



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**“Variación morfológica del género *Barroetia* (Asteraceae: Eupatorieae) y
sus relaciones filogenéticas”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LUIS MORALES GARDUÑO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**“Variación morfológica del género *Barroetia* (Asteraceae: Eupatorieae) y
sus relaciones filogenéticas”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LUIS MORALES GARDUÑO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/898/2022

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 el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **15 de agosto de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **MORALES GARDUÑO LUIS** con número de cuenta **311183953** con la tesis titulada "**Variación morfológica del género *Barroetia* (Asteraceae: Eupatorieae) y sus relaciones filogenéticas**", realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Vocal: DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS
Vocal: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Vocal: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de octubre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por los espacios y servicios brindados con los que mis estudios de maestría fueron nutridos y apoyados, a pesar de la pandemia por la COVID-19.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante los años 2020, 2021 y 2022, CVU 1084686, que me permitió estudiar el Posgrado.

A los miembros de mi Comité Tutor, Dr. José Luis Villaseñor Ríos, Dra. Susana Valencia Ávalos, Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado y Dr. Eloy Solano Camacho†, por su asesoría, apoyo en campo, la revisión del escrito en cada semestre y las sugerencias que enriquecieron y mejoraron significativamente la calidad del proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco y dedico esta tesis a mi familia, por el apoyo que siempre me han dado, por su confianza en mí por dedicarme a la botánica, por su preocupación cuando salgo a campo y su alegría que me transmiten en cualquier momento, aún a la distancia.

A todos y todas las profesoras que me dieron clases durante mis estudios de maestría, ya que fueron excelentes maestros.

A todos los miembros del seminario del laboratorio del Dr. José Luis Villaseñor, quienes con su experiencia y afortunados comentarios he logrado enriquecer mi conocimiento en el ámbito académico.

A los miembros de la Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo por apoyarme en las salidas a campo.

A Lulú quien siempre me ayudó durante todo el posgrado, animándome y escuchándome, sobre todo después de los exámenes tutorales.

A Juan, Ovando y César quienes me ayudaron a buscar las plantas y que sin conocerlas dieron con ellas.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
OBJETIVOS	6
ANTECEDENTES	7
METODOLOGÍA	9
RESULTADOS	16
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	31
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32
APÉNDICE I. REVISIÓN TAXONÓMICA DE <i>BARROETEA</i>	36
APÉNDICE II. FILOGENIA DE SCHILLING ET AL. 2015.	90
APÉNDICE III. SCRIPT DEL MÉTODO DE SIDLAUKAS.	91
APÉNDICE IV. ARCHIVO TPS.	106
APÉNDICE V. ANÁLISIS DE VARIABLES DISCRIMINANTES.	131

RESUMEN

Filogenias moleculares proponen al género *Brickellia* como monofilético, el cual también incluye a los géneros *Barroetea*, *Kuhnia* y *Phanerostylis*. En la filogenia molecular más reciente se reconocen nueve clados que pueden ser considerados como secciones taxonómicas del género, correspondiendo *Barroetea* a uno de dichos clados. Debido a que el tratamiento taxonómico de *Barroetea* se hizo en 1911 y a la adición de nuevas especies desde entonces, se considera desactualizado, por lo que en esta tesis se actualiza la taxonomía y se pone a prueba la circunscripción y relaciones filogenéticas de la sección *Barroetea*, utilizando caracteres morfológicos.

Se usó morfometría geométrica para comparar las hojas de la sección *Barroetea*, además de otras 19 especies del género *Brickellia*, sobre todo representantes de las secciones *Brickellia* y *Phanerostylis* consideradas morfológicamente más afines. Se realizó un análisis de variables canónicas para analizar si existen diferencias significativas entre los promedios de la forma de la hoja de las nueve secciones comparadas. Se elaboró un filomorfoespacio mediante el método de Sidlauskas para estimar patrones evolutivos de las hojas, como el grado de magnitud e innovación morfológica. La comparación entre los patrones morfológicos de las formas foliares indica que las especies de *Barroetea* no son diferentes a las de *Brickellia s.l.*, pero sí diferentes a las de *Phanerostylis*; con respecto a las otras secciones sólo *Kuhnia* y *Microphyllae* son significativamente diferentes.

Adicionalmente, se revisaron ejemplares depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y recolectas propias, recientes, junto con protólogos e imágenes de los ejemplares tipo de las especies de la sección. Con base en siete caracteres morfológicos y 77 individuos se realizaron análisis multivariados (componentes principales y de

conglomerados). Se concluye que la sección *Barroetea* incluye seis especies (*Brickellia brevipes*, *B. jimenezii*, *B. laxiflora*, *B. pavonii*, *B. sonora* y *B. subuligera*); se discuten los cambios nomenclaturales, la designación de tipos nomenclaturales, la variación morfológica de cada una de las especies reconocidas en este estudio y se proporciona una clave taxonómica para su identificación y mapas de distribución.

ABSTRACT

Molecular phylogenies propose the genus *Brickellia* as monophyletic, which also includes the genera *Barroetea*, *Kuhnia*, and *Phanerostylis*. In this molecular phylogeny, nine clades are identified that can be recognized as taxonomic sections of the genus, *Barroetea* corresponding to one of these clades. Since the taxonomic treatment of the genus *Barroetea* was made in 1911, and the addition of new species, it is considered outdated, so in this thesis the taxonomy is updated and the circumscription and phylogenetic relationships of the section *Barroetea* are tested, using morphological characters.

Geometric morphometry methodology was used to compare the leaves of section *Barroetea*, in addition to 19 other species of *Brickellia*, especially representatives of the *Brickellia* and *Phanerostylis* sections considered morphologically more related. An analysis of canonical variables was carried out to test for significant differences between the leaf shape averages of the nine sections compared. Furthermore, a phylo-morphospace was developed using Sidlauskas's method to estimate evolutionary patterns of the leaves, such as the degree of magnitude and morphological innovation. The comparison between the morphological patterns of the foliar forms indicates that *Barroetea* species are not significantly different from *Brickellia s.l.*; however, are different from *Phanerostylis* and comparing with the other sections only *Kuhnia* and *Microphyllae* are significantly different.

Additionally, specimens deposited at the Herbario Nacional de México (MEXU) plus recent collections were reviewed, along with protologues and images of the type specimens of the species included in the section. Based on 7 morphological characters and 77 individuals, multivariate analyzes (principal components and clusters) were performed. It is concluded that section *Barroetea* includes 6 species (*Brickellia brevipes*, *B. jimenezii*, *B.*

laxiflora, *B. pavonii*, *B. sonorana* and *B. subuligera*); nomenclatural changes, designation of nomenclatural types, and morphological variation of each species recognized in this study are discussed. In addition, a taxonomic key for their identification and distribution maps are provided.

INTRODUCCIÓN

La variación morfológica de las especies está relacionada, tanto con las adaptaciones que tienen con su ambiente particular como con su historia evolutiva (Sultan, 2000; Eguiarte *et al.*, 2007). Las variaciones debido a su historia evolutiva surgen a partir de un ancestro común, lo que hoy se denomina monofilia. Los sistemáticos actuales proponen sistemas de clasificación usando filogenias moleculares para poder ordenar esta biodiversidad; sin embargo, algunos apoyan la idea de que para poder integrar y entender toda la diversidad biológica se requiere que colaboren y se analicen datos de muchas disciplinas, entre ellas los análisis moleculares, morfológicos, biogeográficos, ecológicos, de comportamiento, anatómicos, citogenéticos o de genética de poblaciones, con la finalidad de poder tener clasificaciones estables y robustas (Crisci, 1977; Dayrat, 2005).

La familia Asteraceae (Compositae) es una de las más diversas a nivel mundial, favorecida por sus características morfológicas adaptativas y su forma de dispersión, lo que le ha permitido establecerse en cualquier ambiente (Villaseñor, 2018). Se han registrado aproximadamente 25,000 especies, incluidas en las 43-45 tribus en que se divide la familia (Funk *et al.*, 2009; Mandel *et al.*, 2019) y siempre se ha considerado como monofilética, donde además de caracteres moleculares, tienen modificaciones morfológicas únicas.

El género *Barroetia* A. Gray fue propuesto por Asa Gray en 1880, dedicado a Gregorio Barroeta, profesor y médico de San Luis Potosí, México, cercano amigo de los colectores Parry y Palmer. Pertenece a la tribu Eupatorieae, una de las tribus más ricas en géneros y especies de México, con unas 530 especies, de aproximadamente 2,000 que se registran en el mundo (Turner, 1997; Villaseñor, 2018). Siguiendo la clasificación y descripción de King y Robinson (1987, 1995), *Barroetia* está conformado por siete especies

que presentan características similares a las del género *Brickellia* Elliott, como el hábito, involucro, corola y vilano; sin embargo, difiere de *Brickellia* por tener hojas con margen dentado, por lo general cada diente cuspidado y cipselas muy comprimidas, con 5 a 6 costillas. Se distribuye en climas secos y regiones montañosas de México, preferentemente en rocas calizas, desde Sonora y Coahuila hasta el sur de Oaxaca.

Filogenias moleculares proponen al género *Brickellia* como monofilético, el cual también incluye a los géneros *Barroetia*, *Kuhnia* y *Phanerostylis*. En esta filogenia molecular, se reconocen nueve clados que pueden ser reconocidos como secciones taxonómicas del género (Schilling *et al.*, 2015a, b), correspondiendo *Barroetia* a uno de dichos clados. Antes del análisis molecular de Schilling *et al.* (2015a), *Barroetia* fue considerado como género; sin embargo, su último tratamiento taxonómico se hizo en 1911 (Robinson, 1911), y debido a la adición de nuevas especies desde entonces, se considera al grupo como desactualizado, por lo que en esta tesis se actualiza la taxonomía y se pone a prueba la circunscripción y relaciones filogenéticas de la sección *Barroetia*, utilizando caracteres morfológicos.

OBJETIVOS

Evaluar la circunscripción, variación morfológica y analizar las relaciones filogenéticas de *Brickellia* sección *Barroetia*.

ANTECEDENTES

Barroetea A. Gray fue descrito como un género endémico de México, que incluía siete especies (Gray, 1880; Robinson, 1911; Gaiser, 1954). Turner *et al.* (1991) incluyeron a todas las especies del género *Barroetea* en *Brickellia* Elliott subgénero *Brickellia*, segregando una de sus especies (*Barroetea glutinosa* Brandege) y circunscribiéndola en el subgénero *Phanerostylis*, con el nombre de *Brickellia problematica* (Brandegee) B.L. Turner. Las otras seis especies del género *Barroetea* las denominaron como complejo Barroetoide de *Brickellia* (Turner, 1991). *Brickellia s.l.* se reconoció como un género con un número cromosómico base $x=9$ (Turner *et al.*, 1991), donde las características morfológicas son muy variables. Por su parte, King y Robinson (1987, 1995) propusieron seguir apoyando otras características distintas además del número cromosómico, excluyendo de *Brickellia* aquellas especies que tuvieran menos de 10 costillas, como ocurre en los géneros *Barroetea* y *Phanerostylis* A. Gray, cuyas especies generalmente presentan hasta 5 costillas. El último estudio filogenético de *Brickellia* (Schilling *et al.*, 2015a, b) propone a *Barroetea* como una sección dentro del género, caracterizado por ser hierbas anuales o perennes, que se desarrollan en climas áridos y semiáridos, sus hojas presentan dientes cuspidados y aquenios obcompresos, con 0-4 costillas externas. Actualmente se reconocen seis especies en la sección *Barroetea* (Apéndice I).

Las diferencias morfológicas entre los géneros *Barroetea*, *Brickellia* y *Phanerostylis* (King y Robinson, 1987) son claras cuando se usan caracteres morfológicos, como la forma de la hoja, del estilo y de la cipsela; sin embargo, no existen caracteres morfológicos claves que apoyen su reconocimiento como parte del género *Brickellia*. La filogenia molecular, basada en marcadores moleculares del núcleo y el cloroplasto, los muestra como tres grupos monofiléticos dentro de *Brickellia* (Schilling *et al.*, 2015a, b).

De manera particular, la forma de la lámina de la hoja ha sido un carácter relevante para la circunscripción de *Barroetea* como género. Se analizaron las formas de las láminas foliares en *Barroetea*, *Brickellia* y *Phanerostylis*, para conocer si existen diferencias en las formas y qué relaciones tienen con ayuda de la filogenia, a través de un filomorfoespacio. Se espera comprobar la hipótesis de que las formas de las láminas de la hoja son diferentes entre estos tres grupos utilizando métodos multivariados, como un análisis de varianzas canónicas de la forma de la hoja (CVA por sus siglas en inglés). Los filomorfoespacios sirven como topologías filogenéticas con morfoespacios generalmente en dos dimensiones (Klingenberg y Ekau, 1996); esto permite visualizar tendencias en la diversificación de las formas, así como comparar la magnitud y dirección de la evolución morfológica (Sidlauskas, 2008). Los análisis de varianzas por su parte nos ayudan a comprender si existen diferencias significativas entre las formas de *Barroetea*, *Brickellia* y *Phanerostylis*.

En este trabajo se sigue la hipótesis de clasificación de Schilling et al. (2015a) con la finalidad de comparar los patrones morfológicos de las formas de las láminas foliares entre las especies, principalmente de las secciones *Barroetea*, *Brickellia* y *Phanerostylis*. Se espera que no se encuentren diferencias significativas en los análisis estadísticos y en un filomorfoespacio, de lo contrario se podría añadir evidencia morfológica para reconocer a la sección *Barroetea* como un género distinto.

METODOLOGÍA

Tomando como referencia la delimitación y descripciones elaboradas para las nueve secciones de la filogenia (Apéndice II) del género *Brickellia* (Schilling *et al.*, 2015a), se seleccionaron seis especies anteriormente reconocidas como parte de la sección *Barroetea*, además de otras 19 especies, entre ellas representantes de las secciones *Brickellia* y *Phanerostylis*. Para comparación se seleccionaron dos especies, *Ageratina wrightii* (A. Gray) R.M. King & H. Rob. y *Carminantia tenuiflora* DC. como los grupos externos (Cuadro 1). Se revisaron y seleccionaron el mayor número de individuos de las 25 especies analizadas a partir de los ejemplares depositados en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, así como ejemplares recolectados en trabajo de campo realizado durante el otoño de 2021. El número mínimo de especímenes por cada especie fue 3, mientras que el número máximo de especímenes por especie fue 20.

Cuadro 1. Especies utilizadas para los análisis morfométricos. N = número de especímenes analizados.

	Especies	N
	<i>Brickellia brevipes</i>	9
	<i>Brickellia jimenezii</i> Hinojosa & Cruz-Durán	8
Sect. <i>Barroetia</i>	<i>Brickellia laxiflora</i> (Brandege) B.L. Turner	7
	<i>Brickellia pavonii</i> (A. Gray) B.L. Turner	17
	<i>Brickellia sonorana</i> B.L. Turner	3
	<i>Brickellia subuligera</i> (S. Schauer) B.L. Turner	14
	<i>Brickellia simplex</i> A. Gray	6
Sect. <i>Brickellia</i>	<i>Brickellia grandiflora</i> (Hook.) Nutt.	5
	<i>Brickellia monocephala</i> B.L. Rob.	17
	<i>Brickellia secundiflora</i> (DC.) A. Gray	17
Sect. <i>Coleosanthus</i>	<i>Brickellia lemmonii</i> A. Gray	11
	<i>Brickellia pendula</i> (Schrad.) A. Gray	13
Sect. <i>Kuhnia</i>	<i>Brickellia scoparia</i> (DC.) A. Gray	16
Sect. <i>Gemminipedium</i>	<i>Brickellia spinulosa</i> (A. Gray) A. Gray	3
Sect. <i>Leptanthodium</i>	<i>Brickellia diffusa</i> (Vahl) A. Gray	12
	<i>Brickellia coulteri</i> A. Gray	8
Sect. <i>Microphyllae</i>	<i>Brickellia veronicifolia</i> (Kunth) A. Gray	20
	<i>Brickellia problematica</i> B.L. Turner	10
	<i>Brickellia pedunculosa</i> (DC.) Harc. & Beaman	5
Sect. <i>Phanerostylis</i>	<i>Brickellia coahuilensis</i> (A. Gray) Harc. & Beaman	7

	<i>Brickellia rhomboidea</i> Greene	5
	<i>Brickellia cardiophylla</i> B.L. Rob.	5
Sect. <i>Xerobrickellia</i>	<i>Brickellia laciniata</i> A. Gray	3
Grupo externo (GE)	<i>Ageratina wrightii</i> (A. Gray) R.M. King & H. Rob.	11
	<i>Carminatia tenuiflora</i> DC.	14

Registro de coordenadas 2D de la forma de la lámina de la hoja

Se seleccionaron para fotografía aquellas hojas que no tuvieran daños estructurales por proceso de herborización, enfermedades o que estuvieran comidas por insectos. Cada una de las imágenes fue guardada en un archivo *jpg*, con una resolución de 1536 x 2048 píxeles en escala de 1 cm y etiquetadas con un número de identificación del ejemplar de herbario (o en su caso con el número de recolecta) y especie correspondiente (ej. 535472 *Blaxiflora*). Las imágenes fueron usadas para construir un archivo *tps* con la función ‘Build tps file from image’ del software *tpsUtil* v. 1.81 (Rohlf, 2021); este archivo fue utilizado para ordenar la colocación de las marcas y semimarcas en cada imagen con ‘Draw background curves’ para registrar el margen de la lámina foliar. Los puntos equidistantes se obtuvieron indicando la operación ‘Resample curve’, en el software *tpsDig2* v.2.31 (Rohlf, 2017). Se usaron 2 marcas y 2 curvas cada una con 25 semimarcas para comparar el margen de las hojas de las 25 especies analizadas (Fig. 1).

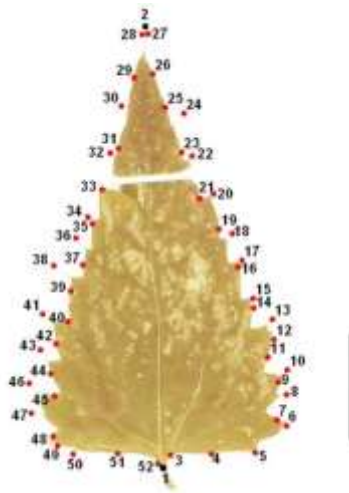


Figura 1. Ejemplo de las 2 marcas (puntos negros) y 50 semimarcas (puntos rojos) utilizadas para analizar cada ejemplar de hoja en el análisis morfométrico.

Las coordenadas en el archivo *tps* se importaron al software R v. 4.1.2 (2022) con ayuda del paquete ‘geomorph’ (Adams y Otárola-Castillo, 2013), usando la función ‘readland.tps’. Se realizó una superposición generalizada de Procrustes con la función ‘gpagen’, requerido para ajustar los valores de las coordenadas de las marcas y eliminar los efectos de rotación, traslación y tamaño (Rohlf y Slice 1990). Las semimarcas, por otra parte, se alinearon minimizando las distancias Procrustes, usando el argumento ‘ProcD = TRUE’ de la función ‘gpagen’. Las variaciones de la forma fueron visualizadas a través de la función ‘plotRefToTarget’ de ‘geomorph’ (Adams y Otárola-Castillo, 2013); de esta manera se conocieron las desviaciones existentes entre la forma media de cada especie, sección y la forma consenso de todas ellas.

Análisis estadísticos de la forma de la lámina de la hoja

Un análisis de variables canónicas (CVA por sus siglas en inglés), se utilizó para probar si existen diferencias significativas entre los promedios de la forma de la lámina de la hoja de

las nueve secciones comparadas, pero de manera particular en *Barroetia*, *Brickellia* y *Phanerostylis* (Cuadro 1). En este análisis se excluyó a la sección *Gemmipedium* dado el poco material disponible. Este análisis multivariado de varianza se llevó a cabo por medio de la función ‘CVA’ del paquete ‘Morpho’ de R (Schlager, 2017). Esta función estima una inferencia estadística basada en la distancia de Mahalanobis entre las medias de los grupos con sus valores P asociados; también documenta las puntuaciones de cada función discriminante que permiten realizar las gráficas para cada función, además incluye resultados de frecuencias y porcentajes de clasificación por el método de validación cruzada.

Análisis filogenético molecular

Se utilizaron las secuencias previamente publicadas (Schilling *et al.*, 2015b) disponibles en GenBank, que incluye marcadores moleculares de tres regiones relativamente variables del espaciador transcrito interno ribosómico nuclear (ITS), del espaciador transcrito externo (ETS) y del plástido psbA–espaciador trnH. De estos, sólo dos terminales del grupo externo no contienen el ETS. Las secuencias de las 25 especies fueron concatenadas en una sola matriz en formato FASTA con ayuda del programa Mesquite v. 3.61 (Maddison y Maddison, 2019), para posteriormente alinear cada marcador independientemente con ayuda del programa MAFFT v. 7 (Katoh *et al.*, 2019).

La selección de modelos para cada marcador se especificó con base en los comandos ‘showmodel’ y ‘automodel’ del programa PAUP v. 4 (Swofford, 2003) y el criterio de información de Akaike (Akaike, 1974). Se asignaron los modelos evolutivos en una matriz particionada, para el marcador ETS se usó TrN + G, para el marcador ITS se ocupó HKY85 + G, finalmente para el marcador del cloroplasto psb-A se utilizó TVM + G.

La búsqueda del árbol filogenético óptimo se realizó por inferencia Bayesiana en el programa Mr.Bayes v. 3.2.7 (Ronquist et al., 2012). Se realizaron dos corridas independientes con tres cadenas calientes y una fría. Se eliminaron 25 % de los primeros árboles durante 10 millones de generaciones en cada caso y se muestrearon las probabilidades posteriores cada 1000 generaciones. La estabilidad de las cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC por sus siglas en inglés) y los tamaños de muestra efectivos se visualizaron en Tracer v. 1.7 (Rambaut et al., 2018). El árbol obtenido fue editado en el programa FigTree v. 1.4.4 (Rambaut, 2018). El árbol de consenso de mayoría (50 %) del archivo *tre* obtenido del programa MrBayes se utilizó para elaborar el filomorfoespacio de la forma de las hojas; por otro lado, se usaron 9,900 árboles muestreados después del 25 % de árboles eliminados del archivo “.run1.t” para evaluar las tendencias evolutivas por el método de Sidlauskas (2008).

Filomorfoespacio

Con todas las especies incluidas en el Cuadro 1 se realizó el gráfico del filomorfoespacio con la función ‘*phylomorphospace*’ del paquete ‘*phytools*’ (Revell, 2012). En este caso los gráficos del filomorfoespacio para cada componente fueron utilizados para visualizar los valores obtenidos por el método de Sidlauskas (2008), ya que por sí solos, su interpretación es ambigua, aunque algunos autores consideran que estos gráficos son una herramienta que permite visualizar patrones evolutivos de fenotipos multivariados y proponer hipótesis, como divergencias evolutivas, tendencias direccionales o traslape de fenotipos (convergencias evolutivas), entre otros (Adams & Collyer, 2019).

Para reconocer patrones evolutivos se realizaron cálculos en el filomorfoespacio de acuerdo con la propuesta de Sidlauskas (2008) para medir la magnitud y eficiencia evolutiva. Este método estima la magnitud de cambio morfológico por cada rama, mediante la distancia

euclidiana media entre nodos adyacentes en la filogenia, y la eficiencia evolutiva mide la innovación evolutiva estimada por la densidad de linajes en una región del morfoespacio.

Se utilizó el script modificado de Sidlauskas (2008), donde, en lugar de comparar entre dos clados, para este estudio se usaron seis linajes principales del género *Brickellia* para buscar las diferencias en magnitud e innovación en todo el género, haciendo énfasis en la sección *Barroetea*. De esta manera, las comparaciones se hicieron entre los principales linajes desde la base hasta la punta del árbol filogenético. La primera comparación fue entre *Xerobrickellia* (clado A) y las demás secciones del género *Brickellia* (clado B); la segunda fue entre *Gemmipedium*, *Microphyllae* y *Phanerostylis* (clado C) y *Barroetea*, *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium* (clado D); por último, se comparó entre *Barroetea* (clado E) y *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium* (clado F).

Este método usa, como datos primarios, las longitudes de rama medias obtenidas a partir del muestreo de 9,900 árboles obtenidos previamente (archivo “.run1.t”) y los vectores propios de los primeros componentes principales obtenidos por medio de la función ‘gm.prcomp’ del paquete ‘geomorph’(Adams y Otárola-Castillo, 2013). Estos datos permiten comparar la magnitud e innovación evolutiva entre clados adyacentes en los árboles filogenéticos de *Brickellia*.

Por último, para determinar la probabilidad de generar aleatoriamente los valores observados, estos se compararon con valores obtenidos de una simulación mediante un modelo browniano nulo (trayectoria aleatoria). El script utiliza los valores singulares de la matriz de componentes principales para generar vectores propios simulados mediante la función ‘sim.char’ del paquete ‘geiger’ (Harmon et al., 2008); en este caso se utilizaron los valores de información filogenética disponibles (Schilling et al., 2015b) como la tasa de diversificación (λ), de extinción (μ) y tasa de diversificación neta (ρ), para

generar los largos de rama para clados adyacentes simulados mediante una función desarrollada por Sidlauskas (2008) (el script utilizado se encuentra en el Apéndice III).

RESULTADOS

Registro de coordenadas 2D de la forma de la hoja

Se tomaron fotografías de 248 hojas de diferentes ejemplares correspondientes a las 25 especies analizadas y los nueve grupos asignados previamente (Cuadro 1). La variación de las láminas foliares de cada una de las especies y secciones reconocidas se muestran para observarlas y que sirva de acompañamiento a los resultados de los análisis posteriores. Las secciones *Barroetia*, *Brickellia*, *Leptanthodium*, *Phanerostylis* y *Xerobrickellia* presentan láminas deltoides, con márgenes serrados, aunque las bases son variables. El grupo externo funcional (EG), presenta láminas ovada y deltoides, base atenuada y cordada, margen semientero y serrado. La sección *Leptanthodium* presenta hojas triangulares, reniformes, base cordada, márgenes dentados a serrados. Por otro lado, la sección *Coleosanthus* presenta hojas lanceoladas y crenadas. Las secciones *Gemmipedium* y *Kuhnia* presentan hojas lineares y bases atenuadas. *Microphyllae* hojas reniformes y crenadas. (Fig. 2, Cuadro 2). El archivo tps se puede consultar en el Apéndice IV.



Figura 2. Forma de la lámina foliar para cada una de las 25 especies analizadas. A, B. Grupos externos. C, D, E. Secc. *Xerobrickellia*. F. Secc. *Microphyllae*. G. Secc. *Gemmipedium*. H, I, J. Secc. *Phanerostylis*. K, L, M, N, O, P. Secc. *Barroetea*. Q, R. Secc. *Leptanthodium*. S, T, U. Secc. *Brickellia*. V. Secc. *Kuhnia*. W, X, Y. Secc. *Coleosanthus*.

Cuadro 2. Variación de la forma de la lámina foliar, base y margen por taxón analizado.

Taxon	Forma	Base	Margen
<i>Ageratina wrightii</i>	Ovada	Atenuada	Semi entero
<i>Carminatia tenuiflora</i>	Deltoide	Cordada	Serrado
Secc. <i>Xerobrickellia</i>	Deltoide	Atenuada, cordada	Dentado, lobulado
Secc. <i>Microphyllae</i>	Reniforme	Cordada	Crenado
Secc. <i>Gemmipedium</i>	Linear	Atenuada	Dentado
Secc. <i>Phanerostylis</i>	Elíptica, ovada	Atenuada	Serrado
Secc. <i>Barroetea</i>	Deltoide, ovada	Cordada	Serrado-cuspidado
Secc. <i>Leptanthodium</i>	Deltoide, ovada, reniforme	Cordada	Dentado, serrado
Secc. <i>Brickellia</i>	Deltoide	Hastada	Serrado
Secc. <i>Kuhnia</i>	Linear	Atenuada	Semi entero
Secc. <i>Coleosanthus</i>	Lanceolada	Atenuada, decurrente	Crenado, dentado

Análisis estadísticos de la forma de la hoja

Todas las funciones discriminantes del CVA fueron graficadas para conocer la máxima varianza entre cada grupo (Fig. 3). De esta manera, la comparación entre las variables canónicas (CV) y las comparaciones por pares, usando la prueba de permutación con la distancia de Mahalanobis indica que existen diferencias significativas entre algunas de las secciones analizadas (Cuadro 3). Las láminas foliares de las especies de la sección *Barroetea* presentan diferencias significativas con las secciones *Kuhnia* (30.21), *Microphyllae* (9.24) y *Phanerostylis* (7.17); en la CV2 se observa la separación de la sección *Barroetea* (Fig. 3A).

Por su parte, la sección *Brickellia* presenta diferencias significativas sólo con *Kuhnia* (30.54) y *Microphyllae* (8.37) y es apreciable su aislamiento en las CV3 y CV4. La sección *Phanerostylis* registró diferencias significativas con respecto a *Barroetea* (7.17) y *Kuhnia* (29.57), como se observa en los ejes CV1 vs CV2. Las otras diferencias de cada sección se muestran en el Cuadro 3 y figura 3, aunque es importante destacar que la sección *Kuhnia* es la única que presenta diferencias significativas con respecto a las demás secciones analizadas. Dicha sección se separa en el lado positivo de la gráfica CV1 vs CV2 (Fig. 3A color rosa). Cabe mencionar que las varianzas de las hojas en las CV7 vs CV8 no se incluyeron en la figura 3B, debido a que dichas varianzas no resultaron significativas para estas CV (0.86 y 0.82 por ciento, respectivamente); además, las otras comparaciones mostradas lograron discriminar parcialmente las 9 secciones analizadas.

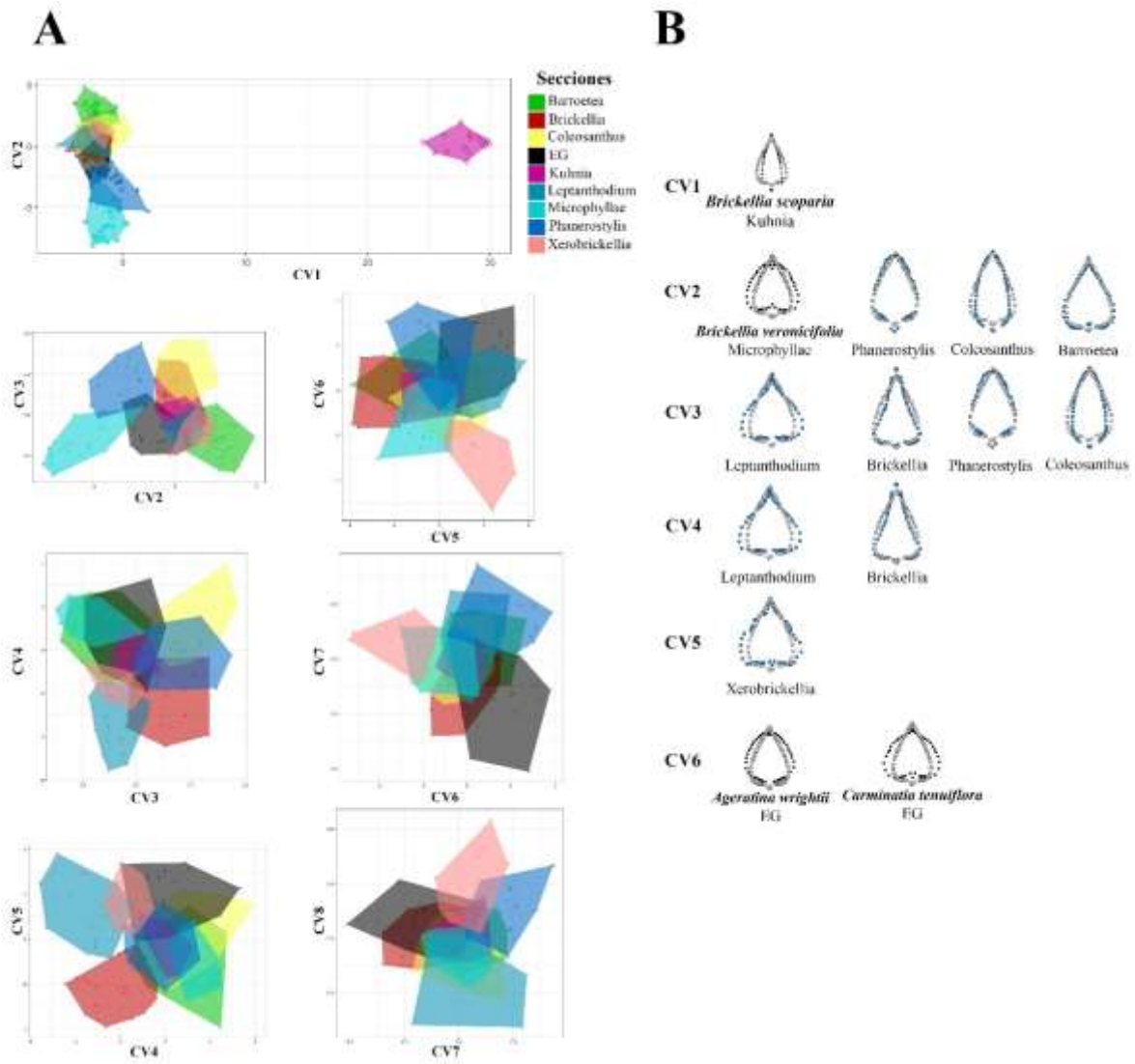


Figura 3. A. Ordenamiento de la variación de la forma de lámina de la hoja entre las secciones de *Brickellia* por pares de variables canónicas. B. Láminas de cada sección discriminada por cada variable canónica tomadas de la figura 2. CV = Variable canónica.

Cuadro 3. Resultados del CVA donde se muestran los valores de las diferencias por pares entre las secciones previamente establecidas. Los valores P de las pruebas de permutación (10 000 permutaciones de rondas) para las distancias de Mahalanobis entre grupos se asignó como: NS, No significativa; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$. EG = grupo externo, Barr = *Barroetea*, Kuhn = *Kuhnia*, Bric = *Brickellia*, Cole = *Coleosanthus*, Lept = *Leptanthodium*, Micr = *Microphyllae*, Phan = *Phanerostylis*, Xero = *Xerobrickellia*.

	Barr	Bric	Cole	EG	Kuhn	Lept	Micr	Phan	Xero
Barr	0								
Bric	5.44 NS	0							
Cole	5.08 NS	5.15 NS	0						
EG	5.35 NS	5.66 NS	5.37 NS	0					
Kuhn	30.21 **	30.54 **	30.11 **	30.27**	0				
Lept	5.63 NS	5.36 NS	6.36 NS	5.44 NS	30.72**	0			
Micr	9.24 **	8.37 *	8.84 *	6.95 NS	30.33 **	8.92 *	0		
Phan	7.17 *	5.49 NS	5.73 NS	5.4 NS	29.57 **	6.68 NS	6.68 NS	0	
Xero	5.63 NS	6.01 NS	6.12 NS	6.03 NS	30.46 **	5.51 NS	9.21 NS	7.36 NS	0

Con respecto a la correcta clasificación de los ejemplares utilizados, más del 80 % de las hojas utilizadas de los ejemplares de cada sección se clasificó positivamente de acuerdo con el método de validación cruzada. Las secciones *Barroetea* y *Brickellia* registraron más del 95 % de sus láminas foliares bien clasificadas, mientras que para la sección *Phanerostylis* el porcentaje fue de 86.4; los demás porcentajes de identificación positiva por sección se muestran en el Cuadro 4, la columna “Ninguno” añade aquellas hojas que no pudieron ser clasificadas bajo ningún grupo *a priori* reconocido.

Cuadro 4. Resultados donde se muestran los valores de los porcentajes de ejemplares clasificados positivamente por el método de validación cruzada de las secciones de *Brickellia*. EG = grupo externo, Barr = *Barroetea*, Kuhn = *Kuhnia*, Bric = *Brickellia*, Cole = *Coleosanthus*, Lept = *Leptanthodium*, Micr = *Microphyllae*, Phan = *Phanerostylis*, Xero = *Xerobrickellia*. La columna “Ninguno” añade aquellas láminas foliares que no pudieron ser clasificadas bajo ningún grupo *a priori* reconocido.

	Barr	Bric	Cole	EG	Kuhn	Lept	Micr	Phan	Xero	Ninguno
Barr	98.4	1.6	0	0	0	0	0	0	0	0
Bric	3.6	96.4	0	0	0	0	0	0	0	0
Cole	0	4.9	90.2	2.5	0	0	0	0	0	2.4
EG	0	4	0	80	0	0	0	0	4	12
Kuhn	0	0	0	0	93.7	0	0	0	0	6.3
Lept	0	5	0	0	0	85	0	0	0	10
Micr	0	0	0	0	0	0	95	5	0	0
Phan	0	0	0	4.5	0	0	0	86.4	0	9.1
Xero	0	0	0	0	0	7.7	0	0	92.3	0

Análisis filogenético molecular

La variación de los tres marcadores moleculares (ITS, ETS y psb-A) con 25 especies resultó en un árbol idéntico al obtenido por Schilling *et al.* (2015b). Estos autores asignaron como grupo externo a las especies de los géneros *Ageratina*, *Asanthus*, *Brickelliastrum*, *Carminatia*, *Eutetras*, *Galeana*, *Monolopia*, *Pleurocoronis* y *Steviopsis*, pero en este trabajo se utilizaron solamente como grupos externos *Ageratina wrightii* y *Carminatia tenuiflora*. Nuestros resultados muestran con ellos una dicotomía basal, alejados de lo reconocido como *Brickellia s.l.* Las seis especies de *Barroetea* se recuperaron como un grupo monofilético dentro de *Brickellia*. Las otras especies del género se agruparon como monofiléticos, similar a los clados anteriormente propuestos (Schilling *et al.*, 2015b), siendo la sección *Xerobrickellia* el grupo hermano de las demás secciones de *Brickellia*, seguido de un grupo que incluye a *Microphyllae*, *Gemmipedium* y *Phanerostylis*. *Barroetea* forma un grupo hermano con *Coleosanthus*, *Brickellia*, *Kuhnia* y *Leptanthodium* (Fig. 4). A partir de la figura 4 se identificaron los linajes para compararse por el método Sidlauskas.

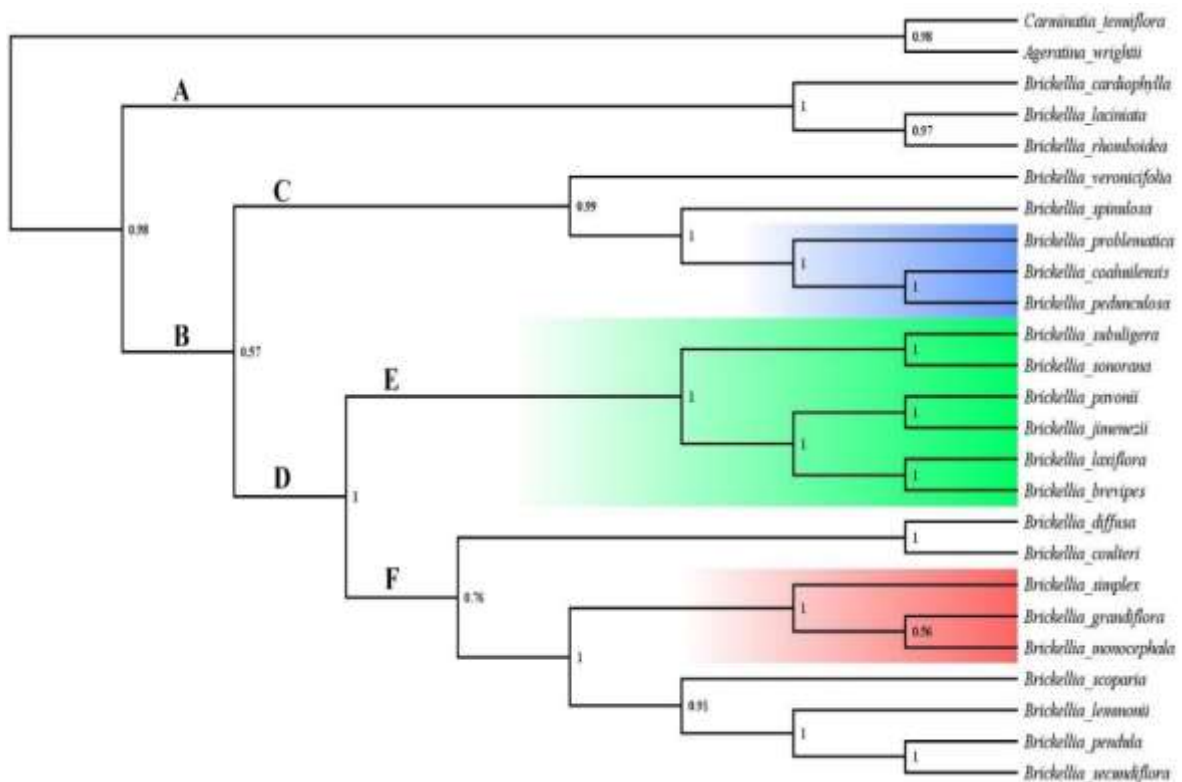


Figura 4. Consenso de mayoría de la filogenia elaborada con tres marcadores moleculares (ETS, ITS, psb-A), con las mismas secuencias utilizadas por Schilling *et al.* (2015a). Azul = sección *Phanerosytilis*, Verde = sección *Barroetia*, Rojo = sección *Brickellia*. Las probabilidades obtenidas se encuentran en los nodos. Las letras localizadas en los nodos indican los clados adyacentes utilizados para aplicar la metodología del filomorfoespacio de Sidlauskas (2008).

Filomorfoespacio

El filomorfoespacio de los primeros cuatro componentes principales explican 91 % de la varianza total de la forma de la lámina foliar con respecto a la filogenia. La mayoría de los componentes principales los clados se encuentran superpuestos (Adams y Collyer, 2019), por

encontrarse en todos los componentes en una sola área de los ejes del morfoespacio, con excepción de las secciones *Gemmipedium*, *Kuhnia* y *Microphyllae* (Fig. 5).

La variación de la forma de la lámina de la hoja en los Componentes Principales, va de formas ovadas (*Ageratina wrightii*, sección *Phanerostylis*) a reniformes (secciones *Microphyllae* y *Leptanthodium*) en los ejes X negativos, a deltoides (*Carminatia tenuiflora*, secciones *Barroetea*, *Brickellia*, *Leptanthodium* y *Xerobrickellia*) y lanceoladas (sección *Coleosanthus*) en la región central de los ejes X; y en la parte positiva, las formas son elípticas (sección *Phanerostylis*) a lineares (secciones *Gemmipedium* y *Kuhnia*).

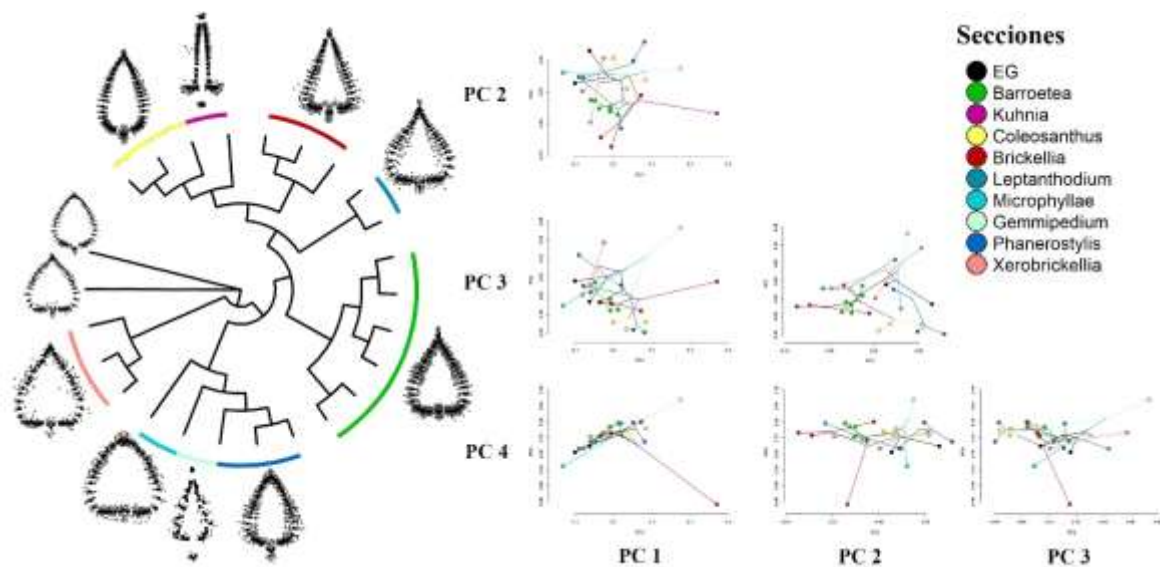


Figura 5. Filogenia utilizando 23 especies de *Brickellia* con las formas medias de las láminas de las hojas de cada sección taxonómica analizada. Al lado de la filogenia se muestran los filomorfoespacios de los primeros cuatro componentes principales de la forma de las láminas foliares.

Una evaluación de la magnitud de cambio evolutivo observado y simulado de los linajes principales en el género *Brickellia* (Cuadro 5, Figura 4), muestra que el clado A (*Xerobrickellia*) y B (las demás secciones de *Brickellia*) muestran largos de rama media similares ($4.01 \approx 4.48$); sin embargo, estos largos de rama son significativamente diferentes a lo esperado bajo un modelo browniano nulo. El clado C (*Gemmipedium*, *Microphyllae* y *Phanerostylis*) registró una mayor magnitud de cambio morfológico en el largo de sus ramas ($7.27 < 3.82$) en comparación con el D (*Barroetea*, *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*); en este caso, los largos de rama son significativamente similares a lo esperado por el modelo browniano nulo. Por último, los clados E (*Barroetea*) y F (*Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*) presentaron diferencias entre sus magnitudes de cambio morfológico entre sus ramas, siendo el clado E el que tuvo menor magnitud en comparación con el clado F ($1.4 < 5.6$). Comparando sus medias obtenidas en la simulación del modelo browniano, se observan diferencias, por lo que se rechaza que el clado F tenga una mayor magnitud de cambio morfológico debido a que los clados tienen diferentes tasas de evolución morfológica o las edades del clado E y F son significativamente diferentes.

Cuadro 5. Magnitudes medias de cambio morfológico y desviaciones estándar de los largos de las ramas observadas y simuladas en un modelo browniano nulo, utilizando el método de Sidlauskas (2008). P es la significancia de la proporción observada en comparación con la distribución de proporciones de cada uno de los 1000 árboles elaborados por simulaciones.

Clado	Largos de rama		Proporción de largos de ramas medias observadas	Proporción de largos de ramas medias de simulaciones	Valor P
	observada	Comparación			
A	4.01 ± 0.3	A vs B	0.89 ± 0.1	0.02 ± 0.14	0.008
B	4.48 ± 0.05				
C	7.27 ± 0	C vs D	1.9 ± 0.03	1.13 ± 0.42	0.046
D	3.82 ± 0.07				
E	1.4 ± 0.006	E vs F	0.24 ± 0.005	0.99 ± 0.39	1
F	5.6 ± 0.1				

La innovación evolutiva (Cuadro 6) no se pudo calcular para el clado A, debido a que presentaba valores colineales y no era posible calcular un volumen, por lo que su comparación con el clado B se excluyó. El clado C (*Gemmipedium*, *Microphyllae* y *Phanerostylis*) presentó una mayor innovación morfológica en comparación con D (*Barroetea*, *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*); sin embargo, las simulaciones muestran valores diferentes a lo esperado por el modelo browniano nulo. De manera similar ocurre para los clados E (*Barroetea*) y F (*Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y

Leptanthodium), donde el clado E presenta una mayor innovación morfológica en comparación con el clado F, aunque las simulaciones muestran valores diferentes a lo esperado por el modelo browniano nulo. En ambos casos se puede indicar que al menos uno de los clados ha evolucionado de una forma alternativa al modelo browniano.

Cuadro 6. Medias y desviaciones estándar de densidades de linajes observadas y simuladas en un modelo browniano nulo, utilizando el método de Sidlauskas (2008). *P* es la significancia de la proporción observada en comparación con la distribución de proporciones de cada uno de los 1000 árboles elaborados por simulaciones.

Clado	Densidad de linaje media observada	Comparación	Proporción de densidades de linajes medias		Valor <i>P</i>
			Proporción de densidades de linajes medias observadas	Proporción de densidades de linajes medias de simulaciones	
A	NA	A vs B	NA	NA	NA
B	0.002 ± 0				
C	0.39 ± 0	C vs D	0.016 ± 0	0.18 ± 0.33	0.81
D	0.006 ± 0				
E	2.7 ± 0.01	E vs F	0.002 ± 0	0.54 ± 1.05	0.99
F	0.005 ± 0				

DISCUSIÓN

Considerando las especies evaluadas, los resultados indican que las formas de las láminas foliares promedios de la sección *Phanerostylis* son diferentes a las de *Barroetea*, secciones con especies morfológicamente muy similares. Por otro lado, *Barroetea* y *Brickellia* presentan sólo diferencias con *Kuhnia* y *Microphyllae*. Gráficamente podemos mencionar que, tanto en el CVA como en los filomorfoespacios, los clados presentan un traslape, aunque de manera cuantitativa sólo en el CVA se presentan diferencias significativas en las secciones *Kuhnia*, *Microphyllae* y *Phanerostylis*. Robinson (1917) señala a la forma de la hoja en el género *Brickellia* como un carácter práctico para separar la sección *Bulbostylis*, así como otros grupos que ahora son reconocidos como secciones (Schilling *et al.*, 2015b). Como ejemplos se pueden mencionar la sección *Kuhnia* con hojas lineares y *Microphyllae*, con hojas pequeñas, cordadas y crenadas.

La comparación de magnitudes de cambio morfológico permite reconocer que las secciones *Gemmipedium*, *Microphyllae* y *Phanerostylis* tuvieron un mayor cambio morfológico, en comparación con las secciones *Barroetea*, *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*, que permite inferir que las formas foliares de estas últimas son más conservadas, además de que las secciones pudieron haber evolucionado bajo una trayectoria aleatoria. Por otro lado, la sección *Barroetea*, si bien mostró un menor cambio morfológico en comparación con su clado hermano, conformado por las secciones *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*, se encontró que bajo el modelo browniano esta diferencia de cambio morfológico no es significativa, donde la forma de la lámina foliar es ovada y deltoidea. Probablemente ocurrió otro tipo de evolución morfológica en los otros linajes analizados.

La evaluación de la innovación morfológica permite corroborar el traslape de clados que observamos de manera gráfica en los filomorfoespacios, proponiendo una conservación en la forma deltoide de la lámina foliar como un estado de carácter plesiomórfico en la mayoría de los clados, excepto *Gemmipedium* y *Kuhnia*. Sin embargo, al obtener en este estudio valores no significativos, no es posible asegurar claramente dicha afirmación.

La tribu Eupatorieae es una de las tribus con mayor estabilidad en cuanto a eventos evolutivos, a pesar de que en México su diversidad es considerable, como ocurre igualmente con las tribus Astereae, Heliatheae, Senecioneae y Tageteae (Rivera *et al.*, 2020). La evidencia en *Brickellia* sugiere también que la diversificación molecular y taxonómica ha sido menor en las secciones *Gemmipedium*, *Microphyllae* y *Phanerostylis* (Schilling *et al.*, 2015b), y que posiblemente los climas áridos y semiáridos donde más comúnmente se distribuyen hayan sido determinantes para promover un mayor cambio morfológico, pero con menor diversificación como sugieren los resultados. Caso contrario ocurre en las secciones *Barroetia*, *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*, donde la diversificación molecular (Schilling *et al.*, 2015b) y taxonómica es mayor, pero estas se distribuyen en zonas montañosas de México, donde los climas son mayormente tropicales o templados. Numerosos estudios proponen que la topografía juega un papel importante en la diversificación de taxones; sin embargo, la morfología de las láminas foliares más bien conserva su patrón general.

Es probable que al incluir más especies de ciertas secciones se incorpore más evidencia sobre la evolución de las formas foliares, con respecto a los resultados obtenidos en este estudio. La representatividad de varios de ellos fue limitada, pues por ejemplo *Brickellia* sección *Gemmipedium* incluye solamente dos especies, la que se incluyó (*Brickellia spinulosa*) con forma foliar linear y la otra especie (*Brickellia vernicosa* B. L.

Rob) con forma ovada. *Brickellia* sección *Kuhnia*, con 5 especies presenta mayor uniformidad en la forma de la lámina foliar (linear); por su parte, la sección *Microphyllae* tiene una mayor riqueza de especies (13), por lo que se debería considerar un estudio con más especies de la sección, al igual que *Brickellia* y *Coleosanthus*. Por último, *Brickellia* sección *Leptanthodium* incluye 4 especies, aunque la forma foliar de las especies no incluidas parece compartirse con las dos especies analizadas. Incluso se propone usar otros caracteres como la forma del margen, de las primeras brácteas involucrales y de las cipselas.

CONCLUSIONES

La comparación entre los patrones morfológicos observados en estos análisis muestra que las formas de las láminas foliares ovadas-deltoideas indica que las especies de *Barroetea* no son diferentes a las de *Brickellia*, pero sí diferentes a las de *Phanerostylis*, que son ovadas o elípticas. Con respecto a las otras secciones del género, sólo *Kuhnia* con formas lineares, y *Microphyllae* reniformes, son significativamente diferentes. El filomorfoespacio gráficamente muestra un traslape de las secciones analizadas; se considera que esto se debe a una conservación de la forma deltoide en las láminas foliares; y bajo un modelo browniano nulo, las secciones *Gemmipedium*, *Microphyllae* y *Phanerostylis*, al parecer, tuvieron un cambio morfológico más significativo en comparación con las secciones *Barroetea*, *Brickellia*, *Coleosanthus*, *Kuhnia* y *Leptanthodium*. Pero hasta el momento, bajo un modelo browniano nulo no es posible indicar si la innovación morfológica entre los linajes principales de *Brickellia* son diferentes y así corroborar su traslape morfológico.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, D. C. y Otárola-Castillo, E. (2013). geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4(4): 393-399. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12035>
- Adams, D. C. y Collyer, M. L. (2019). Phylogenetic comparative methods and the evolution of multivariate phenotypes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 405-425. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024555>
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control* 19(6): 716-723. [10.1109/TAC.1974.1100705](https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705)
- Gaiser, L. O. (1954). Studies in the Kuhniinae (Eupatorieae) II. *Journal of the Arnold Arboretum* 35(2) : 87-133.
- Gray, A. (1880). Botanical Contributions. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 15 : 29.
- Harmon, L.J., J.T. Weir, C.D. Brock, R.E. Glor y W. Challenger. (20089). GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24(1): 129-131. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm538>
- Katoh, K., Rozewicki, J. y Yamada, K. D. (2019). MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in bioinformatics* 20(4): 1160-1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- King, R. M. y H. Robinson. (1987). The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 22: 1-581.
- King, R. M. y H. Robinson. (1995). Generic limits in the Alomiinae (Eupatorieae – Asteraceae), and new combinations in Brickelliastrum and Barroetia. *Phytologia* 78(2): 125.

- Klingenberg, C.P. y Ekau, W. (1996). A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 59(2): 143-177. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01459.x>
- Maddison, W. P. y D.R. Maddison. (2019). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. URL: <http://www.mesquiteproject.org> [verificado 06 de 2021]
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/> [consultado marzo del 2022]
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. y Suchard, M.A. (2018). Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* syy032. 10.1093/sysbio/syy032
- Rambaut, A. (2018). FigTree. URL: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> [verificado 06 de 2021]
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in ecology and evolution* 3(2): 217-223.
- Rivera, P., Villaseñor, J. L., Terrazas, T. y Panero, J. L. (2021). The importance of the Mexican taxa of Asteraceae in the family phylogeny. *Journal of Systematics and Evolution* 59(5): 935-952. <https://doi.org/10.1111/jse.12681>
- Robinson, B. L. (1911). Revision of the genus Barroetia. *Contributions from the Gray Herbarium* 39: 202-206.
- Robinson, B. L. (1917). A monograph of the genus Brickellia. *Memoirs of the Gray Herbarium of Harvard University* 1: 3-151.

- Rohlf, F. J. (2017). tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.3.1. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. URL: <http://www.sbmorphometrics.org/> [verificado 06 de 2021]
- Rohlf, F. J. (2021). tpsUtil (version 1.81). New York: Department of Ecology and Evolution and Anthropology, State University of New York at Stony Brook. URL: <http://www.sbmorphometrics.org/> [verificado 06 de 2021]
- Rohlf, F. J. y Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic biology* 39(1): 40-59.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, Lang., Suchard, A.S. y Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61(3): 539-542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Schilling, E., R. W. Scott y J. L. Panero. (2015a). A revised infrageneric classification for *Brickellia* (Asteraceae, Eupatorieae). *Phytotaxa* 234(2): 151-158. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.234.2.5>
- Schilling, E.E., J. L. Panero, B. S. Crozier, R. W. Scott y P. Dávila. (2015b). Bricklebrush (*Brickellia*) phylogeny reveals dimensions of the great Asteraceae radiation in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 161-170. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.02.007>
- Schlager, S., G. Jefferis, D. Ian y M.S. Schlager. (2021). Package ‘Morpho’.
- Sidlauskas, B. (2008). Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 62(12): 3135-3156. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00519.x>

- Swofford, D. L. (2003). PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. URL: <https://paup.phylosolutions.com/> [verificado 06 de 2021]
- Turner, B. L., Kim, K. J. y Norris, J. (1991). Taxonomic status of *Barroetia glutinosa* (Asteraceae, Eupatorieae) and its allies: Morphological evidence for the transfer of *Barroetia* to *Brickellia*. *Phytologia* 71(1) : 38-50.
- Turner, B. L. (1991). *Brickellia sonorana* (Asteraceae), a new species from Mexico belonging to the subgenus *Phanerostylis*. *Phytologia* 71(1): 51-56.

APÉNDICE I. REVISIÓN TAXONÓMICA DE BARROETEA

Revisión taxonómica de *Brickellia* secc. *Barroetea* (Asteraceae, Eupatorieae)

Taxonomic revision of *Brickellia* sect. *Barroetea* (Asteraceae, Eupatorieae)

Resumen

Barroetea A. Gray, previamente considerado como un género de Asteraceae, con base en evidencia molecular se circunscribe ahora como un grupo monofilético a nivel de sección taxonómica dentro del género *Brickellia*. Aunque las relaciones filogenéticas a nivel molecular parecen estar resueltas, la morfología de sus especies no, por lo que esta revisión evalúa la circunscripción de la sección y delimita cada una de sus especies. Se revisaron 242 ejemplares depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y recolectas recientes, junto con protólogos e imágenes de los ejemplares tipo de las especies de la sección. Con base en 7 caracteres morfológicos y 77 individuos se realizaron análisis multivariados (componentes principales y de conglomerados). Se concluye que la sección *Barroetea* incluye seis especies (*Brickellia brevipes*, *B. jimenezii*, *B. laxiflora*, *B. pavonii*, *B. sonorana* y *B. subuligera*); se discuten los cambios nomenclaturales, la designación de tipos nomenclaturales, la variación morfológica de cada una de las especies reconocidas en este estudio y se proporciona una clave taxonómica para su identificación y mapas de distribución.

Palabras clave: Alomiinae, análisis multivariado, especies endémicas, México, morfología.

Abstract

Barroetea A. Gray, previously considered a genus of Asteraceae, based on molecular evidence is now circumscribed as a monophyletic group at the level of taxonomic section within the genus *Brickellia*. Although the phylogenetic relationships at molecular level seem

to be resolved, the species morphology is not, so this study evaluates the species circumscription of the section. A total of 242 specimens deposited in the National Herbarium of Mexico (MEXU) plus recent collections were reviewed, along with protologues and images of the type specimens of the species included in the section. Based on 7 morphological characters and 77 individuals, multivariate analyzes (principal components and clusters) were performed. It is concluded that *Barroetia* section includes 6 species (*Brickellia brevipes*, *B. jimenezii*, *B. laxiflora*, *B. pavonii*, *B. sonorana* and *B. subuligera*); nomenclatural changes, designation of nomenclatural types, and morphological variation of each species recognized in this study are discussed. In addition, a taxonomic key for their identification and distribution maps are provided.

Key words: Alomiinae, Endemic species, multivariate analysis, morphology.

Introducción

La sección *Barroetia* (A. Gray) E.E. Schill. & R. Scott es una de las nueve secciones en las que actualmente se subdivide al género *Brickellia* Elliott. El género pertenece a la tribu Eupatorieae (Asteraceae), una de las más ricas en géneros y especies de México y el mundo. En el país se reconocen, para la tribu unas 530 especies, de aproximadamente 2000 que se registran a nivel mundial (Turner, 1997; Villaseñor, 2018). De acuerdo con Schilling *et al.* (2015a), la sección *Barroetia* está conformada por siete especies endémicas de México, distribuidas principalmente en climas secos y regiones montañosas del país, desde Sonora y Tamaulipas, hasta el sur de Oaxaca, asociadas a vegetación xerófila o a bosques tropicales estacionalmente secos (Fig. 1). Anteriormente, esta sección era considerada como el género *Barroetia* A. Gray, pero de acuerdo con datos moleculares, actualmente, sus especies se identifican como un grupo monofilético dentro del

género *Brickellia*, formando una sección taxonómica (Schilling *et al.* 2015b). Aunque las relaciones filogenéticas a nivel molecular parecen estar resueltas en el género, desde la monografía de Robinson (1917), la morfología de sus especies no ha sido revisada de manera cuidadosa (Scott, 2020, *comunicación personal*), por lo que el objetivo de esta revisión es evaluar la circunscripción de la sección *Barroetea* y delimitar con base en sus características morfológicas a cada una de sus especies.

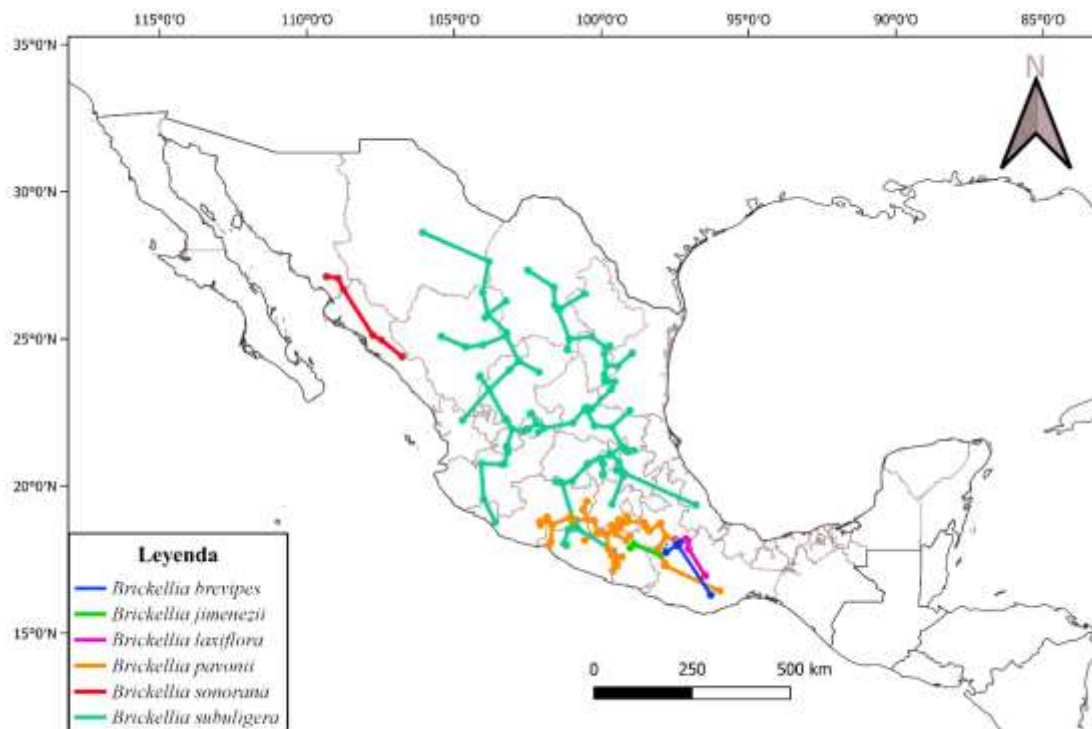


Figura 1. Distribución conocida de *Brickellia* sect. *Barroetea*.

Materiales y métodos

Se revisaron los ejemplares correspondientes a la sección *Barroetea* depositados en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y del herbario de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FEZA), así como

ejemplares adicionales de recolectas realizadas durante el otoño de 2021. Además, se registraron los duplicados de los ejemplares citados, incluidos en otros herbarios, obtenidos de la revisión de ejemplares y de bases de datos en línea llevada a cabo por uno de los coautores (Villaseñor, datos no publicados). También se consultó la página virtual de *Jstor GlobalPlants* (<https://plants.jstor.org/>) para estudiar las imágenes de los tipos nomenclaturales de las especies seleccionadas. De manera especial se analizaron los ejemplares de respaldo utilizados por Schilling *et al.* (2015b) para la elaboración de su filogenia, localizados en el herbario de la Universidad de Texas (TEX). Los ejemplares analizados fueron etiquetados en una base de datos con la identidad simplificada que tenían en las etiquetas de herbario, seguido de un guión bajo, las iniciales del colector en mayúsculas y su número de recolecta (Ej. Bcoi_LMG1.1).

Caracteres morfológicos analizados. En el Cuadro 1 se presentan los caracteres morfológicos evaluados para reconocer la variación morfológica de las especies y su integración en los análisis multivariados; de ellos seis caracteres son cuantitativos y uno cualitativo. La selección de los caracteres se hizo a partir de los caracteres diagnósticos que se les han asignado a las especies de la sección *Barroetea* en otros estudios y en claves de identificación (Robinson, 1911; Turner, 1991; Turner, 1997; Hinojosa-Espinosa, 2010).

Cuadro 1. Descripción de los caracteres analizados en los análisis de *Brickellia* sección *Barroetea*.

Cuantitativos	Abreviación utilizada en los análisis multivariados	Propiedad del carácter
Largo del peciolo (cm)	L_PECIOLO	Continuo
Largo de la lámina foliar (cm)	LARGO_LAM	Continuo
Largo del último pedicelo (cm)	L_ULTIMOPEDICELO	Continuo
Número de flores por capítulo	NUM_FLOR	Discreto
Número de costillas externas de la cipsela	EXT_COST	Discreto
Número de costillas internas de la cipsela	INT_COST	Discreto
Cualitativo		
Disposición de los capítulos (sinflorescencia)	INFLOR	0 = Racimos 1 = Monocasios

Análisis multivariados. Los caracteres cuantitativos y cualitativos (Cuadro 1) se evaluaron en los ejemplares de herbario, con el fin de elaborar una matriz que se importó al software R v. 4.0.3 (2021). Posteriormente, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) con ayuda del paquete *FactoMineR* (Husson et al. 2017), con la función *PCA*, indicando la estandarización de los datos con el argumento *scale.unit = TRUE*. El PCA constituye una herramienta utilizada ampliamente para la delimitación de complejos taxonómicos, que permite identificar los caracteres que aportan la mayor varianza en la

agrupación y ordenación de los taxones (Cherniawsky y Bayer, 1998; Castro-Castro *et al.*, 2010; Grossi *et al.*, 2011; Robbiati *et al.*, 2017).

Se realizó también una agrupación jerárquica aglomerativa para comparar con los resultados del PCA. El número óptimo de grupos (clusters) fue elegido a partir de la regla de mayoría de 24 índices, utilizando el método euclidiano para calcular la matriz de distancias entre los OTU (Unidad Taxonómica Operativa, por sus siglas en inglés) y la varianza mínima de Ward para agruparlos. Para el agrupamiento se utilizó la función *NbClust* del paquete *NbClust* (Charrad *et al.*, 2014). Con base en el número óptimo de grupos, se ocupó la función *HCPC* del paquete *FactoMineR*, tratando los mismos parámetros utilizados en la función *NbClust* para conformar el dendrograma con el número de grupos asignados. Los gráficos fueron elaborados con la función *fviz_dend* y *fviz_cluster* del paquete *factoextra* (Kassambara y Mundt, 2017). Finalmente, a partir de los análisis obtenidos se circunscribieron las especies, se identificó nuevamente el material de herbario, y se elaboraron, tanto la descripción de cada una de las especies como una clave para su identificación.

Resultados

Historia taxonómica de Brickellia sección Barroetia. El género *Brickellia* pertenece a la familia Compositae (Giseke, 1789), también conocida como Asteraceae (von Berchtold y Presl, 1820), nombres conservado y aceptado respectivamente. Se ubica dentro de la tribu Eupatorieae Cass. (1819), una de las 43-45 tribus en que se divide la familia (Funk *et al.*, 2009; Mandel *et al.*, 2019). Lessing (1832) ubicó al género como miembro de la subtribu Alomiinae.

Bentham (1873) dividió la tribu Eupatorieae en tres subtribus, Adenostyleae, Agerateae y Piquerineae. Utilizando este sistema de clasificación, Asa Gray (1880) propuso

el género *Barroetea*, endémico de México, dedicado a Gregorio Barroeta, profesor y médico de San Luis Potosí, México. En su descripción original del género, A. Gray describió a *Barroetea setosa* y transfirió a *Bulbostylis subuligera* S. Schauer como *Barroetea subuligera* (S. Schauer) A. Gray. Las especies del género *Barroetea* presentan cipselas con 5-7 costillas, característica diagnóstica de la subtribu Adenostyleae; sin embargo, comparte las anteras apendiculadas con Agerateae, por lo que Asa Gray no pudo incluir a *Barroetea* claramente en ninguna de las subtribus propuestas por Bentham. Posteriormente, Asa Gray (1882) describió *Barroetea pavonii*, sin mencionar la subtribu donde debería circunscribirse. Utilizando igualmente la clasificación de Bentham, Hoffman (1890-1894) ubicó a *Barroetea* en la subtribu Adenostyleae. Más adelante se describieron cuatro especies nuevas, *B. sessilifolia* Greenm. (1905), *B. glutinosa* Brandegees (1908), *B. laxiflora* Brandegees (1910) y *B. brevipes* B.L. Rob. (1911).

Robinson (1911) elaboró la primera revisión del género y reconoció que *Barroetea* estaba conformado por siete especies. *Barroetea* comparte características morfológicas con *Brickellia*, entre ellas el hábito y el involucre multiseriado. Sin embargo, *Barroetea* se distingue de *Brickellia* por presentar el margen de las hojas dentado, los dientes espinosos y las cipselas obcompresas, con 5-6 costillas. Más adelante, Robinson (1913) propuso la subtribu Kuhninae y transfirió a *Barroetea* a dicha subtribu, separándolo de *Adenostyles* (Adenostyleae), que transfirió a la tribu Senecioneae.

Gaiser (1954) dividió a los ocho géneros de la subtribu Kuhninae en 2 grupos, el primero presenta un número cromosómico de 10, hojas alternas en roseta basal, filarios con costillas definidas, corola rosada y barbas del vilano muy ramificadas; el segundo grupo exhibe un número cromosómico de 9, hojas opuestas o alternas, filarios finamente estriados, corola blanco-verdosa, barbas del vilano cortas y poco ramificadas. En este último grupo

colocó a *Barroetea* junto con *Brickellia* y *Kuhnia*. Con base en el número cromosómico, corola tubular y ramas del estilo clavadas y amarillentas, King y Robinson (1987), en su revisión de la tribu Eupatorieae incluyeron a *Barroetea* en la subtribu Alomiinae propuesta por Lessing (1832).

En función del número cromosómico y su distribución en climas áridos y semiáridos de México, Turner *et al.* (1991) consideraron que *Barroetea*, *Brickellia* y *Phanerostylis* deben agruparse en un solo género (*Brickellia*) y que las especies que se ubicaron originalmente en *Barroetea* y *Phanerostylis* conforman el subgénero *Phanerostylis*. Una especie particular, *Barroetea glutinosa* descrita por Brandege (1908), fue reconocida como *Brickellia problematica* por Turner (1991), al considerar que el primer nombre, por ser un homónimo posterior es inválido, pues ya había sido utilizado en *Brickellia glutinosa* A Gray (Gray, 1886). *Brickellia problematica* comparte caracteres morfológicos con el género *Phanerostylis*, entre ellos dientes del margen ausentes o si presentes, estos son agudos, la corola hipocrateriforme, las ramas del estilo anchas y glandulares, además del vilano con cerdas largamente ciliadas.

Con la inclusión de *Barroetea* en *Brickellia*, Turner (1991) reconoció un complejo que denominó Barroetoide, donde además propuso una especie nueva, endémica de Sonora y Sinaloa, que marca el límite de distribución norte del grupo. Además, reclasifica y reduce el número de especies reconocidas de 8 a 5: *Brickellia laxiflora* (incluyendo *Barroetea laxiflora* y *B. brevipes*), *B. pavonii* (incluyendo *Barroetea pavonii*, *Eupatorium cuspidatum* y *E. setiferum*), *B. problematica* (= *Barroetea glutinosa*), *B. sonorana* y *B. subuligera* (incluyendo *Barroetea setosa* y *Bulbostylis subuligera*). En su revisión, Turner no incluyó a *Barroetea sessilifolia*, que actualmente se reconoce como sinónimo de *Brickellia pavonii*.

En años recientes se han publicado tres especies nuevas en este complejo, *Brickellia coixtlahuaca* B.L. Turner, *B. huahuapana* B.L. Turner y *B. jimenezii* Hinojosa & Cruz Durán (Hinojosa-Espinosa 2010; Turner 2010) y desde entonces no se ha llevado a cabo ningún estudio que incluya estas especies. Estudios filogenéticos recientes en *Brickellia* (Schilling *et al.* 2015a, b) proponen a este complejo como una sección dentro del género, caracterizado por sus dientes espinescentes y cipselas obcompresas; también excluyen a *Brickellia problematica* (= *Barroetea glutinosa*), ubicándola dentro de *Brickellia* sect. *Phanerostylis* (A. Gray) E.E. Schill. & R. Scott., sección que comparte entre sus miembros la característica de ser plantas herbáceas anuales o perennes y tener un número de costillas menor que cinco en la parte externa de la cipsela. En el Cuadro 2 se presenta un resumen sobre la historia taxonómica de *Barroetea*.

Cuadro 2. Revisiones taxonómicas que incluyen las especies de la sección *Barroetea* con su sinonimia.

Asa Gray (1880)	Robinson (1911)	Turner (1991)	Schilling et al. (2015a)
<i>Barroetea setosa</i>	<i>Barroetea brevipes</i>	<i>Brickellia laxiflora</i> (= <i>Barroetea laxiflora</i> , <i>B. brevipes</i>)	<i>Brickellia coixtlahuaca</i>
<i>B. subuligera</i>	<i>B. laxiflora</i>		<i>B. huahuapana</i>
	<i>B. glutinosa</i>	<i>B. pavonii</i> (= <i>Barroetea pavonii</i>)	<i>B. jimenezii</i>
	<i>B. pavonii</i> (= <i>Eupatorium setiferum</i> , <i>E. cuspidatum</i>)	<i>B. sonorana</i>	<i>B. laxiflora</i> (= <i>Barroetea laxiflora</i> , <i>B. brevipes</i>)
	<i>B. sessilifolia</i>	<i>B. subuligera</i> (= <i>Barroetea setosa</i> , <i>Bulbostylis subuligera</i>)	<i>B. pavonii</i> (= <i>Barroetea pavonii</i> , <i>B. sessilifolia</i>)
	<i>B. setosa</i>		<i>B. sonorana</i>
	<i>B. subuligera</i>		<i>B. subuligera</i> (= <i>Barroetea setosa</i> , <i>B. subuligera</i> , <i>Bulbostylis subuligera</i>)

Análisis multivariados Se revisaron 242 ejemplares de herbario pertenecientes a la sección *Barroetea*, de los cuales se seleccionaron aquellos que estuvieran completos, sin daños por plagas o por insectos. En total se analizaron 77 individuos de las especies contenidas en esta sección, distribuidos entre *Brickellia coixtlahuaca* (10), *B. huahuapana* (8), *B. jimenezii* (8), *B. laxiflora* (11), *B. pavonii* (11), *B. sonorana* (4) y *B. subuligera* (24).

El análisis de componentes principales (PCA) mostró que en los primeros tres componentes se acumula 81.2 % de la varianza total (Cuadro 3). En el primer componente, 4 de las 7 variables fueron importantes en la ordenación de las OTU, y en el segundo componente el resto de las variables (Cuadro 4, Fig. 2). El componente principal 1 explica 47 % de la varianza, principalmente concentrada en el número de costillas internas, largo del último pedicelo, número de flores y de costillas externas; por otro lado, el componente principal 2 explica 19.6 % de la varianza, resumida entre las diferencias que hay en el largo de la lámina foliar, largo del pecíolo y disposición de los capítulos.

Cuadro 3. Eigenvalores y proporción de la varianza en cada uno de los componentes principales.

Componentes principales	Eigenvalores	Porcentaje de la varianza	Porcentaje de la varianza acumulada
Componente 1	3.2	46.8	46.8
Componente 2	1.3	19.5	66.3
Componente 3	1.1	15.3	81.6
Componente 4	0.5	7.5	89.1
Componente 5	0.4	6.3	95.4
Componente 6	0.2	3.3	98.7
Componente 7	0.1	1.3	100

Cuadro 4. Contribución a la varianza total de las variables en los primeros 3 componentes principales.

Carácter	Abreviación utilizada en los análisis multivariados	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Largo del peciolo (cm)	L_PECIOLO	3.83	34.82	24.29
Largo de la lámina foliar (cm)	LARGO_LAM	6.72	40.15	4.27
Disposición de los capítulos	INFLOR	4.99	15.38	42.44
Largo del último pedicelo (cm)	L_ULTIMOPEDICELO	20.49	1.46	3.48
Número de flores por capítulo	NUM_FLORES	20.51	1.06	3.14
Número de costillas externas de la cipsela	EXT_COST	16.44	6.67	19.47
Número de costillas internas de la cipsela	INT_COST	27.02	0.46	2.9

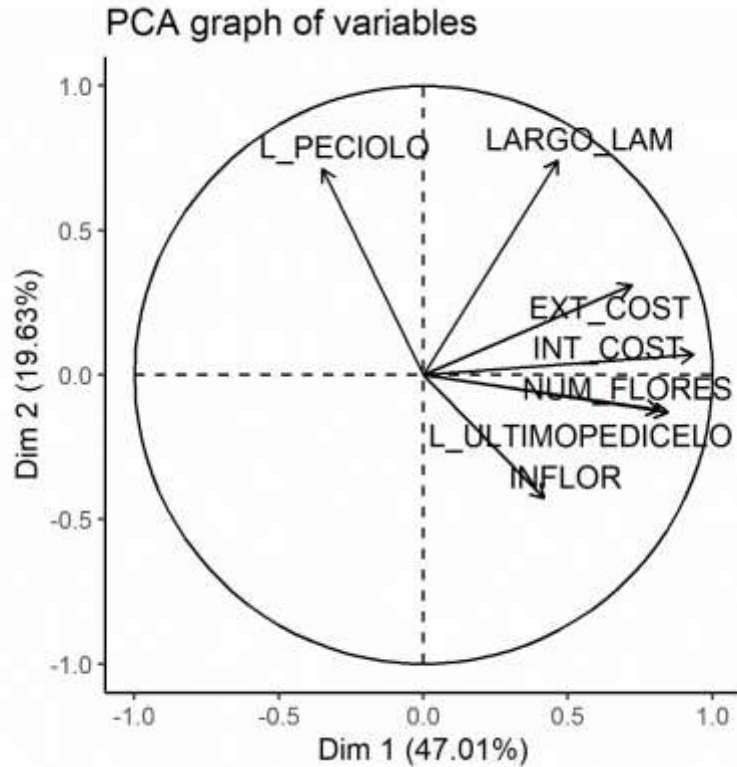


Figura 2. Distribución de las variables analizadas en los primeros dos componentes principales.

A partir del PCA y del fenograma elaborado (con un nivel de corte de 0.8), se recuperan tres grupos principales, cada uno de ellos con una combinación particular de caracteres. El primer grupo incluye ejemplares de *Brickellia coixtlahuaca* y un ejemplar de *B. laxiflora*, definidos por tener como media 17 flores por cabezuela, un largo promedio del último pedicelo de 0.16 cm y la disposición de los capítulos en racimos (Figs. 3, 4).

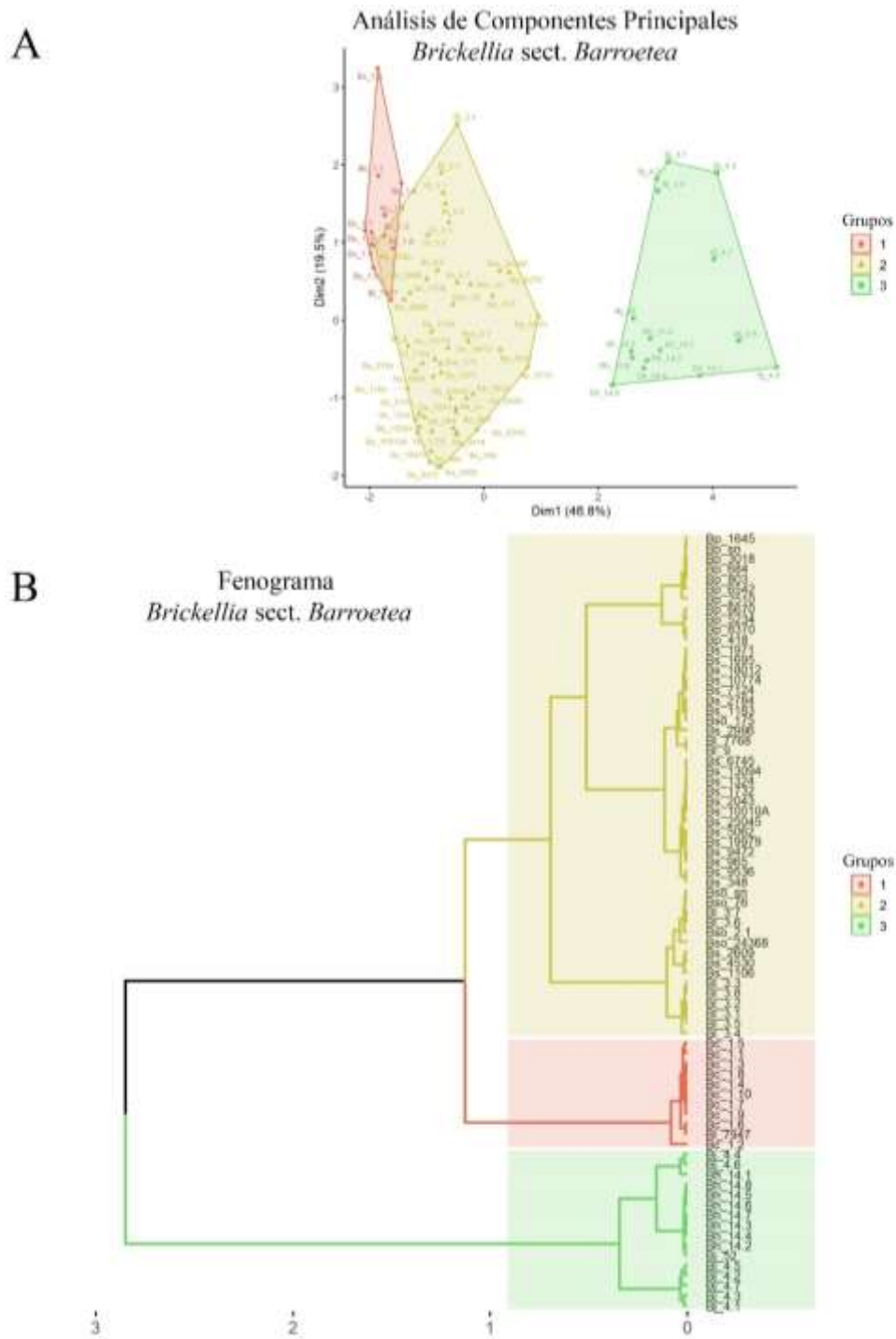


Figura 3. Distribución de los especímenes utilizados en los análisis multivariados. A. Análisis de Componentes Principales, Dim = dimensiones o componentes principales. B. Fenograma elaborado a partir de las distancias euclidianas y utilizando el método de agrupamiento de Ward.

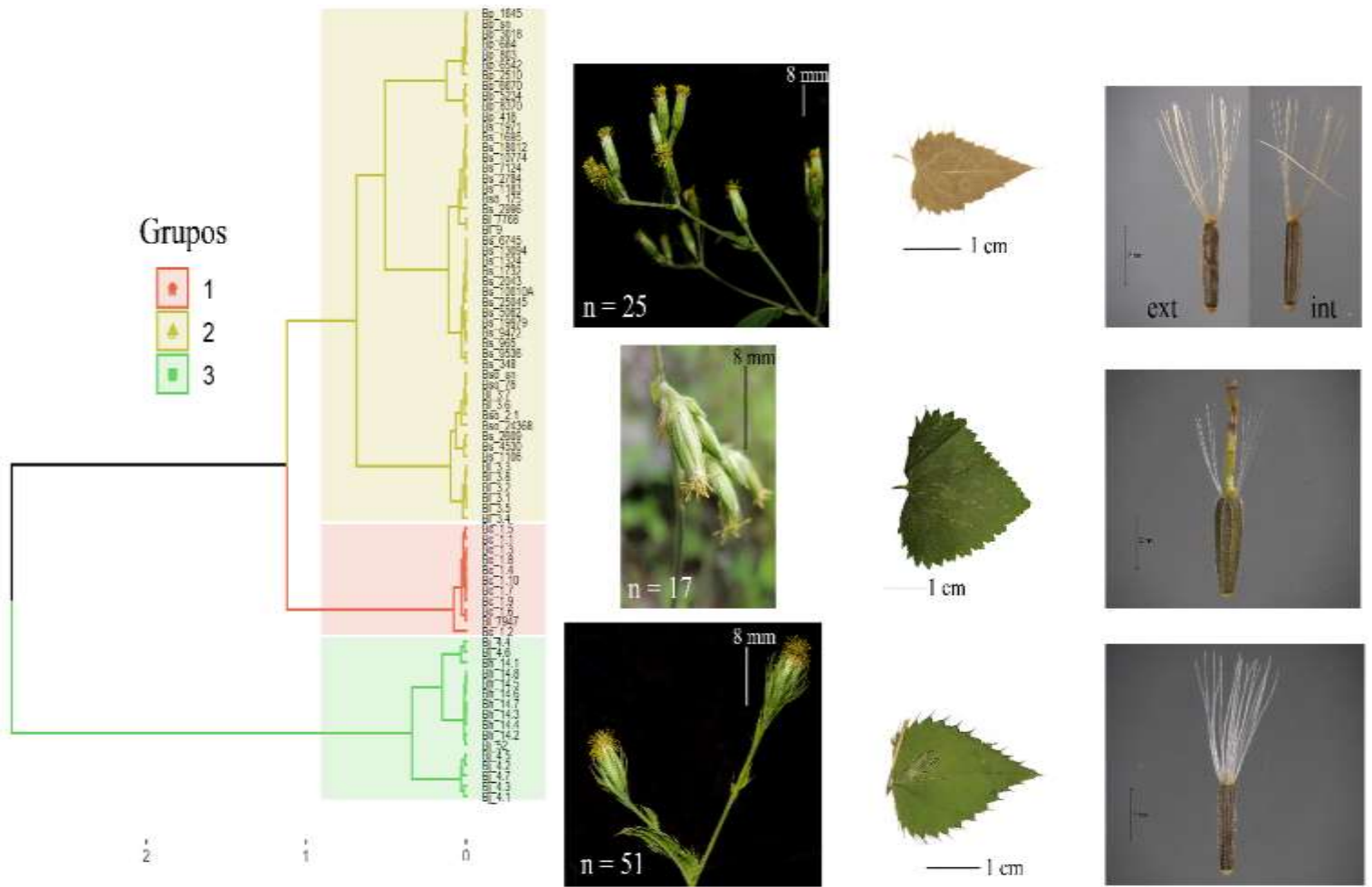


Figura 4. Características morfológicas que definen los grupos formados en el PCA y el fenograma (con un nivel de corte de 0.8). La escala está basada en la distancia euclidiana del análisis de agrupamiento; n = número de flores por capítulo. Fotos de: Juan Manuel Aquino y Luis Morales.

El segundo grupo incluye ejemplares de *B. laxiflora* (Brandege) B.L. Turner, *B. pavonii* (A. Gray) B.L. Turner, *B. sonora* B.L. Turner y *B. subuligera* (S. Schauer) B.L. Turner, todos con una disposición de capítulos en monocasios, una media de 1.4 cm de largo del último pedicelo, 3.5 cm en promedio del largo de la lámina foliar y 25 flores por capítulo (Figs. 3, 4); cabe resaltar que este grupo, a pesar de tener una alta similitud morfológica, si

se toma como umbral de corte un valor de 0.4 se podría subdividir en tres subgrupos. En la figura 5 se muestran los tres subgrupos con las características propias de cada uno; el subgrupo 1 incluye principalmente ejemplares de *Brickellia subuligera*, caracterizado por la ausencia de costillas externas en la mayoría de los ejemplares, presentar una costilla interna y como media 2.7 cm de largo de la lámina foliar. El segundo subgrupo incluye ejemplares de *B. laxiflora*, *B. sonorana* y *B. subuligera*, los cuales presentan una media de 1.7 cm de largo del pecíolo, casi 4.8 cm de largo de la lámina foliar, 22 flores por cabezuela y en la mayoría de los ejemplares una costilla interna. El tercer subgrupo incluye individuos de *B. pavonii*, que presentan 3 costillas externas, 19 flores por capítulo en promedio y la ausencia de peciolo.

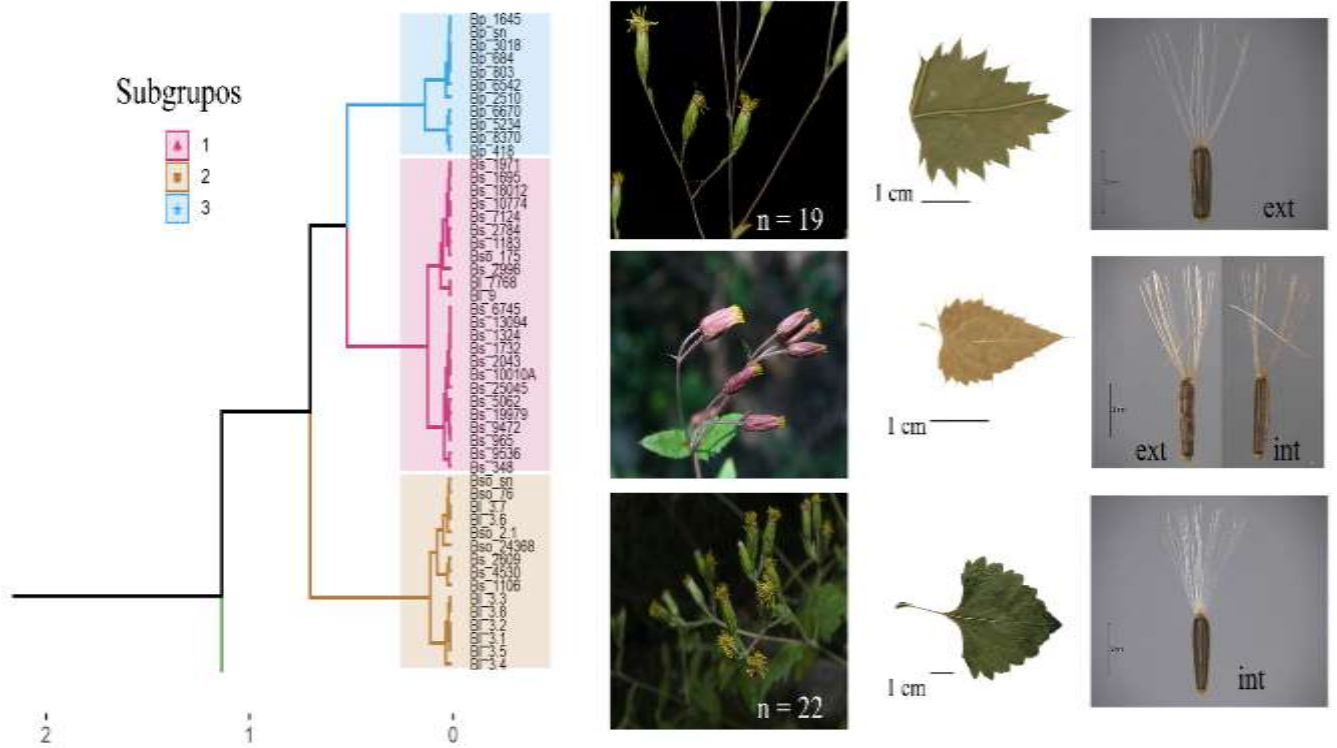


Figura 5. Características morfológicas que definen los subgrupos del grupo 2 (con un nivel de corte de 0.4). La escala está basada en la distancia euclidiana del análisis de agrupamiento; n = número de flores por capítulo, ext = costillas externas, int = costillas internas. Fotos de: Juan Manuel Aquino y Mane Salinas Rodríguez.

Por último, el tercer grupo incluye ejemplares de *Brickellia huahuapana* B.L. Turner y *B. jimenezii* Hinojosa & Cruz Durán, caracterizado por unas medias de 4 costillas externas e internas, de 51 flores por cabezuela, de 3.8 cm de largo del último pedicelo, de 3.5 cm de largo de lámina foliar y pecíolos de 0.4 cm de largo (Figs. 3; 4).

A partir de estos análisis se concluye que la sección consta de 6 especies: *Brickellia brevipes* comb. nov., *B. jimenezii*, *B. laxiflora*, *B. pavonii*, *B. sonorana* y *B. subuligera*. A continuación, se presenta una clave para la identificación de las especies, la descripción de cada una de ellas, su sinonimia y mapas de distribución. En la discusión se

precisa sobre los cambios nomenclaturales llevados a cabo y la variación registrada en este estudio.

Taxonomía

Brickellia sect. *Barroetea* (A. Gray) E.E. Schill. & R. Scott, Phytotaxa 234 (2): 151-158. 2015. \equiv *Barroetea* A. Gray, Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 15:29. 1880.

Especie tipo. *Barroetea setosa* A. Gray (\equiv *Brickellia subuligera* (S.Schauer) B.L.Turner).

Plantas herbáceas anuales o perennes, usualmente la base sin ramificar; tallos ligeramente estriados, puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; hojas opuestas en la base, las distales alternas, sésiles o pecioladas, láminas deltoides, margen serrado a dentado, generalmente con dientes y ápice cuspidados, glabras o glabrescentes; capítulos dispuestos en monocasios, rara vez en racimos, pedicelos puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; brácteas involucreales ca. 20-40, subimbricadas, 3 a 5-seriadas, desiguales, generalmente graduadas, lanceoladas, ca. 4 costillas en cada bráctea; receptáculo plano a convexo, desnudo; capítulos con 14-72 flores tubulares, blancas o moradas; lóbulos oblongo-ovados, glabros en ambas superficies; sinandro delgado, elongado; base de la antera obtusa; apéndice apical de la antera oblongo u obtuso; base del estilo con pubescencia contorta; superficie de las ramas del estilo lisas a papilosas; cípselas obcompresas, 0-4 costillas externas, generalmente 1 interna (Fig. 6), tricomas presentes generalmente en las costillas; carpóforo fuertemente asimétrico; vilano de 16-20 cerdas capilares, uniseriadas, barbeladas.

Distribución. Todos los miembros de esta sección son endémicos de México.

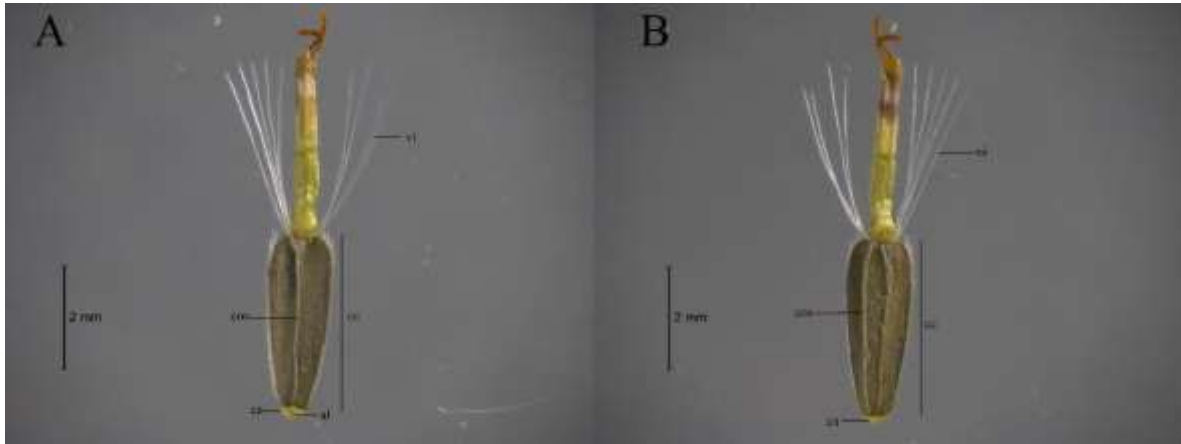


Figura 6. Cipsela de *Brickellia brevipes*. A. Vista interna de la cipsela, reconocible por presentar una areola de inserción en el carpopodio. B. Vista externa de la cipsela, reconocible por la ausencia de la areola de inserción. ai = areola de inserción, ca = carpopodio, cos = costilla, cc = cuerpo de la cipsela, vi = vilano.

CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES

- 1 Disposición de los capítulos en racimos; pedicelos menos de 6 mm de largo
Brickellia brevipes (B.L. Rob.) Morales-Gard. & Villaseñor
- 1' Disposición de los capítulos en monocasios, pedicelos más de 6 mm de largo 2
- 2 Primera serie (exterior) de brácteas involúcras del mismo tamaño que la serie interna; cipselas con 4 costillas externas (Fig. 6)
Brickellia jimenezii Hinojosa & Cruz Durán
- 2' Primera serie de brácteas involúcras más cortas que la serie interna; cipselas con menos de 4 costillas externas 3
- 3 Hojas sésiles; cipselas con 3 costillas externas
Brickellia pavonii (A. Gray) B.L. Turner
- 3' Hojas pecioladas; cipselas con 0, 1 o 2 costillas externas 4

4 Cipselas con 2 costillas externas; planta distribuida en Oaxaca y Puebla

Brickellia laxiflora (Brandege) B.L. Turner

4' Cipselas con 1 costilla externa o ausentes

..... 5

5 Cipselas con 1 costilla externa; plantas distribuidas en Sinaloa y Sonora

Brickellia sonora B.L. Turner

5' Cipselas con costillas externas ausentes; plantas con distribución amplia

Brickellia subuligera S. Schauer.

Brickellia brevipes (B.L. Rob.) Morales-Gard., Villaseñor & S. Valencia **comb. nov.** ≡

Barroetia brevipes Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 47(6): 205.

1912. TIPO: MÉXICO. Oaxaca, along the Cuicatlan road Valley of Oaxaca, 6800-7800 feet,

3.X.1894, *E. W. Nelson 1520* (holotipo: GH-GH00004087!, isotipo: US-US00146221!).

= *Brickellia coixtlahuaca* B.L. Turner, *Phytologia* 92(1): 15–16, f. 1–2. 2010. TIPO:

MÉXICO. Oaxaca, Coixtlahuaca, Concepción Buenavista, Km 101.5 de la carretera

Tehuacán-Oaxaca (cuota), 1400 m, 18°04'30'' N, 97°21'9.1'' O, chaparral-selva baja

caducifolia, 30.IX.1995, *J. L. Panero, I. Calzada, C. Clevinger 6145* (holotipo: TEX-

TEX00029756!, isotipo: MEXU-MEXU00816869!).

Plantas herbáceas anuales, 15-60 cm de alto; tallos ligeramente estriados, puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; pecíolos cortos hacia la parte distal de la planta, (0.1)0.8-1.2(2.4) cm de largo; hojas opuestas en la base, en la parte distal alternas, láminas deltoides, de (2.6)2.9-4(5.6) cm de largo × (1.9)2.1-3.3(4.8) cm de ancho, venación actinodroma basal, con 3 nervios principales, margen generalmente serrado, generalmente con dientes y ápice cuspidados, glabras o glabrescentes; capítulos dispuestos en racimos, pedicelos 0.05-0.3(0.6) cm de largo, puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas

multicelulares; brácteas involúcrales subimbricadas, 3-4 seriadas, desiguales, graduadas, lanceoladas, glabradas, membranáceas, últimas brácteas 0.65-0.92 cm de largo × 0.09-0.13 cm de ancho; receptáculo 0.09-0.15 cm de diámetro; 16-20 flores tubulares, blancas, 0.3-0.42 cm de largo; cípselas obcompresas, 0.31-0.36 cm de largo × 0.09-0.12 cm de ancho, 2 costillas externas, 1 interna, tricomas presentes en las costillas; vilano barbelado, 0.3-0.4 cm de largo.

Distribución. Endémica del estado de Oaxaca, en la región de la Mixteca Alta (Fig. 7).

Hábitat. Bosque de *Juniperus*, bosques tropicales estacionalmente secos, vegetación riparia; 1500-2260 m s.n.m.

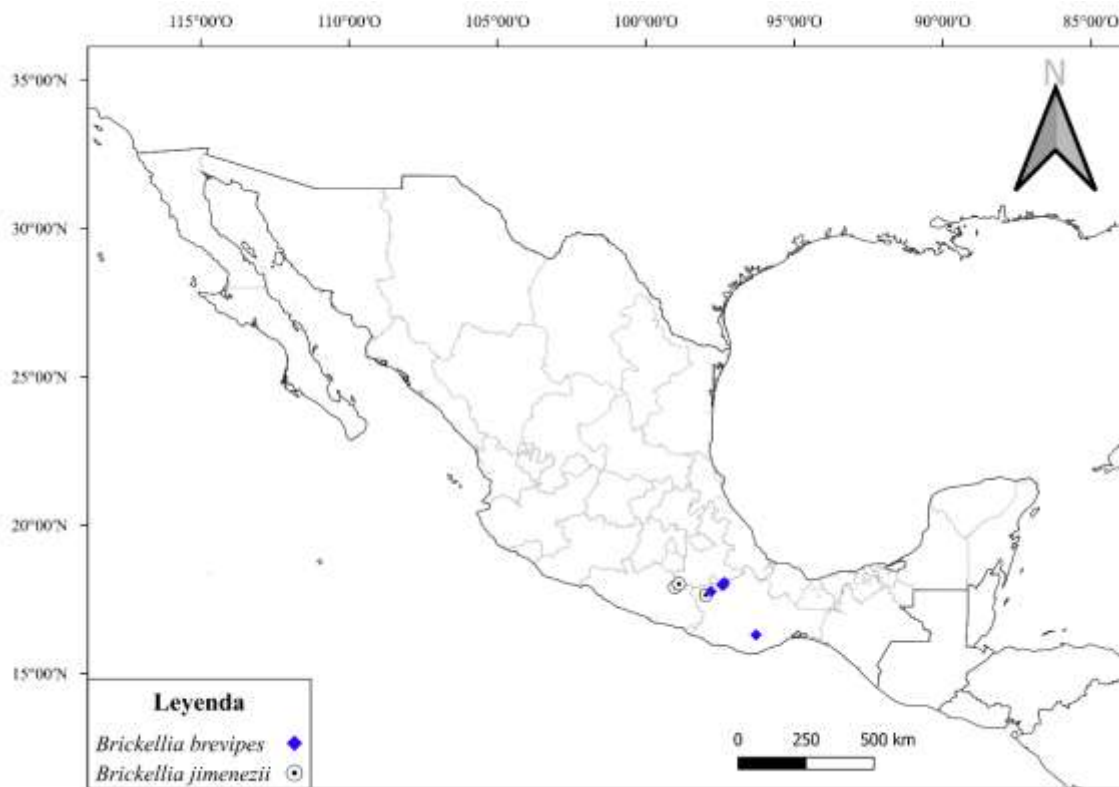


Figura 7. Distribución geográfica de *Brickellia brevipes* y *B. jimenezii*.

Fenología. Florece y fructifica de septiembre a noviembre.

Material examinado. MÉXICO. **Oaxaca**, municipio Concepción Buenavista, río Hondo, El Enebro, San Miguel Azatla, 1619 m, 17°58'25''N, 97°23'18''W, 16.X.2009, *G. G. Juárez 44* (HUAP, MEXU); Km 101.5 de la carretera Tehuacán-Oaxaca (cuota). 1400 m, 18°04'3''.0'' N, 97°21'0''.1'' O. chaparral-selva baja caducifolia. 30.IX.1995. *J. L. Panero, I. Calzada, C. Clevinger 6145* (TEX, MEXU); cerro Cedro, al O de El Enebro, 2260 m, 17°59'30''N, 97°26'52''W, 22.X.1984, *P. Tenorio 7947* (MEXU, TEX). Municipio Huajuapán de León, carr. 125; a casi 5 km al N de San Francisco Yosocuta, 1500 m, 17°45'36.1''N, 97°47'46.1''W, 4.XI.2021, *L. Morales-Gard. 11* (FEZA, MEXU). Municipio San Juan Mixtepec, 2 km NNE at río Grande, 1770 m, 16°18'5''N, 96°17'6''W, 11.XI.1996, *E. S. Hunn 462* (MEXU, XAL). Municipio Tepelmeme Villa de Morelos, along the Cuicatlan road Valley of Oaxaca, 6800-7800 feet, 3.X.1894, *E. W. Nelson 1520* (K, GH, US); Km 101.5 de la Tehuacán-Oaxaca (cuota), 1885 m, 18°4'2.9''N, 97°21'9.6''W, 30.IX.2021, *L. Morales-Gard. 1* (FEZA, MEXU).

Brickellia jimenezii Hinojosa & Cruz Durán, *Novon* 20(1): 43–46, f. 1. 2010. (Mar 2010). TIPO: MÉXICO. Guerrero, Copalillo, 3.12 km al E de Papalutla, 910 m, 18°1'4.8''N, 98°52'52''O, bosque tropical caducifolio, 3.XI.2007, *O. Hinojosa-Espinosa 308* (holotipo: FCME!; isotipos: MEXU- MEXU01304600!, MO!).

= *Brickellia huahuapana* B. L. Turner, *Phytologia* 92(1): 15–16, f. 1–2. 2010. (Apr 2010). TIPO. MÉXICO. Oaxaca, distrito Huajuapán, municipio Santo Domingo Tonalá, “paraje yucununi parte baja”, 1405 m, 17°38'31.5''N, 97°58'54.1''W, selva seca, orilla de arroyo, 13.XI.2008, *L. A. Hernandez-Perez 705* (holotipo: TEX-TEX00208576!).

Plantas herbáceas anuales, 18-80 cm de alto; tallos teretes, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; pecíolos cortos hacia la parte distal de la planta, (0.1)0.2-0.7(1.7)

cm de largo; hojas opuestas en la base, en la parte distal alternas, láminas deltoides, de (2.8)3.8-7(9) cm de largo \times (1.6)2.4-4.8(5.9) cm de ancho, venación actinodroma basal, con 3 nervios principales, margen generalmente serrado, dientes y ápice cuspidados, glabras o glabrescentes; capítulos dispuestos en monocasios, pedicelos (1.3)2.7-4.3(8.2) cm de largo, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; brácteas involúcras subimbricadas, 4-5 seriadas, subiguales, graduadas, lanceoladas, glabrescentes; primeras brácteas conspicuas, endurecidas, pilosas; últimas brácteas de 0.72-1.1 cm de largo \times 0.1-0.2 cm de ancho, membranáceas, glabras; receptáculo 0.15-0.27 cm de diámetro; (37)43-55(72) flores tubulares, blancas, 0.37-0.57 cm de largo; cípselas obcompresas, 0.33-0.44 cm de largo \times 0.08-0.11 cm de ancho, 4 costillas externas e internas, tricomas presentes en las costillas; vilano barbelado, 0.38-0.52 cm de largo.

Distribución. Endémica de Guerrero y Oaxaca (Fig. 7).

Hábitat. Bosques tropicales estacionalmente secos; 640-1405 m s.n.m.

Fenología. Florece y fructifica de octubre a noviembre.

Material examinado. MÉXICO. **Guerrero**, municipio Copalillo, 3.12 km al E de Papalutla, 910 m, 18°1'4.8''N, 98°52'52''O, bosque tropical caducifolio, 3.XI.2007, *O. Hinojosa-Espinosa 308* (FCME, MEXU, MO); 3 km al SE de Zicapa, 640 m, 17°54'21''N, 99°0'55''W, 4.X.1981, *L. Lozada-Pérez 52* (MEXU); 2.2 km al E de Papalutla por el camino a Olinalá, Guerrero, 931 m., 18°1'3.9''N, 98°52'55.4''W, 23.X.2021, *L. Morales-Gard. 4* (FEZA, MEXU). **Oaxaca**, distrito Huajuapán, municipio Santo Domingo Tonalá, “paraje Yucununi parte baja”, 1405 m, 17°38'31.5''N, 97°58'54.1''W, selva seca, orilla de arroyo, 13.XI.2008, *L. A. Hernandez-Perez 705* (TEX); paraje Yucununi, parte baja, 1405 m, 17°38'32.4''N, 97°58'51.1''W, 5.XI.2021, *L. Morales-Gard. 14* (FEZA, MEXU).

Brickellia laxiflora (Brandege) B.L. Turner, *Phytologia* 71(1): 48. 1991. \equiv *Barroetia laxiflora* Brandege, *University of California Publications in Botany* 4: 93. 1910. TIPO: MÉXICO. Puebla, Coxcatlán, IX.1909, C. A. *Purpus* 4128 (holotipo: UC-UC136797!, isotipos: F-F0049751F!, GH-GH00004089!, MO-MO2151189!, NY-NY00162494!, US-US00146222!).

Plantas herbáceas anuales, 15-60 cm de alto; tallos ligeramente estriados, puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; pecíolos (0.9)1.2-2(2.6) cm de largo; hojas opuestas en la base, en la parte distal alternas, láminas deltoides, de (2.2)4.1-5.4(7.3) cm de largo \times (1.7)3.2-4.4(5.5) cm de ancho, venación actinódroma infrabasal o basal, con 3 nervios principales, margen dentado, dientes y ápice cuspidados, glabras o glabrescentes; capítulos dispuestos en monocasios, pedicelos (0.6)1-1.4(2.8) cm de largo, puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; brácteas involúcras subimbricadas, 2-4 seriadas, desiguales, graduadas, lanceoladas, glabradas, membranáceas, últimas brácteas 0.7-0.85 cm de largo \times 0.04-0.1 cm de ancho; receptáculo 0.1-0.12 cm de diámetro; 15-27 flores tubulares, blancas, 0.33-0.5 cm de largo; cípselas obcompresas, 0.3-0.39 cm de largo \times 0.07-0.1 cm de ancho, 2 costillas externas, 1 interna, tricomas presentes en las costillas; vilano barbelado, 0.32-0.5 cm de largo.

Distribución. Endémica de Puebla y Oaxaca, principalmente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 8).

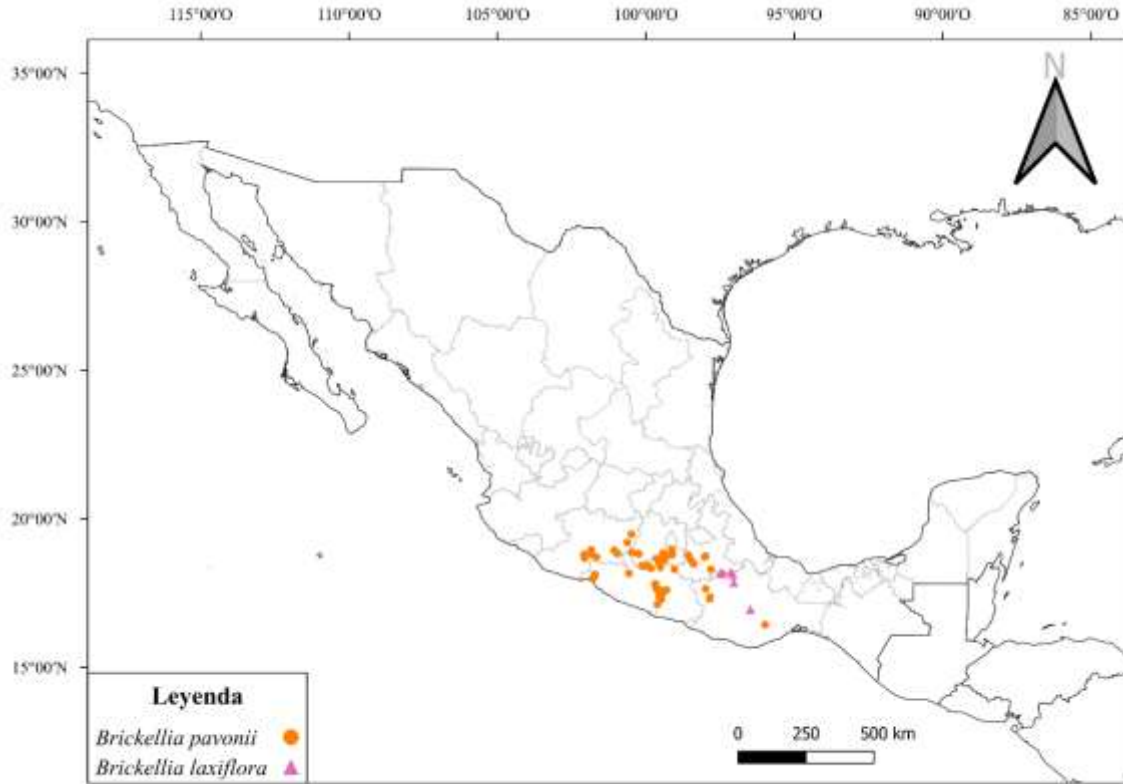


Figura 8. Distribución geográfica de *Brickellia laxiflora* y *B. pavonii*.

Hábitat. Bosques tropicales estacionalmente secos, chaparral; 1010-2000 m s.n.m.

Fenología. Florece y fructifica de octubre a noviembre.

Material examinado. MÉXICO. **Puebla**, municipio Caltepec, cerro El Coatepec, al SE de Caltepec, 2000 m, 18°8'59''N, 97°26'42''W, 17.X.1984, *P. Tenorio* 7768 (MEXU); portezuelo de Santa Lucía, Coatepec, 1280 m, 18°11'N, 97°29'W, 19.X.1984, *P. Tenorio* 7824 (MEXU). Municipio Coxcatlán, NE de San Rafael, 1010 m, 18°12'11''N, 97°8'20''W, 17.X.1998, *R. Luna-Ramírez* 19 (MEXU). **Oaxaca**, municipio Santa María Tecomavaca, a 2 km de la entrada Cañón Alas Verdes, Tehuacán-Cuicatlán, 17°51'52''N, 97°2'12.9''W, 17.X.2021, *L. Morales-Gard.* 3 (FEZA, MEXU). Municipio Teotitlán de Flores Magón, 5 km al E de Teotitlán del Camino, sobre la carretera a Huautla, 18°8'N, 97°4'W, 1350 m, 25.X.1980, *J. Rzedowski* 37074 (MEXU); 11.2 km al E de Teotitlán de Flores Magón, 1050

m, 21.X.1993, *E. Torres* 9 (MEXU, SERBO). Municipio Tlacolula Matamoros, 18.4 mi SE of Tlacolula, 1770 m, 13.XI.1980, *P. A. Fryxell* 3409 (MEXU, TEX); Tlacolula de Matamoros, 8.X.1984, *S. D. Sundberg* 3070 (TEX).

Brickellia pavonii (A. Gray) B. L. Turner, *Phytologia* 71(1): 48. 1991. \equiv *Barroetia pavonii* A. Gray, *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 17: 206. 1882. \equiv *Eupatorium cuspidatum* Pav. ex A. Gray. *nom. nud. sub Barroetia pavonii hoc nomine*. TIPO: MÉXICO, *Sessé y Mociño* 4053 (lectotipo aquí designado: G-G00222750!, isoelectotipo: MA-MA605554!, fotografías del isoelectotipo en F y TEX).

= *Eupatorium setiferum* Pav. ex A. Gray. *nom. nud. sub Barroetia pavonii hoc nomine*. TIPO: MÉXICO, *Sessé y Mociño* 2724 (sintipo: G-G00300513!, isosintipo: MA-MA605553!, fotografías del isosintipo en F y TEX).

= *Barroetia sessilifolia* Grennm., *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 40: 35. 1905. TIPO: MÉXICO, México, Morelos, Limestone hills near Yautepec, 4000 feet, 21.X.1902, *C. G. Pringle* 9865 (holotipo: GH-GH00004090!, isotipos: CAS-CAS0001023!, F-F0049752F!, JE-JE00000608!, LL-LL00373334!, MO-MO797713!, NY-NY00162495!, S-S07-5833!, US-US00146224!, UVMVT-UVMVT027152!).

Plantas herbáceas anuales, 0.2-1.2 cm de alto; tallos ligeramente estriados, glabrados, puberulentos, pilosos o pilósulos, tricomas multicelulares; pecíolos ausentes o ≤ 0.1 cm de largo; hojas opuestas en la base, en la parte distal alternas, láminas deltoides, de (1.3)2.2-3.9(6.6) cm de largo \times (0.8)1.5-3(5) cm de ancho, venación actinodroma basal, con 3 nervios principales, margen serrado, dientes y ápice cuspidados, glabradas; capítulos dispuestos en monocasios, pedicelos (0.5)0.9-1.35(3.2) cm de largo, puberulentos, pilósulos o pilosos, tricomas multicelulares; brácteas involucrales subimbricadas, 2-4 seriadas,

desiguales, graduadas, lanceoladas, glabras, membranáceas, últimas brácteas 0.7-0.97 cm de largo × 0.07-0.13 cm de ancho; receptáculo 0.1-0.15 cm de diámetro; 14-28 flores tubulares, blancas, 0.29-0.5 cm de largo; cípselas obcompresas, 0.27-0.45 cm de largo × 0.06-0.1 cm de ancho, 3 costillas externas, 1(2) internas, tricomas presentes en las costillas; vilano barbelado, 0.3-0.5 cm de largo.

Discusión. En el protólogo de *Barroeta pavonii*, Asa Gray reporta los ejemplares de Sessé y Mociño depositados en el herbario de Boissier (G-BOIS) e identificados bajo los nombres de *Eupatorium cuspidatum* y *E. setiferum* con los cuales describió a *B. pavonii*. Estos ejemplares carecen de los datos de recolector y número de recolecta; sin embargo, Turner (1991) reconoce que corresponden a las recolectas 4053 y 2724 de Sessé y Mociño. Duplicados de este material original, están depositados en el herbario del Real Jardín Botánico (MA) con los números MA605554 y MA605553 respectivamente. Cabe destacar que el ejemplar 2724 tiene como nombre *E. setigerum* aunque en el protólogo aparece *E. setiferum*, probablemente debido a un error de imprenta, pues tanto los ejemplares del herbario de Boissier como del Real Jardín Botánico se encuentran bajo el nombre de *E. setigerum*. El material original estudiado por Gray es el del herbario de Boissier y por lo tanto el lectotipo para *Barroetea pavonii* debe ser designado de entre estos dos ejemplares de la *nomina nuda*. Se seleccionó el ejemplar de Sessé y Mociño 4053 dado que se aprecian sus características morfológicas; además Scott Sundberg, estudioso del género *Brickellia*, señaló a este ejemplar como lectotipo en 1986, aunque no realizó su publicación efectiva. En el protólogo de *Barroetea sessilifolia*, Greenman designó el ejemplar de C. G. Pringle 9865, observado y depositado en el Gray herbarium (GH) como holotipo. De esta forma, todos los ejemplares con este recolector y número de recolecta de otros herbarios aquí se reconocen como isotipos, ya que

anteriormente estos se habían designado indistintamente como isolectotipos o sintipos de *Barroetea sessilifolia*.

Distribución. Endémica del Estado de México, Guerrero, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla (Fig. 8).

Hábitat. Bosque de *Juniperus*, *Pinus* o *Quercus*, bosques tropicales estacionalmente secos, chaparrales, matorral xerófilo, en vegetación secundaria o riparia; 10-2200 m s.n.m.

Fenología. florece y fructifica de julio a enero.

Material examinado. MÉXICO. **Estado de México**, municipio Tejupilco, Limones, Temascaltepec, 910 m, 18°49'42''N, 100°15'4''W, 7.XI.1932, *G. B. Hinton 2510b* (HINTON, MEXU, TEX); cañada de Nanchititla, 18°52'N, 100°28'W, 7.VII.1963, *E. Matuda* (MEXU); carr. Tejupilco-Bejucos, 500 m después del Km 122, 9 km después de la desviación a Luvianos, 1030 m, 18°49'N, 100°14'W, 7.X.1996, *H. Vibrans 6397* (MEXU). **Guerrero**, municipio Acapetlahuaya, El Aguacate, a 29 Km al W de Teloloapan, carr. Cd Altamirano-Iguala, 1700 m, 18°24'6''N, 100°4'10''W, 16.X.1983, *E. M. Martínez 4829*, (TEX), misma localidad, *E. M. Martínez 4848* (MEXU), misma localidad, *E. M. Martínez 4849* (MEXU). Municipio Acapulco de Juárez, La Venta, falda O del cerro El Peregrino, 160 m, 17°7'10''N, 99°36'40''W, 3.XI.1968, *H. Kruse 2141* (MEXU). Municipio Ajuchitlán del Progreso, cerro La Parotita de San Antonio de los Libres, 224 m, 18°9'39''N, 100°34'4''W, 22.X.2015, *P. Chamu 418* (MEXU). Municipio Apaxtla, a 7 km de Apaxtla de Castrejón, 1740 m, 7.X.1981, *M. Ortega s.n.* (FCME, MEXU). Municipio Atenango del Río, 3 km al O de Apanguito, 1010 m, 18°9'16''N, 99°9'32''W, 5.X.1981, *L. Lozada 95ML* (MEXU). Municipio Chilapa de Álvarez, 15.9 km E of Tixtla de Guerrero on Route 93, 1800 m, 17°35'52''N, 99°18'5''W, 10.XI.1995, *T. Yahara 251* (MEXU). Municipio Chilpancingo de

los Bravo, 8 road mi S of Chilpancingo, 1200 m, 17°27'56''N, 99°28'26''W, 19.X.1962, A. Cronquist 9699 (MEXU, TEX); Rincón de la Vía, 0.3 km al N, 17°17'20''N, 99°28'30''W, 30.XI.1968, H. Kruse 2302 (MEXU); Petaquillas, 3 km al S en Salto Valadez, 1300 m, 17°27'20''N, 99°28'10''W, 1.XI.1968, H. Kruse 2109 (MEXU); cerro Alquitrán, delante de Petaquillas, al SE de Chilpancingo de los Bravos, 1500 m, 17°22'46''N, 99°32'38''W, 22.X.1978, W. Schwabe sn (MEXU); 3 km al NO de Chilpancingo, sobre el camino Chilpancingo-Amojileca-Omiltemi, 1516 m, 17°33'29''N, 99°31'43''W, 8.XI.2013, J. C. Soto 21009a (MEXU); 4 km al N de Chilpancingo, al N de la colonia El Polvorín, carr. federal Chilpancingo-Iguala, 1473 m, 17°35'43''N, 99°31'2''W, 9.XI.2013, J. C. Soto 21040 (MEXU); 10.5 km al NE de El Ocotito, 22.5 km al NE de Tierra Colorada, 889 m, 17°18'16''N, 99°28'13''W, 21.X.2010, J. L. Villaseñor 1865 (MEXU). Municipio Coahuayutla de Guerrero, 4 km al N de Colmeneros, camino La Unión-Coahuayutla, 310 m, 18°7'34''N, 101°42'52''W, 25.X.1983, E. M. Martínez 5198 (MEXU, TEX); 42 km al N de Colmeneros, camino a La Unión, 350 m, 25.X.1983, E. M. Martínez 5234 (MEXU, TEX). Municipio Eduardo Neri, cañada Carrizalillo, 0.5 km al ESE de Amatitlán, 1530 m, 17°51'41''N, 99°45'10''W, 24.XI.1994, R. Cruz 539 (MEXU); 3 km al SO de Xochipala, carr. a Filo de Caballo, 1220 m, 17°48'28''N, 99°40'7''W, 17.X.1983, J. C. Soto 5595 (MEXU); 6 km al SO de Xochipala, 1320 m, 17°47'14''N, 99°41'33''W, 17.X.1983, J. C. Soto 5616 (MEXU, TEX); 18.3 km SW of Mex 95 jct on the way from 33 km N point of Chilpancingo to Filo de Caballo, 1880 m, 17°47'53''N, 99°40'37''W, 7.XI.1999. T. Yahara 1882 (MEXU). Municipio General Canuto A. Neri, 11.7 km E of Almoloya on Route 51 en route to Iguala, 1250 m, 18°25'N, 100°8'W, 10.I.1992, A. Prather 1198 (MEXU, TEX). Municipio Iguala de la Independencia, Iguala Canyon, limestone ledges, 900 m, 18°22'2''N, 99°30'10''W, 13.X.1906, C. G. Pringle 10322 (MEXU). Municipio La Unión de Isidoro

Montes de Oca, 9 km al N de La Unión, carr. a Coahuayutla, 200 m, 18°0'28''N, 101°45'27''W, 24.X.1983, *J. C. Soto 6012* (MEXU); 2 km al N de La Unión, 150 m, 17°59'29''N, 101°47'3''W, 22.X.1985, *J. C. Soto 11270* (MEXU). Municipio Leonardo Bravo, Km 19 carr. Chilpancingo-Chichihualco, 1900 m, 17°38'4''N, 99°38'29''W, 5.X.1991, *J. L. Panero 2405* (MEXU, TEX). Municipio Pilcaya, El Mirador, 3 km al NO de El Mogote, carr. Taxco-Ixtapan de la Sal, 1504 m, 18°41'51''N, 99°35'13''W, 20.X.2010, *J. L. Villaseñor 1814b* (MEXU). Municipio Taxco de Alarcón, Juliantla, 2 km al S, camino a Titania, 1780 m, 18°31'8''N, 99°33'25''W, 26.X.1997, *R. Cruz 1907* (MEXU); 5 km from Taxco, 155 km from Mexico City, 18°30'22''N, 99°36'6''W, 4.XI.1950, *L. O. Gaiser 88* (MEXU); Axixintla, 20 km al NO, 1480 m, 18°39'30''N, 99°38'20''W, 22.X.1997, *E. M. Martínez* (HUMO, MEXU); 10 km point of Taxco hwy from 95D jct in Santa Fe Tepetlapa, 1600 m, 18°34'10''N, 99°31'6''W, 10.XI.1999, *T. Yahara 2010* (MEXU). Municipio Teloloapan, 56 km W of Iguala on Route 51 en route to Arcelia, 1600 m, 18°25'N, 99°55'W, 10.I.1992, *A. Prather 1186* (MEXU, TEX); al N de Chapa, 6 km al SE de Teloloapan, carr. Ciudad Altamirano-Iguala, 1521 m, 18°20'7''N, 99°49'19''W, 20.X.2011, *J. C. Soto 19886* (MEXU). **Michoacán**, municipio Churumuco, ejido Llano Ojo de Agua, La Mesa, cerca de Los Brincos, 585 m, 18°42'6''N, 101°39'42''W, 7.XI.2013, *K. B. Hernández 138* (MEXU). Municipio Huetamo, 3 km al NO de Eréndira, sobre el camino a Carácuaro, 800 m, 18°49'30''N, 100°57'30''W, 6.XI.1977, *J. Rzedowski 35499* (IEB, MEXU); Las Trincheras, 12 km al N de Huetamo, carr. Huetamo-Zitácuaro, 500 m, 18°56'14''N, 101°3'42''W, 24.X.1984, *J. C. Soto 6670a* (MEXU, TEX). Municipio Jungapeo, cerro de la Silla, al E de La Garita, carretera a Jungapeo, 1830 m, 19°28'54''N, 100°28'52''W, 25.XI.1989, *R. Torres 13743* (IEB, MEXU, TEX, XAL). Municipio La Huacana, 34 road mi SW of Ario de Rosales, 180 m, 18°56'46''N, 101°50'33''W, 26.X.1962, *A. Cronquist 9740* (MEXU, TEX);

Oropeo, ejido Algodón de Oropeo, 375 m, 18°48'43''N, 101°50'6''W, 3.X.2003, *H. Rendón* 527 (MEXU); 7 km al O de La Huacana, sobre la carretera a Cuatro Caminos, 500 m, 18°56'32''N, 101°50'52''W, 18.X.1975, *J. Rzedowski* 33679 (IEB, MEXU); sierra Las Cruces, cañada las cruces, 6 km by air SW of Los Ranchos, 600 m, 18°40'20''N, 102°3'40''W, 9.XI.2002, *V. W. Steinmann* 2987 (MEXU); along Mex 37, 5.2 km by road SE of Cupuancillo, SW slopes of Mesa La Lima, 450 m, 18°48'43''N, 102°5'W, 24.XI.2002, *V. W. Steinmann* 3028 (MEXU). Municipio Tuzantla, 60 km al S de Zitácuaro, 6 km al S de Tuzantla, por la carretera a Huetamo, 670 m, 19°12'19''N, 100°37'18''W, 9.XI.1983, *S. D. Koch* 8370 (MEXU, TEX). **Morelos**, municipio Emiliano Zapata, cerro cercano a Tepetzingo, 1400 m, 18°47'48''N, 99°9'33''W, 29.X.1997, *A. Ortíz* 11 (MEXU). Municipio Miacatlán, cerro Peña Colorada, lado S de la brecha Miacatlán-Palpan, 1300 m, 18°50'27''N, 99°25'18''W, 6.X.1985, *V. Peñaloza* 816 (MEXU); cerro El Ayochi, al O de Miacatlán, 1200 m, 18°45'37''N, 99°23'20''W, 27.X.1985, *V. Peñaloza* 854 (MEXU). Municipio Puente de Ixtla, Km 5 autopista Puente de Ixtla-Taxco, 1468 m, 18°36'39''N, 99°21'34''W, 20.X.2010, *J. L. Villaseñor* 1814 (MEXU). Municipio Tepoztlán, 1.5 km al NO de San Andrés de la Cal, 1540 m, 18°57'52''N, 99°7'31''W, 23.X.1987, *Ma. L. Espín* 334 (MEXU). Municipio Tlaltizapán, 4 km al NE de Ticumán, 1100 m, 18°47'14''N, 99°6'38''W, 8.X.1981, *G. Soria* 1620 (MEXU). Municipio Xochitepec, Xochitepec, 18°46'47''N, 99°13'33''W, 24.IX.1938, *E. Lyonnet* 2646 (MEXU); carr. Alpuyecá-Grutas, al N, 1190 m, 29.IX.1980, *G. Soria s.n.* (MEXU). Municipio Yautepec, cañón de Lobos, 18°51'27''N, 99°6'32''W, 20.X.1941, *F. Miranda* 1645 (MEXU); cañón de Lobos, 18°51'27''N, 99°6'37''W, 20.XI.1959, *L. Paray* 3018 (MEXU); cañón de Lobos, 1250 m, 18°51'27''N, 99°6'32''W, 22.X.1972, *J. Vásquez* 3940 (MEXU). Municipio desconocido, 25 km from Cuernavaca on the road to Yautepec, 2.XI.1950, *L. O. Gaiser* 77 (MEXU). **Oaxaca**, municipio Mariscal de

Juárez, 10 km al NE de Mariscal, sobre el camino a Huajuapán, 17°52'36''N, 98°4'47''W, 2.XI.1976, *J. Rzedowski 34473* (ENCB, MEXU). San Bartolo Yautepec, camino a El Coco, 914 m, 16°26'9''N, 95°58'49''W, 12.X.2010, *D. López 458* (MEXU). Municipio San Juan Mixtepec, río San Lucas, 2 km al SO de San Juan Mixtepec, 1780 m, 17°18'N, 97°51'W, 2.X.1988, *J. Reyes 684* (MEXU); lomas de río Azucena, 12 km al NO de San Juan Mixtepec, 1900 m, 17°22'N, 97°50'W, 5.X.1988, *J. Reyes 803* (MEXU). Municipio San Miguel Tlacotepec, 1 km antes de San Miguel Tlacotepec, desviación a cañada El Espinazo, 1505 m, 25.X.1997, *J. I. Calzada 22338* (MEXU). Municipio Santo Domingo Tonalá, paraje Yucununi; mina abandonada, 1328 m, 17°38'32.1''N, 97°58'55.5''W, 4.XI.2021, *L. Morales-Gard. 12* (FEZA, MEXU). **Puebla**, municipio Caltepec, barranca Rincón del Guayabo (tributaria de barranca de Coyomeapa), 5 km al S de San Luis Atlotitlán, 1980 m, 18°8'33''N, 97°24'55''W, 6.XI.2011, *P. Carrillo 6509* (MEXU). Municipio Huaquechula, comunidad de Huaquechula camino al cerro San Pablito, 1593 m, 18°46'18.1''N, 98°33'30.3''W, 24.X.2021, *L. Morales-Gard. 6* (FEZA, MEXU). Municipio Izúcar de Matamoros, 0.5 km al ONO de Puerto Las Palmas, 1500 m, 18°30'58''N, 98°24'40''W, 9.XI.2011, *P. Carrillo 6542* (MEXU); Matamoros, 18°36'2''N, 98°28'18''W, 2.X.1942, *F. Miranda 2232* (MEXU); on the way from Izúcar de Matamoros to Tehuiztzingo, near Km 81 point of Mex 190, 1480 m, 18°28'35''N, 98°22'56''W, 24.X.1998, *T. Yahara 1325* (MEXU). Municipio Jolalpan, paraje Alseseca, 3 km al NO de El Salado, cubatera en terrenos de Maximino Rodríguez, 1100 m, 18°18'8''N, 99°2'11''W, 8.X.1990, *E. Guítzar 2583* (MEXU). Municipio Molcaxac, lomas de la sierra Tzentzo, frente a la Cañada de Zoquiác, a 6 km de Molcaxac, 18°44'22''N, 97°59'7''W, 28.X.1983, *R. Medina 763* (MEXU); rancho San Antonio, 10 km al NO de Molcaxac, brecha a Huatlatlauca, 1790 m, 18°43'N, 98°1'W, 15.X.1984, *P. Tenorio 7682* (MEXU). Municipio Tilapa, carr. 160 Cuautla-Izúcar de

Matamoros, cerca de la desviación a Agua Dulce, 1344 m, 18°38'6.1''N, 98°30'20''W, 23.X.2021, *L. Morales-Gard. 5* (FEZA, MEXU). Municipio Toltepec, paraje Loma Larga, terrenos comunales de Santa Cruz Nuevo, 1610 m, 18°17'42''N, 97°48'34''W, 17.X.1999, *E. Guízar 4679* (HUMO, MEXU).

Brickellia sonorana B.L. Turner, *Phytologia* 71(1): 51. 1991. ≡ *Barroetia sonorana* (B. L. Turner) R. M. King & Rob., *Phytologia* 78(2): 125. 1995. TIPO: MÉXICO, Sonora, San Bernardo, río Mayo, hillslope in short-tree forest, 21.II.1935, *H. S. Gentry 1326* (holotipo: TEX-TEX00086330!, isotipos: ARIZ-BOT-0004321!, LL-LL00114770!, MEXU-MEXU00033113!).

Plantas herbáceas anuales, 30-70 cm de alto; tallos ligeramente estriados, puberulentos, tricomas multicelulares; pecíolos cortos hacia la parte distal de la planta, (0.1)0.35-1.3(2) cm de largo; hojas opuestas en la base, en la parte distal alternas, láminas deltoides, de (1)3.2-4(4.4) cm de largo × (1)2.2-2.8(3.3) cm de ancho, venación actinodroma basal, con 3 nervios principales, margen generalmente dentado, dientes y ápice cuspidados, glabras o tricomas presentes en las venas; capítulos dispuestos en monocasios, pedicelos (1.4)2-2.7(3.3) cm de largo, puberulentos, pilosulos, tricomas multicelulares; brácteas involucrales subimbricadas, 2-4 seriadas, desiguales, graduadas, lanceoladas, glabras, membranáceas, últimas brácteas 0.73-0.93 cm de largo × 0.04-0.1 cm de ancho; receptáculo 0.15-0.2 cm de diámetro; 18-28(30) flores tubulares, blancas, 0.45-0.6 cm de largo; cípselas obcompresas, 0.25-0.35 cm de largo × 0.1 cm de ancho, 1 costilla externas y 1 interna, tricomas presentes en las costillas; vilano barbelado, 0.4-0.55 cm de largo.

Distribución. Endémica de Sinaloa y Sonora (Fig. 9).

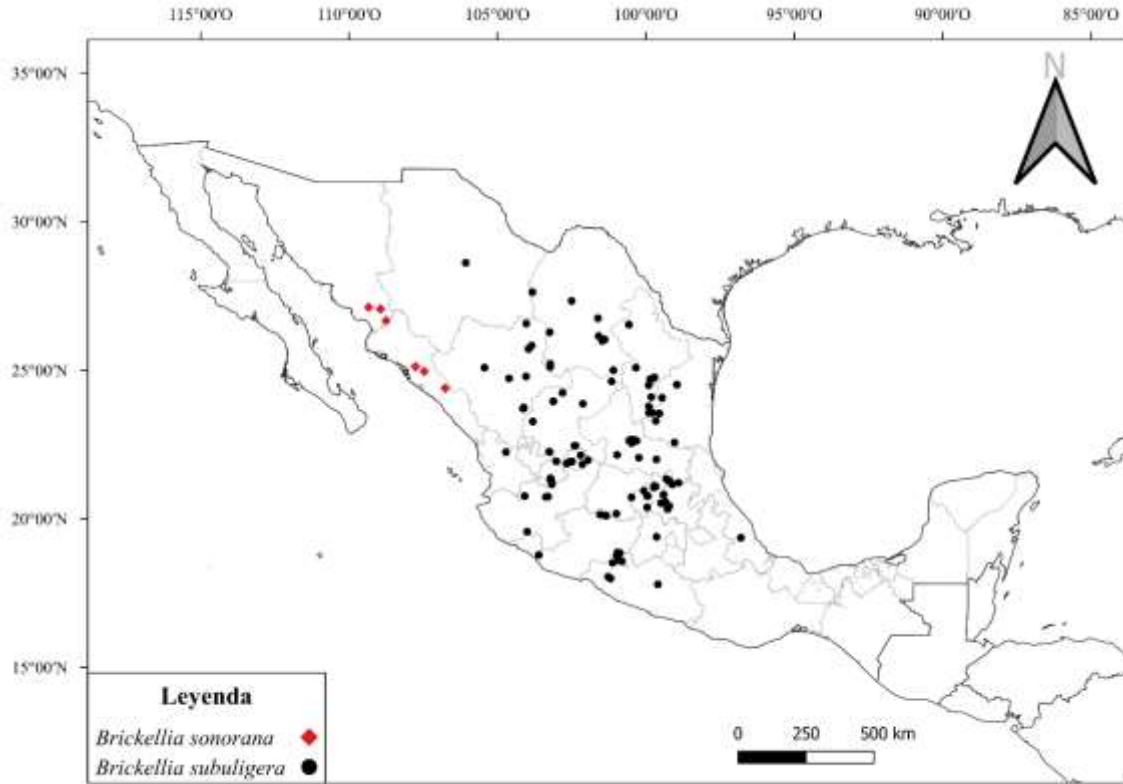


Figura 9. Distribución geográfica de *Brickellia sonorana* y *B. subuligera*.

Hábitat. Bosque tropical estacionalmente seco, ruderal, vegetación riparia; 50-490 m s.n.m.

Fenología. Florece y fructifica de marzo a abril y de septiembre a diciembre.

Material examinado. MÉXICO. **Sinaloa**, municipio Cosalá, Vado Hondo, a 12 km de Cosalá por carretera que entronca con la internacional, 490 m, 24°23'46''N, 106°45'35''W, 10.XI.1995, A. *García-Vizcarra* 2 (MEXU, UAS). Municipio Culiacán, Cerro Las 7 Gotas, 1.5 km por carr. Culiacán-Sanalona, 1.XII.1984, M. A. *Antio* 175 (MEXU, UAS); Los Ayales, 23 km al N de Culiacán, 50 m, 24°57'48''N, 107°28'2''W, 1.XI.1980, R. *Vega-Aviña* 899 (MEXU, UAS). Municipio Mocorito, Rancho Viejo, a un costado de la carretera, 50 m, 25°7'20''N, 107°45'25''W, 8.IV.1984, E. *Jasso* 76 (MEXU, UAS). Municipio desconocido, 8 mi S of Pericos, 144 m, 17.III.1955, I. L. *Wiggins* 13149 (MEXU). **Sonora**, municipio

Álamos, Álamos, Río Fuerte, 27°3'42''N, 108°56'11''W, 16.X.1936, *H. S. Gentry* 2923 (ARIZ, MEXU); 1 km al SO de Álamos, 29.XII.1989, *R. Mateos* 136 (MEXU); 3.8 mi N of the Álamos-Navojoa road, 5.6 mi W of Álamos, at San Bernardo road, 14 km airline NW of Álamos, 3 mi N of El Carrizal and E of Cerro La Luna, 27°7'N, 109°20'W, 17.III.1993, *A. C. Sanders* 13354 (MEXU); La Aduana, Sierra de Álamos (Above old mine at), 22.X.1991, *T. R. van Devender* 849 (TEX); Álamos, río Fuerte, 27°3'42''N, 108°56'11''W, 1939, *sc* 8824 (MEXU). Municipio San Pedro de la Cueva, 2 km al N de La Leona, extremo S de la presa Plutarco Elías Calles, 450m, 29.IX.1996, *A. Flores-Macías* 4822 (MEXU). Municipio desconocido, 8.5 mi SE of San Vicente, 26°40'N, 108°45'W, 21.X.1980, *G. L. Webster* 24368 (MEXU).

Brickellia subuligera (S. Schauer) B. L. Turner, *Phytologia* 71(1): 48. 1991. ≡ *Bulbostylis subuligera* S. Schauer, *Linnaea* 19: 718–719. 1847. TIPO: MÉXICO, Hidalgo, Zimapán, *A. Aschenborn* 260 (holotipo: GH-GH00004486!).

= *Barroetia setosa* A. Gray, *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 15: 29. 1880. TIPO: MÉXICO, San Luis Potosí, montañas al SE de San Luís Potosí, 1828.8-2438.4 m, 22°N, I-II.1878, *C. C. Parry* y *E. Palmer* 353 (holotipo: GH-GH00004091!, isotipos: ISC-ISC-v-0000070!, US-US00146223!, NY-NY00162496!).

= *B. subuligera* var. *latisquama* Greenm., *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 40: 35. 1905. TIPO: MÉXICO, Jalisco, hillsides above Etzatlan, 27.X.1903, *C. G. Pringle* 8773 (holotipo: GH-GH00004092!, isotipos: ARIZ-BOT-0004312!, JE-JE00000634!, NY-NY00162497!).

Plantas herbáceas perennes, 0.25 hasta 2 m de alto; tallos ligeramente estriados, puberulentos o pilosulos, tricomas multicelulares; pecíolos cortos hacia la parte distal de la planta, (0.1)0.3-0.8(2.2) cm de largo; hojas opuestas en la base, las distales alternas, láminas

deltoides, de (1)2-3.5(6.1) cm de largo \times (0.8)1.3-2.2(4.3) cm de ancho, venación actinodroma basal, con 3 nervios principales, margen generalmente dentado, dientes y ápice cuspidados, glabras o tricomas presentes en las venas; capítulos dispuestos en monocasios, pedicelos 0.87-1.3(2.3) cm de largo, puberulentos o pilosos, tricomas multicelulares; brácteas involúcras subimbricadas, 3-5 seriadas, desiguales, graduadas, lanceoladas, glabras, membranáceas, últimas brácteas 0.6-1.1 cm de largo \times 0.05-0.1 cm de ancho; receptáculo 0.1-0.25 cm de diámetro; (17)29-36(55) flores tubulares, blancas, 0.33-0.7 cm de largo; cípselas obcompresas, 0.25-0.43 cm de largo \times 0.05-0.11 cm de ancho, costillas externas ausentes, costilla interna 1, rara vez ausente, tricomas presentes en las costillas; vilano barbelado, 0.34-0.8 cm de largo.

Distribución. Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas (Fig. 9).

Hábitat. Bosques de *Juniperus*, *Pinus-Quercus*, *Quercus*, bosques tropicales estacionalmente secos, chaparrales, matorrales xerófilos, pastizales; 80-2300 m s.n.m.

Fenología. Florece y fructifica todo el año, pero más frecuente de septiembre a noviembre.

Discusión. Algunos ejemplares recolectados en Guerrero, Jalisco, Michoacán y Veracruz llegan a tener hojas muy amplias, similares a *Brickellia laxiflora*. De manera particular, en ejemplares del ESE de Michoacán algunas cípselas presentan 2 costillas externas como ocurre en *B. laxiflora*; sin embargo, en estos ejemplares las costillas son tenues y no están presentes en todas las cípselas.

Material examinado. MÉXICO. **Aguascalientes**, municipio Jesús María, hacienda La Bóveda, cerro El Colorín, 1990 m, 21°55'40''N, 102°29'2''W, 30.IX.1983, *M. E. Siqueiros* 2488 (MEXU). **Chihuahua**, municipio Batopilas, House of Jeff Candler, La Bufa, above

tailing piles, Km 40, from Chih 127 to Batopilas, 1100 m, 25.X.1990, *R. Bye 18012* (MEXU). Municipio Chihuahua, mountains near Chihuahua, 28°36'58''N, 106°3'53''W, 18.X.1886, *C. G. Pringle 965* (MEXU). **Coahuila**, municipio Francisco I. Madero, 18 (air) mi NE of Tlahualilo, Sierra de Tlahualilo, 9 (air) mi NW of Los Charcos de Risa, 1350 m, 26°16'54''N, 103°14'17''W, 30.IX.1973, *J. S. Henrickson 13713* (LL-TEX, MEXU). Municipio General Cepeda, casa Colorada (abandoned mining village), along dirt rd 7 air km SE of Las Coloradas, at base of NW slope of sierra La Paila, Las Coloradas, 1400 m, 26°9'N, 101°35'15''W, 5.IV.1990, *E. L. Bridges 13094* (MEXU, TEX). Municipio Ramos Arizpe, sierra de la Paila, camino a El Cedral, 1250 m, 25°59'21''N, 101°28'10''W, 8.X.2005, *J. A. Villarreal 9299* (MEXU). Municipio Torreón, sierra de Jimulco, up to 3 km N of mina San José which is 8 km NE of estación Otto, 1800 m, 25°6'30''N, 103°13'30''W, 27.IX.1972, *F. Chiang 9544* (LL-TEX, MEXU); 26 air mi SE of Torreón, 4 mi S of La Rosita in sierra de Jimulco, 1260 m, 25°13'N, 103°13'W, 17.IX.1973, *J. S. Henrickson 13067* (LL-TEX, MEXU). **Durango**, municipio Lerdo, N end of sierra del Rosario, 20 km crowflight SW of Mapimí, approach from mine 3 km E of Santa Librada, 1800 m, 25°43'N, 103°57'W, 2.XI.1972, *T. L. Wendt 10010a* (LL-TEX, MEXU). Municipio Mapimí, Reserva de la Biosfera de Mapimí, entrada Ejido La Flor, 1150 m, 26°34'24''N, 104°1'39''W, 17.IX.1998, *A. García 2964* (CIIDIR, MEXU); Mapimí, 25°49'59''N, 103°50'51''W, 21.X.1898, *E. Palmer 579* (CIIDIR, MEXU). Municipio Nombre de Dios, 4 km al O de La Parrilla, 2050 m, 23°42'45''N, 104°7'53''W, 25.X.1983, *S. González 2768* (CIIDIR, IBUG, MEXU, TEX); 4 km al O de La Parrilla, 2050 m, 23°42'45''N, 104°7'53''W, 25.X.1983, *S. González 2784* (CIIDIR, HUAA, IBUG, MEXU, SLPM, TEX); San José de la Parrilla, 23°44'37''N, 104°6'48''W, 1988, *J. C. Sánchez 7* (CIIDIR, MEXU); San José de la Parrilla, 2050 m, 23°43'N, 104°7'W, 1988, *J. C. Sánchez 1425* (CIIDIR, ANSM, IEB, MEXU); San José de

la Parrilla, 2050 m, 23°43'N, 104°7'W, 8.XII.1987, *J. C. Sánchez 1641* (CIIDIR, MEXU). Municipio Peñón Blanco, E piedmont of sierra Gamon above Peñón Blanco, 1800 m, 24°47'27''N, 104°2'W, 19.IX.1948, *H. S. Gentry 8350* (CIIDIR, MEXU). Municipio San Juan del Río, 95 km N of Durango, 1600 m, 24°43'33''N, 104°36'25''W, 4.X.1970, *A. Cronquist 10774* (CIIDIR, MEXU). Municipio Santiago Papasquiario, Km 5.5 carr. Santiago Papasquiario-Los Altares, 1900 m, 25°5'12''N, 105°26'3''W, 6.X.1990, *A. Benítez 2724* (CIIDIR, MEXU). **Guanajuato**, municipio Santiago Maravatío, Santiago Maravatío, cerca de Salvatierra, 1750 m, 20°10'20''N, 100°59'29''W, 14.X.1989, *J. Rzedowski 49110* (MEXU, TEX). Municipio Yuriria, cerro Las Tetillas, ladera SW, ca. 2 km del poblado de Aragón, 2120 m, 20°6'43''N, 101°20'10''W, 25.X.2014, *G. Cornejo 4178* (MEXU); 1 km al E del poblado de Aragón, al SW del cerro Las Tetillas, 2065 m, 20°6'15''N, 101°20'32''W, 16.XI.2014, *G. Cornejo 4259* (MEXU). **Guerrero**, municipio Atenango del Río, 8 km al N de la desviación a Comalá, 641 m, 4.XI.2006, *S. Valencia 2609* (MEXU). Municipio Eduardo Neri, 2 km al O de Milpillas, camino a Xochipala, 850 m, 17°47'29''N, 99°35'27''W, 16.I.1983, *E. Martínez 4859* (MEXU, TEX). Municipio José Azueta, carr. Zihuatanejo-Ciudad Altamirano, 34 km al NE de Vallecitos de Zaragoza, 84 km del entronque con carr. Zihuatanejo-Lázaro Cárdenas, 1550 m, 17°59'28''N, 101°11'7''W, 24.X.1982, *S. D. Koch 82167* (MEXU, TEX). Municipio La Unión de Isidoro Montes de Oca, road from Zihuatanejo to Ciudad Altamirano, 81 km N of the coast hwy, 1690 m, 18°2'48''N, 101°16'12''W, 21.XI.1983, *F. R. Barrie 653* (MEXU, TEX). **Hidalgo**, municipio Ixmiquilpan, cerro del Tablón, 12 km al SE de Ixmiquilpan, 1950 m, 20°25'50''N, 99°12'28''W, 5.I.1959, *J. Rzedowski 9472* (MEXU, SLP). Municipio Tasquillo, 1 mi N of río Tula crossing, 14 mi S of Zimapán on the road to Ixmiquilpan, 1680 m, 20°34'41''N, 99°20'49''W, 17.XI.1959, *M. C. Johnston 4757* (MEXU, TEX); 1 km al S de Remedios, 2

km al S de la desviación a Tasquillo, por la carr. Ixmiquilpan-Zimapán, justo en la desviación a Danghu, 1756 m, 20°31'1''N, 99°19'27''W, 5.XI.2009, *J. L. Villaseñor 1732* (MEXU). Municipio Zimapán, 19 km al N de Zimapán, hacia la mina San Miguel, 2000 m, 20°49'7''N, 99°24'10''W, 20.XI.1981, *R. Hernández 6764* (MEXU, TEX). Municipio desconocido, loma de San Antonio, Tasquillo, Valle del Mezquital, 20°19'35''N, 99°15'58''W, 99.VI.1936, *SC sn* (MEXU); Barranca Venados, 1300 m, 1.XI.1951, *E. Matuda 29565* (MEXU). **Jalisco**, municipio El Limón, cerro El Carrizal, 4 km al SE de El Limón, talud de exposición SE, 800 m, 27.X.1992, *A. Flores 3752* (MEXU). Municipio Guadalajara, Barranca de Guadalajara, coming up from the old baths on the last long ascent, 20°44'39''N, 103°17'39''W, 27.X.1950, *L. O. Gaiser 66* (MEXU); Barranca de Oblatos del río Grande de Santiago, camino al balneario Oblatos, 1505 m, 20°44'N, 103°22'W, 10.X.1995, *M. Harker 481* (MEXU). Municipio Huejúcar, 14 km W of Huejúcar, on the road to Monte Escobedo, 2200 m, 22°15'N, 103°15'W, 15.XI.1984, *F. R. Barrie 1106* (MEXU, TEX). Municipio Tuxcacuesco, 4-5 km al SO de San Pedro Toxín, 9-10 km al SO de Tolimán, 1400 m, 19°33'53''N, 103°59'46''W, 14.III.1990, *R. Cuevas 3748* (IBUG, MEXU, TEX, ZEA). **Michoacán**, municipio Carácuaro, 2 km al NO de La Eréndira, 660 m, 18°51'49''N, 100°57'24''W, 10.X.1985, *J. C. Soto 10600* (MEXU). Municipio Coahuayana, 3 km al E de El Camalote, brecha Coahuayana-Villa Victoria-Coalcomán, 280 m, 18°46'47''N, 103°36'16''W, 23.XII.1984, *J. C. Soto 7124* (MEXU, TEX). Municipio Huetamo, a 8 km al SE de Huetamo, 380 m, 16.X.1983, *E. Martínez 4819* (MEXU); camino de Tierra Blanca a Bastán del Cobre, delante de Rancho Viejo, 600 m, 18°45'50''N, 100°58'59''W, 6.X.1981, *J. C. Soto 3202* (IEB, MEXU, TEX); camino Huetamo-San Jerónimo, Opecuaro, 10 km al NE de Santiago Congurico, 420 m, 7.X.1981, *J. C. Soto 3217* (IEB, MEXU, TEX); cerro de Dolores, Huetamo, 370 m, 18°36'55''N, 100°54'31''W, 9.X.1985, *J. C. Soto 10584*

(MEXU); ca. 29 km al SO de Huetamo y a 2 km al SO de la desviación a Santiago Conguripo, carr. Huetamo-Nuevo Churumuco, 269 m, 18°31'5''N, 101°7'8''W, 13.X.2013, *J. C. Soto 20851* (MEXU). Municipio San Lucas, carr. Huetamo-Ciudad Altamirano, Los Limones, 4 km al N de San Lucas, 390 m, 18°34'20''N, 100°48'14''W, 13.X.1981, *J. C. Soto 3287* (MEXU, TEX). Municipio Puruándiro, cerro La Pitayera, 4 km brecha Puruándiro-Huipana, 2000 m, 20°8'15''N, 101°32'15''W, 15.XI.1990, *E. Pérez-Calix 1976* (IEB, MEXU, TEX, XAL). Municipio Tiquicheo, 36 km al N de Huetamo, carr. a Zitácuaro, 730 m, 18°50'58''N, 100°52'37''W, 10.XI.1983, *S. D. Koch 8388* (MEXU, TEX). **Nayarit**, municipio Nayar, 10 km al NO de la Mesa del Nayar, camino al cerro Cangrejo, 1300 m, 22°14'32''N, 104°42'41''W, 21.X.1989, *G. Flores 1695* (IBUG, MEXU). **Nuevo León**, municipio Aramberri, N of Aramberri, 1020 m, 24°5'45''N, 99°49'10''W, 23.XI.1989, *G. B. Hinton 19979* (HINTON, MEXU, TEX). Municipio Bustamante, cañón de Bustamante, arroyo Huisache along the Sabinas river, 7.2 km W of Bustamante, 550 m, 26°32'N, 100°34'W, 16.X.1992, *A. Prather 1290* (MEXU, TEX). Municipio Galeana, ciénega del Toro a Santa Rosa, 1760 m, 25°5'2''N, 100°19'55''W, 3.X.1995, *G. B. Hinton 25638* (HINTON, MEXU, TEX). Municipio Iturbide, cañón de Jaures, rumbo a Rancho Viejo y La Palma, sitio 2, 1235 m, 24°43'6''N, 99°47'7.2''W, 27.X.2011, *Estrada 21495* (CFNL, MEXU); 4.1 mi S of Iturbide (hwy 60), Loma la Bandera, NW of ejido Santa Rosa, 1800 m, 24°42'0''N, 99°51'0''W, 26.X.1982, *S. D. Sundberg 1868* (MEXU). Municipio Linares, 14.4 mi W of Linares on road to San Roberto Jct, 24°45'34''N, 99°42'32''W, 23.X.1981, *J. M. Poole 2426* (MEXU, TEX). Municipio desconocido, hwy 58 Linares-San Roberto Jct, 6.9 mi W of Linares, 23.X.1981, *L. J. Dorr 2043* (MEXU, TEX); 11 mi E of Iturbide on the Linares-Galeana hwy, 30.IX.1960, *M. C. Johnston 5839* (MEXU). **Querétaro**, municipio Jalpan de Serra, 5 km al S de Jalpan, 1300 m, 24.XII.1982, *R. Hernández 9245* (MEXU, QMEX).

Municipio Landa de Matamoros, La Vuelta, al E de Landa de Matamoros, 1600 m, 21°17'3''N, 99°14'26''W, 25.XII.1982, *R. Hernández 9301* (MEXU); Tangojo, 500 m, 21°9'32''N, 99°6'29''W, 9.I.1990, *H. Rubio 1435* (MEXU, QMEX); 11 km al S de El Madroño, 1515 m, 21°16'51''N, 99°13'9''W, 5.XI.1987, *S. Zamudio 5875* (MEXU, QMEX). Municipio Peñamiller, Km 107 camino Peña Blanca-Jalpan, 1500 m, 21°3'19''N, 99°44'7''W, 16.X.1986, *E. Argüelles 2746* (MEXU); 3 km al N de Cuesta Colorada, 2200 m, 21°6'9''N, 99°42'57''W, 23.XII.1982, *R. Hernández 9228* (MEXU, QMEX). Municipio Pinal de Amoles, 7.5 mi by road N of Peña Blanca, between Vizarrón and Jalpan, 1620 m, 21°5'N, 99°40'W, 8.XI.1970, *G. L. Webster 16281* (MEXU). Municipio San Juan del Río, 17.9 mi E of Ahuacatlán next to road 120, 20°23'6''N, 99°57'13''W, 6.XII.1969, *G. J. Breckon 1183* (LL-TEX, MEXU). Municipio Tolimán, San Antonio de la Cal, 2200 m, 20°46'N, 99°57'9''W, 16.XI.2013, *N. L. Acuña 2* (MEXU); El Derramadero, 2300 m, 20°56'35''N, 100°3'48''W, 30.X.2000, *R. Hernández 11891* (MEXU); San Antonio de la Cal, 2000 m, 20°45'58''N, 99°56'14''W, 15.XI.2000, *R. Hernández 11897* (MEXU); paradero La Yerbabuena, 5 km al NE de Bernal, 2100 m, 20°45'42''N, 99°55'45''W, 31.X.2021, *L. Morales-Gard. 10* (FEZA, MEXU); paradero La Yerbabuena, 5 km al NE de Bernal, 2100 m, 20°45'42''N, 99°55'45''W, 20.XI.1978, *S. Zamudio 3581* (IBUG, MEXU, QMEX). Municipio desconocido, 3 km al SE de Jalpan, Km 177 carr. 120 Tamazunchale-San Juan del Río, 950 m, 16.II.1992, *E. Castillo sn* (MEXU). **San Luis Potosí**, municipio Cárdenas, near Cárdenas, calcareous hills, 21°59'48''N, 99°38'38''W, 7.X.1890, *C. G. Pringle 3319* (MEXU). Municipio Cerritos, Villar, 22°32'55''N, 100°28'40''W, 18.XI.1910, *C. R. Orcutt 5401* (MEXU). Municipio Ciudad Fernández, 31.9 km W of río Verde on the road to San Luis Potosí, 1100 m, 22°3'15''N, 100°14'W, 27.X.1985, *B. M. Bartholomew 3550* (MEXU). Municipio Guadalcázar, cerro Grande, 5 km al NO de

Guadalcázar, 1900 m, 22°39'31''N, 100°24'7''W, 3.X.1954, *J. Rzedowski 5062* (MEXU, SLPM); 4 km al O de Charco Blanco, Km 76 carr. San Luis Potosí-Antiguo Morelos, 1600 m, 22°37'49''N, 100°33'34''W, 11.X.1955, *J. Rzedowski 6745* (LL-TEX, MEXU, SLPM); Los Aguajitos, 11 km al NE de Guadalcázar hacia pozo de Acuña, 22°37'30''N, 100°19'0''W, 8.X.1996, *R. Torres 14607* (MEXU); 6 km al NE de Guadalcázar, en la cercanía de El Oro hacia pozo de Acuña, 22°38'N, 100°21'W, 13.XI.1996, *R. Torres 14708* (MEXU); Los Aguajitos, 11 km al NE de Guadalcázar, hacia pozo de Acuña, 22°37'30''N, 100°19'W, 17.XI.1996, *R. Torres 14866* (MEXU); La Fabocita, junto a la mina Yeso Único, 3 km del entronque con carr. a Matehuala, por la entrada a microondas Núñez, 22°39'42''N, 100°30'27''W, 6.XI.1999, *R. Torres 15453* (MEXU). Municipio desconocido, near Las Palmas, calcareous hills, 7.X.1890, *C. G. Pringle 3320* (LL-TEX, MEXU, UAT).

Tamaulipas, municipio Antiguo Morelos, 12.3 mi S of Ciudad Mante, along hwy 85 between Ciudad Mante and Ciudad Valles, 80 m, 22°34'N, 99°2'W, 12.I.1987, *T. B. Croat 62948* (MEXU, MOBG). Municipio Bustamante, El Capulín, 20 km al NO de Álvaro Obregón, 41 km al NO de Tula, por el camino a Felipe Ángeles, 1670 m, 23°17'34''N, 99°39'53''W, 27.VIII.1983, *J. L. Villaseñor 524a* (MEXU). Municipio Hidalgo, El Mirador, 895 m, 24°4'16''N, 99°27'6''W, 9.XI.1994, *G. B. Hinton 25045* (HINTON, MEXU, TEX). Municipio Jaumave, 19 km al S de Ávila y Urbina, 1500 m, 23°32'49''N, 99°32'42''W, 23.IX.1984, *F. González 14201* (MEXU, TEX); 19 km al S de Ávila y Urbina, 1500 m, 23°32'49''N, 99°32'42''W, 23.IX.1984, *F. González 14262* (MEXU). Municipio Miquihuana, sierra de las Vacas, 4 km al NE de San José del Llano, 1700 m, 23°34'8''N, 99°53'37''W, 13.IV.1976, *F. González 8557* (MEXU); cerro de la Virgen, 1 km al O de Miquihuana, 1830 m, 23°34'3''N, 99°46'36''W, 29.XI.1993, *A. Mora 4910* (MEXU, UAT). Municipio Ocampo, 32 km al O de la carr. Victoria-Mante, en la desviación hacia Ocampo,

450 m, 18.XI.1992, *J. L. Mora 400* (MEXU). Municipio San Carlos, 2 km al SE de San Miguel, sierra San Carlos, 610 m, 24°31'N, 98°57'W, 6.II.1984, *L. O. Briones 1324* (MEXU); 2 km al SE de San Miguel, sierra San Carlos, 620 m, 24°31'N, 98°57'W, 6.XII.1984, *L. O. Briones 1450* (MEXU). **Veracruz**, municipio Emiliano Zapata, Palo Gacho, 270 m, 19°23'24''N, 99°38'9''W, 19.XI.1971, *F. Ventura 4530* (MEXU, XAL). Municipio Jalcomulco, Barranca de Tlacuitlapa, entre Tuzamapan y Jalcomulco, carr. Coatepec-Huatusco, 700 m, 19°21'37''N, 96°47'45''W, 26.XI.1983, *G. Castillo 2996* (MEXU, TEX, XAL). **Zacatecas**, municipio Concepción del Oro, 15 (air) mi E of Concepción del Oro, 2.5 mi NE of Guadalupe Garceron, 1710 m, 24°37'27''N, 101°9'3''W, 22.IX.1973, *J. S. Henrickson 13282* (LL-TEX, MEXU). Municipio General Francisco Murguía, carr. Río Grande-Francisco Murguía, Km 6, entronque con la terracería a El Carrizal, 1910 m, 23°57'18''N, 103°6'50''W, 6.VI.1997, *J. J. Balleza 5877* (HUAZ, MEXU); entronque con la terracería a El Carrizal, por la carr. a Nieves, Km 6, 2040 m, 23°57'18''N, 103°6'50''W, 13.IX.1997, *J. J. Balleza 6918* (HUAZ, MEXU); Atotonilco de los Martínez, por la terracería a Estación Camacho, 1815 m, 24°14'31''N, 102°48'11''W, 13.IX.1997, *J. J. Balleza 6957* (HUAZ, MEXU). Municipio Jiménez del Teúl, salida N, por la carretera a Sombrete, 1950 m, 23°16'37''N, 103°48'17''W, 27.IX.1997, *J. J. Balleza 7194* (HUAZ, MEXU). Municipio Juchipila, 8 km camino al cerro de Piñones, Pueblo Viejo, 1850 m, 21°20'24''N, 103°11'48''W, 29.IX.1987, *J. I. Calzada 13414* (MEXU); ladera E del cerro de Piñones, por la brecha al rancho de Lorenzo Magallanes, 1500 m, 21°20'23''N, 103°12'50''W, 7.XI.1997, *J. J. Balleza 7779* (HUAZ, MEXU); sierra de Morones, cerro de Piñones, ladera E, lecho del arroyo El Limón, 3.4 km al O de Pueblo Viejo 21, 2174 m, 21°21'47''N, 103°12'36''W, 13.X.1999, *J. J. Balleza 11624* (HUAZ, MEXU); Juchipila, sierra de Morones, cerro de Piñones, ladera E, lecho del arroyo El Limón, 3.4 km al O de

Pueblo Viejo, 2174 m, 21°21'47''N, 103°12'36''W, 13.X.1999, *J. J. Balleza 11663* (HUAZ, MEXU). Municipio Moyahua de Estrada, Km 91 carr. Federal 54 Zacatecas-Guadalajara, 21.X.1992, *E. D. Enríquez 348* (HUAZ, MEXU). Municipio Tabasco, terracería Tabasco-Joaquín Amaro, 2100 m, 21°56'N, 103°0'57''W, 14.X.1998, *J. J. Balleza 9536* (HUAZ, MEXU). Municipio desconocido, 2 mi S of Zacatecas-Coahuila border along Méx hwy 54, 1800 m, 30.VIII.1971, *J. S. Henrickson 6267* (LL-TEX, MEXU).

Discusión

Los resultados del análisis multivariado permiten diferenciar 5 grupos, los cuales pueden servir para circunscribir especies bajo el concepto de especie morfológica. Por sus características morfológicas, el grupo 1 que incluye ejemplares de *Brickellia coixtlahuaca* y uno de *B. laxiflora*, se circunscriben bajo el nombre de *Brickellia brevipes*, especie descrita originalmente como *Barroetea brevipes*, caracterizada principalmente por su número reducido de flores en los capítulos y su disposición a manera de racimos. Estos caracteres se comparten con los descritos para *Brickellia coixtlahuaca*, donde la variación de los pedicelos oscila entre 0.1 – 0.3 (0.6) mm de largo. *Barroetea brevipes* es considerada por Turner (1991) como sinónimo de *Brickellia laxiflora*; sin embargo, los ejemplares tipo y otras recolectas permiten reconocer que ambas se diferencian morfológicamente por el largo del pedicelo y la disposición de sus capítulos (Fig. 10A). Por otra parte, la filogenia de *Brickellia* (Schilling *et al.* 2015b) indica que los ejemplares analizados de *Brickellia laxiflora* y *B. coixtlahuaca* son especies hermanas y la figura 10B muestra imágenes de los ejemplares utilizados en la filogenia. *Brickellia brevipes* se reconoce por tener pedicelos menores a 0.6 mm de largo, entre 16 y 20 flores y cipselas con 2 costillas externas y 1 interna.

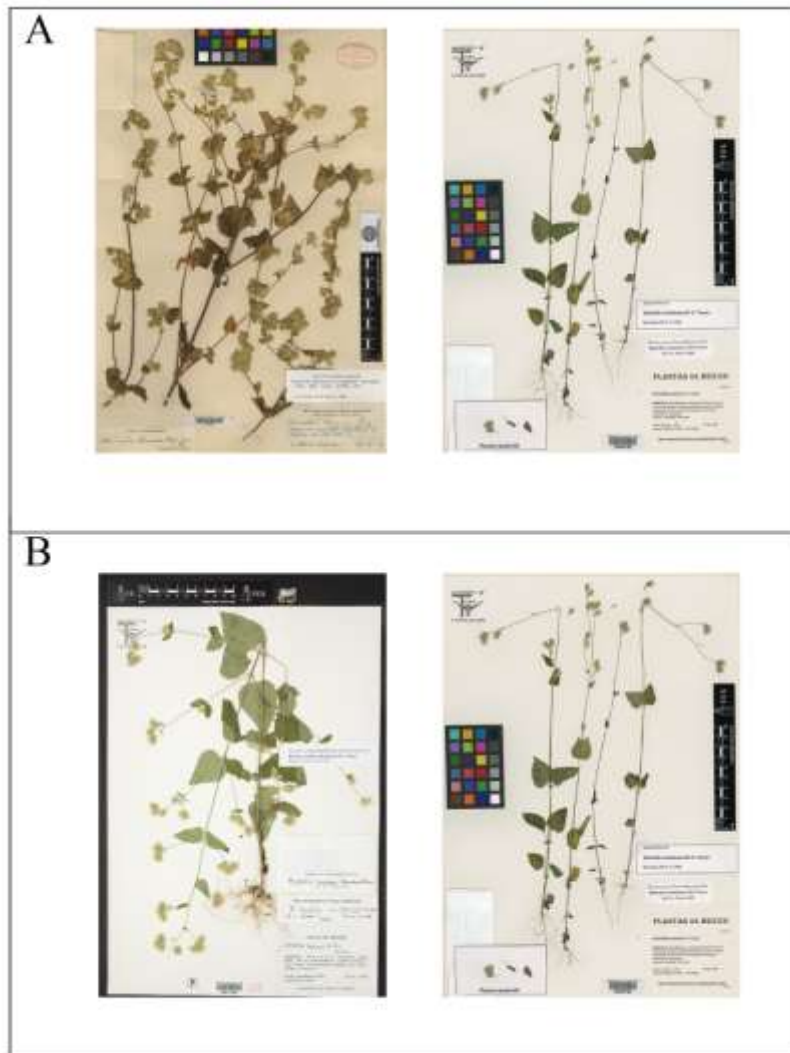


Figura 10. A. Ejemplares tipo de *Barroetia brevipes* (izquierda) y de *Brickellia coixtlahuaca* (derecha). B. Ejemplares de respaldo del material utilizado por Schilling et al. (2015b) para construir la filogenia de *Brickellia*; a la izquierda *B. laxiflora*, a la derecha *Brickellia coixtlahuaca*.

El grupo 2 comprende especímenes que tienen una disposición de sus capítulos en monocasios, además de mostrar variabilidad tanto en el largo del peciolo, de la lámina foliar y el número de costillas internas y externas de las cipselas, en su número de flores y largo de los pedicelos, los cuales son intermedios entre el grupo 1 y 3. En este grupo se

incluyen *Brickellia laxiflora*, *B. pavonii*, *B. sonora* y *B. subuligera*. Este grupo, como se mencionó anteriormente, puede dividirse en 3 subgrupos; la mayoría de los ejemplares de *B. subuligera* se agrupan en el subgrupo 1, caracterizados por mostrar un largo promedio de lámina foliar de 2.7 cm, costillas externas de las cípselas ausentes y sólo una interna. Igualmente, los ejemplares de *B. laxiflora* y *B. sonora* que se incluyen en este subgrupo presentan hojas menores a 3 cm de largo en promedio, similar a la media encontrada en este grupo, pero difieren en el número de costillas externas, 2 y 1 respectivamente.

El subgrupo 2 incluye ejemplares cuyos caracteres definen morfológicamente a *Brickellia laxiflora*, *B. sonora* y 3 ejemplares de *B. subuligera*; ellos comparten características morfológicas como media del largo del peciolo de 1.7 cm, láminas foliares 4.8 cm en promedio y número de flores de 22; se pueden diferenciar por el número de costillas externas diferente en cada una de estas especies, *B. laxiflora* con 2 costillas externas, *B. sonora* con una y *B. subuligera* ausentes. Además, es notable el aislamiento geográfico mostrado en estos ejemplares, *B. sonora* restringida a las zonas secas de Sinaloa y Sonora, mientras que *B. laxiflora* se distribuye en bosques tropicales estacionalmente secos del sur de México. Por su parte, los individuos de *B. subuligera* corresponden a recolectas en Guerrero, Jalisco y Veracruz, las cuales en comparación con las muestras de la misma especie agrupadas en el subgrupo 1 tienen hojas más largas, probablemente debido a una mayor humedad ambiental que existe en estas regiones. Los ejemplares del subgrupo 3 corresponden a *Brickellia pavonii*, distinguible por la ausencia de peciolo, una media de 19 flores por cabezuela y 3 costillas externas bien marcadas. Por lo tanto, los ejemplares de este grupo 2 se consideraron como nombres válidos, sin ningún cambio nomenclatural.

Por último, el grupo 3 se identifica por la combinación de un peciolo corto, 5 cm en promedio, hojas grandes, 5.1 cm en promedio, pedicelos largos, 3.8 cm en promedio, un

número promedio de flores alto (51) y cipselas con 4 costillas externas e internas bien marcadas. Morfológicamente estas medidas corresponden a 2 especies anteriormente reconocidas como *Brickellia huahuapana* y *B. jimenezii*. A partir de los ejemplares tipo y recolectas en estas mismas localidades (Figs. 11A, B), se puede reconocer la similitud morfológica que existe en ellas y la dificultad de identificarlas como 2 unidades taxonómicas distintas. Cabe señalar que *Brickellia jimenezii* presenta un mayor número de flores que *Brickellia huahuapana*, 56 y 49 como media respectivamente. No es sorprendente que ambas especies fueron encontradas y descritas de ambientes similares, pero en diferentes estados de la República Mexicana, Guerrero y Oaxaca. En este trabajo se reconoce ambas especies bajo el nombre de *Brickellia jimenezii*.

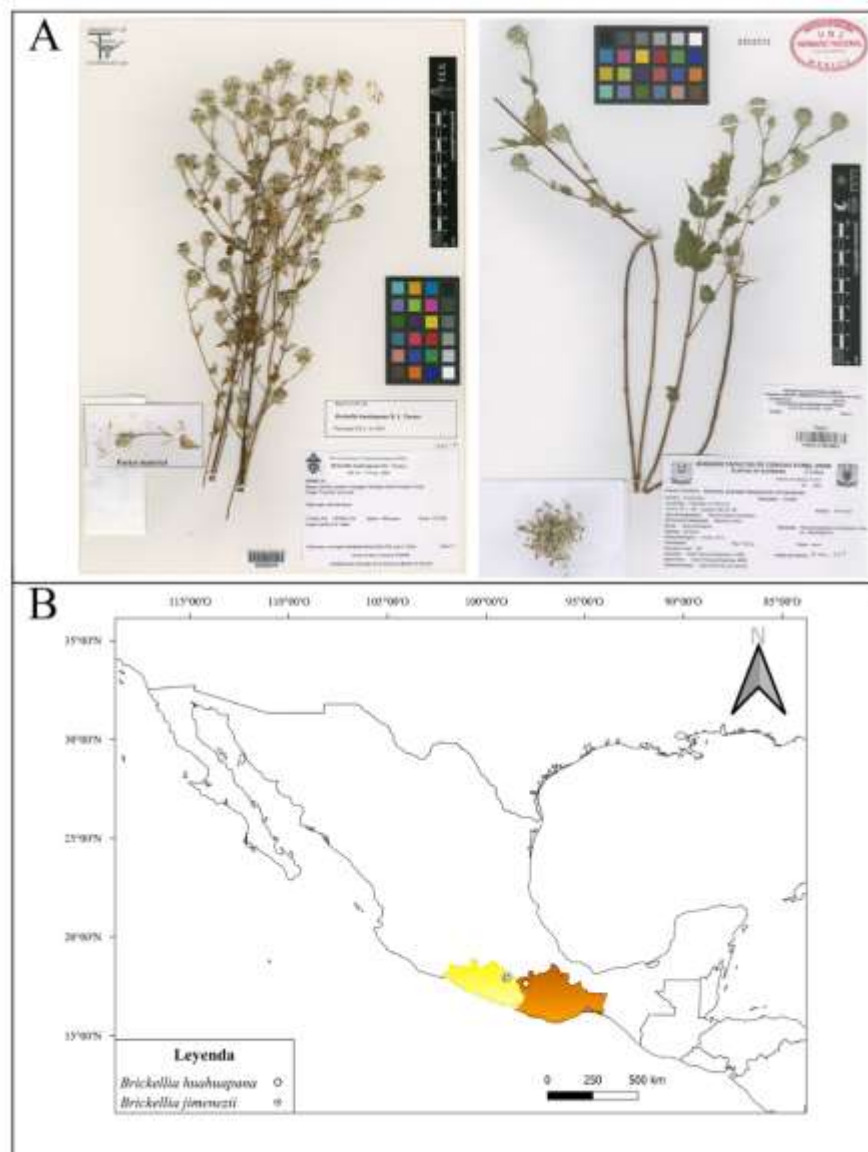


Figura 11. A. Ejemplares tipo de *Brickellia huahuapana* (izquierda) y de *Brickellia jimenezii* (derecha). B. Ubicación geográfica de las localidades tipo de ambas especies.

Un análisis discriminante lineal posterior usando esta clasificación y los mismos caracteres cuantitativos, no reveló diferencias significativas con los análisis multivariados usados en este texto. En el Anexo 1 (Apéndice V) se muestran los resultados de dicho análisis para efectos de comparación.

Conclusiones

Los resultados del análisis multivariado, del estudio de los ejemplares tipo y de los protólogos permiten concluir que *Brickellia* sección *Barroetea* incluye 6 especies. Sin embargo, para el caso particular del subgrupo 2 es posible que estudios futuros identifiquen 2 especies distintas por su morfología y aislamiento geográfico, y probablemente una variedad dentro de *Brickellia subuligera*. Desafortunadamente en este estudio no se pudo concluir lo aquí afirmado de manera concluyente debido a la escasez de material adicional para comprobarlo.

Financiamiento

Esta investigación fue apoyada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), con la beca para realizar los estudios de Maestría de Luis Morales Garduño (CVU 1084686).

Agradecimientos

Este trabajo está dedicado a Eloy Solano Camacho†, profesor de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, quien participó durante las salidas a campo para la recolecta del material utilizado en este estudio y quien además trabajó activamente en la conformación de este escrito. Un agradecimiento a Lourdes Sandoval (UNAM), Juan Manuel Aquino (UNAM), Oscar Ovando Márquez y Ramiro Ríos (UNAM), por su ayuda durante el trabajo en campo. Agradecemos igualmente a Juan Manuel Aquino (UNAM), Mane Salinas Rodríguez (UAQ) y Susana Guzmán Gómez (UNAM) por las fotografías proporcionadas

para la elaboración de las figuras. A Robert K. Jansen, José Luis Panero y los curadores del herbario TEX por las facilidades para consultar los ejemplares depositados en su herbario. El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México para llevar a cabo sus estudios de maestría y reitera su agradecimiento al CONACYT por la beca para poder realizarlos.

REFERENCIAS

- Bentham, G. (1873). Compositae. En: Bentham, G. y Hooker, J.D. (eds.). *Genera Plantarum* (pp. 163—533). 2(1). London: Reeve.
- Brandege, T. S. (1908). New Species of Mexican Plants. *Zoë*, 5, 262.
- Brandege, T. S. (1910). Plantae Mexicanae Purpusianae, II. *University of California Publications in Botany*, 4, 93.
- Cassini, H. (1819). Sixième mémoire sur la famille des Synanthérées, contenant les caractères des tribus. *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Art*, 88, 150–163.
- Castro-Castro, A., Rodríguez, A., Vargas-Amado, G. y Ramírez-Delgadillo, R. (2010). Variación morfológica del género *Prochnyanthes* (Agavaceae). *Acta Botanica Mexicana*, 92, 29-49. <https://doi.org/10.21829/abm92.2010.282>
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V. y Niknafs, A. (2014). NbClust: An R Package for Determining the Relevant Number of Clusters in a Data Set. *Journal of Statistical Software*, 61, 1–36. <https://doi.org/10.18637/jss.v061.i06>

- Cherniawsky, D. M. y Bayer, R. J. (1998). Systematics of North American Petasites (Asteraceae: Senecioneae). I. Morphometric analyses. *Canadian Journal of Botany*, 76, 23-36. <https://doi.org/10.1139/b97-152>
- Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F. y Robinson, H. (2009). Classification of Compositae. En: Funk V., Susanna A., Stuessy T. F. y Bayer R. J. (eds.). *Systematics, evolution and biogeography of Compositae. International Association for Plant Taxonomy*. (pp. 171–189). Vienna: Institute of Botany, University of Vienna.
- Gaiser, L. O. (1954). Studies in the Kuhniinae (Eupatorieae) II. *Journal of the Arnold Arboretum*, 35, 87-133.
- Gray, A. (1880). Botanical Contributions. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 15, 29.
- Gray, A. (1882). Contributions to North American Botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 17, 206.
- Gray, A. (1886). Contributions to American Botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 21, 385.
- Greenman, J. M. (1905). Diagnoses and Synonymy of Mexican and Central American Spermatophytes. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 40, 35.
- Grossi, M. A., Gutiérrez, D. G., Berrueta, P. C. y Martínez, J. J. (2011). Acanthostyles (Asteraceae, Eupatorieae): a revision with a multivariate analysis. *Australian Systematic Botany*, 24, 87-103. <https://doi.org/10.1071/SB10038>
- Hinojosa-Espinosa O. y Durán, R. C. (2010). *Brickellia jimenezii* (Asteraceae, Eupatorieae), a new species from Guerrero, Mexico. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*, 20, 43-46. <https://doi.org/10.3417/2008032>

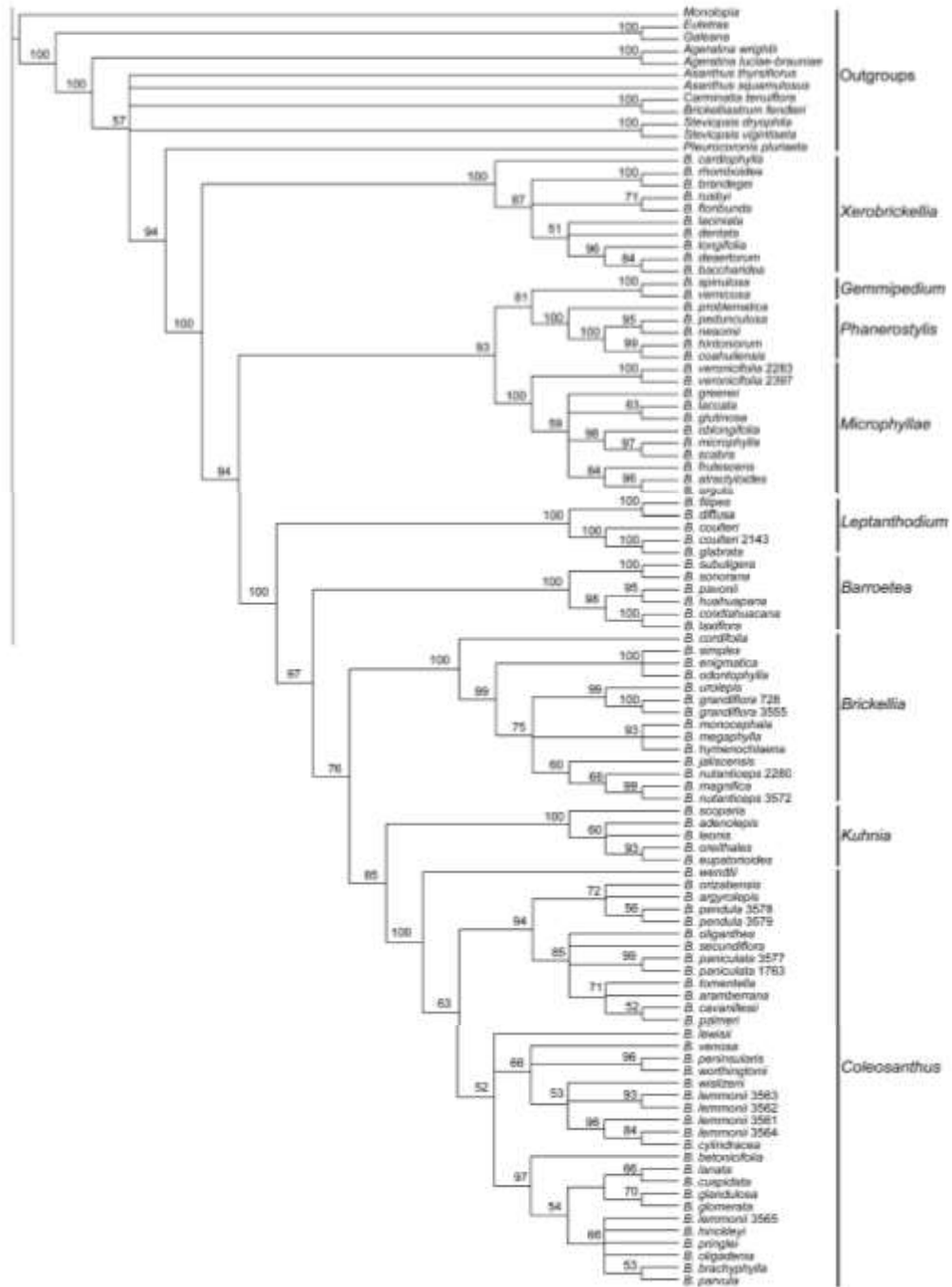
- Hoffmann, O. (1890–1894). Compositae. En: Engler, A. y Prantl, K. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien 4(5)* (pp. 87–387). Leipzig: Engelmann.
- Jstor GlobalPlants. (2021). Jstor GlobalPlants. Recuperado el 30 de noviembre 2021 en: <https://plants.jstor.org/>
- Kassambara, A. (2017). *Practical guide to principal component methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra*. STHDA.
- King, R. M. y Robinson, H. (1987). The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 22, 1-581.
- King, R. M. y Robinson, H. (1995). Generic limits in the Alomiinae (Eupatorieae – Asteraceae), and new combinations in Brickelliastrum and Barroetia. *Phytologia*, 78, 125.
- Lessing, C. F. (1832). *Synopsis Generum Compositarum*. Berlin: Duncker & Humblot.
- Lê, S., Josse, J. y Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Linneo, C., Fabricius, J. C., Giseke, P. D. y Tuckerman, E. (1789). *Prælectiones in ordines naturales plantarum*. Boston, E.U.A.: Boston Society of Natural History.
- Mandel, J. R., Dikow, R. B., Siniscalchi, C. M., Thapa, R., Watson, L. E. y Funk, V. A. (2019). A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 14083–14088. <https://doi.org/10.1073/pnas.1903871116>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Recuperado en noviembre 2021 de: <https://www.R-project.org/>

- Robbiati, F. O., Amarilla, L. D., Anton, A. M. y Fortunato, R. H. (2017). Phenotypic variation in arid and semi-arid zones of southern South America: the case of *Senna* series *Aphyllae* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183, 454-473. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/bow012>
- Robinson, B. L. (1911). Revision of the genus *Barroetia*. *Contributions from the Gray Herbarium*, 39, 202-206.
- Robinson, B. L. (1913). A generic key to the Compositae-Eupatorieae. *In Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 49, 429-437.
- Schilling, E., Scott, R. W. y Panero, J. L. (2015a). A revised infrageneric classification for *Brickellia* (Asteraceae, Eupatorieae). *Phytotaxa*, 234, 151-158. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.234.2.5>
- Schilling, E.E., Panero, J. L., Crozier, B. S., Scott, R. W. y Dávila, P. (2015b). Bricklebrush (*Brickellia*) phylogeny reveals dimensions of the great Asteraceae radiation in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 161-170. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.02.007>
- Turner, B. L., Kim, K. J. y Norris, J. (1991). Taxonomic status of *Barroetia glutinosa* (Asteraceae, Eupatorieae) and its allies: Morphological evidence for the transfer of *Barroetia* to *Brickellia*. *Phytologia*, 71, 38-50.
- Turner, B. L. (1991). *Brickellia sonorana* (Asteraceae), a new species from Mexico belonging to the subgenus *Phanerostylis*. *Phytologia*, 71, 51-56.
- Turner, B. L. (1997). The Comps of Mexico, vol. 1, Eupatorieae. *Phytologia Memoirs*, 11, 1-272.
- Villaseñor, J. L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*, 96, 332-358. <https://doi.org/10.17129/botsci.1872>.

Von Brenchtold, F. y Presl. J. S. (1820). *O Prirozenosti Rostlin*. Praga: Krala Wiljma
Endersa.

APÉNDICE II. FILOGENIA DE SCHILLING ET AL. 2015.

E.E. Schilling et al. / Molecular Phylogenetics and Evolution 85 (2015) 161–170



APÉNDICE III. SCRIPT DEL MÉTODO DE SIDALUKAS.

```
library(ape)
library(MASS)
library(geiger)
library(cluster)
library(phytools)
library("geomorph")
library("babette")
##### ANALYZE REAL DATA BRICKELLIA
#Barroetea y Brickellia
## define the taxa by clades
EG <- c("Carminatia_tenuiflora6193", "Ageratina_wrightii8813")
Barroetea <- c("Brickellia_subuligera8811",
              "Brickellia_sonorana8149", "Brickellia_pavonii8866",
              "Brickellia_laxiflora3070", "Brickellia_coixtlahuaca6145",
              "Brickellia_huahuapana705")
Kuhnia <- c("Brickellia_scoparia8857")
Coleosanthus <- c("Brickellia_pendula7057", "Brickellia_lemmonii2507",
                 "Brickellia_secundiflora1839")
Brickellia <- c("Brickellia_grandiflora2688", "Brickellia_simplex1327",
               "Brickellia_monocephala19174")
Leptanthodium <- c("Brickellia_diffusa14650", "Brickellia_coulteri2836")
Microphyllae <- c("Brickellia_veronicifolia8812")
Gemmipedium <- c("Brickellia_spinulosa22722")
Phanerostylis <- c("Brickellia_pedunculosa8820", "Brickellia_problematica6784",
                  "Brickellia_coahuilensis2058")
Xerobrickellia <- c("Brickellia_cardiophylla6926",
                  "Brickellia_laciniata6869", "Brickellia_rhomboidea459")
#Define clades by linaeges
A <- Xerobrickellia
B <- c(Phanerostylis, Gemmipedium, Microphyllae, Barroetea, Brickellia,
      Leptanthodium, Kuhnia, Coleosanthus)
C <- c(Phanerostylis, Gemmipedium, Microphyllae)
D <- c(Barroetea, Brickellia,
      Leptanthodium, Kuhnia, Coleosanthus)
E <- Barroetea
f <- c(Brickellia,
      Leptanthodium, Kuhnia, Coleosanthus)
G <- Leptanthodium
H <- c(Brickellia, Kuhnia, Coleosanthus)
I <- Brickellia
J <- c(Kuhnia, Coleosanthus)
## load and define phylogeny
characintrees <- ape::read.nexus("Mol/Brickell_partsinburn.nex.run1.tre")
characintrees %>% length()
characintrees <- characintrees[sample(1:9900, size = 1000, replace = FALSE)]
class(characintrees)
## define trees for just A
n = length(characintrees)
n
Atrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Atrees[[i]] <- ape::drop.tip(phy = characintrees[[i]], c(EG, B))
  Atrees[[i]] <- compute.brlen(Atrees[[i], 1])
}
## define trees for just B
```

```

Btrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Btrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A))
  Btrees[[i]] <- compute.brlen(Btrees[[i]],1)
}
## define trees for just C
Ctrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Ctrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, D))
  Ctrees[[i]] <- compute.brlen(Ctrees[[i]],1)
}
## define trees for just D
Dtrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Dtrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C))
  Dtrees[[i]] <- compute.brlen(Dtrees[[i]],1)
}
## define trees for just E
Etrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Etrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C, f))
  Etrees[[i]] <- compute.brlen(Etrees[[i]],1)
}
## define trees for just f
ftrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  ftrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C, E))
  ftrees[[i]] <- compute.brlen(ftrees[[i]],1)
}
## define trees for just G
Gtrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Gtrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C, E, H))
  Gtrees[[i]] <- compute.brlen(Gtrees[[i]],1)
}
## define trees for just H
Htrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Htrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C, E, G))
  Htrees[[i]] <- compute.brlen(Htrees[[i]],1)
}
## define trees for just I
Itrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Itrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C, E, G, J))
  Itrees[[i]] <- compute.brlen(Itrees[[i]],1)
}
## define trees for just J
Jtrees <- vector("list", n)
for (i in 1:n){
  Jtrees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG, A, C, E, G, I))
  Jtrees[[i]] <- compute.brlen(Jtrees[[i]],1)
}
## load and define relative warp table for both groups
#in this case the PC are the warps, we used the first 4
#because explain almost 92% of variance

```

```

M_Brickcoord <- readland.tps("E:/M_B_ALL.tps",specID = "ID", readcurves = TRUE)
dimnames(M_Brickcoord)
sliders = rbind(define.sliders(c(3:27)), define.sliders(c(28:52)))
Y.gpa.M.all <- gpagen(M_Brickcoord, curves = sliders %>% as.matrix(),
                      ProcD = TRUE)
geomorph::gm.prcomp(Y.gpa.M.all$coords) -> PCAmean_Brickellia
PCAmean_Brickellia
PCAmean_Brickellia$x
warps <- read.table ("PCAM_Brick.txt")

Awarps <- warps[Atrees[[1]]$tip, ]
Bwarps <- warps[Btrees[[1]]$tip, ]
Cwarps <- warps[Ctrees[[1]]$tip, ]
Dwarps <- warps[Dtrees[[1]]$tip, ]
Ewarps <- warps[Etrees[[1]]$tip, ]
fwarps <- warps[ftrees[[1]]$tip, ]
Gwarps <- warps[Gtrees[[1]]$tip, ]
Hwarps <- warps[Htrees[[1]]$tip,
]
Iwarps <- warps[Itrees[[1]]$tip, ]
Jwarps <- warps[Jtrees[[1]]$tip, ]

Awarps <- Awarps*100
Bwarps <- Bwarps*100
Cwarps <- Cwarps*100
Dwarps <- Dwarps*100
Ewarps <- Ewarps*100
fwarps <- fwarps*100
Gwarps <- Gwarps*100
Hwarps <- Hwarps*100
Iwarps <- Iwarps*100
Jwarps <- Jwarps*100
## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR A

Aanswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Aanswer[[i]]<-phylomorphy(Atrees[[i]],
                                         Awarps)
}

save(Aanswer, file="FullAphyloM.rda")
Aanswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR B
Banswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Banswer[[i]]<-phylomorphy(Btrees[[i]],
                                         Bwarps)
}

save(Banswer, file="FullBphyloM.rda")
Banswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR C
Canswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Canswer[[i]]<-phylomorphy(Ctrees[[i]],

```

```

        Cwarps)
    }
    save(Canswer, file="FullCphyloM.rda")
    Canswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR D
Danswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Danswer[[i]]<-phylomorphy(Dtrees[[i]],
        Dwarps)
    }
    save(Danswer, file="FullDphyloM.rda")
    Danswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR E
Eanswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Eanswer[[i]]<-phylomorphy(ETrees[[i]],
        Ewarps)
    }
    save(Eanswer, file="FullEphyloM.rda")
    Eanswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR F
fanswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {fanswer[[i]]<-phylomorphy(ftrees[[i]],
        fwarps)
    }
    save(fanswer, file="FullfphyloM.rda")
    fanswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR G
Ganswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Ganswer[[i]]<-phylomorphy(Gtrees[[i]],
        Gwarps)
    }
    save(Ganswer, file="FullGphyloM.rda")
    Ganswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR H
Hanswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Hanswer[[i]]<-phylomorphy(Htrees[[i]],
        Hwarps)
    }
    save(Hanswer, file="FullHphyloM.rda")
    Hanswer[[1]]

## CONDUCT PHYLOMORPHOSPACE ANALYSIS FOR I
Ianswer <- vector("list", n)

for (i in 1:n) {Ianswer[[i]]<-phylomorphy(Itrees[[i]],
        Iwarps)
    }

```

```

save(Ianswer, file="FullIphyloM.rda")
Ianswer[[1]]

## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR A
load(file="FullAphyloM.rda")
n
Aresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Aresults[i, ] <- phylomorphostats(Aanswer[[i]],
          Atrees[[i]],
          Awarps)
}
save(Aresults, file="FullAstats1.rda")
colnames(Bresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "Idensity1",
"Idensity2", "Idensity3", "brcor", "brsig")
Aresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR B
load(file="FullBphyloM.rda")
n
Bresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Bresults[i, ] <- phylomorphostats(Banswer[[i]],
          Btrees[[i]],
          Bwarps)
}
save(Bresults, file="FullBstats1.rda")
colnames(Bresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "Idensity1",
"Idensity2", "Idensity3", "brcor", "brsig")
Bresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR C
load(file="FullCphyloM.rda")
n
Cresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Cresults[i, ] <- phylomorphostats(Canswer[[i]],
          Ctrees[[i]],
          Cwarps)
}
save(Cresults, file="FullCstats1.rda")
colnames(Cresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "Idensity1",
"Idensity2", "Idensity3", "brcor", "brsig")
Cresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR D
load(file="FullDphyloM.rda")
n
Dresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Dresults[i, ] <- phylomorphostats(Danswer[[i]],
          Dtrees[[i]],
          Dwarps)
}
save(Dresults, file="FullDstats1.rda")
colnames(Dresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "Idensity1",
"Idensity2", "Idensity3", "brcor", "brsig")
Dresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR E
load(file="FullEphyloM.rda")
n
Eresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Eresults[i, ] <- phylomorphostats(Eanswer[[i]],

```

```

        Etrees[[i]],
        Ewarps)
    }
save(Eresults, file="FullESTATS1.rda")
colnames(Eresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Eresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR F
load(file="FullfphyloM.rda")
n
fresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {fresults[i, ] <- phylomorphostats(fanswer[[i]],
        ftrees[[i]],
        fwarps)
}
save(fresults, file="FullfSTATS1.rda")
colnames(fresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
fresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR G
load(file="FullGphyloM.rda")
n
Gresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Gresults[i, ] <- phylomorphostats(Ganswer[[i]],
        Gtrees[[i]],
        Gwarps)
}
save(Gresults, file="FullGSTATS1.rda")
colnames(Gresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Gresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR H
load(file="FullHphyloM.rda")
n
Hresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Hresults[i, ] <- phylomorphostats(Hanswer[[i]],
        Htrees[[i]],
        Hwarps)
}
save(Hresults, file="FullHSTATS1.rda")
colnames(Hresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Hresults
## CALCULATE PHYLOMORPHOSPACE STATS FOR I
load(file="FullIphyloM.rda")
n
Iresults <- matrix(0, nrow=n, ncol=12)
for (i in 1:n) {Iresults[i, ] <- phylomorphostats(Ianswer[[i]],
        Itrees[[i]],
        Iwarps)
}
save(Iresults, file="FullISTATS1.rda")
colnames(Iresults)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Iresults

```



```
##### SIMULATE BRANCH LENGTHS AND CHARACTER EVOLUTION ON ACTUAL TREES
```

```
## designate variance-covariance matrix  
PCAmean_Brickellia$d  
round(PCAmean_Brickellia$d, 5)  
vcv <- c(0.00792, 0, 0, 0, 0, 0.00189, 0, 0, 0, 0, 0.00077, 0, 0, 0, 0, 0.00056)  
dim(vcv) <- c(4, 4)
```

```
## SET UP LISTS TO HOLD SIMULATION OUTPUT
```

```
trees <- vector("list", n)  
ultratrees <- vector("list", n)  
Atrees <- vector("list", n)  
Asims <- vector("list", n)  
Apms <- vector("list", n)  
Astats <- matrix(0, n, 12)  
Btrees <- vector("list", n)  
Bsims <- vector("list", n)  
Bpms <- vector("list", n)  
Bstats <- matrix(0, n, 12)  
Ctrees <- vector("list", n)  
Csims <- vector("list", n)  
Cpms <- vector("list", n)  
Cstats <- matrix(0, n, 12)  
Dtrees <- vector("list", n)  
Dsims <- vector("list", n)  
Dpms <- vector("list", n)  
Dstats <- matrix(0, n, 12)  
Etrees <- vector("list", n)  
Esims <- vector("list", n)  
Epms <- vector("list", n)  
Estats <- matrix(0, n, 12)  
ftrees <- vector("list", n)  
fsims <- vector("list", n)  
fpms <- vector("list", n)  
fstats <- matrix(0, n, 12)
```

```
## drop outgroups from each tree
```

```
for (i in 1:n){  
  
  trees[[i]] <- drop.tip(characintrees[[i]], c(EG))}
```

```
## ultrametricize each tree using Schilling et al. 2015
```

```
for (i in 1:n) {  
  lambda = 1.0141  
  mu = 0.5707  
  ultratrees[[i]] <- ultrametricize.yr(trees[[i]], mu=mu, lambda=lambda, rho=0.4434)  
}
```

```
## split trees into all clades (this case sections)
```

```
for (i in 1:n) {  
  Atrees[[i]] <- drop.tip(ultratrees[[i]], B)  
  Btrees[[i]] <- drop.tip(ultratrees[[i]], c(A))  
  Ctrees[[i]] <- drop.tip(ultratrees[[i]], c(A, D))  
  Dtrees[[i]] <- drop.tip(ultratrees[[i]], c(A, C))
```

```

Etrees[[i]] <- drop.tip(ultratrees[[i]], c(A, C, f))
ftrees[[i]] <- drop.tip(ultratrees[[i]], c(A, C, E))
}

## SIMULATE BROWNIAN EVOLUTION on each clade
#CLADE A
for (i in 1:(n)) {
  Asims[[i]] <- sim.char(Atrees[[i]], vcv, model = "BM")
}
Asims
save(Asims, file="Asims.rda")
## DISCARD BRANCH LENGTH INFO AND CALCULATE
#PHYLOMORPHOSPACE FOR EACH SIMULATION on CLADE A
for (i in 1:(n)) {
  Atrees[[i]]<- compute.brln(Atrees[[i]], 1)
  Apms[[i]] <- phylomorphy(Atrees[[i]], Asims[[i]][,1])
}
Apms
save(Apms, file="Apms.rda")
## CALCULATE PHYLOMORPHOSTATS FOR EACH SIMULATION on CLADE A
for (i in 1:(n)) {
  Astats[i, ] <- phylomorphostats(Apms[[i]],
                                Atrees[[i]],
                                Asims[[i]][,1])
}

colnames(Astats)<- c("mean.mbrln", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Astats
save(Astats, file="Astats2.rda")

###REPEAT ALL FOR CLADE B
for (i in 1:(n)) {
  Bsims[[i]] <- sim.char(Btrees[[i]], vcv, model = "BM")
}
Bsims
save(Bsims, file="Bsims.rda")
## DISCARD BRANCH LENGTH INFO AND CALCULATE
#PHYLOMORPHOSPACE FOR EACH SIMULATION on CLADE B
for (i in 1:(n)) {
  Btrees[[i]]<- compute.brln(Btrees[[i]], 1)
  Bpms[[i]] <- phylomorphy(Btrees[[i]], Bsims[[i]][,1])
}
Bpms
save(Bpms, file="Bpms.rda")
## CALCULATE PHYLOMORPHOSTATS FOR EACH SIMULATION on CLADE B
for (i in 1:(n)) {
  Bstats[i, ] <- phylomorphostats(Bpms[[i]],
                                Btrees[[i]],
                                Bsims[[i]][,1])
}

colnames(Bstats)<- c("mean.mbrln", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Bstats

```

```

save(Bstats, file="Bstats2.rda")

###REPEAT ALL FOR CLADE C
for (i in 1:(n)) {
  Csims[[i]] <- sim.char(Ctrees[[i]], vcv, model = "BM")
}
Csims
save(Csims, file="Csims.rda")
## DISCARD BRANCH LENGTH INFO AND CALCULATE
##PHYLOMORPHOSPACE FOR EACH SIMULATION on CLADE C
for (i in 1:(n)) {
  Ctrees[[i]]<- compute.brlen(Ctrees[[i]], 1)
  Cpms[[i]] <- phylomorphy(Ctrees[[i]], Csims[[i]][,1])
}
Cpms
save(Cpms, file="Cpms.rda")
## CALCULATE PHYLOMORPHOSTATS FOR EACH SIMULATION on CLADE C
for (i in 1:(n)) {
  Cstats[i, ] <- phylomorphostats(Cpms[[i]],
                                Ctrees[[i]],
                                Csims[[i]][,1])
}

colnames(Cstats)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Cstats
save(Cstats, file="Cstats2.rda")

###REPEAT ALL FOR CLADE D
for (i in 1:(n)) {
  Dsims[[i]] <- sim.char(Dtrees[[i]], vcv, model = "BM")
}
Dsims
save(Dsims, file="Dsims.rda")
## DISCARD BRANCH LENGTH INFO AND CALCULATE
##PHYLOMORPHOSPACE FOR EACH SIMULATION on CLADE D
for (i in 1:(n)) {
  Dtrees[[i]]<- compute.brlen(Dtrees[[i]], 1)
  Dpms[[i]] <- phylomorphy(Dtrees[[i]], Dsims[[i]][,1])
}
Dpms
save(Dpms, file="Dpms.rda")
## CALCULATE PHYLOMORPHOSTATS FOR EACH SIMULATION on CLADE D
for (i in 1:(n)) {
  Dstats[i, ] <- phylomorphostats(Dpms[[i]],
                                Dtrees[[i]],
                                Dsims[[i]][,1])
}

colnames(Dstats)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Dstats
save(Dstats, file="Dstats2.rda")

```

```

###REPEAT ALL FOR CLADE E
for (i in 1:(n)) {
  Esims[[i]] <- sim.char(Etrees[[i]], vcv, model = "BM")
}
Esims
save(Esims, file="Esims.rda")
## DISCARD BRANCH LENGTH INFO AND CALCULATE
##PHYLOMORPHOSPACE FOR EACH SIMULATION on CLADE E
for (i in 1:(n)) {
  Etrees[[i]]<- compute.brlen(Etrees[[i]], 1)
  Epms[[i]] <- phylomorpho(Etrees[[i]], Esims[[i]][,1])
}
Epms
save(Epms, file="Epms.rda")
## CALCULATE PHYLOMORPHOSTATS FOR EACH SIMULATION on CLADE E
for (i in 1:(n)) {
  Estats[i, ] <- phylomorphostats(Epms[[i]],
                                Etrees[[i]],
                                Esims[[i]][,1])
}

colnames(Estats)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
Estats
save(Estats, file="Estats2.rda")

###REPEAT ALL FOR CLADE F
for (i in 1:(n)) {
  fsims[[i]] <- sim.char(ftrees[[i]], vcv, model = "BM")
}
fsims
save(fsims, file="fsims.rda")
## DISCARD BRANCH LENGTH INFO AND CALCULATE
##PHYLOMORPHOSPACE FOR EACH SIMULATION on CLADE F
for (i in 1:(n)) {
  ftrees[[i]]<- compute.brlen(ftrees[[i]], 1)
  fpms[[i]] <- phylomorpho(ftrees[[i]], fsims[[i]][,1])
}
fpms
save(fpms, file="fpms.rda")
## CALCULATE PHYLOMORPHOSTATS FOR EACH SIMULATION on CLADE F
for (i in 1:(n)) {
  fstats[i, ] <- phylomorphostats(fpms[[i]],
                                ftrees[[i]],
                                fsims[[i]][,1])
}

colnames(fstats)<- c("mean.mbrlen", "var", "tau", "sig", "variance", "volume", "sumvolume", "ldensity1",
"ldensity2", "ldensity3", "brcor", "brsig")
fstats
save(fstats, file="fstats2.rda")

### CALCULATE STATISTICS COMPARING REAL CLADES TO SIMULATED CLADES

```

```

load(file="FullAphyloM.rda")
load(file="FullBphyloM.rda")
load(file="FullCphyloM.rda")
load(file="FullDphyloM.rda")
load(file="FullEphyloM.rda")
load(file="FullfphyloM.rda")

load(file="FullASTATS1.rda")
load(file="FullBkSTATS1.rda")
load(file="FullCSTATS1.rda")
load(file="FullDSTATS1.rda")
load(file="FullESTATS1.rda")
load(file="FullfSTATS1.rda")

## Calculate Stats for tests of scenario 1

## mean and SD
mean.ma1 <- mean(Aresults[,1]); mean.ma1
sd.ma1 <- sd(Aresults[,1]); sd.ma1

mean.mc2 <- mean(Bresults[,1]);mean.mc2
sd.mc2 <- sd(Bresults[,1]); sd.mc2

mean.ma3 <- mean(Cresults[,1]);mean.ma3
sd.ma3 <- sd(Cresults[,1]); sd.ma3

mean.mc4 <- mean(Dresults[,1]);mean.mc4
sd.mc4 <- sd(Dresults[,1]); sd.mc4

mean.ma5 <- mean(Eresults[,1]);mean.ma5
sd.ma5 <- sd(Eresults[,1]); sd.ma5

mean.mc6 <- mean(fresults[,1]); mean.mc6
sd.mc6 <- sd(fresults[,1]); sd.mc6

## MA/MB
n=length(Aanswer)
n
mratio1 <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ mratio[[i]] <- Aresults[i,1]/Bresults[i,1]
}
mean.mratio1 <- mean(mratio)
sd.mratio1 <- sd(mratio)

## MC/MD
n=length(Aanswer)
n
mratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ mratio[[i]] <- Cresults[i,1]/Dresults[i,1]
}
mean.mratio2 <- mean(mratio)
sd.mratio2 <- sd(mratio)

## ME/MF
n=length(Aanswer)
n

```

```

mratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ mratio[[i]] <- Eresults[i,1]/fresults[i,1]
}
mean.mratio3 <- mean(mratio)
sd.mratio3 <- sd(mratio)

## Calculate Stats for tests of scenario 2

## mean and SD
mean.d1A <- mean(Aresults[,8]); mean.d1A
sd.d1A <- sd(Aresults[,8]); sd.d1A
mean.d1B <- mean(Bresults[,8]); mean.d1B
sd.d1B <- sd(Bresults[,8]); sd.d1B
mean.d1C <- mean(Cresults[,8]); mean.d1C
sd.d1C <- sd(Cresults[,8]); sd.d1C
mean.d1D <- mean(Dresults[,8]); mean.d1D
sd.d1D <- sd(Dresults[,8]); sd.d1D
mean.d1E <- mean(Eresults[,8]); mean.d1E
sd.d1E <- sd(Eresults[,8]); sd.d1E
mean.d1F <- mean(fresults[,8]); mean.d1F
sd.d1F <- sd(fresults[,8]); sd.d1F

mean.d2A <- mean(Aresults[,9]); mean.d2A
sd.d2A <- sd(Aresults[,9]); sd.d2A
mean.d2B <- mean(Bresults[,9]); mean.d2B
sd.d2B <- sd(Bresults[,9]); sd.d2B
mean.d2C <- mean(Cresults[,9]); mean.d2C
sd.d2C <- sd(Cresults[,9]); sd.d2C
mean.d2D <- mean(Dresults[,9]); mean.d2D
sd.d2D <- sd(Dresults[,9]); sd.d2D
mean.d2E <- mean(Eresults[,9]); mean.d2E
sd.d2E <- sd(Eresults[,9]); sd.d2E
mean.d2F <- mean(fresults[,9]); mean.d2F
sd.d2F <- sd(fresults[,9]); sd.d2F

## D1B/D1A
n=length(Aanswer)
d1ratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ d1ratio[[i]] <- Bresults[i,8]/Aresults[i,8]
}

mean.d1ratio <- mean(d1ratio); mean.d1ratio
sd.d1ratio <- sd(d1ratio); sd.d1ratio
## D2B/D2A
n=length(Aanswer)
d2ratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ d2ratio[[i]] <- Bresults[i,9]/Aresults[i,9]
}
mean.d2ratio <- mean(d2ratio); mean.d2ratio
sd.d2ratio <- sd(d2ratio); sd.d2ratio

## D1D/D1C
n=length(Aanswer)
d1ratio <- vector("numeric", n)

```

```

for (i in 1:n){ d1ratio[[i]] <- Dresults[i,8]/Cresults[i,8]
}

mean.d1ratio <- mean(d1ratio); mean.d1ratio
sd.d1ratio <- sd(d1ratio); sd.d1ratio
## D2D/D2C
n=length(Aanswer)
d2ratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ d2ratio[[i]] <- Dresults[i,9]/Cresults[i,9]
}
mean.d2ratio <- mean(d2ratio); mean.d2ratio
sd.d2ratio <- sd(d2ratio); sd.d2ratio

## D1F/D1E
n=length(Aanswer)
d1ratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ d1ratio[[i]] <- fresults[i,8]/Eresults[i,8]
}

mean.d1ratio <- mean(d1ratio); mean.d1ratio
sd.d1ratio <- sd(d1ratio); sd.d1ratio
## D2B/D2A
n=length(Aanswer)
d2ratio <- vector("numeric", n)
for (i in 1:n){ d2ratio[[i]] <- fresults[i,9]/Eresults[i,9]
}
mean.d2ratio <- mean(d2ratio); mean.d2ratio
sd.d2ratio <- sd(d2ratio); sd.d2ratio

## STATS BASED ON SIMULATED PHYLOMORPHOSPACES

load(file="Astats2.rda")
load(file="Bstats2.rda")
load(file="Cstats2.rda")
load(file="Dstats2.rda")
load(file="Estats2.rda")
load(file="fstats2.rda")

###CLADES A vs B
## MORPHOMETRIC BRANCH LENGTH
msimratio1 <- Astats[ ,1]/Bstats[ ,1]
mean(msimratio1)
sd(msimratio1)
r = length(msimratio1)
r
mtest<-(msimratio1< mean.mratio1)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) { if (mtest[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (mtest[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
MP <- above/r
MP

## LINEAGE DENSITY 1
d1simratio <- Bstats[ ,8]/Astats[ ,8]

```

```

mean(d1simratio)
r = length(d1simratio)
d1test<-(d1simratio<mean.d1ratio)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (d1test[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (d1test[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
D1P <- above/r
D1P
## LINEAGE DENSITY 2
d2simratio <- Bstats[ ,9]/Astats[ ,9]
mean(d2simratio)

r = length(d2simratio)
d2test<-(d2simratio<mean.d2ratio)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (d2test[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (d2test[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
D2P <- above/r
D2P

###CLADES C vs D
## MORPHOMETRIC BRANCH LENGTH
msimratio1 <- Cstats[ ,1]/Dstats[ ,1]
mean(msimratio1)
sd(msimratio1)
r = length(msimratio1)
r
mtest<-(msimratio1< mean.mratio2)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (mtest[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (mtest[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
MP <- above/r
MP

## LINEAGE DENSITY 1
d1simratio <- Dstats[ ,8]/Cstats[ ,8]
mean(d1simratio)
sd(d1simratio)
r = length(d1simratio)
d1test<-(d1simratio<mean.d1ratio)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (d1test[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (d1test[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
D1P <- above/r
D1P
## LINEAGE DENSITY 2
d2simratio <- Dstats[ ,9]/Cstats[ ,9]
mean(d2simratio)

```



```

sd(d2simratio)
r = length(d2simratio)
d2test<-(d2simratio<mean.d2ratio)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (d2test[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (d2test[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
D2P <- above/r
D2P

```

```

###CLADES E vs F
## MORPHOMETRIC BRANCH LENGTH
msimratio1 <- Estats[ ,1]/fstats[ ,1]
mean(msimratio1)
sd(msimratio1)
r = length(msimratio1)
r
mtest<-(msimratio1< mean.mratio3)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (mtest[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (mtest[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
MP <- above/r
MP

```

```

## LINEAGE DENSITY 1
d1simratio <- fstats[ ,8]/Estats[ ,8]
mean(d1simratio)
sd(d1simratio)
r = length(d1simratio)
d1test<-(d1simratio<mean.d1ratio)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (d1test[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (d1test[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
D1P <- above/r
D1P

```

```

## LINEAGE DENSITY 2
d2simratio <- fstats[ ,9]/Estats[ ,9]
mean(d2simratio)
sd(d2simratio)
r = length(d2simratio)
d2test<-(d2simratio<mean.d2ratio)
above = 0
below = 0
for (i in 1:r) {   if (d2test[[i]]==TRUE) below <- below+1
if (d2test[[i]]==FALSE) above <- above+1
}
D2P <- above/r
D2P

```

APÉNDICE IV. ARCHIVO TPS.

LM=52

-0.143240476788845 -0.00524083677320154
0.175229998461546 -0.00179086745204016
-0.128837306323367 -0.0167091647927511
-0.127974645633699 -0.0380755545304144
-0.130997930586875 -0.0510875513117936
-0.131359549196558 -0.0594576179331537
-0.131411258973549 -0.0705965498739436
-0.133071093018991 -0.0813220216245946
-0.130916384995579 -0.0904986347679619
-0.119121817645438 -0.104127370936112
-0.098116902253902 -0.121118932153053
-0.0653849738359046 -0.12238662047148
-0.0342494824286663 -0.127779968142311
-0.00679108847539238 -0.119558036699947
0.015190337881165 -0.110566605240452
0.0320540162711604 -0.10240665614316
0.0510423486017727 -0.095819162556195
0.0673399430688059 -0.0846135338219057
0.0808866907809098 -0.0746056616607313
0.0974720859292924 -0.0589607158916247
0.108932870654765 -0.0530370965100531
0.122578938003674 -0.0412732186059877
0.136726264151965 -0.0358497209984562
0.146408521403356 -0.0248635639178963
0.158312366430747 -0.0167435796818202
0.170758801875198 -0.00792931666689543
0.172469237246955 -0.00511969493426767
-0.129622663695372 0.00785968993658006
-0.128009838700277 0.034047234354444
-0.131098815182473 0.0483348256166924
-0.132733020971217 0.0588462686988999
-0.131923825922044 0.0679979325289066
-0.128963089252446 0.0798888693915416
-0.129528045461751 0.089988195086135
-0.120616934793523 0.104254457413792
-0.101124378268476 0.117406169068702
-0.072432660050373 0.131943319869763
-0.0388124858655262 0.127410424723325
-0.0111053380794908 0.119111803507667
0.0159213346785242 0.118816195478682
0.0395912548920098 0.102263249742166
0.0491419474030866 0.0946929880876235
0.0654402021586963 0.0878078394042548
0.0900049777640945 0.0759390049137764
0.0934992863342508 0.0596926975970297
0.109580172546424 0.0531890974062438
0.123487783514569 0.0410739051357105
0.13003276904285 0.0311230945608143
0.147783049727925 0.0240781312769086
0.159675375810411 0.0153843935745039
0.167069655590633 0.00950456414901148
0.172445425250546 0.00204844190660906
ID=Brickellia_rhomboidea459

LM=52

-0.131698559919189 -0.00559180112652149
0.192075805493866 -0.00207049648648192
-0.12118433917258 -0.0144018415502779
-0.128377988348533 -0.0415706547054943
-0.132031108610434 -0.0533376801730274
-0.133000857311607 -0.0610898458150586
-0.133597381644369 -0.0715490902300265
-0.132374215925068 -0.0802893344402628
-0.13189053387651 -0.0899124440183558
-0.123709143177437 -0.107424558659333
-0.099901909611926 -0.123458748931919
-0.0645181933463058 -0.12776422539012
-0.0333361776325679 -0.123598348539321
-0.00796272236452797 -0.115995364358121
0.0147213558119021 -0.106765325352274
0.0319617850846306 -0.0966459915960462
0.0474864404750917 -0.0853137203251838
0.0613889750975177 -0.0743547618366605
0.0737268323984225 -0.0646005249102473
0.0895655732193145 -0.0522199186752279
0.103982127311546 -0.0416979505228842
0.117826086759237 -0.0333602840265779
0.132152083936575 -0.025651940608458
0.147041394808644 -0.0191137969311609
0.160805791124529 -0.0148662589152722
0.176423187955812 -0.0100852124463372
0.190668657637535 -0.00425950262066549
-0.121212437265236 0.00713182442445348
-0.131610137722918 0.037401991302281
-0.134724342425815 0.0495765713931585
-0.135419786728121 0.060400210851034
-0.13596701018375 0.0692117174442736
-0.136589288324908 0.0799014042658926
-0.135129559032164 0.0916728653093476
-0.130215531530966 0.10936974481678
-0.102476772395806 0.127702465837693
-0.0700391101927847 0.132342939857233
-0.0391855670326432 0.12794035345227
-0.00736526795543923 0.11690755549405
0.0151088695324283 0.106651313600234
0.0323619268341194 0.0951928285237655
0.0475990007201256 0.0856358513037051
0.0612930315968968 0.0763284948186008
0.078676209152575 0.0635338134823363
0.0890251304301333 0.0558331626004766
0.103783318114796 0.0443385840671743
0.118835584872048 0.0337947817869136
0.129404020629479 0.0267024873906634
0.146019471281134 0.0167547882355395
0.161044153561545 0.0108536393512321
0.173601932337889 0.00759635525253942
0.190506455246052 0.000591471880449053
ID=Brickellia_cardiophylla6926

LM=52

-0.183095400913503 0.00180550562824327
0.182498157213631 -0.0010519655436899
-0.169300854407485 -0.0109892933754347
-0.138544902542303 -0.0406582542156342
-0.132349477974589 -0.0449647609141625
-0.120332521027177 -0.0501751898746753
-0.116652174824721 -0.0669852397707415
-0.124439080317054 -0.085134356820242
-0.131771044049349 -0.101810259450862
-0.114477540569019 -0.106248468462878
-0.0921147463404655 -0.10445921802358
-0.0774588840081845 -0.152771835427928
-0.0147200248206721 -0.132120585108863
-0.0158972480289081 -0.0988669465907898
0.00172941654216292 -0.0890804913570792
0.0269005229842801 -0.0728869062277961
0.0371203146121328 -0.0905803602366983
0.058403751884309 -0.0938925513959426
0.0820203622697825 -0.0779164896016969
0.101100152520923 -0.0550189423632544
0.114325515114345 -0.0589527408353688
0.117896437551245 -0.0433771951825077
0.129458068066095 -0.0249000278911606
0.153617761009085 -0.0181111485211025
0.155975804115687 -0.0213002208497128
0.174150518934184 -0.0108148018754285
0.177793353029045 -0.00463052251166704
-0.174193459920453 0.0092162075466471
-0.13596972895107 0.0334526391979663
-0.128704816124676 0.0402356185543675
-0.124454885476629 0.045883512227964
-0.116079046237764 0.0558156373981624
-0.100800138546797 0.0708028529845533
-0.112748855730193 0.106720077214233
-0.12368171753229 0.103408510539293
-0.0988365585748877 0.118036300321477
-0.0678878678774081 0.113911430099974
-0.0491298342430247 0.12794764775167
-0.000216193674490936 0.138108014691674
0.0155952408724817 0.110370773085835
0.02385398009718 0.0746642379810058
0.0453928279991516 0.0744166283149518
0.0495132678161468 0.079943167295578
0.0834129024804809 0.0816279408585042
0.0958263193873526 0.075347352366775
0.11892159884898 0.0568176063935666
0.117242666084351 0.0340440563297081
0.122685285545817 0.0237885521328789
0.148092197945585 0.0160746549276338
0.164202951064566 0.0224656694697753
0.172272685502575 0.0111726389822983
0.178705229334474 0.00453808804648566
ID=Brickellia_laciniata6869

LM=52

-0.244652076849084 -0.00122309701687779
0.252457855593124 0.00256944686991763
-0.235049895682131 -0.0166445697560004
-0.139604864289685 -0.0378833822268089
-0.133590158014514 -0.0525541527711383
-0.136980498845946 -0.0543024666270834
-0.131860301027105 -0.0607366214964088
-0.113706517148484 -0.0630079699405857
-0.10057971427045 -0.0778431246151529
-0.11018742717256 -0.071917305743748
-0.0811683795448264 -0.0740949087339361
-0.05300231567196 -0.0985416242771107
-0.0508470896188133 -0.100749908907556
-0.0340840539589553 -0.0724078573433255
-0.00495606015846057 -0.0750919415089454
0.00762065723866686 -0.0600337328616389
0.0385638150809794 -0.041116644781031
0.070787744834475 -0.0591723667838648
0.065700065702973 -0.0618558666438818
0.0802974519489474 -0.037662875768488
0.101393069961136 -0.0330640255473485
0.118476605537209 -0.0191704512124146
0.139199459014432 -0.0213310674476458
0.153510601275253 -0.0227090771927505
0.163916805054722 -0.01390918055053
0.18053845116005 -0.00941853445154373
0.241096658994683 -0.00151393925450642
-0.235122850761101 0.0111327222735559
-0.140377980484409 0.0298861589953844
-0.137091881303462 0.0412012147645268
-0.132315915619514 0.0522896456553345
-0.1238804350044 0.0546640693318162
-0.105146148408213 0.0796238654497418
-0.108385068752648 0.101252631457811
-0.128675222975915 0.0890146859705804
-0.095272676812999 0.0813862869302168
-0.0637393768913593 0.0774613016077617
-0.0540581523423691 0.0921915379756333
-0.0221439345468533 0.0862027080835977
-0.0168427718776152 0.0668917672968875
0.0287126658963128 0.0481585986700658
0.0488192189680373 0.0729660067546528
0.0346501729771191 0.0602034663914134
0.0732914599847474 0.0317510221352775
0.0928878277199661 0.0445227666140184
0.0991204479317698 0.0347099743333046
0.123506561730955 0.0260402735532708
0.133466783202235 0.0256725494893517
0.149019823319927 0.0145256613556073
0.166520027561262 0.0134133091589914
0.178841816950674 0.0127917104363306
0.239460239309824 0.00572668188535861
ID=Brickellia_spinulosa22722

LM=52

-0.190091852585429 -0.00324286732261296

0.199737641459899 -0.000174218632817567
-0.18348039344392 -0.0114247790417482
-0.143278387666507 -0.0441720058566297
-0.137872701020215 -0.0522584880293302
-0.132421930158965 -0.058417048162221
-0.124832812299943 -0.0660871348765438
-0.123969297699675 -0.0719463597014421
-0.120612721943669 -0.0780375191343194
-0.104869814278973 -0.0848517471737613
-0.0922164471149835 -0.0942264923433266
-0.0667442298865501 -0.0956583700882047
-0.0329084585939255 -0.0941534935143118
-0.0126448552469199 -0.0916824769533685
0.00356581878412485 -0.0874794691497432
0.0222965293640245 -0.0799304562841777
0.043547179134968 -0.0758505946377373
0.05918176117265 -0.0673397549391895
0.074348437824486 -0.0666567846285015
0.0948311980620626 -0.0609177314083297
0.111450886126509 -0.0542476433601418
0.125140176372574 -0.0478206279264512
0.138468170826555 -0.041301316800807
0.153274063821007 -0.0379329843577499
0.168289403844493 -0.0302275110399316
0.184059057697858 -0.0194463318906805
0.19610566819479 -0.00545699288382556
-0.187263598566406 0.00439435471926644
-0.147474293549233 0.0439009337135618
-0.14224985080675 0.0519346895739565
-0.135378238000839 0.0598504541894913
-0.129359442121033 0.0658231242840774
-0.125137558363562 0.0709671501613181
-0.117924204500733 0.074090274920548
-0.103112051904413 0.0820779686215435
-0.0903550643867112 0.0998027664408679
-0.0747175030440859 0.101135927294541
-0.0452101676134975 0.0990130695536453
-0.0145454720448272 0.0857359497936488
0.00755546899914671 0.0878214410651474
0.0275471504227082 0.0842379378148382
0.0427555105804965 0.0771250102324855
0.0587088837731087 0.0682831857330617
0.0797307551338082 0.0661736002473901
0.0924731516073641 0.0628232860866415
0.110265231487328 0.0541193302056172
0.126981041446586 0.0484095651934612
0.137494428735999 0.0427590154452843
0.154635653700079 0.0352621534580909
0.168041681010546 0.0275588352950374
0.181457196184927 0.0206026495121391
0.195656102544572 0.00502690445266681
ID=Brickellia_coahuilensis2058

LM=52

-0.210020959199526 0.00370352814815935
0.202027439604365 0.00272488445446789

-0.194816402214401 -0.00978018191131689
-0.138994058355293 -0.0404927295819484
-0.13802639933566 -0.0518156697695301
-0.133740252776555 -0.0569366603584803
-0.130082591345734 -0.0590303204750566
-0.125076436137082 -0.0617206107790659
-0.118507994009855 -0.0661749236972436
-0.110312015990511 -0.0698581440339978
-0.0914970466270215 -0.0763010946280428
-0.0611453793420642 -0.0836651884617051
-0.0379126535356792 -0.0889024136090242
-0.0155277508997372 -0.084909530105621
0.0114083249511788 -0.0844030044958856
0.0293531846551589 -0.0814034392769473
0.0466673143770431 -0.0795731158996154
0.0638567958999263 -0.0755717688460382
0.0796865951877758 -0.072235079306709
0.0996185461135297 -0.0655840782635847
0.115500619758625 -0.0608519459059176
0.131359015344031 -0.0564546007121491
0.146763800579276 -0.0485075709526753
0.161619716781519 -0.0396318294060781
0.172778871864186 -0.0298871906186651
0.18464750818545 -0.0193013413777899
0.195285002821744 -0.00774122301596404
-0.198736517970927 0.0176000406248201
-0.142251229996387 0.0379188221151536
-0.138681510432782 0.0467975693041635
-0.130880172361099 0.0526297267356369
-0.125848981585252 0.0608241698842654
-0.12226911665115 0.0668991843312501
-0.115969463046865 0.0680741622548388
-0.11249495791659 0.0687604754066594
-0.0884033170519951 0.0747051824600307
-0.0678158971320012 0.0820390563198216
-0.0473653973605829 0.0841703598629165
-0.0157212299149741 0.0796412921726903
0.00845244782763653 0.0788813875025412
0.0292391291847669 0.0765708104629953
0.0442100837148301 0.0746010012834855
0.0602846723939734 0.0725543227585305
0.083266964055265 0.06763803720122
0.0949110886947888 0.0652046269370535
0.114620954458176 0.061458238034517
0.132163115841847 0.0546696123178859
0.144812509546012 0.0497542978277209
0.162014692047104 0.0402997243223709
0.173608932095028 0.0313102229929444
0.186203568475103 0.0249184868028449
0.194740885679521 0.0132755422924729
ID=Brickellia_pedunculosa8820

LM=52

-0.153702507991982 0.0019055232719464
0.172974105184143 -0.00119249604847082
-0.137293295331811 -0.0147304801862343

-0.128855374991789 -0.0368920423912113
-0.128443598505074 -0.0514460964171847
-0.128246182278904 -0.0596982065646568
-0.124072086035843 -0.0715236912204203
-0.126962933012099 -0.0794497843952039
-0.125075781368021 -0.0865808924349526
-0.118279609684245 -0.100985783043632
-0.104259987325471 -0.122569042079928
-0.0661252863637397 -0.134899262852504
-0.0322183360745622 -0.12963381132409
-0.00559220519422361 -0.123662462353788
0.0169383312757051 -0.111914374324505
0.0326549910516946 -0.105723287784584
0.0540877050876593 -0.0950835538079651
0.0659026041093816 -0.0803551321290826
0.0753826059611964 -0.0702480076913504
0.0956660560174446 -0.0631723093396554
0.112119539315596 -0.0553540889719606
0.123986095503115 -0.0431335851592893
0.136537713356599 -0.0329895196624056
0.149347598401871 -0.0253681497934589
0.158717113416783 -0.016136260354524
0.170193214019122 -0.00471100859638851
0.16926276429522 -0.00656717013382245
-0.137829732189967 0.0184836898602024
-0.130273188760701 0.0323047543739507
-0.126314058503347 0.047063425154632
-0.124019330903673 0.0604922622503334
-0.123881577473798 0.0698079827332124
-0.122675834422849 0.0800992379271186
-0.12158215993695 0.0858469885710013
-0.121979802661624 0.101589022029189
-0.100897648838345 0.115430581526141
-0.0758219178819569 0.132603568416487
-0.0403366825721625 0.132941365443306
-0.00539403007122056 0.12516796792794
0.0172959602693807 0.112303675645368
0.0361217862605684 0.104346839762647
0.049678107013487 0.0891362885557133
0.0647333992794114 0.0866859852239231
0.083793563473555 0.0713319595751859
0.0952269767895729 0.0641122610762837
0.113903756803704 0.0593597331893143
0.12438240125314 0.0434055244789996
0.137270952264489 0.0374863522459997
0.152933793262829 0.028816792897219
0.160766654387825 0.0171206053804694
0.166877180151629 0.0073070257283633
0.168657366607542 0.00619966960886351
ID=Brickellia_problematica6784

LM=52

-0.113201708893914 0.000224264236703783
0.145074988321215 -5.62991909764418e-06
-0.122207628850145 -0.0140065156298137
-0.122374238308869 -0.0408776719277916

-0.126758045555531 -0.0566972282699546
-0.12619007843227 -0.0623453290920339
-0.124370726901711 -0.0741211205290007
-0.123384655037193 -0.082213916508041
-0.122888035935432 -0.0898751087772625
-0.120114321223014 -0.100133686111702
-0.106261778651565 -0.123251340853431
-0.0696846119858029 -0.136574285007124
-0.0325283070679993 -0.136503388945807
-0.00416685055995609 -0.12753889567093
0.0173112817948914 -0.118024892764498
0.0355527192485696 -0.111719913125165
0.0536867501813045 -0.101394816610519
0.068703134667182 -0.0965736121004975
0.0884361717861584 -0.0895440005393592
0.107965405117223 -0.0731646844804452
0.119548705193082 -0.0597848932847757
0.131590308608979 -0.050997151184114
0.143939890362369 -0.0390095164978978
0.150257241306201 -0.0270232516758111
0.157820368907331 -0.0147832495756254
0.166091013303727 -0.00820980738678971
0.157361849557414 -0.00902632054432261
-0.122131898956045 0.0150225935321382
-0.120880859995012 0.0353831699938851
-0.121530276219241 0.0521763167657234
-0.12302107099959 0.0648433570843653
-0.123200946860206 0.070287793205682
-0.121500563669005 0.0810504583482258
-0.121880220143928 0.0896140242353745
-0.121535291550544 0.0991068475922678
-0.104815372903239 0.119555286476398
-0.0764989339009145 0.133218947343415
-0.0430035532334204 0.13590176955351
-0.00693674997815721 0.130875477364237
0.0161847480305149 0.121079870630818
0.0373149045456609 0.115816826145194
0.0573147958914342 0.105333932551416
0.0735938405651447 0.095704418177431
0.0907378073109438 0.0823451194593326
0.102664567200324 0.0769441602348151
0.121255468299329 0.0641545202437009
0.134118684758194 0.0487686210864082
0.141724954149834 0.0405748509723457
0.152124253014104 0.025044838725959
0.160233840878132 0.0143508611601343
0.166272899524322 0.0126067861635542
0.157377833073102 0.00842585701580839
ID=Brickellia_veronicifolia8812

LM=52

-0.162692065251233 -0.000412458443198686
0.174565976925641 8.74615460413807e-05
-0.13399042374145 -0.0177994382449852
-0.126762064761279 -0.0364264111771278
-0.124233993988168 -0.0508137588657731

-0.122392045184634 -0.0592481875093945
-0.120003289647205 -0.071100185002395
-0.119539336654507 -0.0799988895837518
-0.12027967426972 -0.0856228324403366
-0.118274416482845 -0.098493713773546
-0.105366812316877 -0.12023912685126
-0.0722388117542051 -0.139466884118936
-0.0326229994050251 -0.142204316310543
-0.00103591065297139 -0.131791670120258
0.021855340960708 -0.11936518197631
0.0393426301956989 -0.109132742290088
0.055806361808827 -0.0970522615247833
0.0705259363748969 -0.0858985595214012
0.0835187607164798 -0.0747398490859484
0.0971526606369265 -0.0610540674290926
0.110174048722595 -0.0499070039727632
0.120369222601412 -0.0387675886466936
0.131293514800124 -0.0277740237076453
0.144264933490411 -0.016528742588294
0.158309699210779 -0.00900136601548331
0.173677892759945 -0.00183813687404251
0.171473347291267 -0.00319193858525947
-0.137566868242079 0.0177595325002548
-0.129252409050753 0.0321591193746695
-0.124716161315005 0.0461494860971534
-0.122313188806274 0.0591867378809478
-0.12155427680287 0.0693425729281315
-0.120621954945761 0.0780860933896695
-0.118528719743806 0.0863175665805059
-0.118606928202999 0.0967760716352586
-0.107336092709533 0.11958961130345
-0.0789266163631873 0.137563319121137
-0.0421748409803359 0.142316597860006
-0.0024592655844803 0.133718026284397
0.0217378985421016 0.118962474908781
0.0400480666923268 0.108782355584224
0.0573609709597091 0.096557753563089
0.068925755830636 0.0844793051448871
0.0850844392542033 0.0710511078945256
0.0940781411732418 0.0613355289881985
0.10764648886568 0.0487721152946888
0.119694229003167 0.0362956658246986
0.128685481939523 0.0270556168321612
0.144498310750423 0.0148998089067933
0.159748826118013 0.00720505485898662
0.174264436097515 0.00274387426364584
0.170601343257241 0.00456551256043025
ID=Brickellia_diffusa14650

LM=52

-0.158556006793577 -0.00105830380108476
0.212294410921928 -0.000785861545099296
-0.141748564120612 -0.0134586843666771
-0.135239556336275 -0.0403295131577473
-0.135790311669337 -0.0555016255574428
-0.13493091591961 -0.0646143615498523

-0.134451281504966 -0.0756038593726255
-0.136698038862826 -0.0838999825309599
-0.137061981581107 -0.0963686114228957
-0.119142222970685 -0.109207722634449
-0.099184902005545 -0.116566615215867
-0.0658617752453546 -0.118625691328026
-0.0373583675485612 -0.10936172179933
-0.0135242663024825 -0.094344881359415
0.00411532102073511 -0.0851242674171492
0.0208505805650905 -0.0801653790195779
0.04034348825922 -0.0731246363739898
0.0539916312623084 -0.0611147160702248
0.0667467242903121 -0.0520804227178458
0.0868380668474973 -0.0413397729262202
0.106391384547459 -0.0362637385855715
0.119854933312789 -0.0300331409842172
0.135319144265839 -0.0267741140300447
0.149687212217944 -0.0221625040241166
0.16274875227774 -0.0176935905901181
0.17814438397959 -0.0128772635379392
0.209384651571211 -0.00394877984124228
-0.144624302111151 0.00932045368165434
-0.133635428096088 0.0364502796316007
-0.136133401948483 0.0509644319598953
-0.135845221865869 0.0601267522742543
-0.135558624419 0.0708671740152741
-0.140523375025678 0.0831984448530007
-0.131837008889681 0.0986242813826407
-0.119889889713367 0.101624750915364
-0.100457002523157 0.125233607332716
-0.0680492015469179 0.118116436829215
-0.0465964926603657 0.106064273200288
-0.017968487574572 0.0995957210691689
0.00366718157905086 0.0856747517820892
0.0247256611888663 0.0770948969073629
0.0370241782181088 0.0703286662163393
0.050642331612456 0.0612849410725748
0.0753364803187364 0.0521577701619715
0.08503412342239 0.0439473227465325
0.101804834545478 0.0329277668900957
0.121132202036089 0.0287679314056215
0.132734243555456 0.0250472869113026
0.149854595731773 0.0197014286496787
0.163940403208962 0.0159055718445193
0.176333304415519 0.0127805438309126
0.208793859790076 0.00314623544859706
ID=Brickellia_coulteri2836

LM=52

-0.13462757137769 -0.00106785589863944
0.204254516075956 -0.00175142877542533
-0.11238903318746 -0.0212351947735419
-0.121637237555017 -0.04349483711455
-0.128539491007466 -0.0550051755767921
-0.134467500514718 -0.0643178356227868
-0.133194433114199 -0.0746139221706372

-0.139152597558801 -0.0806049208424819
-0.136056296124109 -0.0939904423218047
-0.129075338100804 -0.113185508053653
-0.098453930196792 -0.134830002199784
-0.0597906431566097 -0.123309915821724
-0.0343350656542609 -0.1082463827382
-0.0123442875857175 -0.106680265293012
0.00905508423513921 -0.0937696327048307
0.0215880866644158 -0.0829785770375743
0.0416819750744752 -0.0804904536694819
0.0617968678980929 -0.0669173337942771
0.0720319000398465 -0.0657870125548646
0.0884958420217444 -0.0515667823318859
0.104421640202667 -0.0393928789387061
0.121157962580771 -0.0369093114974192
0.134896710254628 -0.031465842725732
0.149114709131682 -0.0263578548708634
0.163196551287877 -0.021015329143088
0.178627381253484 -0.015126207216133
0.200344802898843 -0.0052894893881172
-0.117429792205149 0.0194632647007377
-0.120074277287642 0.0409890369255215
-0.129034199861988 0.0537721280220735
-0.1337651219755 0.0603637118434185
-0.134826310606434 0.0711897312414607
-0.142971138357493 0.0807476235850819
-0.141122322147394 0.094154990948082
-0.132578084610741 0.11816231552718
-0.0967713198992215 0.131634814566175
-0.0643768991595245 0.128079341921177
-0.0406558057554005 0.113368730841988
-0.0146926628322529 0.102658954854176
0.00943272211532734 0.0965283709479517
0.0283665244855356 0.0910134534695994
0.0383262938512622 0.0739772235916366
0.053871258188294 0.0661109302916585
0.0788023622844123 0.0597166536113428
0.0907542349480617 0.0577332983276049
0.108127925800001 0.0491497599473301
0.122852784149107 0.0386017724530137
0.133279511236279 0.0314326200193397
0.151274189076528 0.0277217282649299
0.163791978928776 0.0194578950653061
0.176004884827501 0.0146929817285124
0.199953167984542 0.00301243695598177
ID=Brickellia_simplex1327

LM=52

-0.181098246622345 0.00266236393816804
0.212975605584305 0.00073524104076429
-0.173120061336276 -0.00315440506032013
-0.144203135859519 -0.0403309881288885
-0.145189494051113 -0.0534196218263511
-0.140976144137702 -0.0646081582232781
-0.134971378197831 -0.0753373325734127
-0.130328490338624 -0.0816404761430907

-0.127009259120036 -0.0874975169234817
-0.113996652038611 -0.0920950720402967
-0.0956257891944212 -0.0987779135885658
-0.0667623628972789 -0.0992795470181729
-0.0409179321833003 -0.0937241163838717
-0.0178212043371277 -0.0867626266711924
0.00311720733203364 -0.0808507131885377
0.0206379195399238 -0.07406796340215
0.0388205087104542 -0.0661261835925147
0.0564846402468609 -0.059734757977961
0.0718203294942793 -0.0539601263103991
0.0916240448881061 -0.0474673249813915
0.108122512095834 -0.0426696127111054
0.122096718542237 -0.0369411819934192
0.13674785500516 -0.0318842133682558
0.151190580940269 -0.0265380116471664
0.164743724322754 -0.0223983779457001
0.181092759918275 -0.0168774251353401
0.209595169861335 -0.00333391782359038
-0.175469582250783 0.00839389727297477
-0.14673288322768 0.0404657974330518
-0.14345476835068 0.0510667665532845
-0.138555281973836 0.0620371164172684
-0.134925262070047 0.0710370291459739
-0.128492899745796 0.0778533840615729
-0.122791555158619 0.0846280458382698
-0.114516953457492 0.0887594975786475
-0.096009138260937 0.0972518210426722
-0.0744666943460457 0.0971068272286594
-0.047602095125154 0.0943477639135791
-0.0188634125824099 0.0862127726925358
0.00347846013280354 0.0778104142063621
0.0231222944992429 0.0709137062660463
0.0398455166442391 0.0643880437989989
0.0556898761883531 0.0599538566506294
0.0766072263019458 0.052832490036928
0.0888897091448354 0.0485408535641836
0.106998305374686 0.0424682858127785
0.123918175886639 0.0367675401833558
0.135113659712429 0.0329803533669992
0.152124451406923 0.0272571483546761
0.166044168445304 0.0229874763580772
0.179520724515246 0.0192642446186695
0.209366922766658 0.00511993765234791
ID=Brickellia_monocephala19174

LM=52

-0.134068498640387 -0.00242581978654851
0.209256963019638 0.000260036835057106
-0.120503441145102 -0.0147492283615976
-0.12758981189164 -0.043244893325093
-0.136409960202252 -0.0556856594271805
-0.138372879936651 -0.0618445662553116
-0.139829601888637 -0.071334949314562
-0.142565718676775 -0.0810971794194413
-0.140952100349935 -0.0972644161010442

-0.127949921889427 -0.118397997507199
-0.0947228118861623 -0.127990730599429
-0.0645400818695648 -0.115215389575426
-0.0388201028679216 -0.104426992946531
-0.0168195795680133 -0.0958076498085857
0.00334641378883437 -0.0854242352275831
0.02054679766199 -0.0772104627484795
0.0379746549625989 -0.0684895909852824
0.0555692541352022 -0.0601043292438781
0.0715467901758576 -0.0542270553932058
0.0903503051926363 -0.0468641240437288
0.106884765250922 -0.0402767705190066
0.121557978393876 -0.0344852228272376
0.136175797006448 -0.0286578581967535
0.150837515495625 -0.0227967610074475
0.164406282758978 -0.0181065989878527
0.179643039700967 -0.0122642155010078
0.206035203062934 -0.0027647872560716
-0.118607306317316 0.0155139967671812
-0.129018124971677 0.0417132878797377
-0.135097933660008 0.0517511534351516
-0.139450130368737 0.0601780835977424
-0.143297333571374 0.0693233301092979
-0.144562718156923 0.0827025370034959
-0.141484864936548 0.0988752131985163
-0.127086989949571 0.118872929641542
-0.096762236152586 0.122047958366197
-0.06910998300508 0.117701799636604
-0.0446473865141616 0.109513567556492
-0.0174377350593482 0.0970308909209201
0.00368750910564198 0.0862953882346381
0.0234697052133835 0.0783862939693062
0.040078950505616 0.0714971397512881
0.0551889931933836 0.0642234258835044
0.0756001904043622 0.0549640088229179
0.0883406352085666 0.0492460901856043
0.10648875461894 0.0411624597698809
0.122855355377081 0.0335553508161326
0.133802112297635 0.0285035731231272
0.150929761120604 0.0216981984383096
0.16514656532274 0.0171585439477001
0.177868422146351 0.0136255001720141
0.205270927505207 0.00397201286511322
ID=Brickellia_grandiflora2688

LM=52

-0.176572423216315 0.00163741987114721
0.182464305409786 0.00228688476911552
-0.170633756900964 -0.00761307847042398
-0.145939803045651 -0.044563552298326
-0.140594108423388 -0.0546348880233921
-0.135235752397312 -0.0618837756255787
-0.128865211803401 -0.0698374741211858
-0.12606932800974 -0.0753013606414523
-0.120386241589389 -0.0814235593185554
-0.108283345330397 -0.0904863090810244

-0.0926598530797835 -0.10116680625984
-0.0625037457694455 -0.103178158814529
-0.0345312742086177 -0.108045775247989
-0.0118233525838251 -0.104498962197909
0.0102562337050701 -0.0985911599368211
0.0283633496523761 -0.0935968638768224
0.0454623839773793 -0.085751943656646
0.0618322485909318 -0.0792447253802101
0.0771175958118194 -0.0732646471642935
0.0961609628527581 -0.0655662826782755
0.110955571075676 -0.0561538239716056
0.127285916974333 -0.0508499039860203
0.138087240717391 -0.0392372109421568
0.150831138029348 -0.0309669826087746
0.162853277579122 -0.022559299233059
0.173807275293553 -0.0113201667804049
0.17962915951753 -0.00253570800462748
-0.17136550590922 0.0112956171061389
-0.147742312771244 0.0437961230981942
-0.141728753745329 0.0533016983169284
-0.136119287045992 0.0611769839677604
-0.131231518197644 0.067471781150377
-0.124795060852624 0.0748461764267163
-0.119237655511997 0.0810086247602912
-0.111135711112376 0.0874222607979155
-0.0914669984010121 0.0985916946521956
-0.0673928712880102 0.102976525735242
-0.0420192300898794 0.106126199047589
-0.0127898560036321 0.102230819929786
0.00962211173888657 0.0976022098846575
0.0287308512197824 0.0909078582476362
0.0462740066726571 0.0861480182438359
0.0606527430278432 0.0775446475426511
0.0803864045071852 0.0689672497265686
0.0924075264019684 0.066456832418057
0.110037581600465 0.0564826504453672
0.126342185763434 0.0474408865472607
0.136064702908306 0.0403604234798295
0.152293492520809 0.0316673989414703
0.164118613135235 0.0217198680551906
0.173028271681049 0.0123714737290232
0.178964374566456 0.00656246335670831
ID=Brickellia_lemmonii2507

LM=52

-0.170194902750397 -0.00308449729462652
0.196542381632199 -0.00188062412338216
-0.163170506233536 -0.0125354213883931
-0.150715778555755 -0.041539213284755
-0.148942695070693 -0.0553599195256495
-0.143637135994458 -0.0664916776476224
-0.136116187726719 -0.0759443568621172
-0.131204153487587 -0.0823318724088497
-0.125844809298192 -0.0873958812175567
-0.113097482087317 -0.0930316255291089
-0.0928884374554798 -0.0968124382920494

-0.0642576300051296 -0.0990813935317635
-0.0387572837294707 -0.0940792415209597
-0.0156194529222562 -0.0896249804506878
0.00593457439579564 -0.0820906097421621
0.0237482946534337 -0.0780624858021125
0.0417234591858414 -0.072205594115619
0.0583129966464479 -0.0674856411571308
0.0729963362890979 -0.061465744739148
0.0925918685622912 -0.0557753610498384
0.108147359091258 -0.0488642658039646
0.121660622074733 -0.042570063694988
0.136067294366247 -0.0371066173302836
0.150331001781807 -0.0302178824200357
0.162936916893782 -0.0234895760225341
0.177284881854769 -0.0153655659274896
0.193199956634259 -0.00553480071222885
-0.161886637208195 0.00631383879961894
-0.152067025112491 0.0379309978171916
-0.150271319559853 0.0530941305982122
-0.143918959076898 0.0659073028985536
-0.137729689453369 0.0747661706582043
-0.129897153056443 0.0810794633595856
-0.124205156245997 0.086865903974797
-0.115370185858782 0.093079276546069
-0.0942357131463867 0.0994576955214862
-0.0694329260045441 0.0992827403027641
-0.0445785715588939 0.0976256721093098
-0.0151434868265962 0.0902083007649357
0.00641659588041883 0.084175675969745
0.0260775111166637 0.0798559592810815
0.0427788442755467 0.0756529563859403
0.0579399445551573 0.0707016007500112
0.0788579813309609 0.0649310490160106
0.0908948191450381 0.0593338586468034
0.107865507772186 0.0513129873385916
0.124075645815671 0.0443933445963778
0.1355134806625 0.0390756633793702
0.151379004065267 0.0293030498775966
0.164169388420992 0.0220206025610596
0.175104315135363 0.0148413010484995
0.193295997424138 0.00147752454659118
ID=Brickellia_secundiflora1839

LM=52

-0.188492460904708 -0.00249853497273581
0.207785490998748 -0.00189188187700867
-0.186587506470939 -0.00655041226066448
-0.155424748509824 -0.048742928561988
-0.147701693593969 -0.0590141611525287
-0.140654279722149 -0.0662665379968698
-0.133154005235481 -0.0720784777434727
-0.128134627994735 -0.0757233269391894
-0.121950902325636 -0.0793273822648374
-0.112842808375529 -0.0839995207550725
-0.0952869638647072 -0.0868419805000085
-0.065843752978958 -0.0871550788358199

-0.0395202629137617 -0.0853010622833864
-0.0172115303548497 -0.0807524319444185
0.00494404835687757 -0.0769014365206197
0.0216559149214951 -0.0721991878297912
0.0401885397436986 -0.0664092492892337
0.057927070685023 -0.0616217557486507
0.0729082503262615 -0.0566728128601259
0.0922764479716046 -0.0505851544041365
0.108763903667644 -0.0457039875243217
0.122824683129042 -0.0392714970267212
0.137304237056992 -0.0329978069955088
0.151761426690957 -0.0273924155269278
0.165194951672304 -0.0224364729035412
0.181330155153613 -0.0163427193372066
0.205118726711959 -0.00417646345245419
-0.186105933869351 0.00323199811293109
-0.156128201929818 0.0457029865760468
-0.148874198085708 0.056840736401525
-0.141286886459602 0.064756202843564
-0.135446581537668 0.0701461407004427
-0.129027368496407 0.0751276979340521
-0.121065978500726 0.0798337030946608
-0.11539315104309 0.0835087772741584
-0.0946368303345605 0.086326981463588
-0.0708284794482643 0.0884475076665052
-0.0462148857943389 0.0869751194965465
-0.0162115560834913 0.0830906076693167
0.00497496566961704 0.078924994403102
0.02506178222951 0.0741197603828597
0.0419524693890566 0.0703590570689142
0.0574705864304422 0.0651860531772233
0.0788113487132122 0.0596097964067412
0.0907798350505137 0.0548028793848987
0.108590188134952 0.0477085573590764
0.125133862323442 0.04034724177011
0.136047585882924 0.0348449867644392
0.152838611739992 0.0272966955118656
0.166591366948112 0.0212138729965503
0.178886827653964 0.0154766790970852
0.205331561459168 0.000837411555480267
ID=Brickellia_pendula7057

LM=52

-0.241407995870023 0.00172601498531065
0.24338897884688 0.00224545967699519
-0.23402842394049 -0.00279017722752029
-0.14351355741635 -0.0275058173955167
-0.151144272355316 -0.0482633871208664
-0.143028343424357 -0.0581719234796182
-0.141652697023298 -0.0714740143835864
-0.149645271187129 -0.0821609204927204
-0.155754587138892 -0.0676159240326599
-0.139775271036099 -0.0490256519362676
-0.113167009759154 -0.0410495535824984
-0.0752342288131993 -0.0355071487257125
-0.0406727997028461 -0.03353486385045

-0.0146364885412237 -0.0327452466344669
0.00909179112654778 -0.0320599162618249
0.027496194100795 -0.031220136864354
0.046774116928639 -0.0302103210398488
0.0653724745386352 -0.0292268897219164
0.0802904919465608 -0.0281737302676559
0.0997423328079122 -0.0262059358869634
0.117281252970068 -0.0241361549307954
0.132469178909377 -0.0228245993965642
0.147598314846583 -0.0214059816899622
0.162588087652023 -0.0185324409388309
0.176454124404405 -0.0160763124365245
0.193309206397898 -0.0128847359725714
0.238164195378936 -0.000895885124588418
-0.235444971768426 0.00816061697721341
-0.147617176739901 0.0273893417920675
-0.152659420373193 0.0490185181730188
-0.149007822992439 0.0605090797969466
-0.145469978569311 0.06824196944546
-0.149092718570138 0.0775220805972527
-0.152814240929684 0.0742745191252867
-0.148810382545173 0.055427589803287
-0.116658001901474 0.0383282216806718
-0.0823182832278057 0.0325189662661333
-0.0506280969061354 0.0304755006312531
-0.0148390152769286 0.0295113355059216
0.00919406228611127 0.0287303872322961
0.0322649304787401 0.0289780870310527
0.0504361660090196 0.0307855866964707
0.0647129631817084 0.0296719872826322
0.0843708460788987 0.0279175912760157
0.0963811134928582 0.0248212586862848
0.116945971592464 0.0223359328999543
0.134760677159425 0.0213867076218608
0.145291655396401 0.0202220150142386
0.163182202166698 0.0179016175866018
0.177803053334468 0.0160695554043549
0.191215651904943 0.0149886985798609
0.236632661453878 0.00645607358489381
ID=Brickellia_scoparia8857

LM=52

-0.14017292305689 0.000840897964574226
0.190502872012757 0.000219406338696837
-0.140200740366073 -0.00826644280610401
-0.1433217752717 -0.0373424271207401
-0.144880680613203 -0.0517095507659963
-0.144682031277841 -0.0616373598245124
-0.142310985639128 -0.0736841713196057
-0.140260825426436 -0.0850382279451795
-0.132076752602326 -0.0935095727557387
-0.119109289881151 -0.110836478822072
-0.0943672293968671 -0.115489956781068
-0.0622712359961201 -0.12218963149237
-0.0341049779469276 -0.115133447893285
-0.00964408542766397 -0.109891269557937

0.0111906857292541 -0.101859838262447
0.0316373043235788 -0.094544983717852
0.0450230613812424 -0.0845264896484035
0.0627083610254546 -0.0731295180180744
0.0719473021274594 -0.0637239521586466
0.0905363048202926 -0.0568952310919743
0.10412320083396 -0.0449756642793403
0.117982232925429 -0.0364787446998907
0.132044923825697 -0.0310167953207223
0.143420720732905 -0.0222254204382887
0.155085708951283 -0.0136585986174404
0.169153515616774 -0.0040763312998126
0.184090448119094 -0.0012178392822761
-0.139157348701282 0.00911257812585739
-0.143136332222954 0.034408737526186
-0.143475727153867 0.0472748401844341
-0.145989426543377 0.0611782505369416
-0.140289000184376 0.0729747175566001
-0.137039933093665 0.0853654397918928
-0.127246406108797 0.0953455766073612
-0.117862046435764 0.103024157007543
-0.0948385090213687 0.111402363169394
-0.0699546597267868 0.118721233035847
-0.0417061035909941 0.118477612919591
-0.0104970355701376 0.10943221538777
0.0124713415576649 0.100592248189019
0.0283645977178496 0.0913694066509702
0.0455612679818721 0.0817216217916032
0.0604306250090696 0.0745686006962397
0.0771262441277764 0.062735330747201
0.0889232735198397 0.0557645073111476
0.10364313363724 0.0464213469816125
0.121625616116119 0.0398202491009088
0.127190398571973 0.0281796939362598
0.145484756368709 0.0223964158303453
0.156064783341105 0.0131023427160786
0.168034924401301 0.00701711869109878
0.183623089677903 0.00238431381277891
ID=Brickellia_pavonii8866

LM=52

-0.148563769748318 -0.0061540995640891
0.203548745921533 -0.00519222291808066
-0.142818424907137 -0.0147928072718935
-0.138989342861278 -0.0393490854200698
-0.139293727979942 -0.0513658042097843
-0.141168243610083 -0.0602456386229968
-0.137487312956707 -0.0747908106997405
-0.128943034093097 -0.0843213493723677
-0.130382481123569 -0.0874735145494351
-0.113965888274672 -0.0980345431839555
-0.0992148171095172 -0.122844910913982
-0.064755987156587 -0.115909981421766
-0.0346382378701071 -0.109272561904885
-0.0146896986576997 -0.09900519121006
0.0120735962623299 -0.100333781320432

0.0228065113312421 -0.0849762298932008
0.0481839695571984 -0.076237058709788
0.0557234177421033 -0.0662270385414308
0.0730328452052559 -0.066818804410044
0.0884815470903813 -0.0498818220501312
0.105286951965936 -0.0461220306183593
0.11907224369863 -0.0315411197125464
0.131851663306959 -0.0283125044363031
0.147389975652511 -0.0266908745522717
0.160376322563352 -0.0180051092873233
0.176570344645655 -0.0158847440042191
0.198550525474346 -0.00895938754216395
-0.14460505534318 -0.00109234363231918
-0.13665191381823 0.036080707334127
-0.137122032577405 0.0486011250286064
-0.134474349829037 0.0592719959474533
-0.139885490647864 0.0681590192606373
-0.134159813704108 0.0812979519546145
-0.128899606918462 0.0891103563604547
-0.122198353615798 0.0991180482766943
-0.0997878319286198 0.128167064924163
-0.0650896646097109 0.120878616186456
-0.048104112046697 0.109833089930306
-0.0110549149484845 0.105279734831484
0.0152079064607258 0.0880662272968025
0.0264326188745921 0.0842649844173881
0.0372241259724769 0.0795625220133473
0.0597088776812222 0.067090868904787
0.0772431108178731 0.0673708933657246
0.0903747435418326 0.0591816164292437
0.108845985915133 0.0490052868769966
0.119430863293024 0.0420796697829381
0.129423245662003 0.0303990973683835
0.149896391148232 0.0209780473446423
0.158464106082533 0.0140688703757246
0.172964944713712 0.0110625543008867
0.198358402687355 -0.00103715668248497
ID=Brickellia_sonorana8149

LM=52

-0.159959079768765 -0.00327157793206435
0.188393245882016 -0.00159333051640091
-0.133563054636639 -0.0194319130453696
-0.127597916909705 -0.0364732652959058
-0.126388871562648 -0.0517215258793258
-0.129126021690119 -0.0608440175641616
-0.13071093418726 -0.0704247591310679
-0.128676241870697 -0.0802207150247369
-0.13070756247072 -0.0886575805591931
-0.124549954316228 -0.109177465561061
-0.0983674498791945 -0.122408609989953
-0.0631031888744054 -0.127369962839246
-0.0318573823306732 -0.122232278155623
-0.00935214396699955 -0.111741069518603
0.0132486663924651 -0.105395782176191
0.0304008045756788 -0.0950939600197331

0.0465294756838117 -0.0854831734107955
0.0613714268867196 -0.075512489992696
0.0764239885905705 -0.0670332434727803
0.0920099253339111 -0.0577459929933785
0.109602442022922 -0.0506420034753976
0.121087726366578 -0.0383973043735261
0.13323137566765 -0.0310811185810137
0.146878510236559 -0.0246471106732412
0.157992229876333 -0.014840229976556
0.17383016486643 -0.00874038829713161
0.185078738108379 -0.00332637939636112
-0.13691697330512 0.0133219532562699
-0.129029037436993 0.033130297502652
-0.127981373349008 0.0493575662785766
-0.131454797198553 0.0614538072450591
-0.136090184790989 0.0701763323192194
-0.128609824099373 0.0791701542858987
-0.134703246414492 0.0897931073631488
-0.125496565709388 0.105328062891901
-0.101305757332671 0.124348018929126
-0.0677704827174067 0.129696182674411
-0.0404017433860093 0.122203010195734
-0.0079387766132642 0.115792542407401
0.0126706721751162 0.102743616294336
0.0307299541778092 0.0978702776469612
0.0480330506994259 0.0843176396182635
0.0606074592267657 0.077576403034985
0.0821718377330911 0.0702537770209675
0.0892988429988365 0.0576423306092684
0.108091321132496 0.0498456293965836
0.122181293790956 0.0406481576196918
0.129623360370344 0.0293446967118795
0.146609694781333 0.0205650021300881
0.159304186542088 0.0143759548696288
0.170572462192736 0.00671414740910877
0.183571337115692 0.00121153289983648
ID=Brickellia_laxiflora3070

LM=52

-0.149516779624425 -0.00117487715054317
0.213048698958608 0.000878170020173694
-0.142390021357581 -0.00916040233370723
-0.14129890076104 -0.037610450458815
-0.145416120203822 -0.0528611118334546
-0.144296367978748 -0.0618557650671925
-0.141809774166308 -0.0779755156520511
-0.131740888723602 -0.0835031290158115
-0.127186962341211 -0.0897666214528242
-0.112588538162718 -0.100992144665403
-0.0949826945215981 -0.108586820856125
-0.0639445356072776 -0.107124193335574
-0.0351913766294704 -0.10963837159048
-0.0154518937967641 -0.0916694044686479
0.00934726025835196 -0.0944392672247744
0.0246495421419389 -0.0818619217695762
0.042552969012819 -0.0772539504686587

0.05862839092304 -0.0714158031015205
0.0729433075380083 -0.0608302735816566
0.0908046907216202 -0.0556191662149976
0.107127207640185 -0.0484009200017319
0.11913863269119 -0.0387429076638422
0.134872775253394 -0.0342719699484298
0.146233629494251 -0.0238817718951382
0.158535927446658 -0.017441135055966
0.173706084611293 -0.0110623946966937
0.207286799673877 -0.00024871071590609
-0.143119968844421 0.00678114137689254
-0.142902785671882 0.035100972397296
-0.146703279470788 0.0473667381222426
-0.146185138796444 0.0634530401595736
-0.141558203066525 0.0736168044062071
-0.134933195091974 0.0843423307443211
-0.126784111325176 0.0955578160527967
-0.116579126587599 0.0977661829024284
-0.0935403455218383 0.108221151957542
-0.0680532305849079 0.105426925751756
-0.0436069622112934 0.105347700547349
-0.0110150204128626 0.10186929086759
0.00232737788854066 0.0851900285448617
0.0249027368876062 0.0856584524192324
0.0403392930573422 0.0702381267805442
0.0573446364631394 0.0709041074616421
0.0766180743393886 0.059744179663678
0.0870232726708737 0.053984961658346
0.104438699329792 0.0426965141380126
0.120542885874824 0.0390955651654275
0.131786203246991 0.0327121179112036
0.14508654813468 0.0210908233923452
0.159775983220088 0.017939357638524
0.171660410613004 0.0108723653786325
0.206380921996334 0.00265449564316063
ID=Brickellia_subuligera8811

LM=52

-0.143691682578646 -0.00109099919993363
0.181712418360366 -0.000615264367816038
-0.134753648176245 -0.00907096369984301
-0.136343674586575 -0.0387043763151397
-0.13859200698119 -0.0515752440724004
-0.137086284055333 -0.0618090994632546
-0.137285241892281 -0.0739543755896747
-0.131682972988613 -0.0810721295949403
-0.131216160663028 -0.0895646094327907
-0.11998586693615 -0.104205995593983
-0.0987086587597768 -0.119405405490583
-0.0624259899879611 -0.129642493892486
-0.0321066673168465 -0.119947508745284
-0.00852532758214751 -0.115838559852354
0.0162302486581431 -0.107561019784998
0.0311433931301103 -0.0944596909949738
0.0456383518947165 -0.0865665845835232
0.0643506286193667 -0.081135730873798

0.0769159609686791 -0.0694805168205911
0.0934934859984827 -0.0586412186223162
0.107478914263486 -0.0494196971590771
0.119367889319443 -0.0404894496798715
0.129357036675618 -0.0282795549164488
0.144099047614274 -0.0206832815557928
0.156118957687902 -0.0130230393697401
0.170750973300377 -0.00564022809712097
0.178653971746336 -0.00225678667380773
-0.136340233181734 0.00672632325907074
-0.136438960100553 0.0355772598721815
-0.138489794683255 0.0497652477040119
-0.138673111401639 0.0585247623303124
-0.13966862283589 0.0708287199435912
-0.133942789034097 0.0824028938854896
-0.130314486740465 0.0920551386147453
-0.123413453541957 0.104935353481025
-0.0990597106449729 0.120518449978999
-0.069378750566456 0.124726220284516
-0.0396525913418762 0.124513218110423
-0.00724578494220921 0.1161872172493
0.0142117484030298 0.104948282001999
0.0328236744568231 0.0987246496557886
0.048155316543694 0.0899725969594863
0.0624675246806162 0.07852338044528
0.0810307018321942 0.0669982449634488
0.0887621845651063 0.0574522118878626
0.107129877166971 0.0500774058250954
0.119497389528987 0.0375712630497873
0.130132876840073 0.0315065737126691
0.144799803373629 0.0209961577331032
0.15662079784183 0.0129677325241797
0.168144803793915 0.00543466249162399
0.17745845129092 0.00219080148227268
ID=Brickellia_coixtlahuaca6145

LM=52

-0.14514835604384 -0.0029535346440779
0.202539460438182 -0.00246863032526606
-0.141117519581693 -0.00894269142603377
-0.139138460811035 -0.0398590284111886
-0.138611888127599 -0.0529822994737669
-0.137596117109895 -0.0614950046830984
-0.135216875545062 -0.0728828410691282
-0.130684779208407 -0.0824052242057049
-0.127611409707188 -0.0880083416433693
-0.113956313856701 -0.098828948877209
-0.0942622704315869 -0.110120471019084
-0.0635971566230755 -0.111955141976889
-0.0349250442881311 -0.108323296314201
-0.0118738818029594 -0.102541501003714
0.00923390324389529 -0.0930822366783567
0.0259506567245978 -0.0868698523776793
0.0441662146080161 -0.0802041397720357
0.0586856704028539 -0.0697552576785708
0.0722429522842341 -0.0621401006587032

0.0914544301158522 -0.0566528603017914
0.105436458445341 -0.0461876613508274
0.119526664564358 -0.0392652659872061
0.133505625256629 -0.032701964601867
0.146537600910879 -0.025124161216446
0.158999701113288 -0.0185871469590151
0.17355590811146 -0.0117101735389091
0.198860600954272 -0.00287874257917874
-0.144766231536752 0.00352199468188618
-0.148278422351845 0.035453985822927
-0.147528534519448 0.0502864793319727
-0.143932194282537 0.0625386467278493
-0.143615189038126 0.0735452800703984
-0.134732083608793 0.0858984389357155
-0.127209657763569 0.0897951577306951
-0.119748124045842 0.103126163017653
-0.0944395059594847 0.109690920164028
-0.069123181742787 0.114319638015602
-0.0417341924308641 0.114303544076718
-0.0119128209833899 0.102131273534159
0.00917277844371822 0.0970363911099419
0.027788871824601 0.0875472410348838
0.0449930771496686 0.0809346317222559
0.0583254882344826 0.0723734622199839
0.075739640017119 0.058895998122994
0.0896730753160387 0.0568435362262698
0.107293669498161 0.050449243847739
0.120820069627579 0.0398344395034239
0.131273839559969 0.0329024110341172
0.14650485557299 0.0238432374636507
0.160375539163576 0.0181959197807335
0.171622104840656 0.0117820679937642
0.198061147230776 -0.00023315415433025
ID=Brickellia_huahuapana705

LM=52

-0.159224414005621 0.000815035339347911
0.174756731425341 -0.000958904050380861
-0.152025795194141 -0.0069457075036587
-0.129734069411209 -0.0329609850775893
-0.127031130184766 -0.0492879613441707
-0.124592606955976 -0.0581250525290401
-0.120664429381154 -0.0673574245231392
-0.118138023479146 -0.0746167873486875
-0.116423560617004 -0.0819172073884376
-0.108060916880125 -0.092031225451991
-0.09539521586846 -0.107910554598596
-0.0659784743229235 -0.117507325607166
-0.0371437719054122 -0.125692685261607
-0.00820547374469466 -0.122218187223779
0.0148364754189356 -0.112391340427493
0.0340539348288288 -0.106786946140859
0.0511417277634939 -0.0972847459964255
0.068773165649575 -0.0911420533849395
0.0852672528038071 -0.0827280054373147
0.101852527354704 -0.0701715652869336

0.116572300786096 -0.0612476015735077
0.130078285933108 -0.0511084947180872
0.142260900832098 -0.0418179872266125
0.154079898862377 -0.0307241104680575
0.162064437995528 -0.019396371179138
0.170427005024305 -0.00792679147824609
0.171545728067858 -0.00587276680549632
-0.153672498645732 0.00955667149939239
-0.131698551770488 0.0294082625350856
-0.127808828468391 0.0455665389818701
-0.125140046924278 0.0567542528766442
-0.122473016840187 0.0642024466119122
-0.118165648219499 0.0730663992745259
-0.112417178579364 0.083163521973334
-0.110596192160465 0.0921661387828503
-0.0936558441596728 0.105621788639012
-0.0714293056809102 0.116106392129994
-0.0447057462826211 0.122797136799508
-0.0105411402443458 0.119576720421667
0.0132910509542931 0.113954635753679
0.0347415372977331 0.107566098295702
0.0539773223276423 0.0995035565978058
0.0684307375955742 0.0899847917569957
0.087584600933936 0.0821490757842454
0.101257370568897 0.0742019330288452
0.117000474135808 0.0620841364768575
0.131842438254611 0.0510204522248813
0.141303262999076 0.0420211763151073
0.154865305267606 0.0300802887310284
0.163390983390084 0.0185875218500162
0.169165712874821 0.0106094959671844
0.171046213813654 0.00529090393732672
ID=Ageratina_wrightii8813

LM=52

-0.142663609096254 -0.00151451068251974
0.171927347282864 -0.00204791252524622
-0.124630129316044 -0.0141967610309809
-0.12404692765321 -0.0427952089594535
-0.128025709546255 -0.0535301315586356
-0.125300704418799 -0.0595416570370267
-0.123194605985014 -0.0711222425110825
-0.122217340566233 -0.0788847574356059
-0.121423222499002 -0.0854714433101636
-0.118425729032277 -0.0996065289274807
-0.102612100065312 -0.120328654840505
-0.0678912926247195 -0.132383698129798
-0.0328863329450295 -0.133046782946872
-0.00542267537603615 -0.125723718202832
0.0182176499671747 -0.11671390374844
0.0351918260669505 -0.107905013128174
0.0531206599624842 -0.0998596202267158
0.0714362008148034 -0.0899714138355194
0.0856426919447539 -0.0782129108746968
0.100074669771755 -0.0652921436388204
0.113803732313734 -0.0539283377717954

0.122932835628677 -0.0415500646569842
0.13431341830363 -0.031527459929664
0.145871101174076 -0.0214677983056311
0.157062271813411 -0.0117811396273793
0.174010315933643 -0.00188024968036171
0.169708700574275 -0.00455328481391737
-0.125626646828964 0.0101437254162428
-0.124685625524503 0.0377138135911009
-0.1274116504483 0.0519487041015933
-0.12751785831917 0.0613753824309368
-0.127755469224099 0.0698985111815064
-0.126755177206269 0.0794798782756015
-0.126667279878493 0.0883613019612976
-0.122112695632398 0.099837084701268
-0.104187820384386 0.1213335952569
-0.075500251824998 0.13303190054493
-0.040928754635933 0.137685626047561
-0.00412240982806883 0.126924306540933
0.0191452085094743 0.116227755691189
0.0345602397465558 0.10782966819891
0.0534996131805089 0.102495807205442
0.071659399759734 0.0907076658761941
0.0880680030569616 0.0765312524883199
0.0992164572744606 0.0683744399456866
0.113711802628853 0.0553072648320964
0.12402023471861 0.0412612171936911
0.133860572540572 0.0332283917362162
0.145256922392746 0.0202628499453806
0.156707070948335 0.0092613778365545
0.169961721996631 0.00301055070821097
0.169023072533269 0.00222074054943509
ID=Carminatia_tenuiflora6193

APÉNDICE V. ANÁLISIS DE VARIABLES DISCRIMINANTES.

Método

Para determinar si las mediciones de los caracteres utilizados podrían discriminar significativamente a cada una de las especies definidas en el análisis de agrupamiento y la revisión de los protólogos, se empleó un análisis linear discriminante (LDA por sus siglas en inglés) con ayuda de la paquetería MASS (Ripley et al 2013), usando las funciones 'lda' y 'predict.lda' para conocer las funciones discriminantes en un espacio bidimensional, las diferencias entre los grupos reconocidos *a priori* y la evaluación de su clasificación con ayuda de la media ponderada de los centroides de cada grupo. Para este análisis se usaron sólo las variables cuantitativas analizadas previamente.

Resultados

La dimensión linear 1 y 2 acumulan 98.2% varianza, en la primera función discriminante 92 % y en la segunda función corresponde a 6.2 %. En ambas funciones las variables con mayor peso fueron la costilla externa e interna, seguido en menor proporción por el largo del peciolo y largo del último pedicelo (Cuadro 1). El gráfico obtenido nos muestra que casi todos los ejemplares de las especies están bien clasificados, a excepción de los ejemplares de *Brickellia sonora*, donde dos ejemplares parecen estar mejor clasificados como *B. laxiflora*.

Cuadro 1. Desempeño de los caracteres utilizados en el análisis linear discriminante.

	LD1	LD2	LD3	LD4	LD5
Largo de peciolo	0.21	0.55	2.37	-0.28	0.62
Largo de la lámina foliar	0.04	-0.2	-0.2	0.18	-0.65
Largo del último pedicelo	0.13	0.22	-0.02	1.06	0.09
Numero de flores	-0.02	0.07	0.01	-0.03	-0.07
Costilla externa	-7.53	-2.29	0.18	0.04	-0.2
Costilla interna	-1.02	3.11	0.26	-0.9	1.19

En el gráfico con las dos primeras funciones canónicas (Fig. 1) se muestran la dispersión de los ejemplares con respecto a las variables utilizadas, donde se observa una clara separación de casi todas las especies, a excepción de *Brickellia sonorana* donde algunos ejemplares de esta especie se superponen a *B. laxiflora*.

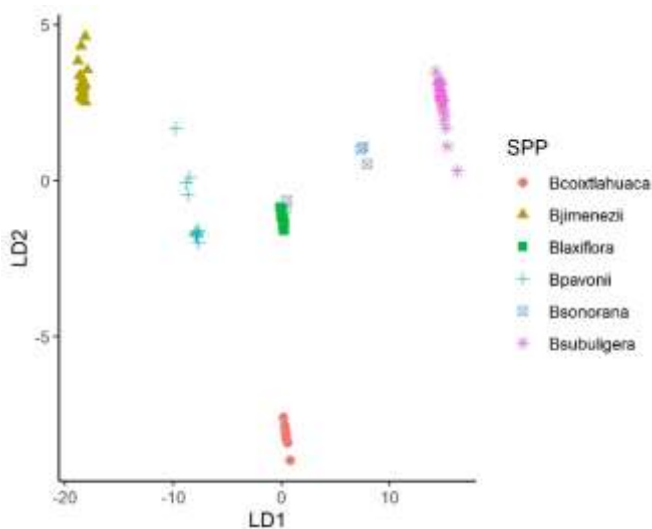


Figura 1. Gráfica del análisis linear discriminante. SPP = Especies *a priori* reconocidas.

LD1 = función lineal discriminante 1. LD 2 = función lineal discriminante 2.

El porcentaje de ejemplares bien clasificados fue del 92.2 %. La clasificación más efectiva fue para *Brickellia jimenezii*, *B. pavonii*, *B. sonorana* y *B. subuligera* (con 100 % de clasificación correcta). Por otro lado, dos individuos de *B. coixtlahuaca* fueron clasificados como *B. laxiflora*; cuatro individuos de *B. laxiflora* fueron clasificados como *B. coixtlahuaca* y *B. sonorana*, dos individuos por especie, respectivamente. *B. laxiflora* obtuvo 66.6 % de clasificación correcta (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de individuos clasificados según el análisis linear discriminante.

	<i>Brickellia coixtlahuaca</i>	<i>B. jimenezii</i>	<i>B. laxiflora</i>	<i>B. pavonii</i>	<i>B. sonorana</i>	<i>B. subuligera</i>	Porcentaje
<i>Brickellia coixtlahuaca</i>	9	0	2	0	0	0	81.8
<i>B. jimenezii</i>	0	16	0	0	0	0	100
<i>B. laxiflora</i>	2	0	8	0	2	0	66.6
<i>B. pavonii</i>	0	0	0	11	0	0	100
<i>B. sonorana</i>	0	0	0	0	3	0	100
<i>B. subuligera</i>	0	0	0	0	0	24	100

REFERENCIAS

Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D. y Ripley, M. B. 2013. Package 'mass'. Cran r 538: 113-120.