TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

REVISIÓN SISTEMÁTICA, ANÁLISIS CLADÍSTICO Y **DISPERSIÓN** DE LAS ESPECIES NEOTROPICALES DE *ADENOSTEMMA* J.R.FORST. & G.FORST. (EUPATORIEAE, ASTERACEAE)

por

Lic. Florencia Dosil Hiriart

Directores

Dra. Liliana Katinas y Dr. Luciano N. Segura

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

La Plata, Buenos Aires, Argentina
Año 2025

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a muchas personas que hicieron posible la realización de esta tesis, no sólo por aportes académicos, si no por dedicarme tiempo, paciencia, cariño y mucho apoyo emocional. De no ser por ustedes este proceso hubiera sido más largo y complejo de lo que fue. De antemano aviso que me voy a quedar corta, pero quienes estuvieron ahí para mí saben lo importante que fueron.

Primero que nada gracias a mi familia, a mis viejes que siempre me apoyaron en todo y que me dejaron explorar el mundo, siempre atendiendo a mi curiosidad por la naturaleza. A mi hermana que es puro amor y empatía, y que desde pequeña me enseñó muchas cosas.

A mis directores, Lili, gracias por presentarme este género de plantas que pudo combinar mi pasión por las plantas y los animales y abrirme las puertas al herbario para poder llevar a cabo esta investigación; y Lucho, gracias por acceder a dirigirme en esta tesis tan botánica, tu aporte no sólo fue divertido por los experimentos que diseñamos, si no que fuiste un gran apoyo todo este tiempo.

A mis cumpas, algunes amigues desde el primer día de la facultad, gracias por estar, desde cualquier parte del mundo y ser tan empátiques con este proceso que muches de uds ya pasaron (y obvio por las ñoñadas compartidas en todos estos años).

A Mari, David, Elián y Carlos, colegas y amigues que me ayudaron desde el primer momento hasta el último con esta tesis, gracias por siempre explicarme cosas con total humildad y mandarme muchos mensajes para saber si estaba bien.

A Mauri, Chimi y Rúkula por ser les mejores compañeres en estos años, llenarme de amor, risas y comida rica.

A mis colegas del herbario, gracias por los almuerzos de discusión científica y no tan científica, por dejarme hacer preguntas sobre todo este mundo de las plantas y contarme sus experiencias.

Al laboratorio Ecología de Aves del ILPLA, por ser mi segundo lugar de trabajo, lleno de colegas y amigues que me dieron una mano enorme este tiempo.

A la Universidad Nacional de La Plata, pública y de calidad, por la excelencia en la educación y la posibilidad de estudiar la carrera más linda, con la gente más copada, e ir de campaña a lugares tan bellos de nuestro país.

Al CONICET por otorgarme la beca que hizo posible la realización de esta tesis y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por los subsidios que también financiaron esta investigación.

Al Smithsonian Institution por otorgarme el premio “Harold Robinson & Vicki A. Funk: Botany Travel Award” que permitió mi estadía en el National Museum of Natural History para visitar la colección herbario más completa para este género, y al personal del herbario por ser tan amable.

Al herbario de Corrientes por abrirme sus puertas y siempre estar dispuestos a ayudarme.

A Marcelo Hernandez por su colaboración en el estudio de la histoquímica de los frutos.

A Paula Marcantoni por la ilustración de algunas de las láminas de especies para esta tesis, y a las personas que proporcionaron fotos e ilustraciones usadas en esta tesis.

RESUMEN

Adenostemma es un género de Asteraceae muy particular que presenta una cipsela cubierta de tricomas glandulares y un papus glandular muy característico. Esta cualidad presenta una ventaja para una dispersión activa por animales o epizoocoria, ya que, por la naturaleza del mucílago que produce, estas diásporas se adhieren a diversas superficies, entre ellas las plumas. Este género además, es de los pocos dentro de la tribu Eupatorieae que tienen una distribución más allá del continente americano. Se compone por 13 especies que habitan en el Neotrópico y aproximadamente 12 que habitan en el Paleotrópico. En el Neotrópico habitan desde el sur de Guatemala- México hasta el norte de Argentina, mientras que en el Paleotrópico habitan el centro y sur de África, el sur de Asia continental, el sudeste asiático, Australia y Nueva Zelanda. Crecen formando matas sobre suelos húmedos e inundados en sotobosques de selvas y laderas húmedas de montañas, desde los 0 a los 2300 msnm. Es utilizada como planta medicinal para diversos usos y por distintos pueblos a lo largo del mundo.

En la siguiente tesis se trabajó en la caracterización morfológica y anatómica de las estructuras vegetativas y reproductivas del género, y se estudió la naturaleza química de las sustancias que secretan la cipsela y el papus de la especie *Adenostemma brasilianum*. Los caracteres estudiados en este capítulo resultaron poseer una gran variabilidad como es usual en los géneros de la tribu Eupatorieae, siendo un desafío para la delimitación de las especies. A partir de análisis de la morfoanatomía se prosiguió con la revisión taxonómica de las especies neotropicales del género, y la delimitación y descripción completa de estas especies. Se proporcionó por primera vez una clave para la identificación de las 13 especies, y se adjuntaron ilustraciones y fotografías que acompañan las descripciones. Se elaboraron mapas y se modificaron las distribuciones geográficas para algunas de las especies. Se revisaron y resolvieron conflictos nomenclaturales y de tipificaciones.

Por primera vez se hizo un análisis cladístico de las especies neotropicales en base a caracteres morfológicos, incluyendo algunas especies paleotropicales y especies de los géneros hermanos de la subtribu Adenostemmatinae. El género resultó monofilético sustentado por tres caracteres: presencia de tricomas moniliformes en los lóbulos de la corola, apéndice conectival reducido y presencia de tricomas en la zona media del estilo; aunque también comparten otros caracteres diagnóstico como la presencia de tricomas cónicos en las láminas. La presencia de tricomas moniliformes en las corolas es de mucha importancia durante la antesis del capítulo de *Adenostemma*, ya que estos generan un entrelazamiento de las corolas, que provoca la caída en masa de estas exponiendo las cipselas pegajosas a los agentes dispersores. Se presenta también en este capítulo un cladograma que ilustra las relaciones de las especies y la evolución de los 40 caracteres utilizados en el análisis cladístico. Mayores tamaños en estructuras reproductivas como

capítulos, largo de filarias, corolas, anteras y cipselas, parecen ser carácteres plesiomórficos con una notable disminución hacia las especies derivadas. En el cladograma resultante también se observó que no hay separación en clados por la distribución geográfica, siendo que las especies paleotropicales quedaron intercaladas con las especies neotropicales.

Relacionando la morfología e histoquímica de las cipselas y papus del género con hipótesis de algunos autores que discuten los mecanismos de dispersión de las diásporas de *Adenostemma*, se presenta un estudio experimental para comprobar la adherencia y permanencia de los frutos de *Adenostemma brasilianum* en las plumas de aves. Se diseñaron tres experimentos: (1) aves vivas en cautiverio, (2) pieles taxidermizadas montadas y (3) plumas sueltas. En todos los casos hubo adherencia de los frutos a las plumas de las aves, y luego de diferentes disturbios (acicalamiento y viento) muchos de estos permanecieron adheridos. Aunque resta estudiar otros mecanismos de dispersión posibles del género, estos experimentos ayudan a explicar parte de la distribución de *Adenostemma*, como puede ser la dispersión de las plantas entre islas.

Palabras clave: taxonomía, análisis cladístico, Neotrópico, dispersión, Adenostemmatinae, papus glandular.

ABSTRACT

Adenostemma is a highly distinctive genus within the Asteraceae, characterized by a cypsela covered by glandular trichomes and a very particular glandular pappus. This feature provides an advantage for active dispersal by animals (epizoochory), since the mucilage produced by the diaspores allows them to adhere to various surfaces, including feathers. Moreover, this genus is among the few within the tribe Eupatorieae that extends beyond the American continent. It comprises 13 species found in the Neotropics and approximately 12 species found in the Paleotropics. In the Neotropics, it ranges from southern Guatemala–Mexico to northern Argentina, while in the Paleotropics it is distributed across central and southern Africa, southern continental Asia, Southeast Asia, Australia, and New Zealand. It typically grows in clumps on moist and flooded soils in forest understories and humid mountain slopes, from 0 to 2300 meters above sea level. It is used medicinally for various purposes by different cultures around the world.

This thesis focuses on the morphological and anatomical characterization of the vegetative and reproductive structures of the genus and examines the chemical nature of the substances secreted by the cypsela and pappus in *Adenostemma brasilianum*. The characters studied in this chapter showed a high degree of variability, as is typical within the Eupatorieae, posing challenges for species delimitation. Based on morpho-anatomical analysis, a taxonomic revision of the Neotropical species of the genus was conducted, leading to the delimitation and full description of these species. For the first time, an identification key to the 13 species is provided, accompanied by illustrations and photographs. Maps were created and distribution ranges were modified for several species. Nomenclatural and typification conflicts were reviewed and resolved.

For the first time, a cladistic analysis of the Neotropical species was carried out based on morphological characters, including some Paleotropical species and species from the sister genera of the subtribe Adenostemmatinae. The genus was recovered as monophyletic, supported by three characters: the presence of moniliform trichomes on the corolla lobes, a reduced connective appendage, and the presence of trichomes in the median zone of the style. They also share other diagnostic characters, such as the presence of conical trichomes on the leaf blades. The presence of moniliform trichomes on the corollas is of great importance during the anthesis of Adenostemma capitula, since these produce an interlacing of the corollas, which leads to their mass abscission, thereby exposing the sticky cypselae to dispersal agents. This chapter also presents a cladogram illustrating the relationships among the species and the evolution of the 40 characters used in the phylogeny. Larger sizes in reproductive structures such as capitula, phyllary length, corollas, anthers, and cypselae appear to be plesiomorphic characters, with a notable reduction toward the derived species. In the resulting cladogram, it was also observed that there is no separation of clades

based on geographic distribution, as the Paleotropical species were interspersed with the Neotropical species.

Finally, by linking the morphology and histochemistry of the cypselas and pappus with hypotheses proposed by some authors regarding the dispersal mechanisms of *Adenostemma* diaspores, we present an experimental study to test the adhesion and retention of *Adenostemma brasilianum* fruits on bird feathers. Three experiments were designed: (1) live captive birds, (2) mounted taxidermy skins, and (3) loose feathers. In all cases, the fruits adhered to the feathers, and after various disturbances (preening and wind), many remained attached. Although other possible dispersal mechanisms for the genus still need to be studied, these experiments help explain part of the distribution pattern of *Adenostemma*, such as its dispersal between islands.

Keywords: taxonomy, cladistic analysis, Neotropics, dispersal, Adenostemmatinae, glandular pappus.

ÍNDICE

CAPÍTULO I **9**
→Tribu Eupatorieae Cass. (1819) 10
→Subtribu Adenostemmatinae Robinson (1913) 10
→Género Adenostemma 10
Objetivo general 13
Objetivos específicos 13
Organización general de la tesis 13
CAPÍTULO II **15**
Análisis de caracteres morfológicos, anatómicos e histoquímicos de Adenostemma 15
Metodología 17
Resultados 19
Hábito 19
Tallo 20
Rizoma 23
RaÍz 23
Hojas 25
Sinflorescencia 27
Capítulo 28
Involucro 29
Flores 29
Cipselas 32
Papus 35
Consideraciones 42
CAPÍTULO III **45**
Historia taxonómica de Adenostemma 45
Relaciones genéricas 48
Descripción del género 48
Descripción de las especies neotropicales 50
Clave dicotómica 50
Especies excluidas **109**
Consideraciones **109**
CAPÍTULO IV **114**
Relaciones filogenéticas de Adenostemma 114
Metodología 115
Resultados 126
Consideraciones 129
CAPÍTULO V **133**
Mecanismos de dispersión de las diásporas de Adenostemma 133
Epizoocoria en Asteraceae 134
Sobre las estrategias para la epizoocoria en Adenostemma 135
Género Adenostemma como modelo experimental 137
Metodología 140
Resultados 144
Consideraciones 147

CAPÍTULO VI **151**
Conclusiones generales 151
Proyecciones y comentarios 153
BIBLIOGRAFÍA **155**

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

→ **Familia Asteraceae**

La familia **Asteraceae** (o Compositae) conocida como la familia de las margaritas, comprende entre 25000-35000 especies (aproximadamente el 10% de todas las plantas conocidas) (Funk *et al* 2009, Mandel *et al* 2019) siendo una de las más diversas junto a Orchidaceae y Fabaceae.

Los miembros de esta familia se caracterizan principalmente por su inflorescencia racimosa, el **capítulo**, que se compone de flores sésiles de ovario ínfero insertas en un receptáculo, rodeadas por filarias (Katinas *et al.* 2007). Sus frutos son **cipselas** y pueden presentar una modificación del cáliz, llamada **papus**. La evolución del papus y sus diversas morfologías tienen grandes implicancias en la dispersión de las especies mediante el transporte de los frutos (Carlquist 1976, Anderberg *et al.* 2007, Dosil-Hiriart *et al.* 2024). En cuanto al hábito, las Asteraceae exhiben gran variedad de formas, desde pequeñas hierbas en roseta, enredaderas, arbustos hasta árboles (Katinas *et al.* 2007, Anderberg *et al.* 2007, Moreira-Muñoz *et al.* 2024).

Los miembros de esta familia se encuentran distribuidos en **todos los continentes**, incluso en la Antártida donde fue introducida (Smith & Richardson 2011), y tendrían un **origen sudamericano** en Patagonia (DeVore 1995, Barreda *et al.* 2012). Actualmente, la mayoría de las especies se encuentran en América del Sur (~7000 spp), seguido de Asia (~6000) (Panero & Crozier 2016, Moreira-Muñoz *et al.* 2024). Están presentes en casi todo el rango de elevación en donde crecen las plantas terrestres (0 a >5000 msnm), en diversidad de ambientes (Palazzesi *et al.* 2022), concentrando la mayor riqueza en regiones tropicales y subtropicales y en las zonas altas y frías de los Andes (Bohm & Stuessy 2001, Moreira-Muñoz *et al.* 2024).

Dentro de los representantes más conocidos y cultivados se hallan las margaritas y los crisantemos, con fines **ornamentales**; las caléndulas, con fines **medicinales**; y los girasoles, la estevia, la achicoria y la alcachofa de uso **alimenticio**. También incluyen **malezas** de cultivos como el cardo; entre otras (Funk *et al.* 2009).

En los últimos trabajos filogenéticos basados en análisis moleculares, se propuso la clasificación de la familia en 16 subfamilias y 50 tribus, aunque todavía se necesita ahondar en las relaciones de cada clado a partir de más estudios morfológicos combinados con moleculares (Susanna *et al*. 2020).

→**Tribu Eupatorieae Cass. (1819)**

Las Eupatorieae incluyen cerca del 10% de las especies de la familia (Grossi *et al.* 2020). Con 17 subtribus y ~ **185 géneros** (Hind & Robinson 2007, Rivera *et al.* 2016), este grupo se define por la presencia de capítulos isomorfos, corolas blancas, rosadas a rojizas o lilas, estilos exertos y microcaracteres reproductivos particulares (Hind & Robinson 2007, Grossi *et al.* 2020). La filogenia del grupo no está resuelta ya que es muy grande y varias especies y géneros de la tribu todavía no cuentan con estudios morfológicos ni análisis moleculares. Por otra parte, los géneros ya estudiados presentan **alta variación morfológica** y se ha optado por asignar complejos de especies ya que es muy difícil delimitarlas (Viera-Barreto *et al.* 2019, Rodríguez-Cravero *et al.* 2024). Además, los análisis comparativos entre morfología y molecular otorgan resultados contradictorios, por lo que la delimitación taxonómica es compleja (Rivera *et al.* 2016).

Se ha sugerido un origen neotropical de la tribu, ya que la mayoría de las especies son americanas y se encuentran concentradas en México, América Central y América del Sur, a **excepción de los tres géneros** *Adenostemma, Mikania* Willd. y *Stomatanthes* R.M.King & H.Rob. que tienen especies en el Hemisferio Oriental (King & Robinson 1980, Bremer 1994, Hind & Robinson 2007).

→**Subtribu Adenostemmatinae Robinson (1913)**

La **subtribu Adenostommatinae** es uno de los elementos mejor diferenciados dentro de la tribu Eupatorieae (Robinson *et al.* 2009). Está compuesta por tres géneros: *Adenostemma* J.R.Forst. & G.Forst. (objeto de estudio de esta tesis), *Gymnocoronis* DC. (~4 especies, POWO 2025, WFO 2025, CWG 2025) y *Sciadocephala* Mattf. (6 especies; Biggs & Hind 2013). El carácter morfológico más distintivo de este grupo es el **receptáculo compuesto por tejido blando**, sin forma fija y que muestra continuidad estructural con las filarias, que se encuentran fusionadas por una corta distancia en sus bases (King & Robinson 1987, Funk *et al.* 2009). Esta característica tiene como resultado que la forma del receptáculo varíe durante la fenología de las plantas (Yapp 1906). *Sciadocephala* y *Gymnocoronis* son exclusivamente americanas y *Adenostemma* es pantropical con la mitad de sus especies en América y la otra mitad dispersa entre África, Asia y Oceanía.

→**Género *Adenostemma***

El género *Adenostemma* se compone de 24 especies que se distribuyen en los **trópicos del mundo** (King & Robinson 1987). Comprende plantas herbáceas de pequeño a mediano porte (20 cm hasta 2 m) con hojas generalmente pecioladas, de láminas ovadas, triangulares, lanceoladas o acintadas, receptáculo blando, y un particular papus formado por 2-7 pies cortos terminadas en una cabezuela glandulosa (King & Robinson 1987, Mutis 2008, Freire & Ariza-Espinar 2014, Dosil-Hiriart

et al. 2024). El género tiene algunas características comunes a la tribu como las hojas opuestas, las sinflorescencias corimbiformes, las flores isomorfas funelformes o tubulares, presencia de fitomelanina en las cipselas y número cromosómico n=10 (King *et al.* 1976, King & Robinson 1987); aunque en *A. involucratum* R.M.King & H.Rob. es n=5 (Turner & Irwin 1960). Sin embargo, también posee características atípicas para la tribu ya que son plantas semiacuáticas, con nectarios visibles y estilos pubescentes (Hind & Robinson 2007). Se han agrupado a sus especies dentro del grupo de las Eupatorieae con la particularidad de vivir facultativamente **asociadas al agua** (Tippery *et al.* 2014). Son generalmente umbrófilas y crecen en ambientes ligados a la humedad como sotobosques de zonas ribereñas, pantanos, turberas, y en márgenes de arroyos y pajonales (De Candolle 1836, Robinson 1913, King & Robinson 1987, Freire & Ariza-Espinar 2014).

Este género tiene **importancia medicinal** (Nurlela *et al.* 2023), por ejemplo, en Taiwán de acuerdo al folklore la planta entera de *Adenostemma lavenia* (L.) Kuntze es usada para tratar congestión pulmonar, edemas e inflamación (Maeda *et al.* 2022); en Uganda *A. caffrum* DC. es usada para curar dolores de garganta y heridas en la piel (Hamill *et al.* 2000); mientras que en Ecuador, *A. platyphyllum* Cass. es utilizada como antitusivo, analgésico y para tratamiento de mordeduras de serpientes y escorpiones (Nurlela *et al.* 2023). También es de importancia económica ya que en algunas áreas es considerada maleza (Shafira *et al.* 2024) sobre todo en islas como las Galápagos (Guerrero & Tye 2009) y Tonga (Whistler 2011).

De Candolle (1836) fue el primero en recopilar y describir brevemente la mayoría de las especies, tanto neotropicales como paleotropicales. Muchas de ellas pasaron luego a la sinonimia (Grierson 1972, Panigrahi 1975). Desde 1974, King & Robinson publicaron descripciones latinas de nuevas especies americanas, adjuntando fotografías de material de herbario y algunos datos de colección (King & Robinson 1974, 1983, 1994). Otros autores han tratado las especies en floras, por ejemplo, especies de Ceylan (actual Sri Lanka; Grierson 1972), de la India (Panigrahi 1975), de Australia (Orchard 2011), de Argentina (Freire & Ariza Espinar 2014) y de Brasil (Flora do Brasil 2020). Hasta el momento no se ha realizado una **revisión taxonómica** del género *Adenostemma*. En esta tesis se realizó la revisión de las especies de *Adenostemma* de la Región Neotropical (que abarca desde el sur del trópico de Cáncer hasta el centro de Argentina) y como un primer paso para resolver la taxonomía del género. Las especies neotropicales abarcan aproximadamente la mitad de las especies asignadas a este género hasta el momento.

Los **análisis filogenéticos** que incluyen especies de *Adenostemma* son escasos y generalmente sólo incluyen una o dos especies. Tippery *et al.* (2014) analizaron secuencias nucleares ribosomales de *A. involucratum* como parte de un estudio para establecer el origen independiente de las Asteraceae acuáticas y Rivera *et al.* (2016), secuenciaron también regiones cloroplásticas de la misma especie, y las relacionaron con las Eupatorieae del Cerrado de Brasil. Xia & Li (2021) secuenciaron el genoma cloroplástico completo de *A. lavenia* de China y lo

incluyeron en un análisis filogenético con otras especies de la tribu y de la familia, y en un estudio posterior Kim *et al.* (2023) sumaron *A. madurense* de Corea del Sur a la filogenia, resultando agrupadas ambas especies. Por lo tanto, no existe un tratamiento filogenético que incluye a todas las especies de *Adenostemma* y permita comprobar la monofilia del género. Asimismo, King & Robinson (1987) postulan que las especies neotropicales de *Adenostemma* se diferencian de las especies paleotropicales pues las primeras presentan tricomas en el estilo, mientras que las últimas carecen totalmente de ellos, de modo que, resulta interesante establecer en esta tesis si las **especies neotropicales** constituyen un **grupo monofilético** sobre la base de esa o de otras sinapomorfías.

En cuanto a su **distribución**, *Adenostemma* es un género pantropical con gran presencia en el Neotrópico y el Paleotrópico continental y con poblaciones en islas, muchas de ellas remotas. En el **Neotrópico** se describieron ~13 especies que se distribuyen desde Quetzaltenango en el norte de Guatemala hasta la provincia de Buenos Aires en Argentina, existiendo registros en la mayoría de los países de AC y AS (King & Robinson 1974, King & Robinson 1983, King & Robinson 1994, Mutis 2008, Freire & Ariza-Espinar 2014, Flora do Brasil 2020). En el **Paleotrópico** también se delimitaron 12 especies que se registran en el sur de África y Madagascar, en Asia (India y Sri Lanka, sur de China e islas del Pacífico), y Australia (Grierson 1972, Panigrahi 1975, Koyama 2002, Orchard 2011). Dado que las especies neotropicales representan aproximadamente la mitad de lo descrito y que la distribución restringida de los géneros hermanos de *Adenostemma* (*Sciadocephala* y *Gymnocoronis*) en América indicarían un posible origen de la subtribu allí, en la presente tesis, me circunscribo al tratamiento de estas especies.

La distribución amplia de este género puede explicarse por procesos de **dispersión**. Existen antecedentes de la dispersión de frutos de Asteraceae por aves a largas distancias llegando a poblar islas (Carlquist 1967, Katinas *et al.* 2013). Yapp (1906) fue el primer autor en comentar el peculiar mecanismo de dispersión de *Adenostemma* mediante su papus glandular. Este tipo de dispersión explicaría los patrones de distribución de *Adenostemma*, habitando tanto en continentes como en islas remotas y sobre cordilleras separadas por valles (como en Colombia y Venezuela) (Razi 1950, Carlquist 1967, King & Robinson 1974, Price & Wagner 2018).

Dado que: no existe un revisión taxonómica de las especies neotropicales de *Adenostemma*, que no se ha realizado un estudio cladístico que incluya un número representativo de sus especies, y que las características de su modo de dispersión serían el motivo de su particular distribución geográfica, los objetivos de esta tesis son:

Objetivo general

- En esta tesis se propone revisar la taxonomía y establecer las relaciones cladísticas entre las especies neotropicales del género *Adenostemma,* además de profundizar los estudios

de su distribución geográfica y analizar los mecanismos de dispersión que pueden explicar la distribución actual.

Objetivos específicos

- Ampliar el conocimiento actual sobre los aspectos morfológicos, anatómicos e histoquímicos de las especies neotropicales de *Adenostemma*.
- Delimitar las especies, ampliar las descripciones actuales y resolver problemas nomenclaturales para las especies neotropicales del género *Adenostemma*.
- Evaluar la monofilia de *Adenostemma* a través de un análisis cladístico que incluya especies neotropicales, paleotropicales y especies de los géneros hermanos, en base a caracteres morfoanatómicos.
- Estudiar de forma experimental la adhesión de las cipselas a las plumas de aves y su tiempo de permanencia en las mismas.
- Investigar el posible rol de las aves en la dispersión de los frutos de las especies neotropicales de *Adenostemma.*

Organización general de la tesis

Esta tesis se encuentra organizada en seis capítulos. El presente capítulo tiene como objetivo brindar el marco teórico necesario para la introducción a la temática abordada, al objeto de estudio, el objetivo general y los específicos. En el capítulo dos, se realiza un análisis detallado del hábito, caracteres morfológicos, anatómicos e histoquímicos de los integrantes neotropicales del género *Adenostemma*, además de la primera descripción exhaustiva de la morfología, anatomía e histoquímica de la cipsela y el particular papus de *Adenostemma brasilianum*. En el capítulo tres, se realiza un racconto sobre la historia taxonómica del grupo y de los antecedentes a la fecha sobre las relaciones genealógicas del género. A partir de muestras de material recolectado a campo y de una exhaustiva revisión de especímenes de herbario, se describe con detalle el género y las especies neotropicales de *Adenostemma,* complementado con mapas de distribución y láminas ilustrativas. También en este capítulo se presenta la primera clave dicotómica para las especies neotropicales de *Adenostemma*. En el capítulo cuatro, a partir de caracteres morfológicos cualitativos, se llevó a cabo un análisis cladístico del grupo, obteniendo por primera vez un cladograma de relaciones para las especies neotropicales de *Adenostemma*. En el capítulo cinco, se desarrollan estudios experimentales para demostrar la adhesión de los frutos a las plumas de las aves y se discute sobre los procesos de dispersión asociados a la epiornitocoria. En el capítulo seis, se discuten los resultados generales de la tesis y se proponen lineamientos para futuros trabajos de investigación en base a los resultados encontrados.

CAPÍTULO II

MORFOLOGÍA, ANATOMÍA E HISTOQUÍMICA

Análisis de caracteres morfológicos, anatómicos e histoquímicos de *Adenostemma*

Aunque los representantes de la familia tengan muchos caracteres en común, la plasticidad fenotípica y la variación intraespecífica del grupo genera un gran rango de variabilidad de caracteres vegetativos y reproductivos (Katinas & Funk, 2020), sobre todo en subtribus de reciente radiación (ca 5 Ma) como Adenostemmatinae (Tippery *et al.* 2014, Rivera *et al.* 2016). El análisis de esta variabilidad morfológica y anatómica es importante para complementar estudios moleculares que resuelven relaciones entre género pero son insuficientes para dilucidar relaciones entre especies y sustentar clados (Grossi *et al.* 2020). Los llamados microcaracteres (i.e., caracteres que se evidencian principalmente a nivel del microscopio han sido de relevancia para la delimitación de especies en esta tribu (Viera-Barreto *et al.* 2019, Rodríguez-Cravero *et al.* 2024) sobre todo los caracteres reproductivos (Grossi *et al*. 2020).

El carácter reproductivo morfológico que reúne a los miembros de la subtribu Adenostemmatinae es el receptáculo formado por tejido blando y sin forma fija (Fig. 2.1.a-c) que muestra continuidad estructural con las filarias (King & Robinson 1987, Funk *et al.* 2009). *Sciadocephala* fue asignado género hermano de *Adenostemma* debido a que también comparten la presencia papus glandular formado por pies con una cabezuela apical de pelos glandulares (Fig. 2.1.d *Sciadocephala*, 5 pies; 2.1.e *Adenostemma,* 4 pies). Por otro lado, *Gymnocoronis* no posee papus (Fig. 2.1.f).

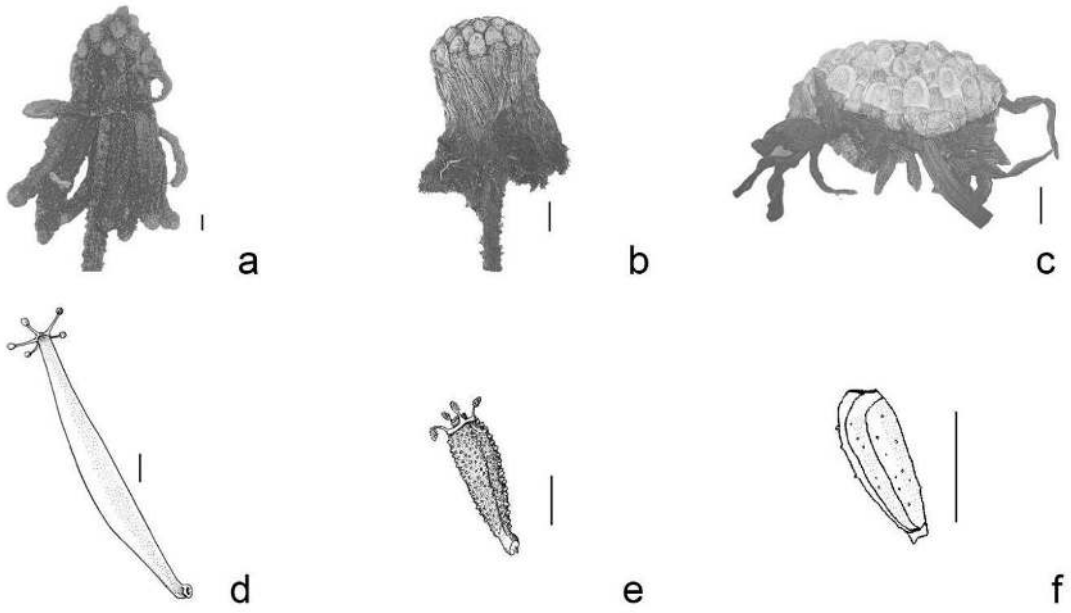


Figura 2.1. Subtribu Adenostemmatinae. **a-c.** Receptáculos de la subtribu a la madurez, desnudos y con forma convexa, luego de haber liberado las cipselas, **a.** *Sciadocephala*; **b.** *Adenostemma;* **c.** *Gymnocoronis;* **d-f.** Cipselas. **d.** Cipsela de *Sciadocephala gracieliae* N.Biggs & D.J.N.Hind, nótese el papus con 5 pies terminados en cabezuelas de pelos glandulares, tomado de Biggs & Hind (2013); **e.** Cipsela de *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass., también presenta papus con 4 pies terminados en cabezuelas de pelos glandulares, tomado de Flora Argentina; **f.** Cipsela de *Gymnocoronis spilanthoides* DC. sin papus. Escala: 1mm.

En el protólogo del género *Adenostem*ma J.R.Forst. & G.Forst. (1775) describieron un receptáculo desnudo; filarias lineares, todas de igual longitud, corolas infundibuliformes, lóbulos de la corola con pelos largos, ramas del estilo oblongas, fruto largo cilíndrico papuloso y con tres glándulas pediceladas en el ápice. En la revisión de *Adenostemma* realizada por de Candolle (1836), este autor agrega a la descripción, que la forma de la cipsela es ovada-oblonga angulosa, y que el papus puede tener de 3 a 5 glándulas (no sólo 3). Además agrega datos vegetativos: hierbas ecuatoriales glanduloso-pilosas a glabrescentes. Hojas opuestas pecioladas ovadas a romboidales, trinervadas, márgenes dentados. Y también agrega caracteres reproductivos: capítulos multifloros pedunculados, corimbos-paniculados, flores blancas. En 1987 King & Robinson, en su obra sobre todos los géneros de Eupatorieae, ampliaron la descripción de *Adenostemma* siendo la más completa hasta el momento.

En relación a la anatomía, muy pocos autores estudiaron los órganos de *Adenostemma* y generalmente son parte de trabajos comparativos con otros géneros:

- Yapp (1906) describió e ilustró la estructura del **papus** y la anatomía del **receptáculo** en relación a la dispersión.

- Pandey & Singh (1989) estudiaron la anatomía y el desarrollo de **frutos y semillas** de *A. viscosum.*
- Ekeke & Mensah (2015) describieron la anatomía de la **hoja** de *Adenostemma* sp.

Respecto a la histoquímica, *Adenostemma* ha sido estudiada por sus usos medicinales. En Asia, fueron analizadas las hojas por sus propiedades antibacterianas y expectorantes (Cheng *et al.* 1979, Najibufahmi *et al.* 2019, Nurlela *et al.* 2023). Fauzan *et al.* (2018) trabajaron en la caracterización química de dos especies: *A. lavenia* y *A. platyphyllum*. Bardón *et al.* (1996) estudiaron los kauranos y terpenos de *Adenostemma brasilianum,* que están relacionados a la producción de feromonas y mecanismos de defensa de machos de mariposas polinizadoras de la familia Itominae (Brown 1984). Hasta el momento nadie ha realizado un estudio histoquímico de frutos y papus para comprender su naturaleza mucilaginosa.

Los objetivos de este capítulo son: (1) realizar una descripción detallada de la morfología y anatomía de las especies neotropicales del género *Adenostemma*, incluyendo dibujos y fotos. (2) realizar un estudio de la histoquímica del fruto y papus de *A. brasilianum*, con el fin de entender la naturaleza química de los compuestos que contienen y su posible rol en la epizoocoria (dispersión externa por animales).

Metodología

Para hacer una descripción completa de la morfología externa, vegetativa y reproductiva del género *Adenostemma* trabajé con materiales del herbario LP (citados a continuación) y material fresco colectado por mí (citado como parte del material adicional examinado). Los caracteres morfológicos macro y microscópicos que seleccioné para medir y comparar especies, se basan en autores que definen caracteres de importancia para la diferenciación de especies de Eupatorieae (Viera-Barreto *et al.* 2018, Grossi *et al.* 2020, Christ *et al.* 2023, Katinas 2025), mencionados en la Introducción de este capítulo. Los términos usados para las descripciones fueron tomados de Hickey (1974), Harris & Harris (2001); el Kew Plant Glossary (Beentje & Williamson 2016) y términos acuñados por King y Robinson (1974, 1987, 1994) para la descripción de muchas especies de Eupatorieae.

Material examinado con microscopía óptica

Adenostemma brasilianum

- Cabrera 207 (LP) – rizoma y raíz
- Fabris 7254 (LP) – tallo
- Cabrera 22394 (LP) – hoja, flores

Adenostemma verbesina

- Rojas 4775 (LP) – tallo, hoja y raíz

- Reitz 6400 (LP) – rizoma
- Pereira 8716 (LP) – filarias, flores y cipsela

Adenostemma suffruticosum

- Pires 9608 (LP) – hoja, tallo y flores

Adenostemma platyphyllum

- Diers 1203 (LP) – tallo, flores y cipselas

Caracteres morfoanatómicos

Para la observación de caracteres morfológicos y anatómicos microscópicos, se usaron materiales de herbario de todas las especies neotropicales. En el caso de la especie *Adenostemma brasilianum* pude trabajar con material fresco colectado en Isla Santiago, Ensenada, Buenos Aires (34° 50' 22" S, 57° 53' 21" O; *Dosil Hiriart et al. 42* (LP)). El material seco de herbario se rehidrató con agua hirviendo con una gota de detergente. Para el análisis anatómico obtuve cortes transversales y longitudinales a mano alzada y con micrótomo de rotación (HM 315R). Utilicé agujas de disección para obtener células aisladas (e.g. fibras del papus). El proceso para el corte en micrótomo incluyó los métodos convencionales de infiltración e imbibición con parafina (Johansen 1940). Los cortes seriados tienen 5-10 µm. Todos los cortes fueron blanqueados con hipoclorito de sodio al 10% y lavados dos veces con agua destilada. Los cortes se tiñeron con safranina 80%, safranina 80%-Fast Green, safranina 80% - Alcian blue (Luque et al 1996). El montado se hizo con glicerina 90%, gelatina-glicerina y bálsamo de Canadá según el tiempo de preservación deseado (de temporario a semi-permanente, respectivamente). Las observaciones e ilustraciones se realizaron con una lupa binocular con tubo de dibujo Nikon SMZ 1000 y con un microscopio con tubo de dibujo Nikon Eclipse E200. Algunos caracteres fueron fotografiados con celular. Para los caracteres externos se tomaron las medidas con regla milimetrada y para las medidas en el material virtual se utilizó el software ImageJ.

Histoquímica

Para la caracterización histoquímica de las cipselas de *A. brasilianum,* separé 5 a 10 frutos obtenidos de material fresco arriba mencionado y especímenes de herbario (rehidratados con agua destilada en estufa a 30° C por 24-72 hs). Para tinción de las cipselas y papus usé:

azul brillante de Cresilo 1% → azul en presencia de pectinas en el mucílago (Cosa et al 2014)

rojo neutro (neutral red) 5 g en 100 ml de agua destilada, y luego disuelta al 1% → rojo para evidenciar aceites esenciales (Vogel 1990, Cosa *et al.* 2014)

ORO (oil red O) 0,5 g en 100 ml de alcohol etílico 80° → naranja brillante- rojo para sustancias lipofílicas

cloruro férrico 10% y carbonato de sodio 2% → donde azul-negruzco, verde o azul-verdoso indica presencia de taninos (D'Ambrogio 1986, Zarlavsky 2014)

rojo de rutenio 0,05 % acuoso → para evidenciar mucílagos y gomas en rojo (Jensen 1962, Colombo & Rascio 1977)

Resultados

Hábito

La mayoría de las especies de *Adenostemma* son hierbas o sufrútices con tallo simple, porte erecto o rastrero y filotaxis opuesta (Fig. 2.2). El tallo rastrero es típico en la especie *A. verbesina*, aunque también tienen este hábito *A. hirtiflorum* y *A. harlingii*. Otras especies como *A. brasilianum* suelen tener un tercio del tallo postrado y el resto erecto, alcanzando hasta 1-1,60 m de altura. *Adenostemma goyazense*, *A. cuatrecasasii*, *A. suffruticosum* son plantas erectas y sufruticosas, la primera crece hasta 1,2 m y las últimas tienen individuos que alcanzan los 1,8 a 2 m de altura. El resto de las especies son hierbas erectas de hasta 1 m de altura.

Figura 2.2. *Adenostemma brasilianum*. Hierba subperenne umbrófila, hábito erecto, con base enraizante, filotaxis opuesta.

*Ciclo de vida. E*n la bibliografía se describen ciclos de vidas anuales, bianuales o subperennes. En *Adenostemma brasilianum* de Brasil se registró un ciclo de vida bianual: en el primer año la planta se desarrolla vegetativamente y en el segundo año se reproduce y muere. En mi observación de *A. brasilianum* de Argentina, las plantas crecen vegetativamente en la primavera y verano, florecen en otoño y mueren en invierno, pero poseen un rizoma persistente que vuelve a crecer dando lugar a otro ciclo (esto fue observado dos años consecutivos).

Tallo

El tallo de *Adenostemma* suele estar dividido en una parte subterránea o rizoma y una parte aérea. El rizoma es en general horizontal y en algunas especies (e.g. *A. brasilianum de Argentina*) es persistente por al menos dos años. El tallo aéreo es frecuentemente herbáceo, a veces subleñoso, cilíndrico, generalmente simple y pocas veces ramificado, costillado (costillas variables en

ambientes de aguas intermitentes), a veces con médula hueca o aerenquimática. En *A. verbesina* hay presencia de tallos radicantes.

Pubescencia. Variable a lo largo de las especies, los individuos y la etapa de vida. Generalmente glabros a glabrescentes en la base de la planta hasta lanosos en las ramas de las inflorescencias.

Tipos de tricomas. Presentan tricomas glandulares uniseriados de contenido rojizo en algunas especies (Fig 2.3.c) y pelos glandulares biseriados cercanos a los pedúnculos de las inflorescencias.

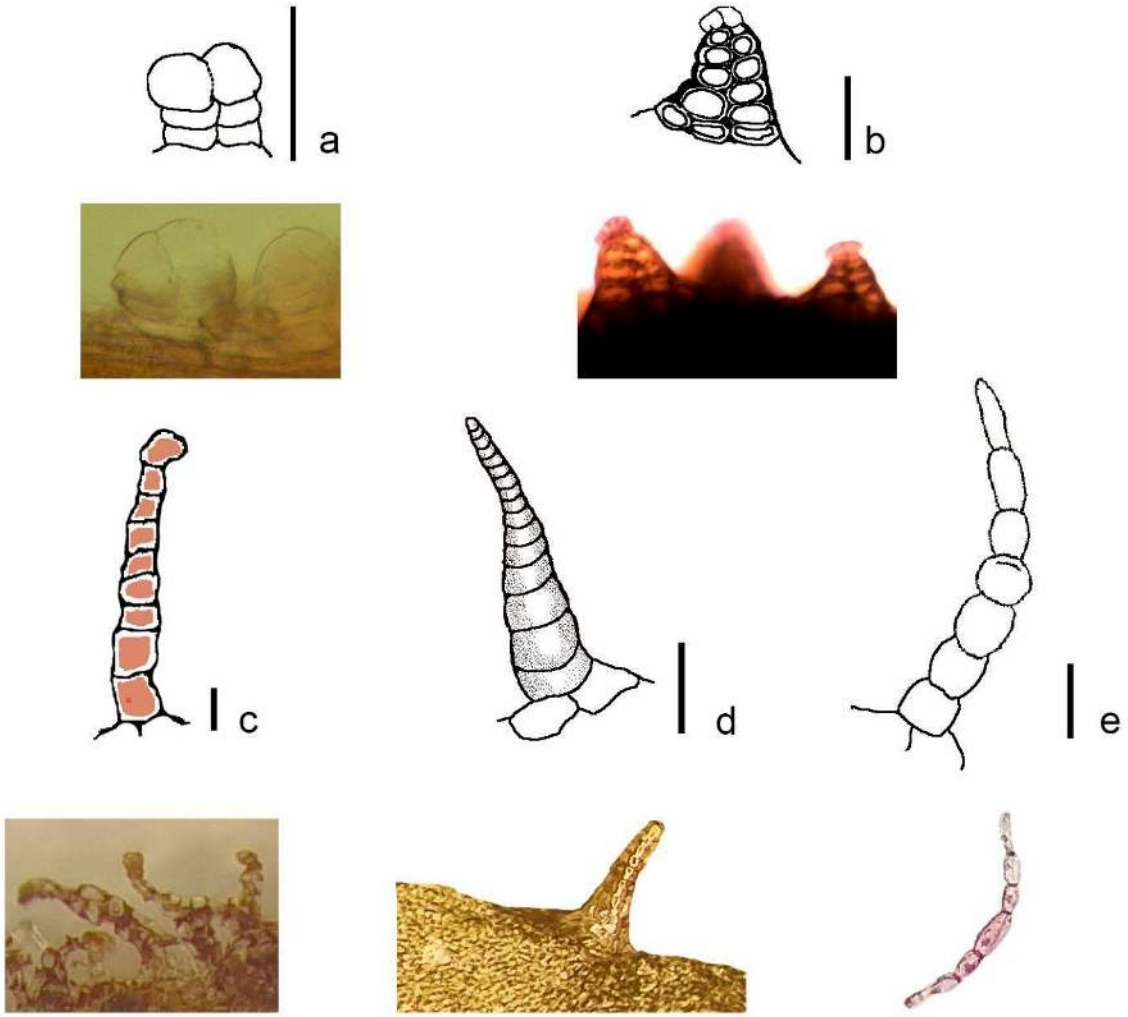


Figura 2.3. Tricomas en *Adenostemma*. **a.** Tricoma glandular biseriado corto del papus; **b.** Tricoma glandular multiseriado del cuerpo de la cipsela; **c.** Tricoma glandular uniseriado con contenido rojizo de tallo; **d.** Tricoma cónico en lámina; **e.** Tricoma moniliforme típico del lóbulo de la corola. Escala: 50 µm.

Anatomía del tallo

El tallo es irregular debido a que es costillado (Fig. 2.4.a). Cuando el tallo se encuentra turgente son menos notorias y dado que estas especies viven en zonas de aguas intermitentes, la turgencia varía. La epidermis constituye una sola capa con tricomas glandulares uniseriados (Fig. 2.3.c). Debajo de la epidermis hay generalmente cuatro capas de colénquima con engrosamientos angulares (Fig. 2.4.b), seguido por el parénquima con ca. 9 células de grosor. Los haces vasculares colaterales tienen comúnmente crecimiento primario pero durante el segundo año tiene un desarrollo tendiente al crecimiento secundario, dónde se ven células ordenadas formando un anillo (Fig 2.4.a) y casquetes de fibras esclerenquimáticas acompañando al floema (Fig. 2.4.c); la médula central es parenquimática, o a veces hay desarrollo de aerénquima, y puede ser hueca (Fig.2.4.a).

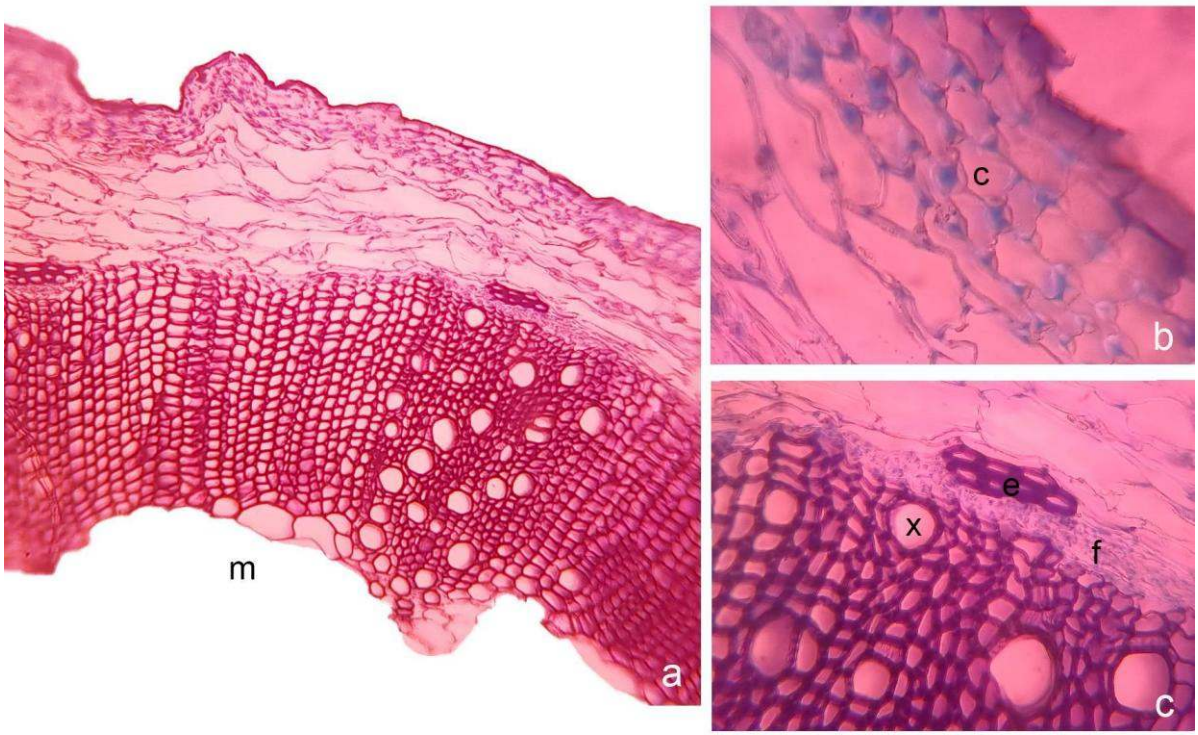


Figura 2.4. Corte transversal de tallo de *Adenostemma* vista bajo microscopio óptico, teñido con safranina y fast-green. **a.** Sección del corte donde se pueden delimitar las diferentes capas, de afuera hacia adentro: epidermis, cuatro filas de colénquima, nueve filas de parénquima, el floema con los casquetes de fibras, el xilema secundario formando un anillo y restos de parénquima que corresponden a la médula, que a la madurez es hueca (m); **b.** Detalle del colénquima (c) con engrosamientos angulares -40x. **c.** Detalle de casquete de fibras (e), floema (f) y xilema (x)- 40x.

Rizoma

En *Adenostemma brasilianum* puse observar la presencia de rizoma, órgano que puede estar asociado al ciclo de vida subperenne, ya que a pesar de que las partes aéreas mueran en invierno, el rizoma sobrevive semienterrado y vuelve a brotar en primavera.

Anatomía del rizoma

El rizoma anatómicamente, en sección transversal, posee forma muy irregular. La epidermis constituye una sola capa. Debajo de la epidermis hay generalmente 6-7 capas de colénquima con engrosamientos angulares, seguido por el parénquima con 5-7 células de grosor. Los haces vasculares son colaterales, la médula central es parenquimática.

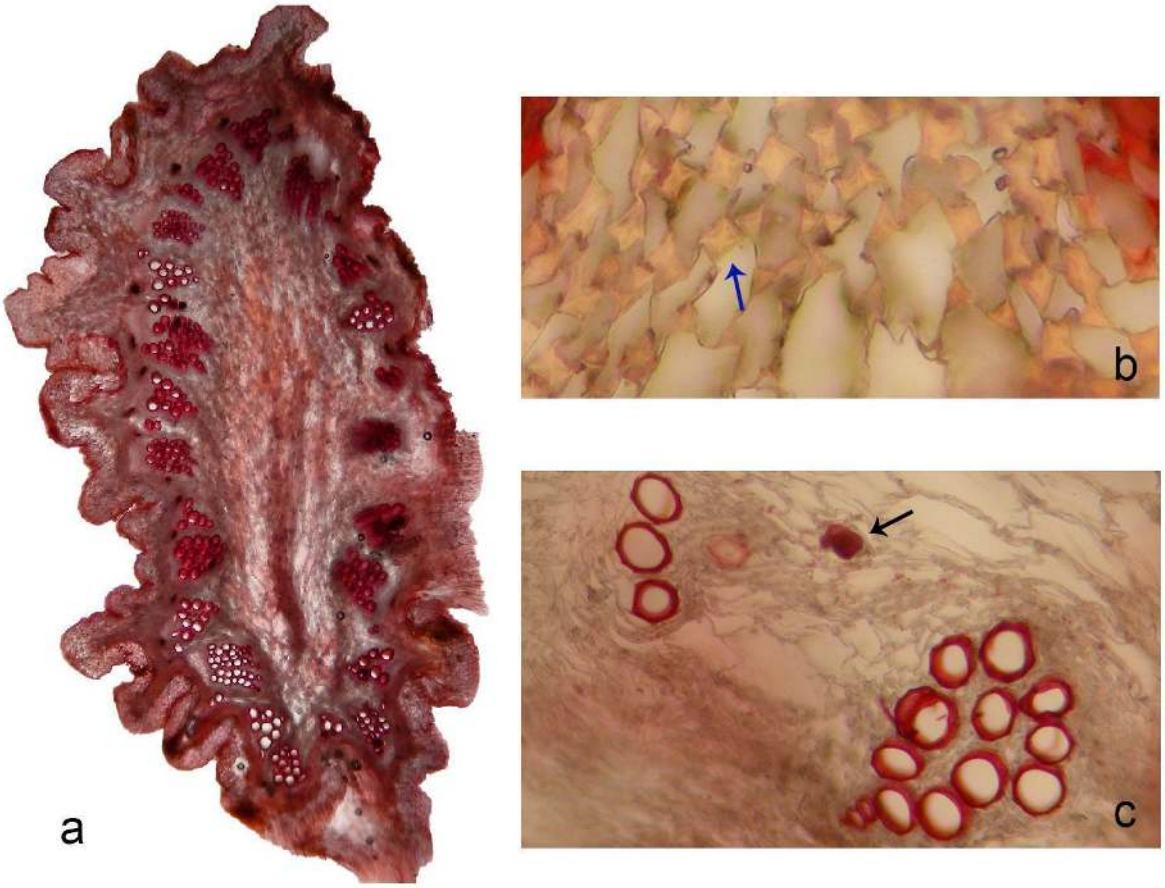


Figura 2.5. Corte transversal de rizoma de *Adenostemma brasilianum,* vista bajo microscopio óptico, teñido con safranina. **a.** Vista general del rizoma -4x; **b.** Detalle del colénquima con engrosamiento angular (flecha azul), hacia el interior se encuentra el parénquima- 40x; **c.** Detalle de los haces vasculares y un canal secretor (flecha negra)- 40x.

Raíz

La raíz primaria en sección transversal muestra estructura típica: una rizodermis uniestratificada con pelos absorbentes (Fig. 2.6.a-b , seguida de una exodermis rojiza por la safranina, una corteza parenquimática Fig. 2.6.a o aerenquimática Fig. 2.6.d, y una endodermis primaria (Fig. 2.6.c). El

cilindro central consta del periciclo, 6-8 cordones de xilema y floema y una médula con parénquima a veces esclerificado (Fig. 2.6.d).

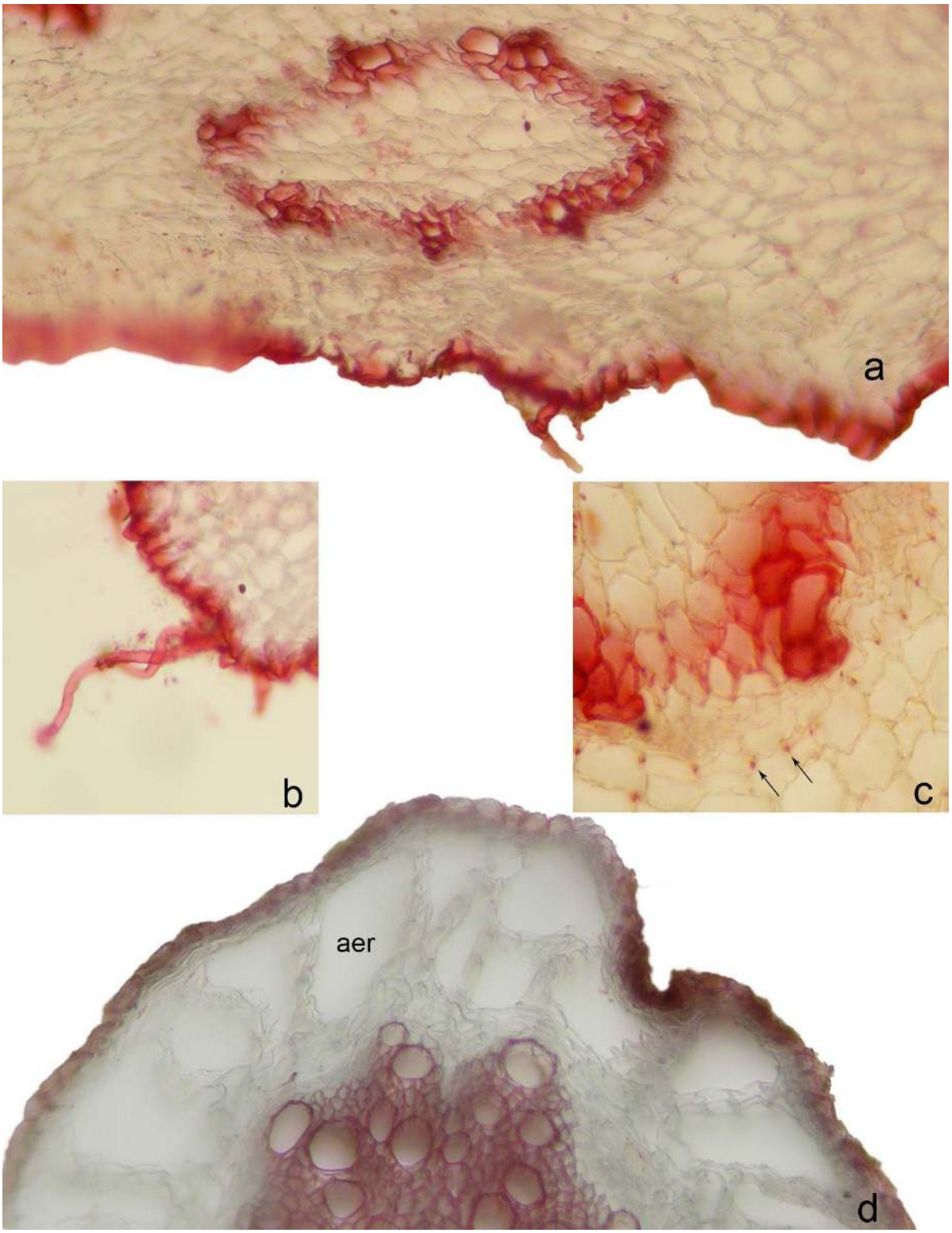


Figura 2.6. Corte transversal de raíz de en *Adenostemma* al microscopio óptico, teñido con safranina. **a.** Raíz primaria con pelos absorbentes, endodermis- 4x; **b.** Detalle de pelo absorbente, rizodermis y exodermis teñida con safranina- 10x; **c.** Detalle de la endodermis con puntuaciones (flechas negras)-10x; **d.** Raíz con aerénquima **aer**, y cilindro central con xilema secundario - 4x.

Hojas

La filotaxis es opuesta para todas las especies.

Forma de la lámina. Es altamente variable dentro de las especies e incluso dentro de una misma población. Por nombrar algunas categorías, las láminas pueden ser ovadas, triangulares, oblanceoladas y hasta falcadas como en *A. caffrum* var. *longifolium* (Chiov.) S.A.L.Sm. A partir de estas formas derivan muchas subcategorías que son ilustradas en la Fig 2.7.

Tamaño. Las láminas más pequeñas poseen 1,2 cm de largo a 1 cm de ancho (e.g. forma romboidal-subtriangular, *A. verbesina* de Brasil, Fig. 2.7.a); y las más grandes 16 cm de largo por 7,5 cm de ancho (e.g. forma oblanceolada, *A. suffruticosum* de Brasil, Fig. 2.7.b) y 24 cm de largo a 15 cm de ancho (e.g. forma ovada-subtriangular, *A. brasilianum* de Paraguay, Fig. 2.7.e).

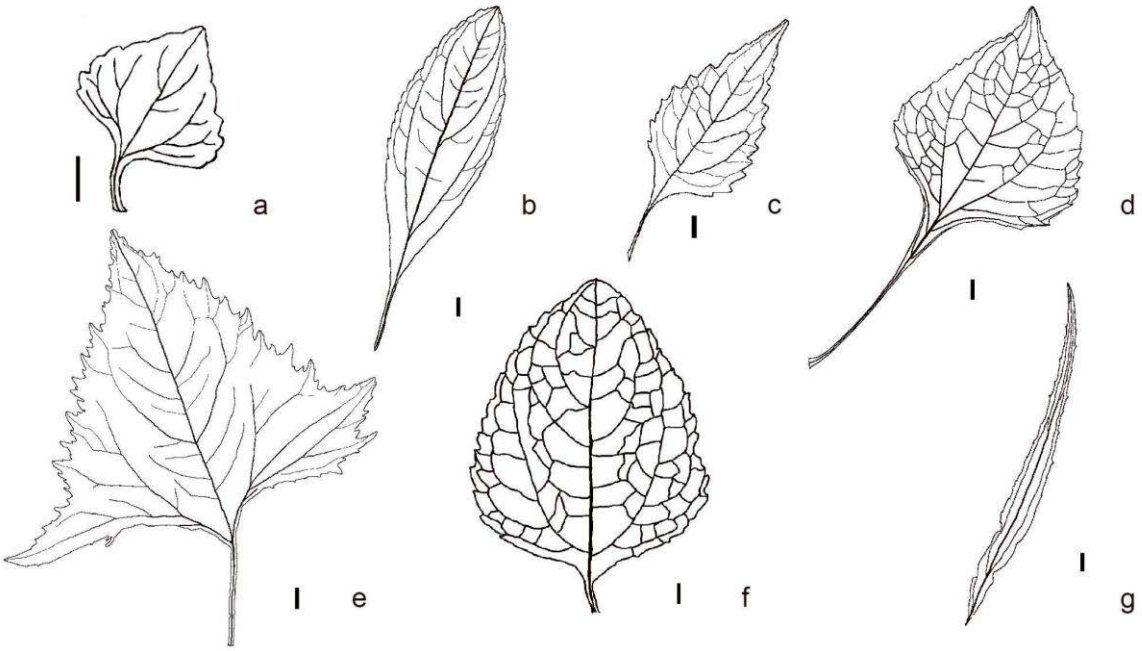


Figura 2.7. Diversidad de hojas en *Adenostemma* **a.** *Adenostemma verbesina*; **b.** *Adenostemma suffruticosum*; **c.** *Adenostemma hirtiflorum*; **d.** *Adenostemma platyphyllum*; **e.** *Adenostemma brasilianum*, **f.** *Adenostemma harlingii*, **g.** *Adenostemma caffrum* var. *longifolium*. Escala: 1 cm.

Márgenes. Varían de enteros-subenteros *A. suffruticosum* (Fig. 2.7.b) y *A. caffrum* (Fig. 2.7.g), crenados (Fig. 2.7.a), serrados (Fig. 2.7.c-d y f) y dentados (Fig. 2.7.e), con dientes regulares o irregulares.

Ápices. Generalmente agudos (Fig. 2.7. a-e y g-h), también obtusos (Fig. 2.7.f) o redondeados como en algunos individuos de *A. suffruticosum*.

Bases. Frecuentemente cuneadas, aunque pueden ser truncadas, subcordadas y subhastadas (Fig. 2.7.e).

Pecíolos. La mayoría de las especies son largamente pecioladas, incluso llegando a alcanzar una relación 1:1 (lámina:pecíolo) como en *A. platyphyllum* (Fig. 2.7.d) y *A. vargasii*. *A. suffruticosum* y *A. caffrum* var. *longifolium* suelen tener hojas cortamente pecioladas (Fig. 2.7.b) a subsésiles (Fig. 2.7.g).

Decurrencia de la lámina. En la mayoría de las especies la lámina se extiende por el pecíolo formando un ala que puede variar en ancho. Según su grado de avance decidí categorizarlas en: ⅓ de decurrencia, ½ de decurrencia y total decurrencia (la lámina llega hasta el nudo).

Pubescencia. Glabras a subglabras. En *A. suffruticosum* las hojas son prácticamente glabras y tienen una cutícula muy engrosada. En el resto de las especies, la pubescencia está concentrada en las venas de ambas caras, o solo en la adaxial. En *A. verbesina*, se encuentran pelos dispersos principalmente en la cara adaxial. Las hojas jóvenes son más pubescentes.

Tipos de tricomas. Tricomas cónicos dispersos en la lámina, en márgenes y venas (Fig. 2.3.d); y tricomas glandulares uniseriados en venas (Fig. 2.3.c).

Color y textura. En su mayoría las especies tienen hojas color verde oscuro y de textura membranácea. *A. suffruticosum* y *A. caffrum* tienen cutículas muy gruesas por lo que las hojas son de un color verde pálido, de textura coriácea y de aspecto seroso.

Anatomía de lámina

La sección transversal de *Adenostemma brasilianum* (Fig. 2.8.a) muestra una epidermis adaxial uniestratificada con cutícula delgada. El mesófilo tiene estructura dorsiventral, con 4-5 capas de mesófilo en empalizada y 3-4 capas de mesófilo esponjoso a nivel del haz vascular central. Debajo de la epidermis abaxial, a nivel del haz vascular central, hay 1-2 capas de colénquima angular. Los haces vasculares son colaterales. En la Fig. 2.8.b se muestra la sección transversal de la hoja de *A. verbesina,* tomada más cerca de la base de la lámina, se ven haces vasculares en 3 paquetes separados y 6-8 capas de parénquima adaxial y abaxial.

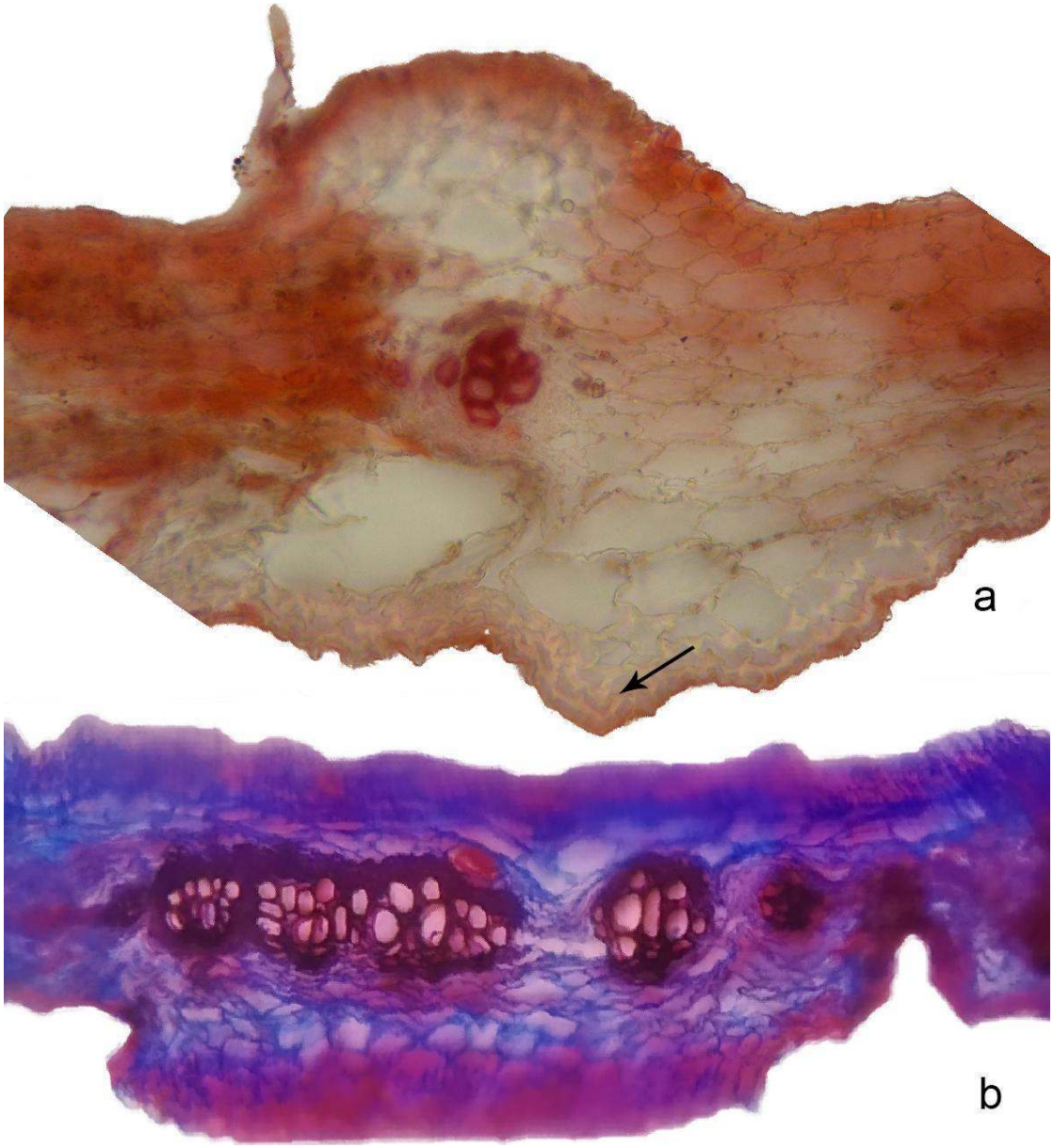


Figura 2.8. Corte transversal de hojas de *Adenostemma.* **a.** Sección transversal de hoja teñida con safranina de *Adenostemma brasilianum*, la flecha indica las capas de colénquima; **b.** Sección transversal de hoja teñida con safranina-alcian blue de *Adenostemma verbesina*. Vistas en 40x al microscopio óptico.

Sinflorescencia

Las sinflorescencias o inflorescencias secundarias son cimas (de crecimiento definido y floración basipétala) que agrupan las inflorescencias primarias o capítulos; generalmente son corimbiformes ya que los capítulos crecen hasta alcanzar la misma altura, similar a lo que sucede en un corimbo. En la base de cada ramificación posee una bráctea lanceolada o lineal, algunas muy pequeñas. Estas sinflorescencias pueden ser laxas (e.g., *A. verbesina, A. zakii*) o densas (e.g., *A. involucratum*).

Número de capítulos. Este carácter es muy variable incluso dentro de individuos de las mismas poblaciones (como pude observar en *A. brasilianum* de Isla Santiago, individuos entre 30 y 90 capítulos). En algunas especies como en *A. verbesina*, el número es más conservado, las sinflorescencias suelen tener de 3 a 8 capítulos siendo de las especies más paucicéfalas, en cambio en *A. cuatrecasasii* hay ejemplares con hasta 160 capítulos.

Capítulo

Los capítulos tienen flores isomorfas, son pedunculados, y los pedúnculos suelen ser largos y pubescentes, a veces lanosos.

Figura 2.9. Aspecto general de los capítulos en *Adenostemma***.** Capítulo campanulado de *A. vargasii* (Perú: Tambopata) , nótese las corolas casi cubiertas por el involucro, de color verde, las filarias pubsecentes y con ápice recurvado; **b.** Capítulo esférico de *A. brasilianum* (Argentina: Buenos Aires), las corolas tambien inmersas en el involucro, de color blanco, las filarias más bien hirsutas; **c.** Capítulo cilíndrico de *A. harlingii* (Ecuador: Napo), con los lóbulos de las corolas apenas exertos, corolar blancas con limbo violáceo, filarias subglabras. Fotos tomadas por: **a.** Rich Hoyer, **b.** Ramiro Ratón, **c.** Nolan Exe.

Forma. Los capítulos pueden ser campanulados, esféricos o cilíndricos (Fig. 2.9.a-c, respectivamente), dependiendo cómo varía la relación alto/ancho. A la madurez las ramas del estilo son exertas, siendo la parte más vistosa del capítulo.

Tamaño. Los capítulos más grandes rondan los 10 mm de alto x 10 mm de ancho en *A. cuatrecasasii* y *A. suffruticosum*, mientras que los más pequeños tienen 3 mm de alto x 4 mm de ancho (e.g., *A. fosbergii*).

Número de flores. Frecuentemente, los capítulos tienen 15-25 flores como en *A. flintii*, *A. fosbergii*, *A. involucratum*, mientras que algunas especies como *A. zakii* o *A. hirtiflorum* tienen entre 10 y 12 flores y en los capítulos grandes como el de *A. cuatrecasasii* hay más de 40 flores.

Receptáculo. Es blando, desnudo, foveolado y cambia de forma de plano a convexo a la madurez, exponiendo a las cipselas en una forma de paraguas invertido- ver Cipselas, Fig. 2.13.c.

Involucro

Las filarias pueden variar de 10 a 25, dispuestas en dos series subiguales, fusionadas en la base. Frecuentemente son oblongas o elípticas de ápice agudo, a veces las internas son más anchas que las externas; pueden tener márgenes ciliados (aspecto que toman por los pelos glandulares posicionados en hileras en el márgen, e.g., *A. brasilianum* y *A. verbesina*) o escariosos (e.g., filarias internas de *A. cuatrecasasii)*.

Tricomas de las filarias. En la base y nervaduras suele haber tricomas glandulares uniseriados (Fig. 2.3.c), en *A. vargasii* de gran longitud (Fig. 2.9.a). En los márgenes y el ápice frecuentemente poseen tricomas glandulares biseriados. *A. harlingii* presenta filarias subglabras (Fig. 2.9.c).

Flores

Todas las flores de un mismo capítulo son hermafroditas y de iguales características.

Corola. Las corolas son generalmente infundibuliformes, tubular-infundibuliformes o tubulares, pentalobadas, de color blanco, con limbo lila o violáceo, blanco verdosas o verdes (Fig. 2.9). Se encuentran casi totalmente inmersas en los involucros (Fig. 2.9.a-b), aunque en algunas especies se encuentran parcialmente exertas *(*e.g., *A. harlingii,* Fig. 2.9.c). Los lóbulos de las corolas son agudos y suelen doblarse hacia afuera.

Pubescencia y tricomas (Fig. 2.10). Las corolas de *Adenostemma* tienen unos tricomas muy característicos que usualmente se encuentran sólo en los lóbulos de la corola, los tricomas moniliformes (Fig. 2.3.e y Fig. 2.10.a). Estos tricomas cumplen un rol muy importante en la antesis del capítulo al enredar las corolas entre sí y provocar la caída en masa de las mismas. Algunas corolas no poseen tricomas monilifomes o poseen escasos (e.g., *A. goyazense*) y en el caso de *A. vargasii,* estos tricomas son más cortos. En el limbo y base de la corola todas las especies suelen tener tricomas glandulares biseriados (Fig. 2.10.b).

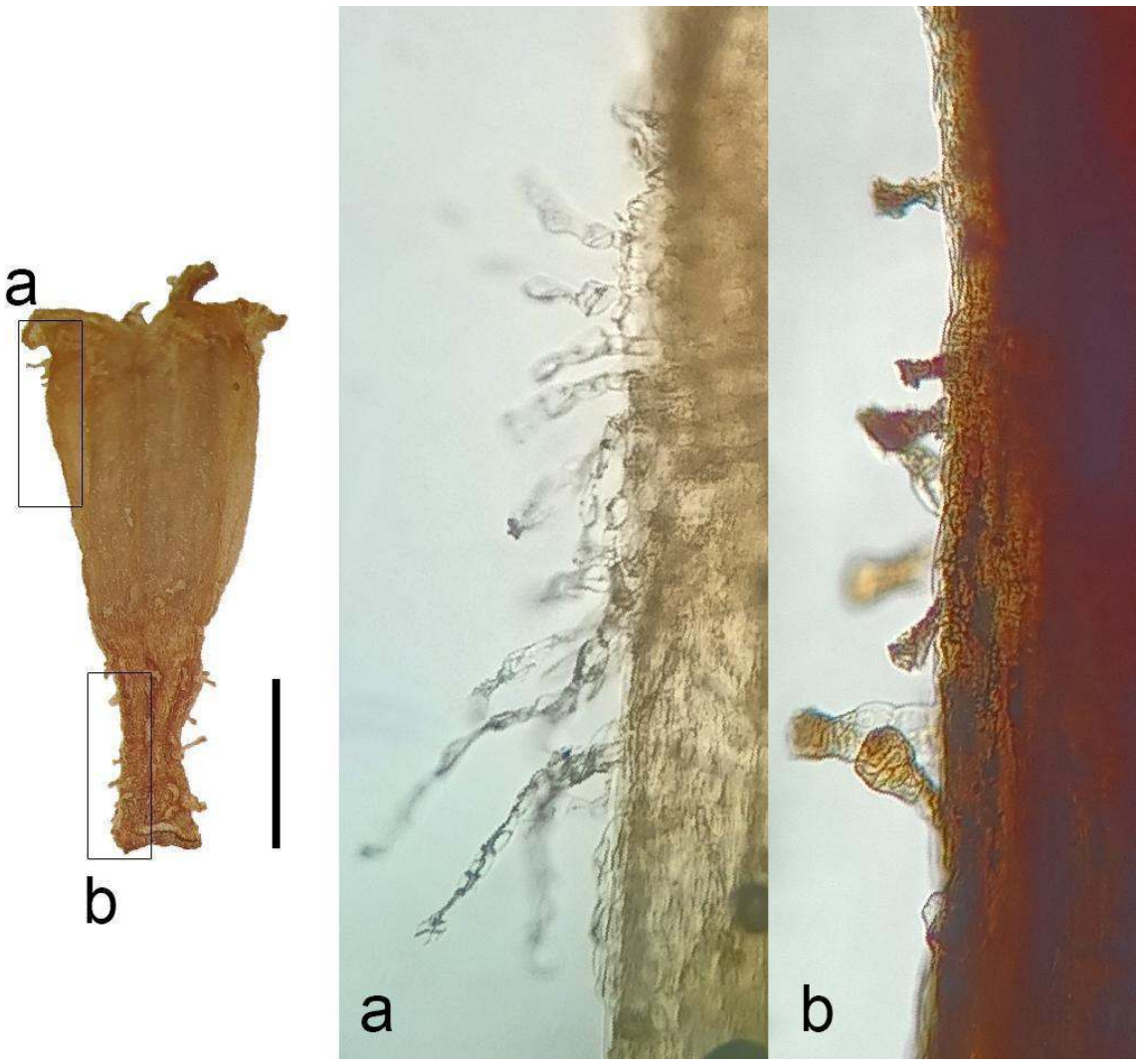


Figura 2.10. Corola infundibuliforme de *Adenostemma platyphyllum*; **a.** Detalle de los tricomas moniliformes debajo de los lóbulos de la corola; **b.** Detalle de los tricomas glandulares biseriados en base de la corola. Escala: figura izquierda: 1mm, a-b: vista en 40x microscopio óptico.

Estambres y anteras. Los estambres son cinco, las anteras se encuentran fusionadas (carácter típico de Asteraceae) y son lineares. Los apéndices conectivales, son frecuentemente reducidos, ovados o emarginados (Fig. 2.11a) y las bases de las tecas suelen ser obtusas pero pueden ser también ligeramente sagitadas (Fig. 2.11b). Poseen collar anteral balustiforme.

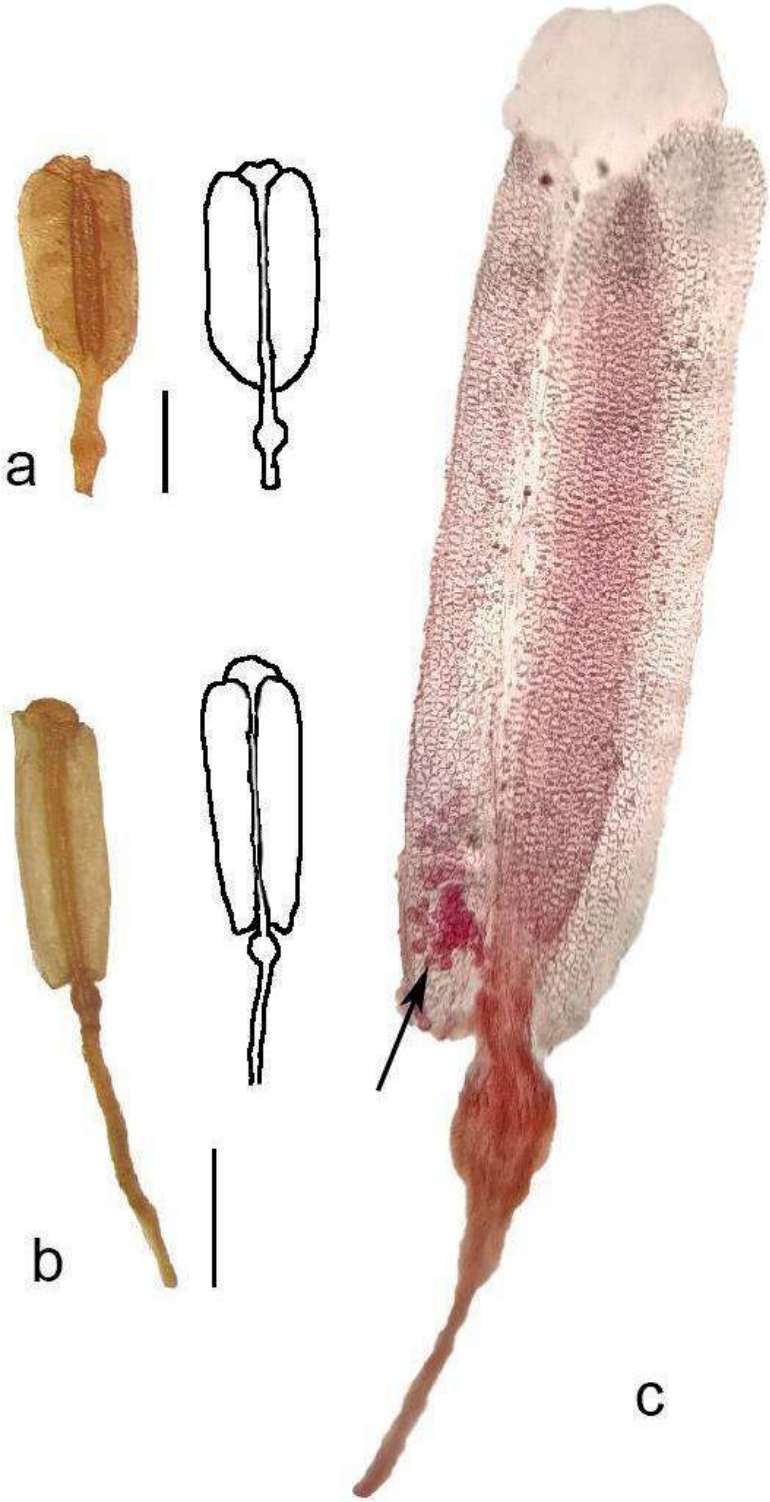


Figura 2.11. Anteras de *Adenostemma*. **a.** Antera de *Adenostemma involucratum*, con apéndice conectival reducido, levemente emarginado y base obtusa; **b.** Antera de *A. cuatrecasasii*, con apéndice conectival reducido ovado y base levemente sagitada; **c.** Vista al microscopio óptico de la antera de *A. cuatrecasasii*, las flechas indican la presencia de granos de polen. Escalas: a-b: 0,5 mm, c: 40x al microscopio óptico.

Estilos. Los estilos son bífidos y suelen tener el doble del largo de la corola (5-8 mm). Las ramas son exertas por lo que representan la parte más visible del capítulo en *Adenostemma* (Fig. 2.12). Son clavadas y poseen papilas por dentro y por fuera (Fig. 2.12.a). Antes y después de la

bifurcación se encuentran las dos bandas estigmáticas (Fig. 2.12.b). En la zona media del estilo, por debajo de la bifurcación, hay escasos a muchos pelos moniliformes (Fig. 2.12.c), estos tricomas se encuentran en todas las especies neotropicales, excepto *A. flintii* dónde no pude observar más que un estilo y no encontré tricomas. Además, encontré tricomas en el eje del estilo de algunas especies paleotropicales -ver más abajo). La base es tubular.

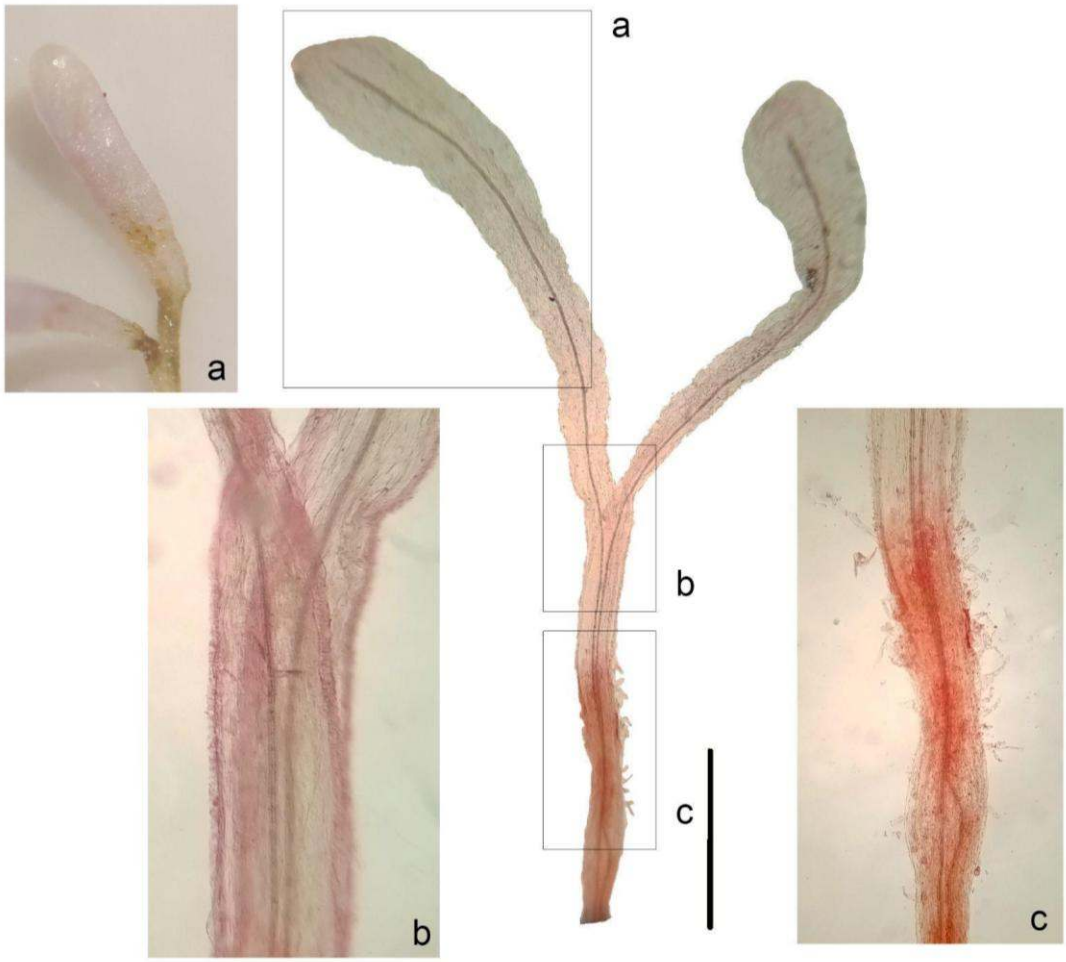


Figura 2.12. Estilo de *Adenostemma brasilianum*. **a.** Vista general del estilo con su base tubular, zona media con tricomas y las dos ramas clavadas. **b.** Detalle de las ramas del estilo blancas de superficie papilosa. **c.** Detalle de los tricomas de la zona media. Escala 1 mm.

Cipselas

Forma. Las cipselas son obovadas y subtrigonales (Fig. 2.13). Son asimétricas, algunas curvadas y comprimidas lateralmente, otras alargadas y angostas. Son verdes cuando están inmaduras, y medida que maduran pasan de marrón hasta casi negras en algunas especies (debido a la disposición de fitomelaninas). Tienen carpopodio asimétrico, sinuoso, con diferente grado de diferenciación - conspicuo (Fig 2.13.a) o conspicuo (Fig. 2.13.b). A medida que maduran, el

receptáculo donde están insertos, cambia de forma de plano a convexo, por lo que son empujados hacia afuera y quedan expuestos en forma de paraguas invertido (Fig. 2.13.c).

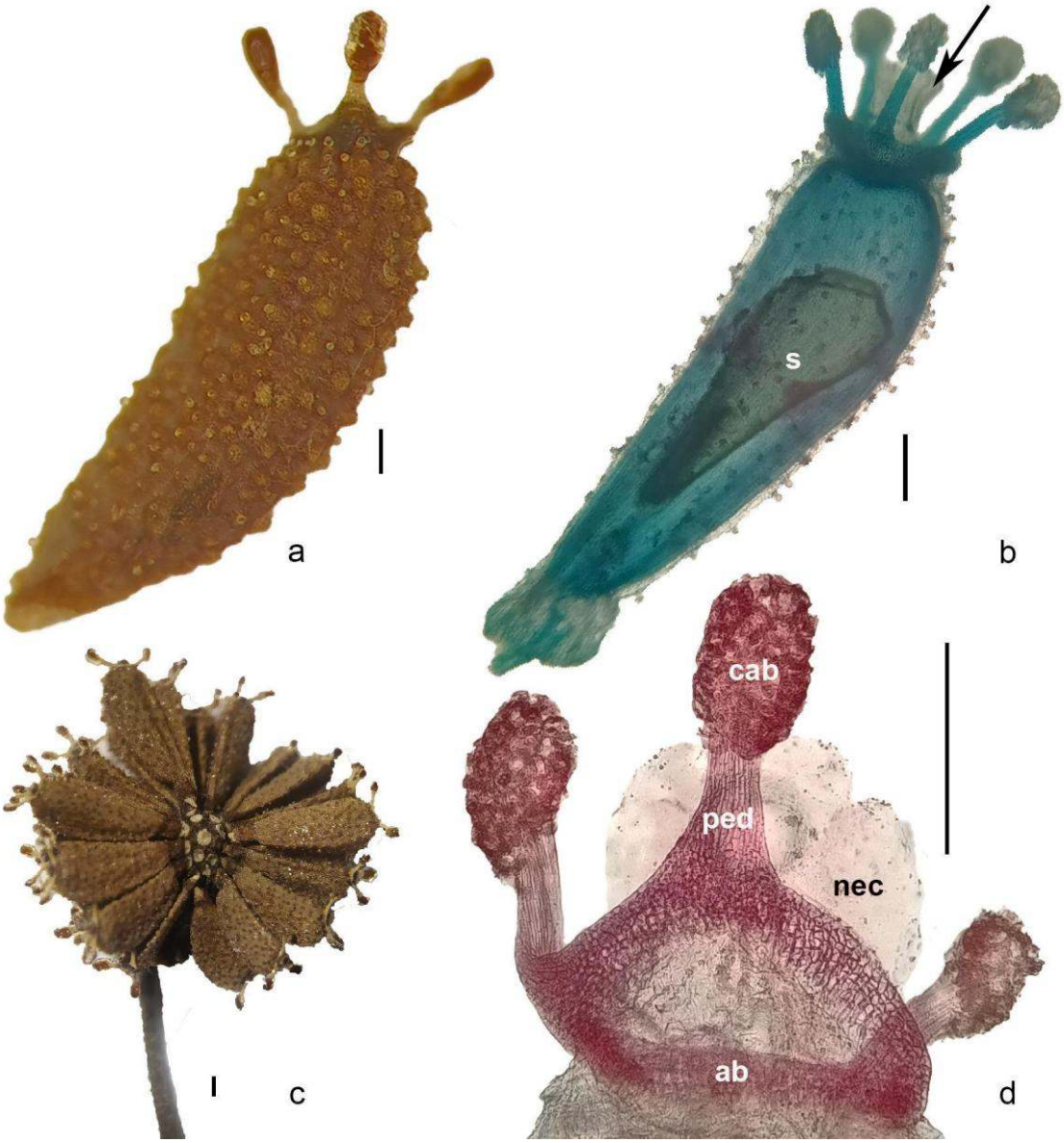


Figura 2.13. Cipselas de *Adenostemma*. **a.** Cipsela de *A. harlingii*, con tricomas glandulares multiseriados en cuerpo, carpopodio asimétrico inconspicuo y papus con tres glándulas pediceladas; **b.** Cipsela de *A. brasilianum* luego de ser blanqueada y teñida con azul brillante de cresilo, el cuerpo cubierto por tricomas glandulares biseriados, el carpopodio es asimétrico conspicuo, el papus tiene cinco glándulas pediceladas y puede observarse el nectario (flecha negra). Anatómicamente, se distingue el exocarpo transparente y el mesocarpo coloreado, en el interior podemos ver la semilla (s); **c.** Capítulo de *A. brasilianum* a la madurez, con cipselas expuestas en forma de paraguas invertido; **d.** Papus de *A. brasilianum*, teñido con safranina y visto al microscopio óptico, y sus partes ab: anillo basal, ped: pedicelo, cab: cabezuela, nec: nectario. Escala 1 mm.

Tamaño. Puede variar entre los 2 mm y los 4,2 mm.

Pubescencia. Suelen tener la mayoría del cuerpo cubierto de varios tipos de tricomas (descritos en Anatomía), aunque algunas especies son subglabras o tienen muy pocos condensados en las costillas.

Anatomía de la cipsela

En la sección longitudinal de la cipsela de *Adenostemma brasilianum,* pude observar las siguientes capas (Fig. 2.14): un pericarpio, que está compuesto por un exocarpo con tricomas glandulares y no glandulares, dos capas de mesocarpo (separadas por una capa de fitomelanina que se aloja en el espacio intercelular) y un endocarpo.

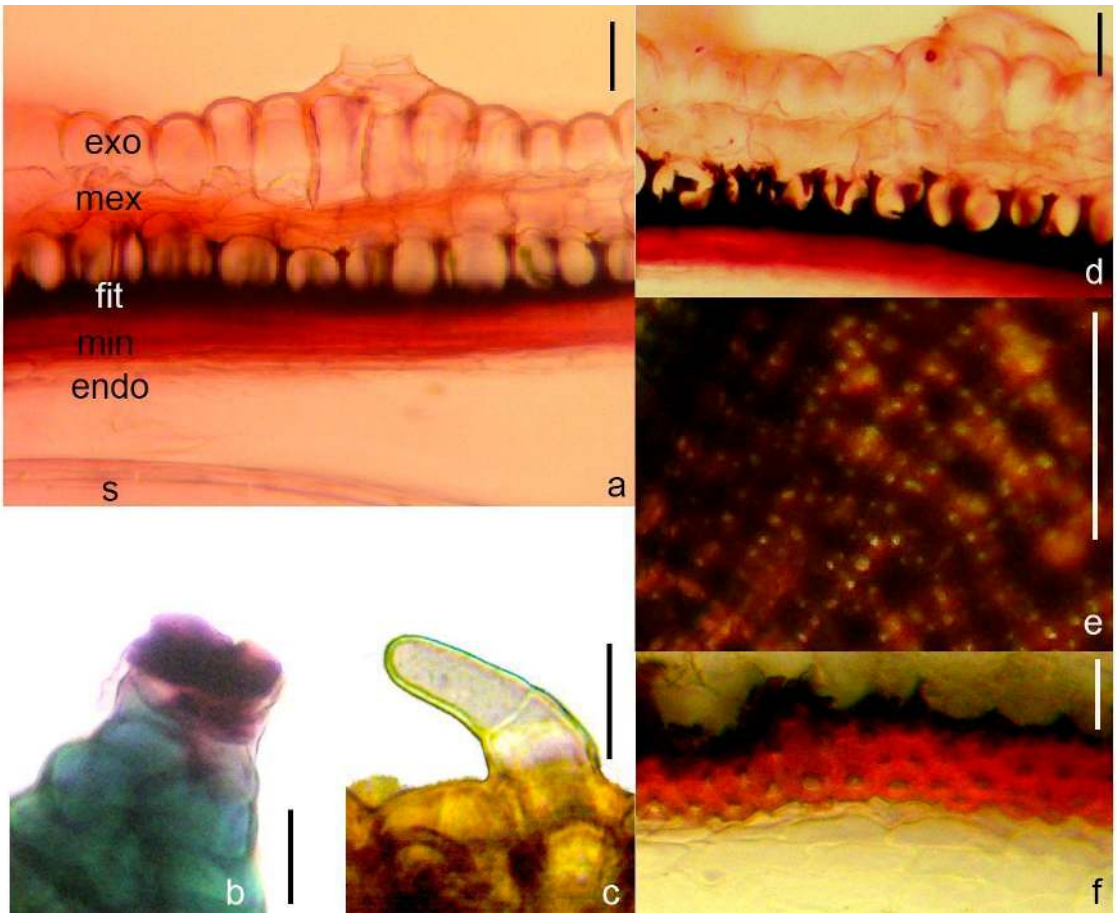


Figura 2.14. Anatomía de la cipsela de *Adenostemma brasilianum.* **a.** Sección transversal de la cipsela mostrando las diferente capas, exo: exocarpo, mex: mesocarpo externo, fit: fitomelanina, min: mesocarpo interno, endo: endocarpo, s: semilla; **b.** Tricoma glandular; **c.** Tricoma cilíndrico no glandular; **d.** Exocarpo y mesocarpo, con detalle de la fitomelanina dispuesta en forma de U en el espacio intercelular entre el parénquima y el esclerénquima del mesocarpo; **e.** Aspecto de la capa de fitomelanina en sección longitudinal; **f.** detalle del mesocarpo interno con células esclerenquimáticas, y por debajo el endocarpo con células hialinas. Material de herbario Cabrera 207 (LP), Dosil Hiriart *et al.* 42 (LP). Escala: 40 µm.

Exocarpo. Está formado por células epidérmicas cúbicas a redondeadas y células globosas con paredes periclinales y anticlinales externas engrosadas, además de tricomas (Fig. 2.14.a-d). La

epidermis es uniseriada y, en las zonas donde se ubican los tricomas glandulares, suele volverse pluriseriada formando crestas. Se identifican tres tipos de tricomas: tricomas glandulares biseriados (Fig. 2.14.b), tricomas glandulares multiseriados (Fig. 2.3.b), abundantes y distribuidos en toda la superficie del fruto en un patrón de disposición espiralada y tricomas no glandulares; con forma cónica en la madurez, de 50–100 µm, con pie y tallo biseriados o multiseriados y cabeza biseriada con células del cuello y células secretoras; y tricomas cilíndricos, que son no glandulares, uniseriados, de 2 a 3 células, con una longitud de 40–60 µm, y muy escasos (Fig. 2.14.c).

Mesocarpo. Está compuesto por un mesocarpo externo y uno interno (Fig. 2.14.a y d). El mesocarpo externo consta de 1–3 capas de células parenquimáticas cúbicas a prismáticas de paredes delgadas y contiene cinco haces vasculares colaterales. Una gruesa capa de fitomelanina, reconocida por su color negro, subyace al mesocarpo externo y llena los espacios entre sus células, dando una apariencia típica en forma de "U" en corte transversal (Fig. 2.14.a,d) y un aspecto punteado regular (correspondiente a los lúmenes celulares) en corte longitudinal (Fig. 2.14.e). El mesocarpo interno está compuesto por 2–5 capas de células de esclerénquima lignificadas y de paredes gruesas (Fig. 2.14.a y f).

Endocarpo. Consta de 1–3 capas de una epidermis interna o puede ser consumido durante el desarrollo de la semilla. Sus células son prismáticas, con todas sus paredes engrosadas (Fig. 2.14.f).

Papus

El papus está compuesto por 2–7 glándulas pediceladas de forma clavada, unidas en su base formando un anillo (Figs. 2.13.d y 2.15.a). En cada glándula pedicelada, se pueden diferenciar tres partes: (i) el anillo basal—una estructura en forma de collar en el ápice de la cipsela, que rodea la base de la corola (antes de que ésta se marchite y caiga) y el nectario; (ii) el pedicelo: es un eje cilíndrico que se extiende desde el anillo basal hasta la cabeza; y (iii) la cabeza: es un engrosamiento bulboso, elipsoidal, viscoso, que porta tricomas glandulares en el extremo distal. En la mayoría de las especies se conservan estas estructuras, sin embargo, en *A. vargasii* no parece haber diferenciación entre pedicelo y cabeza, si no unas glándulas anchas unidas directamente al anillo basal, las cual caractericé como glándulas sésiles - ver *Adenostemma vargasii* en el Capítulo III.

Anatomía del papus

Anillo basal. Consta de una epidermis uniseriada con células prismáticas alargadas tangencialmente que rodean varias capas de células parenquimáticas. El parénquima está compuesto por células de paredes delgadas, sin espacios intercelulares, dispuestas en una dirección perpendicular al eje de la glándula pedicelada (Fig. 2.15.b-c).

Nectarios. Los nectarios se encuentran en la base del estilo y cuando la flor se cae por completo para dejar lugar a las cipselas, estos quedan en el ápice de la cipsela, rodeados por el anillo basal (Fig. 2.13.b y d). Son pentalobulados y poseen estomas en su superficie.

Pedicelo. Es una prolongación del anillo basal y se ensancha en su base (Fig. 2.15.d-h). Anatómicamente, presenta la misma estructura histológica que el anillo basal, pero con paredes celulares relativamente más largas y gruesas (Fig. 2.15.e). Una epidermis uniseriada con células prismáticas alargadas tangencialmente rodea una o dos capas de un parénquima colenquimático engrosado. La unión entre las células epidérmicas muestra interdigitaciones (Fig. 2.15.h). El parénquima colenquimático engrosado está compuesto por células fusiformes alargadas en sección longitudinal, con paredes primarias gruesas (Fig. 2.15.f-g), sin espacios intercelulares. En el centro del pedicelo hay uno o dos haces vasculares (Fig. 2.15.f).

Cabeza. Es una prolongación histológica del pedicelo, aunque las células del tejido interno son más cortas y tienen paredes más delgadas (Fig. 2.15.e), y la epidermis produce numerosos y conspicuos tricomas glandulares (Figs. 2.3.a, 2.15.d-e). Estos tricomas son comúnmente biseriados simples, o rara vez multiseriados simples, ligeramente más pequeños que los que cubren el fruto y con una forma más redondeada o cilíndrica corta. Forman un grupo en la punta del pedicelo, y están tan estrechamente dispuestos que externamente parecen una glándula continua. En el centro de la cabeza hay uno o dos haces vasculares (Fig. 2.15.e).

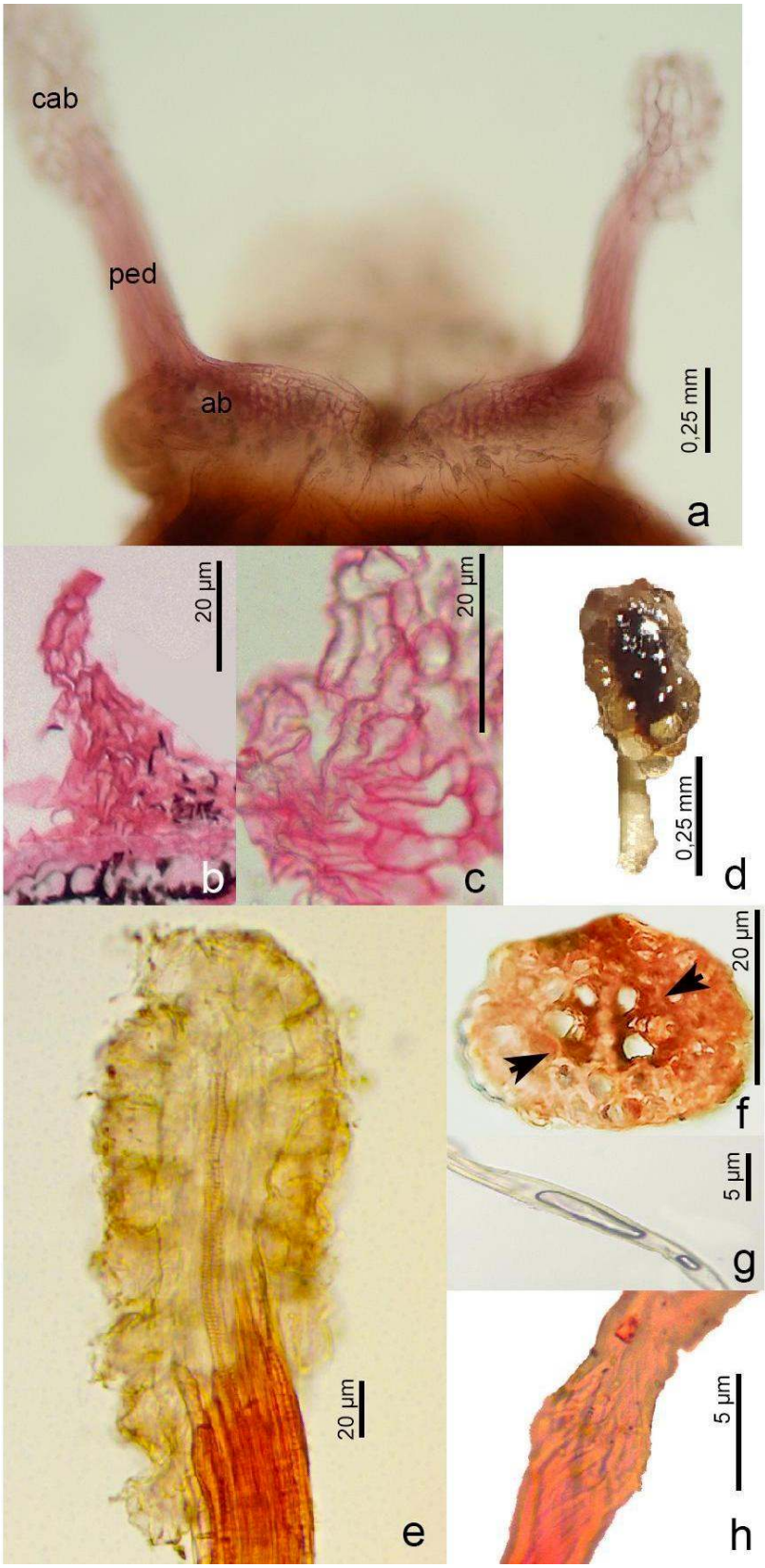


Figura 2.15. Anatomía del papus de *Adenostemma brasilianum.* **a.** Aspecto general del papus, con ab: anillo basal, ped: pedicelo y cab: cabeza; **b.** Sección longitudinal de una parte del anillo basal; **c.** Detalle del parénquima elongado del anillo basal; **d.** Detalle del recorte del pedicelo y cabeza, mostrando la naturaleza viscosa y glandular; **e.** Vista lateral del pedicelo y la cabeza y sus haces vasculares; **f.** Sección transversal del pedicelo, nótese las células de parenquimáticas engrosadas colenquimatosas y los dos haces vasculares (flechas negras); **g.** Detalle de una célula de parénquima engrosado colenquimatoso del pedicelo; **h.** Dos células epidérmicas del pedicelo, mostrando la unión interdigitada entre ellas.

Histoquímica

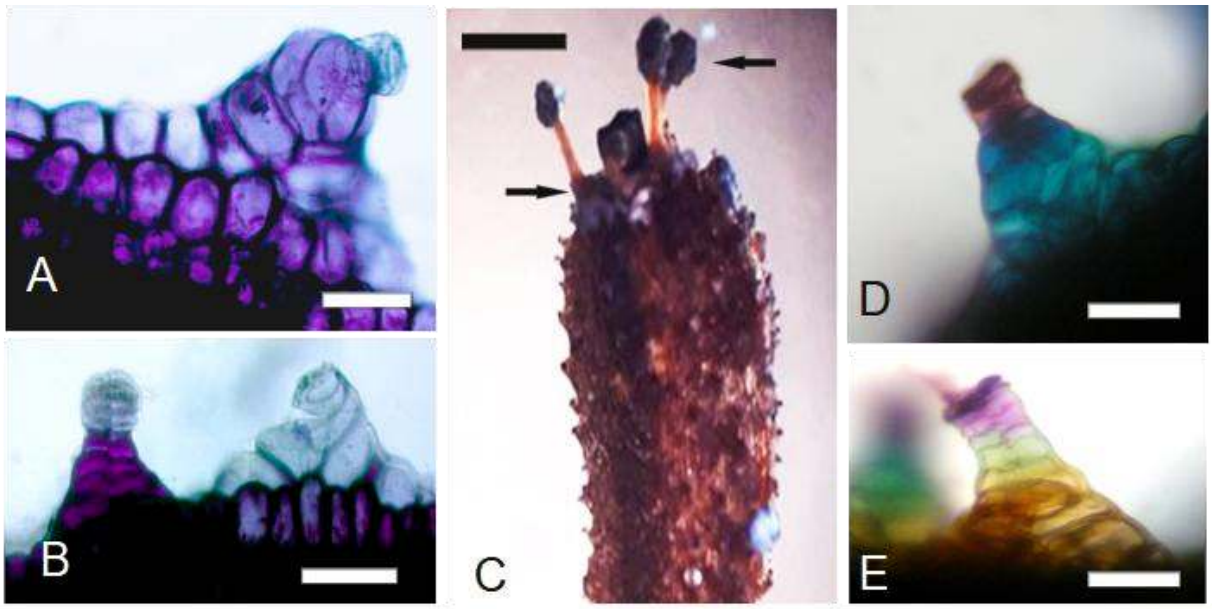
Para los análisis histoquímicos, observé la consistencia de las diásporas (i.e., el conjunto formado por el fruto y el papus) tras la hidratación. Los frutos secos eran pegajosos, pero la inmersión en agua aumentó su capacidad de retención de agua. La edad de los especímenes de herbario no parece afectar la reacción al agua, y se ha encontrado que las diásporas, tanto de material joven como antiguo, secretan grandes cantidades de sustancia.

La cabeza y el anillo basal del papus, así como las capas externas del fruto (incluidos los tricomas), contienen mucílago que reaccionó positivamente en las pruebas para pectinas, aceites esenciales, sustancias lipofílicas y gomas. El mucílago es secretado a través de los tricomas glandulares del fruto y del papus, constituyendo así un caso de mixodiasporia. No se observó secreción a través de las células epidérmicas del exocarpo ni del anillo basal del papus. La composición y localización del mucílago son las siguientes:

Pectinas

La presencia de pectinas se evidencia en azul, azul-violáceo, a veces rojizo en cipsela y papus (Fig. 2.16). Están presentes en las células epidérmicas, en los tricomas glandulares del exocarpo, y en la parte externa del exocarpo (Fig. 2.16.A). En cuanto a los tricomas, se encontraron tricomas decolorados sin mucílago, coloreados de azul en la base, o sólo en el ápice (azul, azul-violáceo y rojizo (Fig. 2.16.B,D–E), indicando diferentes etapas del proceso de secreción. En el papus, las células que contienen pectinas se encuentran en la epidermis del anillo basal y en los tricomas glandulares de la cabeza (Fig. 2.16.C).

Figura 2.16. Pectinas (azul brill ante de cresilo) en *Adenostemma brasilianum*. **A.** Distribución en el exocarpo, mesocarpo y en un tricoma del fruto, corte longitudinal; **B.** Distribución de pectinas en los tricomas: localizado sólo en la base (tricoma izquierdo) y tricoma ya vacío (derecha), corte longitudinal; **C.** Distribución en la cabeza y en el anillo basal del papus (flechas); **D.** Tricoma repleto de pectinas, nótese el ápice rojizo debido



probablemente a un pH menor; **E.** Tricoma de la cipsela, casi descolorido, liberando el contenido. Cortes obtenidos del ejemplar Dosil Hiriart *et al.* 42 (LP). Escalas: 40 µm (A, D–E), 80 µm (B), 0.5 mm (C).

Aceites esenciales

Fruto (Fig. 2.17.A-C) y papus (Fig. 2.17.D) reaccionaron positivamente al rojo neutro, indicando la presencia de aceites esenciales. El rojo neutro dió un color rojizo en las células epidérmicas y en los tricomas glandulares del exocarpo, en el mesocarpo, y en el anillo basal y cabeza del papus.

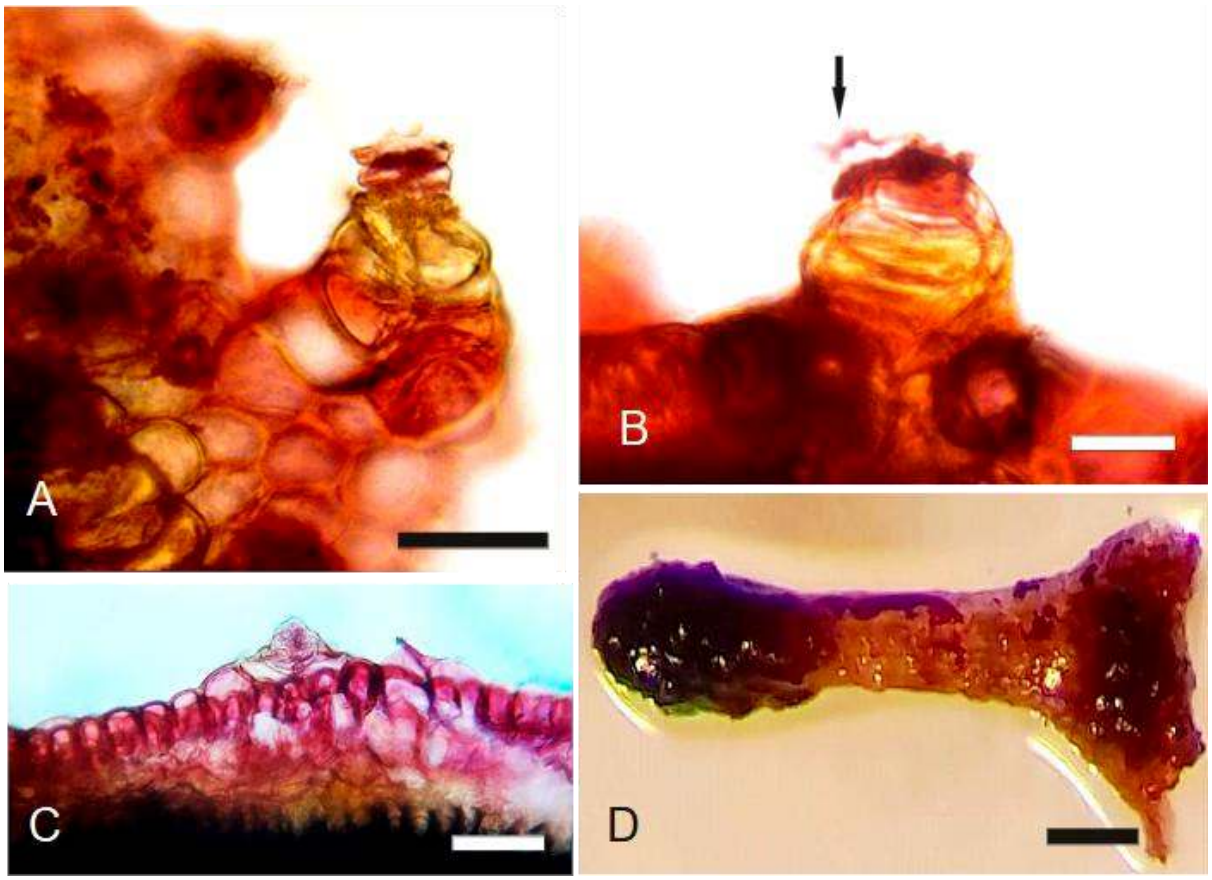
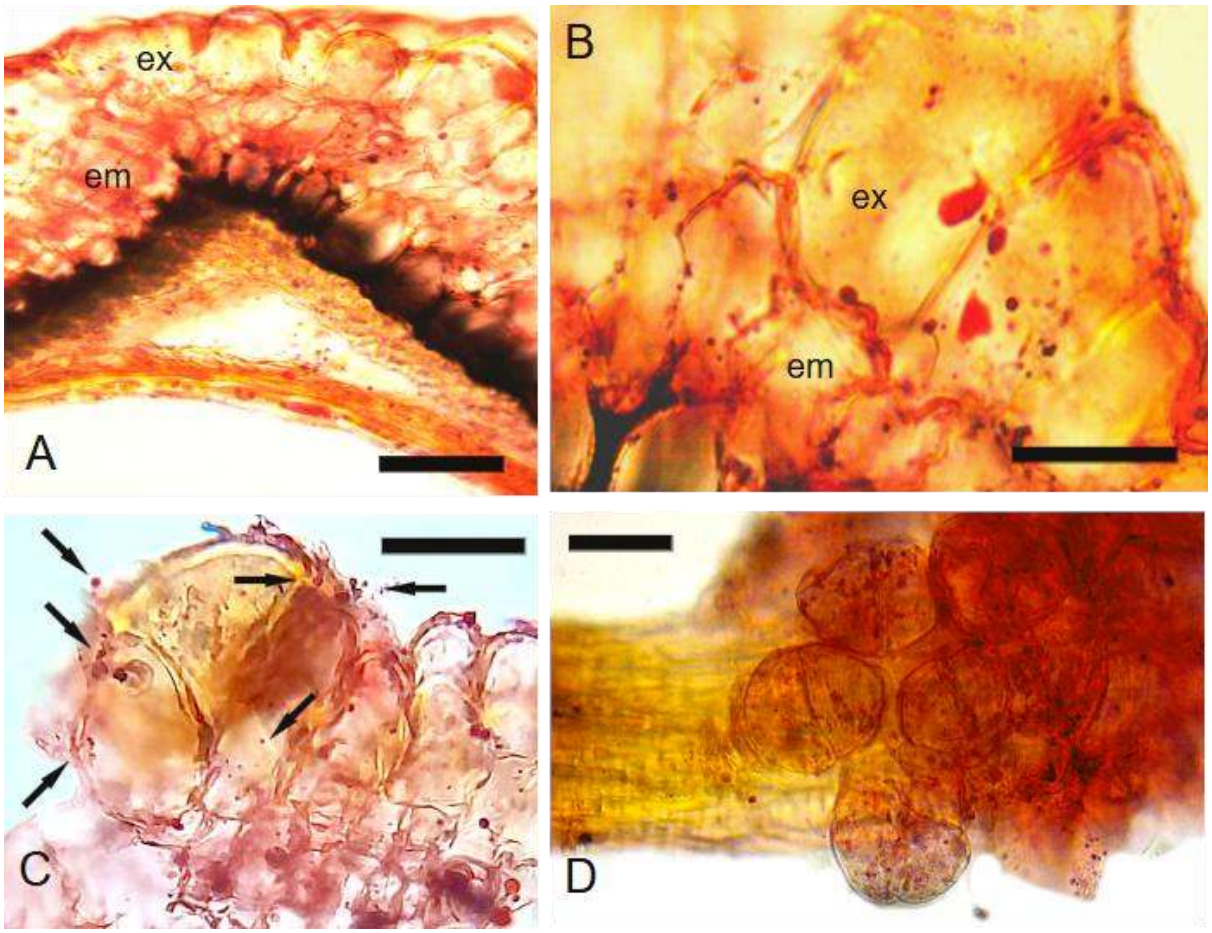


Figura 2.17. Aceites esenciales (rojo neutro) en *Adenostemma brasilianum*. **A.** Distribución en los tricomas, vista longitudinal; **B.** Tricoma del fruto eliminando su contenido con aceites esenciales (flecha); vista longitudinal; **C.** Distribución en el exocarpo, nótese el color rojo en general, vista longitudinal; **D.** Distribución en el anillo basal y la cabeza del papus (estereomicroscopía). Escalas 40 µm (A) 25 µm (B), 100 µm (C), 0.1 mm (D).

Sustancias lipofílicas

Hubo una reacción positiva al ORO, en forma de gotas naranja-rojizas brillantes en las células epidérmicas y en los tricomas glandulares del exocarpo, en el mesocarpo externo y en la cabeza del papus (Fig. 2.18).



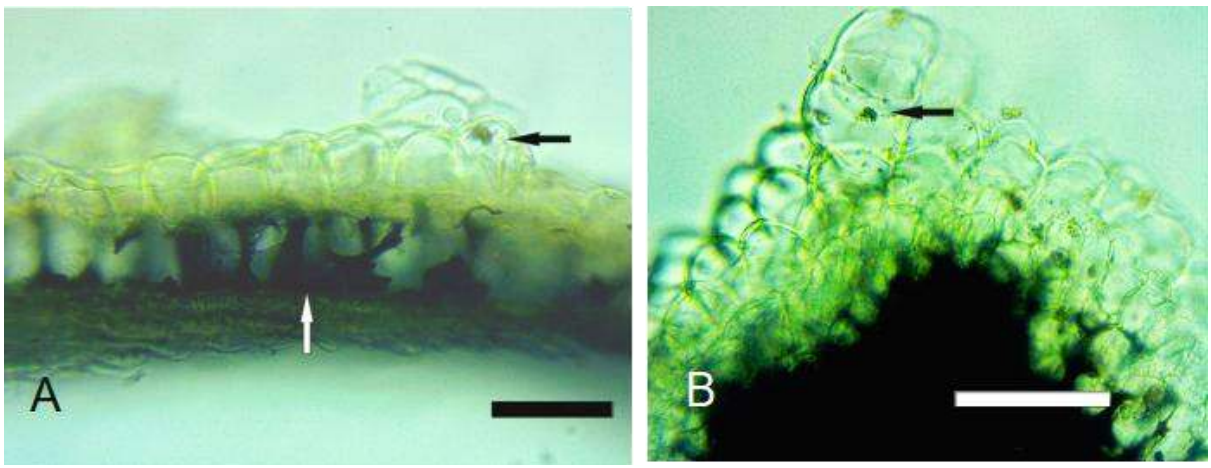


Figura 2.18. Sustancias lipofílicas (ORO) en *Adenostemma brasilianum*. **A.** Distribución en el exocarpo y el mesocarpio externo del fruto; corte transversal; nótese las gotas rojas; **B.** Detalle del exocarpo y mesocarpo externo mostrando las gotas lipofílicas; corte transversal; **C.** Tricoma del fruto con diminutas gotas lipofílicas (flechas); **D.** Tricomas de la cabeza del papus; nótese la abundancia de diminutas gotas lipofílicas. Abreviaturas: em: mesocarpo externo; ex: exocarpo. Escalas: 40 µm (A), 20 µm (B, C), 0,05 mm (D).

Taninos

La técnica para detectar taninos dio una reacción positiva de color azul-negro, verde o azul verdoso en el fruto, de manera homogénea en el área de fitomelanina y en forma de gotas en la capa externa del mesocarpo, así como en las células epidérmicas y los tricomas glandulares del exocarpo (Fig. 2.19.A-B).

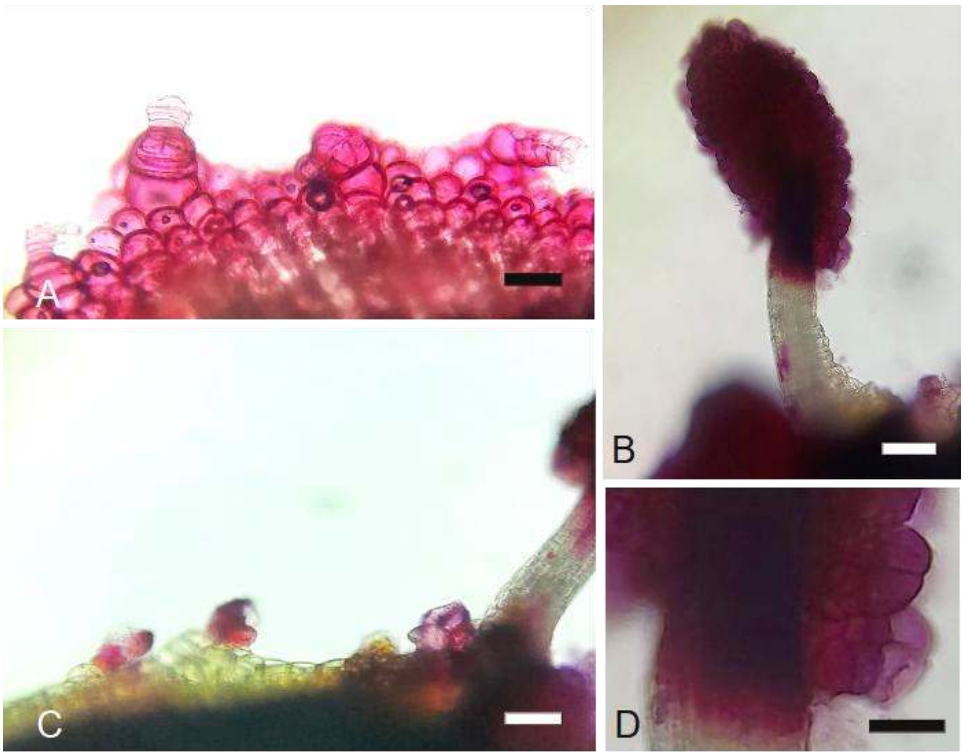
Figura 2.19. Taninos (cloruro férrico y carbonato de sodio) en *Adenostemma brasilianum*. **A.** En el área de fitomelanina (flecha blanca) y una gota en el exocarpo (flecha negra), corte transversal; **B.** Gota en un tricoma (flecha). Escala: 40 µm.

Gomas

Las células epidérmicas y los tricomas glandulares del exocarpo (Fig. 2.20.A,C), así como la cabeza y el anillo basal del papus (Fig. 2.20.B,D), reaccionaron positivamente al rojo de rutenio, lo que

indica la presencia de gomas. Las células epidérmicas a veces aparecen incoloras, y los tricomas muestran la presencia de gomas en toda su estructura o en partes de ella (Fig. 2.20.A, D).

Figura 2.20. Gomas (rojo de rutenio) en *Adenostemma brasilianum*. A. Distribución en el exocarpo y en los tricomas (en la parte basal) del fruto en vista superficial; **B.** Distribución en la cabeza y en el anillo basal del papus; **C.** Exocarpo incoloro y presencia de gomas en el ápice del tricoma; vista superficial; **D.** Detalle de los



tricomas de la cabeza del papus. Escalas: 40 µm (A), 0,1 mm (B, D), 0,05 mm (C).

Consideraciones

Se detalla por primera vez la morfología y anatomía de distintos órganos vegetativos y del fruto de las especies neotropicales del género *Adenostemma* y se realiza, sobre la base de *Adenostemma brasilianum* una descripción exhaustiva de la morfología, anatomía e histoquímica de la cipsela y su particular papus.

Respecto a los caracteres anatómicos de hoja, tallo y raíz, aunque solo fueron observados en algunas de las especies, estos no presentaron gran variabilidad entre las mismas.

Algunos caracteres vegetativos como el hábito, la forma y consistencia de la lámina pueden ser distintivos para delimitar especies, mientras que el resto de los caracteres asociados a la parte vegetativa suelen ser muy variables incluso entre individuos de la misma especie. En cuanto a las estructuras reproductivas, la pubescencia y márgenes de las filarias, el tamaño y forma de las corolas, las anteras, la forma y pubescencia de la cipsela y el papus, resultan de importancia para la caracterización de especies sólo si se observan en conjunto.

Se establece aquí que los tricomas presentes en el eje del estilo -en zona media antes de la bifurcación de las ramas-**,** carácter destacado por King & Robinson (1987) para separar las especies neotropicales de las especies paleotropicales, no tiene sustento. Los autores remarcaron que en las especies paleotropicales el eje del estilo es glabro, y posteriormente (King & Robinson 1994) agregaron que, *A. flintii* y *A. zakii*, ambas especies que crecen en el continente americano, también tenían este estilo glabro. Para esta tesis observé materiales de herbario de estas dos especies, pude ver en el holotipo de *A. zakii* ejes sin o con sólamente dos tricomas , mientras que en el isotipo (duplicado del holotipo) observé un eje con más tricomas. Por otra parte el material analizado de *A. flintii*, corresponde a un único ejemplar: el holotipo, por lo que sólo tuve acceso a capítulos inmaduros, con estilos aún no desarrollados, en los que no pude encontrar tricomas. Para confirmar este carácter, debería verse más material, en estado maduro, y concluir si realmente es glabro. Respecto a las especies paleotropicales, aunque no las he analizado todas, pude ver tricomas en los ejes del estilo (e.g., *A. macrophyllum*). Por lo que este carácter no es una sinapomorfía que sustente la monofilia de las especies neotropicales como habían sugerido King & Robinson (1987).

Aunque las características de la cipsela y el papus son muy representativas del género, éstas sólo sirven para diferenciar algunas especies. Por años se utilizó el número de glándulas pediceladas como carácter para la identificación (King & Robinson 1987). Sin embargo, en muchas especies este carácter es variable, habiendo observado 2, 3, 4 y 5 pies en papus de cipselas que corresponden al mismo capítulo (e.g. *A. brasilianum* de Isla Santiago, Buenos Aires). En el caso de *A. vargasii* este carácter sí es distintivo, donde el número de elementos del papus es 2 en casi todos sus ejemplares asociados (hay papus con 1) y tienen una morfología singular ya que sus glándulas son sésiles y aplanadas. La pubescencia del cuerpo de la cipsela puede ser un carácter distintivo para especies paleotropicales, ya que hay cipselas subglabras (e.g. *A. macrophyllum*). En cuanto a las cipselas de las especies neotropicales, todas tienen cubierto el cuerpo con tricomas glandulares, que pueden ser biseriados o multiseriados.

Los ejemplares más similares morfológicamente que se revisaron fueron colectados en islas: *Adenostemma verbesina* de las islas del Caribe*, A. viscosum* de Hawaii. En ese caso las plantas presentaron similitudes en hábito, láminas, sinflorescencias, flores y cipselas, siendo de fácil agrupamiento. Probablemente esto es debido a que se encuentran en archipiélagos aislados del continente, por lo que el flujo génico puede ser muy limitado.

Este es el primer estudio que apoya, basado en análisis anatómicos e histoquímicos, afirmaciones previas sobre la mixodiasporia en *Adenostemma*. Desde el punto de vista histoquímico, esta es la primera vez que se establece la naturaleza mucilaginosa de la sustancia secretada por los tricomas de la cipsela y el papus de *Adenostemma*. En esta tesis se ha demostrado que la cabeza y el anillo basal del papus y las capas externas del fruto (incluidos los

tricomas) de *A. brasilianum* contienen mucílago. Se postula entonces que la mayoría de las especies del género deberían tener mixodiasporia debido a su morfología externa similar en el fruto y/o papus.

La anatomía del fruto de *A. brasilianum* coincide en general con la descripción de Pandey & Singh (1983) de *A. viscosum*. Estos autores diferenciaron cuatro zonas en el pericarpio: la epidermis, la hipodermis, la región taninífera y la zona de células de paredes gruesas. En esta tesis, se denomina a estas regiones como exocarpo, mesocarpo externo, capa de fitomelanina y mesocarpo interno, respectivamente. Además, se describen a los tricomas del exocarpo y una capa de endocarpo después del mesocarpo interno, y renombra la región taninífera como área de fitomelanina. La capa de fitomelanina no se consideró una capa adicional del fruto porque no tiene una composición celular. La fitomelanina no tiene estructura física propia, pero llena espacios intercelulares en el pericarpio (Pandey & Dhakal 2001). De acuerdo con King y Robinson (1987), las fosas generadas por la fitomelanina en Eupatorieae pueden distribuirse aleatoriamente o en filas regulares y transversales. Teniendo esto en cuenta, se encontró que *A. brasilianum* también muestra un patrón regular de fosas de fitomelanina, siendo este un primer reporte para la subtribu Adenostemmatiinae (Eupatorieae).

Los cambios en la coloración del azul cresilo brillante para las pectinas indicarían la presencia de polisacáridos ácidos, probablemente asociados a las gomas (Mirhosseini & Amid 2012). Estos carbohidratos también se detectaron en el ápice de los tricomas glandulares en otros géneros de Asteraceae, como *Doronicum* L. (Muravnik *et al.* 2019) y *Stevia* Cav. (Monteiro *et al.* 2001) tras el tratamiento con rojo de rutenio. La asociación de las pectinas con las gomas podría contribuir a la naturaleza altamente adhesiva de las diásporas en *Adenostemma*. Yapp (1906) identificó como "viscina" a la secreción en *A. viscosum*, cuya naturaleza química era, en ese momento, sólo parcialmente conocida. Actualmente, la viscina se refiere a la secreción pegajosa y al tejido que la produce, típica de las semillas de especies de muérdago hemiparásitos (Viscaceae y Loranthaceae; Gedalovich-Shedletzky *et al.* 1989). Su composición química se interpretó inicialmente como un intermedio entre la resina y el caucho (Parkin 1900) y luego se consideró como mucílago con una mezcla de diferentes polisacáridos (Gedalovich *et al.* 1988, Gedalovich-Shedletzky *et al.* 1989). Esto concuerda con los hallazgos en esta tesis, donde la sustancia mucilaginosa es una combinación de diferentes componentes. Otra sustancia con una naturaleza química sólo parcialmente conocida es la fitomelanina, que se encuentra en algunas tribus de Asteraceae, como Eupatorieae, Helenieae, Heliantheae y Vernonieae (Kumar & Kumar 2013, Marques *et al.* 2021). La fitomelanina es mecánicamente dura y resistente, se ha demostrado que disuade la depredación de insectos y se ha descrito de diversas maneras como carbonífera, resinosa, taninífera y amorfa, y como alcohol polivinílico (Pandey & Dhakal 2001, Kumar & Kumar 2013). Los resultados en este capítulo están mostrando una capa de fitomelanina en el fruto de *A. brasilianum* teñido con cloruro férrico y carbonato de sodio, lo que apoyaría la naturaleza parcialmente taninífera de esta sustancia.

Los resultados de los aspectos morfoanatómicos e histológicos obtenidos en este capítulo serán retomados en el capítulo V, para el estudio del potencial de dispersión de las diásporas por animales, particularmente las aves.

CAPÍTULO III

TAXONOMÍA

Historia taxonómica de *Adenostemma*

El género *Adenostemma* fue descrito originalmente en la obra "*Characteres generum plantarum quas initinere ad insulas Maris Australis*" publicada en 1775 por Johann Reinhold Forster y George Forster. Había sido descrito anteriormente en varias oportunidades bajo otros nombres, pero ninguno de esos nombres es válido. Según Forster & Forster (1775), la etimología del nombre *Adenostemma* derivada del griego "adeno" (ἀδένος) glándula, "stemma"= corona, debido a que las "semillas" (de acuerdo al término utilizado por los autores) tienen tres glándulas formando una corona. La descripción fue basada en "*A. viscosa*" (= *A. viscosum*), que fue tomada como la especie tipo:

"Cáliz común, con múltiples hojas, semiesférico; filarias lineales, iguales y erectas. Corola compuesta, uniforme. Corolas hermafroditas, iguales, infundibuliformes; limbo corto, dividido en cinco partes; lóbulos agudos, abiertos, con penachos de pelos largos y débiles. Estambres: cinco, con filamentos filiformes. Anteras cilíndricas y tubulosas. Pistilo (gineceo): ramas oblongas; estilos cilíndricos, de longitud igual a la de la corola. Estigmas dos, más largos que el estilo y exertos*. Perianto: ninguno. Cáliz inmutable. Semilla cilíndrica, alargada, papulosa. Tres glándulas pediceladas en el ápice de la semilla. Receptáculo desnudo, algo lanoso."

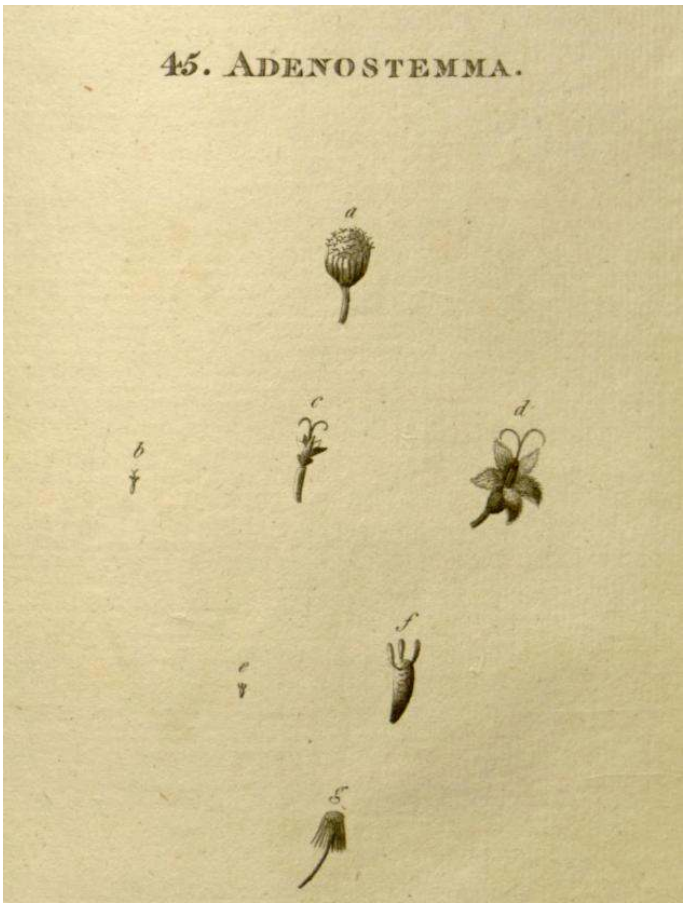


Fig. 3.1. Ilustración tomada de la descripción de *Adenostemma* por J.R. Forst. & G. Forst. 1776. **a.** capítulo; **b-d.** flor; **e-f.** cipsela; **g.** receptáculo

*El estigma en las Asteraceae está reducido a las ramas estigmáticas, área fértil en la base de la bifurcación de las ramas del estilo, el resto del tejido forma parte del estilo y es el área estéril.

Aunque la obra describe plantas encontradas en un viaje a "las islas del Mar del Sur" no se hace mención en el trabajo dónde fue vista específicamente o si se colectó algún ejemplar asociado,

solo se adjunta una ilustración (Fig. 3.1) con detalle del capítulo, las flores y el fruto. Forster (1786) vuelve a mencionar a *A. viscosa* colectada en "Societatis Insulae", Islas de la Sociedad (hace referencia al archipiélago de la Polinesia Francesa). En ese trabajo también agrega que la especie tiene como sinónimo a *Verbesina lavenia* L. Swartz (1788) describe *Lavenia* Sw. y define dos especies *L. decumbens* Sw. (designó como sinónimo *Cotula verbesina* L.) y *L. erecta* Sw. Para esta última especie, Swartz cita: "*Verbesina Lavenia*. Linn. *Adenostema* Forst." indicando que incluye como sinónimos tanto al género *Adenostemma* como a la especie descritas por Forster. La breve descripción de *Lavenia* no muestra caracteres que la distinguen de *Adenostemma*, y Swartz no explica en su trabajo cuál es la diferencia entre ambos géneros. Finalmente, en trabajos posteriores, las dos especies de Swartz son incluidas en *Adenostemma* (nombre legítimo por el principio de prioridad de nomenclatura), = *A. verbesina* (L.) Sch. Bip. y *A. lavenia* (L.) Kuntze. Cassini (1822) atribuye cinco especies al género *Adenostemma*, la ya descrita, *A. viscosa* (= *A. viscosum* J.R.Forst. & G.Forst.), dos nuevas combinaciones: *A. brasilianum* (Pers.) Cass. (basónimo *Verbesina brasiliana* Pers.) y *A. tinctoria* (Lour.) Cass. (basónimo *Spilanthus tinctorius* Lour., actualmente *A. lavenia* (L.) Kuntze). Cassini también describe la especie *A. platyphyllum* Cass. y sugiere el nuevo nombre *A. swartzii* Cass. para *Lavenia decumbens* Sw. sobre la base de que la descripción de Swartz no describe un tallo decumbente. Esta acción de Cassini es incorrecta según el artículo 51.1 del ICN (Turland *et al.* 2018) que expresa: "Un nombre legítimo no debe ser rechazado solamente porque él o su epíteto sea inapropiado o desagradable, o porque otro sea preferible o mejor conocido (pero véanse los Art. 56.1 y F.7.1), o porque haya perdido su significado original.

La publicación de especies continúa sobre todo en el marco de colecciones de viajes de fines del siglo XVIII y principios del siglo XIX (Blume 1825, Don 1825, De Candolle 1834). De Candolle (1836) fue el primero en hacer una revisión del género, trabajó con 28 especies, de las cuáles siete son descritas por primera vez, siete son nuevas combinaciones, dos nuevos nombres, cuatro sólo son mencionadas con la sugerencia de seguir revisándolas y ocho ya descritas con anterioridad, tanto por él (De Candolle 1834, para la Flora de la India) como por otros autores (Cassini 1822, Blume 1825). En esta revisión sólo cinco especies son neotropicales: *A. brasilianum* (Pers.) Cass. de Brasil, *A. platyphyllum* Cass. de Perú, *A. swartzii* Cass. de Jamaica y *A. triangulare* DC. de Brasil, *A. berteroi* DC. de República Dominicana, que fueron luego sinonimizadas a *A. verbesina* (L.) Sch.Bip., y las dos últimas a *A. brasilianum* (Pers.) Cass.

Durante el siguiente siglo y medio, los tratamientos de las especies fueron principalmente dentro de Floras (Indonesia: Miquel 1856, Australia: Bentham 1866, Brasil: Baker 1876, Java: Koorders 1912, Malaysia: Koster 1935, Jamaica: Fawcett *et al.* 1936). Entre las especies del paleotrópico, los nombres *A. viscosum* y *A. lavenia* comenzaron a utilizarse de manera indistinta para una misma especie, generando confusión y problemas nomenclaturales (Orchard 2011). Parte de la confusión también consistió en incluir bajo estos nombres plantas que eran tanto del Paleotrópico como del Neotrópico. Para Bentham (1866) en su Flora Australiana, el género tiene

unas pocas especies americanas, y la mayoría de las especies del Paleotrópico revisadas por de Candolle (1836) sumadas *A. brasilianum* y *A. triangulare* del neotrópico, entran bajo la descripción de *A. viscosum.* Es así que para Bentham, *A. viscosum* es una especie ampliamente distribuida en las regiones tropicales del mundo, principalmente en el Hemisferio Oriental. Koster (1935) en su trabajo sobre las Asteraceae del archipiélago malayo, reconoció la presencia de cinco especies, y definió cuatro variedades de *A. lavenia*, y bajo la variedad típica *A. lavenia* var. *lavenia* sinonimizó a *A. viscosum.* Por varios años se continuó con esta visión (Koster 1966, Grierson 1972, Pahingrahi 1975, Grierson 1980). Panigrahi (1975), en una revisión exhaustiva de materiales tipos y protólogos, dice que en la India sólo está presente *A. lavenia* y describe nuevas variedades, sumando ocho en total (incluyendo tres de Koster). Además, en su trabajo proporciona una clave para la identificación de las variedades y designa lectotipos para *Verbesina lavenia* L. (basónimo de *A. lavenia*) y para *A. viscosum*. King & Robinson (1987) tratan a *A. viscosum* y *A. lavenia* como especies diferentes, situando a *A. lavenia* como restringida a Sri Lanka, y a *A. viscosum* como ampliamente distribuída en el Paleotrópico, llegando hasta Hawaii. También aclaran que ninguna de las especies del Paleotrópico se distribuye en el Neotrópico, como ya lo habían sugerido algunos autores (e.g., Baker 1876). En esta tesis se sigue el criterio de King & Robinson (1987) y se excluyen ambos nombres del tratamiento de las especies neotropicales. En futuros trabajos, con un mayor análisis de ejemplares de las especies paleotropicales, se intentará resolver la nomenclatura de ambos taxones y corroborar así su potencial presencia en el neotrópico, dado el poder de dispersión existente en el género.

Las especies africanas, se mantuvieron bastante estables, probablemente por falta de una revisión. Brenan (1954) describió una variedad para *A. caffrum* var. *asperum* Brenan y sinonimizó de *A. dregei* bajo *A. perrottetii* DC. En Australia, se registró la presencia de dos o tres especies en floras (Stanley 1986, Porteners 1992) hasta qué Orchard (2011) hizo una revisión, y determinó la presencia de *A. macrophyllum* (Blume) DC. y dos variedades: *A. lavenia* var. *lavenia* y *A. lavenia* var. *lanceolatum* (Miq.) Koster.

En 1847, Gardner describió *A. suffruticosum* Gardner una de las especies más distinguibles dentro de las neotropicales debido a su gran porte y tamaño de capítulo. Luego de la especie descrita por Gardner, la discusión de las especies neotropicales se retomó bastante más adelante en la historia. Entre 1974 y 1994, King & Robinson publicaron descripciones latinas muy completas de nuevas especies americanas, adjuntando fotografías de material de herbario y algunos datos de colección. Sus aportes son los más significativos para los miembros neotropicales de *Adenostemma* ya que incorporan un total de ocho especies: *A. cuatrecasasii* R.M.King & H.Rob., *A. fosbergii* R.M.King & H.Rob., *A. involucratum* R.M.King & H.Rob. (King & Robinson 1974); *A. flintii* R.M.King & H.Rob., *A. goyazense* R.M.King & H.Rob., *A. vargasii* R.M.King & H.Rob. (King & Robinson 1983); *A. harlingi*i R.M.King & H.Rob. y *A. zakii* R.M.King & H.Rob. (King & Robinson 1994). A partir de su contribución el número de especies neotropicales ascendió a 13. Los aportes más recientes sobre

estas especies son menciones en floras, por ejemplo: Argentina (Freire & Ariza-Espinar 2014), Bolivia (Hind 2015), Brasil (Flora do Brasil 2020), Colombia (Idarraga *et al.* 2011, Bernal *et al.* 2016), Ecuador (Robinson 2008), Nicaragua (Stevens *et al.* 2001), y Perú (Vásquez-Martínez *et al.* 1997).

Relaciones genéricas

Dentro de la subtribu Adenostemmatinae, *Sciadocephala* y *Adenostemma* están morfológicamente más relacionados ya que ambos poseen papus del tipo glanduloso (Fig. 2.1.a-b), versus *Gymnocoronis* que no tiene papus (Fig. 2.1.c). Tippery *et al.* (2014) y Rivera *et al*. (2016) incluyeron en sus análisis moleculares de las Eupatorieae, a las especies *Adenostemma involucratum* y *Gymnocoronis spilanthoides*. Las dos especies forman un grupo monofilético en ambos análisis y se estima que divergieron hace 4,9 Ma.

Respecto a la distribución geográfica, *Sciadocephala* es el género más restringido y que habita al sur de AC: Panamá, y al norte de AS: Colombia, Ecuador, Guyana, y una especie en Brasil (Biggs & Hind 2013). *Gymnocoronis,* en cambio tiene la distribución más amplia y casi continua desde AC a AS, siendo simpátrica con especies de *Adenostemma* a lo largo de su distribución (Tippery *et al.* 2014). El papus de *Sciadocephala* a pesar de ser glandular, no tendría tanto éxito en la dispersión como el de *Adenostemma* y esto se refleja en su distribución restringida (King & Robinson 1980). La dispersión en *Gymnocoronis* podría estar mediada por otros agentes de dispersión como el agua, ya que carece de papus. En Australia, Nueva Zelanda, China, Japón, Italia fue introducida *G. spilanthoides* y crece naturalizada incluso llegando a ser maleza (Webb *et al.* 1995; Muranaka *et al.* 2005; Weber *et al.* 2006, Gao & Liu 2007, Ardenghi *et al.* 2016).

Descripción del género

***Adenostemma* J.R.Forst. & G.Forst.** en *Char. Gen. Plan.*: 90. Ilustración: 45, 1775.

Especie tipo: *Adenostemma viscosa* J.R.Forst. & G.Forst.

Lectotipo: Tahiti, *Forster s.n.*, (K000009772 [foto!], designado por Panigrahi 1975).

Sinónimos: *Lavenia* Sw. en *Nova Genera et Species Plantarum seu Prodromus* 7: 112, 1788 (especie tipo no definida); *Adenostema* N.H.F.Desp. en *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 1, 1816 (variante ortográfica).

Hierbas o sufrútices, generalmente bianuales a subperennes. Tallos erectos o rastreros, simples, costillados, con pubescencia variable siendo más densa hacia las inflorescencias. Hojas frecuentemente pecioladas a largamente pecioladas, a veces subsésiles. Con decurrencia de la lámina sobre el pecíolo a diferentes grados. Láminas obovadas, subtriangulares, lanceoladas o falcadas, de tamaños variables siendo 1,5 cm de largo a 1 cm de ancho las más pequeñas hasta 20 cm largo x 20 cm las más grandes, con ápices generalmente agudos, a veces obtusos a

redondeados, bases cuneadas, cordadas o hastadas, márgenes irregulares o regulares, dentados, serrados, crenados raramente subenteros o enteros, de consistencia frecuentemente membranácea pocas veces coriacea. Sinflorescencias laxas o densas, paucicéfalas (3 a 10 capítulos) o multicéfalas (hasta 160 capítulos), con una bráctea foliar en la base de sus ramificaciones que en las primeras ramas es ovada y en las últimas muy pequeña y lineal. Capítulos campanulados, cilíndricos o esféricos, pedunculados, los más pequeños de 4 mm x 3 mm y los más grandes de 10 mm x 11 mm. Pedúnculos en general densamente pubescentes, con tricomas glandulares uniseriados largos. Involucro con dos series de filarias fusionadas en la base, número de filarias varía entre 10 y 30, subiguales, con márgenes ciliados o escariosos, ápices agudos o redondeados. Receptáculo plano a convexo en la madurez, constituido por tejido blando, sin forma fija, continuo con la base de las filarias. Flores desde 15 a 90 por capítulo, con corolas infundibiliformes, tubulares o tubular-infundibuliformes, casi siempre blancas, a veces verdosas o liláceas, con tamaños entre 1,3 mm y 4,2 mm, lóbulos triangulares sin, con escasos a muchos tricomas monifilormes, limbo generalmente con pelos glandulares biseriados. Anteras con tecas de 0,4 a 1,4 mm, apéndice conectival reducido, generalmente ovado o emarginado, bases de las anteras obtusas o sagitadas, collar anteral balusteforme. Estilos de 5-8 mm de largo, con tricomas moniliformes en zona media antes de la bifurcación, ramas del estilo clavadas, exertas, papilosas. Nectario pentalobulado en la base del estilo, sobre la cipsela. Cipselas obovadas, asimétricas, suavemente curvadas y comprimidas lateralmente, generalmente subtrigonales, con carpopodio asimétrico de diferente desarrollo, marrones a negros por presencia de fitomelanina, generalmente tuberculados con pelos glandulares biseriados, a veces subglabros o glabros. Papus formado por un collar que se prolonga en pies 2 a 7 con cabezuelas de pelos glandulares biseriados cortos en los ápices, rectos en la inmadurez y abiertos en la madurez. Nectarios pentalobulados dentro del collar del papus.

Etimología: adenos (ἀδένος) del griego antiguo = glándula; stemma del latín = corona, ya que el aquenio está coronado por papus glandular (Forster & Forster 1775).

Nombres vulgares: sticky daisies (Asia).

Género de 24 especies distribuidas en las regiones tropicales de África, América, Asia y Oceanía tanto en continentes como en islas. El grupo neotropical consta de 13 especies distribuidas desde el sur de México hasta el norte de Argentina.

Descripción de las especies neotropicales

Para lograr una descripción completa de las especies neotropicales de *Adenostemma*, revisé aproximadamente 800 materiales de herbario y más de 300 fotografías de colecciones virtuales de Herbarios del mundo (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Herbarios en los que consulté material del género *Adenostemma*. Primera columna: acrónimos de herbarios según Thiers (2024), en **verde** los herbarios que visité. Segunda columna: nombre de la institución al cual pertenecen y su localización. Tercera columna: especies que albergan y el número de ejemplares entre paréntesis, cuando no se especifica paréntesis se vio al menos un ejemplar; **bras:** braslianum, **cua:** cuatrecasasii, **flin:** flintii, **fosb:** fosbergii, **goy:** goyasenze, **har:** harlingii, **hirt:** hirtiflorum, **inv:** involucratum, **plat:** platyphyllum, **suff:** suffruticosum, **varg:** vargasii, **ver:** verbesina, **zak:** zakii. En azul el holotipo, en naranja otros tipos. *estos ejemplares fueron pedidos como préstamo al MO desde el US y pude observarlos.

Acrónimo	Herbario	Especies (n° ejemplares)
AAU	Aarhus University, Dinamarca	fosb, plat
COL	Universidad Nacional de Colombia	cua (13), goy (1), plat (41), varg (1)
CGMS	Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Brasil	suff
CTES	Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina	bras, plat, suff (2), verb
E	Royal Botanic Garden Edinburgh, Escocia	hirt (1)
HUFU	Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil	goy (1), inv (4), suff (15)
HUQ	Universidad del Quindío, Armenia, Colombia	fosb, plat
K	Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra	hirt (1)
LD	Lund University, Suecia	hirt (1)
LIL	Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina	plat (15)
LP	Museo de La Plata, Argentina	bras, inv, plat, suff, verb
MEXU	Universidad Nacional Autónoma de México	hirt (2)
MO	Missouri Botanical Garden, Estados Unidos	bras (36), cua (10), fosb (56), har (1), hirt (3)*, inv (6), plat (125), varg (9), ver (30), zak (1)*
MVFA	Universidad de la República, Montevideo, Uruguay	bras
NY	The New York Botanical Garden, Estados Unidos	bras (47), hirt (1), ver (57)
P	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia	bras (58), cua (1), goy (2), flin (1), plat (1), ver (18)
QCNE	Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales del Instituto Nacional de Biodiversidad, Quito, Ecuador	hirt
RB	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brasil	bras (73), goy (1), inv (4), suff (11), ver (25)
UB	Universidade de Brasília, Brasil	suff
US	Smithsonian Institution, DC, Estados Unidos	bras (56), cua (19), flin (1), fosb (48), goy (1), har (3), hirt (1), inv (25), plat (101), suff, varg (10), ver (57) zak (1)
W	Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria	hirt (1)

Clave dicotómica

Clave dicotómica propuesta para la diferenciación de las especies neotropicales del género *Adenostemma.*

1 Eje del estilo glabro ……..…. ***A. flintii***

1' Eje del estilo con tricomas moniliformes en zona media …….……. 2

2 Hierbas pequeñas rastreras de hasta 25 cm de altura, sinflorescencias laxas, capítulos 3 a 8 …….…….. ***A. verbesina***

2' Hierbas o sufrútices, generalmente mayores a 25 cm de altura, completamente erectas o con base del tallo postrada y radicante y ¾ de la planta erecta, sinflorescencias laxas o densas, paucicéflas o multicéfalas …….…….…….…….…. 3

3 Sufrútices, erectas, hojas subsésiles, láminas elípticas u oblanceoladas, glabras o subglabras, coriáceas, capítulos grandes (9,5-10 mm alto x 9-10 mm ancho) ……... 4

4 Láminas glabras, márgenes enteros o subenteros, filarias glabras, corolas tubular-infundibiliformes de 4,1-4,2 mm ……..…… ***A. suffruticosum***

4' Láminas subglabras, márgenes crenados o serrados, filarias muy pubescentes, corolas tubulares de 2,6-3 mm de largo ……. ***A. goyazense***

3' Hierbas o sufrútices, erectas o con base postrada, hojas pecioladas a largamente pecioladas (i.e. relación lámina/ pecíolo 1:1), láminas ovadas, hirsutas con tricomas cónicos y membranáceas, capítulos desde 3,5 mm de alto x 4 mm de ancho hasta 8 mm de alto x 8 mm de ancho …….……...……..… 5

5 Hierbas con láminas más largas que anchas (~ relación 2:1), márgenes serrados mucronados, sinflorescencias laxas y paucicéfalas, filarias 10, flores 10-17 por capítulo, cipselas obovadas angostas alargadas, papus con 5 a 7 glándulas largamente pediceladas ……... 6

6 Flores 12-17 por capítulo, cipelas 4,2 mm de largo, papus con 5 glándulas pediceladas …… ***A. hirtiflorum***

6' Flores 10-11 por capítulo, cipselas 4,8 mm de largo, papus con 6 a 7 glándulas pediceladas …….. ***A. zakii***

5' Hierbas o sufrútices con láminas generalmente tan largas como anchas, márgenes no mucronados, sinflorescencias laxas o densas, multicéfalas, filarias más de 10, más de 15 flores por capítulo, cipselas obovadas subtrigonales curvadas cortas, papus con 1 a 5 glándulas sésiles o pediceladas …….…….. 7

7 Filarias 11-12, subglabras, corolas sin o con escasos tricomas moniliformes en lóbulos, papus con 3 a 5 glándulas pediceladas..... ***A. harlingii***

7' Filarias 13-25, pubescentes, corolas con escasos a abundantes tricomas moniliformes en lóbulos, papus con 1 a 5 glándulas sésiles o pediceladas …….. 8

8 Láminas ovadas angulosas, triangulares o romboidales, filarias 13-14……. 9

9 Láminas triangulares, filarias subiguales con márgenes ciliados, corolas infundibuliformes 2,7-3,2 mm de largo, papus con 2 a 5 glándulas pediceladas …….. ***A. brasilianum***

9' Láminas triangulares a romboidales, filarias diferenciadas entre internas y externas, internas con márgenes escariosos, externas márgenes no escariosos, corolas tubular-inundibuliformes de 2,2-2,3 mm de largo, papus con 2 o 3 glándulas pediceladas ……. ***A. involucratum***

8' Láminas ovadas no angulosas, filarias 15 a 25 ……..…….. 10

10 Filarias con ápice agudo recurvado, papus con 1 o 2 glándulas sésiles …….…… ***A. vargasii***

10' Filarias sin ápice recurvado, papus con 3 a 4 glándulas pediceladas … 11

11 Láminas con márgenes subenteros a subcrenados, corolas de 1,3-1,5 mm de largo, papus con 3 glándulas pediceladas ……. ***A. fosbergii***

11' Láminas con márgenes subenteros, serrados, crenados, corolas de 2-3 mm de largo, papus con 3 o 4 glándulas pediceladas …….. 12

12 Hierbas hasta 1 m de altura, erectas o con base del tallo postrada, capítulos 10-60, corola blanca o blanca lilácea de 2-2,7 mm, cipselas de 3-3,9 de largo, pedicelos del papus a veces fusionados …….…… ***A. platyphyllum***

12' Sufrútices hasta 2 m de altura, erectas, capítulos 60-160, corola blanco verdosa, de 2,6-3 mm de largo, cipselas de 2,5-2,7 de largo, pedicelos del papus siempre libres …….…. ***A. cuatracasasii***

1. *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass. en *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, ed. 2, 25: 363, 1822.

Verbesina brasiliana Pers. en *Synopsis Plantarum* 2: 472, 1807. **Holotipo: BRASIL.** Ex Olyssipone, allata ex Brasilia, 1790, *D. Vandelli s.n*. (P00673408 [foto!]).

Sinónimos: *Adenostemma triangulare* DC. en *Prodr.* 5: 113, 1836. Tipo: BRASIL, "circa Rio de Janeiro", *P.W. Lund s.n* (G00465533 [foto!]).

≡*Adenostemma brasilianum* var. *triangulare* (DC.) Malme en *Ark. Bot.* 24A (6): 23, 1932.

Descripción

Hierba bianual o perenne de 0,25-1,6 m de altura. Tallo erecto a veces con base postrada radicante, glabro a hirsuto hacia las ramas de las sinflorescencias, con tricomas glandulares uniseriados. Hojas largamente pecioladas, pecíolos de 3-20 cm de largo. Láminas muy angulosas, ovadas-triangulares, de 5-20 cm de largo por 5-20 cm de ancho, ápice redondeado, obtuso o agudo, base cordada, hastada o truncada, margen irregularmente serrado, tricomas cónicos dispersos en ambas caras, concentrados en las nervaduras de la cara abaxial, textura membranácea. Decurrencia lámina en ⅓. Sinflorescencias densas, multicéfalas, pedúnculos de hasta 3,4 cm de largo, brácteas foliares ovadas. Capítulos 35-90, esféricos de 5-7 mm de alto por 5-6,5 mm de ancho. Filarias 14, subiguales, elípticas, ápice redondeado o agudo, márgenes ciliados, con tricomas glandulares biseriados. Flores 30-40, corola blanca verdosa a veces con limbo liláceo (por tricomas), infundibuliforme, de 2,7-3,2 mm de largo, con tricomas glandulares biseriados en limbo y abundantes tricomas moniliformes largos en lóbulos. Anteras con tecas de 0,4-0,6 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado, base obtusa. Estilos con ramas clavadas angostas, y eje con tricomas moniliformes. Cipselas oblongas, subtrigonales, de 2,9-3,1 mm de largo, cuerpo con tricomas glandulares biseriados y multiseriados, carpopodio conspicuo, papus con 2 a 5 glándulas pediceladas de 0,5-0,6 mm de largo, a veces con una vestigial.

Nombres vulgares: saeta de monte (Buenos Aires).

Etimología: su epíteto específico es en alusión a que la planta habita en Brasil.

Consideraciones taxonómicas: Domenico Vandelli colecta en 1790 en Brasil un ejemplar que es depositado en el Herbier Jussieu P-JUSS 9119, aunque actualmente forma parte de la colección del Herbario de París, bajo el código citado en el holotipo.

Fenología: en Buenos Aires, en primavera (octubre) comienzan a desarrollarse las plántulas a partir de semillas o rizomas que sobrevivieron el invierno, continúan su crecimiento hasta fines del verano (marzo) donde comienzan con la floración y fructificación hasta fines de mayo. En Brasil, Valentin-Silva *et al.* (2016), registraron un ciclo bianual, en dónde el primer año el desarrollo es vegetativo

(febrero a noviembre) y en diciembre comienza la floración y fructificación hasta mayo del año siguiente.

Distribución: habita en el sudeste de Brasil, este de Paraguay, Uruguay y en el este de Argentina hasta la provincia de Buenos Aires, en elevaciones desde 0 a 1000 msnm (Fig. 3.2)

Ecología y hábitat: hierba que crece en matas, en suelos inundables, generalmente umbrófila pero también en áreas expuestas al sol. Suele habitar al lado de arroyos y caminos. Valentin-Silva *et al.* (2016) estudiaron a sus polinizadores, mariposas macho de la familia Ithomiinae, que al alimentarse del néctar de *A. brasilianum* obtienen alcaloides pirrolizidínicos (PAs), que los vuelve no palatables a predadores y funcionan como precursores de la síntesis de feromonas (Brown 1984). Estos autores también mencionan herbivoría por escarabajos de la familia Chrisomelidae.

Observaciones: durante mucho tiempo se identificaron materiales del noroeste de Argentina bajo el nombre de *A. brasilianum* (Novara & Freire 2011), pero éstos corresponden a *A. platyphyllum* ya que poseen láminas no angulosas y filarias con márgenes escariosos. También fueron asignados a *A. brasilianum* materiales de las islas del Caribe (Alain 1964), que inicialmente estaban bajo el nombre de *Adenostemma berteroi* DC. y fueron posteriormente sinonimizados a *A. brasilianum* (Predre-Rodriguez *et al.* 2000, POWO 2025). Sin embargo en esta tesis, se toma a *A. berteroi* como sinonímo de *A. platyphyllum* (ver observación en *A. platyphyllum*). Número cromosómico n=10 (King *et al.* 1976).

Material adicional examinado

ARGENTINA. Buenos Aires: Ensenada, ribera Isla Santiago, río de La Plata, 24 abr 1932, A.L. Cabrera 2148 (LP!, US!); Isla Santiago, Arroyo Largo, 30 mar 2021, *F.D. Dosil Hiriart, T. Barea y L.N. Segura 41* (LP!); frente a los tanques de agua redondos, bajo el puente, 19 abr 2021, *F.D. Dosil Hiriart, T. Barea y L.N. Segura 42* (LP!); Punta Lara, Boca Cerrada, *A.L. Cabrera 9913* (SI [foto!]); La Plata: Isla Matín García, 7 abr 1928, *R.A. Pérez-Moreaeu 1183* (SI [foto!]); Corrientes: Ituzaingó, Predio Santo Domingo, mogote I, 15 abr 2008, H.*A. Keller, M. Franco & L. Ritter 5374* (CTES!); Entre Ríos: Pedermar, ene 1936, *M. Friedman 534* (LP!); Misiones: Depto. Guaraní, Reserva Antropológica y Cultural Papel Misionero, a 2 km de ruta 15, hacia arroyo Soberbio, y a 1 km del predio de la UNaM, 6 may 2001, *H. Keller 818* (CTES!). **BRASIL.** Minas Gerais: Caldas; sin fecha, *A. Glaziou 16179* (P [foto!],K [foto!]); Rio de Janeiro: Nova Friburgo, 1870, *A. Glaziou 4052* (P [foto!]); Piraí, Reservatorio de Santana, próximos al patio de dragado, 10 abr 1986, *D.S. Pedrosa et al 1135* (US!); Serra dos Orgaos, 1905, G. Gardner 503 (P [foto!], K [foto!]); Rio Grande do Sul: Fazenda Faxinal, Arroio dos Ratos, 27 mar 1977, *K. Hagelund 11340* (CTES!); São Paulo: Mun. Campinas; Mun. Cubatao, Paranaplacaba, 29 mar 1968, *T.M. Pedersen 8806* (CTES!), Mun. Monte Alegre do Sul, Fazenda Sta. Isabel, 8 abr 1943, *M. Kuhlmann 655* (NY [foto!]). **PARAGUAY**. Guairá: Colonia Independencia, mar 1924, *T. Rojas* 4865 (LP!), Amambay: Cerro Cora, Sierra de Amambay, feb

1934, *T. Rojas* 6757 (LP!). **URUGUAY**. Cerro Largo: about 45 km east of Melo, on road to Rio Branco, 19 mar 1984, *T.M. Pedersen 13864* (MO [foto!]); Maldonado: Sierra de los Caracoles, Ea. Campo Chico 34°35' 5" S, 54°56'19" W, 22 abr 2006, *M. Bonifacino 2253* (CTES!); Montevideo: Punta Gorda, 1 mar 1874, 21 feb 1875, 1 abr 1875, *Fruchard s.n.* (P [foto!]); Tacuarembó: Gruta de los helechos, 20 mar 1913, *C. Osten 6628* (US!).

Figura 3.2. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass. Los **puntos verdes** indican las localidades dónde se registró la especie, basadas en etiquetas de herbario y fotografías tomadas de inaturalist.

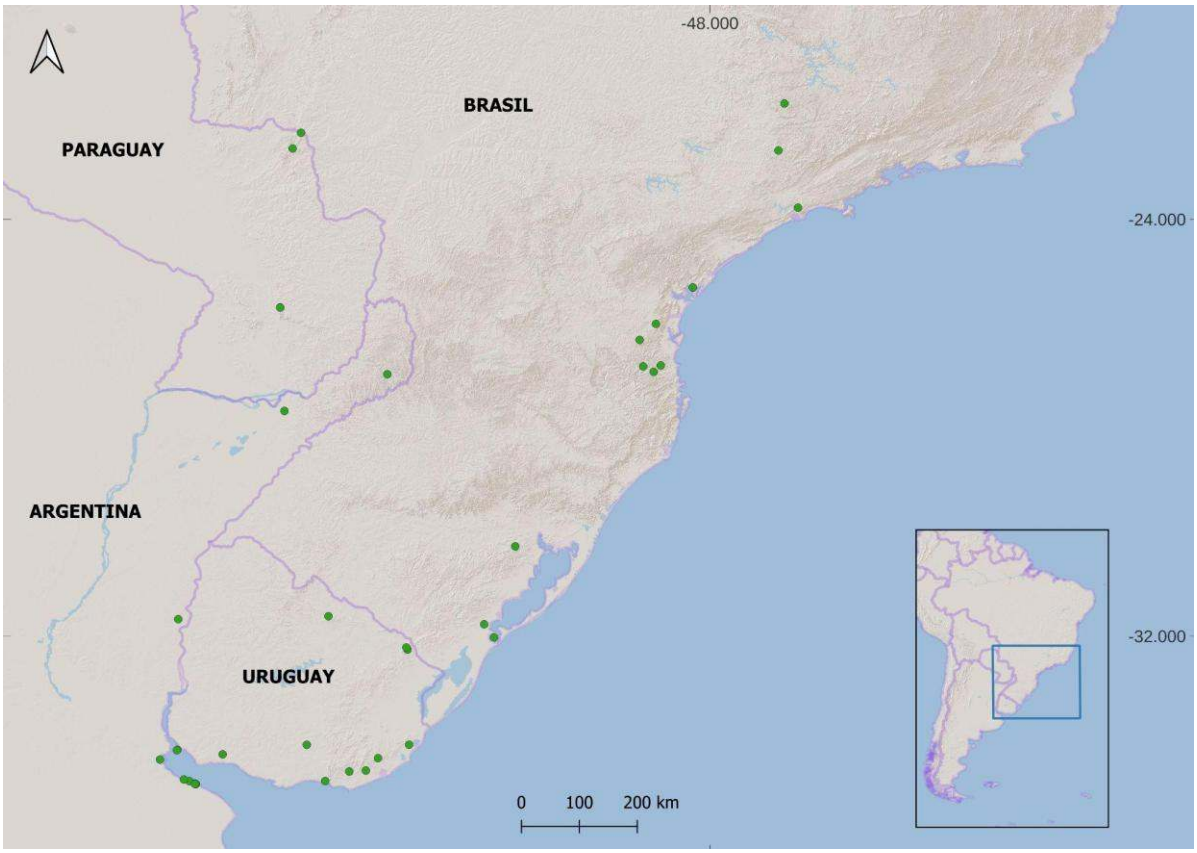


Lámina ilustración

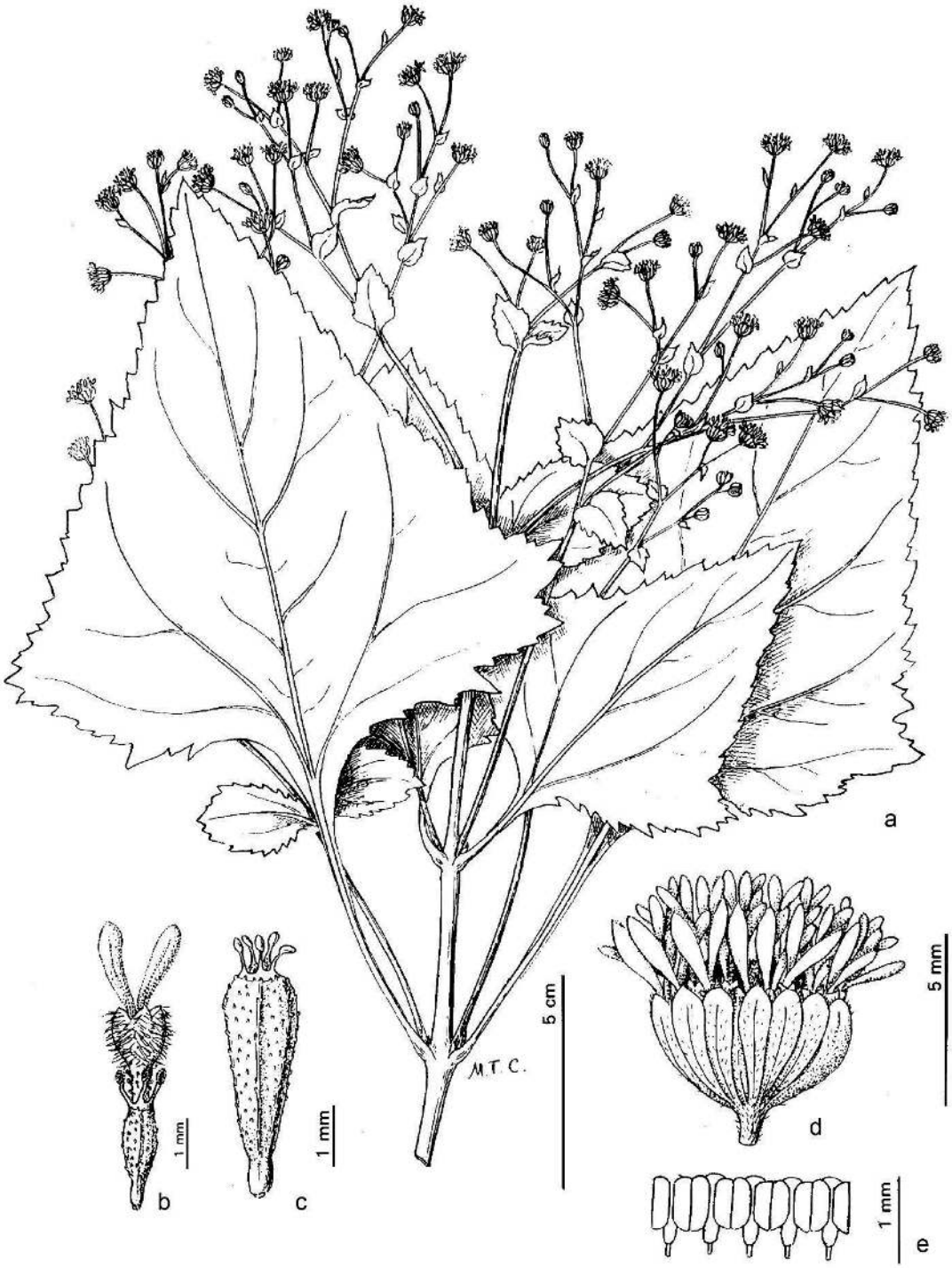


Figura 3.3. *Adenostemma brasilianum*. **a.** Aspecto general de la planta; **b.** Detalle de la flor y la cipsela; **c.** Detalle de la cipsela y papus; **d.** Detalle de un capítulo; **e.** Detalle de las anteras fusionadas. Modificado de Flora de Paraguay (Cabrera *et al.* 1996).

2. *Adenostemma cuatrecasasii* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 29 (5): 5-6, 1974.

Holotipo: COLOMBIA. Cundinamarca: entre El Salto y El Colegio, 1680 msnm, 10 mar 1940, *J. Cuatrecasas 8237* (US1797624!).

Isotipos: COLOMBIA. Cundinamarca: entre El Salto y El Colegio, 1680 msnm, 10 mar 1940, *J. Cuatrecasas 8237* (COL000004756 [foto!], COL000004756 [foto!])

Paratipos: COLOMBIA. Antioquia: Río Anorí between Cruces and Madresca, 800 msnm, 11 may 1944, *E.L. Core 679* (US!); Boyacá: extreme western part, region of Mt. Chapon, 3000 ft., 8 jun 1932, *A.E. Lawrance 178* (US!); Cundinamarca: La Vega, 1300 msnm, 4 jun 1939, *E. Pérez-Arbeláez & J. Cuatrecasas 5352* (US!); Sasaima, vereda San Bernardo; La Mariá entre las quebradas La Mariá y La Victoria, 1850–1940 msnm, 23 ene 1948, *H. García-Barriga 12600* (US!); Norte de Santander: Región de Sarare, entre el Alto del Loro y el Alto de Santa Inés, 1800–2200 msnm, 18 oct 1941, *J. Cuatrecasas, R.E. Schultes & E. Smith 12487* (US!); Santander: Jordan, 10 km SSE Landazuri, ca. 2300 msnm, 10 may 1944, *Ewan 15671* (US!); Tolima: Quindío, sin fecha, *J.J. Triana 1160* (US!). **VENEZUELA.** Mérida: Tabay 1800–2000 m, 29 ago 1930, *W. Gehriger 365* (US!); Trujillo: entre Boconó y El Batatal, 1800 msnm, 5 sep 1966, *J.A. Steyermark & M. Rabe 97367* (US!).

Descripción

Sufrútices anuales o subperennes de hasta 2 m de alto. Tallo erecto, hirsuto en la base hasta lanosos en los pedúnculos, con tricomas glandulares uniseriados. Hojas pecioladas, pecíolos de 1,5-8,3 cm de largo. Láminas anchamente ovadas a subtriangulares, de 8-19,5 cm de largo por 6-17 cm de ancho, ápice agudo o acuminado, base truncada o subcordada, margen serrado o crenado, subglabras con tricomas cónicos y glandulares biseriados concentrados en las nervaduras, textura membranácea. Decurrencia lámina en ⅓ a ⅔. Sinflorescencias densas, multicéfalas, pedicelos de 0,5-1,8 cm de largo. Capítulos 60-150, campanulados de 6-10 mm de alto por 6-9,5 mm de ancho. Filarias 15-25, internas oblongas, de 4,5-6,5 mm de largo por 1,9-2,2 mm ancho, ápice agudo, márgenes escariosos, externas elípticas, de 5,5-6,5 de largo por 1,2-1,6 mm de ancho, ápice agudo, con márgenes no escariosos, ambas con tricomas glandulares biseriados. Flores 25-55, corola blanca-verdosa, infundibuliforme, 2,6-3 mm de largo, limbo con algunos tricomas glandulares biseriados, lóbulo con pocos tricomas monifilormes. Anteras con tecas 0,9-1,4 mm de largo, células comúnmente subcuadradas, apéndice conectival reducido ovado, base sagitada o truncada. Estilos de 8 mm de largo, con tricomas en el eje, ramas clavadas. Cipselas obovadas subtrigonales curvadas, de 2,8-3,2 mm de largo, con tricomas glandulares biseriados y multiseriados, carpopodio conspicuo, papus con 3 o 4 glándulas pediceladas, a veces 1 vestigial, de 0,5 -0,7 mm de largo. Granos de polen de 18-20 µm de diam.

Nombres vulgares: no se conocen.

Etimología: especie dedicada al botánico español José Cuatrecasas, destacado investigador, y reconocido especialista de las Asteraceae neotropicales.

Consideraciones taxonómicas: no hay comentarios al respecto.

Fenología: fue registrada en flor entre los meses de enero y octubre.

Distribución: especie de la cordillera de los Andes centrales y orientales, en centro y noreste de Colombia y noroeste de Venezuela (Fig. 3.4).

Ecología y hábitat: es la especie que alcanza mayor altura con 2 m, y crece en en elevaciones por encima de los 1000 msnm de Colombia y Venezuela, su distribución no solapable con *A. platyphyllum* podría explicarse por patrones de distribución de las aves (King & Robinson 1974).

Observaciones: según King & Robinson (1974), *A. cuatrecasasii* se diferencia por poseer las filarias largas y puntiagudas de la especie *A. platyphyllum* que tiene las filarias cortas y de ápice redondeado. Además, la primera es de mayor tamaño alcanzando los 2 m, la base de sus láminas es subcordada y habita en elevaciones mayores a 1000 msnm, mientras que *A. platyphyllum* que alcanza hasta 1,6 m, la base de la lámina es cuneada y vive por debajo de los 1000 msnm. Sin embargo, podrían formar parte de un complejo de especies con gran variabilidad morfológica incluyendo a la especie *A. fosbergii* - ver capítulo VI.

Material adicional examinado

Se examinaron los materiales correspondientes los paratipos.

Figura 3.4. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma cuatrecasasii*. Los **puntos grises** indican las localidades dónde se registró la especie, georeferenciadas en base a registros de herbario.

Lámina ilustración

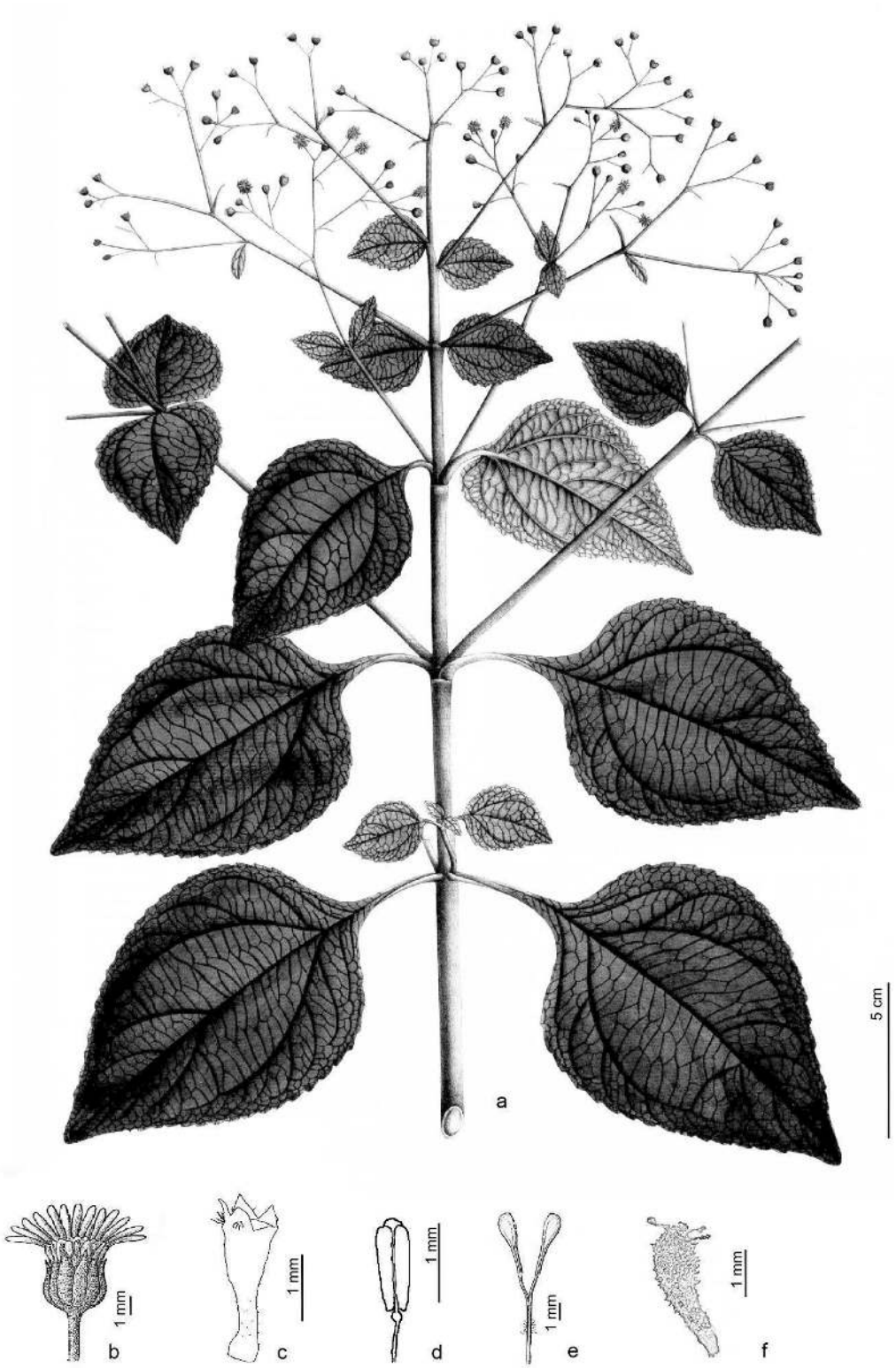


Figura 3.5. *Adenostemma cuatrecasasii*. **a.** Aspecto general de la planta; **b.** Detalle de un capítulo; **c.** Detalle de la corola; **d.** Detalle de las anteras; **e.** Detalle del estilo bífido con tricomas en zona media; **f.** Detalle de la cipsela y papus. Modificado de Mutis (2008) -Iconografía Mutisiana 937, Real Jard. Bot. Madrid.

3. *Adenostemma flintii* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 54 (1): 29, 1983.

Holotipo: NICARAGUA. Granada, feb 1868, *D.C. Flint 6* (US00082517!).

Descripción

Hierba de hasta 0,5 m. Tallo erecto, simple a poco ramificado, subcilíndrico, verde sucio, glabro o subglabro en la base a densamente pubescente en las sinflorescencias, con tricomas glandulares uniseriados. Hojas largamente pecioladas, pecíolo 2-3 cm de largo. Láminas anchamente ovadas, de 4-5 cm de largo y 3,5-4,5 cm de ancho, ápice agudo, base cuneada, margen muy aserrado, glabra o subglabra en ambas caras, tricomas concentrados hacia las nervaduras. Decurrencia lámina en ⅓. Sinflorescencias laxas multicéfalas, pedúnculos 0,7-1,6 cm de largo, brácteas de la base foliares hacia el ápice lineares. Capítulos ca. 35, anchamente campanulados de 4-5 mm de alto por 5-6 mm de ancho. Filarias 14, subiguales elípticas, internas de 3 mm de largo y 0,8 mm de ancho con ápice acuminado, externas de 3 mm de largo y 1 mm ancho con ápice redondeado, muy pubescentes, con tricomas moniliformes, márgenes ciliados, herbáceas. Flores 25-30, corola blanca, infundibuliforme de 2,7-3 mm de largo, tricomas moniliformes largos en lóbulos y tricomas glandulares biseriados en el limbo. Anteras con tecas de 0,5 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado, base obtusa. Estilos con eje glabro (material único), ramas del estilo clavadas angostas hasta 0,2 mm de ancho. Cipselas obovadas subtrigonales, suavemente curvadas, 2,5 mm largo, con tricomas glandulares multiseriados en cuerpo, carpopodio conspicuo, papus con 3 glándulas pediceladas lateralmente ensanchadas, a veces 1 vestigial, 0,8 mm de largo. Granos de polen de 20-23 µm de diámetro.

Nombres vulgares: no se conocen para esta especie.

Etimología: especie nombrada así por su colector Charles W. Flint.

Consideraciones taxonómicas: *Adenostemma flintii* fue tratada por Dillon *et al.* (2001) como un sinónimo de *A. lavenia* (L.) Kuntze, la cual también tiene el limbo de la corola densamente pubescente y el eje del estilo glabro. King y Robinson (1987), circunscribe a *A. lavenia* como endémica de Sri Lanka, por lo que su presencia en el continente americano debe ser estudiada con mayor profundidad.

Fenología: fue recolectada en floración en el mes de febrero.

Distribución: sólo se conoce por la localidad tipo en Granada, Nicaragua, la ubicación en el mapa fue tomada de tropicos.org (Fig. 3.6)

Ecología y hábitat: se desconoce.

Observaciones: King & Robinson (1983) describen esta especie de América Central diferenciándola de la otra especie que también crece en el área, *A. hirtiflorum* Benth., por el diferente número de pies del papus (3 vs 5, respectivamente). Además, agregaron que esta especie no tiene pelos en el eje del estilo y los márgenes de las láminas son afiladamente serrados. *A. flintii* hasta ahora sería la única especie neotropical de *Adenostemma* que no tendría tricomas en el eje del estilo, tal como mencionan King & Robinson (1983). Sin embargo, la colecta original de Flint en 1868 consiste en un único material, el holotipo, y sólo he podido observar un capítulo inmaduro. Por lo tanto, para corroborar con mayor certeza este carácter habría que buscar si hay colectas más recientes cerca de la localidad tipo o localizar la población. Si el estilo no fuera glabro, esta especie debería ser sinonimizada bajo *A. platyphyllum,* formando parte del complejo de especies -ver capítulo IV- ya que sus caracteres entran dentro de la variabilidad observada en el taxón (e.g., papus con 3 glándulas pedicelo o 2+1 vestigial; tamaño, forma de corolas y cipselas).

Material adicional examinado

Sólo se conoce el material tipo para esta especie.

Figura 3.6. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma flintii*. El **punto verde** oscuro indica la única localidad conocida para esta especie.

Lámina ilustración

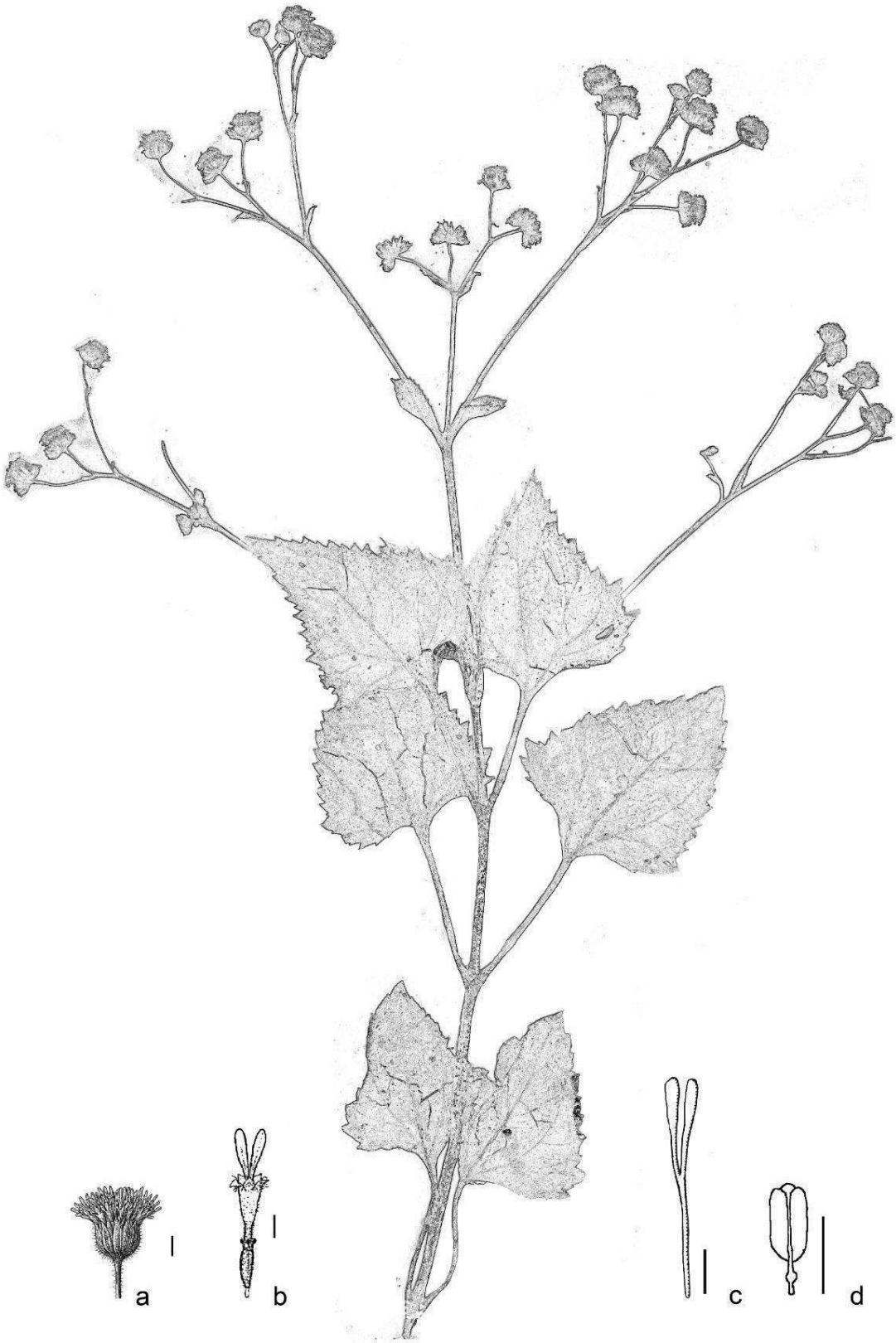


Figura 3.7. *Adenostemma flintii*. **a.** Aspecto general del capítulo; **b.** Corola y cipsela; **c.** Detalle del estilo glabro; **d.** Detalle de una antera. Escalas: a-c: 1 mm, d: 0,5 mm

4. *Adenostemma fosbergii* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 29 (5): 6-7, 1974.

Holotipo: COLOMBIA. Huila: below Finca La Estrella, Quebrada Cucaracha; 12 km ESE de Garzón, 2000 msnm, 1 feb 1943, *F.R. Fosberg 19918* (US2108418!).

Paratipos: COLOMBIA. Cauca: Micay Valley, "La Gallera", 1400–1500 msnm, 29 jun 1922, *E.P. Killip 7679* (US!); Cundinamarca: "Susumuco" al SE de Quetame, 1200–1400 msnm, 5 sep 1917, *F.W. Pennell 1737* (US!); Putumayo: río San Miguel, en el afluente izquierdo Quebrada de la Hormiga, 290 msnm, 16 dic 1940, *J. Cuatrecasas* 11089 (US!); Cordillera Occidental, vertiente occidental, hoya del río Anchicaya, Quebrada del Danubio, 20 dic 1942, *J. Cuatrecasas 13721* (US!); Valle: Cauca Valley, al E de Zarzal, Quebrada Nueva to Cuchilla, 1100–1300 msnm, 21 jul 1922, *F.W. Pennell et al.* 8487 (US!). **ECUADOR.** Napo: a orillas del Río Suno, 3 km al W del Río Napo, 400 msnm, *Holm-Nielsen & Jeppesen 908* (AAU); Pastaza: Vicinity of Puyo. Prov. Napo-Pastaza (Eastern foot-hills of the Andes)750–1000 msnm, sep 1939, *A.F. Skutch* 4546 (US!); Tungurahua: Valle del Río Pastaza, entre Baños y Cashurco, 1300–1800 msnm, 25 sep 1923, *A.S. Hitchcock* 21794 (US!). **PERÚ.** Huánuco: Tingo María, 625–1100 msnm, 1949, *H.A. Allard 20609* (US!); Loreto: Divisoria, 59 km de Tingo María sobre la carretera a Pucallpa, ca. 1600 msnm, 1949, *H.A. Allard 21804* (US!); Gamitana cocha, Río Mazán, 100–125 msnm, feb 1935, *J. Schunke-Vigo 262* (US!); bajo Río Huallaga, 155–210 msnm, oct-nov 1929, *Ll. Williams 5164* (US!); Mishuyacu, cerca de Iquitos, 100 msnm, oct-nov 1929, *G. Klug 222* (US!); San Martín: Prov. de Lamas, trocha Desquite–Cuñumbuqui, camino Sisa–Tarapoto, 1000–1200 msnm, 25 jun 1950, *R. Ferreyra 7991* (US!); Zepelacio, cerca de Moyobamba, 1100–1200 msnm, oct-nov 1933, *G. Klug 3379* (US!).

Descripción

Hierbas subperennes de hasta 1 m de alto. Tallo erecto glabro en la base a hirsuto en la base de las sinflorescencias. Hojas pecioladas, pecíolos de 1-7 cm de largo. Láminas no anguladas, anchamente ovadas de 6-13 cm de largo y hasta 4-10 cm de ancho, ápice agudo, base cuneada o redondeada abrupta, márgenes subenteros o subcrenados hasta el ápice, subglabra, con tricomas cónicos agrupados en las venas de la cara abaxial. Decurrencia lámina en ½ a ⅔. Sinflorescencias densas multicéfelas, pedicelos de 7-21 mm de largo, brácteas foliares elípticas. Capítulos 60-120 cilíndricos a redondeados de 4-4,5 mm de alto y 3,5-4,5 mm de ancho. Filarias 15-20, subiguales, elípticas, de 2,5 mm, ápice redondeado o agudo, márgenes a veces escariosos, subglabra con tricomas glandulares biseriados y uniseriados. Flores entre 15-30, corolas blanco verdosa, infundibuliforme de 1,3-1,6 mm de largo, limbo con tricomas glandulares biseriados y lóbulos densamente pubescentes con tricomas moniliformes. Anteras con tecas de 0,4-0,6 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado y base obtusa. Estilo con ramas clavadas, eje del estilo con tricomas moniliformes. Cipselas obovadas subtrigonales curvadas, de 2,5- 2,7 mm de largo, con

muchos tricomas glandulares biseriados, carpopodio conspicuo oblicuo, papus con generalmente 3 glándulas pediceladas de 0,5 mm de largo, a veces con 2+1 vestigial. Granos de polen ca. 18 µm.

Nombres vulgares: ararat (shuar, comunidad ecuatoriana).

Etimología: el epíteto es en honor al colector F.R. Fosberg.

Consideraciones taxonómicas

A partir del material colectado por Fosberg en febrero de 1943 en Colombia, King & Robinson (1974) describen la especie *Adenostemma fosbergii* R.M.King & H.Rob., en la misma obra dónde describen *A. cuatrecasasii*. En los ejemplares revisados pude observar las características por las que los autores destacan esta especie: corola corta y lóbulos densamente pubescentes, además de sus capítulos pequeños. Estas características parecen diferenciarlas de *A. platyphyllum* con la cual presentan similitudes vegetativas y *A. cuatrecasasii* con al cual habitan en áreas cercanas. Estos autores también destacan el no solapamiento de distribuciones, por diferencias de alturas sobre el nivel del mar y laderas de la cordillera. La corola corta y las ramas del estilo son similares a las de *A. viscosum* J.R.Forst. & G.Forst. y *A. perrottetii* DC., dos especies paleotropicales.

Fenología: se ha colectado en flor en los meses de junio y de septiembre a diciembre.

Distribución: a lo largo de la ladera este de los Andes en Perú y Ecuador y cruza hacia la Cordillera Oeste en Colombia (Fig. 3.8).

Ecología y hábitat: habita en selvas de montañas y valles, entre los 1000 y 1800 msnm, a lo largo de caminos, en matorrales húmedos y claros de selvas cerca de arroyos.

Observaciones: se registra su uso medicinal por diversas comunidades originarias de Ecuador (Balslev *et al.* 2008).

Material adicional examinado

ECUADOR. Napo: San Pablo de los Secoyas. A small path going in the direction W-SW. Semiculitvated areas near the village, 11 ago 1980, *J. Brandbyge & E. Asanza 32780* (US!); Collection near the village, 13 ago 1980, *J. Brandbyge & E. Asanza 32878* (US!); Rio Wai si aya. 1 km upstream from the outlet in Rio Aguarico, 6 ago 1981, *J. Brandbyge et al. 33236* (US!); Cañón de los Monos, 12 km north of Coca (Puerto Francisco de Orellana), 4 feb 1974, G.W. *Harling & L. Andersson 11746* (US!); Zamora-Chinchipe: Near Pangui, 14 jun 1978, *J.A. Hart 1572* (US!); Nangaritza Canton, Rio Nangaritza, Pachicutza, 3 dic 1990, *W. Palacios & D. Neill 6475* (US!); Morona-Santiago: 28 ago 1977, *J.A. Hart 1258* (US!); near Bomboiza, 23 ago 1977, *J.A. Hart 1190* (US!); Cordillera del Cóndor, Valle del río Coangos, río Tsurim entre los Centros Shuar de Numpatkain y Banderas, 21 oct 1999, *P. Fuentes, J.C. Ronquillo & A. Tankamash 1149* (US!); near

Bamboiza, 24 ago 1977, *J.A. Hart 1194* (US!); Indanza - Limon (General Plaza), mountain rain forest and rastrojas, 23 mar 1974, *G.W. Harling & L. Andersson 12789* (US!); Pastaza: río Pastaza, between Destacamento Chiriboga and Apachi Entza, 24 jul 1980, *B.A. Øllgaard et al. 35194* (US!); Kapawi (Amuntai), río Pastaza, village area, Achuar Jivaro, 14 jul 1988, *W.H. Lewis et al. 13703* (US!); Pacayacu on the Rio Bobonaza, 16 km NW of Sarayacu, 10 ago 1979; *H. Lugo 5205* (US!); Rio Bobonaza 8 km NW of Sarayacu, 12 ago 1979, *H. Lugo 5304* (US!). **COLOMBIA.** Nariño: Mun. Barbacoas, Corregimiento Altaquer, Vereda El Barro, Reserva Natural Rio Nambi, 1 dic 1993, *P. Franco et al. 4726* (US!); Risaralda: Mun. Pereira. Hacienda Alejandria, km 6 carretera La Virginia-Cerritos, lomas bajas en extremo norteño de parte ancha del Valle del río Cauca, 5 may 1989, *P.A. Silverstone-Sopkin, N. Paz & J.E. Arroyo 5201* (US!). **PANAMÁ.** Chiriqui: Las Lagunas area W of El Hato del Volcan, 23 ago 1982, *C.W. Hamilton 941* (US!). **PERÚ**. Amazonas: alrededor de Yucuik entsa 6 horas de pongo el Camino de Kusu, 11 mar 1973, *R. Kayak 543* (US!); Rio Cenepa, vicinity of Huampami, 5 km E. of Chavez Valdivia. Al lado de casa de Vicente, Quebrada Apigkan entsa, 3 ago 1978, *A. Kujikat 146* (US!); Bagua Province, Distrito Imaza, Yamayakat. Nororiental del Maraon Renom, alrededor de la quebrada de Kusut, 14 oct 1994, *V. Quipuscoa 231* (US!).

Figura 3.8. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma fosbergii*. Los **puntos marrones** indican las localidades donde fueron recolectados los especímenes de herbario revisados para esta especie.

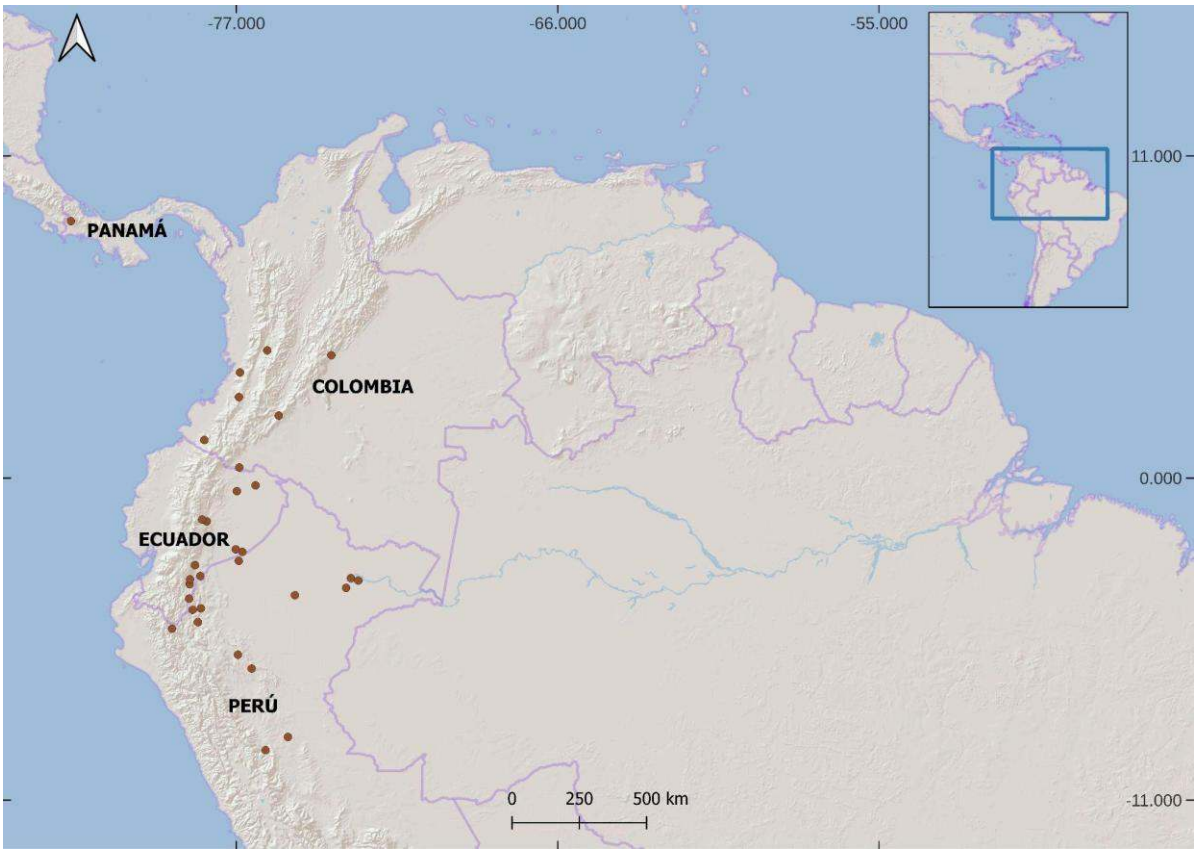


Figura 3.9. Fotografía del holotipo de *Adenostemma fosbergii,* colectado en Colombia en febrero de 1943 por Fosberg 19918, depositado en el herbario US.

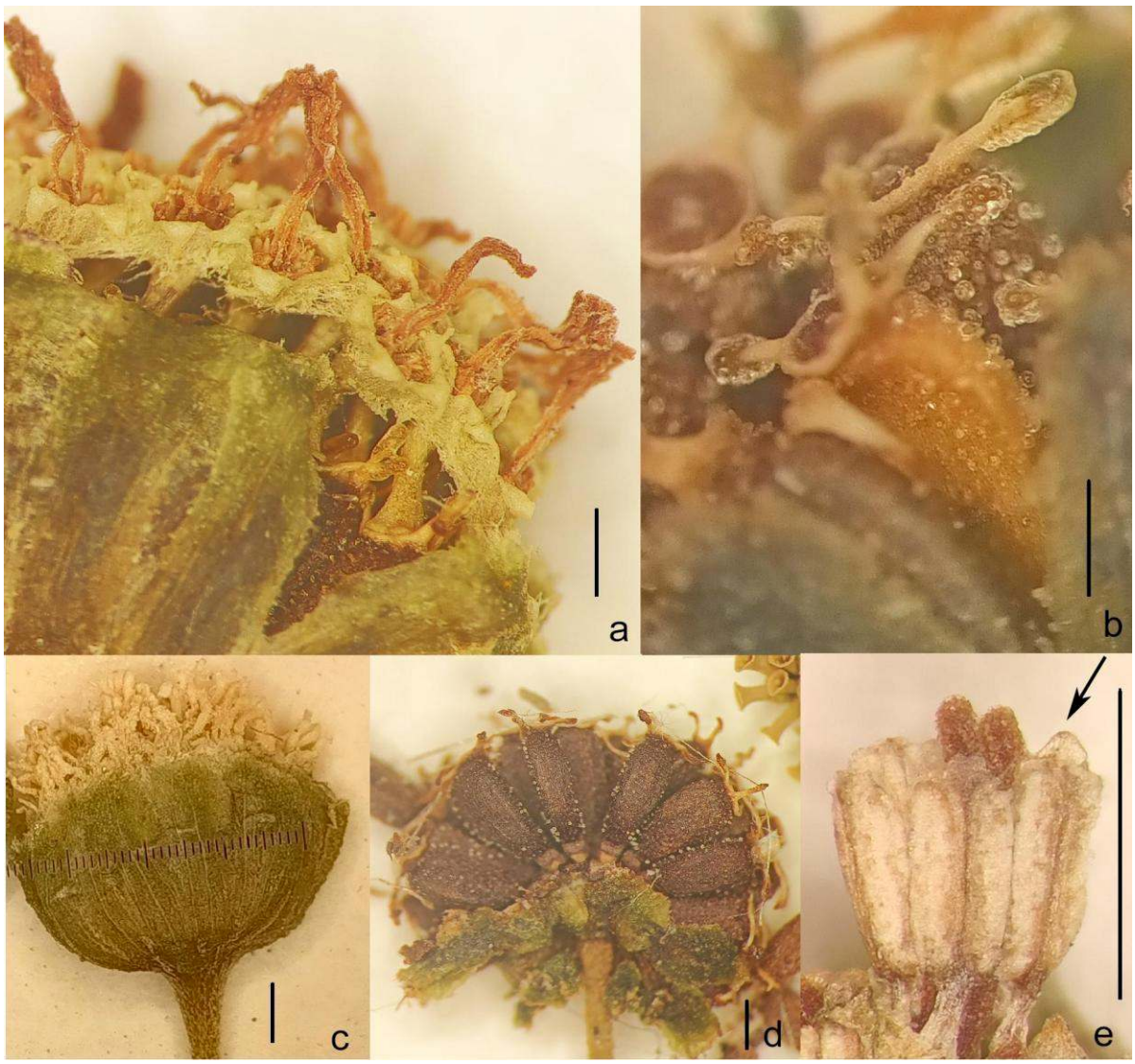


Figura 3.10. *Adenostemma fosbergii*. **a.** Detalle de las flores con corolas cortas blanco verdosas, y muy pubescentes en los lóbulos; **b.** Detalle de las cipselas y el papus glandular, que permanece pegajoso luego de décadas en el herbario; **c.** Capítulo; **d.** Cipselas expuestas en forma de paraguas invertido a la madurez; **e.** Anteras fusionadas, con apéndice conectival reducido ovado- flecha negra- (estilo inmaduro en el centro asomando). Escalas: 1 mm.

5. *Adenostemma goyazense* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 54 (1): 30, 1983.

Holotipo: BRASIL. Goiás: Municipio de Sao Joao d'Alianca, Fazenda Corrente, lat. 14°42'S, long. 47°31'W, 30 dic 1979, *F.C. e Silva & R.C. Mendocga 160* (IBGE00019796).

Isotipo: BRASIL. Goiás: Municipio de Sao Joao d'Alianca, Fazenda Corrente, lat. 14°42'S, long. 47°31'W, 30 dic 1979, *F.C. e Silva & R.C. Mendocga 160* (US2962544!).

Descripción

Sufrútices de hasta 1,2 m de alto. Tallo erecto, subcilíndrico, rojizo, hirsuto en la base hasta lanoso en las sinflorescencias. Hojas pecioladas, pecíolos de 1-3 cm de largo. Lámina elíptica, de 5-9 cm de largo y 1,5-5 de ancho, ápice agudo, base aguda, margen crenado o serrado, en ambas cara con tricomas cónicos dispersos, concentrados en vena de la cara abaxial, textura coriácea. Decurrencia lámina en ⅔ a total. Sinflorescencias laxas paucicéfalas, con brácteas foliosas, pedúnculos de 1-1,7 cm de largo. Capítulos 15-35 campanulados, de 8,5-9,5 mm de alto por 7-9 mm de ancho. Filarias 18-22 subiguales, elípticas, de 3,5-4,5 mm de largo y 1,3 mm de ancho, ápice redondeado, muy pubescentes, con tricomas glandulares uniseriados y tricomas cónicos. Flores 25-35, corola blanca, tubular, de 2,6-3 mm de largo, con tricomas moniliformes en limbo y lóbulos, y tricomas glandulares biseriados en limbo. Anteras con tecas de 1,2-1,3 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado, base obtusa. Estilos con ramas anchamente clavadas, eje con muchos tricomas moniliformes. Cipselas oblongas subtrigonales, 2,5-3 mm de largo, cuerpo cubierto por tricomas glandulares biseriados largos, papus con 3 glándulas pediceladas de 0,8-1 mm de largo. Granos de polen de ca. 20 µm de diámetro.

Nombres vulgares: no encontré información al respecto.

Etimología: el epíteto hace referencia a que la especie fue colectada en Goiás, Brasil.

Consideraciones taxonómicas: no hay comentarios al respecto.

Fenología: colectada en diciembre.

Distribución: endémica de Goiás, Brasil (Fig. 3.11).

Ecología y hábitat: herbácea de selvas inundadas alteradas.

Observaciones: sólo se conocen dos especímenes correspondientes al holotipo y el isotipo. Pude observar el isotipo depositado en el US, de manera limitada por la protección del mismo. En esta tesis se decide mantener la especie a pesar de su bajo número de especímenes, ya que se distingue de la especie más relacionada, *A. suffruticosum,* por presentar filarias muy pubescentes, corolas tubulares de 2,6-3 mm de largo versus filarias subglabras y corolas de 4 mm. Sin embargo, estas

dos especies viven en simpatría por lo que se recomiendan estudios filogeográficos para definir si se trata de una especie variable o dos especies como ya fue definido.

Material adicional examinado

No se observó más material que el holotipo.

Figura 3.11. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma goyazense*. El **punto violeta** indica la localidad tipo, única colecta conocida para esta especie.

Figura 3.12. Fotografía del isotipo de *Adenostemma goyazense,* colectado en Goiás (Brasil) en diciembre de 1979 por Silva & Mendonca 160, depositado en el herbario US.

Figura 3.13. Parte de capítulo de *Adenostemma goyazense.* En esta imagen a lupa se puede observar las filarias muy pubescentes, las corolas blancas tubulares largas con tricomas moniliformes y los estilos maduros. Debajo se observan las cipselas asomando con su papus glandular. El acceso al material fue limitado debido a que corresponde al único material depositado en el US.

6. *Adenostemma harlingii* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 76: 14, 1994.

Holotipo: ECUADOR. Napo: Cantón Quijos, Baeza, disturbed montane rain forest; ca. 2000 m, 3 feb 1980, *G. Harling & Andersson 16153* (GB0058007).

Isotipo: ECUADOR. Napo: Cantón Quijos, Baeza, disturbed montane rain forest; ca. 2000 m, 3 feb 1980, *G. Harling & Andersson 16153* (US3352918!).

Descripción

Hierbas perennes de 0,5 a 0,7 m. Tallo erecto o decumbente, hirsutos en la base a lanosos en las sinflorescencias, tricomas glandulares uniseriados. Hojas cortamente pecioladas, pecíolos de 0,5-1 cm de largo. Láminas anchamente ovadas, de 4-7 cm de largo por 2,5-4,5 cm de ancho, ápice obtuso o redondeado, base cortamente acuminada, margen subentero a serrado, tricomas en ambas caras concentrados en nervaduras, textura membranácea. Decurrencia lámina en ½ a ⅔. Sinflorescencias densas multicéfalas, pedúnculos de 0,8-15 cm de largo, brácteas ovadas. Capítulos 30-40, subcilíndricos de 6-8 mm de alto y 6-7 ancho. Filarias 11-12 subiguales, elípticas de 4-5 mm de largo 1-1,5 de ancho, ápice agudo, márgenes ciliados, subglabras. Flores 20-25, corola blanca con limbo liláceo, tubular-infundibuliforme de 2,9-3,5 mm de largo, limbo con escasos tricomas glandulares biseriados, lóbulos sin o con escasos tricomas moniliformes. Anteras con tecas de 1 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado, base obtusa. Estilo con tricomas monifiliformes en el eje. Cipselas obovadas subtrigonales, de 2,8-3 mm m de largo, con tricomas glandulares biseriados en cuerpo, carpopodio inconspicuo, papus con 3, 4, 5 glándulas pediceladas, frecuentemente 1 o 2 vestigiales, de 0,5-0,8 mm de largo.

Nombres vulgares: no se encontró información al respecto.

Etimología: el epíteto designado en honor a su colector Gunnar Harling.

Consideraciones taxonómicas: no hay comentarios al respecto.

Fenología: desde diciembre a febrero se encuentra en flor.

Distribución: endémica del este de los Andes en Ecuador, con registros en los departamentos de Napo y Zamora-Chinchape (Fig. 3.14).

Ecología y hábitat: Habita en selvas húmedas tropicales montañosas de Ecuador, 2000 a 2200 msnm (León-Yáñez *et al.* 2011). Fuente de alcaloides para mariposas de las familias Ithomiinae y Arctiidae (Clark, datos sin publicar, etiqueta de herbario ver material adicional examinado).

Observaciones: está clasificada como Vulnerable a nivel global (León-Yañez *et al.* 2011, IUCN) y en la lista roja de plantas de Ecuador, su principal amenaza sería la deforestación. King & Robinson

(1994) mencionan que la especie es similar a *A. platyphyllum* pero que usualmente tiene 5 glándulas pediceladas en la cipsela (solo encontraron una cipsela con 3). Difieren también por su hoja oblonga-ovada muy roma (no angulada), y los apéndices del estilo menos ensanchados. Además, agregaron que esta especie crece en el este de los Andes, mientras que *A. platyphyllum* en Ecuador está más que nada en el oeste. En los escasos materiales de herbario que pude observar, noté que las filarias eran casi glabras, y las glándulas pediceladas del papus podían ser 3, 4 o 5.

Material adicional examinado

ECUADOR. Napo: Cantón Quijos, Parroquia Cosanga, Yanacuyu biological Station and Center for Creative Studies, 5 km W of Cosanga (via the Las Cancheras Road), 28 dic 2000, *J.L. Clark 5758* (US!); 4 km S of Cosanga on road to Tena, 15 feb 1978, *J.H. Kirkbride, Jr. & H. Chamba R. 4099* (US!); Reserva Ecológica Antisana, río Aliso, 8 km al SE de Cosanga, 11 nov 1998, *H. Vargas, E. Narváez, A. Freire-Fierro 2900* (US!).

Fotografías planta viva

ECUADOR. Napo: Cantón Quijos, Reserva de Biosfera Sumaco, ene 2022, Nolan Exe (https://www.inaturalist.org/observations/106892705); Zamora Chinchipe: Cantón Chinchipe, Parque Nacional Podocarpus, 14 ene 2022, (https://www.inaturalist.org/observations/136471938).

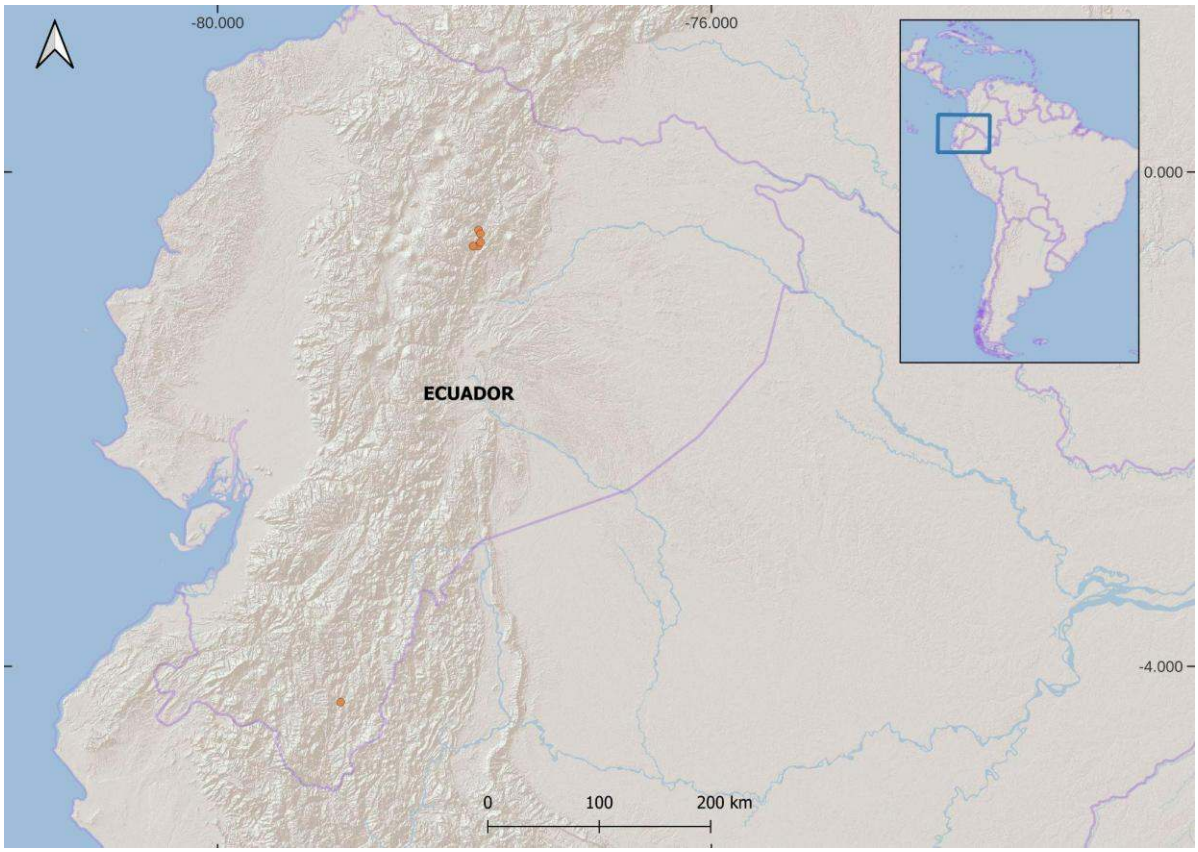


Figura 3.14. Mapa de distribución de *Adenostemma harlingii* R.M.King & H.Rob. Los **puntos naranjas** indican las localidades basadas en registros de herbario y fotografías.

Lámina ilustración

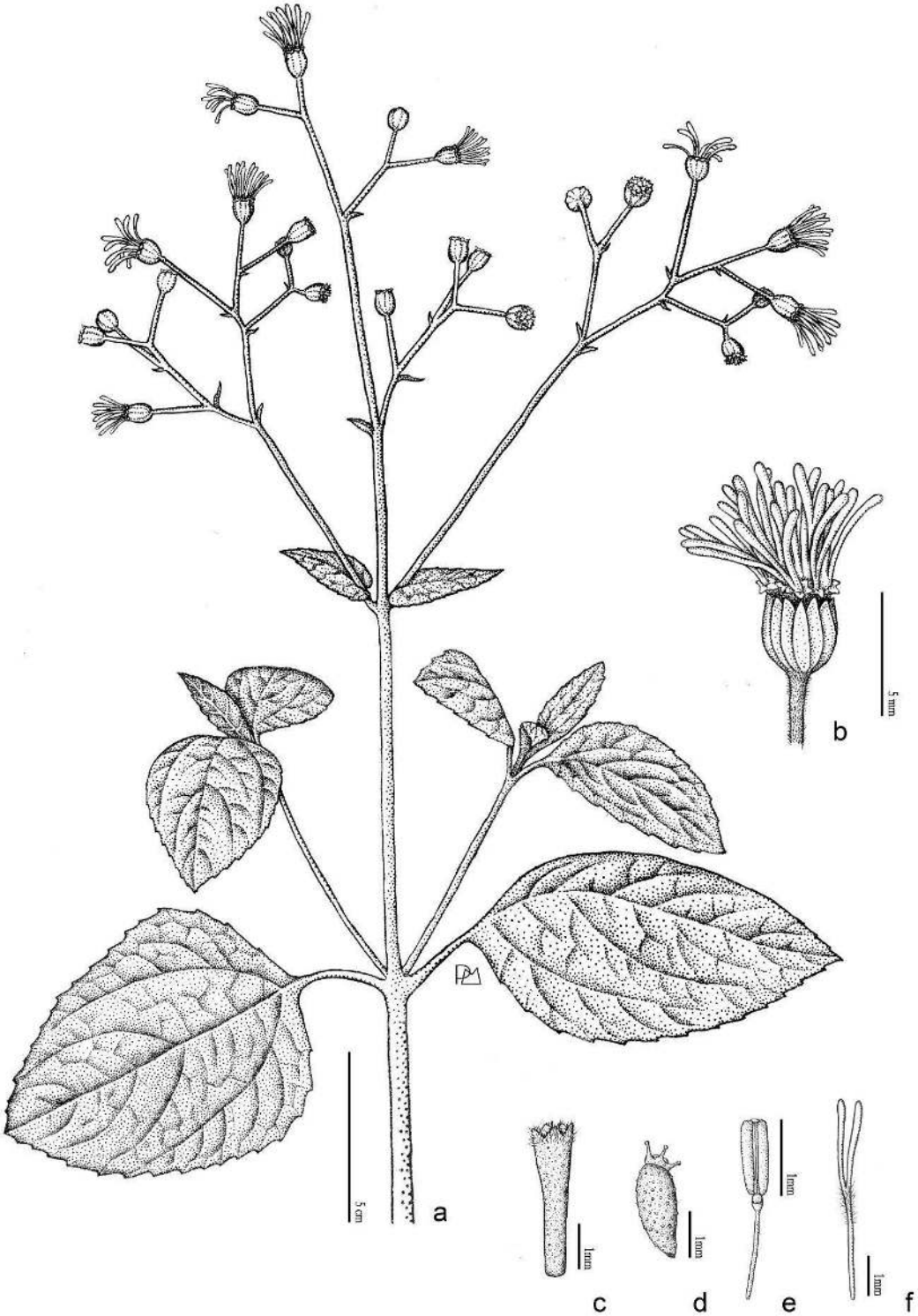


Figura 3.15. *Adenostemma harlingii*. **a.** Aspecto general de la planta; **b.** Detalle de un capítulo; **c.** Detalle de la corola; **d.** Detalle de la cipsela y papus; **e.** Detalle de las anteras; **f.** Detalle del estilo bífido con tricomas en zona media. Ilustrado por Paula Marcantoni.

7. *Adenostemma hirtiflorum* Benth. en *Pl. Hartw.*: 75-76, 1841.

Holotipo: GUATEMALA. Quetzaltenango: Rancho de Santa Rita cerca de Quetzaltenango, 1840, *K.T. Hartweg 531* (K000486488 [foto!]).

Isotipos: GUATEMALA. Quetzaltenango: Rancho de Santa Rita cerca de Quetzaltenango, 1840, *K.T. Hartweg 531* (NY158076 [foto!], MO1700388!, E00433204 [foto!], W0040707[foto!], LD1004660 [foto!], FI006070 [foto!]).

Descripción

Hierbas subperennes de hasta 0,5 m de altura. Tallo erecto enraizante en la base diminutamente pubescentes a lanosos blanquecinos hacia las sinflorescencias, tricomas glandulares uniseriados. Hojas pecioladas, pecíolos de 1-3 cm. Lámina verde oscuro ovada-lanceolada de 6-11 cm de largo y 4-5 cm de ancho, ápice acuminado, base cuneada, margen regularmente serrado mucronado, subglabra, cara abaxial con tricomas cónicos dispersos, más densos en las nervaduras, textura membranácea. Lámina no decurrente a ⅓ finamente decurrente. Sinflorescencias laxas paucicéfalas, pedúnculos 2,3-5 mm de largo, brácteas foliares muy pequeñas. Capítulos 4-15 subcilíndricos de 6-8 mm de alto por 4-5 mm de ancho. Filarias 10, elípticas de 5,5 mm de largo por 1,2 mm de ancho, ápice redondeado, márgenes ciliados, con tricomas glandulares biseriados y uniseriados. Flores 12-17, corola verde, infundibuliformes de 2,7-3 mm de largo, con tricomas biseriados cortos en limbo y varios tricomas moniliformes largos en lóbulos. Estilo con ramas lineares a clavadas, eje con tricomas moniliformes. Antera con tecas de 1,5 mm, apéndice conectival emarginado, base obtusa. Cipselas obovadas muy angostas y alargadas, 4,2 mm de largo, cuerpo con tricomas glandulares biseriados, carpopodio inconspicuo, papus con 5 glándulas pediceladas, alargadas de 1,2 mm largo.

Nombres vulgares: no se encontraron en la bibliografía estudiada.

Etimología: Hartweg designó el epíteto por la presencia de tricomas en las corolas.

Consideraciones taxonómicas: no hay comentarios al respecto.

Fenología: por los registros revisados esta especie se encuentra florecida al menos entre los meses de octubre y diciembre.

Distribución: Hierba endémica del noroeste de Guatemala y suroeste de México, creciendo sobre la ladera oeste de la Sierra Madre de Chiapas (Fig. 3.16).

Ecología y hábitat: Hierbas generalmente umbrófilas, creciendo en sotobosques de selvas altas perennifolias, selvas medianas perennifolias, habitando también en claros de bosques. Crecen al oeste de la Sierra Madre de Chiapas, en zonas volcánicas activas entre los 1300-1600 msnm.

Observaciones: aunque los ejemplares colectados son escasos, son bastante similares en características. Los caracteres más representativos de la especie son las láminas ovadas con márgenes serrados regulares, más largas que anchas y con ápice acuminado; tienen sinflorescencias paucicéfalas y el papus con 5 glándulas pediceladas. No está categorizada por la IUCN, aunque es una especie con distribución restringida que vive en zonas volcánicas activas. A principios del siglo XX la erupción volcánica del Santa María avanzó sobre el oeste de Guatemala, y en 1932 otra erupción formó el volcán Santiaguito (Fig. 3.16). Este último destruyó por completo la localidad de El Palmar en 1986, por lo que tuvieron que reconstruirla más al este y la llamaron Nuevo Palmar. Las localidades donde se registra esta especie están en constante amenaza por la actividad volcánica de la zona.

Material adicional examinado

GUATEMALA. Quetzaltenango: El Palmar, 14 oct 1934, *A:F. Skutch 1449* (US!). San Marcos: San Pablo, Comunidad Agronómica El Porvenir, camino a la Cascada cercana al túnel, 13 nov 1998, colector no id. s.n (MEXU [foto!]). **MÉXICO**. Chiapas: Las Nubes, 2 dic 1941, *F. Miranda 1713* (MEXU [foto!]).

Fotografía planta viva

MÉXICO. Chiapas: Cacahoatán, 12 dic 2023, *E.O. Aguilar-Pérez* (iNaturalist: https://www.inaturalist.org/observations/194354012)

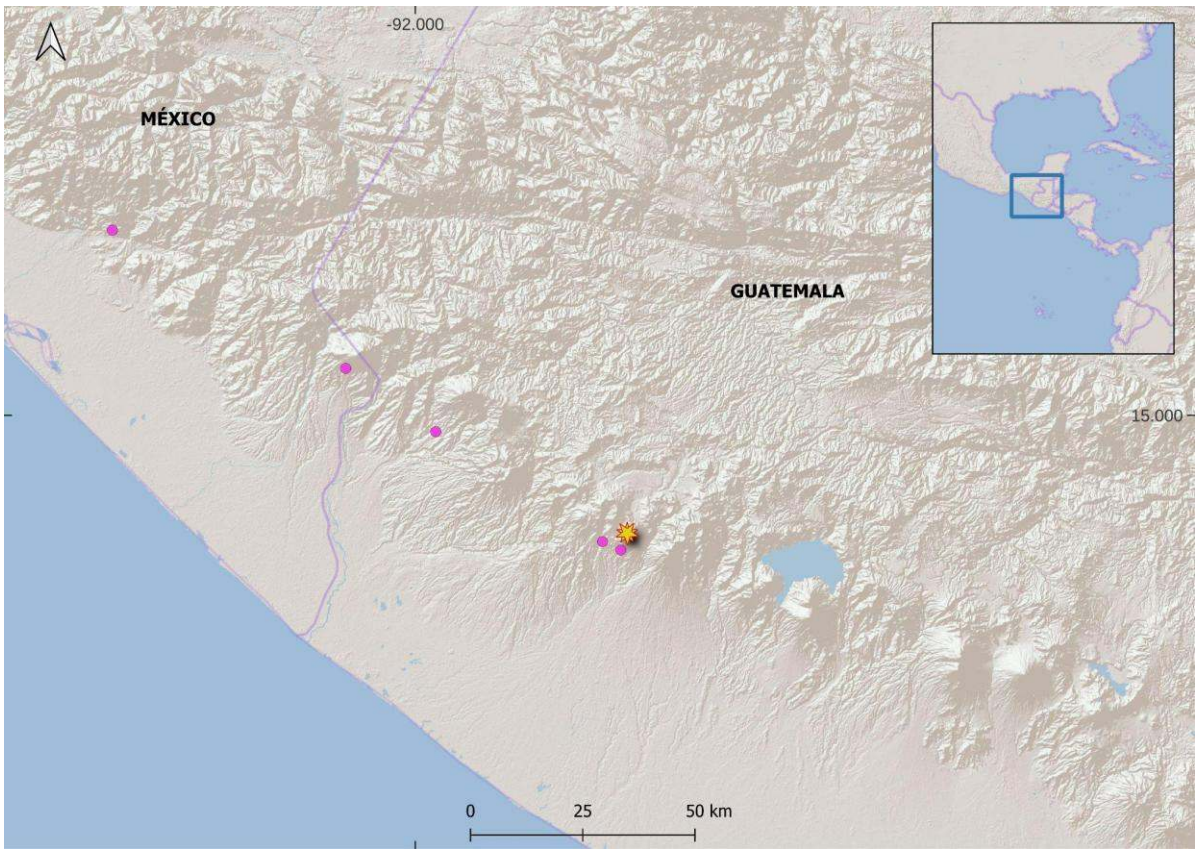


Figura 3.16. Distribución de *Adenostemma hirtiflorum*. Los puntos rosas indican localidades dónde se registró la especie. El recuadro superior derecho es una ampliación que incluye la división política de México y Guatemala. La estrella marca el volcán Santiaguito, que se formó en 1932 y desde entonces se encuentra en erupción, con el fin de mostrar la cercanía a los sitios de colecta.

Figura 3.17. *Adenostemma hirtiflorum* de Chiapas, México. Detalle del hábito erecto, inflorescencias paucicéfalas, láminas con márgen serrado y capítulo con cipselas maduras dispuestas en paraguas invertido, con papus de 5 pies glandulares. Foto tomada por Efráin Aguilar-Pérez en México (diciembre 2023, ver fotografías examinadas), publicada en iNaturalist.

Lámina ilustración

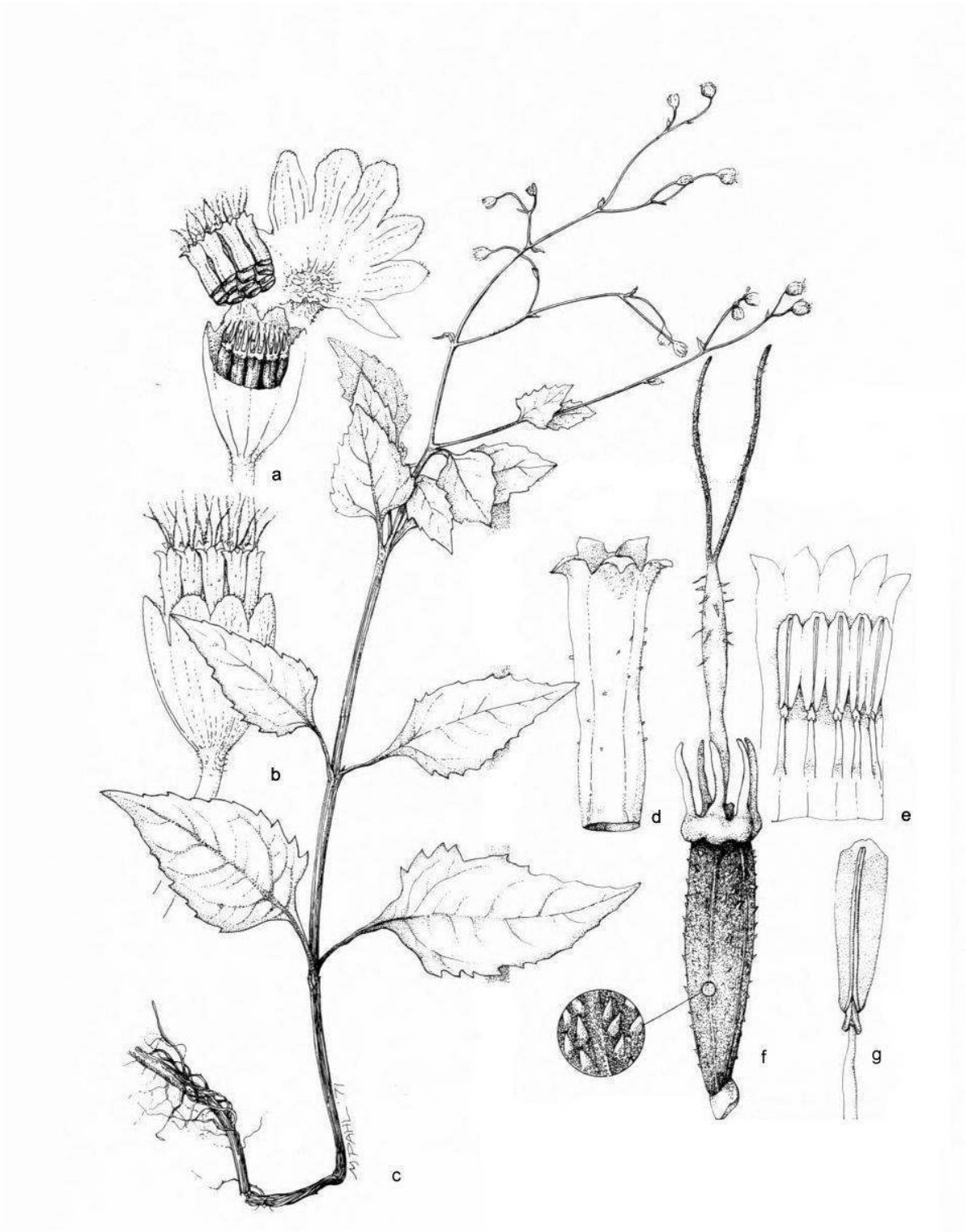


Figura 3.18. Ilustración de *Adenostemma hirtiflorum*. **a.** Capítulo 3x, parcialmente diseccionado, detalle de las corolas agrupadas por los tricomas moniliformes que provoca la caída en masa; **b.** Capítulo x4; **c.** Hábito; **d.** Detalle de la corola x1; **e.** Corola diseccionada x10; **f.** Cipsela y estilo; **g.** Estambre 18x. Modificada de ilustración realizada por L. Williams - t. 12 (Nash & Williams 1976).

8. *Adenostemma involucratum* R.M.King & H.Rob., *Phytologia* 29: 7, 1974.

Holotipo: BRASIL. São Paulo: Mun. Ubatuba, Est. Exp. Ubatuba; 14 mar 1939, *A.P. Viegas 3498* (US1858151!).

Paratipos: BRASIL. Espirito Santo: Mun. Colatina, matas do rio Sao Gabriel, sep 1950, *J.G. Vieira 33* (US!); Minas Gerais: Mun. Vicosa, State Agricultural School, 22 feb 1959, *H.S. Irwin 2700* (US!); Parana: Mun. Morretes, entre Cabestrante e Pilae de Pedra, 18 mar 1966, *G.G. Hatschbach 14059* (US!); Rio de Janeiro: Mun. Itatiaia, 9 ene 1936, *P. Campos Porto 2861* (US!); P.N. de Itatiaia, 21 ene 1960, *O.M. Barth 1117* (US!); Mun. Corcovado, brook trail between Sylvestre and Paineiras, 28 nov 1928, *L.B. Smith & A.A. Vieira 1377* (US!); Santa Catarina: Mun. San Francisco do Sul, Garuva, Mina Velha, 21 ene 1958, *Reitz & Klein 6259* (US!); S. loc: *Gardner? 18* (US!).

Descripción

Hierba subperenne de hasta 1 m. Tallo erecto, pubescente, de hirsuto en la base a lanoso cerca de la inflorescencias, con tricomas glandulares uniseriados a veces rojizos. Hojas largamente pecioladas, pecíolos de 3-6,2 cm de largo. Láminas angulosas, ovadas subtriangulares o romboidales, de 8,5-13 cm de largo y 6,8-12,4 cm de ancho, ápice agudo, base ligeramente cuneada, hastada o cordada, margen subentero a crenado o serrado, trinervadas desde la base, cara abaxial con tricomas cónicos muy dispersos, textura membranácea. Decurrencia lámina en ½ a total. Sinflorescencias densas en el ápice, multicéfalas, pedúnculos 0,6-1,75 cm, con brácteas en la base. Capítulos 17-78, esféricos, 5,3-7 mm de alto y 5,7-7 mm de ancho. Filarias 13-14, internas oblongas de 3,5-3,8 mm de largo por 1,4 mm de ancho, ápice redondeado y márgenes escariosos; externas elípticas de 3,2 mm de largo por 0,7 mm de ancho, ápice agudo, márgenes no escariosos, casi glabras. Flores 20-31,corola blanca-verdosa, tubular-infundibiliforme corta, de 2,2-2,3 mm, con escasos a muchos tricomas moniliformes en los lóbulos y tricomas glandulares biseriados en el limbo. Anteras con tecas de 1,1-1,2 mm, apéndice conectival emarginado, base obtusa. Estilos con ramas clavadas, con tricomas en el eje. Cipselas oblongas trigonales, con tricomas glandulares multiseriados y biseriados en cuerpo, carpopodio claro diferenciado, papus con 2 o 3 glándulas pediceladas, 1 puede ser vestigial.

Nombres vulgares: no se encontró en la bibliografía.

Etimología: el epíteto hace mención al involucro, que según King & Robinson en esta especie su forma y presencia de márgenes escariosos en las filarias internas, es bastante regular en todos los individuos observados, con sólo algunas variaciones, a diferencia de otras especies que suelen tener involucros variables.

Consideraciones taxonómicas: en la descripción original de King & Robinson, designan como material de referencia u holotipo un ejemplar del US colectado supuestamente por Killip 3498, pero

hay un error, el material fue colectado por Viegas, número de colector 3498, y posteriormente determinado por Killip como *Adenostemma.*

Fenología: florece desde noviembre a enero, fructifica desde

Distribución: se la registró en el sureste y este de Brasil en los estados de Espirito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Parana y Santa Catarina (Fig. 3.19).

Ecología y hábitat: habita en las orillas de ríos y arroyos, en el sotobosque de selvas.

Observaciones: número cromosómico n=5 analizado por Turner & Irwin (1960), única especie del género con esa característica estudiada hasta el momento. Tippery *et al.* (2014) tomaron datos moleculares del voucher: BRASIL. Minas Gerais, *Moraes 679* (TEX/LL) y subieron a Genbank las secuencias para ITS y MATk (KJ637168, KJ637185), Rivera *et al.* (2016) adhirieron otras secuencias de este ejemplar: ETS (KP454602) e IGS (KP454889, KP454061). Los materiales colectados en Bolivia que fueron previamente asignados a *A. involucratum*, en esta tesis se reasignan a *A. platyphyllum.*

Material adicional examinado

BRASIL. Espirito Santo: Mun. Linhares, vale do Rio Doce, plantação de cacau, 26 mar 1971, *T.S. dos Santos 1466* (US!). Minas Gerais: Mun. Caparao, Vale Verde, 10 feb 1973, *G. Hatschbach & L.Z. Ahumada 31456* (CTES!); Mun. Marliéria, P.F.E. Rio Doce, 15 feb 1992, *J. R. Stehmann et al. BHCB 28310* (US!). Parana: Mun. Morretes, 6 km N de Morretes, camino a Antonina, 20 ene 1985 *S. Ferrucci et al. 302* (CTES!); Mun. Quatro Barras: Rio do Corvo, 31 ene 1989, *O.S. Ribas & G.G. Hatschbach 42* (US!); Mun. Tijucas do Sul, Represa Vossoroca, 14 feb 1978, *A. Krapovickas & C.L. Cristobal 3357* (CTES!). Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, km 15, 28 feb 1949, *C. Rizzini 435* (US); Mun. Rio de Janeiro, P.N. Tijuca, caminho do Encantamento, 13 dic 1976, *M.C. Vianna* 952 (US); city limits of Rio de Janeiro, 23 Nov 1987, *R.M. King 9701* (US). Santa Catarina: Mun. Biguaçú, faxinal, 18 ene 1945, *R. Reitz 974* (LP!); Mun. Blumenau, Bom Retiro, mata da Companhia Hering, 23 dic 1959, *R. Klein 2358* (LP!); mismo sitio, 5 feb 1960, *Reitz & Klein 9501* (LP!); Mun. Brusque, Azambuja, 22 nov 1948, *Reitz 2314* (LP!); Mun. Ilhota, Morro do Baú, 23 dic 1967, *A. Lourtieg 2373* (LP!); Mun. Itajaí, Luis Alves, 10 ene 1956, *Reitz & Klein 2405* (LP!); Mun. San Francisco do Sul, Garuva, Mina Velha, 21 ene 1958, *Reitz & Klein 6259* (LP!); Garuva, Tres Barras, 19 Dic 1957, *Reitz & Klein 5732* (US!).

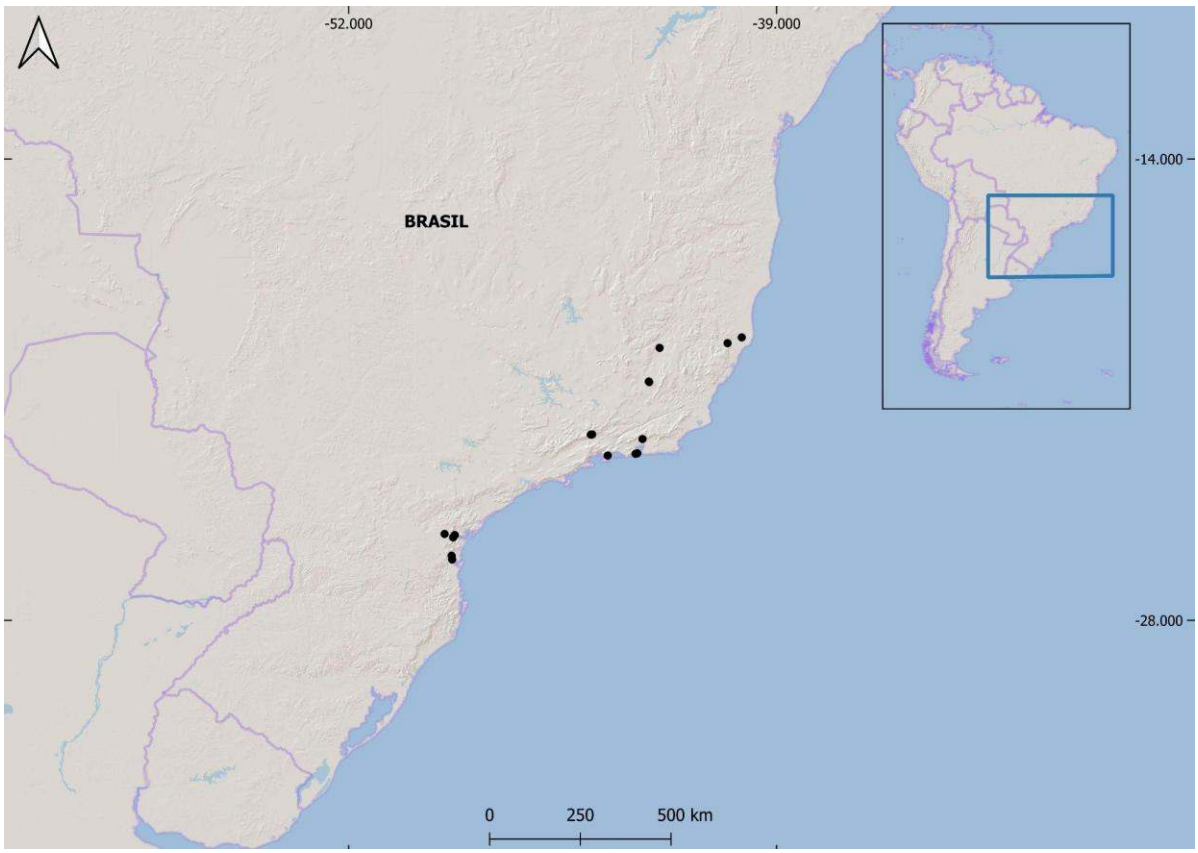


Figura 3.19. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma involucratum* R.M.King & H.Rob. Los **puntos negros** indican las localidades basadas en registros de herbario.

Figura 3.20. Fotografía del holotipo de *Adenostemma involucratum,* colectado en Sao Paulo (Brasil) en marzo de 1999 por Viegas 3498, depositado en el herbario US.

Lámina ilustración

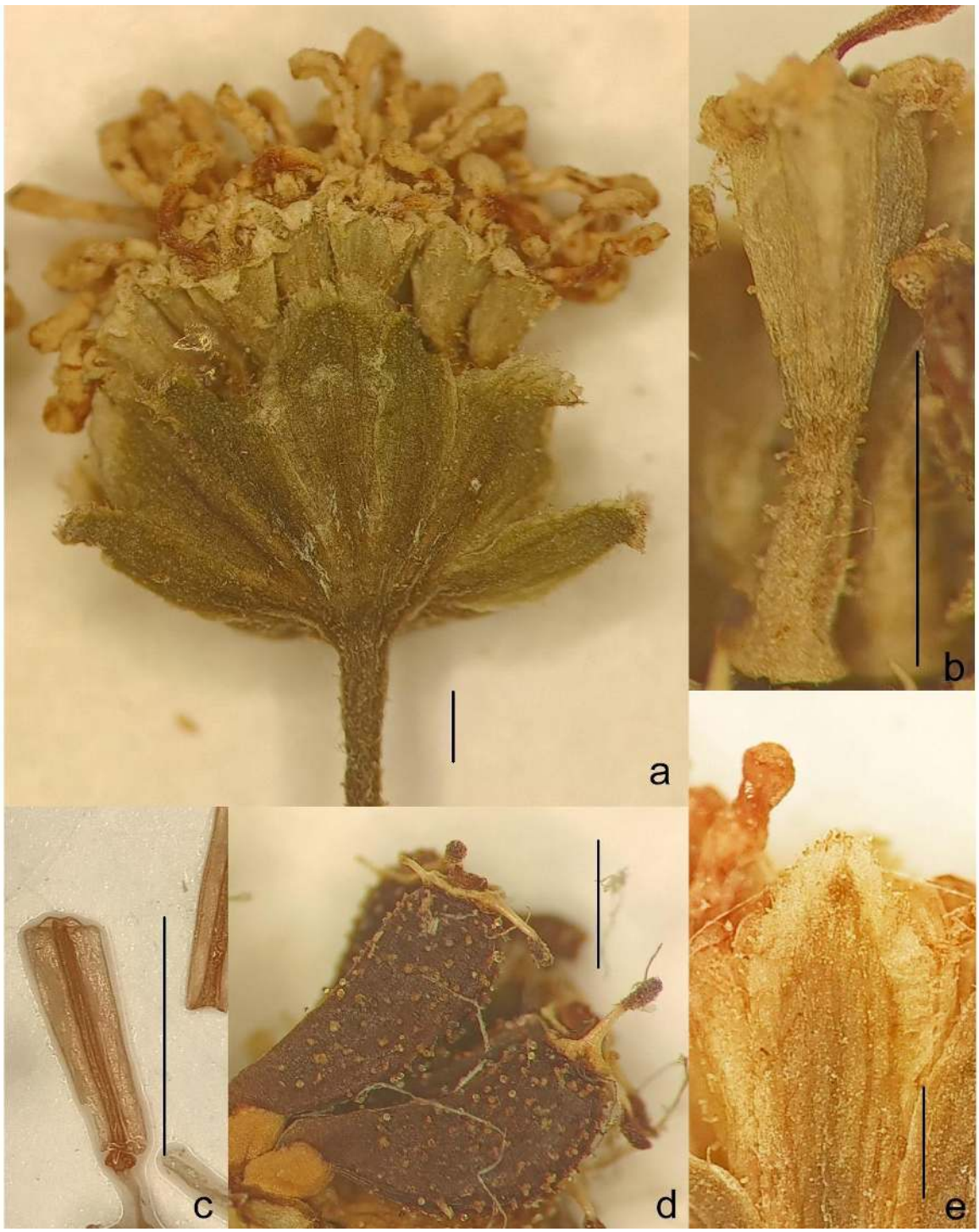


Figura 3.21. *Adenostemma involucratum*. **a.** Capítulo; **b.** Detalle de la corola; **c.** Detalle de una antera con apéndice conectival reducido emarginado; **d.** Cipselas expuestas en forma de paraguas invertido a la madurez, carpopodio conspicuo claro; **e.** Detalle de una filaria escariosa típica de esta especie. Escalas: 1 mm.

9. *Adenostemma platyphyllum* Cass. en *Dict. Sci. Nat.*, ed. 2. (25): 363, 1822.

Holotipo: PERÚ. *J. Jussieu 9118* (P00673407 [foto!])

Sinónimo: *Adenostemma berteroi* DC. en *Prodr.* 5: 110, 1836., **NOV SYN.** Tipo: REPÚBLICA DOMINICANA, 1821, *C.L.G. Bertero s.n.* (G00465491 [foto!]).

Descripción

Hierbas de hasta 1 m de altura. Tallo erecto a veces radicantes en la base, glabros en la base hasta lanosos hacia las inflorescencias, tricomas glandulares uniseriados largos. Hojas en general largamente pecioladas, pecíolos de 2-12 cm de largo. Láminas anchamente ovadas o deltoides, de 3-17 cm de largo y 2,8-17,2 cm de ancho, ápice agudo, base cuneada o truncada, márgenes subenteros o serrados, subglabras con tricomas cónicos dispersos. Decurrencia lámina ½ a total. Sinflorescencias laxas, paucicéfalas o multicéfalas, pedúnculos 5 mm. Capítulos 10-60, campanulados a esféricos 5,5-7,5 mm de alto y 4-10 mm de ancho. Filarias 14-20, de 3,8-5 mm de largo y 1,2-2,5 mm ancho, externas elípticas, internas oblongas, ápice agudo, lanosas con tricomas glandulares uniseriados. Flores 15-40, corola blanca o blancas lilácea, infundibuliforme de 2-2,7 mm de largo, con tricomas glandulares biseriados en lóbulos y limbo, sin o con escasos tricomas moniliformes en los lóbulos. Estilos con tricomas filiformes en zona media. Anteras con tecas de 0,7-0,8 mm, apéndice conectival reducido ovado. Cipselas obovadas subtrigonales curvadas de 3-3,9 mm de largo, con tricomas glandulares biseriados y mulitseriados, carpopodio conspicuo. Papus con 3 o 4 glándulas pediceladas de 0,8 mm, comúnmente con una o dos de ellas vestigiales, también presentan pedicelos de las glándulas fusionados.

Nombres vulgares: pega pollo (República Dominicana).

Etimología: el epíteto hace referencia a la lámina anchamente ovada.

Consideraciones taxonómicas: *A. bertero*i DC. (= *A. berterii*) había sido sinonimizada bajo *A. brasilianum* en la actualización de la Flora de Cuba (Predre-Rodriguez *et al.* 2000), pero en esta tesis fue reasignada como sinónimo de *A. platyphyllum* por compartir caracteres de forma de la lámina y escasos a nulos tricomas moniliformes en los lóbulos de la corola. Además, a partir de esta decisión la distribución tiene más sentido debido a que *A. brasilianum* queda restringida al sur de AS y *A. platyphyllum* que ya estaba registrada para AC amplía su distribución a las islas del Caribe. Los ejemplares asignados a *A. brasilianum* del norte de Argentina y Bolivia también corresponden *A. platyphyllum* ya que poseen láminas no angulosas y filarias con márgenes escariosos.

Fenología: esta especie al encontrarse a lo largo de un gradiente latitudinal florece en todos los meses del año según donde se halle. Al norte de su distribución se la encuentra florecida prácticamente desde septiembre a junio, hacia el centro de mayo a octubre y algunos ejemplares

florecidos en diciembre y febrero; y se va acortando hacia el extremo sur de la distribución, con registros desde enero hasta mayo.

Distribución: es la especie más ampliamente distribuída en América, ocurriendo en América Central y las islas del Caribe, y en el oeste de América del Sur desde Venezuela hasta el norte de Argentina. Fue introducida en las islas Galápagos (Fig. 3.22).

Ecología y hábitat: bordes de arroyos, selvas altas perennifolias en laderas húmedas a lo largo de la cordillera de los Andes.

Observaciones: número cromosómico n= 10. En Ecuador, *A. platyphyllum* se utilizó como antitusivo, analgésico y remedio para mordeduras de serpientes y picaduras de escorpión. (Nurlela *et al.* 2023)

Material adicional examinado

ARGENTINA. Salta: Depto. Orán, Sierra de Zenta yungas, 24 abr 1998, *A. Schinini, C. Saravia Toledo & R. Neumann 34797* (CTES!); Depto. San Martín, camino al dique Itiyuro, 28 feb 1996, *O. Ahumada & R. Toppano 7334* (CTES!); quebrada del Limón, 22 ene 1957, *E. de la Sota 1305* (CTES!). **BOLIVIA.** Beni: Prov. Gral Ballivián, y Yacuma, Estación biológica del Beni, comunidad Carmen del Mato, chaco de Don Luis Gualujna, 14 may 1995, *J. Balderrama & R. García 547* (CTES!). La Paz: Prov. Murillo, Valle del Zongo, 12 Ene 1980, *St.G. Beck 2800* (US!); Prov. NorYungas, Mun. Coroico, Cantón Pacallo, en la Estación Biológica Tunquini, camino a Hornuni, 23 Nov 2000, *St.G. Beck 25492* (US!); Hacienda Casana sobre el camino a Tipuani, 17 Ene 1923, *O. Buchtien 7539* (US!). Tarija: Prov. O' Connor, Mun. Entre Ríos, 30 Abr 1983, *A. Krapovickas & A. Schinini 39075* (CTES!). **COLOMBIA.** Antioquia: cerca a Villa Arteaga, 19 abr 1948, *F. Sierra Soto & F.A. Barkley 18c538* (US!); carretera al mar en los alrededores del Río Ampurrumiado, 11 nov 1947, *G. Gutierrez V. & F.A. Barkley 17c220* (US!); Chocó: Mun. Tadó, Corregimiento de Marmolejo, carretera Santa Cecilia-Tadó, 25 abr 1991, *J.L. Fernández-Alonso et al. 8766* (US!); Between La Oveja and Quibdó, 1 abr 1931, *W.A. Archer 1740* (US!); Quibdó, Río Atrato, 1931, *W.A. Archer 2110* (US!); Río Atrato, margen del río bajo Quibdó, 3 abr 1958, *J. Cuatrecasas & M. de Llano 24173* (US!); Mun. de San José del Palmar, Hoya del Río Torito, 10 mar 1980, *E. Forero et al. 6938* (US!); Río Baudó, Pt. Pizarro, 11 feb 1967, *H.P. Fuchs & L. Zanella 22032* (US!); Región Corcovada, alto Río San Juan, 24 abr 1939, *E.P. Killip 35284* (US!); Valle del Cauca: Mun. Dagua, Corregimiento El Danubio, Alto Anchicayá, 6 jun 1984, *W. Devia 613* (US!); Buenaventura, muddy flats, 10 may 1922, *E.P. Killip 11691* (US!); Cisneros, wet cliffs, 21 sep 1922, *E.P. Killip 11435* (US!); Cordillera Occidental, hoya del Río Anchicayá, Quebrada del Danubio, 20 dic 1942, *J. Cuatrecasas 13720* (US!); Río Calima (región del Chocó), La Trojita, 19 feb 1944, *J. Cuatrecasas 16423* (US!); Bajo Calima, margen del Río Calima junto al Caño La Lucha, 21 feb 1969, *J. Cuatrecasas & V.M. Patiño 27450* (US!); Calima Valley, grassland near farmhouse, sin fecha, *D.L. Hugh-Jones 450* (US!);

Altamira, confluencia de los ríos Calima y Bravo, sin fecha, *J.W.L. Robinson 384* (US!). **CUBA.** Granma: southern side of crest of Sierra Maestra, west of Aserradero San Antonio de los Cumbres, region of la Bayamesa, 23 ene 1956, *C.V. Morton 9573* (US!); Holguín: Moa, ensenada de Moa, 26 mar 1912, *N.L. Britton & J. F. Cowell 13007* (US!); Monte Verde, 13 feb 1911, *J. A. Shafer 8717* (US!); Sancti Spíritus: Trinidad mountains, 11 nov 1941, *C. V. Morton 4151* (US). **ECUADOR.** Galápagos: Santa Cruz, Farm of Maria del Carmen just south of Santa Rosa, 20 dic 1982, *P.S. Bentley 127* (US!); Kastdalen Farm, 6 mar 1960, *R. Lévêque 45* (US!); Trail between Bella Vista and abandoned village of Ponce Enrique, 26 ene 1964, *F.R. Fosberg 44768* (US!); Charles Darwin Research Station, 3 abr 1983, *P.S. Bentley 272* (US!). **HAITÍ.** Artibonito: Distrito Dessalines, vicinity of Kalacroix, 11 dic 1925, *E.C. Leonard 7897* (US!); Noroeste: Distrito Port-de-Paix, la coup Road, south of city, 20 ene 1929, *E.C. Leonard & G.M. Leonard 12150* (US); Distrito Saint-Louis du Nord, Anse-à-Foleur, road to Hab. Polombos, 20 jun 1925, *E.L. Ekman h4370* (US). **PERÚ.** Ayacucho: Aina, entre Huanta y Río Apurímac, 7 may 1929, *E.P. Killip & A.C. Smith 22555* (US!); Cusco: Atalaya, Kosñipata, Prov. Paucartambo, 8 jun 1962, C. Vargas 13829 (US!); Huánuco: Cachicoto, open-bog, 3 abr 1963, *F. Woytkowski 7860* (US!); Junín**:** Satipo, Gran Pajonal, Mapari, ca. 12 km SO de Chequitavo, 7 abr 1984, *D.N. Smith 6836* (US!); La Merced, 10 ago 1923, *J.F. Macbride 5241* (US!); La Merced, 29 may 1929, *E.P. Killip & A.C. Smith 23491* (US!); Río Perene, cerca de Hacienda 3, Colonia Perene, 16 jun 1929, *E.P. Killip & A.C. Smith 25187* (US!); San Martín: Prov. Mariscal Cáceres, Tocache Nuevo, quebrada de Huaquisha, margen derecho del río Huallaga, 2 jul 1974, J. Schunke-Vigo 7111 (CTES!). **REPÚBLICA DOMINICANA.** Espaillat: Jamao, Near "El Mogote". Crest, La Cumbre, 27 may 1969, *A.H. Liogier 15389* (US!); Moca, Cordillera Septentrional, 21 may 1929, *E.L. Ekman h12567* (US!); San Cristóbal: vicinity of Colonia Ramfis, 20 oct 1947, *H.A. Allard 16251* (US!); San Juan: El Cercado, Juan Santiago, 2 sep 1946, R.A. Howard & E.S. Howard 8744 (US!); Santiago: San José de las Matas, Jicomé, Arroyo Mata Puerco, 17 oct 1931, *E.J. Valeur 828* (US!). **VENEZUELA.** Carabobo: En cafetal en faldas, Hacienda Marturem, 21 dic 1938, *Ll. Williams & A.H.G. Alston 354* (US!); Distrito Montalbán, vertiente sur de la Cumbre Paraguito, cabeceras del Río Montero, 18 sep 1999, *W. Meier, C. Bohn & O. Kunert 5134* (US!); Mérida: La Isla, Jají, Edo. Mérida. Finca de Eleazar Dávila, 6 ene 1968, *S. López-Palacios 1882* (US!).

Fotografías de plantas vivas

CUBA. Cienfuegos: Mun. Cumanayagua, Buenos Aires, 23 oct 2023, *J.L. Gómez-Hecceverría* https://www.inaturalist.org/observations/188676480. República Dominicana. Santiago: Villa González, 3 nov 2024, M. Reith https://www.inaturalist.org/observations/98294886

Figura 3.22. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma platyphyllum* Cass. Los **puntos rosados** indican las localidades basadas en registros de herbario y de inaturalist.

Lámina ilustración

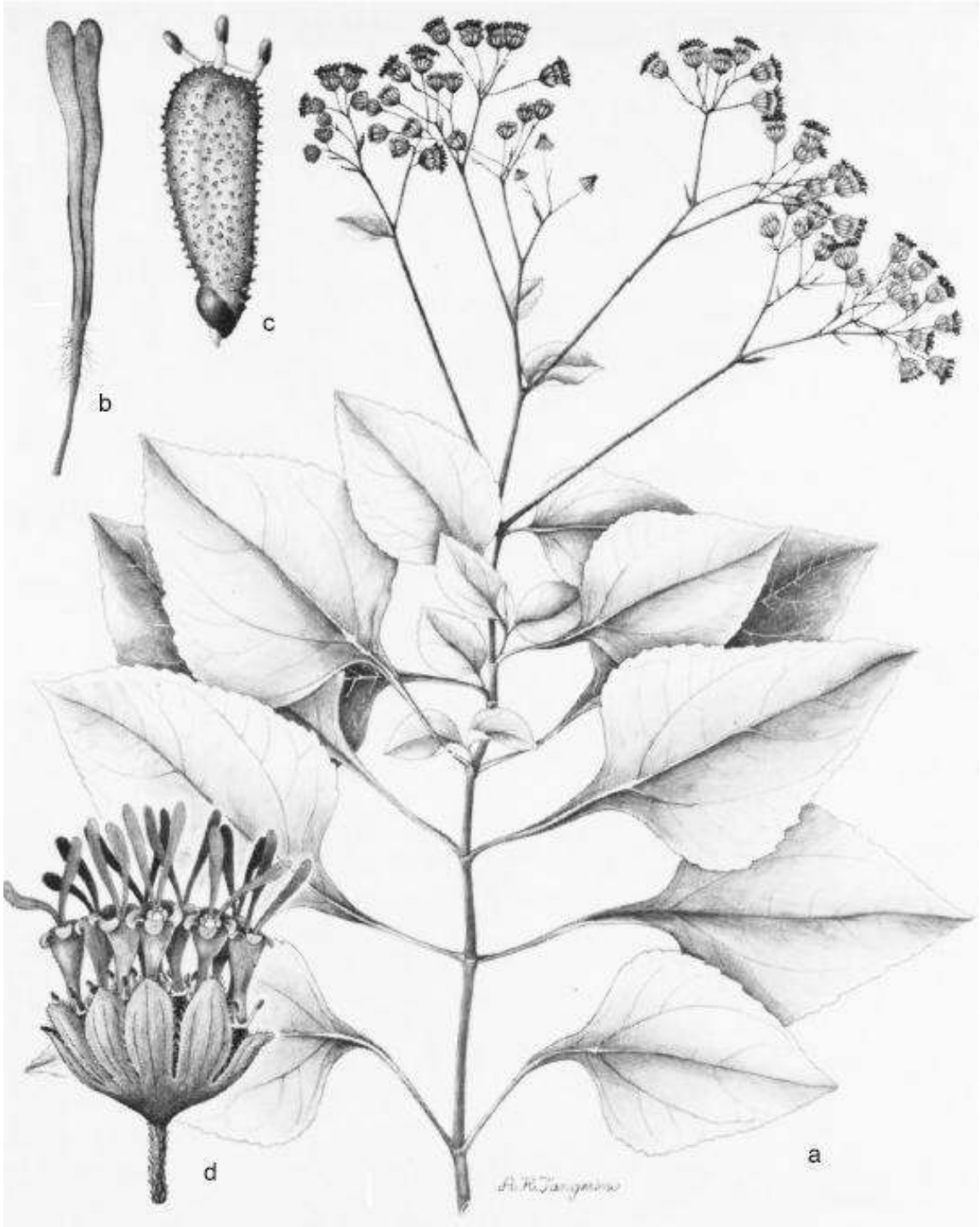


Figura 3.23. Ilustración de *Adenostemma platyphyllum*. **a.** Hábito **b.** Estilo; **c.** Cipsela; **d.** Vista general del capítulo. Modificada de la ilustración realizada por Alice Tangerini para King & Robinson (1987).

10. *Adenostemma suffruticosum* Gardner en *London J. Bot.* 6: 433, 1847.

Sintipos: BRASIL. Goias: near Nossa Senhora d'Abadia, may 1840, *G. Gardner 4204* (K000677903 [foto!], K000677904 [foto!], K000677905 [foto!], BR0000005234882 [foto!]).

Isotipos: BRASIL. Goias: near Nossa Senhora d'Abadia, may 1840, *G. Gardner 4202* (K000677905 [foto!], E00433203 [foto!], NY158078 [foto!], NY158079 [foto!], P00742224 [foto!], P00742225 [foto!], P00742226 [foto!]).

Sinónimos: *Adenostemma scaevolifolium* Martius ex Baker, *Fl. Bras.* 6(2): 186, 1876. ***nom inval.***

Descripción

Sufrútices de hasta 1,8 m. Tallo erecto, rojizo, subcarnoso, glabros en la base a hirsutos cerca de las inflorescencias, con tricomas glandulares uniseriados medianos. Hojas sésiles a cortamente pecioladas, pecíolos hasta 2,5 cm. Láminas elípticas de 7-16 cm de largo y 3-7,5 cm de ancho, ápice obtuso o redondeado, base cuneada, margen entero a levemente crenado, glabras, color verde pálido, textura coriácea y serosa. Sinflorescencias laxas multicéfalas, pedúnculos de hasta 4,5 cm. Capítulos 10-20, campanulados de 9-10 mm de largo y 9-11 mm de ancho. Filarias 18 subiguales, lanceoladas, de 5-7 mm de largo a 1,3-2,5 mm de ancho, ápices agudos, márgenes escariosos o no escariosos, tricomas cónicos, textura coriácea. Flores 40-80, corola blanca, tubular-infundibiliforme larga, de 4,1-4,2 mm de largo, escasos tricomas glandulares biseriados cortos en el limbo y tricomas moniliformes cortos en los lóbulos. Anteras con tecas de 1,3 mm de largo, apéndice conectival reducido emarginado, base obtusa. Estilos con tricomas en zona media, y ramas del estilo clavadas. Cipselas obovadas trigonales, de 4,1-4,8 mm, carpopodio conspicuo, papus con 3 o 4 glándulas pediceladas, a veces con una vestigial.

Nombres vulgares: no se encontró referencias en la bibliografía.

Etimología: 'suffruticosa' epíteto referente al hábito sufrútice.

Consideraciones taxonómicas: no hay comentarios al respecto.

Fenología: según datos de etiquetas de herbarios se encuentra florecida desde enero a agosto.

Distribución: es endémica de Brasil creciendo en el noreste y centro-oeste en los estados de: Goiás, Minas Gerais y Mato Grosso do Sul, y con algunos registros hacia el norte en Maranhao y hacia el sudeste en Sao Paulo (Fig. 3.24). Chowdury *et al.* (2013) reportaron dos poblaciones para la India, en Terai y Duars (Bengala oeste) - ver Observaciones.

Ecología y hábitat: planta semiacuática, escasa, crece en suelos arenosos inundables, en bordes de arroyos, a veces linderas a bosques secos semideciduos del Cerrado (Hattori & Nakajima 2011),

asociadas a palmeras Buriti, en relieves planos o áreas de valles hasta los hasta los 800 msnm. Se registró que poseé un aroma ligeramente dulce (datos sin publicar, etiqueta de herbario: *Longo et al. 179* (CGMS [foto!])).

Observaciones: Chowdhury *et al.* (2013) citan la presencia de dos poblaciones de *A. suffruticosum* en la India (Terai & Duars, Bengala Oeste) e hipotetizan que hubo una dispersión transcontinental a partir del ave migratoria Playerito Pectoral ("Pectoral Sandpiper", *Calidris melanotos*) que se distribuye tanto en las costas atlánticas de Brasil, como en la India. Sin embargo, las rutas migratorias del Playerito Pectoral no serían compatibles con la hipótesis de dispersión transcontinental, ya que este ave tiene una migración norte → sur (Farmer *et al.* 2020). Debido a la ausencia de registros para esta especie de ave (o incluso para otras con hábitos similares) atravesando el Océano Atlántico, es más probable que de existir alguna conexión entre las poblaciones transcontinentales de *A. suffruticosum*, estas se deban a otro proceso de dispersión (e.g. antropocoria).

Material adicional examinado

BRASIL. Goiás: Mun. Sao Domingos, Rod. GO-110, 5-7 km O do trevo para Sao Domingos, 14 may 2000, *G.G. Hatschbach, A. Schinini, E.L. Barbosa 71103* (US!); Mun. Mineiros, Parque Nacional das Emas, trilha da Sucuri, ca. 300 m N do ponte do rio Formoso, e entrando 100-150 m lado da mata, 7 feb 2005, *J.F. Moises Mendoza 4700* (CEM [foto!]); Mun. Quirinópolis, Corrego Formiga, 18 jun 2017, *A.B.S. Santos 857* (HUFU [foto!]); Maranhão: Mun. Alto Parnaíba, Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, próximo a Curupá, 19 abr 2022, *D.C. Zappi et al. 5729* (UB [foto!]); Mato Grosso do Sul: Mun. Terenos, Cachoeirão, 18 ene 1970, *G.G. Hatschbach 24351* (US!, CTES!); Mun. Inocência, Fazenda Lagoinha, 23 abr 2004, *J.M. Longo, S. Boff & C. Aoki 179* (CGMS [foto!]); Mun. Agua Clara, Fazenda Rio Branco, fundos da sede, abaixo do açude, 22 abr 2005, *V.J. Pott & A. Pott 7724* (CGMS [foto!]); Mun. Alcinópolis, Córrego Urutau, sem pontilhão, próximo a Fazenda Boa Vista, 23 mar 2008, *V.J. Pott & A. Pott 10241* (CGMS [foto!]); Minas Gerais: Mun. Coromandel, Coromandel, 8 jun 1940, *J. Evangelista De Oliveira 125* (US!); Mun. Uberlândia, Estação Ecológica do Panga, lado esquerdo, fundo, 18 jun 1999, *G.M. Araújo & P. Faria 2652* (HUFU [foto!]); Mun. Monte Alegre, 17 ago 2014, *I.L.M. Resende 3628* (HUFU [foto!]); São Paulo: Mun. São Simão, 22 may 1994, *R. Simão Bianchini 447A* (SP [foto!]).

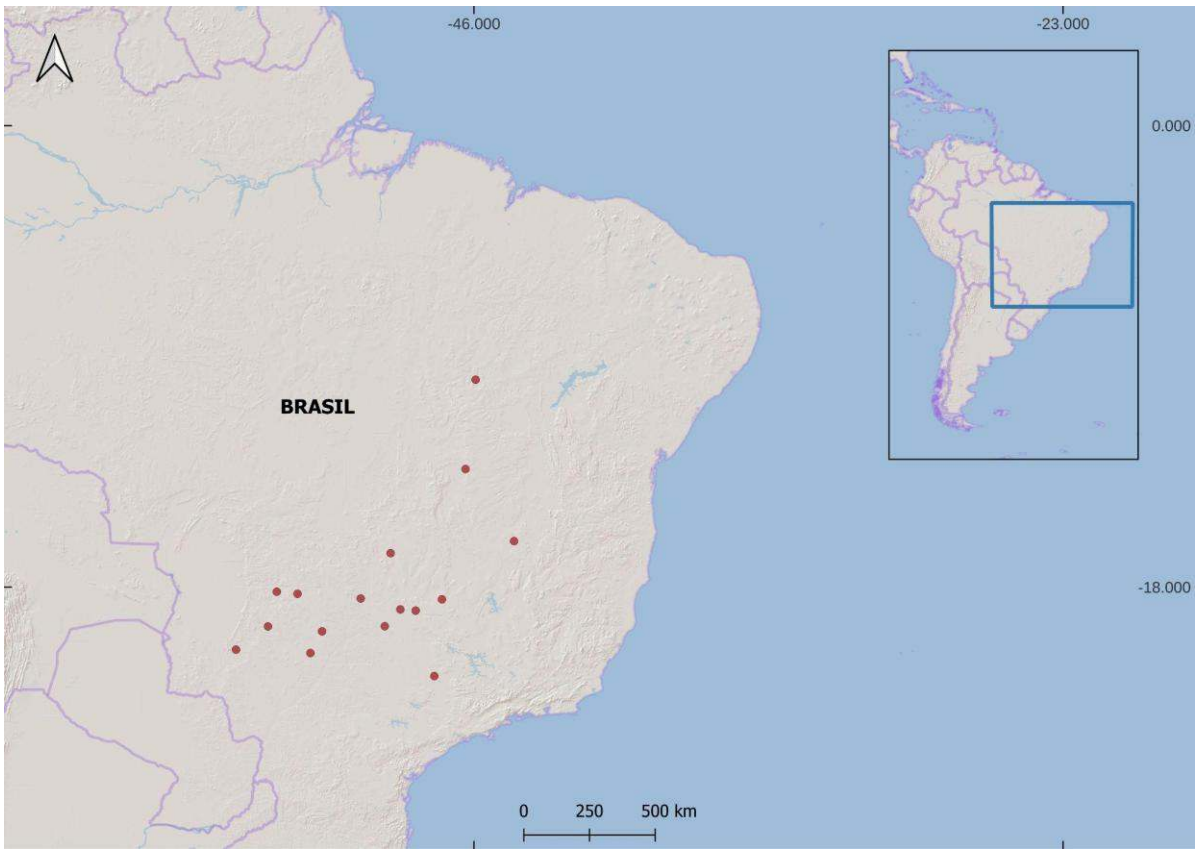


Figura 3.24. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma suffruticosum* Gardner. Los **puntos rojos** indican las localidades basadas en registros de herbario.

Lámina ilustración

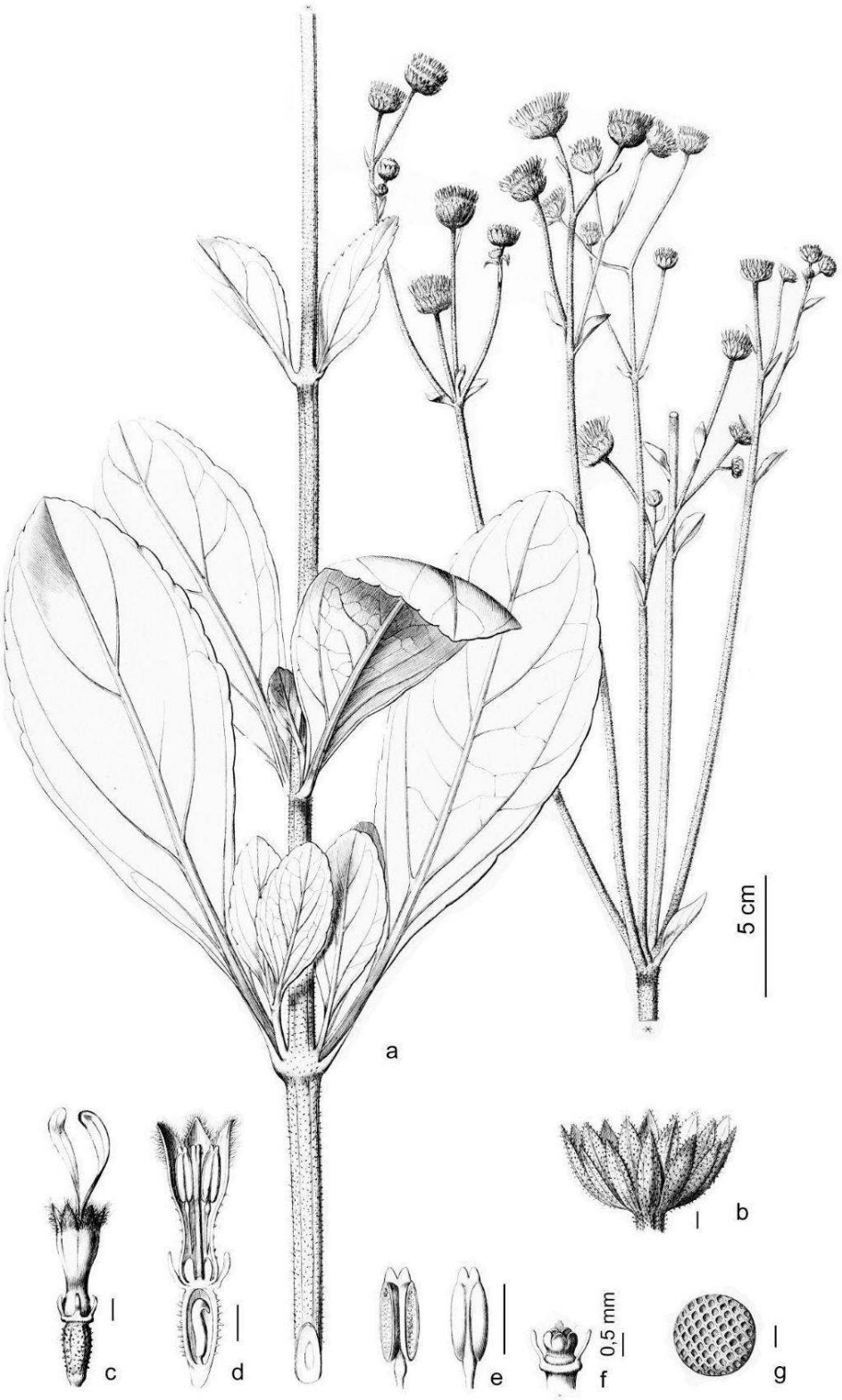


Figura 3.25. Ilustración de *Adenostemma suffruticosum*. **a.** Hábito **b.** Involucro **c.** Cipsela y flor; **d.** Corola y cipsela diseccionadas; **e.** Estambre; **f.** Detalle del nectario **g.** Receptáculo plano. Escalas 1mm. Modificada de ilustración realizada por Baker para Flora Brasiliensis (Baker 1876).

11. *Adenostemma vargasii* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 54 (1): 31, 1983.

Holotipo: PERÚ. Cusco: Prov. Paucartambo. Kosñipata: Pilcopata-Atalaya. Terrenos roasados. Alt. 450-550 m. 5 ago 1956, *C. Vargas 11283* (US00147461!).

Paratipos: PERÚ. Cusco: Prov. Paucartambo. Atalaya-Pillcopata, borde monte, 16 nov 1964, *C. Vargas 15750* (US01638263!); Atalaya, hillside & riverbank near jct. Rio Carbon with Rio Alto Madre de Dios, 6-7 ago 1974, *R.B. Foster et al. 3019* (US01638264!).

Descripción

Hierbas o arbustos de 0,3-0,75 m (a veces hasta 1,5 m). Tallo subcilíndrico, erecto, amarillo verdoso, hirsuto en la base llegando a lanosos en los pedúnculos de las inflorescencias, tricomas glandulares uniseriados adpresos. Hojas largamente pecioladas, pecíolos de 3,5-16 cm. Láminas ovadas, de 4-16 cm de largo por 2,9-14 cm de ancho, ápice agudo, base ancha cuneada a subtruncada, margen crenado o serrado, tricomas cónicos dispersos en la lámina y concentrados en nervaduras y en márgenes, textura membranácea. Decurrencia lámina en ⅓ a ½, finamente. Sinflorescencias densas multicéfalas, pedúnculos de 1,5-2,7 cm de largo, brácteas ovadas en base ramificación. Capítulos ca. 30, campanulados de 5,5-7,3 mm de alto y 5,5-7 mm de ancho. Filarias 20-25, oblongas, internas 3,5-4 mm de largo y 0,9-1,2 mm de ancho y ápice agudo, externas de 4,3-4,5 mm de largo por 1-1,3 de ancho con ápice casi glabro recurvado hacia afuera, resto de la filaria posee tricomas uniseriados glandulares largos y glandulares biseriados, hacia los márgenes disminuyen, margen levemente escarioso. Flores 30-40, corola blanco-verdosa, tubular-infundibuliforme, de 2,9-3,1 mm de largo, limbo con escasos tricomas moniliformes, lóbulos sin o con escasos pelos moniliformes cortos. Anteras con tecas de 0,9-1 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado, base sagitada. Estilos con tricomas moniliformes en el eje. Cipselas de 2,1-2,3 mm de largo, carpopodio poco desarrollado o inconspicuo, papus con 2 pies aplanados (a veces 1) en forma de orejas cubiertos completamente de tricomas biseriados cortos, 0,4-0,5 mm largo a 0,25 mm ancho.

Nombres vulgares: no se encontraron en la bibliografía.

Etimología: epíteto acuñado en honor al colector C. Vargas.

Consideraciones taxonómicas: no hay comentarios al respecto.

Observaciones: los caracteres distintivos de esta especie son el papus rudimentario y las filarias externas con ápice recurvado. El ejemplar de Brasil tiene características vegetativas similares a *A. platyphyllum*, como la hoja y la altura (1,5 m) pero las características reproductivas como cipselas e involucro corresponden a *A. vargasii.* Además, el estado de Acre (Brasil) limita con el Depto. Madre de Dios (Perú), dónde se encuentran los otros ejemplares de *A. vargasii*.

Fenología: florece entre los meses de agosto y febrero.

Distribución: sureste de Perú, en los departamentos de Cuzco (región andina, área de montañas bajas) y el departamento de Madre de Dios (región amazónica) (Brako & Zarucchi 1993); y noroeste de Brasil en el estado de Acre (Fig. 3.26).

Ecología y hábitat: crece en bordes de selvas, en áreas temporalmente inundadas y en riberas de ríos entre los 450-720 msnm. En Brasil en selvas abiertas, con parches de bambuceas y palmeras. Planta hospedadora de *Xanthaciura chrysura* (Diptera: Tephritidae) (etiqueta herbario ejemplar: *Steck et al. VC-04*, US).

Material adicional examinado

BRASIL. Acre: Rio Branco. Fazenda Experimental Catuaba, Universidade Federal do Acre, BR 364 km 32, 23 may 2007, *I. Brasil et al. 240* (US!). **PERÚ.** Cusco: Prov. Cusco, Distrito Camisea, Campamento Malvinas, 23 sep 1997, *P. Acevedo-Rodríguez & F. Ramirez 9921* (US!); Estación Biológica Villa Carmen, trail 6200 m from station, 23 ene 2013, *G.J. Steck & A.L. Norrbom vc-04* (US!); Madre de Dios: Prov. Tambopata, Explorer's Inn, near the confluence of Rio Tambopata and Rio La Torre, 39 km. SW of Puerto Maldonado, 22 ene 1989, *S.F. Smith et al. 1484* (US!).

Fotografía planta viva

PERÚ. Madre de Dios: Prov. Manu, 30 sep 2021, *Rich Hoyer* https://ecuador.inaturalist.org/observations/97930214; Prov. Tambopata, 3 nov 2016, *Rich Hoyer* https://ecuador.inaturalist.org/observations/247391649.

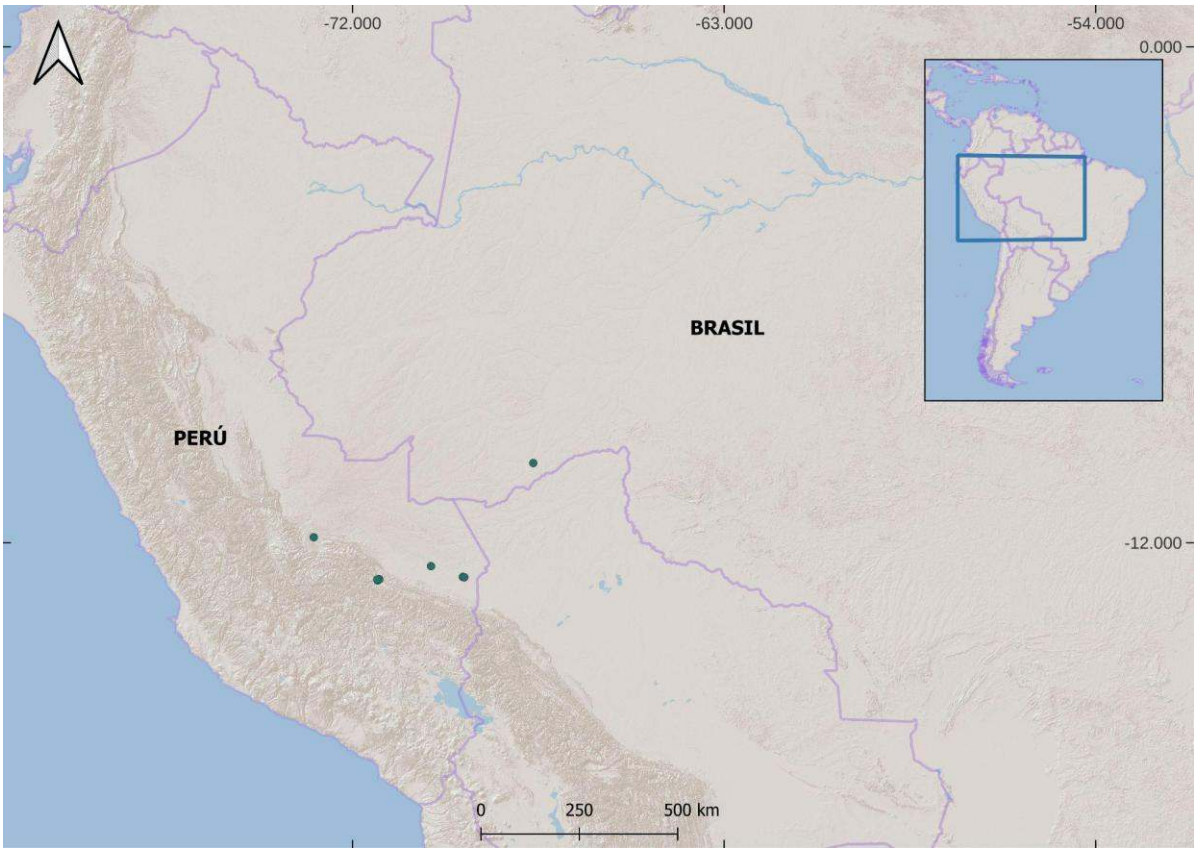


Figura 3.26. Mapa de distribución geográfica de *Adenostemma vargasii* R.M.King & H.Rob. Los **puntos verdes** indican las localidades basadas en registros de herbario y de inaturalist.

Lámina ilustración

Figura 3.27. Ilustración de *Adenostemma vargasii*. **a.** Aspecto general de la planta; **b.** detalle de un capítulo; **c.** detalle de la corola; **d.** detalle de la cipsela y papus con glándulas sésiles; **e.** detalle de una anteras; **f.** detalle del estilo bífido con tricomas en zona media. Ilustrado por Paula Marcantoni.

12. *Adenostemma verbesina* (L.) Sch.Bip. Jour. Bot. 1: 235, 1863.

Cotula verbesina L. *Syst. Nat.* ed. 10 (2): 1222, 1759. **Holotipo: JAMAICA.** 1696, *Sir Hans Sloane s. n*. (BM000589069 [foto!])

Sinónimos: ≡*Lavenia decumbens* Sw. *Prodr. Veg. Occ.*: 112, 1788; *Adenostemma swartzii* Cass. *Dict. Sci. Nat.* 25: 362, 1822.

Isónimo: *Adenostemma verbesina* (L.) Kuntze Rev. Gen. Pl. 1: 304, 1891.

Descripción

Hierba de pequeño porte, hasta 30 cm. Tallo rastrero radicante, hirsuto en la base a lanoso en las sinflorescencias, con tricomas glandulares uniseriados. Hojas pecioladas, pecíolos de 1-2 cm de largo. Láminas ovadas, subdetoides o subromboidales de 2,2-5,2 (raramente 9,5) cm de largo y 2-3,8 (raramente 6,2) cm de ancho, ápice agudo, base cuneada, margen dentado, con tricomas cónicos dispersos en la cara abaxial, textura membranácea. Decurrencia lámina en ⅓. Sinflorescencias laxas paucifloras, pedúnculos 2,2-3,5 cm de largo, con brácteas foliares superiores lineares. Capítulos 3-8, cilíndricos de 5,5-7,5 mm de alto y 3,5-5 mm de ancho. Filarias 13-14, subiguales, lanceoladas, de 3,4-3,5 mm de largo a 0,9-1 mm de ancho, ápice agudo o redondeado, márgenes escariosos o ciliados, base lanosa con tricomas glandulares biseriados. Flores 15-30, corola blanca, tubulares, de 2,7-2,8 mm, lóbulos de 0,4 mm agudos cubiertos de pelos moniliformes, limbos subglabros con tricomas glandulares biseriados. Anteras con tecas de 0,6-0,8 mm de largo, apéndice conectival reducido ovado. Estilo con tricomas moniliformes en el eje, ramas clavadas. Cipselas subtrigonal obovada curvada, de 2,4-2,5 mm de largo con tricomas glandulares biseriados en el cuerpo, sinuoso conspicuo, papus con generalmente 3, a veces 4 glándulas pediceladas, de 0,4-0,5 mm.

Nombres vulgares: no se conocen para esta especie.

Etimología: el epíteto deriva de su basónimo.

Consideraciones taxonómicas: Linneo en 1759 describe *Cotula verbesina* en el Tomo II de Systema Naturae (10° ed) basándose en el ejemplar colectado en 1696 por Sir Hans Sloane y descrito como "*Chrysanthemum sylvaticum repens minus, Chaedryos folio, flore luteo nudo, femine rostrato*. *In Sylvis Mediterraneis opacis Insula Jamaica nascitur*" en su Catalogus Plantarum qua in Insula Jamaica (p. 126). Esta descripción también se encontraba en la etiqueta. El ejemplar tipo está depositado en British Museum of Natural History (BM000589069). Al mismo ejemplar, Arthur Browne lo describió en 1756 como *Tanacetum* 1 (p. 136) pero habiendo publicado antes del 1759, quedó sin efecto. En 1788 Swartz en Nova Genera & Species Plantarum sinonimizó a *C. verbesina* de Linneo bajo el nombre de *Lavenia decumbens.* En 1806, en Flora Occidentalis (p 1331) vuelve a mencionar el cambio de nombre y agrega además de la descripción de Linneo (1759) de material

de referencia el ejemplar de Sloane (bajo el nombre de *Chrysanthemum*) y el de Browne de Jamaica (bajo *Tanacetum*). Cassini (1822) propone para *Lavenia decumbens* Sw. un nuevo género y especie *Adenostemma swartzii* Cass. y amplía la descripción. A pesar de no haber visto la planta, Cassini cambia el epíteto específico de *decumbens* a *swartzii,* haciendo alusión a que Swartz se equivocó al decir que la planta es decumbente. Esta acción es incorrecta según el artículo 51.1 del ICN. En la revisión de De Candolle del género *Adenostemma* (1836) este rectifica la especie de Cassini *A. swartzii.* Grisebach (1860) recopilando las plantas colectadas en Cuba oriental por Wright identifica el ejemplar 291 como *Adenostemma swartzii* Cass. Schultz-Bipontinus (1863) dice que el ejemplar que Grisebach determinó como *A. swartzii* Cass., es *Adenostemma verbesina* (L.) Sch. Bip. y que sus sinónimos son *Cotula verbesina* L. y *Lavenia decumbens* Sw. Este es el primer nombre válido para la especie ya que cambia al género *Adenostemma* manteniendo el epíteto del basónimo original de Linneo. Posteriormente, Kuntze (1891) dice "el tipo de Cassini llamado *A. swartzii*, debe recibir otro nombre la base de la designación la *Cotula verbesina* de Linneo, por lo tanto se define *Adenostemma verbesina* (L.) Kuntze" pero Schultz-Bipontinus (1863) ya lo había publicado en el Journal of Botany. El nombre de Kuntze es isónimo del de Schultz-Bipontinus (1863) y no puede ser usado válidamente según el Art. 52.1 del ICN.

Fenología: en extremo sur de su distribución parece tener un periodo de floración y fructificación corto en el verano, desde diciembre a febrero. En las islas del Caribe se encontró florecida en febrero, mayo, junio y septiembre, por lo que el período parece ser más largo.

Distribución: su distribución es disyunta. El holotipo fue encontrado en Jamaica, y se encuentra en la mayoría de las islas del Caribe incluyendo las Antillas menores. En el sur de América del Sur, habita en el NE de Argentina y el SE de Brasil, en Argentina sólo se encuentra en la provincia de Misiones, tanto sobre el río Paraná, los saltos del centro de la provincia y el río Uruguay. En Brasil, está presente en los estados Paraná, Rio Grande do Sul y Minas Gerais (Fig. 3.28).

Ecología y hábitat: planta rastrera que crece en sotobosques de selvas de *Araucaria angustifolia* (pino Paraná) y también asociado a *Euterpe edulis* (palmito), en laderas de cerros y suelos húmedos (Argentina y Brasil). En las islas del Caribe, en selvas de montañas, cerca de arroyos, sobre rocas entre 400-900 msnm.

Observaciones: no se encontró información al respecto.

Material adicional examinado

ARGENTINA. Misiones: Depto. Eldorado, costa del río Paraná, 21 ene 1973, *A. Schinini & A. Fernández 6113* (CTES!); ruta 17 paraje Pozo Azul, Aldea Guaraní Teko la Arandu, 10 dic 2003, *H. Keller & G. Acosta 2591* (CTES!); Depto. Iguazú, rodal 21 25°45'-26° S, 54° 15'- 54°40' O, 9 dic 1996, *L. Amarilla et al. 118* (CTES!); rodal 9, rumbo cerca del cruce camino a Dos Amigos, 25°45'-

26° S, 54° 15'- 54°40' O, 11 abr 1997, *L. Amarilla et al. 139* (CTES!); Puerto Península, 17 feb 1971, *A. Krapovickas et al. 18336* (CTES!); Depto. San Pedro, RP-17, 80 km E de Eldorado, 22 ene 1973, *A. Schinini & A. Fernández 5966* (CTES!). **BRASIL.** Paraná: BR-476, 7 km E de Contendas, 26 ene 1985, *A. Krapovickas & C.L. Cristobal 39638* (CTES!, LP!); Mun. Renascença, Baulandia, 23 ene 1975, *T.M. Pedersen 10870* (CTES!); Mun. Tijucas do Sul, campina 46 km S de Curitiba, 14 feb 1978, *A. Krapovickas & C. Cristobal 33639* (CTES!); Minas Gerais: Caldas, Pocinhos de rio Verde, 22 ene 1980, *A. Krapovickas & C.L. Cristobal 35432* (CTES!); Rio Grande do Sul: Irai, balneario Osvaldo Cruz, sobre rio do Mel, 23 ene 1990, *A. Krapovickas & C. Cristobal 43478* (CTES!). **CUBA.** Santa Clara: La Sabana, Buenos Aires, 5 ago 1936, *L.B. Smith et al. 3392* (US!). **HAITÍ.** Sud: Morne de la Hatte, 11 jun 1917, E.L. *Ekman H204* (US!). **JAMAICA.** Kingston: vicinity of Cinchona, to Vinegar Hill, 2 sep 1906, N.L. Britton 215 (US!); Saint Andrew: Near Hardwar Gap, 19 feb 1908, *W.M. Harris 10122* (US!); Saint Thomas: ridge east of Cuna Cuna Gap, 22 jun 1926, *W.R. Maxon 9428* (US!). **PARAGUAY.** Alto Paraná: in regione fluminis, oct 1909, *K. Fiebrig 6284* (US!). **PUERTO RICO.** Canovanas: Caribbean National Forest, trail to El Toro Peak from Rt 186, 25 ago 1996, *F. Axelrod, A. Axelrod & B. Axelrod 9869* (US!); Río Grande: Luquillo Mountains, Caribbean National Forest, El Yunque area, 17 dic 1998, *P. Acevedo-Rodríguez 10516* (US!). **REPÚBLICA DOMINICANA.** Barahona: Cachote, 20 may 2004, *P. Acevedo-Rodríguez et al. 13795* (US!); Santiago Rodriguez: Mun. Monción, Lagunas de Cenobi, 23 jun 1929, *E.L. Ekman H12980* (US!); Duarte: Loma Quita Espuela, 12 jun 1993, *R. Bastardo et al. 523* (US!). **SAN VICENTE Y LAS GRANADINAS.** Cumberland: valley of north fork of Cumberland river, 2 may 1947, *C.V. Morton 5530* (US!).

Figura 3.28. Mapa de distribución de *Adenostemma verbesina* (L.) Sch.Bip. Los **puntos celestes** indican las localidades. En el recuadro inferior derecho se indican los estados de Brasil, departamento de Paraguay y provincia de Argentina donde la especie fue colectada.

Lámina ilustración

Figura 3.29. Ilustración de *Adenostemma verbesina*. **a.** Hábito **b.** Involucro **c.** Cipsela y flor; **d.** Corola y cipsela diseccionadas; **e.** Antera; **f.** Detalle del receptaculo plano. Escalas: 0,5 mm. Modificada de la ilustración realizada por Baker para Flora Brasiliensis (Baker 1876).

13. *Adenostemma zakii* R.M.King & H.Rob. en *Phytologia* 76 (1): 15, 1994.

Holotipo: ECUADOR. Bolivar: Carretera Chillanes-Bucay, en la hacienda "Tiquibuso" del Sr. Gonzalo Gomez, 2100 msnm, 1 sep 1987, *V. Zak & J. Jaramillo 2671* (US00432930!).

Isotipo: ECUADOR. Bolivar: Carretera Chillanes-Bucay, en la hacienda "Tiquibuso" del Sr. Gonzalo Gomez, 2100 msnm, 1 sep 1987, *V. Zak & J. Jaramillo 2671* (MO3777548!, HUSFQ15799 [foto!])

Descripción

Hierba perenne de hasta 1 m. Tallo débil erecto y con base radicante, hirsuto a lanoso en las sinflorescencias, con tricomas glandulares uniseriados. Hojas cortamente pecioladas, pecíolos de 1,5-3 cm. Láminas ovadas, de 4-13 cm de largo 2,5-8 cm de ancho, ápice acuminado, base cuneada, margen regularmente serrado mucronado, subglabras, tricomas concentrados en las nervaduras en cara abaxial, textura membranosa. Decurrencia lámina en ½ a ⅔. Sinflorescencias laxas paucicéfalas, pedúnculos de 1,5-3 cm de largo, brácteas foliares pequeñas lineares. Capítulos 3-8, campanulados de 6-8 mm de alto y 6-8 mm de ancho. Filarias ca. 10, subiguales, oblongas o elípticas, 4 mm de largo hasta 1 mm de ancho, ápice redondeado, externamente subglabra. Flores 10-11; corola blanca, anchamente infundibuliforme de 3,2-3,5 mm de largo, subglabras, tricomas glandulares biseriados en limbo y escasos tricomas moniliformes en lóbulos. Anteras con tecas 1,5-1,9 mm de largo, apéndice conectival reducido emarginado, base sagitada. Estilo con ramas anchamente clavadas, y eje glabro o con tricomas moniliformes. Cipselas ovobadas muy angostas y alargadas, de 4,8 mm de largo, con tricomas glandulares biseriados y multiseriados, carpopodio inconspicuo, papus con 6 u 8 glándulas pediceladas largas, de 1,5 mm. Granos de polen aprox 12 µm de diam.

Nombres vulgares: no se conoce para esta especie.

Etimología: epíteto derivado del apellido de uno de los colectores Valstimil Zak.

Consideraciones taxonómicas: no hay información al respecto.

Fenología: se registró la floración entre los meses de julio a septiembre.

Distribución: endémica de Ecuador sobre la Cordillera de los Andes Occidental en las provincias de Cotopaxi y Bolívar (Fig. 3.30)

Ecología y hábitat: hierbas de zonas húmedas, creciendo en la ladera oeste de la Cordillera Occidental, en bosques andinos nublados primarios disturbados desde los 1570 a 2100 msnm.

Observaciones: está catalogada como Vulnerable a nivel mundial por la IUCN (Montúfar & Pitman 2003) y en el libro rojo de plantas endémicas de Ecuador, su principal amenaza es la deforestación

(León-Yáñez *et al.* 2012). Previo a esta tesis sólo estaba citada para la provincia de Bolívar (Ecuador), pero entre los materiales asignados a *A. platyphyllum* encontré dos que corresponden con las características de *A. zakii* (ver material adicional examinado) ampliando la distribución a la provincia de Cotopaxi (Ecuador).

Material adicional examinado

ECUADOR. Cotopaxi: Cantón Pujuli, Reserva Ecológica Los Ilinizas, Sector II (Sector Sur), sector Paloseco, al occidente de Choasilli, Cordillera Occidental, 11 ago 2003, *P.A. Silverstone-Sopkin et al. 10045* (US!); Cantón La Mana, Reserva Ecologica Los Ilinizas, sector El Oriente, acceso desde La Carmela, Cordillera Occidental, 12 jul 2003, *Silverstone-Sopkin et al. 9066* (US!).

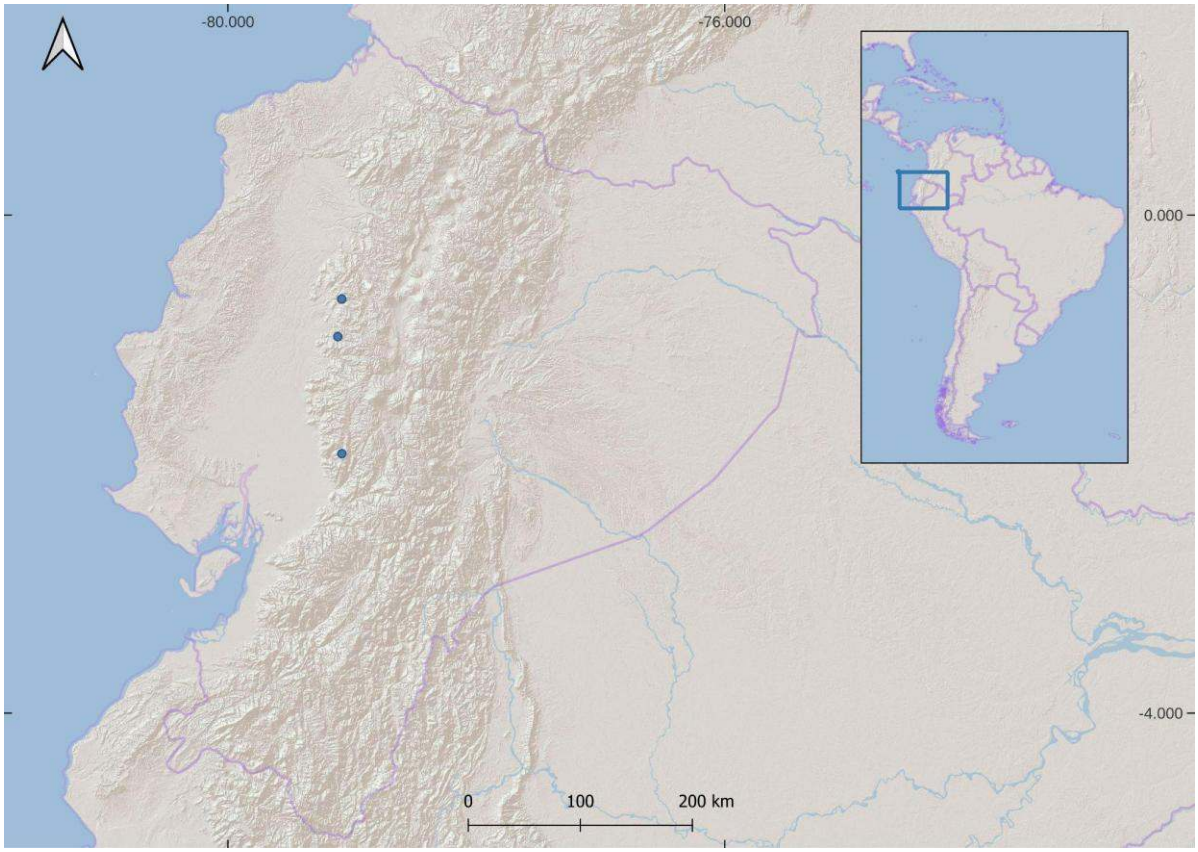


Figura 3.30. Mapa de distribución de *Adenostemma zakii* R.M.King & H.Rob. Los **puntos azules** indican las localidades donde fue colectada la especie.

Lámina ilustración

Figura 3.31. Ilustración de *Adenostemma zakii* R.M.King & H.Rob. **a.** Hábito; **b.** Detalle del capítulo; **c.** Cipsela y flor; **d.** Estilo; e. Detalle de una antera. Modificada de la ilustración realizada por Alice Tangerini en 1989.

Mapa de distribución de las especies neotropicales

Figura 3.32. Mapa de distribución de las 13 especies neotropicales tratadas en esta revisión.

Especies excluidas

Las siguientes especies fueron descritas inicialmente en el género *Adenostemma* pero luego fueron reasignadas por King & Robinson (1974).

Adenostemma nutans Greenm. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser*. 2(8): 344, 1912. **Tipo:** MÉXICO. Veracruz, 13 abr 1910, *C.R. Orcutt 3410* (F) fue transferida al género *Gymnocoronis nutans* (Greenm.) R. M.King & H.Rob, y posteriormente fue sinonimizada bajo *Gymnocoronis latifolia* Hook. & Arn.

Adenostemma pakaraimae Maguire & Wurdack *Mem. New York Bot. Gard.* 9: 366, 1957. **Tipo:** GUYANA. Forested slopes of Mt. Ayanganna, Pakaraima Mountains, 1000-1500 m, 5 feb 1955, *Maguire, Bagshaw & Maguire 40578* fue transferida a *Sciadocephala pakaraimae* (Maguire & Wurdack) R.M.King & H.Rob.

Consideraciones

Modificaciones en la sinonimia

El sinónimo *Adenostemma berteroi* DC. que se había adjudicado a *A. brasilianum* (Pers.) Cass. (Predre-Rodriguez *et al.* 2000), en esta tesis es asignado como sinónimo de *A. platyphyllum* por similitudes en la forma de la lámina y la ausencia o presencia de escasos tricomas moniliformes en los lóbulos de la corola.

Sobre los caracteres elegidos por king & Robinson para la delimitación de especies

Las especies *A. platyphyllum*, *A. fosbergii* y *A. cuatrecasasii* podrían formar parte de un **complejo de especies,** debido a que suelen mostrar caracteres muy variables, tanto vegetativos como reproductivos, sobre todo en las cipselas donde es variable el número de elemento del papus y parecen algunos vestigiales o elementos fusionados; y además, habitan en simpatría. Surge entonces la duda de si es la misma especie con gran variabilidad morfológica, en respuesta a la variación ecológica, ya que crecen en las mismas regiones pero a diferentes elevaciones. Es pertinente llevar a cabo estudios moleculares y ecológicos, para complementar los estudios morfológicos. La especie *A. flintii* que sólo es conocida por su material tipo, podría pertenecer a este complejo de especies si se determinara que posee tricomas moniliformes en el eje del estilo.

Caracteres diagnóstico en las especies neotropicales de Adenostemma

Las especies que fueron delimitadas con mayor facilidad son:

Adenostemma verbesina, por su hábito rastrero, sus sinflorescencias paucicéfalas (siempre de 3 a 8 capítulos) y sus pequeñas a medianas hojas (2,2-5,2 cm de largo 2-3,8 cm de ancho).

Adenostemma vargasii, con caracteres reproductivos muy distintivos, capítulos con muchas flores (30-40) y muchas filarias (20-25). Las filarias son glabras y tienen un ápice distintivamente recurvado hacia afuera. Las corolas son verdes, tubulares-infundibuliformes con limbo muy angosto y alargado, de ca. 3 mm, y sus cipselas oblongas son pequeñas (2,1-2,3 mm) con un papus peculiar con glándulas pediceladas generalmente dos en forma de "orejitas".

Adenostemma suffruticosum, tiene hábito sufrútice, láminas sésiles a subsésiles, elípticas, con márgenes enteros a subenteros, coriáceas y glabras, sinflorescencias muy laxas, filarias subglabras y capítulos, corolas y cipselas muy grandes.

Comentarios sobre la distribución geográfica

Adenostemma brasilianum queda circunscrita al sur de América del Sur, entre el sudeste de Brasil, este de Paraguay, noreste de Argentina y Uruguay. Los materiales asignados previamente a esta especie pertenecientes al oeste de América del Sur y a las islas del Caribe fueron determinados ahora bajo *Adenostemma platyphyllum*.

Adenostemma hirtiflorum además de hallarse en Guatemala, fue recolectada en México, muy cerca del límite entre los dos países.

Adenostemma platyphyllum es la especie de mayor distribución habitando el oeste de América del Sur (desde el norte de Argentina hasta Venezuela) y América Central e islas del Caribe.

Adenostemma vargasii que sólo se conocía para Perú, tiene dos registros en el estado de Acre (Brasil) aumentando ligeramente su distribución hacia el este, en las zona del Amazonas.

Adenostemma verbesina presenta un caso interesante de **distribución disyunta,** ya que el material tipo fue colectado en Jamaica a fines del siglo XVII y varias islas del caribe cuentan con su presencia, pero además, se encuentra en el sur de Brasil, este de Paraguay y noreste de Argentina.

Se amplía la distribución de *Adenostemma zakii* a dos nuevas provincias en Ecuador siendo que esta solo se conocía por su localidad tipo.

Las especies *Adenostemma goyazense*, *A. flintii* y *A. harlingii* tienen pocos registros. *A. flintii* es una especie descripta a partir de un sólo ejemplar colectado en Nicaragua, y aunque con un carácter importante que el estilo glabro, es difícil de constatar si es una variación del individuo. El ejemplar tampoco está completo por lo que otras características de la planta podrían no estar representadas en el material tipo, como la forma de las láminas basales.

Los dos ejemplares conocidos de *A. goyazense* pertenecen a la misma colección, encontrados en Goiás, Brasil. Esta especie es simpátrica con *A. suffruticosum* y comparten algunas características como las láminas sésiles, el tamaño de capítulo y corolas. Pero también tienen

ciertas diferencias, por ejemplo, *A. goyazense* posee filarias muy pubescentes (no subglabras como *A. suffruticosum*) y láminas con márgenes crenados (no enteros o subenteros).

A partir de los mapas de distribución de las especies individuales, se reconocen cuatro áreas de distribución de las especies:

1. Andes de América del Sur (oeste): *A. cuatrecasasii*, *A. fosbergii*, *A. harlingii*, *A. platyphyllum*, *A. vargasii* y *A. zakii* (Fig. 3.33).

2. Este de América del Sur: *A. brasilianum*, *A. goyazense*, *A. involucratum*, *A. suffruticosum* y *A. verbesina* (Fig. 3.34).

3. América Central: *A. flintii*, *A. hirtiflorum* y *A. fosbergii* (Fig. 3.35).

4. Islas del Caribe: *A. platyphyllum* y *A. verbesina* (Fig. 3.36).

Figura 3.33. Área de distribución que indica las especies que habitan en los Andes, al oeste de América del Sur.

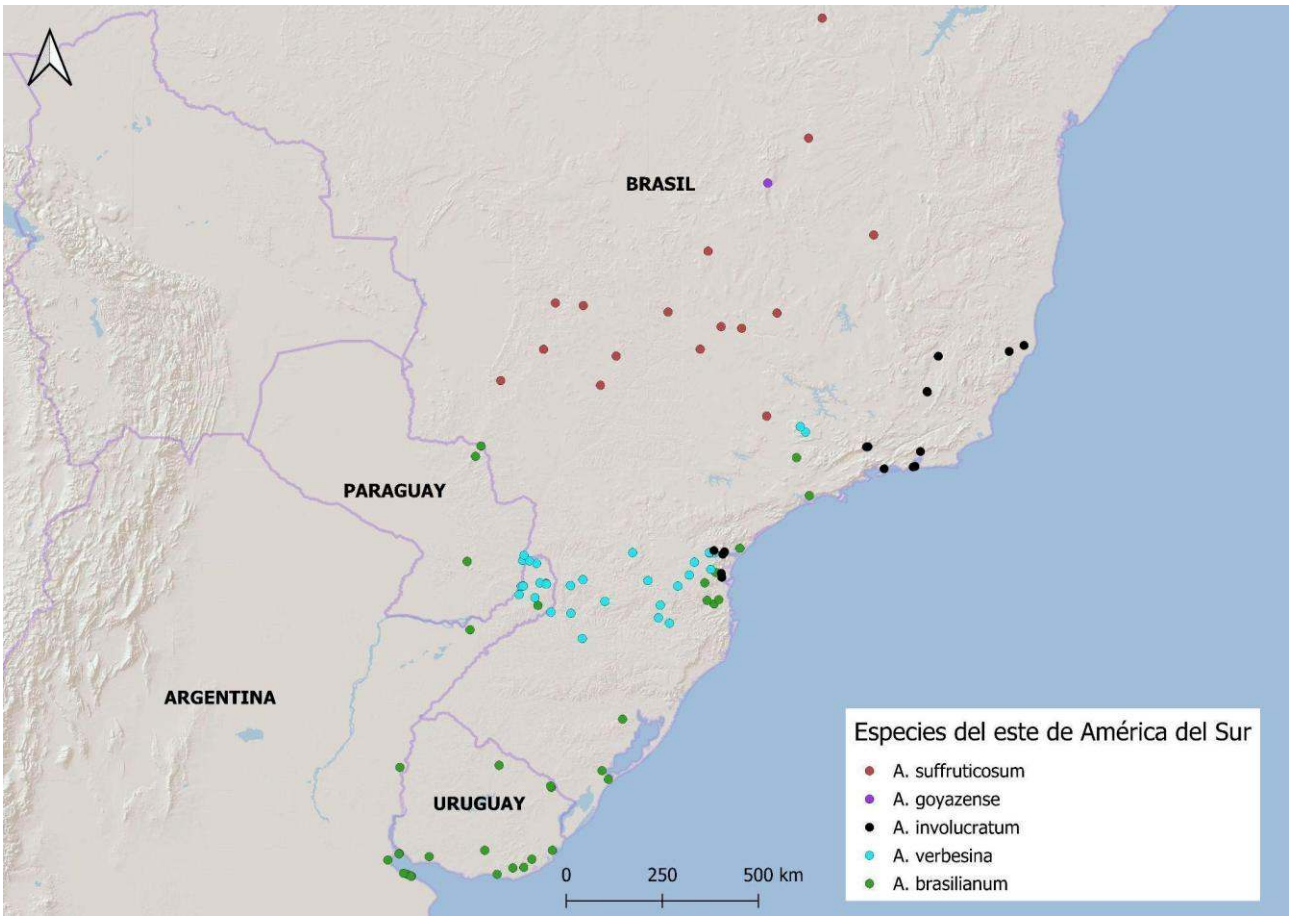


Figura 3.34. Área de distribución que indica las especies que habitan el este de América del Sur.

Figura 3.35. Área de distribución que indica las especies que habitan en América Central.

Figura 3.36. Área de distribución que indica las especies que habitan en las islas del Caribe.

CAPÍTULO IV

ANÁLISIS CLADÍSTICO

Relaciones filogenéticas de *Adenostemma*

El género *Adenostemma* formaba parte de la subtribu Piquerinae junto con otros seis géneros, entre los que se encontraba *Gymnocoronis* DC., los cuales compartían la falta de apéndice conectival en las anteras (Bentham & Hooker 1873, Baker 1876, Koster 1935). Posteriormente, Robinson (1913) estudió dicho carácter y determinó que algunos géneros de la subtribu tienen diferentes grados de desarrollo. Según este autor, el apéndice conectival puede estar reducido, como en *Adenostemma*, de forma ovada o emarginada. Sobre la base de este carácter más la similitud en la forma de la corola y las paredes de las cipselas uniformemente cubiertas de tricomas glandulares, Robinson (1913) definió la nueva subtribu Adenostemmatinae, que incluía inicialmente a los géneros *Adenostemma* J.R.Forst. & G.Forst., *Gymnocoronis* DC. y *Hartwrightia* A.Gray. King & Robinson (1987) transfieren a *Hartwrightia* a Liatrinae e incorporan a *Sciadocephala* Matff. que, aunque posee un apéndice conectival bien desarrollado a diferencia de los otros dos géneros, ya había sido reconocida similar a *Adenostemma* en el momento de su descripción (Matffeld 1938). Así queda conformada la subtribu como es hoy conocida: *Adenostemma, Gymnocoronis* y *Sciadocephala*, que comparten el receptáculo blando sin forma fija y que muestra continuidad estructural con las filarias. Estas dos características son evidentes en el cambio de forma del receptáculo a la madurez y la fusión en la base de las filarias (King & Robinson 1987).

La delimitación de géneros y su agrupación en tribus por King & Robinson suelen estar basadas en caracteres morfológicos reproductivos suplementados con distribución geográfica, presencia/ausencia de metabolitos secundarios y número cromosómico. Sus hipótesis de relaciones taxonómicas han sido criticadas por tratarse más de relaciones fenéticas que cladísticas, ya que los caracteres compartidos pueden reflejar evolución convergente o paralelismos más que ancestría común (Scott 1985, Nesom 1989, Bremer *et al.* 1994).

Sciadocephala y *Adenostemma* forman un grupo hermano en base a su particular papus con glándulas, pero nunca fueron estudiadas en un análisis conjunto (Matffeld 1938). Por otro lado, algunas especies de *Adenostemma* fueron incluidas en filogenias moleculares junto con una sola especie de *Gymnocoronis* (*G. spilanthoides*), y las dos especies siempre conformaron un clado monofilético (Tippery *et al.* 2014, Rivera *et al.* 2016).

Los análisis cladísticos que incluyen especies de *Adenostemma* son escasos y generalmente sólo contienen una o dos especies de este género, comparándolas con otros géneros relacionados. Tippery *et al.* (2014) analizaron secuencias nucleares ribosomales de *A. involucratum* como parte de un estudio para establecer el origen independiente de las Asteraceae acuáticas. Rivera *et al.* (2016) secuenciaron también regiones cloroplásticas de la misma especie, y las relacionaron con las Eupatorieae del Cerrado de Brasil. Xia & Li (2021) secuenciaron el genoma

cloroplástico completo de *A. lavenia* de China y lo incluyeron en un análisis filogenético con otras especies de la tribu y de la familia. En un estudio posterior Kim *et al.* (2023) sumaron *A. madurense* de Corea del Sur a la filogenia, resultando agrupadas ambas especies de *Adenostemma*. Por lo tanto, no existe un análisis cladístico que incluya más de dos especies de *Adenostemma* y que permita comprobar la monofilia del género. Asimismo, King & Robinson (1987) postularon que las especies neotropicales de *Adenostemma* se diferencian de las especies paleotropicales pues las primeras presentan tricomas en el estilo, mientras que las últimas carecerían totalmente de ellos, constituyendo un grupo monofilético. Posteriormente, King & Robinson (1994) en la descripción de *A. flintii* y *A. zakii*, marcaron que estas especies carecían de esos tricomas por lo que se separarían del resto de las neotropicales. Considerando las diferentes hipótesis planteadas por los diferentes autores, resulta interesante realizar un análisis cladístico que permita establecer la condición monofilética de las especies neotropicales, sus relaciones, y las sinapomorfías que las sustentan.

En este capítulo abordaré las relaciones cladísticas de las especies neotropicales de *Adenostemma* en base a los microcaracteres reproductivos y caracteres vegetativos. Con el fin de corroborar la monofilia de las especies neotropicales, incluiré además algunas especies paleotropicales y otros elementos de la subtribu.

Metodología

Elección del grupo externo

Para la conformación del outgroup se seleccionaron tres especies de los géneros hermanos (subtribu Adenostemmatinae): *Gymnocoronis matudae* R.M.King & H.Rob, *Sciadocephala schultze-rhonhofiae* Mattf. y *S. gracieliae* N.Biggs & D.J.N.Hind*,* y tres especies paleotropicales del género *Adenostemma,* a las que pude acceder a material y hacer mediciones ya que en la bibliografía estos datos son muy escasos o nulos: *A. caffrum, A. macrophyllum* (Blume) DC*., A. vitiense* R.M.King & H.Rob. Además, tomé la especie *Stevia aristata* D.Don ex Hook. & Arn. (subtribu Piqueriinae) para enraizar el árbol. Para materiales tipo que no pude observar personalmente, tomé medidas de ejemplares disponibles online en las bases de datos de los Herbarios, floras online (e.g. reflora: Flora do Brasil) y en portales (e.g. GBIF 2025, SpeciesLink 2025).

Grupo interno

El grupo interno está compuesto por las 13 especies neotropicales descritas en el capítulo anterior.

En total los taxones terminales suman 20 especies.

Caracteres y codificación

La elección de los caracteres utilizados en el análisis cladístico se realizó sobre la base de los trabajos de Bremer *et al.* (1994), King & Robinson (1987), Grossi *et al*. (2020) y observaciones personales de las especies.

En el estudio morfológico de las especies de *Adenostemma* neotropicales se hallaron 52 caracteres, 35 son cualitativos y 17 cuantitativos. Dentro de éstos últimos, en los caracteres: número de filarias total, número de flores por capítulo, densidad de capítulos, número de elementos del papus y decurrencia de la lámina, se ha podido determinar un gap entre los diferentes estados de carácter, por lo cual se los ha tratado como cualitativos. En el resto de los caracteres cuantitativos (12) en donde no se ha podido establecer un gap por ser continuos, se estableció un rango (Tabla 4.1) (e.g. largo corola: mín= 2,7 mm- máx= 3 mm). La mayoría de estos caracteres ya fueron utilizados en análisis cladísticos de Eupatorieae, sin embargo, el carácter largo del papus es propuesto para esta tesis. A partir de los caracteres cuantitativos se construyó una matriz de datos para su posterior optimización (Tabla 4.2) en el/los árboles obtenidos a partir del análisis de los datos cualitativos con el fin de estudiar su importancia taxonómica.

A partir del tratamiento realizado en los caracteres, 40 caracteres resultaron cualitativos (Tabla 4.3) de los cuales once fueron vegetativos y 29 reproductivos. Los caracteres multiestado fueron tratados como no aditivos (desordenados) y los estados se codificaron de manera independiente.

Análisis cladístico

La matriz de datos cualitativos obtenida (Tabla 4.4) se analizó con TNT versión 1.5 (Goloboff & Catalano 2016) bajo pesos implicados como criterio de optimalidad (Goloboff 1993). Para calcular el valor apropiado de la constante k, se utilizó un script de TNT (propk.run) desarrollado por Salvador Arias (Instituto Miguel Lillo, Argentina). La estrategia de búsqueda de árboles consistió en 1000 secuencias de adición aleatoria, más la bisección y reconexión de árboles (TBR), con 10 árboles guardados por réplica. Dado que la presencia de caracteres con ponderaciones o costos puede llevar a conclusiones erróneas sobre el soporte mediante bootstrap y jackknife, los métodos de remuestreo elegidos para calcular el soporte de caracteres fueron frecuencias absolutas y GC (grupo presente/contradicho) (Goloboff *et al.* 2003). Se estimaron con 1000 réplicas de remuestreo simétrico jackknife (que no se ve afectado por caracteres ponderados) y la estrategia de búsqueda de árboles para cada réplica consistió en 10 secuencias de adición aleatoria más TBR, guardando 10 árboles por réplica.

Para representar las relaciones entre taxones, las sinapomorfías y analizar el comportamiento de los caracteres cualitativos en el árbol obtenido, se utilizó el programa WinClada (Nixon 2002). Se agregó un carácter adicional de todos ceros para que en la lectura del árbol, los números de carácter sean coincidentes con la tabla de caracteres.

Tabla 4.1. Caracteres cuantitativos definidos para este análisis. Las columnas indican: abreviatura, nombre del carácter y explicación de cómo fueron tomadas las medidas (entre paréntesis sus unidades de medición).

Abreviatura	Carácter	Medición
lpec	Largo pecíolo	rango de largo mínimo y máximo, medido desde el nudo a la finalización de la lámina (cm)
llam	Largo lámina	rango de largo mínimo y máximo, medido desde el ápice al comienzo del pecíolo (cm)
alam	Ancho lámina	rango de ancho mínimo y máximo, medido desde margen a margen a la altura del ancho máximo (cm)
lped	Largo pedúnculo	rango de largo mínimo y máximo, medido desde la ramificación hasta la base del involucro (cm)
alcap	Alto capítulo	rango de alto mínimo y máximo, medido desde la base del involucro hasta el ápice de las ramas del estilo (mm)
ancap	Ancho capítulo	rango de ancho mínimo y máximo del capítulo (mm)
lfil	Largo filaria	rango de largo mínimo y máximo, medido desde la base del involucro hasta su ápice (mm)
afil	Ancho filaria	rango de ancho mínimo y máximo de la filaria (mm)
lcor	Largo corola	rango de largo total mínimo y máximo de la corola, medido desde la base hasta el ápice sus lóbulos (mm)
ltec	Largo tecas	rango de largo mínimo y máximo de las tecas de las anteras (mm)
lcip	Largo cipsela	rango de largo mínimo y máximo, medido desde el carpopodio hasta el ápice del papus (mm)
lpap	Largo papus	rango de largo total mínimo y máximo del papus (mm)

Tabla 4.2. Matriz de caracteres cuantitativos (12) utilizados a posteriori del análisis cladístico, para su optimización. Los valores están expresados en rangos. Abreviación de los géneros: **St=** *Stevia* Cav., **Sci=** *Sciadocephala* Matff. y **G=** *Gymnocoronis* DC., **A=** *Adenostemma.* Acrónimos de los caracteres: **lpec**: largo pecíolo, **llam**: largo lámina, **alam**: ancho lámina, **lped**: largo pedúnculo, **alcap**: alto capítulo, **ancap:** ancho capítulo, **lcol:** largo corola, **ltec:**largo teca, **lcip:** largo cipsela, **lpap:** largo papus.

	lpec (cm)	llam (cm)	**alam (cm)**	lped (cm)	**alcap (mm)**	ancap (mm)	**lfil (mm)**	afil (mm)	**lcor (mm)**	ltec (mm)	**lcip (mm)**	lpap (mm)
St_aristata	**0.30-1.20**	2.30-9.00	**0.70-6.00**	0.10-0.50	**5.50-6.50**	4.00-6.00	**5.00-6.50**	1.00-1.50	**5.50-8.50**	1.00-2.00	**2.50-3.50**	4.80-7.00
Sci_gracieliae	**0.20-1.50**	6.20-7.90	**3.80-7.90**	0.80-1.50	**6.00-6.00**	7.00-8.00	**3.00-4.00**	0.90-1.00	**4.00-5.00**	1.80-1.90	**4.00-11.00**	0.60-1.70
Sci_schul_rhon	**1.00-2.00**	15.00-20.00	**8.00-9.00**	10.00-20.00	**6.00-7.00**	7.00-8.00	**6.00-7.00**	0.80-1.00	**7.00-7.50**	1.80-2.00	**4.50-5.00**	2.00-2.50
G_matudae	**0.10-0.10**	8.00-13.00	**3.00-4.00**	0.70-1.30	**6.00-8.00**	5.00-7.00	**3.50-4.50**	0.80-1.00	**2.80-3.20**	0.90-1.00	**2.90-3.00**	0.00-0.00
A_brasilianum	**0.30-20.00**	5.00-20.00	**5.00-20.00**	1.50-3.40	**5.00-7.00**	5.00-6.50	**3.00-3.50**	0.70-1.10	**2.70-3.20**	0.40-0.60	**2.90-3.00**	0.50-0.60
A_cuatrecasasii	**1.50-8.30**	8.00-19.50	**6.00-17.00**	0.50-1.80	**6.00-10.00**	6.00-9.50	**4.50-6.50**	1.20-2.20	**2.60-3.00**	0.90-1.40	**2.80-3.20**	0.50-0.70
A_flintii	**2.00-3.00**	4.00-5.00	**3.50-4.50**	0.70-1.60	**4.00-5.00**	5.00-6.00	**3.00-3.00**	0.80-1.00	**2.70-3.00**	0.50-0.50	**2.50-2.50**	0.70-0.80
A_fosbergii	**1.00-7.00**	6.00-13.00	**4.00-10.00**	0.70-2.10	**4.00-4.50**	3.50-4.50	**2.40-2.50**	0.80-1.00	**1.30-1.60**	0.40-0.60	**2.30-2.70**	0.40-0.50
A_goyazense	**1.00-3.00**	5.00-9.00	**1.50-5.00**	1.00-1.70	**8.50-9.50**	7.00-9.00	**3.50-4.50**	1.20-1.30	**2.60-3.00**	1.20-1.30	**2.50-3.00**	0.80-1.00
A_harlingii	**0.50-1.00**	4.00-7.00	**2.50-4.50**	0.80-1.50	**6.00-8.00**	6.00-7.00	**4.00-5.00**	1.00-1.50	**2.90-3.50**	0.90-1.00	**2.80-3.00**	0.50-0.80
A_hirtiflorum	**1.00-3.00**	6.00-11.00	**4.00-5.00**	2.30-5.00	**6.00-8.00**	4.00-5.00	**5.30-5.50**	0.90-1.20	**2.70-3.00**	1.30-1.50	**4.00-4.20**	1.10-1.20
A_involucratum	**3.00-6.20**	8.50-13.00	**6.80-12.40**	0.60-1.75	**5.30-7.00**	5.70-7.00	**3.20-3.80**	0.70-1.40	**2.20-2.30**	1.10-1.20	**2.80-3.00**	0.40-0.50
A_platyphyllum	**2.00-12.00**	3.00-17.00	**2.80-17.20**	0.50-0.60	**5.50-7.50**	4.00-10.00	**3.80-5.00**	1.20-2.50	**2.00-2.70**	0.70-0.80	**3.30-3.90**	0.50-0.80
A_suffruticosum	**0.10-2.50**	7.00-16.00	**3.00-7.50**	2.50-4.50	**9.00-10.00**	9.00-11.00	**5.00-7.00**	1.30-2.50	**4.10-4.20**	1.20-1.30	**4.10-4.80**	0.70-0.70
A_vargasii	**3.50-16.00**	4.00-16.00	**2.90-14.00**	1.50-2.70	**5.50-7.30**	5.50-7.00	**3.50-4.50**	0.90-1.30	**2.90-3.10**	0.90-1.00	**2.10-2.30**	0.40-0.50
A_verbesina	**1.00-2.00**	2.20-5.20	**2.00-3.80**	2.20-3.50	**5.50-7.50**	3.50-5.00	**3.40-3.50**	0.90-1.00	**1.90-2.80**	0.60-0.80	**2.40-2.50**	0.40-0.50
A_zakii	**1.50-3.00**	4.00-13.00	**2.50-8.00**	1.50-3.00	**6.00-8.00**	6.00-8.00	**3.80-4.00**	0.90-1.00	**3.20-3.50**	1.50-1.90	**4.50-4.80**	1.50-1.50

A_vitiense	**2.00-5.00**	10.00-14.00	**6.50-9.50**	0.60-2.50	**6.00-7.00**	8.00-10.00	**4.00-4.50**	1.10-1.20	**1.80-2.00**	0.60-0.70	**2.80-3.00**	0.60-0.70
A_macrophyllum	**4.00-5.00**	9.50-12.00	**5.50-7.00**	1.90-3.20	**7.00-8.00**	6.00-7.00	**3.90-4.50**	0.90-1.00	**2.90-3.50**	1.10-1.30	**3.00-3.50**	0.50-0.60
A_caffrum	**0.10-0.20**	10.00-18.00	**2.00-3.50**	4.00-4.50	**10.00-12.00**	10.50-13.00	**4.80-5.00**	0.80-0.80	**2.90-3.10**	1.00-1.00	**4.00-4.20**	1.00-1.20

Tabla 4.3. Caracteres cualitativos seleccionados para el análisis cladístico y su codificación en estados.

Carácter	Estado
1 Hábito	0 hierba rastrera
	1 hierba erecta
	2 sufrútice erecta
	3 hierba erecta con base radicante
2 Tipo tricoma tallo	0 glandular uniseriado
	1 filiforme
3 Tipo pecíolo	0 sésiles a subsésiles
	1 cortamente pecioladas
	2 largamente pecioladas
4 Forma lámina	0 ovada
	1 elíptica
5 Ápice lámina	0 agudo
	1 acuminado
	2 obtuso
	3 redondeado
6 Base lámina	0 cuneada
	1 cordada
	2 truncada
	3 sagitada
	4 redondeada
7 Margen lámina	0 serrado
	1 crenado
	2 subentero
	3 entero
	4 serrado mucronado
8 Pubescencia lámina	0 glabra en ambas superficies
	1 adaxial subglabra

	2 pubescente en ambas superficies
9 Tipo de tricoma lámina	0 glandular biseriado
	1 ausente
	2 filiforme
	3 cónico
	4 glandular uniseriado
10 Textura lámina	0 membranácea
	1 coriácea
	2 crasa
11 Decurrencia lámina	0 no decurrente
	1 1/3 decurrente
	2 ½ decurrente
	3 2/3 decurrente
	4 total decurrencia
12 Sinflorescencias	0 laxas
	1 densas
13 Densidad de capítulos	0 entre 3 y 15
	1 entre 15 y 40
	2 más de 40
14 Forma capítulo	0 campanulado
	1 cilíndrico
	2 esférico
15 Número filarias totales	0 menos de 13
	1 13-15
	2 entre 15-30
	3 más de 30
16 Forma filarias	0 subiguales elípticas
	1 internas oblongas externas lineares a elípticas

17 Ápice filaria	0 agudo recto 1 redondeado 2 agudo recurvado
18 Pubescencia filarias	0 pubescente 1 subglabra
19 Tipo tricoma filarias	0 glandular biseriado 1 glandular uniseriado 2 cónico 3 filiforme
20 Margen filarias	0 escariosos totales 1 escariosos alternadas 2 ciliados 3 enteros
21 Número flores por capítulo	0 menos de 15 1 entre 15 y 40 2 más de 40
22 Color corola	0 blanca 1 blanca verdosa 2 blanca violacea 3 verde 4 fucsia
23 Forma corola	0 infundibuliforme 1 tubular infundibuliforme 2 tubular
24 Pubescencia limbo corola	0 pubescente 1 subglabra
25 Tipo tricoma limbo corola	0 glandular biseriado 1 glandular uniseriado

	2 moniliforme
	3 filiforme
26 Pubescencia lóbulo corola	0 pubescente
	1 subglabra
	2 glabra
27 Tipo tricomas lóbulo corola	0 filiforme
	1 glandular uniseriado
	2 moniliforme
	3 glandular biseriado
28 Apéndice conectival	0 reducido ovado
	1 reducido emarginado
	2 ausente
	3 ovado
29 Base antera	0 obtusa
	1 sagitada
30 Collar anteral	0 balusteforme
	1 oblongo
31 Ramas estilo	0 clavadas
	1 lineares
	2 filiformes
32 Tricomas estilo	0 glabro
	1 en zona media, escasos a muchos moniliformes
33 Forma cipsela	0 obovado subtrigonal curvada
	1 obovado angosta y alargada
34 Pubescencia cuerpo cipsela	0 pubescente
	1 subglabro
	2 glabro
35 Tricomas del cuerpo cipsela	0 gemelos

	1 glandulares biseriados
	2 glandulares multiseriados
	3 ausentes
36 Carpopodio	0 sinuoso conspicuo
	1 sinuoso inconspicuo
	2 asimétrico inconspicuo
37 Papus	0 aristado
	1 glandular
	2 ausente
38 Número elementos del papus	0 18 a 20
	1 1 o 2
	2 2 a 5
	3 5 a 8
	4 ausente
39 Glándulas del papus	0 pediceladas
	1 sésiles
	2 ausente
40 Elementos vestigiales en papus	0 ausente
	1 presente

Tabla 4.4. Matriz de datos cualitativos (40) por especies (20). Abreviación de los géneros: **St=** *Stevia* Cav., **Sci=** *Sciadocephala* Matff., **G=** *Gymnocoronis* DC., **A=** *Adenostemma.*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
St_aristata	1	0	1	0	0	0	[0,2]	2	0	?	?	1	1	1	0	0	0	0	[0,2]	?	0	[0,2]	0	0	[0,3]	0	0	3	?	1	2	0	1	0	[0,1]	2	0	0	2	0
Sci_gracieliae	1	1	1	0	[0,1]	[0,2]	[0,1]	1	?	0	[2,3,4]	0	0	2	0	0	0	0	3	3	0	3	2	0	1	0	1	3	?	0	1	0	1	2	3	2	1	3	0	0
Sci_schultze_rhon	1	1	1	1	0	0	[0,2]	1	2	0	[2,3]	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	1	0	1	3	3	0	0	0	0	1	2	3	2	1	3	0	0
G_matudae	1	1	0	1	[0,1]	0	[0,1]	0	1	0	0	1	1	2	3	0	1	1	[0,1]	1	2	1	2	0	0	0	3	2	?	?	0	0	1	0	1	0	2	4	2	0
A_brasilianum	3	0	2	0	[0,2,3]	[1,2,3]	0	1	3	0	1	1	2	2	1	0	[0,1]	0	0	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	[1,2]	0	1	2	0	1
A_cuatrecasasii	2	0	2	0	[0,1]	[1,2]	[0,1]	1	[3,4]	0	[2,3]	1	2	0	2	1	0	0	[0,1]	1	2	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	[1,2]	0	1	2	0	1
A_flintii	1	0	2	0	[0,1]	[1,2]	0	1	3	0	1	0	1	0	1	0	[0,1]	0	[1,2]	2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	?	0	0	2	0	1	2	0	1
A_fosbergii	1	0	2	0	0	0	[1,2]	1	[3,4]	2	[2,3]	1	2	1	2	0	1	1	[0,1]	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1
A_goyazense	2	0	1	1	[0,1]	0	[0,1]	1	[3,4]	1	[2,3,4]	0	1	0	2	0	1	0	[1,2]	2	1	0	2	0	[0,2]	0	2	1	1	0	0	1	0	0	1	?	1	2	0	?
A_harlingii	3	0	1	0	[0,2,3]	0	[1,2]	1	3	0	[2,3]	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	2	1	1	0	[1,2]	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1
A_hirtiflorum	3	0	1	0	[0,1]	0	4	1	3	0	[2,3,4]	0	0	1	0	0	1	0	[0,1]	2	0	3	2	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	3	0	0
A_involucratum	1	0	2	0	0	[0,1,3]	[0,2]	1	3	0	[2,3,4]	1	2	2	1	1	[0,1]	1	[0,1]	0	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	[1,2]	0	1	2	0	1
A_platyphyllum	3	0	2	0	0	[0,2]	[0,2]	1	3	0	[2,3,4]	0	[0,1,2]	[0,2]	2	1	0	0	2	2	1	[0,2]	0	0	0	[1,2]	[2,3]	0	?	0	0	1	0	0	2	0	1	2	0	1
A_suffruticosum	2	0	0	1	[0,2,3]	0	[2,3]	0	1	1	4	0	1	0	2	0	0	1	[1,2]	1	2	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1
A_vargasii	1	0	2	0	0	[0,2]	[0,1]	1	3	0	[1,2]	1	1	0	2	1	2	0	[0,1]	0	1	1	1	1	[0,2]	[1,2]	2	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
A_verbesina	0	0	1	0	[0,1]	[1,2]	[0,1]	1	3	0	1	0	0	1	1	0	[0,1]	0	[1,2]	[1,2]	1	0	2	1	0	0	2	0	?	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0
A_zakii	3	0	1	0	[0,1]	0	4	1	3	0	[2,3]	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	0	2	1	0	[1,2]	1	1	3	0	0
A_vitiense	1	0	1	0	[0,1]	4	[1,2]	1	[3,4]	0	[1,2]	0	1	0	2	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	?
A_macrophyllum	1	0	2	0	0	[1,2]	[0,2]	1	3	0	1	0	1	2	1	1	[0,1]	0	[1,2]	2	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	[1,2]	1	1	1	2	0	1
A_caffrum	1	0	0	1	1	0	[0,2]	1	3	?	4	0	1	0	1	0	1	0	[0,1]	0	1	1	1	0	0	0	2	?	?	0	0	?	1	[1,2]	[1,2]	0	1	2	0	?

Resultados

Considerando que el criterio de optimalidad de pesos implicados realiza un pesado de caracteres durante las réplicas, aquellos caracteres que posean señal filogenética serán informativos para la construcción del cladograma. De esta manera, aquellos caracteres que posean un valor alto de RI son importantes y para ser tenidos en cuenta. Los caracteres con un solo paso y con índices de consistencia (CI) y retención (RI) de 100 se diferencian de los caracteres con más pasos y con valores de CI y RI más bajos. El RI mide el nivel de sinapomorfía esperado de un conjunto de datos que se retiene como sinapomorfía en un cladograma. De esta manera, es posible evaluar si la homoplasia es informativa sobre el patrón de ramificación de los taxones. Para la evaluación y análisis del cladograma obtenido, adopté las siguientes definiciones, siguiendo a Sæther (1983) y Siri & Donato (2015). Los estados de carácter con un valor de CI y Ri de 100 serán denominados sinapomorfías objetivas, y los estados de carácter con al menos un valor de RI mínimo de 70 como sinapomorfías subjetivas. Salvo que se indique lo contrario, los caracteres deben interpretarse como sinapomorfías subjetivas.

El análisis de la matriz de datos de *Adenostemma* bajo pesos implicados mediante la aplicación del macro propk.run, dió una concavidad de 4.04. Se obtuvo un único árbol con una longitud de 162 pasos, índice de consistencia CI= 46 y retención RI= 49 (Fig. 4.1). Se indican en los nodos la optimización de los caracteres y en cada uno de ellos el número por encima indica el número de carácter, en tanto que el valor por debajo indica su estado de carácter.

De la Figura 4.1 podemos observar que el grupo de especies neotropicales del género *Adenostemma* junto con las tres especies paleotropicales resultó monofilético, soportado por la sinapomorfía objetiva 27-2 tipo de tricomas del lóbulo de la corola: moniliformes, y las sinapomorfías 28-1 apéndice conectival: reducido emarginado y 32-1 tricomas del estilo: presentes en zona media. Dentro del grupo, encontramos el clado *A. hirtiflorum - A. zakii* con buen soporte y definido por la sinapomorfia 7-4 y el carácter 1-3; el resto de las especies de *Adenostemma* forman un clado con la sinapomorfía objetiva 38-2, las sinapomorfías 15-2, 33-0, 40-1, y el carácter 21-1. El clado *A. goyazense, A. suffruticosum* y *A. caffrum* comparten la sinapomorfía objetiva 10-1 y los caracteres 4-1 y 19-1. El resto de las especies se encuentran soportadas por la sinapomorfía 28-0 y los caracteres 17-0 y 23-0. Dentro de este clado se diferencian dos grandes grupos: (*A. vitiense* (*A. harlingii* (*A. fosbergii - A. involucratum*))) y ((*A. platyphyllum* (*A. cuatrecasasii - A. vargasii*))(*A. brasilianum* (*A. flintii - A. verbesina - A. macrophyllum*))) está soportado por la sinapomorfía objetiva 6-2 y el carácter 3-2. Dentro de este último clado el grupo formado por (*A. brasilianum* (*A. flintii - A.verbesina - A.macrophyllum*)) comparten la sinapomorfía objetiva 11-1 y la sinapomorfía subjetiva 15-1. De todas las especies del ingroup, *A. vargasii* posee la autapomorfía 39-1. El resto de las especies son definidas por una combinación de caracteres.

La subtribu Adenostemmatinae no presenta sinapomorfías entre los caracteres incluídos en el análisis cladístico. Las especies de *Sciadocephala* y *Adenostemma* si formaron un clado sostenido por dos sinapomorfías objetivas: el papus glandular (caracter 38-3), que es una novedad evolutiva único de este grupo, y las glándulas del papus pediceladas (39-0).

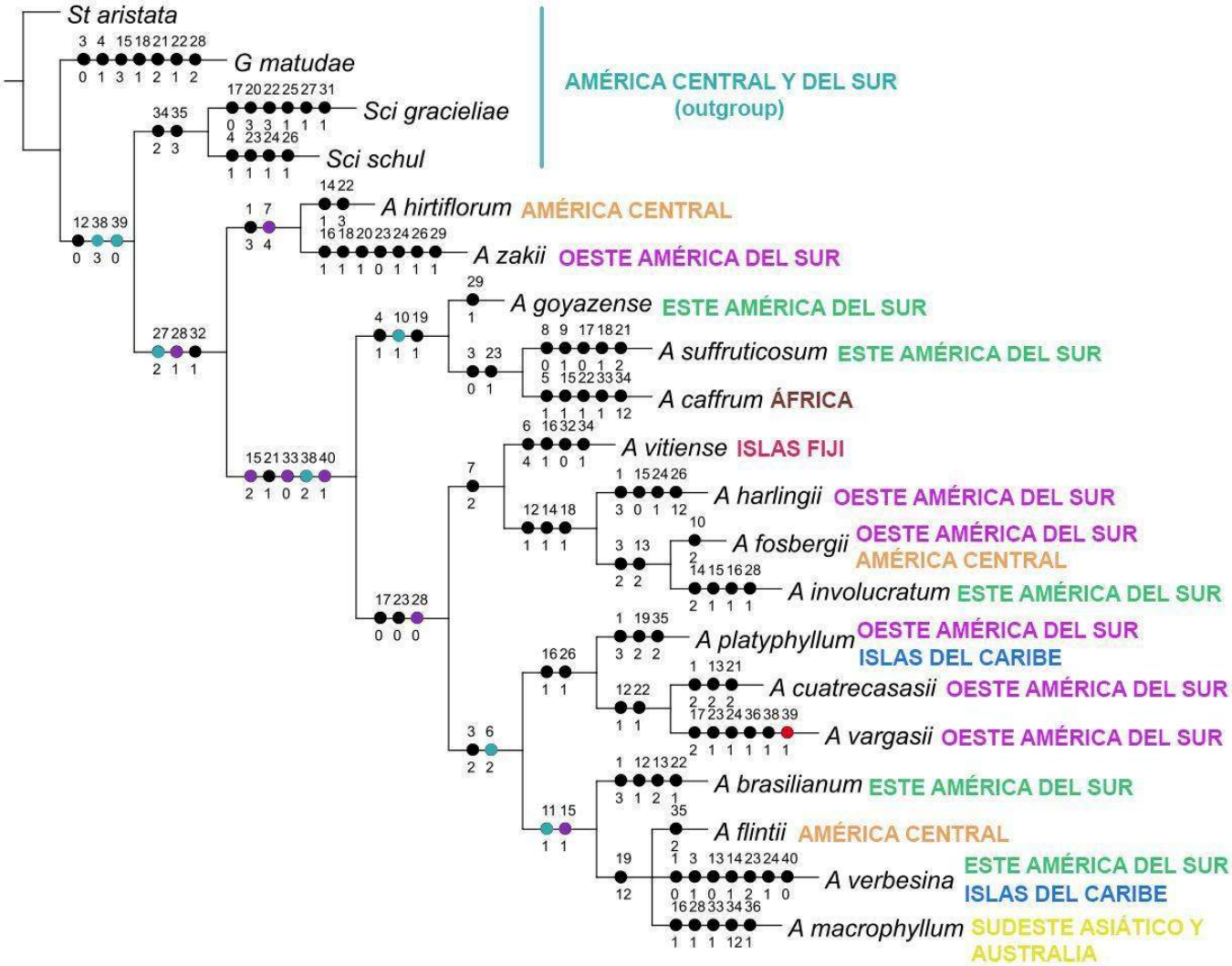


Figura 4.1. Cladograma correspondiente al análisis cladístico de las especies neotropicales de *Adenostemma* en base a caracteres morfológicos cualitativos. En los nodos se indican los caracteres (arriba) y sus estados (debajo). Los **círculos verdes** indican sinapomorfías objetivas, los **círculos violetas**, sinapomorfías subjetivas, el **círculo rojo** autapomorfía y los **círculos negros** caracteres homoplásicos o mulitestado. A la derecha de los taxones se mencionan las áreas geográficas donde se distribuyen y se indica el outgroup. Abreviaciones *St: Stevia, G: Gymnocoronis, Sci: Sciadocephala, A: Adenostemma.*

Soporte jackknife simétrico

En la Fig. 4.2 se muestra el cladograma obtenido con los valores de soporte de jackknife simétrico. El clado formado por las especies de *Adenostemma* incluidas en este análisis tuvieron el siguiente soporte: frecuencia absoluta (FA) de 50 y frecuencia relativa (FR) de 17. El clado del ingroup con mayor soporte es *A. hirtiflorum* - *A. zakii*, con FA = 80 y FR = 73. El resto de las especies, fueron agrupadas con un soporte de FA = 51 y FR = 18. El resto de los valores de soporte son muy bajos.

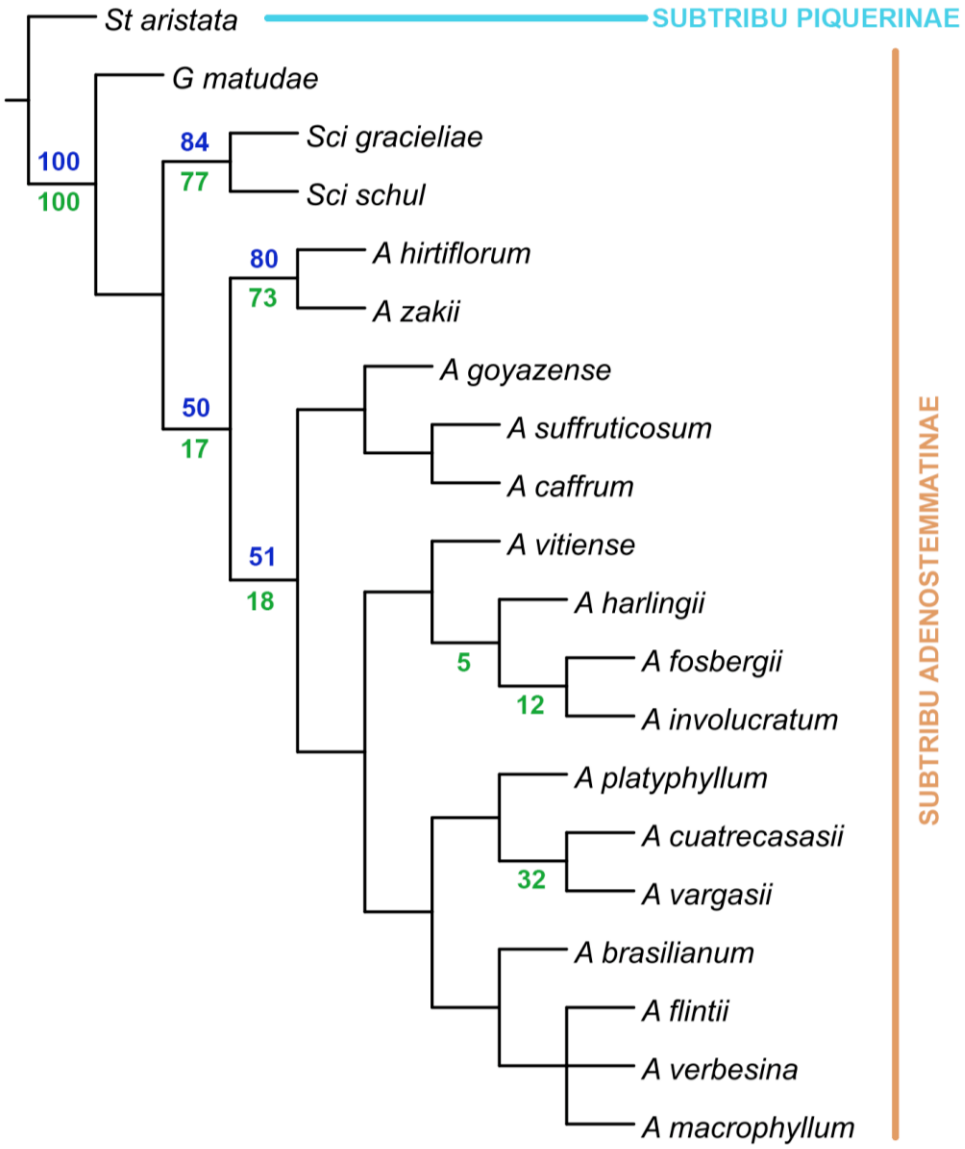


Figura 4.2. Cladograma con valores de soporte de caracteres de jackknife simétrico. En **azul** y por encima de la rama: frecuencias absolutas, en **verde** y por debajo: frecuencias relativas. Se indican además, las Subtribus a las que pertenecen las especies. Abreviaciones *St: Stevia, G: Gymnocoronis, Sci: Sciadocephala, A: Adenostemma.*

Optimización de los caracteres cuantitativos

Al optimizar la matriz cuantitativa sobre el árbol obtenido a partir de caracteres cualitativos, la mayoría de los caracteres cuantitativos analizados variaron de manera heterogénea entre ramas sin patrón direccional claro y por tanto no aportaron sinapomorfías consistentes para los clados obtenidos. Sin embargo, el gran alto y ancho de los capítulos es característico del clado basal (*A. goyazense* (*A. caffrum* - *A. suffruticosum*)).

Consideraciones

Relaciones en la Subtribu Adenostemmatinae

Mattfeld (1938) había mencionado en la diagnosis de *Sciadocephala* las similitudes con *Adenostemma* pero nunca se habían incluido especies de ambos géneros en ningún análisis. En base a los caracteres usados para esta tesis, las especies de *Sciadocephala* y *Adenostemma* resultaron agrupadas por dos sinapomorfías: presencia de papus glandular, y glándulas del papus pediceladas. La especie de *Gymnocoronis* quedó por fuera de este clado, por no presentar papus. El carácter diagnóstico que reúne los tres géneros de la subtribu es el receptáculo blando, sin forma fija que muestra continuidad con las filarias, pero no fue usado en el análisis.

Monofilia de Adenostemma

De acuerdo al cladograma obtenido, las especies de *Adenostemma* forman un grupo monofilético soportado por dos sinapomorfías y un carácter. Las tres especies paleotropicales: *Adenostemma caffrum*, *A. macrophyllum* y *A. vitiense,* se encuentran dentro del clado de especies neotropicales sin distinción de clado por región geográfica. En cuanto a las especies neotropicales, podemos ver que sucede algo similar, ya que no son agrupadas por distribución geográfica, teniendo especies de América Central, especies del este de América del Sur y especies asociadas a la Cordillera de los Andes intercaladas.

Teniendo en cuenta los caracteres incluidos en el análisis, podemos agrupar a las especies de *Adenostemma* por las siguientes sinapomorfías: presencia de tricomas moniliformes en la corola (27-2, principalmente en los lóbulos, aunque pueden encontrarse en el limbo y en la base), presencia de tricomas moniliformes en el eje del estilo (32-1, aunque este carácter puede revertir en algunas especies) y apéndice conectival reducido con sus dos estados emarginado y ovado (28-1 y 28-0). También la presencia de tricomas cónicos en las láminas aparece como un carácter diagnóstico del género.

El pequeño clado basal *A. hirtiflorum* - *A. zakii*, es el mejor soportado, con los siguientes caracteres que lo define: los márgenes de las láminas serrados mucronados (7-4) y el hábito: hierba erecta radicante (1-3). La forma de la cipsela alargada y angosta, la presencia de 5 ó más elementos del papus y el papus alargado son caracteres diagnóstico para diferenciarlos de otras especies de *Adenostemma*, pero presentan paralelismo con las especies de *Sciadocephala*. *A. hirtiflorum* y *A.*

zakii son especies muy similares morfológicamente y cada una se encuentra muy restringida en su distribución geográfica: *A. hirtiflorum* habita en Guatemala y sur de México, mientras que *A. zakii* vive en Ecuador. Sería interesante buscar estas especies en la zona intermedia y estudiar si las diferencias morfológicas están dadas por algún gradiente en la distribución, de manera que puedan agruparse bajo la misma especie.

El clado formado por el resto de las especies fue soportado por un bajo valor de jackknife simétrico: FA=51/FR=18. El clado (*A. goyazense* (*A. caffrum - A. suffruticosum*)) es agrupado por sus hojas sésiles o subsésiles y apéndice conectival emarginado. El gran tamaño de los capítulos también es característico en este grupo. Lo particular de este agrupamiento es que A*. suffruticosum* y *A. goyazense* (la última especie sólo tiene un ejemplar asociado) son simpátricas habitando en Brasil, mientras que *A. caffrum*, es un complejo de especies/variedades ampliamente distribuidas de África.

La falta de soporte de muchas de las ramas puede asociarse a la baja diferenciación morfológica que hay entre las especies del género. Esto sucede a menudo en los análisis cladísticos y filogenias dentro de las Eupatorieae (Viera-Barreto *et al.* 2018, Grossi *et al.* 2020, Rodríguez-Cravero *et al.* 2024), debido a que muchos géneros se encuentran en reciente diversificación y evolución. La radiación reciente de las especies de *Adenostemma* podría explicar en parte la baja señal filogenética de los caracteres morfológicos estudiados (Rivera *et al.* 2016). Esto se evidencia también por la falta de autapomorfías, siendo que las especies son generalmente identificadas a partir de combinación de caracteres como se ve en el cladograma resultante (Fig. 4.2).

Análisis de los caracteres

En la Figura 4.3 se muestra el análisis de la transformación de los caracteres que soportan a *Adenostemma*.

El caracter 27-2: la presencia de tricomas moniliformes en las corolas, es de mucha importancia durante la antesis del capítulo de *Adenostemma*, ya que estos generan un entrelazamiento de las corolas, que provoca la caída en masa de estas exponiendo las cipselas pegajosas a los agentes dispersores.

El caracter 28, apéndice conectival, define el clado formado por las especies de *Adenostemma* con dos estados, el estado 1: apéndice conectival reducido emarginado está presente en los clados basales (*A. hirtiflorum - A. zakii)* y (*A. goyazense* (*A. caffrum - A. suffruticosum*)), en el resto de las especies el estado cambia a 0: apéndice conectival reducido ovado, aunque revierte en *A. involucratum* y *A. macrophyllum.*

King & Robinson discutieron (1987) que la presencia o ausencia de tricomas en el eje del estilo (caracter 32) podía ser de utilidad para separar las especies neotropicales de las paleotropicales. Pero en las descripciones de *A. flintii* (King & Robinson 1983) y *A. zakii* (King & Robinson 1994) esta hipótesis entra en conflicto, debido a que esas dos especies “no tenían” tricomas en el eje del estilo. Sin embargo, como fue mencionado en el capítulo III, *A. zakii* sí posee

tricomas en el eje del estilo, y para *A. flintii*, aunque el material conocido es escaso, ahora se sostiene la ausencia de estos tricomas. Por otro lado, durante el estudio de las especies paleotropicales, observé tricomas en el eje del estilo en al menos una de las especies: *A. macrophyllum*. Este carácter entonces resulta de importancia para el género por ser novedoso en la subtribu, pero debe seguir siendo estudiado para ver cómo varía en las diferentes especies.

Los caracteres cuantitativos (usados para la optimización a posteriori) no aportaron sinapomorfías, sin embargo se observó que en las especies basales, los capítulos son más grandes, las filarias, las corolas, las tecas de las anteras y las cipselas son más largas. En general esa tendencia se va revirtiendo hacia las ramas superiores del cladograma, excepto en la especie *A. cuatrecasasii* que también tiene capítulos grandes. Se observa entonces una tendencia a un achicamiento de los capítulos, pero al observar los caracteres cuantitativos discretizados, como densidad de capítulos por sinflorescencia (13) y el número de flores por capítulo (21) hay un aumento hacia los taxones superiores. Estas características podrían constituir un sistema más eficiente para la polinización y la dispersión de las especies.

En este sentido, el cladograma aquí obtenido sobre la base de caracteres morfológicos constituirá la hipótesis inicial a poner a prueba mediante estudios moleculares. En primera instancia, el análisis molecular deberá poner a prueba la monofilia de los grupos de ambos trópicos (neotrópico y paleotrópico). Por otro lado, también servirá para ver en qué medida se resuelven las relaciones filogenéticas entre las especies y el grado de homoplasia que presentan los caracteres morfológicos.

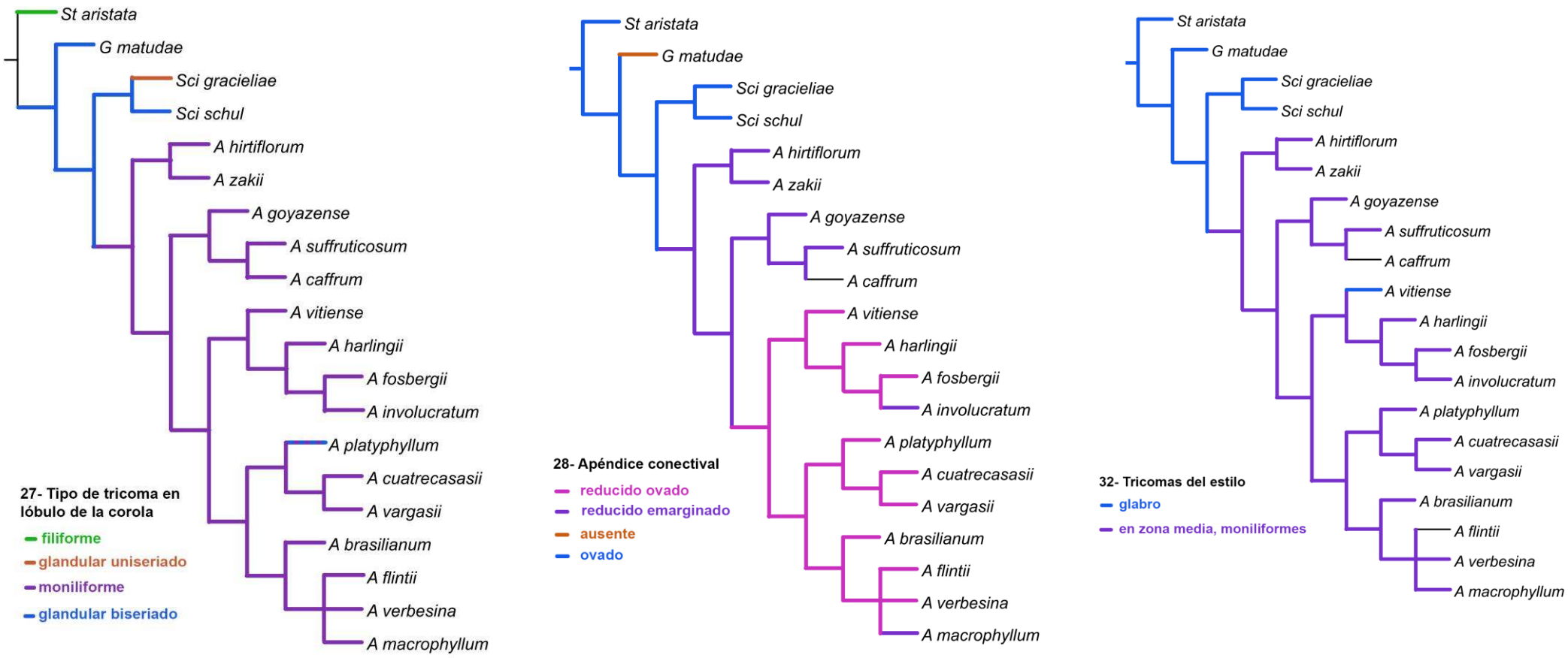


Figura 4.3. Análisis de las sinapomorfías y caracteres diagnóstico del género *Adenostemma.* De izquierda a derecha, caracter 27: sinapomorfía objetiva, caracter 28: sinapomorfía subjetiva y caracter 32. Se indican en colores los estados del caracter, si la línea es negra el estado es desconocido. Abreviaciones *St: Stevia, G: Gymnocoronis, Sci: Sciadocephala, A: Adenostemma.*

CAPÍTULO V

DISPERSIÓN

Mecanismos de dispersión de las diásporas de *Adenostemma*

Los agentes dispersores de frutos desempeñan un papel esencial en el ciclo reproductivo de muchas plantas. Estas interacciones bióticas son un factor fundamental de la selección natural de caracteres genéticos para mantener o aumentar el éxito reproductivo de las plantas y evitar la extinción, y tienen implicancias importantes para la biogeografía de las plantas. Cuando los animales actúan como agentes dispersores (zoocoria), existen múltiples mecanismos de transporte, desde frutos tragados accidentalmente hasta sistemas complejos y ocasionalmente interdependientes de dispersión de semillas entre plantas y animales (Herrera 1985).

Una gran variedad de animales, incluyendo insectos, moluscos, lombrices de tierra, crustáceos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, son capaces de transportar frutos (Ridley 1930, Burrows 1994). A pesar de esta enorme variabilidad, son básicamente dos las formas principales en las que los animales pueden transportar los frutos: internamente cuando los tragan (endozoocoria) o externamente llevándolos adheridos a cualquier parte de su cuerpo (epizoocoria). La mayoría de los estudios a nivel global están enfocados en la endozoocoria (Choi *et al*. 2010, Burns 2013, Costa *et al.* 2013, Hoeltgebaum *et al.* 2018, Silva & Reis 2019). Existen opiniones contradictorias sobre la diferencia en la extensión de la dispersión a larga distancia alcanzada por ambos modos de dispersión (Trakhtenbrot *et al.* 2005). Sorensen (1986), por ejemplo, considera que la epizoocoria, específicamente la epiornitocoria, es decir, la dispersión de diásporas (propágulos, esporas, semillas y frutos en plantas) adheridas a las aves, tiene ventajas biogeográficas sobre la endozoocoria. Estas ventajas son las mayores distancias alcanzadas por los frutos y la capacidad de superar barreras geográficas como océanos y cadenas montañosas, llegando incluso a islas remotas. Sin embargo, Vitoz & Engler (2007) y Thomson *et al.* (2011) reunieron evidencia para apoyar que la endozoocoria es capaz de alcanzar distancias máximas de dispersión mayores o similares a las de la epizoocoria. Algunas de las posibles ventajas de la epiornitocoria es que las diásporas no se dañan durante la manipulación y la digestión, y que no tienen la posibilidad de ser eliminadas con las heces en hábitats no adecuados (como el agua del mar) durante la migración de las aves.

Como es extremadamente difícil observar todo el recorrido de un evento de dispersión de frutos a larga distancia por parte de aves, muchos autores han basado sus suposiciones en líneas indirectas de evidencia, como la morfología de los frutos (Carlquist 1967, Hedberg 1970) y las rutas de las aves migratorias (King & Robinson 1974, Chowdhury *et al.* 2013). Carlquist (1967, página 131) sugirió que quienes estén interesados en los problemas de dispersión de frutos deben

dedicarse intensivamente al trabajo observacional y experimental con aves, “si alguna vez se quieren demostrar métodos de dispersión a larga distancia”. Sobre la evidencia indirecta de dispersión a larga distancia, hay escritos antiguos y recientes que han reportado observaciones de la adhesión de diásporas a aves marinas (e.g., Darwin 1859, Chapman 1891, Ridley 1930, Taylor 1954, Walker 1991, Burguer 2005, Aoyama *et al.* 2012, Hernández-Brito *et al.* 2021), comúnmente mediante la realización de estudios de captura y la verificación y/o conteo de la presencia de semillas adheridas a las plumas, el pico y las patas. Los estudios experimentales, por otro lado, son escasos y se centran principalmente en el pelaje de los mamíferos (e.g., Bullock & Primack 1977, Sorensen 1986, Kiviniemi & Telenius 1998, Couvreur 2008). Existen pocos reportes en la literatura de estudios experimentales sobre epiornitocoria (Coughlan *et al.* 2017), y la mayoría de ellos se refieren al transporte de diásporas de invertebrados acuáticos (e.g., mejillones, camarones, artemias, caracoles, anfípodos o cangrejos de río). Por otro lado, existe un análisis reciente de conectividad de red de aves paseriformes como vectores de dispersión de briofitas (Chmielewski & Eppley 2022) y, específicamente en plantas vasculares, hay un experimento con patos portadores de la lenteja de agua (*Lemna* L., Lemnaceae) (Coughlan *et al.* 2014). A pesar de un análisis bibliográfico exhaustivo, no se pudo encontrar en la literatura estudios experimentales que probaran el tiempo de retención de diásporas pegajosas de plantas transportadas externamente por aves.

Epizoocoria en Asteraceae

La epizoocoria en Asteraceae está presente en varias tribus (e.g. Mutisiae, Astereae) y sucede a través de diversos mecanismos y morfologías de las diásporas. Estas unidades de dispersión suelen ser las cipselas con sus papus modificados, aunque también existe el transporte de capítulos enteros. En *Adenostemma* al igual que en *Sciadocephala, Adenocaulon* Hook., *Lagenophora* Cass. y otras, la cipsela tiene tricomas glandulares que producen mucílagos y a la madurez, estas tienen una exposición similar de los frutos en forma de paraguas invertido. En la subtribu Adenostemmatinae, *Sciadocephala* el cuerpo es glabro y las glándulas se encuentran en el papus. *Adenostemma* tiene tricomas glandulares en ambos lados: cuerpo de la cispela y papus. La distribución de la mayoría de estas especies mencionadas son particulares: *Lagenophora* tiene 14 especies de distribución Austral (disyunta, sur de América del Sur y islas del sudeste asiático, Australia y Nueva Zelanda), *Adenocaulon* tiene 5 especies distribuídas a ambos lados del Pacífico (anfipacífica disyunta, al oeste de América desde Estados Unidos a Chile y al este de Asia continental y Japón) y *Adenostemma* con su distribución pantropical. Sin embargo, *Sciadocephala* tiene 6 especies distribuidas en sur de América Central, sur de América del Norte, y América del Sur hasta Brasil, una distribución más restringida que las otras especies (King & Robinson 1980, lo adjudicaron al papus, que a pesar de ser glandular, es más alargado y no tendría tanto éxito en la dispersión).

Sobre las estrategias para la epizoocoria en *Adenostemma*

Las especies de *Adenostemma* pueden considerarse grandes candidatas para la dispersión animal, por ejemplo, por parte de las aves (Dosil-Hiriart *et al.* 2023).

Se observa que todo el capítulo está adaptado para el transporte eficaz de sus diásporas. Algunas características, como el receptáculo blando que permite cambios de forma durante la maduración del capítulo, la caída masiva de las corolas y la disposición en forma de paraguas de los frutos sobre el receptáculo (Yapp 1906, King & Robinson 1974, 1987, Valentin-Silva *et al.* 2016), parecen ser mecanismos para evitar la adhesión de los frutos a las corolas o a otras partes del capítulo. Los mecanismos que facilitarían la epizoocoria pueden resumirse en: (i) liberación de diásporas, (ii) secreción de mucílagos por las diásporas y (iii) posicionamiento de las diásporas. Estos tres aspectos se desarrollan a continuación.

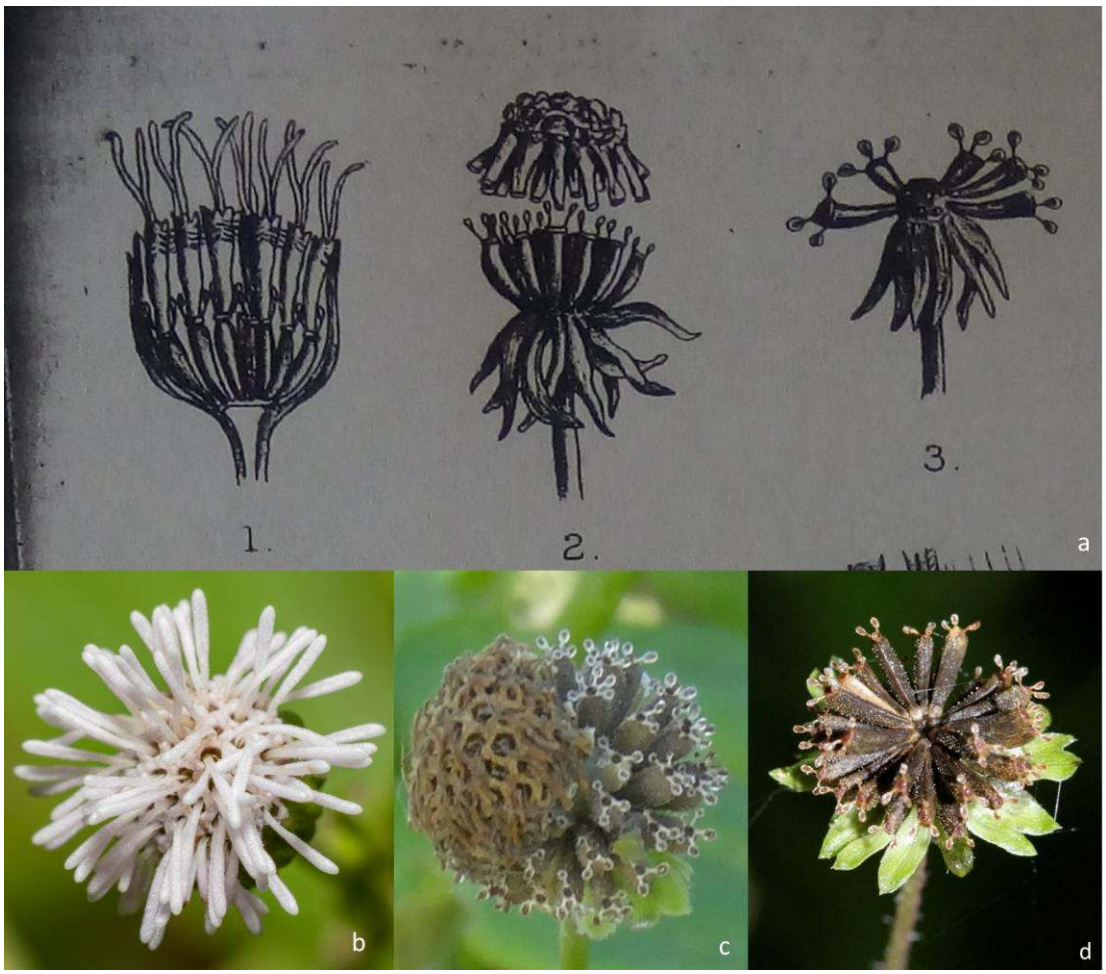
La **liberación de diásporas** ocurre con la caída de las corolas como una sola unidad, dejando al descubierto las diásporas, resultado del enredo de la corola mediante tricomas glandulares y moniliformes (Fig. 5.1.a2 y c). Se forma entonces una densa trama de tricomas entrelazados, que une eficazmente todas las corolas del mismo capítulo; si cayeran por separado, algunas corolas quedarían atrapadas por la secreción del papus, impidiendo así la adherencia de las diásporas a los animales que pasan (Yapp 1906).

Por otro lado, la **secreción de tricomas de las diásporas** comienza durante la maduración del fruto. Observamos que los tricomas glandulares de los frutos de *A. brasilianum* están dispuestos en espiral, una geometría que podría mejorar la capacidad de las diásporas para unirse a los vectores de dispersión. Filipov *et al.* (2017) observaron que el conjunto de glándulas dispuestas radialmente en los frutos de algunas Nyctaginaceae aumenta el número de puntos de contacto y el área de contacto adhesivo. Al analizar frutos con pocas hileras, cada una con unas pocas (unas cinco) glándulas adhesivas dispuestas radialmente (en lugar de espiralmente como en *Adenostemma*), estos autores concluyeron que un aumento de la rugosidad incrementa la capacidad adhesiva del fruto. La experiencia de la autora de esta tesis al manipular diásporas frescas y de herbario de *A. brasilianum* demuestra que se adhieren rápida y firmemente a casi cualquier superficie. En este capítulo se demuestra experimentalmente que las diásporas de *A. brasilianum* pueden permanecer adheridas a las plumas durante un tiempo tras una perturbación, como el acicalamiento de las aves y las corrientes de aire que simulan el vuelo (más detalles en Dosil Hiriart et al. 2023). Parte de esta adherencia puede deberse a la disposición de los tricomas.

Por último, las diásporas, con una **disposición en forma de paraguas** (Fig. 5.1.a3 y d), gracias a la forma convexa del receptáculo y a la extensión de los filarios del involucro, les permiten adherirse a cualquier animal que pase y, además, evitar que los frutos se peguen entre sí. Al mismo tiempo, las setas del papus cambian de posición. La composición celular del anillo basal y de cada

base del papus-seta es de particular interés debido a su función similar a la del pulvino. Yapp (1906) denominó a estas células parenquimáticas "células motoras", las cuales tendrían la capacidad de perder agua durante el secado y la maduración del fruto, promoviendo un cambio de la posición vertical a la horizontal de las glándulas (Fig. 5.1.a:1-3). Yapp (1906) planteó la hipótesis de que este movimiento podría ser ventajoso, ya que proporciona una base de fijación más extendida (y, por lo tanto, más segura) del fruto. También se puede postular que, de la misma manera que la posición en paraguas de los frutos, la disposición en paraguas de las setas podría proporcionar una mejor geometría para aumentar la superficie de contacto adhesivo con los vectores de dispersión y evitar que las glándulas se peguen entre sí. Todas estas características, junto con el alto éxito germinativo (Godinho *et al.* 2011), el establecimiento de un banco de plántulas (Valentin-Silva *et al.* 2016) y el crecimiento vegetativo mediante el enraizamiento de los tallos en especies de *Adenostemma* (McMullen 1986, Koyama 2002, Beentje *et al.* 2005, Chau *et al.* 2019; esta tesis), permitirían una colonización rápida y exitosa de nuevos hábitats y podrían explicar la amplia distribución del género.

Figura 5.1. Antesis del capítulo en *Adenostemma*. **a.** Ilustración tomada de Yapp (1906) donde explica la antesis del capítulo de *A. viscosum*: 1. Capítulo florecido; 2. Caída en masa de las corolas entrelazadas por tricomas moniliformes; 3. Exposición de cipselas en posición de paraguas invertido; b. Capítulo de *A.*



brasilianum; **c.** Caída en masa de corolas de A. *brasilianum*; **d.** Paraguas invertido formado por cipselas de *A. lavenia* (foto tomada por Chinaberry Huang).

Género *Adenostemma* como modelo experimental

El género *Adenostemma* representa un excelente modelo de estudio para abordar experimentalmente la epiornitocoria en virtud de:

1) Su abundante producción de frutos diminutos o cipselas por capítulo, con 2-5 protuberancias pegajosas en el ápice del fruto que representan un papus modificado (capítulo II). Aparentemente es el único género en la familia que combina frutos cubiertos de pelos glandulares conspicuos y un papus glandular en la parte superior, ambas estructuras con la capacidad de secretar mucílago extremadamente pegajoso (capítulo II) y adherirse a superficies. Como se mencionó arriba, cuando el capítulo está maduro, las cipselas se disponen en una posición similar a un paraguas sobre el receptáculo (Fig. 5.1.a3 y d) exponiendo las estructuras glandulares de una manera que podrían adherirse firmemente a las superficies (Yapp 1906). Esto fue corroborado en numerosas colectas que realicé sobre la costa del Río de la Plata, donde los frutos se adhirieron a mi piel, cabello y ropa.

2) Muchos estudios (Kreitschitz 2009, Engelbrecht & García-Fayos 2012, Western 2012, Kreitschitz *et al.* 2021) sugieren que las diásporas mucilaginosas de diversas plantas se vuelven muy pegajosas después de ser mojadas, y la mayoría de las especies de *Adenostemma* están asociadas con suelos inundados.

3) Se ha planteado la hipótesis de que la distribución de las especies de *Adenostemma*, podría ser explicada por los animales en general (Hildebrandt 1872, Yapp 1906), y específicamente por las aves (Razi 1950, Carlquist 1967, King & Robinson 1974, Price & Wagner 2018), aunque estas suposiciones nunca fueron probadas (Tabla 5.1). Esta distribución incluye islas distantes, por ejemplo *A. lavenia* (L.) Kuntze en Tonga y Samoa (Whistler 2011), *A. mauritianum* DC. en las Mascarenes (Beentje *et al.* 2005), *A. viscosum* J.R.Forst. & G.Forst. en las Islas Tuamotu y Hawai, y *A. lanceolatum* Miq. en Micronesia, Islas de la Sociedad y Islas Swains (Whistler 1983, Smith 1991, Fosberg & Sachet 2008). Existe un informe de endozoocoria en *A. platyphyllum* Cass. por parte de pinzones de Galápagos que se consideró una ingestión accidental (Guerrero & Tye 2009). En *Adenostemma brasilianum* Valentin-Silva *et al.* (2016) reportaron el transporte de frutos por los machos de mariposas de la familia Ithomiinae, que son sus polinizadores.

La Tabla 5.1 muestra que numerosos autores ya hicieron inferencias indirectas sobre la dispersión del género sobre la base de la observación de la morfología de los frutos y del papus, y del análisis de la distribución actual de las especies y de las rutas migratorias de las aves. Sin embargo, no existen observaciones directas de frutos de *Adenostemma* adheridos a las plumas de

las aves ni análisis experimentales que prueben la capacidad y el tiempo de adherencia de los frutos.

Tabla 5.1. Autores, ordenados cronológicamente, que publicaron sobre la capacidad de adherencia y dispersión de los frutos de *Adenostemma*, con el fundamento de sus afirmaciones, es decir, la experimentación, la hipótesis, la aplicación de un método y/o la observación.

Autor, año y # página	Fundamentos
Trimen (1895, p. 13)	Observación de la adherencia de los frutos de *Adenostemma viscosum* en Sri Lanka a los objetos circundantes mediante las glándulas viscosas del papus.
Hildebrandt (1872, p. 12)	Observación del papus pegajoso del género *Adenostemma*. Hipótesis sobre la dispersión del género por los animales.
Yapp (1906, p. 311)	Observación del papus pegajoso de *Adenostemma viscosum* en Tailandia. Hipótesis sobre la dispersión del género por los animales.
Ridley (1930, p. 617)	Observación del papus pegajoso de *Adenostemma viscosum* en Tailandia. Hipótesis sobre las causas de la amplia distribución del género por los desplazamientos humanos y el ganado doméstico como agentes de dispersión.
Razi (1950, p. 282, 285), basado en Agharkar (1920)	Observación de la morfología del fruto de *Adenostemma* en Myosore (Sur de India). Hipótesis sobre un modo pasivo de dispersión por epiornitocoria.
Carlquist (1967, p. 130, 133, 138)	Observación del papus pegajoso de *Adenostemma*. Hipótesis sobre las causas de la distribución del género en Hawaii y sobre la dispersión de los frutos viscosos adheridos a las plumas de las aves.

King & Robinson (1974, p. 2)	Observación del papus pegajoso de *Adenostemma* y análisis de su amplia distribución geográfica. Hipótesis sobre las causas de la distribución del género en el hemisferio oriental y sobre la dispersión por animales, específicamente por aves.
Guerrero & Tye (2009, p. 756)	Observación de un fruto intacto de *Adenostemma platyphyllum* en heces de un pinzón de las islas Galápagos. Hipótesis sobre endozoocoria accidental y el viento como principal agente de dispersión de la especie vegetal (los autores probablemente consideraron el modo típico de dispersión en la familia Asteraceae).
Chowdhury *et al.* (2013, p. 591)	Observación del papus pegajoso de *Adenostemma suffruticosum* y análisis de la ruta migratoria del ave *Calidris melanotos* desde Brasil a la India. Hipótesis sobre la migración transcontinental de la especie vegetal por epiornitocoria.
Price & Wagner (2018, p. 602, 614), basado en Price & Wagner (2004), Carlquist (1974) & Sakai *et al.* (1995)	Observación del papus pegajoso de *Adenostemma viscosum*. Hipótesis sobre las causas de la distribución del género en Hawaii por epiornitocoria.

En este contexto, se propuso utilizar a la especie *A. brasilianum* como objeto de estudio porque presenta algunas ventajas, tales como: 1) el sitio de estudio es accesible, lo que permite muchas visitas para verificar el ciclo de la planta; 2) hay muchos individuos en el sitio de estudio; 3) el sitio de estudio está cerca del lugar donde se realizaron los experimentos controlados, lo que permite el mantenimiento de la turgencia de las plantas; y 4) *A. brasilianum* no es una especie rara o amenazada.

La principal hipótesis es que los frutos de *A. brasilianum* se adhieren a las plumas de las aves y persisten en el plumaje durante el tiempo suficiente para permitir la dispersión de los frutos. Para corroborar esta hipótesis diseñé tres experimentos donde comprobé la adhesión y el tiempo de retención de los frutos sobre las plumas. El **primer experimento** fue una prueba sencilla mediante el cepillado de plumas directamente sobre los frutos maduros de *A. brasilianum*

previamente recolectados en el sitio de estudio. Se contaron los frutos adheridos en las plumas antes y después de exponerlas a un viento producido artificialmente por un ventilador que simuló el estrés aéreo que experimenta el plumaje durante el vuelo. En un **segundo experimento**, se utilizaron aves acuáticas o semiacuáticas disecadas en una posición similar a la de las aves vivas. Considerando el tipo de hábitat donde crece *A. brasilianum*, las pieles disecadas fueron exclusivamente aves acuáticas o semiacuáticas. Nuevamente, se contaron los frutos adheridos antes y después de exponer las pieles de aves al viento artificial de un ventilador. Finalmente, en un **tercer experimento**, dada la dificultad de trabajar con aves acuáticas o semiacuáticas vivas en cautiverio, se utilizaron gallinas domésticas vivas en estado de cautiverio. Teniendo en cuenta que las aves vivas acicalan regularmente sus plumas y esto podría afectar el tiempo de retención de los frutos en las plumas, se contaron los frutos adheridos antes y después de la perturbación causada por el acicalamiento.

Metodología

Área de estudio

Estudié una población de *A. brasilianum* de Isla Santiago (Ensenada, Buenos Aires, Argentina; ca. 34° 50’ 22” S, 57° 53’ 21” O). El área de estudio se ubica en la costa del estuario del Río de la Plata, noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. La precipitación media anual para esta región es de 800 mm, y la temperatura media anual es de 15 ºC. El área está cubierta principalmente por una combinación de bosque en galería y humedales representativos de la provincia fitogeográfica Paranense (Cabrera 1971). Hay numerosos arroyos que pasan por el área y juegan un papel importante en la comunicación entre el estuario del Río de la Plata y los humedales. En el sitio de estudio, *A. brasilianum* es relativamente abundante y accesible para la recolección de muestras.

Procedimientos de campo y experimentales

Se monitoreó una población de *A. brasilianum* mensualmente desde octubre de 2020 a mayo de 2021. En mayo de 2021 recolecté 40 plantas con frutos maduros. Los frutos se consideraron “maduros” cuando las puntas de los papus estaban pegajosas y los frutos de cada capítulo estaban completamente expuestos en una posición tipo ‘paraguas’. Para el procedimiento experimental, recolecté los frutos cortando las plantas debajo del segundo nudo del tallo debajo de las infrutescencias. Las infrutescencias mantuvieron naturalmente su turgencia durante el tiempo de los experimentos.

Se realizaron tres experimentos diferentes para probar la adhesión y el tiempo de retención de los frutos de *A. brasilianum* en el plumaje de las aves.

- Experimento con plumas individuales: se utilizaron 30 plumas limpias del contorno corporal de gallinas del tercer experimento (detallado más abajo). Agarré cada pluma con la mano desde la base (cálamo), froté la superficie externa de la pluma varias veces sobre una infrutescencia con frutos maduros durante 10 segundos y luego conté los frutos adheridos a cada pluma. A continuación, expuse las plumas a un viento constante (20 m/s) proporcionado por dos ventiladores (Fig. 5.2.a). Las plumas se ataron en el cálamo con una cuerda y se colgaron a una distancia de 2 m de los ventiladores durante 180 minutos. Después de algunas pruebas preliminares, no encontré diferencias entre hacer funcionar los ventiladores durante 4, 6 o 10 horas, por lo que estandarizé en 180 minutos para todos los experimentos siguientes. Finalmente, volví a contar los frutos adheridos a las plumas.

- Experimento con pieles taxidermizadas: se utilizaron 14 aves disecadas y montadas en posiciones similares a las de un ave viva. Los modelos disecados fueron proporcionados por el Museo Ornitológico de Berisso (Buenos Aires, Argentina). Ningún modelo formaba parte de una colección biológica, sino material de estudio del Departamento Educativo del Museo Ornitológico de Berisso. Las especies de aves disecadas elegidas para este experimento fueron aves acuáticas o semiacuáticas que usualmente se alimentan o crían en los hábitats donde crece *A. brasilianum* en nuestra área de estudio: cuatro de la familia Ardeidae (tres ejemplares de *Nycticorax nycticorax* y uno de *Egretta thula*), cuatro Charadriidae (dos ejemplares de *Vanellus chilensis* y dos de *Pluvialis dominica*), tres Anatidae (un ejemplar de *Heteronetta atricapilla*, uno de *Dendrocygna bicolor* y uno de *Anas flavirostris*) y tres Rallidae (un ejemplar de *Gallinula galeata*, uno de *Gallinula melanops* y uno de *Pardirallus sanguinolentus*. Froté las infrutescencias desde la cabeza hasta la cola de cada ave varias veces durante 10 segundos, luego conté los frutos adheridos al vientre y zona cloacal y también al flanco izquierdo del ave. En la segunda etapa del experimento, expuse a las pieles montadas (con los frutos adheridos) al viento constante (20 m/seg) proporcionado por dos ventiladores (Fig. 5.2.b), simulando el estrés aéreo que experimenta el plumaje durante el vuelo. Las aves montadas fueron exhibidas frente a los ventiladores a una distancia de 2 m durante 180 minutos. Luego, se realizó un recuento de los frutos adheridos en las mismas secciones del cuerpo.

- Experimento con aves vivas: debido a la dificultad de llevar a cabo experimentos controlados con aves acuáticas o semiacuáticas silvestres (la mayoría de las especies de *Adenostemma* se asocian a suelos inundados; Godinho *et al.* 2011), utilicé gallinas domésticas en cautiverio. Aislamos 13 gallinas adultas de raza “sussex” proporcionados por un criador de Berisso, Buenos Aires, Argentina. Se construyeron dos cajas de 1 m^2 conectadas por un túnel de alambre de 25 cm de diámetro (Fig. 5.2.c). Coloqué 12 infrutescencias de *A. brasilianum* a través de la malla en la mitad inferior del túnel, para exponer los frutos a las gallinas (Fig. 5.2.c). El número medio de capítulos maduros por planta fue de 13 (rango = 9-17 capítulos), mientras que el número medio de frutos maduros en cada capítulo fue de 32 (rango = 26-37). Se colocaron las gallinas en la primera caja y las hice pasar a través del túnel de alambre a la segunda caja. Cada gallina pasó por el túnel solo

una vez. Para mantener una carga de frutos suficiente en cada planta, luego del paso de la quinta y décima gallina, retiré las plantas y las reemplacé por otras nuevas. Cuando todos las gallinas estaban en la segunda caja, las tomé una por una y conté los frutos adheridos en las siguientes secciones del cuerpo: 1) vientre y zona cloacal y 2) flanco izquierdo del cuerpo del ave. Luego, las aves fueron liberadas en una caja más grande (4 m^2) durante 48 horas, luego de lo cual volví a contar los frutos adheridos en las mismas secciones del cuerpo. Durante el segundo conteo, también revisé el área del pico para determinar si había frutos adheridos debido al comportamiento de acicalamiento.

Este experimento cumplió con la legislación nacional sobre protocolos de cuidado animal aprobados por el Comité Institucional para el Cuidado y Uso de Animales de Estudio (CICUAE, Universidad Nacional de La Plata; # 007-03-2023).

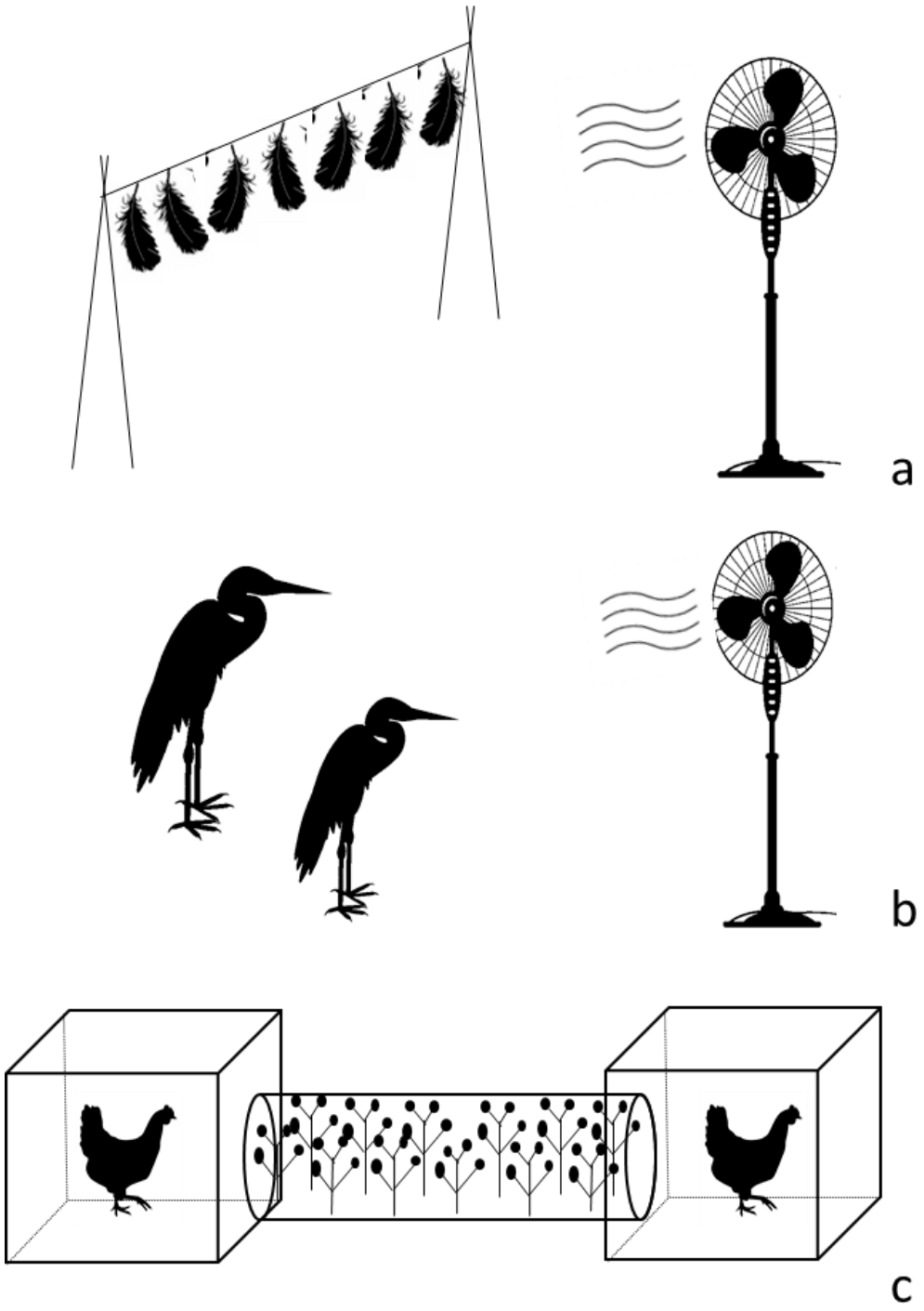


Figura 5.2. Representación gráfica del diseño experimental utilizando plantas de *Adenostemma brasilianum* como modelo de estudio. **a**. Plumas individuales de gallinas fueron frotadas con infrutescencias maduras de *A. brasilianum* y expuestas al viento proporcionado por ventiladores durante dos horas; **b**. Aves disecadas y montadas fueron frotadas con infrutescencias maduras de *A. brasilianum* y luego expuestas al viento proporcionado por ventiladores durante dos horas. **c.** Las gallinas pasaron por el túnel que conecta las cajas, frotando con sus cuerpos las plantas cargadas con infrutescencias maduras de *A. brasilianum*.

Se utilizaron pruebas pareadas para evaluar si las diferencias entre los recuentos iniciales y finales eran significativas. Antes de realizar los análisis, verifiqué si las diferencias seguían una distribución normal en cada experimento, utilizando la prueba de Shapiro-Wilk con un valor crítico de $\alpha = 0,05$. Los experimentos con aves disecadas cumplieron con el supuesto de normalidad, por lo tanto, utilicé pruebas de t pareadas para analizar los datos. Los experimentos con aves cautivas vivas y plumas no cumplieron con el requisito de normalidad ($P < 0,05$), por lo que analicé los datos utilizando una prueba de clasificación pareada de Wilcoxon no paramétrica. Las diferencias entre familias de aves (segundo experimento) en el número de frutos adheridos y el tiempo de retención se analizaron con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Los análisis se realizaron utilizando el software R 4.2.1 (R Core Team 2022).

Resultados

Observaciones generales de campo

Durante las primeras visitas al sitio de estudio en octubre y noviembre de 2020, se identificaron nueve sectores independientes con la presencia de pequeños matorrales de *A. brasilianum*. Luego, durante las visitas de enero y febrero de 2021, se identificaron más de 200 plantas con tallos que superaban los ~40 cm de altura. En esta población bajo estudio, el período de floración de *A. brasilianum* comenzó en marzo y el período de fructificación varió desde fines de marzo hasta mediados de mayo. Durante el mes de mayo de 2021, recolecté 40 plantas con frutos maduros de esta población. El número medio de capítulos maduros por planta fue de 13 (rango = 9-17 capítulos), mientras que el número medio de frutos maduros en cada capítulo fue de 32 (rango = 26-37). Este material se utilizó para probar experimentalmente la adherencia de los frutos a las plumas.

- Experimento con plumas individuales: todas las plumas tuvieron frutos adheridos después de frotarlos con las infrutescencias cargadas de frutos maduros (Fig. 5.3). Después de exponer las plumas a los ventiladores (perturbación de 180 minutos causada por el viento de los ventiladores), todas las plumas conservaron frutos adheridos a las barbas, pero en cantidades significativamente menores (Tabla 5.2, Fig. 5.4).

Figura 5.3. Pluma de gallina luego de ser frotada con una infrutescencia madura de *Adenostemma brasilianum*. El círculo muestra cómo los frutos se enredaron en las barbas de las plumas, pegadas por sustancias mucilaginosas producidas por el papus y los tricomas glandulares del fruto.

- Experimento con pieles taxidermizadas: todas las aves taxidermizadas tuvieron frutos adheridos a sus cuerpos después de frotarlos con los frutos maduros. La mayoría de los frutos se adhirieron a la zona ventral-cloacal y menos en el flanco izquierdo (Tabla 5.2). No encontramos diferencias taxonómicas en la adherencia de los frutos entre las familias de aves, tanto para la zona ventral-cloacal (prueba de Kruskal-Wallis: H2 = 7,16, P = 0,07) como para el flanco izquierdo (H2 = 6,95, P = 0,08). Después de exponer las pieles taxidermizadas a los ventiladores (perturbación de 180 minutos causada por el viento de los ventiladores), todas ellas conservaron frutos adheridos al plumaje, pero en cantidades significativamente menores (tanto para la zona ventral-cloacal como para el flanco izquierdo; Tabla 5.2, Fig. 5.4). Nuevamente, no encontramos diferencias taxonómicas en la retención de frutos entre familias de aves (prueba de Kruskal-Wallis: sector vientre-cloaca, H2 = 6,37, P = 0,09; sector del flanco izquierdo, H2 = 6,71, P = 0,08).

- Experimento con aves vivas: dentro del gallinero, aislamos 13 gallinas adultas de la raza “sussex” en nuestra primera caja. Después de pasar por el túnel de alambre, todos las gallinas tenían frutos adheridos a sus cuerpos. En la mayoría de los casos, un mayor número de frutos se adhirieron a la zona ventral que al flanco izquierdo (Tabla 5.2). Después de 48 horas, encontramos frutos adheridos en 6 de las 13 gallinas. Los frutos adheridos a los cuerpos de las gallinas (en la zona ventral y en el flanco) disminuyeron significativamente entre el primer y el segundo recuento (Tabla 5.2, Fig. 5.4). Durante el segundo recuento, no observamos frutos adheridos al pico de ninguna de las aves.

Tabla 5.2. Resultados experimentales de la adhesión de frutos de *A. brasilianum* al plumaje de las aves. Se muestran los valores descriptivos de los recuentos de frutos adheridos en los tres experimentos: aves cautivas vivas (vientre, cloaca y flanco izquierdo), aves disecadas (vientre, cloaca y flanco izquierdo) y plumas individuales, y efecto del momento (recuento inicial vs. final) en el número de frutos adheridos. Se indican el tamaño de la muestra (N), los valores medios ± error estándar (SE) y los valores mínimo y máximo (rango).

			Inicial		Final		Diferencia		
		N	Media±SE	Rango	Media±SE	Rango	Estadístico	df	P
Aves vivas	Vientre y cloaca	13	26.1±6.4	6-85	0.8±0.4	0-5	0	12	<0.001
	Flanco izquierdo	13	19.8±7.9	0-107	0.4±0.1	0-1	0	12	<0.001
Pieles taxidermizadas	Vientre y cloaca	14	31.2±5.5	12-88	24.3±4.8	6-70	-5.2	13	<0.001
	Flanco izquierdo	14	11.5±1.3	5-23	9.2±1.2	4-19	-5.6	13	<0.001
Plumas		30	47.5±5.7	3-105	43.9±5.4	2-99	0	29	<0.001

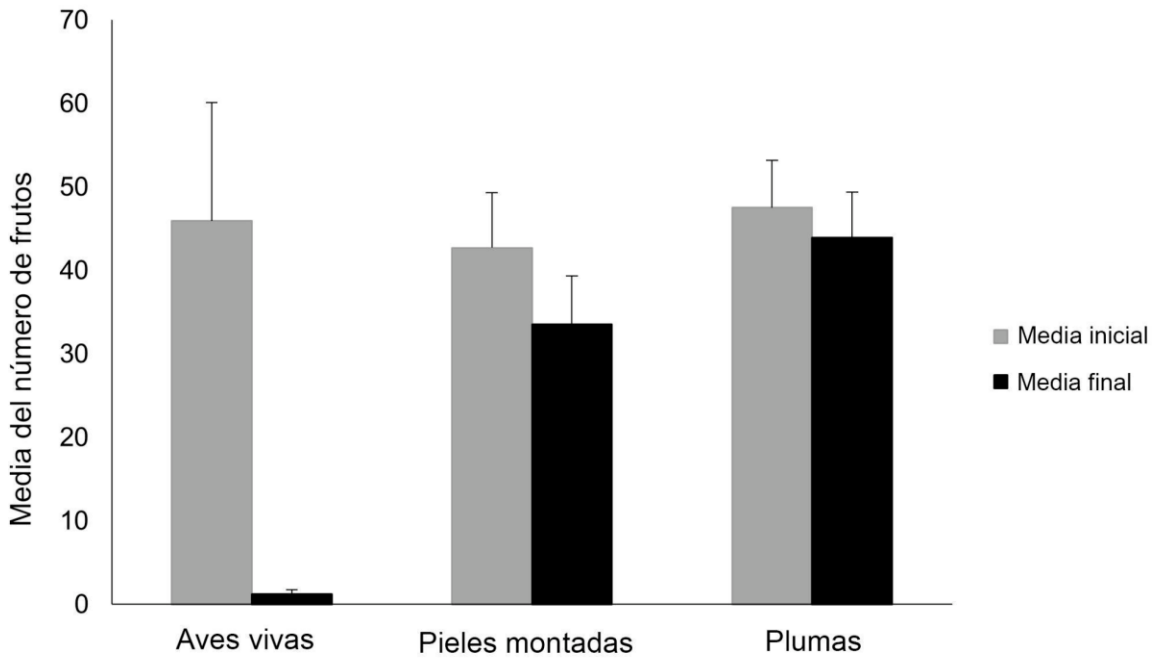


Figura 5.4 Media y error estándar de los conteos iniciales y finales de frutos de *Adenostemma brasilianum* adheridos a las plumas, comparando los diferentes experimentos: aves vivas en cautiverio, aves disecadas y montadas, y plumas individuales.

Consideraciones

Adherencia de los frutos

Se demostró por primera vez que los frutos de *A. brasilianum* se adhieren efectivamente al plumaje de las aves, principalmente en la zona ventral-cloacal. Todos los experimentos demostraron su adherencia, por lo que se recomienda aplicar cualquiera de ellos en estudios similares. Las estructuras pegajosas, es decir, los tricomas glandulares de la cipsela y el papus glandular, son muy eficaces para adherirse a las barbas de las plumas. A partir de estos resultados, también se puede postular que todas las especies del género *Adenostemma* podrían tener esta capacidad de transporte debido a la similitud de la estructura de sus frutos y papus.

Los resultados también indican que los frutos pueden permanecer adheridos durante algún tiempo después de un evento perturbador (acicalamiento en el caso de los experimentos con aves vivas y corrientes de aire en los otros dos experimentos). Si se asume que el efecto de la corriente de aire creada por los ventiladores en los experimentos es comparable a la resistencia del viento experimentada durante el vuelo, los resultados muestran que los frutos podrían ser transportados durante algún tiempo durante el desplazamiento o migración de un ave. En los experimentos con aves vivas cautivas, el número de frutos adheridos se redujo considerablemente después de dos

días, probablemente porque las gallinas tuvieron la oportunidad de acicalar sus plumas. Sin embargo, algunos factores deben tenerse en cuenta si se considera que las aves acuáticas o semiacuáticas son potenciales agentes de transporte de los frutos de *A. brasilianum*. Por ejemplo, las plumas de las aves acuáticas son impermeables y más suaves con respecto a las de las gallinas. Además, el tiempo dedicado a conductas de mantenimiento del plumaje, como el acicalamiento, es bastante variable en las aves acuáticas en relación con las gallinas, que suelen pasar alrededor del 15 % del día en esta actividad (Cotgreave & Clayton 1994). Incluso un bajo número de frutos adheridos depositados en un hábitat apropiado, podría ser efectivo en la dispersión vegetal del género y tener una buena oportunidad de establecer nuevas poblaciones. Esto se debe a que se demostró que los frutos de *Adenostemma* tienen un alto éxito de germinación. McMullen (1986) registró un 80% de tasa de germinación para *A. platyphyllum* en Galápagos, una especie considerada una maleza en estas islas. Por otro lado, Godinho *et al.* (2011) reportaron más del 85% de éxito en la germinación de *A. brasilianum* en Brasil, mientras que Chau *et al.* (2019) establecieron un 96% de viabilidad de semillas en *A. viscosum* J.R.Forst. y G.Forst. después de dos años de almacenamiento de frutos. Además, las especies de *Adenostemma* tienen crecimiento vegetativo además de reproducción sexual. La parte inferior de los tallos está postrada y enraizada (Koyama 2002; Beentje *et al.* 2005; capítulo II) lo que permite una ocupación vegetativa exitosa de un área a partir de solo unas pocas plántulas.

Las aves como agentes de dispersión de los frutos

Los hallazgos en este capítulo apoyan la hipótesis de que las aves podrían actuar como agentes de dispersión a larga distancia de *A. brasilianum*, teniendo en cuenta la evidencia de adherencia, retención y supervivencia de los frutos. Si bien la dispersión de esta planta vía epiornitocoria ha sido sugerida previamente por autores anteriores (Tabla 5.1), el transporte por simple adhesión debido a la exudación viscosa de los frutos nunca había sido probado hasta ahora. Las aves han sido propuestas como los principales vectores de dispersión de *Adenostemma* con base en su amplia distribución pantropical (Robinson et al. 2009) y la colonización de islas remotas (Price & Wagner 2018). También se presumió que las distribuciones adyacentes, pero no superpuestas, de tres especies de *Adenostemma* del oeste de América del Sur (*A. cuatrecasasii* R.M. King & H. Rob., *A. fosbergii* R.M. King & H. Rob., *A. platyphyllum*) estaban asociadas con patrones de migración de aves (King & Robinson 1974).

Los resultados también aportan información novedosa sobre el tipo de ocupación del sustrato por parte de *A. brasilianum*. La mayoría de la literatura vincula a esta especie con regiones de baja y moderada elevación, el sotobosque forestal, los cinturones forestales de tierras altas y los bordes de los bosques en lugares parcialmente sombreados y húmedos (e.g., King & Robinson 1987, Almeida *et al.* 2004, Moraes & Monteiro 2006). En este sentido, encontré poblaciones de esta especie en el sotobosque sombreado, pero también creciendo en las orillas de pequeños arroyos

con exposición total al sol. Esta diversidad de hábitat podría tener implicaciones importantes para la dispersión de *A. brasilianum*. La comunidad de aves que se alimenta y/o reproduce en sitios abiertos es más variada que la exclusiva del sotobosque sombreado, y las aves acuáticas parecen desempeñar un papel importante en la dispersión de las diásporas (Coughlan *et al.* 2017). Se han reportado al menos 25 especies de aves acuáticas y semiacuáticas para este tipo de ambientes en esta zona (Pagano *et al.* 2012), tales como: Garza Blanca (*Ardea alba*), Garza Mora (*Ardea cocoi*), Garza Bruja (*Nycticorax nycticorax*), Cigüeña Americana (*Ciconia maguari*), Becasa de Mar (*Limosa haemastica*), Chorlo Pampa (*Pluvialis dominica*), Pitotoy Grande (*Tringa melanoleuca*), Cuervillo Cara Pelada (*Phimosus infuscatus*) e Cuervillo de Cañada (*Plegadis chihi*), así como un variado grupo de pollonas y gallaretas (Rallidae) y patos (Anatidae). Cabe destacar que algunas de estas especies (como la Garza Bruja y el Chorlo Pampa) fueron utilizadas específicamente en los experimentos con aves disecadas montadas en posición natural, mientras que otras están estrechamente relacionadas (como las especies del género *Ardea*). Entre ellas, las dos especies de Cuervillos, las garzas o la Cigüeña Americana, pueden desplazarse diariamente decenas de kilómetros hasta sus sitios de cría o descanso, funcionando como posibles vehículos para la dispersión de frutos. Aún más interesante, durante los meses de maduración de los frutos de *A. brasilianum* (abril y mayo; principios de otoño en estas latitudes), algunas de estas aves (la Becasa de Mar, el Chorlo Pampa y el Pitotoy Grande) migran desde estas latitudes meridionales de América del Sur hasta el hemisferio norte, particularmente al norte de Estados Unidos y Canadá, utilizando rutas que cruzan América del Sur y América Central. En este largo viaje, las aves hacen paradas para descansar y alimentarse en diferentes puntos, lo que les brinda oportunidades de desprender los frutos de *A. brasilianum* mientras se acicalan.

No se descartan otros vectores de dispersión además de las aves, aunque esto debería verificarse en estudios posteriores. Por ejemplo, la adherencia al pelaje de mamíferos que pasan puede ser tan eficaz para la dispersión como las aves, y la estrecha asociación de *A. brasilianum* con los cuerpos de agua sugiere que la hidrocoria podría desempeñar un papel en el transporte de los frutos.

Investigaciones futuras proporcionarán más información sobre las especies de aves específicas y sus rutas migratorias para comprender mejor los patrones de dispersión y distribución de *Adenostemma*. Por ejemplo, se podría desarrollar un enfoque integrado que incluya un análisis adicional de la epizoocoria (e.g., captura y reconocimiento de los frutos adheridos de *Adenostemma*, para establecer la relación entre las rutas migratorias de las aves silvestres y la hidrocoria. Además, sería interesante explorar la hipótesis de Ridley (1930) que explicaría la amplia distribución del género debido a la alta movilidad humana entre continentes y al ganado doméstico asociado con estos movimientos. El hecho de que algunas especies de *Adenostemma* se consideren malezas, particularmente en islas (Guerrero & Tye 2009, Whistler 2011), volviéndose dominantes en algunas áreas (Mandal y Joshi 2014) le da más relevancia a este tipo de estudios.

CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES

Conclusiones generales

A continuación, se enumeran las conclusiones generales de esta tesis:

1. Se detalla por primera vez la **morfología y anatomía** del género *Adenostemma* haciendo hincapié en las especies neotropicales.

2. Sobre la base de *Adenostemma brasilianum*, se realiza por primera vez una descripción exhaustiva de la morfología, anatomía y, principalmente, de la histoquímica de la **cipsela y el particular papus** de esta planta. Se aporta nueva información sobre la estructura anatómica del pericarpio y el papus, la disposición espacial de los tricomas del fruto y la ubicación y naturaleza química de su mucílago.

3. Respecto a la **histoquímica** de *A. brasilianum* se demuestra que la cabeza, el anillo basal del papus y las capas externas del fruto (incluidos los tricomas) contienen mucílago, secretado a través de los tricomas glandulares (mixodiasporia). En el capítulo II se postula que la mayoría de las especies del género presentan mixodiasporia debido a la similitud en la morfología externa del fruto y/o del papus. Las sustancias químicas encontradas en el mucílago de *Adenostemma* incluye **pectinas, aceites esenciales, sustancias lipofílicas, taninos y gomas**.

4. Las **13 especies neotropicales** delimitadas son: *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass., *Adenostemma cuatrecasasii* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma flintii* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma fosbergii* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma goyazense* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma harlingii* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma hirtiflorum* Benth., *Adenostemma involucratum* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma platyphyllum* Cass., *Adenostemma suffruticosum* Gardner, *Adenostemma vargasii* R.M.King & H.Rob., *Adenostemma verbesina* (L.) Sch.Bip. y *Adenostemma zakii* R.M.King & H.Rob. Para todas estas especies se incluyeron descripciones detalladas, se ilustraron los principales caracteres morfológicos, se aportaron mapas de distribución, datos ecológicos, fenológicos y usos. Esto es de particular relevancia en un contexto de falta de información detallada de muchos de los géneros de Asteraceae, particularmente aquellos que se distribuyen en la región Neotropical. De manera general, se concluye que la morfología y anatomía no presentaron mayores inconvenientes para distinguir *Adenostemma* de otros géneros de la subtribu, pero el uso de caracteres para la delimitación de especies fue complejo debido a la gran variabilidad intraespecífica.

5. *Adenostemma berteroi* DC. es propuesta como **nuevo sinónimo** de *A. platyphyllum,* antes bajo *A. brasilianum.*

6. Se concluye que no hay motivo para considerar que los tricomas presentes en el eje del estilo -en zona media antes de la bifurcación de las ramas- permitan separar las especies neotropicales de *Adenostemma* de las especies paleotropicales, carácter que había sido señalado por King & Robinson (1987) para este fin. Algo similar se encontró para el número de glándulas pediceladas, carácter que fue muy variable entre las muestras analizadas y que había sido propuesto por King & Robinson (1987) para delimitar especies.

7. Se proporciona por primera vez una clave de identificación para las especies neotropicales de *Adenostemma*. Los **caracteres diagnósticos** más utilizados para la delimitación de especies fueron: hábito, hojas sésiles vs pediceladas, pubescencia, márgenes y forma de la lámina (vegetativos), número de capítulos, número de flores, forma y pubescencia de las corolas, forma de las cipselas, glándulas del papus pediceladas o sésiles, número de glándulas pediceladas. Aunque las características de la cipsela y el papus son muy representativas del género, éstas sólo sirvieron para diferenciar algunas de las especies neotropicales de *Adenostemma*. Se concluye que la pubescencia del cuerpo de la cipsela puede ser un carácter distintivo sólo para especies paleotropicales. En cuanto a las cipselas de las especies neotropicales, todas tienen cubierto el cuerpo con tricomas glandulares, pudiendo ser estos biseriados o multiseriados.

8. Algunas especies fueron fácilmente identificadas como: *A. suffruticosum, A. vargasii* y *A. verbesina*, por poseer varios caracteres diagnósticos. Por otro lado: *A. fosbergii, A. platyphyllum, A. cuatrecasasii* que conforman parte el grupo de especies distribuidas en los Andes de América del Sur y *A. flintii* de América Central, podrían formar un **complejo de especies** con alta variabilidad morfológica, típico de muchos géneros de la tribu Eupatorieae, de reciente evolución.

9. Se identificaron **cuatro áreas de distribución** de las especies neotropicales a partir del agrupamiento de las distribuciones individuales: especies de los Andes de América del Sur, especies del este de América del Sur, especies de América Central y especies de las islas del Caribe.

10. El **análisis cladístico respalda** la **monofilia** del género soportada por la sinapomorfía objetiva: presencia de tricomas moniliformes en el lóbulo de la corola y las sinapomorfías subjetivas apéndice conectival: reducido emarginado-ovado y presencia de tricomas en el eje del estilo. Otro caracter diagnóstico del género es la presencia de tricomas cónicos dispersos en la superficie de las láminas y la forma de la cipsela obovada subtrigonal curvada.

11. Se observa la **tendencia** que en las especies basales del cladograma, los capítulos son más grandes, las filarias, las corolas, las tecas de las anteras y las cipselas son más largas y a

medida que se avanza a las ramas superiores del cladograma se revierte (a excepción de la especie *A. cuatrecasasii*).

12. Las diásporas de *Adenostemma* presentan **adaptaciones para adherirse a los animales** de diversas maneras. Se observa que todo el capítulo está adaptado para el transporte eficaz de sus diásporas. Se detectó que algunas características del fruto, como el receptáculo blando que permite cambios de forma durante la maduración del capítulo, la caída masiva de las corolas y la disposición en forma de paraguas de los frutos sobre el receptáculo, parecen ser mecanismos para evitar la adhesión de los frutos a las corolas o a otras partes del capítulo, y así facilitar la epizoocoria.

13. Frente a las hipótesis de **epiorntiocoria** sugeridas por distintos autores, se llevaron a cabo una serie de experimentos para comprobar la adherencia y retención de los frutos de *Adenostemma brasilianum* a las plumas de aves.

14. En los tres experimentos (plumas individuales, pieles montadas y aves vivas) los frutos se **adhirieron efectivamente a las plumas**. También se demostró que pueden permanecer adheridos durante algún tiempo después de un disturbio (acicalamiento en el caso de los experimentos con aves vivas y corrientes de aire en los otros dos experimentos). Los resultados muestran que los frutos podrían ser transportados durante algún tiempo durante el desplazamiento o migración de un ave, y esto podría llevar a una dispersión efectiva por epiornitocoria.

Proyecciones y comentarios

Quisiera plasmar en este apartado algunas observaciones, comentarios, ideas y proyecciones que surgen de la realización de este trabajo de tesis y considero propicias de incluir si se continúan los estudios del género.

El cladograma obtenido en base a datos morfológicos es una primera perspectiva a las relaciones entre las especies neotropicales, algunas especies paleotropicales y los géneros hermanos de la subtribu Adenostemmatinae. Sin embargo alguno de estos caracteres muestran estados intermedios por lo que se debe llevar a cabo estudios ecológicos, filogeográficos y moleculares para complementar estas relaciones entre especies y géneros. Sería interesante abordar estos nuevos estudios buscando soluciones a las dificultades que plantea el género, como por ejemplo, especies muy restringidas geográficamente y en países distantes, o de las que solo existe el material tipo.

Esta tesis aporta avances en el estudio experimental de la dispersión de las diásporas en *Adenostemma* por adhesión a plumas de aves, pero no se deben descartar otros mecanismos y agentes dispersores. Sería interesante ahondar en la epizoocoria estudiando también la

entomocoria y dispersión por mamíferos, si bien estos serían mecanismos a corta distancia. Además, al ser una especie tan vinculada a arroyos y cursos de agua es conveniente estudiar la hidrocoria.

La distribución pantropical de *Adenostemma*, bastante inusual dentro de la tribu Eupatorieae, debe seguir siendo explorada. Algunos patrones de distribución geográfica como la presencia en islas y las especies que habitan a lo largo de cadenas montañosas como los Andes, pueden ser explicadas por transporte de las diásporas por aves. Sin embargo otras hipótesis deben ser tomadas en cuenta para explicar la presencia de la especie en el Neotrópico y el Paelotrópico (e.g., transporte por balsas).

BIBLIOGRAFÍA

Agharkar S. 1920. Die Verbreitungsmittel der Xerophyten, Subxerophyten und Holophyten des nordwestlichen Indiends und ihre Herkunft. *Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern* 56: 1–41.

Alain H. 1964. *Flora de Cuba V. Rubiales, Valerianales, Cucurbitales, Campanulales y Asterales*. Asociación de Estudiantes de Ciencias Biológicas, Publicaciones, La Habana.

Almeida AM, Prado PI, Lewinsohn TM. 2004. Geographical distribution of Eupatorieae (Asteraceae) in South-eastern and South Brazilian Mountain Ranges. *Plant Ecology* 174: 163–181. https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000046061.41915.d9

Anderberg AA, Baldwin BG, Bayer RG, et al. 2007. Compositae: Compositae Adans., Fam. Pl. 2: 103 (1763), nom. alt. et cons. Asteraceae Martynov, Tekhno-Bot. Slovar: 55 (1820), nom. cons (pp. 61-588). Springer Berlin Heidelberg.

Aoyama Y, Kawakami K, Chiba S. 2012. Seabirds as adhesive seed dispersers of alien and native plants in the oceanic Ogasawara Islands, Japan. *Biodiversity and Conservation* 21: 2787–2801. https://doi.org/10.1007/s10531-012-0336-9

Ardenghi NMG, Giovanni B, Ballerini C, Cauzzi P, Guzzon F. 2016. *Gymnocoronis spilanthoides* (Asteraceae, Eupatorieae), a new naturalized and potentially invasive aquatic alien in S Europe. *Willdenowia* 46: 265–273. https://doi.org/10.3372/wi.46.46208

Baker JG. 1876. Compositae. II. Eupatoriaceae. En: Martius CFP, Eichler AG (eds.). *Flora Brasiliensis*. Vol. 6. Fleischer, Monachii, Lipsiae, pp. 181–376.

Balslev H, Grandez C, Paniagua NY, et al. 2008. Palmas (Arecaceae) útiles en los alrededores de Iquitos, Amazonía Peruana. *Revista Peruana de Biología* 15: 121–132.

Bardón A, Montanaro S, Catalán CAN, Diáz JG, Werner H. 1996. Kauranes and related diterpenes from *Adenostemma brasilianum*. *Phytochemistry* 42: 479–484.

Barreda V, Palazzesi L, Tellería MC. 2008. Fossil pollen grains of Asteraceae from the Miocene of Patagonia: Nassauviinae affinity. *Review of Palaeobotany and Palynology* 151: 51–58. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.02.002

Barreda VD, Palazzesi L, Katinas L, et al. 2012. An extinct Eocene taxon of the daisy family (Asteraceae): evolutionary, ecological and biogeographical implications, *Annals of Botany* 109: 127–134. https://doi.org/10.1093/aob/mcr240

Beentje H, Jeffrey C, Hind DJN. 2005. *Compositae (Part 3)*. En: Beentje HJ, Ghazanfar SA (eds.), Flora of tropical East Africa. Kew: 547–869. Royal Botanic Gardens, Kew.

Beentje H, Williamson J. 2016. *The Kew plant glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Second edition. Richmond, Surrey, UK, Kew Publishing.

Bentham G. 1866. *Adenostemma*. En: *Flora australiensis*, vol. 3: 462–463. L Reeve & Co: Covent Garden.

Bentham G, Hooker JD. 1873. *Genera Plantarum 2*. Lovell Reeve & Co., Londres. 554 pp.

Bernal R, Gradstein SR, Celis M. 2016. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* /1 ed- Bogotá : Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia.

Biggs N, Hind DJN. 2013. *Sciadocephala gracieliae* (Compositae: Eupatorieae: Adenostemmatinae): a new species from Mato Grosso State, and a new generic record for Brazil. *Kew Bull* 68: 309–315. https://doi.org/10.1007/s12225-013-9458-9

Blair S, Madrigal B. 2005. Solanaceae. En: Blair-Trujillo S, MADRIGAL B, eds. *Plantas antimaláricas de Tumaco: Costa Pacífica Colombiana*. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia. Pp. 266-270.

Blume CL. 1825. *Bijdragen tot de flora van Nederlandsch Indië*. Batavia, Ter Lands Drukkerij.

Brako L, Zarucchi JL. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 45: 1–1286.

Bohm BA, Stuessy TF. 2001. *Flavonoids of the Sunflower Family (Asteraceae)*. Springer Science & Business Media. Wien, New York. 840 pp.

Bremer K, Anderberg AA, Karis PO, Lundberg J. 1994. *Tribe Eupatorieae*. En: Asteraceae: Cladistics and Classification. Timber Press, Inc., Portland, OR, pp. 625–680.

Brenan JPM. 1954. Adenostemma caffrum var. asperum. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 8: 463.

Brown KSJr. 1984. Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista Brasileira de Bio*logia 44: 435–446.

Bullock SH, Primack RB. 1977. Comparative experimental study of seed dispersal on animals. *Ecology* 58: 681–686.

Burger AE. 2005. Dispersal and germination of seeds of Pisonia grandis, an Indo-Pacific tropical tree associated with insular seabird colonies. Journal of Tropical Ecology 21: 263–271

Burns KC. 2013. Comparative ecology of bird-pollinated and bird-dispersed New Zealand plants. *New Zealand Journal of Botany* 51: 206–212. https://doi.org/10.1080/0028825X.2013.804848

Burrows CJ. 1994. The seeds always know best. *New Zealand Journal of Botany* 32: 349–363. https://doi.org/10.1080/0028825X.1994.10410478

Cabrera AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1–42.

Cabrera AL, Holmes W, McDaniel S. 1996. *Compositae III.* En: Spichiger R, Ramella L (eds.), Flora del Paraguay 25. Missouri Botanical Garden, USA.

Carlquist S. 1967. The biota of long-distance dispersal (V). Plant dispersal to Pacific Islands. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 94: 129–162.

Carlquist S. 1974. *Island biology*. New York: Columbia University Press.

Carlquist S. 1976. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. Aliso 8: 465–492.

Cassini AHG. 1822. Adenostemma brasilianum. En: Cuvier, GF. *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, ed. 2, 25: 363.

Chapman FR. 1891. The outlying islands south of New Zealand. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute* 23: 491–522.

Chau MM, Chambers T, Weisenberger L, Keir M, Kroessig TI, Wolkis D, Kam R, Yoshinaga AY. 2019. Seed freeze sensitivity and ex situ longevity of 295 species in the native Hawaiian flora. *American Journal of Botany* 106: 1248–1270. https://doi.org/10.1002/ajb2.1351

Cheng PC, Hufford CD, Doorenbos NJ. 1979. Isolation of 11-hydroxylated kauranic acids from *Adenostemma lavenia*. *Journal of Natural products* 42: 183–186.

Christ AL, Saraiva DD, Nakajima JN, Ritter MR. 2023. Morphometric studies suggest taxonomic changes in a species complex in Chromolaena (Asteraceae, Eupatorieae, Praxelinae). *Acta Botanica Brasilica* 37: e20220126. https://doi.org/10.1590/1677-941X-ABB-2022-0126

Chmielewski M, Eppley S. 2022. Species-specific interactions in avian– bryophyte dispersal networks. *Royal Society Open Science* 9: 211230. https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c. 5776805

Choi CY, Nam HY, Chae HY. 2010. Exotic seeds on the feathers of migratory birds on a stopover island in Korea. *Journal of Ecology and Field Biology* 33: 19–22. https://doi.org/10.5141/JEFB.2010.33.1.019

Chowdhury A, Chowdhury M, Das AP. 2013. Transcontinental migration of Brazilian *Adenostemma suffruticosum* Gardner (Asteraceae) to India in the Northern Hemisphere. *Pleione* 7: 589–593.

Colombo PM, Rascio N. 1977. Ruthenium red staining for electron microscopy of plant material. *Journal of Ultrastructure Research* 60: 135–9. https://doi.org/10.1016/s0022-5320(77)80060-9

CWG. 2025. Compositae Working Group. Global Compositae Database. https://www.compositae.org/gcd Acceso: 13 de junio de 2025. https://doi.org/10.14284/411

Cosa MT, Dottori N, Stiefkens L, et al. 2014. Aplicación de técnicas de histología vegetal a la resolución de diversos problemas. Laboratorio de Morfología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, 133 pp.

Costa JM, Ramos JA, da Silva LP, Timoteo S, Araujo PM, Felgueiras MS, Rosa A, Matos C, Encarnação P, Tenreiro PQ, Heleno RH. 2013. Endozoochory largely outweighs epizoochory in migrating passerines. *Journal of Avian Biology* 45: 59–64. https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.00271.x

Cotgreave P, Clayton D. 1994. Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. *Behaviour* 131: 171–187. https://doi.org/10.1163/156853994X00424

Coughlan NE, Kelly TC, Jansen MAK. 2014. Mallard duck (*Anas platyrhynchos*) mediated dispersal of Lemnaceae: A contributing factor in the spread of invasive *Lemna minuta*? *Plant Biology* 17: 108–114. https://doi.org/10.1111/plb.12182

Coughlan NE, Kelly TC, Davenport J, Jansen MAK. 2017. Up, up and away: Bird mediated ectozoochorous dispersal between aquatic environments. *Freshwater Biology* 62: 631–648. https://doi.org/10.1111/fwb.12894

Couvreur M. 2005. Epizoochorous seed dispersal by large herbivores. D. Phil. Thesis, Ghent University.

Couvreur M, Verheyen K, Vellend M, Lamoot I, Cosyns E, Hoffmann M, Hermy M. 2008. Epizoochory by large herbivores: Merging data with models. *Basic and Applied Ecology* 9: 204–212. https://doi.org/10.1016/j.baae.2006.12.002

D'Ambrogio A. 1986. Manual de técnicas en histoquímica vegetal. Buenos Aires: Ed. Hemisferio Sur.

Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: Murray.

De Candolle AP. 1834. *Adenostemma*. En: Wight R (ed.) Contributions to the Botany of India: 8–9. Allen & Co, Parbury, Londres.

De Candolle AP. 1836. Prodromus systematis naturalis Vol. 5. Treuttel & Würtz, Paris (1825-27).

DeVore ML. 1995. The place and time of origin of the Asteraceae, with additional comments on the Calyceraceae and Goodeniaceae. En: Hind, D.J.N., Jeffrey, C. & Pope, G.V (eds.), Advances in Compositae Systematics: 23–40. Royal Botanic Gardens, Kew.

Dillon MO, Harriman NA, Turner BL, et al. 2001. Asteraceae Dumort. Pp. 271–393 in W.D. Stevens et al. (eds.), Flora de Nicaragua. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 85(1).

Don D, Hamilton F, Wallich N. 1825. Prodromus florae Nepalensis: sive Enumeratio vegetabilium quae in itinere per Nepaliam proprie dictam et regiones conterminas, ann. 1802-1803. J. Gale, Londres.

Dosil Hiriart FD, Katinas L, Segura LN. 2023. The fruit dispersion of *Adenostemma brasilianum* (Asteraceae) by birds: an experimental approach. *New Zealand Journal of Botany* 2023:1–16. https://doi.org/10.1080/0028825x.2023.2278622

Dosil-Hiriart F, Fernández MP, Segura LN, Katinas L. 2024. Myxodiaspory in *Adenostemma brasilianum* (Asteraceae): morphological and histochemical strategies for diaspores dispersion. Botanical Journal of the Linnean Society 207: 389–405.

Ekeke C, Mensah SI. 2015. Comparative anatomy of midrib and its significance in the taxonomy of the Family Asteraceae from Nigeria. *Journal of Plant Sciences* 10: 200-205. https://doi.org/10.3923/jps.2015.200.205

Engelbrecht M, García-Fayos P. 2012. Mucilage secretion by seeds doubles the chance to escape removal by ants. *Plant Ecology* 213: 1167–1175. https://doi.org/10.1007/s11258-012-0074-9

Farmer AR, Holmes T, Pitelka FA. 2020. Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*), version 1.0. En: Billerman SM (ed.), Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. https://doi.org/10.2173/bow.pecsan.01

Fauzan A, Praseptiangga D, Hartanto R, Pujiasmanto B. 2018. Characterization of the chemical composition of *Adenostemma lavenia* (L.) Kuntze and *Adenostemma platyphyllum* Cass. IOP Conf. Series: *Earth and Environmental Science* 102: 012029. https://doi.org/10.1088/1755-1315/102/1/012029

Fawcett W, Corfe BO, Rendle AB, Wood HA, British Museum (Natural History). (1936). Flora of Jamaica, containing descriptions of the flowering plants known from the island (7) 167-168. Trustees of the British Museum. https://www.biodiversitylibrary.org/item/61190.

Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. https://doi.org/10.2307/2408678

Filippov AE, Gorb E, Gorb SN. 2017. Radial arrangement of apical adhesive sites promotes contact self-alignment of fruits in Commicarpus plants (Nyctaginaceae). *Scientific Reports* 7: 10956. https://doi.org/10.1038/s41598-017-10567-9.

Flora do Brasil. 2020. *Adenostemma*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponible en: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB15930>. Acceso: 13 de marzo 2025. https://doi.org/10.14284/411

Forster G. 1786. Florulae Insularum Australianum Prodromus. Dieterich: Gottingen.

Forster JR, Forster G. 1775. Characters generum plantarum, quas in itinere ad insulas maris Australis: collegerunt, descripserunt, delinearunt, annis 1772-1775. White B, Cadell T, Elmsly P. London. 228 pp.

Fosberg RR, Sachet MH. 2008. Flora of Micronesia, 4: Caprifoliaceae-Compositae. *Smithsonian Contributions to Botany* 46: 1–71.

Freire SE, Espinar AL. 2014. *Adenostemma* (Asteraceae). En: Zuloaga FO, Belgrano MJ, Anton AM (eds.), *Flora Argentina: Flora Vascular de la República Argentina* 7: 302–304. Estudio Sigma SRL, Buenos Aires.

Funk VA, Susanna A, Staussy TF, Bayer RJ. 2009. *Systematics evolution and biogeography of compositae international association for plant taxonomy*. Viena, Austria. 1001 pp.

Gao TG, Liu Y. 2007. Gymnocoronis, a new naturalized genus of the tribe Eupatorieae, Asteraceae in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 45: 329–332.

Gardner G. 1847. Adenostemma suffruticosum en: Hooker WJ London: Journal of Botany 6: 433.

GBIF. 2023. GBIF.org Home Page. Disponible en https://www.gbif.org. Acceso: 1 abril 2023.

Gedalovich E, Kujit J, Carpita NC. 1988. Chemical composition of viscin, an adhesive involved in dispersal of the parasite *Phoradendron californicum* (Viscaceae). *Physiological and Molecular Plant Pathology* 32: 61–76. https://doi.org/10.1016/S0885-5765(88)80006-7

Gedalovich-Shedletzky E, Delmer DP, Kuijt J. 1989. Chemical composition of viscin mucilage from three mistletoe species: a comparison. *Annals of Botany* 64: 249–252. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087838

Godinho MAS, Mantovani-Alvarenga E, Faria-Vieira M. 2011. Germinação e qualidade de sementes de *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass., Asteraceae nativa de sub-bosque de floresta atlântica. *Revista Árvore* 35: 1197–1205.

Goloboff PA, Farris JS, Källersjö M, Oxelmann B, Ramirez M, Szumik C. 2003. Improvements to resampling measures of group support. Cladistics 19: 324–332. https://doi:10.1111/j.1096-0031.2003.tb00376.x.

Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24(5): 774–786. https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x

Goloboff PA, Catalano SA. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. Wiley Blackwell Publishing, Inc. Cladistics 32: 221–238. https://doi.org/10.1111/cla.12160

Grierson AJ. 1972. Critical notes on the Compositae. *Ceylon Journal of Science (Biological Science)* 10: 42–60.

Grierson AJ. 1980. *Adenostemma*. Pp. 137–140 en Dassanayake MD, Fosberg FR (eds.), A *revised handbook of the flora of Ceylon, vol. 1*. Balkema, Rotterdam.

Grisebach, AHR. 1860. Plantae wrightianae e Cuba orientali. Pars I. Ex. Mem. Acad. Amer. Scient. et Artium, nov. ser., 8:153-192.

Grossi MA, Viera-Barreto JN, Plos A, Rodríguez-Cravero JF, Forte NB, Gutiérrez DG, Sancho G. 2020. Providing tools for the reassessment of Eupatorieae (Asteraceae): Comparative and statistical analysis of reproductive characters in South American taxa. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 46: 125566. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125566

Guerrero AM, Tye A. 2009. Darwin's finches as seed predators and dispersers. *The Wilson Journal of Ornithology* 121: 752–764. https://doi.org/10.1676/09-035.1

Hamill FA, Apio S, Mubiru NK, et al. 2000. Traditional herbal drugs of southern Uganda. International Journal of Ethnopharmacol 70: 281–300.

Harris JG, Harris MW. 2001. *Plant identification terminology: An illustrated glossary*. 2da ed. Spring Lake Publishing, Spring Lake, Utah. 216 pp.

Hattori EKO, Nakajima JN. 2011. *Asteraceae from Panga Ecological Reserve, Uberlandia, Minas Gerais, Brazil*. Hoehnea , Vol.38 (2). 44 pp.

Hedberg O. 1970. Evolution of the Afroalpine flora. *Biotropica* 2: 16–23.

Hernández-Brito D, Romero-Vidal P, Hiraldo F, Blanco G, Díaz-Luque JA, Barbosa JM, Symes CT, White TH, Pacífico EC, Sebastián-González E, Carrete M, Tella JL. 2021. Epizoochory in parrots as an overlooked yet widespread plant–animal mutualism. *Plants* 10: 760. https://doi.org/10.3390/plants10040760

Herrera CM. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: The case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132–141. https://doi.org/10.2307/3544054

Hickey LJ. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. Bol. Soc. Ar. Bot 16: 1–26.

Hildebrand F. 1872. Ueber die Verbreitungsmittel der Compositenfrüchte. *Botanische Zeitung* 30: 1–14.

Hind DJN. 2015. *An annotated preliminary checklist of the Compositae of Bolivia ed 2*. The Herbarium, Library, Art & Archives, Royal Botanic Gardens, Kew.

Hind DJN, Robinson H. 2007. Tribe Eupatorieae. En: Kubitzki K (ed.) *The families and genera of vascular plants 8*. Springer, Berlin, Alemania, pp. 510–574.

Hoeltgebaum MP, Montagna T, Lando AP, Puttkammer C, Orth AI, Guerra MP, Dos-Reis MS. 2018. Reproductive Biology of Varronia curassavica Jacq. (Boraginaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90: 59–71. https://doi.org/10.1590/0001-3765201820160273

Idárraga PA, Callejas R. 2011. Análisis florístico de la vegetación del Departamento de Antioquia. En: Idárraga A, Ortiz RC, Callejas R, Merello M (eds.). *Flora de Antioquia: catálogo de las plantas vasculares*. vol. II. Programa Expedición Antioquia-2103. Series Biodiversidad y Recursos Naturales. Universidad de Antioquia, Missouri Botanical Garden & Oficina de planeación departamental de la gobernación de Antioquia, Editorial D'Vinni, Bogotá, Colombia.

Jensen WA. 1962.Histochemistry: Principles and Practice. W. H. Freeman and Company. San Francisco, USA.

Johansen DA. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co. New York.

Katinas L. 2025. Trichomes in Asteraceae: names standardization and a unified classification. Botanical Review 91: 1–50. https://doi.org/10.1007/s12229-024-09311-6

Katinas L, Gutiérrez DG, Grossi MA, Crisci JV. 2007. Panorama de la familia Asteraceae (= Compositae) en la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42: 113–129.

Katinas L, Crisci JV, Hoch P, Tellería MC, Apodaca MJ. 2013. Trans-oceanic dispersal and evolution of early composites (Asteraceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 269–280.

Katinas L, Funk VA. 2020. An updated classification of the basal grade of Asteraceae (= Compositae): from Cabrera's 1977 tribe Mutisieae to the present. *New Zealand Journal of Botany* 58: 67–93. https://doi.org/10.1080/0028825X.2020.1718168

Kim JE, Kim S-C, Jang JE, Gil HY. 2023. Complete chloroplast genome sequence of *Adenostemma madurense* (Asteraceae). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 16: 710–714. https://doi.org/10.1016/j.japb.2023.01.005

King RM, Robinson H. 1974. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae). CXXVII. Additions to the American and Pacific Adenostemmatinae. *Adenostemma*, *Gymnocoronis* and *Sciadocephala*. *Phytologia* 29: 1–20.

King RM, Robinson H. 1980. Phytogeographical patterns in the tribe Eupatorieae (Asteraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19: 45–52.

King RM, Robinson H. 1987. *The genera of the Eupatorieae (Asteraceae)*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. 581 pp.

King RM, Robinson H. 1983. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae). CCXVII. Three new species of Adenostemma. *Phytologia* 54: 29–35.

King RM, Robinson H. 1994. New species of *Adenostemma*, *Ayapana* and *Brickelliastrum* from México, Paraná, and Ecuador, and new combination in *Grosvenoria* (Eupatorieae: Asteraceae). *Phytologia* 76: 14–18.

King RM, Kyhos DW, Powell AM, Raven PH, Robinson H. 1976. Chromosome numbers in Compositae. XIII. Eupatorieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 862.

Kiviniemi K, Telenius A. 1998. Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: Seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography* 27: 106–118. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00664.x

Koorders SH. 1912. Excursionsflora von Java, vol. 3: 316–317. (G.Fischer: Jena).

Koster JT. 1935. The Compositae of the Malay Archipelago. *Blumea* 1: 351–536.

Koster JT. 1966. The Compositae of New Guinea. 1. Nova Guinea. *Botany* 24: 497–614.

Koyama H. 2002. Taxonomic studies in the Compositae of Thailand 14. Tribe Eupatorieae. *Bulletin of Natural Science* 28: 49–60.

Kreitschitz A. 2009. Biological properties of fruit and seed slime envelope how to live, fly, and not die. En: Gorb SN (ed.), *Functional surfaces in biology*. Volumes 1-2. Berlin: Springer; p. 11–30.

Kreitschitz A, Kovalev A, Gorb SN. 2021. Plant seed mucilage as a glue: Adhesive properties of hydrated and dried-in-contact seed mucilage of five plant species. *International Journal of Molecular Science* 22: 1443. https://doi.org/10.3390/ijms22031443

Kumar JB, Kumar MS. 2013. A general idea about phytomelanin layer in some Compositae. *Indian Journal of Plant Sciences* 2: 44–8.

León-Yánez S, Valencia-Reyes R, Pitman NCA, Endara L, Ulloa-Ulloa C, Navarrete H. 2011. *Libro Rojo Pl*. Endémic. Ecuador, 2 ed. 1–957. Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

Luque R, Sousa HC, Kraus JE. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972)-modificado- e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8GX. *Acta Botanica Brasilica* 10: 199–212. https://doi.org/10.1590/S0102-33061996000200001

Maeda M, Suzuki M, Fuchino H, *et al.* 2022. Diversity of *Adenostemma lavenia*, multi-potential herbs, and its kaurenoic acid composition between Japan and Taiwan. *J Nat Med.* 76 (1):132-143. doi: 10.1007/s11418-021-01565-3.

Mandal G, Joshi SP. 2014. Invasion establishment and habitat suitability of *Chromolaena odorata* (L.) King and Robinson over time and space in the western Himalayan forests of India. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 7: 391–400. https://doi.org/10.1016/j.japb.2014.09.002 2

Mandel JR, Dikow RB, Siniscalchi CM, et al. 2019. A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae, Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 116: 14083-14088. https://doi.org/10.1073/pnas.1903871116

Marques D, Marzinek J, De-Paula OC. 2021. A new report of phytomelanin in cypselae of Vernonieae: The case of the type species of *Lychnophora* Mart. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 93: e20210204. https://doi.org/10.1590/0001-3765202120210204

Mattfeld J. 1938. Compositae. In: L. Diels (ed.), Neue Artenaus Ecuador. Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 14 (Nr. 121): [25 – 41] 41 – 44.

McMullen CK. 1986. Seed germination studies of selected Galapagos Islands angiosperms. *Noticias de Galápagos* 44: 21–24.

Miquel FAW. 1856. *Adenostemma*. En: van den Post CG, Fleischer F (eds.). *Flora Indiae Batavae [Flora van Nederlandsch Indië]* vol. 2. Amsterdam, Pp. 23–26.

Mirhosseini H, Amid BT. 2012. A review study on chemical composition and molecular structure of newly plant gum exudates and seed gums. *Food Research International* 46: 387–98. https://doi.org/10.1016/j.foodres.2011.11.017

Monteiro WR, de Moraes Castro M, Mazzoni-Viveiros SC et al. 2001. Development and some histochemical aspects of foliar glandular trichomes of *Stevia rebaudiana* (Bert.) Bert. – Asteraceae. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 349–57. https://doi.org/10.1590/S0100-84042001000300013

Moraes MD, Monteiro R. 2006. A família Asteraceae na planície litorânea de Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. *Hoehnea* 33: 41–78.

Moreira-Muñoz A, Monge M, Grossi MA, Ávila FA, Morales-Fierro V, Heiden G, Britto B, Beck S, Nakajima JN, Salgado VG, Rodrıíguez-Cravero JF and Gutiérrez DG. 2024. South America holds the greatest diversity of native daisies (Asteraceae) in the world: an updated catalogue supporting continental-scale conservation. *Frontiers in Plant Science* 15: 1393241. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1393241

Montúfar R, Pitman N. 2003. *Adenostemma zakii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2003: e.T43098A10771710.

Muranaka M, Ishii J, Miyawaki S, Washitani I. 2005. Vascular plants to be designated as invasive alien species according to the invasive alien species act of Japan. *Japanese Journal of Conservation Ecology* 10: 19–33.

Muravnik L, Kostina OV, Mosina AA. 2019. Glandular trichomes of the leaves in three *Doronicum* species (Senecioneae, Asteraceae): morphology, histochemistry, and ultrastructure. *Protoplasma* 256: 789–803. https://doi.org/10.1007/s00709-018-01342-2

Mutis JC. 2008. Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada (1783–1816). Tomo 46: 5–7. Cultura hispánica, Madrid.

Najibufahmi M, Walid M, Azizah D. 2019. Optimization of microwave assisted extraction of phenolic compounds from leaves of *Adenostemma lavenia* (L.) Kuntze. *Jurnal Farmasi Indonesia* 16: 34–41.

Nash DL, Williams LO. 1976. Flora of Guatemala. Fieldiana Bot. 24: 466.

Nesom GL, 1989. Review: the genera of the Eupatorieae (Asteraceae) by R.M King and H. Robinson. Syst. Bot. 14, 263–266.

Nixon K. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, Nueva York, EEUU

Novara LJ, Freire SE. 2011. *Flora del Valle de Lerma: Asteraceae* Bercht & J. Presl. Herbario del Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. Pp 1–104.

Nurlela N, Nurfalah R, Ananda F, Ridwan T, Ilmiawati A, Nurcholis W, Takemori H, Batubara I. 2022b. Variation of morphological characteristics, total phenolic, and total flavonoid in Adenostemma lavenia, A. madurense, and A. platyphyllum. Biodiversitas, 2022b; 23(8) :3999– 4005.

Nurlela N, Badrunanto-Ilmiawati A, Nurcholis W, Takemori H, Batubara I. 2023. The medicinal potential of plants from the *Adenostemma* genus. *Journal of Applied Pharmaceutical Science* 13: 1–11. https://doi.org/10.7324/JAPS.2023.95766

Orchard AE. 2011. A review of Australian *Adenostemma* JR Forst & G Forst (Asteraceae: Eupatorieae).*Telopea* 13: 341–348.

Pagano LG, Jordan EA, Areta JI, Jensen RF, Roesler I. 2012. Aves de la Reserva Natural Punta Lara. En: Roesler I, Agostini MG (eds.). *Inventario de los Vertebrados de la Reserva Natural Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina*. Temas de Naturaleza y Conservación. Monografía nº 8. Buenos Aires, Argentina: Aves Argentinas, Asociación Ornitológica del Plata; p. 97–143.

Palazzesi L, Pellicer J, Barreda VD, et al. (2022). Asteraceae as a model system for evolutionary studies: from fossils to genomes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 200: 143–164. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac032

Pandey AK, Singh RP. 1989. Development and structure of seeds and fruits in Compositae: Tribe Eupatorieae. Journal. The Indian Botanical Society 62: 276–281.

Pandey AK, Dhakal MR. 2001. Phytomelanin in Compositae. *Current Science* 80: 933–940.

Panero JL, Crozier BS. 2016. Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 99: 116–132. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.007

Panigrahi G. 1975. The Genus *Adenostemma* (Compositae) in the Indian Region. *Kew Bulletin* 30: 647–655.

Parkin J. 1900. Observations in latex and its functions. Annals of Botany 14: 193–214. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.

Porteners MF. 1992. *Adenostemma*. En: Harden GJ (ed.). *Flora of New South Wales*, vol 3: 148–149. University of NSW Press, Kensington.

POWO. 2024. Plants of the World Online. Royal Botanic Gardens, Kew. Accesible en https://powo.science.kew.org. Acceso: 12 de noviembre de 2024.

Predre-Rodríguez M, Herrera-Oliver P & Cejas-Rodríguez F. 1999. Actualización de las especies comprendidas en el Volumen V de la obra “Flora de Cuba” (1964): Caprifoliaceae a Asteraceae. *Acta Bot.Cub.* 142.

Price JP, Wagner WL. 2004. Speciation in Hawaiian angiosperm lineages: Cause, consequence, and mode. Evolution. 58:2185–2200. https://doi.org/10.1554/03-498

Price JP, Wagner WL. 2018. Origins of the Hawaiian flora: Phylogenies and biogeography reveal patterns of long-distance dispersal. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 600–620. https://doi.org/10.1111/jse.12465

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Vienna: Foundation for Statistical Computing. https://http://wwwr-projectorg/.2020.

Razi BA. 1950. A contribution towards the study of the dispersal mechanisms in flowering plants of Mysore (South India). *Ecology* 31: 282–286. https://doi.org/10.2307/1932393

Ridley HN. 1930. *Dispersal of plants throughout the world*. Ashford: L. Reeve and Co. Ltd.

Rivera VL, Panero JL, Schilling EE, et al. 2016. Origins and recent radiation of Brazilian Eupatorieae (Asteraceae) in the eastern Cerrado and Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 97: 90–100. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.11.013.

Robinson BL. 1913 A generic key to the Compositae-Eupatorieae. *Contributions from the gray Herbarium of Harvard University, New series* 42: 429–437.

Robinson H. 2008. Compositae. En: Harling G, Persson C (eds.). Flora of Ecuador, Volume 83, Part 190. Botanical Institute, Goteborg University.

Robinson H, Schilling EE. & Panero JL. 2009. *Eupatorieae*. En: Funk VA, Susanna A, Stuessy TF. & Bayer RJ. (Eds.) Systematic, Evolution and Biogeography of Compositae. IAPT, Washington, pp. 731–744.

Rodríguez-Cravero JF, Grossi MA, Salgado V, Gutiérrez DG. 2024. Solving taxonomic species complexes of Stevia (Eupatorieae, Asteraceae) in southern central Andes: a morphometric and statistical approach. Australian Systematic Botany 37: SB23023. https://doi.org/10.1071/SB23023

Robinson H, Schilling E, Panero JL. 2009. Eupatorieae. En: Funk VA, Susanna A, Stuessy TF, Bayer RJ (eds.). *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Vienna: International Association for Plant Taxonomy. Pp. 731–744.

Sæther OA. 1983. The canalized evolutionary potential: inconsistencies in phylogenetic reasoning. *Systematic Zoology* 32: 343–359.

Sakai AK, Wagner WL, Ferguson DM, Herbst DR. 1995. Origins of dioecy in the flowering plants of the Hawaiian Islands. *Ecology* 76: 2517–2529. https://doi.org/10.2307/2265825

Schultz-Bipontinus CH. 1863. Geschichte der Gattung Lychnophora. *Pollichia* 20: 329–439.

Scott RW. 1985. Microcharacters as generic markers in the Eupatorieae. Taxon 34, 26–30.

Shafira AE, Aziz SA, Farid M, Ridwan T, Batubara I. 2024. Effect of light intensities and nitrogen fertilizer doses on growth, phenolic, and flavonoid production of *Adenostemma lavenia*. *Jurnal teknik pertanian Lampung* 13: 113–122.

Silva JZD, Reis MSD. 2019. Consumption of *Euterpe edulis* fruit by wildlife: implications for conservation and management of the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91: e20180537. https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180537

Siri A, Donato M. 2015. Phylogenetic analysis of the tribe Macropelopiini (Chironomidae: Tanypodinae): Adjusting homoplasies. *Zoological Journal of the Linnean Society* 174: 74–92. https://doi.org/10.1111/zoj.12228

Smith AC. 1991. *Adenostemma.* Flora Vitiensis nova, vol. 5: 291–295. National Tropical Botanical Garden: Hawaii.

Smith LRI, Richardson M. 2011. Fuegian plants in Antarctica: natural or anthropogenically assisted immigrants?. Biological Invasions 13: 1–5. https://doi.org/10.1007/s10530-010-9784-x

Sorensen AE. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17: 443–463. https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002303

SpeciesLink, 2025. *Adenostemma* en: https://specieslink.net/search/

Stanley TD. 1986. *Adenostemma*. En: Stanley TD, Ross EM (eds.) *Flora of south eastern Queensland* (2). Queensland Herbarium, Brisbane. 503 pp.

Stevens WD, Ulloa-Ulloa C, Pool A, Montiel OA. 2001. Flora de Nicaragua. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85: 284–285.

Susanna A, Baldwin BG, Bayer RJ, et al. 2020. The classification of the Compositae: A tribute to Vicki Ann Funk (1947–2019). *Taxon* 69: 807–814. https://doi.org/10.1002/tax.12235

Swartz O. 1788. Nova genera and species plantarum: seu, Prodromus descriptionum vegetabilium, maximam partem incognitorum quæ sub itinere in Indiam Occidentalem annis 1783-87 (Vol. 25).

Taylor BW. 1954. An example of long distance dispersal. *Ecology* 35: 369–372. https://doi.org/10.2307/1931046

Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299–1307. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x

Tippery NP, Schilling EE, Panero JL, Les DH, Williams CS. 2014. Independent Origins of Aquatic Eupatorieae (Asteraceae). Systematic Botany 39: 1217–1225.

Trakhtenbrot A, Nathan R, Perry G, Richardson DM. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11: 173–181.

Trimen H. 1895. A hand-book of the flora of Ceylon: Containing descriptions of all the species of flowering plants indigenous to the island, and notes on their history, distribution and uses, with an atlas of plates illustrating some of the more interesting species. Part III. Valerianaceae-Balanophoraceae. London: Dulau & Co.

Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, et al. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Koeltz Botanical Books.

Turner BL, Irwin HS. 1960. Chromosome numbers in the Compositae. II. Meiotic counts for fourteen species of Brazilian Compositae. *Rhodora* 62: 122–126.

Valentin-Silva A, Godinho MAS, Vieira MF. 2016. Life history of *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass. (Eupatorieae, Asteraceae): A psychophilous herbaceous species of the Brazilian Atlantic Forest understory. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 143: 87–92. http://www.jstor.org/stable/26305740

Vásquez-Martínez R, Rudas-Lleras A, Taylor CM, et al. 1997. Flórula de las reservas biológicas de Iquitos, Perú : Allpahuayo-Mishana, Explornapo Camp, Explorama Lodge. Missouri Botanical Garden. https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/196742

Viera-Barreto JN, Pliscoff P, Donato M, Sancho G. 2018. Disentangling morphologically similar species of the Andean forest: integrating results from multivariate morphometric analyses, niche modelling and climatic space comparison in Kaunia (Eupatorieae: Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 259–272 https://doi.org/10.1093/botlinnean/box092

Viera-Barreto JN, Sancho G. 2018. Taxonomic revision of Kaunia R. M. King & H. Rob. (Eupatorieae, Asteraceae), an andean genus with presence in eastern South America. Annals of the Missouri Botanical Garden 104: 664–703.

Vitoz P, Engler R. 2007. Seed dispersal distnaces: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117: 109–124. https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8

Vogel S. 1990. The Role of Scent Glands in Pollination, 1st edn. Washington, DC: Smithsonian Institution, 1990.

Walker TA. 1991. Pisonia islands of the Great Barrier Reef. Part I. The distribution, abundance and dispersal by seabirds of Pisonia grandis. *Atoll Research Bulletin* 350: 1–23. https://doi.org/10.2307/1931046

Webb CJ, Sykes WR, Garnock-Jones PJ, Brownsey PJ. 1995.Checklist of dicotyledons, gymnosperms, and pteridophytes naturalized or casual in New Zealand: additional records 1988–1993. *New Zealand Journal of Botany* 33: 151–182.

Weber J, Panetta FD, Preston C, Watts JH, Crossman ND. 2006. Weed risk assessment of the DEH Alert List and other non-native plant species. 15th Australian weeds conference, papers and proceedings, Adelaide, South Australia, 24–28 September 2006: Managing weeds in a changing climate. Torrens Park, South Australia: Weed Management Society of South Australia. Pp. 739–742.

Western TL. 2012. The sticky tale of seed coat mucilages: production, genetics, and role in seed germination and dispersal. *Seed Science Research* 22: 1–25. https://doi.org/10.1017/S0960258511000249

Whistler WA. 1983. The flora and vegetation of Swains Island. *Atoll Research Bulletin* 262: 1–25. https://doi.org/10.5479/si.00775630.262.1

Whistler A. 2011. *The rare plants of Tonga*. Report prepared for the Tonga Trust Ltd. Hawaii. Honolulu: Conservations International and Critical Ecosystem Partnership Fund. 173 pp.

WFO. 2024: World Flora Online. Version 2024 November. Accesible en: http://www.worldfloraonline.org. Acceso: 12 de noviembre 2024

Yapp RH. 1906. Fruit-dispersal in *Adenostemma viscosum*: A biological study. *Annals of Botany* 20: 311–316. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a089102

Xia M & Li Y. 2021. Complete chloroplast genome sequence of Adenostemma lavenia (Asteraceae) and phylogenetic analysis with related species. Mitochondrial DNA Part B. 6. 2134-2136. 10.1080/23802359.2021.1944369.

Zarlavsky GE. 2014. Histología vegetal: técnicas simples y complejas. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica, 2014.