



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA

***Dictyanthus* Decne. (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae) un género casi endémico de México e ignorado en las filogenias**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**CÉSAR ADRIÁN GONZÁLEZ MARTÍNEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**DR. MARK EARL OLSON ZUNICA**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CDMX. ENERO, 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA

***Dictyanthus* Decne. (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae) un género casi endémico de México e ignorado en las filogenias**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**CÉSAR ADRIÁN GONZÁLEZ MARTÍNEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**DR. MARK EARL OLSON ZUNICA**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**MÉXICO, CDMX. ENERO, 2019**



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/1193/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

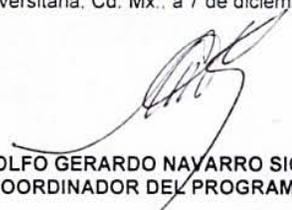
M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1 de octubre de 2018 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Sistemática del alumno GONZÁLEZ MARTÍNEZ CÉSAR ADRIÁN con número de cuenta 308080014 con la tesis titulada "*Dictyanthus* Decne. (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae) un género casi endémico de México e ignorado en las filogenias", realizada bajo la dirección del DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Vocal: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH  
Secretario: DRA. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ  
Suplente: DR. JAIME JIMÉNEZ RAMÍREZ  
Suplente: DR. MARK EARL OLSON

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 7 de diciembre de 2018

  
DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA  
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/VMVA/ASR/grf\*

## **Agradecimientos institucionales**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación académica recibida en mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado durante mis estudios de maestría.

Agradezco profundamente al Dr. Leonardo Osvaldo Alvarado Cárdenas por el apoyo y tutoría principal de este trabajo.

A mi comité tutor, a la Dra. Natalia Ivalú Cacho González y al Dr. Mark Earl Olson Zunica por sus valiosas recomendaciones y sugerencias para guiar el desarrollo del proyecto.

## Agradecimientos académicos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por las oportunidades de crecimiento académico y personal que me ha ofrecido durante toda esta trayectoria.

A la Facultad de Ciencias de la UNAM por ser mi segundo hogar y brindarme todos los servicios para mi desempeño profesional.

Al Dr. Leonardo Osvaldo Alvarado Cárdenas del Laboratorio de Plantas Vasculares de la Facultad de Ciencias (UNAM) por la dirección de este proyecto y proporcionarme todos los medios para cumplir los objetivos propuestos de mi tesis de maestría.

A los miembros del jurado, Dra. Natalia Ivalú Cacho González, Dra. Helga Ochoterena Booth, Dr. Mark Earl Olson Zunica y Dr. Jaime Jiménez Ramírez, por los valiosos comentarios en el trabajo escrito que permitieron mejorarlo sustancialmente.

A la M. en B. María Eugenia Muñiz Díaz de León por el apoyo recibido durante el desarrollo del trabajo de extracción, cuantificación, amplificación de DNA realizado en el Taller de Biología de Plantas I y II. Así como por la disponibilidad del equipo para llevar a cabo todas las actividades en el taller.

Al M. en C. César Ramiro Martínez González por su participación y actividad durante el proceso de extracción, amplificación y purificación de DNA; por sus valiosos consejos y enseñanzas en la parte de laboratorio y durante el procesamiento de las muestras biológicas y el ensamble de secuencias. Además, por su apoyo para mejorar el protocolo de extracción y por las innumerables ocasiones que me auxilió con todo el trabajo de laboratorio.

Al M. en C. Lucio Lozada Pérez por proporcionarme ejemplares herborizados de *Dictyanthus* de la Flora de Guerrero, incluyendo registros de otros herbarios por él consultados. Además de sus valiosos comentarios taxonómicos que permitieron mejorar el trabajo.

A la M. en C. Verónica Juárez Jaimes del Instituto de Biología (UNAM) por facilitarnos la revisión y muestreo selectivo de hojas de los ejemplares herborizados de la colección de Asclepiadaceae del Herbario Nacional de México (MEXU), y de ejemplares no montados. Con el mismo propósito quiero agradecer al Dr. David Sebastián Gernandt por autorizar el muestreo selectivo de hojas para extracción de DNA de la colección de MEXU.

Al Dr. Pablo Carrillo-Reyes del Herbario "Luz María Villarreal de Puga" (IBUG) de la Universidad de Guadalajara por su disponibilidad y apoyo para la consulta y revisión de ejemplares herborizados de la familia Asclepiadaceae y/o Apocynaceae. Además, por autorizar el muestreo selectivo de hojas para extracción de DNA de la colección del IBUG.

A la Biól. Ericka Belén Cortez por sus recomendaciones en la taxonomía y nomenclatura general de la subfamilia Asclepiadoideae.

A la M. en C. Sofia Islas Hernández por su colaboración en campo para la búsqueda recolecta de ejemplares botánicos.

A la M. en C. Sandra Rios Carrasco por su atenta revisión de los manuscritos derivados del presente trabajo y por sus valiosos comentarios para mejorar la redacción.

Finalmente quiero agradecer al Laboratorio de Plantas Vasculares por el espacio e instalaciones donde se elaboró gran parte del escrito y análisis de resultados.

## **Agradecimientos a título personal**

Agradezco a Leonardo Alvarado por la confianza en asignarme este ambicioso proyecto. Gracias por creer en mí, por tu inversión, por tu atención y profesionalismo para dirigir este proyecto. Agradezco que aceptaras ser mi futuro... asesor de maestría con un proyecto que valoro mucho y que se adecuó a mis ambiciones. Gracias por tu amistad, por tus consejos profesionales y personales de los que he aprendido. Eres un gran botánico, con grandes ambiciones y con una gran carrera que es digno de admiración. Estoy seguro que seguiremos colaborando y construyendo una amistad. Gracias por creer en mí.

Agradezco especialmente a Maru por todo el apoyo, confianza y amistad que me brindaste durante y después de la realización de este proyecto. La convivencia en el laboratorio fue muy agradable y en cada momento valoré tu aprecio, motivación y alegría para continuar trabajando. El gusto y aprecio que tienes por las plantas, por el laboratorio y con los alumnos es contagioso y refuerzas nuestra motivación. Gracias Maru por todo, aprecio mucho tu amistad y confianza.

Agradezco a César Ramiro por todas tus enseñanzas, lecciones, apoyo y sobre todo por tu amistad y confianza. Aprendí muchas cosas del laboratorio y profesionales de ti. Gracias por tu ayuda en cada momento, fuiste pieza clave en la realización de este trabajo. No sólo aprecio tu esfuerzo, sugerencias y participación en el trabajo, sino también tu atención, preocupación y motivación para conseguir las secuencias, que tanto trabajo costaron. Gracias por tu amistad y colaboración.

Agradezco a todos con los que llegué a convivir en el Taller de Biología de Plantas I y II. Su esfuerzo y trabajo diario me motivó siempre y la convivencia siempre fue muy agradable.

Agradezco a Lucio Lozada por tu amistad, motivación y sugerencias en cada paso de esta etapa. He consultado decisiones difíciles contigo y siempre he obtenido los mejores consejos. Te admiro mucho por tu forma de ver la vida y de vivirla y sobre todo, por compartirla. Eres un gran amigo, colega, profesionista y una excelente persona con grandes sueños y experiencias. He aprendido mucho de ti, no sólo de las plantas, sino de muchas otras cosas que he adoptado en mi vida profesional y personal. Muchas gracias Lucio. Con el mismo aprecio agradezco a Jorge Rojas por su amistad y fuerte convicción de ser el legado de Miranda.

Agradezco a Jaime Jiménez por su atención, apoyo, y motivación para realizar mis estudios de posgrado. Gracias por tu apoyo en este proyecto y en otras colaboraciones. Muchas gracias Jaime.

Agradezco a Sofía, Erika, Ana Karen e Ixchel por el trabajo que hacen y por las ganas, empeño y alegría con la que realizan sus proyectos. Su trabajo me motiva en cada momento para dar lo mejor de mí. También agradezco su amistad, confianza, palabras de apoyo en los peores momentos, pero también en los mejores. Saben que las aprecio mucho y que si de algo estoy muy orgulloso es de ustedes, porque juntos aprendimos a hacer las cosas y ser mejores personas. Gracias por su confianza y amistad, y porque juntos #todossomoshumboldt. Las quiero y logren sus metas.

Agradezco a todos los de Plantas Vasculares: Rosa María Fonseca, Ernesto Velázquez, Ricardo de Santiago, Jorge Rojas, Ruby Bustamante, Lucio Lozada, y a todos los estudiantes que día a día entregan su tiempo y pasión a las plantas, creando un agradable ambiente de trabajo.

Agradezco a mi familia, a mis abuelitos, a mis tíos, primos, sobrinos, suegros, cuñados, compadres y ahijada por todo su apoyo en todo este tiempo, por su confianza, alegría, unión y motivación para seguir adelante. Gracias, los quiero mucho a todos.

Agradezco a mi mamá por ser siempre una motivación en mi vida. Con tu esfuerzo, perseverancia, valores y amor he llegado hasta este momento. Eres el pilar de nuestra familia y espero que con este y los próximos logros enaltecer todo tu trabajo y cariño por mí. Te quiero mucho. Con el mismo cariño, agradezco a mi hermano por echarme porras, estoy orgulloso de ti.

Finalmente agradezco con mucho amor a Sandy (burbi) por ser el amor de mi vida. Gracias por amarme como lo haces y compartir tu vida y alegría. Este como todos es un gran paso en nuestros planes. Tu trabajo, entusiasmo, entrega y felicidad con la que haces las cosas es una motivación para dar lo mejor de mí. Nos esperan grandes cosas, estoy seguro de eso, y juntos las estamos alcanzando. Te amo mucho y juntos somos una pareja de grandes botánicos.

*A burbi*

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	3
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	5
<b>OBJETIVOS</b> .....	9
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	10
<b>New contributions to subtribe Gonolobinae (Apocynaceae; Asclepiadoideae): Resurrection of the genus <i>Urostephanus</i> and taxonomic considerations on <i>Polystemma</i></b>	
Abstract .....	11
Introduction .....	12
Materials and methods .....	14
Results .....	16
Taxonomy .....	17
Discussion .....	26
Acknowledgements .....	30
References .....	30
Supplementary material 1 .....	40
Supplementary material 2 .....	45
Supplementary material 3 .....	46
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	51
<b>Sistemática de <i>Dictyanthus</i> e implicaciones evolutivas del grupo</b>	
Resumen .....	52
Introducción .....	54
Materiales y métodos .....	56
Resultados .....	59

Discusión .....	61
Conclusiones .....	67
Referencias .....	68
<b>CAPÍTULO 3 .....</b>	<b>86</b>
<b>Sinópsis taxonómica de <i>Dictyanthus</i></b>	
Historia taxonómica .....	87
Materiales y métodos .....	91
Sinópsis taxonómica .....	92
Referencias .....	128
<b>ANEXO 1 .....</b>	<b>131</b>
<b><i>Dictyanthus stevensii</i> (Apocynaceae; Asclepiadoideae; Gonolobinae), a new species from Chimalapas, Oaxaca, Mexico</b>	
Abstact .....	131
Introduction .....	132
Materials and methods .....	133
Taxonomic tratment .....	134
Acknowledgements .....	139
References .....	140

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

### CAPÍTULO 1

<b>Figura 1</b> .....	37
Filograma de máxima credibilidad de los clados obtenido con inferencia bayesiano mostrando las relaciones filogenéticas de <i>Urostephanus</i> dentro de la subtribu Gonolobinae.	
<b>Figura 2</b> .....	38
Morfología floral y de frutos representativos de los géneros <i>Urostephanus</i> , <i>Dictyanthus</i> , <i>Ibatia</i> , <i>Matelea</i> y <i>Polystemma</i> de la subtribu Gonolobinae.	
<b>Figura 3</b> .....	39
Distribución geográfica conocida de <i>Urostephanus</i> y <i>Polystemma</i> .	
<b>Material suplementario 1</b> .....	40
Lista de los taxones muestreados de ejemplares herborizados con información taxonómica actualizada, váucher, localización geográfica y número de acceso de GenBank de la subtribu Gonolobinae ( <i>rps16</i> , <i>trnL-F</i> y <i>LEAFY</i> )	
<b>Material suplementario 2</b> .....	45
Características de las secuencias	
<b>Material suplementario 3</b> .....	46
Categoría de conservación propuesta para las especies de <i>Urostephanus</i> y <i>Polystemma</i> basado en la extensión de ocurrencia (EOO) y área de ocupación (AOO), de acuerdo a los criterios de la lista roja de la International Union for Conservation of Nature (IUCN), 2017 con celdas de 2 km <sup>2</sup>	

### CAPÍTULO 2

<b>Figura 1</b> .....	74
Filograma de máxima credibilidad de los clados resultado de inferencia bayesiana donde se muestra la posición del clado <i>Dictyanthus</i> y <i>Urostephanus</i>	
<b>Figura 2</b> .....	75
Filograma de máxima credibilidad de los clados resultado de inferencia bayesiana, integrando datos moleculares y morfológicos.	
<b>Figura 3</b> .....	75
Distribución geográfica conocida de las especies relacionadas en clados	

<b>Figura 4</b> .....	76
Reconstrucción de estados ancestrales	
<b>Figura 5</b> .....	78
Representación de algunas flores de <i>Dictyanthus</i> de ejemplares herborizados	
<b>Figura 6</b> .....	79
Representación de algunos folículos de <i>Dictyanthus</i> de ejemplares herborizados	
<b>Tabla 1</b> .....	80
Registro de ejemplares váucher de las especies muestreadas para extracción de ADN y código de acceso GenBank	
<b>Tabla 2</b> .....	82
Características de las secuencias	
<b>Tabla 3</b> .....	83
Codificación de los caracteres y estados de carácter de las especies de <i>Dictyanthus</i> integrados en la matriz para los análisis filogenéticos	
<b>Tabla 4</b> .....	85
Codificación de los caracteres morfológicos para las especies de <i>Dictyanthus</i>	
 <b>CAPÍTULO 3</b>	
<b>Figura 1</b> .....	121
Distribución altitudinal de las especies de <i>Dictyanthus</i>	
<b>Figura 2</b> .....	122
Distribución geográfica conocida de las especies de <i>Dictyanthus</i>	
<b>Tabla 1</b> .....	125
Registro de los ejemplares examinados de las especies de <i>Dictyanthus</i>	
<b>Tabla 2</b> .....	127
Categoría de conservación propuesta para las especies de <i>Dictyanthus</i> con base a la extensión de ocurrencia (EOO) y al área de ocupación (AOO), de acuerdo a los criterios de la lista roja de la IUCN con celdas de 2 km <sup>2</sup>	
<b>ANEXO 1</b> .....	131

Manuscrito de *Dictyanthus stevensii*

<b>Figura 1</b>	145
.....	
<i>Dictyanthus stevensii</i>	
<b>Figura 2</b>	146
.....	
Holotipo de <i>Dictyanthus stevensii</i>	
<b>Figura 3</b>	147
.....	
Comparación morfológica de las flores de algunas especies de <i>Dictyanthus</i> relacionadas con <i>Dictyanthus stevensii</i>	
<b>Figura 4</b>	148
.....	
Distribución conocida de <i>Dictyanthus stevensii</i> y especies morfológicamente relacionadas	
<b>Tabla 1</b>	149
.....	
Comparación morfológica entre <i>Dictyanthus stevensii</i> y otras especies similares	

La subtribu Gonolobinae es un grupo con más de 540 especies de enredaderas de regiones tropicales de América. La subtribu se reconoce como monofilética, pero la circunscripción al interior del grupo es controversial, especialmente con *Matelea s.l.* resuelto como polifilético. Para reconocer géneros morfológica y filogenéticamente consistentes, es necesario mejores muestreos y un mejor entendimiento de la morfología de la corona ginostegial en los grupos. En el presente trabajo se abordan las relaciones filogenéticas de *Dictyanthus*, género afín a *Matelea s.l.*, para someter a prueba su monofilia y su posición filogenética dentro de la subtribu. El capítulo uno aborda las relaciones filogenéticas al interior de Gonolobinae. Se usaron las secuencias generadas de Gonolobinae almacenadas en NCBI y se obtuvo las secuencias para *matK*, *rps16*, *trnL-F*, *ITS* de 4 especies de *Dictyanthus* y dos de *Matelea*. La filogenia se infirió con inferencia filogenética bayesiana y máxima verosimilitud. Los análisis recobraron como monofiléticos a varios géneros de la subtribu previamente propuestos, siendo consistentes con la morfología. Entre ellos destaca *Dictyanthus* y como grupo hermano se recobró al clado *Urostephanus*, caracterizado por una corona ginostegial ciatiforme, con un apéndice bífido y erecto en la corona interestaminal. Ambos géneros se recobraron como grupo hermano de *Polystemma*, recobrado como grupo parafilético, con *Microdactylon cordatum* y *Matelea angustiloba* anidados. Se propone subordinar ambos taxones de *Matelea* en *Polystemma*. Además, se sugiere restablecer el género *Urostephanus* apoyado en caracteres morfológicos y moleculares. Se designan cinco nuevas combinaciones y dos lectotipificaciones. En el capítulo dos se presenta la filogenia del género *Dictyanthus*. En el capítulo tres se presenta una sinopsis taxonómica del género. Se obtuvieron las secuencias de 15 especies de *Dictyanthus*. La filogenia se realizó con inferencia bayesiana integrando datos moleculares y morfológicos. Las relaciones al interior del grupo son compatibles parcialmente con la distribución geográfica de las especies. Los patrones morfológicos florales presentan múltiples orígenes en los clados lo que parcialmente explica la diversidad y endemismo del género. Adicionalmente se presenta como archivo anexo la descripción de una especie nueva de *Dictyanthus*. En conjunto, estas propuestas permiten ir resolviendo las relaciones

filogenéticas dentro de Gonolobinae y ofrece un marco de referencia para entender la evolución de la corona ginostegial.

**Palabras clave:** análisis filogenético; biodiversidad; *Dictyanthus*; Gonolobinae; lectotipo; morfología; sistemática.

## ABSTRACT

The Gonolobinae subtribe is a group with more than 540 species of vines from American tropical regions. The subtribe is recognized as monophyletic, but the circumscription within the group is controversial, especially with *Matelea s.l.* which has been considered as polyphyletic. To recognize morphologically and phylogenetically consistent genera, it is necessary to analyze a broader sampling and to have a better knowledge about the ginostegial corona morphology in these groups. The aim of this work is to ascertain the phylogenetic relationships of *Dictyanthus*, a genus related to *Matelea s.l.*, in order to test its monophily and to know its phylogenetic place within the subtribe. Chapter one is about the phylogenetic relationships within Gonolobinae. The Gonolobinae sequences stored in NCBI for the regions *matK*, *rps16*, *trnL-F*, *ITS* of 4 species of *Dictyanthus* and two of *Matelea* were used. The phylogeny was inferred with posterior probability. The analyzes shows as monophyletic to several genera of the subtribe previously proposed, and this is consistent with the morphology. Among these genera, *Dictyanthus* stands out and the *Urostephanus* clade was recovered as its sister group, characterized by a cyatiform ginostegial corona, with a bifid erect appendage in the interstaminate corona. Both taxa are related to *Polystemma*, recovered as a paraphyletic group, with *Microdactylon cordatum* and *Matelea angustiloba* nested within it. Here, it is proposed to subordinate both taxa of *Matelea* in *Polystemma*. In addition, the resurrection of *Urostephanus* supported on morphological and molecular characters is suggested. Five new combinations and two lectotypifications are designated. In the chapter two is shown the phylogeny of *Dictyanthus*. Sequences of 15 species of this genera were obtained. In the chapter three is shown the synopsis taxonomic of *Dictyanthus*. Sequences of 15 species of this genera were obtained. The phylogeny was performed with Bayesian inference integrating molecular and morphological data. The relationships within the group are partially compatible with the geographical distribution of the species. The floral morphological patterns have multiple origins in the clades which partially explains the diversity and endemism of the genus. Additionally, the description of a new species of *Dictyanthus* is presented as an appendix. Together, all these proposals allow us to resolve the phylogenetic relationships within

Gonolobinae and offer a framework for understanding the evolution of the ginostegial corona.

**Keywords:** phylogenetic analysis; biodiversity; *Dictyanthus*; Gonolobinae; lectotype; morphology; systematics.

## INTRODUCCIÓN

La familia Apocynaceae *s.l.* (orden Gentianales) está representada en México por 50 géneros y más de 400 especies. La familia es considerada la decimosegunda familia con mayor diversidad del país (Villaseñor, 2016), y la de mayor riqueza específica de lianas en México, con un total de 38 géneros y 158 especies (Ibarra-Manríquez *et al.*, 2015). De las cinco subfamilias reconocidas en Apocynaceae, sólo tres están representadas en México: Rauvolfioideae Kostel, Apocynoideae Burnett y Asclepiadoideae R. Br., siendo esta última la más diversa en géneros y especies, con 22 y 288 respectivamente (Juárez-Jaimes *et al.*, 2007). Entre los géneros de Apocynaceae con importante diversidad y alto endemismo en el país destaca en primer lugar *Dictyanthus* (81% de endemismo), seguido de *Matelea* (60%), *Marsdenia* (53%), *Metastelma* (52%), *Gonolobus* (49%) y *Mandevilla* (47%) (Juárez-Jaimes *et al.*, 2007; Alvarado-Cárdenas y Morales, 2014).

Apocynaceae presenta numerosos aspectos sistemáticos que requieren una evaluación filogenética para solucionar su taxonomía. Entre ellos, es necesario realizar mayores muestreos en las filogenias e incluir taxones mexicanos, debido a su importante grado de endemismo, así como la resolución de complejos genéricos y específicos (Rapini *et al.*, 2003; Liede-Schumann *et al.*, 2005; Krings *et al.*, 2008; Soares e Silva *et al.*, 2012; Morillo, 2015). Un taxón idóneo para evaluar estos aspectos es el género *Dictyanthus* (subtribu Gonolobinae) ya que, además de ser un grupo poco muestreado en las filogenias, la mayoría de sus especies son endémicas de México. Actualmente se reconocen 17 especies, de las cuales 14 son endémicas del país, dos se distribuyen de México al norte de Nicaragua y solamente una especie es endémica de Centroamérica (Stevens, 2001; Juárez-Jaimes *et al.*, 2007; González-Martínez *et al.*, en rev.). Además, es un género que a nivel específico ocupa el décimo lugar en importancia de lianas en México (Ibarra-Manríquez *et al.*, 2015).

*Dictyanthus* presenta una morfología floral muy distintiva. Los estambres y el gineceo están unidos formando un ginostegio, del cual se desarrollan unos apéndices llamados corona ginostegial. La corona está formada por 5 lóbulos enteros, basalmente adnados a la corola y adnados parcial o totalmente a la corola. Los frutos son folículos con proyecciones cónicas (Stevens, 1988, 2001). A pesar de tener caracteres morfológicos

cohesivos que permite integrar a sus especies en un grupo, su circunscripción genérica sigue en controversia con dos propuestas taxonómicas: una sugiere reconocerlo como un taxón independiente (Decaisne, 1844; Bentham, 1876; Hemsley, 1882; Schumann, 1985; Standley, 1924; Stevens, 2000, 2001) o bien, como subordinado a *Matelea*, con el que morfológicamente se ha relacionado (Woodson, 1941; Stevens, 1975, 1988; Krings *et al.*, 2008; Endress *et al.*, 2014). A pesar de todos los estudios que se han hecho para esclarecer la circunscripción genérica de *Dictyanthus*, no se conoce las relaciones filogenéticas de sus especies, ni la relación con el género *Matelea*, así como su posición relativa dentro de la subtribu Gonolobinae, donde quedan incluidos *Matelea* y otros géneros como *Gonolobus*. Estudios de filogenia molecular con los marcadores *LEAFY*, *rps16* y *trnL-F* reconocen a *Dictyanthus* (2 spp. incluidas) como un clado bien soportado pero como grupo hermano de algunas especies de *Matelea s. l.* (Krings *et al.*, 2008). Sin embargo, este último género es considerado un grupo polifilético que incluye especies morfológicamente diversas con gran variación a nivel de la corona y el ginostegio. Recientemente se han segregado nuevos géneros con el fin de reconocer grupos monofiléticos usando atributos morfológicos y moleculares (Morillo, 2012, 2013, 2015).

El presente trabajo aborda al grupo *Dictyanthus* para resolver la relación de parentesco de las especies, así como su posición y delimitación taxonómica dentro del complejo *Matelea* y dentro de la subtribu Gonolobinae. Para ello, el trabajo se dividió en tres capítulos: el capítulo uno aborda las relaciones filogenéticas al interior de Gonolobinae, especialmente con el clado *Dictyanthus*, *Polystemma* y del complejo de especies de *Matelea gonoloboides*. Como parte adicional se propone el restablecimiento de *Urostephanus*, grupo hermano de *Dictyanthus*, con información molecular y morfológica después de más de 120 años de su descripción. En el capítulo dos se aborda la sistemática del género *Dictyanthus* para conocer las relaciones evolutivas entre las especies y los caracteres que podrían estar involucrados en la diversificación de las especies. En el capítulo tres se presenta la historia y sinopsis taxonómica del género. Además, se presenta la descripción de *Dictyanthus stevensii*, una especie nueva del estado de Oaxaca, México, como anexo al trabajo.

Esta contribución representa la primera evaluación del género después de 30 años de su última revisión taxonómica. Se aporta nueva información morfológica y molecular para

esclarecer la posición filogenética de *Dictyanthus* dentro de la subtribu Gonolobinae y con ello aclarar su circunscripción taxonómica. Además, representa la primera evaluación dentro de la subtribu donde se evalúa las relaciones entre las especies del género y se aportan elementos morfológicos y geográficos para interpretar las relaciones evolutivas. Estas aportaciones mejoran la delimitación taxonómica entre los grupos para reconocer grupos naturales.

## Referencias

- Alvarado-Cárdenas, L. O. y Morales, J. F. 2014. El género *Mandevilla* (Apocynaceae: Apocynoideae, Mesechiteae) en México. *Botanical Sciences* 92(1): 59-79.
- Bentham, G. 1876. Asclepiadeae. *En*: G. Bentham & J. D. Hooker (Eds.). *Genera Plantarum*. Lovell Reeve, London, vol 2, pt 1. pp. 728-785.
- Decaisne, J. 1844. Asclepiadaea. *En*: A. P. de Candolle, *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 8: 490-665.
- Endress, M. E., Liede-Schumann, S. y Meve, U. 2014. An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa* 159(3): 175-194.
- Hemsley, W. B. 1882. Asclepiadaceae. *En*: F. D. Godman & O. Salvin (Eds.). *Biologia Centrali-Americana*. Botany 2: 318-338.
- Ibarra-Manríquez, G., Rendón-Sandoval, J., Cornejo-Tenorio, G. y Carrillo-Reyes, P. 2015. Lianas of Mexico. *Botanical Sciences* 93(3): 365-417.
- Juárez-Jaimes, V., Alvarado-Cárdenas, L. y Villaseñor, J.L. 2007. La familia Apocynaceae *sensu lato* en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78(2): 459-482.
- Krings, A., Thomas, D. T. y Xiang, Q. 2008. On the generic circumscription of *Gonolobus* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): evidence from molecules and morphology. *Systematic Botany* 33(2): 403-415.
- Liede-Schumann, S., Rapini, A., Goyder, D. J. y Chase, M. W. 2005. Phylogenetics of the New World subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae-Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae, and Gonolobinae. *Systematic Botany* 30: 184-195.
- Morillo, G. 2012. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Pittiera* 36: 13-57.

- Morillo, G. 2013. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae II (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 37: 115-154.
- Morillo, G. 2015. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae parte III (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 39: 191-258.
- Rapini, A., Chase, M. W., Goyder, D. J. y Griffiths, J. 2003. Asclepiadeae classification: evaluating the phylogenetic relationships of New World Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon* 52: 33-50.
- Schumann, K. 1985. Asclepiadaceae. *En*: A. Engler & K. Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien.
- Soares e Silva, U. C., Rapini, A., Liede-Schumann, S., Ribeiro, P. L. y Berg, C. 2012. Taxonomic considerations on Metastelmatinae (Apocynaceae) based on plastid and nuclear DNA. *Systematic Journal* 37(3): 795-806.
- Standley, P. C. 1924. *Trees and Shrubs of Mexico. Asclepiadaceae*. Contributions from the U.S. National Herbarium 23:1166-1194.
- Stevens, W. D. 1988. A synopsis of *Matelea* subg. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 47(4): 1533-1564.
- Stevens, W. D. 2000. New and interesting milkweeds (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Novon* 10(3): 242-256.
- Stevens, W. D. 1975. Notes on the genus *Matelea* (Apocynaceae S. L.). *Phytologia* 32(5): 387-406.
- Stevens, W. D. 2001. Asclepiadaceae. *En*: W. D. Stevens, C. U. Ulloa, A. Pool, O. M. Montiel. *Flora de Nicaragua*. Monographs in Systematic Botany no. 85. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902.
- Woodson, E. R. Jr. 1941. North American Asclepiadaceae. I. Perspective of the genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 28: 193-244.

## OBJETIVOS

### **Objetivo general**

Inferir la filogenia del género *Dictyanthus* usando caracteres moleculares para someter a prueba la monofilia del grupo.

### **Objetivos particulares**

Conocer la posición filogenética de *Dictyanthus* dentro de la subtribu Gonolobinae, principalmente con el complejo *Matelea s.l.*

Esclarecer la circunscripción genérica de las especies cercanamente relacionadas con *Dictyanthus*.

Reconocer caracteres morfológicos que puedan resultar de utilidad taxonómica para entender la diversificación de *Dictyanthus*.

**New contributions to subtribe Gonolobinae (Apocynaceae; Asclepiadoideae):  
Resurrection of the genus *Urostephanus* and taxonomic considerations on *Polystemma***

César Adrián González-Martínez<sup>1</sup>, email: matzihuique@ciencias.unam.mx

Lucio Lozada-Pérez<sup>1</sup>, email: luciolozada@hotmail.com

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1,2</sup>, email: leonardo.oac77@gmail.com

<sup>1</sup> Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Zip Code 70-282, 04510 México, CDMX, México.

<sup>2</sup> Correspondence author: leonardo.oac77@gmail.com

**En revisión en Systematics and Biodiversity (Taylor & Francis Online). Se envió el 26-Jun-2018**

## Abstract

Phylogenetic analyses recover *Matelea* as a paraphyletic group, that includes very different species regarding their floral morphology. Recent studies have examined this group in order to recognize and segregate new genera both morphologically and phylogenetically. However, there are still several species within *Matelea s. l.* that have not been assessed, such as *Matelea gonoloboides*, *M. patalensis*, and *M. porphyrantha*, which have a similar gynostegial corona. The monophyly of this group and its phylogenetic position within the Gonolobinae subtribe were tested. We used the generated sequences of Gonolobinae in GenBank and obtained the sequences of *trnL-F* and *rps16* of four species of *Dictyanthus* and two of *Matelea*. We inferred the phylogeny with Bayesian phylogenetic inference. We recovered several genera as monophyletic that have been separated from *Matelea*, as well as the focal species as a sister group to *Dictyanthus*, and *Polystemma* clade as its sister group. Our proposal is to recognise this group as a genus distinct from *Matelea s. s.*, reestablishing the genus *Urostephanus*, which has distinctive gynostegial corona from the rest of Gonolobinae. In addition, we propose include *Microdactylon cordatum* and *M. angustiloba* within *Polystemma*. We presented a taxonomic synopsis of the genera *Urostephanus* and *Polystemma*, as well as a dichotomous key of the species, data regards the distribution and their state of conservation. Four new combinations and two new lectotypifications are established. These results contribute to knowledge of the generic diversity of the subtribe Gonolobinae and in resolving to some of the issues of its classification regarding the delimitation of monophyletic and morphologically coherent groups.

Key words: biodiversity; IUCN red list, lectotype; morphology; phylogenetic analysis; species complex; systematics.

## INTRODUCTION

The subtribe Gonolobinae G. Don. ex Liede (family Apocynaceae Juss.; subfamily Asclepiadoideae R. Br. ex Burnett.; tribe Asclepiadeae Duby) is a group of mostly by climbing plants with 36 genera and over 540 species with a mostly pantropical range of distribution (Endress, Liede-Schumann, & Meve, 2014; Mangelsdorff, Meve, & Liede-Schumann, 2016; Morillo, 2012, 2013, 2015, 2016; Morillo, Cáceres, & Keller, 2016; Morillo, Fontella, & Dória, 2013; Morillo & Keller, 2016). To simplify the taxonomy and to clarify the complex morphological diversity of the Gonolobinae of North America, Woodson (1941) proposed a classification system, which has proved to be quite controversial. Of all the numerous genera proposed for the subtribe by previous authors (1941), only *Fischeria* DC., *Gonolobus* Michx. and *Matelea* Aubl were recognised by Woodson (1941). These genera share the mixed indumentum of straight, glandular, and sometimes uncinated. The pollinia are partially sterile, excavated on one or both sides (Woodson, 1941). After 70 years since that proposal was made, the subtribe comprises over 30 genera reflecting its great diversity in floral characters. Among these genera are *Austrochthamalia* Morillo & Fontella (5 spp.), *Dictyanthus* Decne. (16 spp.), *Gonolobus* Michx. (ca. 150 spp), *Ibatia* Decne. (23 spp.), *Polystemma* Decne. (5 spp.), *Macroscepis* Kunth (21 spp.), *Matelea s. l.* Aubl. (225 spp), *Metalepis* Griseb. (7 spp.), *Pherotrichis* Decne. (5-6 spp), and others (Krings, Thomas, & Xiang, 2008; Liede, 1997; Liede-Schumann, Rapini, Goyder, & Chase, 2005; McDonnell, 2014; McDonnell & Fishbein, 2016a; Morillo, 2012, 2013, 2015, 2016; Morillo et al., 2013; Morillo & Keller, 2016; Rapini, Chase, Goyder, & Griffiths, 2003; Stevens 1988; Stevens, 2005).

Even though the Gonolobinae is considered as a monophyletic group, the taxonomy of the subtribe is controversial (Krings et al., 2008). Several studies have tried to clarify the circumscription of the taxa and determine the synapomorphies supporting each clade (Krings et al., 2008; Liede-Schumann et al., 2005; McDonnell, Parks & Fishbein, 2018; Morillo, 2015; Rapini, Chase, & Konno, 2006; Rapini et al., 2003). Among these genera *Matelea s. l.* stands out for holding the most complex circumscription and greatest morphological diversity within Gonolobinae (Morillo, 2015). Woodson (1941) subordinated 27 genera of Asclepiadoideae and numerous species of *Gonolobus* and *Fischeria* to 16 subgenera of *Matelea*, comprising over 200 species with very diverse and

complex floral characters, occurring from North America to South America (Stevens & Morales, 2009).

Phylogenetic studies recognised *Matelea s. l.* as a paraphyletic group and requiring readjustment in its generic circumscription (Krings et al., 2008; McDonnell et al., 2018; Morillo, 2015, 2016). Some studies have reestablished several genera like *Polystemma* Decne., *Ibatia*, and *Lachnostoma* Kunth (Morillo, 2012, 2015; Stevens, 2001; Stevens & Morales, 2009), as well as the description of new genera for segregated species of *Matelea s. l.* (Mangelsdorff et al., 2016; Morillo, 2012, 2013, 2015, 2016; Morillo et al., 2013; Morillo et al., 2016; Morillo & Keller, 2016). However, the circumscription of several groups is yet to be assessed to clarify the systematics and diversification of *Matelea s. l.*

Recent evaluations recover as monophyletic several clades within Gonolobinae (McDonnell et al., 2018) among which the *Dictyanthus* genus stands out, and *Matelea gonoloboides* (B.L. Rob. & Greenm.) Woodson and *M. patalensis* (Donn. Sm.) Woodson as its sister group (Krings et al., 2008; McDonnell et al., 2018). Both groups maintain remarkable morphological differences, mainly floral, that allow them to be recognized as independent and accepted entities within Gonolobinae. However, in the most recent classification of Apocynaceae, *Dictyanthus* is not recognized as an accepted genus because *Matelea* species with which is related they lack a generic delimitation (Endress et al., 2014). As an approach to solve the taxonomy within the clade, the present work deals with the species *Matelea gonoloboides*, originally described in the genus *Urostephanus* B.L. Rob. & Greenm., and morphologically related species (Stevens & Morales, 2009).

To contribute to the resolution of the *Matelea s. l.* and a better definition of the phylogenetic relationships within Gonolobinae, we focused on *Matelea gonoloboides* (B.L. Rob. & Greenm.) Woodson, originally described as *Urostephanus gonoloboides* B.L. Rob. & Greenm. (Robinson & Greenman, 1895) and morphologically related species. *M. gonoloboides* is recovered as sister taxon of in phylogenetic studies *Dictyanthus* (Krings et al., 2008; McDonnell et al., 2018). Stevens & Morales (2009) pointed that this species is similar to the Mesoamerican species *M. patalensis* (Donn. Sm.) Woodson and *M. porphyrantha* (Standl.) Woodson due to the morphological similarity between their gynostegial coronas. These species share a cyathiform corona with interstaminal and staminal elements, the latter made up of five bifid and ascending lobes. Woodson (1941)

includes the species within *Matelea* subgenus *Ibatia* along with other 16 species (e.g. *M. maritima* Jacq. (Woodson), and *M. rubra* (H. Karst.) Spellman & Morillo). Recent analyses place several species of the subgenus in diverse taxa and recover *Ibatia* as a single clade (Krings & Saville, 2007; Morillo, 2012) characterized by the presence of fruits with capitate and suberized prickles (Morillo, 2012). However, the studied species has not been assessed considering its relationship with *Matelea s. s.* and the other members of Gonolobinae. Therefore, given the molecular evidence and morphological comparison, we suggest: 1) the reestablishment of the genus *Urostephanus* after more than a century of having been proposed (Robinson & Greenman, 1895); 2) to assess the relationships between this group and the other members of Gonolobinae; 3) to make nomenclatural changes and observations in *Polystemma*, a closely related genus to the group.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Taxon sampling, extraction and amplification of DNA, alignment, partition scheme and phylogenetic inference**

We downloaded from the GenBank NCBI site, the sequences of 55 species from 14 genera used to represent the relationships among the members of the subtribe Gonolobinae. To root the tree, we selected the species *Funastrum odoratum* (Hemsl.) Schltr. as representant of the subtribe Oxypetalinae E. Fourn. The subtribe Oxypetalinae is sister group to Gonolobinae (Krings et al., 2008, Liede-Schumann et al., 2005, Mangelsdorff et al., 2016) (Supplementary material 1). We extracted genomic DNA from dehydrated leaves (20-25 mg) from herbarium specimens from *Matelea patalensis*, *M. porphyrantha*, *Dictyanthus macvaughianus*, *D. parviflorus*, *D. pavonii*, and *D. reticulatus*. We sampled a specimen by species. For *M. gonoloboides*, we used the sequences of Krings et al. (2008), in GenBank, of the markers *rps16*, *trnL-F* and *LEAFY* (Supplementary material 1). We reextracted DNA using a modified protocol of 2X hexadecyltrimethylammonium bromide (CTAB) (Martínez-González, Ramírez-Mendoza, Jiménez-Ramírez, Gallegos-Vázquez, & Luna-Vega, 2017), originally described by Doyle & Doyle (1987). We evaluated the quantity and quality of gDNA using an Epoch spectrophotometer (BioTek, USA). We amplified two chloroplast fragments using the polymerase chain reaction (PCR), *trnL-F* (Taberlet, Gielly, Pautou, & Bouvet, 1991) and *rps16* (Lee & Downie, 2000), which

provide phylogenetic information at a generic level (Krings et al., 2008; Liede-Schumann et al., 2005; Morillo, 2015). We made three matrices for each of the molecular regions (*rps16*, *trnL-F* and *LEAFY*). The matrices of the chloroplast fragments included 59 taxa (863 characters) for *rps16* and 61 taxa (915 characters) for *trnL-F*. The nuclear *LEAFY* region comprises 37 taxa (483 characters) (Supplementary material 2). We aligned separately each of the matrices using an online version of the MAFFT<sup>®</sup> 7 algorithm (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) (Kato, Misawa, Kuma, & Miyata, 2002; Kato, Rozewicki, & Yamada, 2017; Kato & Standley, 2013), and we manually edited using Mesquite 3.2 (W. P. Maddison & Maddison, 2017). The gaps offered no additional information on the analyses and we considered as absent values (Mangelsdorff et al., 2016). The three matrices were concatenated in a single matrix with 62 taxa and 2,261 characters. Also, a partition scheme was made in Mesquite 3.2, designating each of the molecular regions to infer the evolutionary models of each region of the partitioned matrix, and was later on exported for PartitionFinder. We run the PartitionFinder<sup>®</sup> 2 software (Lanfear, Frandsen, Wright, Senfel, & Calcott, 2017) on the command-line to obtain the best scheme with the selection model using the Akaike Information Criterion (AIC) (Supplementary material 2). We inferred the phylogeny with Bayesian phylogenetic inference using MrBayes<sup>®</sup> v3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). For the search of the tree topology with greatest posterior probability, we sampled a total of 10 million generations. Four Markov chains Monte Carlo (MCMC) were used, three heated chains and one cold chain, with default temperature values. GTR was used as an evolutionary model for each of the partitions; a proportion of invariant sites was designated, and the other comes from a gamma distribution (invgamma). We coupled the chains with the Metropolis-Hastings (MC<sup>3</sup>) algorithm (Huelsenbeck, Larget, Miller, Ronquist, 2002; Metropolis, N. Rosenbluth, Rosenbluth, M. N. Teller, Teller, 1953). The phylogenetic inference included the calculation of the Bayesian posterior probabilities support values (PP). Post-burnin tree samples were summarized (using the `sumt` command) in MrBayes. Character support values was on the maximum clade credibility phylogram with TreeAnnotator v1. (Bouckaert et al., 2014). The aligned matrix, the concatenated matrix and phylogram are stored in TreeBase (22914).

### **Taxonomic treatment**

The synoptic description of the species of *Polystemma* and *Urostephanus* included geographic and ecological data. Taxonomic works were consulted (Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Stevens, 2001, 2005; Stevens & Morales, 2009). In addition, type specimens at the JStor Global Plants site (<http://plants.jstor.org>) was consulted, as well as herbarium specimens in the MEXU, ENCB, FCME, and UASLP herbaria, and in digitized specimens of AC, BKL, BR, C, CM, E, ENCB, F, G, GH, GOET, JE, K, M, MEXU, MIN, MSC, NDG, NYBG, P, PH, RSA, S, US, and VT herbaria (Thiers, online). We used ArcMap 10.1 (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 2012) to generate distribution maps, based on the gathered geographic and ecology information of the consulted herbaria, the databases of GBIF (Global Biodiversity Information Facility [GBIF], 2016) and the protologue of the species of study. To assesses the state of conservation of the species, we used the Geospatial Conservation Assessment Tool (GeoCAT) ([geocat.kew.org](http://geocat.kew.org)) to calculate the extent of occurrence (EOO) and area of occupancy (AOO) with a cell width of 2 km, according to the parameters of the IUCN (Supplementary material 3).

## RESULTS

Several genera were recovered as monophyletic with high support with the phylogram obtained through posterior probability. Among these genera are *Dictyanthus*, *Gonolobus*, *Ibatia*, *Polystemma*, *Schubertia*, *Suberogerens*, and *Urostephanus* (PP= 1), also, *Fischeria*, *Prosthecidiscus* (PP= 0.99), *Anemotrochus* (PP= 0.97), *Macroscepis* (PP=0.81), and *Tylodontia* (PP= 0.94). In addition, we recovered several clades such as *Fischeria* and its sister group *Ibatia*, or the clade *Gonolobus* and his sister group *Matelea palustris* (*Matelea s. s.*) with a PP= 0.57, *Macroscepis* and *Schubertia* (PP= 1), and especially the clade *Urostephanus* and his sister group *Dictyanthus*, being this clade, sister group of *Polystemma* (PP= 0.81) with a long branch compared to other clades (Fig. 1).

We recovered the species *M. gonoloboides*, *M. patalensis* and *M. porphyrantha* as a monophyletic group (PP=1), here named the *Urostephanus* clade, which are supported by the similarity of their flower shape and corona. This clade is sister group to *Dictyanthus* (PP =1) (Fig. 1). Both genera exhibit morphological complexity and disparity, especially in the floral characters that allow their morphological delimitation. We recovered the clade *Polystemma-Matelea angustiloba-Microdactylon* (Fig. 1) as a sister group of *Dictyanthus*

and *Urostephanus* clade. *Polystemma* was recovered as polyphyletic group with *Microdactylon cordatum* and *Matelea angustiloba* nested within *Polystemma* clade.

## TAXONOMY

***Urostephanus* B.L. Rob. & Greenm, 1895: 159**

*Matelea* subg. *Ibatia* Woodson, 1941: 222

**Type species.** *Urostephanus gonoloboides* B.L. Rob. & Greenm., 1895.

**Etymology.** According to the principle of priority, we resurrected the generic name *Urostephanus*, including the species *Matelea gonoloboides* (Fig. 2A), *M. patalensis*, and *M. porphyrantha* (Fig. 2B). *Urostephanus* comes from latin “uro-” which means elongated or tail-like appendage, and “stephanos”, the Greek word describing a surrounding structure like a corona or garland (Stearn, 2006), which refers to the shape of the corona shaped like garland with bifid elongated appendages with tail-like.

**Distribution.** The genus *Urostephanus* is found in the mountain regions of Mexico, Guatemala, and Honduras (Fig. 3A). The distribution of *Urostephanus* goes from the southern of Mexico to the Central American countries. The species of *Urostephanus* grow in cloud forest, pine-oak forest, and seldomly in tropical dry forest and xeric shrubland.

**Species.** *Urostephanus gonoloboides* B.L. Rob. & Grennm. (Fig. 2A) (Robinson & Greenman, 1895), *U. patalensis* (Donn. Sm.) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L.O. Alvarado **comb. nov.**, *U. porphyrantha* (Standl.) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L.O. Alvarado **comb. nov.** (Fig. 2B).

## DICHOTOMOUS KEY TO THE SPECIES OF *UROSTEPHANUS*

1. Staminal corona (Cs) composed of 5 ascendant appendages. Honduras  
..... *U. porphyrantha*
- Cs composed of 5 spatulate lobes situated between the anthers ..... 2
2. Corolla slightly campanulate; interstaminal corona (Ci) composed of 5 laminar and horizontal lobes, bifid in the distal region and with two ascendant appendages. Mexico, Guatemala, Honduras ..... *U. patalensis*

- Corolla rotate; Ci composed of 5 straight lobes, bifid in the proximal region and with two ascendant appendages. Mexico ..... *U. gonoloboides*

*Urostephanus gonoloboides* B.L. Rob. & Greenm., 1895:159-160, type. Mexico: Oaxaca

*Matelea gonoloboides* (B.L. Rob. & Greenm.) Woodson, 1941: 222.

**Lectotype.** Here designated, MEXU00025647, *C.G. Pringle 4753*, Mexico: Oaxaca, Oaxaca de Juárez.

**Selected material examined.** MEXICO. **Chiapas.** Mun Oxchuc, 1 km al NW hacia Lelenchij, 5 Jul 1999, *R. Torres Colín 15418* (MEXU!). **Guerrero.** Mun La Unión, a 4 km al NE de el Bálsamo camino Zihuatanejo Cd. Altamirano, 1,700 m, 21 Nov 1983, *E. Martínez S. 5513* (MEXU!). **México.** Mun San Simón de Guerrero, cerca de la ranchería Cucha alrededor del panteón, 1,900 m, 10 Aug 2005, *V. Juárez Jaimes 762* (MEXU!). **Morelos.** Mun Cuernavaca, lomas de Tetela, Jun-Jul 1953, *H. Erest Lyonnet 530600011* (MEXU!). **Oaxaca.** Mun Capulalpam de Méndez, SE del río Molinos en tierra caliente cerca del Puente que va a Yahuiche, 1,890 m, 8 Aug 2002, *F. Brito Sandra 50* (ENCB!, MEXU!).

**Diagnosis.** *Urostephanus gonoloboides* differs from the rest of the species in having a rotate corolla, Cs with 5 spatulate lobes between the anthers and adnate to the inner region of the corona, and Ci made up of 5 bifid, filiform lobes, basally adnate to the outer region of the corona, with a small cimbiform appendage on the apex of the corona.

**Distribution and habitat.** It has been noted in Mesoamerica (Missouri Botanical Garden, 2017; Stevens & Morales, 2009) in Mexico (Chiapas, Guerrero, Mexico, Morelos, Oaxaca) and Guatemala, found between 910-2,210 m elevation (Fig 3A). It grows in pine-oak forests with abundant epiphytes or in oak forests. It has also been registered in ecotones of shrublands and thorn forests.

**Phenology.** It has been collected with flowers from May to November.

**Remarks.** *U. gonoloboides* resembles *U. patalensis* in having a Cs composed of 5 spatulate lobes located between the anthers. Based on molecular data it is considered as the sister species of *U. porphyranthus*.

*Urostephanus patalensis* (Donn. Sm.) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L.O. Alvarado,  
**comb. nov.**, type. Guatemala: Baja Verapaz

*Matelea patalensis* (Donn. Sm.) Woodson, 1941: 223

*Gonolobus patalensis* Donn. Sm., 1909: 256-257.

**Holotype.** US00147749, *Hans von Türckheim II 2371*, Guatemala: Baja Verapaz, Patal.

**Selected material examined.** MEXICO. **Chiapas:** Mun Motozintla, rd SW along ridge from Summit of Huiztla-Motozintla hwy, 7 km from hwy. 1,950 m, 17 Sep 1988, *W.D. Stevens & E. Martínez S. 25699* (MEXU!).

GUATEMALA. **Dpto. Guatemala:** km 20 NO de ciudad Guatemala, 1,500 m, 24 Oct 1965, *A. Molina R. 15240* (F!), **Dpto. Jalapa:** along hwy 18 about 5.0 mi NE of Miramundo, 16 Jul 1971, *W.D. Stevens 1249* (MEXU!, P!).

**Dpto. Quetzaltenango:** 8 km S of Quetzaltenango oh hwy 9s, near hydroelectric plant 0.5 km N of Zunil. 31 Jul 1965, *Keith. Roe 699* (F!). **Dpto. Solalá:** San Cristóbal Buenavista, trail between village of San Pedro via San Juan, 8 Jun 1942, *J.A. Steyermark 47302* (FMNH!).

**Diagnosis.** *U. patalensis* differs from the other species of the genus in having a slightly campanulate corolla and a Ci made up of 5 laminar lobes horizontally oriented and distally bifid with ascendent appendages.

**Distribution and habitat.** This species is found in Mexico (Chiapas), Guatemala (Departments Guatemala, Jalapa, Quetzaltenango and Solalá) and Honduras (Department Ocotepeque, noted of GBIF), and can be found between 780-2,165 m elevation (Fig. 3A). It grows in pine forests and shrublands.

**Phenology.** It has been only collected with flowers from June to September.

**Remarks.** This species is morphologically akin to *U. gonoloboides*, but in our phylogenetic analyses it recovered as a sister species of the clade *U. gonoloboides* and *U. porphyrantha*. In *Flora Mesoamericana* (Stevens & Morales, 2009) it is mentioned that *Matelea araneosa* (Donn. Sm.) Woodson and *M. medusae* Woodson are morphologically related to *Matelea patalensis* (= *Urostephanus patalensis*), and given this resemblance they could actually be a single species with great variability in the shape and size of the corolla. However, both species differ notably from the diagnostic features of the genus *Urostephanus*. *M. araneosa* having a Ci which has been described as digitiform (Stevens & Morales, 2009), denticulate

(Standley & Williams, 1969), and with a basal prickle (Field Museum, 2017). The Ci of *U. patalensis* is made up of 5 laminar and distally bifid lobes. Likewise, and *M. medusae* differs from *U. patalensis* in having linear calyx and corolla lobes, gynostegium on a stipe with a callous and emarginate column (Standley & Williams, 1969). While *M. patalensis* presents ovate-lanceolate calyx and corolla lobes, ciatiform corona with filiform lobes.

*Urostephanus porphyranthus* (Standl.) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L.O. Alvarado  
**comb. nov.**, type. Honduras: Comayagua

*Vincetoxicum porphyranthum* Standl., 1938: 387-388.

*Matelea porphyrantha* (Standl.) Woodson, 1941: 223

**Holotype.** F0049063F, *T.G. Yuncker* et al. 5676, Honduras. Comayagua, Siguatepeque.

**Selected material examined.** HONDURAS. **Dpt. Francisco Morazán.** Mun Concordia, falda de Monte Uyuca, área de nubes entre Quebrada Granadillo y Las Flores, 27 Jul 1950, *A. Molina R.* 2745 (F!).

**Diagnosis.** *Urostephanus porphyrantha* differs from all the other species of the genus in the following morphological features of the corona: the Cs has curved, elongated ascendant lobes curved towards the gynostegium, and the Ci is composed of 5 filiform bifid lobes with both appendages curved upwards and with the Cs lobes of smaller dimensions.

**Distribution and habitat.** Endemic species of Honduras (Departments Comayagua, Francisco Morazán and Olancho), found from 520-1,950 m elevation (Fig. 3A). It thrives in very moist regions of pine-oak forests or forest of pine with liquidambar.

**Phenology.** Specimens with flowers have been collected from May to October, seldomly in November.

**Remarks.** In our analyses, this species is phylogenetically considered the sister species of *U. gonoloboides*.

**Polystemma** Decne., 1844: 602

*Matelea* subg. *Polystemma* Woodson, 1941: 602

**Type species.** *Polystemma viridiflorum* Decne., 1844.

**Distribution.** The genus *Polystemma* is found in the mountain regions of north of Mexico down to Costa Rica (Fig. 3B). Some species are widely distributed, while others are restricted to Mexico. The highest species diversity is located in the Pacific Ocean watershed. The species are distributed mainly in xeric shrublands and tropical dry forest.

**Species.** *Polystemma angustiloba* (B.L. Rob. & Greenm.) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez, L.O. Alvarado **comb. nov.**; *P. canisferum* McDonnell & Fishbein (McDonnell & Fishbein, 2016b); *P. cordatum* (Brandege) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L.O. Alvarado **comb. nov.**; *P. cordifolium* (A. Gray) McDonnell & Fishbein (Fishbein, 2017); *P. guatemalense* (Schltr.) W.D. Stevens (Stevens, 2005); *P. mirandae* Lozada-Pérez (Lozada, 2010); *P. viridiflorum* Decne. (Fig. 2F) (Decaisne, 1844).

#### DICHOTOMOUS KEY TO THE SPECIES OF *POLYSTEMMA*

1. Inflorescence reduced to a single flower; corolla with lanceolate lobes. Mexico ..... *P. angustiloba*
- Inflorescence a cymose or a panicle; corolla ovate to oblong lobes ..... 2
2. Central lobe of the Cs with a two lateral lobes ..... 3
- Central lobe of the Cs with numerous lobes ..... 6
3. Corolla dark red, with inner indumentum, Mexico ..... *P. cordatum*
- Corolla white-pinkish or green, glabrate inside ..... 4
4. Corolla rotate to slightly campanulate, white, pinkish or brown; the Cs with thickened lateral lobes, ascending, sickled, above the central lobe. Mesoamerica ..... *P. guatemalense*
- Corolla campanulate, green of pale brown; the Cs with the erect, filamentous lateral lobes. Mesoamerica ..... 5
5. Corolla light brown; the outer series of the Cs with the central lobe is ornamented with 12 appendages of bigger to smaller size towards the centre, the inner series with 1 ligulate appendage which is in contact with the anthers. Mexico ..... *P. mirandae*
- Corolla green; the outer series of the Cs composed of 2 filamentous lobes, the inner series with a central fleshy appendage, deltate to ligulate, with 2 acicular appendages. Mesoamerica ..... *P. viridiflorum*
6. Green limb and lobes of the corolla, the tube purple-brown; the Cs with filiform lobes with the central lobe ornamented with 3-5 small lobes. Mexico ..... *P. canisferum*

- White limb and lobes of the corolla, the tube green; the Cs with rectangular lobes, spatulate, bidentate and erose in the centre. Mexico ..... *P. cordifolium*

*Polystemma angustiloba* (B.L. Rob. & Greenm.) Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L.O. Alvarado, **comb. nov.**, type. Mexico: Jalisco

*Gonolobus angustilobus* B.L. Rob. & Greenm., 1894: 388.

*Vincetoxicum angustilobum* (B.L. Rob. & Greenm.) Standl., 1924: 1192.

*Matelea angustiloba* (B.L. Rob. & Greenm.) Standl., 1983: 405.

**Holotype.** GH, GH00076346, *C.G. Pringle 5458*, México: Jalisco. Mpio. desconocido, barranca of Tepic.

**Selected material examined.** holotype GH00076346.

**Diagnosis.** It differs from the other species of the genus in its inflorescence reduced to a single flower. The flowers have a rotate corolla and the corolla lobes are lanceolate and longer than those of other species; the limb and lobes are green, inconspicuously striated, and pubescent on the adaxial side.

**Distribution and habitat.** Endemic species of Mexico. It can be found in the states of Jalisco, Michoacán, and Nayarit (Fig. 3B), between 288-1,393 m elevation. It grows in pine-oak forest and tropical dry forest.

**Phenology.** Specimens with flowers have been collected from July to October.

*Polystemma canisferum* McDonnell & Fishbein, 2016: 79, type. Mexico: Sonora

**Holotype.** OKLA, *P. Jenkins, M. Fishbein, and V. Steinmann 94-59*, Mexico: Sonora. Mpio. de Alamos, E-NE of Los Camotes along Los Tanques-Las Chinacas road.

**Selected material examined.** MEXU01446525.

**Diagnosis.** *Polystemma canisferum* differs from the other species of *Polystemma* in having flower with tubular-campanulate corolla, purple-brown tube, and green limb and lobes. The Cs is greenish yellow composed of 2 series, the outer series has 3 appendages, the central one with 3-5 smaller lobes, and the inner series has 2 linear appendages.

**Distribution and habitat.** Endemic species of Mexico. Known only in the state of Sonora. It thrives between 70-450 m elevation (Fig. 3B). It can be found in xeric shrublands and tropical dry forest (McDonnell & Fishbein, 2016).

**Phenology.** Specimens indicate that this species flowers in August and fructifies at the end of August and in March (McDonnell & Fishbein, 2016).

*Polystemma cordata* (Brandege) Gonz.-Martínez, L.O. Alvarado & Lozada-Pérez **comb. nov.**, type. Mexico: Puebla

*Microdactylon cordatum* Brandege, 1908: 252-253.

*Matelea cordata* (Brandege) Woodson, 1941: 236.

**Holotype.** UC, UC124986, *C.A. Purpus 3836*, Mexico. Puebla: cerro de castillo, near Coatepec

**Selected material examined. Oaxaca:** Dto ETLA, Mun San Juan Bautista Jayacatlán, A 4 km antes de San Juan Bautista Jayacatlán, sobre terracería a San Juan Bautista Atlatlahuaca, 1420 m, 13 Jul 2002, *E.M. Lira Charco et al. 1664* (MEXU!); **Puebla:** Mun Ixcaquixtla 11 Km SO de San Juan Ixcaquixtla, 1890 m, 5 Jul 1986, *T. Lezama P. 11556* (MEXU!).

**Diagnosis.** *Polystemma cordatum* differs from the other species of *Polystemma* in having dark red flowers, the lobes of the corolla being widely ovate, with indumentum composed of straight trichomes (both long and short). *Cs* is composed of 2 series, the outer series having 2 liguliform appendages, the inner series with 2 shorter liguliform appendages.

**Distribution and habitat.** This is an endemic species of Mexico. Known only in the states of Oaxaca and Puebla, between 980-2,350 m elevation (Fig. 3B). It has been collected in tropical dry forest, xeric shrubland, pine-oak forest, and cloud forest.

**Phenology.** Flowers in the wet season, from June to July. Fruits in July.

**Remarks.** The genus *Microdactylon* was proposed as a monotypic group which includes only *Microdactylon cordatum* (Brandege, 1908). Afterwards, Woodson (1941) included this species within *Matelea* in the subgenus *Microdactylon*. Despite the controversy in its taxonomic history (Juárez-Jaimes, Alvarado-Cárdenas, & Villaseñor, 2007; Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Krings, Thomas & Xiang, 2008; Liede, 1997; Liede-Schumann, Rapini, Goyder & Chase, 2005; Méndez-Larios, Ortiz, & Villaseñor, 2004; Standley, 1920;

Villaseñor, 2016), our phylogenetic analyses show that *Microdactylon* lies nested within *Polystemma*, corroborating the results of previous phylogenetic studies (Krings et al., 2008). In addition, both taxa share the presence of white crystalline glandular trichomes when mature, and the gynostegial corona is adnate to the base of the gynostegium with the Cs composed of filiform appendages. To maintain the taxonomic stability and the recognition of monophyletic entities, we subordinate *M. cordatum* within *Polystemma*.

*Polystemma cordifolia* (A. Gray) McDonnell & Fishbein, 2017: 86

*Rothrockia cordifolia* A. Gray, 1885: 295.

*Matelea cordifolia* (A. Gray) Woodson, 1941: 222.

**Lectotype.** here designated, F, F0049036F, *C. G. Pringle s.n.*, Mexico: Sonora, NW Sonora, by water-courses.

**Selected material examined.** AC00313390, CAS0005976, CM1763, E00279131, F0049037F, F0049038, G00177214, G00177215, G00177216, GOET005769, MPU012847, K000894994, LE00016206, MU000020467, NY00318763, NY00318764, PH00020992, PH00020993, US00111098, UVMVT031341.

**Diagnosis.** Diagnosed by its flowers with campanulate corolla, greenish tube, and generally white limb and lobes. The Cs is rectangular, whitish, with apical truncate lobes, bidentate and erose in the centre. For further details of the species, see Sundell (1994).

**Distribution and habitat.** This species is found in northern Mexico, in the states of Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, and Sonora. It can be found between 4-1,657 m elevation, although some specimens have been collected at 2,120 m (Fig. 3B).

**Phenology.** It has been collected with flowers and fruits from June to December, rarely in January.

**Remarks.** *Polystemma cordifolium* was originally described as *Rothrockia cordifolia* in 1885. In the protologue of the basionym there is no designation of the holotype (Gray, 1885) and the specimens of *Lemmon 238* in 1881 (with fruits only) and *Pringle s.n.* in 1884 (who collected specimens with flowers and fruits Northeastern Sonora) are cited.

Considering this, the specimens of *Pringle C.G. s.n.* (F) was selected as the lectotype, as it bears both flowers and fruits.

*Polystemma guatemalense* (Schltr.) W.D. Stevens, 2005: 618, type. Guatemala:

Huehuetenango

*Labidostelma guatemalense* Schltr., 1906: 843-844.

*Vincetoxicum quirosii* Standl., 1938: 959, type. Costa Rica, Manzanillo.

*Matelea quirosii* (Standl.) Woodson, 1941: 224.

*Matelea hintoniana* Woodson, 1941: 280-281, type. Mexico, Mexico

**Lectotype.** F, designated by Stevens, 2005: 618, *C. Seler & E. Seler 3279*, Guatemala:

Huehuetenango.

**Diagnosis.** *Polystemma guatemalense* differs from the other species of the genus in having flowers with rotate to slightly campanulate corollas, with ovate corolla lobes, white, pink or brownish limbs, reticulate towards the reddish-brown lobes of the corolla. The Cs is rectangular, pink or red, made up of 2 series, the outer series with the central appendage ornamented with numerous erose appendages, the lateral lobes sickled above the central lobe, the inner series with 1 acicular ligule, curved above the anthers.

**Distribution and habitat.** The species is found from the South of Mexico to Costa Rica, and can be found between 7-2,290 m elevation (Fig. 3B). The species has been collected in different types of vegetation, like shrublands, tropical semideciduous forest, rarely in thorn forest, and cloud forest.

**Phenology.** The species flowers during summer, the wet season.

*Polystemma mirandae* Lozada-Pérez, 2010: 429, type. Mexico, Guerrero

**Holotype.** FCME, *M. Luna 136*, Mexico: Guerrero. Mpio Eduardo Neri, a 7.5 km de Mezcala, rumbo a Amatitlán.

**Diagnosis.** *Polystemma mirandae* differs from the other species of the genus in having flowers with campanulate corollas, dark purple tube, pale brown limb and lobes. The Cs is dark purple, composed of 2 series. The outer series with the central lobe is ornamented with 12 appendages ordered from larger to smaller towards the centre. The inner series having one ligulated appendage in contact with the anthers.

**Distribution and habitat.** Endemic species of Mexico. It is known only in the states of Guerrero, Oaxaca, and Puebla, and can be found between 700-1,500 m elevation (Fig. 3B). It found in dry forests and disturbed areas.

**Phenology.** It has been collected with flowers in July and August.

*Polystemma viridiflorum* Decne., 1844: 602-603, type. Mexico: Veracruz

*Matelea decaisnei* Woodson, 1941: 232.

*Polystemma scropolorum* Brandegee, 1915: 189, type. Mexico, Oaxaca

*Matelea scopulorum* (Brandegee) Woodson, 1941: 232.

*Polystemma rupestre* Brandegee, 1920: 330, type. Mexico: Veracruz

*Matelea rupestris* (Brandegee) Woodson, 1941: 232.

**Holotype.** P, P00645751, *H. G. Galeotti 1517*, Mexico, Veracruz.

**Diagnosis.** *Polystemma viridiflorum* can be recognised for its flowers with widely campanulate corollas. The tube is rugose, dark purple, the limb and lobes light green, the Cs is also dark purple and is composed of 2 series. The outer series presents 2 filamentous lobes, and the inner series has a central fleshy appendage with deltate to ligulate shape, accompanied by 2 acicular appendages.

**Distribution and habitat.** It is found in the central to southern region of Mexico (Michoacán to Chiapas and Veracruz), Guatemala, Honduras and Nicaragua, with a altitude interval of 16-1,790 m elevation, seldomly up to 2,398 m elevation (Fig. 3B). The species is found mainly in pine-oak forest and dry forests, rarely in xeric shrubland and cloud forest.

**Phenology.** The species bears flowers in summer and autumn, from May to October. It fructifies at the end of these months until December.

## DISCUSSION

The Gonolobinae tribe are a diverse group, and further efforts to integrate more species and molecular markers are needed to resolve their phylogeny. Our study starts to clarify the nested hierarchies of synapomorphies of some taxa of the subtribe, as well as corroborating their monophyly. Our phylogram shows that Gonolobinae remains unresolved in several

branches and recovered *Matelea s. l.* as a paraphyletic group, as find by Krings et al. (2008), Morillo (2015), and McDonnell et al. (2018). To segregate and propose new genus from *Matelea s. l.*, it is necessary to understand the morphological variation of the flowers, especially the corona. *Trichosacme*, *Gonolobus*, *Prosthecidiscus* and *Suberogerens* remain nested of the *Matelea s. l.* However, they have morphological characters in the corona, pollinia, and style-head that notably differ from the remaining members of *Matelea s. s.* (Krings et al., 2008), which allowed recognizing them as different taxa. These attributes will help to resolve which unsampled species could be placed in these genera.

One of the phylogenetic situations that can be addressed within the subtribe is the monophyly of *Urostephanus*, *Dictyanthus* and *Polystemma*. Our phylogeny recovers the species studied in a clade, and supports its recognition as a distinct genus, also supported by morphology. The corona of *Urostephanus* is made up of staminal (Cs) and interstaminal elements (Ci), while *Dictyanthus* having only interstaminal elements (Ci) and *Polystemma* only staminal elements (Cs). The species *U. gonoloboides*, *U. patalensis*, and *U. porphyrantha*, share a gynostegial cyathiform corona. The Cs has 5 spatulate lobes (*U. gonoloboides*, *U. patalensis*) or 5 straight or curved, long and ascendent appendages (*U. porphyrantha*). The Ci has 5 bifid lobes with ascendent, curved and distally ascendent appendages (Fig. 2A, B, G, I). This conformation is exclusive of species of *Urostephanus*, and contrasts with the morphology of species from the *Matelea s. s.*, *Ibatia*, *Dictyanthus* and *Polystemma*, with wich the species have been morphologically related (Krings et al., 2008; McDonnell et al., 2018; Woodson, 1941) (Fig. 2A-F, J-N).

Given the taxonomic relationship among the species of *Urostephanus* and *Matelea s. l.*, it is important to point out the morphological differences between *Urostephanus* and *Matelea s. s.* The species of *Matelea s. s.* (type species *M. palustris* Aubl.) have leaves with rounded base, rotate flowers, gynostegial corona columnar adnate to the stipe of the gynostegium, and the follicles are fusiform, smooth or slightly 5-winged. The corona with Cs and Ci elements. The Cs made up of a fleshy column with ligulate crests, and the Ci with concave regions and lobes with crenulate-dentate or fimbriate margin; (Krings & Morillo, 2015; Morillo, 2015; Morillo, Morais, Farinaccio, 2017) (Fig. 2E). In addition, *Matelea s. s.* is found mainly in South America, with some species in Central America (Krings & Morillo, 2015).

*Urostephanus* (*M. gonoloboides*, *M. patalensis*) is recovered as the sister group of *Dictyanthus*, which is consistent with previous phylogenetic studies (Krings et al., 2008; Mangelsdorff et al., 2016; McDonnell et al., 2018) (Fig. 1). *Dictyanthus* differ from *Urostephanus* for the following characters, flowers with urceolate or urceolate-campanulate corollas, sacciforms, with indentations between the lobes of the corona, and with different colour patterns. The gynostegial corona is made up of only staminal elements. The Cs is palmately 5-lobed with diverse shapes but dorsally and ventrally flat (except for *D. asper* in which the lobes are vesicular), adnate to the base of gynostegium through a septum, and partially connate to the corolla tube (Stevens, 1975, 1988) (Fig. 2C, H). The genus shares with *Urostephanus* the presence of aculeate follicles, but in *Dictyanthus* the prickles are straight or curved with conic base and in *Urostephanus* they are inconspicuous (Fig 2J, K). Other taxa with aculeate follicles are several species of *Ibatia*, *Matelea s. l.*, *Schubertia*, *Suberogerens* and others (McDonnell et al., 2018).

Also, *Urostephanus* resembles the floral morphology of *Polystemma*, genus recovered in our study as a sister group of the *Urostephanus-Dictyanthus* clade. *Polystemma* is recovered in our analyses as a polyphyletic group, as found in previous studies (Fishbein 2017; McDonnell et al., 2018; Stevens 2001) (Fig. 1). Most members of *Polystemma* made up of a gynostegial Cs composed of filiform or dentate lobes, and the inclusion of other species with fleshy lobes has been previously suggested (Lozada, 2010; McDonnell et al., 2018; McDonnell & Fishbein, 2016b; Stevens, 2005). Unlike *Urostephanus*, the lobes in *Polystemma* are basally connate to the gynostegium or the stipe, and dorsally connate to the corolla without forming a tube or cup at the base, as in the species of *Urostephanus* (Fig. 2G, I). Another difference between both genera is that the filiform lobes in *Polystemma* are Cs elements, and not Ci elements as in *Urostephanus*. The fruit is also different, in *Polystemma* the follicles are narrowly fusiform, smooth and dotted lines, and not aculeate as in *Urostephanus* (Fig. 2N).

The indumentum, and the morphology of the corona and follicles are useful characters for the identification of the species of *Polystemma*, and they have been used in the description of species as well as their inclusion within the genera (Fishbein, 2017; Lozada, 2010; McDonnell & Fishbein, 2016b; Stevens, 2001, 2005). Our phylogenetic analyses showed that the endemic taxa of Mexico *Microdactylon cordatum* Brandege and

*Matelea angustiloba* (B.L. Rob. & Greenm.) W.D. Stevens are nested in *Polystemma* (Fig. 1), and they have a consistent morphology with this genus. To maintain consistency between taxonomy and phylogenetic evidence, in this contribution we suggested including these species in *Polystemma*. *Microdactylon* is a monospecific genus described more than a 100 years ago (Brandege, 1908). It shares diagnostic features with *Polystemma*, as the presence of glandular white trichomes, hyaline at maturity. The corolla is campanulate. The ginostegial corona with 5-lobed, unguiculate or filiform appendages adnate to the base of gynostegium, each lobe comprising 2 series, 2 outer liguliform appendages and 2 inner smaller appendages (Juárez-Jaimes & Lozada, 2003). While, the Cs of *M. cordatum* resembles the Cs of *Polystemma canisferum*. The Cs in *M. cordatum* is made up of lobes or filiform appendages distributed in 2 series, an outer series comprising 3 linear appendages with a central appendage ornamented with 3-5 small lobes, and an inner series comprising 2 linear appendages (McDonnell & Fishbein, 2016b). The follicles of *M. cordatum* are like those of *Polystemma*, with fusiform and dotted follicles (Lira Charco et al., 1664 (MEXU!). In the case of *M. angustiloba* the rotate corolla (Robinson & Greenman, 1895), is similar to *P. guatemalense*, its sister species. In the type specimen, the flowers have a similar corona to that of *P. cordifolium* with spatulate lobes (JStor Global Plants, online), but little is known about the floral morphology in this species. The relationship between *M. angustiloba* and *P. guatemalense* shown in the analysis is consistent with previous phylogenetic studies (Krings et al., 2008). Based on this evidence, we proposed to include it within the genus *Polystemma*.

Regarding the traditional circumscription of *Matelea s. l.*, which has underestimated the great morphological diversity in this genus, our study is an attempt to represent the subtribe Gonolobinae as a group morphologically diverse and different from *Matelea s. s.* With both morphologic and phylogenetic evidence, it is possible to provide a solid evidence to relate the species in different genera, and not as it has been traditionally done, including the whole diversity inside *Matelea s. l.* To assess the taxonomy of *Matelea s. l.* and the subtribe Gonolobinae, it is necessary to conduct studies integrating floral features, especially of the corona, that enable the diagnosis of these features and support the genera as distinct. Likewise, it is also necessary to include more species of *Matelea s. l.* in the phylogeny, mainly of Mesoamerica, To represent the morphological disparity in the

different elements in the corona. This will allow a better understanding of the evolutionary history of the lineages and give taxonomic stability with a solid diagnosis of the taxa and their phylogenetic relationships.

This is a character suggested as a key in the process of diversification within the subfamily Asclepiadoideae (Fishebin, 2001). Its diverse arrangements are diagnostic importance at a genus level (Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Krings et al., 2008; Liede & Kunze, 1993; Woodson, 1941). For example, the genera

## ACKNOWLEDGEMENTS

The first author would like to thank the *Posgrado en Ciencias Biológicas* (UNAM) for the received academic formation. To the *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* (CONACYT) for the granted economic support during this period. To César Ramiro Martínez González for his support, assistance and suggestions during the molecular methodology of this study; to María Eugenia Muñiz Díaz de León for her support and for allowing the use of the facilities at the *Taller de Biología de Plantas I y II* of the *Facultad de Ciencias* (UNAM), where the molecular methodologies were carried out and photographs at stereoscope were taken; to Verónica Juárez Jaimes for allowing us to revise the herbarium specimens and extract samples of Asclepiadaceae at the National Herbarium of Mexico (MEXU); to the curators and technicians of the MEXU herbarium, for their assistance during the revision of the specimens; to Katya Romero Soler for facilitating the photographs taken in the wild during her expeditions in Honduras; to Ericka Belén Castro for her suggestions and recommendations about the morphology

## REFERENCES

- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.-H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2014). BEAST 2: A software platform for Bayesian Evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*, 10: e1003537.
- Brandegee, T. S. (1903). Notes and new species of lower California plants. *Zoë*, 5(9), 165.
- Brandegee, T. S. (1908). New species of Mexican plants. *Zoe*, 5(11), 252–253.
- Brandegee, T. S. (1915). *Planta Mexicanae purpusianae*, VII, *University of California Publications in Botany*, 6(8): 189.

- Brandege, T. S. (1920). *Plantae Mexicanae purpusianae*, X. *University of California Publications in Botany*, 7(10), 330.
- Decaisne, J. (1844). Asclepiadeae. In A. De Candolle (Ed.). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 8. (pp. 602-603) FR: Fortin, Masson et Sociorum.
- Donnell-Smith, J. (1909). Undescribed plants from Guatemala and other Central American Republics, *Botanical Gazette*, 47, 256-257.
- Departamento de Botánica, Instituto de Biología (IBUNAM). (online). *Microdactylon cordatum* Brandege, ejemplar de: Herbario Nacional de México (MEXU), Plantas Vasculares. En *Portal de Datos Abiertos UNAM* (en línea), México, Universidad Nacional Autónoma de México. Retrieved from <http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:1127283> (accessed 9 January 2018)
- Doyle, J. J. & Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19: 11–15.
- Endress, M. E., Liede-Schumann, S. & Meve, U. (2014). An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa*, 159(3), 175-194, 517–522.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2012). *ArcGIS Release 10.1*. Redlands, CA.
- Field Museum of Natural History. (2012). The Botany Collections Database. Botany Department, Field Museum of Natural History, Chicago. Retrieved from <http://emuweb.fieldmuseum.org/botany/Query.php> (accessed 14 September 2017).
- Field Museum. (2017). *Matelea araneosa*. Neotropical Live Plant Photos. Retrieved from <https://plantidtools.fieldmuseum.org/en/nlp/catalogue/3684652> (accessed 21 November 2018).
- Fishbein, M. (2001). Evolutionary innovation and diversification in the slowlers of Asclepiadaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88, 603-623.
- Fishbein, M. (2017). Taxonomic adjustments in North American Apocynaceae. *Phytologia*, 99(2), 86–88.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF). (2016). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist Dataset. Retrieved from <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2017-08-23.
- Gray, A. (1885). Contributions to American Botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 20: 295–296.
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17(8), 754–755.
- Huelsenbeck, J. P., Larget, B., Miller, R. E. & Ronquist, F. (2002). Potential applications and pitfalls of bayesian inference of phylogeny. *Systematic Botany*, 51(5), 673–688.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2017). *Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria*. Version March 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Retrieved from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed 29 September 2017).

- JStor Global Plants. (online). Type of *Gonolobus angustilobus* B.L. Robinson & Greenman [family Asclepiadaceae]. *ITHAKA*. Retrieved from <http://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.gh00076346?searchUri=plantName%3D%2522Gonolobus%2Bangustilobus%2522%26syn%3D1> (accessed 10 January 2018).
- Juárez-Jaimes, V. & Lozada, L. (2003). Asclepiadaceae. Fascículo 37. In M. K. Ochoterena & R. L. Medina (Eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. (pp. 61) MX: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Retrieved from [http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras\\_tehuacan/florastehuacan.htm](http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras_tehuacan/florastehuacan.htm) (accessed 9 January 2018).
- Juárez-Jaimes, V., Alvarado-Cárdenas, L. & Villaseñor, J. L. (2007). La familia Apocynaceae *sensu lato* en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(2), 459–482.
- Katoh, K. & Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 772–780.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. & Miyata, T. (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30(14), 3059–3066.
- Katoh, K., Rozewicki, J. & Yamada, K. D. (2017). MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, bbx108.
- Krings, A., Thomas, D. T. & Xiang, Q. (2008). On the generic circumscription of *Gonolobus* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): evidence from molecules and morphology. *Systematic Botany*, 33(2), 403–415.
- Krings, A. & Morillo, G. (2015). A new species in the *Matelea palustris* complex (Apocynaceae, Asclepiadoideae) and a synopsis of the complex of the Guianas and Northern Brazil. *Systematic Botany*, 40(1), 214–219.
- Krings, A. & Saville, A. C. (2007). Two new species and three lectotypifications in the *Ibatia-Matelea* complex (Apocynaceae: Asclepiadoideae) from Northern South America. *Systematic Botany*, 32(4), 862–871.
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T. & Calcott, B. (2017). PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 772–773.
- Lee, B. Y. & Downie, S. R. (2000). Phylogenetic analysis of cpDNA restriction sites and *rsp16* intron sequences reveals relationships among Apiaceae tribes Caucalideae, Scandiceae and related taxa. *Plant Systematics and Evolution*, 221, 35–60.
- Liede, S. (1997). Subtribes and genera of the tribe Asclepiadoideae (Apocynaceae, Asclepiadoideae). A synopsis. *Taxon*, 46(2), 233–247.

- Liede, S. & Kunze, H. (1993). A descriptive system for corona analysis in *Asclepiadaceae* and *Periplocaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 185(3-4), 275-284.
- Liede-Schumann, S., Rapini, A., Goyder, D. J. & Chase, M. W. (2005). Phylogenetics of the New World subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae —Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae and Gonolobinae. *Systematic Botany*, 30(1), 184–195.
- Lozada, L. P. (2010). *Polystemma mirandae* (Apocynaceae, Asclepiadoideae), una nueva especie de México. *Novon*, 20(4), 429–431.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. (2017). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. Retrieved from <http://mesquiteproject.org> (accessed 9 January 2018).
- Mangelsdorff, R. D., Meve, U. & Liede-Schumann, S. (2016). Phylogeny and circumscription of Antillean *Anemotrochus*, gen. nov., and *Tylodontia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae). *Willdenowia*, 46(3), 443–474.
- Martínez-González, C. R., Ramírez-Mendoza, R., Jiménez-Ramírez, J., Gallegos-Vázquez, C. & Luna-Vega, I. (2017). Improved method for genomic DNA extraction for *Opuntia* Mill. (Cactaceae). *Plant Methods*, 13, 82.
- McDonnell, A. (2014). Non-twining milkweed vines of Oklahoma: an overview of *Matelea biflora* and *Matelea cynanchoides* (Apocynaceae). *Oklahoma Native Plant Record*, 14(1), 67–79.
- McDonnell, A. & Fishbein, M. (2016a). *Matelea hirtelliflora* (Apocynaceae), a new species of milkweed vine from Northeast Texas. *Systematic Botany*, 41(3), 781–786.
- McDonnell, A. & Fishbein, M. (2016b). *Polystemma canisferum* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): a distinctive new gonoloboid milkweed vine from Sonora, Mexico. *Phytotaxa*, 246(1), 78–84.
- McDonnell, A., Parks, M. & Fishbein, M. (2018). Multilocus phylogenetics of NewWorld milkweed vines (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Gonolobinae). *Systematic Botany*, 43(1), 77-96.
- Méndez-Larios, I., Ortiz, E. & Villaseñor, J. L. (2004). Las Magnoliophytas endémicas de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Anales del Instituto de Biología*, 75(1), 87–104.
- Metropolis, N. Rosenbluth, A. W., Rosenbluth, M. N., Teller, A. H. & Teller, E. (1953). Equations of states calculations by fast computing machines. *The Journal of Chemical Physics*, 21, 1087–1091.
- Missouri Botanical Garden. (2017). Tropicos.org. Available from <http://www.tropicos.org>. (accessed 16 Aug 2017).
- Morillo, G. (2012). Aportes al conocimiento de las Gonolobinae (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Pittieria*, 36, 13–57.
- Morillo, G. (2013). Aportes al conocimiento de las Gonolobinae II (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria*, 37, 115–154.
- Morillo, G. (2015). Aportes al conocimiento de las Gonolobinae parte III (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria*, 39, 191–258.

- Morillo, G. (2016). Nuevas especies y nuevas combinaciones en las Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae) de Centro y Sudamérica. *Lilloa*, 53(1), 89–106.
- Morillo, G. & Keller, H. A. (2016). Un nuevo género y dos nuevas combinaciones en las Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Bonplandia*, 25(2), 129–143.
- Morillo, G., de Morais, I. L. & Farinaccio, M. A. (2017). *Matelea atrolingua*, una nueva Apocynaceae cuyos lóbulos corolinos semejan la lengua de un mamífero muerto. *Iheringia Série Botânica*, 72(3), 319–324.
- Morillo, G., Fontella, J. P. & Dória, M. V. B. (2013). *Austrochthamalia* (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Gonolobinae), un género nuevo segregado de *Chthamalia* Decne. *Revista de Biología Neotropical*, 10(1), 1–8.
- Morillo, G., Cáceres S.M. & Keller, H. A. (2016). *Cristobalia*, un nuevo género Sudamericano de Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae). *Pittieria*, 40, 122–147.
- Rapini, A., Chase, M. W., Goyder, D. J. & Griffiths, J. (2003). Asclepiadeae classification: evaluating the phylogenetic relationships of the New World Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon*, 52(1), 33–50.
- Rapini, A., Chase, M. W. & Konno, T. U. P. (2006). Phylogenetics of South American Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon*, 55(1), 119–124.
- Robinson, B. L. & Greenman, J. M. (1894). Further new and imperfectly known plants collected in Mexico by C. G. Pringle in the summer of 1893. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 29, 382-394.
- Robinson, B. L. & Greenman, J. M. (1895). Mexican Plants. New and noteworthy plants chiefly from Oaxaca collected by Messrs. C. G. Pringle, L. C. Smith and E. W. Nelson. *American Journal of Science, and Arts ser.*, 3(50), 159.
- Schlechter, F. R. R. (1906). *Labidostelma*. In L. E. T. Loesner (Ed.). *Bulletin de l'Herbier Boissier, sér. 2* 6(10), 843-844.
- Standley, P. C. (1920). *Trees and Shrubs of Mexico*. (Part 1, Vol. 23). US: Smithsonian Institution Government Printing Office, pp. 1182.
- Standley, P. C. (1924). *Trees and Shrubs of Mexico*. (Part 4, Vol. 23). US: Smithsonian Institution Government Printing Office, pp. 1182.
- Standley, P. C. (1938). *Vincetoxicum*. In T. G. Yuncker (Ed) A Contribution to the Flora of Honduras. USA: Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series, 17(4), 387-388.
- Standley, P. C. & Williams, L. O. (1969). Asclepiadaceae. In P. C. Standley & L. O. Williams (Eds.) *Flora of Guatemala – Part VIII, Number 4*. USA: Fieldiana Botany, 24(8/4), 460.
- Stearn, W. T. (2006). *Latín Botánico*. Barcelona. Ediciones Omega, pp. 644.
- Stevens, W. D. (1975). Notes on the genus *Matelea* (Apocynaceae s. l.). *Phytologia* 32(5), 387–406.

- Stevens, W. D. (1983). New species and names in Apocynaceae, Asclepiadoideae. *Phytologia*, 53(6), 401-405.
- Stevens, W. D. (1988). A synopsis of *Matelea* subg. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 47(4), 1533–1564.
- Stevens, W. D. (2001). Asclepiadaceae. In: W. D. Stevens, C. U. Ulloa, A. Pool, O. M. Montiel. *Flora de Nicaragua*. Monographs in Systematic Botany no. 85. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Stevens, W. D. (2005). New and interesting milkweeds (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Novon*, 15(4), 602–619.
- Stevens, W. D. & Morales, J. F. (2009). Apocynaceae. In G. Davidse, S. Sousa, M. Knapp, & F. Chiang (Eds.) *Flora Mesoamericana volumen 4, parte 1-2 Cucurbitaceae a Polemoniaceae*. (pp. 662, 211). MX: Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Biología; Missouri Botanical Garden; The Natural History Museum (London).
- Sundell, E. (1994). Asclepiadaceae Milkweed family. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 27(2), 169–187.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. (1991). Universal primers for amplification of three non coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, 17, 1105–1109.
- Thiers, B. (online). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Retrieved from <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 8 Dec 2017).
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559–902.
- Woodson, E. R. Jr. (1941). North American Asclepiadaceae. I. Perspective of the genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 28, 193–244.

**Fig. 1.** Phylogram obtained through maximum clade credibility with bayesian inference showing the phylogenetic relationship of *Urostephanus* (bold font) within the subtribe Gonolobinae. Bold branches correspond with Bayesian posterior probabilities of 0.95 or above. The numbers indicate the support of branches, which is calculated through Bayesian Posterior Probability (PP). The bars indicate clades representing independent genera from *Matelea s. l.* The species *Funastrum odoratum* was used as outer group, representing the subtribe Oxipetalinae.

**Fig. 2.** Floral and fruit morphology of representative species of the genera *Urostephanus*, *Dictyanthus*, *Ibatia*, *Matelea* and *Polystemma* of the subtribe Gonolobinae. **A-F**, flowers; **A**, *Urostephanus gonoloboides*, bar = 1 cm; **B**, *U. porphyrantha* (granted by Katya Romero Soler, CICY), bar = 0.5 cm; **C**, *Dictyanthus pavonii* Decne., bar = 1.5 cm; **D**, *Ibatia ganglinosa* (Vell.) Morillo (Photography of Alex Popovkin), bar = 1 cm; **E**, *Matelea graciliflora* Krings & Morillo (Photography of Olivier Gaubert), bar = 0.5 cm; **F**, *Polystemma viridiflorum* Decne., bar = 1.5 cm; **G-I**, gynostegium and corona; **G**, *Urostephanus gonoloboides*, bar = 1 mm; **H**, *Dictyanthus pavonii*, bar = 2 mm; **I**, *Polystemma mirandae* Lozada-Pérez, bar = 5 mm; **J-N**, fruits, bar = 1 cm; **J**, *Urostephanus porphyrantha* (granted by Katya Romero Soler, CICY); **K**, *Dictyanthus asper* (Mill.) W.D. Stevens; **L**, *I. maritima* (Jacq.) Decne. (Photography of Acevedo P. "Information provided with the permission of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, 10th and Constitution Ave. N.W., Washington, DC 20560-0193. (<http://www.nmnh.si.edu/>"); **M**, *M. acevedoi* Morillo (Photography of Acevedo P. "Information provided with the permission of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, 10th and Constitution Ave. N.W., Washington, DC 20560-0193. (<http://www.nmnh.si.edu/>"); **N**, *Polystemma guatemalense* (Schltr.) W.D. Stevens (*J. Calónico S. 7843* (MEXU!).

**Fig. 3.** Known geographic distribution of *Urostephanus* and *Polystemma*. **A**, distribution of the species of *Urostephanus*; **B**, distribution of the species of *Polystemma*.

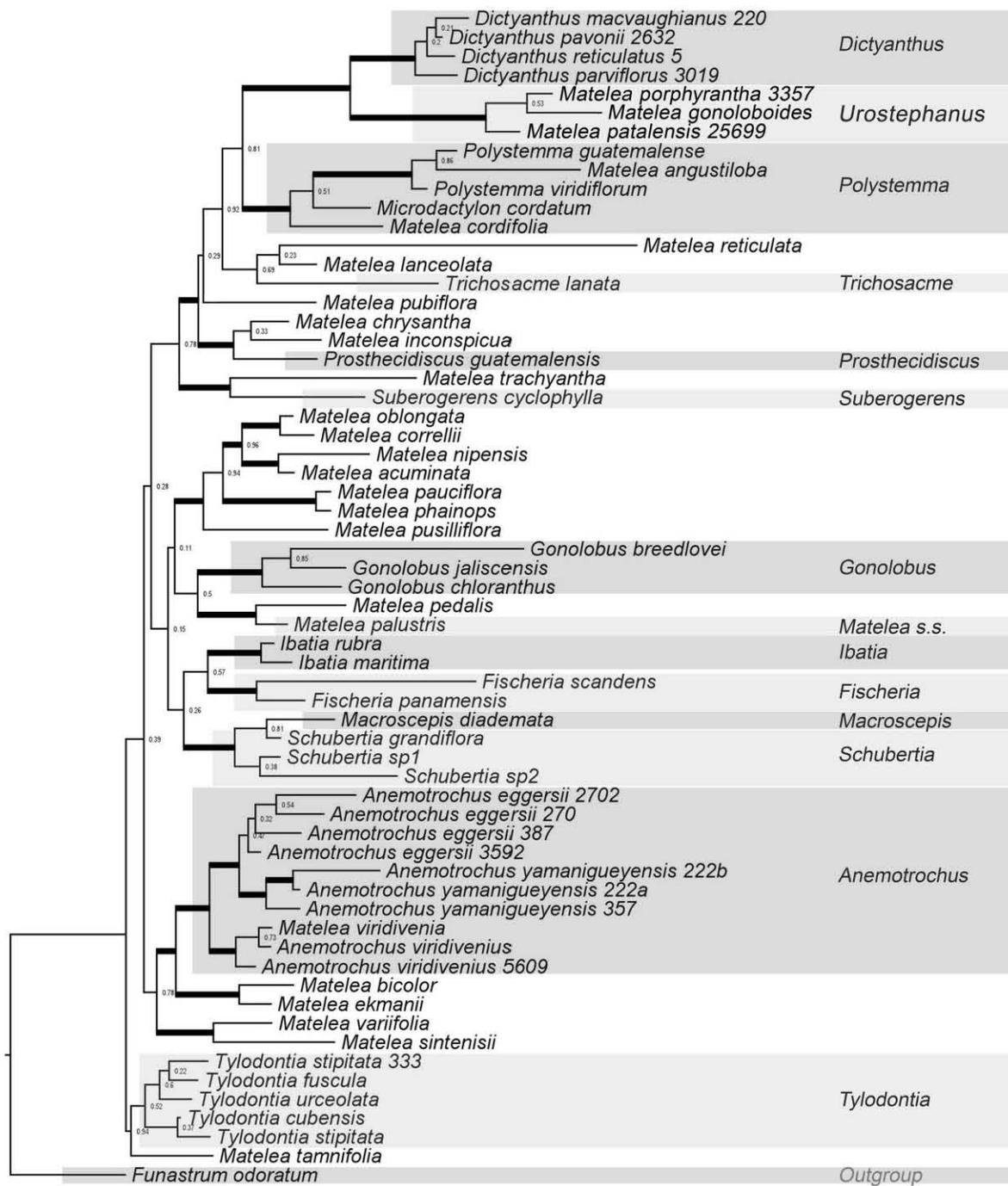


Fig. 1

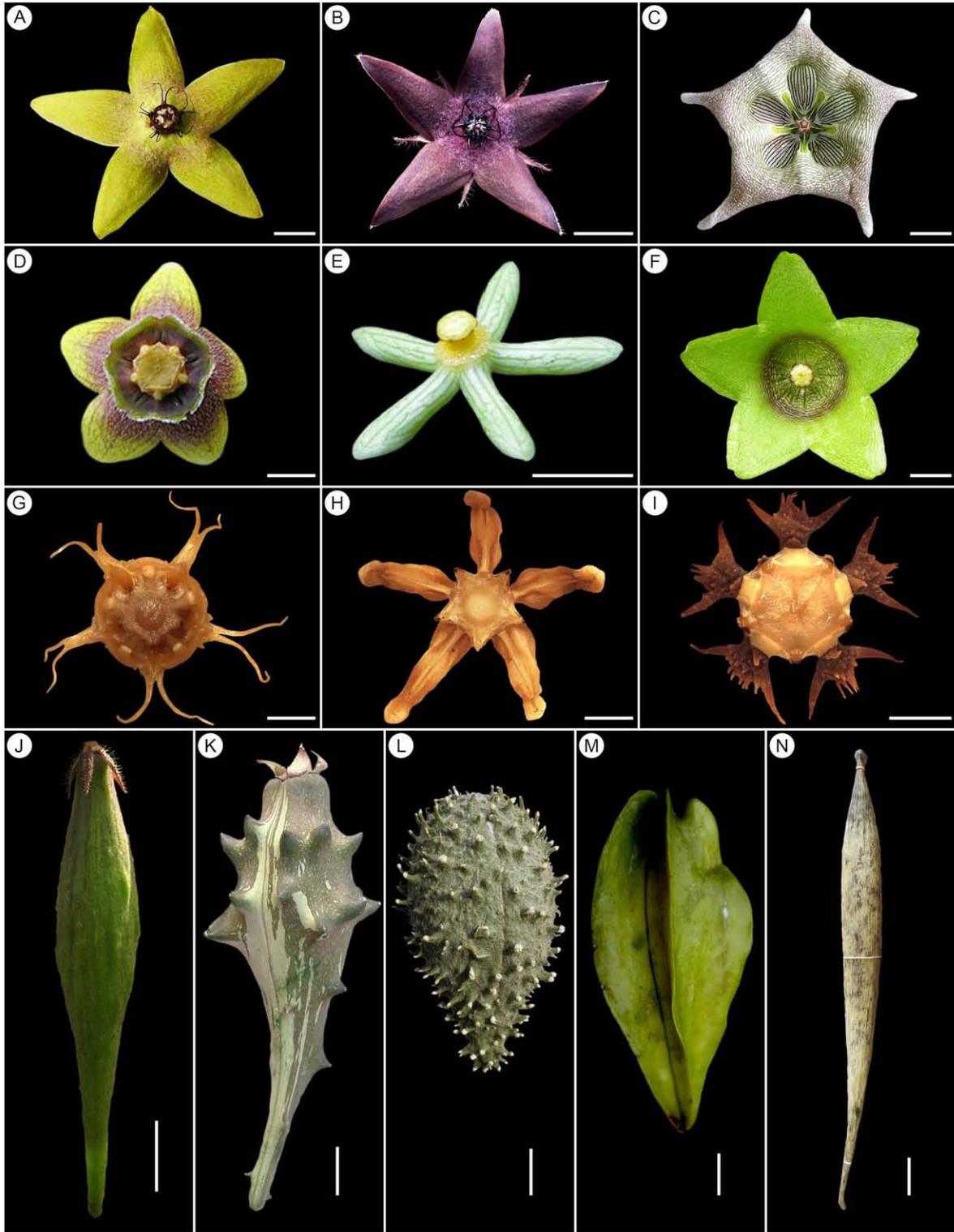


Fig. 2

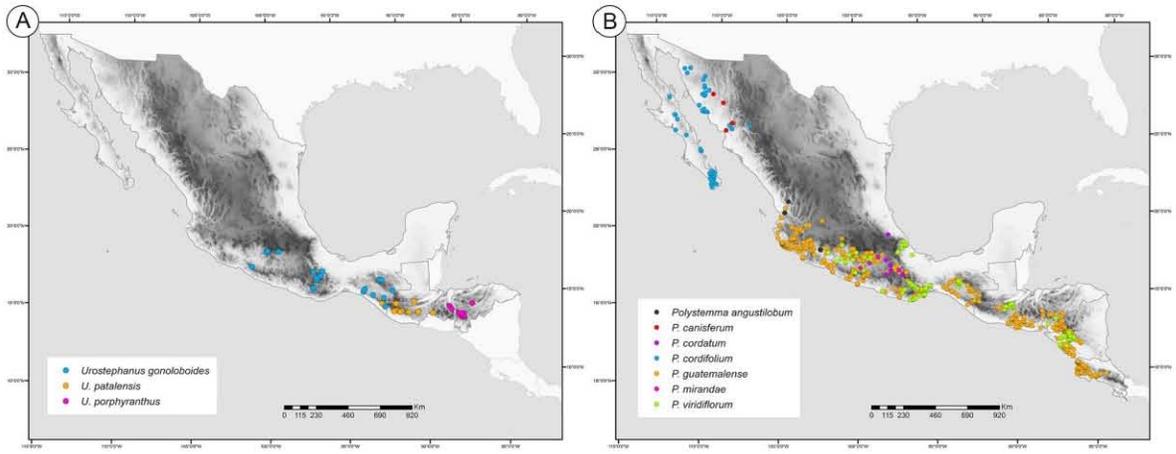


Fig. 3

## Supplementary material 1

List of taxa of the herbarium specimens with updated taxonomic information, voucher, and geographic localization and GenBank access number of the subtribe Gonolobinae (*rps16*, *trnL-F* and *LEAFY*).

Species	Voucher	<i>rps16</i>	<i>trnL-F</i>	<i>LEAFY</i>
<i>Anemotrochus eggersii</i> (Schltr.) Mangelsdorff & al.	Cuba, Liede & Meve 3592 (UBT)	HF547185	HF547131	LN901538
<i>Anemotrochus eggersii</i>	Caicos Islands, Neil 270 (FTG)	HF547186	HF547132	LN901539
<i>Anemotrochus eggersii</i>	Cuba, RMC 387 (FR)	HF547187	HF547133	LN901540
<i>Anemotrochus viridivenius</i> (Alain) Mangelsdorff & al.	Dominican Republic, Veloz & al. 836 (JBSD)	EU038890	EU031637	EU038969
<i>Anemotrochus viridivenius</i>	Dominican Republic, Clase & al. 5609 (JBSD)	LN901514	LN901496	LN901527
<i>Anemotrochus yamanigueyensis</i> Mangelsdorff & al.	Cuba, Mangelsdorff RMC 222a (FR)	LN901524	LN901548	LN901535
<i>Anemotrochus yamanigueyensis</i>	Cuba, Mangelsdorff RMC 222b (FR)	LN901525	LN901549	LN901536
<i>Anemotrochus yamanigueyensis</i>	Cuba, Mangelsdorff RMC 357 (FR)	LN901526	LN929899	LN901537
<i>Dictyanthus macvaughianus</i> (W.D. Stevens) W.D. Stevens	Mexico, Molseed 220 (MEXU)	MH464890	MH464896	—
<i>Dictyanthus parviflorus</i> Hemsl. [= <i>Matelea hemsleyana</i> Woodson]	Mexico, Lozada 3019 (FCME)	MH464891	MH464897	—
<i>Dictyanthus pavonii</i> Decne.	Mexico, Calónico 2632 (FCME)	MH464892	MH464898	—

<i>Dictyanthus reticulatus</i> (Turcz.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl. [= <i>Mateleia reticulata</i> (Engelm. ex A. Gray) Woodson]	Mexico, Cortez 5 (FCME)	MH464893	MH464899	—
<i>Fischeria panamensis</i> Spellman	Costa Rica, Folsom 9364 (DUKE)	EU038832	EU031577	EU038896
<i>Fischeria scandens</i> DC.	Jamaica, Krings 1407 (NCSC)	EU038833	EU031578	EU038897
<i>Funastrum odoratum</i> (Hemsl.) Schltr.	México, Liede & Conrad 2560 (UBT)	AJ699356	AJ290869	—
<i>Gonolobus breedlovei</i> L.O. Williams	Mexico, King 2778 (TEX)	EU038837	EU031582	EU038902
<i>Gonolobus chloranthus</i> Schltldl.	Mexico, Cowan 5513 (TEX)	EU038838	EU031583	EU038903
<i>Gonolobus jaliscensis</i> B.L. Rob. & Greenm.	Mexico, Fishbein 5121 (ARIZ)	EU038845	EU031590	EU038908
<i>Ibatia maritima</i> (Jacq.) Decne. [= <i>Mateleia maritima</i> (Jacq.) Woodson]	Dominican Republic, Goldman 1941 (BH)	EU038875	EU031621	—
<i>Ibatia rubra</i> (H. Karst.) Morillo [= <i>Mateleia rubra</i> (H. Karst.) Spellman & Morillo]	Aruba, Proosdij et al. 667 (NY)	EU038885	EU031632	EU038954
<i>Macroscepis diademata</i> (Ker Gawl.) W.D. Stevens	Guatemala, Heyne s.n. (UBT)	AJ704265	AJ704267	LN901541
<i>Mateleia acuminata</i> (Griseb.) Woodson	Cuba, Krings Mac1 (NCSC)	EU038858	EU031604	—
<i>Mateleia angustiloba</i> (B.L. Rob. & Greenm.) W.D. Stevens	Mexico, Soto 1037 (TEX)	EU038859	EU031605	—
<i>Mateleia bicolor</i> (Britton & P. Wilson) Woodson	Cuba, Krings 1410 (NCSC)	EU038860	EU031606	EU038925

<i>Matelea chrysantha</i> (Greenm.) Woodson	Mexico, Taylor 2384 (DUKE)	EU038861	EU031607	—
<i>Matelea cordifolia</i> (A. Gray) Woodson	Mexico, Stevens 1517 (MSC)	EU038863	EU031609	EU038929
<i>Matelea correllii</i> Spellman	Bahamas, Correll 48157 (DUKE)	EU038864	EU031610	EU038930
<i>Matelea ekmanii</i> (Urb.) Woodson	Cuba, Krings 1411 (NCSC)	EU038869	EU031615	EU038935
<i>Matelea gonoloboides</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Woodson	Mexico, Stevens 1349 (MSC)	EU038870	EU031616	EU038940
<i>Matelea inconspicua</i> (Brandege) Woodson	Mexico, Panero 5804 (TEX)	EU038872	EU031618	EU038942
<i>Matelea lanceolata</i> (Decne.) Woodson	Mexico, Toriz 627 et al. (TEX)	EU038874	EU031620	—
<i>Matelea nipensis</i> (Urb.) Woodson	Cuba, Krings 1412 (NCSC)	EU038876	EU031622	EU038944
<i>Matelea oblongata</i> (Griseb.) Woodson	Cuba, Krings 1413 (NCSC)	EU038877	EU031623	EU038945
<i>Matelea palustris</i> Aubl.	French Guiana, Hequet 576 (NY)	—	EU031624	—
<i>Matelea patalensis</i> (Donn. Sm.) Woodson	Mexico, Stevens & Martínez 25699 (MEXU)	MH464894	MH464900	—
<i>Matelea pauciflora</i> (Spreng.) Woodson	Dominican Republic, Lavastre 2290 (NY)	EU038878	EU031625	—
<i>Matelea phainops</i> Krings	Dominican Republic, Liogier 16617 (NY)	EU038879	EU031626	EU038949
<i>Matelea pedalis</i> (E. Fourn.) Fontella & E.A. Schwarz	Brasil, Rapini 714 (SPF)	AJ704530	AY163699	—
<i>Matelea porphyrantha</i> (Standl.) Woodson	Honduras, Linares 3357 (MEXU)	MH464895	MH464901	—

<i>Matelea pubiflora</i> (Decne.) Woodson	U.S.A., Orzell & Bridges 20226 (USCH)	EU038881	EU031628	EU038951
<i>Matelea pusilliflora</i> L.O. Williams	Mexico, Martínez 14847 (TEX)	EU038882	EU031629	—
<i>Matelea reticulata</i> (Engelm. ex A. Gray) Woodson	U.S.A., Krings L3 (NCSC)	EU038884	EU031631	EU038953
<i>Matelea sintenisii</i> (Schltr.) Woodson	Puerto Rico, Krings 1405 (NCSC)	EU038886	EU031633	EU038955
<i>Matelea tamnifolia</i> (Griseb.) Woodson	Cuba, Krings 1414 (NCSC)	EU038887	EU031634	EU038959
<i>Matelea trachyantha</i> (Greenm.) W.D. Stevens	Mexico, Stevens et al. 2300 (DUKE)	EU038888	EU031635	EU038966
<i>Matelea variifolia</i> (Schltr.) Woodson	Puerto Rico, Krings 1397 (NCSC)	EU038889	EU031636	EU038967
<i>Matelea viridivenia</i> Alain	Dominican Republic, Veloz et al. 836 (JBSD)	EU038890	EU031637	EU038969
<i>Microdactylon cordatum</i> Brandegees [= <i>Matelea cordata</i> (Brandegees) Woodson]	Mexico, Tenorio 11556 (TEX)	EU038862	EU031608	EU038928
<i>Polystemma guatemalense</i> (Schltr.) W.D. Stevens [= <i>Matelea quirosii</i> (Standl.) Woodson]	Mexico, Steinmann 1084 (NY)	EU038883	EU031630	EU038952
<i>Polystemma viridiflorum</i> Decne. [= <i>Matelea decaisnei</i> Woodson]	Mexico, Tucker 2766 (DUKE)	EU038866	EU031612	EU038932
<i>Prosthecidiscus guatemalensis</i> Donn. Sm. [= <i>Matelea prosthecidiscus</i> Woodson]	Mexico, Stevens & Fairhurst 1811 (DUKE)	EU038880	EU031627	EU038950
<i>Schubertia grandiflora</i> Mart.	Argentina, Liede & Conrad 3033 (MSUN, UBT, ULM)	AJ699364	AJ428827	LN901542

<i>Schubertia</i> sp.1	Brazil, Hennen & Hennen 84-228 (PUR)	EU038892	EU031639	—
<i>Schubertia</i> sp.2	Colombia, Murphy & Parra 730 (DUKE)	EU038893	EU031640	—
<i>Suberogerens cyclophylla</i> (Standl.) Morillo [= <i>Matelea cyclophylla</i> (Standl.) Woodson]	Mexico, Stevens et al. 2299 (MSC)	EU038865	EU031611	EU038931
<i>Trichosacme lanata</i> Zucc. [= <i>Matelea lanata</i> (Zucc.) Woodson]	Mexico, Hinton et al. 23755 (TEX)	EU038873	EU031619	EU038943
<i>Tylodontia</i> cf. <i>cubensis</i> Griseb.	Cuba, Liede & Meve 3593 (UBT)	LN901519	LN901500	—
<i>Tylodontia fuscula</i> (C. Wright) Mangelsdorff & al.	Cuba, Mangelsdorff RMC 327 (FR)	LN901520	LN901544	LN901531
<i>Tylodontia stipitata</i> Mangelsdorff & al.	Cuba, Mangelsdorff RMC 332 (FR)	LN901522	LN901546	LN901533
<i>Tylodontia stipitata</i>	Cuba, Mangelsdorff RMC 333 (FR)	LN901523	LN901547	LN901534
<i>Tylodontia urceolata</i> (Griseb.) Mangelsdorff & al.	Cuba, Mangelsdorff RMC 233 (FR)	LN901521	LN901545	LN901532

---

## Supplementary material 2

**Table 1.** Characteristics of the sequences

<b>Region</b>	<i>rps16</i>	<i>trnL-F</i>	<i>LEAFY</i>
Terminals	59	61	37
Characters (bp)	863	915	483
Length (bp)	750-830	362-889	51-447
Divergence (%)	1.522	1.210	8.273
Variation (%)	17.381	7.213	27.329
Informative cells (%)	7.068	2.842	10.766
Gap-free sites	591	292	29
Conserved sites	572	278	27
Nucleotide substitution model (AIC substitution model)	TVM+I+G	TVM+I+G	TRN+I+G

### Supplementary material 3

Proposed conservation category for the *Urostephanus* and *Polystemma* species based on the extension of occurrence (EOO) and occupation area (AOO), according to the criteria of the red list of the International Union for Conservation of Nature. [IUCN], 2017 with cells of 2 km<sup>2</sup>

Species	Specimens	EOO (km <sup>2</sup> )	Category	AOO (km <sup>2</sup> )	Category	Observations	Proposed category
<i>Urostephanus gonoloboides</i>	29	173,9 17.42	LC	108	EN	It has been collected in protected areas like El Triunfo and La Sepultura biosphere reserves in Chiapas, Mexico. Unfortunately, this does not exempt this species from the threat of growing population and land use change	Endangered B2b(ii, iv)
<i>U. patalensis</i>	12	17,98 4.28	VU	48	EN	The registers of this species indicates tolerability of antropogenic disturbance, as it has been found in disturbed pine forest and near roads and highways. The red list of wild plant species has been decreted in Guatemala, which includes this species in the Apendix III (Consejo Nacional de Áreas Protegidas [CONAP], 2001).	Endangered B2b(i, iv)



<i>U. porphyrantha</i>	14	8,172. 21	VU	52	EN	The range of distribution matches the geographic boundaries of the Uyuca reserve (Honduras), which can guarantee its protection. Nevertheless, there are registers of herbarium specimens indicating that this species is threatened by disturbed areas such highways and near human settlements.	Endangered B2b(i, iv)
------------------------	----	--------------	----	----	----	---	--------------------------

<i>Polystemma angustiloba</i>	3	14,32 7.57	VU	12	EN	This species has been poorly collected, and it is known only from the type specimen and some other specimens collected in expeditions. Given its endemic condition, little is known about its distribution, habitat and state of conservation of the ecosystems	Endangered B2b(i, iv)
-------------------------------	---	---------------	----	----	----	---	--------------------------

<i>P. canisferum</i>	4	11,54 2.80	VU	16	EN	This species is known only for some localities. McDonnell & Fishbein (2016)	
----------------------	---	---------------	----	----	----	---	--

suggest that it should be included in the category of Vulnerable D1 of the Red List of the IUCN (2017). We consider to leave it in the same category and to include other criteria.

Vulnerable  
D1,  
B1ab(iv)

<i>P. cordatum</i>	6	17,79 3.84	VU	24	EN	There are few registers and specimens of this species. Although the type locality is in the state of Puebla, there are only two specimens in the herbaria, C.A. Purpus 3836 (UC!) collected in 1907 and T. Lezama, P. 11556 (MEXU!) collected in 1986 (Juárez-Jaimes & Lozada, 2003). Efforts should be made in expanding the knowledge of its distribution in the state of Puebla and in studying the state of its populations	Endangered B2b(i, iv)
--------------------	---	---------------	----	----	----	---	--------------------------

<i>P. cordifolium</i>	52	206,3 62.41	LC	108	EN	The species is very well represented in herbaria and has many registers. Its range of distribution reaches several protected areas, such as the El Vizcaíno Biosphere Reserve, Valle de los Cirios in Baja	Least Concern (LC)
-----------------------	----	----------------	----	-----	----	--	--------------------------

California Sur, and the Cajón del Diablo  
Biosphere Reserve in Sonora

<i>P. guatemalense</i>	505	796,7 69.53	LC	1,820	VU	<p><i>P. guatemalense</i> is the species with the widest range of distribution of the genus. It distributes from North of Mexico down to Costa Rica. There are numerous registers from various regions, including natural parks and protected areas. This species has been collected not only in zones with preserved vegetation, but also in disturbed sites, indicating its tolerance to fragmentation of ecosystems.</p>	Least Concern (LC)
<i>P. mirandae</i>	4	12,18 5.72	VU	16	EN	<p>This is a poorly represented species in herbaria. It is known only in 5 localities or less. Lozada (2010) considered that this species should be assigned to the category of Endangered B1ac(iii) according to IUCN. We agree with this consideration.</p>	Endangered B1ac(iii)

<i>P. viridiflorum</i>	113	479,2 85.07	LC	428	EN	This is a species of wide range of distribution and is well represented in herbaria, although it has a restricted range in particular geographic regions.	Least Concern (LC)
------------------------	-----	----------------	----	-----	----	---	--------------------

## REFERENCES

- Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP). (2001). Resolución No. XX/2001. Guatemala. Retrieved from <https://issuu.com/conap24/docs/m400> (accessed 22 January 2018).
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2017). Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version March 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Retrieved from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed 29 September 2017).
- Juárez-Jaimes, V. & Lozada, L. (2003). Asclepiadaceae. Fascículo 37. In M. K. Ochoterena & R. L. Medina (Eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. (pp. 61) MX: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Retrieved from [http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras\\_tehuacan/florastehucan.htm](http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras_tehuacan/florastehucan.htm) (accessed 9 January 2018).
- Lozada, L. P. (2010). *Polystemma mirandae* (Apocynaceae, Asclepiadoideae), una nueva especie de México. *Novon*, 20(4), 429–431.
- McDonnell, A. & Fishbein, M. (2016). *Polystemma canisferum* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): a distinctive new gonoloboid milkweed vine from Sonora, Mexico. *Phytotaxa*, 246(1), 78–84.

### **Sistemática de *Dictyanthus* e implicaciones evolutivas del grupo**

César Adrián González-Martínez<sup>1</sup>, email: matzihuique@ciencias.unam.mx

Ivalú Cacho González, email: ivalu.cacho@ib.unam.mx

Mark E. Olson, email: molson@ib.unam.mx

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1,2</sup>, email: leonardo.oac77@gmail.com

<sup>1</sup> Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Zip Code 70-282, 04510 México, CDMX, México.

<sup>2</sup> Correspondence author: leonardo.oac77@gmail.com

**En preparación**

## Resumen

*Dictyanthus* comprende 17 especies de lianas herbáceas o erectas de Mesoamérica. Su mayor endemismo ocurre en México con 14 especies. El grupo se caracteriza por tener indumento mixto compuesto por tricomas rectos, uncinados, y glandulares. Las flores presentan corola urceolada con corona ginostegial palmatilobada con los lóbulos adnados parcial o totalmente a la corola. Las especies presentan una gran disparidad morfológica principalmente en las flores. La circunscripción de *Dictyanthus* es controversial siguiendo dos propuestas taxonómicas: por un lado, se ha propuesto considerarlo como un género aceptado dentro de la tribu Gonolobinae, por el otro lado se ha sugerido como subgénero de *Matelea*. En este trabajo abordamos las relaciones filogenéticas al interior del grupo. Incluimos las secuencias moleculares generadas de *Dictyanthus* y de su grupo hermano *Urostephanus*. Se integraron siete caracteres morfológicos de importancia taxonómica a la matriz. Además, para conocer la distribución de los caracteres morfológicos en el grupo se realizó la reconstrucción de caracteres ancestrales de algunos caracteres florales. Se recobró a *Dictyanthus* como grupo monofilético conformado por tres clados principales apoyado por la distribución geográfica, hábitat de las especies, y endemismo. Entre ellos es notable la relación del clado B integrado por *D. aeneus* y *D. yucatanensis*, especies endémicas de la península de Yucatán, y del clado C, por *D. ceratopetalus*, *D. eximius* y *D. tigrinus*, que habitan selvas húmedas. El clado conformado por *D. parviflorus*, *D. macvaughianus* y *D. tuberosus* se caracteriza por compartir hábito erecto, a diferencia del resto de las especies trepadoras. Entre los atributos morfológicos que aparecen repetidamente en la filogenia está la forma de los lóbulos de la corona, el patrón de venación de la corola, y el tipo de inflorescencia, debido a que presentan estados de carácter que surgen repetidamente a lo largo de la historia evolutiva de las especies. Sugerimos que estos atributos puedan estar sometidos a las presiones de selección por parte de los polinizadores y haber favorecido la diversificación de las especies. Este trabajo abre nuevas posibilidades para comprender la diversidad morfológica que se observa en atributos como la corola y la corona dentro de la subtribu Gonolobinae.

**Palabras clave:** biodiversidad; lista roja de la IUCN, lectotipo; morfología; análisis filogenético; complejo de especies; sistemática.

## INTRODUCCIÓN

Existen más de 65 trabajos filogenéticos para la familia Apocynaceae donde se abordan las relaciones filogenéticas de las especies a distintos niveles taxonómicos (Civeyrel & Rowe, 2001; Endress et al., 2014; Fishbein et al., 2018; Krings et al., 2008; Liede-Schuman et al., 2005; Liede-Schumann & Meve, 2013; McDonnell et al., 2018; Meve & Liede, 2002; Morales et al., 2017; Rapini et al., 2003, 2006; Simões et al., 2007, 2010, 2016).

Reconstrucciones filogenéticas en la familia han abordado la evolución de los caracteres vegetativos, reproductivos y de dispersión para conocer su distribución a lo largo de la filogenia (Fishbein, 2001; Fishbein et al., 2018; McDonnell et al., 2018). No obstante, aún no ha sido posible resolver la circunscripción taxonómica de varios grupos, así como las relaciones filogenéticas de varios taxones, o determinar los posibles factores o caracteres que impulsaron la diversificación en los diferentes linajes (Fishbein et al., 2018). La falta de representantes en los estudios filogenéticos impide esclarecer la circunscripción de los taxones, lo que ha generado interpretaciones sin consenso de las relaciones filogenéticas (Krings et al., 2008; Liede-Schumann et al., 2005; Morillo, 2015; Rapini et al., 2003).

Entre los grupos en constante cambio y reevaluaciones taxonómicas destaca la subtribu Gonolobinae de la subfamilia Asclepiadoideae basados en evidencia filogenética (Krings et al., 2008; Mangelsdorff et al., 2016; McDonnell et al., 2018; Morillo, 2015), donde hay una gran diversidad morfológica. La mayor variación se encuentra en las flores, principalmente en la corola y en la corona ginostegial (McDonnell et al., 2018). Sólo de algunos géneros se han evaluado las relaciones entre las especies como en el caso de *Gonolobus* (parcialmente) (Krings et al., 2008), *Anemotrochus* y *Tylodontia* (Mangelsdorff et al., 2016). Un taxón idóneo para evaluar las relaciones filogenéticas de sus especies y la evolución de los caracteres es el género *Dictyanthus* (Gonolobae, Gonolobinae) por ser un grupo morfológicamente cohesivo. En la evaluación de la circunscripción de la subtribu Gonolobinae propuesto por Krings et al. (2008) usando los marcadores moleculares *rps16*, *trnL-F* (cloroplasto) y *LEAFY* (nuclear), se sometió a prueba a *M. dictyantha* Woodson (= *Dictyanthus reticulatus*) y *M. hemsleyana* Woodson (= *D. parviflorus*) como representantes de *Dictyanthus*. Ambas especies forman un clado bien soportado anidado dentro de *Matelea* (ver también Mangelsdorff et al., 2016). En la clasificación más reciente de la familia no se reconoce a *Dictyanthus* como un género aceptado dentro de

Gonolobinae, sino como parte de *Matelea* (Endress et al., 2014). Sin embargo, trabajos recientes apoyan la circunscripción de *Dictyanthus* como un género independiente dentro de la subtribu junto con 36 géneros (McDonnell et al., 2018). McDonnell et al. (2018) recobra a un par de especies de *Dictyanthus* como grupo hermano de las especies *Matelea gonoloboides* (B.L. Rob. & Greenm.) Woodson y *M. patalensis* (Donn. Sm.) Woodson. usando varias regiones moleculares y multilocus, incluyendo *rps16*, *trnL* y *trnL-F*. Estos resultados reabren nuevamente la discusión sobre la circunscripción genérica de *Dictyanthus*, y su relación con el género *Matelea*. No obstante, en la evaluación filogenética más reciente se abordó al grupo hermano de *Dictyanthus* y se reconoció a *M. gonoloboides*, *M. patalensis* y *M. porphyrantha* (Standl.) Woodson como parte de *Urostephanus*, un género restablecido de Gonolobinae. Este trabajo permite esclarecer los límites genéricos en ambos grupos (González-Martínez et al., en rev.a).

*Dictyanthus* es el quinto género con mayor riqueza de especies seguido de *Gonolobus* (ca. 120 spp), *Ibatia*, *Macroscepis* (25 spp) y *Polystemma* (20 spp), sin considerar a las especies de *Matelea* McDonnell et al., 2018). La mayoría de sus especies son endémicas de México, con 14 de las 17 especies restringidas al territorio nacional (Juárez-Jaimes et al., 2007; Stevens, 1975, 1988, 2001). El grupo presenta una gran diversidad morfológica, principalmente en los atributos florales. Se caracteriza por tener tricomas uncinados junto con tricomas rectos y glandulares. Las flores son urceoladas con corona ginostegial palmatilobada, con lóbulos adnados total o parcialmente a la corola. Las especies presentan una gran diversidad morfológica en varios atributos morfológicos, como el hábito, la forma y tamaño de la corola, el patrón de venación de la corola, la forma de los lóbulos de la corona, la forma del ápice del estilo, entre otros (Stevens, 1975, 1988; González-Martínez et al., en rev.b).

A pesar de la importante diversidad morfológica entre las especies de *Dictyanthus*, se desconocen las relaciones entre las especies, así como la distribución de los caracteres a lo largo de la filogenia, que explicarían los patrones y procesos en la diversificación del grupo. Por ello, el presente trabajo busca someter a prueba la monofilia de *Dictyanthus*, evaluar las relaciones filogenéticas entre las especies y poder responder varias interrogantes sobre la evolución de los caracteres y la diversificación de las especies. Dado que la corona es importante para diagnosticar las especies, ¿cómo es la distribución de los patrones

morfológicos de la corona entre las especies del género?, ¿qué caracteres morfológicos y geográficos permiten diagnosticar a los clados?, ¿qué caracteres morfológicos podrían estar involucrados en la diversificación del grupo? Para contestar a estas preguntas, los objetivos del trabajo son 1) plantear hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre las especies de *Dictyanthus* usando datos moleculares y morfológicos; 2) realizar una reconstrucción de caracteres ancestrales de algunos atributos morfológicos de importancia taxonómica y ecológica.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Extracción de ADN

Se extrajo ADN genómico de hojas de ejemplares de herbario de 13 especies de *Dictyanthus*: *Dictyanthus aeneus*, *D. asper*, *D. altatensis*, *D. ceratopetalus*, *D. eximius*, *D. hamatus*, *D. macvaughianus*, *D. pavonii*, *D. parviflorus*, *D. reticulatus*, *D. tigrinus*, *D. tuberosus* y *D. yucatanensis* para reconstruir las relaciones filogenéticas del grupo (Tabla 1). Se muestreó un ejemplar por cada especie. Como grupo externo se usaron las secuencias generadas del clado *Urostephanus* (González-Martínez, en rev.a) (Anexo 2). La extracción de ADN se realizó usando un protocolo modificado de Bromuro de hexadeciltrimetilamonio 2X (CTAB) (Martínez-González et al., 2017), originalmente descrito por Doyle & Doyle (1987).

Se amplificó la región génica *rps16* (Lee & Downie, 2000), y las regiones intergénicas *trnL* y *trnL-F* (Taberlet et al., 1991) del cloroplasto que se han usado en trabajos filogenéticos previos para el grupo (Krings et al., 2008; McDonnell et al., 2018). Además, se amplificaron las regiones génicas *matK* (cloroplasto) y del espaciador *ITS* (nuclear) (White et al., 1990; Schmitz-Linneweber et al., 2001). Las cinco regiones han sido consideradas como candidatos para ser utilizados como código de barras de ADN (Yu et al., 2011). El *trnL-trnF* y el *rps16* han resultado filogenéticamente informativos a nivel genérico dentro de la subtribu Gonolobinae (Liede-Schumann et al., 2005; Krings et al., 2008; Morillo, 2015), y el *ITS* ha podido resolver a nivel específico (Rapini et al., 2006).

El Espaciador Transcrito Interno (*ITS*) del núcleo se amplificó con los iniciadores universales ITS5 (5'-GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3') e ITS4 (5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3') (White et al., 1990). El *ITS* es una región conservada que

codifica una pequeña región del extremo 3' del gen 18S, el ITS 1, el gen completo 5.8S, el ITS 2 y una pequeña porción del extremo 5' del gen 28S de la ARN ribosomal (White et al., 1990). Por su parte, el gen de la madurasa K (*matK*) del cloroplasto se amplificó con los iniciadores 390F (5'-CGA TCT ATT CAT TCA ATA TTT C-3') y 1326R (5'-TCT AGC ACA CGA AAG TCG AAG T-3') (Schmitz-Linneweber et al., 2001). Este gen codifica una madurasa involucrada en el proceso de eliminación de intrones en el Grupo II durante la maduración de transcritos multicistronicos del cloroplasto (Schmitz-Linneweber et al., 2001; Cuénoud et al., 2002; Yu et al., 2011). Por su parte el gen que codifica la proteína ribosomal S16 (*rps16*) del genoma del cloroplasto se amplificó con los iniciadores 5' exón *rps16* (5'-AAA CGA TGT GGN AGN AAR CA-3') y el 3' exón *rps16* (5'-CCT GTA GGY TGN GCN CCY TT-3') (Lee & Downie, 2000). La región génica *rps16* contiene la secuencia intrónica completa de la proteína S16 de la subunidad 40S del ribosoma y aproximadamente la mitad de su exón 3' flanqueante (Lee & Downie, 2000).

Adicionalmente la región no codificante *trnL-F* es una región intergénica de copia única del ADNcp que tiene una elevada frecuencia de mutaciones y por lo tanto una elevada variación genética. Esta región se amplificó en dos fragmentos separados para cubrir completamente la región intergénica *trnL* y *trnL-F* usando los iniciadores c (código B49317) (5'-CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG-3') con d (código A49855) (5'-GGG GAT AGA GGG ACT TGA AC-3'), y e (código B49873) (5'-GGT TCA AGT CCC TCT ATC CC-3') con f (código A50272) (5'-ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG-3') (Taberlet et al., 1991) (Tabla 2).

### **Alineamiento y esquema de partición**

Para el análisis filogenético se incluyeron las secuencias que se han generado de Gonolobinae para tener una amplia representación (ver Krings et al., 2008; Mangelsdorff et al., 2016). Además, se incluyeron las secuencias generadas en este trabajo de *Dictyanthus*. Se realizaron seis matrices para cada una de las regiones moleculares (*trnT-L*, *trnL*, *trnL-F*, *rps16*, *LEAFY*, *ITS* y *matK*) con el software Mesquite versión 3.2 (Maddison & Maddison, 2017) (Tabla 2). Cada una de las matrices se alinearon independientemente usando la versión en línea del algoritmo MAFFT 7 (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) (Katoh et al., 2002, 2017; Katoh & Standley, 2013). Cada alineamiento se revió y editó manualmente

con el software Mesquite v 3.2. Evaluaciones previas en la subtribu muestran que los gaps no ofrecen información adicional al generar diferentes topologías (Mangelsdorff et al., 2006) y fueron considerados como valores perdidos, posterior de haber probado la codificación simple de gaps de Simons & Ochoterena (2000) (análisis no mostrados). Las matrices alineadas se concatenaron en una matriz integrada por 72 taxones con 3,742 caracteres (Fig. 1). Además, se realizó un esquema de partición en Mesquite, señalando cada una de las regiones moleculares para inferir los modelos evolutivos de cada una de las regiones de la matriz particionada. La matriz se exportó para PartitionFinder 2 (Lanfear et al., 2017) y se corrió en la línea de comando para evaluar el mejor modelo para cada una de las particiones con el Criterio de Información Bayesiano (BIC).

### **Caracteres morfológicos**

Se integraron a la matriz molecular siete caracteres morfológicos multiestado para las especies de *Dictyanthus*. Este acercamiento permite conocer la distribución de los caracteres al interior de los grupos y evaluar los caracteres que pudieron haber impulsado la diversificación de las especies (Tabla 3, 4). Se usaron los caracteres que se listan en la Tabla 3 porque son de importancia taxonómica para identificar a las especies. Además, por su similitud morfológica se sugiere que representan potenciales sinapomorfias. Los estados de carácter se delimitaron con la revisión de los ejemplares herborizados y la literatura especializada (Stevens, 1975, 1988; Stevens & Morales, 2001).

### **Inferencia filogenética**

Para inferir la filogenia con datos moleculares y morfológicos el acercamiento filogenético seleccionado fue el de inferencia bayesiana. La matriz concatenada se exportó de Mesquite al formato Nexus para MrBayes conservando el esquema de partición para cada una de las regiones moleculares (Tabla 2). La matriz se editó integrando al inicio los siete caracteres morfológicos para las especies de *Dictyanthus* con la codificación establecida (Tabla 4) usando el modelo GTR con el rango Gamma. La filogenia se infirió con el software MrBayes v3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Para la búsqueda del árbol con mayor probabilidad posterior se muestreo en el espacio de topologías 10 millones de generaciones, muestreando cada mil generaciones. Se usaron cuatro cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC), tres frías y una caliente, con los valores de las temperaturas default. Las cadenas

se acoplaron con el algoritmo de Metropolis-Hastings (MC<sup>3</sup>) (Metropolis et al., 1953; Huelsenbeck et al., 2002). Se incluyó en el análisis el rango de heterogeneidad entre sitios ( $\Gamma$ ) y la proporción de sitios invariantes (I). Además, se obtuvo el cálculo de probabilidad posterior Bayesiano (PP). El rango usado para los datos morfológicos fue el de distribución gamma. El filograma consenso se obtuvo con el comando summarized (comando summt) en MrBayes.

### **Reconstrucción de caracteres ancestrales**

Para conocer los caracteres que podrían estar involucrados en la diversificación de las especies de *Dictyanthus*, y los cambios que ocurrieron en la morfología vegetativa y floral durante su historia evolutiva, se realizó una reconstrucción de estados ancestrales. Este acercamiento permite evaluar la distribución de los caracteres a lo largo de la filogenia. Los caracteres que se evaluaron fueron el hábito, tipo de inflorescencia, forma de la corola, reticulación y la forma de la corona (Tabla 3). Entre estos destaca la corona por ser uno de los caracteres florales de mayor importancia taxonómica y diagnóstica de cada especie (Woodson, 1941; Liede & Kunze, 1993; Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Krings et al., 2008). Se ha sugerido que este carácter está implicado en el proceso de diversificación dentro de la subfamilia Asclepiadoideae (Fishbein, 2001). La reconstrucción de caracteres ancestrales se realizó en Mesquite con máxima verosimilitud, integrando una matriz adicional con los estados de carácter morfológicos (Tabla 4).

## **RESULTADOS**

En el análisis de inferencia bayesiana se recobran en clados a los principales géneros que se han propuesto en la subtribu Gonolobinae con buen valor de soporte ( $PP \geq 0.95$ ) (Fig. 1). Principalmente destaca la posición de *Dictyanthus* dentro del grupo, recobrado como monofilético y al clado *Urostephanus* como su grupo hermano ( $PP = 0.99$ ). Particularmente, el clado donde se encuentra el grupo *Dictyanthus* está conformado por tres clados principales, aquí nombrado A, B y C. El clado A está integrado por las especies *Dictyanthus asper*, *D. altatensis*, *D. parviflorus*, *D. macvaughianus*, *D. tuberosus*, *D. hamatus*, *D. pavonii* y *D. reticulatus* ( $PP = 0.99$ ); el clado B por *D. aeneus* y *D. yucatanensis* ( $PP = 1$ ), y el clado C por *D. ceratopetalus*, *D. eximius* y *D. tigrinus* ( $PP =$

0.99). El valor de soporte de las ramas es alto en la mayoría de los clados, pero otros carecen de soporte como el clado conformado por *D. tuberosus*, *D. macvaughianus* y *D. parviflorus* (PP= 0.67). *D. altatensis* y *D. tigrinus* presentan una mayor longitud de ramas en comparación con las otras especies (Fig. 2).

La distribución geográfica de las especies del clado A es amplia, desde el norte de México hasta el norte de Centroamérica, principalmente cubriendo la vertiente del Pacífico (Fig. 3A). Incluye especies endémicas de la Sierra Madre del Sur, Eje Neovolcánico Transversal y Sierra Madre Occidental. Las especies del clado B restringen su distribución a la Península de Yucatán (Fig. 3B). Las especies del clado C se distribuyen al sur de México hasta Guatemala, incluye especies de selvas húmedas (Fig. 3C).

La forma de los lóbulos de la corona en *Dictyanthus* presentan una gran variación morfológica en las distintas especies. Los lóbulos pueden ser de ocho tipos: 1) vesiculares como en *D. asper*; 2) laminares en *D. sepicola*; 3) lineares en *D. tigrinus*; 4) linear-espatulados en las especies *D. ceratopetalus*, *D. eximius*, *D. lautus*, *D. macvaughianus*, *D. pavonii* y *D. reticulatus*; 5) oblongos con el ápice rugoso esférico como en *D. aeneus*, *D. suffruticosus* y *D. yucatanensis*; 6) subulados como en *D. hamatus*; 7) triangulares como sucede en *D. altatensis*, *D. parviflorus* y *D. tuberosus*, y 8) oblongos con el ápice bífido o espatulado como *D. stevensii* (Material suplementario 1). Los folículos también presentan diferencias importantes entre especies, principalmente en la ornamentación, tamaño y el número de agujones (Fig. 6).

En las especies evaluadas de *Dictyanthus* se presentan seis formas de la corona evaluadas (Tabla 3). La reconstrucción de estados ancestrales muestra que una misma forma de la corona tiene múltiples orígenes en la filogenia (Fig. 4A). La forma linear-espatulado se presenta cinco veces en la filogenia y representa el estado del ancestro hipotético del género. La forma triangular representa el estado ancestral para las especies *D. altatensis*, *D. asper*, *D. parviflorus*, *D. macvaughianus* y *D. tuberosus*. La forma de los lóbulos vesicular caracteriza a la especie *D. asper*, y la oblonga con el ápice esférico rugoso a las especies *D. aeneus* y *D. yucatanensis* (Fig. 4A). La reconstrucción de estados ancestrales del hábito demuestra que 10 especies de *Dictyanthus* con hábito trepador tienen el estado del ancestro hipotético. Las especies *D. parviflorus*, *D. macvaughianus* y *D. tuberosus* se caracterizan por tener hábito erecto, lo que se ve reflejado en las relaciones

filogenéticas de estas especies (Fig. 4B). La reconstrucción de estados ancestrales para el tipo de inflorescencia es ambigua y muestra un tercio de probabilidad de que el estado del ancestro en común sea monocasio, dicasio o cima compuesta. Sólo el clado conformado por *D. altatensis*-*D. asper* comparten la presencia de cima compuesta (Fig. 4C). De manera similar, el patrón de venación en las flores presenta múltiples orígenes en la filogenia. El estado del ancestro hipotético del grupo tiene un cuarto de probabilidad de presencia de los cuatro tipos de venación que se conocen. Sólo el clado conformado por *D. altatensis*-*D. asper* y *D. macvaughianus*-*D. tuberosus* comparten el mismo patrón de venación (Fig. 4E). En contraste, la forma de la corola muestra que el estado del ancestro tiene mayor probabilidad de que haya sido campanulada, carácter que se presenta en 11 especies de *Dictyanthus* excepto en *D. asper* que presenta corola rotada y en *D. tuberosus*, que tiene corola profundamente campanulada (Fig. 4D). Finalmente, para el ápice del estilo, se muestra que la probabilidad del estado ancestral es ambiguo para el grupo con un medio de probabilidad para cóncavo y un medio para apiculado. El clado *D. ceratopetalus*-*D. eximius* salvo *D. tigrinus* (convexo) presentan ápice apiculado, carácter que aparece nuevamente con *D. pavonii*. El clado *D. aeneus*-*D. yucatanensis* tienen ápice cóncavo, carácter que se recobra dos veces más en la filogenia con *D. reticulatus* y *D. hamatus*. El clado conformado por *D. altatensis*-*D. asper* se caracterizan por tener ápice del estilo plano, mientras que el clado *D. parviflorus*-*D. macvaughianus*-*D. tuberosus* se caracterizan por tener ápice convexo, como en *D. tigrinus* (Fig. 4F).

## DISCUSIÓN

El análisis filogenético corrobora las relaciones filogenéticas entre los grupos de Gonolobinae, los cuales se han revisados más a fondo (Krings et al., 2008; Mangelsdorff et al., 2016; McDonnell et al., 2018; González-Martínez et al., en rev.a). En esta contribución se enfocará en discutir las relaciones filogenéticas de *Dictyanthus* y la distribución de los caracteres morfológicos a lo largo de la filogenia para evaluar los atributos o condiciones ecológicas que impulsaron la diversificación del género.

### **Relaciones filogenéticas entre las especies de *Dictyanthus* y evolución de caracteres**

El análisis filogenético corrobora la monofilia de *Dictyanthus* que ha sido planteado anteriormente con un par de especies (Krings et al., 2008; McDonnell et al., 2018). Esto se ve apoyado con alto valor de soporte de las ramas ( $PP \geq 0.95$ ), aunado a la cohesión morfológica del grupo en los caracteres de la corola, la corona y el fruto (Stevens, 1988). Si bien, todas las especies comparten las características diagnósticas del grupo (como la presencia de corola urceolada con corona 5-palmatilobada con lóbulos parcialmente adnados a la corola), existe una gran disparidad morfológica entre las especies en varios atributos como el tipo de inflorescencia, la forma y tamaño de la corola, el patrón de venación de la corola (Fig. 4, 5), la forma de los lóbulos de la corona, la forma del ginostegio, y el tamaño de los folículos (Fig. 6). Entre estas estructuras, la de mayor disimilitud se encuentran las flores (Fig. 5) y son el principal atributo para identificar a las especies (Stevens, 1975, 1988, 2001; Stevens & Morales, 2009). Entre los caracteres de mayor importancia taxonómica se encuentra la forma de la corola, el tamaño de la corola, el patrón de venación, la forma de la corona, entre otros. En general las flores presentan corola campanulada (Fig. 5A-G, K-L) a profundamente campanulada (Fig. 5I-J), y rotada (Fig. 5H). En el género se presentan flores desde 1 cm de diámetro en *D. stevensii* hasta flores de 8-9 cm como *D. tigrinus* (para más detalles morfológicos ver Material suplementario 1). Las relaciones filogenéticas al interior de *Dictyanthus* son difíciles de interpretar en donde es necesario integrar varios atributos morfológicos, de distribución y/o ecológicos para caracterizar a los clados.

El hábito es un atributo que permite reconocer a los clados de plantas trepadoras y al clado de hábito erecto. Las relaciones filogenéticas entre las especies del clado *D. parviflorus* (desde el N de México al N de Centroamérica), *D. macvaughianus* (Guadalajara, Jalisco, Michoacán) y *D. tuberosus* (Sierra Madre Occidental) se caracterizan del resto de las especies del género por tener crecimiento erecto y determinado (Fig. 4B). El surgimiento del hábito erecto en grupos de enredaderas en Asclepiadoideae se ha reportado en *Pherotrichis* Decne. (Gonolobinae), *Cynanchum* L. (Cynanchiinae), *Oxypetalum* R. Br. (Oxypetalinae) y *Vincetoxicum* Wolf (Tylophorinae) (Fishbein et al., 2018). El origen de esta forma de crecimiento podría coincidir con la temporada seca del Mioceno hace cerca de 20-25 millones de años (Fishbein et al., 2018). Esta característica puede ser un ejemplo de la capacidad del grupo para tolerar las condiciones ambientales de regiones secas y

recursos limitados (Box, 1996). Además, la adaptación de las plantas a un ambiente de sequía conllevó a tener tallos más cortos y por consiguiente vasos más angostos como fue demostrado por Olson et al. (2018). Las especies de este clado se distribuyen principalmente en la vertiente del Pacífico en bosque de encino estacionalmente seco y selva baja caducifolia. Morfológicamente, estas especies comparten la presencia de ápice del estilo convexo junto con la especie *D. tigrinus* (Fig. 4F). Cabe señalar que, aunque las especies comparten la misma forma de crecimiento, la forma de los lóbulos de la corona presenta distintas configuraciones. Las especies hermanas *D. tuberosus* y *D. macvaughianus* presentan lóbulos de la corona triangulares y linear-espatulados, respectivamente. Mientras que *D. parviflorus*, especie hermana de ambas, tiene lóbulos triangulares. (Fig. 2, 4A).

Uno de los clados con valor de probabilidad posterior Bayesiano alto ( $PP \geq 90$ ) del clado A es el conformado por *D. altatensis* y su especie hermana *D. asper*. Ambas especies presentan ápice del estilo plano, característica única de este clado (Fig. 4F). La evaluación ecológica de este atributo no se ha estudiado en la subfamilia Asclepiadoideae, pero este tipo de formas se encuentra en otros miembros de Gonolobineae, por lo que podría estar vinculado en guiar a los polinizadores en la remoción de los polinios, como ocurre con otras estructuras asociadas a la flor como la corona (Kunze, 1991). Además, presentan un patrón de venación característico (reticulado en el tubo, limbo y lóbulos), compartido con otras especies como *D. yucatanensis* y *D. reticulatus* (Fig. 4E).

Entre los caracteres diagnósticos del género destaca la forma de la corola. *Dictyanthus* es el único género de la subtribu Gonolobinae en tener corola campanulada sacciforme (Stevens, 1988). Este estado de carácter es compartido por todas las especies, salvo *D. asper* (rotada) y *D. tuberosus* (profundamente campanulada) (Fig. 4D, 5H, M). Además de esta estabilidad, la corola en *Dictyanthus* se puede sugerir como un cambio importante en los grupos de Gonolobineae, ya que su grupo hermano, *Urostephanus*, y en *Polystemma*, grupo hermano del clado *Dictyanthus* y *Urostephanus* presentan flores rotadas o tubulares (Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Stevens & Morales, 2009). La morfología de la corola en *Dictyanthus* podría tener implicaciones en el reconocimiento por los polinizadores como se ha observado en numerosos grupos que muestran preferencia por patrones estereomórficos de las flores (Beattie, 1972; Dafni & Kevan, 1995; Ramírez,

2003). La forma de la corola probablemente está correlacionada con la morfología y fusión de los lóbulos de la corona. Los lóbulos al estar adnados al tubo de la corola y connados a la base del ginostegio podrían ejercer un cambio en el desarrollo y estructura de la corola al formar corolas campanuladas y sacos entre los lóbulos de la corona en donde se dibujan distintos patrones de venación. Un caso notable es el de *D. asper* que al presenta lóbulos de la corona vesiculares que no se extienden hacia el tubo de la corola (Fig. 4A), no impone el desarrollo de una corola campanulada ni la formación de sacos (Fig. 4D). Algo similar podría pasar en otros grupos por ejemplo, se ha reportado que los lóbulos de la corona de las especies de *Polystemma* están basalmente unidos a la corola (Stevens, 2001; Lozada, 2010), pero no impone un cambio morfológico evidente.

Entre los atributos morfológicos seleccionados que surgen repetidamente en los clados se encuentra la forma de los lóbulos de la corona, el patrón de venación de la corola y el tipo de inflorescencia (Fig. 4A, C, E). Estos caracteres están implicados en el despliegue floral y atracción visual de los polinizadores (Leonard et al., 2011), y sometidos a las presiones de selección por parte de los visitantes florales (Fishbein et al., 2018). Durante la evolución del grupo estos caracteres pudieron haber favorecido la formación de múltiples especies, sin dejar de lado que otros caracteres no evaluados pudieron tener un papel durante este proceso. La corona ha sido considerado el principal carácter morfológico que permite diagnosticar grupos (Woodson, 1941; Liede & Kunze, 1993; Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Krings et al., 2008). Se ha sugerido que la corona tiene participación en la atracción, recompensa y como mecanismo que facilita ubicar al polinizador en la flor para remover los polinios (Kunze, 1991, 1997). Aunque parcialmente es posible correlacionar la morfología de la corona con la topología obtenida, cada clado tiene estados de carácter únicos que los caracteriza como el clado B que presenta lóbulos de la corona oblongo con el ápice esférico-rugoso, o como ocurre con *D. hamatus* del clado A que presenta lóbulos subulados. La forma linear espatulado se recobra como estado del ancestro hipotético en común del grupo (Fig. 4A). Sin embargo, este estado de carácter presenta una gran diversidad de formas que no necesariamente refleja una relación filogenética en común, es decir, la similitud morfológica de la corona entre las especies de *Dictyanthus* no necesariamente es un reflejo de ancestría en común. La forma de los lóbulos de la corona podría estar respondiendo a la combinación de condiciones ecológicas en las que las

especies diversificaron. Esta distribución de los caracteres en la filogenia probablemente se relacione con el grupo funcional de polinizadores. Una comprensión más amplia de los polinizadores que visitan las flores de *Dictyanthus* será necesario para corroborar la correlación entre morfología de los lóbulos de la corona y polinizadores.

Otro de los caracteres implicados en el despliegue floral que presentan múltiples orígenes en la filogenia es el patrón de venación de la corola. Por ejemplo, en el clado B, *D. aeneus* carece de un patrón de venación, mientras que *D. yucatanensis* presenta venación reticulada en el tubo, el limbo y los lóbulos de la corola (Fernández-Concha, 2011). Lo mismo ocurre en el clado *D. parviflorus*-*D. macvaughianus*-*D. tuberosus*, donde las dos últimas especies presentan un patrón de venación vertical en el tubo, concéntrico en el limbo y reticulado en los lóbulos, mientras que el primero es reticulado en el tubo, concéntrico en el limbo y reticulado en los lóbulos de la corola (Fig. 4E). Un cambio importante en los patrones de ornamentación es la ausencia y presencia de venación. Existen flores sin patrón de venación aparente como ocurre con *D. aeneus* y en ocasiones en *D. asper*, pero en la mayoría de las especies las corolas tienen un patrón reticulado muy llamativo (Figs. 4E, 5). Las diferentes combinaciones de forma de la corola, patrón de reticulación y los arreglos de la inflorescencia constituyen una forma de entender como las especies del género han explorado el morfoespacio floral. Trabajos de polinización y visitantes florales serán necesarios para comprender la morfología floral y la relevancia de los patrones de venación como señal de atracción de los polinizadores.

Poco se conoce sobre los atributos florales implicado en la polinización de *Dictyanthus*. Se ha registrado que algunas especies tienen olor fétido, como *D. sepicola* [E. Ramírez M. 141 (IBUG)], mientras que otras tienen olor a fruta podrida, como *D. pavonii* [(J. Guerrero Nuño 242 (IBUG)], mientras que en las otras especies se carece de datos. Son escasos los ejemplares que cuentan con información sobre los visitantes florales. Sólo existe registros de himenópteros visitando las flores de *D. pavonii* [J. Guerrero Nuño 242 (IBUG)]. Como se ha observado en otros géneros de la familia (Ollerton et al. 2018), probablemente más de un polinizador puede estar interviniendo en la polinización por los diversos estados de carácter que presentan las flores; por ejemplo, el número de flores por inflorescencia, el tamaño de la corola, la coloración, el patrón de venación, la fragancia, la forma de los lóbulos de la corona, el ápice del ginostegio, entre otros. A pesar de que estos

caracteres son de importancia evolutiva, en la reconstrucción de caracteres ancestrales no existen patrones o similitudes que permitan diagnosticar clados dentro de *Dictyanthus*

Además de los atributos florales, los folículos con aguijones son distintivos en *Dictyanthus*. Además de *Dictyanthus* otros taxones presentan aguijones o proyecciones como ocurre con varias especies de *Ibatia*, *Matelea s. l.*, *Schubertia*, *Suberogerens* entre otros. Se ha sugerido que los frutos con aguijones o proyecciones son una homoplasia entre distintos géneros o grupos de especies de la subtribu Gonolobinae (McDonnell et al., 2018). Sin embargo, existen diferencias importantes en la forma en la que se presentan, por ejemplo, en *Ibatia* los aguijones son cónicos con la punta capitada suberosa (Klings & Saville, 2007); en *Schubertia* los aguijones son cortos y triangulares; mientras que los folículos en *Suberogerens* son verrucoso-muricados (Morillo, 2015). En *Dictyanthus* los aguijones son cónicos de base ensanchada, rectos o ligeramente curvados (Stevens, 1988). Dentro de *Dictyanthus* los frutos pueden ser de importancia taxonómica. Sin embargo, se carece de esta información para varias especies (Material suplementario 1). El folículo en conjunto con el hábito, la forma de la lámina de las hojas y distribución geográfica de las especies son caracteres que permiten identificar a las especies en ausencia de flores.

### **Potencial origen de *Dictyanthus***

De acuerdo con la distribución geográfica del género y con apoyo en la filogenia, éste pudo haberse originado en regiones tropicales y húmedas del norte de Centroamérica y sur de México y ampliar su distribución al centro y norte de México. Esta hipótesis coincide con la distribución geográfica de las especies del clado *Urostephanus*, grupo hermano de *Dictyanthus* (Fig. 2D). Las especies del clado C y de *Urostephanus* presentan la distribución más hacia la parte sur del país, y se caracterizan por habitar lugares muy húmedos como la selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia y bosques de pino-encino (Fig. 3C). Por otra parte, el clado B integrado por *D. aeneus*-*D. yucatanensis* restringe su distribución a la Península de Yucatán (Fig. 3B), donde existen regiones de selvas secas y dunas costeras. Mientras que el clado A se distribuye a lo largo de México, principalmente en la vertiente del Pacífico en regiones tropicales y subtropicales secas. En esta región las condiciones climáticas y orográficas pudieron ofrecer la posibilidad de múltiples eventos de especiación. Este patrón de ir diversificando hacia zonas más secas

hacia Norteamérica se ha visto en otros taxones, por ejemplo, los géneros más diversos de Cactaceae (Vázquez-Sánchez et al., 2013; Hernández-Hernández et al., 2014). A reserva de que esta hipótesis sea probada, la distribución geográfica y el análisis filogenético serán herramientas importantes para comprender la diversificación de las especies, su distribución actual y su origen.

## CONCLUSIONES

Las relaciones filogenéticas que se recobraron apoyan la monofilia de *Dictyanthus* y el de su grupo hermano *Urostephanus*. Este trabajo aporta más elementos para reconocer a *Dictyanthus* como un grupo aceptado de la subtribu Gonolobinae. Al interior del grupo las especies de *Dictyanthus* presentan una gran disparidad morfológica en varios caracteres vegetativos, florales y del fruto. Entre los principales caracteres que permiten apoyar las relaciones filogenéticas destaca el hábito, la morfología de los lóbulos de la corona y el ápice del estilo, además de la distribución geográfica. No obstante, en combinación con otros caracteres como lo es la forma de la corola, el tipo de patrón de venación de la corola, la forma de la inflorescencia, pudieron ser detonadores en la diversificación. Sin dejar de lado el clima, vegetación y la orografía de México, ya que la mayoría de las especies del género son endémicas del país y habitan regiones muy particulares del territorio nacional, en intervalos altitudinales definidos. Existen otros aspectos que no se han evaluado a nivel supraespecífico como es la presión de selección de los polinizadores en la morfología floral, principalmente en el patrón de venación de la corola y la forma de los lóbulos de la corona. Esta cuestión podría tener una fuerte relación en el patrón morfológico que presentan las flores de cada una de las especies endémicas. Además, considerando que las presiones de selección (grupos funcionales de polinizadores, ambientales o ecológicas) son distintas en las comunidades donde se distribuyen las especies

A reserva de otras evaluaciones en la subtribu se espera que la similitud morfológica en los caracteres que observamos entre las especies de cualquiera de los otros géneros muestre una historia evolutiva igualmente similar, considerando el alto porcentaje de endemismo, con múltiples orígenes de los caracteres en la filogenia. Este escenario abre nuevas oportunidades de estudio para comprender la diversidad morfológica que se observa en los principales atributos taxonómicos como la corola y la corona. Si bien, estos

caracteres permiten diagnosticar a nivel de género, a nivel interespecífico se presenta un diverso mosaico de posibilidades ontogenéticas que ha evitado comprender los límites genéricos dentro del grupo.

## Referencias

- Beattie, A. J. 1972. The pollination ecology of *Viola*. 2, pollen loads of insect-visitors. *Watsonia* 9: 13-25.
- Box, E. O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7(3): 309-320.
- Civeyrel, L. & Rowe, N. 2001. Phylogenetic relationships of Secamonoideae based on the plastid gene *matK*, morphology, and biomechanics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88(4): 583-602.
- Cuénoud, P., Savolainen, V., Chatrou, L. W., Powell, M., Grayer, R. J. & Chase, M. W. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *ATPb*, y *matK* DNA sequences. *American Journal of Botany* 89(1): 132-144.
- Dafni A. & P. G. Kevan. 1995. Hypothesis on adaptive features of the compound eye of bees: Flower-specific specializations. 9: 236. <https://doi.org/10.1007/BF01237770>
- Doyle, J. J. & Doyle, J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- Endress, P. K. 2016. Development and evolution of extreme synorganization in angiosperm flowers and diversity: a comparison of Apocynaceae and Orchidaceae. *Annals of Botany* 117: 749-767.
- Endress, M. E., Liede-Schumann, S. y Meve, U. 2014. An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa* 159(3): 175-194.6
- Fernández-Concha, G. C. 2011. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae) en Yucatán: hermanas, “juntas pero no revueltas”. *Desde el Herbario CICY* 3: 10-11.
- Fishbein, M. 2001. Evolutionary innovation and diversification in the flowers of Asclepiadaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 603-623.
- Fishbein, M., Livshultz, T., Straub, S. C. K., Simões, A. O., Boutte, J., McDonnell, A., Foote, A. 2018. Evolution on the backbone: Apocynaceae phylogenomics and new perspectives on growth forms, flowers, and fruits. *American Journal of Botany* 105(3): 495-513.

- González-Martínez, C. A., Lozada-Pérez, L., Alvarado-Cárdenas, L. O. (en revisión.a). New contributions to subtribe Gonolobinae (Apocynaceae: Asclepiadoideae): Resurrection of the genus *Urostephanus* and taxonomic considerations on *Polystemma*. *Systematics and Biodiversity*.
- González-Martínez, C. A., Lozada-Pérez, L., Alvarado-Cárdenas, L. O. (en revisión.b). *Dictyanthus stevensii* (Apocynaceae; Asclepiadoideae; Gonolobinae), an unusual and new species from the Zoque forest, in the Chimalapas región in the state of Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa*
- Hernández-Hernández, T., Brown, J. W., Schlumpberger, B. O., Eguiarte, L. E., Magallón, S. 2014. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202: 1382-1397.
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17(8): 754–755.
- Huelsenbeck, J. P., Larget, B., Miller, R. E. & Ronquist, F. 2002. Potential applications and pitfalls of bayesian inference of phylogeny. *Systematic Botany* 51(5): 673–688.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2017. Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version March 13. Prepared by the *Standards and Petitions Subcommittee*. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (acceso 29 Sep 2017).
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. & Miyata, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* 30(14): 3059–3066.
- Katoh, K. & Standley, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30(4): 772–780.
- Katoh, K., Rozewicki, J. & Yamada, K. D. 2017. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, bbx108.
- Krings, A. & Saville, A. C. 2007. Two new species and three lectotypifications in the *Ibatia-Mateleia* complex (Apocynaceae: Asclepiadoideae) from Northern South America. *Systematic Botany* 32(4): 862-871.
- Krings, A., Thomas, D. T. & Xiang, Q. 2008. On the generic circumscription of *Gonolobus* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): evidence from molecules and morphology. *Systematic Botany* 33(2): 403–415.

- Kunze, H. 1991. Structure and function in asclepiad pollination. *Plant Systematics and Evolution* 176: 227-253.
- Kunze, H. 1997. Corona and néctar system in Asclepiadinae (Asclepiadaceae). *Flora* 192: 175-183.
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T. & Calcott, B. 2017. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 772–773.
- Leonard, A., Dornhaus, A., Papaj, D. R. 2011. Forget-me-not: Complex floral displays, inter-signal interactions, and pollinator cognition. *Current Zoology* 57(2): 215-224.
- Lee, B. Y. & Downie, S. R. 2000. Phylogenetic analysis of cpDNA restriction sites and *rsp16* intron sequences reveals relationships among Apiaceae tribes Caucalideae, Scandiceae and related taxa. *Plant Systematics and Evolution* 221: 35-60.
- Liede, S. & Kunze, H. 1993. A descriptive system for corona analysis in *Asclepiadaceae* and *Periplocaceae*. *Plant Systematics and Evolution* 185(3-4): 275-284.
- Liede-Schumann, S., Rapini, A., Goyder, D. J. & Chase, M. W. 2005. Phylogenetics of the New World subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae —Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae and Gonolobinae. *Systematic Botany* 30(1): 184–195.
- Liede-Schumann, S. & Meve, U. 2013. The Orthosiinae revisited (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 99(1): 44-81.
- Lozada, L. P. 2010. *Polystemma mirandae* (Apocynaceae, Asclepiadoideae), una nueva especie de México. *Novon* 20(4): 429–431.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. Available from <http://mesquiteproject.org>
- Mangelsdorff, R. D., Meve, U. & Liede-Schumann, S. 2016. Phylogeny and circumscription of Antillean *Anemotrochus*, gen. nov., and *Tylodontia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae). *Willdenowia* 46(3): 443–474.
- Martínez-González, C. R., Ramírez-Mendoza, R., Jiménez-Ramírez, J., Gallegos-Vázquez, C. & Luna-Vega, I. 2017. Improved method for genomic DNA extraction for *Opuntia* Mill. (Cactaceae). *Plant Methods* 13: 82.

- Meve, U. & Liede, S. 2002. A molecular phylogeny and generic rearrangement of the stapelioid Ceropegieae (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Plant Systematic and Evolution* 234: 171-209.
- McDonnell, A., Parks, M., Fishbein, M. 2018. Multilocus phylogenetics of new world milkweeds vines (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Gonolobinae). *Systematic Botany* 43(1): 77-96.
- Metropolis, N. Rosenbluth, A. W., Rosenbluth, M. N., Teller, A. H. & Teller, E. 1953. Equations of states calculations by fast computing machines. *The Journal of Chemical Physics*, 21: 1087–1091.
- Morales, J. S., Endress, M. E. & Liede-Schumann, S. 2017. Systematics of *Prestonia* (Apocynaceae: Apocynoids: Echiteae) 80 years after Woodson. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 102(3): 520-541.
- Morillo, G. 2015. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae parte III (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 39: 191–258.
- Ollerton, J., Liede-Schumann, S., Endress, M. E., Meve, U., Rech, A. R., Shuttleworth, A., ... & Bernhardt, P. (2018). The diversity and evolution of pollination systems in large plant clades: Apocynaceae as a case study. *Annals of Botany*.
- Olson, M. E., Soriano, D., Rosell, J. A., Anfodillo, T., Donoghue, M. J., Edwards, E. J., León-Gómez, C., Dawson, T., Camarero, J. J. M., Castorena, M., Echeverría, A., Espinosa, C. I., Fajardo, A., Gazol, A., Isnard, S., Lima, R. S., Marcati, C. R. & Méndez-Alonzo, R. 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Science* 115(29): 7551-7556.
- Ramírez, N. 2003. Floral specialization and pollination: a quantitative analysis and comparison of the Leppik and the Faegri and van der Pijil classification systems. *Taxon* 52: 687-700.
- Rapini, A., Chase, M. W., Goyder, D. J. y Griffiths, J. 2003. Asclepiadeae classification: evaluating the phylogenetic relationships of New World Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon* 52: 33-50.
- Rapini, A., Chase, M. W. y Konno, T. U. P. 2006. Phylogenetics of South American Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon* 55: 119-124.
- Schmitz-Linneweber, C., Maier, R. A., Alcaraz, J. P., Cottet, A., Hermann, R. G. & Mache, R. 2001. The plastid chromosome of spinach (*Spinacia oleracea*): complete nucleotide sequence and gene organization. *Plant Molecular Biology* 45: 307-315.

- Simmons, M. P. & Ochoterena, H. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 49: 369-381.
- Simões, A. O., Livshultz, T., Conti, E. & Endress, M. E. 2007. Phylogeny and systematics of the Rauvolfioideae (Apocynaceae) based on molecular and morphological evidence. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 268-297.
- Simões, A. O., Endress, M. E. & Conti, E. 2010. Systematics and character evolution of Tabernaemontaneae (Apocynaceae, Rauvolfioideae) based on molecular and morphological evidence. *Taxon* 59(3): 772-790.
- Simões, A. O., Kinoshita, L. S., Koch, I., Silva, M. J. & Endress, M. E. 2016. Systematics and character evolution of *Vincea* (Apocynaceae). *Taxon* 65(1): 99-122.
- Stevens, W. D. 1975. Notes on the genus *Matelea* (Apocynaceae s. l.). *Phytologia* 32(5): 387-406.
- Stevens, W. D. 1988. A synopsis of *Matelea* subg. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 47(4): 1533-1564.
- Stevens, W. D. 2001. Asclepiadaceae. In: W. D. Stevens, C. U. Ulloa, A. Pool, O. M. Montiel. *Flora de Nicaragua*. Monographs in Systematic Botany no. 85. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., Arias, S. & Ochoterena, H. 2013. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cacteeae (Cactaceae). *Systematic and Biodiversity* 11(1): 103-116.
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenies. In: Innis, M. A., Gelfand, D. H., Sninsky, J. J. & White, T. (Eds.) *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, pp. 135-322.
- Woodson, E. R. Jr. 1941. North American Asclepiadaceae. I. Perspective of the genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 28: 193-244.
- Yu, J., Xue, J. H. & Zhou, S. L. 2011. New universal *matK* primers for DNA barcoding angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* 49(3): 176-181.

**Figura 1.** Filograma de máxima credibilidad de los clados resultado de inferencia bayesiana donde se muestra la posición del clado *Dictyanthus* y *Urostephanus* (cuadro azul claro y azul oscuro, respectivamente). El ancho de las ramas representa el soporte de los nodos  $PP \geq 0.95$ . En cuadros grises se muestra los géneros recobrados en clados.

**Figura 2.** Filograma de máxima credibilidad de los clados resultado de inferencia bayesiana, integrando datos moleculares y morfológicos del género *Dictyanthus* y su grupo hermano. El ancho de las ramas representa el soporte de los nodos  $PP \geq 0.95$ .

**Figura 3.** Distribución geográfica conocida de las especies de *Dictyanthus* relacionadas en clados. A. Clado A; B. Clado B; C. Clado C; D. *Urostephanus* (grupo externo).

**Figura 4.** Reconstrucción de estados ancestrales de *Dictyanthus*. A. Lóbulos de la corona; B. Hábito; C. Tipo de inflorescencia. **Continuación.** D. Forma de la corola; E. Patrón de venación de la corola; F. Forma del ápice del estilo.

**Figura 5.** Representación de algunas flores de *Dictyanthus* de ejemplares herborizados. A. *Dictyanthus tigrinus*, Cortes 408 (MEXU); B. *D. pavonii*, Anderson 12719 (MEXU); C. *D. reticulatus*, Rivera 469 (FCME); D. *D. lautus*, Santana 7823 (IBUG); E. *D. ceratopetalus*, Linares 5027 (MEXU); F. *D. macvaughianus*, Martínez 39546 (IBUG); G. *D. aeneus*, Cabrera 9682 (MEXU); H. *D. asper*, Lozada 1922 (FCME); I. *D. hamatus*, Diego 6672 (FCME); J. *D. eximius*, Stevens 26651 (MEXU); K. *D. altatensis*, Ventura 8820 (MEXU); L. *D. yucatanensis*, Cabrera 10166 (MEXU); M. *D. tuberosus*, Pringle 4482 (MEXU); N. *D. stevensii*, Maya 3463 (MEXU). Barra 2 cm.

**Figura 6.** Representación de algunos folículos de *Dictyanthus* de ejemplares herborizados. A. *Dictyanthus hamatus*, Diego 6672 (FCME); B. *D. pavonii*, Eufrazio 95 (MEXU); C. *D. asper*, Rendón s.n. (FCME); D. *D. yucatanensis*, Cabrera 10166 (MEXU); E. *D. aeneus*, Rivera 742 (MEXU); F. *D. reticulatus*, Sandoval 169 (MEXU); G. *D. sepicola*, Flores-Franco 2955 (MEXU); H. *D. tuberosus*, Tenorio 16639 (MEXU); I. *D. parviflorus*, Lozada 3019 (FCME). Barra 2 cm.

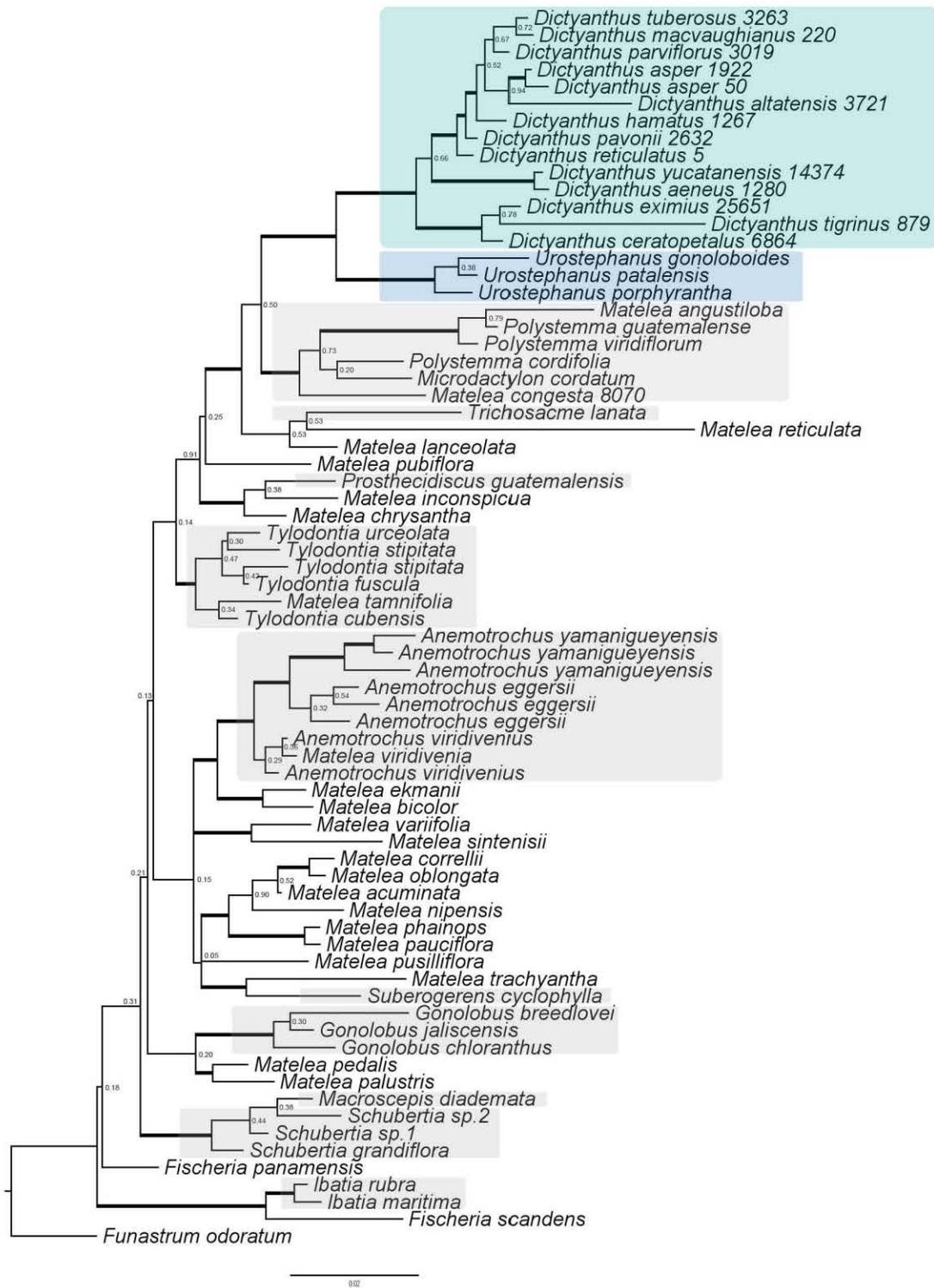


Fig. 1

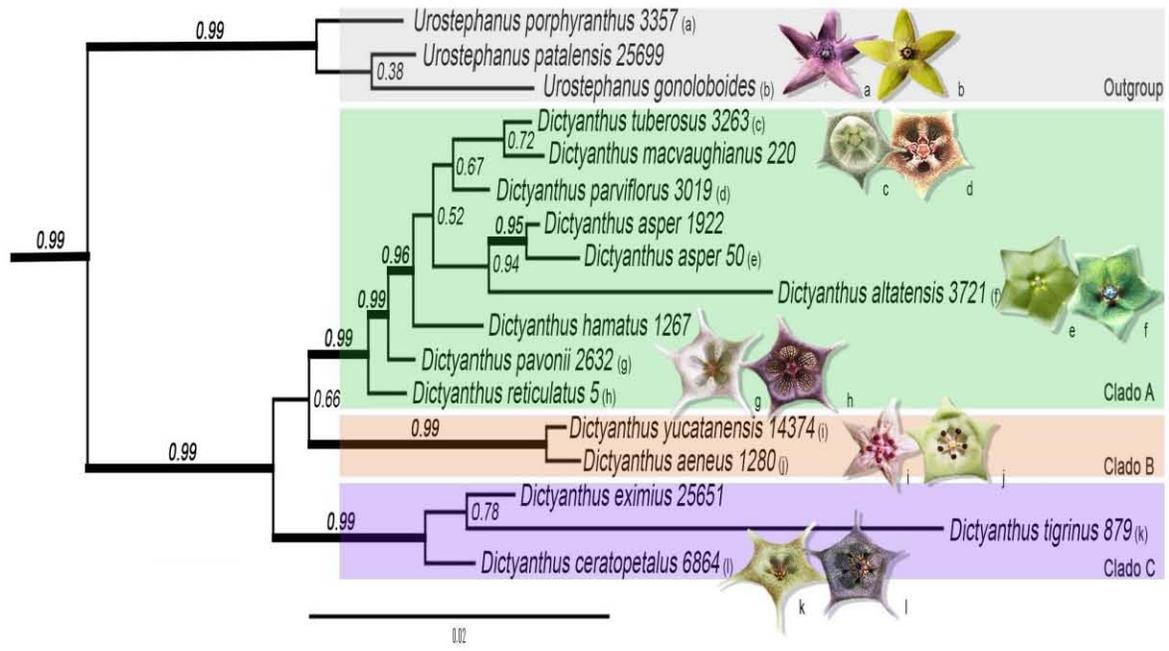


Fig. 2

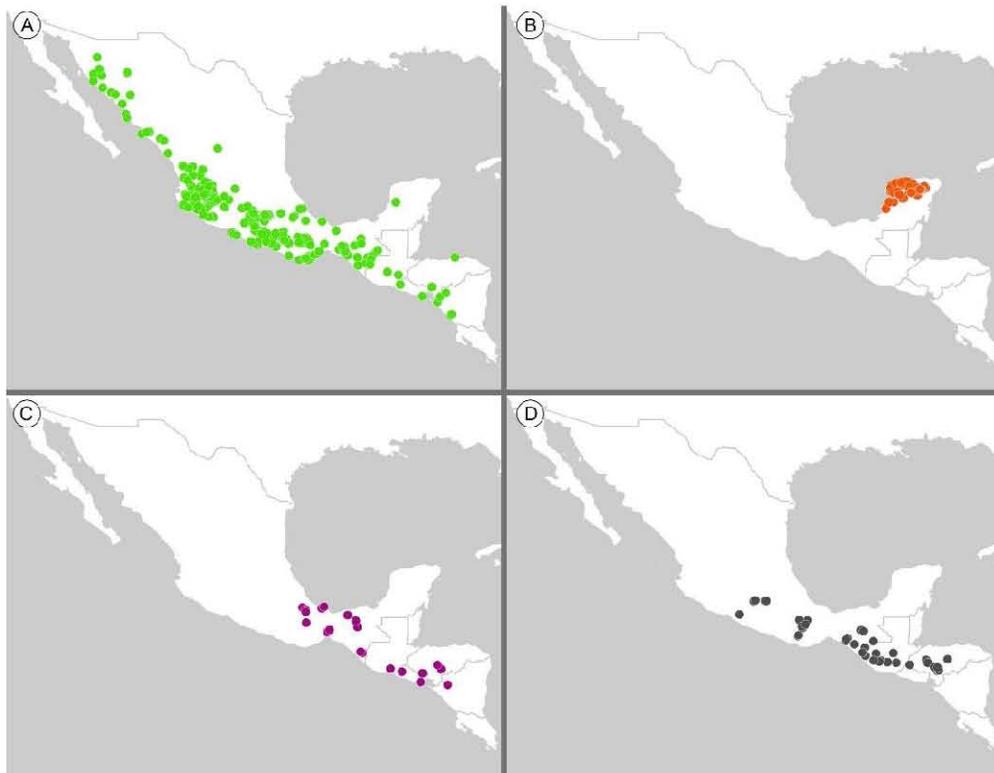


Fig.3

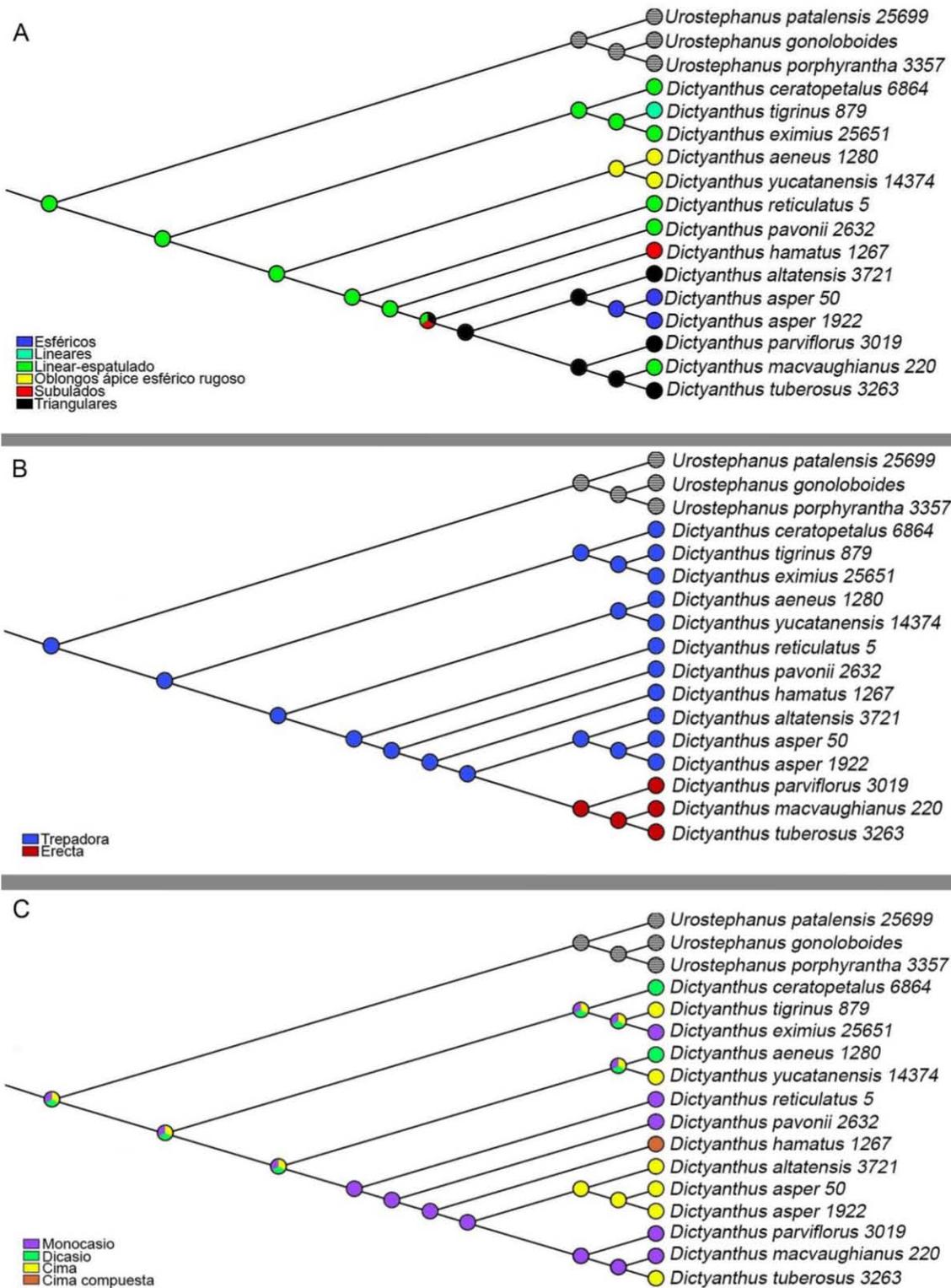


Fig. 4

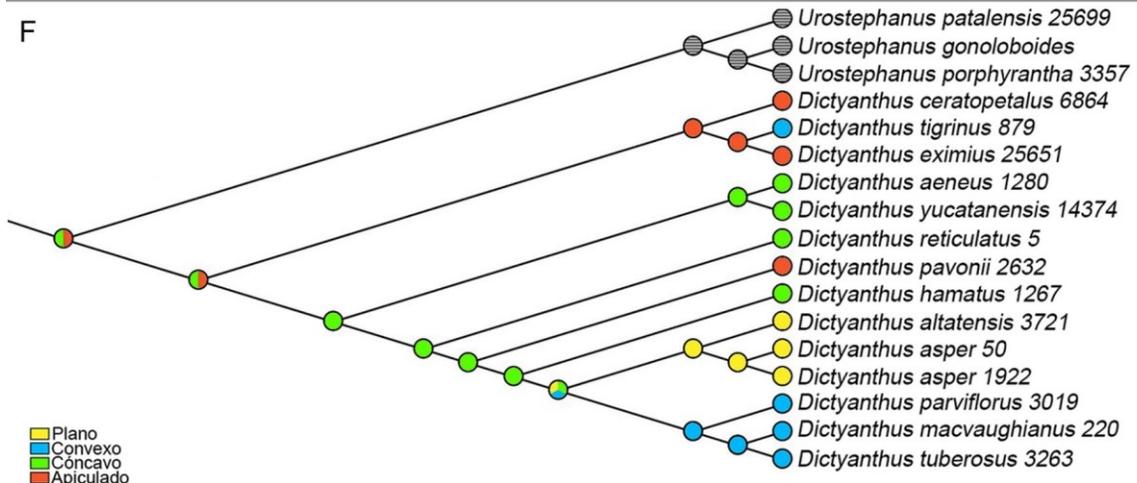
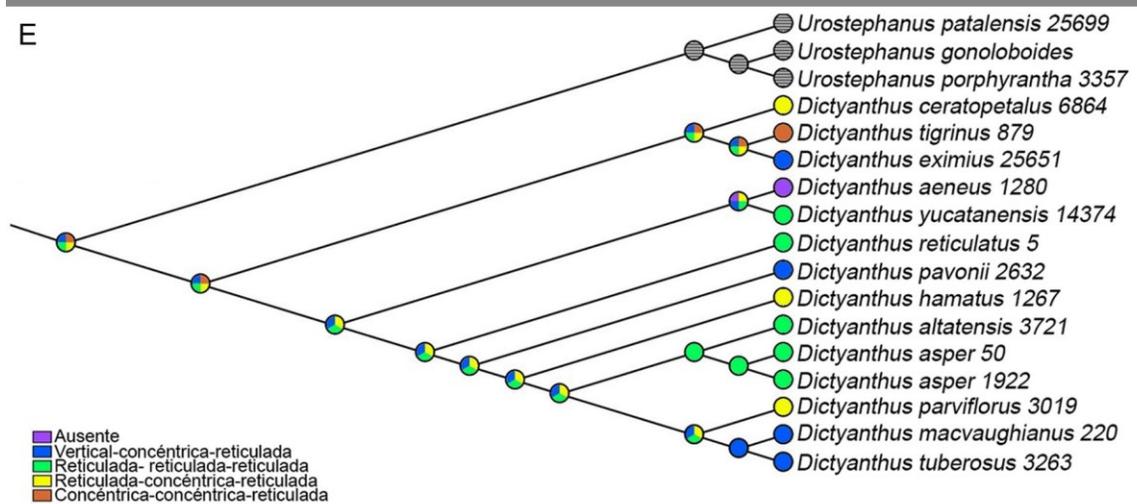
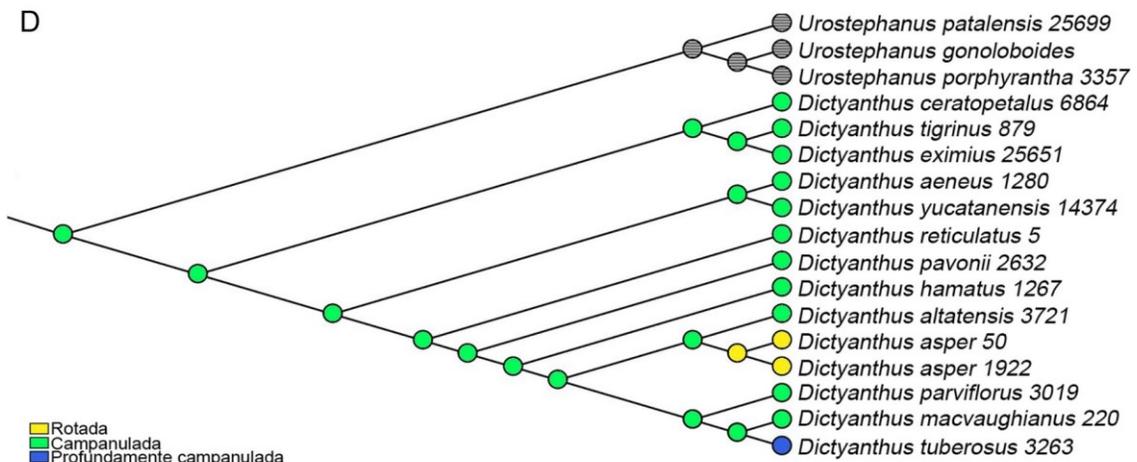


Fig. 4 Continuación

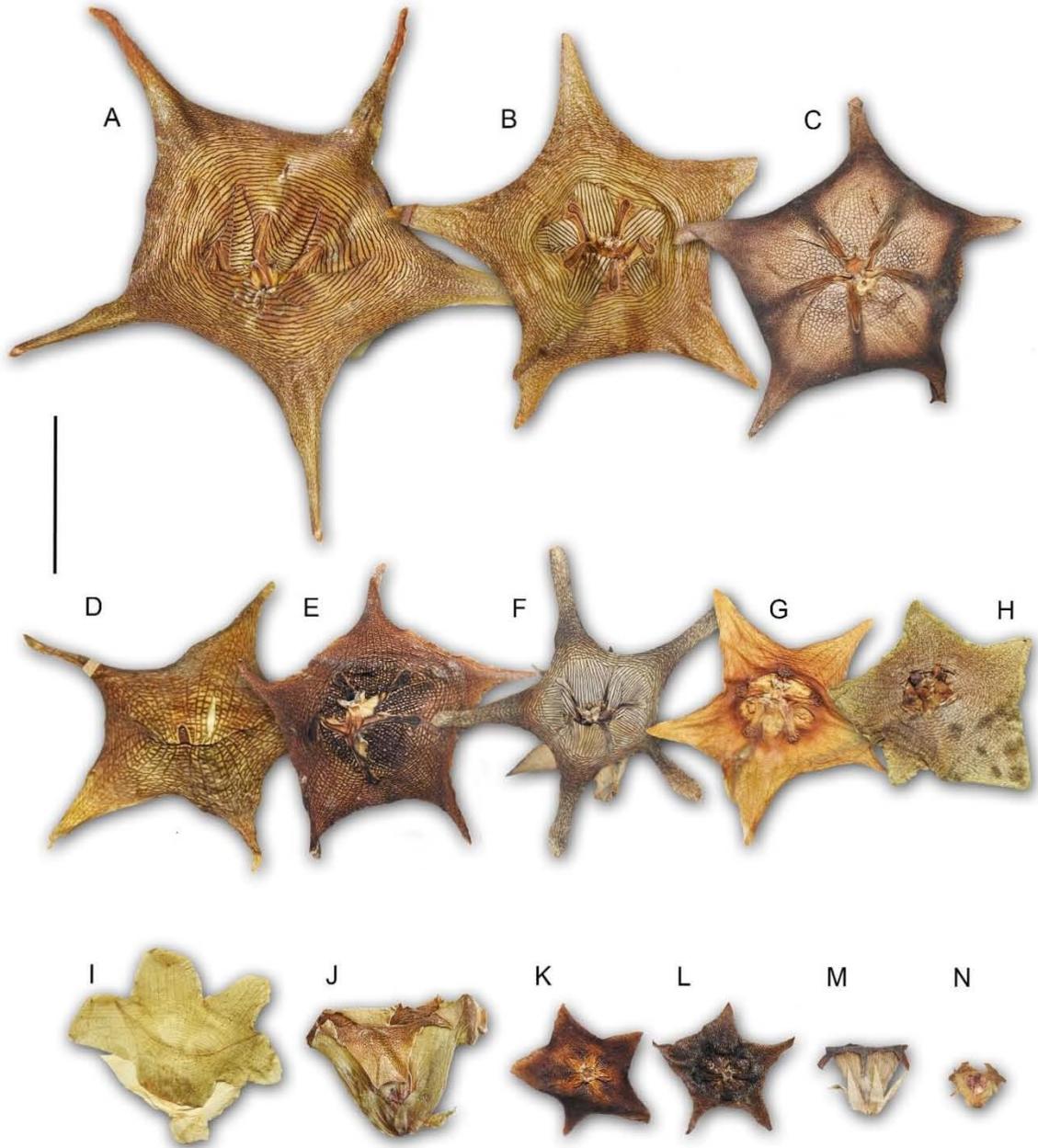


Fig. 5



Fig. 6

<b>Tabla 1.</b> Registro de los ejemplares váucher de las especies muestreadas para extracción de ADN y código de acceso GenBank							
Especie	Ejemplar váucher	Fecha de colecta	País / Entidad	ITS	matk	rps16	trnL-F
<i>Dictyanthus aeneus</i>	J. C. Trejo 452 (MEXU)	28-sep-1995	México / Yucatán	MH465 238	MH166 755		
<i>D. altatensis</i>	M. Fishbein 3721 (MEXU)	20-ago-1998	México / Sonora	—	MH166 756		
<i>D. asper</i>	C.A. González-Martínez 50 (FCME)	20-jun-2014	México / Guerrero	MH465 239	MH166 757		
<i>D. asper</i>	L. Lozada 1922 (FCME)	8-jul-1995	México / Guerrero	MH465 245	MH170 044		
<i>D. ceratopetalus</i>	J.L. Linares 6864 (MEXU)	30-sep-2003	Honduras / El Paraíso	MH465 244	MH170 054		
<i>D. eximius</i>	W.D. Stevens 25651 (MEXU)	15-sep-1988	México / Chiapas	—	MH170 045		
<i>D. hamatus</i>	R. de Santiago 1267 (FCME)	1-jun-2004	México / Guerrero	MH465 249	MH170 046		

<i>D. macvaughianus</i>	E.W. Molseed 220 (MEXU)	13-jul-1963	México / Jalisco	—	MH170 047	MH464 890	MH464 896
<i>D. parviflorus</i>	L. Lozada 3019 (FCME)	28-nov-2005	México / Guerrero	MH465 250	MH170 048	MH464 891	MH464 897
<i>D. pavonii</i>	J.C. Soto 2632 (FCME)	11-ago-1996	México / Guerrero	MH465 251	MH170 049	MH464 892	MH464 898
<i>D. reticulatus</i>	E.B. Cortéz 5 (FCME)	16-jul-2016	México / Oaxaca	MH465 248	MH170 050	MH464 893	MH464 899
<i>D. tigrinus</i>	L. Cortés 408 (MEXU)	22-ago-1986	México / Oaxaca	MH465 247	—		
<i>D. tuberosus</i>	P. Carrillo-Reyes 3263 (IBUG)	28-jul-2002	México / Zacatecas	—	MH170 052		
<i>D. yucatanensis</i>	E. Cabrera 14374 (MEXU)	19-sep-1987	México / Campeche	MH465 253	MH170 053		
<i>Matelea congesta</i>	P. Carrillo-Reyes 8070 (IBUG)	11-sep-2015	México / Jalisco	MH465 252			
<i>Matelea patalensis</i>	W.D. Stevens 25699 (MEXU)	17-sep-1988	México / Chiapas	—	—	MH464 894	MH464 900
<i>M. porphyrantha</i>	J.L. Linares 3357 (MEXU)	6-jun-1996	Honduras / Francisco Morazán	—	—	MH464 895	MH464 901

<b>Tabla 2.</b> Características de las secuencias							
	<i>trnT-L</i>	<i>trnL</i>	<i>trnL-F</i>	<i>rps16</i>	<i>LEAFY</i>	<i>ITS</i>	<i>matK</i>
Terminales	181	72	72	69	37	13	14
Terminales Gonolobinae	21	71	71	68	37	13	14
Caracteres (pb)	1264	499	395	870	483	700	795
Rango de largo (pb)	747-1027	1-498	1-379	583-835	51-447	604-654	627-795
Divergencia (%)	2.091	0.359	1.237	1.810	8.273	4.908	1.282
Variación (%)	17.484	2.004	15.949	20.230	27.329	17.286	6.415
Celdas informativas (%)	8.623	0.802	6.076	7.701	10.766	7.571	2.013
Modelo	TVM+G	TVM+I+ G	TVM+I +G	TVM+I+ G	HKY+G	TRN+I	TVM+I+ G
Rango	Gamma + sitios invariantes						

**Tabla 3.** Codificación de los caracteres y estados de carácter de las especies de *Dictyanthus* integrados en la matriz para los análisis filogenéticos.

<b>1. Hábito</b>	0. Trepadoras 1. Hierba erecta
<b>2. Forma de la hoja</b>	0. Ovada 1. Anchamente ovada 2. Elíptica 3. Triangular
<b>3. Tipo de inflorescencia</b>	0. Monocasio 1. Dicasio 2. Cima compuesta 3. Racemosa
<b>4. Forma de la corola</b>	0. Rotada 1. Campanulada 2. Profundamente campanulada
<b>5. Reticulación al interior del tubo de la corola</b>	0. Ausente 1. Vertical-concéntrica-reticulada 2. Reticulada-reticulada-reticulada 3. Reticulada-concéntrica-reticulada 4. Concéntrica-concéntrica-reticulada
<b>6. Forma de los lóbulos de la corona</b>	0. Esférica 1. Laminares 2. Lineares

**7. Ápice del ginostegio**

- 3. Linear-espatulado
  - 4. Oblongo con el ápice esférico rugoso esférico
  - 5. Oblongos con el ápice bífido
  - 6. Subulados
  - 7. Triangulares
- 
- 0. Plano
  - 1. Convexo
  - 2. Cóncavo
  - 3. Apiculado

**Tabla 4.** Codificación de los caracteres morfológicos para las especies de *Dictyanthus*.

Caracteres	Aen	Alt	Asp	Cer	Exi	Ham	Mac	Parv	Pav	Ret	Sep	Tig	Tub	Yuc
Hábito	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
Forma de la hoja	1	3	0	0	0	3	3	0	0	0	0	1	0	1
Tipo de inflorescencia	1	2	2	1	0	3	0	0	0	0	2	2	2	2
Forma de la corola	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Reticulación de la corola	0	2	2	3	1	3	1	3	1	2	1	4	1	2
Forma de los lóbulos de la corona	4	7	0	3	3	6	3	7	3	3	1	2	7	4
Ápice del ginostegio	2	0	0	3	3	2	1	1	3	2	2	1	1	2

Aen. *Dictyanthus aeneus*; Alt. *D. altatensis*; Asp. *D. asper*; Cer. *D. ceratopetalus*; Exi. *D. eximius*; Ham. *D. hamatus*; Mac. *D. macvaughianus*; Parv. *D. parviflorus*; Pav. *D. pavonii*; Ret. *D. reticulatus*; Sep. *D. sepicola*; Tig. *D. tigrinus*; Tub. *D. tuberosus*; Yuc. *D. yucatanensis*.

### **Sinópsis taxonómica de *Dictyanthus***

César Adrián González-Martínez<sup>1</sup>, email: matzihuique@ciencias.unam.mx

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1,2</sup>, email: leonardo.oac77@gmail.com

<sup>1</sup> Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Zip Code 70-282, 04510 México, CDMX, México.

<sup>2</sup> Correspondence author: leonardo.oac77@gmail.com

**En preparación**

## HISTORIA TAXONÓMICA

El género *Dictyanthus* tiene una historia taxonómica controversial (Woodson, 1941). Decisiones taxonómicas difieren sobre su jerarquía taxonómica. Originalmente fue descrito como un género independiente (Decaisne, 1844), pero tratamientos posteriores lo reconocen como parte del género *Matelea s. l.*, debido a su similitud morfológica y a la amplia variación presente en la morfología floral de este género (Woodson, 1941, Stevens, 1975, 1988). Actualmente se reconocen 17 especies dentro del género. Estudios filogenéticos recientes lo subordinan dentro del complejo *Matelea*.

*Dictyanthus* fue descrito por Decaisne (1844) en el “Prodromus” de De Candolle, con base en recolectas hechas por Sessé y Mociño en México, quien designó a *Dictyanthus pavonii* Decne. como especie tipo del género. Tratamientos taxonómicos posteriores siguieron la propuesta de Decaisne al proponer cambios nomenclaturales y nuevas especies, con caracteres morfológicos consistentes con los de la especie tipo.

Reichenbach (1850) en “Selectus e seminario horti academici dresdensis” describió a *D. stapeliaeflorus* Rchb. a partir de recolectas hechas en la Sierra Madre Occidental en el estado de Durango. Bentham (1876), en “Genera Plantarum”, transfirió a *Rytidoloma reticulata* Turcz. al género *Dictyanthus* y lo renombró como *D. reticulatus* (Turcz.) Benth. & Hook. f. Hemsl. Por su parte, Hemsley (1882) en “Biologia Centrali-Americana” reconoce a *Dictyanthus* como un género endémico de México, compuesto por tres especies: *D. pavonii*, *D. reticulatus* y *D. stapeliaeflorus*; ésta última, después se consideró como sinónimo de *D. pavonii* (Stevens, 1988). En la misma contribución se propuso a *D. parviflorus* Hemsl. como una especie nueva de Morelos y Chiapas. Tiempo después Robinson (1893) propuso a *D. tuberosus* B.L. Rob. como una especie nueva del estado de Jalisco, la cual difiere de *D. stapeliaeflorus* por tener pedúnculos y flores más pequeños. En el mismo año, Donnell Smith (1893) reconoció a *D. ceratopetalus* Donn. Sm. como una especie nueva del departamento de Santa Rosa, Guatemala. Este descubrimiento amplió los límites geográficos conocidos del género a Centroamérica. Para su reconocimiento Donnell Smith la compara con *D. reticulatus* por tener pedúnculos tan largos como los pecíolos e inflorescencias reducidas a una sola flor y sépalos más del doble de tamaño que la corola. A su vez, Brandege (1920) describió a *D. prostratus* Brandege con recolectas

hechas en Veracruz y la distingue de *D. parviflorus* por tener una corona interna adicional. No obstante, más tarde se reconoció que ambos taxones pertenecen a la misma especie (Stevens, 1988). Adicionalmente, Standley (1924), en “Trees and Shrubs of Mexico”, distinguió a *Dictyanthus* de los otros géneros pertenecientes a Asclepiadaceae (ahora Apocynaceae, subfamilia Asclepiadoideae), por la presencia de lóbulos de la corona adnados dorsalmente a la corola. Además de reconocer las especies anteriormente descritas, incluyó a *D. reticulatus* como sinónimo de *D. pavonii*. Por el contrario, Woodson (1941) las reconoció como especies distintas. Aunado a ello, Standley (1924) describió junto con Cassiano Conzatti, a *D. tigrinus* Conz. & Standl. como una especie nueva conocida solamente de Oaxaca y Veracruz. *D. tigrinus* es notable entre las Asclepiadoideae de América por tener la flor más grande conocida hasta ahora (Stevens, 1988). Asimismo, Standley (1930), en “Studies of American Plants”, describió dos especies *D. yucatanensis* Standl., con distribución restringida a la península de Yucatán, y a *D. brachistanthus* Standl., presente en Guatemala, especie actualmente considerada como sinónimo de *D. asper* (Mill.) W.D. Stevens (Stevens, 1999). Más tarde, Woodson (1935) propuso a *D. aeneus* Woodson como otra especie nueva de Yucatán, la cual se distingue de *D. yucatanensis* por tener flores con corolas verde-amarillento sin venación evidente y tubo de la corola más largo.

A pesar de que las especies presentan caracteres morfológicos comunes y distintivos de los demás géneros, Woodson (1941) propuso en su tratamiento “The North American Asclepiadaceae” cambios taxonómicos en diferentes géneros para simplificar la taxonomía de la familia Asclepiadaceae. Entre ellos destaca integrar a *Matelea*, *Gonolobus* y *Fischeria* en la tribu Gonolobeae (actualmente subtribu Gonolobinae). La tribu se caracteriza por tener polinios parcialmente estériles, excavados en una o ambas caras y orientados horizontalmente a lo largo del margen del ápice del estilo (Stevens, 1988). Aunado a ello, Woodson subordinó a *Dictyanthus* junto con otros 27 géneros dentro de *Matelea s. l.* (e.g. *Ibatia* Decne., *Macroscelis* Kunth, *Pherotrichis* Decne., *Polystemma* Decne., *Labidostelma* Schltr., *Prosthecidiscus* Donn. Sm., entre otros), y numerosas especies de *Gonolobus* Michx. y *Vincetoxicum* Wolf. Esta decisión la tomó con base en la supuesta similitud morfológica de la corona y la presencia de indumento mixto. No obstante, mencionó que existe una gran variación en los caracteres florales, principalmente en los componentes de

la corona, como es el caso de *Dictyanthus* y *Macroscepis* que presentan la variación morfológica más extrema dentro de *Matelea*. Transfirió a las especies reconocidas de *Dictyanthus* a *Matelea* subgénero *Dictyanthus*. Además, reconoció a *Gonolobus altatensis* Brandegee, ya como parte de este subgénero, como *M. altatensis* (Brandegee) Woodson. De manera enfática Woodson (1941) advirtió que cambios en esta nueva clasificación, de existir debería de estar respaldado por amplio trabajo. En sus palabras "... Loud protestations probably will be made by botanists familiar with such extremes as *Dictyanthus* and *Macroscepis* that at least those familiar genera should be allowed to stand inviolate, but I should like to lay a curse on the man who revives them without at least as much study as I have devoted ...".

El trabajo de Woodson (1941) sentó precedente para posteriores tratamientos taxonómicos de la familia Asclepiadaceae (ahora Apocynaceae) y fueron consistentes al considerar a *Dictyanthus* como subgénero de *Matelea s. l.* Entre estos trabajos cabe destacar el trabajo hecho por Standley & Williams (1969), en "Flora of Guatemala", en donde reconocieron la presencia de tres especies en esa región: *M. diffusa* Woodson (= *D. parviflorus*), *M. megacarpa* (Brandegee) Woodson (= *D. asper*), ambas con distribución de México a Centroamérica, y *Matelea ceratopetala* (Donn. Sm.) Woodson (= *D. ceratopetalus*) endémica de El Salvador, Guatemala y Honduras. Por otra parte, Stevens (1975), como parte de su revisión del subgénero *Dictyanthus*, realizó cambios taxonómicos y combinaciones nuevas como *M. aspera* (Mill.) W.D. Stevens (= *D. aspera*), originalmente descrito como *Cynanchum asperum* Mill. Asimismo, describió *M. sepicola* W.D. Stevens (*D. sepicola* (W.D. Stevens) W.D. Stevens) como una especie nueva de Sinaloa, Nayarit y Jalisco. En la misma obra el autor puntualiza que el carácter morfológico más distintivo del subgénero es la unión parcial o completa de los lóbulos de la corona a la corola, carácter reconocido por Woodson (1941) como corona faucial digitada. Posteriormente, Stevens (1988) publicó la revisión taxonómica del subgénero *Dictyanthus* y aportó más caracteres diagnósticos para separarlos de otros subgéneros de *Matelea*. Entre estos caracteres destaca la presencia de inflorescencias simples, indumento mixto junto con tricomas uncinados, y folículos fusiformes con proyecciones gruesas. En el mismo trabajo taxonómico, Stevens (1988) reconoció 13 especies, cinco de las cuales fueron descritas como nuevas: *M. hamata* W.D. Stevens [*D. hamatus* (W.D. Stevens) W.D. Stevens], *M. macvaughiana* W.D. Stevens

(*D. macvaughianus*), *M. lauta* W.D. Stevens [*D. lautus* (W.D. Stevens) W.D. Stevens], *M. eximia* W.D. Stevens [*D. eximius* (W.D. Stevens) W.D. Stevens] y *M. suffruticosa* W.D. Stevens [*D. suffruticosus* (W.D. Stevens) W.D. Stevens]. Además, creó una nueva combinación para *D. aeneus* (*M. aenea* (Woodson) W.D. Stevens).

Más tarde Stevens (1999) reconsideró su postura elevando a *Dictyanthus* como un género independiente de *Matelea*, como originalmente lo consideró Decaisne (1844). Realizó cambios nomenclaturales, como reconocer nuevamente a *D. asper* como parte de este género (Stevens, 1999). Un año después, Stevens (2000) generó nuevas combinaciones para varias especies de Asclepiadoideae, incluyendo seis de *Dictyanthus* que estaban subordinadas al género *Matelea*. Estas propuestas fueron apoyadas por caracteres diagnósticos adicionales (base del folículo asimétrica y espinas con forma cónica y curvadas) para reconocerlo como un grupo independiente. A partir de esta reevaluación taxonómica de *Dictyanthus*, posteriores trabajos siguieron la propuesta de reconocerlo como un taxón independiente (Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Juárez-Jaimes et al., 2007; Stevens y Morales, 2009; Ibarra-Manríquez et al., 2015; Villaseñor, 2016).

A pesar de todo el esfuerzo por esclarecer la taxonomía del grupo, aún se carece de estudios comparativos de la morfología floral, particularmente de la variación en las estructuras que conforman la corona entre *Dictyanthus* y *Matelea*. Además, los cambios taxonómicos que se han realizado no tienen como base estudios filogenéticos que apoyen la circunscripción del género, para reconocer grupos naturales. Trabajos recientes apoyan la circunscripción de *Dictyanthus* dentro de la subtribu Gonolobinae junto con 36 géneros americanos (Liede-Schumann, 1997; Morillo, 1997; Rapini et al., 2003; Liede-Schumann et al., 2005; Rapini et al., 2006; Krings et al., 2008). No obstante, en la evaluación de la circunscripción de la subtribu Gonolobinae propuesto por Krings (2008), sometieron a prueba a *M. dictyantha* Woodson (= *D. reticulatus*) y *M. hemsleyana* Woodson (= *D. parviflorus*) como representantes de *Dictyanthus*. Ambas especies forman un clado bien soportado anidado dentro de *Matelea*. Posteriormente McDonnell et al. (2018) recupera a un par de especies de *Dictyanthus* como grupo hermano de las especies *Matelea gonoloboides* (B.L. Rob. & Greenm.) Woodson y *M. patalensis* (Donn. Sm.) Woodson. Estos resultados

reabren nuevamente la discusión sobre la circunscripción genérica de *Dictyanthus*, y su relación con el género *Matelea s. l.*

Morfológicamente *Dictyanthus* difiere notablemente de *Matelea*, pero filogenéticamente se apoya su relación filogenética como grupo hermano con especies de *Matelea* en el sentido de Woodson. Esto se refleja en la clasificación más reciente de Apocynaceae (Endress et al., 2014), en donde sólo se reconocen 15 géneros dentro de Gonolobinae (*Fischeria*, *Gonolobus*, *Gyrostelma* E. Fourn., *Ibatia* Decne., *Lachnostoma* Kunth, *Macroscelis* Kunth, *Matelea*, *Phaeostemma* E. Fourn., *Pherotrichis* Decne., *Pseudolachnostoma* Morillo, *Rhytidostemma* Morillo, *Rojasia* Malme, *Schubertia* Mart., *Stelmagonum* Baill., *Tylodontia* Griseb.), entre ellos *Matelea*, pero no *Dictyanthus*. Las palabras invocadas por Woodson (1941) predominan hasta nuestros días, ya que actualmente no ha sido posible delimitar las relaciones filogenéticas de *Dictyanthus* con las especies de *Matelea* afines a las de la especie tipo *Matelea palustris* Aubl., ni muchos otros géneros aceptados de la subtribu Gonolobinae.

En el presente trabajo se presenta una sinópsis taxonómica de *Dictyanthus*, para más detalles de las descripciones consultar los trabajos de Stevens (1975, 1988). La sinópsis incluye información actualizada de distribución, hábitat-ecología, fenología, nombres comunes, estado de conservación de acuerdo a los criterios de la IUCN (2017), y comentarios.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Para el mejor entendimiento del grupo y potenciales interpretaciones acerca de su evolución, se desarrolló una sinopsis taxonómica actualizada de *Dictyanthus* previo a la realización de la inferencia filogenética. Se revisaron 535 ejemplares herborizados de *Dictyanthus* de los herbarios BUAP, CICY, ENCB, FCME, FEZA, HUMO, IBUG, IEB, MEXU, MEXU Estación de Biología Chamela, SERO, SLPM, UAM-I, XAL (Tabla 1), y de los herbarios virtuales A, AC, ARIZ, BKL, BR, C, CAS, CM, DS, DUKE, E, ENCB, F, G, GUADA, GH, GOET, ISC, JE, K, M, MASS, MICH, MIN, MO, MSC, ND, NSW, NYBG, P, PH, POM, RSA, S, TEX, UC, US, VT, WU (Thiers, online). Además, se consultaron las imágenes de los ejemplares tipo del portal electrónico JSTOR Global Plants

(2017). Con esta información se elaboró una sinopsis taxonómica del género. La sinopsis taxonómica incluye datos geográficos, ecológicos y de conservación. Además, se consultaron diversas fuentes taxonómicas (Stevens, 1975, 1988, 2001, 2005; Juárez-Jaimes & Lozada, 2003; Stevens & Morales, 2009).

Para elaborar los mapas de distribución se integró la información de los herbarios consultados, las bases de datos de Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2016) y las publicaciones donde fueron descritas las especies. Los mapas se hicieron con el programa ArcMap 10.1 (ESRI, 2012). Para evaluar el estado de conservación de las especies se usó la herramienta Geospatial Conservation Assessment Tool (GeoCAT) (geocat.kew.org) para calcular la extensión de la presencia (EOO) y el área de ocupación (AOO) con un ancho de celda de 2 km de acuerdo a los parámetros de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2017) (Tabla 2).

## SINÓPSIS TAXONÓMICA

***Dictyanthus* Decne.** Prodr. 8: 604-605. 1844.

≡ *Matelea* subg. *Dictyanthus* (Decaisne) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 236237. 1941.— TIPO: *Dictyanthus pavonii* (Decaisne) Woodson, Prodr. 8: 605. 1844. [= *Tympananthe suberosa* Hassk., Flora 47: 758-759. 1847 ≡ *D. campanulatus* Rchb., Index Sem. (Dresden) 4. 1850. ≡ *D. stapeliaeflorus* Rchb., Index Sem. (Dresden) 4. 1850. ≡ *Stapelia campanulata* Sessé & Moc., Pl. Nov. Hisp. 41. 1877[1888]. ≡ *Matelea stapeliaeflora* (Rchb.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941. ≡ *Matelea pavonii* (Decne.) Woodson].

= *Rytidoloma reticulata* Turcz, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 25(2): 320. 1852. TIPO.— México. Sierra San Pedro, Nolasco, Talea et caet., Oaxaca: “Sierra San Pedro Nolasco, 1843, *C. Jürgensen* 692 (holotipo, G, G00176979!, K K000197349!, KW, MO, MO-078242!; IT).

**Enredaderas** herbáceas, sufruticosas, escandentes, rara vez erectas o postradas. **Tallos** con indumento mixto de tricomas cortos y largos, compuesto de tres tipos: rectos, uncinados y glandulares. **Hojas** opuestas, pecioladas, ápice acuminado o atenuado, base lobada o cordada. **Inflorescencias** extra axilares, cimosa, cima compuesta, dicasio, monocasio o reducidas a una sola flor. **Corola** rotada o campanulada, sacciforme entre los lóbulos de la corona; reticulación en líneas verticales, concéntricas o reticuladas, con un anillo faucial alrededor de los lóbulos de la corona. **Ginostegio** estipitado, ápice cóncavo, convexo o plano; polinios oblicuamente obovados, horizontales, excavados y estériles en la unión con el translator. **Corona** ginostegial 5-lobada, Ci con lóbulos adnados parcial o totalmente a la corola y basalmente adnadas al ginostegio, lineares, linear-espatulados, vesiculares,

triangulares, oblongos, oblongos con un ápice rugoso esférico u otra forma. **Folículos** fusiformes, asimétricos, con proyecciones rectos o arqueados; **semillas** obovadas, planas, con margen entero o dentado, lisas o rugosas.

**Etimología.** *Dictyanthus* significa flor con red. La palabra *Dictyanthus* proviene del griego “*Dyction*” que significa red y “*Anthos*” que significa flor. Que hace referencia a la venación que presentan las flores.

**Distribución.** Se reconocen 17 especies dentro del género *Dictyanthus*. Las especies se distribuyen desde el norte de México hasta Nicaragua. El género tiene una amplia distribución en el territorio nacional, principalmente en la vertiente del Pacífico, donde predominan los endemismos. Las especies de *Dictyanthus* preferentemente crecen en selva baja caducifolia y matorral xerófilo, aunque comúnmente ha sido recolectado en el ecotono entre selva baja caducifolia y bosque de pino-encino.

**Comentarios.** El género fue propuesto por Decaise (1844) como un género nuevo. Posteriores trabajos realizaron cambios nomenclaturales e incluyeron nuevas especies (Reichenbach, 1850, Bentham, 1876, Hemsley, 1882; Robinson, 1893; Donnell-Smith, 1893; Brandegee, 1920; Standley, 1924, 1930; Woodson, 1935, 1941; Standley & Williams, 1969; Stevens, 1975, 1988). En la revisión taxonómica de las Asclepiadoideae de Norte América, Woodson incluyó a *Dictyanthus* como subgénero de *Matelea* por la supuesta similitud que guarda la corona con varios taxones incluidos en *Matelea* (Woodson, 1941). Posteriores revisiones del subgénero lo segregan de *Matelea* y lo reconocen como un género aceptado por la combinación de las siguientes características: indumento mixto compuesto por tricomas uncinados, flores campanuladas, sacciformes; corona ginostegial palmatilobada, Ci con lóbulos adnados total o parcialmente al tubo de la corola; folículos aculeados (Stevens, 1999, 2000, 2001). Sin embargo, en la clasificación más reciente de las Apocynaceae no se reconoce como un género independiente (Endress, 2014) por su relación filogenética con especies de *Matelea s.l.* (Klings et al. 2008). En este trabajo reconocemos a *Dictyanthus* como un género aceptado por la combinación de los caracteres diagnósticos y porque se recobra como un grupo monofilético, relacionado con el clado *Urostephanus*.

A continuación, se presenta una clave de identificación, basado en parte en Stevens (1988), y la sinópsis taxonómica de las especies del género.

## **CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *DICTYANTHUS***

1. Tubo de la corola con líneas verticales paralelas, ocasionalmente con líneas perpendiculares ..... 2
- Tubo de la corola con líneas concéntricas o con diferente reticulación, o sin un patrón distintivo ..... 7
2. Pedicelos menos de 6 mm de largo; lóbulos de la corola menos de 7 mm de largo ..... 3

- Pedicelos más de 6 mm de largo; lóbulos de la corola más de 7 mm de largo ..... 6
- 3. Inflorescencia en monocasio con 2 flores; lóbulos de la corona oblongos o linear-  
espatulados, más de la mitad del largo del tubo de la corola ..... 4
- Inflorescencia una cima reducida o compuesta con más de 2 flores; lóbulos de la  
corona rómbicos o triangular, menos de la mitad del largo del tubo de la corola ..... 5
- 4. Lámina foliar (3.1–)3.6–5.6 × 2–4.3(–5) cm, lóbulos de la lámina rectos; pecíolos 1.6–  
4.6 cm; corola verde; lóbulos de la corona oblongos con el ápice redondeado o  
bilobulado. México (Oax) .....  
***D. stevensii***
- Lámina foliar 10.7-13 x 7.1-8.8 cm, lóbulos de la lámina convergentes; pecíolos 4.7-  
8.1 cm; corola blanca-rosada; lóbulos de la corona linear-espatulados con el ápice  
elíptico. México (Jal) .....  
***D. lautus***
- 5. Enredadera; pedicelos 1.5-3.5 mm de largo; lóbulos del cáliz 3-5 mm de largo; base de  
la corola 3-5 mm de largo; corola pardo-verdosa o blanquecina; corona rómbica.  
México (Jal, Nay, Sin, Son) ..... ***D. sepicola***
- Planta erecta distalmente entrelazada; pedicelos 4-5 mm de largo; lóbulos del cáliz 5-9  
mm de largo; base de la corola 6-10 mm de largo; corola blanca-grisácea; corona  
triangular. México (Jal, Nay, Son, Zac) ..... ***D. tuberosus***
- 6. Enredadera leñosa sin caudex engrosado; tricomas largos y generalmente uncinados en  
el pedúnculo y pedicelos; longitud de la base de la corola de más de 12.5 mm, con una  
delgada banda de tricomas cortos alrededor y al interior de los lóbulos de la corona,  
corola blanquecina-amarillenta; lóbulos de la corona 6-10 mm de largo. México (Chi,  
Col, Gua, Gue, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Sin, Zac) ..... ***D. pavonii***
- Planta erecta o ligeramente trepadora con caudex engrosado; tricomas largos y rectos  
en el pedúnculo y pedicelos; longitud de la base de la corola de menos de 12.5 mm,  
glabra alrededor y al interior de los lóbulos de la corona; corola verde-amarillenta;  
lóbulos de la corona 11-25 mm de largo. México (Gua, Jal, Mich) . ***D. macvaughianus***
- 7. Interior de la corola totalmente glabra o casi así; lóbulos de la corona basalmente  
connados formando un disco ..... 8
- Interior de la corola densamente pubescente con tricomas cortos, cuando menos en el  
limbo; lóbulos de la corona basalmente connados o no, pero sin formar un disco  
..... 9
- 8. Inflorescencia cimosa congestionada, aparentemente en cabezuela; lóbulos del cáliz  
(3.5)5-10 x (1-)2-4 mm; corola rotada, blanca o verde con venación reticulada, base 4-  
9(-11) mm; lóbulos de la corola 3.5-8 mm de largo; lóbulos de la corona esféricos.  
México (Chi, Col, Gue, Jal, Mich, Oax, Ver), El Salvador, Guatemala, Honduras y  
Nicaragua ..... ***D. asper***
- 8. Inflorescencia cimosa; lóbulos del cáliz 10-17 x 4-6.5 mm; corola campanulada,  
amarilla pálida con venación con líneas concéntricas, base 11-16 mm; lóbulos de la  
corola 8-13 mm de largo; lóbulos de la corona subulados. México (Oax, Gue)  
..... ***D. hamatus***
- 9. Lóbulos de la corona oblongos con el ápice esférico rugoso ..... 10
- Lóbulos de la corona de varias formas pero nunca modificados como arriba ..... 12
- 10. Pedúnculos de más de 1 mm de largo; lóbulos del cáliz de más de 5 mm de largo;  
corola no ondulada; lóbulos de la corona tan largos como el tubo de la corola ..... 11

- Pedúnculos de menos de 1 mm de largo; lóbulos del cáliz de menos de 5 mm de largo; corola ondulada; lóbulos de la corona más largos que el tubo de la corola, alcanzando el margen. México (Oax) ..... *D. suffruticosus*
- 11. Inflorescencia una cima; margen de la corola revoluto; limbo y lóbulos ligeramente reflexos; corola gris-morada en fresco con venación reticulada. México (Camp, Yuc) ..... *D. yucatanensis*
- Inflorescencia un dicasio; margen de la corola no revoluto; limbo y lóbulos patentes o ligeramente ascendentes; corola verde-amarillento en fresco sin venación evidente. México (Camp, Yuc) ..... *D. aeneus*
- 12. Corola con la base de 6 mm o menos; lóbulos de la corona triangulares de menos de 2 mm de largo ..... **13**
- Corola con la base de 7 mm o más; lóbulos de la corona lineares o linear-espatulados de más de 4.5 mm de largo ..... **14**
- 13. Planta erecta; lámina de la hoja 1.3-3.4 cm de largo; inflorescencia en monocasio o reducido a una sola flor; pedicelo 3-5 mm de largo. México (Chi, Gue, Méx, Mich, Mor, Oax, Ver), El Salvador y Guatemala ..... *D. parviflorus*
- Enredadera; lámina de la hoja 3.5-8.7 cm de largo; inflorescencia una cima con 7-18 flores; pedicelo (6-)12-28 mm de largo. México (Sin, Son) ..... *D. altatensis*
- 14. Limbo de la corola con venación concéntrica ..... **15**
- Limbo de la corola con una irregular venación concéntrica-reticulada ..... **16**
- 15. Lóbulos de la lámina convergentes; inflorescencia una cima con 2 a 4 flores; tubo de la corola con venación concéntrica; lóbulos de la corona lineares. México (Chi, Oax, Tab, Ver) ..... *D. tigrinus*
- Lóbulos de la lámina rectos, inflorescencia un monocasio con 2 flores o reducido a una sola flor; tubo de la corola con venación vertical paralela; lóbulos de la corona linear-espatulados. México (Chi) ..... *D. eximus*
- 16. Lóbulos de la corona 5-8 mm de largo; ápice del ginostegio cóncavo. México (Gue, Méx, Mor, Oax, Pue) ..... *D. reticulatus*
- Lóbulos de la corona 8-11 mm de largo; ápice del ginostegio apiculado. El Salvador, Guatemala, Honduras y Nicaragua ..... *D. ceratopetalus*

***Dictyanthus aeneus* Woodson** Amer. J. Bot. 22(7): 691-692. f. 4. 1935.

≡ *Matelea aenea* (Woodson) W.D. Stevens. Ann. Missouri Bot. Gard. 75(4): 1559-1561, f. 16. 1988.— TIPO: México. Yucatán: in scrub forest, Progreso, 11-15 Ago. 1932. (fl). *W.C. Steere 3005* (holotipo, MO, MO-07824!; isotipo, MO, IT, MICH, MICH1111600!).

**Diagnosis.** Plantas escandentes sufruticosas; lámina triangular a ampliamente ovada, base lobada; inflorescencias cimosas compuestas; corola campanulada, blanca amarillenta, sin reticulación visible, margen no revoluto, limbo y lóbulos con densos tricomas rectos; lóbulos de la corona oblongos con el ápice esférico y rugoso; ginostegio estipitado, ápice del estilo cóncavo; folículo moteado con ca. 40 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus aeneus* es endémica de México, particularmente del estado de Yucatán. Es una especie con poca representación en los herbarios. Prospera desde el nivel del mar hasta escasos 7 m de elevación. Su distribución se restringe a la provincia biogeográfica Yucatán (Figs. 1, 2A).

**Hábitat y ecología.** La especie prospera en selva baja caducifolia, selva baja caducifolia inundada, y dunas costeras. Se asocia con *Thouinia* Point. (Sapindaceae), *Randia* L. (Rubiaceae) y a varios miembros de Cactaceae. Predominantemente crece en lugares conservados y vegetación primaria.

**Fenología.** Floración de junio a octubre, rara vez hasta enero. Fructificación en octubre.

**Nombre común y usos.** En el municipio de Huncmá, Yucatán, se le conoce como “Yiciche” [*O. G. Enríquez, s.n. (MEXU)*]. No se conoce algún uso o utilidad antropogénico.

**Estado de conservación.** Especie con distribución restringida en seis municipios de las planicies del estado de Yucatán. El AOO es de 44 km<sup>2</sup> (EN) y el EOO de 1,829.310 km<sup>2</sup> (LC). Las poblaciones son escasas en su área de distribución. Considerando que el estado de Yucatán es el segundo estado con la mayor pérdida de la cobertura arbórea con el 13.39% (Hansen et al., 2013), proponemos incluir a la especie en la categoría de riesgo Endangered B2b(i, iii) de la lista roja de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus aeneus* se relaciona filogenéticamente con *D. yucatanensis*. Ambas especies presentan características morfológicas que permiten relacionarlas por compartir la presencia de lóbulos de la corona oblongos con el ápice esférico rugoso. Además, cohabitan en las mismas comunidades vegetales. *D. aeneus* difiere por tener corola campanulada blanca-amarillenta sin reticulación.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. Yucatán: Mpio. Hunucmá, 10 km de Sisal rumbo a Chubumá, 6 m a. s. l., 28 Oct 1984, *Espejo 1335* (IEB!); Chalem-Sisal, 1 m a. s. l. 24 Oct 1955, *Enríquez s.n. (MEXU)*; Mpio. Mérida, At km 28 on road from Mérida to Progreso, 3 m a. s. l., 28 Jun 1971, *Stevens 1145* (ENCB); Midway between Dzibilchaltún and Progreso, 6 m a. s. l., 4 Jul 1979, *Bradburn 1280* (MEXU); Zona arqueológica de Dzibilchaltún, 5 m a. s. l., 29 Ago 1981, *Ordóñez 254* (CICY); Mpio. Progreso, A 7 km al S de la desviación a Yucalpeten, sobre la carretera Mérida-Pto., 1 m a. s. l., 25 Sep 1985, *Cabrera 9360* (MEXU); Mpio. Sinanché, A 10 km al N de Telchak Pueblo sobre la carretera Motul-Telchak Puerto, 6 m a. s. l., 1 Oct 1985, *Cabrera 9682* (IEB, MEXU); Rancho Chumhabin, 3 m a. s. l., 28 Sep 1995, *Trejo 452* (MEXU); Rancho Chumhabin, 3 m a. s. l., 19 Oct 1995, *Trejo 480* (CICY); Rancho Chun Jabin km 8, carretera Sinanché-San Crisanto, 7 m a. s. l., 18 Jan 1997, *Durán 2484* (CICY); Mpio. Telchac Puerto, A 10 km al N de Telchac Puerto. Sobre la carretera Motul-Telchac Puerto, 7 m. a. s. l., 1 Oct 1985, *Cabrera 9682* (IBUG); Mpio. Ucú, 6 km al S del entronque de la carretera Chuburná Puerto, 1 m a. s. l., 27 Jun 2005, *Tapia 1585* (CICY); 7.5 km al W de Sierra Papacal, en la curva hacia Chuburná Puerto, 4 m a. s. l., 25 Jul 1997, *Tun 319* (CICY, MEXU).

***Dictyanthus altatensis* (Brandeggee) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000.

≡ *Gonolobus altatensis* Brandeggee, Zoe 5: 244. 1908. ≡ *Matelea altatensis* (Brand.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 236. 1941.— TIPO: México. Sinaloa: “vicinity of Culiacán, Yerba buena”, 10 Sep. 1904, *T.S.Brandeggee s.n. (holotipo, UC)*.

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ovada a triangular, base lobada; inflorescencia cimosa compuesta, 7-18 flores; corola campanulada, verde claro, tubo, limbo y lóbulos con venación compuesta por líneas verticales paralelas, verdes, margen ligeramente revoluto; lóbulos de la corona triangulares; ginostegio estipitado, ápice del estilo plano o ligeramente convexo; folículo estriado y moteado con 18-44 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus altatensis* es endémica del noroeste de México. Se ubica en el Altiplano Sonorense y sólo se conoce de unas cuantas recolectas hechas en los estados de Sinaloa y Sonora. Es una especie rara y poco recolectada. Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 318 m de elevación (Figs. 1, 2B)

**Hábitat y ecología.** La especie habita solamente en matorral xerófilo. Se encuentra asociada a *Acacia farnesiana* (L.) Willd. (Fabaceae), *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms (Fabaceae), *Eupatorium sagittatum* A. Gray (Asteraceae), *Lycium* L. (Solanaceae), *Prosopis* L. (Fabaceae) y otras especies características de este tipo de comunidad vegetal.

**Fenología.** Floración de julio a septiembre. Fructificación en febrero.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie poco recolectada con distribución restringida en el noroeste de México. El AOO es de 56 km<sup>2</sup> (EN), mientras que el EOO es de 58,598.144 km<sup>2</sup> (LC). Sólo existe un registro en donde se ha reportado que las poblaciones son escasas en su área de distribución. Por ser una especie endémica de México y con distribución restringida propensa a las perturbaciones humanas se sugiere su inclusión en la categoría de riesgo Endangered B2b(i, ii) de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus altatensis* se relaciona filogenéticamente con *D. asper*. Ambas especies presentan ápice del estilo plano y venación de la corola reticulada en el tubo, garganta y lóbulos. No obstante, difiere por tener corola campanulada con lóbulos de la corona triangulares. La especie se ha relacionado morfológicamente con *D. tuberosus* y *D. parviflorus* por tener lóbulos de la corona triangulares (Stevens, 1975, 1988). No obstante, esta especie es la única del género en donde los apéndices de las anteras cubren el ápice del estilo (Stevens, 1975).

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. Sinaloa: Mpio. Culiacán, 49 m a. s. l., 3 Feb 1903, *Brandege s.n.* (POM); 10 m a. s. l., Sep 1904, *Brandege s.n.* (MO, UC); 45 m a. s. l., Sep 1944, *Gentry 7065* (MO); 30 m a. s. l., 21 Sep 1944, *Gentry 7086* (CAS, GH, MICH, NY); 14 m a. s. l., Jul 1912, *Tays s.n.* (US). Sonora: Mpio. Empalme, 10 m a. s. l., 13 Aug 1985, *Felger 85-903D* (ARIZ, MO); Mpio. Navjoa Along Masiaca Rd., 0.2 mi (rd) east of MEX Hwy 15, about 25 mi (air) east-southeast of Huatabampo, 45 m a. s. l., 20 Aug 1998, *Fishbein 3721* (MEXU); 219 m a. s. l., 28 Aug 1941, *Wiggins 140* (MO, TEX); 0.2 mile N of km marker 2231 and about 0.2 mile N of side road to Querobabi, Hwy 15, 228 m a. s. l., 28 Jul 1969, *Mason 2895* (ENCB); 255 m a. s. l., 6 Feb 1903, *Coville 1627* (US); 40 m a. s. l., 7 Feb 1935, *Pennell 20207* (GH, MICH, NY, PH, US); About 2.2 mi NE of Hwy 15 (toward a microwave tower), about 6.9 mi SE of Ciudad Obregon, 67 m a. s. l., 12 Sep 1973, *Stevens 2062* (ENCB); 1 m a. s. l., 3 Sep 1941, *Wiggins 259* (A, ARIZ, DS, MO, ND, NY, UC, US); Estación Pesquera, 20 km al N de Hermosillo, 318 m a. s. l., 23 Aug 1969, *Araiza 90* (ENCB).

***Dictyanthus asper* (Mill.) W. D. Stevens** Novon 9(4): 564. 1999.

≡ *Cynanchum asperum* Mill., Gard. Dict. (ed. 8): n. 6. 1768. ≡ *Matelea aspera* (Mill.) W. D. Stevens, Phytologia 32: 396. 1975.— TIPO: México. Veracruz: E. Vera Cruz. 1730 (fl) *W. Houston s.n.* (holotipo, BM, BM000952907!).

= *Pachystelma cordatum* Brandege, Univ. Calif. Publ. Bot. 7: 330. 1920.— TIPO: México: Aconica, Vera Cruz. *C.A. Purpus 8508* (lectotipo: UC, designado por W. D. Stevens, Phytologia 32(5): 397. 1975).

= *Vincetoxicum littorale* (Decne.) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 23(4): 1188. 1924. ≡ *Gonolobus littoralis* Decne., Prodr. 8: 596. 1844.— TIPO: México: in regni mexicani sabulosis maritimis circa Vera-Cruz. Jun-Oct. 1840. *H.G. Galeotti 1545* (holotipo: P).  
= *Dictyanthus brachistanthus* Standl., Publ. Field. Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(1): 38. 1930.— TIPO: Guatemala: Sololá: Atitlán, Feb. 1984. *E.T. Heyde 6346* (lectotipo: MO, designado por W. D. Stevens, Phytologia 32(5): 397. 1975).  
= *Matelea megacarpa* (Brandege) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 236. 1941. ≡ *Vincetoxicum megacarpum* Brandege, Univ. Calif. Publ. Bot. 4: 381. 1913.— TIPO: México: near Baños del Carrizal, Vera Cruz. Ago. 1912. *C.A. Purpus 6014* (holotipo: UC; isotipo: MO).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ovada a ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia cimosa compuesta, 2-12 flores; corola rotada, verde claro o blanquecina, tubo, limbo y lóbulos con venación reticulada, margen ligeramente revoluto; lóbulos de la corona vesiculares; ginostegio ligeramente estipitado, ápice del estilo plano; folículo liso con 18-46 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus asper* tiene una distribución Mesoamericana, se encuentra en México (Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca y Veracruz), El Salvador, Guatemala, Honduras y Nicaragua. Además de ser la especie con la más amplia distribución geográfica, su intervalo altitudinal es también relevante, se encuentra desde los 9 a los 2,224 m de elevación. En general abarca las provincias biogeográficas Costa del Pacífico, Sierras Meridionales (Sierra Madre del Sur y Soconusco) y Golfo de México (Figs. 1, 2C).

**Hábitat y ecología.** La especie crece en una amplia gama de ecosistemas, prospera en bosque de pino, bosque de encino, así como en bosque de pino-encino, matorral xerófilo, bosque de galería, pastizales, selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia primaria y secundaria. Este último tipo de vegetación y su derivado es el más frecuente, principalmente hacia la región del Pacífico Mexicano.

**Fenología.** Floración desde mayo a octubre. Fructificación de octubre a enero.

**Nombre común y usos.** Se le conoce como “*Tiricuiche*” en los estados de Guerrero y Jalisco [*Beatriz Rendón Aguilar, 132 (MEXU)*]. Mientras que en Veracruz su nombre vernáculo es “*Chiva*”, donde además, los frutos son usados por la gente como alimento [*González, 89 (MEXU)*].

**Estado de conservación.** Especie ampliamente distribuida en México y Centroamérica. Las poblaciones son escasas o abundantes en el área de estudio. El AOO es de 224 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 894,090.967 km<sup>2</sup> (LC). Existen registros de la especie en la Zona Sujeta a Conservación Ecológica La Sepultura, en Chiapas. Por su amplia distribución y su presencia en áreas naturales protegidas se sugiere la categoría Least Concern (en preocupación menor) de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus asper* se relaciona filogenéticamente con *D. altatensis*, pero difiere por tener corola rotada con lóbulos esféricos. Stevens (1975) señala que esta especie

junto con *D. sepicola* y *D. altatensis* podrían pertenecer al subgénero *Pachystelma* de la clasificación de Woodson (1941). Posteriormente se sugirió incluirlas en *Mateleia* sect. “*Reticulatae*” subgénero *Heliostemma* (Stevens, 1975). Los análisis filogenéticos permiten ubicar a la especie dentro del género, además comparte varios caracteres diagnósticos como es la presencia de tricomas uncinados, lóbulos de la corona parcialmente adnada a la corola y folículos con aguijones.

**Ejemplares revisados.** EL SALVADOR. **Ahuachapán:** Mpio. San Francisco Menéndez, El Corozo, zon alta del Mariposario, 250 m a. s. l., 15 May 2000, *Rosales 784* (MEXU). **Usulután:** Mpio. Jucuarán, Playa Salamar, entre Salamar y La Tequera, 9 m a. s. l., 17 Oct 2006, *Linares 11494* (MEXU). HONDURAS. **Francisco:** Mpio. Reitoca, montañas al costado N del pueblo de Reitoca, después del puente de hamaca, 500 m a. s. l., 1 Sep 2003, *Linares 6738* (MEXU). NICARAGUA. **Carazo:** Mpio. La Paz de Oriente, 1 km al S de la carretera, km 54, 380 m a. s. l., 31 Ago 1981, *Moreno 10673* (MEXU); **Chinandega:** Mpio. Guasule, carretera a Guasule, camino al volcán Chonco, 264 m a. s. l., 3 Sep 1981, *Sandino 1351* (MEXU); Palo Grande, 100 m a. s. l., 28 Sep 1981, *Moreno 11476* (MEXU). **Estelí:** Mpio. Pueblo Nuevo, ca. 7 km from Hwy 1 on road to Pueblo Nuevo, 600 m a. s. l., 3 Jul 1977, *Stevens 2620* (MEXU); **Granada:** Mpio. Laguna de Apoyo, El Madroñal, 4.5 km SE de la entrada de la laguna, 80 m a. s. l., 15 Ene 1980, *Araquistain 507* (MEXU); **Madriz:** Mpio. Santa Teresa, cerro Meina, a 3.5 km al SE de Somoto, 800 m a. s. l., 23 Sep 1980, *Moreno 2816* (ENCB); **Matagalpa:** N de Ciudad Matagalpa, carretera San Ramón-Pancasán, 700 m a. s. l. 16 Jun 1982, *Sandino 3066* (MEXU). MÉXICO. **Chiapas:** Mpio. Amatenango de la Frontera, 22 km NE of Motozintla on hwy to Amatenango, 960 m a. s. l., 17 Sep 1988, *Stevens 25727* (MEXU); Mpio. Angel Albino, Slopes of Rio Cuxtepec below Finca Cuxtepec, 900 m a. s. l., 12 Ago 1981, *Breedlove 52115* (MEXU); Mpio. Berriozábal, Sistema montañoso ubicado al N de la col. El Carmen, 784 m a. s. l., 23 Jul 2010, *López-Cruz 1292* (MEXU); Mpio. Chiapa de Corzo, above El Chorreadero, 800 m a. s. l., 16 Jul 1981, *Breedlove 51581* (ENCB); Mpio. Cintalapa, Ca. 21 miles NE of the Tehuantepec-Tapachula intersection at Tepanate, 570 m a. s. l., 12 Ago 1975, *Davidse 9572* (MEXU); Mpio. El Triunfo, about 10.6 mi from Escuintla on road to El Triunfo, 532 m a. s. l., 16 Jul 1976, *Stevens 2456* (ENCB); Mpio. Escuintla, Aguas Calientes, 77 m a. s. l., 21 Jun 1947, *Matuda 16628* (MEXU); Mpio. Escuintla, Playa Cintalapa, 85 m a. s. l., 2 Jun 1949, *Matuda 18657* (MEXU); Mpio. Ixtapa, Between Ixtapa and Soyaló, 1067 m a. s. l., 21 Jul 1981, *Breedlove 51686* (MEXU); Mpio. Jiquipilas, a 7.5 km al NO de Francisco Villa, 646 m a. s. l., 11 Jul 2004, *Martínez 36917* (MEXU); along Hwy 190 about 9.2 mi W of Jiquipilas at entrance to microwave tower road, 790 m a. s. l., 12 Jul 1976, *Stevens 2407* (ENCB); El Ciprés – Las Campanas, 540 m a. s. l., *Ferrera S. 1997* (MEXU); Mpio. La Trinitaria, a 30-35 km al N de Cd. Cuauhtémoc, sobre el camino a la Trinitaria, 695 m a. s. l., 21 Sep 1983, *Téllez 7081* (MEXU); Mpio. Mapastepec, a 15 km al E de Tziscaco, 150 m a. s. l., 18 Jul 1989, *Martínez 24282* (MEXU); Mpio. Ocosingo, 222 m a. s. l., 11 Ago 1937, *Matuda 1624* (MEXU); Mpio. Osumacinta, Ejido Nueva Esperanza, 919 m a. s. l., 21 Ago 2009, *Espinoza 879* (MEXU); Mpio. Tzimol, Entre Tzimol y ejido J. Mújica, 840 m a. s. l., 9 Ago 1998, *Martínez 31153* (MEXU); Mpio. Villa Corzo, Rancho La Suiza, 400 m al NO hacia Rancho El Ciprés, 737 m a. s. l., 2 Jul 2003, 2 Jul 2003, *Hernández 1306* (MEXU); Mpio. Villaflores, A 2 km al NO de California, 883 m a. s. l., 8 Jul 2004, *Martínez 36659* (MEXU); a 3.8 km al SO de Cristóbal Obregón, 707 m a. s. l., 6 Jul 2004, *Martínez 36480* (MEXU). **Colima:** Mpio. Ixtlahuacan, a 3 km al E de Agua de la Virgen, camino a 26 de junio, 754 m a. s. l., 23 Sep 1983, *Martínez 4413* (MEXU); **Guerrero:** Mpio. Chilpancingo de los Bravo, Zoyaltepec, ca 20 km NW of El Ocotito on Rt. 95. Along trail to Cerro del Toro, 700 m a. s. l., 4 Jul 1997, *Prinzle 174* (MEXU); 0.1 km después de cruzar el río, camino al cerro El Toro, Zoyaltepec, 784 m a. s. l., 8 Jul 1995, *Lozada 1922* (FCME); Rincón Viejo, vereda a Piedras Labradas, 700 m a. s. l., 23 Jun 1963, *Kruse 1645* (MEXU); Mpio. Coyuca de Catalán, a 5 km al SO de Placeres del Oro, camino a El Manchón, 440 m a. s. l., 24 Ago 2009, *Soto 16343* (MEXU); Mpio. Juan R. Escudero, Tierra Colorada, 250 m a. s. l., 15 Jul 1967, *Kruse 1645* (MEXU); Mpio. Ometepec, A 5 km de Igualapa dirección Ometepec, 400 m a. s. l., 26 Jun 1982, *Rendón 132* (FCME); a 5 km de Piedra Ancha, carretera Ometepec-Pinotepa Nal. Río “El Cuij”, 190 m a. s. l., 24 Jun 1982, *Rendón 92* (FCME); Mpio. San Luis Acatlán, a 10 km al N de San Luis Acatlán, El Renacimiento, 332 m a. s. l., 13 Ago 2005, *Torres-Colín 2005* (MEXU); a 10 km al N de San Luis Acatlán, El Renacimiento, 333 m a. s. l., 14 Ago 2005, *Torres-Colín 2006* (MEXU); Mpio. Tecoaapa, 1 km después de Cruz Quemada, dirección Ayutla, 450 m a. s. l., 5 Jul 1981, *Núñez 141* (FCME). **Jalisco:** Mpio. La Huerta, Chamela bay region. Ejido Santa Cruz, Sitio 3 a 5, 94 m a. s. l., 6 oct 2008, *Lott 5743* (MEXU). **México:** Mpio. Temascaltepec, Chorrera “Atuz”, 1722 m a. s. l., *Hinton 8189* (ENCB). **Michoacán:** Mpio. Arteaga, 28 km al S de Arteaga, sobre la carretera a Playa Azul, 850 m a. s. l., 18 Aug 1980, *Rzedowski 36889a* (ENCB); La Huacana, camino La Huacana-Inguarán, a 3 km al SE de La Huacana, 2224 m a. s. l., 25 Oct 1981, *Soto 3491* (MEXU); Mpio. Tziotzio, a 4 km al N del Devanador, carr. Tiquicheo-Temazcal-Morelia, 1104 m a. s. l., 7 Sep 1981, *Soto 982* (MEXU). **Oaxaca:** Mpio. San Carlos Yautepec, Guadalupe Victoria alrededores del pueblo, 410 m a. s. l., 29 Oct 2009, *Elorsa 2268* (IEB); Mpio. San Pedro Huamelula, Arroyo Corral de Piedra, 386 m a. s. l., 24 Jun 2009, *Leyva 208* (MEXU); Mpio. San Pedro Juchatenango, along Hwy 131 about 3.6 mi N of river bridge near Juchatenango, 1023 m a. s. l., 27 Jun 1971, *Stevens 1363* (ENCB); Mpio. San Pedro Pocholutla, 3 km al N de Chacalapa, 269 m a. s. l., 15 Jun 1985, *Torres 6832* (MEXU); Mpio. Santa María Chimalapa, Santa María Huatulco, 244 m a. s. l., 8 Jul 1980, *González-Olivares 564* (MEXU); Mpio. Santo Domingo Zanatepec, near bridge about 4.0 mi SE of Zanatepec on Hwy 190, 91 m a. s. l., 21 Jul 1971, *Stevens 1296* (ENCB). **Veracruz:** Mpio. Dos Ríos, plan del río, 330 m a. s. l., 4 Dic 1971, *Ventura 4625* (ENCB); Emiliano Zapata, Rinconada,

250 m a. s. l., 10 Ago 1973, *Ventura, 8820* (IEB, MEXU); Mpio. Huatusco, about 4.5 mi W of Palmilla along Hwy through Huatusco, 1150 m a. s. l., 10 Aug 1971, *Stevens 1406* (ENCB); Mpio. Jalcomulco, 2 km al N de Jalcomulco, 460 m a. s. l., 2 Sep 1988, *Castillo-Campos 18233* (MEXU); Mpio. Tierra Blanca, San Luis, Tierra Blanca, 80 m a. s. l., 22 Oct 1957, *González 89* (MEXU).

***Dictyanthus ceratopetalus* Donn. Sm.** Bot. Gaz. 18: 208. 1893.

≡ *Matelea ceratopetala* (Donn. Sm.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 236. 1941.—  
TIPO: Guatemala. Santa Rosa: Plain of Santa Rosa, alt. 3000 ft, Ago. 1892, *E.T. Heyde 3999* (holotipo, US; isotipo, US, IT, G, GH, GH00076308!, K, K000197350!, M, M0175206!, NY, US).

**Diagnosis.** Hierba escandente o erecta, sufruticosa; lámina ovada a ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en dicasio o reducido a una sola flor, 1-3 flores; corola campanulada, blanquecina, tubo con venación paralela-reticulada, concéntrica en el limbo y reticulada hacia los lóbulos, margen revoluto; lóbulos de la corona linear-espatulados; ginostegio estipitado, ápice del estilo apiculado; folículo estriado con 36-60 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus ceratopetalus* es la única especie del género endémica de la región septentrional de Centroamérica, se distribuye en El Salvador, Guatemala, Honduras y Nicaragua. Se encuentra desde los 100 a los 950 m de elevación (Figs. 1, 2D).

**Hábitat y ecología.** Se ha reportado la presencia de *Dictyanthus ceratopetalus* en selva baja caducifolia y bosque de pino temporalmente seco en los países de Honduras y El Salvador, generalmente en cercas, arroyos y bordes de caminos. Crece preferentemente en suelos con roca volcánica.

**Fenología.** Floración de junio a octubre, ocasionalmente hasta mediados de noviembre. Fructificación desde mediados de septiembre a diciembre.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie endémica de Centroamérica. El AOO es de 44 km<sup>2</sup> (EN), mientras que el EOO es de 56,624.568 km<sup>2</sup> (LC). La categoría de riesgo que se propone es Least Concern (menor preocupación) de la lista roja de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus ceratopetalus* se relaciona filogenéticamente con el clado de *D. eximius* y *D. tigrinus*. La especie se caracteriza por tener inflorescencias en dicasio con 3 flores, corola con venación reticulada en el tubo, concéntrica en la garganta y reticulada en los lóbulos. Se ha propuesta cierta relación morfológica con *D. reticulatus* y *D. pavonii* por la similitud de la morfología de la corola y la forma de los lóbulos de la corona (Stevens, 1988). No obstante, las relaciones filogenéticas de *D. ceratopetalus* se explican por compartir una historia biogeográfica en común con *D. eximius* y *D. tigrinus*, más que por la similitud morfológica.

**Ejemplares revisados.** EL SALVADOR. **Santa Ana:** Mpio. Texistepeque, atrás del cerro, ca. 2 km al S de Texistepeque, 700 m a. s. l., 25 Jun 2000, *Linares 5027* (MEXU). GUATEMALA. **Santa Rosa:** Mpio. Barberena, about 12 km NNE of Barberena and about 3 km from Santa Rosa de Lima, 1013 m a. s. l., 15 Jul 1971, *Stevens 1245* (ENCB); Mpio. Santa Rosa, Santa Rosa, 503 m a. s. l., Ago, 1982, *Heyde s.n.* (IEB). **Usulután:** Mpio. Jucuarán, El Jícaro pto. Caballos, 678 m a. s. l., 24 Oct 2006, *Linares 11843* (MEXU). HONDURAS. **El Paraíso:** Mpio. Morocelí, camino entre

Morocelí y Buena Vista +/- 7.5 km al E de Morocelí, por el camino a El Retiro, 860 m a. s. l., 30 Sep 2003, *Linares 6864* (MEXU). **Francisco Morazán:** Mpio. Maraita, Salalica +/- 20 km al S de Zamorano, 650 m a. s. l., 3 Oct 2003, *Linares 6893* (MEXU); Mpio. Tegucigalpa, El Jarrito, 900 m a. s. l., 1 Sep 1987, *Molina 34007* (MEXU). NICARAGUA. **Chontales:** Mpio. Hacienda Veracruz, including cerro La Batea and cerro Los Charcos, 475 m a. s. l., 4 Aug 1983, *Stevens 22379* (ENCB); Mpio. San Francisco de Cuapa, 1 km adentro del desvío a Cuapa, 334 m a. s. l., 14 Sep 1981, *Sandino 1477* (ENCB); Mpio. Hacienda Corpus, 2 km S of the Hwy between El Guasimo and Juigalpa, 100 m a. s. l., 13 Aug 1983, *Miller 1063* (ENCB); **Estelí:** Mpio. Estelí, near La Gavilana, SE of Estelí, 950 m a. s. l., 21 Sep 1984, *Stevens 23127* (MEXU).

***Dictyanthus eximius* (W. D. Stevens) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000.

≡ *Matelea eximia* W. D. Stevens, Ann. Missouri Bot. Gard. 75(4): 1552. f. 12. 1988. (fl).— TIPO: México. Chiapas: Finca Unión Juárez, 12 Ago. 1937, *E. Matuda 1778* (holotipo, MICH, MICH1111616!; isotipo, MEXU, MEXU00088558!).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasio o reducido a una sola flor, 1-2 flores; corola profundamente campanulada, blanquecina, tubo con venación vertical-paralela, concéntrica en el limbo y reticulada hacia los lóbulos, margen revoluto; lóbulos de la corona linear-espatulados; ginostegio estipitado, ápice del estilo apiculado; folículo desconocido.

**Distribución.** *Dictyanthus eximius* es una especie endémica de México, con distribución restringida a la Sierra Madre de Chiapas, particularmente en la provincia biogeográfica del Soconusco. Crece de los 700 a 900 m de elevación (Figs. 1, 2E).

**Hábitat y ecología.** *Dictyanthus eximius* es una especie rara, sólo se conoce de unas cuantas colectas realizadas en el estado de Chiapas. Se ha registrado solamente del bosque de pino y en ecotono con selva alta perennifolia.

**Fenología.** Floración en septiembre y octubre.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie microendémica de México. El AOO de la especie es de 12 km<sup>2</sup> (EN) y la EOO de 1.177 km<sup>2</sup> (CR). Poco se sabe sobre la especie, la última vez que fue recolectada fue en 1988, desde entonces no ha vuelto a ser recolectada. Aunque existen pocos registros de la especie, hay una población que habita en el área natural protegida Pico El Loro-Paxtal en Chiapas. No obstante, la especie se encuentra en riesgo debido a la acelerada pérdida de la vegetación, donde el 9.68% de la cobertura aérea ha sido deforestada (Hansen et al., 2013). Se propone la inclusión de la especie en la categoría Critically Endangered B1a,b(i, ii) de la lista roja de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus eximius* se relaciona filogenéticamente con *D. tigrinus*. Ambas especies difieren en varios caracteres. *D. eximius* presenta inflorescencias en monocasio con 2 flores, corola con venación vertical en el tubo, concéntrica en la garganta y reticulada en los lóbulos. Los lóbulos de la corona son linear-espatulado y el ápice del estilo es apiculado. La especie es afín morfológicamente a *D. ceratopetalus* (especie hermana de *D. eximius* y *D. tigrinus*) (Stevens, 1988) con quien comparte la presencia de ápice del estilo apiculado. No obstante, esta caracter es también compartido con *D. pavonii*.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Chiapas:** Mpio. Motozintla, 33 km NE of Huixtla on hwy to Motozintla, 900 m a. s. l., 15 Sep 1988, *Stevens 25651* (MEXU).

***Dictyanthus hamatus* (W. D. Stevens) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000.

≡ *Matelea hamata* W. D. Stevens, Ann. Missouri Bot. Gard. 75(4): 1540. f. 4. 1988.

TIPO.— México. Guerrero: La Unión, 50 m 29 Jul. 1898, *E. Langlassé 257* (holotipo, US, US00170276!; isotipo, GH, GH00076489!, MPU, MPU019231!, P, P00645755!, P00645754!, US).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina triangular, base lobada; inflorescencia en racimo, 2-7 flores; corola profundamente campanulada, verde-amarillenta, tubo y limbo con venación concéntrica, reticulada hacia los lóbulos, margen patente; lóbulos de la corona subulados; ginostegio estipitado, ápice del estilo ampliamente cóncavo con una ligera elevación en el centro; folículo desconocido.

**Distribución.** *Dictyanthus hamatus* se conoce solamente de las costas del Pacífico en Guerrero y Oaxaca, desde el nivel del mar hasta los 290 m de elevación. Especie escasa en su área de distribución (Figs. 1, 2F).

**Hábitat y ecología.** Habita predominantemente en dunas costeras, manglares, selva baja caducifolia, selva mediana caducifolia y en vegetación secundaria derivada de estos tipos de vegetación. Se asocia a especies características de estas comunidades vegetales de las familias Capparidaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Rhizophoraceae y Sapindaceae.

**Fenología.** Floración de junio a octubre durante la temporada de mayor precipitación.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie endémica del suroeste de México. Se conoce poco sobre la morfología, distribución y hábitat de la especie. El AOO es de 76 km<sup>2</sup> (EN) y el EOO de 21,133.688 km<sup>2</sup> (NT). La especie prevalece en vegetación conservada cerca del nivel del mar, aunque se ha registrado cerca de asentamientos humanos. La categoría de riesgo propuesta para la especie es Vulnerable B1a,b(i, ii) de la lista roja de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus hamatus* se recobra en nuestros análisis como especie hermana del clado *D. altatensis-D. asper*, *D. parviflorus-D. macvaughianus-D. tuberosus*. La especie difiere notablemente de estas especies, presenta inflorescencia en forma de cima compuesta, los lóbulos de la corona son subulados y ápice del estilo cóncavo. Stevens (1988) relacionó morfológicamente a esta especie entre *D. parviflorus* y *D. tuberosus*. No obstante difiere por tener un disco en la base de la corona.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Guerrero:** Mpio. Acapulco, La Estación, orilla de la laguna de Tres Palos, 150 m a. s. l., 5 Sep 1987, *Diego 4412* (FCME); Mpio. Coyuca de Benítez, El Paraíso Escondido, Laguna de Mitla, 50 m a. s. l., 7 Sep 1987, *Morales 149* (FCME); Microondas El Papaya, 88 m a. s. l., 1 June 2004, *Santiago 1267* (FCME); Mpio. José Azueta, Zihuatanejo, 2-4 km of Zihuatanejo on a dirt road leading to Mata de Sandá and La Vainilla, 150 m a. s. l., 24 Jul

1997, *Prinzie 203* (MEXU); Mpio. Petatlán, near village of El Tuzal, about 3.9 mi SE of Petatlán, 200 m a. s. l., 25 Jul 1976, *Stevens 2538* (ENCB); Cerro Huamilule (Morro de la laguna Potosí), 0 m a. s. l., 13 Nov 1992, *Diego 6672* (FCME). **Oaxaca:** Mpio. San Miguel del Puerto, a 3 km al S de Puente Zimatlán, camino a El Mojo, 52 m a. s. l., 8 Aug 2001, *Martínez 34446* (MEXU); Mpio. Xadani, 3.7 km SE, por la brecha de Zimatlán, 500 m después de la desviación a Petatengo, 290 m a. s. l., 26 Jul 1999, *Rivera 1599* (MEXU); Mpio. San Pedro Huamelula, San Isidro Chacalapa, 1.5 km SW LR, las Peñas, por el río, 175 m a. s. l., 28 Aug 1998, *Rivera 845* (MEXU); Mpio. Santa María Huatulco, 100 m a. s. l., 24 Jul 2005, *Sánchez 966* (MEXU); 0.45 km (L.R.) 4° del tanque de agua Cacaluta, 50 m a. s. l., 20 Jul 2005, *Saynes 5600* (MEXU); 150 m del inicio del parque por la entrada del hotel Binniguenda hacia el basurero municipal, 50 m a. s. l., 23 Jul 2005, *Sánchez 911* (MEXU); 2 km al S de la desviación camino a la Bahía de Sta. Cruz, 50 m a. s. l., 25 Jul 1996, *Cedillo 1696* (MEXU); 200 m al E de la entrada de la UMAR, 100 m a. s. l., 3 Jul 2003, *Elorsa 6894* (MEXU); 300 m al S de Aguaje Anona, 101 m a. s. l., 25 Oct 2005, *Sánchez 1177* (MEXU); 350 km (L.R.) 263° de la UMAR, 100 m a. s. l., 24 Jul 2005, *Saynes 5681* (MEXU); Mpio. Cruz del Monte, 3 km al NE de Sta Cruz, 75 m a. s. l., 14 Jul 2003, *Elorsa 6946* (IEB, MEXU, UAM-I, SERBO); Cuenca del río Cacaluta camino a la Cruz del Monte, 20 m a. s. l., 28 Sep 2005, *Domínguez-Licon 1886* (MEXU); por el límite NE del Parque Nacional Huatulco, a 366 m al SW de la entrada a la UMAR, 98 m a. s. l., 23 Jul 2005, *Nava 1042* (MEXU); Mpio. Zimatlán, a 3 km LR N del puente por el Chorro, 110 m a. s. l., 27 Jul 1999, *Rivera 1822* (MEXU); Mpio. Santiago Astrata, 300 m del entronque con la carretera costera camino a Playa El Mojón, 74 m a. s. l., 14 Oct 2003, *Salas 5047* (MEXU); Mpio. Tehuantepec, 100 m delante de las peñas siguiendo el río Chacalapa 1.5 km LR SW de San Isidro Chacalapa, 160 m a. s. l., 21 ago 1997, *García 469* (FCME); Mpio. Santa María Huatulco, Playa Cacaluta, 7 m a. s. l., 17 Jul 2007, *Juárez 829* (MEXU).

***Dictyanthus lautus* (W. D. Stevens) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000.

≡ *Matelea lauta* W. D. Stevens, Ann. Missouri Bot. Gard. 75(4): 1548. f. 8. 1988. TIPO.— México. Colima: steep ravines in gorge of Río Cihuatlán, near bridge 13 mi N of Santiago, 200-300 m, 27 Jul. 1957 (fl). *R. McVaugh 15826* (holotipo, MICH, MICH1111619!).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasio o reducido a una sola flor, 1-2 flores; corola campanulada, blanca-rosada, tubo y limbo con venación vertical-paralela, ligeramente reticulada, reticulada hacia los lóbulos de la corola, marrón, margen revoluto; lóbulos de la corona linear-espatulados; ginostegio estipitado, ápice del estilo apiculado; folículo desconocido.

**Distribución.** *Dictyanthus lautus* es una especie microendémica del estado de Jalisco, aledaña a Colima. Anteriormente se había reportado como endémica de este último estado, pero al confirmar la localidad corresponde más bien a los límites del estado de Jalisco. Sólo se conoce de la localidad tipo y de otra localidad en el extremo sur de la entidad, como parte de la provincia biogeográfica Costa Pacífico. Crece de los 300 a los 1,723 m de elevación (Figs. 1, 2G).

**Hábitat y ecología.** Sólo se conoce de la selva baja caducifolia. Crece asociada a especies de *Acacia* Mill. (Fabaceae), *Annona* L. (Annonaceae), *Brosimum* Sw. (Moraceae) y *Randia* L. (Rubiaceae).

**Fenología.** Floración en julio.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie microendémica de México. El AOO de la especie es de 12 km<sup>2</sup> (EN) y la EOO de 86.966 km<sup>2</sup> (CR). Poco se sabe sobre la especie, la última vez que fue recolectada fue en 1996, de acuerdo a los ejemplares consultados. Aunque existen pocos registros de la especie, las poblaciones se han reportado como abundantes en su área de distribución. No obstante, la especie no está exenta de amenazas debido a la pérdida de

la vegetación, por ello, proponemos la inclusión de la especie en la categoría de riesgo Endangered (en peligro de extinción) B2a,b(i, ii) (Tabla 2).

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. Jalisco: Mpio. Casimiro Castillo, in gorge of Río Cihuatlán, near bridge 13 miles north of Santiago, 300 m a. s. l., 27 Jul 1957, *McVaugh 15826* (MICH, MO); cerro La Petaca, 2-3 km al SE de Casimiro Castillo, 700 m a. s. l., 4 Jul 1996, *Santana 7823* (IBUG, IEB, MEXU); ladera de exp. W del cerro La Petaca, 1723 m a. s. l., 29 Jul 1987, *Delgadillo 715* (IEB).

**Comentarios.** De *Dictyanthus lautus* no fue posible obtener las secuencias para el análisis filogenético. No obstante ha sido reportado como afín a *D. pavonii* por compartir la presencia de lóbulos de la corona linear-espatulados, pero difiere de ella por tener flores más pequeñas y por el patrón de venación de la corola (Stevens, 1988).

***Dictyanthus macvaughianus* (W. D. Stevens) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000. ≡ *Matelea macvaughiana* W. D. Stevens, Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1545. f. 7. 1988.— TIPO: México. Jalisco: moist slopes near Guadalajara (between El Castillo and Juanacatlán), 5 Ago. 1902 (fl). *C.G. Pringle 8629* (holotipo, MSC; isotipo, ENCB, ENCB008624!, F, F0048961F!, G, G00176986!, G00176987!, G00176988!, GH, GH00076492!, L, L0004379!, L0004380!, MEXU, MEXU00024445!, MEXU00025645!, MIN, MIN1001792!, MO, MO-078244!, NY, P, P00645757!, PH, PH00017088!, PH00017089!, POM, RSA, RSA0000809!, S, S12-12737!, UC, US, US00170277!, VT, UVMVT026054!, W).

**Diagnosis.** Hierba erecta, ocasionalmente escandente, sufruticosa; lámina triangular a ligeramente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasío o reducido a una sola flor, 1-2 flores; corola campanulada, verde-amarillenta, tubo con venación vertical-paralela, concéntrica en el limbo y reticulada hacia los lóbulos, margen revoluto; lóbulos de la corona linear-espatulados; ginostegio estipitado, ápice del estilo ampliamente convexo o ligeramente apiculado; folículo estriado con 118-144 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus macvaughianus* es una especie endémica de México. Se conoce solamente de Guadalajara, Jalisco y Michoacán desde los 1,500 a los 1,950 m de elevación, en el extremo E de la provincia biogeográfica Eje Neovolcánico (Figs. 1, 2H).

**Hábitat y ecología.** Habita predominantemente en selva baja caducifolia, bosque de pino-encino y excepcionalmente en matorral xerófilo. En selva baja caducifolia se ha reportado asociada a los géneros *Acacia* Mill. (Fabaceae), *Annona* L. (Annonaceae), *Bombax* L. (Malvaceae), *Bursera* Jacq. Ex L. (Burseraceae), *Eysenhardtia* Kunth (Fabaceae), *Ipomoea* L. (Convolvulaceae) y *Opuntia* Mill. (Cactaceae).

**Fenología.** Floración de junio a septiembre que corresponde a la época de lluvias en los tipos de vegetación estacionalmente secos. Fructificación de agosto a diciembre.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** La especie es endémica del oeste de México. Se conoce poco sobre la distribución y hábitat de la especie por la falta de ejemplares de herbario. Frecuentemente la especie se confunde con *D. pavonii*, por lo que podría ocasionar falsos

registros de distribución. El AOO de la especie es de 64 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 53,529.461 km<sup>2</sup> (LC). La especie es escasa en su área de distribución, lo que se corrobora por la falta de ejemplares herborizados. Por ser una especie escasa, con una distribución restringida y acelerada disminución de la vegetación, se propone su inclusión en la categoría de riesgo Endangered (en peligro de extinción) B2b(ii, iii) de la lista roja de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus macvaughianus* se ha relacionado morfológicamente con *D. pavonii* por la gran similitud en la forma y apariencia de la corola, pero difiere principalmente por el hábito erecto de la planta (Stevens, 1988). Es decir, la similitud morfológica de la corola no es el principal atributo para suponer una relación filogenética entre ambas especies, si no que otros atributos, en este caso vegetativo, permite relacionar a esta especie con *D. tuberosus* y *D. parviflorus* que comparten hábito erecto. La similitud morfológica de la corola podría responder a una misma presión de selección por parte de los polinizadores.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Guanajuato:** Mpio. Irapuato, a 1.5 km al S de Lo de Juárez, 1760 m a. s. l., 7 Sep 2007, *Martinez 39546* (MEXU); 1570 m a. s. l., Jul 1963, *Faberge s.n.* (TEX); 1520 m a. s. l., 22 Aug 1893, *Pringle 5431* (GH, VT). **Jalisco:** Mpio. Cuquiío, rancho “Villa Quieta”, km 11 carr. Cuquiío-Yahualica, 1850 m a. s. l., 5 Agu 1988, *Rodríguez 1365* (MEXU); Mpio. Jocotepec, wet speepage área 23 miles south of Guadalajara on highway 15, 1590 m a. s. l., 13 Jul 1963, *Molseed 220* (MEXU); Mpio. Tlajomulco de Zúñiga, 1 km E of San Juan Evangelista near Lago Cajititlan 9 km E of Cuyutlán, 1500 m a. s. l., 28 Jun 1997, *Prinzie 163* (MEXU); SW del poblado de San Juan Evangelista hacia la Meza, 1630 m a. s. l., 13 Agu 1995, *Ramírez 86* (IBUG); Mpio. Zapotlanejo, ladera del cerro del rancho “El Tepame” 12 km al NO de Capotlanejo, 1600 m a. s. l., 7 Jul 1977, *Carvajal 647* (IBUG, MEXU); 1996 m a. s. l., Jul 1912, *Pringle 8929* (NSW); 1615 m a. s. l., 13 Jul 1963, *Molseed 220* (ARIZ); 1595 m a. s. l., Jul 1912, *Diguet s.n.* (P). **Michoacán:** Mpio. Tlazazalca, camino al cerro “La Cruz”, 1850 m a. s. l., 5 Jul 1990, *Pérez 1359* (MEXU); 1600 m a. s. l., 1 Dec 1970, *McVaugh 24934* (MICH, MHS); 1950 m a. s. l., 29 Dec 1983, *Labat 321* (P); 1880 m a. s. l., 15 Aug 1986, *Labat 1749* (P).

***Dictyanthus parviflorus* Hemsl.** Biol. Cent. Amer., Bot. 2(11): 329. 1882.

≡ *Matelea hemsleyana* Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941. TIPO.— México. Chiapas: les montagnes pres in village indien de Cancuc [Cancuc, Mpio. Chilón, Chiapas] Jun. (fl). *A.B. Ghiesbreght 663* (holotipo, K; isotipo, GH, GH00076309!, MO, MO-166863!, NY, NY00318562!).

= *D. prostratus* Brandege, Univ. Calif. Publ. Bot. 7: 329. 1920. ≡ *Matelea difussa* Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 236. 1941. TIPO.— México. Veracruz: “near Aconica, Vera Cruz” Ago. 1919, *C.A. Purpus 8411* (holotipo, UC, UC200816!; isotipo, UC, IT, GH, GH00076311!, MO, MO-078243!, NY, US).

**Diagnosis.** Hierba erecta, rara vez escandente, sufruticosa; lámina ovada ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasío o reducido a una sola flor, 1-2 flores; corola campanulada, amarillenta, tubo con venación reticulada alterno a los estambres y concéntrica opuesto a los estambres, margen ligeramente revoluto; lóbulos de la corona triangulares; ginostegio cortamente estipitado, ápice del estilo convexo y ligeramente bilobado; folículo punteado con 28-54 proyecciones.

**Distribución.** Especie con amplia distribución geográfica. Se encuentra en México (Chiapas, Guerrero, Estado de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Veracruz), Guatemala y El Salvador. Predominantemente se distribuye en las Sierras Meridionales de

Chiapas, Oaxaca y Guerrero, también en algunas regiones subhúmedas de la Costa del Pacífico y Depresión del Balsas. Con una cota altitudinal que va desde los 350 a los 2,580 m (Figs. 1, 2I).

**Hábitat y ecología.** Habita preferentemente en bosques de encinos estacionalmente secos, aunque también se encuentra en el ecotono entre este ecosistema y selva baja caducifolia y pastizales. Es un elemento escaso en estos tipos de vegetación.

**Fenología.** Floración de junio a octubre, rara vez hasta noviembre. Se ha colectado con frutos maduros en diciembre.

**Nombre común y usos.** Se le conoce como “*Squis ptooc*” (zapoteco) en el municipio San Pedro Quiatoni, Oaxaca. En esta región, los rizomas de la planta han sido usados con fines medicinales para curar la paperas y los granos con pus. Los rizomas o “camotes” se rallan y junto con el mezcal se unta por encima de la piel donde se encuentra el mal [*Eugenia Martínez Reyes, 10 (MEXU)*]. En el municipio Tenejapa, Chiapas, los tubérculos se hierven y se toma para curar el dolor de estómago [*Esteban Sántiz Cruz, 741 (MEXU)*].

**Estado de conservación.** Especie de México y Centroamérica. El AOO es de 104 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 225,672.899 km<sup>2</sup> (LC). La especie presenta poblaciones aisladas desde México hasta El Salvador, siendo las poblaciones abundantes en su área de distribución. No obstante, aún es necesario la incorporación de datos sobre su distribución y la revisión de ejemplares, principalmente de Centroamérica para contar con una evaluación más precisa. Se sugiere su inclusión en la categoría Least Concern (en preocupación menor) de la lista roja de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus parviflorus* es grupo hermano de *D. macvaughianus* y *D. tuberosus*. El clado se caracteriza por tener hábito erecto, comparte con *D. tuberosus* la forma triangular de los lóbulos de la corona, y con *D. macvaughianus* la forma de inflorescencias en monocasio. Sin embargo, es posible reconocer a *D. parviflorus* por la venación de la corola.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Chiapas:** Mpio. Ixtapa, slopes of río Laja, 1067 m a. s. l., 21 Jul 1981, *Breedlove 51681* (MEXU); Mpio. Tenejapa, 4 km al NE del poblado Juxal Ja', 1290 m a. s. l., 21 Agu 1988, *Sántiz 741* (MEXU); hacienda Monserrate, 607 m a. s. l., 1 Sep 1923, *Purpus 9073* (MEXU). **Guerrero:** Mpio. Alpoyeca, camino Ixcateopan Tecomaye a 2 km antes de Tecomaye, 1518 m a. s. l., 27 Jun 2011, *Lozada 3569* (FCME); Mpio. Apaxtla, 9 km al S de Apaxtla de Castrejón, 1430 m a. s. l., 9 Agu 1996, *Calónico 2576* (FCME); Mpio. Atlixnac, a 2 km de Lamatzintla hacia Alixnac, 1800 m a. s. l., 28 Nov 2005, *Lozada 3019* (FCME); Mpio. Chilpancingo de los Bravo, presa de Atiztla margen O, 1580 m a. s. l., 9 Sep 1998, *Lozada 2066* (FCME); Mpio. Tixtla de Guerrero, presa de Tixtla, km 10 carretera Chilpancingo Tixtla, 160 m a. s. l., 10 Aug 2012, *Lozada 3576* (FCME); presa El Molino, 1590 m a. s. l., 4 Oct 2013, *Lozada 3585* (FCME); presa El Molino, ca 10 km al E de Chilpancingo en la carretera a Chilapa, 1500 m a. s. l., 18 Jul 1997, *Prinzle 193* (MEXU); presa El Molino margen O, 1550 m a. s. l., 18 Jul 1997, *Lozada 1977* (FCME); Mpio. Tlalixtaquilla de Maldonado, a 4.5 km al WSW de Tecoyame, 1400 m a. s. l., 12 Agu 1990, *Calzada 15784* (FCME). **México:** Mpio. Temascaltepec, 5 km al SW de Temascaltepec sobre la carretera a Tejuzilco, 1900 m a. s. l., 4 Sep 1965, *Rzedowski 20823* (ENCB); Cojones, 2580 m a. s. l., 15 Sep 1932, *Hinton 1690* (MEXU); **Michoacán:** Mpio. Tuxpan, pie del cerrito Piedra 5 km al O de Tuxpan, 1900 m a. s. l., 23 Sep 1989, *Torres 13101* (IEB). **Morelos:** Mpio. Cuernavaca, 1950 m a. s. l., 20 Jul 1904, *Pringie 13112* (MEXU); alrededores de “El Salto”, 1600 m a. s. l., 17 Sep 1972, *Vázquez 3853* (MEXU); Mpio. Cuernavaca, 1500 m a. s. l., 28 Jul 1896, *Pringle s.n.* (MEXU). **Oaxaca:** Mpio. San Pedro Quiatoni, Piedra Tehuacana, 1888 m a. s. l., 2 Jul 1992, *Martínez-Reyes 10* (MEXU); Mpio. Santo Domingo, El Limón, 17 km al O de Tehuantepec, 724 m a. s. l., 4 Agu 1986, *Martínez-R. 724* (MEXU). **Veracruz:** Mpio. Acultzingo, delante de puente Guadalupe y 2 km antes de la parada El Mezquite, 1580 m a. s. l., 1997, *Cházaro 7667* (IBUG, IEB); Mpio. San Andrés Tuxtla, cerro Mono Blanco, NW of Catemaco, 350 m a. s. l., 2 Sep 1953, *Dressler 252* (MEXU). EL

SALVADOR. **Santa Ana:** Mpio. Chalchuapa 717 m a. s. l., 1922, *Calderón 1017* (US). GUATEMALA. **Baja Verapaz:** Mpio. Salamá, tickets of Salamá river 3 km from Salamá town, 940 m a. s. l., 1 Oct 1973, *Molina 27746* (ENCB); 900 m a. s. l., 2 Sep 1970, *Harmon 4208* (MO). **Huehuetenango:** Mpio. Nenton, 1200 m a. s. l., 30 Agu 1942, *Steyermark 51624* (F, US); Nenton, 1600 m a. s. l., 16 Agu 1942, *Steyermark 50732* (F, MO). **Jalapa:** Mpio. San Pedro Pinula, 1900 m a. s. l., 10 Dec 1939, *Steyermark 32972* (F).

***Dictyanthus pavonii* Decne.** Prodr. 8: 605. 1844.

≡ *Tympananthe suberosa* Hassk., Flora 47: 758-759. ≡ *D. campanulatus* Rchb., Index Sem. (Dresden) 4. 1850. ≡ *D. stapeliaeflorus* Rchb., Index Sem. (Dresden) 4. 1850. ≡ *Stapelia campanulata* Sessé & Moc., Pl. Nov. Hisp. 41. 1877[1888]. ≡ *Matelea stapeliaeflora* (Rchb.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941. ≡ *Matelea pavonii* (Decne.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941.— TIPO: México: in Nova Hispania *J.A. Pavon* [*Sessé & Mociño s.n.*] (holotipo, FI; fragmentos del holotipo, P).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina triangular a ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasio, 2 flores; corola campanulada, blanquecina, tubo con venación vertical-paralela, concéntrica en el limbo, reticulada hacia los lóbulos, morada, margen revoluto; lóbulos de la corona linear-espátulados; ginostegio estipitado, ápice del estilo apiculado; folículo liso con 18-54 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus pavonii* es una especie endémica de México y con amplia distribución en el país. Su distribución se restringe a la Sierra Madre del Sur, con algunas poblaciones en la Depresión del Balsas. Se ha recolectado en Chiapas, Colima, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa y Zacatecas, desde los 30 a los 2,500 m de elevación. Forma poblaciones reducidas y escasas, aunque se ha registrado como abundante en algunos sitios donde ha sido recolectado. Debido a su distribución se puede enmarcar su presencia en tres provincias biogeográficas, en la región subhúmeda de la Costa del Pacífico y Depresión del Balsas, así como en la región de las sierras meridionales de la Sierra Madre del Sur (Figs. 1, 2J).

**Hábitat y ecología.** La especie prospera en una gran cantidad de tipos de vegetación que prevalecen en las sierras, incluyendo bosque templados como el bosque de encino, de pino-encino, bosque en galería, bosque mesófilo de montaña, en regiones tropicales como la selva baja caducifolia, subperennifolia, selva mediana subperennifolia y excepcionalmente en matorral xerófilo. Así como en vegetación secundaria derivada de estos tipos de vegetación. En las selvas tropicales es frecuente encontrarla asociada a especies de los géneros *Acacia* Mill. (Fabaceae), *Annona* L. (Annonaceae), *Bessera* Schult. f. (Asparagaceae), *Brosimum* Sw. (Moraceae), *Bursera* Jacq. ex. L. (Burseraceae), *Ceiba* Mill. (Malvaceae), *Chiococca* P. Browne (Rubiaceae), *Cynanchum* L. (Apocynaceae), *Ficus* L. (Moraceae), *Guazuma* Mill. (Malvaceae), *Lantana* L. (Verbenaceae), *Lysiloma* Benth (Fabaceae), *Mimosa* L. (Fabaceae) y *Randia* L. (Rubiaceae), *Pistacia* L. (Anacardiaceae), y *Thouinia* Poit. (Sapindaceae). Las flores producen un olor a guayaba podrida que atrae a pequeños himenópteros [(*Guerrero Nuño 242* (IBUG))], los cuales pueden estar involucrados en el proceso de la polinización.

**Fenología.** Floración de junio a noviembre. Fructificación a partir de julio.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie endémica de México con amplia distribución en el país. El AOO es de 444 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 320,741.854 km<sup>2</sup> (LC). Se ha recolectado a la especie en varias áreas naturales como El Río Grande San Pedro, Sierra de Montenegro, Santuario del Agua Valle de Bravo y Sierra de Nanchititla. Por su amplia distribución y su presencia en áreas naturales protegidas se sugiere la categoría Least Concern (en preocupación menor) de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus pavonii* es la especie tipo del género. Se recobra como especie hermana de un gran clado conformado por *D. hamatus*, *D. altatensis*-*D. asper*, *D. parviflorus*-*D. macvaugianus*-*D. tuberosus*. Probablemente *D. pavonii* podría relacionarse con *D. lautus*, cuando sea posible incluirla en las filogenias, por la similitud morfológica entre ambas especies.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Colima:** Mpio. 19-20 km al NW de Colima a 1 km al E de Campo Cuatro, 1400 m a. s. l., Oct 1991, *Santana 5270* (IBUG); Mpio. Ixtlahuacan, en 26 de Julio a 12 km al E de Agua de la Virgen, 965 m a. s. l., 23 Sep 1983, *Martínez 4420* (MEXU); Mpio. Minatitlán, ejido Agua Fria parte superior del arroyo Agua Fria, 1073 m a. s. l., 18 Agu 2005, *Padilla-Velarde 2068* (UAM-I). **Guadalajara:** Mpio. Autlán, sierra de Autlán, 900 m a. s. l., 10 Agu 1975; *González s.n.* (IBUG, IEB). **Guerrero:** Mpio. Apaxtla, 3.3 km a Petlacala, 1089 m a. s. l., 13 Sep 2006, *Lozada 3250* (FCME); Mpio. General Canuto A. Neri, 3 km al E de la desviación a Amates Grandes, 1200 m a. s. l., 11 Agu 1996, *Calonico 2632* (FCME); Mpio. Chilpancingo de los Bravo, Acahuizotla, 1000 m a. s. l., 2 Nov 1973, *Halbinger s.n.* (MEXU); Acahuizotla, 1000 m a. s. l., 27 Agu 1960, *Kruse 523* (IEB, MEXU); Acahuizotla, 855 m a. s. l., 8 Nov 2009, *Ojendiz 281* (FCME); Agua de Obispo, 1124 m a. s. l., 9 Jul 1982, *Diego 3000* (FCME); barranca camino a Colotlipa a 4 km de Petaquillas sobre la desviación 2 km delante de Chilpancingo rumbo a Acapulco, 1032 m a. s. l., 20 Jul 1977, *Germán 517* (MEXU); Mpio. General Heliodoro Castillo, Tlacotepec 2.76 km al NE, 1240 m a. s. l., 19 Jul 1999, *Cruz 4217* (MEXU); Mpio. Malinaltepec, Malinaltepec, 1800 m a. s. l., 2 Jul 1989, *Wagenbreth 60* (MEXU); Mpio. Mochitlán, 3 km antes de Mochitlán dirección Petaquillas, 1083 m a. s. l., 18 Sep 1981, *Almazán 5* (FCME); Mpio. Pilcaya, Pilcaya 9 km al SE camino a Tetipac, 1300 m a. s. l., 23 Oct 1997, *Cruz 1609* (MEXU); Mpio. Quechultenango, 3 km al S de Quechultenango por camino de herradura a Santa Cruz, 1050 m a. s. l., 27 Jul 1982, *Núñez 899* (FCME). **Jalisco:** Mpio. Ameca, 47 km al W de Ameca, 1600 m a. s. l., 2 Oct 1982, *Hernández 8030* (MEXU); ruta del peregrino en Lagunillas, 1329 m a. s. l., 6 Sep 2014, *Rodríguez 7193* (IBUG); Malpasito, 200 m al S del poblado hacia la loma 3, 1300 m a. s. l., Jan 1991, *Navarro 83* (IBUG); Mpio. Autlán de Navarro, Autlán camino a corralitos 3 km, 1550 m a. s. l., 27 Jul 1987, *Rodríguez 925* (IEB, IBUG); 7-8 km by road S of El Chante on road to Manantlán, 1125 m a. s. l., 20 Sep 1983, *Anderson 12719* (MEXU); sierra de Autlán, 900 m a. s. l., 28 Jul 1994, *González s.n.* (MEXU); sierra de Manantlán, 5 km S of Ahuacapan along road to Estación Las Joyas about 15 km S of Autlán, 1475 m a. s. l., 3 Jul 2006, *Fishbein 5842* (MEXU); sierra La Vainilla, rancho La Noria, 900 m a. s. l., 16 Sep 2002, *Soltis 5458* (MEXU); Mpio. Barranca de Huentitan, Barranca Huentitan, 1300 m a. s. l., 10 Jul 1997, *Hernández-Galaviz 100* (IBUG); Mpio. El Grullo, a 4 km delante de la Cidrita camino a Manantlán, 1230 m a. s. l., 15 Sep 1977, *Carvajal 421* (IBUG); Mpio. El Limón, cerro El Carrizal 4 km al SE de El Limón, 1400 m a. s. l., 19 Sep 1992, *Flores 3505* (FEZA, IEB); cerro El Narigón al BN exposición ladera N, 1300 m a. s. l., 11 Agu 1981; *Santana 421* (IBUG); cerro El Zapote a 2 km al S de la población El Limón, 1023 m a. s. l., Jun 1981, *Sánchez 3* (IBUG); Mpio. Etzatlán, 1/3 mi SE of Etzatlán at end of narrow road to Factory-like ruin, 1500 m a. s. l., 18 Sep 1966, *Anderson 3659* (ENCB); Barranca al S de Etzatlán camino al Amparo, 1568 m a. s. l., 21 Jul 2002, *Machuca 8781* (IBUG); Mpio. Guachinango, a 27 km al O-SO de Ameca camino a Los Volcanes y Talpa de Allende, 1520 m a. s. l., 3 Oct 1982, *Lorr 1304* (MEXU); Mpio. Guadalajara, ladera SW de la barranca del río Santiago (Oblatos), 1500 m a. s. l., 7 Agu 1997, *Harker 2446* (IBUG); barranca Huentitán, 1350 m a. s. l., 10 Jul 1997, *Hernández-Galaviz 100* (IBUG); volcán del Colli, al O de Guadalajara, 1780 m a. s. l., 25 Jun 1967, *Villareal 3133* (IBUG); Mpio. Jilotlán de los Dolores, brecha Jilotlán a Tecatitlán cerca del Rancho El Rayo, 1800 m a. s. l., 28 Jul 1988, *Flores 902* (IBUG); Mpio. Jocotepec, 5 km al S de Huejotitlán entre Huejotitlán y San Marcos, 1500 m a. s. l., 15 Oct 1989, *Flores 1732* (MEXU); Mpio. Manantlán, brecha entre el Cahnte y el aserradero de Manantlán, 1660 m a. s. l., 18 Ago 1981, *Sánchez 206* (IBUG); Mpio. Mixtlán, km 28.5 carretera Ameca a Mixtlán, 1570 m a. s. l., 6 Ago 1995, *Cházaro 7512* (IBUG); Mpio. Poncitlán, El Comal, Mezcala, 1850 m a. s. l., 10 Sep 1975, *Briseño s.n.* (IBUG); Mpio. Puente de Ixtla, loc. 2 km al E de Tilzapotla, 1060 m a. s. l., mar 1994, *Cordero s.n.* (HUMO, IEB); Mpio. San Cristóbal de la Barranca, 2.5 km al S de El Malacate, sobre la carretera Guadalajara-Colotlán, 1380 m a. s. l., 29 Jun 2015, *Ramírez-Díaz 470* (IBUG); Mpio. San Martín de Bolaños, sierra de Bolaños, El Platanar Yerbaniz, 1500 m a. s. l., 2 Sep 1968, *Villareal 1868* (IBUG); 3 km al NW de El Platanar, 1500 m a. s. l., 2 Sep 1968, *Rzedowski 26243* (MEXU); Mpio. San Martín Hidalgo, sierra de Quila, Río Grande a 100 m al S por la vereda a Lagunillas, 1400 m a. s. l., 4 Agu 1989, *Guerrero 242* (IBUG); Mpio. Tala, a lo largo del Arroyo Caliente y Los Letreros, Bosque Escuela, La Primavera, 1450 m a. s. l., 13 Agu 1988, *Rodríguez 1433* (IBUG, IEB, MEXU); San Isidro Mezatepec, S-W en el cerro, 1500 m a. s. l., 17

Oct 1982, *López s.n.* (IBUG); Mpio. Talpa de Allende, a 3.5 km al W de Talpa de Allende, carr. Tomatlán-La Cuesta, 1450 m a. s. l., 9 Oct 1996, *Calzada 21517* (MEXU); near puesto El Triunfo 19 km WSW of Talpa de Allende along road to La Cuesta and Tomatlán, 1550 m a. s. l., 11 Sep 1986, *Breedlove 64053* (MEXU); Street slope, El Triunfo 19 km WSW of Talpa de Allende along road to La Cuesta and Tomatlán, 1555 m a. s. l., 11 Sep 1986, *Breedlove 64053* (IEB); a 15 km al S de Talpa camino a La Cuesta, 1270 m a. s. l., 4 Oct 1982, *Lott 1314* (IBUG); 5-10 km SW of Talpa de Allende on road toward Tomatlán, 1250 m a. s. l., 23 Sep 1983, *Anderson 12768* (IBUG); Mpio. Tamazula, Las Juntas de Mota, 1530 m a. s. l., 14 Sep 1974, *Puga 15719* (IBUG); Sierra del Aserradero, 1245 m a. s. l., 3 Nov 1993, *Puga 5848* (IBUG); Mpio. Tecatitlán, about 5.3 mi N of Tecatitlán Along Hwy 110, 1277 m a. s. l., 17 Aug 1971, *Stevens 1427* (ENCB); Al S de Tecatitlán rumbo a Pihuamo, 1100 m a. s. l., 12 Aug 1987, *Ornelas 1159* (IBUG); camino de terracería Llanitos-Jilotlán, rumbo a Mexiquillo, en los alrededores del rancho Las Golondrinas, 1700 m a. s. l., 27 Aug 2010, *Frías-Castro 1689* (IBUG); Mpio. Tecolotlán, km 55 carr. Mex. 80 entre Acatlan de Juárez y Autlan de Navarro, 1740 m a. s. l., 7 Jul 2015, *Anguiano 82* (IBUG); Mpio. Tenamaxtlán, Los Picachos de Tenamaxtlán, 1850 m a. s. l., 11 Aug 1996, *Machuca 7913* (IBUG); La Charca, al E del Rancho Miraplanes, 1450 m a. s. l., 8 Jul 1986, *Guzmán 100* (IBUG); Mpio. Teocuitatlán de Corona, barranca del Frijol ca. 3 km al NE de Milpilla, 1400 m a. s. l., 2 Aug 1997, *Lommeló 2702* (MEXU); ladera exp. W al E de la Milpilla, 1550 m a. s. l., 17 Nov 2002, *Machuca 9048* (IBUG); Mpio. Tequila, Cerro de Tequila, 2500 m a. s. l., 11 Aug 1986, *Villareal 1651, 1652* (IEB); La Fundación, Balneario de Tequila, 1110 m a. s. l., 12 Oct 1986, *Villareal 2206* (IBUG); volcán Tequila, sue S of Tequila, 11 Aug 1968, *Anderson 5146* (ENCB); about 4.5 mi E of Ocotepéc on road from Cuernavaca to Tepoztlán, 160 m a. s. l., 4 Aug 1971, *Stevens 1375* (ENCB); Mpio. Tepatitlán de Morelos, barranca of Río Verde, about 0.5 mi SW of bridge on road from Tepatitlán to Jahuahlica, 1953 m a. s. l., 21 Aug 1971, *Stevens 1435* (ENCB); Mpio. Tizapán, Los Arcos 14 km al E de Tizapán, en los límites de Jalisco y Michoacán carretera Tizapan-Cojumatlán, 1540 m a. s. l., 13 Aug 1988, *Flores 993* (IBUG); Mpio. Tlajomulco de Zúñiga, 3.5 km carr. Buenavista al S de Tlajomulco de Zúñiga, 1600 m a. s. l., 7 Oct 1994, *Eufracio 95* (MEXU); Mpio. Zapopan, bosque La Primavera, camino al río ca. 6 km de la entrada, 1550 m a. s. l., 27 Jun 1997, *Prinzle 158* (MEXU); entrada a La Primavera (cañón Las Flores), camino al río, 1500 m a. s. l., 27 Jun 1997, *Juárez 660* (MEXU); cerro El Tepopote por la carretera Nogales a Nextipac, 1700 m a. s. l., 11 Sep 2010, *Nuño 6* (IBUG); río Blanco bajando al río Cañadas, 1500 m a. s. l., 31 Aug 1987, *Álvarez 126* (IBUG); barranca de Oblatos, 1120 m a. s. l., 11 May 1979, *Baltazar s.n.* (IBUG); Mpio. Zapotitlán de Vadillo, rancho El Jabalí 22 km N of Colima in the SW foothills of the volca de Colima, 1200 m a. s. l., 5 Aug 1991, *Vázquez 1042* (MEXU); camino a San José, Zapotitlán, +- 3 km de San José, 1023 m a. s. l., 12 Sep 1980, *Magallanes 2545* (MEXU); San Antonio en el límite con el estado de Colima, 2000 m a. s. l., 28 Aug 1982, *González-Villarreal 14568* (IBUG). **México:** Mpio. Amatepec, cerro de los Capulines en Palmar Chico, 1100 m a. s. l., 26 Aug 1954, *Matuda 31345* (MEXU); Mpio. Ixtapan del Oro, Casas Largas a 1.5 km S de Ixtapan del Oro a orilla del río Ixtapan, 1700 m a. s. l., 15 Sep 1986, *Soto 931* (MEXU); Mpio. Luvianos, Progreso, 1400 m a. s. l., 7 Sep 1954, *Matuda 31521* (MEXU); Mpio. Santo Tomás de los Plátanos, Malpis al E de Nuevo Sto. lado N con milpas, 1320 m a. s. l., 7 Sep 1996, *Vibrans 5974* (MEXU); Mpio. Valle de Bravo, carretera entre Valle de Bravo y Colorín, 1500 m a. s. l., 31 Aug 1952, *Matuda 26961* (MEXU). **Michoacán:** Mpio. Aguililla, a 14 km al NO de Aguililla camino a Dos Aguas, 1320 m a. s. l., 12 Jul 1985, *Soto 9275* (MEXU); El Manguito 18 km al NO de Aguililla camino a Dos Aguas, 1500 m a. s. l., 12 Jul 1985, *Soto 9301* (MEXU); Mpio. Coalcomán de Vázquez, 7 km al SO de Coalcomán carr. a Villa Victoria, 1100 m a. s. l., 14 Jul 1985, *Soto 9393* (MEXU); Mpio. Tlazazalca, camino al cerro La Cruz, 1850 m a. s. l., 5 Jul 1990, *Pérez 1359* (IEB). **Morelos:** Mpio. Amacuzac, 2 km al S de Miahuatlan, 870 m a. s. l., 20 Aug 1988, *Soria s.n.* (MEXU); Mpio. Cuernavaca, al N de la Barranca de Atzingo, 1800 m a. s. l., 23 Sep 1987, *Estrada 1803* (MEXU); UAM-I); barranca cercana a Cuernavaca, 1950 m a. s. l., 23 Jul 1896, *Pringle s.n.* (MEXU); Barranca Zompantla al E de la col. Zompantla, 1740 m a. s. l., 20 Jul 1986, *Espejo 2599* (UAM-I); Mpio. Jiutepec, Parque Nacional Tepozteco, 1300 m a. s. l., 11 Sep 1986, *Quezada 1423* (MEXU); Mpio. Puente de Ixtla, loc. 2 km al E de Tilzapotla, 1060 m a. s. l., 23 Jul 1985, *Cordero s.n.* (UAM-I); Mpio. Tlayacapan, a 1.5 km de la capilla del tránsito, col. El Plan cerro “El Sombrero” ladera S, 1700 m a. s. l., 25 Aug 1990, *Cerros s. n.* (UAM-I); Tlayacapan, 1664 m a. s. l., 23 Sep 1956, *Paray 2114* (ENCB); Mpio. Xochitepec, 1250 m a. s. l., 1 Sep 1934, *Lyonnet 1033* (MEXU); Mpio. Yautepec de Zaragoza, Cañón de Lobos a 20 km al SE de Cuernavaca sobre la carr. a Cuautla, 1350 m a. s. l., 6 Aug 1967, *Flores 12* (MEXU); Cañón del Lobo cerca de Yautepec, 1350 m a. s. l., 19 Sep 1954, *Gold 715* (MEXU). **Nayarit:** Mpio. Amatlán de Cañas, 14 km al S de Ahuacatlán, 1430 m a. s. l., 26 Aug 1993, *Flores-Franco 2880* (MEXU); Mpio. Tepic, tickets NW of Tepic, 900 m a. s. l., 18 Aug 1935, *Pennell 19842* (MEXU). **Oaxaca:** Mpio. Putla, cerro El Pájaro carr. Putla-Tlaxiaco, 1433 m a. s. l., 1 Aug 2009, *Solano 3073* (FEZA); Mpio. San Miguel del Puerto, 1 km al N del rancho San Agustín, 1110 m a. s. l., 22 Aug 2001, *Saynes 2512* (MEXU); cafetal El Faro, 1070 m a. s. l., 20 Jul 2007, *Pascual 2082* (IEB, MEXU, SERBO); cerro Campana, 1180 m a. s. l., 19 Jun 2004, *Pascual 1109* (MEXU); finca cafetalera Montecarlo a 8 km al N de Santa M. Xadani, 1200 m a. s. l., 15 Jul 1992, *Campos s.n.* (MEXU); portillo El Guayabal camino a Oreja de León, 1382 m a. s. l., 9 Jun 2006, *Pascual 1893* (MEXU); rumbo a Las Lobas, 960 m a. s. l., 14 Jul 2006, *Vázquez 95* (MEXU); subida hacia El Encinal, finca Monte Carlo, 540 m a. s. l., 11 Sep 2013, *Salazar 9112* (MEXU); Mpio. San Pablo Cuatro Venados, camino a San Pablo Cuatro Venados, 1800 m a. s. l., 31 Aug 1927, *Conzatti 4628* (MEXU); Mpio. San Pedro Pocholutla, cerro Espino, 650 m a. s. l., 1 Nov 1917, *Reko s. n.* (MEXU); Mpio. Villa Zaachila, San Lucas Tlanichico, 1656 m a. s. l., 5 Jul 2006, *Juárez 2512* (MEXU). **Sinaloa:** Mpio. Ahome, Sindicatura del Guayabo, al pié de la sierra de Barobampo a 20 km al N de los Mochis, 200 m a. s. l., 25 Sep 1993, *Vega 4942* (MEXU); Mpio. Concordia, 53 km NE of Villa Unión on the Mazatlan to Durango road, 800 m a. s. l., 1 Oct 1985, *Bartholomew 2517* (MEXU); Palmito on Mexican Hwy 40, 2000 m a. s. l., 3 Aug 1980, *Breedlove 44878* (ENCB); Mpio. Cosalá, carr. Cosalá a Guadalupe de Los Reyes entre quebrada de

Animas y La Tasajera, 300 m a. s. l., 22 Sep 1989, *Vega 3501* (MEXU); Mpio. San Ignacio, La Cebolla a 40 km al N de San Ignacio, 900 m a. s. l., 16 Aug 1980, *Vega 790* (MEXU). **Zacatecas:** Mpio. Moyahua de Estrada, Las Palmas, cerro La Bota, 1600 m a. s. l., 5 Aug 1992, *Enríquez 67* (IBUG, MEXU); cerro La Bolsa a 17 km al S de Moyahua por la carr. 54, 1600 m a. s. l., Sep 1997, *Enríquez 1582* (MEXU); Mpio. Trinidad García de la Cadena, 0.1 km al O de la carr. Guadalajara-Colotlán, 1770 m a. s. l., 27 Aug 2015, *Ramírez-Díaz 570* (IBUG).

***Dictyanthus reticulatus* (Engelm. ex A. Gray) Benth. & Hook.f. ex Hemsl.** Biol. Cent. Amer., Bot. 2(11): 329. 1882.

≡ *Rytidoloma reticulata* Turcz., Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 25(2): 320. 1852. ≡ *Matelea dictyantha* Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 236. 1941.— TIPO: México. Oaxaca: Sierra San Pedro Nolasco, Talea, etc., 1843-1844 (fl). *C. Jürgensen 692* (holotipo, KW; isotipo, G, G00176979!, K, K000197349!, MO, MO-078242!).

**Diagnosis.** Hierba semi-erecta, escandente, sufruticosa; lámina ovada a ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasio, 2 flores; corola campanulada, blanca, morada o rojiza; tubo, limbo y lóbulos con venación reticulada, margen revoluto; lóbulos de la corona linear-espatulados; ginostegio estipitado; ápice del estilo con un corpúsculo en la punta; folículo punteado con 30-110 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus reticulatus* es endémica de México, con distribución restringida a la Sierra Madre del Sur y algunas poblaciones que conforman el Eje Neovolcánico. Se encuentra en el Estado de México, Guerrero, Morelos, Oaxaca y Puebla, desde los 1,082 a los 2,600 m de elevación. Las poblaciones generalmente son reducidas y escasas en las comunidades vegetales donde se distribuye (Figs. 1, 2K).

**Hábitat y ecología.** La especie no presenta afinidad a algún tipo de vegetación especial, aunque ha sido principalmente recolectada en bosques templados como el bosque de pino y bosque de encino. También es importante su presencia en el ecotono entre este tipo de vegetación y la selva baja caducifolia, como también en matorral xerófilo y a vegetación secundaria derivados de estos. En el ecotono entre encinar y selva es frecuente encontrarla asociada a especies de los géneros *Acacia* Mill. (Fabaceae), *Agave* L. (Asparagaceae), *Arctostaphylos* Adans. (Ericaceae), *Asclepias* L., *Matelea* Aubl., *Metastelma* R. Br. (Apocynaceae), *Brahea* Mart. ex Endl. (Arecaceae), *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae), *Dodonaea* Mill. (Sapindaceae), *Juniperus* L. (Cupressaceae), *Ostrya* Scop. (Betulaceae), *Pseudosmodium* Engl. (Anacardiaceae), *Senna* Mill. (Fabaceae), entre otros.

**Fenología.** Floración de junio hasta finales de octubre. Fructificación en noviembre.

**Nombre común y usos.** La planta tiene diversas utilidades en el estado de Oaxaca. Se le conoce como “*chuma*” en el municipio de Santiago Yosondúa, donde regionalmente los frutos se asan en las brasas hasta que se esponjen y abran, tanto la parte carnosa de los frutos, como las semillas son comestibles. [*A. García-Mendoza 10128* (MEXU)]. Mientras que en el municipio de Oaxaca de Juárez se le conoce como “*coronilla*”, en esta región las hojas son usadas con fines medicinales para curar ronchas en el cuello y tórax, éstas deben de frotarse sobre las áreas afectadas [*J. A. Solis Magallanes 148* (MEXU)]. Otro de los usos que se le ha dado en San Juan Mixtepec, donde se le conoce como “*guizh-café*” (zapoteco), es como planta de ornato, además como forraje para los animales y fertilizante de suelos [*E. Hunn 1564* (MEXU)].

**Estado de conservación.** Especie endémica de México con distribución en el centro y sur del país. En la mayoría de las ocasiones se registró a la población como abundante, y en otras escasa. El AOO es de 240 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 72,182.124 km<sup>2</sup> (LC). La especie parece no tener problemas de supervivencia ante las perturbaciones humanas, aunque no está exenta de riesgos. Por su amplia distribución y abundancia se sugiere la categoría Least Concern (en preocupación menor) de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus reticulatus* es afín a *D. ceratopetalus* en la forma, color y patrón de venación de la corola (Stevens, 1988). Sin embargo, filogenéticamente se recupera como especie hermana de un gran clado conformado por *D. pavonii*, *D. hamatus*, *D. altatensis*-*D. asper*, *D. parviflorus*-*D. macvaughianus*-*D. tuberosus*. Comparte con *D. pavonii* y *D. macvaughianus* la forma de los lóbulos linear-espátulado, y con *D. hamatus* el ápice del estilo cóncavo.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Guerrero:** Mpio. Chichihualco, a 25 km al NE de Filo de Caballo camino Xochipala, 1700 m a. s. l., 8 Sep 1983, *Martínez 4283* (ENCB); Chilpancingo de los Bravo, 0.5 km al SO de la desv. a Mazatlán, carr. México-Acapulco, 1274 m a. s. l., 6 Oct 1989, *Lozada 1327* (FCME); camino a la estación de Microondas en el Alquitrán, 1400 m a. s. l., 17 Jul 2000, *Lozada 2349* (FCME); camino al cerro Alquitrán, 1082 m a. s. l., 18 Jul 1997, *Lozada 1980* (FCME); camino al cerro Alquitrán cerca de Mazatlán, 1500 m a. s. l., 5 Jul 1966, *Chávez 16* (ENCB); camino al culebrado, 1900 m a. s. l., 29 Oct 1995, *Lozada 1932* (FCME); cerro Alquitrán 2.5-3 km al W de Rt. 95 en el camino a la Estación de Microondas de Alquitrán, 1550 m a. s. l., 18 Jul 1997, *Prinzie 194* (MEXU); cerro Tecomatlán, 1530 m a. s. l., 12 Aug 2008, *Martínez 40523* (MEXU); hill S of Chilpancingo 5.7 mi S of S entrance to town on Hwy 95, 1139 m a. s. l., 20 Aug 1972, *Dunn 20508* (ENCB); Omiltemi en antena de radio, 2600 m a. s. l., 30 Nov 1993, *Ménez 251* (FCME); Petaquillas, 1363 m a. s. l., 9 Aug 2012, *Carreto 2055* (FCME); Salto de Valadés cerca de Mazatlán, 1400 m a. s. l., 27 Aug 1978, *Rzedowski 35828* (ENCB, IEB); Tierras Prietas, 1450 m a. s. l., 9 Sep 2003, *Fierro 1719* (FCME); vertiente E del cerro Alquitrán cerca de Mazatlán, 1500 m a. s. l., 5 Jul 1966, *Rzedowskii 22677* (ENCB); Mpio. Eduardo Neri, 14 km de Mezcala rumbo a Amatitlán, 1350 m a. s. l., 21 Aug 1991, *Luna 177* (FCME); Jalapa, 1700 m a. s. l., 1 Nov 1973, *Halbinger s. n.* (MEXU); Jalapa, cerca de Chilpancingo, 1700 m a. s. l., 30 Nov 1971, *Halbinger 353* (MEXU); Mpio. Leonardo Bravo, Chichihualco en El Palmar, 1646 m a. s. l., 15 Aug 1980, *Fonseca 87* (FCME); Joya de el Zapote a 6 km al W de la desv. a Chilchihualco, 1430 m a. s. l., 24 Nov 1982, *Torres 1164, 1192* (MEXU); Mpio. Mártir de Cuilapan, La Esperanza, 1500 m a. s. l., 9 Aug 1996, *Diego 118* (FCME). **México:** Mpio. Ixtapan de la Sal, cerca de Ixtapan de la Sal, 2000 m a. s. l., 16 Aug 1953, *Matuda 28802, 28810* (MEXU); Mpio. Morelos, 4 mi S of Ixtapan on Hwy 55, 2 mi N of Guerrero St. Line, 1586 m a. s. l., 18 Aug 1972, *Dunn 20451* (ENCB). **Morelos:** Mpio. Cuautla, al N del libramiento de Cuautla, 1300 m a. s. l., 29 Jul 1985, *Estrada 626* (MEXU). **Oaxaca:** Mpio. Capulálpam de Méndez, SE del río Molinos, 1900 m a. s. l., 8 Aug 2002, *Brito 8* (MEXU); Mpio. Huajuapán de León, 1 km al SW de la desv. a San Miguel Papalutla, 1800 m a. s. l., 18 Jun 1982, *Cedillo 1436* (MEXU); Mpio. Heroica Ciudad de Tlaxiaco, 2000 m a. s. l., 3 Aug 1994, *Panero 4434* (MEXU); Mpio. Miahuatlán, along Hwy 175 about 10 mi SE of Miahuatlán, 2020 m a. s. l., 22 Jul 1976, *Stevens 2494* (ENCB); Mpio. Oaxaca de Juárez, cercanías de Oaxaca, 1560 m a. s. l., 22 May 1906, *Conzatti s. n.* (MEXU); cerro San Felipe, 2400 m a. s. l., 9 Jul 1976, *Solis 148* (MEXU); cerro San Felipe 1730 m a. s. l., 30 Jun 2006, *Juárez 786* (MEXU); cerro San Felipe just N of Oaxaca, 1800 m a. s. l., 30 Jun 2006, *Fishbein 5829* (IEB); cerro del Dortín, 1791 m a. s. l., 26 Jul 2006, *Torres MCM23* (MEXU); roadsides hedges along road from San Felipe, 2000 m a. s. l., 21 Aug 1960, *Koeppen 1204* (MEXU); Mpio. Putla Villa de Guerrero, a 1 km al NW de San Isidro Chicahuaxtla, 2126 m a. s. l., 2 Aug 2001, *Martínez 34391-A, 34392* (MEXU); Mpio. San Felipe del Agua, lower slopes of Cerro San Felipe S side above town of San Felipe del Agua, 1700 m a. s. l., 20 Jul 1968, *Anderson 4085* (ENCB); Mpio. San Francisco Telixtlahuaca, about 5.8 mi N of Telixtlahuaca along Hwy 131, 2129 m a. s. l., 25 Jul 1971, *Stevens 1343* (ENCB); km 191-194 carr. 131 Tehuacán, Puebla a Oaxaca, 1900 m a. s. l., 25 Jun 1991, *González-Villareal 3768* (IBUG); Mpio. San Chicomezúchil, 1 km al O del río Grande, brecha Amatlán, 1650 m a. s. l., 2 Aug 1985, *Harcía 1781* (MEXU); Mpio. San Juan del Estrado, San Juan del Estrado, 1790 m a. s. l., 12 Jul 2002, *Alvarado 164* (MEXU); Mpio. San Juan Mixtepec, cerro Metates a 20 km NO de San Juan Mixtepec, 2000 m a. s. l., 8 Jul 1988, *Reyes 289* (MEXU); near town, 2100 m a. s. l., 13 Jul 1997, *Hunn 1564* (MEXU); río Mixteco rumbo a Pueblo Viejo km 12 NO de San Juan Mixtepec, 1700 m a. s. l., 7 Jul 1988, *Reyes 260* (IEB, MEXU); Mpio. San Miguel del Río, Sierra de Juárez ruta 175 aprox. 15 km al S de Guelatao, 2000 m a. s. l., 2 Aug 1985, *Lorence 4687* (IBUG, MEXU); Mpio. San Miguel Tlacotepec, senda para el tanque de agua de San Miguel Tlacotepec, 1635 m a. s. l., 19 Jul 1996, *Calzada 21123* (MEXU); Mpio. San Pedro Molinos km 64 de la carr. Tlaxiaco-Putla, 2000 m a. s. l., 3 Aug 1994, *Panero 4434* (MEXU); Mpio. San Sebastián Tecomaxtlahuaca, 10 km de San Sebastián en carr. a San Martín Duraznos, 1755 m a. s. l., 30 Aug 1995, *Calzada 20116* (MEXU); a 4.5 km de San Sebastián en senda hacia el Rancho La Joya del Gavilán, 1765 m a. s. l., 25 Aug 1997, *Calzada*

22153 (MEXU); Mpio. San Sebastián Tula, camino a la presa de San Sebastián Tula, ladera pedregosa, 1630 m a. s. l., 10 Jun 2003, *Salas 4990* (IEB, SERBO); Mpio. Santa Cruz Amilpas, hacienda de Guadalupe, 1600 m a. s. l., 14 Jun 1908, *Conzatti 2168* (MEXU); Hills above Oaxaca, 1829 m a. s. l., 6 Aug 1894, *Pringle 4768* (MEXU); Mpio. Santa Cruz Itundujia, La Paz, sobre brecha a Santa Cruz Itundujia, 2376 m a. s. l., 19 Jul 2005, *Velasco 933* (MEXU); Mpio. Santiago Juxtlahuaca, a 6.5 km de Santa Rosa carr. a San Miguel Cuevas, 2040 m a. s. l., 19 Jul 1997, *Calzada 1998* (IBUG, MEXU); Mpio. Santiago Matatlán, along road to microwave tower about 3.6 mi S of Matatlán on Hwy 190 about 1 mi S of km 595, 1951 m a. s. l., 6 Jul 1971, *Steven 1203* (ENCB); along road to microwave tower about 3.6 mi S of Matatlán on Hwy 190 about 1 mi S of km 595, 1607 m a. s. l., 5 Jul 1976, *Stevens 23 11* (ENCB); Mpio. Santiago Xiacui, a 14 km al SW de Guelatao de Juárez, 2000 m a. s. l., 10 Aug 1977, *Sousa 7915* (MEXU); Mpio. Santiago Yosondúa, camino paralelo al río La Esmeralda en las afueras de Santiago Yosondúa, 2176 m a. s. l., 5 Aug 2012, *García-Mendoza 9844* (MEXU); Imperio Santiago Yosondúa, 2350 m a. s. l., 13 Sep 2006, *Mendoza 502* (MEXU); ladera sup. Del cerro al O de la cascada La Esmeralda, 2122 m a. s. l., 8 Nov 2012, *García-Mendoza 10128* (FEZA, MEXU); Mpio. Santo Domingo Tonalá, cerro de La Culebra, 1932 m a. s. l., 23 Jul 2008, *Hernández 110* (MEXU); Santo Reyes Tepejillo, 3 km al N de Santos Reyes Tepejillo a Corral de Piedra, 1770 m a. s. l., 20 Jul 1995, *Calzada 20064* (MEXU); a 4 km al N de Santos Reyes Tepejillo, cañada de la cruz río Boqurón, 1630 m a. s. l., 29 Aug 1996, *Ismael 21279* (MEXU); Mpio. Villa Sola de Vega, 9 km al S de Sola de Vega sobre la carretera a Puerto Escondido, 1600 m a. s. l., 30 Sep 1965, *Rzedowski 21370* (ENCB); about 3.8 mi NE of Sola de Vega along Hwy 131, 1607 m a. s. l., 26 Jul 1971, *Stevens 1344* (ENCB); about 4.9 mi SW of Sola de Vega along Hwy 131, 1836 m a. s. l., 26 Jul 1976, *Stevens 1436* (ENCB). **Puebla:** Mpio. Amozoc, Parque Estatal Gral. Lázaro Cárdenas, 2400 m a. s. l., 1 Aug 1995, *Martínez 875* (MEXU). **Veracruz:** Mpio. Acultzingo, cerro por el camino a El Potrero, 1887 m a. s. l., 18 Aug 2013, *Vargas 720* (MEXU).

***Dictyanthus sepicola* (W. D. Stevens) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000.

≡ *Matelea sepicola* W. D. Stevens, *Phytologia* 32: 387. 1975.— TIPO: México. Jalisco: ca. 6.9 mi SW of Hwy 15 along road to Ameca, near dirt road leading N, 23 Ago. 1971 (fl). *W.D. Stevens 1436* (holotipo, MSC; isotipo, ENCB, ENCB008626!, F, F0048968F!, K, K000197380!, MICH, MICH1111620!, MO, MO-078247!, NY, NY00318709!, P, P00689752!, TEX, 00372543!, US, US00589373!).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ovada a ampliamente ovada, base lobada; lámina ovada a ampliamente ovada, lobada con lóbulos rectos; inflorescencia una cima compuesta; corola campanulada, pardo-verdosa o blanquecina; tubo con venación vertical-paralela, concéntrica en el limbo y reticulada hacia los lóbulos, líneas moradas, margen revoluto; lóbulos de la corona laminares, rómbicos; ginostegio estipitado; ápice del estilo cóncavo; folículo estriado con 22-48 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus sepicola* es una especie endémica de México, su distribución se restringe a la región subhúmeda Costa Pacífico de la Sierra Madre Occidental. Con presencia en los estados de Jalisco, Nayarit, Sinaloa y Sonora, desde los 20 a los 1,340 m de elevación. Las poblaciones son reducidas y escasas donde han sido recolectadas, lo que se corrobora por los escasos números de ejemplares en los herbarios (Figs. 1, 2L).

**Hábitat y ecología.** La especie es la única del género que tiene preferencia sólo por un tipo de vegetación, prospera en las selvas bajas caducifolias de la Sierra Madre Oriental. Habita con otras especies características de este tipo de comunidad vegetal, incluyendo los géneros *Caesalpinia* L. (Fabaceae) y *Croton* L. (Euphorbiaceae). Se ha registrado que las flores tienen fragancia fétida.

**Fenología.** Floración de junio a noviembre. Fructificación de septiembre a noviembre.

**Nombre común y usos.** Se le conoce como “*talayote*” en el municipio de Zapopan en el estado de Jalisco [*Reyes Gutiérrez Luis M., s.n. (IBUG)*].

**Estado de conservación.** Especie endémica del oeste de México. Se ha reportado como escasa en su área de distribución. El AOO es de 88 km<sup>2</sup> (EN) y el EOO de 125,301.086 km<sup>2</sup> (LC). Aunque la especie se distribuye en cuatro estados distintos, las poblaciones son aisladas y reducidas. Se ha registrado la presencia de la especie cerca de poblados, lo que pone en evidencia que puede llegar a tolerar ambientes perturbadas, la especie se concentra en lugares conservados. Por tal motivo se sugiere su inclusión en la categoría de riesgo Endangered (en peligro de extinción) B2b(i, ii). de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus sepicola* se ha comparado con *D. reticulatus* (Stevens, 1988), pero difiere en varios atributos morfológicos, principalmente florales. Sin embargo, por la falta de secuencias de esta especie no es posible conocer las relaciones filogenéticas con esta especie ni con el resto de las especies del género.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Jalisco:** Mpio. Ameca, about 6.9 mi SW of Hwy 15 along Hwy to Ameca along a dirt road leading N from the paved road from near a bridge over a small stream, 1340 m a. s. l., 2 Sep 1973, *Stevens 1895* (ENCB); Cuquio, subiendo al pueblo Teponahuesco, 1850 m a. s. l., Sep 1998, *Harker 1070* (IBUG); Mpio. Guadalajara, ladera SW de la barranca del río Santiago, 1500 m a. s. l., 10 Aug 1997, *Harker 2462, 2462A* (IBUG); Mpio. La Huerta, antiguo camino a Nacastillo, 400 m a. s. l., 24 Sep 1981, *Lott 553* (MEXU); Mpio. Mascota, 0.3 km al ONO de Sol de Oros, 1808 m a. s. l., 11 Sep 2015, *Carrillo-Reyes 8070* (IBUG); Mpio. San Cristóbal de la Barranca, Rancho San Juan al O del Mpio. inicio de San Cristóbal de la Barranca, 840 m a. s. l., 25 Aug 1977, *Castro s. n.* (IBUG); Mpio. Tenamaxtlan, vereda de Tenamaxtlan a Los Picachos, 1800 m a. s. l., 11 Aug 1996, *Machuca 7914* (IBUG); Mpio. Tlajomulco de Zúñiga, SE del poblado de San Juan Evangelista, cerca de la presa de Chalío, 1565 m a. s. l., 26 Aug 1995, *Ramírez 141* (IBUG); Mpio. Zapopan, a lo largo del río Blanco, 1400 m a. s. l., 26 Oct 1987, *Álvarez 157* (IBUG); rancho El Mamey 8 km NW de Nextipac, 1530 m a. s. l., 6 Sep 1980, *Puga 16028* (IBUG); alrededores del cerro El Tepopote en la salida O de Zapopan, 1740 m a. s. l., 11 Sep 2010, *Frias-Castro 1763* (IBUG); Bosque de la Primavera, 1880 m a. s. l., Aug 1980, *Gutiérrez s. n.* (IBUG); La Primavera, 25 km al W de Guadalajara, 1930 m a. s. l., 20 Nov 1981, *Nieves 32* (IBUG). **Nayarit:** Mpio. Acaponeta, 30 m a. s. l., 23 Jun 1897, *Rose 3122* (US); Mpio. El Nayar, P. H. Aguamilpa a 9 km al E de la Cortina, 200 m a. s. l., 4 Oct 1993, *Franco 2955* (MEXU); Mpio. San Blas, 30 m a. s. l., 13 Oct 1925, *Ferris 5506* (US); Mpio. Tuxpan, 20 m a. s. l., 6 Nov 1926, *Mexia 1060* (UC). **Sinaloa:** 22 m a. s. l., 10 Sep 1973, *Stevens 2038* (ENCB); Mpio. Concordia, 14 km al S de Concordia por la carr. Durango.Mazatlán, 90 m a. s. l., 27 Jul 1983, *Ortiz 236* (MEXU); 22 m a. s. l., 10 Sep 1973, *Stevens 2038* (MSC). **Sonora:** Mpio. 631 m a. s. l., 17 Mar 1995, *Fishbein 2203* (ARIZ).

***Dictyanthus stevensii* Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez, L.O. Alvarado** *Phytotaxa* en revisión.— TIPO: México. Oaxaca: Mpio. San Miguel Chimalapa, Arroyo El Caracol, parte inferior al NO de Benito Juárez, ca. 39-40 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 16°43'N, 94°9'W, 900-1100 m, 24 Jun 1986 (fl), *Salomón Maya J. 3463* (holotipo: MEXU!; isotipo: CHAPA).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia en monocasio; corola profundamente campanulada, verde; tubo con venación vertical-paralela, concéntrica en el limbo y hacia los lóbulos, líneas pardo, margen ondulado; lóbulos de la corona oblongo-espátulados con el ápice redondeado o bilobado; ginostegio estipitado, ápice del estilo cóncavo; folículo desconocido (González-Martínez et al. en revisión).

**Distribución.** Especie rara, microendémica del Istmo de Tehuantepec al E del estado de Oaxaca en la selva Zoque de la región de Chimalapas. Sólo se conoce de la localidad tipo de los 900 a los 1,100 m de elevación (Figs. 1, 2M).

**Hábitat y ecología.** La especie prospera en selva mediana subcaducifolia, asociada a *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae), *Ficus* L. (Moraceae), *Cecropia* Loebl. (Urticaceae) y *Tapiria mexicana* March. (Anacardiaceae).

**Fenología.** Floración en junio, asociando su floración en verano.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie microendémica de México. El AOO de la especie es de 4 km<sup>2</sup> (EN) sin EOO (CR). Poco se sabe sobre la especie, la última vez que fue recolectada fue en 1986. La especie habita en la región terrestre prioritaria Selva-Zoque-La Sepultura. La población es escasa en su área de distribución, poco se sabe sobre la población, abundancia o fragmentación de la comunidad. Por ello, la especie no está exenta de amenazas como la pérdida de la vegetación, problemas sociales o naturales. Proponemos la inclusión de la especie en la categoría de riesgo Critically Endangered (en peligro crítico) B2a,b(i, ii) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus stevensii* se relacionó morfológicamente con *D. eximius* por compartir la forma de la inflorescencia en monocasio, corola campanulada, con un patrón de venación vertical y paralela en el tubo, concéntrica en la garganta y reticulada hacia los lóbulos. No obstante la especie difiere por tener flores más pequeñas con lóbulos de la corola oblongos con el ápice espatulado o bífido. A reserva de su inclusión en las filogenias, por su distribución geográfica se espera que comparta la misma historia biogeográfica con el clado *D. eximius*-*D. tigrinus*-*D. ceratopetalus*.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. Oaxaca: Mpio. San Miguel Chimalapa, Arroyo El Caracol, parte inferior al NO de Benito Juárez, ca. 39-40 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 900-1100 m, 24 Jun 1986, *Salomón Maya J. 3463* (MEXU).

***Dictyanthus suffruticosus* (W. D. Stevens) W. D. Stevens** Novon 10: 243. 2000.  
≡ *Matelea suffruticosa* W. D. Stevens, Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1558. 1988.— TIPO: México. Oaxaca: 4 mi. W of junction of Mex. 185 with Mex. 190, near La Ventosa, 17 Ago. 1971 (fl). *R.P. Wunderlin, Dwyer, Spellman & Vaughn 800* (holotipo, MO, MO-078258!; isotipo, MEXU, MEXU00521809!).

**Diagnosis.** Hierba erecta, sufruticosa; lámina triangular a ligeramente ovada, base lobada; inflorescencia una cima compuesta; corola estrechamente campanulada, morada; tubo, limbo y lóbulos con venación concéntrica, líneas concéntricas en el limbo y hacia los lóbulos, margen ondulado y revoluto; lóbulos de la corona oblongos con el ápice rugoso vesicular rugoso, hasta el margen del limbo; ginostegio estipitado, ápice del estilo plano con el centro ligeramente convexo; folículo desconocido.

**Distribución.** *Dictyanthus suffruticosus* es una especie rara, microendémica del Istmo de Tehuantepec al suroeste del estado de Oaxaca, México. Sólo se conoce de la localidad tipo, de la región subhúmeda Costa del Pacífico a 20 m de elevación (Figs. 1, 2N).

**Hábitat y ecología.** Habita el matorral xerófilo.

**Fenología.** Floración en agosto.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie microendémica de México. El AOO de la especie es de 4 km<sup>2</sup> (EN) sin EOO (CR). La especie habita en la región terrestre prioritaria Selva-Zoque-La Sepultura. La población es escasa en su área de distribución, poco se sabe sobre la población, abundancia o fragmentación de la comunidad. Por ello, la especie no está exenta de amenazas como la pérdida de la vegetación, considerando que Oaxaca es el 9° estado con mayor pérdida de la vegetación con 5.09%. Proponemos la inclusión de la especie en la categoría de riesgo Critically Endangered (en peligro crítico) B2a,b(i, ii) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus suffruticosus* se ha comparado con las especies endémicas de la Península de Yucatán: *D. aeneus* y *D. yucatanensis* por compartir el ápice de los lóbulos de la corona esféricos y rugosos (Stevens, 1988). Difiere de ambas especies por tener margen de la corola ondulada y revoluta. Se espera que con la inclusión de la especie a la filogenia se corrobore esta relación.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. Oaxaca: Mpio. Juchitlán de Zaragoza, 4 mi W of junction of Mex. 185 with Mex. 190, near La Ventosa, 19 m a. s. l., 17 Aug 1971, Wunderlin 800 (MEXU).

***Dictyanthus tigrinus* Conz. & Standl.** Contr. U.S. Natl. Herb. 23(4): 1183-1184. 1924. ≡ *Matelea standleyana* Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941.— TIPO: México. Oaxaca: from Laguna de Ojtlán, Distrito de Tuxtepec, alt. 350 m, 31 Oct. 1919 (fl). *C. Conzatti* 3760 (holotipo, US, US00111156!; isotipo, GH, GH00076312!, MEXU, MEXU00535554!).

**Diagnosis.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia una cima; corola profundamente campanulada, blanca amarillenta o verdosa; tubo y limbo con venación concéntrica, concéntrica-reticulada hacia los lóbulos, líneas pardo, margen revoluta; lóbulos de la corona lineares; ginostegio estipitado, ápice del estilo convexo con la punta plana y ligeramente bilobada; folículo moteado con ca. 50 proyecciones con el ápice redondeado.

**Distribución.** *Dictyanthus tigrinus* es endémica del sur de México, es frecuente en la región húmeda del Golfo, así como de las provincias Los Altos de Chiapas y Oaxaca, correspondientes a las Sierras Meridionales. Se distribuye en Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz, desde los 23 a los 650 m de elevación, rara vez hasta los 1,135 m. Las poblaciones son escasas y raras en su área de distribución (Figs. 1, 2Ñ).

**Hábitat y ecología.** Esta especie es la única que se desarrolla en ambientes muy húmedos, prospera en selva mediana subperennifolia en Chiapas, Oaxaca y Tabasco, como también en la selva alta perennifolia de los Tuxtlas en Veracruz. Excepcionalmente se ha recolectado en vegetación secundaria derivada de estas comunidades vegetales. Suele estar

asociada con especies características de estos tipos de vegetación como *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae) y *Dalbergia glomerata* Hemsl. (Fabaceae).

**Fenología.** Floración de junio a agosto. Fructificación en agosto.

**Nombre común y usos.** No se conoce algún nombre común, uso o utilidad antropogénica.

**Estado de conservación.** Especie endémica de México. El AOO es de 56 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 54,930.452 km<sup>2</sup> (LC). La especie presenta la flor más grande de la subfamilia de América, por lo que podría considerarse de gran valor por su despliegue floral. En exploraciones recientes a las localidades donde se distribuye la especie en Veracruz no se encontró la especie en su hábitat. Para evitar el saqueo y problemas de cambio de uso de suelo en su hábitat natural se propone la inclusión de la especie en la categoría de riesgo Endangered (en peligro de extinción) B2b(i, ii) de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus tigrinus* posee la flor más grande conocida de las Asclepiadoideae de América (Stevens, 1988). Además, presenta varias características únicas en el género como la venación concéntrica en el tubo, garganta y lóbulos de la corola, y lóbulos de la corona lineares. La especie se recobra como especie hermana de *D. eximius* con la que comparte una afinidad ecológica y geográfica por selvas húmedas.

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Chiapas:** Mpio. Simojovel de Allende, 4 km al N de Simojovel camino a Huitiupan, 500 m a. s. l., 23 Aug 1977, *Calzada 3508* (MEXU). **Oaxaca:** Mpio. Acatlán de Pérez, cerro del Tigre 3 km al E de Acatlán via Tierra-Blanca, 134 m a. s. l., 25 Aug 1986, *Cortes 407* (FEZA, IEB, MEXU); Mpio. Asunción Ixtaltepec, 17 km al NE de Santiago Ixtaltepec rumbo a Sta. Ma. Chimalapa, 290 m a. s. l., 23 Aug 1992, *Juárez 630* (MEXU); Mpio. Ixtlán de Juárez, Sta. Cruz Yagavila rumbo a paraje Yaa do, 1135 m a. s. l., 10 Aug 2005, *Velasco 802* (MEXU); Mpio. San Miguel Soyaltepec, 5 km al S de la hidroeléctrica Temascal, 60 m a. s. l., 22 Aug 1986, *Cortes 408* (FEZA, IEB, MEXU); Mpio. San Pedro Ixcatlán, about 29.7 mi W of Tuxtepec along road to Ixcatlán near where it branches from road to Jalapa de Díaz, 110 m a. s. l., 7 Aug 1971, *Stevens 1392* (ENCB); Mpio. Sta. María Chimalapa, 4 km al N de Sta. María en la vereda a Paso Lagarto del Río del Corte, 250 m a. s. l., 3 Jul 1984, *Hernández 183* (MEXU). **Tabasco:** Mpio. Huimanguillo, atrás del C.S.A.T., 26 m a. s. l., 8 Sep 1984, *Ventura 21232* (ENCB, IEB). **Veracruz:** Mpio. San Andrés Tuxtla, Abescoma 1 km al N de San Andrés Tuxtla, 313 m a. s. l., 8 Oct 1985, *Cedillo 3443* (MEXU); Camino a Balzapote 1 km al N de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, 350 m a. s. l., 31 Jul 1986, *Sinaca 879* (IEB, MEXU); Jardín Botánico. Estación de Biología Los Tuxtlas, 650 m a. s. l., 23 Jul 1986, *Cedillo 3654* (IEB, MEXU); Laguna Escondida 3 km NW, 200 m a. s. l., 25 Jun 1985, *Sinaca 112* (IEB, MEXU, UAM-I).

***Dictyanthus tuberosus* B.L. Rob.** Proc. Amer. Acad. Arts. 27: 180-181. 1893.

≡ *Matelea tuberosa* (B.L. Rob.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941. — LECTOTIPO: México. Jalisco: Slopes of barranca near Guadalajara, 10 Sep. 1891 (fl). *C.G. Pringle 3568* (lectotipo, GH, GH00040952!, designado por W. D. Stevens, Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1537. 1988; isolectotipo, F, VT, UVMVT026055!).

**Diagnosis.** Hierba erecta, sufruticosa; lámina ovada, base cordada; inflorescencia una cima reducida; corola profundamente campanulada, blanca-grisácea; tubo con venación vertical-paralela, reticulada en el limbo y hacia los lóbulos, líneas moradas; lóbulos de la corona triangulares; ginostegio estipitado, ápice del estilo ligeramente cóncavo; folículo moteado con 50-110 proyecciones, con el ápice arqueado.

**Distribución.** *Dictyanthus tuberosus* es una especie endémica de México, con distribución restringida a la Sierra Madre Occidental, correspondiente a la provincia biogeográfica que

lleva este mismo nombre, así como a la Costa del Pacífico con algunas poblaciones en el Eje Neovolcánico. Se ha registrado su presencia en los estados de Jalisco, Nayarit, Sonora y Zacatecas, desde los 210 a los 1,820 m de elevación. Las poblaciones son reducidas y escasas, lo que se corrobora por el escaso número de ejemplares recolectados (Figs. 1, 2O).

**Hábitat y ecología.** Se desarrolla tanto en bosque de encino como en selva baja caducifolia. En este último suele estar asociada a especies de los géneros *Agave* L. (Asparagaceae), *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae), *Pittocaulon* H. Rob. & Brettell (Asteraceae) y *Ptelea* L. (Rutaceae).

**Fenología.** Floración de julio a octubre. Fructificación en marzo.

**Nombre común y usos.** Se le conoce como “*carga su hermanito*” en el municipio El Nayar en el estado de Nayarit y los frutos son comestibles [*María Serrano Pérez, 107 (MEXU)*].

**Estado de conservación.** Especie endémica del oeste México donde ha sido poco recolectada y por ende, pobremente representada en los herbarios. El AOO es de 88 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 173,536.889 km<sup>2</sup> (LC). Las poblaciones son escasas y aisladas en su área de distribución. Considerando que la especie es endémica del territorio nacional, con poblaciones escasas, se sugiere su inclusión en la categoría de conservación Endangered (en peligro de extinción) B2b(i, ii) de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus tuberosus* se recobra en los análisis filogenéticos como especie hermana de *D. macvaughianus* y con *D. parviflorus*, en el clado de hábito erecto. La especie se puede reconocer por tener corola profundamente campanulada, característica única en el género (Stevens, 1988).

**Ejemplares revisados.** MÉXICO. **Jalisco:** 1558 m a. s. l., 15 Jul 1886, *Palmer 251* (ENCB); Mpio. Guadalajara, Guadalajara, 1558 m a. s. l., 15 Jul 1886, *Palmer 251* (ENCB); Guadalajara, 1410 m a. s. l., 15 Aug 1893, *Pringle 251 (MEXU)*; dry glass slopes near Guadalajara, 1564 m a. s. l., 15 Aug 1893, *Pringle 4482 (MEXU)*; Mpio. La Huerta, parte alta del cerro Huehuentón, 20-25 km al E de Chamela, 800 m a. s. l., 27 Aug 1976, *Rzedowski 1393 (ENCB, MEXU)*; cerca de Chamela, 500 m a. s. l., 3 Oct 1960, *McVaugh 19834 (MICH)*; Mpio. Monte Escobedo, borde superior de los cantiles rocosos al S de San Luis, cañón del río Bolaños, 1820 m a. s. l., 28 Jul 2002, *Carrillo-Reyes 3263 (IBUG)*; Jalisco, 1600 m a. s. l., 30 Jul 1967, *Puga 853 (ENCB)*; Mpio. Ixtlahuacan del Río, 4 km al SW de Ixtlahuacan del Río, carr. a Saltillo, 1860 m a. s. l., *Puga 11356 (IBUG)*. **Nayarit:** Mpio. Ahuacatlán, about 10 mi SE of Ahuacatlán along road to Barranca del Oro, 1350 m a. s. l., 26 Aug 1971, *Stevens 1458 (ENCB)*; El Nayar, arroyo El Frayle al SE de la Mesa del Nayar, 529 m a. s. l., 23 Oct 1989, *Tenorio 16639 (MEXU)*; El Chacalate, 460 m a. s. l., 16 Sep 1990, *Serrano 107 (MEXU)*; Mpio. La Yesca, sierra de Alici en Rancho de Escondida, 1230 m a. s. l., 10 Oct 1963, *Schubert 2053 (MEXU)*; Mpio. Mesa del Nayar, 1300 m a. s. l., 11 Aug 1980, *Breedlove 45347 (MEXU)*; Mpio. Tepic, along Hwy 15 about 18 mi SE of Tepic, 1069 m a. s. l., 26 Aug 1971, *Stevens 1473 (ENCB)*; km 870 to 22 mi SE of Tepic on Méx. Hwy 15 from Guadalajara, 1170 m a. s. l., 21 Sep 1966, *Anderson 3692 (ENCB)*. **Sonora:** Mpio. Alamos, 1660 m a. s. l., 15 Mar 1910, *Rose 12863 (US)*; Sonora, 900 m a. s. l., 5 Aug 1935, *Pennell 19544 (US)*. **Zacatecas:** Mpio. Monte Escobedo, borde superior de los cantiles rocosos al S de San Luis, 1820 m a. s. l., 28 Jul 2002, *Carrillo-Reyes 3263 (IEB, MEXU)*.

***Dictyanthus yucatanensis* Standl.** Field Columbian Mus., Bot. Ser. 8: 37. 1930.  
≡ *Matelea yucatanensis* (Standl.) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 28: 237. 1941.—  
TIPO: México. Yucatán: without precise locality or date (fl). *G.F. Gaumer 933* (holotipo, F,F0043985F!; isotipos, G, S, S12-12738!).

**Diagnos.** Hierba escandente, sufruticosa; lámina ampliamente ovada, base lobada; inflorescencia una cima; corola campanulada, blanca-grisácea; tubo, limbo y lóbulos con venación reticulada, líneas gris-morada-rojiza; lóbulos de la corona oblongos con el ápice vesicular rugoso; ginostegio estipitado, ápice del estilo cóncavo a ligeramente convexo en el centro; folículo moteado con ca. 55 proyecciones.

**Distribución.** *Dictyanthus yucatanensis* es una especie endémica de la Península de Yucatán. Se ha reportado su presencia en los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán. No obstante, no se han encontrado ejemplares provenientes de Quintana Roo. Prospera desde el nivel del mar hasta los 95 m de elevación. Aunque ha sido muy recolectada, su frecuencia es escasa (Figs. 1, 2O).

**Hábitat y ecología.** Prospera en dunas costeras y en ecotono con manglares, también en selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia, y en vegetación secundaria de estos tipos de vegetación. Se encuentra asociada a *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Coccoloba swartzii* Meisn. (Polygonaceae), *Guettarda elliptica* Sw. (Rubiaceae), *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Polygonaceae), *Jatropha gaumeri* Greenm. (Euphorbiaceae), *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (Fabaceae), *Machaonia lindeniana* Bail. (Rubiaceae), *Metopium brownei* (Jacq.) Urb. (Anacardiaceae) y *Randia longiloba* Hemsl. (Rubiaceae).

**Fenología.** Floración desde junio a diciembre. Fructificación de julio a febrero.

**Nombre común y usos.** Se le conoce con diferentes nombres a lo largo de la Península de Yucatán, como: “*mejen kaken*”, “*xhu’ez*”, “*X-k’-ek’-enil*”, “*Xikin-zodz*”, “*X-mehen k’ix’k’ek*”, “*zotz’ka*”. Esta planta ha sido muy aprovechada por los mayas para diversos fines, en Chikindzonot el látex de la planta ha sido usada como medicinal [C. Chan, 3505 (CICY)] y las flores para el dolor en el centro del ombligo [A. Ankii, AANK345 (CICY)]. Mientras que en Yaxcabá el látex ayuda para sacar los espinos [C. Vargas R., 86 (CICY)]. Por otra parte, en Valladolid los frutos han sido usados con fines de entretenimiento como juguetes para los niños [E. Ucán E., 2748 (CICY)].

**Estado de conservación.** Especie endémica de los estados Campeche y Yucatán. El AOO es de 200 km<sup>2</sup> (EN), y el EOO de 31,838.117 (NT). En la mayoría de los registros las poblaciones son escasas en su área de distribución. Aunque el EOO sugiere su inclusión en Near Threatened (cerca de la amenaza), por la acelerada pérdida de la cobertura arbórea en el estado y su escasa abundancia, sugerimos su inclusión en la categoría de riesgo Vulnerable (vulnerable) B1b(ii, iii). de la IUCN (IUCN, 2017) (Tabla 2).

**Comentarios.** *Dictyanthus yucatanensis* se recobra como grupo especie hermana de *D. aeneus*. La relación entre ambas especies se discutió más arriba. La especie se reconoce por tener corola campanulada blanca-grisácea con venación gris-morada-rojiza. Se ha reportado individuos con caracteres intermedios con ambas morfologías, reportado como probable híbrido entre ambas especies (Fernández-Concha, 2011). No obstante, las especies conservan una cohesión morfológica que permiten reconocerlas.

**Ejemplares revisados. MÉXICO. Campeche:** Mpio. Calkini, 12 km al E de Tancuche cerca de El Remate sobre el cam. Calkini-Punta Arenas, 4 m a. s. l., 26 Jul 1987, *Cabrera 13934* (MEXU); 4 km al O de Tunkasche sobre el cam. Calkini-Punta Arenas, 2 m a. s. l., 19 Sep 1987, *Cabrera 14374* (MEXU); Mpio. Campeche, crucero de P. Trueba y autopista, 8 m a. s. l., 12 Jul 2004, *Gutiérrez 8235* (CICY); zona militar 500 al S de la UAC, 4 m a. s. l., 12 Aug 1995, *Gutiérrez 4717* (CICY, UAM-I); zona militar 500 al S de la UAC, 4 m a. s. l., 16 Aug 1995, *Gutiérrez 4725* (UAM-I); Mpio. Champotón, 6 km al N de Champotón por la carr. Campeche-Ciudad del Carmen, 0 m a. s. l., 20 Sep 1987, *Cabrera 14442* (MEXU); 8 km al N de Champotón, 0 m a. s. l., 26 Jul 1987, *Cabrera 11800* (MEXU); 9 km al N de Champotón, 1 m a. s. l., 28 Jul 1987, *Cabrera 14059* (MEXU); Champotón, 4 m a. s. l., 10 Oct 1981, *Chan 948* (CICY, MEXU). **Yucatán:** Mpio. Cantamayec, en el poblado de Cantamayec parte S, 24 m a. s. l., 15 Sep 1982, *Chan 1829* (CICY); Mpio. Celestún, 1 km al N de la carr. Kinchil-Celestún, 5 m a. s. l., 21 Sep 2006, *Tapia 1962* (MEXU); 3 km al S del Hotel Ecoparaiso, 4 m a. s. l., 11 Nov 1998, *Durán 3206* (CICY); a 11 km de Celestún camino a Sisal, 0 m a. s. l., 15 Oct 1980, *Espejel 60* (CICY, MEXU); camino Celestún-Sisal, 1 m a. s. l., 15 Oct 2002, *Ucán 519* (MEXU); Mpio. Chankom, camino a Cxopteil, 20 m a. s. l., 14 Aug 1984, *Chan 3827* (CICY, MEXU); Mpio. Chemax, en el ejido de Sisbichen a 15 km del Mpio.icipio, 24 m a. s. l., 20 Aug 1986, *Aguilar 287* (CICY); Mpio. Chikindzonot, en el poblado de Chikindzonot, 30 m a. s. l., 10 Nov 1986, *Chan 3505* (CICY); on the way to Chan Santa María, 25 m a. s. l., 19 Sep 1994, *Ankil AANK345* (CICY, MEXU); Xcocmil camino a Pop, 10 m a. s. l., 26 Jul 1984, *Chan 3340* (MEXU); Mpio. Dzitás, en la orilla de la carr. salida de Dzitás rumbo a Pisté, 30 m a. s. l., 24 Sep 1983, *Ucán 2892* (CICY); Mpio. Halachó, carr. Sihó-Tankuché 2 km desde Siho, 6 m a. s. l., 2 Feb 2001, *Carnevali 6325* (CICY); Mpio. Hunucmá, 3 km de la carr Hunucmá a Sisal, 3 m a. s. l., 4 Oct 1999, *Ramírez 818* (CICY); 2 km de Sisal rumbo a Celestún, 0 m a. s. l., 16 Jul 1981, *Espejel 596* (CICY); Mpio. Izamal, Kimbilá, 12 m a. s. l., 22 Sep 1983, *May 162* (CICY); Kimbilá, 12 m a. s. l., 12 Sep 1983, *May 69* (CICY); Mpio. Kaua, Chichen Itzá near Xocenpich, 32 m a. s. l., 1 Jul 1938, *Lundell 7885* (MEXU); Mpio. Mérida, carr. a Progreso, desviación a las ruinas de Dzibichaltún ca. 3 km al E de la carr., 10 m a. s. l., 9 Jul 1997, *Prinzie 185* (CICY, MEXU); en los alrededores de la Zona Arqueológica de Dzibilchactum, 8 m a. s. l., 22 Dec 1985, *Cabrera 10166* (MEXU); Jardín Botánico del CICY, 7 m a. s. l., 10 Jul 1982, *Gongora 138* (CICY); zona arqueológica de Dzibilchaltún, 5 m a. s. l., 10 Sep 1980, *Narváez 78* (MEXU); Mpio. Opichén, alrededor de las grutas de Calcehtok, 87 m a. s. l., 11 Sep 1997, *Carnevali 4574* (CICY); Mpio. Oxkutzcab, Mul carr. a xcobe-haltun, 60 m a. s. l., 25 Jul 1983, *Sanabria ss184* (CICY); Xul lado O, 95 m a. s. l., 25 Oct 1983, *Sanabria 314* (CICY); Mpio. Progreso, 10 km al S de Puerto carr. Mérida, 5 m a. s. l., 25 Jul 1987, *Cabrera 13843* (MEXU); Mpio. Santa Elena, entrada Uxmal 2 km al W, 1 m a. s. l., 29 Aug 1981, *Narváez 685* (CICY, IEB, XAL); Ruinas de Uxmal costado S del templo del Adivino, 55 m a. s. l., 12 Jul 1981, *Narváez 625* (CICY); S del Arco Triunfal por un camino que conduce a otras pirámides, 71 m a. s. l., 31 Jul 1981, *Punch 640* (CICY); Mpio. Sotuta, camino rumbo al rancho Yo'sip, 24 m a. s. l., 30 Sep 1981, *Ucán 1548* (CICY); Mpio. Temozóc, a 3 km del ejido de Nabalám, 20 m a. s. l., 19 Sep 1986, *Aguilar 262* (CICY); Mpio. Uayma, along road from Dzitás to Valladolid about 4 mi NW of Uayma, 33 m a. s. l., 1 Jul 1971, *Stevens 1168* (ENCB); Rancho San Pedro, 22 m a. s. l., 1 Jun 1986, *Palacios-Rios 3000* (CICY, MEXU); Mpio. Valladolid, 3 km antes de Valladolid carr. Pixoy-Valladolid, 24 m a. s. l., 16 Jul 1983, *Ortiz 302* (CICY); 6.8 km al SE de Valladolid sobre cam. A Yalcon, 25 m a. s. l., 21 Jul 1986, *Cabrera 11559* (MEXU); en la orilla de la carr. Valladolid a Dzitnup km 3, 22 m a. s. l., 20 Aug 1980, *Ucán 322* (CICY); en la vía de ferrocarril a 4 km de Valladolid al poniente, 10 m a. s. l., 11 Aug 1983, *Ucán 2748* (CICY); en los terrenos de San Antonio, límites con San Juan Bubul, 22 m a. s. l., 16 Aug 1983, *Ucán 2770* (CICY); Pixoy, 22 m a. s. l., 9 Sep 1983, *Ucán 2835* (CICY, MEXU); Rancho San Pedro en Uayna, 27 m a. s. l., 1 Jun 1986, *Palacios-Rios 3000* (MEXU); Mpio. Yaxcabá, camino Tixcaltuyub en Rancho Santa María Norte, 24 m a. s. l., 29 Sep 1981, *Ucán 1535* (MEXU); en el monte de Tixcaltuyub, 20 m a. s. l., 8 Oct 1980, *Ucán 486* (CICY); Tixcaltuyub, 20 m a. s. l., 10 Jul 1980, *Vargas 86* (CICY); Tixcaltuyub rumbo al rancho Santa María, 20 m a. s. l., 29 Sep 1981, *Ucán 1535* (CICY).

**Figura 1.** Distribución altitudinal de las especies de *Dictyanthus*.

**Figura 2.** Distribución geográfica conocida de las especies de *Dictyanthus*. A. *Dictyanthus aeneus*; B. *D. altatensis*; C. *D. asper*; D. *D. ceratopetalus*; E. *D. eximius*; F. *D. hamatus*.

**Continuación 2.1.** G. *D. lautus*; H. *D. macvaughianus*; I. *D. parviflorus*; J. *D. pavonii*; K. *D. reticulatus*; L. *D. sepicola*.

**Continuación 2.2.** M. *D. stevensii*; N. *D. suffruticosus*; Ñ. *D. tigrinus*; O. *D. tuberosus*; P. *D. yucatanensis*.

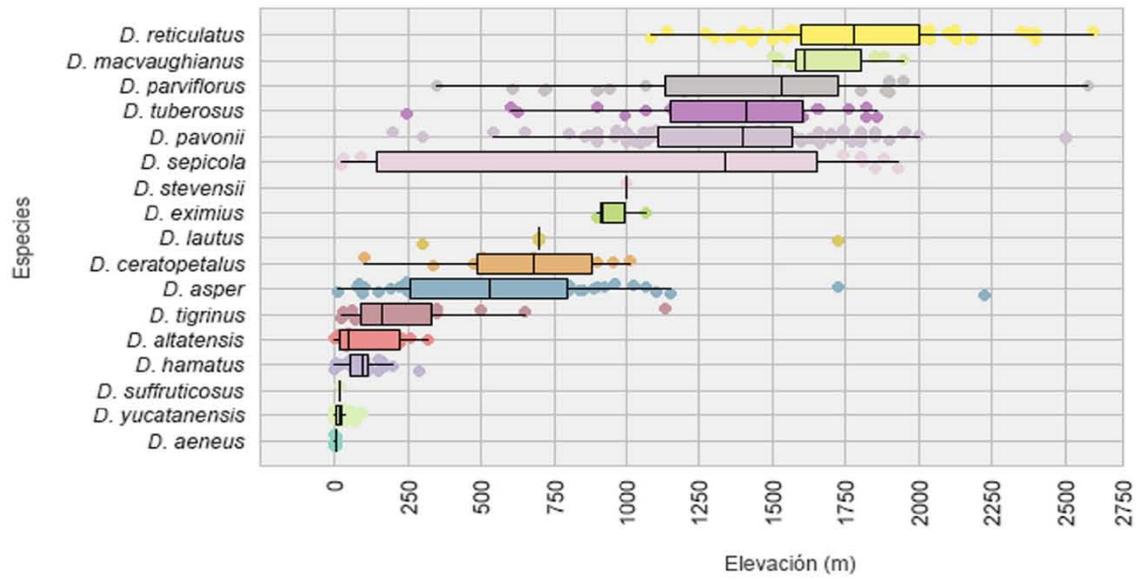


Fig. 1

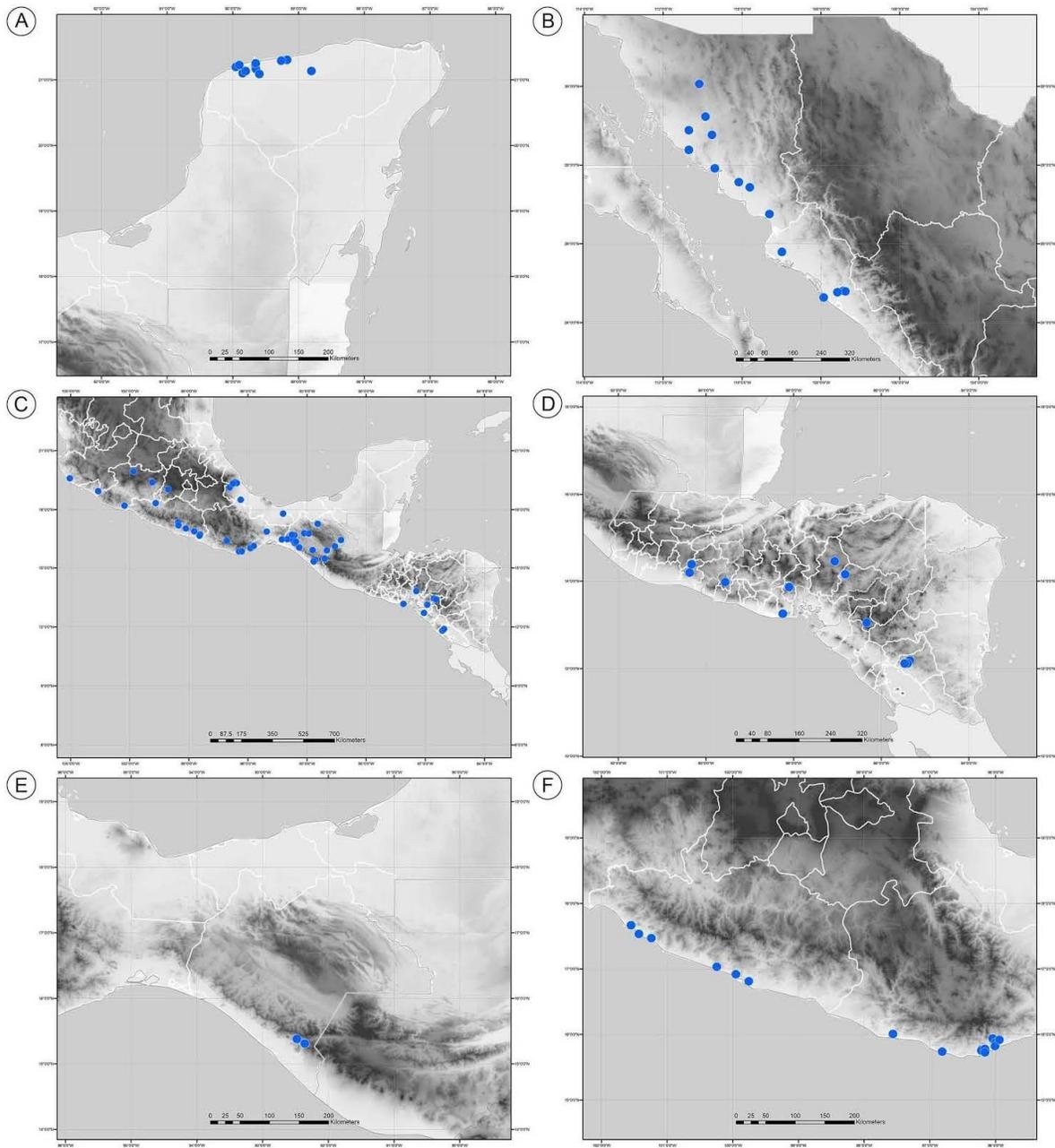


Fig. 2

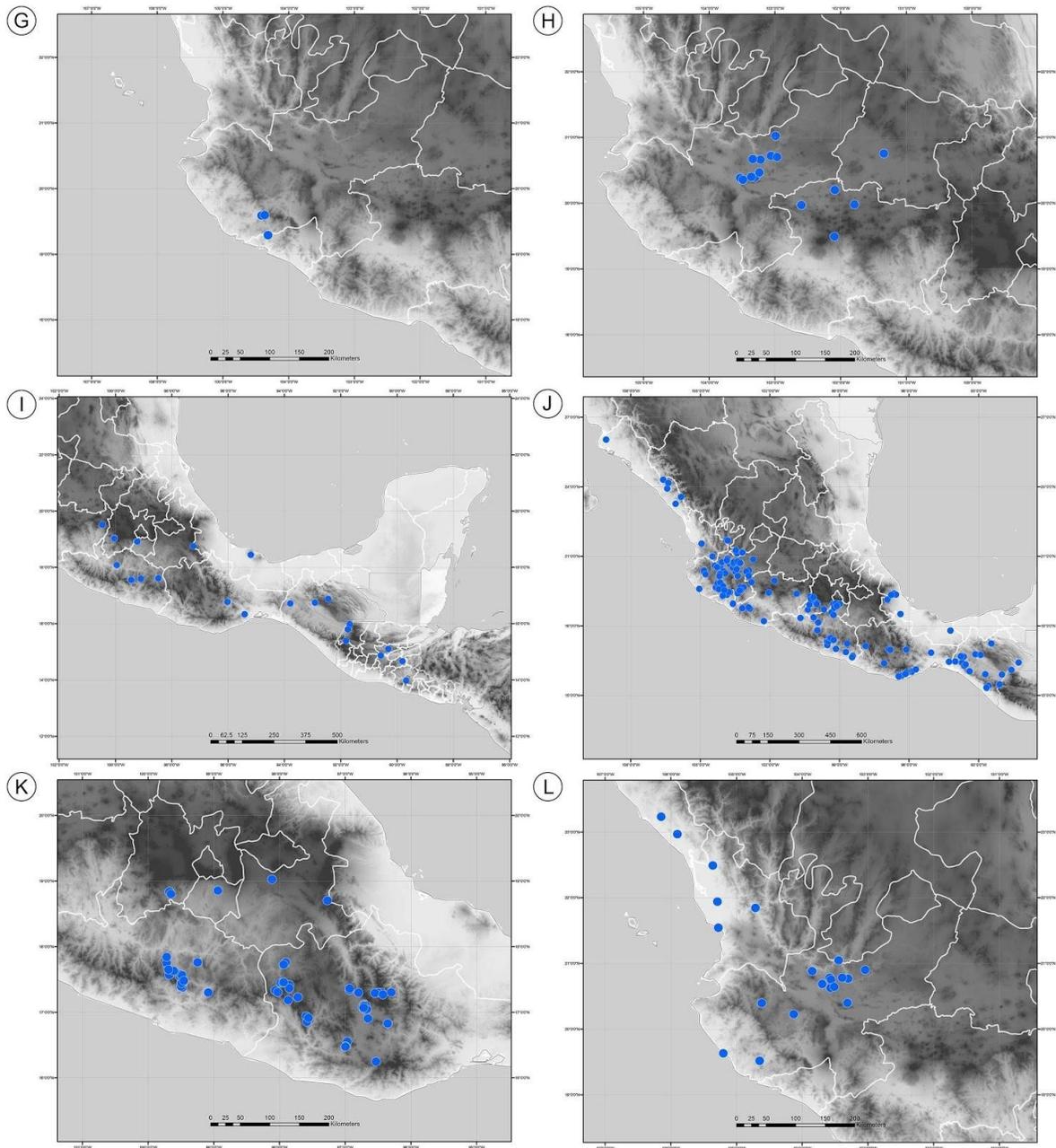


Fig. 2 Continuación 1

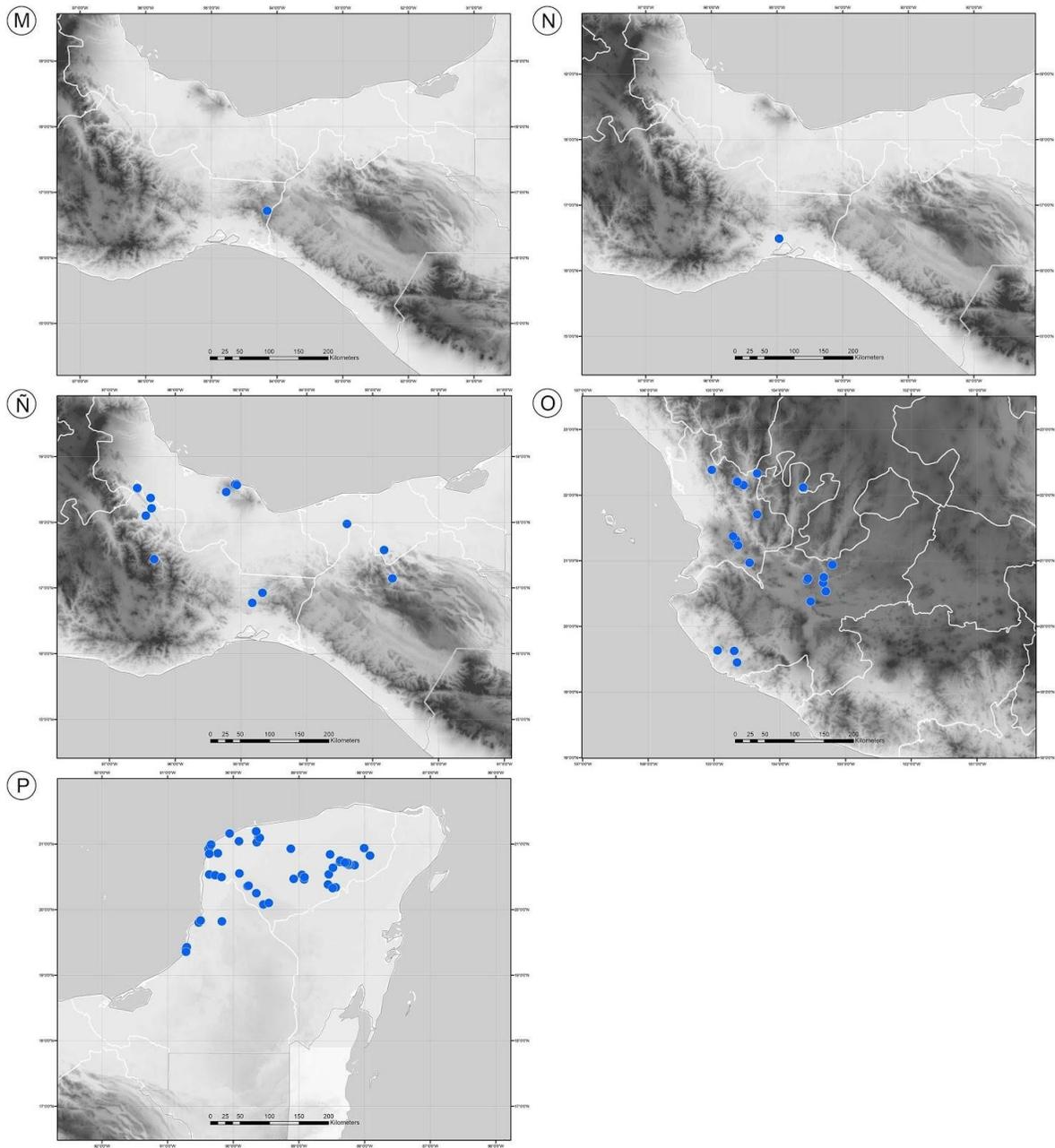


Fig. 2 Continuación 2

**Tabla 1.** Registro de los ejemplares examinados de las especies de *Dictyanthus*

<b>Especie</b>	<b>Autoridad</b>	<b>No. de ejemplares</b>	<b>Herbarios</b>
<i>D. aeneus</i>	Woodson	17	<b>ENCB, CICY, IBUG, IEB, MEXU, UAM-I</b>
<i>D. altatensis</i>	(Brandege) W.D. Stevens	14	A, ARIZ, CAS, DS, DUKE, <b>ENCB, GH, MEXU, MICH, MO, MSC, ND, NYBG, POM, UC, US</b>
<i>D. asper</i>	(Mill.) W.D. Stevens	59	<b>ENCB, FCME, IEB, MEXU</b>
<i>D. ceratopetalus</i>	Donn. Sm.	11	<b>ENCB, IEB, MEXU</b>
<i>D. eximius</i>	(W.D. Stevens) W.D. Stevens	1	<b>MEXU</b>
<i>D. hamatus</i>	(W.D. Stevens) W.D. Stevens	26	<b>DUKE, ENCB, FCME, IEB, MEXU, MO, MSC, SERO, UAM-I, UMO</b>
<i>D. lautus</i>	(W.D. Stevens) W.D. Stevens	5	<b>IBUG, IEB, MEXU, MICH, MO</b>
<i>D. macvaughianus</i>	(W.D. Stevens) W.D. Stevens	17	ARIZ, <b>ENCB, GH, VT, IBUG, MEXU, MICH, MSC, NSW, P, TEX</b>
<i>D. parviflorus</i>	Hemsl.	29	<b>ENCB, F, FCME, IBUG, IEB, MEXU, MO, US</b>
<i>D. pavonii</i>	Decne.	131	<b>ENCB, FCME, FEZA, HUMO, IBUG, IEB, MEXU, SLPM, SERO, UAM-I</b>
<i>D. reticulatus</i>	(Turcz.) Benth. & Hook. F. ex Hemsl.	74	<b>ENCB, FCME, FEZA, IBUG, IEB, MEXU</b>
<i>D. sepicola</i>	(W.D. Stevens) W.D. Stevens	25	ARIZ, DS, DUKE, <b>ENCB, F, GH, IBUG, MEXU, MO, MSC, NSW, UC, US</b>
<i>D. stevensii</i>	Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez & L. O. Alvarado	1	<b>MEXU</b>
<i>D. suffruticosus</i>	(W.D. Stevens) W.D. Stevens	1	<b>MEXU, MO</b>
<i>D. tigrinus</i>	Conz. & Standl.	19	<b>ENCB, FEZA, IEB, MEXU, UAM-I</b>

<i>D. tuberosus</i>	B.L. Robb.	27	BKL, <b>ENCB</b> , F, G, GH, GUADA, <b>IBUG</b> , <b>IEB</b> , ISC, K, MASS, <b>MEXU</b> , MICH, MO, MSC, ND, P, PH, TEX, US, VT, WU,
<i>D. yucatanensis</i>	Standley	64	<b>CICY</b> , <b>ENCB</b> , <b>IEB</b> , <b>MEXU</b> , <b>UAM-I</b> , <b>XAL</b>

**Tabla 2.** Categoría de conservación propuesta para las especies de *Dictyanthus* con base a la extensión de ocurrencia (EOO) y al área de ocupación (AOO), de acuerdo a los criterios de la lista roja de la IUCN con celdas de 2 km<sup>2</sup>

<b>Especie</b>	<b>Registros</b>	<b>EOO (km<sup>2</sup>)</b>	<b>Categoría</b>	<b>AOO (km<sup>2</sup>)</b>	<b>Categoría</b>
<i>Dictyanthus aeneus</i>	17	1,829.310	<b>EN</b>	44	EN
<i>D. altatensis</i>	14	58,598.144	LC	56	EN
<i>D. asper</i>	57	894,090.967	LC	224	EN
<i>D. ceratopetalus</i>	11	56,624.568	LC	44	EN
<i>D. eximius</i>	3	1.177	<b>CR</b>	12	EN
<i>D. hamatus</i>	26	21,133.688	NT	76	EN
<i>D. lautus</i>	5	86.966	<b>CR</b>	12	EN
<i>D. macvaughianus</i>	17	53,529.461	LC	64	EN
<i>D. parviflorus</i>	29	225,672.899	LC	104	EN
<i>D. pavonii</i>	130	320,741.854	LC	444	EN
<i>D. reticulatus</i>	74	72,182.124	LC	240	EN
<i>D. sepicola</i>	25	125,301.086	LC	88	EN
<i>D. stevensii</i>	1	0.000	<b>CR</b>	4	CR
<i>D. suffruticosus</i>	1	0.000	<b>CR</b>	4	CR
<i>D. tigrinus</i>	19	54,930.452	LC	56	EN
<i>D. tuberosus</i>	27	173,536.889	LC	88	EN
<i>D. yucatanensis</i>	64	31,838.117	NT	200	EN

CR- critically endangered; EN- endangered; LC- least concern; NT- near threatened

## Referencias

- Bentham, G. 1876. Asclepiadeae. *En: G. Bentham & J. D. Hooker (Eds.). Genera Plantarum*. Lovell Reeve, London, vol 2, pt 1. pp. 728-785.
- Brandegee, T. S. 1920. *Plantae mexicanae purpusianae*, X. *University of California Publications in Botany* 7: 329.
- Decaisne, J. 1844. Asclepiadaea. *En: A. P. de Candolle, Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 8: 490-665.
- Donnell-Smith, J. 1893. Undescribed plants from Guatemala. X. *Botanical Gazette*. 18: 197-211.
- Endress, M. E., Liede-Schumann, S. y Meve, U. 2014. An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa* 159(3): 175-194.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). 2012. *ArcGIS Release 10.1*. Redlands, CA.
- Fernández-Concha, G. C. 2011. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae) en Yucatán: hermanas, “juntas pero no revueltas”. *Desde el Herbario CICY* 3: 10-11.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF). 2016. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist Dataset. Retrieved from <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2017-08-23.
- González-Martínez, C. A., Lozada-Pérez, L., Alvarado-Cárdenas, L. en revisión. *Dictyanthus stevensii* (Apocynaceae; Asclepiadoideae; Gonolobinae), a new species from Chimalapas region, Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa* X(X): X-X.
- Hemsley, W. B. 1882. Asclepiadaceae. *En: F. D. Godman & O. Salvin (Eds.). Biologia Centrali-Americana Botany* 2: 318-338.
- Ibarra-Manríquez, G., Rendón-Sandoval, J., Cornejo-Tenorio, G. y Carrillo-Reyes, P. 2015. Lianas of Mexico. *Botanical Sciences* 93(3): 365-417.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2017. *Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria*. Version March 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Disponible en <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (acceso 29 Sep 2017).
- JSTOR Global Plants 2017. JSTOR Global Plants. – Published at <http://plants.jstor.org/> (acceso 10 Ene 2017).
- Juárez-Jaimes, V. & Lozada, L. 2003. Asclepiadaceae. Fascículo 37. In M. K. Ochoterena & R. L. Medina (Eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. (pp. 61) MX: *Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*. Disponible en: [http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras\\_tehuacan/florastehuacan.htm](http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras_tehuacan/florastehuacan.htm) (acceso 9 Ene 2018).

- Juárez-Jaimes, V., Alvarado-Cárdenas, L. y Villaseñor, J.L. 2007. La familia Apocynaceae *sensu lato* en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78(2): 459-482.
- Krings, A., Thomas, D. T. y Xiang, Q. 2008. On the generic circumscription of *Gonolobus* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): evidence from molecules and morphology. *Systematic Botany* 33(2): 403-415.
- Liede-Schumann, S. 1997. Subtribes and genera of the tribe Asclepiadeae (Apocynaceae, Asclepiadoideae). A synopsis. *Taxon* 46: 233-247.
- Liede-Schumann, S., Rapini, A., Goyder, D. J. & Chase, M. W. 2005. Phylogenetics of the New World subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae —Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae and Gonolobinae. *Systematic Botany* 30(1): 184–195.
- McDonnell, A., Parks, M., Fishbein, M. 2018. Multilocus phylogenetics of new world milkwees vines (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Gonolobinae). *Systematic Botany* 43(1): 77-96.
- Morillo, G. 1997. Revisión preliminar de *Metalepis* Griseb. (Asclepiadaceae). *Pittieria* 26: 65-99.
- Rapini, A., Chase, M. W., Goyder, D. J. y Griffiths, J. 2003. Asclepiadeae classification: evaluating the phylogenetic relationships of New World Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon* 52: 33-50.
- Rapini, A., Chase, M. W. y Konno, T. U. P. 2006. Phylogenetics of South American Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon* 55: 119-124.
- Reichenbach, H. G. L. 1850. *Selectus e seminario horti academici dresdensis. Index Seminum* (Dresden) 4.
- Robinson, B. L. 1893. Descriptions of new plants collected in Mexico by C. G. Pringle in 1890 and 1891, with notes upon a few other species. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 27: 165-185.
- Standley, P. C. 1924. *Trees and Shrubs of Mexico. Asclepiadaceae*. Contributions from the U.S. National Herbarium 23:1166-1194.
- Standley, P. C. 1930. Studies of American Plants. III. Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 8(1): 1-74.
- Standley, P. C. & Williams, L. O. 1969. Flora of Guatemala. Asclepiadaceae. *Fieldiana Botany* 24: 407-472.
- Stevens, W. D. 1975. Notes on the genus *Matelea* (Apocynaceae S. L.). *Phytologia* 32(5): 387-406.

- Stevens, W. D. 1988. A synopsis of *Matelea* subg. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 47(4): 1533-1564.
- Stevens, W. D. 1999. Two new combinations in Apocynaceae, Asclepiadoideae from Mesoamerica. *Novon* 9: 564.
- Stevens, W. D. 2000. New and interesting milkweeds (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Novon* 10(3): 242-256.
- Stevens, W. D. 2001. Asclepiadaceae. In: W. D. Stevens, C. U. Ulloa, A. Pool, O. M. Montiel. *Flora de Nicaragua*. Monographs in Systematic Botany no. 85. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Stevens, W. D. 2005. New and interesting milkweeds (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Novon* 15(4): 602–619.
- Stevens, W. D. & Morales, J. F. 2009. Apocynaceae. In G. Davidse, S. Sousa, M. Knapp, & F. Chiang (Eds.) *Flora Mesoamericana volumen 4, parte 1-2 Cucurbitaceae a Polemoniaceae*. (pp. 662, 211). MX: Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Biología; Missouri Botanical Garden; The Natural History Museum (London).
- Thiers, B. (online). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (acceso 8 Dic 2017).
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902.
- Woodson, E. R. Jr. 1935. New Apocynaceae and Asclepiadaceae. *American Journal of Botany* 22 (7): 684-693.
- Woodson, E. R. Jr. 1941. North American Asclepiadaceae. I. Perspective of the genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 28: 193-244.

***Dictyanthus stevensii* (Apocynaceae; Asclepiadoideae; Gonolobinae), a new species from Chimalapas, Oaxaca, Mexico**

César Adrián González-Martínez<sup>1</sup>, email: matzihuique@ciencias.unam.mx

Lucio Lozada-Pérez<sup>1</sup>, email: luciolozada@hotmail.com

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1,2</sup>, email: leonardo.oac77@gmail.com

<sup>1</sup> Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Zip Code 70-282, 04510 México, CDMX, México.

<sup>2</sup> Correspondence author: leonardo.oac77@gmail.com

**Abstract**

A new species of the genus *Dictyanthus* is herein described and illustrated, after than 30 years since the last paper describing new species of this genus. *Dictyanthus stevensii* sp. nov. is known only from the Zoque forest in the Chimalapas region in the state of Oaxaca, Mexico. This species differs from all other species because it has the smallest flower within the genus. It is morphologically related to *D. eximius*, a microendemic species of Chiapas. Information on the distribution and habitat of this new species is given, and its conservation status is proposed as Critically Endangered B2ab(ii). An identification key to the *Dictyanthus* species in southern and south eastern Mexico is also provided.

Key words: conservation, endemic, *Matelea*, taxonomy, Zoque forest.

## INTRODUCTION

*Dictyanthus* Decaisne (1844: 604) derives from the greek word *Dyction*, which means ‘net’ and *Anthos*, which means ‘flower’. This name refers to the reticulated pattern in the flowers that this taxon presents (Stearn 2006). It belongs to the family Apocynaceae Juss., subfamily Asclepiadoideae R.Br. ex Burnett, tribe Asclepiadeae Duby, and subtribe Gonolobinae (G. Don.) Liede. The subtribe comprises 36 genera and over 540 species with morphologically diverse flowers (Endress *et al.* 2014; Mangelsdorff *et al.* 2016; Morillo 2012, 2013, 2015, 2016; Morillo & Keller 2016; Morillo *et al.* 2013, 2016). *Dictyanthus* has morphological features that differentiate it from the other genera of Gonolobinae like *Matelea s. s.* Aublet (1775: 277), genus with which it has been morphologically related (Woodson 1941). *Dictyanthus* is characterized by having indument mixture of straight and glandular trichomes, which are mostly uncinata; the urceolate sacciform corolla, usually has sacs in the corolla tube between the lobes and a pattern of vertical parallel lines, either concentric or reticulate (Stevens 2000; Stevens & Morales 2009). The gynostegial corona is staminal and 5-palmatilobed. Each of the five lobes is basally adnate to the stipe of the gynostegium by a septum, and is also partially or completely connate to its dorsal side of the corolla tube (Stevens 1975, 1988, 2000). The fruits are aculeated fusiform follicles, with conic and curved prickles (Stevens & Morales 2009). In contrast, *Matelea s. s.* presents indument mixture without uncinata trichomes; the corolla has ascending, patented or reflexed lobes, never forming a tube. The gynostegial corona is staminal and interstaminal elements fused in a column, and adnate to the stipe to gynostegium. The staminal corona of elevated ligulate ridges, basal margin crenulate, and the interestaminal corona in a concave shape. The fruits are fusiform, smooth or winged (Krings & Morillo 2015; Morillo 2015; Morillo *et al.* 2017).

Numerous studies have approached *Dictyanthus* through its morphology, diversity, systematics, distribution and floristic importance (Stevens 1975, 1988, 1999, 2000; Juárez-Jaimes & Lozada 2003; Juárez-Jaimes *et al.* 2007; Stevens & Morales 2009; Ibarra-Manríquez *et al.* 2015). Even though it is a distinctive taxon, there are authors that consider *Dictyanthus* as a subgenus of *Matelea s. l.* (Krings *et al.* 2008; Endress *et al.* 2014), according to Woodson (1941). However, other studies suggest its recognition as a different genus within Gonolobinae (Stevens 1999, 2000, 2001; Juárez-Jaimes & Lozada 2003;

Juárez-Jaimes *et al.* 2007; Stevens & Morales 2009; McDonnell *et al.* 2018). In addition, phylogenetic analyses with some species of *Dictyanthus* showed that the genus forms a well-supported clade, supporting previous morphological observations (McDonnell *et al.* 2018). The herein presented study follows this last proposal.

*Dictyanthus* currently comprises 16 species of vines or semi-erect herbs with woody or suberized base (Stevens 1975, 1988). They distribute north of Mexico to north of Nicaragua, with its greatest diversity (15 spp) and endemism (80%) in Mexico (Stevens 1975, 1988; Juárez-Jaimes *et al.* 2007; Villaseñor 2016). In addition, by its endemism *Dictyanthus* holds the 10th position among the genera with the most important vines in Mexico (Ibarra-Manríquez *et al.* 2015). The species of this genus are mostly abundant in tropical deciduous forest and xeric shrublands. In Mexico, they are distributed along the mountains of the Pacific slope, where endemisms are likely to occur (Stevens 1975, 1988).

As part of the project on systematics, distribution, conservation and uses of the species of Apocynaceae of Mexico (Alvarado-Cárdenas *et al.* available online), the phylogeny and taxonomic treatment of *Dictyanthus* was studied. During the revision of the herbarium specimens, we uncovered a specimen from the Zoque forest in the Chimalapas region, in the state of Oaxaca, Mexico that could not be identified as any of the currently recognised *Dictyanthus* species. Thus, after than 30 years since the last publication of a species of the genus (Stevens 1988), it is herein proposed a new species.

## **MATERIALS AND METHODS**

Herbarium specimens were consulted in BUAP, CHAPA, CICY, ENCB, FCME, FEZA, HUMO, IBUG, MEXU and UAMIZ (Thiers online). In order to obtain the descriptions, the vegetative and floral organs were measured using a digital caliper. The indumentum is described following Stevens (1988) categorization of long and short trichomes; those shorter than 0.1 mm are considered as short and those longer than 0.1 mm are considered as long. In addition, for the description of the corona we follow the classification of Liede & Kunze (1993) and Kunze (1995). The information on the distribution, habitat and phenology was extracted from the revised herbarium specimens labels.

The new species was compared to others, which share morphological features, such as those presenting urceolate-campanulate flowers with concentric reticulation at the limb

of the corolla. A comparison table (Tab. 1) was made with the information extracted from the taxonomic treatments of *Dictyanthus* (Stevens 1975, 1988; Stevens & Morales 2009). In addition, this information was complemented with the observations made to the revised herbarium specimens.

The distribution map of the species was made using the information extracted from the herbarium specimens and ArcMap 10.1 software (ESRI 2012). The layers were downloaded from the portal of CONABIO (2004). The IUCN criteria (2017) for endangered species were used to evaluate the state of conservation of the species.

## TAXONOMIC TREATMENT

*Dictyanthus stevensii* Gonz.-Martínez, Lozada-Pérez et L.O. Alvarado *sp. nov.* (Figs. 1-4)  
Type:—MEXICO. Oaxaca: Municipio San Miguel Chimalapa, Arroyo El Caracol, parte inferior al NO de Benito Juárez, ca. 39-40 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 900-1,100 m, 16°43' N, 94°9' W, 24 June 1986, *Salomón Maya J. 3463* (fl.) (holotype: MEXU!; isotype: CHAPA).

*Dictyanthus stevensii* is morphologically related to *D. eximius* but differs by having a row of uncinated and interpetiolar trichomes, the indumentum of young stems consists of uncinated and straight trichomes only, corolla green with undulate margin, the lobes of the corona are oblong with spatulate, rounded apex or slightly bilobulated, the apex is exerted from the corolla tube and with the anthers vertices slightly exerted.

Vine 0.6–1.4 mm wide, twining, the base suberosed or slightly lignified, root not observed, indumentum made of uncinated trichomes (long and short) and straight trichomes (long and short), yellowish, the uncinated trichomes are scarce in mature stems and abundant in herbaceous regions of the plant. Young stems lignified, pubescent with short straight trichomes and scarce uncinated trichomes, the interpetiolar region with a horizontal row of uncinated trichomes, the buds with a tuft of straight long trichomes. Leaves with blades (3.1–)3.6–5.6 × 2–4.3(–5) cm, widely ovate, the based with lobes 0.3–1.3 cm long; the apex rounded or slightly acuminate; membranaceous, velvety, with (5–)7–8 secondary veins, the blade olive green, the underside with lighter tones of olive green; upperside and

underside scarcely pubescent with both long and short uncinated trichomes distributed on the blade and veins, with 2–4 colleters at the base of the blade, copperish or orange; the petioles 1.6–4.6 cm long, puberulent with short straight trichomes, distally with scarce uncinated trichomes. *Inflorescence* a monochasium with 2 flowers; the peduncle (3–)5.3–7.3(–8) mm long, puberulent; the bracts (1.2–)1.8–2.8 × 0.2–0.5 mm, lanceolate, pubescent with both long and short uncinated trichomes; the pedicels 1.3–5.3 mm long, puberulent with scarce uncinated trichomes or absent. *Calyx* with lobes 4–5.5 × 0.9–1.5(–1.7) mm, lanceolate, the upperside glabrate, the underside pubescent with both long and short uncinated trichomes, mostly at the margin, with 1 colleter between the lobes. *Corolla* urceolate–campanulate, sacciform, 0.7–1.1 cm in diameter, the tube (2.8–)3.5–4.4 × (3.8–)4.2–5.3 mm, the limb (0.8–)1.3–1.5 mm long, the lobes 3.2–4.5 × (2.6–)3.5–4 mm, patent or ascendent, acute apex, undulate margin, the corolla green, the venation of the tube with vertical and parallel lines between the corona lobes, the limb and the base of the lobes with concentric venation and slightly reticulated towards the apex of the lobes, with brown veins and short straight trichomes on the veins of the limb, lobes and margin of the corolla. *Corona* gynostegial, 5-palmately lobed, with a ring surrounding the lobes, staminal elements 1.6–2 × (0.5–)0.7–0.8 mm, oblong, the apex spatulate, rounded or slightly bilobulate, the base widened and mucronate, with short straight trichomes on the margin, the corona purple, the lobes partially connated at the corolla tube, sometimes the apex exerting the corolla tube and adnated basally to the stipe of the gynostegium through a smooth and thick septum. *Gynostegium* ca. 1.3 × 2.1–2.3 mm, slightly exerted, pentagonal, each corner of the anthers or vertices elevated 1–1.2 mm long, the stipe 0.8–1 mm long; corpusculum ca. 0.5 × 0.2 mm, slightly sagittate, dark brown; pollinia 0.9–1 × ca. 0.3 mm, apically sterile. The apex of the style head pentagonal and concave. *Follicle* and *seeds* not observed.

**Etymology:**—The specific epithet honors Dr. Warren Douglas Stevens (b. 1944), a botanist, collector and investigator of the Missouri Botanical Garden. Stevens has greatly contributed to the knowledge and taxonomy of the subfamily Asclepiadoideae, and his work is a standard for consulting information in every taxonomic study referring to this group. Among his contributions, his participation as editor in chief of the Flora of Nicaragua is one

of the most important. He has also described over 130 new species from many genera of Asclepiadoideae and other families, mostly from Mexico and Central America. He carried out the most exhaustive taxonomic revision of *Dictyanthus* (Stevens 1975, 1988) and recognized it as an independent genus from *Matalea s. l.*, based on morphological evidence (Stevens 1999, 2000). In addition, he described five new species for the genus and provided new information about this genus in the Mexican Flora (Stevens 1988).

**Distribution & habitat:**—*Dictyanthus stevensii* is known only from the type collected in the region of the Isthmus of Tehuantepec, east of the state of Oaxaca, Mexico, adjacent to the state of Chiapas. This region is part of the biogeographic province of Soconusco, which comprises the Sierra Madre of Chiapas and of Guatemala (Fig. 4), which holds great diversity and many endemic species (Espinosa *et al.* 2008). The new species is scarce and grows in the forest according to information on the specimens label, and can be found between 900 and 1,100 m elevation.

The type locality is in tropical semi deciduous forest with an annual precipitation of approximately 1,500 mm (Espinosa *et al.* 2008). It was collected in steep and rocky slopes, associated to *Bursera* Jacq. ex Linnaeus (1762: 471) (Burseraceae), *Ficus* Linnaeus (1753: 1059) (Moraceae), *Cecropia* Loefling (1758: 272) (Urticaceae), and *Tapirira mexicana* Marchand (1869: 162) (Anacardiaceae).

**Phenology:**—The specimens were collected with flowers in June. The fruits have not been observed.

**Conservation assessment:**—The Zoque forest in the Chimalapas region is not exempt from disturbances and it is under deforestation due to timber harvesting and farming (Trejo 2006). The region has been also subject of social and environmental problems such as the fire of 1988, which consumed approximately 80% of the cloud forest (Gallardo-Hernández & Lorea-Hernández 2010). *Dictyanthus stevensii* has not been collected in 30 years and little is known about its population, phenology, distribution in the Zoque forest, in addition to its category of risk due to the fragmentation and land-use change. The distribution of *D. stevensii* seems to be restricted to neighbor areas to Arroyo El Caracol in the Chimalapas

region. Considering that only the type locality is known, the occupation area (AOO) of the new species is 2 km<sup>2</sup> defined by the recommended grid width (IUCN 2017), together with the fragmentation and change of land use, we suggest the category of Critically Endangered B2ab(ii) according to the red list criteria of the IUCN (2017).

**Comments:**—*Dictyanthus stevensii* is an interesting member of the genus due to the presence of new morphological features, including the small size of the corolla and the corona with lobes oblong, with a spatulate, rounded or slightly bilobated apex, sometimes free and exerting the tube of the corolla. The corona lobes have a great morphological variation in the other species and they are taxonomically important; for example, the lobes can be vesicular like (*D. asper* (Miller 1768: unpagued) Stevens (1999: 564)), laminar (*D. sepicola* (Stevens 1975: 387) Stevens (2000: 243)), linear (*D. tigrinus* Conzatti & Standley (1924: 1183)), and oblong with rugose spherical tip (*D. aeneus* Woodson (1935: 691)), just to name a few.

*Dictyanthus stevensii* presents the smallest urceolate-campanulate flower known for *Dictyanthus*. The new species shares with *D. eximius*, *D. hamatus* and *D. tuberosus* the presence of urceolate-campanulate corolla (Fig. 3, Tab. 1). *D. stevensii* shows greater similarity with *D. eximius*, an endemic species of the Sierra Madre of Chiapas. Both species belong to the biogeographic province of Soconusco and showed similar inflorescences in monochasia with 2 flowers, urceolate-campanulate corolla, with vertical and parallel venation in the tube, but in a concentric pattern in the limb and reticulated towards the lobes of the corolla (see Fig. 12 of Stevens 1988). The new species can be separated because *D. stevensii* has corolla with length of the tube (2.8)3.5–4.4 mm, corona lobes oblong with spatulate, rounded or slightly bilobulated apex, and exerting the corolla tube. While *D. eximius* has length of the tube 16–20 mm, corona lobes are linear-spatulate with acute apex, and are inserted in the corolla tube (Stevens 1988). The new species inhabits tropical semideciduous forest between 900 and 1,100 m elevation, while *D. eximius* can be found in the ecotone of pine forest and tropical evergreen forest, between the 700 and 900 m elevation (Tab. 1).

IDENTIFICATION KEY TO THE SPECIES OF *DICTYANTHUS* IN THE SOUTHERN AND SOUTH EASTERN OF MEXICO

1. Inflorescence in a dichasium (3flw), monochasium (2flw) or reduced to a single flower. 2
  - Inflorescence with 4-12 flowers in a cyme..... 6
2. Corolla tube with vertical and parallel venation ..... 3
  - Corolla tube with concentric reticulated or without visible venation ..... 5
3. Pedicel more than 7 mm long; corolla white in fresh specimens with revolute margin; the corona lobes linear-spatulate with acute apex ..... 4
  - Pedicel less than 7 mm long; corolla green in fresh specimens with ondulate margin; the corona lobes oblong-spatulate with rounded or bilobulated apex. Endemic to Mexico (Oaxaca) ..... ***D. stevensii***
4. Peduncle 1–8 mm long. Endemic to Mexico (Chiapas)..... ***D. eximius***
  - Peduncle 9–60(–90) mm long. Endemic to Mexico (Chiapas, Colima, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Mexico, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa, Zacatecas) ..... ***D. pavonii***
5. Pedicel 3–5 mm long; calyx lobes 4–6 × 1.5–2.5 mm; corolla tube 3–6 mm long; corona lobes triangular. Mexico (Chiapas, Guerrero, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Veracruz), El Salvador and Guatemala ..... ***D. parviflorus***
  - Pedicels 5–12(–16) mm long; calyx lobes 6–11 × 2.5–6 mm; corolla tube (7–)9–16 mm long; corona lobes linear-spatulate. Endemic to Mexico (Guerrero, Mexico, Morelos, Oaxaca, Puebla) ..... ***D. reticulatus***
6. Corolla glabrate inside, the lobes of the corona basally forming a disc ..... 7
  - Corolla pubescent inside, the lobes of the corona basally not forming a disc ..... 8
7. Corolla rotate, the tube 4–9(–11) mm long, the limb with reticulate venation; corona with vesicular lobes; apex of the gynostegium flat. Mexico (Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, and Veracruz), El Salvador, Guatemala, Honduras, and Nicaragua ..... ***D. asper***
  - Corolla urceolate-campanulate, the tube 11–16 mm long, the limb with concentric venation; corona with subulate lobes; apex of the gynostegium widely concave. Endemic to Mexico (Oaxaca, Guerrero) ..... ***D. hamatus***

8. Corolla with reticulate venation in the tube or not visible; corona with oblong lobes and rough vesicular apex ..... 9  
 - Corolla with concentric venation in the tube; corona with linear lobes. Endemic to Mexico (Chiapas, Oaxaca, Tabasco, Veracruz) ..... *D. tigrinus*
9. Corolla purple or greyish purple, with reticulate venation ..... 10  
 - Corolla whitish yellow with no visible venation. Endemic to Mexico (Yucatan) ..... *D. aeneus*
10. Leaf blade triangular to slightly ovate with straight lobes; the peduncle less than 1 mm long; pedicels 1.5–2.5 mm long; corolla narrowly campanulate; corona with lobes reaching the margin of the corolla. Endemic to Mexico (Oaxaca) ..... *D. suffruticosus*  
 - Leaf blade widely ovate with convergent lobes; peduncle more than 1 mm long; pedicels 3–5(–7) mm long; corolla campanulate; corona with lobes as long as the corolla tube. Endemic to Mexico (Campeche, Quintana Roo, Yucatan) ..... *D. yucatanensis*

### Acknowledgements

The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) for the academic education received. To the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the economic support granted during the master studies carried out. We are thankful to M.Sc. Verónica Juárez Jaimes for facilitating the consulted herbarium specimens in the National Herbarium of Mexico (MEXU). To M.Sc. María E. Muñoz Díaz de León for the technical support with the equipment in the Taller de Biología de Plantas 1 and 2. To the curators and technicians of the herbaria BUAP, CHAPA, CICY, ENCB, FCME, FEZA, HUMO, IBUG, MEXU and UAMIZ, for their assistance during the revisions of the herbarium specimens. To Ericka Belén Castro for her support and taxonomic suggestions. Finally, to the collector Salomón Maya, native of the Benito Juárez town in San Miguel Chimalapa, for his great interest and valuable contribution in the expeditions and botanical collection in this region of Oaxaca.

## References

- Alvarado-Cárdenas, L.O., Lozada-Pérez, L., Cortez, E.B., González-Martínez, C.A. & Islas, S. (online) “Ayoyotes and Venenillos. Systematics, distribution, conservation and uses of the Apocynaceae from Mexico”. Research Project on ResearchGate. ResearchGate. Available from: <https://www.researchgate.net/project/De-Ayoyotes-a-Venenillos-Sistemica-distribucion-conservacion-y-usos-de-las-Apocynaceae-de-Mexico-Ayoyotes-and-Venenillos-Systematics-distribution-conservation-and-uses-of-the-Apocynaceae-from-M> (accessed 8 December 2017).
- Aublet, J.B.C.F. (1775) *Histoire des Plantes de la Guiane Française Tome I*. Pierre-François DIDOT, London, 277-278.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2004) ‘*Regiones Terrestres Prioritarias*’. Escala 1:1000000. México. Available from: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (accessed 28 November 2017).
- Decaisne, J. (1844) Asclepiadaea. In: Candolle de A. P. (Ed.) *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 8: 604-605.
- Endress, M.E., Liede-Schumann & S., Meve, U. (2014) An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa* 159(3): 175-194.  
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.159.3.2>
- Espinosa, D., Ocegueda S.C., Aguilar, C.Z., Flores, O.V. & Llorente-Bousquets, J. (2008) *El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural*. In: Soberón, J., Halffter, G. & Llorente, J. (Eds.) *Capital Natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México, 33-65 pp.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2012) ArcGIS Release 10.1. Redlands, CA.
- Gallardo-Hernández, C. & Lorea-Hernández, F.G. (2010) Dos especies nuevas de Quararibea (Malvaceae) del sur de México. *Brittonia* 62(2): 183-191.  
<https://doi.org/10.1007/s12228-009-9109-5>
- Ibarra-Manríquez, G., Rendón-Sandoval, J., Cornejo-Tenorio, G. & Carrillo-Reyes, P. (2015) Lianas of Mexico. *Botanical Sciences* 93(3): 365-417.  
<http://dx.doi.org/10.17129/botsci.123>
- IUCN Standars and Petitions Subcommittee. (2017) Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version March 13. *Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee*. Available from: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed 29 September 2017).
- Juárez-Jaimes, V. & Lozada, L. (2003) *Asclepiadaceae. Fascículo 37*. In: Lawrance, M. K., Ochoterena, H. y Medina, R. L. (Eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 61 pp.

- Juárez-Jaimes, V., Alvarado-Cárdenas, L. & Villaseñor, J.L. (2007) La familia Apocynaceae sensu lato en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78(2): 459-482.
- Krings, A., Thomas, D.T. & Xiang, Q. (2008) On the generic circumscription of *Gonolobus* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): evidence from molecules and morphology. *Systematic Botany* 33(2): 403-415.  
<https://doi.org/10.1600/036364408784571527>
- Krings, A. & Morillo, G. (2015). A new species in the *Matelea palustris* complex (Apocynaceae, Asclepiadoideae) and a synopsis of the complex in the Guianas and Northern Brazil. *Systematic Botany* 40(1): 214-219.  
<https://doi.org/10.1600/036364415X686521>
- Kunze, H. (1995) Floral morphology of some *Gonolobaeae* (Asclepiadaceae). *Botanische Jahrbücher der Systematik* 117: 211-238.
- Liede, S. & Kunze, H. (1993) A descriptive system for corona analysis in Asclepiadaceae and Periplocaceae. *Plant Systematics and Evolution* 185: 275-184.
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. Impensis Laurentii Salvii. Holmiae 1059 pp.
- Linnaeus, C. (1762) *Species Plantarum*, ed. 2, 1 vols. Stockholm. Laurentius Salvius 471 pp.
- Loefling, P. (1758) *Iter hispanicum*. Stockholm. Lars Salvius 272 pp.
- Mangelsdorff, R.D., Meve, U. & Liede-Schumann, S. (2016) Phylogeny and circumscription of Antillean *Anemotrochus*, gen. nov., and *Tylodontia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae). *Willdenowia* 46(3): 443-474.  
<https://doi.org/10.3372/wi.46.46311>
- Marchand, N.L. (1869) Révision du groupe des Anacardiacees 162-163.
- McDonnald, A., Parks, M. & Fishbein, M. (2018) Multilocus phylogenetics of New World milkweed vines (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Gonolobinae). *Systematic Botany* 43(1): 77-96.  
<https://doi.org/10.1600/036364418X697021>
- Miller, P. (1768) *The Gardeners Dictionary*. John & Francis Rivington, London, 6: unpagued.
- Morillo, G. (2012) Aportes al conocimiento de las Gonolobinae (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Pittieria* 36: 13-57.
- Morillo, G. (2013) Aportes al conocimiento de las Gonolobinae II (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 37: 115-154.
- Morillo, G. (2015) Aportes al conocimiento de las Gonolobinae parte III (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 39: 191-258.
- Morillo, G. (2016) Nuevas especies y nuevas combinaciones en las Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae) de Centro y Sudamérica. *Lilloa* 53(1): 89-106.
- Morillo, G. & Keller, H.A. (2016) Un nuevo género y dos nuevas combinaciones en las Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Bonplandia* 25(2): 129-143.

- Morillo, G., Fontella, J.P. & Dória, M.V.B. (2013) *Austrochthamalia* (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Gonolobinae), un género nuevo segregado de *Chthamalia* Decne. *Revista de Biología Neotropical* 10(1): 1-8.  
<https://doi.org/10.5216/rbn.v10i1.27827>
- Morillo, G., Cáceres S.M. & Keller, H.A. (2016) *Cristobalia*, un nuevo género Sudamericano de Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae). *Pittieria* 40: 122-147.
- Morillo, G., Morais de, I. L. & Farinaccio, M. A. (2017) *Matelea atrolingua*, una nueva Apocynaceae cuyos lóbulos corolinos semejan la lengua de un mamífero muerto. *Iheringia Serie Botanica* 72(3): 319-324.
- Standley, P.C. (1924) *Trees and Shrubs of Mexico*. Asclepiadaceae. Contributions from the U.S. National Herbarium 23:1166-1194.
- Standley, P.C. (1930) Studies of American Plants. III. *Publication of the Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8(1): 1-74.
- Stearn, W.T. (2006) *Latín Botánico*. Barcelona. Ediciones Omega, 644 pp.
- Stevens, W.D. (1975) Notes on the genus *Matelea* (Apocynaceae s. l.). *Phytologia* 32(5): 387-406.
- Stevens, W.D. (1988) A synopsis of *Matelea* subg. *Dictyanthus* (Apocynaceae: Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 47(4): 1533-1564.  
<https://doi.org/10.2307/2399300>
- Stevens, W.D. (1999) Two new combinations in Apocynaceae, Asclepiadoideae from Mesoamerica. *Novon* 9: 564.  
<https://doi.org/10.2307/3392167>
- Stevens, W.D. (2000) New and interesting milkweeds (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Novon* 10(3): 242-256.  
<https://doi.org/10.2307/3393108>
- Stevens, W.D. (2001) Asclepiadaceae. In: W. D. Stevens, C. U. Ulloa, A. Pool, O. M. Montiel (Eds.). *Flora de Nicaragua*. Monographs in Systematic Botany no. 85. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Stevens, W.D. & Morales, J.F. (2009) Apocynaceae. In: Davidse, G., Sousa, S., Knapp, M. & Chiang, F. (Eds.) *Flora Mesoamericana volumen 4, parte I Cucurbitaceae a Polemoniaceae*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología; Missouri Botanical Garden; The Natural History Museum (London). 4(1)-662, 4(2)-211.
- Thiers, B. (online) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 8 December 2017).
- Trejo, L.B. (2006) *Zoques de Oaxaca*. 1a ed. Ed. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, Mexico, 48 pp.

- Villaseñor, J.L. (2016) Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902.  
<https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Woodson, E.R.Jr. (1935) New Apocynaceae and Asclepiadaceae. *American Journal of Botany* 22 (7): 684-693.
- Woodson, E.R.Jr. (1941) North American Asclepiadaceae. I. Perspective of the genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 28: 193-244.  
<https://doi.org/10.2307/2394270>

FIGURE 1. *Dictyanthus stevensii*. A. Habit of the plant with inflorescences; B. Flower; C. Corona and gynostegium; D. Pollinarium. A–D based on Salomón Maya J. 3463 (MEXU).

FIGURE 2. Holotype of *Dictyanthus stevensii*. A. Herbarium specimen showing the inflorescences in monochasia and the size of flowers; bar 4 cm; B. Base of the blade abaxially, with three colleters and petiole with mixed indumentum of short straight trichomes and uncinated trichomes; C. Flower. The parallel vertical venation can be observed in the tube of the corolla; bar 2.5 mm; D. Corolla with concentric venation in the limb and reticulated towards the lobes with short straight trichomes on the veins; showing the gynostegium. The corpusculum and the apex of one lobe of the corona are shown exerting the corolla tube; bar 2.5 mm.

FIGURE 3. Morphological comparison of the flower of some species of *Dictyanthus* related to *Dictyanthus stevensii*, based on herbarium specimens. A. *D. hamatus*, Diego 6672 (FCME); B. *D. eximius*, Stevens 26651 (MEXU); C. *D. tuberosus*, Pringle 4482 (MEXU); E. *D. stevensii*, Salomón Maya J. 3463 (MEXU); bar 1 cm.

FIGURE 4. Known distribution of *Dictyanthus stevensii* and species morphologically akin. A. Known distribution of the species *D. eximius*, *D. hamatus*, *D. tuberosus* and *D. stevensii*, species related to the new species, all of them endemic to Mexico; B. State of Oaxaca and location of the priority region (RTP) “Selva Zoque - La Sepultura”; C. Distribution of *D. stevensii* in the Chimalapas forest near to Arroyo El Caracol, part of the RTP “Selva Zoque - La Sepultura”. This region also comprises Uxpanapa forest (Veracruz) at the NW, El Ocote (Chiapas) at the E and La Sepultura (Chiapas) at the SE.

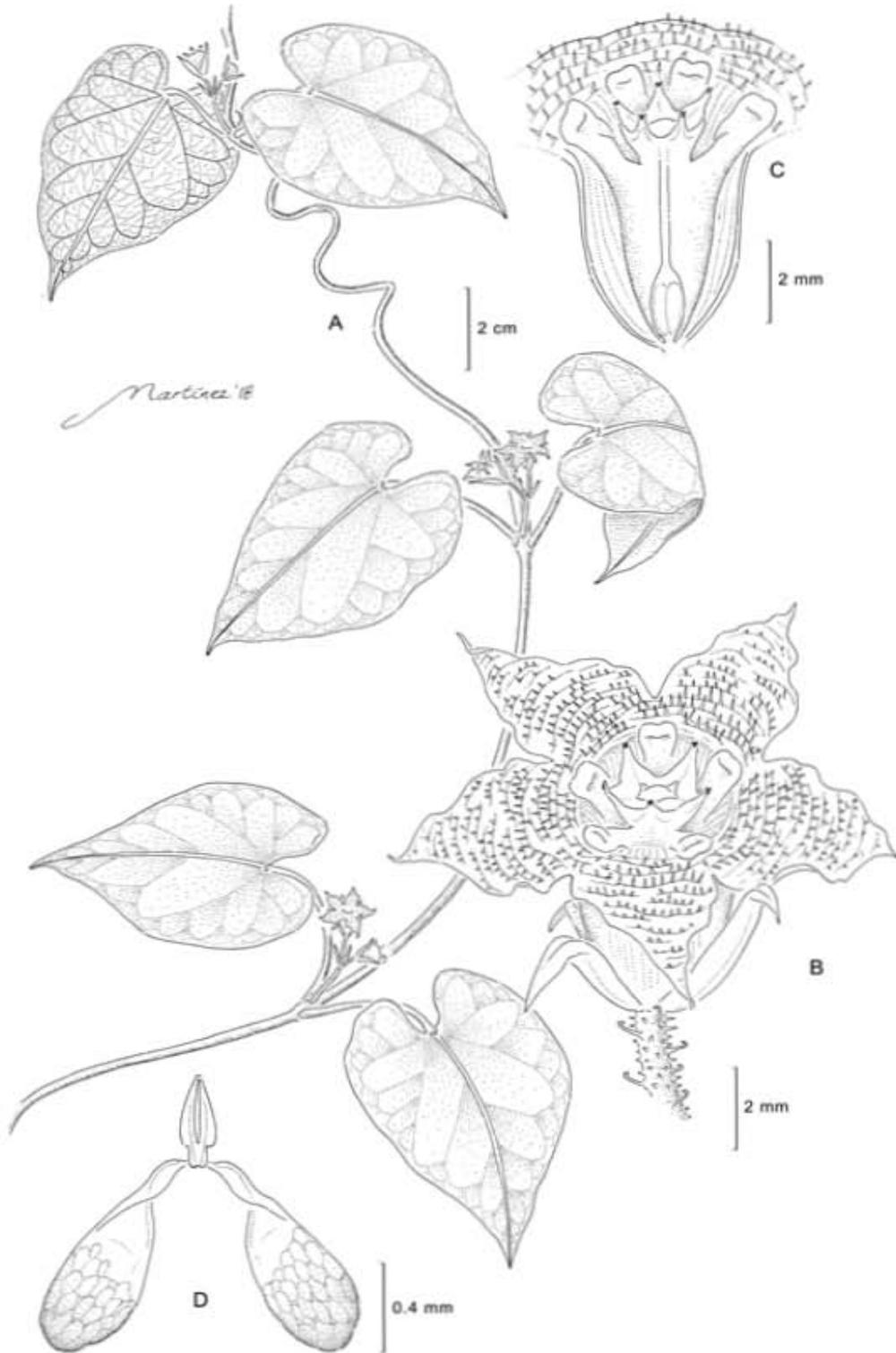


Fig. 1

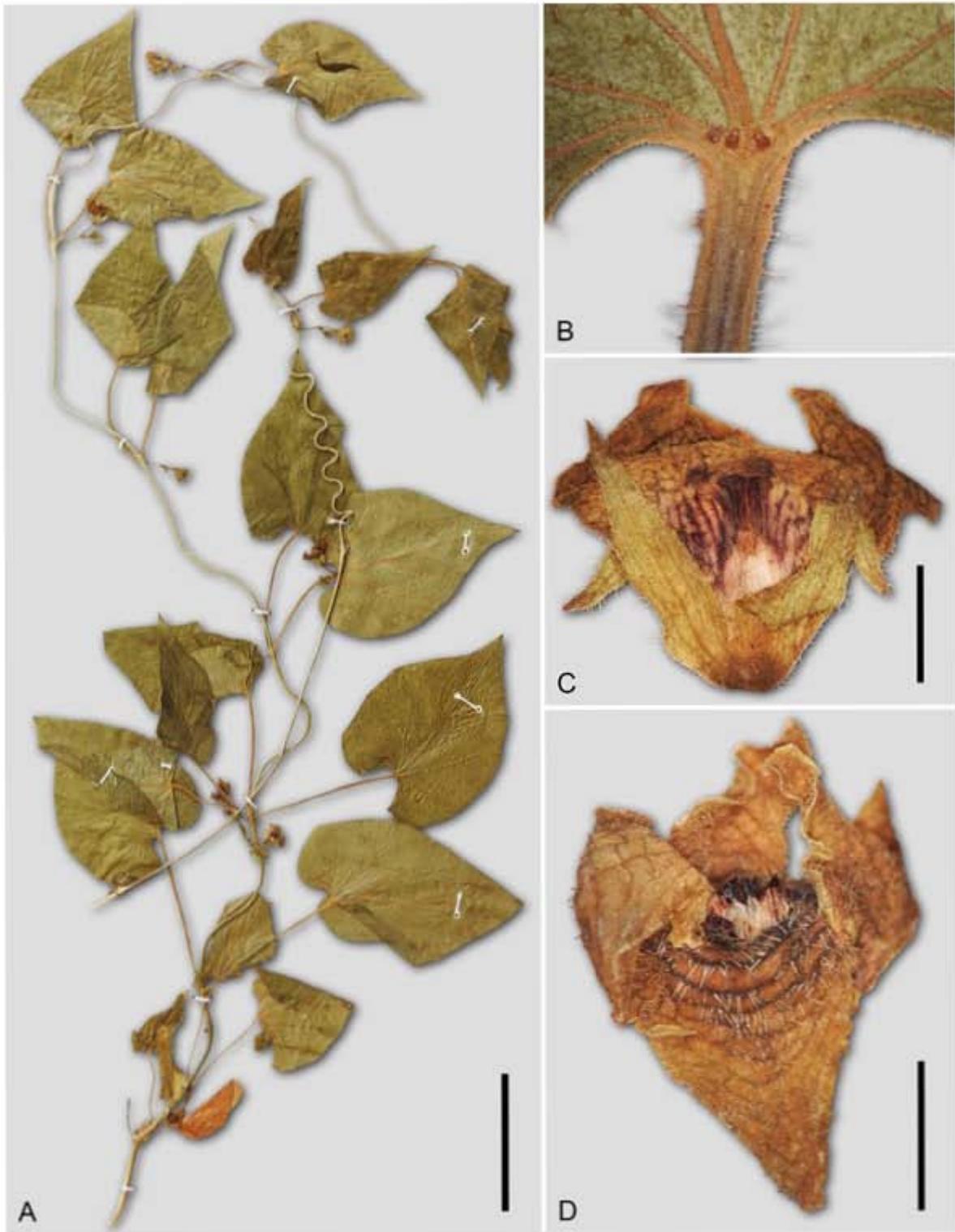


Fig. 2

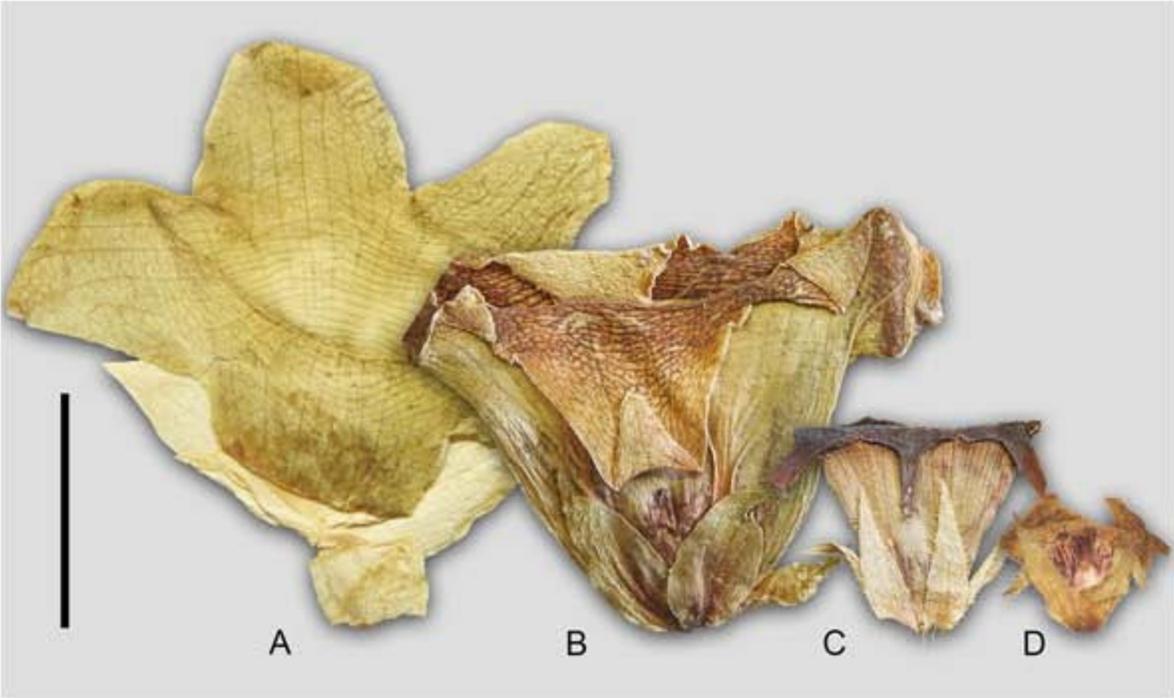


Fig. 3

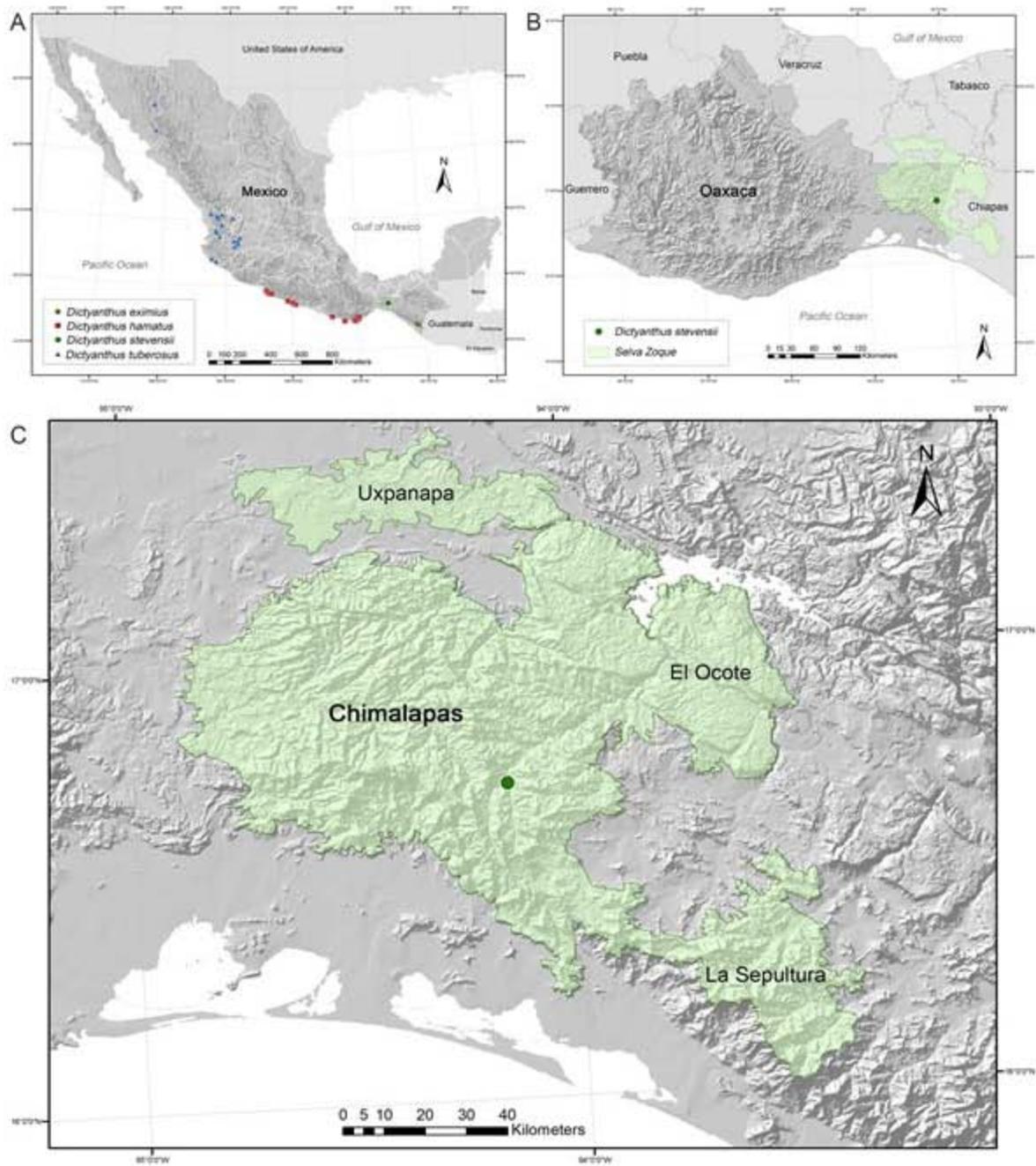


Fig. 4

**Table 1.** Morphological comparison between *Dictyanthus stevensii* and similar species.

Characters	<i>D. eximius</i>	<i>D. hamatus</i>	<i>D. tuberosus</i>	<i>D. stevensii</i>
Habit	vine or prostrate herb	vine	erect plant or sometimes a vine	vine
Stems	herbaceous or with thin bark	herbaceous, the base with cork tissue	herbaceous, the base woody	lignified
Stem indumentum <sup>1</sup>	uncinated or straight trichomes (long and short)	mixed	mixed	uncinated and straight trichomes (long and short)
Leaf blade (cm)	4.5–6.8 × 3.6–4.1	5.2–11.3 x 2.6–5.2	1.7–4.5 x 1.7–4	(3.1–)3.6–5.6 × 2–4.3(–5)
Apex	acuminate-attenuate	acute-attenuate	acuminate-attenuate	acute-attenuate
Petiole (cm)	4–6.5	2.3–6.1	0.7–3.1	1.6–4.6
Inflorescence	monochasium or a single flower	cyme	cyme	monochasium
No. of flowers	1 or 2	up to 7	up to 5	2
Length of peduncles (mm)	1–8	14–40(53)	0.5–9	(3–)5.3–7.3(–8)

Length of bracts (mm)	2–3	4–10	2–8	(1.2–)1.8–2.8
Length of pedicels (mm)	7–11	7–19	4–5	1.3–5.3
Calyx (mm)	9–15 × 3.5–7.2	10–17 x 4–6.5	5–9 x 1.5–3.5	4–5.5 × 0.9–1.5(–1.7)
Shape	narrowly ovate to ovate	lanceolate to narrowly ovate or elliptic	lanceolate to narrowly ovate or elliptic	lanceolate
Corolla	campanulate	urceolate-campanulate	deeply campanulate	urceolate-campanulate
Length of the tube (mm)	16–20	11–16	6–10	(2.8–)3.5–4.4
Length of lobes (mm)	14–23	8–13	2.5–6	3.2–4.5
Margin	revolute	patent	strongly revolute	undulate
Color	whitish	yellowish green	greyish white	green
Venation <sup>2</sup>	parallel vertical-concentric-reticulate	concentric-concentric-reticulated	parallel vertical-reticulatei-reticulate	parallel vertical-concentric-reticulate

Length of the corona lobes <sup>3</sup> (mm)	6–9	ca. 1	ca. 2	1.6–2
Shape	linear-spatulate	the basal ring with subulate lobes	triangular	oblong-spatulate
Apex	acute	acute	acute	rounded or slightly bilobulate
Gynostegium	4.5–5 x 2.7–3 mm	ca. 3 x 3 mm	ca. 2 x 2	ca. 1.3 × 2.1–2.3
Apex	concave and apiculate	widely concave	slightly concave	concave
Polinia				
Corpusculum (mm)	0.37 x 0.23	0.22–0.24 x 0.18–0.19	0.14–0.22 x 0.08–0.13	ca. 0.5 × 0.2
Pollinia (mm)	1.17 x 0.3	1.24–1.49 x 0.41–0.48	0.63–0.86 x 0.29–0.37	ca. 0.9–1 × 0.3

---

<sup>1</sup>The mixed indumentum comprises uncinated trichomes, short straight trichomes and glandular trichomes.

---

<sup>2</sup>The description of the venation of the corolla follows this order: tube-limb-lobules.

---

<sup>3</sup>The lobes of the corona refer to the staminal elements of the corona.

---