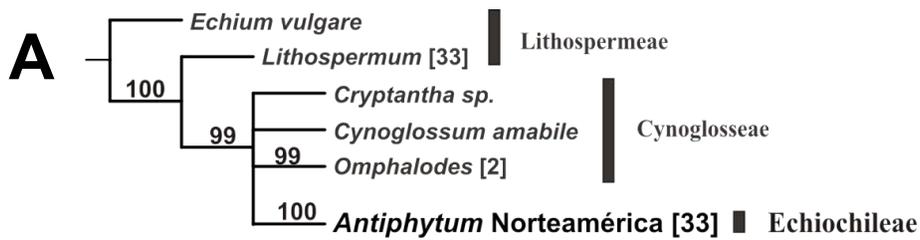


Fig. 10b. Árbol consenso de *ndhF-rpl32* con valores de Jackknife mayores a 64. L=163 Ci=0.61 Ri=0.95. **A.** Resumen del árbol mostrando a *Antiphytum* y las tribus de Boraginaceae. **B.** Topología al interior de *Antiphytum*.

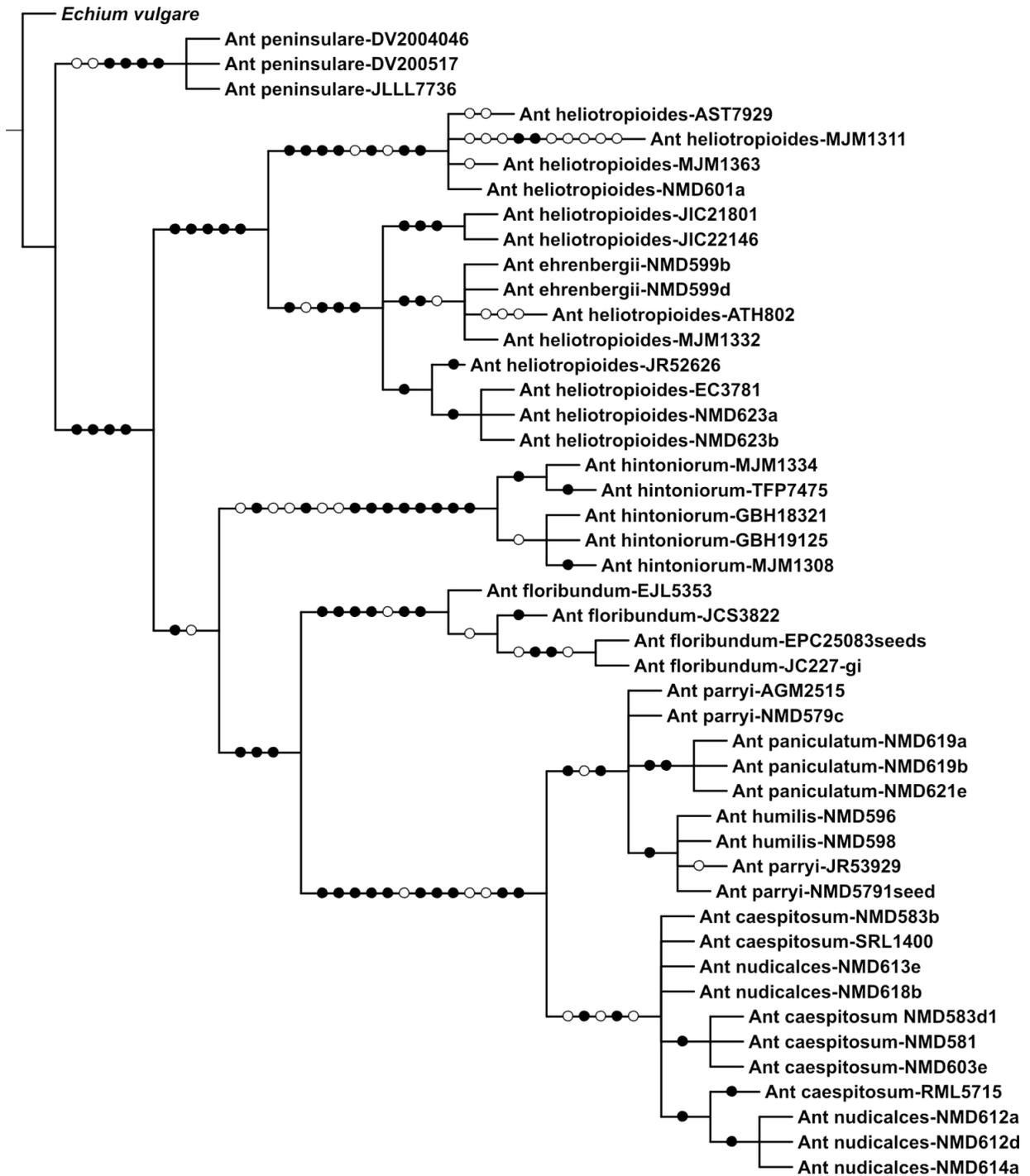


Fig. 11a. Árbol consenso del análisis combinado ITS+*ndhF-rpl32*, mostrando los caracteres de cada rama. L=168 Ci=0.77 Ri=0.95. Los círculos sólidos representan las homologías y los vacíos las homoplasias sobre el estado de caracter.

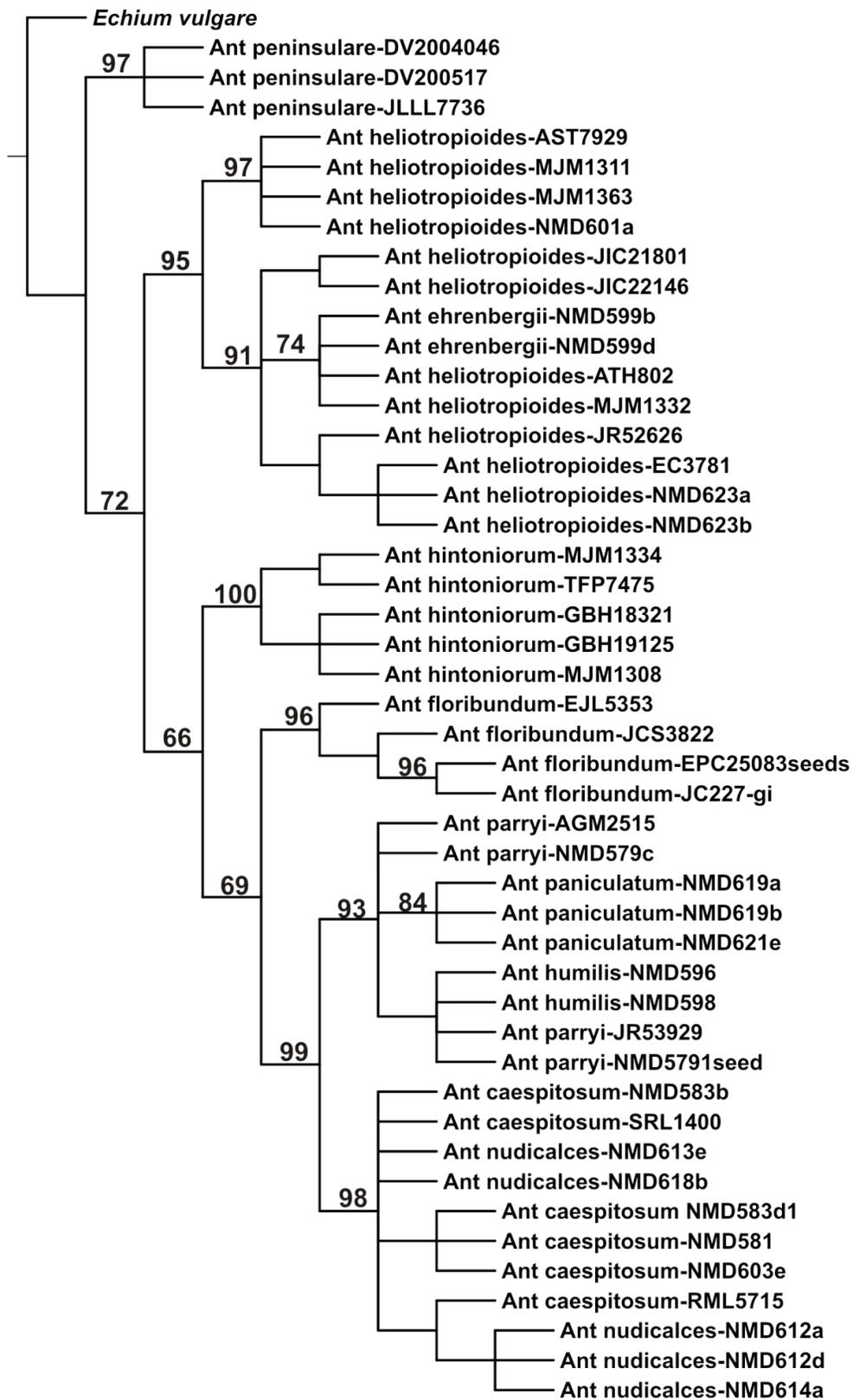


Fig. 11b. Árbol consenso del análisis combinado ITS+*ndhF-rpl32* con valores de Jackknife mayores a 64. L=168
Ci=0.77 Ri=0.95

Morfología fase 2

El árbol consenso del análisis combinado permitió re-evaluar los caracteres morfológicos y las morfoespecies bajo la perspectiva filogenética obtenida. En el estudio de los frutos, la ornamentación observada a través del microscopio estereoscópico había revelado variación que podía ser útil para cada morfoespecie. Enfocada en un muestreo de los clados recuperados, la ornamentación de los frutos observados en MEB mostró ser igual entre *A. heliotropioides* y *A. peninsulare*, pues éstas tuvieron gránulos y verrugas granuladas. *A. hintoniorum* sólo presentó gránulos, en tanto que todo el grupo con rosetas presentó verrugas. Entre las morfoespecies sudamericanas, *A. cruciatum* presentó una ornamentación rugosa, mientras que *A. stoechadifolium* presentó estrías, lo que se puede tomar como un carácter taxonómico para diferenciar estas dos morfoespecies. La ornamentación organizada de acuerdo a las relaciones filogenéticas del consenso se muestran en la Fig. 12, y las imágenes de las clusas en diferentes vistas en las Figs. 13 y 14.

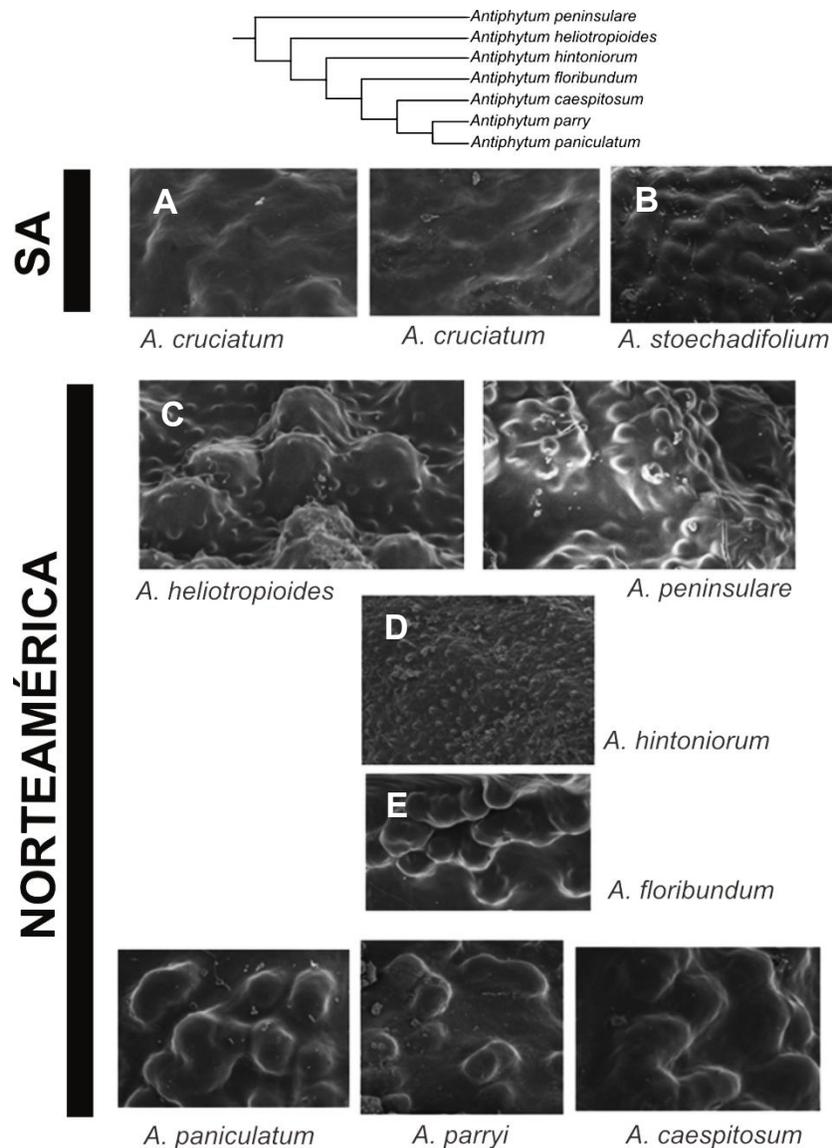


Fig. 12. Ornamentación de las clusas de las principales morfoespecies de *Antiphytum*. A. Rugosa; B. estriada; C. gránulos y verrugas granuladas; D. gránulos; E. verrugas.

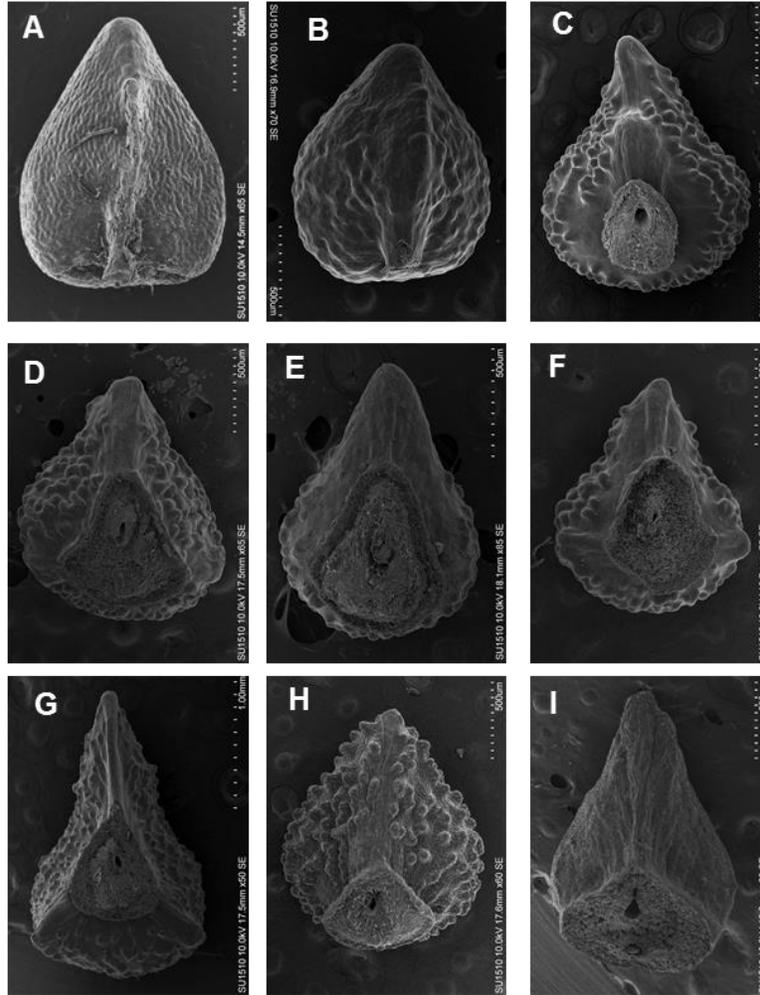


Fig. 13. Vista ventral de las clusas de *Antiphytum* tomadas en MEB. **A.** *Antiphytum stoechadifolium* KH13468; **B.** *A. cruciatum* RJ2346; **C.** *A. floribundum* JE2225; **D.** *A. caespitosum* NMD 583; **E.** *A. parryi* JN54; **F.** *A. paniculatum* NMD620; **G.** *A. peninsulare* ILW17328; **H.** *A. heliotropioides* ATH802; **I.** *A. hintoniorum* H18098.

Sumando las características morfológicas analizadas inicialmente con el aporte de nuevos caracteres morfológicos bajo la luz de la evidencia molecular, se reemplazaron las morfoespecies por especies reconocidas con la evidencia total reunida, para las que se da una clave de identificación, descripciones y mapas de distribución al final de este trabajo.

Para Sudamérica se estipula la existencia de dos especies, *A. cruciatum* y *A. stoechadifolium*, las cuales se pueden diferenciar por caracteres de las inflorescencias, la forma de las hojas y la ornamentación de las clusas.

En Norteamérica se estipula la existencia de nueve especies: *A. caespitosum*, *A. floribundum*, *A. heliotropioides*, *A. hintoniorum*, *A. paniculatum*, *A. parryi*, *A. peninsulare*, *Antiphytum* sp. 1 y *Antiphytum* sp. 2.

Dentro de *A. caespitosum* se incorporaron las colectas denominadas *A. nudicalces*, porque ni el polen, ni las clusas, ni la evidencia molecular permiten una separación de lo que parece ser un continuo de variación.

En *A. parryi* se incluyó *A. humilis*, pues el primero es un nombre más antiguo para una especie de la que el protólogo no da medidas de la flor que la puedan diferenciar de *A. humilis*. Se constató que los individuos que quedaron dentro del clado son aquellos con corolas de 3 a 4 mm, mientras que los que quedaron fuera, son aquellos con corolas de 2 a menos de 3 mm y fornículos poco desarrollados o con algunos ausentes, por lo que se puede sospechar hibridación. La misma sospecha recae en la inclusión de la secuencia de cloroplasto de *Antiphytum* sp. 1 en el clado de *A. heliotropioides*.

Para el caso de *A. floribundum*, que coincide con las características de *Amsinckia mexicana* M. Martens & Galeotti, publicada en 1844, se dejó el nombre dado por Torrey en 1859, por ser el de uso extendido. Aunque *A. heliotropioides* y *A. floribundum* mostraron variación morfológica y molecular, en ninguno de los casos es posible definir caracteres morfológicos claros y plausibles que delimiten los subgrupos recuperados y que generen una detreminación correcta. Antes bien, lo que se tiene es un continuo que no se corresponde con distribución geográfica, y que no puede ser dividido sin caer en errores de delimitación (ver Fig. 15). Se ha preferido optar por dejar a estos dos clados como especies de amplia distribución y variación.

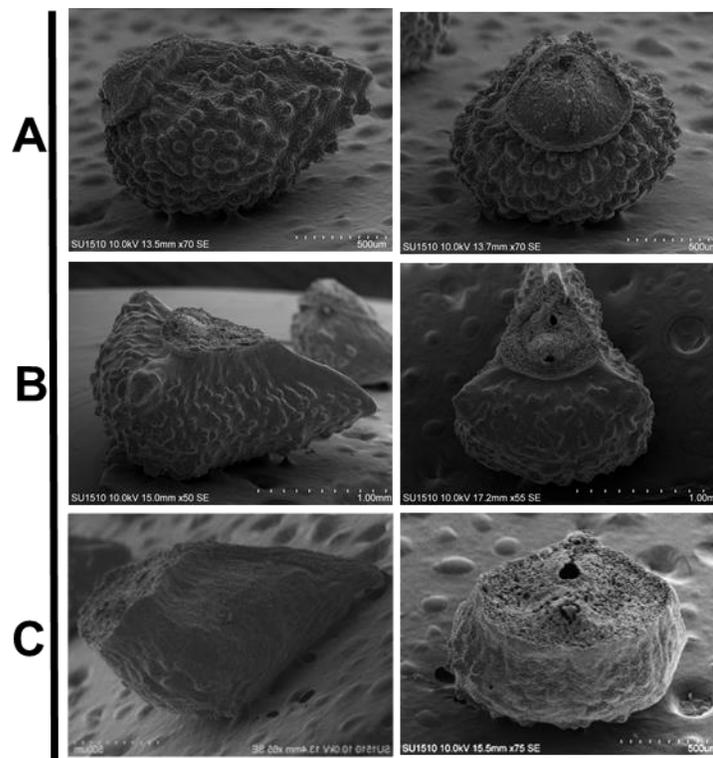


Fig. 14a. Vista lateral y basal de las clusas de *Antiphytum* tomadas en MEB. **A.** *Antiphytum heliotropioides* ATH802; **B.** *A. peninsulare* ILW17328; **C.** *A. hintoniorum* H18098.

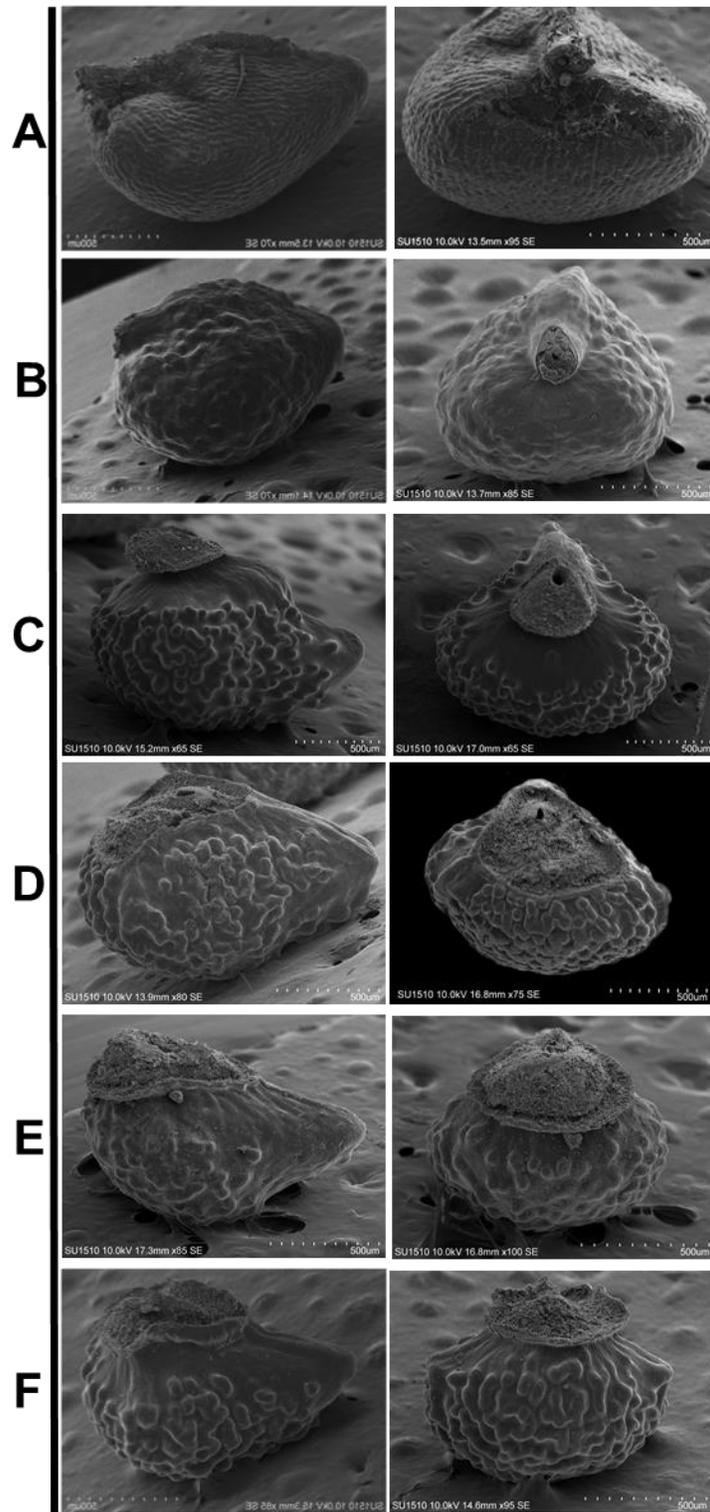


Fig. 14b. Vista lateral y basal de las clusas de *Antiphytum* tomadas en MEB. **A.** *Antiphytum stoechadifolium* KH13468; **B.** *A. cruciatum* RJ2346; **C.** *A. floribundum* JE2225; **D.** *A. caespitosum* NMD 583; **E.** *A. parryi* JN54; **F.** *A. paniculatum* NMD620.

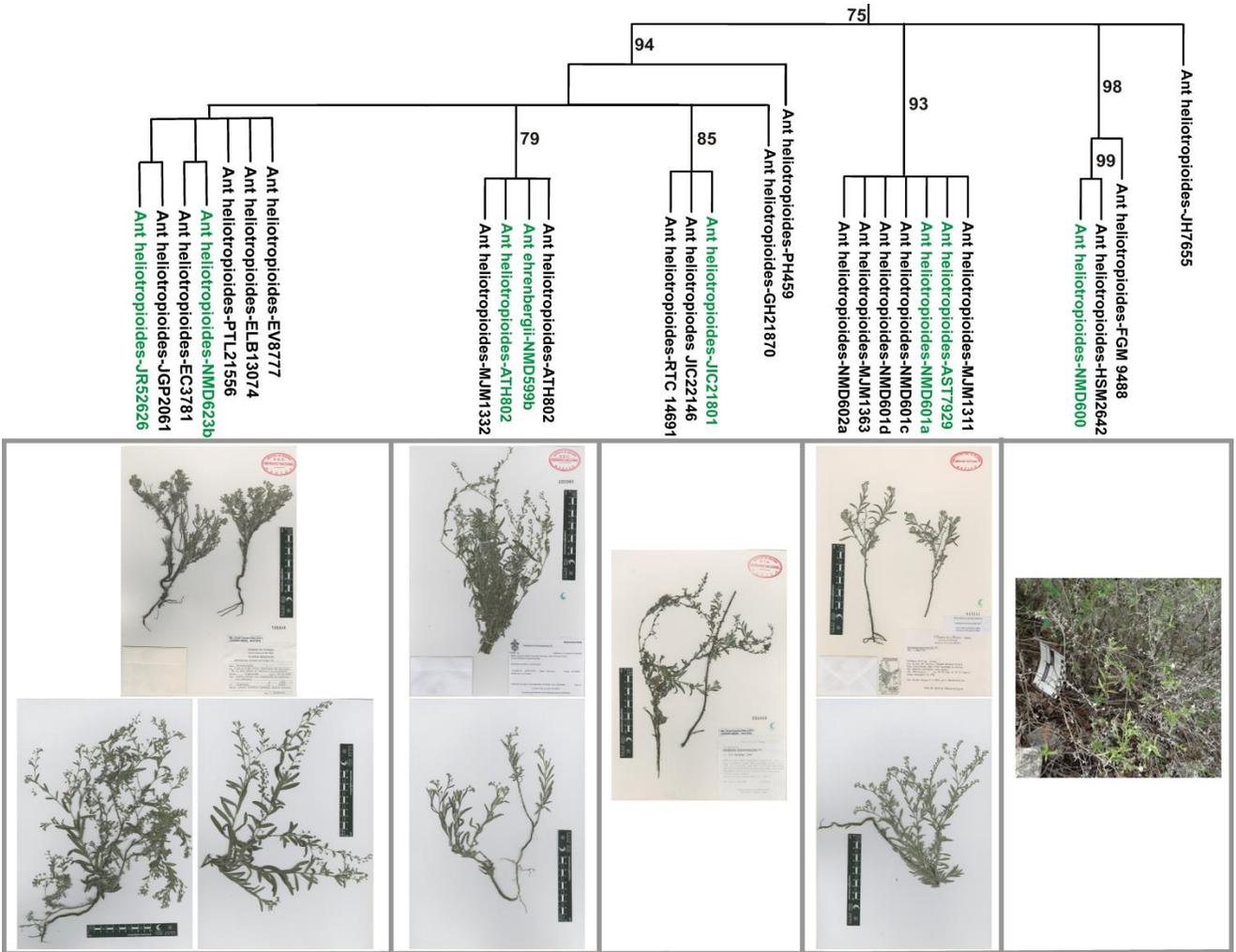


Fig. 15. Ejemplares representativos de los clados obtenidos al interior de *Antiphytum heliotropioides*, en el árbol consenso de ITS.

Mapeo de caracteres de distribución y afinidad edáfica

El mapeo del tipo de suelo resultó ambiguo en la filogenia, pues se obtuvo con la optimización ACCTRAN el uso de yeso como ancestral, mientras que la optimización DELTRAN indicó al yeso como derivado y colonizado de forma independiente por *A. hintoniorum* y algún elemento de cada especie (Figs. 16a y 16b). Este resultado, junto con la posición de *A. hintoniorum* en la filogenia, no permite concluir alguno de estos escenarios.

En cuanto a la distribución, el mapeo revela que el género proviene del norte y que se ha diversificado desde la Sierra Madre Oriental hacia otras distribuciones, teniendo a Baja California como área ancestral (Fig. 17).

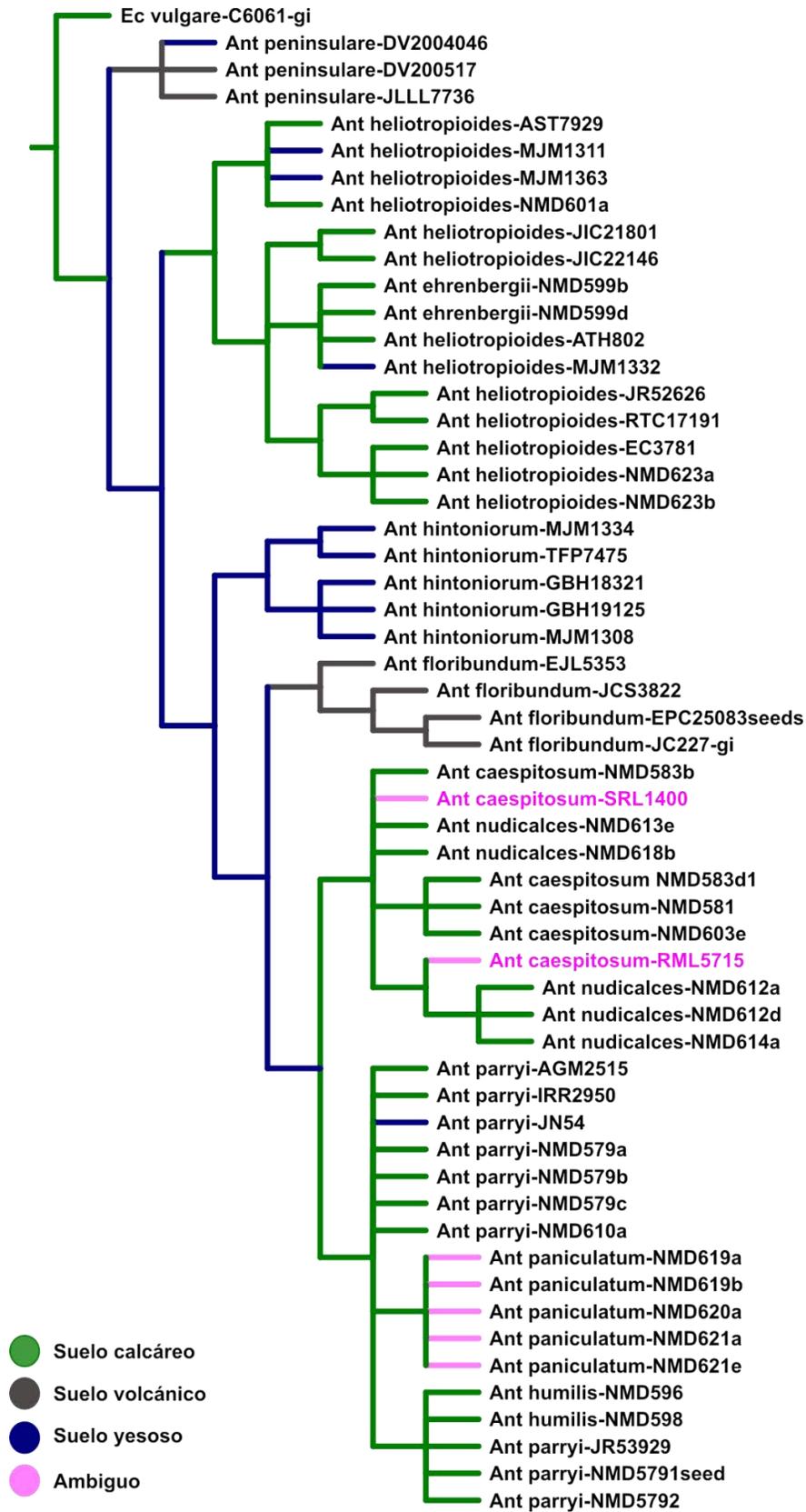


Fig. 16a. Mapeo del tipo de suelo sobre el árbol consenso del análisis combinado, mediante la optimización ACCTRAN.

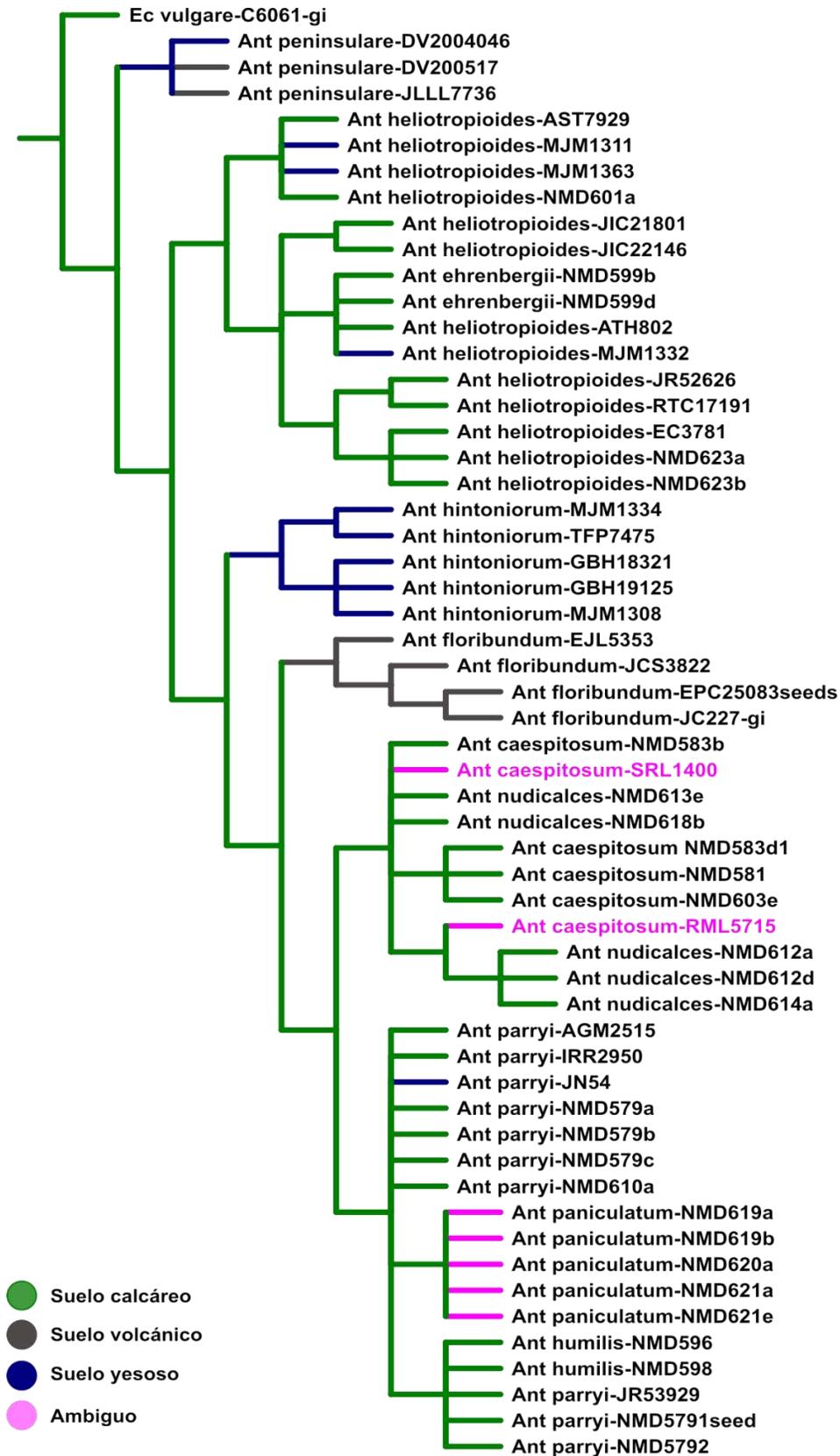


Fig. 16b. Mapeo del tipo de suelo sobre el árbol consenso del análisis combinado, mediante la optimización DELTRAN.

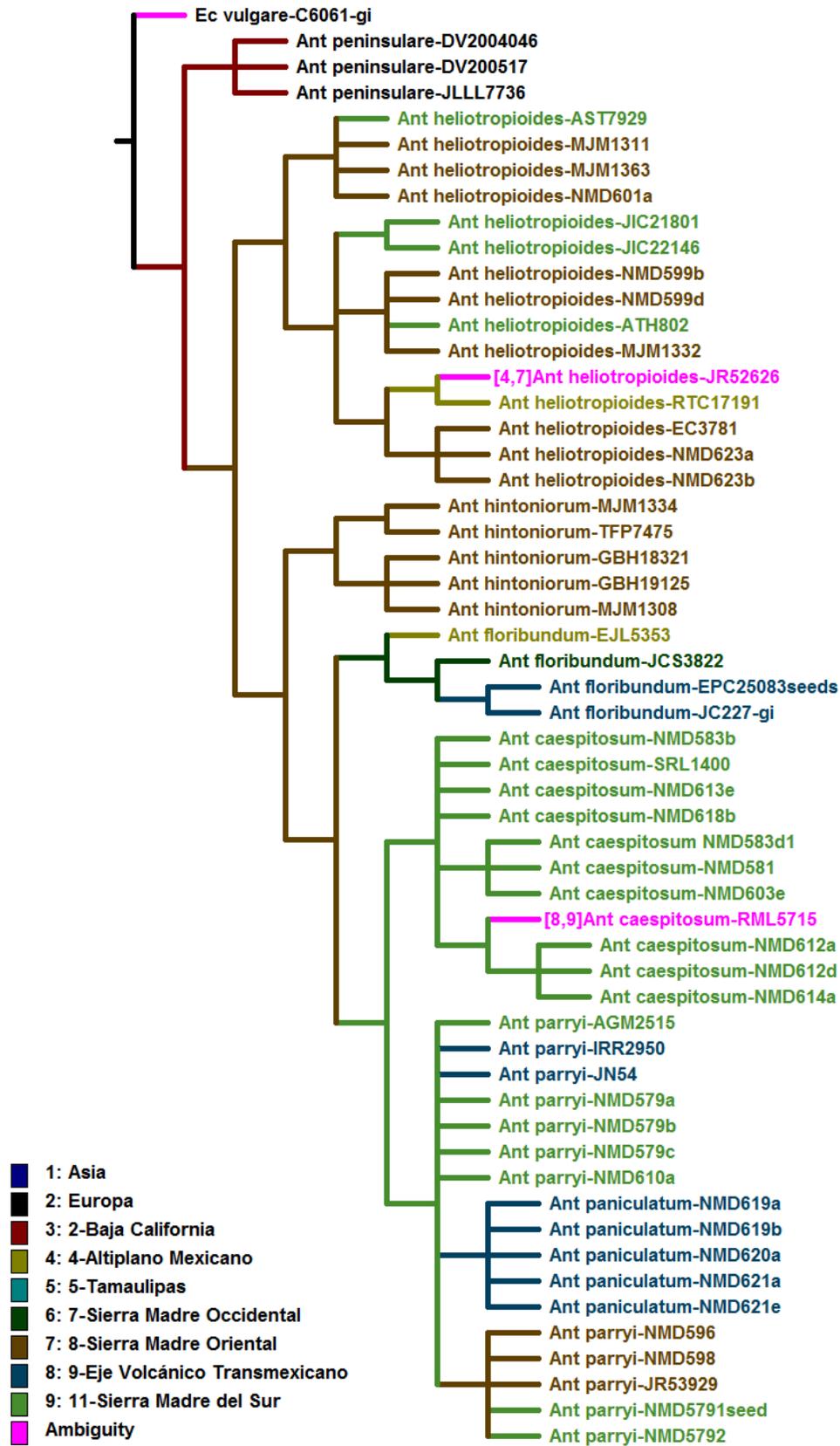


Fig. 17. Optimización ACCTRAN para la distribución de individuos de *Antiphytum* norteamericanos en las regiones biogeográficas de México según Morrone (2005).

DISCUSIÓN

Monofilia del género *Antiphytum* y su circunscripción

La limitación en el material de los terminales sudamericanos derivó en la ausencia de información molecular para el análisis filogenético. Aunque conjuntamente los representantes sudamericanos y norteamericanos forman un clado, la circunscripción del género no puede ser basada en la información filogenética. Sin embargo, la combinación de caracteres morfológicos, con especial consideración del polen, permite sostener y predecir esta circunscripción monofilética de Antiphytum.

El alcance explicativo de una hipótesis filogenética depende del grado de resolución y robustez con que sea recuperada, y responde primeramente al tipo de muestreo realizado, si tal estuvo bien dirigido y contiene los elementos necesarios para atender los puntos que se requieren explicar. La adición de un mayor número de datos en el proceso de reconstrucción filogenética aumenta la robustez de una hipótesis. En un análisis combinado, las ventajas de los marcadores de cloroplasto – por ser copias únicas, uniparentales- se conjugan con las altas tasas de evolución de los marcadores nucleares, brindando un poder explicativo mayor con un aumento tanto en resolución como robustez (Nixon y Carpenter, 1996).

Aunque ITS se estima suficientemente variable para obtener resolución a bajos niveles filogenéticos (Baldwin *et al.*, 1995), y *ndhF-rpl32*, de acuerdo a los resultados de Shaw *et al.* (2007), presenta un alto nivel de variación, potencialmente útil para discernir relaciones a estos mismos niveles, ambas regiones resultaron poco variables para el estudio de *Antiphytum*, pues tras el alineamiento manual, sólo 305 y 78 caracteres, respectivamente, resultaron potencialmente informativos en parsimonia.

En general, el marcador *ndhF-rpl32* ha sido poco usado para Boraginaceae (sólo Cohen y Davis, 2009; Cohen, 2011; Nazaire y Hufford, 2014), contrario al uso extendido de ITS, que se evidencia en la disponibilidad de secuencias en GenBank para el grupo externo, tanto los inmediatos integrantes de la tribu Echiochileae, como representantes de las otras tribus de la familia. Por ello, la ausencia de diversidad en las secuencias del marcador *ndhF-rpl32* no permitió la paridad en los datos, ni para la tribu, ni desafortunadamente, para el género *Antiphytum*, pues no se obtuvieron secuencias para ninguna de las especies sudamericanas, de forma que el análisis combinado estuvo limitado a las secuencias compartidas.

El muestreo en ITS, aunque más completo, resultó en un árbol consenso sin resolución entre las especies norteamericanas, con *A. cruciatum* como especie hermana a éstas y *Ogastemma* como género hermano de *Antiphytum*. En la topología anterior, estas relaciones no presentan apoyo estadístico de Jackknife (Fig. 9b). Un análisis exclusivo de la tribu Echiochileae, enraizado con *Echium vulgare*, muestra un colapso de estas ramas en el consenso estricto y por consiguiente, una politomía formada por las especies de *Antiphytum* (*A. cruciatum* + *Antiphytum* norteamericanas) y *Ogastemma* (árbol no mostrado). El trabajo de Cohen (2014), que emplea tanto características morfológicas como más marcadores moleculares en la obtención de las hipótesis filogenéticas, recupera con un soporte estadístico >90 el clado de *Antiphytum* como hermano de *Ogastemma*, aunque el muestreo para la tribu es de sólo dos especies de *Antiphytum* (*A. floribundum* y *A. hintoniorum*), la única de *Ogastemma* y cuatro de *Echiochilon*. El trabajo de Långström y Oxelman

(2003), empleando ITS, recupera con 100 de Jacknife esta misma relación, aunque con un muestreo orientado a *Echiochilon* (14 especies) que sólo incluye dos especies de *Antiphytum* (*A. heliotropioides* y *A. hintoniorum*). En este trabajo, que tiene un muestreo enfocado en *Antiphytum*, el marcador ITS no resuelve esta relación si sólo se trabaja a nivel de la tribu Echiochileae, ya que es la información proveniente del grupo externo la que estabiliza esta posición en el cladograma; al incrementar los terminales de *Antiphytum*, *Ogastemma* es atraído hacia el clado del género americano (relación que no se puede esclarecer a nivel palinológico por la falta de información sobre el polen de *Ogastemma* y la descripción general tan similar a la de *Antiphytum*, como se discutirá más adelante). Bajo este resultado, no se puede dar por resuelta la relación al interior de la tribu Echiochileae, hasta tener un análisis que conjugue un muestreo exhaustivo de la tribu y el uso de varias fuentes de evidencia. Del mismo modo, la robustez de la explicación de *A. cruciatum* –y por ende las especies sudamericanas- como grupo hermano al resto de *Antiphytum*, es endeble y no concluyente.

Sin embargo, ya sea que las especies sudamericanas sean hermanas al resto de los *Antiphytum*, o que queden incluidas dentro del cladograma en una topología diferente, se puede sugerir que en cualquier caso, el género se recuperará monofilético. Por ello, circunscrito como Johnston (1923, 1924b, 1927, 1957), se trata de un grupo natural. El si es pertinente separar taxonómicamente a las especies sudamericanas de las norteamericanas, dejando el nombre *Antiphytum* para las primeras y retomando *Amblynotopsis* para las segundas, es una pregunta que no se puede resolver con los datos de este estudio filogenético. Hasta no agregar al menos otro marcador al análisis, y muestrear con éxito a las especies sudamericanas -empezando por conseguir mejor material y colectas recientes-, la relación queda como ambigua y sólo proclive a generar sinonimias si en este punto se realiza algún cambio taxonómico, por lo que se ha optado mantener el género circunscrito de esta forma.

Superficialmente pareciera que en las especies sudamericanas, la filotaxia opuesta, el color azul de las corolas y la inserción totalmente basal de las clusas, son características suficientes para considerarlas un género aparte pese a falta de evidencia filogenética, pero la realidad es que estos caracteres no son taxonómicamente útiles. Las hojas opuestas se presentan en algún grado en todas las especies de Norteamérica, siendo en su totalidad opuestas en *A. hintoniorum*, por lo que el género exhibe una gradación en este carácter. Las clusas de los representantes sudamericanos se asemejan, tanto en la areola al final del estípite como en la forma de la cicatriz, a las clusas de *A. floribundum* y *Antiphytum* sp.1, a excepción de que en éstas últimas se forma una pequeña giba en el estípite, observable en vista lateral, y la inserción no es totalmente basal. Para este carácter también se encuentra una gradación en la forma en que se insertan las clusas en la ginobase. En el género *Echiochilon*, considerado monofilético (Långström y Chase, 2002; Långström y Oxelman, 2003; Cohen, 2014, el presente) la inserción de las clusas varía de basal a ventral, la ornamentación en éstas es radicalmente diferente entre especies y la simetría de la corola va de zigomorfa a radial con una diversa gama de colores (Johnston, 1957; Lönn, 1999; Långström y Oxelman, 2003). Las variaciones morfológicas entre los *Antiphytum* sudamericanos y los norteamericanos, como el color de la corola, parecen de escasa importancia taxonómica para segregarlos si se considera el caso comentado de *Echiochilon*. Contrariamente el polen, como se aboga a continuación, es un carácter de importancia taxonómica para la circunscripción del género, ya que de acuerdo al estudio realizado, sin importar distribución geográfica, todas las especies presentan un esquema palinológico idéntico, que es finalmente, el que define como género a *Antiphytum*.

El polen del orden Boraginales es comúnmente tricolporado o heterocolpado, suboblado a prolado y de exina tectada (Erdtman *et al.*, 1961; Clarke, 1977). Su función como marcador taxonómico ha sido comprobada aun después de que Erdtman *et al.* (1961) concluyeran un carácter estenopalino en su estudio de los representantes escandinavos de la familia, que incluía miembros de *Anchusa*, *Borago* y *Myosotis*. Trabajos posteriores han demostrado que se trata en vez de una familia marcadamente eurinopalina (Clarke, 1977; Díez, 1984; Retief y Van Wyck, 1997) y que las diferencias palinológicas llegan incluso a ser útiles en el reconocimiento de especies (Clarke, 1977; Díez y Valdés, 1991).

El uso del polen se ha acrecentado en los estudios filogenéticos enfocados en dilucidar, tanto las relaciones, como la circunscripción de grupos dentro de Boraginaceae, y los caracteres palinológicos se han recuperado como sinapomorfias (por. ej. Boyd, 2003; Cohen, 2011, 2014) de clados que se pueden reconocer, palinológicamente, al combinar características del sistema apertural -el más variable de los caracteres palinológicos (Díez, 1984)-, con el tamaño y la forma del grano de polen (Díez, 1984; Binzet, 2011; Cohen, 2014). Además, los caracteres palinológicos son predictivos en la familia, debido a su condición europalina y al carácter altamente conservativo del polen (Hao *et al.*, 2000; IFPS, 2003), lo que se ha demostrado cuando las relaciones entre taxa propuestas palinológicamente se han corroborado en las filogenias (p. ej. Bigazzi y Selvi, 1998 ratificado por Cohen 2014).

Entre los ejemplos de esta utilidad taxonómica del polen, se encuentran: 1) la inclusión, en la tribu Boragineae, de *Moritzia* y *Thaumatocaryon* (confundidos en el pasado con *Antiphytum*), por la afinidad palinológica con ésta (Weigend *et al.*, 2010) y la correspondencia en la filogenia molecular (Weigend *et al.*, 2010; Cohen, 2014); 2) el estudio palinológico de Díez y Valdés (1991), que anticipaba la unión de las tribus Eritricheae y Cynoglosseae, al no encontrar diferencias palinológicas que las separaran, y que concuerda con la posición actual de la primera dentro de la segunda (Långström y Chase, 2002; Cohen, 2014) y 3) la parafilia de la tribu Cynoglosseae si no se incluye al género *Suchtelenia* Kar. ex Meisn., que queda dentro de esta tribu en la filogenia obtenida por Cohen (2014), y que, palinológicamente, también presenta polen heterocolpado, que es privativo de Cynoglosseae.

En la tribu Echiochileae, recuperada por varios autores desde que Långström y Chase (2002) la propusieran (Långström y Oxelman, 2003; Weigend *et al.*, 2010, Nazzaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014; Weigend *et al.*, 2014), los caracteres palinológicos evidencian la unidad del grupo aun cuando a excepción de Cohen (2014), ningún trabajo los ha codificado o incluido para la obtención de una filogenia.

Con respecto a Cynoglosseae y Lithospermeae, donde también se han descrito especies con membrana colpal verrugada (Díez, 1984; Díez y Valdés, 1991; Chen y Wang, 1999; Liu *et al.*, 2010; Binzet, 2011), Echiochileae se distingue por la forma subprolada a más o menos redondeada o cuadrangular, en vista ecuatorial, de las mónadas, además de sólo tener de dos a tres aberturas iguales, que pueden ser colpos o colporos (Jonhston, 1957, 1966; Lönn, 1999, este trabajo).

Cohen (2014) encontró una gran variabilidad en el número de aberturas dentro de la familia Boraginaceae, pero en términos generales se observa un aumento desde tres hasta seis o más. Furness y Rudall (2004) establecieron que el polen triaperturado es característico de las

eudicotiledóneas, y que a partir de este tipo básico, se puede pasar a una disminución de tamaño (poros), aumento del número de aberturas o el desarrollo de aberturas más complejas. Echiochileae es la tribu tempranamente divergente dentro de la familia Boraginaceae (Weigend *et al.*, 2010; Nazzaire y Hufford, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014; Weigend *et al.*, 2014), y sus integrantes se distribuyen en zonas de condiciones adversas o suelos empobrecidos (*Echiochilon* y *Ogastemma* en los desiertos del norte y noreste de África, en la península Arábiga y las Islas Canarias, mientras que *Antiphytum* se distribuye en suelos calizos y yesosos), lo que da pie a suponer, siguiendo el trabajo de Dajoz *et al.* (1991), que la mayor longevidad en granos de polen con menor número de aberturas, es una estrategia mucho más viable dentro de esta tribu, por el hábitat que ocupa, que una germinación más rápida proveída por un mayor número de éstas.

Al interior de Echiochileae, mientras que el polen de *Echiochilon* es claramente diferente al de *Antiphytum* por ser cuadrangular en vista ecuatorial y tener de 2 a 3 aberturas, el polen de *Ogastemma* es muy similar por ser prolado a subprolado, tricolporado, de exina tectada y con membranas verrugadas (Lönn, 1999). Elementos descriptivos sobre las aberturas, así como imágenes en microscopía óptica de éstas, permitirían excluir totalmente la posibilidad de que el polen entre ambos géneros sea igual, sin embargo, la descripción para el polen de *Ogastemma* es pobre y sólo se acompaña de una foto de MEB de la vista polar-oblicua de una mónada (Lönn, 1999). Ni Johnston (1957) ni Lönn (1999) hacen especial énfasis en las características de las aberturas que se consideraron en esta investigación como diagnósticas de algunas especies de *Antiphytum*, por lo que no es posible concluir cuánto difiere el polen de *Ogastemma* con respecto al de éste.

Lo anterior, aunado a la falta de apoyo en ITS para la relación entre los dos géneros, permite preguntar, en este punto, si el uso del polen como argumento de circunscripción no es subjetivo. Sin embargo, aunque para este trabajo no se cuenta ni con los datos palinológicos ni moleculares para excluir *Ogastemma* de *Antiphytum*, por distribución geográfica y diferencias morfológicas en las clusas, los sitios de fijación de éstas y las cicatrices producidas, es más acertado pensar en *Ogastemma* como un género aparte, mientras que en el caso de *Antiphytum*, hay más elementos que apoyan la circunscripción que aquí se propone (también, baste esto para exponer la necesidad de un muestreo exhaustivo de Echiochileae y el respectivo conocimiento de los elementos morfológicos de peso de sus integrantes).

Consecuentemente, al tener las características palinológicas de las especies de *Antiphytum*, se considera al polen como carácter diagnóstico de la tribu Echiochileae y elemento predictivo de la unidad del género *Antiphytum*, pues tanto las especies de Sudamérica y Norteamérica presentan un mismo tipo palinológico, de tal suerte que, aun sin evidencia molecular por falta de muestras sudamericanas, se considere esta delimitación altamente probable, en concordancia con los argumentos y exposiciones sobre la utilidad palinológica en taxonomía y, la monofilia de esta circunscripción.

Especies reconocidas dentro del género *Antiphytum*

El método aplicado en este trabajo para la re-circunscripción de Antiphytum, culminó en el reconocimiento de un género integrado por once especies de distribución disyunta entre Norte y Sudamérica (ver el tratamiento taxonómico). Durante el desarrollo del trabajo se hicieron patentes

las limitaciones y consecuencias del devenir histórico del género, la disposición de material asociado a éste, los resultados adversos en los métodos moleculares y los problemas de identificación entre y al interior de los géneros herbáceos de Boraginaceae, situaciones todas que incidieron en el proceso de circunscripción.

Johnston (1923) no fue el primero en trabajar *Antiphytum*, pero sí el que lo circunscribió incluyendo las especies norteamericanas y sudamericanas que autores anteriores consideraron no tenían relación. El producto final de su trabajo está completamente alejado de aquel grupo heterogéneo propuesto inicialmente por Meisner, que para ser justos, era consecuencia lógica del desconocimiento de las plantas americanas, totalmente nuevas para lo descrito en aquella época.

En la confusa historia taxonómica del género *Antiphytum* se refleja la interpretación e importancia que el autor en turno daba a cierto carácter sobre otros. Rastrear esta historia permitió observar qué característica tomó cada autor como diagnóstica para incluir o no a las especies en *Antiphytum*. El nombre creado por De Candolle causó problemas con las especies norteamericanas, puesto que en algunas de ellas la filotaxia opuesta es más bien difusa, poco visible, o bien, restringida a etapas tempranas del desarrollo de las ramillas, justo antes de elongarse; sin embargo, al presentarla en algún momento, el nombre no es desacertado. Para Gray, la perforación en la cicatriz de la clusa fue el rasgo que unió a los primeros representantes norteamericanos del género, para Macbride fueron la cicatriz –por ende, la forma de unión a la ginobase- y la ornamentación de la clusa, además del hábito, los criterios empleados. El trabajo de Johnston de 1923 y sus posteriores aportaciones de 1927 y 1966, resolvieron un género formado por integrantes sudamericanos como México-texanos, el cual sigue criterios morfológicos y que ha sido copiado hasta la actualidad. Lo que actualmente se entiende por *Antiphytum* es la herencia del trabajo de Johnston, que sin embargo, tuvo acceso a un material pobre para decidir sobre las especies sudamericanas.

Partiendo de esta base, el género circunscrito por Johnston parece bien delimitado, con sus integrantes luciendo reconocibles en primera instancia. Sin embargo, al analizar la literatura posterior a Johnston y las etiquetas de los herborizados, la realidad es que el género no ha terminado de entenderse y que, en el caso de las especies con roseta del este de México, donde se concentra el mayor error de determinación, el concepto de especie que se ha manejado ha sido erróneo o la circunscripción de las especies no está bien definida.

Como muestras fehacientes de que los tratamientos taxonómicos y trabajos que contienen al género se basan en las especies más comúnmente colectadas, identificadas con las diagnósicas dadas por Johnston, y sin atención a los trabajos de Brand (1926, 1931), se encuentran la ausencia de material colectado y determinado como *A. nudicalces*, dado que Johnston describió esta especie en 1923, o *Amblynotopsis humilis*, que es un nombre válido publicado por Brand en 1926 que no se había declarado sinónimo de otra, como ocurrió con *Amblynotopsis ehrenbergii*, que Johnston (1966) consideró sinónimo taxonómico de *Antiphytum heliotropioides*.

Más aún, el hallazgo de dos especies nuevas dentro del material examinado, así como la historia taxonómica del género, remarcaron la circunstancia de que un nombre decide el destino de los ejemplares colectados y de que sean o no incluidos en las versiones posteriores de lo definido como un grupo natural; por ejemplo, el material correspondiente a las especies nuevas fue asequible por haber sido identificado erróneamente como *A. floribundum* y *A. nudicalces*. En consecuencia, la

revisión casi al final de este estudio de los ejemplares del estado de Guerrero, pertenecientes a las especies nuevas, marginó a éstos a un análisis exclusivamente morfológico, sin incluir el polen ni la ornamentación de las clusas.

La disponibilidad del material también afecta en la circunscripción de especies. Aun cuando los caracteres morfológicos que definen las dos especies sudamericanas, *A. cruciatum* y *A. stoechadifolium*, pueden apreciarse en las inflorescencias, en las hojas y en la ornamentación de las clusas, es deseable tener un mayor número de muestras que revelen más sobre la fenología de éstas, p.ej., tiempos de floración y fructificación, y apariencia del material con las inflorescencias maduras, sin mencionar la necesidad de complementar los estudios palinológicos y moleculares. Como le sucediera a Johnston (1927), casi 90 años después, la calidad y cantidad del material con el que se pudo trabajar, limitó el contraste uno a uno entre estas dos especies y a su vez, entre éstas y las norteamericanas.

Al final, los resultados de este trabajo han permitido circunscribir al género *Antiphytum* integrado con nueve especies de Norteamérica (sur de EUA hasta el tercio norte de Oaxaca) y dos especies de Sudamérica (sur de Brasil y norte de Uruguay), de las cuales, sólo se pudo formular la hipótesis de relación entre las especies norteamericanas. Como sólo se obtuvo el marcador *ndhF-rpl32* de *Antiphytum*. sp. 1, la relación de las nuevas especies con respecto al resto se desconoce y deberá ser evaluada posteriormente, conjuntamente con las especies sudamericanas.

Antiphytum heliotropioides y *A. floribundum*, para las cuales se obtuvieron subgrupos al interior de sus clados que probablemente estén reflejando especies crípticas, se consideran acorde a criterios morfológicos como especies con variación alta y continua, pues, bajo los alcances del método de este trabajo, la información filogenética recuperada no es suficiente para proponer variedades o especies que se correspondan enteramente con caracteres moleculares diagnósticos, dada la poca información en los marcadores, o que cumplan la definición biológica de especie. Sin embargo, los resultados sirven como planteamiento inicial de un estudio enfocado a dilucidar cuántas unidades evolutivas integran a estas especies.

Por otro lado, el grupo de especies arrosietadas del este de México tiene secuencias idénticas para el marcador *ndhF-rpl32*, por lo que con éste no es posible diferenciarlas. Con ITS no se resolvieron las relaciones entre las especies de *Antiphytum*, a excepción del clado de estos taxa arrosietados, el cual se recuperó con un apoyo alto. Considerando que este clado es el último en divergir en el género, que el cloroplasto tiene una tasa de evolución lenta (Palmer *et al.*, 1988), que en el polen y en las clusas no se hallan diferencias entre las especies, que sin las flores la identificación es problemática, y que en ITS los clados recuperados con estructura corresponden a las especies, todo parece indicar que este grupo de *Antiphytum* es muy reciente y que está en pleno proceso de especiación y diversificación. Por ello, requiere de atención especial para entender los procesos involucrados en su diversificación, entre los que puede existir hibridación o repartición incompleta de linajes, para lo cual se necesitará implementar muestreo por poblaciones y el uso de otros métodos y marcadores. La complejidad del grupo, de acuerdo a la evidencia recabada durante este trabajo, se corresponde totalmente con los problemas de determinación que éste suscita.

Finalmente, la presencia de fornículos fue común en *Antiphytum*. Los fornículos son invaginaciones que de acuerdo al estudio anatómico de Lawrence (1937), no representan un cambio esencial del

sistema vascular, ya que son un pliegue del tejido de la corola; cuando el pliegue es profundo, la traza vascular se pliega con el parénquima. Todas las tribus de Boraginaceae contienen especies que presentan fornículos (Cohen, 2014), aunque dentro de la tribu Echiochileae sólo es el caso de *Antiphytum* (Lönn, 1999). Al parecer, la ausencia de fornículos es la condición ancestral en Boraginaceae y su presencia se ha ganado múltiples veces en la familia (Cohen, 2014), una de las cuales incluye a *Antiphytum*. La pérdida de fornículos también ha ocurrido en las tribus al menos ocho veces (Cohen, 2014), y dentro del género parece haberse perdido en *A. paniculatum* y *A. floribundum* en eventos independientes, de acuerdo al mapeo del carácter sobre el árbol consenso del análisis combinado (no mostrado).

Las descripciones de las especies y su respectiva discusión se presentan en el apartado del Tratamiento Taxonómico.

Diversificación del género

Aunque se han delimitado once especies dentro de Antiphytum, las topologías obtenidas en los análisis de parsimonia, más las características morfológicas observadas en las especies, demuestran que se necesitan nuevos métodos para entender el proceso de diversificación del género, por lo que otro resultado del presente estudio es el planteamiento de nuevas interrogantes para el mismo. Se proponen algunas hipótesis que para ser confrontadas, requieren otros métodos y herramientas que están más allá del alcance del presente trabajo.

La posición de *Antiphytum* sp. 1 dentro del clado de *A. heliotropioides* en la hipótesis de cloroplasto, la politomía de *A. paniculatum*+*A. parryi* en el consenso del análisis combinado, y las características morfológicas y filogenéticas asociadas a *A. heliotropioides*, *A. floribundum*, a las especies nuevas y a las especies arrosietadas del este de México, se proponen como interrogantes que pueden ser estudiadas bajo distintas hipótesis: complejos de especies con varias unidades evolutivas al interior, hibridación, poliploidía o repartición incompleta de linajes. Contrariamente, la relación parafilética entre *A. peninsulare* y *A. heliotropioides* en el árbol consenso de *ndhF-rpl32*, se puede explicar parsimoniosamente por la falta de apoyo estadístico y el subsecuente colapso de estas ramas en politomía. Con ello, no hay oposición a la hipótesis filogenética nuclear.

Especies nuevas y *Antiphytum heliotropioides*. Morfológicamente, las dos especies nuevas del estado de Guerrero presentan características intermedias entre *A. floribundum* y probablemente, *A. heliotropioides* para ambas. En *Antiphytum* sp. 1, la inflorescencia y el estípito en la clusa se asemejan a *A. floribundum*, aunque contrario a ésta, en la nueva especie la corola presenta fornículos. En el caso de *Antiphytum* sp. 2, que no fue secuenciada para ningún marcador empleado en este trabajo, las flores poseen fornículos y las clusas y los brotes de las hojas son parecidos a *A. heliotropioides*, mientras que el tipo de inflorescencia se asemeja a *A. floribundum*.

La inclusión de la secuencia de *Antiphytum* sp. 1 en el clado de *A. heliotropioides*, correspondiente al marcador de cloroplasto *ndhF-rpl32* (dos sinapomorfias y un apoyo estadístico de Jackknife de 84, Fig. 10b), puede ser, o evidencia de un proceso de hibridación que requerirá el contraste con su posición en un árbol de ITS, o la muestra de que *A. heliotropioides* presenta especies crípticas en su interior, y que la distribución en el estado de Guerrero ha promovido la morfología tan disímil de esta nueva especie.

Para conocer qué lugar ocupa *Antiphytum* sp. 1 en la hipótesis filogenética del género, se requiere al menos la información proveniente del núcleo. Si en el árbol de ITS esta especie ocupara otra posición, significaría una discordancia entre los marcadores de núcleo y cloroplasto. La discordancia entre las topologías de núcleo y cloroplasto es un hecho que ha sido documentado extensamente en las plantas y que se ha explicado principalmente por hibridación/introgresión (Soltis y Kuzoff, 1995; Sang *et al.*, 1997; Okuyama *et al.*, 2005; Dunbar-Co *et al.*, 2008; Acosta y Premoli, 2010), aunque otras explicaciones son la evolución convergente o la repartición de linajes (*lineage sorting*) (Acosta y Premoli, 2010). El uso de marcadores de cloroplasto tiene implícita la asunción de que, desde que sólo se está siguiendo el genoma de un parental, la falta de resolución por la influencia de la hibridación puede ser ignorada, pero la hibridación, la introgresión y la repartición de linajes pueden influenciar la posición que tiene un taxón en una filogenia basada en cloroplasto (Harris e Ingram, 1991). La herencia del cloroplasto es uniparental, materna en la mayoría de angiospermas (Palmer *et al.*, 1988), pero también puede ser paterna o biparental, por lo que conocer el modo de herencia permite que los datos de una filogenia sean correctamente interpretados (Harris e Ingram, 1991). De lo anterior se sigue que, sólo a partir de conocer la filogenia nuclear, se puede inferir una explicación que involucre hibridación.

Si se descarta la hibridación, la otra explicación sobre el origen de estas especies nuevas, se centra en pensar a *Antiphytum heliotropioides* como un complejo de especies, y por ende, *Antiphytum* sp. 1 –y quizá *Antiphytum* sp. 2– como una unidad evolutiva dentro de éste, cuyas características morfológicas, distintas al resto de especies crípticas del complejo, se deben a su aislamiento geográfico (estado de Guerrero contra Sierra Madre Oriental).

Especies arrosetadas del este de México. Respecto al clado que contiene a *A. paniculatum* y *A. parryi* en el árbol consenso de ambos marcadores, se podría hipotetizar que la evidencia, tanto morfológica como molecular, sugieren hibridación o repartición incompleta de linajes. Dada la conservación de la secuencia en todos los ejemplares de estas especies, se puede descartar que se estén comparando copias parálogas de ITS.

Antiphytum parryi es la especie del género con las flores más pequeñas, descrita y reconocida en la literatura por las flores con limbo extendido de hasta 1 mm de ancho presentando fornículos y clusas no sobrepasadas por el estilo, características que no se sostienen con la observación morfológica que se llevó a cabo en este trabajo. El que el estilo rebase o no a las clusas parece ser un evento de maduración del fruto, pues en un mismo ejemplar de *A. parryi* se encuentran las dos posibilidades. Otras especies tienen un estilo que sobresale claramente de las clusas, pero inclusive en ellos se presentan frutos con el estilo sin rebasarlos. El tamaño de la corola, por otro lado, va de un intervalo de 2 a menos de 3 mm y de 3 a 4 mm, sin traslape entre ellos. *Antiphytum paniculatum* no presenta fornículos, y su corola mide de 3-6 mm de diámetro. El clado de ambas especies recupera al grupo de *A. paniculatum*, el grupo de los *A. parryi* con corolas de 3-4 mm y, finalmente, parafiléticos a ambos, los *A. parryi* con corolas de 2 a menos de 3 mm, que además, presentan fornículos no bien desarrollados o ausentes, es decir, de los cinco, sólo se observan tres. El polen y las clusas son similares y de hecho, no hay muchas diferencias para distinguirlos. *A. paniculatum* es una especie sumamente restringida en distribución, pues solamente se encuentra en Tehuacán (Fig. 25), y, antes de las colectas realizadas durante este trabajo, los últimos registros pertenecían a 1905. *Antiphytum parryi*, por otro lado, es simpátrico con *A. caespitosum* y *A. paniculatum*. Los

individuos intermedios entre *A. paniculatum* y *A. parryi* se distribuyen desde Tehuacán hasta el centro de Oaxaca, mientras que los *A. parryi* de corolas más grandes y fornículos bien desarrollados y en número de cinco, van del norte de Oaxaca hasta San Luis Potosí (Fig. 26). De existir hibridación, la zona de contacto resultaría ser Tehuacán, con una expansión al sur del híbrido. En otro planteamiento, considerando una población ancestral polimórfica que dio origen a estas especies, la repartición incompleta de linajes y el aislamiento de las poblaciones por eventos de vicarianza explicarían lo observado: las poblaciones de “*A. parryi*” hacia el norte del Eje Neovolcánico presentarían un genotipo con corolas con fornículos, mientras que *A. paniculatum* habría conservado el genotipo de corolas sin fornículos y finalmente, los “*A. parryi*” intermedios presentarían el genotipo polimórfico. Esto requeriría pensar en tres especies y no dos, sin embargo, por las características de las muestras, se ha preferido manejar dos especies y dejar planteadas estas hipótesis que puedan ser sometidas a prueba bajo otros métodos, por ejemplo, al realizar filogeografía de las poblaciones que conforman este clado.

En general, entre las especies arrosietadas del este de México la morfología es muy intrincada (polen, clusas, hábito, porte) y el marcador de cloroplasto *ndhF-rpl32* resulta muy lento evolutivamente para resolver la relación entre las especies del clado. En tanto, ITS, aunque presenta una hipótesis de relación al interior del grupo, no lo resuelve por completo. Por ello, este grupo requiere otros métodos y marcadores para el entendimiento de su diversificación.

Antiphytum floribundum. En esta especie, la variación morfológica y los extremos en tamaño de sus individuos podrían estudiarse como 1) producto de eventos de poliploidía, o, 2) considerando que éste es también un complejo de especies con más unidades evolutivas en su interior.

Antiphytum heliotropioides y *A. peninsulare*. Especular el escenario propuesto por *ndhF-rpl32* para *A. peninsulare* y *A. heliotropioides* permitiría sugerir intercambios genéticos entre los linajes que derivaron en ambas especies antes de la especiación, planteada por vicarianza, de *A. peninsulare* (ver parte sobre biogeografía). Si se insistiera en esbozar un evento de introgresión/hibridación, podría sugerirse el modelo de Rieseberg (1995), quien describió la competencia interespecífica del polen como un mecanismo que juega un papel importante controlando la formación de híbridos en muchos grupos de plantas. De acuerdo a este proceso, la hibridación comúnmente toma lugar en poblaciones donde individuos de una especie están en minoría y reciben polen perteneciente a taxa relacionados; las especies en minoría serán casi inevitablemente los progenitores femeninos del híbrido (Acosta y Premoli, 2010), y, con introgresión continua, esto podría rápidamente conducir a la presencia de individuos portando el citoplasma de las especies minoría y los genes nucleares de las especies mayoría (Rieseberg, 1995); bajo este escenario, se podría establecer una “población híbrida fundadora” (Acosta y Premoli, 2010). Los granos de polen de *A. heliotropioides* y *A. peninsulare* son los más parecidos en tamaño de los estudiados, pues miden de eje polar 13.4 y 14.7 µm respectivamente, siendo el primero el más pequeño de los medidos. Ambos, además, no poseen margo en los extremos de las ectoaberturas (Figs. 6 y 7). Por otro lado, la ornamentación de las clusas para ambas especies es la misma: gránulos y verrugas granuladas, no presente en otras especies del género (Fig. 12), aunque en la forma, la cicatriz y el tamaño difieren (Figs. 13 y 14). Adicionalmente, ambas especies son las que comparten más características en el porte (Fig. 31). No obstante, estas afinidades morfológicas simplemente podrían representar estados pleisiomórficos para estos caracteres en el género, pues éstas son las dos primeras especies divergentes. Este

párrafo, por tanto, es una libertad especulativa que requiere de un “sí” condicionante y la situación presentada se prefiere explicar por medio de la falta de soporte en la topología de *ndhF-rpl32*.

A pesar de que no se pueden resolver estos procesos mediante el planteamiento metodológico que se siguió en este trabajo, los resultados de éste son los que han suscitado estas nuevas interrogantes. Es un hecho que se requiere secuenciar la totalidad de especies de *Antiphytum*, tanto para éstos como para otros marcadores, y contrastar una hipótesis nuclear con una de cloroplasto para descartar, confirmar y encauzar algunos escenarios propuestos.

Endemismo edáfico en el género *Antiphytum*

El género Antiphytum se distribuye en suelos bien delimitados y peculiares. Antiphytum hintoniorum es la única especie que presenta endemismo edáfico a suelos yesosos, sin embargo, este tipo de suelo ha sido colonizado de forma no estricta no sólo por otras especies dentro del género, sino también por otros taxa de la tribu. Esto, aunado a la posición filogenética de A. hintoniorum, aunque no resuelve, a través de un mapeo en el árbol consenso del análisis combinado, la dirección en que Antiphytum colonizó los suelos yesosos, sí plantea dos posibilidades para explicar el origen de esta especie gipsófila: una en la que el número de cambios en la rama de A. hintoniorum refleje una colonización antigua del sustrato, y otra en que la ocupación del yeso por parte de esta especie sea más reciente, y que el tamaño de la rama refleje los cambios adaptativos requeridos para afrontar este tipo de ambientes, que es por la que se aboga en este trabajo.

Las especies norteamericanas del género *Antiphytum* presentan restricción a suelos volcánicos, calcáreos o yesosos. Rzedowski (1986) incluye a *A. parryi* como una especie francamente calcícola en el Valle de México, es decir, ligada exclusivamente a suelos ricos en carbonato de calcio. A excepción de *A. floribundum*, de la cual sólo se tiene registro de distribución en suelos de origen volcánico, el resto de las especies tiene representantes en suelos yesosos, aunque en su mayoría son calcícolas.

Los suelos calcáreos se definen como aquellos que contienen carbonato de calcio libre (CaCO_3), generalmente en la forma de horizontes cálcicos, que van desde una capa de nódulos o filamentos de carbonato, hasta capas gruesas, masivas y duras (Machette, 1985). Los climas áridos o semiáridos propician la precipitación de carbonatos en los suelos, ya que la lluvia acarrea el calcio a zonas más profundas donde se deposita y con el tiempo de acumulación forma un horizonte cálcico. El calcio reacciona químicamente para producir carbonato de calcio, el cual si se cimenta puede formar un estrato más o menos continuo que se asemeja a una roca, llamado caliche u horizonte petrocálcico (SEMARNAT, 2005). Estos horizontes se forman principalmente en suelos someros en los que el agua se evapora rápidamente y se obtienen condiciones de aridez y acumulación de calcio, como es el caso de los leptosoles abundantes en la Sierra Madre Oriental de México (SEMARNAT, 2005).

Aparentemente, la precipitación de carbonatos ha ocurrido en regiones áridas a través del tiempo geológico y es indicativo del pasado climático (Schlesinger, 1985). Cuando los horizontes más superficiales del suelo se erosionan, el horizonte petrocálcico queda expuesto. La formación de suelos yesosos se da en un proceso similar en el que en vez de acumularse calcio, se acumula un

horizonte de yeso. En los desiertos, los suelos con yeso expuesto están caracterizados por costras duras que se forman cuando el yeso se recristaliza al evaporarse el agua en la superficie del suelo (Meyer *et al.*, 1992). Tanto en suelos yesosos como calcáreos, el pH es muy básico y las concentraciones de iones no esenciales (Na y Cl) o elementos no limitantes (como el Ca) tienden a incrementarse con la profundidad. La presencia de calcio afecta la disponibilidad en el suelo de fósforo y otros macro y micronutrientes importantes para las plantas, como el potasio, pues éstos son *secuestrados* por el calcio (Schlesinger y Pilmanis, 1998). Por lo anterior, este tipo de ambientes son adversos y representan un reto para las plantas que los habitan. Los suelos calcáreos son menos exigentes que los yesosos, y dentro de estos últimos, el estrés a las plantas varía dependiendo de la presentación del yeso, si se encuentra como costras totalmente expuestas o mezclado en el suelo en diferentes porcentajes (p.ej. Meyer *et al.*, 1992).

Las plantas que llegan a colonizar suelos estresantes se pueden dividir de forma general en tres grupos (Kruckeberg, 2004): 1) endémicos edáficos, es decir, restringidos a este tipo de suelos, 2) indicadores regionales, los cuales pueden ser comunes en sustratos “normales” en una parte de su distribución, pero mayormente están confinados a estos suelos y 3) los ubicuos (*bodenvag*) que pueden crecer en cualquier sustrato.

Dentro del género *Antiphytum*, la única especie endémica a suelos yesosos es *A. hintoniorum*. El género es más bien del tercer tipo para yeso y del segundo tipo para calcio, pues *A. floribundum* y *A. peninsulare* crecen en suelos volcánicos. La información sobre el tipo de suelo en que se distribuyen las especies sudamericanas es escasa en las etiquetas de herbario y en la literatura. Un registro de *Antiphytum cruciatum* en Morro São Pedro, Porto Alegre, RGS, Brasil, indica que el suelo que habita la especie es de baja fertilidad, de acidez acentuada, con deficiencia de P, Ca y Mg y con granulometría de limos, arcillas y arenas (Setubal, 2010).

La forma en que grupos de plantas han podido colonizar ambientes extremos se ha explicado por medio de variación genética que les permite hacer frente a éstos. Para ello se ha empleado el concepto de preadaptación como un primer estadio en la evolución de la especialización edáfica, que se considera como la capacidad del acervo genético de poseer genotipos que puedan hacer frente a nuevos retos o condiciones ambientales (Kruckeberg, 2004).

La tribu Echiochileae se distribuye en ambientes adversos, secos y desérticos en general. Dentro del género *Echiochilon* se encuentran tres especies que tienen al yeso como uno de sus sustratos de crecimiento, pero ningún endémico edáfico a éste; *Ogastemma* no tiene registros de crecimiento en yeso (Lönn, 1999). El acervo genético de la tribu tiene características que permiten la incursión en yeso, por lo que en América, *Antiphytum* se podría considerar preadaptado para haber hecho frente a los ambientes yesosos.

El mapeo del tipo de suelo sobre el consenso estricto del análisis combinado, incluyendo terminales repetidas, para tener una mejor representación de los sustratos donde se han colectado las especies, resultó en la ambigüedad del carácter, ya que con ACCTRAN los suelos yesosos son ancestrales (Fig. 16a) pero en DELTRAN son posteriores, con la preferencia a suelos calcáreos como ancestral (Fig. 16b).

Sin considerar a las especies sudamericanas, ante este resultado ambiguo se pueden proponer dos escenarios para la ocupación de yeso por parte de *Antiphytum*. De acuerdo a la optimización ACCTRAN, el género se desarrolló en yeso y posteriormente colonizó otros ambientes. En el otro caso, el género se desarrolló en suelos calcáreos y su posibilidad genética de habitar ambientes yesosos ha permitido la inclusión de individuos de casi todas las especies en este tipo de suelos.

El segundo escenario parece ser el más factible, pues considerando la posición de *Antiphytum hintoniorum* en la filogenia consenso del análisis combinado, su divergencia no es ni al principio ni al final de la historia del género. Aunque el tamaño de la rama que sostiene el clado de esta especie es el más largo en el género (15 pasos, seguido por el clado de las arrosietadas del este de México con 13 pasos), *Antiphytum hintoniorum* parece cumplir más la condición de un neoendemismo que de un paleoendemismo, ya que su distribución no parece relictual, en la filogenia está cercanamente emparentada con especies que son gipsóvagas (pueden estar fuera o dentro de suelos yesosos), y es evolutivamente distinta al resto de los *Antiphytum*, lo cual se observa por su morfología y el número de caracteres que sostienen la rama del clado (ver Fig. 11a y Ferreira y Boldrini, 2011). Si la longitud de la rama se asociara proporcionalmente al tiempo de antigüedad del taxón, se tendría que hacer frente a estas características que no presentan a *Antiphytum hintoniorum* como muy antiguo y, al número de pasos que está implicado en el clado de las especies arrosietadas del este de México, que en el orden de la filogenia, es el último grupo en divergir. Esta longitud más bien parece explicarse con cambios adaptativos inducidos por el yeso.

Las plantas que se especializan para ambientes estresantes respecto a los nutrientes tienden a ser pobres competidores en ambientes más ricos y productivos, lo cual podría explicar por qué algunas especies endémicas no se encuentran en ambientes más benéficos (Meyer *et al.*, 1992). Esta pobre competencia en otros ambientes es posiblemente producto de los cambios producidos una vez que llegan a ser endémicas a un sustrato. El tipo de sustrato que habita *Antiphytum hintoniorum* no es sólo uno en el que hay presencia de yeso, sino son costras yesosas de gran extensión. La exigencia y estrés de éstas son mayores que los suelos yesosos en parches en que se han registrado otras especies de *Antiphytum*. Afrontar este ambiente debió propiciar todos los cambios morfológicos que presenta *A. hintoniorum*, por lo que parece lógico pensar que mucha de la variación de la especie, como el polimorfismo en el marcador *ndhF-rpl32*, ha sido disparado por las exigencias del sustrato, aunque también por el aislamiento que representa la distribución de sus poblaciones, que no permite el flujo génico entre éstas una vez que en una de ellas aparece una mutación. Un suelo empobrecido podría incluso repercutir en acelerar las tasas de evolución de un marcador lento.

Por otro lado, observando la morfología de la especie, es la única dentro del género que no presenta inflorescencias, sino flores solitarias. Aunque las clusas abortivas se presentan a lo largo del género, en esta especie sólo se logra una clusa por cada flor. Las hojas además, están restringidas a las partes apicales de las ramas. Todo indica una estrategia en la que se invierte poca energía incluso en estructuras reproductivas, pues las condiciones del medio son limitantes. Como contraste, *A. floribundum*, que sólo crece en suelos volcánicos muy ricos en nutrientes, es la especie con la talla más grande de individuos, hojas, ramas e inflorescencias y por ende, en número de estructuras reproductivas. Estas inflorescencias de aspecto paniculiforme pueden alcanzar hasta 30 cm de ancho, y con el potencial de la planta de generar inflorescencias axilares en los nodos más basales, transforman a ésta en prácticamente una inflorescencia en etapas avanzadas de desarrollo.

En conclusión, los cambios requeridos para afrontar un ambiente estresante pueden culminar en que las plantas no puedan retornar a ambientes más propicios al no poder enfrentar la competencia de éstos. Se podría explicar la preferencia edáfica del género *Antiphytum* de esta forma, en la que las únicas especies que han conquistado suelos más ricos son *A. floribundum* (exclusivamente suelos volcánicos) y *A. peninsulare* (junto con yesos). Atendiendo la distribución, la mayoría de especies en *Antiphytum* se sesgan hacia la Sierra Madre Oriental, donde se encuentran los leptosoles calcáreos, en tanto que *A. floribundum* recorre la Sierra Madre Occidental, la cual está principalmente formada de ignimbritas (Luca y Moreno, 2004).

Es preciso reiterar que la información que se dispone en este trabajo no permite concluir objetivamente ninguno de los dos escenarios posibles, por lo que esta cuestión sigue abierta y proclive a ser nuevamente enfrentada. Lo que sí es un hecho es que *A. hintoniorum*, bajo esta hipótesis filogenética, no fue la primera especie en divergir, y que el largo de su rama puede ser indicador del tiempo de existencia de este taxón o de las presiones de selección del sustrato. Las categorías *neoendemismo* o *paleoendemismo*, son conceptos extremos que sirven para establecer parámetros, de acuerdo a las características que se le asignan a uno u otro, pero la realidad es que en la práctica no es posible distinguir entre ellos en muchos de los casos (McNair y Gardner, 1998), ya que en el ambiente existen endemismos de edad intermedia entre estos conceptos (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985). *Antiphytum hintoniorum* podría caer en ese punto.

Finalmente, los estudios realizados en plantas gipsófilas del Desierto Chihuahuense, que es la región a la que pertenece *A. hintoniorum*, muestra que hay linajes que parecen ser ancestralmente tolerantes al yeso en los cuales la gipsofilia tuvo múltiples orígenes, y otros linajes que están compuestos por sólo una especie con distribución geográfica restringida y que son morfológicamente muy similares a sus parientes no gipsófilos, lo cual implica un origen muy reciente, por lo que en el Desierto Chihuahuense la flora gipsófila ha sido producto del ensamble sobre los últimos millones de años de elementos antiguos y recientes (Moore *et al.*, 2014). Lo que se sugiere en este trabajo coincide más con la definición de neoendemismo de Ferreira y Boldrini, (2011) por la gran diferencia morfológica de *A. hintoniorum* respecto a sus congénéricos, que lo visto en los neoendemismos del Desierto Chihuahuense.

Acercamiento biogeográfico

De acuerdo a lo documentado para los patrones de distribución geográfica en la familia Boraginaceae, Antiphytum parece responder a la hipótesis de la Flora Boreotropical. Sin embargo, la distribución, tanto de la tribu como del género en América, requiere abordarse con métodos adecuados a estas preguntas, por lo que sólo se realiza una comparación para describir y esbozar una explicación de lo observado en Antiphytum.

La reconstrucción de áreas ancestrales y de los procesos por los cuales los organismos han obtenido su distribución actual requiere invocar escenarios muy complejos que incluyan conjuntamente vicarianza, dispersión, extinción, recolonización o expansión del área de distribución (Sanmartín, 2003). Tras incorporar a las herramientas biogeográficas el uso de filogenias y la estimación de tiempos de divergencia de clados a partir del reloj molecular, y compararlos con la edad de los eventos geológicos que explican, por medio de vicarianza, la distribución actual de los organismos

(Renner, 2005), se ha demostrado que la dispersión a larga distancia es la explicación de la distribución disyunta de la mayoría de grupos de plantas (Christenhusz y Chase, 2013).

Anteriormente, un taxón con distribución anfiatlántica se explicaba por un origen Gondwánico y su posterior ruptura (Raven y Axelrod, 1974), de modo que la extensión del taxón en el Hemisferio Norte era producto de las migraciones desde el sur; sin embargo, las edades de muchos grupos han resultado más recientes que la separación total de África y Sudamérica (Wilkström *et al.*, 2001; Givnish y Renner, 2004) fechada hace ca. 105 Ma. (McLoughlin, 2001).

En su lugar, el registro fósil y la afinidad de las floras del Hemisferio Norte han dado lugar a explicar los intercambios florísticos entre Eurasia y Norteamérica a través de una flora ancestral denominada Boreotropical, la cual se conectaba por medio de puentes intercontinentales transatlánticos que existieron durante el Paleógeno hasta probablemente el Mioceno-Medio (Wolfe, 1975; Grønlie, 1979; Tiffney, 1985; Sanmartín *et al.*, 2001; Brikiatis, 2014), de forma que muchos taxones sudamericanos tuvieron sus ancestros en Norteamérica (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Pérez-García, 2012). Varias explicaciones biogeográficas recientes sobre grupos disyuntos han invocado la hipótesis de la flora Boreotropical (Lavin y Luckow, 1993; Givnish y Renner, 2004; Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005; Smedmark y Anderberg, 2007; Erkens *et al.*, 2009).

Según Lavin y Luckow (1993), esta hipótesis predice que, si existió un intercambio preferencial durante el Terciario Temprano de biotas tropicales a través del Atlántico Norte, entonces los grupos de plantas y animales, con Norte América como su lugar de diversificación, y con registro fósil en la región desde el Terciario, tienen una alta probabilidad de tener a sus grupos hermanos en los Paleotrópicos y grupos derivados en Sudamérica.

La hipótesis anterior puede aplicarse algunos grupos de la familia Boraginaceae, en particular, a la tribu Echiochileae.

Wilkström *et al.* (2001) calcularon alrededor de 77-81 Ma como edad mínima de la separación de las Boraginales con respecto a su grupo hermano; Moore y Jansen (2006) calcularon la separación de *Tiquilia* Pers. (Ehretiaceae, Boraginales) de su pariente existente más cercano en alrededor de 59-48 Ma, mientras que Nazaire *et al.* (2014) calcularon la separación entre *Mertensia* Roth y *Asperugo* L. (Boraginaceae, Cynoglosseae) en aproximadamente 26.83-12.33 Ma, fechas posteriores a la fractura de Gondwana.

Raven y Axelrod (1974) postularon un origen Laurásico para lo que actualmente es el orden Boraginales. Los patrones de distribución de varios grupos de Boraginaceae, en concordancia con su relación filogenética, así como de las familias más cercanas, Codonaceae y Wellstediaceae, restringidas a África, parecen confirmar que los eventos de divergencia primaria ocurrieron en África/oeste de Eurasia, con subsecuentes diversificaciones mayores a través del Asia templada y algunos eventos posteriores de dispersión a Australia y al Nuevo Mundo (Långström y Oxelman, 2003; Cohen y Davis, 2009, 2012; Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014).

La mayoría de representantes de la familia Boraginaceae se encuentra principalmente en Asia y Europa, con unos cuantos elementos en América de cada una de las tribus principales, a excepción de *Trichodesmeae* (Al-Shehbaz, 1991). En América, la mayor diversidad de la familia se encuentra

en el hemisferio norte, pues Sudamérica tiene sólo ca. 90 especies de Boraginaceae (Johnston, 1927).

De los géneros americanos de Boraginaceae que también se encuentran en el Viejo Mundo, *Omphalodes* Mill. (Cynoglosseae) no se distribuye más allá del norte de México (Coutinho *et al.*, 2012), *Mertensia* Roth (Cynoglosseae) sólo se encuentra en Norteamérica, donde radica su mayor diversidad (Nazaire *et al.*, 2014) y *Lithospermum* L. (el único género de la tribu Lithospermeae en América) tiene su centro de diversificación en el suroeste de EUA y México (Cohen y Davis, 2012).

Dentro de los endémicos americanos, *Cryptantha* Lehmann ex G. Don. (Cynoglosseae) tiene su mayor diversidad en Norteamérica y tres especies compartidas entre Norte y Sudamérica (Hasenstab-Lehman y Simpson, 2012), *Amsinckia* Lehm. (Cynoglosseae) tiene sólo dos especies sudamericanas (Johnston, 1927; IBODA, 2014), *Oncaglossum* Sutorý (Cynoglosseae) es endémico de México (Sutorý, 2010), *Pectocarya* DC. ex Meisner (Cynoglosseae) tiene casi la misma diversidad para el sur y norte de América, con dos especies compartidas entre ambos (Guilliams *et al.*, 2013), y sólo *Moritzia* DC. ex Meisner y *Thaumatocaryon* Baill. son endémicos a Sudamérica como los únicos géneros nativos de la tribu Boragineae en el continente americano (Weigend *et al.*, 2010). La tribu Cynoglosseae es la que ha tenido la mayor radiación en el Nuevo Mundo, siendo *Cryptantha* el género con más especies en Norteamérica (Weigend *et al.*, 2013; Cohen, 2014).

La relación filogenética dentro de Boraginaceae explica un patrón biogeográfico en el cual Sudamérica fue colonizada por dispersión a larga distancia a partir de elementos de origen norteamericano (por. ej. Weigend *et al.*, 2010; Cohen y Davis, 2012; Hasenstab-Lehman y Simpson, 2012). Este patrón ha sido encontrado para otros grupos de plantas (Carlquist, 1983; Lavin y Luckow, 1993; Weeks *et al.*, 2005; Moore *et al.*, 2006) y, en específico para México, es un escenario que ya se había puntualizado anteriormente (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Pérez-García, 2012).

La tribu Echiochileae tiene como único elemento americano a *Antiphytum*; *Ogastemma*, el género hermano, se distribuye en las Islas Canarias, el norte de África y la Península Arábiga; a su vez, *Echiochilon* se encuentra desde el Norte de África hasta Kenia, en la Península Arábiga y en Paquistán e India (Lönn, 1999). Para este patrón de distribución, Långström y Oxelman (2003) trazaron una hipótesis biogeográfica con un análisis de DIVA sobre la filogenia de ITS. En su estudio plantean a África/Arabia/India como probable origen de la tribu, bajo un escenario en el que el ancestro tendría una amplia distribución más o menos igualando a la presente de *Ogastemma* y *Echiochilon*, con eventos de vicarianza seguidos de especiación como explicación al patrón de distribución actual, sumado a un evento de dispersión al continente americano por medio del puente Thulean, una de las conexiones entre Eurasia y Norteamérica durante el Eoceno Temprano (Tiffney, 1985).

Las características de distribución de la tribu Echiochileae, en conjunto con la explicación esgrimida por Långström y Oxelman (2003), encajan con la predicción de la hipótesis de la flora Boreotropical: el grupo hermano de *Antiphytum* se encuentra en África/Arabia, mientras que el género cuenta con dos representantes en Sudamérica y está diversificado en Norteamérica.

Bibliográficamente, la historia podría trazarse así: los taxones de la tribu Echiochileae se distribuyen en zonas áridas y no tienen representantes asiáticos. Echiochileae es la tribu hermana al resto de las Boraginaceae, y como las familias Codonaceae y Wellstediaceae (grupos hermanos de Boraginaceae), al parecer tuvo su origen en África (Weigend *et al.*, 2013). La masa de tierra formada por el norte de África y Arabia (continente Arabo-Africano) se conectó con Eurasia en dos periodos, permitiendo el intercambio biótico entre ambos: durante el límite Cretácico-Paleoceno hasta el Eoceno (Tabuce *et al.*, 2001) y durante el Mioceno-Medio con la formación del puente *Gomphoterium* (Rögl, 1999). Coincidiendo con los puentes transatlánticos, el primer periodo es de interés para explicar la distribución de la tribu. El clima global durante el Eoceno Temprano fue muy cálido, permitiendo que floras de carácter tropical se distribuyeran en latitudes mayores y se conectaran en el Hemisferio Norte (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985). Los puentes intercontinentales que conectaron Eurasia con Norteamérica fueron tres: De Geer, Thulean y Beringia (Tiffney, 1985; Brikiatis, 2014). El puente Thulean conectó el este de Norteamérica con el oeste de Eurasia desde el Paleoceno Tardío hasta el Eoceno Tardío -o incluso más- (Grønlie, 1979; Tiffney, 1985; Sanmartín, 2001) y por su ubicación latitudinal, Tiffney (1985) lo consideró como el principal paso de la flora termofílica, explicación que Långström y Oxelman (2003) postularon para la migración de Echiochileae a América.

Al parecer, la distribución actual de la tribu Echiochileae coincide con la explicación dada para el género *Guatteria* Ruiz y Pav. (Annonaceae) por Erkens *et al.*, (2009): un origen africano con migración a Europa durante el Cretácico Tardío-Paleógeno Temprano, con la posterior dispersión a Norteamérica por medio de la conexión boreotropical del Atlántico Norte (Fig. 14). La colonización de las Islas Canarias por parte de *Ogastemma*, de Pakistán y la India por parte de *Echiochilon* y de Uruguay-Brasil por parte de *Antiphytum* podrían ser eventos posteriores.

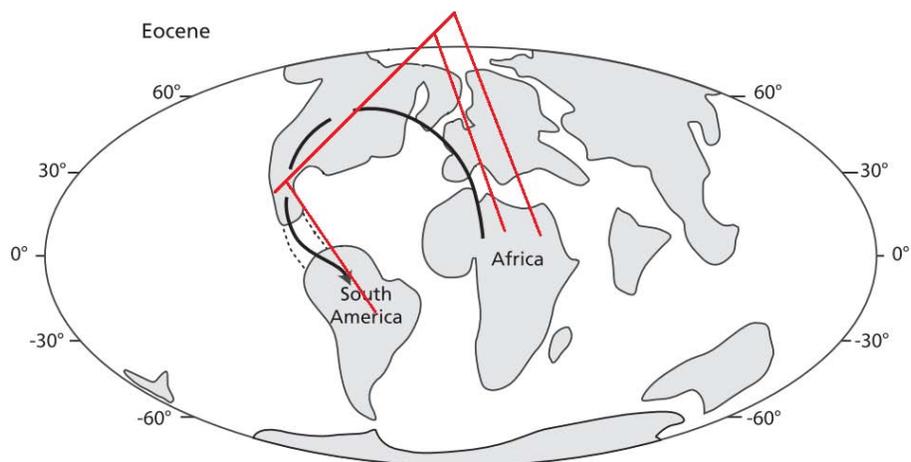


Fig. 18. Posible explicación a la distribución actual de la tribu Echiochileae (modificado de Erkens *et al.*, 2009)

Desde sus inicios, *Antiphytum* fue relacionado con *Thaumatocaryon* y posteriormente, también con *Moritzia*, al ser unidos dentro de las tribus Lithospermeae (Johnston, 1924b) y Trigonotidae (Riedl, 1968). Siendo los únicos géneros americanos de Boragineae, *Thaumatocaryon* y *Moritzia* son simpátricos con las especies sudamericanas de *Antiphytum*, y aunque actualmente no hay elementos

de Boragineae en Norteamérica, el registro fósil indica que ahí la tribu fue diversa, abundante y extendida durante el Mioceno Tardío y el Plioceno Temprano, de modo que la hipótesis más plausible es que los actuales géneros sudamericanos son descendientes de un linaje norteamericano extinto (Weigend *et al.*, 2010). El árbol consenso de ITS de *Antiphytum*, aunque con bajos soportes, muestra una relación hermana entre las especies norteamericanas del género y la sudamericana *A. cruciatum* (Fig. 9b); comparando con los datos biogeográficos de otras boragináceas, y en especial las americanas de la tribu Boragineae, parece atendible argumentar que las especies sudamericanas de *Antiphytum* son derivadas de un linaje norteamericano.

Aunque una filogenia bien resuelta es el primer paso para poder emprender explicaciones de otros órdenes con la aplicación de sus respectivos métodos, el aporte de datos bibliográficos para otros géneros permite estipular un patrón generalizado para Boraginaceae y a partir de éste, para *Antiphytum*, pendiente a ser evaluado con su respectivo método y muestreo.

Biogeografía de Antiphytum en México

La distribución de las especies de Antiphytum en México, aunada a la posición filogenética de cada una de ellas en el árbol consenso del análisis combinado, hace pertinente hipotetizar un escenario en que los grandes eventos geológicos de México se correspondieron con las divergencias del género por medio de vicarianza. Aunque el mapeo del carácter distribución recuperó tanto en ACCTRAN como en DELTRAN a Baja California como área ancestral (Fig. 17), es más factible pensar que ésta incluía la distribución actual de todas las especies de Antiphytum en Norteamérica (ver Figs. 19-30).

Tres eventos geológicos recientes han concretado la configuración actual de México, y de acuerdo a su fechación, parece que fueron contemporáneos: el desplazamiento de Baja California hacia su posición actual con la consecuente formación del Golfo de California, el levantamiento del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano y la formación de las Sierras Madre Oriental y Occidental.

La mayor actividad tectónica e ígnea en la formación del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano ocurrió durante el Plioceno-Cuaternario, por lo que algunos autores sugieren su edad en ca. 4.5 Ma. a la actualidad de acuerdo a estas rocas (p. ej. Demant, 1978), pero la formación del Eje se dio de forma seccionada y en etapas, remontándose el inicio del fracturamiento y fallamiento al Mioceno Medio y Tardío, por lo que se ha fechado entre hace ca. 21-13 Ma. (Aguayo y Trápaga, 1996; Gómez-Tuena *et al.*, 2005). El proceso de formación del Eje Neovolcánico coincide con la separación de la Península de Baja California, pues durante el Mioceno Tardío y el Plioceno Temprano, el extremo suroriental de la actual península se empezó a separar del resto del continente, creándose el protogolfo de California al penetrar las aguas del Océano Pacífico por esta abertura (Aguayo y Trápaga, 1996). Antes de la formación del Golfo de California, cuando la península aún era parte de la masa principal de tierra firme, se formó un extensivo arco volcánico a lo largo del noroeste de México, desde el tiempo del Oligoceno tardío al Mioceno Medio (Umhoefer *et al.*, 2001), que según Gómez-Tuena *et al.* (2005) se puede asociar al arco del Mioceno Medio y Tardío que dio origen a la formación del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano, y del que se tienen vestigios en Nayarit y en la parte oriental de la península de Baja California (ca. 30-12 Ma.). Para el Plioceno-Cuaternario la península se termina de desplazar hasta su configuración actual (hace menos de 5 Ma.) (Aguayo y Trápaga, 1996), por lo que todavía hace ca. 7 Ma., Baja California era parte de la

masa principal de tierra que formaba México. Por su parte, la Sierra Madre Occidental se formó en diferentes episodios de vulcanismo, con un inicio fechado alrededor de ca. 60 Ma. o incluso anterior, durante el Cretácico, hasta episodios Cuaternarios relacionados con la separación de Baja California, aunque el vulcanismo intenso se suscitó hace 40 a 23 Ma. (Ferrari *et al.*, 2005).

La separación de la península de Baja California habría derivado en la formación de *Antiphytum peninsulare*, y éste sería el primer linaje en divergir. *Antiphytum heliotropiodes* podría coincidir con el evento geológico del levantamiento de la Sierra Madre Oriental y el establecimiento de los leptosoles característicos de ésta. En *A. hintoniorum*, como se ha dicho, no resulta claro el proceso por el que incursionó y se aisló en los suelos yesosos, así como si la especie surgió por este aislamiento o si como especie definida colonizó estos suelos.

Antiphytum floribundum se distribuye en zonas correspondientes a la región biogeográfica del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano y de la Sierra Madre Occidental (ignimbritas), llegando hasta Nuevo México (condado Hidalgo) y Texas (Condado Presidio, Jeff Davis y Brewster). Aunque mucho del sustrato de ignimbritas de la Sierra Madre Occidental pudo ser anterior al origen de la especie, este origen pudo coincidir con la adaptación al vulcanismo postsubducción, constituido por coladas de basaltos alcalinos e ignimbritas, emplazados al momento de la separación de Baja California (Ferrari *et al.*, 2005), lo cual también podría explicar por qué *A. peninsulare* crece en suelos volcánicos.

La formación en segmentos del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano posiblemente evitó que en sus primeras etapas sirviera como una verdadera barrera, ya que pudo haber presentado varias “zonas de conexión” (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012) por las que el género se extendió al sur de México y pasó el linaje sudamericano. El aislamiento provocado por el Eje Neovolcánico Trans-Mexicano habría derivado en el origen de *Antiphytum parryi*, más o menos en el área de San Luis Potosí a Puebla por la Sierra Madre Oriental; sus poblaciones al sur pudieron hibridizar con *A. paniculatum*, especie endémica de Tehuacán, Puebla, y los híbridos asentarse en Oaxaca, del lado sur del Eje, o, como se ha hipotetizado antes, la formación del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano dividió la población ancestral polimórfica en los *A. parryi* distribuidos hacia el norte de éste, *A. paniculatum* en el Eje Neovolcánico Trans-Mexicano y los *A. parryi* al sur del Eje. En Oaxaca se habrían aislado las poblaciones más sureñas del género (en México) que derivaron en *A. caespitosum*.

El modelo de vicarianza propuesto en estas líneas es factible a ser evaluado porque los acontecimientos geológicos concretos pueden confrontarse con los tiempos de divergencia de las especies de *Antiphytum*, por medio de la fechación de los clados en la filogenia. Para este propósito sería adecuado usar reloj molecular para obtener un escenario biogeográfico más completo.

Por último, la forma en que el linaje que resultó en las especies sudamericanas alcanzó su distribución actual, semejante a la de *Moritzia* y *Thaumatocaryon*, requerirá invocar dispersión a larga distancia. El cómo y cuándo necesitará de otros medios y formas de acercarse a la pregunta. Más importante aún, aunque la disyunción biogeográfica es característica evidente del género (Fig. 19), estando éste formado de especies herbáceas que pueden pasar desapercibidas y no ser primordiales objetos de colecta, aunado a que su morfología las hace proclives a errores de identificación, todavía hará falta conocer cuánto de ese tramo entre México y Brasil/Uruguay realmente carece de elementos de *Antiphytum*.

Perspectivas y preguntas pendientes

Aunque se adelantan muchas posibles conclusiones respecto al ya lejano tratamiento de Johnston de 1923, los alcances del método empleado, así como del material con el que se trabajó, han dejado algunas preguntas sin una respuesta robusta e inequívoca, pero también han dado pie a nuevas interrogantes.

Los marcadores moleculares que se emplearon fueron poco variables, pero su selección respondió a criterios de uso en literatura que los hacían prometedores y aplicables al grupo. La región ITS (internal transcribed spacer) del ADN ribosomal nuclear (*nrDNA*) 18S-26S, es la zona entre las secuencias que codifican para las subunidades del ribosoma 18S y 26S; incluye la subunidad 5.8S, que es una secuencia altamente conservada, y dos espaciadores altamente variables designados como ITS-1 e ITS-2 (Fig. 2). Esta región amplifica fácilmente y por ser del núcleo, su rápida evolución la provee de variación potencialmente informativa a niveles filogenéticos bajos (Baldwin *et al.*, 1995). Su uso es común y extendido en la reconstrucción filogenética de Angiospermas. La región *ndhF-rpl32*, es una secuencia intergénica no codificante dentro de la región de copia corta simple del cloroplasto (SSC por sus siglas en inglés, ver Fig. 2), y ha sido recientemente incorporada como marcador filogenético para develar las relaciones filogenéticas dentro de grupos de plantas (Shaw *et al.*, 2007; Dunbar-Co *et al.*, 2008). El genoma del cloroplasto ha sido utilizado extensivamente durante las décadas anteriores a pesar de su lenta tasa de evolución (Sang *et al.*, 1988) y ha servido adecuadamente en niveles altos de clasificación (ver Olmstead y Palmer, 1994). Las ventajas de sus secuencias son el ser de copia única, evitando el problema de genes parálogos que se presenta en los genes nucleares como ITS (Doyle, 1992) y la herencia uniparental, materna en la mayoría de angiospermas (Palmer *et al.*, 1988). Aunque en algunos linajes ocurren rearrreglos estructurales del genoma de cloroplasto (Raubeson y Jansen, 2004), en general, en plantas terrestres está altamente conservado tanto en su contenido genético como en el orden de los genes (Palmer *et al.*, 1988; Olmstead y Palmer, 1994), por lo que es posible inferir, a partir de los genomas completos de algunas especies, las zonas de variación que pueden ser potencialmente informativas para otros grupos de plantas, inclusive de órdenes diferentes.

A pesar de la variación presente en las secuencias no codificantes del cloroplasto, la resolución no siempre es satisfactoria a menos que se combine con otras secuencias, ya sean de cloroplasto o de núcleo (véase Shaw *et al.*, 2005 para ejemplos). La elección del marcador de cloroplasto que será útil para el grupo de trabajo en el cual se tiene interés es, en muchas de las veces, un asunto de conjetura, pues lo que funciona para un grupo no necesariamente trabaja bien para otro (Shaw *et al.*, 2005). Por ello, aunque hay trabajos que se han abocado enteramente en la recomendación y sugerencia de sitios con alta tasa de cambio dentro del cloroplasto (por ej. Shaw *et al.*, 2007 y Cohen y Davis, 2012), la apuesta sigue dependiendo de la historia evolutiva propia del grupo en cuestión.

En *Antiphytum*, *ndhF-rpl32* por sí sólo no brindó la variación deseable y en varios de los ejemplares la amplificación no tuvo éxito, dejando fuera de un análisis combinado y del árbol de cloroplasto la posibilidad de ver cómo se comportaban secuencias de envergadura, tales como las correspondientes a las especies sudamericanas. De esta forma, este trabajo es propenso a ser mejorado no sólo incorporando otros marcadores al análisis, sino aumentando el muestreo

especialmente en aquellas especies que resultaron de interés (como las especies arrosietadas del este de México), o que faltaron en este trabajo, como las sudamericanas y las especies nuevas.

Una filogenia sólo podrá responder preguntas en la medida en que el muestreo y los caracteres incluidos estén dirigidos a abarcar tales y consecuentemente, proporcionar información sobre éstas. En el grado en que se cuente con más y mejor material de las especies nuevas y sudamericanas, se podrá ir completando el conocimiento del género, de acuerdo al proceso lógico del trabajo en Sistemática.

Para abordar las preguntas emergentes, el uso de herramientas filogeográficas sería pertinente para conocer los haplotipos de todas las especies del género y sus poblaciones, y evaluar explicaciones al proceso de divergencia del mismo. En especies altamente variables y de amplia distribución (*A. heliotropioides* y *A. floribundum*), un muestreo por poblaciones, ya observando los clados formados en este trabajo, podría dar más luz para la delimitación de especies y revelar si se tratan de relaciones tocogenéticas o jerárquicas. En cuanto a la posible hibridación, se deberán obtener, para las especies en las que se sospecha este proceso, las secuencias de ITS y otros marcadores de cloroplasto, porque *ndhF-rpl32*, con sus bajos sitios informativos y su consenso sin apoyo no es una hipótesis robusta de la historia del organelo. No se puede descartar el menester e importancia de conocer el número cromosómico de los integrantes del género para rastrear eventos de poliploidía (ya sean auto o aloploidías) que pudieran explicar posibles orígenes de las especies y eventos de gigantismo como lo observado en *A. floribundum*. También se debería evaluar la incompatibilidad o compatibilidad del polen ente especies de *Antiphytum* si se quieren conocer posibles formas de hibridación.

La afinidad edafológica se tendrá que estudiar con mejores métodos y en mayor detalle, no sólo el endemismo edáfico de *A. hintoniorum*, sino la afinidad calcícola del género. Para ello dentro de alguna de las especies gipsóvagas se podrían muestrear poblaciones que hayan incursionado en yeso y ver cómo se acomodan en la filogenia respecto a sus contrapartes en calcio; un muestreo enfocado de esta forma sobre *A. heliotropioides*, por ser la especie de mayor distribución y con elementos en yeso, podría generalizarse para conocer la dirección concreta en que *Antiphytum* ha seleccionado sus sustratos.

A nivel de la tribu Echiochileae, hará falta obtener una hipótesis filogenética con todos los miembros de la misma y otros marcadores, ya que juntando este trabajo con el de Långström y Oxelman (2003), ITS es el marcador para el que están disponibles casi todas las especies de la tribu y como se ha visto, es insuficiente en su resolución. Si se quiere entender a *Antiphytum*, es imperativo incluir a *Ogastemma*, debido a que los resultados palinológicos y moleculares no esclarecen su demarcación, lo que implica conseguir material de *Ogastemma pusillum* del que se pueda aislar ADN para probar diferentes marcadores y examinar el polen de la especie. Con lo anterior no se propone a *Ogastemma* y *Antiphytum* como un mismo género, sino se puntualiza la falta de muestreo extenso y en conjunto de la tribu Echiochileae, que garantice conocer cuánta diferencia hay entre los taxones que la integran. Aumentar el conocimiento sobre la tribu brindará mayor información sobre el género *Antiphytum*.

Por último, para un análisis biogeográfico formal se requiere una filogenia bien resuelta, que será consecuencia de completar el escenario con más caracteres y todas las especies. Con los elementos

bibliográficos recabados y la distribución del género en Norteamérica, la explicación que se ha esgrimido parece ser muy probable por ser un patrón generalizado en prácticamente cada tribu de la familia. Por otra parte, los eventos geológicos casi contemporáneos ocurridos en México y asociables al orden de divergencia de las especies norteamericanas, plantean un buen modelo para utilizar reloj molecular y confrontar hipótesis de vicarianza.

En resumen, las estrategias para alcanzar metas nuevas y pendientes podrían consignarse de esta forma:

- Revisar material de herbario de la familia Boraginaceae, principalmente de los géneros con los que se ha confundido *Antiphytum*, pues hay una alta probabilidad de que muchos ejemplares del género se hallen mezclados y desconocidos por estas razones.

- Colectar e incluir en los análisis filogenéticos las especies nuevas del estado de Guerrero.

- Realizar esfuerzos para colectar material sudamericano, pues lo disponible en herbarios internacionales es poco y de edades que minimizan el éxito de la extracción de ADN y por ende, de cualquier intento de amplificar marcadores moleculares.

- Aumentar muestreo a nivel de poblaciones sobre las especies que no se resolvieron totalmente. Enfocar el muestreo a poblaciones que se recuperaron diferentes ya que el número de terminales con secuencias idénticas muestra zonas donde no hay variación y no requieren exhaustividad.

- Incluir otros marcadores que aporten mayor información. Como candidatos podrían usarse los que recomiendan Cohen y Davis (2012) para Boraginaceae: el intrón *rpl16*, *matK*, *psbA-trnH*, *trnL-rpl32* y *trnQ-rps16*. Para la situación concreta de *Ogastemma* y *Antiphytum*, se podrían parear los marcadores usados por Cohen (2014) por si no hay manera de tener acceso al material de *Ogastemma*.

- Obtener mayor información de los marcadores empleados en este trabajo, con la codificación de eventos al interior de las secuencias, como gaps, secuencias de repetición simple, inversiones, microsatélites. Para éstos últimos, el muestreo poblacional será vital para encontrar un verdadero patrón no arbitrario en la longitud de éstos.

- Incluir una matriz de caracteres morfológicos en el análisis.

- Usar secuenciación de nueva generación para localizar las zonas de variación informativas para el género y así tener garantía de que funcionarán.

- Realizar conteos cromosómicos de las especies.

En cuanto a resoluciones más profundas de eventos evolutivos al interior del género, se puede

- Conocer la compatibilidad del polen entre las especies.

- Aplicar métodos de filogeografía a las especies reconocidas del género.

- Fecha la diversificación de los clados.

CONCLUSIONES

Se reconoce a *Antiphytum* como un género monofilético integrado por 11 especies: *A. caespitosum*, *A. cruciatum*, *A. floribundum*, *A. heliotropioides*, *A. hintoniorum*, *A. paniculatum*, *A. parryi*, *A. peninsulare*, *A. stoechadifolium*, *Antiphytum* sp. 1 y *Antiphytum* sp. 2. Los caracteres en los que se basa esta circunscripción fueron de diversa índole, p. ej.: la filogenia de ITS, el polen de *A. stoechadifolium* que concordó con el de las especies norteamericanas; la ornamentación diferencial de las clusas observada en MEB que respaldó el reconocimiento de dos especies en Sudamérica; la variación continua en *A. floribundum* y *A. heliotropioides* que se observó en los clados recuperados en la filogenia; el material colectado de *A. paniculatum* que permitió la inclusión de esta especie dentro del análisis filogenético y por ende, la revelación de posibles procesos de hibridación o de repartición incompleta de linajes, y, para las nuevas especies del estado de Guerrero, cuyo hallazgo dependió enteramente de la identificación dentro del género que realizaron previamente quienes observaron ese material, los caracteres de las clusas y la posición de *Antiphytum* sp. 1 dentro del clado del género en el árbol de *ndhF-rpl32*.

El alcance de los resultados y respuestas que se pueden dar a los objetivos inicialmente planteados dependen en gran medida de la calidad del material incluido en el muestreo. Si bien es cierto que muchas preguntas quedaron con una respuesta ambigua, los caracteres con los que se trabajó manifestaron “iluminación recíproca” y acuerdo entre ellos. Aun con la obligación futura de incluir las especies que faltaron dentro del análisis filogenético y un mayor número de caracteres, los datos que se han evaluado se pueden considerar perfectibles, pero también predictivos.

Con los datos en la literatura sobre patrones biogeográficos dentro de la familia Boraginaceae, que trazan un origen Boreotropical para muchos de sus elementos, se puede anticipar el mismo patrón para *Antiphytum* dado sus grupos hermanos y distribución en Norteamérica, que resulta más factible explicar con un género procedente del norte y no al revés. Las especies sudamericanas se sugieren provenientes de un linaje norteamericano.

Acorde a características ambiguas encontradas durante la revisión del género y la reconstrucción filogenética, se proponen posibles formas de estudiar los procesos que han dado origen a las especies del mismo. El grupo de especies con roseta de la zona oriental y sur del país parece incluir los elementos más recientes del género, con posibles eventos de hibridación o repartición incompleta de linajes. Las especies de amplia distribución como *A. heliotropioides* y *A. floribundum* podrían incluir especies crípticas, pero se tendrá que evaluar mayor evidencia para poner a prueba esta hipótesis. La zona occidental del país, que sólo cuenta con la presencia de *A. floribundum* y las dos especies nuevas en Guerrero, hace deseable conocer el origen de estos taxa y su establecimiento en su actual distribución. El origen del endemismo edáfico de *A. hintoniorum* no se resuelve de forma inequívoca con el muestreo realizado, pero acorde a la capacidad del género a abordar este tipo de sustratos y el lugar dentro de la filogenia en que se posiciona esta especie, se plantea una colonización reciente seguida por cambios adaptativos inducidos por el yeso al ser un sustrato precario y exigente, sobre todo en la presentación de costras yesosas en el área que ocupa en Galeana, Nuevo León.

Shaw *et al.*, (2007) apuntaron lo crucial de incorporar en los estudios filogenéticos marcadores más variables que resuelvan las filogenias, pues éstas sirven como los fundamentos para evaluar otras

hipótesis biológicas, pues aun aquellas resueltas imperfectamente sirven como la base para extrapolar sobre historia evolutiva, biogeografía, hibridación, poliploidía y evolución de caracteres.

Éste se sumará al conjunto de trabajos filogenéticos en los que no se resuelve por completo un grupo de interés, pero que ha aportado datos para reducir los escenarios hipotéticos con los que se puede explicar el género y ha abierto otras interrogantes desconocidas para éste. También, ha demostrado y evaluado el potencial de otras fuentes de evidencia además de los marcadores moleculares dignos de ser incluidos en un análisis filogenético.

El conjunto de evidencias que se logró recabar en este trabajo sugiere un género monofilético integrado por elementos norteamericanos y sudamericanos, cuyas relaciones quedan pendientes por resolver. Las características del polen, los frutos y la filogenia de ITS dan pie a predecir que la adición de un mayor número de datos recuperará la circunscripción del género que se concluye en este trabajo.

REFERENCIAS

- Acosta M.C. y A.C. Premoli. 2010. Evidence of chloroplast capture in South American *Nothofagus* (subgenus *Nothofagus*, Nothofagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**: 235-242.
- Agnarsson I. y M. Kuntner. 2007. Taxonomy in a changing world: seeking solutions for a science in crisis. *Systematics Biology* **56**(3):531-539.
- Aguayo J.E. y R. Trápaga. 1996. Geodinámica de México y minerales del mar. Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 105.
- Al-Shehbaz I. 1991. The genera of Boraginaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* Suppl. Ser. **1**:1-169.
- Arechavelata J. 1909a. Flora Uruguay Tomo IV. *Anales del Museo Nacional de Montevideo* **7**: 1-271.
- Arechavelata J. 1909b. *Anales del Museo Nacional de Montevideo*. Serie II. Tomo I: Pp. 69, fig. 5 y 6.
- Bacchetta G, A. Coppi, C. Pontecorvo y F Selvi. 2008. Phylogenetic relationships and conservation of the taxa of *Anchusa* (Boraginaceae) endemic to Sardinia (Italy). *Systematics and Biodiversity* **6**(2):161-174.
- Baldwin B.G., M.J. Sanderson, J.M. Porter, M.F. Wojciechowski, C.S. Campbell y M.J. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on Angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**(2): 247-277.
- Bentham G. y Hooker. 1876. Genera Plantarum: ad exemplaria imprimis in Herberiis Kewens. Vol. 2. Parte 2. Pp. 850-869.

- Bigazzi M. y F. Selvi. 1998. Pollen morphology in the Boragineae (Boraginaceae) in relation to the taxonomy of the tribe. *Plant Systematics and Evolution* **213**: 121-151.
- Binzet R. 2011. Pollen morphology of some *Onosma* species (Boraginaceae) from Turkey. *Pakistan Journal of Botany* **43**(2): 731-741.
- Boyd A.E. 2003. Phylogenetic relationships and corolla size evolution among *Macromeria* (Boraginaceae). *Systematic Botany* **28**(1): 118-129.
- Brand A. 1926. Decas specierum novarum sexta. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* **22**:100-105 (105)
- Brand A. 1929. Verweisung des Gattungsnamens *Antiphytum* in die Synonymie. *Feddes Repertorium specierum novarum* **27**: 145-149.
- Brand A. 1931. Borraginaceae-Borraginoideae-Cryptanthaeae. *Das Pflanzenreich Regni vegetabilis conspectus* Fascículo 97. Pág. 1-236. (*Amblynotopsis*: pp. 182; *Amphibologyne* pp. 203)
- Brikiatis L. 2014. The De Geer, Thulean and Beringia routes key concepts for understanding early Cenozoic biogeography. *Journal of Biogeography* **41**: 1036-1054.
- Bruno L.B. 2015. Hunt Institute's 18th-century Exploring Expedition Illustrations. *American Society of Botanical Artists*. Consultado Febrero, 2015. En línea. Disponible en <http://www.asba-art.org/article/botanica-collected-hunt-18th-century-expedition-illustrations>
- Calvillo-Canadell L. y R.S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from México. *International Journal of Plant Sciences* **166**(4): 671-692.
- Campos-Rios, Ma. Goreti y E. Lira Charco. 2008. Catálogo de autoridades taxonómicas e inventario florístico de la familia Boraginaceae en México. Fase I. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Informe final. SNIB. CONABIO. Proyecto CE005. México D.F.
- Carlquist S. 1983. Intercontinental dispersal. *Sonderbände des naturwissenschaftlichen Vereines in Hamburg* **7**: 37-47.
- Carvalho M.R., F.A. Bockmann, D.S. Amorim, C.R.F. Brandão, M. de Vivo, J.L. de Figueiredo, H.A. Britski, M.C.C. de Pinna, N.A. Menezes, F.P.L. Marques, N. Papavero, E.M. Canello, J.V. Crisci, J.D. McEachran, R.C. Schelly, J.G. Lundberg, A.C. Gill, R. Britz, Q.D. Wheeler, M.K.J. Stiassny, L.R. Parenti, L.M. Page, W.C. Wheeler, J. Faivovich, R.P. Vari, L. Grande, C.J. Humphries, R. DeSalle, M.C. Ebach y G.J. Nelson. 2007. Taxonomic impediment or impediment to Taxonomy? A commentary on Systematics and the Cybertaxonomic-Automation paradigm. *Evolutionary Biology* **34**: 140-143.
- Cecchi L. y F. Selvi. 2009. Phylogenetic relationships of the monotypic genera *Halacsya* and *Paramoltkia* and the origins of serpentine adaptation in circum-mediterranean Lithospermeae (Boraginaceae): insights from ITS and matK DNA sequences. *Taxon* **58**(3):700-714.

- Cevallos-Ferriz S.R.S. y J.L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: García-Mendoza A.J., M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza & World Wildlife Fund. México, D.F., Mexico. Pp. 87-104.
- Cevallos-Ferriz S.R.S., E.A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad de México. *Acta Botánica Mexicana* **100**: 317-350.
- Chamisso de Boncourt, LCA. 1829. De Plantis in expeditione speculatoria Romanzoffia observata disserere pergunt Ad. Dd Chamisso et Died. de Schelechtendal. Boragineae Juss. *Linnaea. Ein Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange* **4**: 435-496.
- Chen S. y Y. Wang. 1999. Pollen flora of Yuenyang Lake Nature Preserve, Taiwan (I). *Taiwania* **44**(1): 82-136.
- Christenhusz M.J.M. y M.W. Chase. 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics-dispersal rather than place tectonics is most explanatory. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 277-286.
- Clarke G.C.S. 1977. Boraginaceae. *Review of Palaeobotany and Palinology* **24**: 59-101.
- Cohen J.I. 2011. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of *Lithospermum* L. (Boraginaceae) and related taxa: evolutionary relationships and character evolution. *Cladistics* **27**(5): 559-580.
- Cohen J.I. 2014. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution. *Cladistics* **30**(2): 139-169.
- Cohen J.I. y Davis J.I. 2009. Nomenclatural changes in *Lithospermum* (Boraginaceae) and related taxa following a reassessment of phylogenetic relationships. *Brittonia* **61**(2): 101-111.
- Cohen J.I. y J.I. Davis. 2012. Molecular phylogenetics, molecular evolution, and patterns of clade support in *Lithospermum* (Boraginaceae) and related taxa. *Systematic Botany* **37**(2): 490-506.
- Conzatti C. y L.C. Smith. 1981. Flora sinóptica mexicana. 3ra. Ed. IPN-CENETI. México DF. Pp. 336.
- Coutinho A.P., S. Castro, R. Carbajal, S. Ortiz y M. Serrano. 2012. Pollen morphology of the genus *Omphalodes* Mill. (Cynoglosseae, Boraginaceae). *Grana* **51**(3): 194-205.
- Cracraft J. 2002. The seven great questions of Systematics Biology: An Essential Foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **89**(2): 127-144.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, NY. Pp. 1262.

- Dajoz I., I. Till-Bottraud y P. Gouyon. 1991. Evolution of pollen morphology. *Science New Series* **253**(5015): 66-68.
- De Candolle. 1846. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta auctore Aug. Pyramo de Candolle*. Pp. 1-679. (*Antiphytum* pp. 121)
- De Jussieu A.L. 1789. Borragineae. *Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales Disposita*: Pp. 128-132.
- Dermant A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Revista del Instituto de Geología UNAM* **2**(2):172-187.
- Díez M.J. 1984. Contribución al Atlas Palinológico de Andalucía Occidental, I. Boraginaceae. *Lagasalia* **13**(1): 147-171.
- Díez M.J. y B. Valdés. 1991. Pollen morphology of the tribes Eritrichieae and Cynoglosseae (Boraginaceae) in the Iberian Peninsula and its taxonomic significance. *Botanical Journal of the Linnean Society* **107**: 49-66.
- Doyle J.J. 1992. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany* **17**(1):144-163.
- Dunbar-Co S., A.M. Wieczorek y C. W. Morden. 2008. Molecular phylogeny and adaptative radiation of the endemic Hawaiian *Plantago* species (Plantaginaceae). *American Journal of Botany* **95**(8): 1177-1188.
- Endlicher S.F.L. 1836-1840. Supplementum I. CXLIII. *Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales Disposita*. Pp. 1402-1403.
- Erkens R.H., J.W. Maas y T.L.P. Couvreur. 2009. From Africa via Europe to South America: migrational route of a species-rich genus of Neotropical lowland rain forest trees (*Guatteria*, Annonaceae). *Journal of Biogeography* **36**: 2338-2352.
- Erdtman G., B. Berglund y J. Praglowski. 1961. An introduction to a Scandinavian Pollen Flora. *Grana Palynologica* **2**(3): 3-86.
- Ferreira P.M. y I.I. Boldrini. 2011. Potential reflection of distinct ecological units in plant endemism categories. *Conservation Biology* **25**(4): 672-679.
- Flores-Olvera H., J.L. Godínez-Ortega, F. Chiang-Cabrera, A. Vargas-Valencia y M.E. Montemayor-Aceves. 2010. Las ilustraciones de plantas y su importancia en el conocimiento de la flora de México. En: Mociño J.M. y M. Sessé. *La Real Expedición Botánica a Nueva España* Vol. 1. Siglo XXI Editores y Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 181-205.
- Fresenius J. B. G. W. 1857. Familia Borragineae. En: Von Martius C. F. P., A. W. Eichler e I. Urban (1840-1906). *Flora brasiliensis* Vol. 8, Parte 1, Fasc. 19, Columna 63. Pp. 64. En línea. Disponible en: <http://florabrasiliensis.cria.org.br>

- Frost D.R. y A.G. Kluge. 1994. A consideration of epistemology in Systematic Biology, with special reference to species. *Cladistics* **10**: 259-294.
- Furness C.A. y P.J. Rudall. 2004. Pollen aperture evolution –a crucial factor for eudicot success?. *Trends in Plant Science* **9**(3): 154-158.
- Givnish T.J. y S.S. Renner. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the Boreotropics, and transoceanic dispersal. *International Journal of Plant Sciences* **165** (4 Suppl.): S1-S6.
- Goloboff P. 1999. NONA (NO NAME) ver. 2 Published by the author, Tucumán, Argentina.
- Goloboff P., S. Farris y K. Nixon. 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) ver. 1.1. Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- Gómez-Tuena A., M.T. Orozco-Esquivel y L. Ferrari. 2005. Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **57**(3): 227-283.
- Google Inc. 2015. Google Earth ver. 7.1.2.2041. Disponible en: <http://www.google.com/earth/>
- Govaerts R.H.A. 1995. World Checklist of Seed Plants. Vol.1 (1): 8.
- Gray A. 1874. Contributions to the Botany of North America: Notes on Boraginaceae. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **10**: 48-62.
- Gray A. 1885. Contributions to the Botany of North America: 1. A revision of some Borragineous Genera. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **20**: 257-286.
- Greene E.L. 1887. Some West American Asperifoliae, I. *Pittonia* **1**(1): 8-23.
- Grønlie G. 1979. Tertiary paleogeography of the Norwegian-Greenland Sea. *Norsk Polarinstitut Skrifter* **170**: 49-61.
- Guilliams C.M., B.A. Veno, M.G. Simpson y R.B. Kelley. 2013. *Pectocarya anisocarpa*, a new species of Boraginaceae, and a revised key for the genus in western North America. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* **31**(1): 1-13.
- Gürke R.L.A.M. 1897. Fam. Borraginaceae (Asperifoliaceae). En: Engler A. y K. Prantl (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten* Parte **4** Sección a. Leipzig. Pp. 71-131.
- Hao G., R.M.K. Saunders y M. Chye. A phylogenetic analysis of the Illiaceae based on sequences of internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Plant Systematics and Evolution* **223**: 81-90.
- Harris S.A. y R. Ingram. 1991. Chloroplast DNA and Biosystematics: the effects of intraspecific diversity and plastid transmission. *Taxon* **40**(3): 393-412,

- Hasenstab-Lehman K.E. y M.G. Simpson. 2012. Cat's eyes and popcorn flowers: phylogenetic systematics of the genus *Cryptantha* s.l. (Boraginaceae). *Systematic Botany* **37**(3): 738-757.
- Hesse M. y M. Waha. 1989. A new look at the acetolysis method. *Plants Systematics and Evolution* **163**: 147-152.
- Higgins L. y B.L. Turner. 1983. *Antiphytum hintoniorum* (Boraginaceae), a Bizarre New Gypsophile from North-Mexico. *The Southwestern Naturalist* **28**(4): 457-458.
- Hilger H.H. y E. Zippel. 2001. "Studies in the Boraginaceae" An index to the publications of Ivan M. Johnston dealing with the Borage Family. *Haussknechtia* **11**: 4-10.
- Hilger H.H., F. Selvi, A. Papini y M. Bigazzi. 2004. Molecular systematics of Boraginaceae Tribe Boragineae based on ITS1 and *trnL* sequences, with special reference to *Anchusa* s.l.. *Annals of Botany* **94**: 201-212.
- Huang J.F., M.L. Zhang y J.I. Cohen. 2013. Phylogenetic analysis of *Lappula* Moench (Boraginaceae) based on molecular and morphological data. *Plants Systematics and Evolution* **299**(5): 913-926.
- IBODA, Instituto de Botánica Darwinion. 2014. Flora del Cono Sur. Boraginaceae. En línea. Disponible en: <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>
- IFPS. 2003. News and views. *Palynos. Newsletter of the International Federation of Palynological Societies* **26**(2):1-6.
- Ikeda K., S. Sato, S. Matoba, K. Nagano y H. Uchiyama. 2013. Molecular cytogenetic analysis of the critically endangered *Trigonotis radicans* var. *radicans* and var. *sericea* and its allied species in Japan. Unpublished. Nihon University, College of Bioresource Sciences, Department of Applied Biological Sciences; 1866 Kameino, Fujisawa, Kanagawa 252-0880, Japan.
- INEGI, 2009. Datos vectoriales del Marco Geoestadístico Nacional 2009. INEGI. En línea. Disponible en: mapserver.inegi.gob.mx/data/mgm/
- ICNB. International Code of Botanical Nomenclature. Melbourne Code. 2012. Regnum Vegetabile 154. División II, Chapter II, Section 3. En línea. Disponible en: <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>
- Ithaka. 2000-2015. JSTOR Global Plants. En línea. Disponible en: plants.jstor.org
- Johnston I.M. 1923. Studies in the Boraginaceae. *Contributions from the Gray Herbarium of the Harvard University* **68**: 43-80. (*Antiphytum*: pp. 48-52)
- Johnston I.M. 1924a. Studies in the Boraginaceae II. 1. A synopsis of the American natural and immigrant Borages of the subfamily *Boraginoideae*. *Contributions from the Gray Herbarium of the Harvard University* **70**:3-55.
- Johnston I.M. 1924b. Studies in the Boraginaceae III. 1. The Old Genera of the *Boraginoideae*. *Contributions from the Gray Herbarium of the Harvard University* **73**:42-73

- Johnston IM. 1925. Concerning the range and identity of certain american species. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* **75**: 40-49.
- Johnston IM. 1927. Studies in the Boraginaceae VI: A revision of the South American Boraginoideae. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* **78**: 3-118.
- Johnston IM. 1954a. Further revaluations of the genera of the Lithospermeae. *Journal of the Arnold Arboretum* **35**: 1-81.
- Johnston IM. 1954b. Studies in the Boraginaceae XXVII: Some general observations concerning the Lithospermeae. *Journal of the Arnold Arboretum* **35**: 158-166.
- Johnston I.M. 1957. Studies in the Boraginaceae XXIX: *Echiochilon* and related genera. *Journal of the Arnold Arboretum* **38**: 255-294.
- Johnston I.M. 1966. *Antiphytum*. En: Lundell C.L. (ed.). *Flora de Texas* Vol.1. Texas Research Foundation, EUA. Pp. 196-200.
- Kang H.W., Y.G. Cho, U.H. Yoon y M.Y. Eun. 1998. A rapid DNA extraction method for RFLP and PCR analysis from a single dry seed. *Plant Molecular Biology Reporter* **16**: 1-9.
- Krukkeberg A.R. y D. Rabinowitz. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 447-479.
- Krukkeberg A.R. 2004. Implications of Geodaphics for Systematics and Evolution. En: Krukkebert A.R. *Geology and plant life: the effects of landforms and rock types on plants*. University Washington Press. Pp. 229-249.
- Kuriyama A., R. Takai y F. Che. 2012. *Trigonotis peduncularis* 5.8S ribosomal RNA gene, partial sequence; internal transcribed spacer 2, complete sequence; and 26S ribosomal RNA gene, partial sequence. Unpublished. Institute of Bio-Science and Technology, Department of Bioscience; 1266 Tamura-cho, Nagahama, Shiga 526-0829, Japan.
- Långström E. y M.W. Chase. 2002. Tribes of Boraginoideae (Boraginaceae) and placement of *Antiphytum*, *Echiochilon*, *Ogastemma* and *Sericostoma*: A phylogenetic analysis based on *atpB* plastid DNA sequence data. *Plant Systematics and Evolution* **234**: 137-153.
- Långström E. y B. Oxelman. 2003. Phylogeny of *Echiochilon* (*Echiochileae*, Boraginaceae) based on ITS sequences and morphology. *Taxon* **52**(4): 725-735.
- Lavin M. y M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the Boreotropics Hypothesis. *American Journal of Botany* **80**: 1-14.
- Lawrence J.R. 1937. A correlation of the taxonomy and the floral anatomy of certain of the Boraginaceae. *American Journal of Botany* **24**(7): 433-444.
- Ledebour F. von K. 1829. *Flora Altaica* **1**: 190.

- Liu J., J. Li, Y. Zhang y J. Ning. 2010. Pollen morphology of the tribe Lithospermeae of Boraginoideae and its taxonomic significance. *Plant Systematics and Evolution* **290**(1-4): 75-83.
- Llorente-Bousquets J. y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. En: CONABIO. *Capital Natural de México* Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. México. Pp. 283-322.
- Loesener T. 1913. Mexikanische und zentralamerikanische Novitäten. IV. En: Fedde F. (ed.) *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* Vol. 12. Pp. 217-244.
- Lönn E. 1999. Revision of the Boraginaceae genera *Echiochilon*, *Ogastemma* and *Sericostoma*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **130**: 185-259.
- Luca F. y V. Moreno. 2004. Magmatismo y extensión Cenozoicos en la Sierra Madre Occidental: génesis y evolución de una grande provincia ígnea silíceá en el ocaso de la subducción de la Placa Farallón. *GEOS* **24**(2): 155.
- Machette M.N. 1985. Calcic soils of the southwestern United States. *Geological Society of America Special Paper* **203**: 1-22.
- Macnair M.R. y M. Gardner. 1998. The evolution of edaphic endemics. En: Howard D.J. y S.H. Berlocher (eds.). *Endless Forms: species and speciation*. Oxford University Press. Pp. 157-171.
- Martens M. y H. Galeotti. 1844. Enumeratio synoptica plantarum phanerogamicarum ab Henrico Galeotti in regionibus Mexicanus collectarum. *Bulletin de l'Academie Royale des Sciences et Belles-lettres de Bruxelles* **11**(2): 319-340 (339).
- Martínez-Meyer E., J.E. Sosa-Escalante y F. Álvarez. 2014. El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? *Revista Mexicana de Biodiversidad* **S85**: S1-S9.
- Meisner C.F. (1836-1843). *Plantarum vascularium genera: secundum ordines naturales digesta eorumque differentiae et affinitates tabulis diganosticis expositae*. Parte uno: *Tabulae diagnosticae*. Pp. 280. Parte dos: *Commentarius*. Pp. 188.
- Meyer S.E., E. García-Moya y L. Lagunes-Espinoza. 1992. Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in Central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **3**(4): 429-438.
- McBride J.F. 1916. Notes on Certain Boraginaceae. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* **48**: 39-58.
- McLoughlin S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* **49**: 271-300.
- McVaugh R. 2000. Botanical results of the Sessé & Mociño expedition (1787-1803). VII. A guide to relevant scientific names of plants. Hunt Institute for Botanical Documentation. Carnegie Mellon University, Pittsburgh. Pp. 626.

- Miller J.S., A. Kamath y R.A. Levin. 2009. Do multiple tortoises equal a hare? The utility of nine noncoding plastid regions for species-level phylogenetics in tribe Lycieae (Solanaceae). *Systematic Botany* **34**(4): 796-804.
- Mociño J.M. and M. Sessé. 2010. La Real Expedición Botánica a Nueva España. Vol. 5. Siglo XXI Editores y Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 360.
- Moore M.J. y R.K. Jansen. 2006. Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**(3): 668-687.
- Moore M.J., A. Tye y R.K. Jansen. 2006. Patterns of long-distance dispersal in *Tiquilia* subg. *Tiquilia* (Boraginaceae): implications for the origins of amphitropical disjuncts and Galápagos Islands endemics. *American Journal of Botany* **93**(8): 1163-1177.
- Moore M.J., J.F. Mota, N.A. Douglas, H. Flores-Olvera y H. Ochoterena. 2014. The ecology, assembly and evolution of gypsophile floras. Pp. 97-128. En: Rajakaruna N., R. Boyd y T. Harris (eds.). *Plant Ecology and Evolution in Harsh Environment*. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY. (en prensa)
- Morrone J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**(2): 207-252.
- Mozaffar M.K., S.K. Osaloo, R. Oskoueian, K.N. Saffar y A. Amirahmadi. 2013. Tribe *Eritrichieae* (Boraginaceae s.str.) in West Asia: a molecular phylogenetic perspective. *Plants Systematic and Evolution* **299**:197-208.
- Müller J., K. Müller, C. Neinhuis y D. Quandt. 2010. PhyDE-Phylogenetic Data Editor Ver. 0.9971. En línea. Disponible en: <http://www.phyde.de/>
- Nash D. L. y N. P. Moreno. 1981. Boraginaceae. *Flora de Veracruz* **18**: 1-149.
- Nazaire M. y L. Hufford. 2012. A broad phylogenetic analysis of Boraginaceae: Implications for the relationships of *Mertensia*. *Systematics Botany* **37**(3):758-783.
- Nazaire M. y L. Hufford. 2014. Phylogenetic systematics of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). *Systematic Botany* **39**(1): 268-303.
- Nazaire M., X. Wang y L. Hufford. 2014. Geographic origins and patterns of radiation of *Mertensia* (Boraginaceae). *American Journal of Botany* **101**(1): 104-118.
- Nixon K.C. 1999-2002. Winclada (BETA) ver.1.00.24-IMG BETA published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Nixon K.C. y J.M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* **12**: 221-241.
- Okuyama Y., N. Fujii, M. Wakabayashi, A. Kawakita, M. Ito, M. Watanabe, N. Murakami y M. Kato. 2005. Nonuniform concerted evolution and chloroplast capture: heterogeneity of observed

introgression patterns in three molecular data partition phylogenies of Asian *Mitella* (Saxifragaceae). *Molecular Biology and Evolution* **22**(2): 285-296.

-Olavide M.F., C.M. Martínez Shaw y M.A. Puig-Samper Mulero. 1999. José Mariano Mociño. El destino de su obras y las cartas a De Candolle. *Espacio, Tiempo y Forma Serie IV* **12**: 443-477.

-Olmstead R.G. y J.D. Palmer. 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany* **81**(9): 1205-1224.

-Palmer J.D., R.K. Jansen, H.J. Michaels, M.W. Chase y J.R. Manhart. 1988. Chloroplast DNA variation and plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**(4): 1180-1206.

-Pérez-García E.A., J.A. Meave y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana* **100**: 149-193.

-Pilger, R. 1906. Ein neues *Antiphytum* (*A. Bornmülleri*) aus den südlichen Brasilien. *Repertorium novarum specierum regni vegetabilis* Fasciculus III. Pp. 24-25.

-QGIS Development Team. 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. En línea. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org>

-Raubeson L.A. y R.K. Jansen. 2004. Chloroplast genomes of plants. En: Henry R.J. (ed.). *Plant diversity and evolution: genotypic and phenotypic variation in higher plants*. CABI Publishing, EUA. Pp. 45-68.

-Raven P.H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**(3): 539-673.

-Refulio-Rodríguez N. y R.G. Olmstead. 2014. Phylogeny of Lamiidae. *American Journal of Botany* **101**(2): 287-299.

-Renner S.S. 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science* **10**(11): 550-558.

-Retief E. y A.E. Van Wyk. 1997. Palynology of southern African Boraginaceae: The genera *Lobostemon*, *Echiostachys* and *Echium*. *Grana* **36**: 271-278.

-Reyes-García A. y M. Sousa Sánchez. 1997. Listados florísticos de México XVII: Depresión Central de Chiapas. La selva baja caducifolia. Instituto de Biología, UNAM. México, DF. Pp. 40.

-Riedl H. 1967. Boraginaceae. En: Rechinger K.H.(ed.). *Flora Iranica* Lfg. 48. Akademische Druck- und Verlagsanstalt. Graz. Pp. 1-1281.

-Riedl H. 1968. Die neue Tribus Trigonotideae and das System der Boraginoideae. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **115**: 291-321.

-Riedl H. 1993. Three small genera of *Boraginaceae-Boraginoideae* revisited. *Linzer biologiezentrum Beiträ* **25**(1): 81-88.

- Riedl H. 1997. Boraginaceae. En: Kalkman C., H.P. Noteboom, W.J. de Wilde, D.W. Kirkup y P.F. Stevens (eds.). *Flora Malesiana* Ser. 1 Vol. 13. Spermatophyta Publications Department, Rijksherbarium, Leiden. Pp. 43–168.
- Rieseberg L.H. 1995. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins. *American Journal of Botany* **28**(7): 944-953.
- Rögl F. 1999. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica* **50**(4): 339-349.
- Rzedowski J. 1986. Las plantas calcícolas (incluyendo una gipsófito) del Valle de México y sus ligas con la erosión edáfica. *Biotropica* **18**(1): 12-15.
- Sanmartín I. 2003. Dispersal vs. Vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scaraoidea). *Journal of Biogeography* **30**: 1883-1897.
- Sanmartín I., H. Enghoff y F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* **73**: 345-390,
- Sang T., D.J. Crawford y T.F. Stuessy. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* **84**(9): 1120-1136.
- Schlesinger W.H. 1985. The formation of caliche in soils of the Mojave Desert, California. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **49**: 57-66.
- Schlesinger W.H. y A.M. Pilmanis. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry* **42**: 169-187.
- SEMARNAT. 2005. Informe de la situación del Medio Ambiente en México. Compendio de estadísticas ambientales. Suelos. En línea. Disponible en: http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_04/
- Sessé M. y J.M. Mociño. 1887. *Plantae Novae Hispaniae*. Mexici: Apud Ignatium Escalante. Bajos de San Agustín. Número 1. Pp. 21.
- Setubal R.B. 2010. Vegetação campestre subtropical de um morro granítico no Sul do Brasil, Morro São Pedro, Porto Alegre, RS. Tesis de Maestría. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Pp.148.
- Shaw J. E.B. Lickey, J.T. Beck, S.B. Farmer, W. Liu, J. Miller, K. C. Siripun, C.T. Winder, E.E. Schilling y R.L. Small. 2005. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* **92**(1); 142-166.
- Shaw J., E.B. Lickey, E.E. Schilling y R.L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* **94**(3): 275-288.

- Smerdmark J.E. y A.A. Anderberg. 2007. Boreotropical migration explains hybridization between geographically distant lineages in the pantropical clade Sideroxyleae (Sapotaceae). *American Journal of Botany* **94**(9): 1491-1505.
- Soltis D.E. y R.K. Kuzoff. 1995. Discordance between nuclear and chloroplast phylogenies in the *Heuchera* Group (Saxifragaceae). *Evolution* **49**(4): 727-742.
- Stevens P.F. 2001 en adelante. Angiosperm Phylogeny Website, Version 9. En línea. Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Sutorý K. 2010. *Oncaglossum*, a new genus of Boraginaceae, tribe Cynoglosseae, from Mexico. *Novon* **20**: 463-469.
- Tabuce R., B. Coiffait, P. Coiffait, M. Mahnoubi y J. Jaeger. 2001. A new genus of Macroscelidea (Mammalia) from the Eocene of Algeria: a possible origin for elephant-shrews. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**(3): 535-546.
- Takhtajan A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Botanical Review* **46**: 225-359.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. Pp. 643.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. En línea. Disponible en: <http://www.theplantlist.org/>
- Thomas D.C., M. Weigend y H.H. Hilger. 2007. Phylogeny and systematics of *Lithodora* (Boraginaceae-Lithospermeae) and its affinities to the monotypic genera *Mairetis*, *Halacsya* and *Paramoltkia* based on ITS1 and trnLUAA-sequence data and morphology. *Taxon* **57**(1):79-97.
- Tiffney B.H. 1985. The Eocene North Atlantic land bridges: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum* **66**: 243-273.
- Torrey J. 1859. Boraginaceae. Report on the United States and Mexican boundary survey made under the direction of the secretary of the interior, Emory W.H. Vol. 2, Parte 1. Pp. 140-141.
- Umhoefer P.J., R.J. Dorsey, S. Willsey, L. Mayer y P. Renne. 2001. Stratigraphy and geochronology of the Comondú Group near Loreto, Baja California Sur, México. *Sedimentary Geology* **144**: 125-147.
- Vasey G. y J.N. Rose. 1890. List of plants collected by Dr. Edward Palmer in Lower California and western Mexico in 1890. *Contributions from the United States National Herbarium* **1**(3): 63-90.
- Watson S. 1883. Contributions to American Botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **18**: 96-196.
- Weeks A., D.C. Daly y B.B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution* **35**: 85-101.

- Weigend M., M. Gottschling, F. Selvi y H.H. Hilger. 2009. Marbleseeds are gromwells-systematics and evolution of *Lithospermum* and allies (Boraginaceae tribe Lithospermeae) based on molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **52**(3):755-768.
- Weigend M., M. Gottschling, F. Servi y H.H. Hilger. 2010. Fossil and extant western hemisphere Boraginae, and the polyphyly of “Trigonitideae” Riedl (Boraginaceae: Boraginoideae). *Systematic Botany* **35**(2): 409-419.
- Weigend M., F. Luebert, F. Selvi, G. Brokamp y H. H. Hilger. 2013. Multiple origins for Hound’s tongues (*Cynoglossum* L.) and Navel seeds (*Omphalodes* Mill.). The phylogeny of the borage family (Boraginaceae s. str.). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**: 604-618.
- Weigend M., F. Luebert, M. Gottschling, T.L.P. Couvreur, H.H. Hilger y J.S. Miller. 2014. From capsules to nutlets –phylogenetic relationships in the Boraginales. *Cladistics* **30**: 508-518.
- Weller S.G. 1980. Pollen flow and fecundity in populations of *Lithospermum caroliniense*. *American Journal of Botany* **67**(9): 1334-1341.
- Wheeler Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **359**: 571-583.
- Wheeler Q.D., P.H. Raven y E.O. Wilson. 2004. Taxonomy: Impediment or expedient? *Science* **303**: 285.
- White T.J., T.Bruns, S. Lee y J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En: Innis M.A., D.H. Gelfand, J.J. Sninsky y T.J. White (eds.). *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Academic Press, San Diego, CA, USA. Pp. 315–322.
- Wikström N., V. Savolainen y M.W. Chase. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 2110-2220.
- Wolfe J.A. 1975. Some aspects of plants geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **62**(2): 264-279.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Antiphytum DC. ex Meisner Meisner, F. 1836. *Plantarum Vascularium Genera*: 280.

Lectotipo: *A. cruciatum* (Cham.) DC. (designado por Johnston, 1923)

Amblynotopsis McBride, McBride J.F. 1916. *Contr. Gray Herb.* 48:41.

Significado del nombre: Del prefijo griego ἀντι= opuesto, contrario, y la raíz griega φυτόν=planta; “planta de hojas opuestas”.

Plantas sufruticosas de 1-16 dm de alto, con indumento denso cubriendo todo el cuerpo de la planta, blanquecino en partes adultas y amarillento en brotes jóvenes, formado de tricomas con base multicelular y de diferentes tamaños; hojas opuestas al menos en algún estadio de crecimiento de los tallos, en la base o a lo largo de toda la planta; lineares, aciculares, casi oblongas a oblanceoladas; sésiles o subsésiles. Flores arregladas en cimas helicoidales axilares o dispuestas en dicasios dicotómicos pedunculados o sésiles, con o sin aspecto paniculiforme laxo a compacto, sólo en un caso solitarias. Cáliz segmentado cerca de la base en 5 lóbulos casi simétricos, uno de ellos visiblemente poco más grande, con pubescencia estrigosa en los márgenes, acrescente en fructificación. Corola hipocrateriforme o infundibuliforme, dependiendo de la presencia de fornículos ciliados o papilosos en la garganta de ésta, más ancha que larga, con cinco lóbulos redondeados casi simétricos, imbricados, azul o blanca. Estambres insertos o exertos, dependiendo de la forma de la corola, cinco, adnados a la parte media del tubo cuando hipocrateriforme y más hacia la base cuando infundibuliforme; anteras oblongas dorsifijas; filamentos delgados y cortos en corolas hipocrateriformes y largos en infundibuliformes. Estilo ginobásico, delgado, con el estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas cuatro, a veces dos a tres abortivas, ovoides a lanceoladas angulosas, de ornamentación verrugada, rugosa a estriada; blancas a café con la edad; quilla ventral de la clusa formando o no un estípite, recta o gibosa en vista lateral; cicatriz de la clusa de forma triangular a ovada, en posición basal, supra-basal o infra-ventral al final de la quilla, de menos de 1/10 del área de la cara ventral si es basal, hasta 1/3 de ésta si es infra-medial. Una perforación en la parte media a apical de la cicatriz, dos en una especie, en la que se inserta un tallo filiforme unido a la ginobase, la cual puede ser depreso-piramidal a plana. Mónadas de polen subproladas, isopolares, tricolporadas, con membrana colpal verrugada, exina tectada perforada de estructura columelar y con patrón microreticulado.

Características diagnósticas: Plantas sufruticosas. Cicatriz de la clusa basal, supra-basal o inframedial, de forma ovada a triangular, con una perforación. Clusa con ornamentación rugosa o verrugada. Mónadas de polen subproladas, isopolares, tricolporadas, con membrana colpal verrugada, exina tectada perforada de estructura columelar y con patrón microreticulado.

Distribución. México, Brasil y Uruguay (Fig. 19).

Clave artificial para la identificación de las especies de *Antiphytum* (Figs. 28-30)

A. Corola hipocrateriforme; fornículos en la garganta presentes

B. Hojas opuestas en toda la planta

C. Tallos terminando en una flor solitaria.....5. *A. hintoniorum*

CC. Tallos ramificando en inflorescencias

D. Dicasio terminal de hasta ca. 4 cm de largo; hojas lineares.....9. *A. stoechadifolium*

DD. Dicasio terminal mayor a 4 cm de largo; hojas oblanceoladas a linear-oblanceoladas.....2. *A. cruciatum*

BB. Hojas en su mayoría alternas, principalmente en las inflorescencias

E. Clusa con la quilla ventral formando un estípite y gibosa en vista lateral10. *A. sp.1*

EE. Clusa con la quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral

F. Pedicelos florales de hasta 14 mm de largo.....4. *A. heliotropioides*

FF. Pedicelos florales de hasta 3 mm de largo

G. Limbo floral extendido de 10 mm de ancho.....8. *A. peninsulare*

GG. Limbo floral extendido de hasta 8 mm de ancho

H. Limbo floral extendido de 5-8 mm de ancho1. *A. caespitosum*

HH. Limbo floral extendido de 2-4 mm de ancho

I. Margen de la hoja no revoluto; inflorescencia compacta.....7. *A. parryi*

II. Margen de la hoja revoluto; inflorescencia laxa.....*A. sp. 2*

AA. Corola infundibuliforme; fornículos en la garganta ausentes

J. Plantas de hasta 16 dm de alto incluyendo las inflorescencias desarrolladas; tallos toscos y fistulosos de hasta 9 mm de diámetro, corteza no exfoliante; clusa con la quilla ventral formando un estípite y gibosa en vista lateral.....3. *A. floribundum*

JJ. Plantas de hasta 3 dm de largo incluyendo las inflorescencias desarrolladas; tallos esbeltos y no fistulosos de hasta 2.5 (-3.5) mm de diámetro, corteza exfoliante; clusa con la quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral.6. *A. paniculatum*

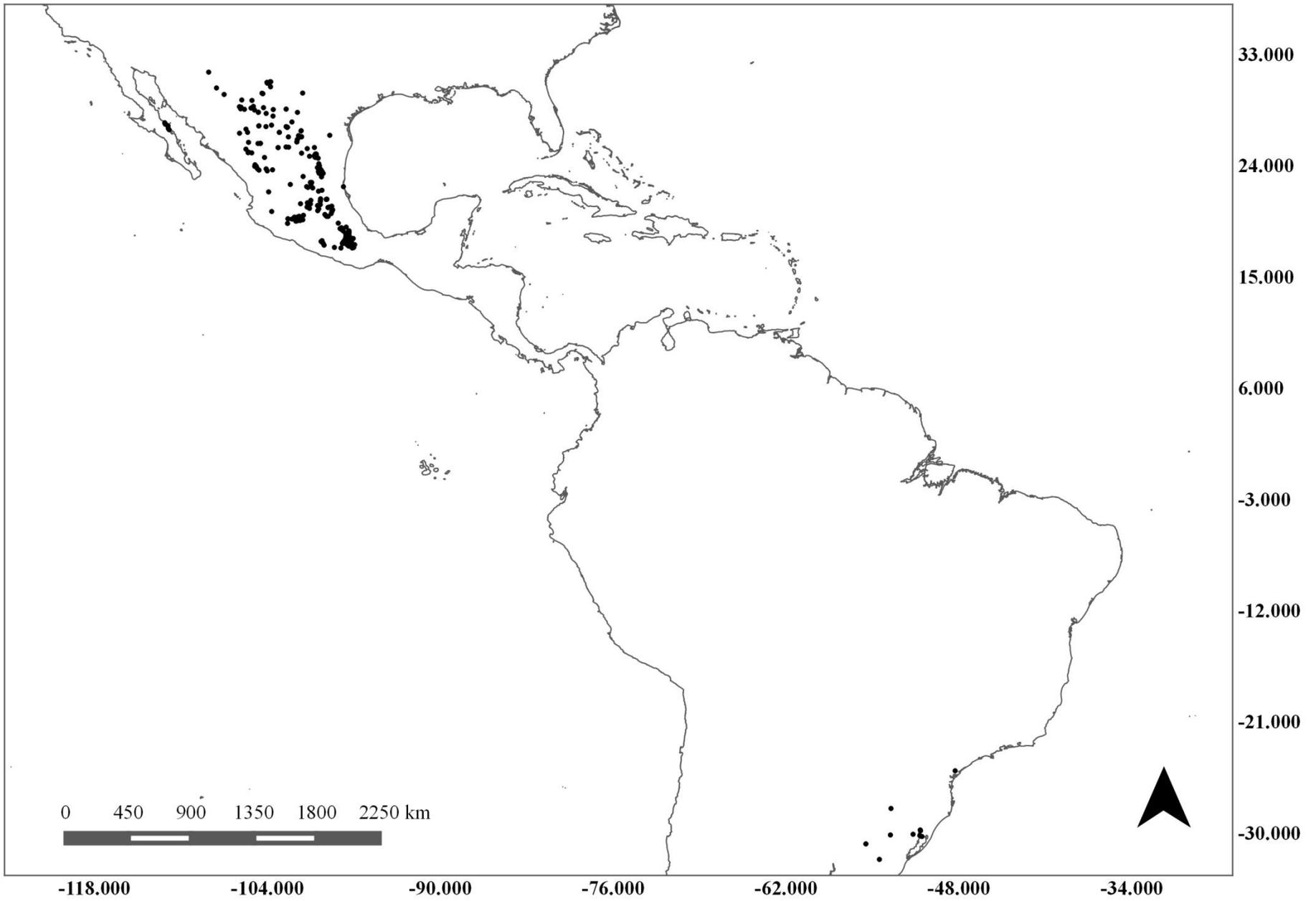


Fig. 19. Distribución de *Antiphytum*.

1. *Antiphytum caespitosum* I. M. Johnst. Contr. Gray Herb. 68: 52. 1923. *Amblynotopsis caespitosa* (I. M. Johnst.) Brand. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 149. 1929. TIPO: MÉXICO. Puebla: Cerros near San Luis Tultitlanapa, near Oaxaca, *Purpus C. A. 2606* (holotipo: GH!; isotipos: MO!, NY!, UC! -101480, 101481-, US!).

Antiphytum nudicalces I. M. Johnst. Contr. Gray Herb. 68: 52. 1923. *Amblynotopsis nudicalces* (I. M. Johnst.) Brand. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 149. 1929. TIPO: MÉXICO. Oaxaca: Sosola, alt. 7000 ft, *Smith L.C. 393* (Holotipo: GH!).

Planta perenne sufruticosa, erecta a postrada, de hasta 2.5 dm de largo incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de hasta ca. 1 cm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos no ramificados, de aspecto esbelto, no fistulosos, de hasta ca. 2 mm de diámetro, el porte común con más de tres ejes sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, verde-cenizo por la pubescencia cuando jóvenes, café oscuro cuando cae la corteza. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa-serícea en toda la planta; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal presente en cada tallo, que se pierde conforme éste se elonga, pero elemento principal en el porte de la planta. Hojas linear-oblongadas, de hasta ca. 8 cm de largo en la roseta basal y 2 cm. en los tallos floríferos, decreciendo en tamaño hacia el ápice, concoloras, sésiles, ciliadas aunque no siempre visible, con indumento adpreso en ambas caras, amarillento en los brotes, blanco-cenizo con la edad, lo que da a la superficie color glauco, vena media oscurecida en la cara adaxial por el indumento, pero visible en la cara abaxial, sin venación secundaria evidente, bases no connadas y sin formar una vaina, margen levemente engrosado, ápice apiculado; filotaxia opuesta en la parte basal a alterna helicoidal, principalmente hacia las inflorescencias, entrenudos de ca. 3 mm-1 cm en los tallos floríferos. Flores arregladas en cimas helicoidales de hasta ca. 4 cm de largo, dispuestas en dicasios compuestos, dicotómicos, sésiles, axilares alternos y terminal, con o sin aspecto paniculiforme laxo, de 6-10 cm de largo, laxos, sobre tallos más largos o del mismo tamaño que la inflorescencia; brácteas de la inflorescencia de 7 (-8) mm de largo; bracteólas florales oblongadas de hasta 7 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de ca. 1.3 mm de largo. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco fornículos papilosos amarillos en la garganta, limbo extendido de ca. 5-8 mm de ancho, tubo de la corola hasta ca. 2 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 3.5 mm de alto, hispídos y ciliados, oblongo-oblongados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro o sólo dos cuando las otras abortivas, con ornamentación de verrugas, algunas alineadas en la parte dorsal sobre el eje longitudinal de la clusa; quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz infra-medial, ovoide, al final de la quilla, ca. 1/3 del área de la cara ventral, algunas veces con crestas poco marcadas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación arriba de la parte media de la cicatriz. Ginobase depreso-piramidal, con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Roseta basal presente y conspicua de hojas lineares de hasta 8 cm de largo. Inflorescencias laxas de apariencia dicotómica o paniculiforme, con los tallos más largos o de igual tamaño al largo de la inflorescencia; cimas helicoidales de hasta 4 cm de largo. Flores de 5-8 mm de ancho con fornículos.

Floración. Abril a enero.

Fructificación. Mayo a abril.

Distribución. MÉXICO. Puebla, Oaxaca y Guerrero. En Guerrero sólo se conoce de los límites al este con Oaxaca (Fig. 20).

Hábitat. En pendientes ligeras a pronunciadas de colinas o cañadas; en lomeríos yesosos o planicies pedregosas de origen calizo, también a orillas de caminos. Crece principalmente en suelos calcáreos; también en suelos yesosos, en vegetación de selva baja caducifolia, matorral xerófilo u orillas de bosque de encino perturbado.

Altitud. 990 m-2375 m

Ejemplares consultados. MÉXICO. **Chiapas.** Comitán, Sonnige Kalkhügel bei Comitán *Seler E. 3073* (GH, NY). **Guerrero.** Tlapa, en el Puente El Salado; a 8 km al N de Tlapa, camino a Huamuxtitlán, *Martínez E. et al. 2680* (MEXU [2]); **Oaxaca.** Dto. Etla, Mpio. San Juan Sosola, menos de 1 km sobre la desviación a San Juan Sosola, 17° 22'36.7" N, 97°01'51.5" O, *Mendoza-Díaz N. et al. 610, 611, 612, 613, 614*; Dto. Nochixtlán, 4km al S de Amatlán, *García-Mendoza A. et al. 7149* (MEXU); Dto. Teposcolula, Peña de León, ladera norte, *García-Mendoza A. et al. 8613* (MEXU); Dto. Teposcolula, Ladera norte del cerro de Pueblo Viejo, *García-Mendoza A. et al. 8477* (MEXU); Dto. Huajuapán, Mpio. Santiago Chazumba, carretera 125, Huajuapán de León a Tehuacán, 4 mi N Santiago Chazumba, *Liston A. et al. 623-5* (MEXU, RSA-POM); Dto. Huajuapán, Mpio. Santiago Chazumba, 5 km al NE de Chazumba (km 57 carretera Tehuacán-Chazumba) *Salinas A. et al. 7486a* (MEXU); Dto. Huajuapán, Mpio. Santiago Chazumba, 5 km al NE de Chazumba (km 57 carretera Tehuacán-Chazumba) *Salinas A. et al. 7486a* (MEXU); La Loma Pachona, 6 km al NO de Guadalupe Cuauhtepéc, *Salinas A. et al. F-3404* (MEXU); Dto. Huajuapán, Dto. Zapoquila, "Cerro Boludo" ca. 3 km al N de Santa Catarina Zapoquila, brecha a Huajuapán *Salinas A. et al. 6953* (CAS, MEXU); Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Villa Tepelmeme de Morelos, La Mesa del Calvario (Pasando Barranca Otates), *Salinas A. y Martínez Correa E. 7933* (MEXU); Dto. Huajuapán, 2 km al N del entronque brecha San Sebastián-Frontera con carretera Chazumba-Acatepec *Salinas A. y Dorado O. F-3055* (MEXU); 5 km al SO de San Antonio Acutla, rumbo a Santiago Teotongo (2 km al SE de esta localidad), *Salinas A. y Dorado O. F-3167* (MEXU); Dto. Huajuapán, Mpio. San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Paraje Barranca del Teyate, *Zambrano A. y Ramos-Machena F. 96* (MEXU); Dto. Huajuapán, 10 km al N de la desviación a Tequistepec, carretera a Huajuapán-Tehuacán, *García-Mendoza A. et al. 2290* (IE, MEXU, RSA-POM, TEX); Dto. Nochixtlán, 2 km al S de Santiago Amatlán, por la terracería rumbo a Nochixtlán, *Salinas A. et al. 4423* (MEXU); Dto. Nochixtlán, Huaucilla, *Conzatti C. y González V. 1222* (GH, MEXU); Km 410 de la carretera México-Oaxaca; *Matuda E. 28429a,b* (MEXU); Km 410 de la carretera México-Oaxaca; *Bravo H.* (MEXU); Dto. Coixtlahuaca, 2 km al S de Coixtlahuaca, *Chiang F. et al. F-169b* (MEXU); Dto. Teposcolula, Mpio. Tejuapán, 1.5 km del entronque de la carretera de terracería rumbo a Monte Verde, *Calzada J.I. 24109* (MEXU); 2 km del límite Oaxaca-Puebla, rumbo a Santiago Chazumba carretera federal, *Náder J. et al. 53a, b* (MEXU); Dto. Nochixtlán, Mpio. Sto. Domingo, Mixteca Alta, *Cervantes L. y Soriano O. 1253* (MEXU); Dto. Teposcolula, 5 km al NE de Tamazulapán, por la terracería rumbo a Santiago Teotono, *Dorado O. y Salinas A. 2803* (MEXU); Dto. Teposcolula, camino de Teposcolula a San Andrés Lagunas, *Cedillo R. et al. 768*

(MEXU); Cerro Los tres arbolitos, 1 km al O de Teposcolula, *Torres R. y García-Mendoza A. 6774* (IE, MEXU, MO); Dto. Huajuapán, Mpio. Huajuapán, 4.9 km al NO de Huajuapán de León, carr. a Mariscalá, *Torres R. y Torres M.L. 12266* (MEXU); Dto. Huajuapán, 9.6 km al NW de Huajuapán de León, carr. a Acatlán, antes de la torre de microondas, *Torres R. y Hernández H. 3329* (MEXU, RSA-POM, TEX); Río Sabino, Santa María Ixcatlán, *Rangel-Landa S. 1400* (MEXU); Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Santiago Ihuitlán Plumas, entre San. Antonio Abad y el Rancho del Cura, *Cabrera M. 61* (ENCB); Dto. Teposcolula, 5 km al NE de Chilapa de Díaz, *Rzedowski J. 34818* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, 2.5 km al SSE de Concepción Buenavista, *Cruz-Cisneros R. 2081* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, alrededores de Magdalena Jicotlán, *Rzedowski J. 26734a, b* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, Tlacotepec, *Cabrera M. y Asterinza G. 20* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Tepelmeme Villa de Morelos, 1 km al O de El Rodeo, *García-Mendoza A. et al., 2457* (MEXU); Dto. Teposcolula, Cerro Llano redondo, 1 km al sur de Teposcolula, *García-Mendoza A. 244* (ENCB); Dto. Teposcolula, cerro Los tres arbolitos, 500 m al O de Teposcolula, *García-Mendoza A. 1187* (TEX); Dto. Teposcolula, Cerro Llano Redondo, 1 km S Teposcolula, *García-Mendoza A. 244* (MEXU); 1 km al N de Yucunama *García-Mendoza A. 1122* (MEXU, TEX); Dto. Teposcolula, Cerro los tres arbolitos, 500 m al O de Teposcolula, *García-Mendoza A. 1187* (MEXU); Dto. Coixtlahuaca, 2.5 km al SSE de Concepción Buenavista, *Cruz-Cisneros R. 2081* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Tepelmeme, 1 km al O de El Rodeo, *García-Mendoza A. et al. 2457* (TEX); Cerca de Chazumba, *Ripley H.D. y Barneby R.C. 13637* (NY). **Puebla.** Tehuacán, *Purpus C.A. 5098* (UC); 2 km al NW de la desviación hacia Orizaba, sobre la carretera de Esperanza a Tehuacán, *Valientes A. y Schubert R. 4a* (MEXU); Camino a Almoloya, al sureste de Cuauhtinchan, *Olivas-Lazcano 443* (IE); Mpio. Zapotitlán, 13 km de Tehuacán, camino a El Encinal, *Redonda-Martínez R. et al. 558* (MEXU); Hwy 28, N of Azumbilla (which is N of Tehuacan), upper end of Barranca Rincon Coyota at the pass between Azumbilla and Cañada Morelos; ca. 4 air km S-SE of Cañada Morelos, *Mayfield A.H. y Jack A. 885* (MEXU); Mpio. Tzicatlacoya, 1 km al N de San Miguel Acuexcomac, *Gutiérrez C. 2800* (MEXU); Mpio. Tehuacán, 3 mi NW of Teontepec on dirt road to Santiago Nopala, 6 mi from Rte 150, *Luckow M. 3206* (MEXU); Mpio. Chapulto, 8 km al NO de Azumbilla, carretera Esperanza-Tehuacán, *García-Mendoza A. et al. 3263* (MO); Valle de Zapotitlán, a lo largo de la carretera de Chazumba, Oaxaca, a Acatepec, Puebla, *Smith C.E. Jr. et al. 3973* (GH, NY, TEX); Mpio. Tehuacán, 5 km SO de San Bartolo Teontepec, camino a San Martín Atexcal, *Medina-Lemos R. et al. 4810* (MEXU); Mpio. Tehuacán, 6.20 km al SO de San Bartolo Teontepec, camino a San Martín Atexcal, *Medina-Lemos R. et al. 4825* (MEXU); Mpio. Juan N. Méndez, Barranca Agua Nueva, Zamarilla de Álvaro Obregón, *Medina-Lemos R. y Martínez-Salas E. 5715* (MEXU); Mpio. Teotepec, 1 km al S de Nopala, *Tenorio P. et al. 7458* (MEXU); 5 km al NO de Azumbilla, *Moran R. 7711* (MO); 5 km al NO de Azumbilla, *Martínez-Salas E. 21669* (MEXU); Mpio. Chapulco, 5 km al NO de Azumbilla, *Martínez-Salas E. 21681a, 21681b* (MEXU); 5 km al NE de San Nicolás Tepoztitlán, *Medrano F.G. et al. F-1407* (MEXU); 30 km al SW de Tehuacán, por la carretera a Esperanza, *Chiang F. et al. F-223* (MEXU); 5 km al W de Santiago Nopala, *Medrano F.G. et al. F-980* (MEXU).

Discusión. El tamaño de las flores y las inflorescencias laxas en que están dispuestas distinguen a *A. caespitosum* de entre las arrosietadas del este de México. Esta especie fue descrita por Johnston en el tratado de 1923, al mismo tiempo que *A. nudicalces*. Para distinguirlas, Johnston apeló al hábito postrado de *A. nudicalces* con hojas todas caulinares de 2-3 mm de largo, sin roseta y los ejes florales muy ramificados, que contrastaba con el hábito erecto de *A. caespitosum*, con roseta de

hojas lineares de hasta 5 cm de largo (hasta 8 cm de acuerdo a este trabajo) y ejes florales sólo ramificados en los ápices. El mismo Johnston reconoce que a pesar del hábito, los caracteres del fruto, las flores y las inflorescencias son muy parecidos entre las especies, por lo que *A. nudicalces* podría ser sólo una variedad de *A. caespitosum*. El material colectado en Sosola, Oaxaca, localidad tipo de *A. nudicalces*, correspondió con las características descritas por Johnston para esta especie por la ausencia de roseta y el grado de ramificación de los tallos, acordes al ejemplar tipo. Estos dos morfotipos registraron tamaños de corola diferentes, con *A. nudicalces* de 5-6 mm de diámetro principalmente, y *A. caespitosum* de 7-8 mm principalmente. Como extremos de variación, es posible mantener esta distinción morfológica entre las especies, sin embargo, el análisis de más ejemplares denotan que aunque la roseta es parte del porte reconocible de *A. caespitosum*, *A. parryi* y *A. paniculatum*, no es un elemento permanente en todos los casos, y que es más bien el inicio del desarrollo de cada rama florífera, por lo que conforme ésta se elonga, la roseta va menguando. Una roseta conspicua y sostenida es producto de varios sitios de nacimiento de ramillas convergiendo. En el material colectado bajo las características de *A. nudicalces* se encontraron individuos en los que había una pequeña roseta con hojas de apenas hasta 1 cm de largo. Es innegable el intervalo existente entre este tamaño y los hasta 8 cm registrados para *A. caespitosum*. Sin embargo, también se encontraron ejemplares en los que la roseta era más conspicua y la ramificación más prominente, u otros donde la roseta estaba presente en los tamaños de *A. caespitosum*, pero los ejemplares tenían ramas postradas, u otros donde las ramas ramificadas se correspondían con rosetas desarrolladas y postradas, y así sucesivamente en varias combinaciones que se encontraban entre el intervalo de los extremos de variación dados por las especies de Johnston, con los tamaños de corola traslapándose sin que se pueda proponer una combinación de caracteres para circunscribir entidades taxonómicas naturales, ya sean variedades o especies. Se ha observado en el género *Antiphytum* el potencial de las yemas axilares para generar inflorescencias posteriores al desarrollo de las dispuestas más apicalmente, por lo que un individuo más maduro de *A. caespitosum* en sentido de Johnston (1923) podría llegar a ramificar al nivel de *A. nudicalces* mientras va perdiendo la roseta y las ramas se van postrando. En conclusión, en el plano morfológico se encontró un continuo de variación. Las clusas y las secuencias moleculares denotan una falta de separación entre éstas, ya que la variación fue incluida en el análisis filogenético para ambos marcadores. En ITS, donde este clado se separa de las otras arrosietadas, sólo se puede recuperar una politomía, mientras que en el análisis combinado, aunque se recuperan dos clados al interior con al menos una sinapomorfia de sostén, éstos no presentan soporte estadístico. Aunque estos clados se pueden considerar los extremos de variación, por fuera de ellos quedan todos los individuos intermedios. La especie por tanto, con la evidencia anterior, se ha circunscrito conteniendo toda esta variación y se ha mantenido con el nombre de *A. caespitosum*. En cuanto a distribución, aunque se halla principalmente en Puebla y Oaxaca, hay un ejemplar colectado en Guerrero en los límites estatales con Oaxaca cerca de los puntos de colecta en este estado, por lo que es una distribución continua de la especie. Por el contrario, el registro de Comitán, Chiapas, incluido por Johnston en la serie tipo, implica una disyunción geográfica importante. Los dos ejemplares producto de la colecta de Seler (3073) que fueron revisados corresponden cabalmente al concepto de *A. caespitosum*. Seler colectó en Chiapas en el año de 1896, específicamente en agosto en la zona de Comitán (Reyes-García y Sousa, 1997). Tras esta colecta no se ha vuelto a registrar la presencia de ningún *Antiphytum* en Chiapas, y por la información ambigua de la etiqueta que sólo refería a Comitán, el esfuerzo en campo fue infructuoso. La consulta del Herbario Eizi Matuda de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

(UNICACH), en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, resolvió que en la colección no hay colectas de *Antiphytum*. Con ello, se puede dilucidar que la especie está extinta en la localidad en donde fue colectada por Seler debido al crecimiento de la zona urbana, o que hace falta mayor búsqueda de la especie en los suelos en donde se restringe su distribución o que la especie no se distribuye en Chiapas y que la colecta tiene información equivocada. Por el momento, no hay forma de incluir a Chiapas como parte de la distribución geográfica de *A. caespitosum*, la cual representaría dentro del territorio mexicano una disyunción biogeográfica marcada, dado que la presencia más sureña de ésta y de todo el género en México es el municipio de Sosola en Oaxaca.

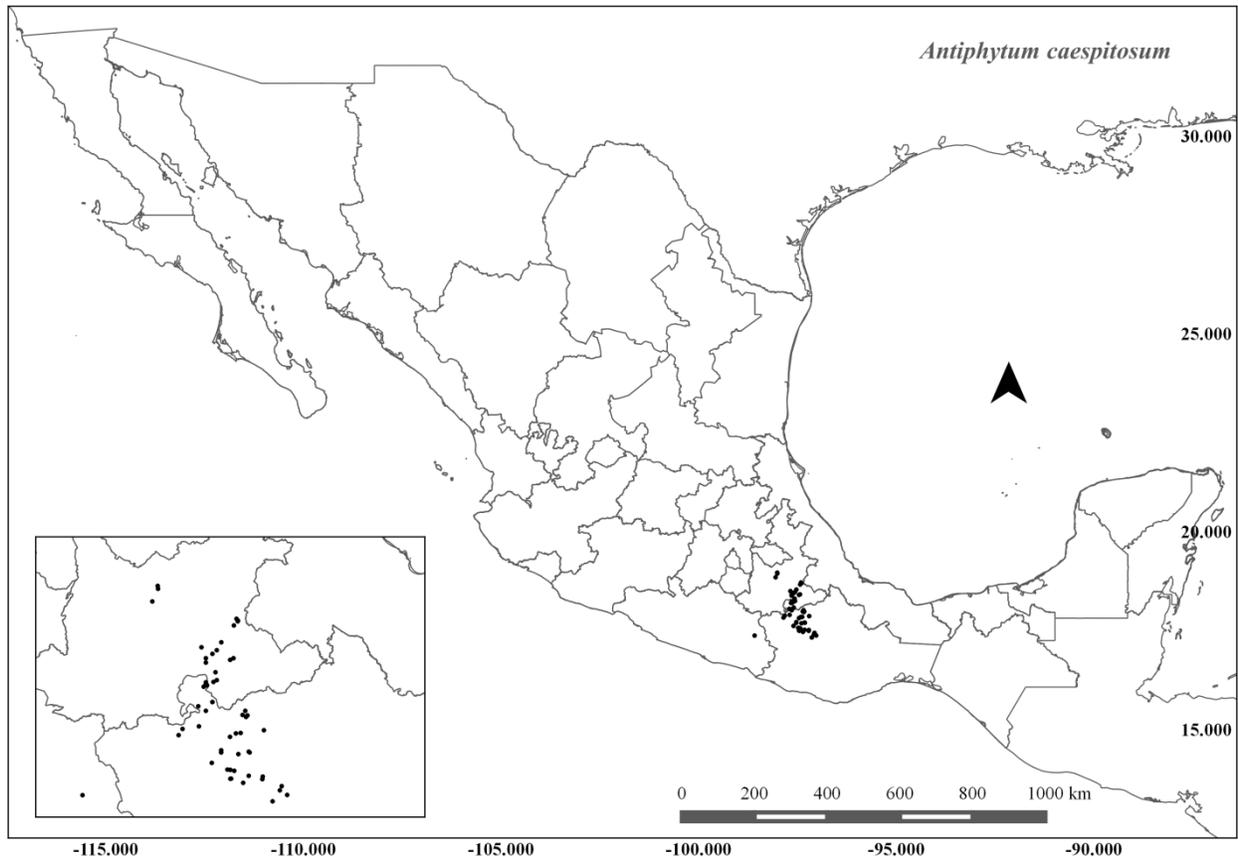


Fig. 20. Distribución de *Antiphytum caespitosum*.

2. *Antiphytum cruciatum* (Cham.) DC. Prodr. 10: 121. 1846. *Anchusa cruciata* Cham. Linnaea 4: 438. 1829. *Chamissoniophila cruciata* (Cham.) Brand. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 149. 1929. TIPO. BRASIL. E provinciis Brasiliae meridionalibus misit Sellowius, *Sellow F. s.n.* (holotipo: B [foto GH!], isotipos: G![foto])

Planta perenne sufruticosa, erecta, de ca. 3 dm de alto incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de ca. 4 mm de grosor, de la cual surgen de uno a varios tallos ramificados desde los nodos basales en tallos opuestos, de aspecto esbelto, no fistulosos, de ca. 2 mm de diámetro, el porte común con más de tres ejes sustentando inflorescencias. Tallos con

corteza exfoliante, café oscuro cuando cae la corteza. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa en toda la planta; tricomas glandulares en las ramillas, no siempre presentes. Roseta basal ausente, o muy pequeña y limitada al nacimiento de cada tallo principal, perdiéndose rápidamente conforme se elonga y sin ser elemento del porte de la planta. Hojas oblanceoladas a linear-oblanceoladas, de hasta 3 cm de largo y 6 mm de ancho en los tallos floríferos, decreciendo en tamaño hacia el ápice, levemente discoloras, sésiles, no ciliadas, cara adaxial estrigosa y la abaxial densamente pubescente, verde oscuro, vena media marcadamente hundida en la cara adaxial y densamente pubescente en la abaxial, sin venación secundaria evidente, bases connadas y formando una vaina, margen engrosado a revoluto, ápice agudo; filotaxia opuesta en toda la planta, entrenudos desde ca. 1 cm de largo. Flores arregladas en cimas helicoidales axilares opuestas de hasta 13 cm de largo a partir del tercer o cuarto último nodo, con aspecto paniculiforme laxo, tallo terminando en un dicasio con dos cimas helicoidales; bractéolas florales lanceoladas, de 5 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos de hasta ca. 3 mm de largo. Corola hipocrateriforme, azul, con cinco forniculos papilosos en la garganta, limbo extendido de ca. 5 mm de ancho, tubo de la corola ca. 2 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 3 mm de alto, hispídos y ciliados, lanceolados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongo-lanceoladas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, con ornamentación rugosa; quilla ventral formando un estípite y recta en vista lateral; estípite largo y delgado, hasta la base de la cara ventral; cicatriz basal, ovoide, al final de la quilla, menos de 1/10 del área de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación en la parte media de la cicatriz. Ginobase plana con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Se distingue fácilmente de las especies norteamericanas por la filotaxia totalmente opuesta, la corola azul, la ginobase plana y la cicatriz totalmente basal de la clusa. Entre las especies sudamericanas, se distingue por las hojas oblanceoladas a linear-oblanceoladas con la vena media prominentemente hundida en la cara adaxial, las cimas helicoidales de hasta 13 cm de largo y la ornamentación rugosa a verrugada de la clusa.

Floración. Septiembre a diciembre.

Fructificación. Noviembre y diciembre.

Distribución. Brasil, estado de Río Grande do Sul y Uruguay en los departamentos Cerro Largo y Rivera (Fig. 21).

Hábitat. Pastizales, entre las rocas, al borde del camino, en laderas. Suelo arenoso y seco. Zona árida.

Ejemplares consultados. BRASIL: Río Grande do Sul. Porto Alegre, Belem novo (Hindenburgshöhe) near Porto Alegre, *Jüngers C. 254* (B, GH); Itapoan, Granja Neugebauer p. Itapoan, *Rambo B. 48956* (B, US); Sao Sepe, *Wasum R. et al. 4538* (MO, NY); Itapua, Viamao, *Sobral M. y Brack P. 2237* (NY); Sapucaia p. San Leopoldo, *Rambo B. 38177*; San Leopoldo, ad urbem, *Ritter S.J. 35510* (B, GH). **URUGUAY. Rivera.** Rivera, *Felippone F. 5224* (K). **Cerro Largo.** Cerro negro y Palleros, *Rambo B. 38177* (US).

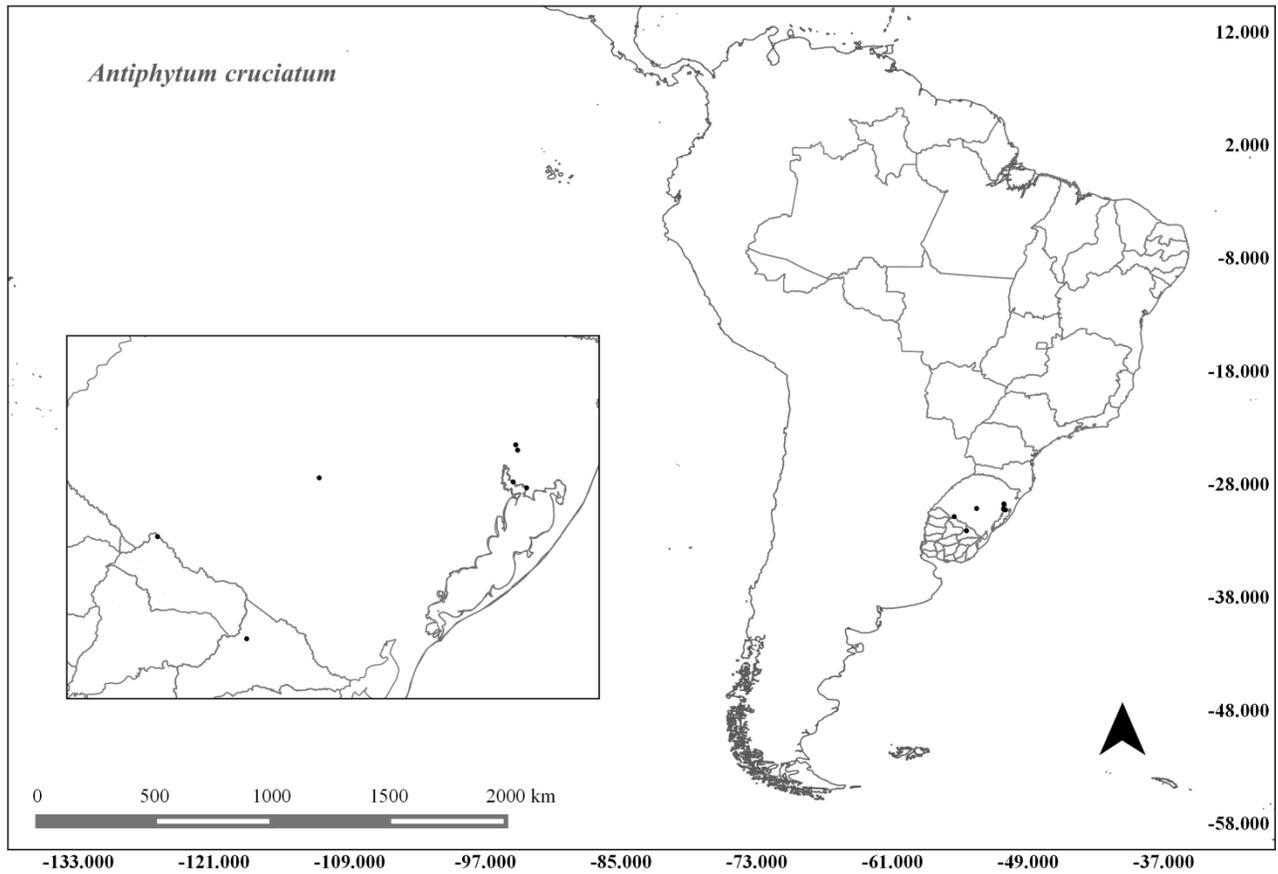


Fig. 21. Distribución de *Antiphytum cruciatum*.

Discusión. La descripción de Johnston (1927) basada en Chamisso (1829) no hace mención sobre los tricomas glandulares en esta especie, pero sí en *A. stoechadifolium*. Éstos no pueden ser considerados un carácter excluyente entre estas especies, puesto que no están en todos los ejemplares de *A. stoechadifolium* y sí en algunos ejemplares de *A. cruciatum*; además, también se observaron en los ejemplares de las dos nuevas especies de Guerrero. La ornamentación de la clusa se sugiere como el carácter de identificación inequívoco entre las especies de Sudamérica ante un material que no presente buenas condiciones para observar forma de las hojas y largo de las inflorescencias. Soutullo *et al.* (2013) consideran a esta especie amenazada en Uruguay. Aunado al número de registros disponibles, se considera necesario conservar y conocer más poblaciones de esta especie.

3. *Antiphytum floribundum* (Torr.) A. Gray. Proc. Amer. Acad. Arts 10: 55. 1874. *Eritrichium floribundum* Torr. Rep. U.S. Mex. Bound., Bot. [Emory] 140. 1859. *Krynitzkia floribunda* (Torr.) A. Gray. Proc. Amer. Acad. Arts 20: 265. 1885. *Amblynotopsis floribunda* (Torr.) J.F. Macbr. Contr. Gray Herb. 48: 41. 1916. TIPO. MÉXICO-EUA: Mexican boundary survey, in the Valley of the Rio Grande, below Doñana, Mountains of Puerte de Paysano, Bigelow J.M. s.n. (holotipo: NY!, GH! [fragmento], isotipos: NY!)

Amsinckia mexicana M. Martens & Galeotti. Bull. Acad. Brux. 11(2). 339. 1844.
Amphibologyne mexicana (M. Martens y Galeotti) Brand. Pflanzenr. (Engler) Borrag.-Borraginoid.-Cryptanth. 74: 203. 1931. TIPO. MÉXICO. Michoacán: Dans les forêts de chênes du Cerro de Quinzéo, près Morelia, à 8000 pieds, *Galeotti H.G.7207* (holotipo: BR! [foto], isotipos: AAH! [foto], GH! [foto], W! [foto]).

Amblynotopsis durangensis J.F. Macbr. Contr. Gray Herb. 48: 42. 1916. TIPO. MÉXICO. Durango: road between San Julian and Cerro Prieto, *Nelson E.W. 4960* (holotipo: US!, GH! [foto], UC! [foto], isotipos: NY!)

Planta perenne sufruticosa, erecta, de hasta ca. 16 dm de alto incluyendo la inflorescencia desarrollada; estructura de perennación hasta ca. 1 cm de diámetro, de la cual surgen de uno a varios tallos principales no ramificados, de aspecto tosco, fistulosos, de 3-9 mm de diámetro, el porte común con uno a dos ejes sustentando inflorescencias. Tallos con corteza no exfoliante, café marrón. Indumento mixto de tricomas largos (hasta ca. 2 mm), extendidos, visibles y conspicuos, y de tricomas adpresos de base papilosa, amarillos en los brotes y partes jóvenes, blancos en las partes maduras; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal presente y conspicua en la mayoría de estadios de maduración de cada tallo, con algunas hojas remanentes de color café oscuro antes de ser totalmente decidua y elemento del porte principal de la planta. Hojas lineares, más generalmente oblanceoladas, con la parte más ancha hacia el ápice y la base estrecha y a veces tan larga que aparenta un peciolo alado, cuando lineares de 2-ca. 5 cm de largo, y cuando oblanceoladas de 5-20 cm de largo y 10-18 mm de ancho en la roseta, decreciendo hacia el ápice de los tallos floríferos, levemente discoloras, sésiles, ciliadas, ambas caras con pubescencia mixta como en los tallos, verde claro, verde-amarillento a verde oscuro, vena media visible y hundida en la cara adaxial, mientras que prominente y densamente pubescente en la abaxial, venación secundaria evidente en las hojas anchas, bases no connadas y sin formar una vaina, margen engrosado, ápice agudo; filotaxia opuesta en la base a alterna helicoidal, principalmente hacia las inflorescencias, entrenudos desde ca. 1 cm de largo. Flores arregladas en cimas helicoidales de hasta 4 cm. de largo, dispuestas en dicasios compuestos dicotómicos pedunculados, con pedúnculos de hasta ca. 6 cm de largo, axilares alternos y terminal, con aspecto denso paniculiforme de hasta 60 cm de largo; brácteas de la inflorescencia de hasta 5 cm de largo, disminuyendo hacia el ápice; bracteólas florales linear-oblanceoladas de ca. 5 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de hasta ca. 2.5 mm de largo. Corola infundibuliforme, blanca, forniculos en la garganta ausentes, limbo extendido de 5 a 7 mm de ancho, parte libre de la corola ca. 2.5 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos casi en la base, sépalos casi simétricos de hasta 5 mm de alto, hispídos y ciliados, lanceolados. Estambres exertos, adnados a la mitad o cerca de la base de la parte no libre de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, con dos ramas cortas, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, con ornamentación de verrugas; quilla ventral formando un estípite y gibosa en vista lateral; estípite corto y grueso, hasta la mitad de la cara ventral; cicatriz triangular, supra-basal, al final de la quilla, ca. 1/8 del área de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación en la parte apical de la cicatriz. Ginobase plana a depreso-piramidal con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Roseta basal. Flores sin fornículos. Estípites en la cara ventral de la clusa presente. Inflorescencia de aspecto paniculoide de hasta 60 cm de largo, dicasios largamente pedunculados. Tallos toscos y fistulosos. Venación secundaria en hojas mayores a 1 cm de ancho.

Floración. Junio a mayo.

Fructificación. Finales de julio a diciembre.

Distribución. MÉXICO y EUA. Principalmente sobre la Sierra Madre Occidental; sur de Nuevo México y Texas, Chihuahua, Coahuila, Durango, Jalisco, Michoacán, San Luis Potosí y Zacatecas (Fig. 22).

Hábitat. Pendientes pronunciadas de rocas ígneas, en laderas de colinas, cerros, barrancos, cañones; también en orillas de caminos, potreros, terrenos pedregosos o sobre corrientes de lava basáltica. Crece sobre suelos volcánicos de tobas o basaltos, o directamente sobre afloramientos ígneos, en vegetación de bosque de *Quercus-Pinus*, bosque de *Quercus*, en los claros adyacentes de estos bosques, en pastizales con encinos, matorral secundario, matorral inerte o rosetófilo, en milpas en barbecho o zonas de cultivo con relictos de bosque de *Quercus*.

Altitud. 1250 m-2800 m.

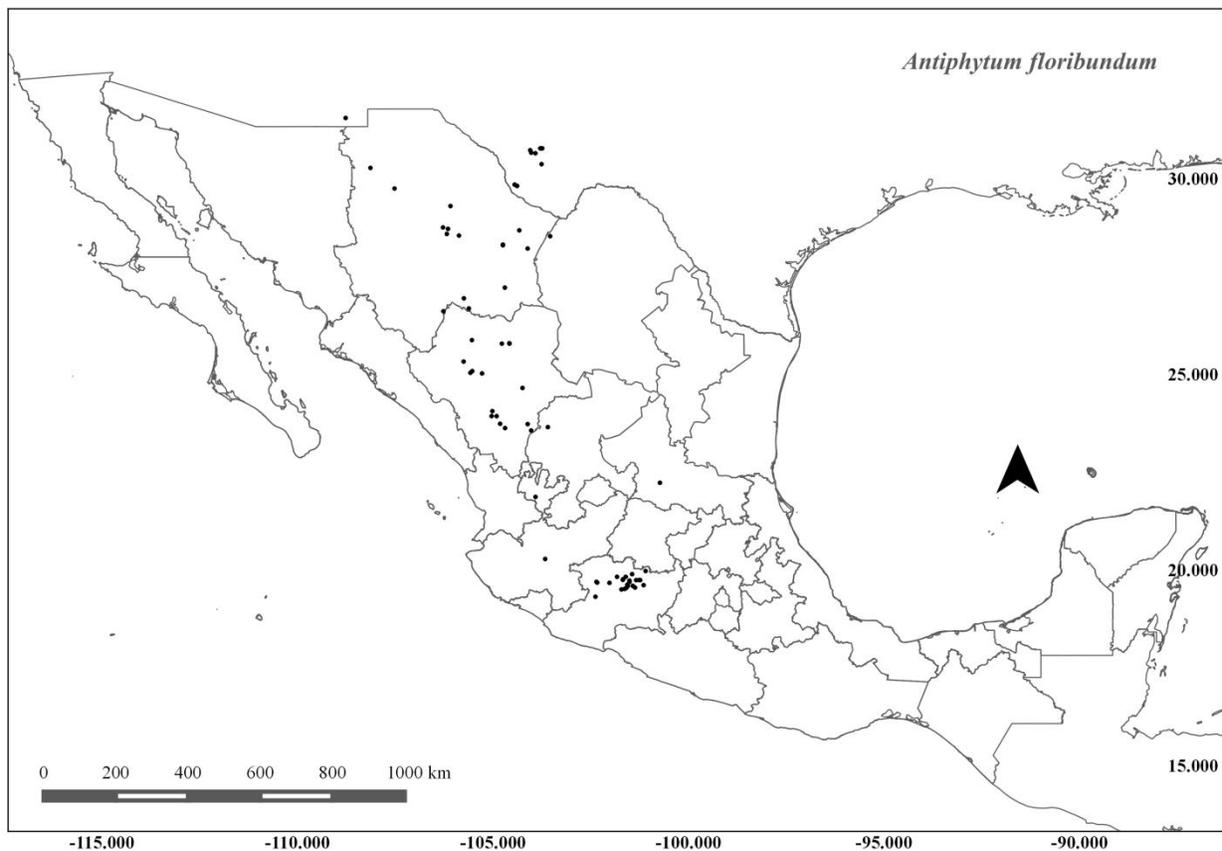


Fig. 22. Distribución de *Antiphytum floribundum*

Ejemplares consultados. EUA. Nuevo México. Hidalgo County. Animas Mts. Unnamed canyon above Eckel's Tank, T32S, R19W, Sec. 8 NW ¼, *Sivinski R.* 2526 (NMC). **Texas.** Limfia cañón, *Neally G.C.* 622 (US); Fort Harris, *Tharp B.C.* 1542 (TEX, US); *LeRoy P.V.* (NY); Presidio County, Near mouth canyon about 1/2 mi NW Old Ross Mine, *Hinckley L.C.* 3415 (NY); Presidio County, Chinati mountains about 5 mi. W Shafter, *Hinckley L.C.* 3541(NY); Presidio County, Chinati Mountains State Natural Area. Pelillos Canyon, *Lott E.J. et al.* 5353 (MEXU); Jeff Davis County, Grassy slopes leading up to hillsides, 20 mi SSE of Kent in David Mts.. "Near northern limit I.M. Johnston", *Waterfall U.T.* 5422 (CAS, NY); Jeff Davis County, Along hwy on lower south slopes of Mt. Locke; Favid Mountains, *Warnock B.H.* 6566 (LL, TEX); Jeff Davis County, upper Limpia Creek Canyon, S. of Pine Top peak and E. Of Mt. Livermore, *Johnston M.C. y Durden C.* 12402 (LL); Jeff Davis County, 13.5 miles NW of Ft. Davis, *Cory V.L.* 46049 (TEX); Brewster County, Davis Mountains, 6 miles west of Alpine, *Cory V.L.* 40289 (TEX); Brewster County, Bluff Cave near Alpine, *Warnock B.H.* 878 (TEX). **MÉXICO.** *Sessé y Mociño* 1731(GH); **Chihuahua.** Mpio. Chihuahua, Rancho Experimental la Campana, 1 km al O de Carretera Panamericana, *Valdés-Reyna J.* 61 (LL); W of Buenaventura along Hwy 28; 7.4 mi W of JCT Hwy 10 in Buenaventura, *Mayfield M.H. et al.* 93(MEXU); rocky hills near Chihuahua, *Pringlei C.G.* 623 (BM, GH, MEXU, MO, NY P, US); Near base of Sierra Campana, Del Nido Mtns. 47 mi N Chihuahua City, *Scudday J.F.* 727 (LL); Vicinity of Fierro (4 km) southeast of Rancho Encinillas), in the igneous Sierra de Encinillas, 28°15'N, *Stewart R.M.* 764 (BM, GH, LL, MEXU); Hills near Chihuahua, *Pringlei C.G.* 954 (CAS, MEXU, NY); Montañas NW de Chihuahua, *LeSueur H.* 1051(TEX, US); eastern Chihuahua, vicinity of Organos, northern slopes of the igneous Sierra de los Organos, 28°18'N, *Stewart R.M. y Johnston I.M.* 2057 (GH); Cañón de Majalca al NO de Chihuahua, 7101 (MEXU); Sierra del Virulento, 2-3 miles east of Rancho Virulento, a precipitous sierra of bedded lavas, about 65 miles south of Ojinaga, *Johnston I.M.* 8072 (GH); Presón El Lindero, southern part of the las Pampas Ranch, 27°13'30'' N, 104°42'O; *Johnston M.C. et al.* 8893 (LL, MEXU); 5 miles w of Hidalgo de Parral, *Ripley H.D. y Barneby R.C.* 13937 (CAS, NY, US); Mpio. Chihuahua, Alberto, southeast of Chihuahua, *Pennell F.W.* 18630 (US); NO de Chihuahua, Cañón de Majalca, *Pennell F.W.* 19272 (GH, US); Mpio. Matamoros, Sierra de Santa Bárbara, about 4 miles southwest of Villa Matamoros, *Correll D.S. y H.S. Gentry* 22785 (LL, MEX, NY, US); montañas Los Órganos, *LeSueur H. s.n.* (GH); Colonia Juárez, montañas de la Sierra Madre, *Jones M.E. s.n.* (BM, CAS, GH, MO, RSA-POM, US); Along the dirt road from Hidalgo del Parral toward El Vergel out of San Francisco de Oro, about 62 miles west of Parral and 26.5 miles west of Ojito, Sierra Madre Occidental, *Reveal J.L. y W.J. Hess* 3110 (TEX). **Coahuila.** Mpio. Ocampo, Sierra de Hechicheros, vicinity of Rancho El Tule, near Chihuahuan boundary, *Johnston I.M. y Muller C.H.* 1330 (GH). **Durango.** Mpio. Santiago Papasquiaro, 16 km a W e Santiago Papasquiaro, *Hernández R. et al.* 7957 (MEXU); Mpio. Súchil, km 16 de la carretera Súchil-La Michilía, *Chávez F.* 28 (MEXU); Mpio. Súchil, Arroyo Los Indios, Reserva de La Michilía, *Alvarado J.* 35 (ANSM); La Zarca, *COTECOCA S.A.R.H.* 104 (IE, MEXU); *Palmer E.* 207 (BM, GH, MO, NY, UC); Mpio. Otinapa, *Palmer E.* 443 (GH, NY, UC, US); Mpio. Durango, 19 mi SW Durango, *Waterfall U.T. y Wallis C.S.* 3450 (GH); Ciudad de Durango, *Nelson E.W.* 4594 (GH, US); below San Julián and Cerro Prieto, *Nelson E.W.* 4960 (UC); Road from Bermejillo west to the Palmito Dam, 47 miles west of Mapimi, *Johnston I.M.* 7763 (GH, US); Mpio. Guanaceví, 40-50 km al E de Guanacevi, *Hernández R. et al.* 8344 (TEX); Canyon Cantero, Sierra Gamon, *Gentry H.S.* 8375 (ARIZ, GH, MEXU, RSA-POM, UC, US); 47 mi W of Mapimi on road to El Palmito, *Shreve F.* 8798 (CAS, US); Mpio. Santiago

Papasquiario, 3.5 km al O de La Soledad, 11 km NW Santiago Papasquiario, 25°05'N, 105°32'O, *Corral-Díaz R. y Worthington R.D. 11498* (MO); North slope of canyon of the Rio Chico, 18 mi W of Durango, route 40, *Correll D.S. y Johnston I.M. 20071* (GH, LL); Hills 11 miles east of La Zarca, route 30, *Correll D.S. y Johnston I.M. 20224* (LL); Mpio. Durango, North edge of barranca of Río Chico 34 km wes of Durago City, *Breedlove D.E. y Almeda F. 45785* (CAS); Tepehuanes, *Fisher G.L. s.n.* (GH); 40 km s. Durango city, Durango, *Hernández-Xocolotzi E. et al. 2638* (MEXU). **Jalisco.** Mpio. Bolaños, El Muladero, 1.5 km al SO de Las Berenjenas, 21°52'54"N, 103°54'56"O; *Calónico J. y Flores G. 3822* (MEXU); *Diquet L.* (GH, NY); Mpio. San Juan Cosalá, Jocotepec, Sierra del Tecuán, *de Puga L.M.V. 620* (ENCB). **Michoacán.** Mpio. Huaniqueo, NE del pedregal pequeño, 0.5 km al W de Tendeparacua, *Silva-Sáenz P. 96* (MEXU); Mpio. Paracho, 300 m al N de Aranza, salida a Cheranastico, *Pérez M. 113* (IE); Mpio. Zacapu, Los Tres Cerritos, *Gimaldo Núñez A. 353* (MEXU); Pamitácuaro, *Motte. M.E. 376* (MEXU); Carretera Pamachicuaro-Sicuicho, *Motte M.E. 462* (MEXU); más o menos 1 km al N de Cuto de La Esperanza, *Huerta V.M. 625* (IE); Mpio. Lagunillas, La Caja, *Escobedo J.M. 977* (IE, MEXU); Mpio. Quiroga, Cerro Tzirate, *López C. 1147* (IE); Mpio. Quiroga, camino al cerro del Tzirate, *Escobedo J.M. 1294* (IE); Mpio. Pátzcuaro, Cerro del Bao, cerca de Tzurumutaro, *Escobedo J.M. 1679* (IE, MEXU); Mpio. Coeneo, Transmaraan, *Escobedo J.M. 2225* (IE, MEXU); Mpio. Coeneo, km 1 carretera Comanja-Coeneo, *Pérez-Cálix E. 2508* (MEXU); Mpio. Ajuno, Cerro El Venado, *Escobedo J.M. 2541* (MEXU); Base del Cerro La Calabaza, cerca de la desviación a Coeneo, *Díaz-Barriga H. 2548* (IE, MEXU); Mpio. Morelia, Cerro de las Nalgas, *Arsene B.G. 2657* (US); Mpio. Morelia, 2.5 km al NO de Tiripetío, pie de monte del cerro El Águila, 19°33'14"N, 101°22'14"O, *Cornejo-Tenorio G. et al. 3498* (MEXU); Mpio. Pátzcuaro, Hills of Pátzcuaro, *Pringlei C.G. 3604* (GH, MEXU); 2 km de Zacapu, sobre la carretera a Zamora, *Díaz-Barriga H. 4536* (IE); Mpio. Quiroga, Ladera S del cerro Zirate, *Zamudio S. y Díaz-Barriga H. 5045* (IE); Mpio. Morelia, Quincéo, *Arséne B.G. 5678* (IE); Mpio. Morelia, Quincéo, *Arséne B.G. 7288* (US); Colonia L. Cárdenas, cerca de Tzintzuntzan, *Rzedowski J. 38898* (IE); Mpio. Morelia, 4 km al S de Jesús del Monte, *Rzedowski J. 39936* (IE); Mpio. Tzintzuntzán, cerca de Las Cuevas, *Rzedowski J. 49106* (IE, MEXU); Mpio. Morelia, Cerro San Miguel, *Arséne B.G. s.n.* (US). **San Luis Potosí.** Mpio. San Miguelito, *Ex convalli* San Luis Potosí, en Montes del Miguelito, *Schaffner J.G. 730* (GH, MEXU). **Zacatecas.** 1 km E of turnoff to Estacion Frío from the hwy to Cd. Durango from Cd. Zacatecas, *Lane M.A. 2712* (TEX).

Discusión. *Antiphytum floribundum* presentó gran variación morfológica, lo cual ya había sido expuesto por otros autores quienes consideraron encontrar en esta variación características suficientes para trasladarla a un género nuevo -*Amphibologyne* Brand (1931)- o dividirla en otra especie -*Amblynotopsis duranguensis* Macbride (1916) -.La primera decisión respondió a las ginobases planas a cónico-piramidales encontradas en la especie como en un mismo individuo; la segunda por la ornamentación de las clusas (más cercana a lisa contra verrugosa), carecer de indumento de tricomas largos y extendidos, poseer hojas estrechas más largas y un cáliz de 5 mm o más de largo. El trabajo morfológico arrojó todas estas características, pero, como en el caso de *A. caespitosum*, también se encontraron individuos con combinaciones que mezclaban elementos adjudicados tanto a una como otra especie. La ornamentación de las clusas se observó como una gradación, así como la ginobase depreso-piramidal a plana, que no es privativa de esta especie en Norteamérica, pues también se presenta en *A. hintoniorum*. En *A. floribundum* se observó la variación más extrema en cuanto a tamaño de estructuras vegetativas, pues las hojas podían ir desde 4 cm hasta 20 cm de largo, variando entre linear a oblanceoladas. El gigantismo de algunos

individuos podría explicarse por poliploidía, por lo que sería necesario conocer el número cromosómico del género y sus integrantes para evaluar esta posibilidad, pues es la especie que alcanza los mayores tamaños dentro del género. También queda pendiente un muestreo exhaustivo de su área de distribución para evaluar poblaciones y posibles especies crípticas. Ésta es la única especie del género que no crece en suelos calcáreos o yesosos, sino en las rocas volcánicas de la Sierra Madre Occidental, lo que determina su localización en México.

4. *Antiphytum heliotropioides* A. DC. Prodr. 10: 121. 1846. *Eritrichium heliotropioides* (A. DC.) Torr. Rep. U.S. Mex. Bound., Bot. [Emory] 140. 1859. *Krynitzkia heliotropioides* (A. DC.) A. Gray. Proc. Amer. Acad. Arts 20: 265. 1885. *Cryptantha heliotropioides* (A. DC.) Loes. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 12:243. 1913. *Amblynotopsis heliotropioides* (A. DC.) J.F. Macbr. Contr. Gray Herb. 48: 41. 1916. TIPO. MÉXICO. Tamaulipas: inter Victoria et Tula, *Berlandier J.L.* 2217 (holotipo: G-DC [foto G-DC!, foto GH!], isotipos: G!(2), GH!, MO! (2), NY!, P!).

Amblynotopsis ehrenbergii Brand. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 22: 105. 1925. *Antiphytum ehrenbergii* (Brand) Govaerts. World Checkl. Seed Pl. 1(1): 8. 1995. TIPO. MÉXICO. Hidalgo: zwischen Atotonicapa und El Cardonal, *Ehrenberg 1238* (holotipo: B, sólo conocido por descripción).

Planta perenne sufruticosa, erecta a arbustiva, de hasta 10 dm de largo incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de hasta ca. 2 cm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos dicotómicamente ramificados, de aspecto esbelto, no fistulosos, de hasta ca. 3 mm de diámetro, el porte común con más de tres ejes sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, pálido-ceniza cuando jóvenes, café-marrón cuando cae la corteza. Indumento de tricomas adpresos; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal ausente, o muy pequeña y limitada al nacimiento de cada tallo o ramilla secundaria, perdiéndose rápidamente conforme se elonga y sin ser elemento del porte de la planta. Hojas linear-oblancoadas a oblanceoladas, variando en longitud y anchura en los tallos, de hasta ca. 6 cm de largo y 8 mm de ancho las más grandes, a ca. 1 cm de largo y 1.5 mm de ancho las más pequeñas, con individuos con sólo hojas grandes, pequeñas o medianas (ca. 4 cm), decreciendo en tamaño hacia el ápice, discoloras, sésiles, ciliadas de forma no evidente, con indumento adpreso, amarillento en los brotes, blanco-cenizo posteriormente, de color glauco en hojas densamente pubescentes a verde oscuro en aquellas con el indumento más laxo, vena media oscurecida y hundida en la cara adaxial, prominente y pubescente en la cara abaxial, sin venación secundaria evidente, bases connadas formando una vaina, a no connadas y sin formar una vaina, dependiendo de la filotaxia, margen levemente engrosado, ápice agudo; filotaxia opuesta en la parte basal a alterna helicoidal, principalmente hacia las inflorescencias, entrenudos desde ca. 1 cm de largo. Flores arregladas en cimas helicoidales axilares de hasta 20 cm de largo, pedúnculo de hasta 1.4 cm de largo; bracteólas florales oblanceoladas a oblongas de hasta 1 cm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales muy conspicuos de ca. 14 mm de largo. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco fornículos papilosos en la garganta, limbo extendido de ca. 4-6 mm de ancho, tubo de la corola hasta ca. 2 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta ca. 3.5 mm de alto, hispídos y ciliados, lanceolados a oblanceolados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y

delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, con ornamentación de gránulos y verrugas granuladas; quilla sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz ovoide-triangular, supra-basal; al final de la quilla, ca. 1/3 del área de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación pequeña, arriba de la parte media de la cicatriz. Ginobase depresso-piramidal, con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Especie con los pedicelos más largos y conspicuos del género, de hasta 14 mm de largo. Inflorescencias axilares de hasta 20 cm de largo, apareciendo desde los nodos más basales del tallo.

Floración. Marzo a enero.

Fructificación. Mayo a enero.

Distribución. MÉXICO y EUA. Sobre la Sierra Madre Oriental principalmente. Sur de Texas, Chihuahua, Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Zacatecas (Fig. 23).

Hábitat. Laderas de cerros, montañas o colinas, en pendientes pronunciadas a verticales; cañones, cañadas o cauces secos de río; también en orillas de caminos. Crece principalmente sobre suelos calcáreos o en afloramientos yesosos, en vegetación de matorral rosetófilo, matorral xerófilo, matorral alto subinerme, pastizal o bosques de *Quercus* con *Pinus* y *Juniperus*.

Altitud. 1100 m-2700 m.

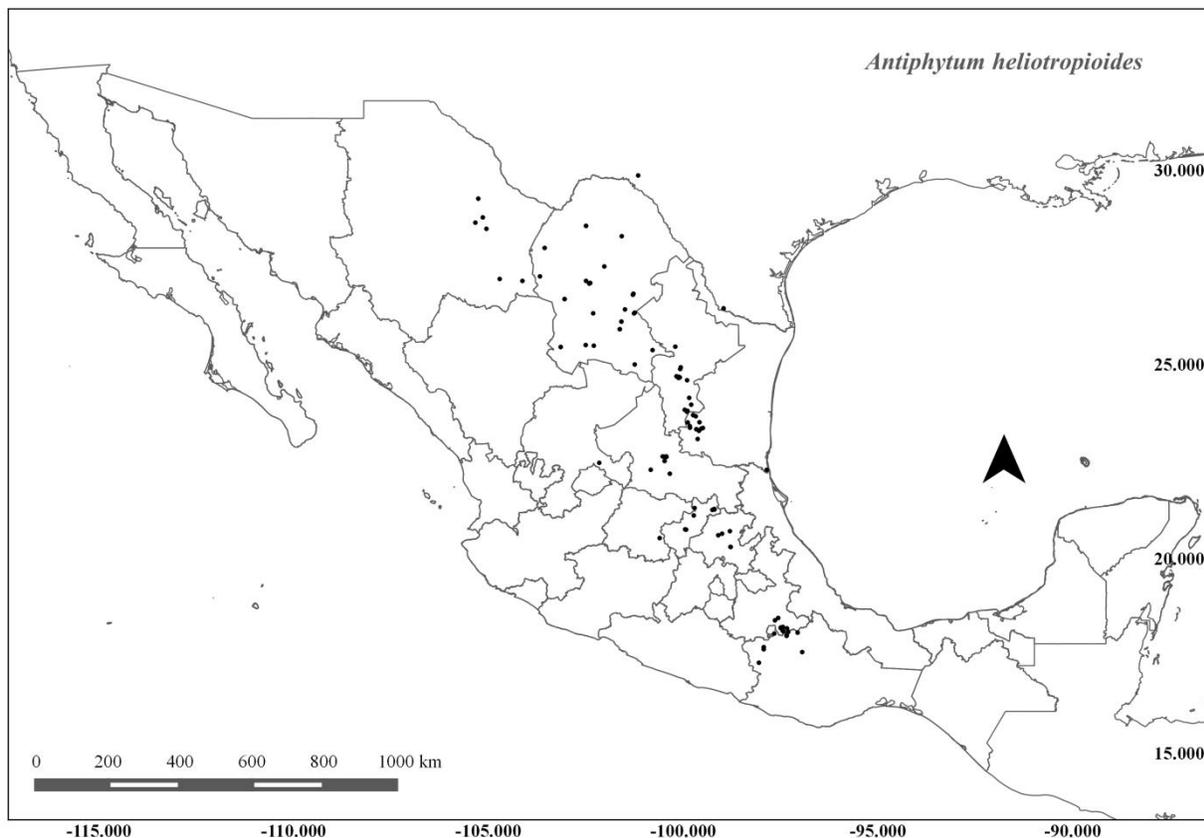


Fig. 23. Distribución de *Antiphytum heliotropioides*.

Ejemplares consultados. EUA. Texas. Valley of the Rio Grande, below Doñana, *Parry C.C. et al.* (NY); Valverde County, *Brown W.V.* (TEX). **MÉXICO. Chihuahua.** Sierra del Roque N. de Julimes N. and NW de Rancho el Sauz, *Johnston M.C. et al. 12331e* (TEX); 4 km SSW del Cerro del Gringo sobre la Sierra del Diablo, *Chiang F. et al. 9011* (TEX); Cañón del Rayo, a large canyon on the north-eastern side onwards the northern end of the Sierra del Diablo, *Stewart R.M. 862* (GH, TEX); 16 miles SW of Coyame along Hwy 16 *Henrickson J. 7655* (TEX); ca. 20 (air) km. ENE of Cd. Jiménez, in limestone arroyo in canyon NW of summit of Sierra de Chupaderos, *Henrickson J. 13764* (GH); ca. 31 (air) miles NW of Julimes in a SW facing canyon above Rancho El Recuerdo in Sierra Carrasco (S. of Sierra de Chorreras) *Henrickson J. 12954* (GH); Cañón del Rayo, a large canyon on the north-eastern side towards the northern end of the Sierra del Diablo, *Stewart R.M. 946* (GH); Santa Eulalia Mountains, *Pringlei C.G. 168* (GH, MO, NY, P, RSA-POM, US); Santa Eulalia hills; *Willson y Vehuello J.H.* (NY). **Coahuila.** La Favorita Ranch on N slope of the Canon Bonanza, SE end of Sierra de la Purisima, *Johnston M.C et al. 10296c* (TEX); Sierra Mojada, just south of Esmeralda, above the Sociedad Cooperativa Minera, *Chiang F. et al. 9087b* (TEX); Sierra de la Paila, SW quadrant, upper reaches of Cañón Corazón del Toro at Mina la Abundancia and above on one of the peaks, *Wendt T.L. et al. 10113* (CAS, TEX); Sierra de Parras, N. slope and top, approached from Ejido Cerro Colorado ca. 10 km. W de Parras de la Fuente, *Chiang et al. 10082b* (TEX); 22 km ESE de la Cuesta del Plomo on the Múzquiz-Boquillas highway near the intersection of the highway from V. Acuña. 28°38'38" N 102°18'18" W, *Chiang F. et al. 7550b* (TEX); 3 km N. of Australia, Sierra de los Alamos, *Chiang et al. 7737* (TEX); Sierra La Paila, ca. 10 air km N-NE of Estacion Marte in valley bottom, *Turner B.L. et al., 93-117* (TEX); Sierra Zapaliname, Arteaga, *Hinton G. et al. 20461* (GH, MEXU, TEX); Mpio. M. Múzquiz, ca. 130 road km NW of Múzquiz on Coa Hwy 2A (Mzq.-Boquillas) then SW of 2A on tunnel road to La Encantada mining area, SW side of La Encantada basin, Sa. Buenavista of Sa. La Encantada, *Nesom G. y Mayfield M. 7421* (TEX); Mpio. General Cepeda, Chihuahuan shrubland, mostly 1-3 m tall, in upper reaches of Canada el Aguirreno, from 0-1 km of old Barita mine, ca. 4-5 air km from mouth of canyon, ca. 11 air km SE of Las Coloradas, on NW side of Sierra la Paila; Las Coloradas, *Bridges E.L et al. 13074* (TEX); Just north of the north portal of Tres Ríos pass route 75, *Correll D.S. y Johnston I.M 1301* (TEX); On rock ledge 15 miles southwest of Allende, *Correll D.S. y Johnston I.M 21274* (GH, TEX); Mpio. de Castanos. Puerta de San Lázaro, Sierra de San Lázaro, *Muller C.H. 3058* (GH, TEX, UC); Sierra de la Gloria: Cañón El Cono, a side canyon of C. Chilpitín, draining in from N near El Chilpitín (small rancho); several hundred m. below lowest pour-off, *Wendt T. y Riskind D. 1633* (TEX); Mpio. Cuatro Ciénegas y Ocampo. Cañón del Agua, *Wendt T. y Valdés J. 2028* (ANSM, CHAPA, ENCB, TEX); Southwest of Fraile, *Standford L.R. et al. 319* (ARIZ, CAS, GH, MO; NY); Parras. 9 km south of Parras on Sierras Negras, *Standford L.R.: et al. 170* (ARIZ, CAS, GH, NY, UC); Cuatro Ciénegas, Cañón del Agua, Sierra de la Madera, NW of Cuatro Ciénegas, *McGill et al. P13615* (ASU); Cuatro Ciénegas, *Arnold E.T. 10* (ASU); Vicinity of Saltillo, *Palmer E. 107* (US); Mpio. Castaños, San Lázaro, *Wind F.L. y Muller C.H. 130* (GH, MO, NY, UC, US); *Palmer E. 152* (MO, NY; US); Vicinity of Santa Elena Mines, *Stewart R.M. 2160* (BM, GH, TEX, UC); Sierra de las Cruces, south base of Picacho de San José, *Johnston I.M. y Muller C.H. 820* (GH, TEX). **Guanajuato.** El Charco, 12 km al SE de Atarjea, *Ventura E. y López E. 6363* (IE); El Nacimiento, municipio de Atarjea, *Ventura E. y López E. 8777* (IE), 6 km al W de Pozos, sobre el camino a la autopista, *Rzedowski J. 44723* (CIIDIR, IE). **Hidalgo.** El Cardonal, 4 km al NW (El Mayorazgo), *González L. 2521* (ENCB); Southwest of Jacala *Moore H.E. Jr. 3937* (GH); Sierra de la

Mesa, *Rose J.N. et al. 9124* (US); Siera de la Mesa, *Rose J.N. et al. 10259* (US); Mpio. Cardonal. Parte alta de la Barranca de Tolantongo, cerca de San Cristóbal, *Rzedowski J. 34679* (IE); Ixmiquilpan, *Purpus C.A.* (US). **Nuevo León.** Mpio. de Aramberri. 3 km al N de la Escondida, *Marroquín J.S. y Velázquez R. 13* (ENCB); 7 mi W of Iturbide, along hwy 60, *McGregor R.L. et al. 19* (US); 7 mi W of Iturbide, along hwy 60, *McGregor R.L. et al. 42* (NY, US); Zaragoza-La Encantada a 3.5 km, *Treviño-Garza B.A. 193* (ANSM); Carretera Galeana-Dr. Arroyo, entre Ascensión y San Juanito, *Robert M.F. 321* (ENCB); NW slope of Cerro Peña Nevada, ca. 7 km NE of San Antonio Peña Nevada, ca. 30 km NE of Doctor Arroyo, *Wells C. y Nesom G. 511* (TEX); Sierra Madre Oriental; foothills below Pablillo, a ranch 15 m S.W. of Pueblo Galeana, *C.H. y Mueller M.T. 517* (GH, TEX); Sierra Madre Oriental; Alamar about 15 mi SW de Galeana, *C.H. y Mueller M.T. 612* (GH, MEXU, P, TEX), 26.5 mi E of junction of hwys 60 y 57, near Puerto de Reyna, ravine and adjacent, *Oliver R.L et al. 1074* (MO); 91 mi from Jct. 57 and Hway. to Dr. Arroyo, *Bacon J.D. et al. 1136* (TEX); 18 mi east of Matehuala, SLP on road to Dr. Arroyo, *Flyr D. 1542* (TEX); Mpio. Zaragoza, 11km al E de San Antonio Peña Nevada, *Hernández L. et al. 2680* (TEX); ca. 30 km ENE of S Dr. Arroyo, 2.5 km ENE of San Antonio de Peña Nevada, W base de Cerro Peña Nevada, *Nesom G. 4277* (ENCB, MEXU, TEX); Mpio. Zaragoza, along road from Rancho La Encantada to Zaragoza, *Patterson T.F. 5941* (TEX); 10.8 mi east of jct. 68/60 towards Linares, 1.8 mi west of Iturbide, *Atwood N.D. y Reveal J. 5982* (MO, NY); Mpio. Galeana *Chase V.H. 7674* (GH); in canyon near Iturbide N.L. *Tinkham E.R. 9770* (ARIZ, GH); 6.9 mi N of Galeana on dirt road to San Lucas, *Turner B.L. et al. 15583* (TEX); Alamar, Pablillo, Southeast of Galeana, Serra Madre Oriental, *Pennell F.W. 17195* (GH US), El Barrial, Galeana, *Hinton G. et al. 17691* (ENCB, IE); 21 mi SE Saltillo, *Rollins R.C. y Tryon R.M 58163* (GH, NY, TEX); 2 mi west of Iturbide, *Correll D.S. y Johnston I.M. 19824* (GH, TEX); Cerro El Gallo, Galeana, *Hinton G. et al. 21037* (GH, TEX); 9 mi N of Providencia, route 75, *Correll D.S. y Johnston I.M. 21359* (GH, TEX); Mpio. Galeana, C. del Voladero, *Hinton G. et al. 18699* (CAS, TEX); La Becerra, above, Mpio. Galeana, *Hinton G. et al. 19686* (TEX); La Becerra, above, Mpio. Galeana, *Hinton G. et al. 19786* (TEX). **Oaxaca.** Dto. Coixtlahuaca. Mpio. Villa Tepelmeme de Morelos. La Mesa del Calvario (Pasando Barranca Otates), 18°01'N, 97°21'O, *Salinas A. y Martínez-Correa E. 7929* (MEXU); Dto. Coixtlahuaca. Mpio. Villa Tepelmeme de Morelos, Cerro Paraje Ladrón (Subiendo por Pasto Chino y Barranca Copalillo), 18°07'N, 97°18'30'' O, *Salinas A. y Cruz-Pacheco E.L. 7839-a* (MEXU); Dto. Coixtlahuaca. Mpio. Villa Tepelmeme de Morelos, Cañada Otates, brecha a Hijaderoaria, 18°02'N, 97°21'O, *Tenorio P. 19937* (MEXU); Dto. Huajuapán, Mpio. Sto. Domingo Tonalá, Joya de los Mezquites, 17°40'20.3''N, 97°56'17.4'' O, *Hernández-Pérez L.A. y Torres A. 165* (MEXU); Dto. Huajuapán, Mpio. Sto. Domingo Tonalá, De los Limoncillos al Agua Escondida, 17°43'38.7'' N, 97°56'13.2'' O; *Torres-Hernández A. y Hernández L. 802* (MEXU); Dto. Huajuapán, Mpio. Chazumba, La Tierra Negra, al SW de San Juan Nochixtlán, *Tenorio P. 17628* (MEXU); Dto. Juxtlahuaca, Mpio. San Sebastián Tecomaxtlahuaca, a 4.5 km de San Sebastián Tecomaxtlahuaca, senda para río Seco y Cerro Timbre, 17°19'35.8''N, 98°03'42.10''O, *Calzada J.I. 21801* (MEXU); 16 km al SE de Dominguillo, Oaxaca, por la carretera Tehuacán-Huajuapán, 17°36'N, 95°57''O, *Chiang F. et al. F1783 Bis* (MEXU). **Puebla.** Santiago Nopala (5 km al W), 18°25'N, 97°39'O, *Medrano F.G. et al. F-999* (MEXU); 60.5 km después de Tehuacán, rumbo a Huajuapán de León, 18°06'N, 97°04'O, *Chiang F. y Valiente A. F-1996* (MEXU); Mpio. Caltepec, Cerro Yeltepec al N de la Compañía, 18°14'N, 97°30'O, *Tenorio P. y Romero de T. C. 4087* (MEXU); Mpio. Caltepec, Cerro Coatepec, al SO de San Luis Atototitlán, 18°09'N, 97°27'O,

Salinas A. et al. 7521 (MEXU); Mpio. Caltepec, Cerro El Coatepec, al SE de Caltepec, 18°09'N, 97°27'O, *Salinas A. et al. 7516* (MEXU); Mpio. Caltepec, Cerro El Coatepec, al SE de Caltepec, 18°08'N, 97°26'O, *Tenorio P. y Kelly L. 20090* (MEXU); Mpio. Caltepec, Cañada San Lorenzo, al SW de Los Membrillos, 18°13'N, 97°30'O, *Tenorio P. y Romero de T.C. 4728* (MEXU); Mpio. San Gabriel Chilac, Barranca Tlacollosto, al SW de San Juan Atzingo, 18°12'40''N, 97°20'25''O, *Charco E.M.L. et al. 1657* (MEXU); Mpio. Tehuacán, 5 km al SO de San Bartolo Tehuacán, camino a San Martín Atexcal, 18°28'40.3''N, 97°34'0.8''O, *Medina-Lemos R. et al. 4811* (MEXU); San Francisco Xochiltepec, *Valiente-Banuet A. et al. 980* (MEXU). **Querétaro.** Mpio. de Landa La Palmilla, 5 km al Noroeste de El Madroño, *González E. 977* (IE); Mpio. de Cadereyta, 5 km al S de Vizarrón, sobre el camino a Cadereyta, *Rzedowski J. 48726* (IE); Mpio. de Cadereyta, 3 km al W de Maconi, sobre el camino a Vizarrón, *Rzedowski J. 47670* (IE); 5 km al NE de Bernal, sobre la carretera a Tolimán, *Rzedowski J. 47489* (IE); Mpio. de Landa, 10 km al SW de El Madroño, sobre el camino a Landa, *Rzedowski J. 46778* (IE); 3 km al NE de Bernal, sobre el camino a Tolimán, *Rzedowski J. 25564* (IE, MO); 6 km al SE de Jalpan, sobre el camino a San Pedro Escanela, *Zamudio S. y H. Díaz 5235* (IE); Mpio. de Landa, 10 km de La Lagunita, carretera a Xilitla, *Carranza E. 3781* (IE); Mpio. Peñamiller, 1 km al N de Camargo, *Zamudio S. 3623* (IE); Mpio. de Landa, 3 km de La Vuelta, camino a Xilitla, *Carranza E. 1602* (IE). **San Luis Potosí.** Chiefly in the region of San Luis Potosi, *Parry C.C. y Palmer E. 6221/2* (NY); En route from SLP to Tampico *Palmer E. 6221/2* (GH, NY, US); on Guadalcázar road, 2 mi E of junction with hwy 57, *Richardson A. 1542* (TEX); *Fournier E. 1586* (P); E de Laguna Seca, km 20 carretera SLP-Antiguo Morelos, *Rzedowski J. 4247* (ENCB, TEX); *Purpus C.A. 4863* (GH, MO, UC, US); 10 km al O de Guadalcázar, *Rzedowski J. 5001* (ENCB, GH, US); San José, 10 km al SW de Guadalcázar, *Rzedowski J. 5367* (ENCB, TEX); al oeste de Núñez, km 84 carretera a SLP-Antiguo Morelos, *Rzedowski J. 5541* (ENCB, US); Mpio. Soledad, 5 km al NE de Laguna Seca, *Rzedowski J. 6303* (ENCB); 5 km al NE de Laguna Seca, km 20 carretera a SLP-Antiguo Morelos, *Rzedowski J. 6306* (CAS, ENCB, TEX, US); 76 km NE SLP, on road to Matehuala, *Moran R. 6341* (ARIZ, GH, RSA-POM); 3 km al E de Charco Blanco, km 76 carretera SLP-Antiguo Morelos, *Rzedowski J. 6360* (ENCB, MO); Mpio. Villa Juárez, at highest point on gravel road between Villa Juárez and Buena Vista, 16 km- (by road) N of Paraiso, 50 km (by air) NW of Rio Verde, *Nee M. y Diggs G 24533* (GH, NY, RSA-POM, TEX, UC, US); 7.4 km E of the San Luis Potosí-Matehuala hwy, on the road to Cerritos, *Chiang F. et al. 8148a* (TEX). **Tamaulipas.** Mpio. de Bustamante. Sierra de la Tapona entronque carretera Cd. Victoria, 23°20'N, 99°40'O, *Reyna R.V. y Carranza M.A 119* (ANSM, MEXU); highway Victoria-SLP, S Palmillas. Ravine bottom on E side of hgw, *Ginzburg S. 232* (UAT); Barranca near Jaumave, *von Rzynski H.W. 236* (NY, UC); Ejido Ricardo García o la Presita km 66 carr. Tula-Victoria, *Martínez M. 333* (ANSM); 3 km al W sobre la desv. a Bustamante carr. Tula-Victoria Ejido El Capulín, *Martínez M. 428* (UAT); 3 km al sureste de Magdalena Aguilar; *Hiriart P et al. 470* (UAT); 4 k W de Miquihauana, 23°42' N, 99°45'O, *Standford L.R. et al. 745* (ARIZ, CAS, GH, MEXU, MO, NY, UC); NE side south of Victoria, *Runyon R. 766* (TEX, US); 19 km SE of Miquihauana on road to Palmillas, *Standford L.R. et al. 825* (; ARIZ, CAS, GH, MO, NY, UC); 10 km al nordeste de La Verdolaga, *Hiriart P. et al. 843* (MEXU; UAT); Mpio. Miquihauana, 3 km al W de Estanque de los Valles en la brecha al Cañón del Soldado, *Martínez M. 1073* (UAT); Mpio. Bustamante, 3 km al S de Joya de Herrera camino a las Antonias, *Martínez M. 1275* (MEXU, UAT); 16 km. al SE de Bustamante hacia la Presita y Tula, por camino de terracería, 9 km. antes del entronque a carretera a Tula, *Valdés J. y Carranza M. 1467* (ANSM); 50 mi SW of

Victoria on hwy 101, *Richardson A. 1518* (TEX); 3-5 km s of Huizachal, *Stanford et al. 2094* (CAS,GH, MO, NY, RSA-POM, US); Mpio. Bustamante, 38.8 km N of Tula on 70 before turnoff to Bustamante, *Cowan C.P. et al. 3867* (TEX); 15 km al N de Tula, *Puig H. 4745* (ENCB); Mpio. Palmillas, 4.4 mi NE of turnoff to Bustamante on hwy 101 (jet at 3.2 mi SW of jet to Palmillas), *Nesom G. et al. 5964* (TEX, UAT); 14 road mi. SW. of Cd. Victoria, 17.1 road. mi. NE of Juamave, 2.7 road mi. SW of Balcón del Chihue, *Wothington R.D. 8471* (TEX); Mpio. Tula, 6 km al E del Sauz al NE de Tula, después de Fco. Medrano, *Guevara F. 10133* (UAT); Mpio. Jaumave, 19 km al sur de Ávila y Urbina, *González-Medrano F. et al. 14215* (UAT). **Zacatecas.** 4 km airline West of Rancho Nuevo, *Johnston M.C et al. 10433C* (TEX).

Discusión. *Antiphytum heliotropioides* mostró variación morfológica en cuanto a tamaño de hojas, brácteas y flores, pero es reconocible por poseer una estructura vegetativa común a todo tipo de variación. Esta especie se identifica fácilmente por las flores largamente pediceladas y las largas inflorescencias axilares que desarrolla. La especie no mostró variación para el marcador de cloroplasto, pero los clados anidados al interior de ésta de acuerdo al análisis combinado, hacen factible pensar en la posibilidad de subdividirla en al menos variedades. Cuando se trasladan estas intenciones a los aspectos morfológicos y de distribución, no hay características morfológicas que hagan esta división clara e inequívoca (Fig. 15). Se requieren otros marcadores y mayor número de datos para apoyar o no esta decisión en un futuro, pues estos clados podrían reflejar especies crípticas. Con lo obtenido en este punto, lo plausible es reconocer esta variación e historia como parte de una misma especie.

5. *Antiphytum hintoniorum* L.C. Higgins & B.L. Turner. Southw. Naturalist 28(4): 457. 1983. TIPO. MÉXICO. Nuevo León: Mpio. Galeana, Santa Rita Mt., 1950 m, pine woods-gypsum hills, *Hinton G.B. et al. 18211* (holotipo: TEX!)

Planta arbustiva, erecta, de hasta 6 dm de alto incluyendo las flores; estructura de perennación de hasta ca. 1.5 cm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos principales que se ramifican progresivamente de forma dicotómica desde la base en dos planos perpendiculares, y alcanzan la misma altura, leñosos, no fistulosos, de hasta 1 cm de diámetro, el porte común con dos ejes muy ramificados. Tallos con corteza no exfoliante, de color oscuro, con cicatrices foliares de los estados previos de desarrollo. Indumento seríceo sólo en las partes terminales de las ramas, sobre las cicatrices foliares más jóvenes, alrededor de 3 cm antes del ápice; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal ausente. Hojas linear-aciculares, de ca. 1.3 cm de largo, constantes en tamaño y sólo presentes ca. 1.5 cm antes del ápice del tallo, discoloras, sésiles, no ciliadas, seríceas en ambas caras, verde claro, vena media no visible y sin venación secundaria evidente, bases connadas y formando una vaina, margen plano, ápice agudo; filotaxia totalmente opuesta decusada, entrenudos casi nulos (casi menos de 1 mm) entre cada par de hojas. Flores solitarias en el extremo de cada ramilla, subsésiles. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco fornículos papilosos en la garganta, limbo extendido de ca. 7(-8) mm de ancho, tubo de la corola ca. 2.3 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta ca. 3 mm de largo, seríceos, lanceolados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, generalmente una bien desarrollada y tres abortivas, o dos pero una con menor

desarrollo, con ornamentación granulosa; quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz depreso-ovada con el ápice agudo, supra-basal, al final de la quilla, ca. $\frac{1}{2}$ del área de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; con dos perforaciones, una por arriba de la parte media de la cicatriz y la otra por abajo. Ginobase plana a casi plana, con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Planta arbustiva. Flores solitarias en el extremo de cada ramilla; hojas linear-aciculares en los extremos de las ramas, filotaxia opuesta decusada.

Floración. Marzo a noviembre.

Fructificación. Abril a noviembre.

Distribución. MÉXICO. Endémica de Galeana, Nuevo León (Fig. 24).

Hábitat. Endémica a suelos yesosos. Sobre colinas, planicies y laderas yesosas.

Altitud. 1500 m-2350 m.

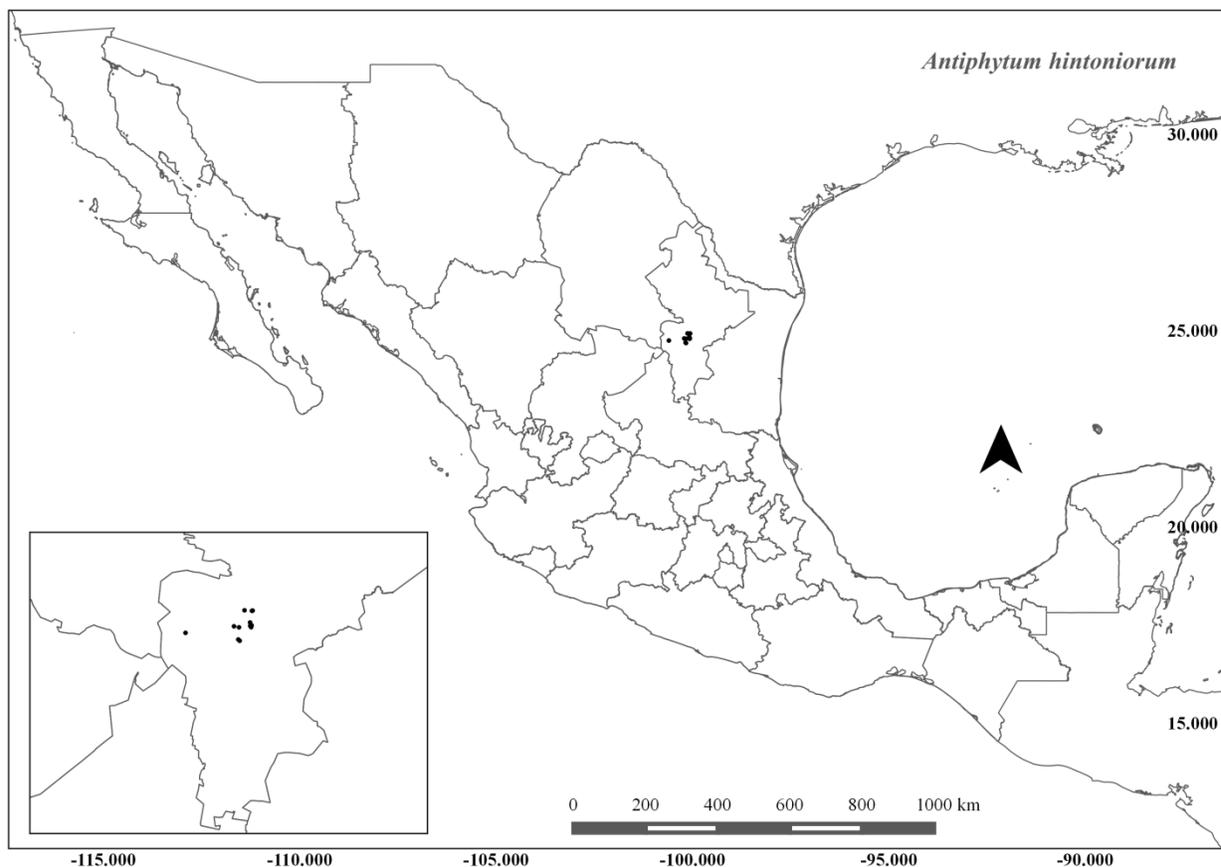


Fig. 24. Distribución de *Antiphytum hintoniorum*.

Ejemplares consultados. MÉXICO. Nuevo León. Mpio. Galeana. *Náder J. et al. 105*(MEXU); Mpio. Galeana, *Flores-Olvera H. 1553* (MEXU), Mpio. Rayones, Sierra Madre Oriental, gypsum slope just E of road leading from Rayones to Galeana, 13.6 mi from middle of bridge across Rio Pilon, 24°55'45"N, 100°03'45"O, *Patterson T.F. et al. 7475* (MEXU); Mpio. Galeana. 1.6 mi N of Galeana on S facing gypsum hillside, 24°50'N, 100°05'O; *Turner B.L. et al. 15589* (TEX); Mpio. Galeana, ca. 10 km SE of El Potosí, *Hinton G. et al. 18098* (TEX); Mpio. Galeana, Santa Rita, *Hinton G. et al. 18321* (ENCB, IE, MEXU, TEX); Mpio. Galeana, SE Potosí, *Hinton G. et al. 18326* (ARIZ, ASU, IE, MEXU, MO.); Las Norias 10 km al este, *Hinton G. et al. 18754* (MEXU, ENCB, CHAPA, TEX); Mpio. Galeana, 10 km N de los Pozos, *Hinton G. et al. 18784* (TEX); Mpio. Galeana, 4 km al N de Galeana, *Hinton G. 19125* (ENCB, MEXU, TEX).

Discusión. *Antiphytum hintoniorum*, endémica a suelos yesosos en el municipio de Galeana, Nuevo León, es la especie más disímil dentro del género e invariante a nivel morfológico. Se reconoce por no presentar inflorescencias, sino flores solitarias rematando las ramillas, tener filotaxia totalmente opuesta y decusada y ser de hábito arbustivo, con las hojas sólo en las partes apicales de la planta, que alcanzan prácticamente la misma altura. En la secuencia de cloroplasto *ndhF-rpl32*, que fue poco informativa para el género, esta especie presentó polimorfismo que podría reflejar cambios adaptativos relacionados a su endemismo edáfico al yeso o variación intraespecífica debida a otros aspectos evolutivos.

6. *Antiphytum paniculatum* I.M. Johnst. Contr. Gray Herb. 68: 51. 1923. *Lithospermum linifolium* M. Martens & Galeotti. Bull. Acad. Brux. 11: 338. 1844. *Amblynotopsis paniculata* (I.M. Johnst.) Brand. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 149. 1929. *Amblynotopsis linifolia* (M. Martens & Galeotti) Brand. Pflanzenr. [Engler] 4 (97): 184. 1931. TIPO. MÉXICO. Puebla: Dans les endroits cultivés de Tehuacan de las Granadas, a 5,000 pieds, *Galeotti H.G. 1284* (holotipo: G [foto GH!], isotipos: K! [foto]).

Planta perenne sufruticosa, erecta (a postrada?), de hasta 3 dm de alto incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de hasta ca. 7(-7.5) mm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos no ramificados, de aspecto esbelto, no fistulosos, de hasta ca. 2.5 (-3.5) mm de diámetro, el porte común con dos a tres ejes sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, verde-cenizo por la pubescencia cuando jóvenes, café-marrón cuando la cae corteza. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa-serícea en toda la planta; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal presente en cada tallo, que se pierde conforme éste se elonga, pero elemento principal en el porte de la planta. Hojas lineares, de hasta 6 cm de largo en la roseta basal y hasta 2 cm de largo en los tallos floríferos, decreciendo en tamaño hacia el ápice, concoloras, sésiles, ciliadas aunque no siempre visible, con indumento adpreso en ambas caras, amarillento en los brotes, blanco-cenizo con la edad, lo que da a la superficie color glauco, vena media oscurecida, sin venación secundaria evidente, bases no connadas y sin formar una vaina, margen engrosado, ápice agudo; filotaxia opuesta en la parte basal a alterna helicoidal. principalmente hacia las inflorescencias, entrenudos de ca. 3 mm-1 cm en los tallos floríferos. Flores arregladas en cimas helicoidales de hasta 2 cm de largo, dispuestas en dicasios compuestos dicotómicos sésiles, axilares alternos y terminal con aspecto paniculiforme compacto a laxo de hasta 15 cm de largo, sobre tallos más largos o del mismo tamaño que la inflorescencia; brácteas de

la inflorescencia de hasta 1 cm de largo disminuyendo hacia el ápice; bracteólas florales linear-oblancoadas de hasta 7.5 mm, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de ca. 1.5 mm de largo. Corola infundibuliforme, blanca, forniculos en la garganta ausentes, limbo extendido de (3-)3.5mm a 6(-7) mm de ancho, tubo de la corola ca. 2.5 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 2.6 mm de alto, hispídos y ciliados, oblongo-oblancoados. Estambres ligeramente exsertos, adnados a la mitad de la parte no libre de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, con ornamentación de verrugas, algunas alineadas en la parte dorsal sobre el eje longitudinal de la clusa; quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz ovoide, infra-medial, al final de la quilla, ca. 1/3 del área de la cara ventral, algunas veces con crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación cerca de la parte media de la cicatriz. Ginobase depresso-piramidal, con tallos filiformes y cavidades dejadas por las proyecciones de las clusas.

Características diagnósticas. Flores infundibuliformes sin forniculos en la garganta. Tallos esbeltos no fistulosos. Roseta basal presente con hojas lineares de hasta 6 cm de largo. Cimas helicoidales de hasta 2 cm de largo. Quilla de la clusa sin formar un estípite y recta en vista ventral.

Floración. Agosto a diciembre, posiblemente antes.

Fructificación. Agosto a diciembre.

Distribución. MÉXICO. Endémica de Tehuacán, Puebla (Fig. 25).

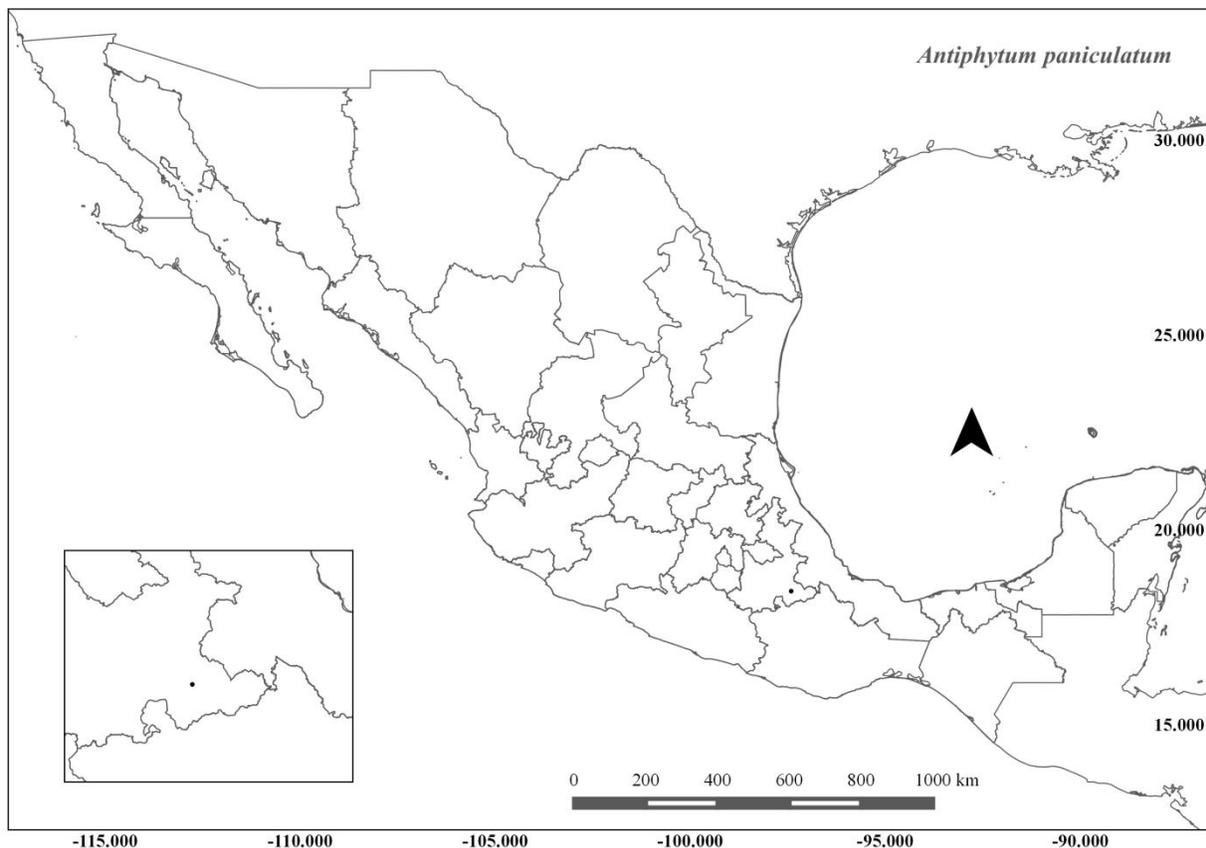


Fig. 25. Distribución de *Antiphytum paniculatum*.

Hábitat. Matorrales, en suelos calcáreos y calcáreo-yesosos.

Altitud. 1654 m-1737 m.

Ejemplares consultados. Puebla: Tehuacán, 1 km antes de la caseta de Tehuacán, 18° 25'23.7" N 97° 24'59" N. et. al 619, 620,621; Tehuacán, 19 km de Zapotitlán, menos de 1 km de caseta de cuota 18° 25'23.7" N 97° 24'59.6" *Ochoterena H. 811*; Tehuacán, *Conzatti 22* (GH); cerca de Tehuacán *Rose J.N* y *R. Hay 5841* (US); cerca de Tehuacán, *Rose J.N et al. 9981* (GH, US); Tehuacán *Pringlei C.G. 6288* (ENCB, GH, LL, MEXU, MO, NY, UC, US -967688, 944525, 253852-).

Discusión. *Antiphytum paniculatum*, restringida a Tehuacán, Puebla, es la otra especie además de *A. floribundum* que no presenta fornículos en la corola. Aunque este carácter debería ser suficiente para reconocer esta especie de las otras arrosietadas con las que se asemeja vegetativamente, la ausencia de flores o los individuos muy jóvenes la vuelven prácticamente indistinguible de éstas. La distribución precisa de esta especie corresponde únicamente a lo registrado durante el trabajo de campo de este trabajo; el resto de ejemplares analizados sólo indican *near Tehuacán* como referencia. Se sugiere la búsqueda de más poblaciones para considerar en condiciones saludables a la especie.

7. *Antiphytum parryi* S. Watson. Proc. Amer. Acad. Arts 18: 122.1883. *Krynitzkia parryi* (S. Watson) A. Gray. Proc. Amer. Acad. Arts 20: 265. 1885. *Amblynotopsis parryi* (S. Watson) J.F. Macbr. Contr. Gray Herb. 48: 41. 1916. TIPO. MÉXICO. San Luis Potosí: between San Luis Potosí and San Antonio, *Parry C.C. 618* (holotipo: GH!, UC! [fragmento], US! [fragmento]).

Amblynotopsis humilis F. Brand. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 22: 105. 1925. *Antiphytum humilis* (Brand) Govaerts. World Checkl. Seed Pl. 1(1): 8. 1995. TIPO: MÉXICO. Tlaolítan-Huchuetas spell?, *Ehrenberg 390* (holotipo: B, GH! [fragmento]).

Planta perenne sufruticosa, erecta a postrada, de hasta 2 dm de largo incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de hasta ca. 9 mm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos no ramificados, de aspecto esbelto, no fistulosos, de hasta ca. 3 mm de diámetro, el porte común con más de tres ejes sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, verde-cenizo por la pubescencia cuando jóvenes, café-marrón cuando cae la corteza. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa-serícea en toda la planta; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal presente en cada tallo, que se pierde conforme éste se elonga, pero elemento principal en el porte de la planta. Hojas linear-oblancoadas, de hasta ca. 6 cm de largo en la roseta basal y 1.5 cm de largo en los tallos floríferos, decreciendo en tamaño hacia el ápice, concoloras, sésiles, ciliadas aunque no siempre visible, con indumento adpreso en ambas caras, amarillento en los brotes, blanco-cenizo con la edad, lo que da a la superficie color glauco, vena media oscurecida en la cara adaxial por el indumento, apenas visible en la cara abaxial, sin venación secundaria evidente, bases no connadas y sin formar una vaina, margen engrosado, ápice apiculado; filotaxia opuesta en la parte basal a alterna helicoidal, principalmente hacia las inflorescencias, entrenudos desde ca. 3 mm en los tallos floríferos. Flores arregladas en cimas helicoidales de menos de 1 cm de largo, dispuestas en dicasios compuestos dicotómicos sésiles, axilares alternos y terminal con aspecto paniculiforme compacto, de 8 cm de largo, sobre tallos más cortos o del mismo tamaño que la

inflorescencia; brácteas de la inflorescencia de hasta 1 cm de largo disminuyendo hacia el ápice; bracteólas florales linear-oblancooladas de hasta 6.5 mm, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de ca. 1(-1.5) mm de largo. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco o menos forniculos papilosos amarillos en la garganta, limbo extendido de ca. 2-4 mm de ancho, tubo de la corola hasta ca. 1.5 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 3 mm de alto, hispídos y ciliados, oblongo-oblancoolados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, con ornamentación de verrugas, algunas alineadas en la parte dorsal sobre el eje longitudinal de la clusa; quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz ovoide, infra-medial, al final de la quilla, ca. 1/3 del área de la cara ventral, algunas veces con crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación cerca de la parte media de la cicatriz. Ginobase depreso-piramidal, con tallos filiformes y ligeras cavidades dejadas por las proyecciones de las clusas.

Características diagnósticas. Posee el tamaño más pequeño dentro del género, con las flores de 2 a 4 mm de ancho y forniculos presentes en la garganta de la corola. Roseta basal presente por cada tallo. Cimas helicoidales de menos de 1 cm de largo. Inflorescencia de apariencia compacta.

Floración. Mayo a enero.

Fructificación. Mayo a febrero.

Distribución. MÉXICO. Guanajuato, Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala (Fig. 26).

Hábitat. En laderas calizas de cerros, montañas o colinas, fallas geológicas, sobre lomeríos yesosos; a la orilla del camino, en terrenos en barbecho o lugares erosionados. Crece principalmente en suelos calcáreos; también en suelos yesosos, en vegetación de matorral xerófilo, matorral arbustivo, pastizal de arbustos, selva baja caducifolia en barranca o bosque de *Pinus-Juniperus*.

Altitud. 1250 m-2500 m.

Ejemplares consultados. MÉXICO. *Liebmann 12768*. Guanajuato. San Miguel Allende, alrededores de la población, *Rzedowski J. 31508* (ARIZ, MEXU); Puerto Nieto (a hamlet ca. 20 km SE of S. Miguel de Allende); *Kenoyer L.A. 2048* (GH); Los Frailes, unos 6 kms al sur de San Miguel Allende, *Arguelles E. 3190* (IE); Mpio. Atarjea, Puerto La Calera, *Ventura E. y López E. 8246* (IE, MEXU, XAL); Mpio. Comonfort, 5 km al ENE de Empalme Escobedo, *Rzedowski J. 10101*(MEXU, XAL); 27 km al S de Dolores Hidalgo, sobre la carretera a San Miguel de Allende, *Rzedowski J. 41026* (IE); Mpio. Comonfort, 2 km al NE de Empalme Escobedo, *Rzedowski J. 43424* (IE); Mpio. San José Iturbide, alrededores de El Guajolote, *Rzedowski J. 46910* (IE); San José Iturbide, cerca de El Guajolote, *Rzedowski J. 47083* (IE); Mpio. Comonfort, cerca de Calderón, *Rzedowski J. 47350* (MEXU); Mpio. Silao, 2 km al S de San José del Tránsito, cerca del aeropuerto, *Rzedowski J. 49818* (IE, MEXU); 3 km al S de Pozos, sobre la carretera a San José Iturbide, *Rzedowski J. 50820* (IE, MEXU, XAL). **Hidalgo.** Mpio. Atotonilco el Grande, 6 km al N del Zoquitlan, *Hernández R. et al. 6031* (MEXU); Mpio. Tlaxiaca, 4 km al E de Tlaxiaca, *Hernández R. et al. 6153* (MEXU); Near Tula, *Rose J.N. et al. 7082* (NY, US); Near Tula, *Rose J.N. et al. 8351*

(US); Mpio. Tepejí del Río, El Salto, *Rzedowski J. 35249* (ENCB, MEXU); 2 km al SE de Cardonal, sobre el camino a Tolantongo, *Rzedowski J. 49323* (IE). **Estado de México.** 6 km al N de Huehuetoca, sobre el camino a Apaxco, *Rzedowski J. 37263* (ENCB, IE, MEXU); 7 km al N de Zumpango, *Vargas J. s.n.* (ENCB). **Oaxaca.** Dto. Etla. Mpio. Sosola. *Smith L.C. 394* (GH); Dto. Coixtlahuaca, 1.5 km al N de Magdalena Jicotlán, *Cisneros-Cruz R. 1978* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, 2.5 km al SSE de Concepción Buenavista, *Cisneros-Cruz R. 2081* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, Cerro Cushrhu 2 km al NW de Tlacotepec, *Cisneros-Cruz R. 2294* (ENCB); Dto. Coixtlahuaca, 1 km al O de Coixtlahuaca, *García-Mendoza A. et al. 2515* (MEXU, MO, TEX). **Puebla.** Mpio. Esperanza, cerca de la desviación a Cd. Serdán, carr. Tehuacán-Orizaba, 6 km al suroeste del límite Puebla-Veracruz, *Náder J. et al. 54* (MEXU); Canal de la presa Valsequillo, *Boege W. 2619* (MEXU); Mpio. Cañada Morelos, 18.6 km carr. Cuacnopalan-Oaxaca (falla geológica), 18°39'48.3''N, 97°27'23.2'' O, *Rosas I. et al. 2950* (MEXU); Mpio. Tehuacán, 5 km SO de San Bartolo Teontepec, camino a San Martín Atexcal, 18°28'40.3'' N, 97°34'0.8'' O, *Medina-Lemos R et al. 4810* (MEXU); Mpio. Molcaxac, Puente de Dios, al NW de Molcaxac, 18°43'N, 97°53'O, *Tenorio P. et al. 7076* (IE); 45 miles east of Puebla, *Wayne E. et al. 53791* (GH). **Querétaro.** Mpio. Peñamiller. 1 km al N de Camargo, *Zamudio S. 3624* (IE); 11 miles northeast of San Juan del Rio, *Waterfall U.T. y Wallis C.S. 13931* (GH); 5 km al NE de Bernal, sobre la carretera a Tolimán, *Rzedowski J. 47492* (IE); Mpio. Cadereyta, 5 km al S de Vizarrón, sobre el camino a Cadereyta, *Rzedowski J. 48710* (IE, MEXU); Mpio. Cadereyta, 15 km al N de Cadereyta, alrededores de Corral Blanco, *Rzedowski J. 49601* (IE); Mpio. Cadereyta, Alrededores de La Rinconada, próxima a Vizarrón, *Rzedowski J. 49654* (IE); Mpio. Peñamiller, 3 km a S de Río Blanco, sobre el camino a Camargo, *Rzedowski J. 53929* (MEXU). **San Luis Potosí.** 3 km al E de Cárdenas, sobre el camino a Canoas, *Rzedowski J. 24690* (ENCB); in route from SLP to Tampico, *Palmer E. 618* (NY); Charcas, *Lundell C.L.* (GH). **Tlaxcala.** Mpio. Tlaxcala. Cerro Caahuzi, *Acosta R. 2163* (XAL).

Discusión. *Antiphytum parryi* es, dentro de las especies arrosietadas del este de México, la única que se distribuye también al norte del Eje Neovolcánico Trans-Mexicano y que al sur coincide en distribución con *A. caespitosum* y *A. paniculatum*. Presenta las corolas más pequeñas dentro del género, con un diámetro máximo de 4 mm. La descripción original de la especie dada por Watson (1883) no hace mención alguna al tamaño de las corolas y el holotipo, colectado en el camino de San Luis Potosí a Texas, no presenta flores sino sólo frutos. Como Johnston (1923) reuniera bajo esta especie elementos de otras colectas basado en sus caracteres vegetativos, como el ejemplar de flores pequeñas de Smith (394) de Sosola, Oaxaca, *A. parryi* fue reconocida en la literatura por la combinación de una corola de 1 mm de diámetro y un estilo que no rebasa las clusas. Los ejemplares a los que se tuvo acceso en este trabajo no tuvieron nunca esa correlación de caracteres, puesto que los pocos ejemplares con flores presentaron corolas mayores a 1 mm de ancho. Las clusas podían en un mismo ejemplar ser o no rebasadas por el estilo, e incluso se observó lo mismo en otras especies como *A. caespitosum*, *A. floribundum*, *A. sp. 1* y *A. sp. 2*, por lo que este carácter parece corresponder al estado de maduración del fruto y no es taxonómicamente importante. Esta idea generalizada de circunscripción pudo suscitarse porque en *A. parryi* el estilo rebasa las clusas de forma ligera a comparación de las otras especies mencionadas. Durante el trabajo de campo efectuado en Sosola, se encontraron en simpatria con *A. caespitosum* individuos de corolas pequeñas que se asociaron con los ejemplares herborizados parecidos. Las mediciones de las corolas concluyeron en dos intervalos claramente definidos y sin traslape: corolas de 2 a menos de 3

mm, y corolas de 3 a 4 mm de diámetro, las primeras con distribución primordialmente de Tehuacán, Puebla a Sosola, Oaxaca, y las otras de Tehuacán hacia San Luis Potosí. Brand (1926, 1931) describió a *Amblynotopsis humilis* de forma muy parecida a *Antiphytum parryi* pero con las corolas de mayor tamaño que ésta. Como se ha dicho, ni el protólogo ni el tipo de *A. parryi* cuentan con información sobre la colora, sin embargo, por la localidad tipo y lo encontrado durante este trabajo, es muy probable que el ejemplar tipo pertenezca al grupo que posee corolas de 3 a 4 mm de diámetro. El material tipo de *Amblynotopsis humilis* no está disponible en B (Dr. Vogt, curador del herbario B, *com. per.*) debido probablemente a los bombardeos en Berlín, y sólo existe un fragmento del tipo con las partes apicales de la inflorescencia, que resulta indiferenciables de *A. parryi*. Siguiendo el argumento que se ha desarrollado hasta ahora, ni la descripción en el protólogo ni el fragmento del tipo dan elementos suficientes para considerar a *Amblynotopsis humilis* una entidad diferente de *Antiphytum parryi*. El otro grupo reconocido al interior de esta especie, con corolas pequeñas, sobre el que anteriormente se había sesgado la descripción y circunscripción de *A. parryi*, cuenta con la peculiaridad de que los forniculos están menos desarrollados que sus contrapartes más al norte, así como que en algunos casos faltan hasta dos de ellos. En este trabajo se ha reconocido todo este intervalo de variación dentro de la circunscripción de *Antiphytum parryi*, pues la morfología, los frutos y el polen no son diferenciables entre éstas, no obstante, es necesario puntualizar que por lo observado en la filogenia del análisis combinado, los individuos sureños de corolas pequeñas podrían reflejar hibridación entre *A. paniculatum* y los “*A. parryi*” al norte del Eje Neovolcánico, o poblaciones polimórficas en un escenario de repartición incompleta de linajes.

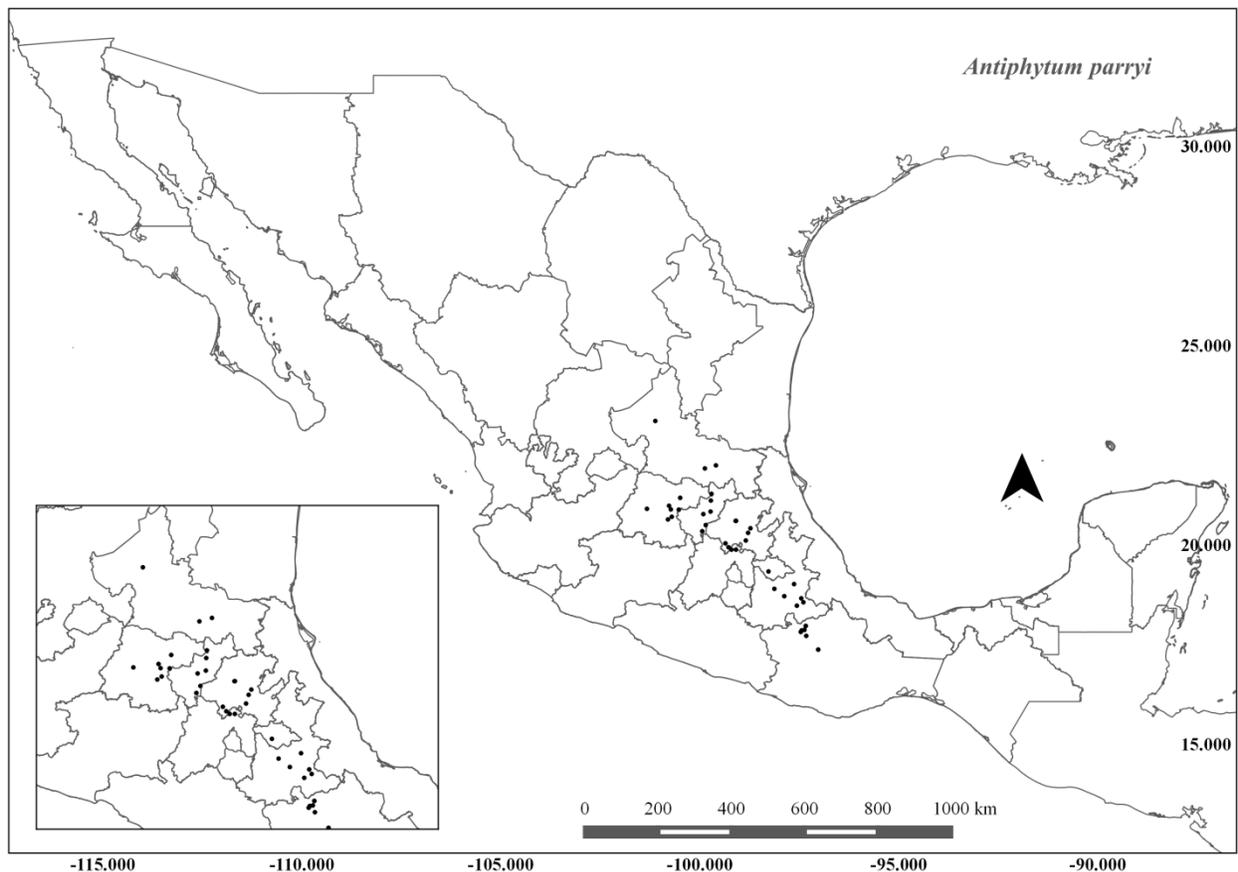


Fig. 26. Distribución de *Antiphytum parryi*.

8. *Antiphytum peninsulare* (Rose) I.M. Johnst. Contr. Gray Herb. 68: 51. 1923. *Krynitzkia peninsularis* Rose. Contr. U.S. Natl. Herb. 1: 85. 1890. *Amblynotopsis peninsularis* (Rose) J.F. Macbr. Contr. Gray Herb. 48: 41. 1916. TIPO. MÉXICO. Baja California Sur: Palmer E. 203 (holotipo: US! [foto], isotipos: GH! (2), K! [foto], MEXU!, NY! UC!, US!).

Planta perenne sufruticosa, erecta, de hasta 12 dm de alto incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de hasta 1.5 cm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos dicotómicamente ramificados, de aspecto tosco, no fistulosos, de hasta ca. 3.5 mm de diámetro, el porte común con más de tres ejes con apariencia tupida. Tallos con corteza exfoliante, adquiriendo un tono grisáceo a blanquecino cuando viejos. Indumento hispido-papiloso por toda la planta, visible sobre todo en los márgenes de las hojas; tricomas glandulares ausentes. Roseta basal ausente, o muy pequeña y limitada al nacimiento de cada tallo o ramilla secundaria, perdiéndose rápidamente conforme se elonga y sin ser elemento del porte de la planta. Hojas lineares, de hasta casi 3 cm de largo en los tallos, decreciendo en tamaño hacia el ápice, concoloras, sésiles, conspicuamente ciliadas, ambas caras estrigosas, verde oscuro cuando jóvenes, tornándose grisáceas a blanquecinas con la edad, vena media no visible y sin venación secundaria evidente, bases no connadas y sin formar una vaina, margen engrosado, ápice agudo; filotaxia verticilada en la ramificación de los tallos, opuestas en las bases de los tallos y principalmente alterna hacia la inflorescencia, entrenudos desde ca. 5 mm de longitud. Flores arregladas en cimas helicoidales de hasta 15 cm de largo, dispuestas en dicasios compuestos dicotómicos sésiles, axilares alternos y terminal, sin aspecto paniculiforme, de hasta 30 cm de largo (o más?); brácteas de las inflorescencias de hasta ca. 2.5 cm de largo y disminuyendo hacia el ápice; bracteolas florales lanceoladas de ca. 7 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de menos de 3 mm de largo. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco forniculos papilosos en la garganta, limbo extendido 1 cm de ancho, tubo de la corola ca. 2.5 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 6 mm de alto, hispídos y ciliados, lanceolados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongo-lanceoladas, dorsifijos. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas triangulares con los bordes redondeados y el ápice agudo, cara dorsal convexa, cuatro, con ornamentación de gránulos y verrugas granuladas; quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz un triángulo isósceles con los bordes redondeados, medial, al final de la quilla, ca. ¼ del área de la cara ventral, crestas presentes uniendo los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación hacia la parte apical de la cicatriz. Ginobase piramidal con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Limbo de la corola de 1 cm de ancho; hojas lineares conspicuamente ciliadas. Clusa triangular con los bordes redondeados, cicatriz ventral triangular. Ésta es la especie con la pubescencia más áspera; además las flores, el cáliz y las clusas son las más grandes en el género.

Floración. Octubre a abril.

Fructificación. Enero a abril.

Distribución. México, en Santa Rosalía e Isla San Marcos, Baja California Sur (Fig. 27).

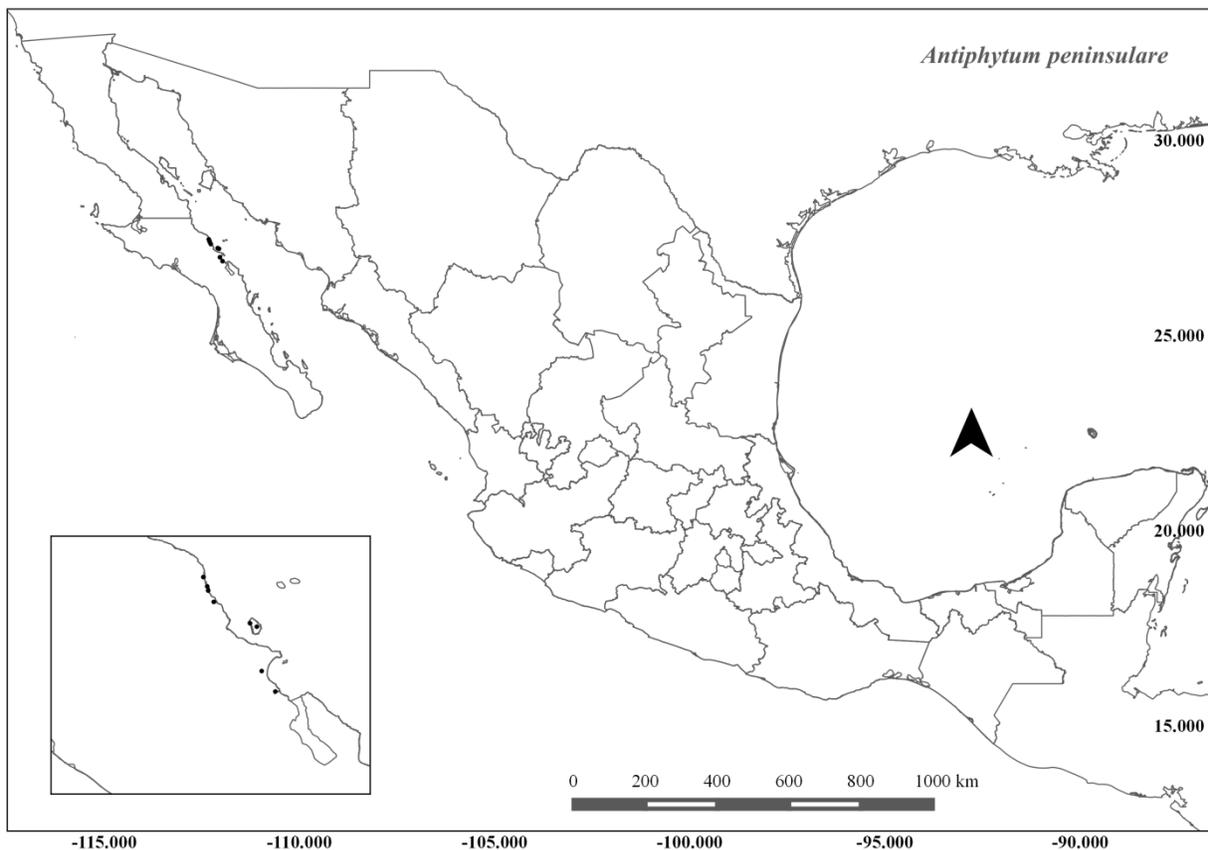


Fig. 27. Distribución de *Antiphytum peninsulare*.

Hábitat. En el fondo arenoso de cauce seco de río; ladera de colina volcánica; sobre la carretera cerca del océano, cañón en una montaña gipsófila. Suelos volcánicos y yesosos. Matorral arbustivo, selva baja caducifolia con *Bursera*.

Altitud. 5 m-120 m.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Baja California Sur: En las inmediaciones de Santa Rosalía, *Ferris R.S.* 8692 (US, GH); Isla San Marcos, boca de cañón cerca del lado medio este, 27° 13' N, 112° 4' O, *Moran R.* 3986 (Dudley Herbarium; UC); *Diquet L.* (NY); 9 millas al NN de Santa Rosalía, *Reeder J.R. y Reeder C.G.* 6786 (ARIZ ENCB.); 6.1 millas por el camino al norte de Santa Rosalía; *Hastings J.R. y Turner R.M.* 63-305 (ARIZ, Dudley Herbarium); Golfo de California, cerca del noroeste final de la Isla San Marcos 27° 15' N, 112° 07' W O, *Wiggins I.L.* 17328 (CAS, MEXU); Santa Rosalía *Gentry H.S.* 3678 (GH); Santa Rosalía, *Palmer E.* 2103 (MEXU, UC); Mpio. Mulegé, N. side of river; bottom of sandy/gravelly arroyo; full sun, 26°59.99' N, 111°58.57' O, *Valov D.* 2004046 (HCIB); Mpio. Santa Rosalía, along the wash emptying at Punta El Aterrizaje, just N of airstic, ca. 5.6 km N of Santa Rosalia, along gravel road turning N from Mex Hwy 1, 27°23.6' N, 112°18.2' O, *Porter J.M. y Mauchen L. E.* 11056 (HCIB); Mpio. Santa Rosalía, Isla San Marcos, 27°14' N, 112°06' O; *León de la Luz J.L.* 7736 (HCIB); Mulege; N side of river, bottom of sandy/gravelly arroyo, 26.8998 N, -111.9762 O, *Valov D.* 2005017 (MEXU).

Discusión. *Antiphytum peninsulare*, exclusiva de la isla San Marcos y Santa Rosalía en Baja California Sur, es inequívoca por el tamaño de las flores y las clusas, el margen conspicuamente ciliado de sus hojas lineares, el hábito tipo arbustivo y el color blanco cenizo que va adquiriendo con la edad, por lo que morfológicamente no presentó variación intraespecífica. También fue invariante en ambos marcadores utilizados en este estudio. La ornamentación de las clusas es similar a la que presenta *A. heliotropioides*, la segunda especie en diversificar en el género, por lo que esta ornamentación podría ser pleisiomórfica.

9. *Antiphytum stoechadifolium* (Cham.) DC. Prodr.10: 121. 1846. *Anchusa stoechadifolia* Cham. Linnaea 4: 439. 1829. *Chamissoniophila stoechadifolia* (Cham.) Brand. Repert. pec. Nov. Regni Veg. 27: 149. 1929. TIPO. BRASIL. E Brasilia meridionali misit Sellowius, *Sellow F. s.n.* (holotipo: B [fragmentos y foto GH!], isotipos: GH!, G!)

Myosotis Berroi Arach. Anal. Mus. Nac. Montevideo ser. 2(1): 69. 1909. TIPO. URUGUAY. Campos de Rivera llamados Cerros del Gobierno, pedregosos áridos. *Berro s.n.* (sólo conocido por descripción).

Planta perenne sufruticosa, erecta, de hasta ca. 3 dm de alto incluyendo las inflorescencias desarrolladas; estructura de perennación de hasta 7 mm de grosor, de la cual surgen múltiples tallos que se dividen desde los nodos basales en tallos opuestos, de aspecto esbelto, no fistulosos, de hasta ca. 4 mm de diámetro, el porte común con más de tres ejes sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, café oscuro cuando cae la corteza. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa en toda la planta; tricomas glandulares en las ramillas y el envés de las hojas, no siempre presentes. Roseta basal ausente, o muy pequeña y limitada al nacimiento de cada tallo principal, perdiéndose rápidamente conforme se elonga y sin ser elemento del porte de la planta. Hojas lineares de hasta 3 cm de largo y 2 mm de ancho en los tallos floríferos, decreciendo en tamaño hacia el ápice, discoloras, sésiles, no ciliadas, con la cara adaxial estrigosa y la abaxial densamente estrigosa-pubescente, verde oscuro, vena media no visible y sin venación secundaria evidente, bases connadas y formando una vaina, margen revoluto, ápice agudo; filotaxia opuesta en toda la planta, entrenudos desde ca. 7 mm de longitud. Flores arregladas en cimas helicoidales axilares opuestas de no más de 4 cm de largo a partir del penúltimo nodo del tallo, con aspecto paniculiforme, terminando en un dicasio con dos cimas helicoidales; bractéolas florales lanceoladas, de 3.5 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos de hasta ca. 2.5 mm de largo. Corola hipocrateriforme, azul, con cinco fornículos en la garganta, limbo extendido de ca. 5 mm de ancho, tubo de la corola ca. 2 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 4 mm de alto, hispídos y ciliados, lanceolados. Estambres insertos, adnados a la mitad del tubo de la corola; anteras oblongo-lanceoladas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, con ornamentación estriada; quilla ventral formando un estípite y recta en vista lateral; estípite largo y delgado, hasta la base de la cara ventral; cicatriz elíptica-circular, basal, al final de la quilla, menos de 1/10 del área de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación en la parte media de la cicatriz. Ginobase plana con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Se distingue fácilmente de las especies norteamericanas por la filotaxia totalmente opuesta, la corola azul, la ginobase plana y la cicatriz totalmente basal de la clusa. Entre las especies sudamericanas, se distingue por las hojas lineares con la venación oscurecida, las cimas helicoidales de hasta 4 cm de largo y la ornamentación estriada de la clusa.

Floración. Septiembre-octubre.

Fructificación. Octubre.

Distribución. Brasil, en los estados de São Paulo y Río Grande del Sur, y Uruguay, en el departamento de Rivera, sólo conocida de la descripción de Arachavaleta (Fig. 28).

Hábitat. En matorral seco campestre, en suelos pedregosos.

Altitud. 100 m-520 m.

Ejemplares consultados. **BRASIL.** *Sellow s.n.* (G, GH). **Río Grande do Sul.** Arroio Dos Santos, Fazenda Faxinal, *Hagelund K. 13468* (MO); *Gaudichaud C. s.n.* (P); Itapoan, Toca do Tigre p. Itapoan, *Rambo B. 48861* (GH). **São Paulo.** *Glaziou A. 19869* (K).

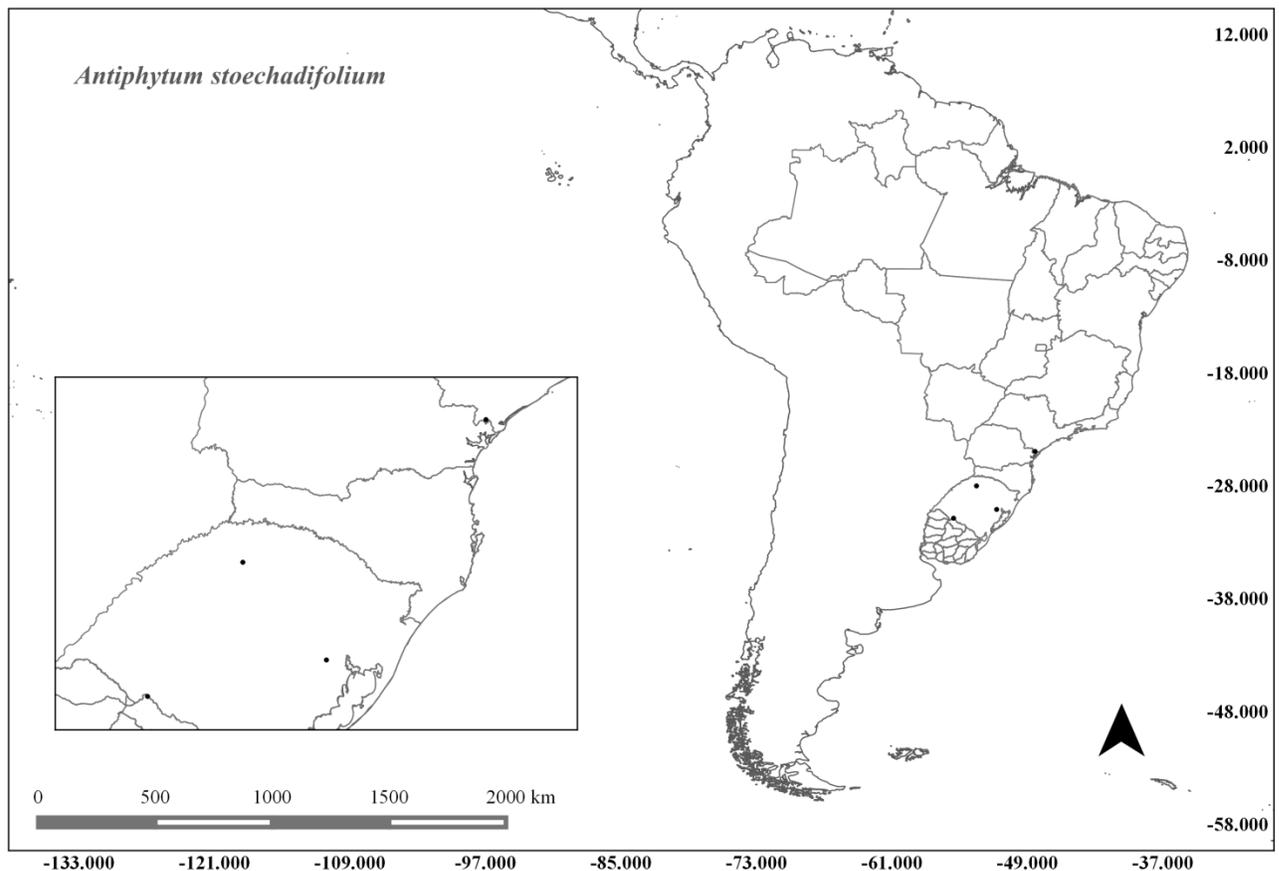


Fig. 28. Distribución de *Antiphytum stoechadifolium*.

Discusión. La presencia en Uruguay de esta especie se restringe a la información del trabajo de Arachevaleta (1909), ninguna colecta ha sido realizada en ese país desde entonces. En Brasil, el número de ejemplares también está reducido, pero por el registro en São Paulo, esta especie presenta mayor área de distribución que *A. cruciatum*. El último registro de colecta revisado en este trabajo data de 1988. A diferencia de *A. cruciatum*, no es considerada en la Flora del Cono Sur (IBODA, 2014). En trabajos consultados del área de Rio Grande do Sul y Uruguay, todo lo que corresponde a *Antiphytum* se identifica como *A. cruciatum* (p. ej. Setubal, 2010; Soutullo *et al.* 2013). Es muy probable que estos trabajos no reconozcan la existencia de esta especie y muchas colectas correspondientes a ésta se hayan identificado erróneamente como *A. cruciatum*. La forma de las hojas, largo de las inflorescencias, la ornamentación de las clusas y el número de nodos de los que nacen inflorescencias opuestas son las características con las cuales diferencias a las especies sudamericanas. Por la situación del material disponible y la ausencia de nuevos registros, se considera necesario y prioritario enfocar esfuerzo de colecta en esta especie.

10. *Antiphytum* sp. 1

Planta perenne sufruticosa, erecta, de hasta 5 dm de alto incluyendo la inflorescencia no desarrollada. Estructura de perennación no vista, con un (?) tallo sin ramificar, de aspecto esbelto, fistuloso, de hasta 3 mm de diámetro, el porte visto con un solo eje sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, café oscuro cuando la corteza cae. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa en toda la planta; tricomas glandulares presentes en los tallos de las inflorescencias. Roseta basal ausente (?). Hojas de la base no vistas, probablemente lanceoladas como las de la inflorescencia, que son de hasta 8 cm de largo, decreciendo en tamaño hacia el ápice, discoloras, subsésiles, no ciliadas, con indumento estrigoso, hispido y papiloso-hispido en ambas caras, verde oscuro, con la vena media visible, marcadamente hundida en el haz, sin venación secundaria evidente, bases no connadas y sin formar una vaina, margen engrosado, ápice apiculado; filotaxia alterna principalmente en las inflorescencias, entrenudos de ca. 4 cm de largo. Flores arregladas en cimas helicoidales dispuestas en dicasios compuestos dicotómicos pedunculados, con pedúnculos de hasta 6 cm de largo, axilares alternos y terminal, con aspecto laxo paniculiforme de hasta 30 cm de largo; brácteas de la inflorescencia de hasta 2 cm de largo, disminuyendo hacia el ápice; bractéolas florales oblongo-oblancooladas mucronadas de hasta ca. 5.5 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de hasta ca. 0.6 mm de largo. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco forniculos papilosos en la garganta, limbo extendido de 5 mm de ancho, tubo de la corola de ca. 4 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 4 mm de alto, hispidos y ciliados, oblongos mucronados. Estambres insertos, adnados en la parte media del tubo de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro o hasta una por aborto de las otras, con ornamentación de verrugas, algunas alineadas formando una quilla en la cara dorsal; quilla ventral formando un estípite y gibosa en vista lateral; estípite corto y grueso, hasta la mitad de la cara ventral; cicatriz triangular, supra-basal, al final de la quilla, ca. 1/8 del área de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación en la parte apical de la cicatriz. Ginobase depresopiramidal con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Hojas lanceoladas, con la vena media hundida en el haz. Diciasios axilares y terminal de apariencia paniculiforme largamente pedunculados. Corola hipocrateriforme con fornículos. Clusa con la quilla formando un estípite, con forma gibosa en vista lateral.

Floración. Septiembre y octubre.

Fructificación. Pocos frutos e inmaduros en septiembre y octubre.

Distribución. MÉXICO. Endémica del estado de Guerrero (Fig. 29).

Hábitat. Bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio en suelo pedregoso calizo o somero con yeso como roca madre.

Altitud. 850 m-1600 m.

Ejemplares consultados. Guerrero: Mpio. Eduardo Neri, Carrizalillo, 7 km al O, 17° 51'34'' N, 99° 40'17'' O, *Martínez-Gordillo M.* 798 (FCME, MEXU.); Mpio. Eduardo Neri, La Yesera, 12.3 km al N de Zumpango del Río, 17° 42'23'' N, 99° 30'04'' O, *Jiménez-Ramírez J. y Luna-Flores M.* 971 (FCME); Mpio. Leonardo Bravo, cerca de carretera, desviación a Xochipala, *Peralta S. y Villegas C.* 127 (FCME).

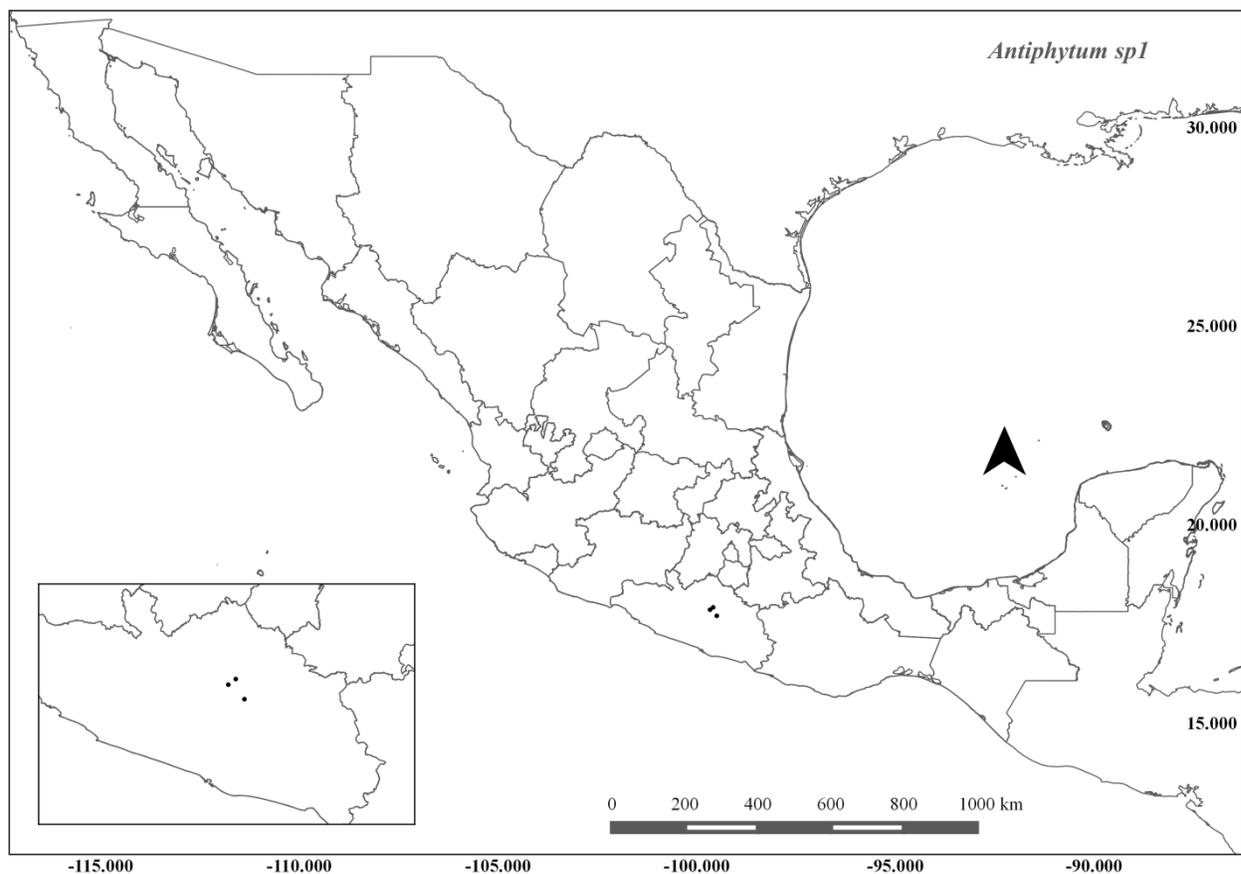


Fig. 29. Distribución de *Antiphytum* sp. 1.

Discusión. Las colectas revisadas no incluyen la parte basal de la especie, por lo que se desconoce si presenta o no roseta basal. La inclusión de la secuencia de cloroplasto de *A. sp. 1* en el clado de *A. heliotropioides*, puede explicarse considerando la nueva especie como producto de hibridación, o una especie que integra, junto con otras especies crípticas, el complejo de *A. heliotropioides*, con la diferencia morfológica respecto a éstas asociada a su aislamiento geográfico. La clusa, la inflorescencia y el tallo fistuloso se asemejan a *A. floribundum*, por lo que estas características pueden proponerse como convergencias referentes a distribución (ambas en la Sierra Madre Occidental), o, bajo la hipótesis de hibridación, porque *A. floribundum* es el otro parental putativo, para lo cual se requeriría el conocer la posición de *A. sp. 1* en un árbol de ITS, y áreas de contacto en los que se pudo llevar tal proceso.

11. *Antiphytum sp. 2*

Planta perenne sufruticosa, erecta, de hasta 5 dm de alto incluyendo las inflorescencias desarrolladas. Estructura de perennación no vista, con un (?) tallo sin ramificar, de aspecto tosco, fistuloso, de hasta 6 mm de diámetro, el porte visto con un solo eje sustentando inflorescencias. Tallos con corteza exfoliante, café oscuro cuando la corteza cae. Indumento de tricomas adpresos, dando apariencia estrigosa en toda la planta; tricomas glandulares presentes en los tallos de las inflorescencias. Roseta basal ausente, o muy pequeña y limitada al nacimiento de cada tallo o ramilla secundaria, perdiéndose rápidamente conforme se elonga y sin ser elemento del porte de la planta. Hojas lineares de hasta 6 cm de largo, decreciendo en tamaño hacia el ápice, fuertemente discoloras, sésiles, no ciliadas, ambas caras estrigosas, el envés oscurecido por la pubescencia, verde oscuro, vena media visible, sin venación secundaria evidente, bases no connadas y sin formar una vaina, margen revoluto, ápice agudo; filotaxia opuesta en las partes basales a alterna, principalmente en las inflorescencias, entrenudos desde ca. 1 cm de longitud. Flores arregladas en cimas helicoidales dispuestas en dicasios compuestos dicotómicos pedunculados, con pedúnculos de 3.5 cm de largo, axilares alternos y terminal, con aspecto paniculiforme de hasta 30 cm de largo; brácteas de la inflorescencia de hasta 2 cm de largo, disminuyendo hacia el ápice; bracteólas florales oblongas mucronadas de ca. 7 mm de largo, disminuyendo de tamaño hacia el ápice de la cima; pedicelos florales de ca. 0.6 mm de largo. Corola hipocrateriforme, blanca, con cinco forniculos papilosos en la garganta, limbo extendido de ca. 3-4 mm de ancho, tubo de la corola ca. 2.5 mm de largo. Cáliz dividido en cinco lóbulos muy cerca de la base, sépalos casi simétricos de hasta 4 mm de alto, hispídos y ciliados, oblongos mucronados. Estambres insertos, adnados por arriba de la mitad del tubo de la corola; anteras oblongas, dorsifijas. Estilo largo y delgado, estigma geminado, óvulos cuatro. Clusas ovadas con la parte dorsal convexa, cuatro, algunas quizá abortivas, con ornamentación de verrugas, algunas alineadas; quilla ventral sin formar un estípite y recta en vista lateral; cicatriz ovada, infra-medial, al final de la quilla, ca. 1/3 de la cara ventral, sin crestas que unen los vértices basales de la cicatriz con los vértices basales de la clusa; perforación en la parte superior de la cicatriz. Ginobase deprimido-piramidal con tallos filiformes.

Características diagnósticas. Hojas lineares discoloras con el margen revoluto. Dicasios axilares y terminal de apariencia paniculiforme largamente pedunculados. Corola hipocrateriforme con forniculos. Clusa con la quilla recta y corta, cicatriz inframedial ovada.

Floración. Agosto a mayo.

Fructificación. Mayo.

Distribución. MÉXICO. Endémica del estado de Guerrero (Fig. 30).

Hábitat. Cresta abierta y laderas empinadas escasamente cubiertas por encinos secundarios; bosque bajo caducifolio, con *Bursera* y *Acacia*. Suelo suelto de conglomerado granítico.

Altitud. 1600 m-1830 m.

Ejemplares consultados. Guerrero: Cumbres de las montañas al noreste de Chilpancingo, sobre la carretera a Chilapa, *Moore H.E. Jr. y Wood, C.E. Jr. 4672* (GH); a lo largo del camino hacia Filo de Caballo, justo arriba de Xochilapa en el kilómetro 22, debajo de La Laguna, 17° 48'N, 99° 36'W, *Miller J.S. y Goreti-Campos 2826* (MEXU).

Discusión. Los ejemplares revisados de esta especie también carecen de la parte basal, por lo que se desconoce la presencia o ausencia de una roseta. La distribución de esta especie es cercana a *Antiphytum* sp. 1, pero es conspicuamente distinta de ésta por las hojas lineares con margen revoluto y la clusa con cicatriz infra-ventral sin estípite. Aparte de lo morfológico, sobre esta especie no se tiene otro dato para proponer un posible origen, aunque algunas características morfológicas se asemejen a *A. floribundum* (tallos fistulosos, tipo de inflorescencia) y *A. heliotropioides* (clusas, las pequeñas rosetas en los nacimientos de las ramas).

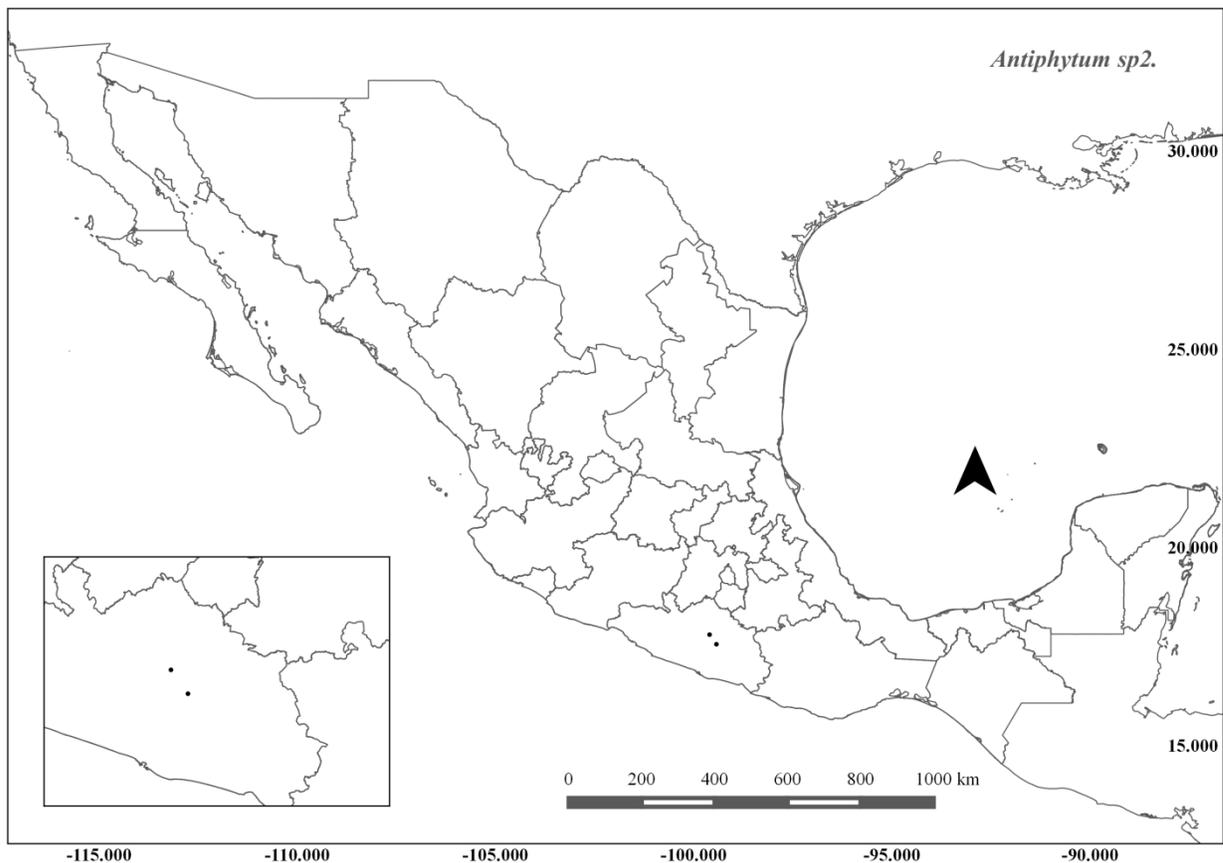


Fig. 30. Distribución de *Antiphytum* sp. 2.

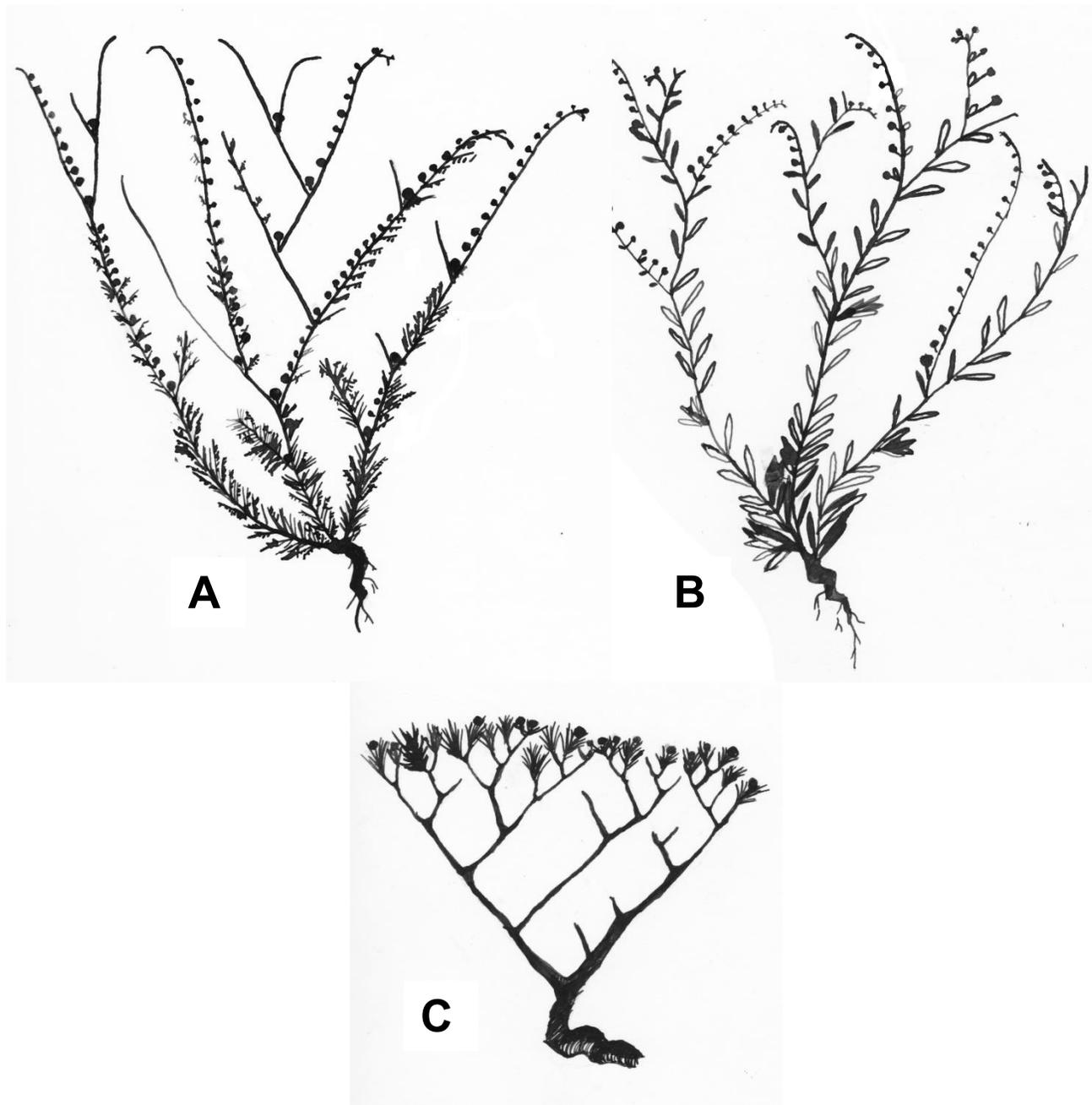


Fig. 31. Esquematación de la inflorescencia y porte de las especies de *Antiphytum*: **A.** *Antiphytum peninsulare*; **B.** *A. heliotropioides*; **C.** *A. hintoniorum*.

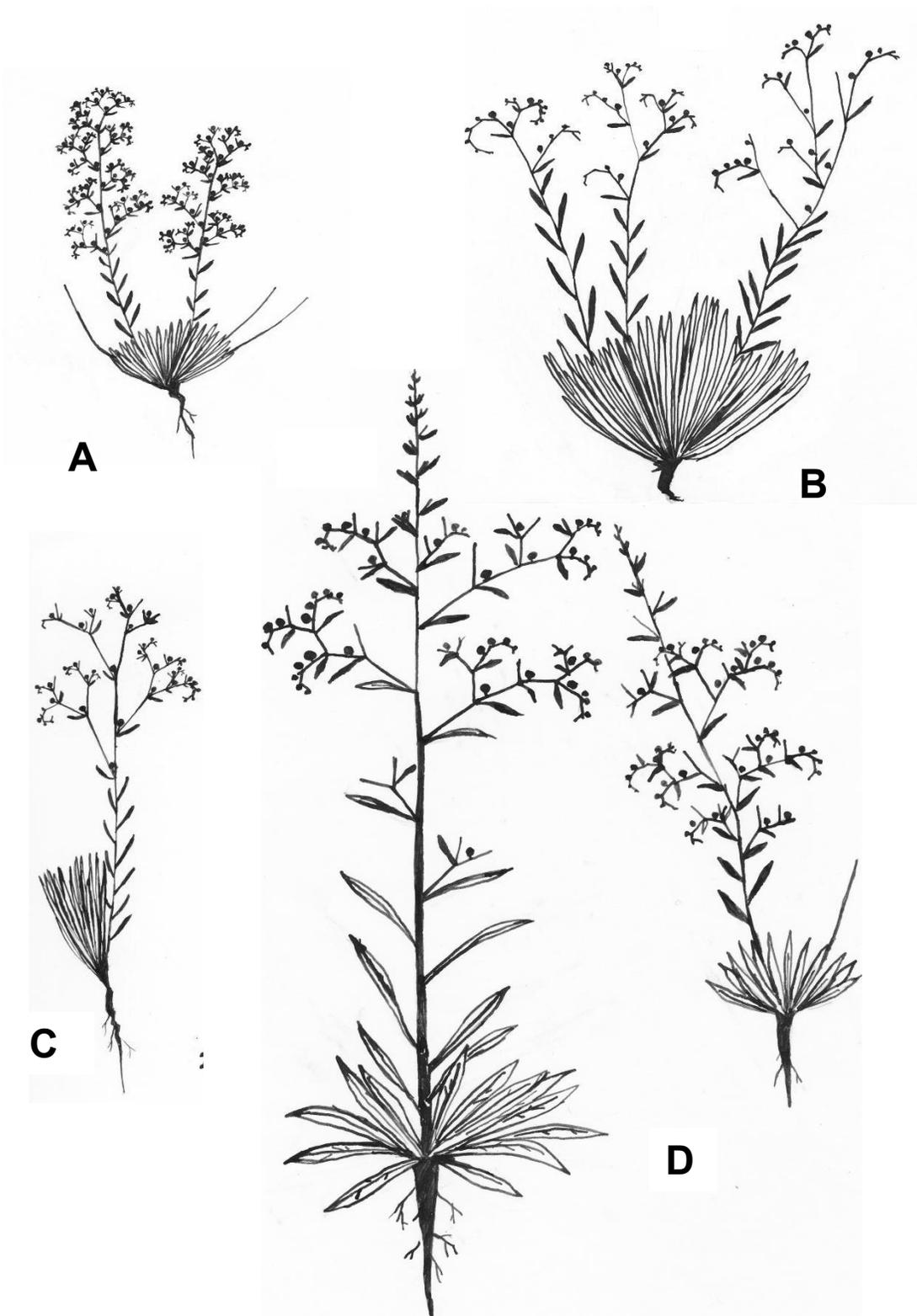


Fig. 32. Esquematación de la inflorescencia y porte de las especies de *Antiphytum*: arrosetadas. **A.** *Antiphytum parryi*; **B.** *A. caespitosum*; **C.** *A. paniculatum*; **D.** *A. floribundum*.

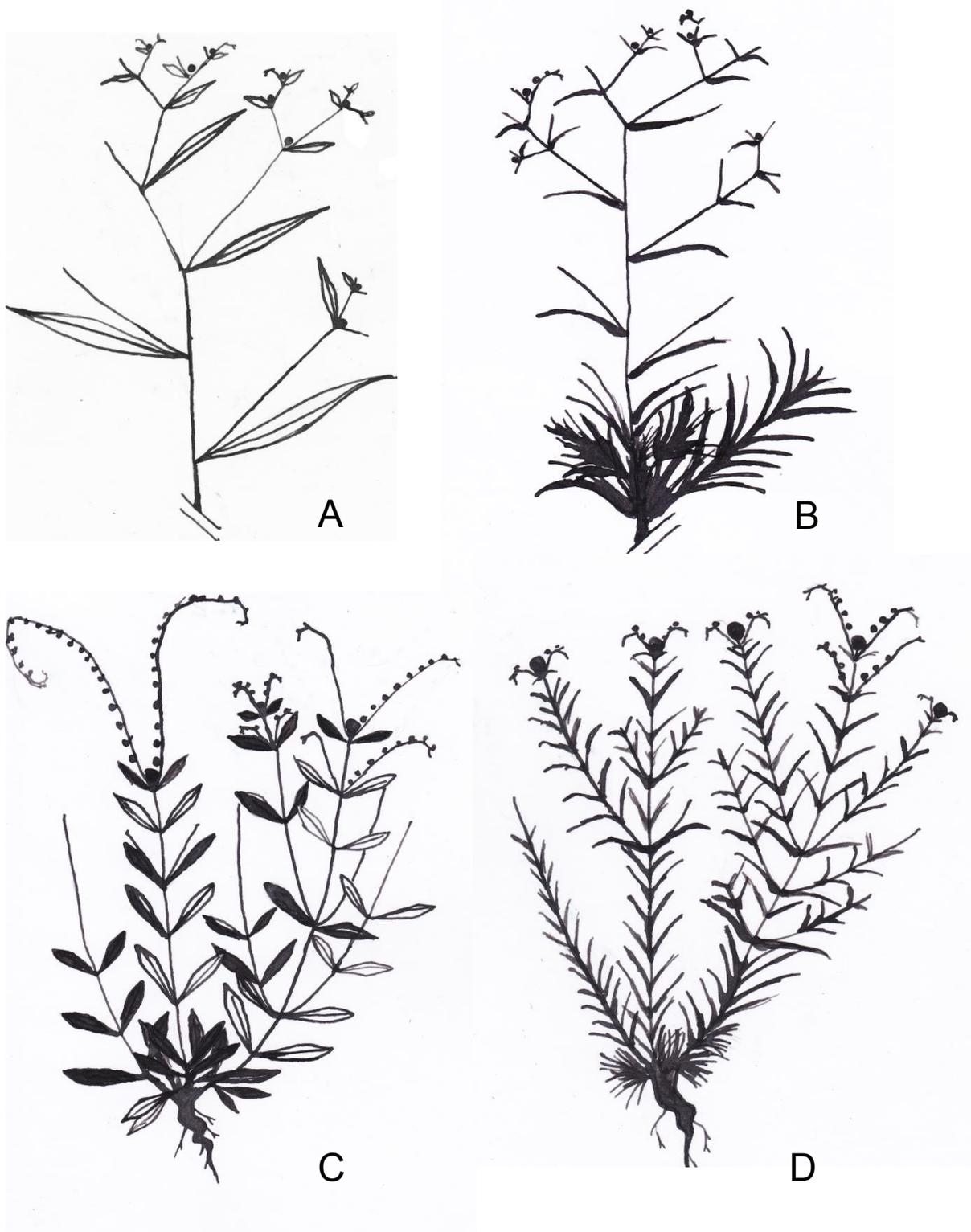


Fig. 33. Esquematización de la inflorescencia y porte de las especies de *Antiphytum*: nuevas especies y especies sudamericanas. **A.** *Antiphytum* sp. 1; **B.** *Antiphytum* sp. 2; **C.** *A. cruciatum*; **D.** *A. stoechadifolium*.

Nombres no válidos

<i>Chamissoniophila</i> Brand	Nombre superfluo
<i>Chamissoniophila cruciata</i> (Cham.) Brand	Nombre superfluo
<i>Chamissoniophila stoechadifolia</i> (Cham.) Brand	Nombre superfluo
<i>Myosotis Berroi</i> Arechavaleta	Sin tipo designado, no válido

Nombres bajo *Antiphytum* que corresponden a otros taxones

- Antiphytum mexicanum* DC. = *Heliotropium calcicola* Fernald
Johnston (1923)
- Antiphytum linifolium* DC. = *Plagiobothrys linifolius* (Lehm.) I.M. Johnst.
Johnston (1923)
- Antiphytum walspersii* A. DC. = *Plagiobothrys kunthii* (Walp.) I.M. Johnst.
Johnston (1923)
- Antiphytum tetraquetrum* (Cham.) DC. = *Thaumatocaryon tetraquetrum* (Cham.) I.M. Johnst.
Johnston (1923); IBODA-Flora del Cono Sur (2014)
- Antiphytum bornmüelleri* Pilger = *Thaumatocaryon tetraquetrum* (Cham.) I.M. Johnst.
Johnston (1927)
- Antiphytum bornmüelleri* var. *asperior* Pilger = *Thaumatocaryon tetraquetrum* (Cham.) I.M. Johnst.
Johnston (1927)

APÉNDICE

Lista de taxa incluidos en los análisis filogenéticos

	Especie	Colecta	Fuente	<i>ndhF-rpl32</i>	ITS	Referencia	Estado
Grupo interno	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD581	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD583b	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD583d2	MEXU	°			Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD603e	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	RML5715	MEXU	°	°		Puebla
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	SRL1400	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD612a	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD612d	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD613e	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD614a	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD618b	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	AST7486a	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	AST7486b	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	AST7933	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	ASTF3167	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	CM72	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	EMM21669	MEXU		°		Puebla
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	EMM21681a	MEXU		°		Puebla
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	EMM21681b	MEXU		°		Puebla
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	EMS2680	MEXU		°		Guerrero
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	FGMf980	MEXU		°		Puebla
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	JIC24109	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD583a	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD583c	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD583d1	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD583d2	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD603a	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD603b	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD603c	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD603d	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	RML4825	MEXU		°		Puebla
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	RTC12266	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD611a	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD611b	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD612b	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD613a	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD613c	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD614b	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD617c	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD617d	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD617e	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD618a	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD618d	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum caespitosum</i>	NMD618e	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum cruciatum</i>	RB2346	GH		°		Cerro Largo, Uruguay
	<i>Antiphytum floribundum</i>	EJL5353	MEXU	°	°		Texas
<i>Antiphytum floribundum</i>	EPC25083seeds	MEXU	°	°		Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	GCT3498	MEXU	°			Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	MHM93	MEXU	°			Chihuahua	
<i>Antiphytum floribundum</i>	JCS3822	MEXU	°	°		Jalisco	
<i>Antiphytum floribundum</i>	JC227	GenBank	JF488879	KF287948	Cohen, 2011, 2014	Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	AGN353	MEXU		°		Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	EPC2508 1 seed	MEXU		°		Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	JE2225	MEXU		°		Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	JME977	MEXU		°		Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	PSS96	MEXU		°		Michoacán	
<i>Antiphytum floribundum</i>	RH7957	MEXU		°		Durango	

Lista de taxa incluidos en los análisis filogenéticos

Especie	Colecta	Fuente	<i>ndhF-rpl32</i>	ITS	Referencia	Estado
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD599b	MEXU	°	°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD599d	MEXU	°	°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	JIC21801	MEXU	°	°		Oaxaca
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	AST7929	MEXU	°	°		Oaxaca
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	ATH802	MEXU	°	°		Oaxaca
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	EC3781	MEXU	°	°		Querétaro
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	FGMF999	MEXU	°			Puebla
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	JIC22146	MEXU	°	°		Oaxaca
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	JR52626	MEXU	°	°		Guanajuato
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	MJM1311	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	MJM1332	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	MJM1363	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD601a	MEXU	°	°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD601b	MEXU	°			Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD623a	MEXU	°	°		Querétaro
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD623b	MEXU	°	°		Querétaro
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	RCD5513	MEXU	°			Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	RTC17191	MEXU	°	°		SLP
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD599a	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	ATH8021seed	MEXU		°		Oaxaca
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	ELB13074	MEXU		°		Coahuila
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	EV8777	MEXU		°		Guanajuato
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	FGM9488	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	GH21870	MEXU		°		Nuevo León
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	HSM2642	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	JGP2061	MEXU		°		SLP
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	JH7655	MEXU		°		Chihuahua
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD600	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD601c	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD601d	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD602a	MEXU		°		Hidalgo
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD623c	MEXU		°		Querétaro
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD623d	MEXU		°		Querétaro
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	NMD623e	MEXU		°		Querétaro
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	PH459	MEXU		°		Tamaulipas
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	PTL21556	MEXU		°		Oaxaca
<i>Antiphytum heliotropioides</i>	RTC14691	MEXU		°		SLP
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	TFP7475	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	GBH18321	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	GBH19125	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	MJM1308	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	MJM1334	MEXU	°	°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	GBH18754	MEXU		°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	JN105	MEXU		°		Nuevo León
<i>Antiphytum hintoniorum</i>	P7475	GenBank		AJ555899	Långström y Oxelman. 2003	Nuevo León
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD619a	MEXU	°	°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD619b	MEXU	°	°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD620a	MEXU	°	°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD621a	MEXU	°	°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD621e	MEXU	°	°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD621	MEXU		°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD621b	MEXU		°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD621c	MEXU		°		Puebla
<i>Antiphytum paniculatum</i>	NMD621d	MEXU		°		Puebla
<i>Antiphytum parryi</i>	NMD596	MEXU	°	°		Hidalgo
<i>Antiphytum parryi</i>	NMD598	MEXU	°	°		Hidalgo
<i>Antiphytum parryi</i>	NMD598c	MEXU	°			Hidalgo
<i>Antiphytum parryi</i>	AGM2515	MEXU	°	°		Oaxaca
<i>Antiphytum parryi</i>	IRR2950	MEXU	°	°		Puebla

Lista de taxa incluidos en los análisis filogenéticos

	Especie	Colecta	Fuente	<i>ndhF-rpl32</i>	ITS	Referencia	Estado
Grupo interno	<i>Antiphytum parryi</i>	JN54	MEXU	°	°		Puebla
	<i>Antiphytum parryi</i>	JR50820	MEXU	°			Guanajuato
	<i>Antiphytum parryi</i>	JR53929	MEXU	°	°		Querétaro
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD579seed	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD579.2	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD579a	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD579b	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD579c	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD610a	MEXU	°	°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD596c	MEXU		°		Hidalgo
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD598b	MEXU		°		Hidalgo
	<i>Antiphytum parryi</i>	JR49818	MEXU		°		Guanajuato
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD579seeds	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	EV8246	MEXU		°		Guanajuato
	<i>Antiphytum parryi</i>	NMD582	MEXU		°		Oaxaca
	<i>Antiphytum parryi</i>	RML4810	MEXU		°		Puebla
	<i>Antiphytum peninsulare</i>	DV200517	MEXU	°	°		Baja California Sur
	<i>Antiphytum peninsulare</i>	DV2004046	HCIB	°	°		Baja California Sur
	<i>Antiphytum peninsulare</i>	JLLL7736	HCIB	°	°		Baja California Sur
	<i>Antiphytum peninsulare</i>	JMP11056	HCIB	°			Baja California Sur
<i>Antiphytum sp. 1</i>	MMG798	MEXU	°			Guerrero	
Grupo externo	<i>Anchusa cespitosa</i>		GenBank		AY383310	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa aegyptiaca</i>		GenBank		AY383294	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa azurea</i>		GenBank		AY383893	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa capellii</i>		GenBank		AY383297	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa capensis</i>		GenBank		AY383311	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa crispa</i> subsp. <i>crispa</i>		GenBank		DQ882246	Bacchetta <i>et al.</i> , 2008	
	<i>Anchusa crispa</i> subsp. <i>maritima</i>		GenBank		DQ882247	Bacchetta <i>et al.</i> , 2008	
	<i>Anchusa formosa</i>		GenBank		AY383299	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa leptophylla</i>		GenBank		AY383298	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa leucantha</i>		GenBank		AY383309	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa limbata</i>		GenBank		AY383301	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa littorea</i>		GenBank		DQ882248	Bacchetta <i>et al.</i> , 2008	
	<i>Anchusa milleri</i>		GenBank		EU919578	Cecchi y Selvi, 2009	
	<i>Anchusa milleri</i>		GenBank		AY383295	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa montelisana</i>		GenBank		DQ882250	Bacchetta <i>et al.</i> , 2008	
	<i>Anchusa ochroleuca</i>		GenBank		AY383302	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa samothracica</i>		GenBank		AY383303	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa sardoa</i>		GenBank		DQ882249	Bacchetta <i>et al.</i> , 2008	
	<i>Anchusa strigosa</i>		GenBank		AY383292	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa stylosa</i>		GenBank		AY383308	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa thessala</i>		GenBank		AY383296	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Anchusa undulata</i> subsp. <i>hybrida</i>		GenBank		AY383300	Hilger <i>et al.</i> , 2004	
	<i>Boihriospermum tenellum</i>		GenBank		AB808585	Ikeda <i>et al.</i> , 2013	
	<i>Buglossoides purpureocaerulea</i>		GenBank		AJ555897	Långström y Oxelman. 2003	
	<i>Cryptantha sp.</i>	TASA194	MEXU	°			
	<i>Cynoglossum amabile</i>		GenBank	JF488886			Cohen, 2011
	<i>Echiochilon arabicum</i>		GenBank		AJ555902		Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon baricum</i>		GenBank		AJ555903		Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon callianthum</i>		GenBank		AJ55590		Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon chazaliei</i>		GenBank		AJ555905		Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon collenettei</i>		GenBank		AJ555906		Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon cyananthum</i>		GenBank		AJ555907		Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon fruticosum</i>		GenBank		AJ555908		Långström y Oxelman. 2003
<i>Echiochilon fruticosum</i>		GenBank		EU044843		Thomas <i>et al.</i> , 2007	
<i>Echiochilon johnstonii</i>		GenBank		AJ555909		Långström y Oxelman. 2003	
<i>Echiochilon jugatum</i>		GenBank		AJ555910		Långström y Oxelman. 2003	
<i>Echiochilon kotschy</i>		GenBank		AJ555911		Långström y Oxelman. 2003	
<i>Echiochilon lithospermoides</i>		GenBank		AJ555912		Långström y Oxelman. 2003	
<i>Echiochilon longiflorum</i>		GenBank		AJ555913		Långström y Oxelman. 2003	

Lista de taxa incluidos en los análisis filogenéticos

	Especie	Colecta	Fuente	<i>ndhF-rp132</i>	ITS	Referencia
	<i>Echiochilon pauciflorum</i>		GenBank		AJ555901	Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon persicum</i>		GenBank		AJ555914	Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echiochilon persicum</i>		GenBank		AB758322	Mozaffar <i>et al.</i> , 2013
	<i>Echium vulgare</i>		GenBank		AJ555896	Långström y Oxelman. 2003
	<i>Echium vulgare</i>		GenBank	FJ827364		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lindefolia longiflora</i>		GenBank		AJ555895	Långström y Oxelman. 2003
	<i>Lithospermum afrontanum</i>		GenBank		FJ763241	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum afrontanum</i>		GenBank		FJ763222	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum calcicola</i>		GenBank	JF488884		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum californicum</i>		GenBank	FJ827371		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum calycosum</i>		GenBank	JF488890		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum canescens</i>		GenBank		FJ763230	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum canescens</i>		GenBank	FJ827368		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum carolinense</i>		GenBank		FJ763231	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum carolinense</i>		GenBank	FJ827367		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum cinerascens</i>		GenBank		FJ763215	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum cinereum</i>		GenBank		FJ763240	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum cobrense</i>		GenBank		FJ763224	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum cobrense</i>		GenBank	FJ827369		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum discolor</i>		GenBank	JF488885		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum distichum</i>		GenBank	JF488881		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum erythrorhizon</i>		GenBank	FJ827380		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum exsertum</i>		GenBank	FJ827387		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum flavum</i>		GenBank	FJ827388		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum gayanum</i>		GenBank		FJ763243	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum helleri</i>		GenBank	FJ827382		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum incisum</i>		GenBank		FJ763226	Weigend <i>et al.</i> , 2009
Grupo externo	<i>Lithospermum johnstonii</i>		GenBank	FJ827385		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum latifolium</i>		GenBank		FJ763227	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum latifolium</i>		GenBank	JF488893		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum leonotis</i>		GenBank	FJ827373		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum macromeria</i>		GenBank	FJ827377		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum matamorensis</i>		GenBank	JF488882		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum mcbridei</i>		GenBank		FJ763213	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum mirabile</i>		GenBank	JF488888		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum molle</i>		GenBank	FJ827383		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum multiflorum</i>		GenBank	FJ827370		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum nelsonii</i>		GenBank	FJ827372		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum notatum</i>		GenBank	FJ827381		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum oblongifolium</i>		GenBank	JF488907		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum obovatum</i>		GenBank	FJ827379		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum officinale</i>		GenBank		FJ763189	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum officinale</i>		GenBank	FJ827374		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum papillosum</i>		GenBank		FJ763237	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum parksii</i>		GenBank		FJ763211	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum peruvianum</i>		GenBank		FJ763217	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum revolutum</i>		GenBank	FJ827366		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum rosei</i>		GenBank	FJ827375		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum ruderales</i>		GenBank		FJ763228	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum ruderales</i>		GenBank	JF488883		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum scabrum</i>		GenBank		FJ763238	Weigend <i>et al.</i> , 2009
	<i>Lithospermum scabrum</i>		GenBank	JF488908		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum strictum</i>		GenBank	FJ827389		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum trinervium</i>		GenBank	FJ827386		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum tuberosum</i>		GenBank	FJ827378		Cohen y Davis, 2009
	<i>Lithospermum tubuliflorum</i>		GenBank	JF488892		Cohen, 2011
	<i>Lithospermum viride</i>		GenBank	JF488889		Cohen, 2011
	<i>Ogastemma pusillum</i>		GenBank		AJ555900	Långström y Oxelman. 2003
	<i>Ogastemma pusillum</i>		GenBank		FJ763201	Weigend <i>et al.</i> , 2009

Lista de taxa incluidos en los análisis filogenéticos

	Especie	Colecta	Fuente	<i>ndhF-rpl32</i>	ITS	Referencia
Grupo externo	<i>Omphalodes capadocica</i>		GenBank	JF488898		Cohen, 2011
	<i>Omphalodes japonica</i>		GenBank		AB808586	Ikeda <i>et al.</i> , 2013
	<i>Omphalodes verna</i>		GenBank	JF488897		Cohen, 2011
	<i>Trigonotis amblyosepala</i>		GenBank		JX976814	Huang <i>et al.</i> , 2013
	<i>Trigonotis brevipes</i>		GenBank		AB808587	Ikeda <i>et al.</i> , 2013
	<i>Trigonotis formosana</i>		GenBank		JQ388519	Nazzaire y Hufford, 2012
	<i>Trigonotis peduncularis</i>		GenBank		AB744075	Kuriyama <i>et al.</i> , 2012
	<i>Trigonotis peduncularis</i>		GenBank		AB808588	Ikeda <i>et al.</i> , 2013
	<i>Trigonotis radicans</i> var. <i>radicans</i>		GenBank		AB808589	Ikeda <i>et al.</i> , 2013
	<i>Trigonotis radicans</i> var. <i>sericea</i>		GenBank		AB808590	Ikeda <i>et al.</i> , 2013