



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

ESTUDIOS FILOGENÉTICOS, EVOLUTIVOS Y BIOGEOGRÁFICOS EN GALIANTHE (RUBIACEAE)



**LIC. FLORENTÍN
JAVIER ELIAS**

DIRECTOR: DR. ROBERTO MANUEL SALAS
CO-DIRECCIÓN: DR. ANDRÉ OLMOS SIMÕES
SUB-DIRECCIÓN: DRA. ELSA LEONOR CABRAL



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

**ESTUDIOS FILOGENÉTICOS, EVOLUTIVOS Y
BIOGEOGRÁFICOS
EN *GALIANTHE* (RUBIACEAE)**

Lic. Javier Elías Florentín

Director: Dr. Roberto Manuel Salas

Co-dirección: Dr. André Olmos Simões

Sub-dirección: Dra. Elsa Leonor Cabral

2021

*Dedico esta tesis a mi **familia**, principalmente a Fito, Rita, y Mariela. Sin su amor incondicional, su apoyo y aliento nunca hubiese logrado llegar hasta aquí.*

El éxito es el resultado de la perfección, del trabajo duro, de aprender de los fracasos, de la lealtad y de la persistencia.

-Colin Powell.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por su constante apoyo y aliento, por su incondicional cariño de todos los días, agradezco tenerlos en mi vida.

A mis padres Rita y Fito, gracias por su amor incondicional, por su confianza, sacrificio y trabajo; por haberme brindado todo lo que estuvo a su alcance y por enseñarme que todo se logra con humildad, dedicación y esfuerzo.

A Mariela, infinitas gracias!!! Por acompañarme en todas las etapas de este proyecto, por escucharme y transmitirme buenos valores, por brindarme toda su paciencia, cariño, conocimientos y permanente ayuda.

A mis hermanos, (Mariana, Claudio y Cona), cuñados y sobrinas por haberme sostenido y apoyado en cada paso con amor, comprensión y alegría.

A mis directores. Dr. Roberto Salas, por confiarme este tema y aceptar formar parte de mi formación científica; Dr. André Olmos Simões, por brindarme sus conocimientos en filogenia molecular durante mi estadía en Brasil; y a la Dra. Elsa Cabral, por sus valiosas sugerencias, consejos y por el aliento constante al momento de los obstáculos, además de involucrarse de tal manera en este proyecto.

A mis compañeros del IBONE y a mis amigos de la vida, por ayudarme desinteresadamente en este recorrido y por haber compartido lindos momentos.

Al Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE) por permitirme desarrollar mi investigación y a todo su personal por haberme de una u otra forma ayudado en mi crecimiento profesional.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), por la beca otorgada que permitió realizar este trabajo.

A Myndel Botanical Foundation y a su comité por el valioso apoyo económico para desarrollar parte de mis estudios en Dinamarca.

Al Dr. Jens-Christian Svenning, a la Universidad de Aarhus y todos los integrantes de BIOCHANGE, principalmente a Scott Jarvie, Julia Mata, Robert Buitenwerf y Dennis Pedersen por el cálido recibimiento y la posibilidad de aprender junto a ellos.

A todo el personal del departamento de Biología Vegetal (UNICAMP), Brasil, por el recibimiento, especialmente a Natali Bordón, João Martins do Carmo y Gustavo Hiroaki Shimizu por su ayuda en mis comienzos en el laboratorio de biología molecular.

A la Dra. Laura Pérez, enormemente agradecido por su dedicación con el trabajo de laboratorio; por ponerse al hombro este proyecto, por su paciencia, compromiso y por su invaluable aporte en los estudios moleculares.

*Al Dr. Pastore Floriano y Michel Mota, por recibirme en varias oportunidades y acompañarme en la búsqueda de las especies de *Galianthe* de Brasil.*

A Eder Chilquillo Torrez, por su recibimiento y acompañamiento en las búsquedas de las especies Peruanas.

A los Doctores: Marcelo Arana, Juan Manuel Díaz Gómez, Darién Prado, Domingo Cardoso, Juan Morrone y Virginia Moggi por sus aportes, conocimientos, consejos y ayuda desinteresada.

A Celeste Nuñez, por su ayuda en el diseño y confección de la hermosa caratula de esta tesis y a Lili Florentin por sus valiosos aportes y sugerencias en la redacción de los diferentes capítulos.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, UNNE, y a todos los profesores que contribuyeron a mi formación.

A la Secretaría de Posgrado de la UNNE, de FACENA y a la comisión asesora del Doctorado en Biología por la asistencia en todos los trámites del doctorado.

TRABAJOS PUBLICADOS EN EL PERIODO DE LA TESIS

Capítulo de libro

- 1) **Florentín Javier E.** (2017). Familia Myrtaceae y Sapotaceae En: Massimiliano Dematteis & María Silvia Ferrucci. (eds.).2017. Las Plantas Vasculares del Parque Nacional Mburucuyá Nombres Vernáculos y Usos. Estudio Sigma S.R.L., Buenos Aires, Argentina. 164 pp. ISBN 978-987-46609-0-9.
- 2) BFG The Brazil Flora Group (2021). Flora do Brasil 2020. 1-28 pp. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. <http://doi.org/10.47871/jbri2021001>.

Publicaciones efectivas

- 1) **Florentín Javier E.**, Arana Marcelo D. & Salas Roberto M. (2016). “Análisis panbiogeográfico del Genero *Galianthe* Subgénero *Ebelia* (Rubiaceae)” *Rodriguesia* (Revista do Jardim Botânico do Rio de Janeiro), ISSN - 0370-6583, ISSNe - 2175-7860. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201667214>
- 2) **Florentín Javier E.**, Salas M. Roberto, Miguel Laila M & Cabral Elsa. L. (2016). "Taxonomía de *Spermacoce eryngioides* (Rubiaceae) y transferencia de *Borreria* secc. *Pseudodiodia* a *Spermacoce*". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* ISSN 0373-580X <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n3.15393>
- 3) **Florentín Javier E.**, Nuñez Florentin Mariela & Cabral Elsa L. (2017). “A synopsis of *Galianthe* (Rubiaceae) in Rio Grande do Sul, Southern Brazil, and a new endemic species from Serra Geral. *Acta Botanica Brasilica* 31(4): 619-638. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0135>
- 4) **Florentín Javier E.**, Cabaña Fader Andrea A., Salas M. Roberto, Steven Janssens, Steven Dessen & Cabral Elsa L. (2017). “Morphological and molecular data confirm the transfer of homostylous species in the typically distylous genus *Galianthe* (Rubiaceae), and the description of the new species *Galianthe vasquezii* from Peru and Colombia”. *Peer J* <https://doi.org/10.7717/peerj.4012>
- 5) **Florentín Javier E.**, Arana Marcelo D., Prado Darién E., Morrone Juan J. & Salas Roberto M. (2018). “Diversification of *Galianthe* species (Rubiaceae) in the Neotropical seasonally dry forests: A study case of a mainly subshrubby genus”. *Plant Ecology and Evolution* 151 (2): 161–174. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2018.1419>

- 6) **Florentín Javier E.**, Nuñez Florentin Mariela & Pastore Floriano. (2019). “Four highland species of *Galianthe* (Rubiaceae: Spermacoceae) with restricted distribution in South America: conservation assessment and complete descriptions. *Phytotaxa* 402 (6): 265–280, 2019 <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.1>
- 7) Nuñez Florentin Mariela, **Florentín Javier E.** & Salas Roberto M. (2020). “Integrative taxonomic analyses sheds light on three historically disputed American *Spermacoce* species, and a key to the American species of *Spermacoce* (Spermacoceae, Rubiaceae)”. *Systematic Botany* (2020), 45(3): pp. 585–606 <https://doi.org/10.1600/036364420X15935294613464>
- 8) Wang Li, Buitenwerf Robert, Nicora Chequín Renata, **Florentín Javier E.**, Salas Roberto M., Mata Julia C., Wang Li, Niu Zheng & Svenning Jens-Christian. (2020). “Complex causes and consequences of rangeland greening in South America –multiple interacting natural and anthropogenic drivers and simultaneous ecosystem degradation and recovery trends”. *Geography and Sustainability* 1, 304–316. <https://doi.org/10.1016/j.geosus.2020.12.002>
- 9) **Florentín, Javier Elías**, Nuñez Florentin Mariela & Salas Roberto M. (2021). “*Galianthe holmneielsenii* (Spermacoceae-Rubiaceae): A new reophilous species from the Pacific Coast of Colombia and Ecuador”. *Systematic Botany* (2021), 46 (2): 427–432. <https://doi.org/10.1600/036364421X16231782047299>
- 10) Sosa María de las Mercedes, **Florentín Javier E.** & Scatigna André V. (2021). “Sinopsis de las especies del género *Bacopa* (Plantaginaceae-Gratioleae) de Paraguay”. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 56: 217–242. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n2.30943>

Trabajos aceptados

- 11) Carmo João A.M., Reginato Marcelo, **Florentín Javier E.**, Nuñez Florentin Mariela, Salas M. Roberto & Simões André O. (2021). “One more piece to the puzzle: *Diadorimia*, a new monotypic genus in the Spermacoceae (Rubiaceae), endemic to the "campo rupestre" of Minas Gerais, southeastern Brazil”. *Taxon*

- 12) Salas M. Roberto, **Florentín Javier E.** & Nuñez Florentin M. (2021) "*Sphinctanthus hasslerianus* and *S. microphyllus* (Rubiaceae): taxonomic identity, lectotypifications and conservation assessment and chorology". *Phytotaxa*.

Trabajos bajo revisión

- 13) **Florentín Javier E.**, Salas M. Roberto, Jarvie Scott, Svenning Jens-Christian & Gomez Diaz, Juan M. (2021). "Areas of endemism and conservation status of *Galianthe* species (Spermacoceae, Rubiaceae) in the Neotropics. Enviado a *Systematics and Biodiversity*".
- 14) Angulo María B., Chalup L. **Florentín Javier E.** & Dematteis M. (2021). "The evolution of chromosome number during the diversification of the tribe Vernonieae (Asteraceae)". Enviado a *Botanical Journal of the Linnean Society*.

INDICE

<u>RESUMEN</u>	2
<u>INTRODUCCIÓN GENERAL</u>	3
<u>CAPÍTULO 1.</u> Novedades taxonómicas.....	8
<u>CAPÍTULO 2.</u> Análisis filogenéticos.....	53
<u>CAPÍTULO 3.</u> Análisis Panbiogeográfico.....	75
<u>CAPÍTULO 4.</u> Áreas de endemismo y evaluación de la conservación de las especies de <i>Galianthe</i>	91
<u>CAPÍTULO 5.</u> Distribución potencial de las especies amenazadas del género <i>Galianthe</i> y sus posibles fluctuaciones bajo escenarios de cambio climático.....	138
<u>CAPÍTULO 6.</u> Tiempos de divergencia, reconstrucción de áreas y estados de caracteres ancestrales.....	159
<u>CONCLUSIONES GENERALES</u>	185
<u>REFERENCIAS</u>	192
<u>APÉNDICES</u>	215

RESUMEN

Galianthe es un género Neotropical, perteneciente a la tribu Spermaceae (Rubiaceae). Fue descrito por Grisebach a fines del siglo XIX y cuenta con revisiones relativamente recientes mediante métodos clásicos de taxonomía. Para el género se reconocen 49 especies divididas en dos subgéneros. Por un lado, *Galianthe* subgen. *Galianthe*, con dos secciones (*G. secc. Galianthe* y *G. secc. Laxae*) conformadas por 39 spp., con características morfológicas uniformes y número cromosómico $X=8$. Por otro lado, el subgen. *Ebelia*, presenta 10 spp. con características más heterogéneas, principalmente en sus inflorescencias, flores, grano de polen y número básico ($X=12, 13, 14, 15$). Con el fin de poner a prueba esta clasificación taxonómica y elaborar nuevas hipótesis que expliquen las relaciones filogenéticas inter e intragenéricas y su origen biogeográfico se desarrolla un estudio amplio que incluye enfoques taxonómicos, filogenéticos moleculares, evolutivos y biogeográficos históricos y ecológicos. Los análisis filogenéticos fueron llevados a cabo a través de datos moleculares (ITS y ETS), incluyendo al 75% de las especies. Para los estudios biogeográficos se evaluó desde diferentes disciplinas como, análisis de trazos, áreas de endemismos, áreas ancestrales y tiempos de divergencias, conservación, distribución potencial y efectos del cambio climático en especies amenazadas. Los resultados filogenéticos recuperan a *Galianthe* como monofilético, y se pueden distinguir tres grandes subclados. Los subclados I y II conformados por distintas especies de *G. subgen. Ebelia*; mientras que el subclado III se encuentra conformado por todas las especies de *G. subgen. Galianthe* más *G. brasiliensis* subsp. *angulata*, especie actualmente considerada dentro del subgen. *Ebelia*. Por otro lado, el análisis filogenético permitió describir nuevas especies y realizar nuevas combinaciones; por lo que el concepto genérico de *Galianthe* se ha visto modificado. Asimismo, también se completaron descripciones de cinco especies y se incorporaron nuevos registros de distribución geográfica. Los análisis de trazos detectaron cinco trazos generalizados y cuatro nodos ubicados dentro de la subregión Brasileña y Chaqueña, como también relacionado con los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). A través de los análisis de endemismo, se identificaron 12 áreas ubicadas principalmente en la parte oriental de Paraguay, como en el sur y sureste de Brasil. Las evaluaciones de conservación, indicaron que 23 spp. se encuentran amenazadas, principalmente debido a su grado de endemismo y alteraciones antropogénicas. A su vez, los modelos de distribución potencial de algunas de las especies amenazadas indicaron que Paraná (Brasil) y el centro-este de Uruguay son las áreas más estables para la supervivencia de las especies bajo un escenario de cambio climático leve. Sin embargo, bajo escenarios más severos, las especies tienden a desaparecer, principalmente por las modificaciones de los patrones de precipitación y temperatura. Las inferencias de áreas ancestrales y tiempos de divergencia indicaron que *Galianthe* se originó hace 8,2 Ma (Mioceno medio) en los bosques húmedos (Amazónicos y Mata atlántica), con la posterior diversificación y colonización (Plioceno – Pleistoceno) de los principales linajes hacia los ambientes circundantes como las áreas abiertas (Cerrado, Pampa, Chaco) y los BSEN. Asimismo, los caracteres ancestrales, muestran que algunos fueron importantes en la diversificación del género. En base a los resultados obtenidos se puede concluir que *Galianthe* resultó ser un género monofilético, conformado por tres clados; sin embargo, la incorporación de nuevos marcadores moleculares plastidiales son necesarios para poder ayudar a soportar estas relaciones o establecer nuevas hipótesis filogenéticas. Por otro lado, las edades estimadas para los diferentes clados junto a los eventos geológicos y climáticos ocurridos en el Neotrópico, fueron responsables del origen y la diversificación de los principales linajes. A su vez, los caracteres ancestrales sugieren, que los cambios morfológicos asociados con la dispersión y con el establecimiento de las especies probablemente han sido importantes para alcanzar y sobrevivir en nuevas áreas.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Rubiaceae

Rubiaceae Juss. es una de las familias más diversas a nivel mundial, por el número de especies ocupa el cuarto lugar, después de Asteraceae, Orchidaceae y Poaceae (Davis *et al.*, 2009). Presenta una distribución cosmopolita, y comprende más de 13.000 especies en todo el mundo (Govaerts *et al.*, 2020) ca. 650 géneros, clasificados en 65 tribus y dos subfamilias (Robbrecht & Manen, 2006; Rydin *et al.*, 2017). Está compuesta predominantemente por arbustos y árboles, con su mayor diversidad de especies concentradas en los trópicos y subtrópicos (Davis *et al.*, 2009), casi la mitad de las mismas y alrededor de un tercio de los géneros se encuentran en el Neotrópico, donde crecen en una amplia variedad de hábitats, especialmente diversos en la cuenca del Amazonas, bosques nubosos andinos, Cerrado (incluido el "campo rupestre"), "Caatinga" (Bosque Estacionalmente Seco) y el bosque atlántico (Delprete & Jardim, 2012).

La familia se caracteriza principalmente por presentar hojas opuestas de borde entero y estípulas inter o intrapeiolares, cáliz con sépalos fusionados en un tubo al igual que la corola, ovario ínfero y frutos carnosos indehiscentes y de tipo cápsula. Desde su descripción original, la familia ha sufrido algunos cambios en cuanto a su delimitación taxonómica, que de acuerdo a Gómez (1996) esto se debería a la elevada riqueza y a la variedad de caracteres morfológicos dentro de la familia, que se concentraron especialmente en las categorías infrafamiliares, como subfamilias, tribus e inclusive géneros. Actualmente, según estudios moleculares, Rubiaceae está dividida en dos subfamilias, Cinchonoideae y Rubioideae (Robbrecht & Manen 2006).

La tribu Spermacoceae

La tribu Spermacoceae fue descrita por Berchtold & Presl en 1820, y se encuentra dentro de la subfamilia Rubioideae. Es el linaje predominantemente herbáceo más grande de las Rubiaceae, considerado como una de sus tribus taxonómicamente más complejas y controvertidas, especialmente a nivel genérico (Groeninckx *et al.*, 2009). Está representada en su mayoría por géneros americanos de porte herbáceo o sufruticosa, estípulas multifimbriadas, ovarios uniovulados con el óvulo sujeto a la mitad del septo, frutos secos y granos de polen multiaperturados (Robbrecht 1988).

Recientemente, la delimitación morfológica de la tribu ha sido evaluada desde una perspectiva molecular. En base a estos estudios de filogenia, los límites de la tribu se han modificado y actualmente abarca además de los géneros incluidos en Spermacoceae (Robbrecht 1988), otros pertenecientes a las tribus Hedyotideae y Manettieae, conformando Spermacoceae *s.l.* (Groeninckx *et al.*, 2009). Esta nueva circunscripción, incluye a 61 géneros con ca. 1235 especies, pero presenta dificultad a la hora de establecer

caracteres morfológicos que soporten este nuevo reordenamiento (Groeninckx *et al.*, 2009). Dentro de Spermacoceae *s.l.*, se identificó el clado *Spermacoce* (término propuesto por Kårehed *et al.*, 2008, y seguido por otros autores como Salas 2012, Salas *et al.*, 2015a) que coincide con la delimitación de la clásica tribu Spermacoceae y que en el Neotrópico está representada por 23 géneros.

Clado *Spermacoce*

Un linaje importante dentro de la tribu Spermacoceae es el clado *Spermacoce*, cuya mayor diversidad se concentra en el Neotrópico, pero también con representantes en otras partes del mundo, como en África, Australia, India, Sri Lanka y Tailandia (Dessein 2003). En el contexto de las Spermacoceae, se caracteriza por los lóculos ováricos uniovulados y los granos de polen pluri-aperturados (Dessein, 2003; Kårehed *et al.*, 2008; Salas *et al.*, 2015a).

En el Neotrópico, el clado *Spermacoce* está representado por 23 géneros, de los cuales, algunos cuentan con revisiones taxonómicas y trabajos monográficos, por ejemplo: *Crusea* Cham. & Schldl. (Anderson, 1972), *Denscantia* E.L. Cabral & Bacigalupo (Cabral & Bacigalupo, 2001a,b), *Diodia* L. (Bacigalupo & Cabral, 1999), *Ernodea* Sw. (Negrón-Ortiz & Hickey, 1996), *Galianthe* Griseb. (Cabral & Bacigalupo, 1997; Cabral, 2002; 2009), *Psyllocarpus* Mart. & Zucc. (Kirkbride, 1979), *Richardia* L. (Lewis & Oliver, 1974), *Mitracarpus* Zucc. (Souza *et al.*, 2010), *Planaltina* Salas & Cabral, *Staelia* Cham. & Schldl. y *Tessiera* DC. (Salas 2012); Otros géneros recientemente analizados son *Hexasepalum* Small (Cabaña, 2013), y *Borreria* G. Mey. (Miguel, 2015; Sobrado, 2015).

Asimismo, también se encuentran géneros monoespecíficos, como: *Anthospermopsis* (K. Schum.) J.H. Kirkbride, *Emmeorhiza* Pohl ex Endl., *Nodocarpaea* A. Gray, *Micrasepalum* Urb., *Schwendenera* K. Schum., *Tobagoa* Urb., *Tortuella* Urb. y *Carajasia* R.M. Salas, E.L. Cabral & Dessein.

El género *Galianthe*

El género fue descrito por Grisebach (1879) y revisado por Cabral & Bacigalupo (1997) y Cabral (2002, 2009), la cual, reconoció 49 especies agrupadas en dos subgéneros: 1) *Galianthe* subgen. *Galianthe*, exclusivamente sudamericano con 39 especies, la cual a su vez posee dos secciones (a) *Galianthe* sección *Galianthe* y (b) *G.* sección *Laxae*. y 2) *Galianthe* subgen. *Ebelia* (Rchb.) E. L. Cabral & Bacigalupo, con 10 especies de Meso y Sudamérica.

Galianthe fue morfológicamente relacionado con *Diodia* L., *Borreria* G. Mey. y *Spermacoce* L. Con dichos géneros comparte únicamente los caracteres del fruto (frutos con valvas indehiscentes o dehiscentes), de los que difiere por sus inflorescencias laxas, flores distilas y polen con doble retículo (Cabral

2009). Por tal razón, numerosas especies fueron originalmente descritas bajo *Diodia* [*D. brasiliensis* Spreng. =*G. brasiliensis* (Spreng.) E.L. Cabral & Bacigalupo], *Borreria* [*B. centranthoides* Cham. & Schltdl. =*G. centranthoides* (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral] y *Spermacoce* [*S. peruviana* Pers. =*G. peruviana* (Pers.) E.L. Cabral].

Recientemente, Salas *et al.*, (2015a), demostraron que el género *Galianthe* se encuentra estrechamente relacionada con *Schwendenera* K. Schum. y *Carajasia* R.M. Salas, E.L. Cabral & Dessein, a través de un estudio molecular que se realizó en base a secuencias del genoma nuclear (ITS y ETS). Esta relación a su vez, fue soportada principalmente por caracteres palinológico, como la presencia de granos de polen zonocolporados, con colpos largos y exina con doble retículo. Con respecto al vínculo con otros géneros, numerosos trabajos señalaron que *Diodia spicata* Miq. debería ser incluida en *Galianthe*, género con el que comparte el mismo tipo polínico y tipo de inflorescencia (Dessein 2003; Groeninckx *et al.*, 2009a, 2009b; Lens *et al.*, 2009; Salas *et al.*, 2015a; Neupane *et al.*, 2015). Por otro lado, *Tobagoa* Urb. es considerado afín a *Galianthe* por tener el mismo tipo de polen, flores distilas y estigma bífido (Dessein 2003; Salas *et al.*, 2015a). En los estudios filogenéticos disponibles, realizados en un número reducido de especies, *Galianthe* aparece como un taxón basal en el Clado *Spermacoce*.

Galianthe tiene dos subgéneros, de los cuales *Galianthe* subgen. *Galianthe* es morfológicamente uniforme. Se caracteriza por inflorescencias tirsoideas terminales, flores siempre distilas, frutos con carpelos dehiscentes o valvas y polen con exina con doble retículo, además presenta número básico $x=8$ (Cabral 2009). Por el contrario, *Galianthe* subgen. *Ebelia* tiene menos especies y es mucho más heterogéneo, sus inflorescencias axilares y terminales varían desde cimoidales, tirsoideas a glomeriformes, flores homostilas o distilas, polen con doble o simple retículo y variados números cromosómicos ($x=12, 13, 14, 15$). Las especies comparten únicamente entre sí los frutos con carpelos indehiscentes o mericarpos (Cabral & Bacigalupo 1997). Se considera a priori, que *Galianthe* subgen. *Ebelia* posiblemente representaría un taxón artificial, razón por la cual uno de los principales objetivos de la presente tesis es estudiar las relaciones filogenéticas entre sus especies a fin de poner a prueba la clasificación taxonómica propuesta por Cabral & Bacigalupo (1997).

No fueron registrados estudios que se encuentren enfocados en la biogeografía del género *Galianthe*, como tampoco en la tribu Spermacoceae, lo que redundaría en una notable escasez en los conocimientos biogeográficos. El estudio en el género resulta especialmente interesante debido a que es un taxón estrictamente Neotropical y aparentemente de reciente diversificación, por lo tanto, los eventos más recientes que habrían modelado el paisaje actual podrían haber operado activamente en la diversificación del género.

A la luz de los antecedentes enunciados anteriormente, este trabajo propone profundizar el conocimiento de la diversidad, las relaciones filogenéticas y evolutivas de *Galianthe*. Para ello se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis.

Objetivos generales

- Analizar aspectos filogenéticos, evolutivos y biogeográficos en el género *Galianthe* con el fin de testear la monofilia del género, de sus categorías infragenéricas y establecer su relación con taxones afines.
- Proponer probables hipótesis sobre su origen geográfico y patrones relacionados con la diversificación del género.

Objetivos particulares

- Reconocer a las especies del género *Galianthe* y géneros afines mediante caracteres macro y micromorfológicos.
- Resolver problemas nomenclaturales que aún persisten dentro del género, identificar las entidades taxonómicas reconocidas y probables nuevas especies.
- Definir los límites taxonómicos del género *Galianthe* a partir del estudio filogenético y morfológico de los taxones.
- Discutir la validez de los géneros afines, subgéneros y secciones sobre la base de los resultados filogenéticos, determinar la posición filogenética del género *Galianthe* y establecer las relaciones entre éste y los restantes géneros de la tribu.
- Analizar la distribución geográfica de las especies de *Galianthe* a través de diferentes enfoques biogeográficos (análisis de trazos y áreas de endemismos).
- Evaluar el estado de conservación de las especies y sus preferencias ecológicas.
- Establecer los tiempos de divergencias, áreas ancestrales y tendencias evolutivas para los caracteres diagnósticos de las especies, mediante la optimización de los mismos sobre los árboles filogenéticos.

Hipótesis

H-1: Debido que *Galianthe* subgen. *Galianthe* es un taxón morfológica y citogenéticamente diferenciable, se considera que los estudios de filogenia molecular demostrarán su monofilia, mientras que la heterogeneidad del subgen. *Ebelia* redundará en un taxón artificial con sus especies estrechamente relacionadas a especies de otros géneros morfológicamente afines.

H-2: *Galianthe* es un género endémico de la región Neotropical cuyos patrones distribucionales están estrechamente relacionados a las formaciones estacionalmente secas de sabana y bosques.

CAPÍTULO 1

NOVEDADES TAXONÓMICAS

CAPÍTULO 1

NOVEDADES TAXONÓMICAS

Resumen:

En este capítulo se presentan novedades taxonómicas a partir de los análisis morfológicos realizados. Se presentan (1) cuatro nuevas especies, (2) nuevos registros que extienden el área de distribución en tres especies y (3) comentarios nomenclaturales en una especie, (4) se confirma la validez de una especie que fue sinonimizada y (5) se describe la morfología de frutos y semillas, aún no conocidos en cinco especies. De acuerdo a estos aportes, se amplía la descripción del género y se incluye una clave dicotómica para diferenciar todas las especies actualmente aceptadas.

Palabras claves: combinaciones, clave genérica, distribuciones, nuevas especies, nuevos registros, taxonomía.

INTRODUCCIÓN

Galianthe Griseb. es un género americano de la tribu Spermacoaceae, con especies de distribución tropical y subtropical. Fue descrito por Grisebach (1879) sobre tres especies de *Borreria* (L.) G. Mey., con inflorescencias cimosas. Schumann (1888) no aceptó esa propuesta y lo volvió a incluir en *Borreria* como secc. *Galianthe* (Griseb.) K. Schumann. Después de casi una centuria que permaneció en esta posición taxonómica, Cabral (1991) rehabilitó el género *Galianthe* con el estudio de abundante material americano, análisis morfológicos, citológicos y palinológicos, que apoyaron esta posición taxonómica. Posteriormente Cabral (2002), realizó la revisión taxonómica, con el reconocimiento de 49 especies, divididas en dos subgéneros (Cabral & Bacigalupo 1997): 1) *Galianthe* subgen. *Galianthe*, exclusivamente sudamericano con 39 especies, agrupadas en dos secciones a) *Galianthe* sección *Galianthe* y b) *G.* sección *Laxae*. y 2) *Galianthe* subgen. *Ebelia* (Rchb.) E. L. Cabral & Bacigalupo, con 10 especies de Meso y Sudamérica. El género fue morfológicamente relacionado con *Diodia* L., *Borreria* G. Mey. y *Spermacoce* L. por los caracteres del fruto (con valvas o mericarpos), de los que difiere por sus inflorescencias laxas, flores distilas y polen con doble retículo. Por tal razón, numerosas especies que pertenecían a esos géneros fueron transferidas a *Galianthe* (Cabral 2009).

Los estudios de nuevos materiales de herbario y/o nuevas colecciones en trabajos de campo, permitió incorporar al género cuatro nuevas especies, tres de las cuales fueron publicadas en el curso de esta tesis (Florentín *et al.*, 2017a,b, Florentín *et al.*, 2021). Se amplía la descripción del género con el análisis de algunos frutos y semillas aún no conocidos, se extiende su distribución geográfica con los nuevos registros y se agrega una clave actualizada de reconocimiento de todas las especies de *Galianthe*. Se confirman la validez de *G. gertii* que fue incorporada como sinónimo de *G. reitzii* por Delprete (2004), y se discute la lectotipificación de *G. guaranítica*.

MATERIALES Y METODOS

Se realizaron viajes de colección por Argentina (Corrientes, Córdoba, Entre Ríos, Misiones y Salta), Brasil (Santa Catarina, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do Sul y São Paulo), Paraguay (Amambay, Alto Paraná, Caaguazú, Canindeyú, Central, Concepción, Cordillera, Bella Vista, Guairá, Paraguarí y San Pedro) y Perú (Cuzco y Quincemil). De los ejemplares coleccionados se registraron las coordenadas geográficas y las características del ambiente, se tomaron fotografías de estructuras vegetativas y reproductivas. Se recolectaron hojas jóvenes conservadas en sílica-gel para los estudios moleculares y se fijaron estructuras vegetativas y reproductivas en FAA (formol, acético, agua). Los ejemplares estudiados fueron depositados en los herbarios CTES, CORD y SI (Argentina), ESA, CTBS, UEC, MG, HUVA (Brasil), FCQ (Paraguay) y UNMSM (Perú).

Se estudiaron los ejemplares tipo y material herborizado pertenecientes a 57 herbarios, de los cuales se visitaron 21 herbarios. También se usaron imágenes digitales provistas por los herbarios o a través de imágenes provenientes de JSTOR.

Para el análisis de los caracteres vegetativos y micro caracteres morfológicos se utilizó material proveniente de herbario, para lo cual se rehidrataron con agua y detergente durante 5 minutos. Para los materiales fijado en FAA, se realizó secado a punto crítico y metalizado con Oro-Paladio y se observó en Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) Jeol LV 5800 del Servicio de Microscopía Electrónica de la UNNE, Corrientes. Las observaciones se realizaron con lupa estereoscópica (LE) y microscopio óptico (MO).

La morfología polínica se analizó a partir de botones florales extraídos de ejemplares de herbario procesados siguiendo la técnica de acetólisis de Erdtman (1966), y se utilizó gelatina-glicerina como medio de montaje para la observación con MO. Para cada especie se midió un mínimo de 20 granos y se siguió la terminología de Punt *et al.*, (2007).

RESULTADOS

Galianthe Griseb., Symb. fl. argent. 24: 156.1879. Especie tipo: *Galianthe fastigiata* Griseb.

Hierbas decumbentes o sufrútices erectos, rara vez apoyantes rizomatosos, con o sin xilopodio. Tallos tetragonos a subcilíndricos, a veces alados, glabros, glabriúsculos o pubescentes. Hojas sésiles, opuestas y decusadas, con frecuencia pseudoverciculadas por la presencia de braquiblastos 3-6 (-10-15) foliolados, verticiladas, persistentes, excepcionalmente caducas, de lámina entera, elíptica, lanceolada, oblonga a linear, de textura cartácea, coriácea y excepcionalmente membranácea. Estípulas persistentes, interpeciolares, 1-multifimbriadas, envainadoras en un 16 % de las especies, a veces se presenta un borde irregular con fimbrias soldadas en la base. Inflorescencias tirsoideas, espiciformes o cimoidales, inflorescencias parciales en dicasios más o menos congestos, en fascículos o cabezuelas subglomeriformes. Flores dimorfas, raramente homostilas (subgen. *Ebelia*), tetrámeras, actinomorfas, pequeñas, generalmente las brevistilas un poco más grandes que las longistilas, blancas, rojas, rosadas o lilacinas. Cáliz 4 (-2) mero, persistente, con frecuencia segmentos o dientes menores en los senos intercalares, a veces también presencia de coléteres. Corola 4-mera, infundibuliforme o campanulada, micropapilosa, pilosa a pubescente, en su interior pilosa, con pelos moniliformes de distribución igual o diferentes en flores longistilas y brevistilas. Disco nectarífero, entero, bilobado o bipartido, rodeando la base del estilo. Androceo con 4 estambres con frecuencia ubicados en la garganta de la corola, filamentos, glabros o papilosos variando su longitud en las flores longistilas y brevistilas, anteras dorsifijas, introrsas. Gineceo 2-carpelar, 1 óvulo por carpelo, peltado, fijo al tabique interocular; estilo filiforme, estigma bifido. Cápsula persistente, septicida con mericarpos dehiscentes (subgen. *Galianthe*) o indehiscentes (subgen. *Ebelia*). Semillas rollizas o

complanadas con estrecho margen alado, estrofiolo en la cara placentar, persistente o caduco, escultura de la exotesta con foveolas superficiales o profundas, isodiamétricas o poligonales.

Distribución y ecología: Las especies se encuentran distribuidas desde México hasta la Argentina; se encuentran en diversos ecosistemas, desde regiones costeras hasta 3575 m altitud. Viven en diversos ambientes desde interior de bosques hasta formaciones de sabana abierta, localmente conocidas como campos rocosos, campos bajos, diferentes tipos de cerrado y campos de altitud.

Clave de las especies aceptadas de *Galianthe*

1. Hierbas o sufrútices decumbentes o erectos. Inflorescencia cimoidal, espiciforme, o raramente tirsoide con inflorescencia parciales glomeriformes. Frutos con mericarpos.....(2)
- 1'. Sufrútice erecto. Inflorescencia tirsoide con inflorescencias parciales tirsoides. Fruto con valvas.....(16)
2. Flores homostilas.....(3)
- 2'. Flores heterostílicas.....(7)
3. Hierba decumbente.....(4)
- 3'. Sufrútice erecto.....(6)
4. Inflorescencia cimoidal, con 1-4 flores por nudos. Hojas con braquiblastos desarrollados.....*G. dichotoma*
- 4'. Inflorescencia tirsoide, multifloras en glomérulos. Hojas sin braquiblastos desarrollados.....(5)
5. Lóbulos del cáliz 1-1,4 mm de long., con ápice agudo. Corola 1,75-2 mm de long., internamente, pelos dispersos en la base del tubo y en los lóbulos. Frutos 1,8-2 mm de long., contorno deltoide, dehiscencia acrópeta. Semillas de 1,8-2 mm de long.....*G. vasquezii*
- 5'. Lóbulos del cáliz 0,4-0,6 mm de long., con ápice obtusos. Corola 1-1,5 mm de long., internamente glabros. Frutos 1,1-1,5 mm de long., oblongo u obovado en contorno, dehiscencia basipeta. Semillas de 1-1,42 mm de long.....*G. palustris*
6. Inflorescencias con brácteas de 8–16 mm de long. Flores de 1-2 mm de long. Frutos de 1,2-1,4 mm de long., dehiscentes desde su base, subglobosas, pubescentes. Semillas con un estrofiolo tan largo como la semilla.....*G. spicata*
- 6'. Inflorescencias con brácteas de 40-53 mm de long. Flores de 5-6 mm de long. Frutos de 4,5-6,3 mm de long., dehiscentes desde su ápice, turbinado, glabros. Semillas con estrofiolo que excede el polo apical.....*G. holmneilsenii*
7. Vaina estipular prolongada por encima de la separación de las hojas.....(8)
- 7'. Vaina estipular breve no sobrepasando la separación de las hojas.....(9)
8. Tallo con ángulos alados. Vaina pilosa.....*G. vaginata*
- 8'. Tallo sin alas. Vaina glabra.....*G. polygonoides*
9. Hojas con nervio medio notables, secundarios solo notorios en el envés.....(10)

- 9'. Hojas con 3-4 pares de nervios secundarios visibles en ambas caras.....(12)
10. Inflorescencia cimoidal, parcialmente subglomeriformes de igual tamaño en todos los ejes.....**G. bogotensis**
- 10'. Inflorescencia espiciforme, parcialmente fasciculares disminuyendo hacia el ápice en el número de flores.....(11)
11. Eje primario de la inflorescencia más corto que los laterales. Cáliz 2 (-4) lobulado. Corola de flores longistilas, internamente con una franja de pelos desde la base de los lóbulos hasta la base del tubo. Granos de polen 6-7 zonocolparados, retículo completo. Frutos 2-3 veces más anchos que largo. Argentina, SE y S Brasil, Paraguay y Uruguay**G. brasiliensis subsp. brasiliensis**
- 11'. Eje primario de la inflorescencia más largo que los laterales. Cáliz siempre con 4 lóbulos. Corola de flores longistilas, internamente con anillo de pelos en la base de los lóbulos y en la parte media del tubo. Granos de polen 8-10 zonocolpados, supraretículo incompleto. Frutos tan largos como anchos. Mesoamérica**G. brasiliensis subsp. angulata**
12. Inflorescencia cimoidal, parcialmente fasciculadas 1-3 flores por nudo.....(13)
- 12'. Inflorescencia cimoidal, parcialmente subglomeriformes multifloras.....(14)
13. Tallo muy ramificados. Inflorescencia cimoidal, monocasial hasta 3 nudos. Frutos sub-turbinado, 3 mm de long. Lóbulos del cáliz de diferentes longitudes. Bolivia y Perú.....**G. boliviana**
- 13'. Tallos escasamente ramificados. Inflorescencia cimoidal, monocasial a pluricasial hasta 13 nudos. Frutos sub-hemisférico, 1,6-2 mm de long. Lóbulos del cáliz de igual tamaño. Brasil, Paraguay y Argentina.....**G. hispidula**
14. Tallo erecto. Lóbulos del cáliz, dos más cortos y dos más largos.....**G. humilis**
- 14'. Tallo decumbente. Lóbulo del cáliz, de igual tamaño.....(15)
15. Tallos de ángulos angostamente alados. Hojas mayores a 6 cm long., hasta 3 nervios secundarios.....**G. cymosa**
- 15'. Tallos de ángulos notoriamente alados. Hojas hasta 3,5 cm long., hasta 5 nervios secundarios.....**G. dichasia**
16. Inflorescencia solo en el eje principal.....(17)
- 16'. Inflorescencia en todos los ejes.....(39)
17. Tallos no ramificados. Hojas con braquiblastos ausentes o apenas notorios.....(18)
- 17'. Tallos ramificados en ramas secundarias y terciarias. Hojas con braquiblastos desarrollados y notorios.....(29)
18. Hojas con solo vena primaria notorias, venas secundarias ausentes o inconspícuas.....(19)
- 18'. Hojas con vena primarias y secundarias bien notorias.....(24)
19. Hojas lineares o filiformes.....(20)
- 19'. Hojas lanceoladas.....(21)

20. Tallo cilíndrico o sub-cilíndrico constreñido en los nudos. Semillas no aladas.....***G. equisetoides***
- 20'. Tallo tetragono no constreñido en los nudos. Semillas aladas.....***G. angustifolia***
21. Hojas opuestas o verticiladas.....(22)
- 21'. Hojas pseudoverticiladas 3-10 foliolos.....(23)
22. Tallo glabro ceroso. Hojas opuestas. Corola de 3-6 mm long., blancas. Anteras naranjas.....***G. fastigiata***
- 22'. Tallo pubérulo no ceroso. Hojas verticiladas. Corola de 8,5-10 mm de long., lilas, rosadas. Anteras negras.....***G. riograndensis***
23. Hojas cartáceas. Vaina estipular prolongada por encima de la separación del par de hojas, de bordes irregulares. Lacinia media notoria, triangular largamente acuminada de 6-6,2 mm long., y laterales más cortas. Corola blanca, externamente glabra. Semilla sub-complanadas con pequeñas alas apicales.....***G. latistipula***
- 23'. Hojas coriáceas. Vaina estipular a la misma altura de las hojas. Lacinias soldadas en la porción basal, central 7-11 mm long., y laterales de 3-5 mm long. Corola rosa o lila, externamente papilosa. Semilla rolliza.....***G. souzae***
24. Hojas opuestas o con pequeños brotes axilares(25)
- 24'. Hojas pseudoverticiladas, hasta 8 foliolos.....(27)
25. Sufrútice pubérulo o piloso. Semillas aladas.....***G. grandifolia***
- 25'. Sufrútice glabro. Semillas no aladas.....(26)
26. Hojas concoloras. Brotes axilares no desarrollados. Vaina estipular 1,5-2,5 mm long., Lacinia 3-4 desiguales, central más desarrollada de 6-7 mm long., laterales más cortas 2-5 mm long. Hipanto 2-2,5 mm long., pubérulo.....***G. matogrossiana***
- 26'. Hojas discoloras. Brotes axilares pequeños desarrollados. Vaina estipular 6-7 mm long., Lacinia 5-6, iguales de 8-13,5 mm long., Hipanto 1,5 mm long., glabro.....***G. macedoi***
27. Inflorescencia tirsoide, terminal congesta (pedicelo de la inflorescencia de 2-4 cm long.). Hojas elípticas con 5-6 pares de nervios secundarios, base de la hoja redondeada; dorso de los lóbulos de la corola con notables papilas.....***G. guaranitica***
- 27'. Inflorescencia tirsoide, terminal amplia (pedicelo de la inflorescencia mayor a 4 cm long.). Hojas lanceoladas con 2-4 pares de nervios secundarios, base de las hojas atenuada; dorso de los lóbulos de la corola sin papilas(28)
28. Hojas con venación secundaria opuestas. Corola tubulosa de 5-6 mm long., Paraguay.....***G. hassleriana***
- 28'. Hojas con venación secundaria paralelas. Corola infundibuliforme de 3-5 m long., Brasil.....***G. lilifolia***
29. Hojas oblongas lanceoladas o lanceoladas, venación primaria y secundaria visibles.....(30)
- 29'. Hojas lineares, venación primaria visible y secundarias inconspicuas.....(35)
30. Hojas oblongas lanceoladas hasta 5 cm long., y 1,5 cm lat. Corolas infundibuliformes.....(33)

- 30'**. Hojas lanceoladas hasta 13 cm long., y 3 cm lat. Corolas tubular.....(31)
- 31.** Sufrútice pubescente. Tallos cilíndricos o sub-cilíndricos.....**G. centranthoides**
- 31'**. Sufrútice glabro o pubérulo. Tallos tetrágonos o subtetrágonos.....(32)
- 32.** Tallo subtetrágono de ángulos lisos. Hojas, 4-5 pares de nervios secundario alternos. Disco nectarífero, entero papiloso.....**G. pseudopeciolata**
- 32'**. Tallo tetrágono de ángulos marcados y pelos retrorsos. Hojas, 2-3 pares de nervios secundario basales y 2-3 pares de nervios suprabasales ligeramente paralelos. Disco nectarífero, bilobado piloso.**G. valerianoides**
- 33.** Sufrútice hasta 30 cm. Tallo rojizo. Cáliz, lóbulo de 2-5 mm long. Fruto obcónico. Semillas rollizas.....**G. longisejala**
- 33'**. Sufrútice hasta 1 m. Tallo verdoso. Cáliz, lóbulo de 0,7-1,5 mm long.; Fruto turbinado. Semillas complanadas aladas.....(34)
- 34.** Vaina estipular prolongada por encima de la separación del par de hojas. Hipanto 2-2,3 mm long., papiloso. Disco nectarífero, bipartido papiloso.....**G. chodatiana**
- 34'**. Vaina estipular al nivel de la separación del par de hojas. Hipanto 1,5-1,7 mm long., pubescente. Disco nectarífero, entero pubérulo.....**G. montesii**
- 35.** Ramas, primarias y secundarias. Hojas, hasta 7 cm long. Flores tubulares. Semillas rollizas.....(36)
- 35'**. Ramas, primarias, secundarias y terciarias. Hojas hasta 2,5 cm long. Flores infundibuliformes. Semillas complanadas.....(37)
- 36.** Sufrútice hasta 1,50 m alt. Tallo tetrágono, entrenudos de 1-7,5 cm long. Vaina estipular, 1-2,5 mm long. Corola 5-7,5 mm long. Paraguay.....**G. cyperoides**
- 36'**. Sufrútice hasta 60 cm alt. Tallo subtetrágono, entrenudos de 2,5 cm long. Vaina estipular, 4,5-6,5 mm long. Corola 3,5-4,5 mm long. Brasil.....**G. longifolia**
- 37.** Sufrútice hasta 60 cm alt. Hojas, 6-11 mm long. Lacinias, 1-6 mm long.(38)
- 37'**. Sufrútice hasta 60-1,20 m alt. Hojas, 8-25 mm long. Lacinias, 0,2-2,5 mm long.....**G. thalictroides**
- 38.** Vaina estipular glabra. Lacinias triangular-subuladas. Semillas, 3-5 mm long. Brasil.....**G. elegans**
- 38'**. Vaina estipular pubescente. Lacinias lineares. Semillas, 2,5-3 mm long. Paraguay.....**G. linearifolia**
- 39.** Inflorescencia con ejes principales amplios o laxos (mayor a 10 cm), multifloras (mayores a 50 flores por inflorescencia).....(40)
- 39'**. Inflorescencia con ejes principales reducidos (menores a 10 cm), paucifloras (menores a 30 flores por inflorescencia).....(45)
- 40.** Tallo rojizo cuando seco. Corolas rojas o rosadas claras, 2-3 mm long.....**G. andersonii**
- 40'**. Tallo verde cuando seco. Corolas blancas, 3-6 mm long.....(41)
- 41.** Hoja lanceolada. Frutos globosos, 3,5-5 mm long.....**G. lanceifolia**
- 41'**. Hoja elíptica. Frutos turbinados, 1,7-3 mm long.(42)

42. Tallo tetragono. Hojas pubescentes o pubérulas con pelos dispersos más notoriamente en el envés.....(43)
- 42'. Tallo subcilíndrico. Hojas glabras o con papilas marcadas o notorias en la vena media.....**G. verbenoides**
43. Sufrútice apoyante. Hojas cartáceas, discoloras más clara en el envés. Frutos glabros. Hábitat en margen o interior de bosques.....**G. laxa subsp. laxa**
- 43'. Sufrútice erecto. Hojas coriáceas, concoloras. Frutos pubescentes o pubérulos. Habitat campos rocosos.....(44)
44. Tallo con entrenudos mayores a 4 cm long. Vaina estipular de color blanquecino. Hoja, hasta 50 cm long, de 5-7 venas secundarias. Disco nectarífero, papiloso.....**G. eupatorioides**
- 44'. Tallo con entrenudos menores a 3 cm long. Vaina estipular de color verdoso. Hoja, hasta 25 cm long., de 3-5 venas secundarias. Disco nectarífero pubescente.....**G. canindeyuensis**
45. Hoja linear o elíptica-oblonga, vena secundaria ausente o inconspícua(46)
- 45'. Hoja lanceolada, vena secundaria presente o notoria.....(51)
46. Tallo tetragono con ángulos bien marcados. Hoja linear. Lacinias, 4-6 libres entre si. Cáliz, siempre verde.....(48)
- 46'. Tallo subtetragono sin ángulos marcados. Hoja elíptica-oblonga. Lacinias, 3-5 soldadas entre si. Cáliz rojizo.....(47)
47. Sufrútice o subarbusto de hasta 1 m de alt., entrenudos de 0,2-1 cm de long. Vaina estipular con una lacinia central y dos laterales más cortos con colectores apicales. Corola blanca, internamente con tricomas en la base de los lóbulos y en el tercio inferior del tubo corola de la flor longistila y brevistila.....**G. reitzii**
- 47'. Herbácea de hasta 50 cm de alt., entrenudos de 1-5,5 cm de long. Vaina estipular con 3-5 lacinias, sin coléteres apicales. Corola blanca, rosada o lila, internamente, flor de longistila con anillos de tricomas en la porción media del tubo y parte media de los lóbulos, y flor brevistila con franja de pelos moniliformes desde la base de los lóbulos hasta la parte media del tubo.....**G. gertii**
48. Tallo glabro. Corola y cáliz glabro. Cáliz 4. Semillas rollizas.....(49)
- 48'. Tallo pubérulo. Corola y cáliz pubescente. Cáliz 2. Semillas complanadas.....**G. bispala**
49. Corola, lóbulos de igual tamaño que el tubo. Cáliz triangular de 0,7-1,2 mm long. Frutos turbinados...(50)
- 49'. Corola, lóbulos más pequeños que el tubo. Cáliz subulado de 1,2 mm long. Frutos globosos.**G. peruviana**
50. Fimbria, 0,7-1,7 mm long. Hoja 3-3,5 mm long., por 1-3 mm lat.....**G. krauseii**
- 50'. Fimbria, 2-6 mm long. Hoja, 12-60 mm long., por 1-8 mm lat.....**G. aurelii**
51. Sufrútice hasta 50 cm.....(52)
- 51'. Sufrútice hasta 1 m.....(53)
52. Sin xilopodio. Hipanto glabro. Disco nectarífero, papilado.....**G. sudyungensis**
- 52'. Con xilopodio. Hipanto pubérulo. Disco nectarífero, pubérulo.....**G. parvula**
53. Semillas campanadas y aladas.....**G. kempffiana**

- 53'**. Semillas rollizas.....(54)
- 54.** Tallo subcilíndrico, sin ángulos marcados. Hojas coriáceas glabras. Lacinias 3-5, de 5-12 mm long., flores infundibuliformes.....**G. chiquitosiana**
- 54'**. Tallo tetragono, con ángulos bien marcados. Hoja cartáceas pubérulas. Lacinias 5-12, de 3-5 mm long. Flores tubulares.....**G. paraguariensis**

Descripciones de nuevas especies

Especies en revisión para su publicación

1-Galianthe sp. nov J. Florentín (en revisión para su publicación). Fig. 1.0.

Tipo: Brasil, Santa Catarina, Municipio de Campo Alegre, Serra Quiriri, 7 Abril 2009, J. Cordeiro & E. Barbosa 3006 (Holotipo: SI 111407!). Fig. 1.0

Su aspecto es semejante al de *G. cymosa* (Cham.) E. L. Cabral & Bacigalupo, debido a que presenta inflorescencia cimoidal, dicasial, con inflorescencia parciales subglomeriformes; como también por tener dos segmentos del cáliz menores y opuestos. Pero esta especie se diferencia por presentan flor homostila, vaina estipular prolongada por encima de la separación del par de hojas y lóbulos de la corola extendidos similares a una cresta.

Sufrútice de 0,50-1 m alt., erecto. Tallo tetragono, glabro, con alas muy estrechas, con sus márgenes retrorso-escabriúsculos. Hojas 16-50 mm long × 6-12 mm lat., elípticas, ápice agudo y base atenuada, margen revuelto, glabra en ambas caras, 3-4 pares de nervios secundarios subopuestos, impresos en el haz y en prominente en el envés, pilosos., pilosa, de 1-2 mm long., con 5-7 fimbrias, pilosas o glabras, de 4-7 mm long. Inflorescencia cimoidal, con inflorescencia parciales glomeriformes. Flor 4-meras, homostila, pedicelada. Hipanto 0,73-1,20 mm long., obcónico, piloso. Cáliz 4-partido, con segmentos 1,3-2 mm long., a veces dos ligeramente menores, opuestos, pilosos, diminutos dientes intercalares. Corola 3,56-5 mm long., blanca, externamente micropapiladas, con una notable prolongación externa de la parte apical de los lóbulos simulando una cresta, superficie interna formando franja de pelos moniliformes desde la inserción del filamento de la antera hasta el tercio inferior del tubo, lóbulos más cortos que el tubo. Estambres inclusos, filamentos 0,2-0,49 mm de long., anteras oblongas, 0,6-0,87 mm de long. Grano de polen 8-10 zonocolporados, tamaño mediano, (P=40,1-44,4 μm y E= 43,3-46,6 μm), oblato esferoidal (P/E= 0,91-0,96), contorno circular en vista polar, ectocolpo 22,3-28,3 μm long., endoporo 4,9-7,2 μm long., exina 3,7-5 μm de grosor, semitectada-bireticulada, infraretículo completo, nanogranulado, suparetículo completo, muros mayormente psilados, muro 0,4-0,5 μm, lúmenes 0,9-1,9 μm. Ovario bicarpelar, lóculos uniovulares. Disco nectarífero entero. Estilo de 3-4 mm de long. Ramas estigmáticas de 0,3-0,51 mm long., densamente papilosas. Frutos y semillas inmaduras.

Distribución geográfica y hábitat: Es endémica de Brasil, se encuentra en Santa Catarina y Paraná. Crece en campos limpios y secos de 1400 m aproximadamente, o borde de selva. Florece y fructifica de enero a marzo. Fig. 1.1.

Materiales examinados: Brasil: Paraná: 5 km de Curitiba, BR-116, 2 Noviembre, 1993, *A. Krapovickas et. al.*, 23093 (CTES); Passa Vinte, município Bocaiúva do Sul, 29 Abril 2005, *O.S. Ribas et al.*, 6738 (SPF); Município Tijucas do Sul, campina 46 km S de Curitiba, 14 Febrero 1978, *A. Krapovickas & Cristobal* 33657 (CTES); Piraquara, 17 km de IDPN, 31 Enero 1967, *L. T. Dombrowski & Y. Kuniyoshi* 2132 (CTES). Santa Catarina: Município Campo Alegre, Serra Quiriri, 11 Febrero 2001, *O.S Ribas & J.M. Silva* 3258 (CTES).

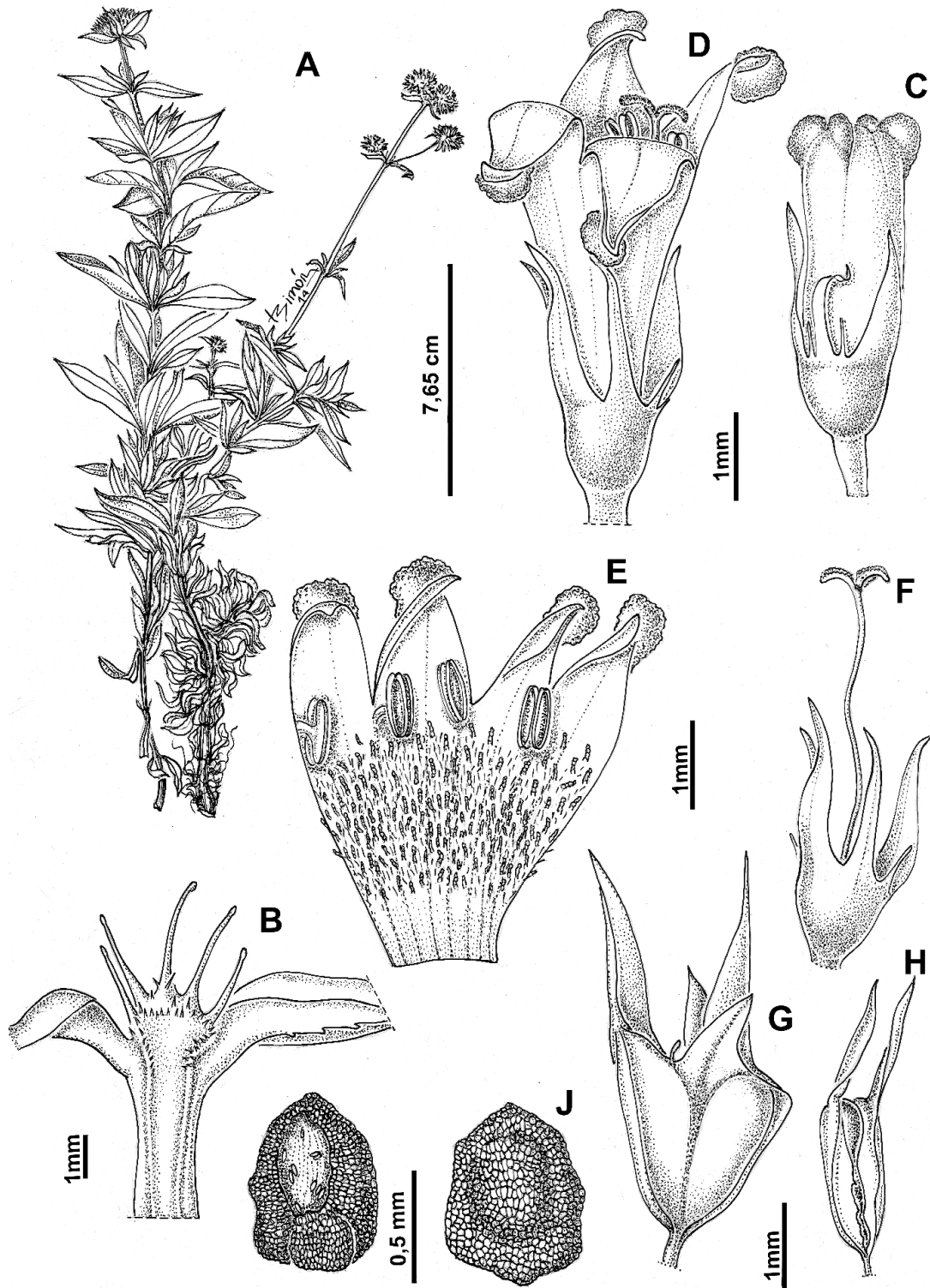


Figura 1.0. *Galianthe* sp. nov. A. Rama con inflorescencia; B. Vaina estipular; C. Botón floral; D. Flor; E. Corola abierta; F. Estigma, Estilo y Cáliz; G. Fruto Inmaduro; H. Porción de la cápsula abierto por presión; I-J. Semillas inmaduras, I. Cara ventral de la semilla; J. Cara dorsal de la semilla. De: J. Cordeiro & E. Barbosa 3006 (SI), Ilustración por: Laura Simón.

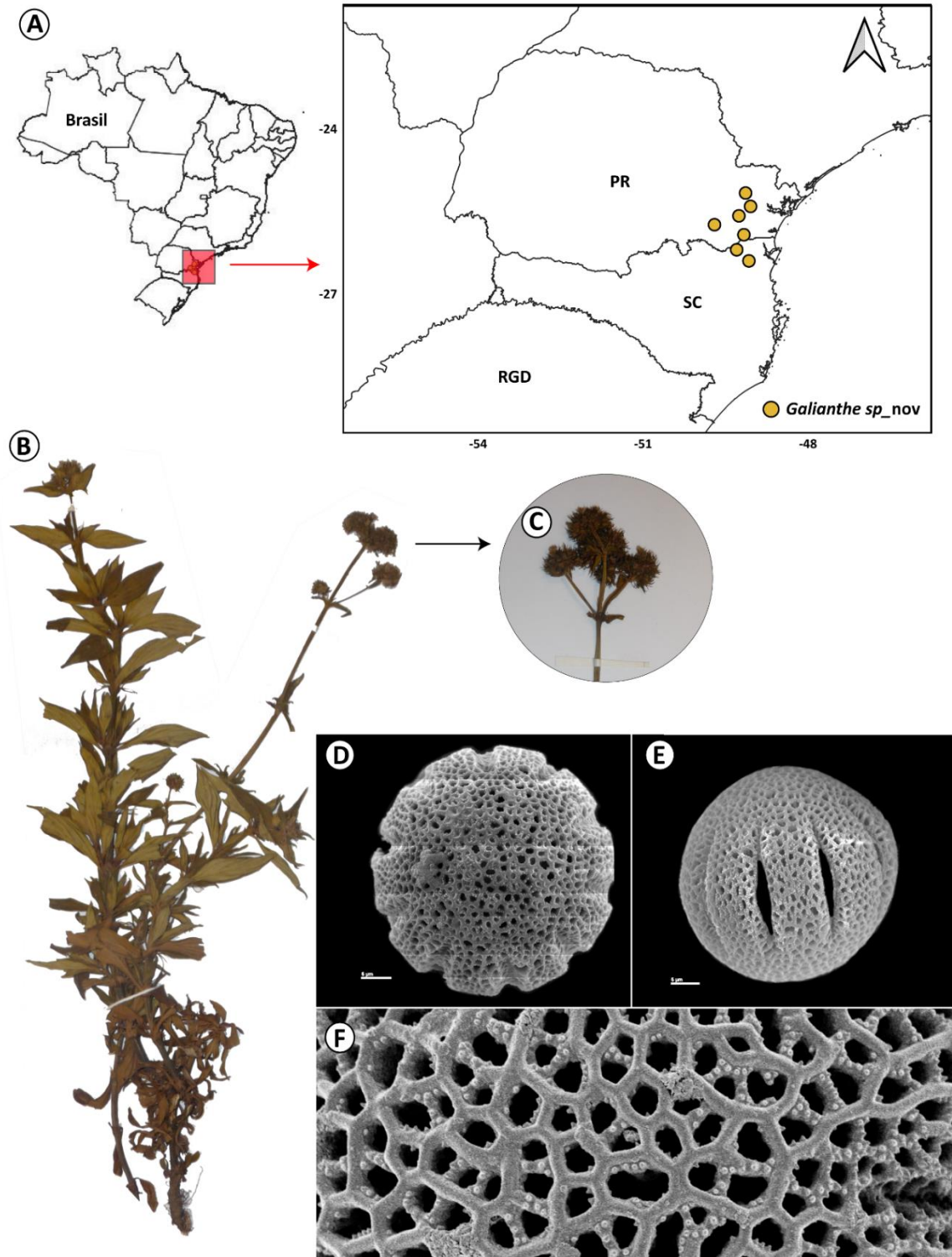


Figura 1.1. *Galianthe* sp. nov. A. Distribución; B. Porte; C. Detalle de la inflorescencia; D-F. Grano de Polen; D. Vista polar; E. Vista ecuatorial; F. Detalle de la exina. Abreviaturas: PR. Paraná, SC. Santa Catarina y RGD. Rio Grande do Sul. B-F de J. Cordeiro & E. Barbosa 3006 (SI)

Especies publicadas en el marco de esta tesis

2- *Galianthe holmneisenii* Florentín y R. M., Salas sp. nov. Fig. 1.2. Publicada en: *Systematic Botany* 46 (2), 427-432 .2021

Tipo: Ecuador, Esmeraldas, La Tolita 5 msnm, 79°03'W 1°14 'N, 5 de septiembre de 1980, *Holm-Nielsen L. et al.*, 26059 (Holotipo: AAU 68 / 85-245!) Figs. 1.2; 1.3; 1.4

Sufrútice de 1-2 m alt., muy ramificado, erecto. Tallo cilíndrico a subtetragonal fistuloso, glabro, entrenudos de 4-6 cm de long. Hojas 80-100 mm long. × 16-20 mm lat., opuestas, pseudopeciadas, elípticas, base aguda, ápice atenuado y margen revoluto, coriácea, glabra, con 4-5 pares de nervios secundarios visibles en el haz. Vaina estipular de 4-7 mm de long., glabra, con 5-7 fimbrias, glabras, 3-5 mm de long. Inflorescencia con crecimiento indeterminado, parciales axilares, cimosa, y laxa, 6-9 en cada rama florífera, subesféricas, 1,5-2,5 mm de diámetro, entrenudos de 2-5 mm de long., gradualmente más cortos hacia el ápice de la inflorescencia, con brácteas foliáceas de 40-53 mm de long., bractéolas de 8-14 mm de long. Flor de 5-6 mm de long., 4-meras, homostila, pedicelada. Hipanto 1,5-2,6 mm de long., glabro. Cáliz 4-partido, segmentos 1-2 mm de long., triangulares, glabros, con coléteres intercalares. Corola blanca, infundibuliforme, de 3-4 mm de long., tubo 1,5-2 mm de long., lóbulos de 1,5-2 mm de long., externamente papilosa, internamente con pelos moniliformes desde la base de los lóbulos de la corola hasta la mitad del tubo. Estambres inclusos, filamentos de 1-1,3 mm de long., insertos debajo de los senos interlobulares de la corola, anteras oblongas, 1,55-2 mm de long. Granos de polen 6-7-zonocolporados, de tamaño mediano ($P = 37-40,52 \mu\text{m}$, $E = 39,77-44,67 \mu\text{m}$ diám.), oblato-esferoidal, suboblato ($P / E = 0,86-0,9$); de contorno circular en vista polar; ectocolpo corto de 7-11,5 μm de long; las endoaperturas se fusionan lateralmente para formar un endocingulo; exina 2,15-3,7 μm de grosor, semitectada-birreticulada; infraretículo completo, nanogranulado; suparetículo incompleto, muros mayormente psilados 0,2-0,34 μm , lúmenes 0,4-1,9 μm . Ovario bicarpelar, lóculos uniovulares. Disco nectarífero bipartido. Estilo 2,7-4,5 mm de long, profundamente dividido, ramas estigmáticas de 1-1,5 mm de long. Frutos secos, dehiscencia septicida con mericarpos indehiscentes, de 4,5-6,24 mm de long., glabros. Semillas elípticas a oblongas, 3-4 mm de long, plano-convexo en sección transversal, lado ventral con un surco longitudinal ancho parcialmente cubierto por un estrofiolo hialino prolongado hasta el polo apical; testa reticulada-foveada. Fig. 1.2, 1.3

Nota: *G. holmneisenii* es similar a *G. spicata* por las inflorescencias con crecimiento indeterminado, inflorescencias parciales axilares y flores homostilas, pero difiere por la presencia de inflorescencias con cimmas parciales laxas (vs. glomérulos), brácteas de 40-53 mm de long., aproximadamente del mismo tamaño como las hojas (vs. brácteas de 8-16 mm de long., notoriamente más pequeñas que las hojas), las flores de 5-6 mm de long (vs. flores de 1-2 mm de long.), cápsula de 4,5-6,3 mm de long., turbinada, glabra,

abriéndose desde su ápice (vs. cápsula de 1,2-1,4 mm de long, subglobosa y pubescente, dehiscente de su base), semillas con estrofiolo prolongado en el polo apical (vs. semillas con estrofiolo de la misma longitud de semilla).

Distribución geográfica y hábitat: habita en la costa oeste de Ecuador y Colombia (provincias de Chacó y Ecuador occidental, en bosques ribereños asociados al agua y claros a lo largo de las orillas del río Baudó (Colombia) y el río Santiago (Ecuador). Florece y fructifica de febrero a septiembre.

Etimología: el epíteto específico rinde homenaje al Dr. Lauritz Holm-Nielsen, un botánico y ecólogo danés dedicado que trabajó en la Universidad Católica de Quito, Ecuador. Durante más de 14 años ha realizado importantes contribuciones al estudio de la flora y la ecología ecuatoriana. Además, es quien recolectó el espécimen aquí seleccionado como holotipo.

Materiales examinados: Colombia: Chocó, Quebrada Togoroma, 13 Junio 1994, *E. Killip & J. Cuatrecasas 39144* (NY); Idem area of Baudó, 11 Febrero 1967, *H.P Fuchs & L. Zanella 22086* (NY, US); Idem Road between El Valle y Bahía Solano, Tropical wet Forest, 10 Agosto 1976, *A. Gentry & M. Fallen 17501* (MO). **Ecuador:** Esmeraldas, Santiago river near Borbon, 10 Agosto 1967, *C. Jativa & Epling Carl 2214* (NY); Idem, Midway between Borbon and La Tola. Riverside forest in water, 5 Septiembre 1980, *Holm-Nielsen et al. 26051* (AAU).

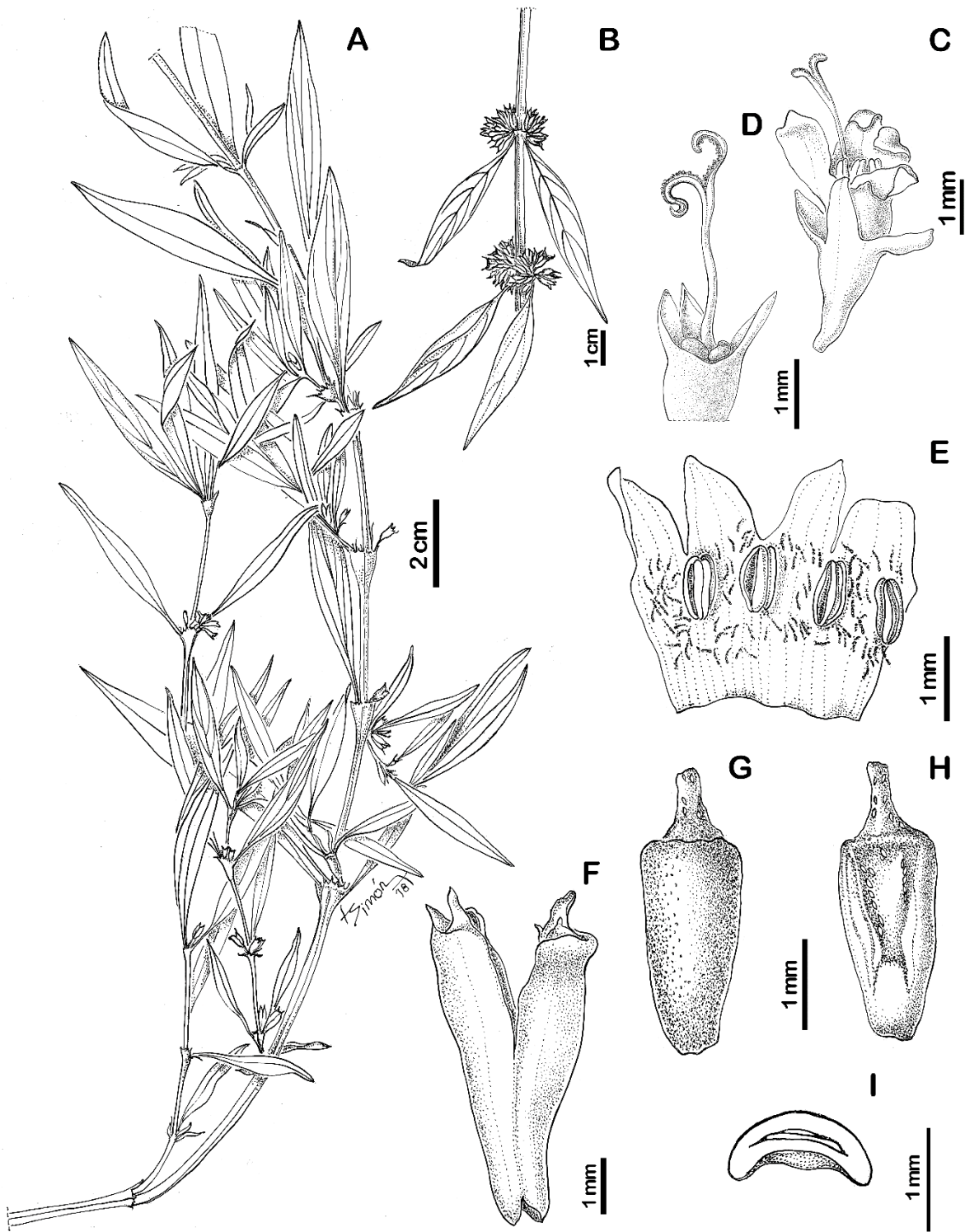


Figura 1.2. *Galianthe holmnielsenii*. A. Hábito; B. Porción de inflorescencia; C. flor; D. Hipanto, cáliz (no se muestra un lóbulo del cáliz), estilo bifido; E. Corola abierta; F. Fruto; G. Semilla, vista dorsal. H. Semilla, vista ventral. I. Semilla, sección transversal. De: *Holm-Nielsen L. et al. 26059 (AAU)*. Ilustración por: Laura Simón.

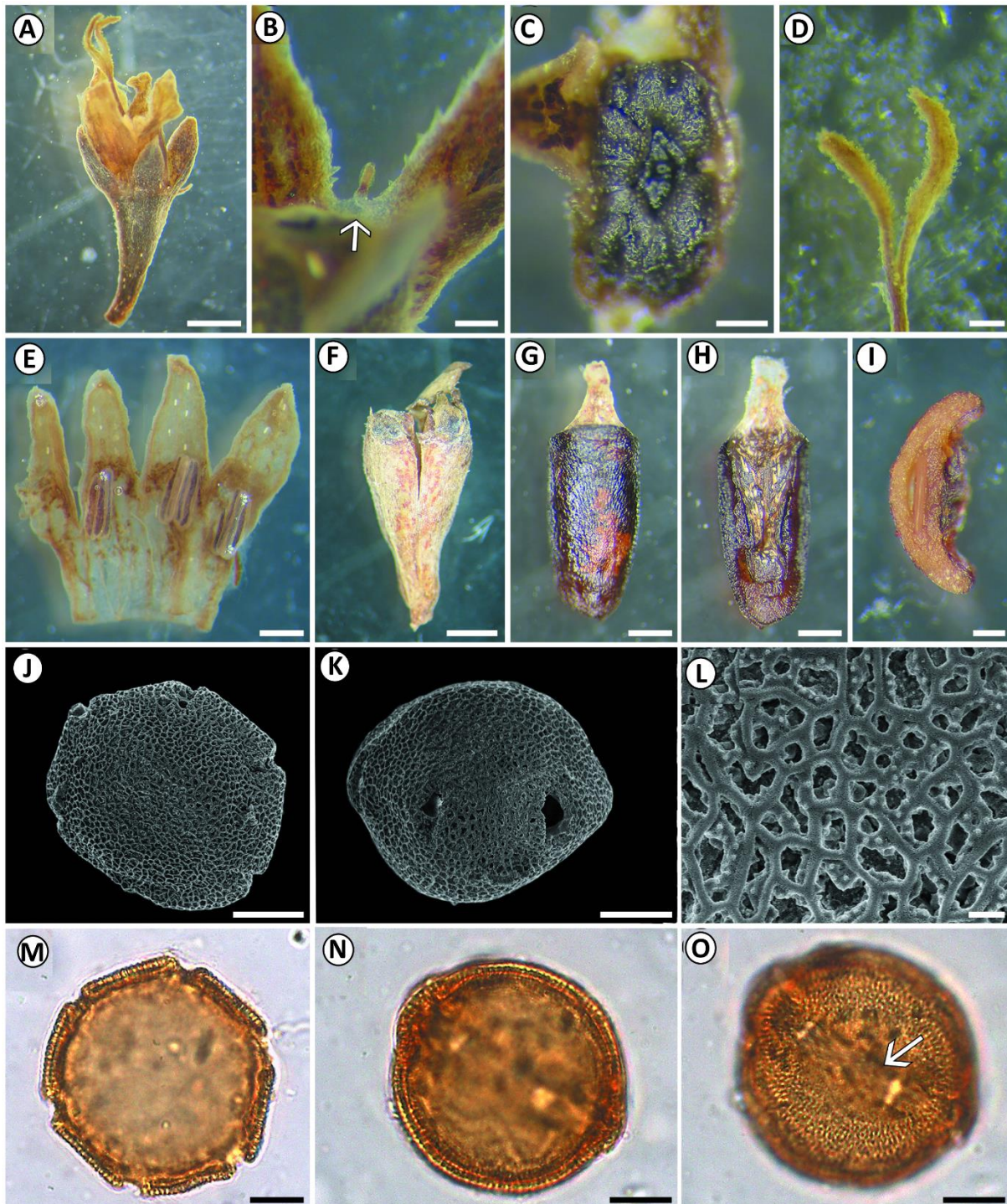


Figura 1.3. *Galianthe holmnielsenii*. A-I. Lupa estereoscópica (LE); J-L. Microscópio electrónico de barrido (MEB); M-O. Microscopio óptico (MO); A. Flor completa; B. Detalle del seno interlobular de los lóbulos del cáliz, con detalle en un coléter (flecha blanca); C. Detalle del disco nectarífero bipartito, vista apical; D. Detalle de la parte superior del estilo bifido; E. Corola abierta; F. Fruto, comenzando la dehiscencia septíctica; G. Semilla, vista dorsal; H. Semilla, vista ventral; I. Sección transversal de la semilla; J-O. Grano de polen; J. Vista subpolar; K. Vista ecuatorial; L. Detalle del exina; M. Vista polar. N. Vista ecuatorial; O. Vista ecuatorial, con el endocíngulo en foco (flecha blanca). Escalas: A, F. 1 mm; E, G-H. 0,5 mm; B-D, I. 200 μ m; J-K, M-O. 10 μ m; L. 1 μ m. A-I. *Holm-Nielsen L. et al. 26059* (AAU), J-O. *Holm-Nielsen L. et al. 26051* (AAU).

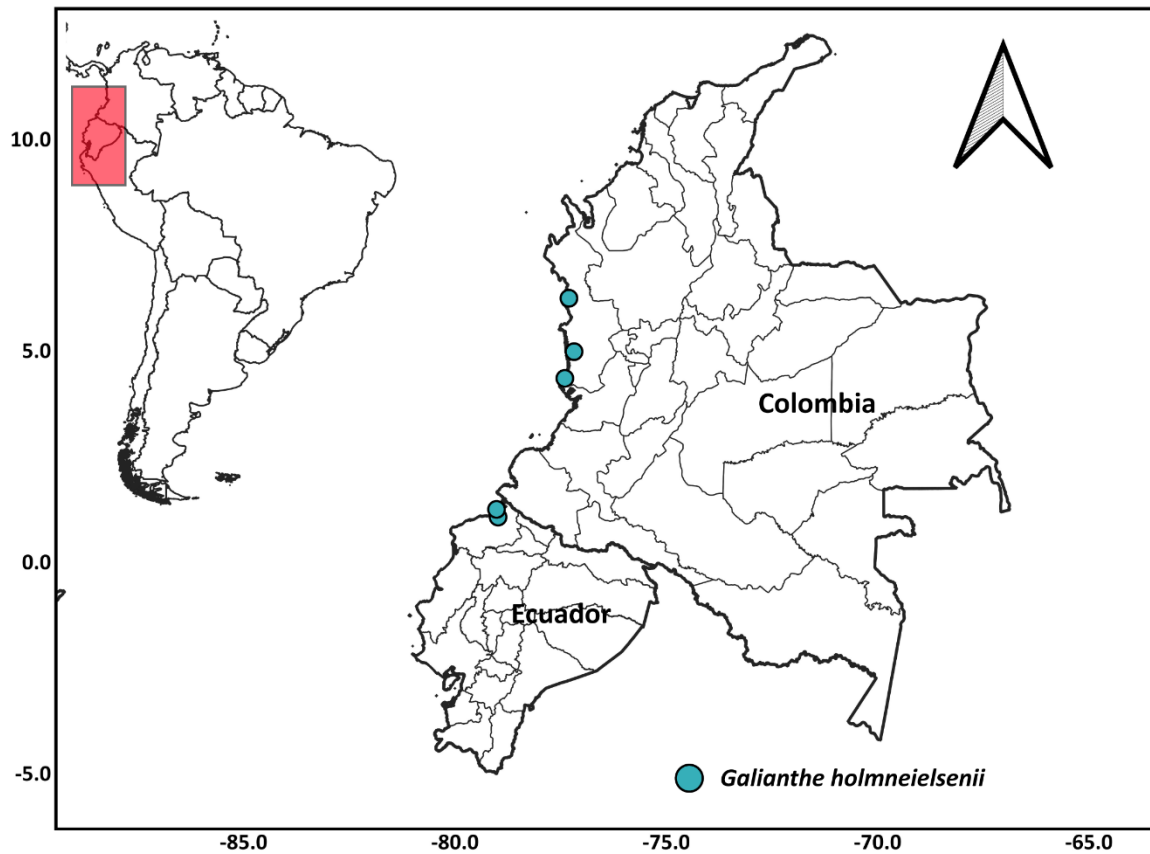


Figura 1.4. Distribución de *Galianthe holmneielsonii*.

3- *Galianthe riograndensis* J. Florentín & E.L. Cabral sp. nov. Publicada en: *Acta Botanica Brasílica* 31(4): 619-638.2017

Tipo: Brasil, Rio Grande do Sul: Campo dos Barcelos, 8 Diciembre 1990, N. Silveira 7963 (Holotipo HAS!; Isotipo CTES!). Figs. 1.5; 1.6; 1.7

Sufrútice de 0,6-1,5 m alt., erecto, con xilopodio. Tallo 2-3 por planta, cilíndrico a subtetragonal, fistuloso, glabro, constreñidos en los nudos, sin braquiblatos, internudos 9-15 cm long. Hojas 30-100 mm long. × 7-13 mm lat., (3) 4 verticiladas, sésiles, elípticas o estrechamente elípticas, base aguda, ápice atenuado y margen revoluto, coriáceas, glabras, discoloras, con 2-3 pares de nervios secundarios visibles en el haz. Vaina estipular 9-14 mm long, glabra, con 3-6 fimbrias, glabras, 5-7 mm long. Inflorescencia tirsoide, terminales. Flor infundibuliforme, blanca, lila o rosada, externamente papilosa, internamente con franja de pelos moniliformes distribuidos desde la mitad del tubo de la corola hasta la mitad de los lóbulos. Flor longistila (FL), corola 8,5-9,6 mm long, lóbulos 3,4-4,8 mm long., estambre inclusos, filamentos de 1 mm long., anteras de 1,55-2 mm long., estilo 8,5-9,5 mm long., profundamente dividido, ramas estigmáticas 2,8-3,5 mm long, filiforme, papiloso. Flor brevistila (FB), corola 8,5-10 mm long., lóbulos 3-5 mm long., estambres exsertos, filamentos de 3-3,5 mm long, anteras de 1,5-2,5 mm long., estilo 4,5-5 mm long., profundamente dividido, ramas estigmáticas 3-4 mm long, filiforme, papiloso. Hipanto 1,5-2 mm long.,

glabras. Cáliz 4-partido, 1-1,5 mm long, triangular, glabro, coléteres intercalares. Disco nectarífero, entero, papiloso. Fruto, cápsula de 4,5-6 mm long, subcilíndrica, glabra, válvulas dehiscentes. Semillas 3-3,5 mm long, subcilíndrica, marrón-oscuro, superficie dorsal convexa, superficie ventral \pm plana, surco longitudinal parcialmente cubierto por estróbilo caduco; testa reticulada-foveada, células poligonales o casi circulares, 55-110 μm de ancho, paredes anticlinales rectas, paredes periclinales cóncavas. Grano de polen 8-9 zonocolporados (FB), 7-8 zonocolporados (FL), tamaño mediano, polen de FB de mayor tamaño que el de FL (FB: P=44,1-48,8 μm , y E= 46,4-51,6 μm ; FL: P=40,1-44,4 μm y E= 43,3-46,6 μm), oblato esferoidal (P/E= 0,91-0,96), contorno circular en vista polar, ectocolpo 22,3-28,3 μm long., endoporo 4,9-7,2 μm long., exina 3,7-5,5 μm de grosor, semitectada-bireticulada, infraretículo completo, nanogranulado; suparetículo completo, muros mayormente psilados; muro 0,3-0,5 μm , lúmenes 0,8-1,8 μm . Fig. 1.5, 1.6

Observación: el espécimen *M. L. Abruzzi 1644*, incluido como paratipo de esta especie, fue designado incorrectamente por Cabral (2009) como un neotipo de *Galianthe equisetoides* (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral

Nota: *Galianthe riograndensis* se caracteriza por presentar vaina estipular de 9-14 mm de long; hojas (3) 4 verticiladas, con 2-3 nervios secundarios conspicuos; corola lila pálido o rosada entre 8,5-10 mm de long. La especie más afín es *G. equisetoides*, pero esta se diferencia por presentar vaina estipular de 3,8 a 4,7 mm de long; hojas 2-3 pseudoverticiladas, con nervios secundarios poco visibles; corola blanca entre 4,5-6 mm long.

Distribución geográfica y hábitat: Se encuentra distribuida solo en la Reserva Biológica do Ibicuí Mirim, ubicada entre los municipios de São Martinho da Serra e Itaara, en la región sur de Serra Geral, en las tierras altas del sur de Brasil (estado de Rio Grande do Sul). Región ecotonal compuesta de laderas con campos de rocas basálticas y bosques estacionales. La floración ocurre de octubre a febrero y el fructificación de marzo a junio.

Etimología: El epíteto "riograndensis" se refiere a la distribución de la especie en el estado de Rio Grande do Sul y a que es endémica de dicho estado.

Materiales examinados: Brasil, Rio Grande do Sul, Santa Maria, Reserva Biológica do Ibicuí-Mirim; Barragem de Saturnino, 9 Noviembre 1988, *N. Silveira 5929* (CTES, HAS); Campo dos Barcelos, 9 Noviembre 1988, *M.L. Abruzzi 1644* (CTES, HAS); idem, 19 Junio 1991, *N. Silveira 11047* (HAS)

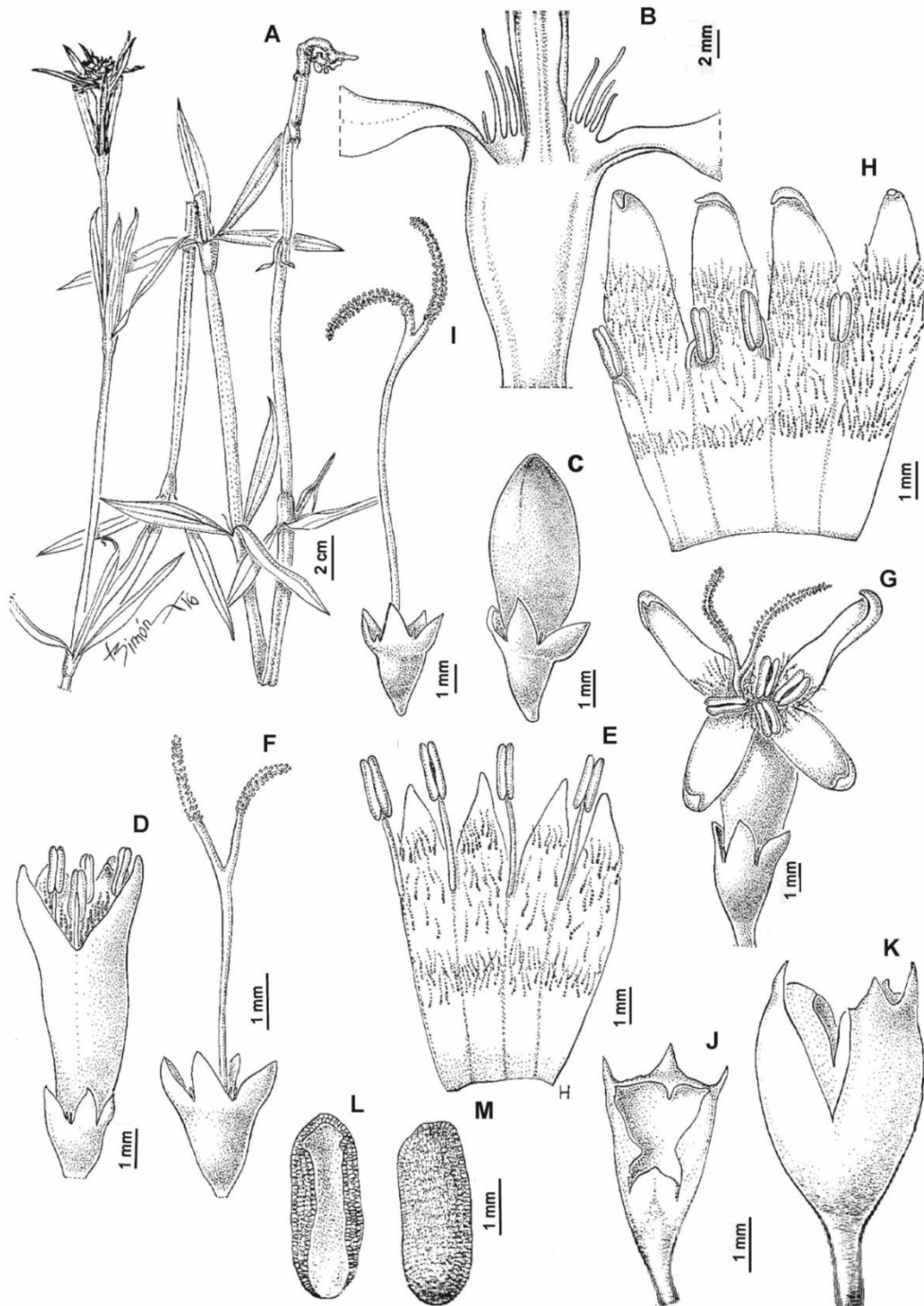


Figura 1.5. *Galianthe riograndensis*. A. Hábito; B. Detalle de vaina estipular; C. Brote floral; D-F. Flor brevistilas; D. Flor brevistila; E. Corola abierta; F. Hipanto, cáliz, estilo y estigma; G-I. Flor longistila. G. Flor longistila; H: Corola abierta; I. Hipanto, cáliz, estilo y estigma; J. Valva, vista ventral; K. Fruto; L. Semilla, superficie ventral; M. Semilla, superficie dorsal. A-F. *Abruzii* 1644 (CTES), G-I. *Silveira* 5929 (CTES). Ilustrado por: Laura Simón & J. E. Florentín

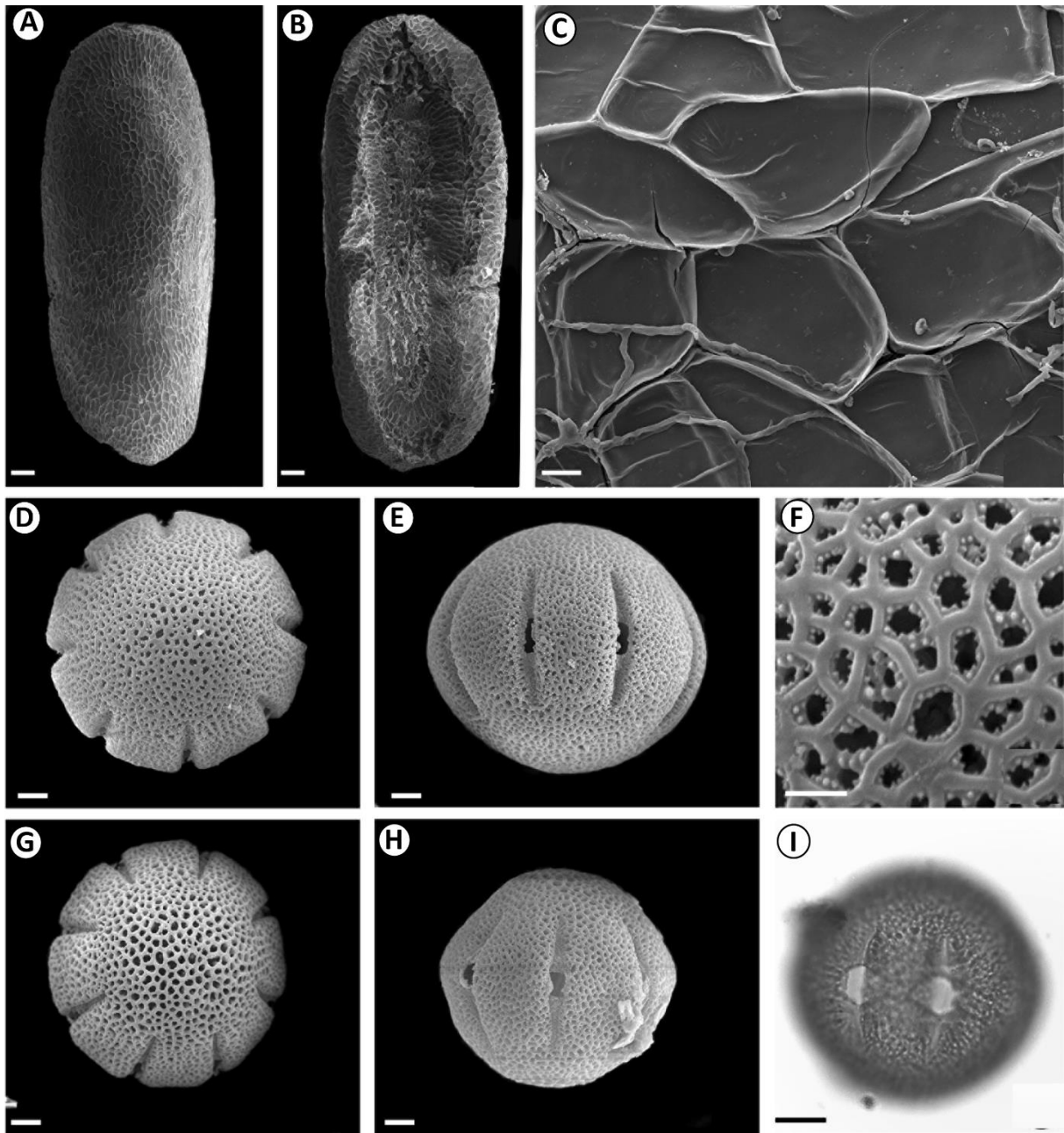


Figura 1.6. *Galianthe riograndensis*. Microscopia de semilla y polen (MEB); **A.** Superficie ventral de la semilla; **B.** Superficie dorsal de la semilla; **C.** Detalle de la testa; **D.** Vista polar del grano de polen de la flor brevistila; **E.** Vista ecuatorial del grano de polen de la flor longistila; **F.** Detalle de la exina; **G.** Vista polar del grano de polen (FL); **H.** Vista ecuatorial del grano de polen (FL); **I.** Morfología del polen (vista ecuatorial) en MO. **D-F.** de *Abruzii 1644* (CTES), **G-I.** de *Silveira 5929* (CTES).

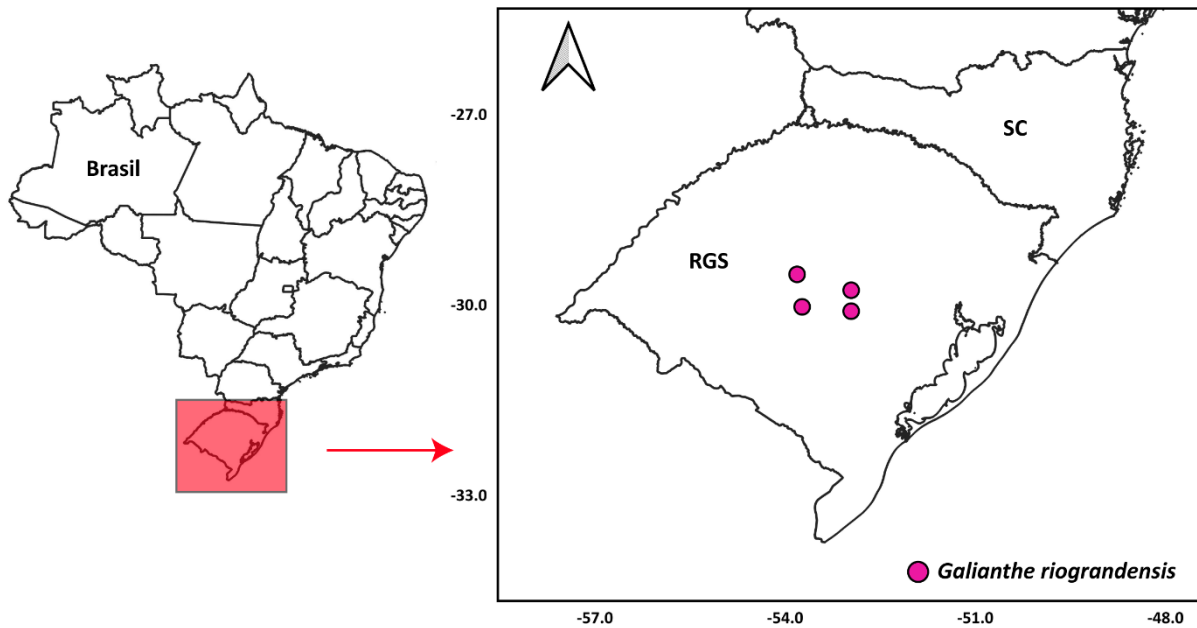


Figura 1.7. Distribución de *Galianthe riograndensis*

Galianthe vasquezii R. M. Salas & J. Florentín, sp. nov. Publicada en: *PeerJ* 5:e4012

Tipo: Perú, Pasco, Oxapampa, Parque Nacional Yanachaga-Chemillen, Quebrada Yanachaga, 2,250 m, 10240S, 75280W, 14-6-2003, R. Vásquez M. 28284 (Holotipo: HOXA!; isotipos MO!, HUT, USM).

Hierba decumbente o postrada. Tallo cuadrangular, ángulos alados, con papilas escábridas, más densamente dispuestas cerca de los nodos. Hojas 12-32 mm long., x 5-17 mm lat., opuestas, sésiles o pseudopetioladas, pseudopetiolos hasta 4 mm long., elípticas u obovadas, base atenuada, ápice agudo, superficie adaxial glabro o pubérula, superficie abaxial escábrida en los nervios, margen escábrido, con 3-5 pares de nervios secundarios. Vaina estipular de 3,2-5,6 mm de long., con 7-9 fimbrias, glabras, 3,5 x 6,8 mm long. Inflorescencias tirsoideas, parciales subglomeriformes, multifloras. Flor de 2-3 mm long., 3 (4)-meras, pedicelada, pedicelos 1-2 mm long. Hipanto 1,1-1,3 mm long., glabro o glabrescente. Cáliz (3-) 4-lobados, segmentos 1-1,4 mm long., triangulares, glabros, ápice agudo, dos menores opuestos. Corola blanca, infundibuliforme, de 1,75-2,1 mm long., glóbulos ovados, externamente glabra, internamente con pelos dispersos en la base y en la parte media del tubo. Estambres inclusos, anteras oblongas, 0,4-0,6 mm long. Grano de polen 7-8 zonocolpado, de tamaño pequeño ($P=31\ \mu\text{m}$ $E=29\ \mu\text{m}$), oblato-esferoidal a prolato-esferoidales, colpos largos, endoapertura y endocíngulo, exina semitectada, reticulada, muros nanoespinosos, 0,18-0,3 μm long. Disco nectarífero entero, papiloso. Estilo 1,5-1,8 mm long., ramas estigmáticas de 0,2 mm long., papilas conspicuas. Fruto seco, septícidis com mericarpos indehiscentes, de 1,8-2 mm long., glabro. Semillas elípticas, 1,8-2 mm long., x 0,8-1 mm lat., superficie ventral surcada

longitudinalmente, cubierta parcialmente por estrofiolo, superficie dorsal con exotesta retículo-foveada.
Fig.1.8

Distribución geográfica y hábitat: Se conoce para los Andes de Perú y Colombia. Crece en el bosque montano de entre 1800 a 2500 m altitud de Perú y Colombia. Fig.1.8, 1.9

Nota: Todos los especímenes de *G. vasquezii* fueron previamente identificados como *Galianthe palustris*. Sin embargo, difiere de *G. palustris*, por tener lóbulos de cáliz de 1-1.4 mm de long., con ápice agudo (vs. lóbulos del cáliz 0,4-0,6 mm long., con ápice obtuso), corola de 1,75-2,1 mm long., lóbulos internamente con pelos dispersos en la base, tubo internamente con algunos pelos dispersos cerca de su base (vs. corola 1-1,5 mm long., internamente glabra). Fruto 1,8-2 mm long, dehiscencia acrópeta (vs. fruto 1,1-1,5 mm long, obovado u obovado, dehiscencia basípeta) y semillas 1,8-2 mm long (vs. semillas 1-1,42 mm long.).

Materiales examinados: **Colombia**, Antioquia, Monte del Diablo, 21 Julio 1944, *Bro. Daniel 3303* (US); Rio Negro, 16 Diciembre 1933, *Bro. Daniel 165* (US). **Perú:** Distrito Huancabamba, sector Grapanazú, límite Parque Nacional, Yanachaga-Chemillen, 10°26'S, 75°23'W, 15 Octubre 2003, *R. Rojas et al. 1892* (MO); idem, sector Tunki, camino hacia María Puñis, 1,895 m, 10°16'31" S, 75°30' 59" W, *M. Cueva 193* (HOXA, HUT, MO, USM); Luispicanchi, Cuzco, Quincemil, 13°14'S, 70°45'W, Octubre 1950, *F. Marín 2731* (CTES, LIL); Pasco, Oxapampa, carretera de Cochabamba, 10°33'42"S, 75°27'23" W, 11 Noviembre 2004, *A. Monteagudo et al. 7587* (CTES, MO).

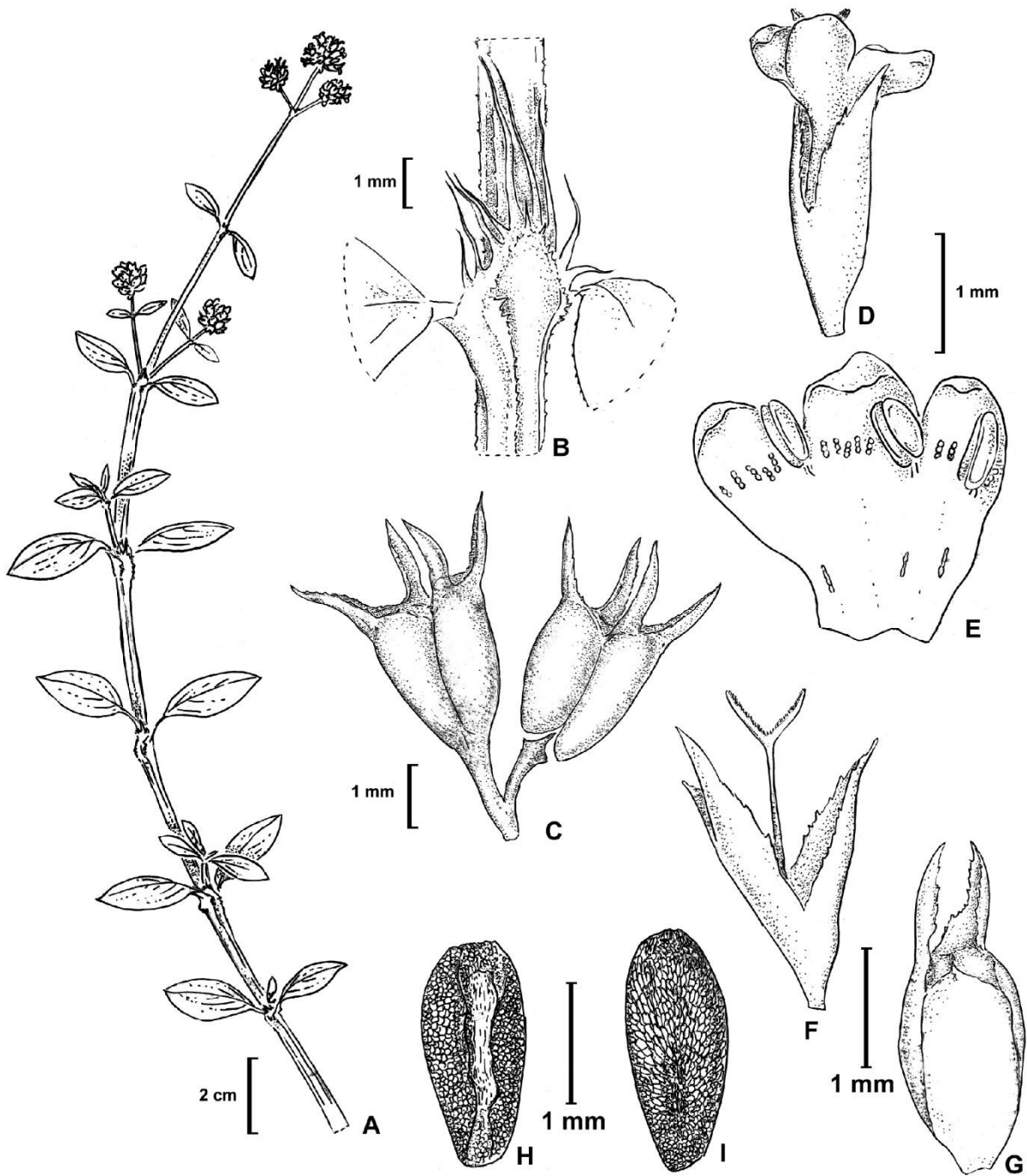


Figure 1.8. *Galianthe vasquezii*. A Hábito; B. Vaina estipular; C. Fruto; D-F. Flor; E. Corola abierta; F. Estilo, estigma y cáliz; G. Vista ventral del mericarpo, tubo de cáliz y lóbulos; H-I. Semilla; H. Vista ventral; I. Vista dorsal. De: R. Vásquez M. 28284 (HOXA). Ilustrado por: Pedro Cuaranta & J. E. Florentín

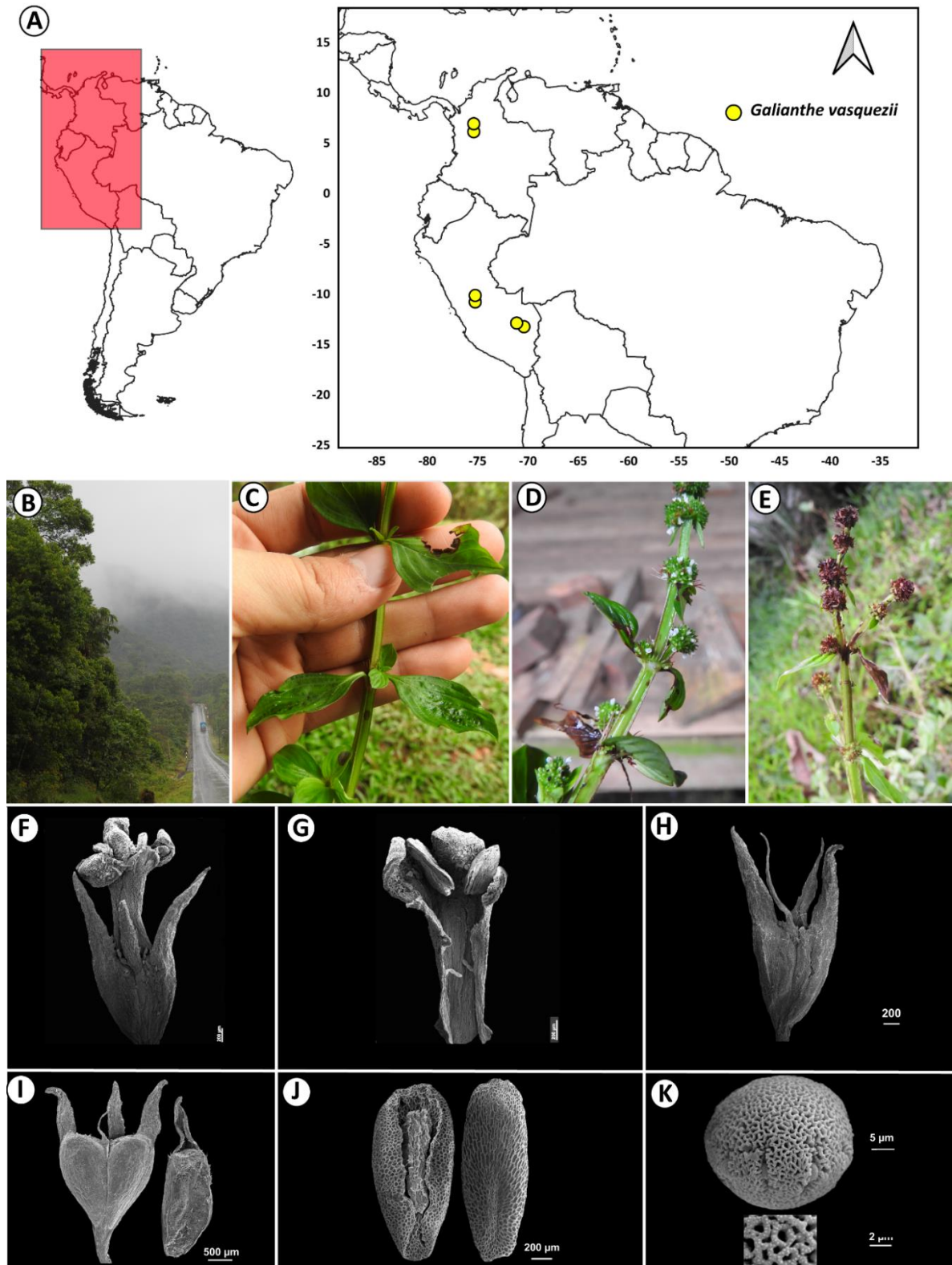


Figura 1.9. *Galianthe vasquezii* A. Distribución; B. Ambiente; C. Hojas; D. Inflorescencia; E. Infrutescencia; F-K. Microscopía MEB; F. Flor; G. Corola abierta; H. Hipanto y cáliz; I. Fruto y Mericarpo; J. Semillas en cara ventral y dorsal; K. Polen y detalle del retículo. F-K R. Vásquez M. 28284 (HOXA). Créditos fotográficos: Florentín Javier E.

Nuevos Registros

Las observaciones de nuevos materiales depositados y digitalizados de los especímenes de herbarios, junto a las expediciones en campo, permitieron registrar nuevas localidades para tres especies de *Galianthe*, fuera de sus distribuciones conocidas, ampliando la distribución para dos nuevos estados de Brasil (*G. chodatiana* y *G. thalictroides*) y para Perú (*G. boliviana*).

1) *Galianthe boliviana* E. L. Cabral, *Brittonia* 57 (2): 141–149. 2005. Figs. 1.12

Esta especie era solo conocida para La Paz, Bolivia, creciendo principalmente en laderas erosionadas de los Andes, restringidas a elevaciones altas a una altitud de 1800–3000 m, especialmente en bosques abiertos de *Alnus acuminata* Kunth de las Yungas. El material coleccionado por Percy Núñez V. & Payacarmayta 13140 (MO), indicó que la especie también se encuentra en la localidad de Quispicanchis, Cuzco, Perú.

Nuevo registro: Perú: Cusco, Quispicanchis, Marcapata, 176 km from Cusco on road to Maldonado, Marcapata to Cocha, 8 Marzo 1991, 13 250S 070 540W, 3,150 m, Percy Núñez V. & C. Payacarmayta 13140 (MO).

2) *Galianthe chodatiana* (Standl.) E. L. Cabral, *Soc. Argent. Bot.* 27 (34): 242.1991. Fig. 1.10, 1.12

La especie se encontraba registrada solo para los estados de Paraná y localidades vecinas de Santa Catarina (Brasil). Vive frecuentemente en campos, con pocos árboles o arbustos, secos o levemente húmedos, entre 700-900 m. En Paraguay se conoce, hasta el presente, solo las colecciones de Hassler citadas con el basónimo, que preceden del departamento de Canindeyú. A partir de nuevas colecciones recientes y del estudio de material adicional de herbario, esta especie se reporta por primera vez en el estado de Rio Grande do Sul (Brasil), extendiendo su distribución al sur.

Nuevo registro: Brasil: Rio Grande do Sul: Barracão, narodovia para Lagoa Vermelha, 7 Febrero 1988, N. Silveira & D. Farias -lho 5447 (HAS); Esmeralda, 25 Noviembre 1983, G. Hiltl. 1454 (CTES, HAS); Vacaria, ruta 116, 28°31'45.94" S 50°57'5.15" O, 10 December 2016, J. E. Florentín et. al., 29 (CTES, CTBS).

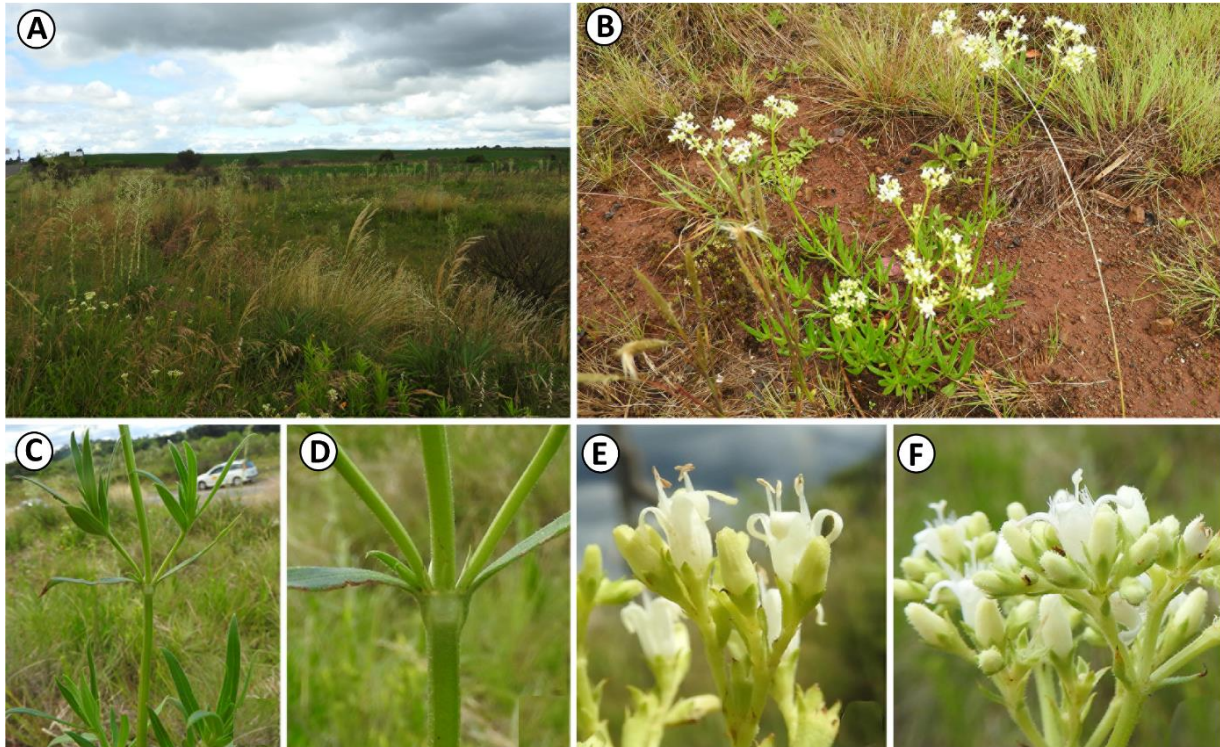


Figura 1.10. *Galianthe chodatiana*. A. Ambiente; B. Hábito; C. Detalle de un entrenudo; nótese los braquiblastos y la vaina estipulada; D. Detalle de la vaina estipulada. E. Detalle de las flores brevistilas; F. Detalle de las flores longistilas. Créditos fotográficos: Florentín Javier E.

3) *Galianthe thalictroides* (K. Schum.) E.L. Cabral, Bol. Soc. Argent. Bot. 27 (3-4): 246. 1991. Fig. 1.11, 1.12

Esta especie es conocida para el Nordeste de Argentina (Misiones y Corrientes), Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, Sao Paulo), Paraguay Oriental (Caaguazú y Amambay) y Uruguay. Crece en campos altos cerrado, con suelo arenoso-rojizo, también en terrenos modificados, y en bordes de caminos.

La identificación del material depositado en el herbario CTES, y de las imágenes digitalizadas de ejemplares de los Herbario CGMS y JP, permitieron ampliar la distribución de esta especie al estado de Mato Grosso do Sul, Brasil.

Nuevo registro: Brasil: Mato Grosso do Sul, Corguinho, Rodovia MS-352, 16 Km S de Taboco 19°50'58"S 55°16'7"W, 9 Marzo 2016, V.J. Pott; et al., 17204 (CGMS-66166); Bonito, W. Garcez 191, Octubre 2005 (CGMS-7151), Bonito, Fazenda Pitangueira, 20°53'26.94"S 56°41'56.69"O, W. Garcez 255, (CGMS-29003, JPB-51744, CTES-0027537); Fazenda Espora de Prata, estrada MS-382, 27 km Oeste de Bonito, encontro do Parque Nacional da serra da Bodoquena, Bonito, A. Pott et al., 10503 (CGMS-37237).

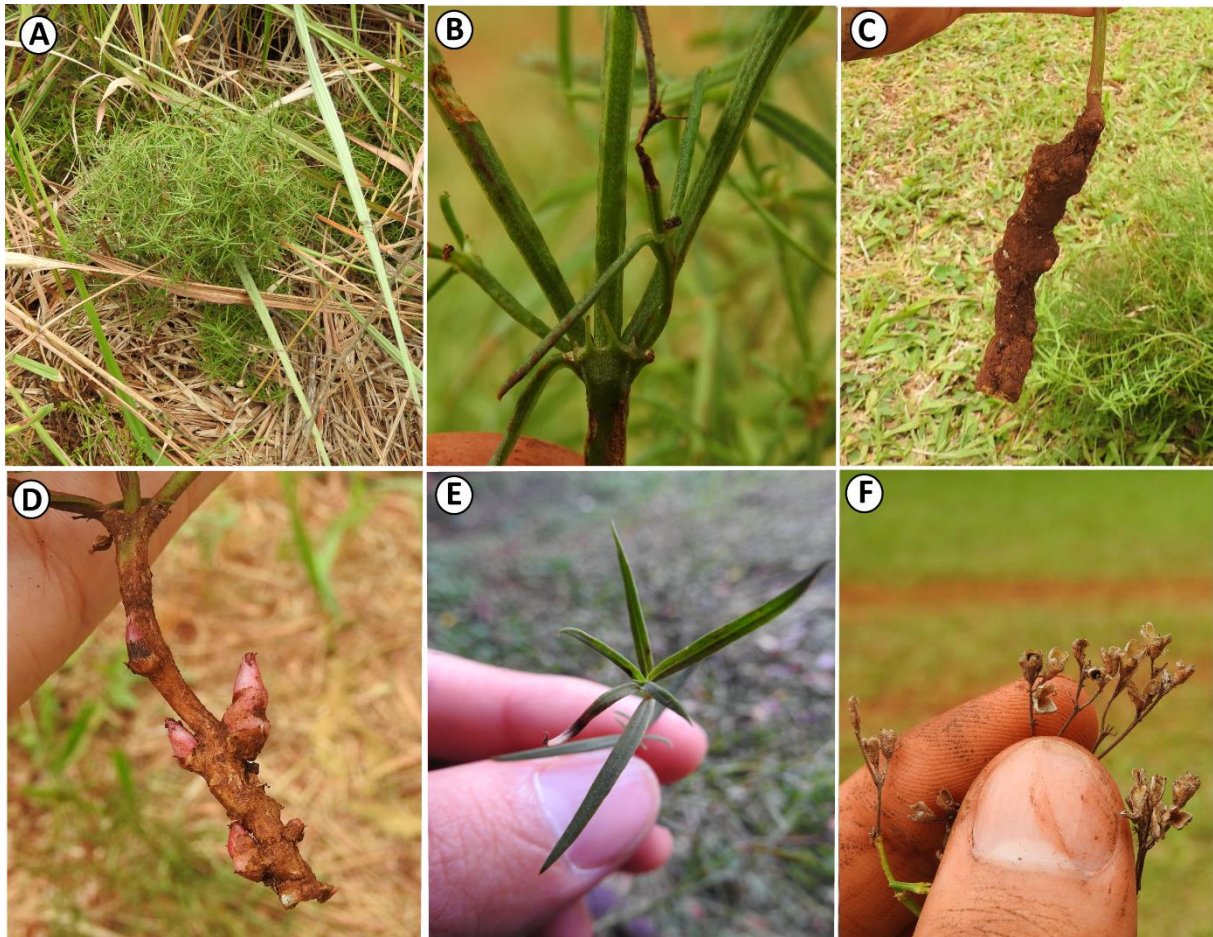


Figura 1.11. *Galianthe thalictroides*. A. Hábito; B. Porción de la rama, vaina estipular con fimbrias; C. Xilopodio; D. Desarrollo de yemas; E. Hojas lineares, pseudoverticiladas; F. Fruto, valva (De: W. Garcez 255)
 Créditos Fotográficos: Florentín Javier E.

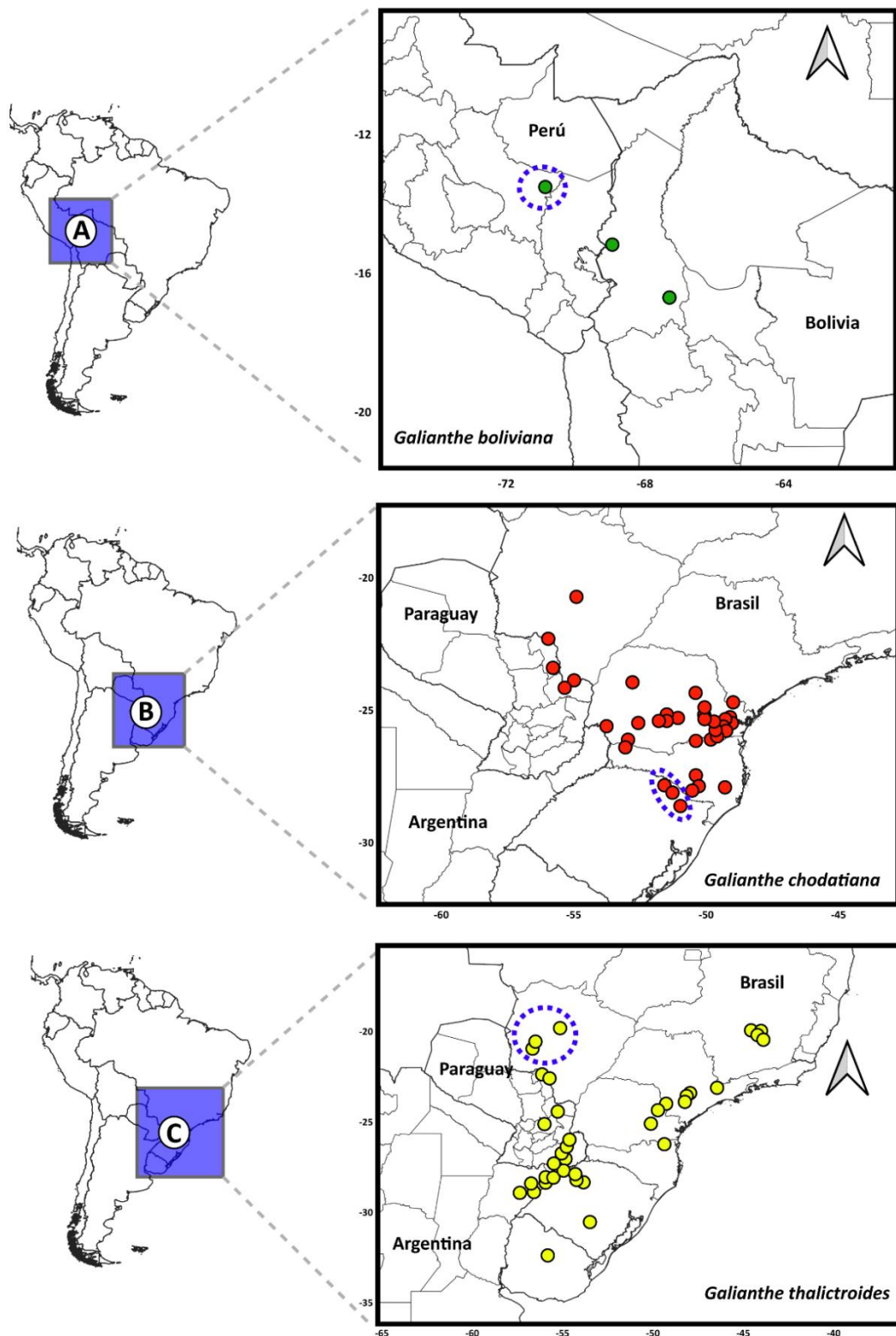


Figura 1.12. Nuevos registros. **A, B y C.** Distribución y nuevos registros; **A.** *Galianthe boliviana*; **B.** *Galianthe chodatiana*; **C.** *Galianthe thalictroides*. En círculos de líneas de puntos (lila) se indican los nuevos registros de las especies en cada una de las nuevas localidades.

Descripciones completas

Galianthe boliviana E.L. Cabral, Brittonia 57 (2): 141–149. 2005. Fig. 1.13, 1.18 A-C, 1.19 A-E.

Tipo: BOLIVIA. La Paz: Prov. Inquisivi, Cerro Aguada, 2500-2800 m, 22 Noviembre 1991, *M. Lewis* 40645 (holotipo: LPB [0000936] (foto!); isotipo: MO).

Sufrútice o hierbas perennes, de hasta 1 m long. Tallo decumbentes, subcuadrangulares, estrechamente alados, glabros. Hojas 20-40 mm long. × 7-12 mm lat., opuestas, láminas elípticas, base aguda, ápice acuminado, escabrosas o glabrescentes en ambas superficies, discoloras, con 3-4, venas secundarias subparalelas ligeramente curvadas a cada lado de la nervadura central. Vaina estipular de 3-5 mm long, pilosa, fimbrias 1,8-3,7 mm long., de 5-7, glabras. Inflorescencias cimosas, con subunidades condensadas, inflorescencias parciales fasciculadas y congestas, terminales en ramas principales y secundarias. Flor de 4-meras, sésiles a subsésiles, distilas. Hipanto obcónico, 1 mm long, glabro. Cáliz ligeramente desigual, en pares opuestos, los dos más grandes de 1,7 mm long, los más cortos de 1,2 mm long, triangular, glabro en ambos lados, margen estrigulado, con pequeños coléteres entre los lóbulos. Corola infundibuliforme, blanca o rosa pálido, papilosa del lado externo en los ápices de los lóbulos de la corola, lado interno con anillo de tricomas moniliformes más gruesos y largos en los lóbulos de la corola, y un anillo de tricomas moniliformes más cortos y delgados en la mitad del tubo de la corola. Flor longistila, corolas de 4-4,2 mm de long; estambres inclusos, filamentos de 0,2 mm long, anteras de 1-1,2 mm long; estilo exsertos de 3 mm long., ramas estigmáticas de 0,4 mm long. Flor brevistila, corolas de 4,5-5,2 mm long, estambres exsertos, filamentos de 2 mm de long, anteras de 1,4 mm long, estilo incluso de 2,5 mm de long, ramas estigmáticas de 0,75 mm long. Disco nectarífero entero. Cápsula septicida, subturbinada, con mericarpos indehiscentes, de 3 mm de long, ligeramente comprimidas lateralmente, lóbulos del cáliz persistentes. Semillas elípticas, 1,5-2 mm de long, marrón oscuro, superficie ventral con un surco longitudinal parcialmente cubierto por el estrofiolo, superficie dorsal con testa coliculada, células poligonales o casi circulares, 26-100 µm de ancho, paredes anticlinales rectas, paredes periclinales cóncavas, surcado. Fig. 6.15

Distribución geográfica y hábitat: ver nuevos registros.

Materiales examinados: **Bolivia:** La Paz: Prov. Inquisivi, 5 km N of Choquetanga, 16°38'S, 67°18'W, 22 Noviembre 1991, *M. Lewis* 40634 (LPB, MO); Prov. Bautista Saavedra, Charazani, 2453 m, 15°11.75'S, 68°52.50' W, 10 Febrero 2003, *J. Wood, T. Ortuño & M. Atahuachi* 18949 (BOLV). **Perú:** Cusco: Quispicanchis, Marcapata, 176 km from Cusco on road to Maldonado, Marcapata to Cocha, 13°25'S, 70°54'W, 3150 m, 8 Marzo 1991, *V. Percy Nuñez & C. Paycarmayta* 13140 (MO)



Figura 1.13. *Galianthe boliviana*. A. Hábito; B. Vaina estipular; C. Botón Floral; D-F. Flor brevistila; D. Flor; E. Corola abierta; F. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; G-I. Flor longistila; G. Flor; H. Corola abierta; I. Hipanto, cáliz, estilo y estigma; J. fruto; K. Mericarpo; L. Semilla, vista dorsal; M. Semilla, vista ventral. N. Corte transversal de la semilla. A-I extraído de Cabral (2005), J-N de Wood J. R. et al. 18949. Ilustración por: L. Simón.

Galianthe gertii E.L. Cabral, Bonplandia 7(1-4): 13. 1993. Figs. 1.14, 1.18 D-F, 1.19 F-J.

Tipo: Brasil, Paraná: Mun. Campina Grande do Sul, Serra Ibitiraquire, 22 Enero 1970, *G. Hatschbach 23388* (Holotipo MBM!, Isotipos C [10018163] (foto!), CTES [0013543]!, HBG [521683] (foto!), US [00406424] (foto!))

Hierba erecta o decumbente, 20-50 cm long. 1-tallo por planta, simple, tetragono, glabro, internudos 0,5-5,5 cm long. Hojas de 8-25 mm long. × 2-7 mm lat, sésiles, pseudoverticiladas, braquiblastos axilares, láminas elípticas-oblongas, base obtusa, ápice agudo, subcartáceas, glabras, discoloras, con puntos brillantes en ambos lados, margen revoluto, nervio medio deprimido en la superficie adaxial, prominente en la superficie abaxial, nervios secundarios 2-3 a cada lado de la vena central, inconspicuas. Vaina estipular 2 mm long, glabra, bordes irregulares. Fimbrias 3-5, triangular-lanceoladas, 1,25-3,75 mm long., la central más larga, glabra, con puntos brillantes. Inflorescencia terminal, tirsoide, umbeliforme, pauciflora. Flor 4-mera, ligeramente pedicelada, dísticas. Hipanto turbinado, 0,7-1,5 mm long., glabro. Cáliz 4-partido, lóbulos subiguales, triangular, 1-1,3 mm long., glabros, coléteres intercalares. Corola infundibuliforme, blanca, rosada o lila, externamente glabra, lóbulos iguales o más corto que el tubo de la corola, papilosa en el ápice. Flor longistila, corola 3,7-5 mm long, superficie interna con anillo de pelos moniliformes, delgados en el tubo y pelo más gruesos en la mitad de los lóbulos; estambres inclusos, filamentos de 0,7 mm long., anteras 0,7-1,2 mm long., estilo exerto de 4,5 mm long, estigmática, bifido de 1 mm long. Flor brevistila, corola 4,5-6,2 mm long., en el interior con franja de pelos moniliformes desde la base de los lóbulos de la corola hasta la parte media del tubo de la corola, estambres exertos, filamentos de 1-1,7 mm long., anteras de 1-1,2 mm long., estilo incluso, 2-2,7 mm long., estigma bifido de 1 mm long. Disco nectarífero, entero, papiloso. Fruto, cápsula turbinada, septicida, con valvas dehiscentes, 2-2,5 mm long., lóbulos del cáliz persistente. Semillas elípticas, 1,5-2 mm long., negras a marrón oscuro, superficie ventral con surco longitudinal cubierta por el estrofiolo, superficie dorsal foveolada, testa coliculada, células poligonales o casi circulares, 30-110 µm de ancho, paredes anticlinales rectas, paredes periclinales convexas. Fig. 6.16

Distribución geográfica y hábitat: Se encuentra distribuida en Paraná y Santa Catarina (Brasil). Vive en suelos rocosos a una altitud de 1000-1700 m, en áreas montañosas, conocidos como pastizales tropicales de altitud (HTG, pos sus siglas en inglés). Florece de noviembre a febrero y fructifica de marzo a abril.

Materiales examinados: Brasil. Paraná: Ipiranga, s.d., *M. Muscon 3382* (R). Mun. Morretes, Serra Marumbi, Pico Olimpo, 10 Enero 1996, *O. Ribas, J. Silva & E. Barbosa 957* (CTES, MBM, SPF); Morretes, Serra Marumbi, Picada Frontal, 15 Enero 1950, *N. Imaguirre 1734* (LIL, MBM); Mun. Morretes, Trilha Crista do Gigante, Parque Estadual do Marumbi, 17 Enero 2016, *R.Völtz, M. Brotto & O. Bizarro 766* (EFC); Mun. Morretes,

Serra Marumbi, Picada Frontal 15 Enero 1950, *N. Imaguirre 1734* (LIL, MBM); Morretes, Serra Marumbi, 27 Febrero 1970, *G. Hatschbach 23935* (HUFU); Mandirituba, Rio Mauricio, 23 Febrero 1978, *G. Hatschbach 41460* (US); Mun. Guaratuba, Serra de Araçatuba, Morro dos perdidos, 22 Enero 1999, *E. Santos, L. Cândido, M. Hasegawa & R. Silva 727* (CTES); Mun. Guaratuba, Serra de Araçatuba, 21 Enero 1994, *R. Kummrow & J. Silva 3397* (CTES, MBM, JOI); Serra Capivari, 15 Enero 1969, *G. Hatschbach & C. Kocicki 20766* (MBM); Mun. Campina Grande do Sul, Morro Tucum, 22 Diciembre 1999, *O. Ribas 2864* (HUEFS); Mun. Campina Grande do Sul, Serra Capivari, 8 Febrero 1971, *G. Hatschbach 26316* (MBM, NY); Mun. Campina Grande do Sul, Serra Ibitiraquire, 21 Enero 1970, *G. Hatschbach 23392* (MBM, US); idem, 22 Enero 1970, *G. Hatschbach 23388* (RB, HBG); Serra de Araçatuba, 31 Enero 1960, *G. Hatschbach 6695* (MBM, US); Campina Grande do Sul, Serra Capivari, 8 Febrero 1971, *G. Hatschbach 26316* (MBM, NY); Pico Caratuva, 29 Diciembre 1967, *G. Hatschbach 18206* (B, HBR, MBM, P). Antonina, Abrigo I, Trilha para o Pico Paraná, 4 Julio 2010, *R. Ristow 735* (IRAI); Quatro Barras, Serra da Farinha Seca, Morro OOB, 6 Diciembre 2002, *A. Mochinski 260* (UPCB). Santa Catarina: Mun. Campo Alegre, Serra do Quiriri, Rio dos Alemães, 14 Enero 1998, *O. Ribas, J. Cordeiro & E. Barbosa 2276* (CTES, MBM); Morro do Iquererim, Campo Alegre, 5 Febrero 1958, *R. Reitz & R. Klein 6426* (B, HBR, MBM, US); idem, 19 Noviembre 1992, *J. Cordeiro & E. Barbosa 932* (CTES, MBM); idem, 10 Enero 1958, *R. Reitz & R. Klein 6138* (B, US); Morro do Campo Alegre, 21 Diciembre 1960, *R. Reitz & R. Klein 10498* (HBR).

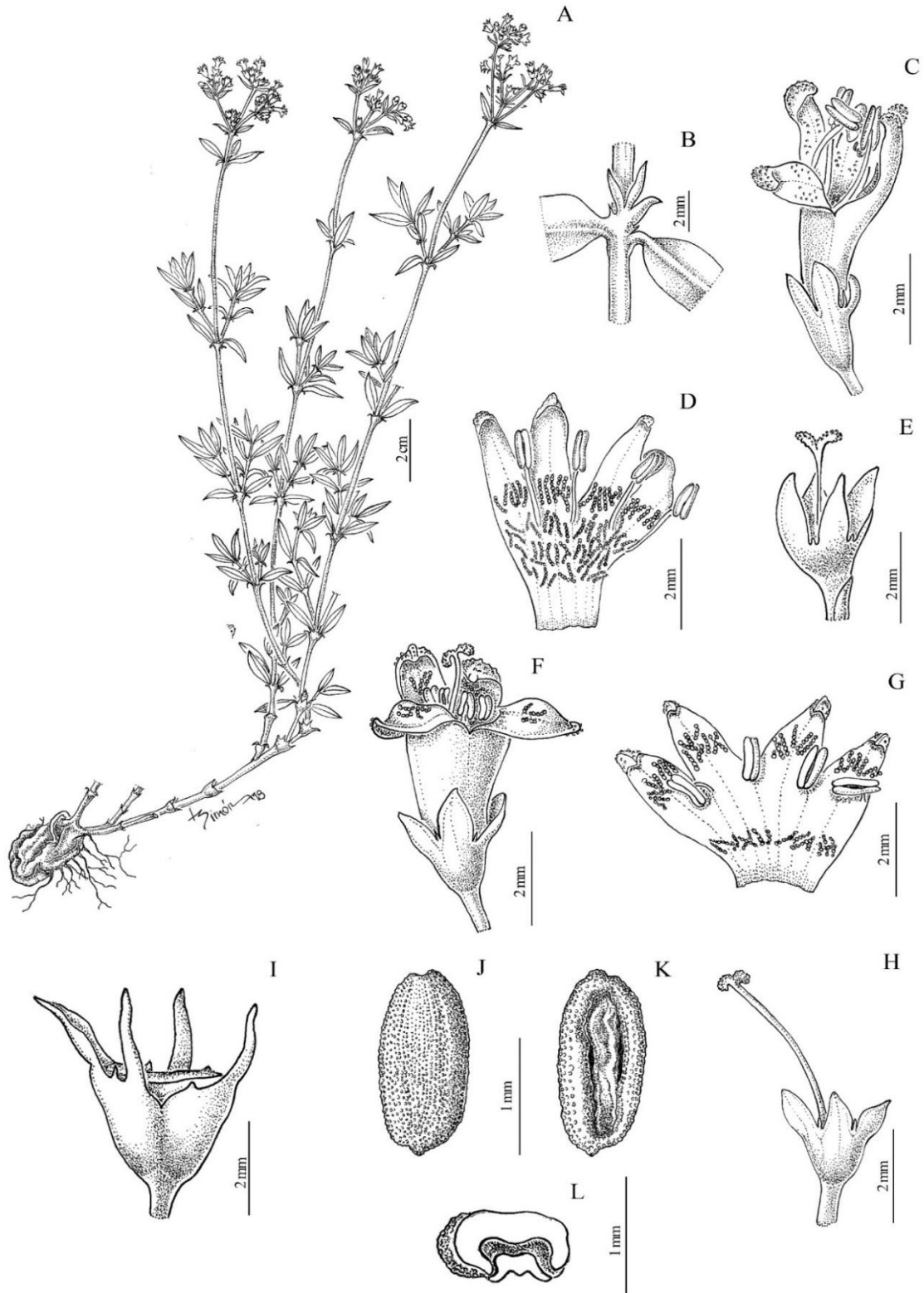


Figura 1.14. *Galianthe gertii* A. Hábito; B. Vaina estipular; C-E. Flor brevistila; C. Flor; D. Corola abierta; E. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; F-H. Flor longistila; F. Flor; G. Corola abierta; H. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; I. Fruto; J. Semilla, vista dorsal; K. Semilla, vista ventral; L. Semilla, corte transversal. A-H extraído de Cabral (2009), I-L de R. Kummrow & Silva J. M. 3397. Ilustración por L. Simón.

Galianthe guaranitica (Chodat & Hassl.) E. L. Cabral, Bol. Soc. Argent. Bot. 27(3-4): 244. 1991 [1992]. Figs. 1.15, 1.18 G-I, 1.19 K-Ñ

Tipo: Paraguay, Maracayú: In campo Ypejhú, Sierra de Maracayú, Febrero -[año no indicado], *E. Hassler 5594* (Lectotipo, G [00436134] Foto!, designado por Cabral; isolectotipos BM [000074141] foto!, K [000470440] foto!, MPU [022462] foto!, NY [00004536] foto!, P [00631803] foto!, S [Acc. Nº. 051636] foto!, UC [935183] foto!).

Sufrútice erecto, 0,6-1,5 m, con xilopodio. Tallos 2-3 por planta, simple, tetragonos, glabro o pubescente, internodos (3-)4-8 cm long. Hojas de (30-) 40-50 mm long., × (12-) 17-27 mm lat., pseudoverticiladas, braquiblastos axilares, láminas elípticas, base y ápice aguda, glabras, con algunos pelos dispersos sobre las venas en el envés, con 5-6 nervios secundarios a cada lado del nervio central. Vaina estipular, prolongada por encima de la separación del par de hojas, 4-5 mm long., piloso. Fimbrias 7-8, 2-6 (-8) mm long, filiformes, glabras. Inflorescencia terminal, tirsoide, 2-6(-10) cm long., multifloras; cortamente pedunculada. Flor 4-mera, pedicelada; Hipanto turbinado, 1,5 mm long, glabro o piloso. Cáliz 4-partido, lóbulos iguales, triangular-subulado, 1,5-2 mm long, glabro, coléteres intercalares. Corola infundibuliforme, 5,5-7 mm long., blanca, externamente glabra, lóbulos y tubo misma longitud, lóbulos papilosos en el ápice. Flor longistila, corola, superficie interna con pelos moniliformes en el tubo y escasos pelos dispersos en la base de los lóbulos; estambres inclusos, filamento ca. 1 mm long., anteras de 1,2-1,5 mm long., estilo exerto de 5 mm long, estigma bífido de 0,7 mm long., papiloso. Flor brevistila, corola, superficie interna con pelos moniliformes largos y delgados formando un anillo en la mitad superior del tubo, y pelos más gruesos en los lóbulos de la corola. Estambres excertos, filamento de 1,5 mm long., anteras de 1,2-1,3 mm long., estilo incluso, 0,5 mm long., estigma bífido de 0,25 mm long, papiloso. Disco nectarífero entero. Fruto, cápsula subglobosa, septícida, con valvas dehiscentes, 3-3,5 mm long., pilosa, lóbulos del cáliz persistente. Semillas elípticas, 2-2,5 mm long., marrón oscuras, superficie ventral con surco longitudinal cubierto parcialmente por el estrofiolo, superficie dorsal con testa retículo-foveolada, células poligonales o casi circulares, 20-100 µm de ancho, paredes anticlinales sinuosas, paredes periclinales cóncavas. Fig. 6.17

Observación: Chodat and Hassler (1904) describieron a *Borreria guaranitica*, basónimo de *Galianthe guaranitica*, sobre la colección de *Hassler 5594*; sin señalar el herbario donde fue depositado el ejemplar. Un espécimen de esta colección del herbario G, fue citado por Cabral (1991) como holotipo. De acuerdo al Art. 9.23 del código (Turland *et al.*, 2018), la cita de Cabral (1991) esa mención es considerada como una lectotipificación inadvertida, razón por la cual aquí se incluyen además, el registro de isolectotipos de otros cuatro herbarios.

Distribución geográfica y hábitat: Se encuentra distribuida en Mato Grosso do Sul (Brasil) y Paraguay oriental. Crece entre 500-700 m de altitud, en suelos arenosos de pastizales. Florece y fructifica de diciembre a abril.

Materiales examinados: Paraguay: Amambay: Colonia Estrella, 45 km NW de P.J. Caballero, 22°18'S, 55°50'W", Diciembre 1997, A. Schinini & M. Dematteis 33581 (CTES); Chirigüelo, 22°40'S, 55°50'W", Diciembre 1997, A. Schinini & M. Dematteis 33496 (CTES); 6 km F from Pedro Juan Caballero, Mayo 1981, S. Tadashi 133 (MO); idem, Enero 1934, T. Rojas 6596 (AS, CTES, MO); camino a colonia Estrella, 1 km W del Hito 1/44, s.d, A. Schinini & M. Dematteis 33626 (FCQ); alrededores de P.J. Caballero, ruta 5, camino a Cerro Corá, 8 Marzo 2002, A. Schinini, M. Dematteis, R. Duré & M. Quintana 36057 (CTES); Ea. San Luis, 11 km W del puesto Aquidauna (Brasil) límite con Paraguay, 7 Marzo 2002, A. Schinini, M. Dematteis, R. Duré & M. Quintana 35990 (CTES). Canindeyú: In campo Ypejhú, Sierra de Maracayú, Diciembre 1903, E. Hassler 5594 (G, NY, K); Maracayú Natural Reserve, 24°11'16"S, 55°16'45"W, Enero 1998, E. Zardini & M. Vera 47903 (AS, CTES, MO); idem, E. Zardini & M. Vera 47874 (AS, CTES, MO). Idem, 26-5-1999, E. Zardini & I. Chaparro 50683 (AS, CTES, MO). **BRASIL.** Mato Grosso do Sul: Mun. Sidrolândia, Santa Fe, 23 Enero 1971, G. Hatschbach 26028 (CTES, MBM, NY, US).

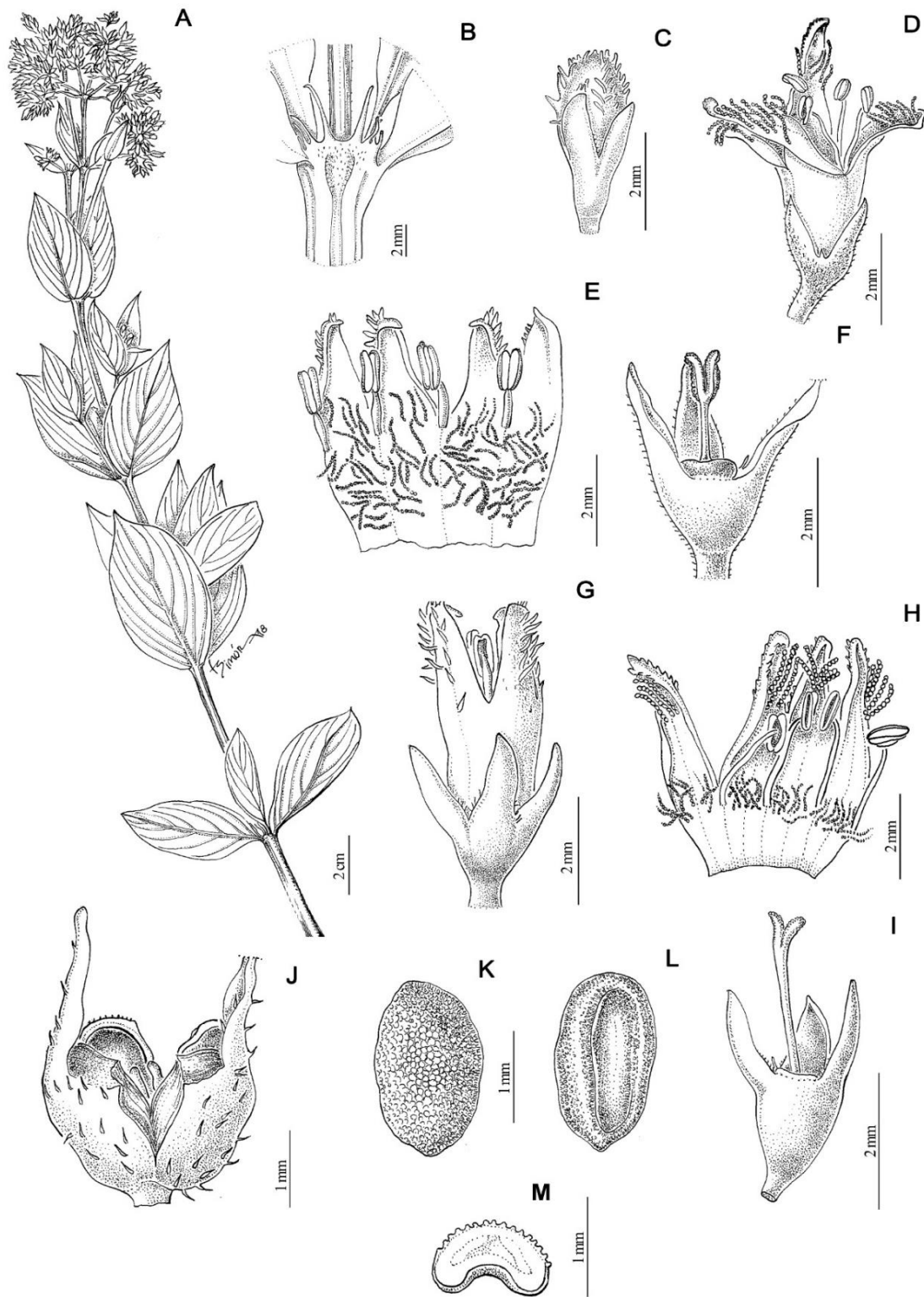


Figura 1.15. *Galianthe guaranítica*. A. Hábito; B. Vaina estipular; C. Botón floral; D-F. Flor brevistila; D. Flor; E. Corola abierta; F. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; G-I. Flor longistila; G. Flor; H. Corola abierta; I. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; J. Fruto; Semilla vista dorsal; L. Semilla, vista ventral; M. Semilla, corte transversal. A-H extraído de Cabral (2009), J-M de *Schinini A. et al.*, 35993. Ilustración por L. Simón.

Galianthe longifolia (Standl.) E.L. Cabral, Bol. Soc. Argent. Bot. 27(3-4): 245. 1991 [1992]. Figs. 1.16, 1.18 J-L, 1.19 O-S

Borreria thalictroides K.Schum. var. *longifolia* Standl., Field Mus. Nat. Hist.Bot.Ser.8(5):394: 1931. "Brazil (State of Paraná): Serriha, in campo, alt.840 m, 7 Diciembre 1908, P.Dusén 7303! (Stockholm herb., type)" isotipo US!, paratipo: P. Dusén 16269 (F!,G!,MO!,S!); P. Dusén 9446 (BM!, F!,G!, MO!,NY!,S!).

Sufrútice de 40-60 cm alt. Tallo subtetrágono, simples, glabros, entrenudos de 2-5 cm long. Hojas pseudoverticiladas de 2-6 hojas de (15)-25-65 x 0,5-1 mm, sésiles, lineares, uninervadas, glabras. Vaina estipular 4-5 mm long., pubérula, margen irregular con 3-4 lacinias de 5-15 mm long., lineares a filiformes de base ancha. Inflorescencia tirsoide, terminal, de 3-15 cm long. Hipanto 1,2-1,7 mm long., turbinado, glabro, segmentos del cáliz 1,2-1,5 mm long., triangular-acuminados, glabros, bordes con papilas antrorsas, a veces dientes intercalares. Corola externamente micropapilada. Flor brevistila: corola 3,5-4 mm long., lóbulos iguales o más cortos que el tubo, superficie interna con dos anillos de pelos moniliformes, uno de pelos finos en la mitad del tubo y otro de pelos más gruesos y largos, en arco en los lóbulos, el resto micropapilado; anteras 0,5-0,7 mm, filamentos 0,5 mm; estilo 1,2-2 mm long. con papilas unicelulares de base ancha, dividido en su tercio en ramas estigmáticas espatuladas, con densas papilas pluricelulares desde la bifurcación, más largas las apicales. Flor longistila: corola 3,7-4,5 mm long., lóbulos iguales o más largos que el tubo, externamente micropapilada, superficie interna con 2 anillos de pelos moniliformes, uno angosto de pelos delgados en la mitad del tubo y otro denso en el tercio inferior de los lóbulos, el resto micropapilado; anteras 0,7, filamentos muy breves; estilo 3,7-4 (-5,2) mm long., con papilas densas, pluricelulares, bifurcado en su 1/7, ramas estigmáticas lineares con pelos densos y largos; disco entero papiloso. Fruto, cápsula turbinada, septicida, con valvas dehiscentes, 4-5 mm long, lóbulo del cáliz persistente. Semillas elípticas, 2-3 mm long., marrón oscuro, superficie ventral con un surco longitudinal parcialmente cubierto por el estrofiolo, superficie dorsal con testa coliculada, células circulares, 25-50 µm de ancho, paredes anticlinales convexas, paredes periclinales convexas, surcadas. Fig.6.18.

Distribución geográfica y hábitat: Se encuentra distribuida en Paraná y Mato Grosso do Sul (Brasil). Crece en campos altos entre 840-875 m s. n. m, en áreas ocupada por Pinheiros (*Araucaria angustifolia*) del estado de Paraná y localidades limítrofes en el estado de Mato Grosso do Sul (Brasil). Florece y fructifica de noviembre a abril.

Materiales examinados: **Brasil:** Mato Grosso do Sul. Rod. MF 642, 5 Km O, Tacuru, 16 Diciembre 1983, G. Hatschbach 47302 (MBM, UB). **Paraná.** Palmeira, PR, 11 Marzo 1973, L. Dombrowski 4553 (US); Lapa, 14 Diciembre 1959, R. Braga et al., 165 (NY); idem, 28 Febrero 1948, G. Hatschbach 1113 (HBR, MBM,US); idem,

9 Noviembre 1976, *L. Dombrowski* 6682 (US); Volta Grande, 20 Diciembre 1979, P. I. Oliveira 173 (UB); Mun. Balsa Nova, Tamandua, 27 Diciembre 1968, *G. Hatschbach* 20659 (RB,UB,US); Rio Passo Dois, 31 Diciembre 1967, *G. Hatschbach* 18226 (MBM,US); Lapa, Fazendinha, 11 Diciembre 1965, *R. Reitz et al.*, 17406 (B, F, HBR, SI, US); Passauna, Estr. a campo Largo, 18 Enero 1951, *Tessmann s.n* (MBM); Restinga Serra, 14 Abril 1908, *P. Dusén* 2665(R); São Luiz do Puruã, 10 Enero 1987, *L. Dombrowski* 6869 (ICN); Vila Velha, 15 Enero 1987, *A. Krapovickas et al.*, 40856 (CTES).

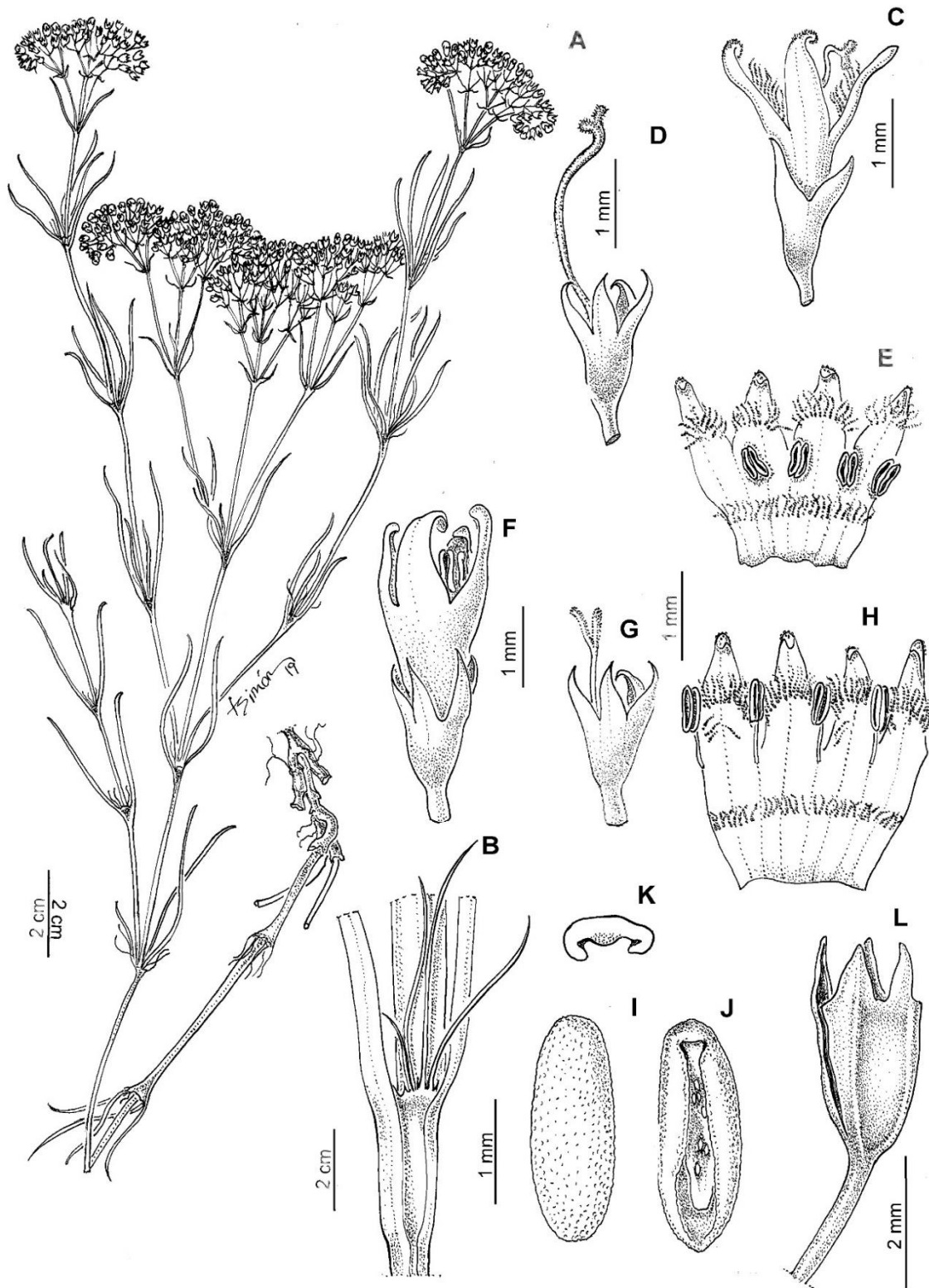


Figura 1.16. *Galianthe longifolia*. A. Hábito; B. Vaina estipular; C-E. Flor longistila; C. Flor; D. Hipanto; cáliz, estilo, y estigma; E. Corola abierta; F-H. Flor brevistila; F. Flor; G. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; H. Corola abierta; I-K. Semilla; I. Vista dorsal; J. Vista ventral; K. Corte transversal de la semilla; L. Fruto; A-H extraído de (Cabral 2009), I-L de Cordeiro C.B. 1969. Ilustración por L. Simón

Galianthe reitzii E.L. Cabral, Bonplandia 10 (1-4): 124-126. Figs. 1.17, 1.8 M-O, 1.9 T-X.

Tipo: BRASIL. Santa Catarina. Mun. Urubici, Serra do Oratório, Bom Jardim, 9-12-1958, R. Reitz & R. M. Klein 7688 (holotipo HBR; isotipos: BR [0000005639816], G [Acc. Nº. 8202/20]!, K [00470429] foto!, M [0187444] foto!, US [01106442] foto!)

Sufrútice, 0,2-1 m alt., erectos, con xilopodio. Tallo subtetragono o tetrágono, multi-ramificados, glabros, nudos basales desnudos, entrenudos de 2-10 mm long. Hojas de 10-24 mm long., × 5 mm lat., pseudoverticiladas, braquiblastos frondosos, sésiles, láminas lineales o lanceoladas, base y ápice agudo, cartáceas, glabras, vena central sobresaliente en la superficie abaxial, margen recurvo, discoloras. Vaina estipular 1-1,5 mm long, pilosa, con 1 fimbria central subulada de 1,5-1,8 mm long. y dos fimbrias laterales escasamente desarrolladas, 0,5-1 mm long, glabras, con coléteres apicales. Inflorescencia tirsoidea, pauciflora, congesta, 20-40 mm long, cortamente pedunculada. Flores 4(5)-meras, sésiles o subsésiles, dístilas. Hipanto turbinado, 2 mm long, glabro, con pequeñas manchas rosadas. Cáliz 4-partido, lóbulos igual, subulados-triangular, 1,5-2 mm long, glabros, coléteres intercalares. Corola infundibuliforme, 5-8 mm long, blanca, externamente glabra, papilosa, lóbulos más cortos que el tubo de la corola, internamente con pelos moniliformes en la base de los lóbulos de la corola y en el tercio inferior del tubo de la corola, tubo de 4 mm long, lóbulos triangulares, 3-5 mm long. Flor longistila: estambre inclusos, filamento de 1 mm long, anteras de 1,5 mm long, estilo exerto, de 6 mm long, estigma bífido de 2,5 mm long. Flor brevistila, estambres exertos, filamento de 3 mm long, anteras de 1,5 mm long, estilo incluido de 2,5 mm long, estigma bífido de 2 mm long. Disco nectarífero, entero. Fruto, cápsula turbinada, septicida, con valvas dehiscentes, 3 mm long, lóbulo del cáliz persistente. Semillas elípticas, 1,5-2 mm long., marrón oscuro, superficie ventral con un surco longitudinal parcialmente cubierto por el estrofiolo, superficie dorsal con testa coliculada, células circulares, 25-52 µm de ancho, paredes anticlinales convexas, paredes periclinales convexas, surcadas. Fig. 6.19

Nota: Delprete (2004) consideró a *G. reitzii* como un estadio juvenil de *G. gertii*; de acuerdo a esto, ambas fueron tratadas como sinónimos. Sin embargo, por los estudios filogenéticos (Capítulo 4) y morfológicos se confirma la validez de cada una de las especies. *Galianthe reitzii* difiere de *G. gertii* por ser un sufrútice, de hasta 1 m alt., (vs. hierba, de hasta 50 cm alt.), con xilopodio (vs. sin xilopodio), entrenudos de 0,2-1cm long (vs 1-5,5 cm long.), vaina estipular con una fimbria central y dos laterales más cortas con coléteres apicales (vs. vaina estipular con 3-5 fimbrias, sin coléteres apicales), hojas con una sola venación central, prominente en la superficie abaxial (vs. venas central prominente en la superficie abaxial y venas secundarias 2-3 a cada lado de la vena central, poco marcadas), corola simple blanca (vs. blanca, rosada o lila), Flor brevistila y longistila con pelos moniliformes en la base de los lóbulos y en el tercio inferior del tubo de la corola (vs. flor longistila con pelos moniliformes formando un anillo en la parte medio del tubo de la corola y en la parte

media de los lóbulos de la corola, y flor brevistila con pelos moniliformes finos desde la base de los lóbulos de la corola hasta medio del tubo de la corola). Por lo tanto, aquí, ambas se tratan como especies separadas.

Distribución geográfica y hábitat: Se encuentra distribuida en Santa Catarina, Brasil. Crece en rocas de arenisca a una altitud de 1000-1822 m. Vive en el Parque Nacional São Joaquim, en la cordillera Serra Geral, en grandes extensiones de praderas de gran altitud. Esta localidad es considerada la región más fría de Brasil, el único lugar del país con nevadas (Ibama 1998). Florece y fructifica de diciembre a abril.

Materiales examinados: BRASIL. Santa Catarina: Urubici, Cuesta a Bom Jardim da Serra, ca. 1000 m, 20 Enero 1975, *L. Ahumada & U. Eskuche 3361* (CTES, N, SI); Morro da Igreja, 1822 m, 3 Enero 1949, *R. Reitz 2969* (B, HBR, US); Morro da Igreja, 18 Enero 1994, *J. Stehmann & A. Vieira 1295* (UEC); Urubici, Morro da Igreja, 4 Diciembre 1992, *D. Falkenberg & F. Silva Filho 5901* (FLOR, ICN, MBM); idem, 18 Enero 1994, *J. Stehmann & A. Vieira 1295* (UEC); Urubici, Topo do Morro da Igreja, próximo do Cindacta, 4 Enero 1995, *J. Stehmann & A. Vieira 1295* (FLOR); Serra do Oratório, 10 km E de Bom Jardim da Serra, ca. 1200 m, 16 Enero 1957, *L. Smith & R. Reitz 10151* (CTES, MBM, US); Curral Falso, Bom Jardim, São Joaquim, 19 Febrero 1959, *R. Reitz & R. Klein 8419* (HBR, US); Desfiladeiro do Funil, Bom Jardim da Serra, Enero 1986, *M. Sobral 4830* (F, MBM); Beira da estrada SC 439, em direção a Grão Pará, Serra do Corvo Branco, 12 Enero 1987, *D. Falkenberg, P. Berry & L. Brako 4320* (FLOR, ICN, MBM); Mun. Grão Pará, Encosta leste da Serra do Corvo Branco, 27 Febrero 1996, *J. Jarenkow & M. Sobral 3073* (FLOR); Serra do Oratório, Bom Jardim, 9 Diciembre 1958, *R. Reitz & M. Klein 7688* (MO, US); Campo dos Padres, Fazenda da Sra. Sonia Munareto, campo na borda Leste do cânion do Espriado, 27 Abril 2006, *M. Souza, A. Zanin, H. Longhi-Wagner & M. Rieper 1592* (FLOR); Urubici, Parque Nacional de São Joaquim, 12 Diciembre 2014, *R. Trevisan 1607* (FLOR); Parque Nacional São Joaquim, subida para o Morro da Igreja 49°28'53.3" W 28°07'35.2 S, 24 Enero 2018, *J. Pastore, J. Florentín & M. Nuñez Florentin 5462* (CTBS, CTES).

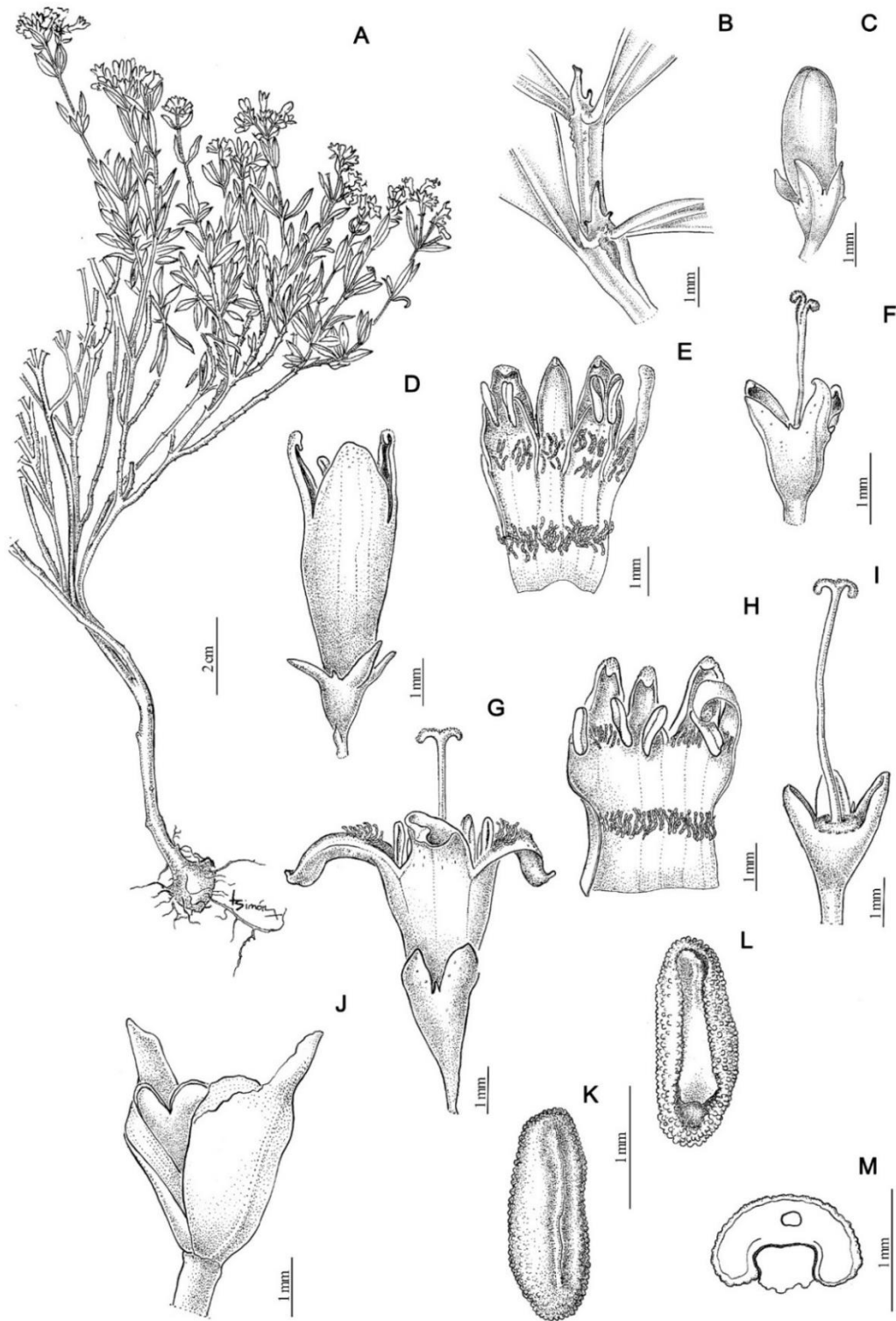


Figure 1.17. *Galianthe reitzii*. A. Hábito; B. Vaina estipular; C. Botán floral; D-F. Flor brevistila; D. Flor; E. Corola abierta; F. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; G-I. Flor longifolia; G. Flor longistila; H. Corola abierta; I. Hipanto, cáliz, estilo, y estigma; J. Fruto; K. Semilla, vista dorsal; L. Semilla, vista ventral; M. Semilla, corte transversal. A-I extraído de Cabral (2009), J-M de Pastore et al. 5462. Ilustración L. Simón

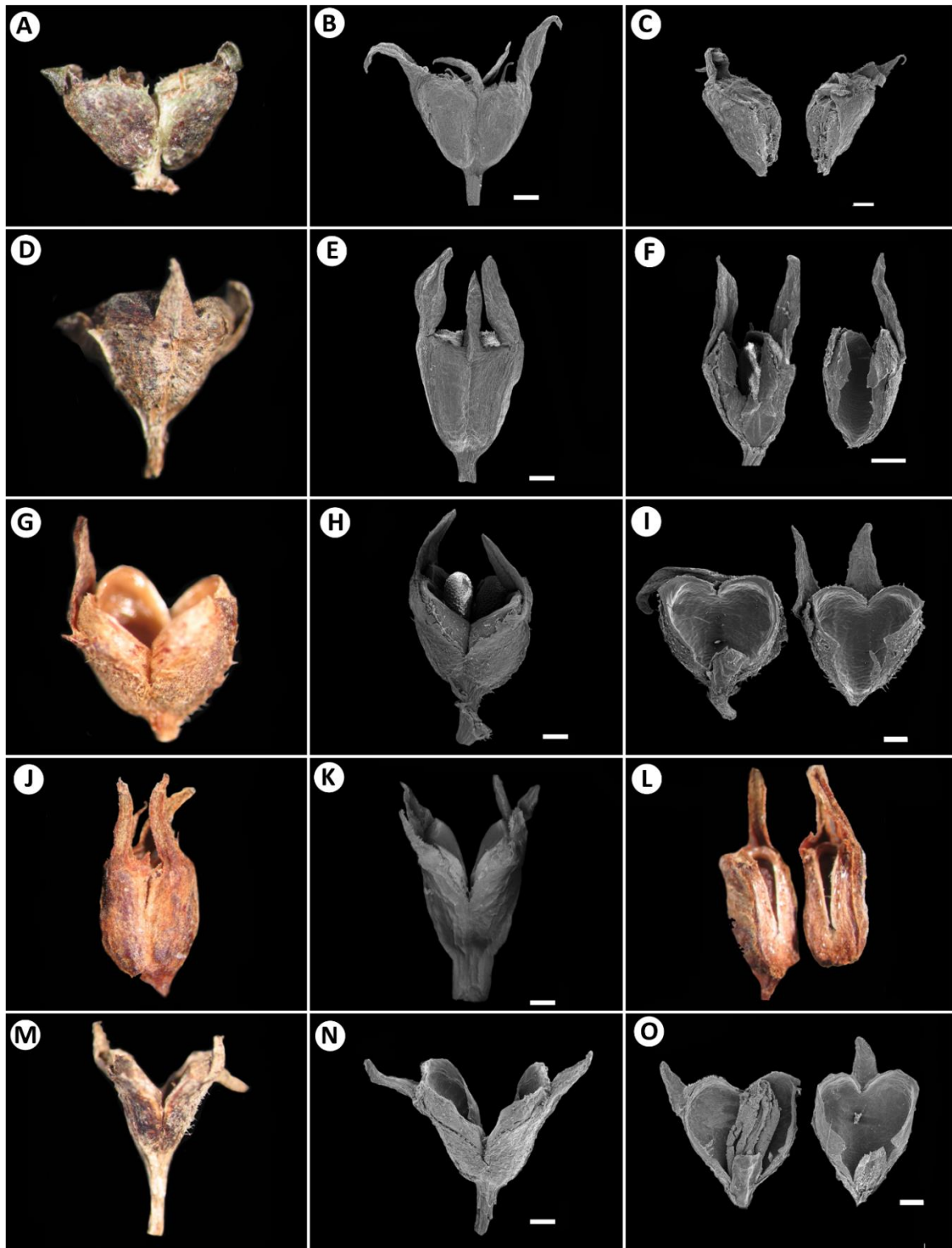


Figure 1.18. Microfotografías de frutos en LE y MEB. A-C. *Galianthe boliviana* (De: Wood J. R. et al., 18949); A-B. Fruto; C. Mericarpo indehiscente; D-F. *G. gertii* (De: R. Kummrow & Silva J. M. 3397); D-E. Fruto; F. Valva dehiscente; G-I. *G. guaranítica* (De: Schinini A. et al., 35993); G-H. Fruto; I. Valva dehiscente; J-L. *G. longifolia* (De: Cordeiro C.B. 1969); J-K. Fruto; L. Valva dehiscente; M-O. *G. reitzii* (De: Pastore et al., 5462); M-N. Fruto; O. Valva dehiscente. Escala barra: 500 μ m.

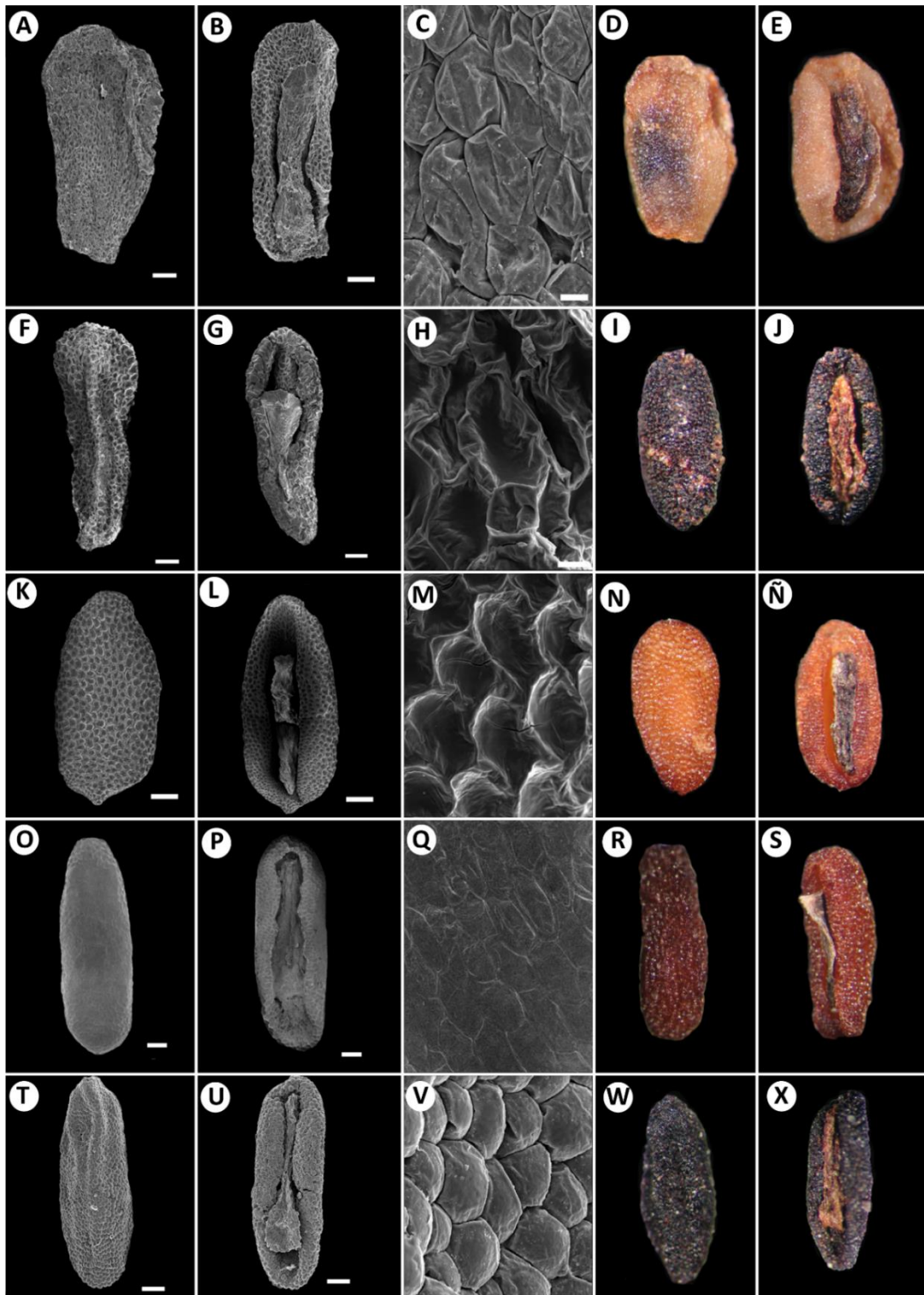


Figure 1.19. Microfotografías de semillas en LE and MEB. A-E. *Galianthe boliviana* (De: Wood J. R. et al., 18949); A, D. Vista dorsal; B, E. Vista ventral; C. Detalle de la superficie de la testa; F-J. *G. gertii* (De: R. Kummrow & Silva J. M. 3397); F, I. Vista dorsal; G, J. Vista ventral; H. Detalle de la superficie de la testa; K-Ñ. *G. guaranitica* (De: Schinini A. et al., 35993); K, N. Vista dorsal; L, Ñ. Vista ventral; M. Detalle de la superficie de la testa; O-S. *G. longifolia* (De Cordeiro C.B. 1969); O,R. Vista dorsal; P, S. Vista ventral; Q. Detalle de la superficie de la testa; T-X. *G. reitzii* (De: Pastore et al. 5462); T, W. Vista dorsal; U, X. Vista ventral; V. Detalle de la superficie de la testa. Barra de escala: A, B, F, G, K, L, O, P, T, U: 200 µm; C, H, M, Q, V: 20 µm.

CAPÍTULO 2

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

CAPÍTULO 2

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Resumen:

La tribu Spermacoaceae cuenta con 76 géneros y ca. 1250 especies, y se caracteriza principalmente por sus representantes herbáceos, y por contar con un gran número de especies distribuidas en el Neotrópico. Dentro de dicha tribu, se encuentra el clado *Spermacoce* representado actualmente por 23 géneros y ca. 500 especies, entre los cuales se encuentra el género *Galianthe*. Debido a las similitudes morfológicas con otros géneros, *Galianthe* estuvo históricamente vinculado con *Borreria*, *Spermacoce* y *Diodia* (por el tipo de fruto) y con *Denscantia* y *Emmeorrhiza* (por el tipo de inflorescencia). En la revisión taxonómica del género, características como la heterostilia, el grano de polen con retículo complejo, fruto con mericarpos o valvas, entre otros rasgos, permitió definir a *Galianthe* en dos subgéneros. *Galianthe* subgen. *Galianthe* (39 spp.), con características morfológicas homogéneas y con las especies agrupadas en dos secciones (*G.* secc. *Galianthe* y *G.* secc. *Laxae*). Y por otro lado, a *G.* subgen. *Ebelia* (10 spp.) con características morfológicas más heterogéneas (diferentes tipos de hábito, inflorescencia, síndrome floral y granos de polen con retículos complejos o simples). En los últimos años, los estudios moleculares, permitieron definir a *Galianthe* como un género basal dentro del clado, además de encontrarse estrechamente relacionado con otros géneros como *Carajasia* y *Schwendenera*. A pesar de los avances moleculares, los últimos estudios se basaron en un número reducido de especies del género, y no llegan a representar todas las categorías infra genéricas (secciones). Con el fin de poner a prueba la delimitación taxonómica actual del género, este capítulo tiene como objetivo probar la monofilia de *Galianthe*, así como sus relaciones filogenéticas infra-genéricas e interespecíficas. Para ello se utilizaron dos marcadores nucleares (ITS y ETS) correspondientes a 80 entidades, de las cuales 41 corresponden a especies de *Galianthe*, representando así el 74,5% de la diversidad actual del género, y 16 géneros relacionados, correspondientes al clado *Spermacoce*. Los resultados filogenéticos recuperan a *Galianthe* como monofilético, y se pueden distinguir tres grandes subclados. Los subclados I y II conformados por distintas especies de *G.* subgen. *Ebelia*; mientras que el subclado III se encuentra conformado por todas las especies de *G.* subgen. *Galianthe* más *G. brasiliensis* subsp. *angulata*, especie actualmente considerada dentro del subgen. *Ebelia*. En este último, las secciones no fueron recuperadas como monofiléticas. Teniendo en cuenta estos resultados, se puede concluir que el subgen. *Ebelia* es trifilético y podría eventualmente formar parte de géneros diferentes. El subgen. *Galianthe*, en principio es parafilético a causa de *G. brasiliensis* subsp. *angulata*, y sin distinción de secciones.

Palabras claves: Subgéneros, relación filogenética, sect. *Laxae* y sect. *Galianthe*

INTRODUCCIÓN

Los recientes estudios realizados en la tribu Spermaceae, registran un número de ca. 1200 especies y una distribución principalmente Neotropical (Groeninckx *et al.*, 2009). Las especies que forman parte de este grupo se caracterizan morfológicamente por presentar flores 4-meras, estípulas interpeciolares multifimbriadas, carpelos uniovulados y granos de polen multiaperturados (sensu Robbrecht, 1988); postura que en la actualidad aún es considerada factible por algunos especialistas (Terrell & Wundelin, 2002). En las últimas décadas se observó un incremento en los estudios moleculares, los cuales permitieron la ampliación de los límites de la tribu Spermaceae, la cual pasó de tener 19 géneros (Dessein, 2003) a 31 géneros (Robbrecht & Manen, 2006), o a 60 recopilados por Groeninckx *et al.* (2009). De esta manera hoy forman parte de la misma, el complejo “*Hedyotis-Oldenlandia*” (de la tribu *Hedyotideae*) y la tribu *Manettieae* completa, registrándose una incorporación de 20 a 61 géneros, y ca. 1235 especies (Andersson & Rova, 1999; Dessein, 2003; Dessein *et al.*, 2005; Robbrecht & Mannen, 2006; Kårehed *et al.*, 2008; Groeninckx *et al.*, 2009; Lens *et al.*, 2009; Salas *et al.*, 2015a). Bajo esta circunscripción se reconoce al grupo como *Spermaceae s.l.*, que hasta el momento no cuenta con sinapomorfías morfológicas que complementen esta agrupación de carácter amplio (Groeninckx *et al.*, 2009; Salas *et al.*, 2015). Sin embargo, en los últimos trabajos enfocados principalmente en el esclarecimiento del grupo *Spermaceae s.l.*, se delimitó al clado *Spermaceae* o *Spermaceae s.s.*, como monofilético y coincidente con el concepto morfológico clásico (sensu Robbrecht, 1988). En América, bajo el clado *Spermaceae* se registran 23 géneros y ca. 500 especies, los cuales se reconocen por ser plantas principalmente herbáceas, con rafidios, estípulas multifimbriadas, ovarios con lóculos uniovulados y granos de polen multiaperturados. Los estudios moleculares previos (Dessein, 2003; Kårehed *et al.*, 2008; Salas *et al.*, 2015a), muestran que los clados obtenidos coinciden con géneros morfológicamente establecidos, entre ellos *Crusea* Cham. & Schltdl., *Emmeorrhiza* Pohl ex Endl., *Ernodea* Sw., *Mitracarpus* Zucc., *Psyllocarpus* Mart. & Zucc., *Richardia* L. y *Staelia* Cham. & Schltdl. Mientras que otros aparecen como taxones polifiléticos como *Spermaceae L.*, *Borreria* G. Mey. y *Diodia* L.

Galianthe fue morfológicamente relacionado con especies de los géneros, *Borreria*, *Diodia*, y *Spermaceae*. Con dichos géneros comparte únicamente caracteres carpológicos [frutos con dos carpelos indehiscentes (mericarpos) o dehiscentes (valvas)], y difiere por sus inflorescencias laxas, flores distilas y polen con retículo complejo (Cabral, 2009). Por tal razón, numerosas especies fueron originalmente descritas bajo *Diodia* [*D. brasiliensis* Spreng. = *G. brasiliensis* (Spreng.) E.L. Cabral & Bacigalupo], *Borreria* [*B. centranthoides* Cham. & Schltdl. = *G. centranthoides* (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral] y *Spermaceae* [*S. peruviana* Pers. = *G. peruviana* (Pers.) E.L. Cabral] entre otras. Recientemente, Salas *et al.* (2015), demostraron que el género se encuentra estrechamente relacionado con *Schwendenera* K. Schum. y *Carajasia* R.M. Salas, E.L. Cabral & Dessein. Dicho estudio se realizó abarcando cuatro especies de *Galianthe* y se basó en secuencias del genoma nuclear (ITS y ETS). Esta relación se soporta en la presencia de granos de

polen zonocolporados, con colpos largos y exina con doble retículo. Con respecto al vínculo con otros géneros, numerosos trabajos señalaron que *Diodia spicata* Miq. debería ser incluida en el género *Galianthe*, con el cual comparte el mismo tipo polínico y tipo de inflorescencia (Dessein, 2003; Groeninckx *et al.*, 2009; Lens *et al.*, 2009; Salas *et al.*, 2015; Neupane *et al.*, 2015). Por otro lado, *Tobagoa* Urb. es considerado afín a *Galianthe* por tener el mismo tipo de polen, flores distilas y estigma bífido (Dessein, 2003; Salas *et al.*, 2015b).

En los estudios filogenéticos antes mencionados, realizados en un número reducido de especies, *Galianthe* aparece como un taxón basal en el clado *Spermacoce*. Tiene dos subgéneros (Cabral & Bacigalupo, 1997) de los cuales *Galianthe* subgen. *Galianthe*, con sus dos secciones, es morfológicamente uniforme, se caracteriza por inflorescencias tirsoideas terminales, flores siempre distilas, frutos con dos carpelos dehiscentes o valvas y polen con exina con doble retículo, además presenta número básico $x=8$ (Cabral, 2009). Por el contrario, el subgen. *Ebelia* tiene menos especies y es mucho más heterogéneo morfológicamente, con inflorescencias axilares y terminales que varían desde cimoidales, tirsoideas a glomeriformes, flores homostilas o distilas, polen con doble o simple retículo y variados números cromosómicos ($x=12, 13, 14, 15$). Las especies comparten únicamente entre sí la dehiscencia del fruto en dos valvas indehiscentes o mericarpos (Cabral & Bacigalupo 1997); debido a esto se considera a priori, que *Galianthe* subgen. *Ebelia* representaría un taxón artificial.

En base a los antecedentes planteados, son objetivos de este capítulo responder las siguientes preguntas: (1) ¿Es *Galianthe* un género monofilético?, (2) ¿La reconstrucción filogenética es consistente con las subdivisiones sistemáticas previamente establecidas para el género? (Cabral & Bacigalupo, 1997; Cabral, 2009), (3) ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas entre los taxones de *Galianthe* y los restantes géneros del clado *Spermacoce*?

MATERIALES Y MÉTODOS

Debido a que se desconocen las relaciones filogenéticas genéricas e infragenéricas de *Galianthe* se incluyó una muestra amplia y representativa que abarcó la mayor parte de la diversidad geográfica y taxonómica del género (Fig. 2.0 – 2.3). El estudio comprendió 80 entidades correspondientes a 41 especies de *Galianthe* que representan el 74,5 % de la diversidad actual del género (Apéndice I) y a 16 géneros relacionados correspondientes al clado *Spermacoce* (Apéndice II). En correspondencia con los antecedentes disponibles, se planteó a *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schltldl. como grupo externo para el enraizado de los árboles, debido a que se trata de un taxón muy relacionado al clado *Spermacoce* (Dessein, 2003; Kårehed *et al.*, 2008; Groeninckx *et al.*, 2009; Lens *et al.*, 2009; Salas *et al.*, 2015; Janssens *et al.*, 2016) y como grupo interno se trabajó con al menos dos especies de cada uno de los géneros del clado *Spermacoce*: *Borreria*, *Diodia*, *Hexasepalum*, *Crusea*, *Denscantia* E.L. Cabral & Bacigalupo, *Ernodea*, *Emmeorhiza*, *Mitracarpus*,

Psyllocarpus, *Richardia*, *Schwendenera*, *Spermacoce*, *Staelia*, *Tessiera* DC., y *Carajasia* (Fig.2.3). Las muestras utilizadas fueron principalmente de material obtenido a campo y conservadas en silicagel. Las tareas de campo fueron realizadas personalmente y/o por miembros del grupo de investigación de Rubiaceae. Las muestras de campo provienen de Argentina, Brasil, México, Paraguay y Perú.

Los especímenes de referencia se depositaron en el herbario CTES y sus duplicados en otros herbarios de Argentina (CORD, SI) y de otros países (CTBS, ESA, HUVA, MG, MO, UEC y USM). Además, se extrajo material proveniente de herbario obtenido en préstamo o bien de duplicados obtenidos en donación, especialmente de las especies escasamente colectadas o conocidas (Apéndice I y II).

Extracción de ADN

El ADN genómico se extrajo a partir de hojas jóvenes deshidratadas en silicagel y a partir de material de herbario usando dos métodos 1) 2× CTAB de Doyle & Doyle (1987) y 2) a través de Kit de extracción PURO-Genomic Plant DNA. Se evaluó la calidad del ADN extraído mediante electroforesis en gel de agarosa 0,8 % con buffer TAE 1x.

Caracterización molecular

Para la caracterización molecular a nivel de especie se usaron dos marcadores nucleares: la región ITS1-5,8S-ITS2 y la región ETS, ambas del gen ribosomal 45S; los cuales ya han sido utilizados en la identificación de Rubiaceae (Dessein, 2003; Kårehed *et al.*, 2008). Ambos fragmentos fueron amplificados de acuerdo a los protocolos establecidos por Baldwin & Marcos (1988), Negrón-Ortiz & Watson (2002), y White *et al.* (1990), Popp & Oxelman (2001). Para amplificar la primera región se utilizaron las combinaciones de cebadores directa P17 (CTACCGATTGAATGGTCCGGTGAA) y reversa 26S-82R (TCCCGGTTCGCTCGCCGTTACTA) y para la segunda región (ETS), la combinación de cebadores ETS-Erit-F (CTTGTATGGGTTGGTTGGA) y 18S-E (GCAGGATCAACCAGGTAGCA). Las mezclas de reacciones para ambos marcadores se realizaron siguiendo lo propuesto por Ivanova (2008), con modificaciones. Cada reacción fue realizada con un volumen final de 12,5 µl y estuvo compuesta por los siguientes reactivos a concentraciones finales: 1X tampón PCR® (Invitrogen), 2,5 mM MgCl₂, 0,2 µM de cada cebador, 0,2 mM de dNTPs y 1U de Invitrogen Taq ADN polimerasa® (Invitrogen). Las condiciones de amplificación para ambos fragmentos consistieron en una desnaturalización inicial de 2 min a 94 °C, 30 ciclos de un paso de desnaturalización por 30 s a 94 °C, un paso de pegado de cebadores por 30 s a temperatura de acuerdo a cada par cebador (48 °C para la combinación ITS y 47 °C para la combinación ETS) y un paso de extensión por 1 min a 72 °C, y una extensión final de 3 min a 72°C. Las reacciones de amplificación se llevaron a cabo en un termociclador marca Eppendorf modelo Mastercycler.

Las extracciones y amplificaciones de las nuevas secuencias fueron obtenidas tanto en el laboratorio molecular de la Universidad Estadual de Campinas (UNICAMP) São Paulo, Brasil, mediante una pasantía de

tres meses a cargo del Dr. André Olmos Simões y la Dra. Natali Bordón. Como también, en el laboratorio de Citogenética y Evolución del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE) bajo la supervisión de la Dra. Laura Pérez.

Secuenciación

Los productos de la amplificación fueron purificados utilizando columnas de purificación de Nucleospin Extraction II Kit (Macherey-Nagel) y posteriormente fueron enviados a Macrogen, Inc. (Seúl, Corea del Sur) para su secuenciación. Posteriormente los cromatogramas de cada secuencia fueron observados y analizados en el programa Geneious prime versión 1.1 2020.

Análisis filogenético

Para realizar los análisis filogenéticos se utilizaron tres enfoques de búsquedas de árboles basados en criterios de optimización, Máxima Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (BI).

Los análisis de Máxima Parsimonia (MP), se realizaron con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008). Para encontrar los árboles más óptimos se efectuó una búsqueda con Nuevas Tecnologías “*new technology search*” recomendado por (Goloboff *et al.*, 2008) debido al gran número de taxones y tamaño de la matriz. La búsqueda se realizó a través del algoritmo de búsqueda “*Ratchet*” que aumenta la eficacia de búsqueda debido a “*brincos*” azarosos más distantes entre árbol y árbol que los logrados sólo con los algoritmos de intercambio de ramas (Nixon, 1999). Todos los estados de los caracteres fueron tratados como no aditivos y con el mismo peso, y los gaps fueron tratados como datos faltantes “*missing data*”. Los soportes de las ramas fueron evaluados mediante análisis de Bootstrap (BS), de 5000 repeticiones (Felsenstein, 1985). (Ver Apéndice III).

Los análisis de Máxima Verosimilitud (MV) se realizaron con RAxML Version 8 Stamatakis (2014), disponible en el Portal CIPRES (NSF-sponsored Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research Project), siguiendo el modelo de aproximación GTRGAMMA de la heterogeneidad de la tasa de sustitución de cada gen. Los marcadores fueron analizados de manera individual (Apéndice IV y V) y combinados.

Los análisis Bayesianos se realizaron con MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012). En primera instancia se definieron los modelos de sustitución de nucleótidos mediante el programa jModelTest 2.1.3 (Darriba *et al.*, 2012) utilizando el criterio “*Akaike Information Criteria*” (AIC), resultando el mejor modelo para ITS (SYM+I+G) y para ETS (GTR+G). Se corrieron 4 cadenas de Monte Carlo Markov (MCMC) simultáneamente durante 20 millones de generaciones. Los árboles se muestrearon cada 100 generaciones y se eliminó el 25% de parámetros y árboles. Se obtuvo un árbol de cada marcador ITS y ETS (apéndice VI y VII) y un árbol consenso de mayoría con valores de probabilidad a posteriori (PP) para cada rama.

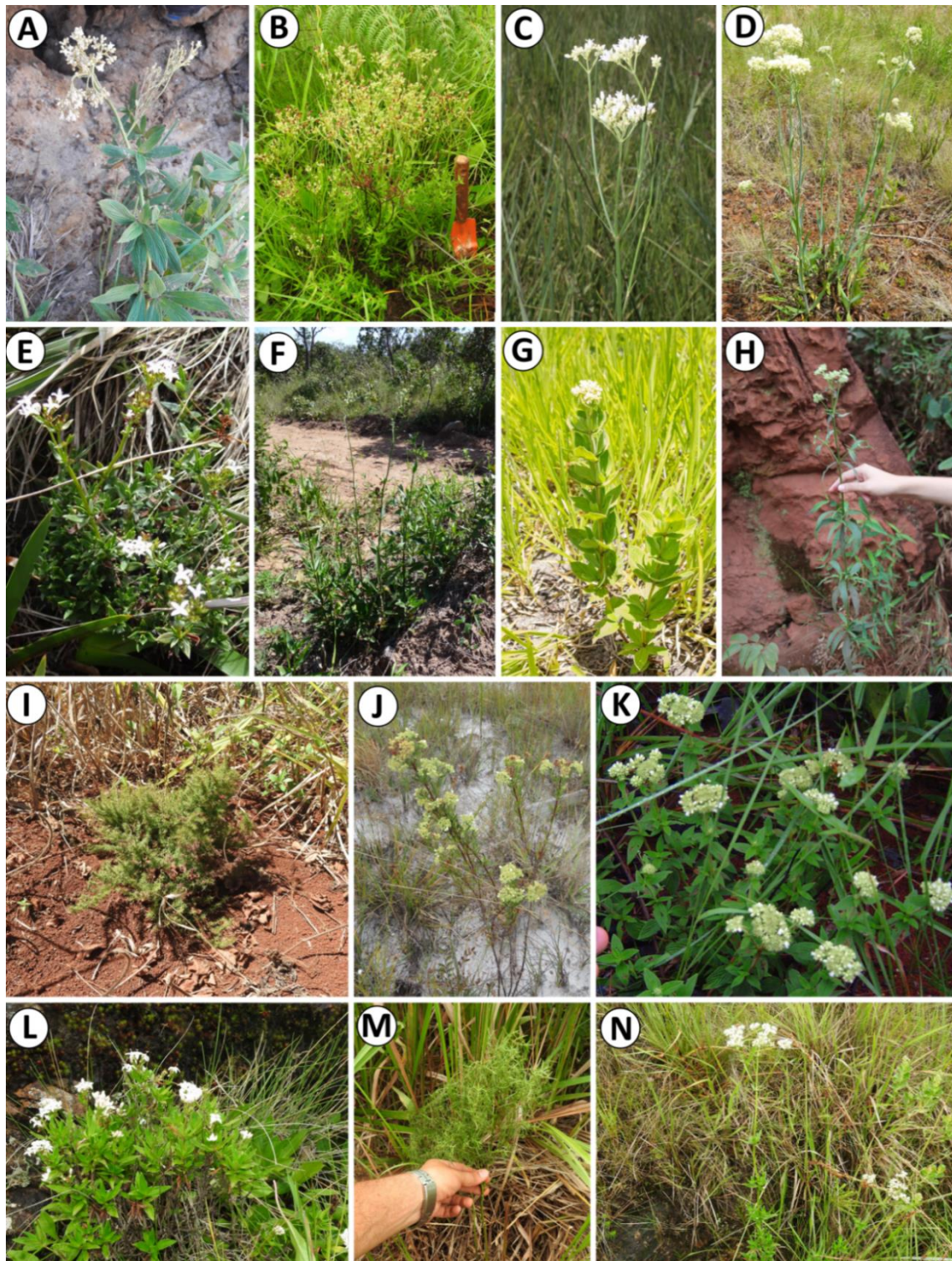


Figura 2.0. Especies de *Galianthe* sección *Galianthe*. **A.** *G. centranthoides*; **B.** *G. elegans*; **C.** *G. equisetoides*; **D.** *G. fastigiata*; **E.** *G. gertii*; **F.** *G. grandifolia*; **G.** *G. guaranítica*; **H.** *G. lanceifolia*; **I.** *G. linearifolia*; **J.** *G. peruviana*; **K.** *G. ramosa*; **L.** *G. reitzii*; **M.** *G. thalictroides*; **N.** *G. valerianoides*. Créditos fotográficos: **A, B, I, L, M, N:** Florentín J.E.; **C, F, J:** Salas R.M.; **D:** Nuñez Florentín M.; **E:** Damasceno Lozano E.; **G:** Bevacqua A.; **H, K:** Pastore F.

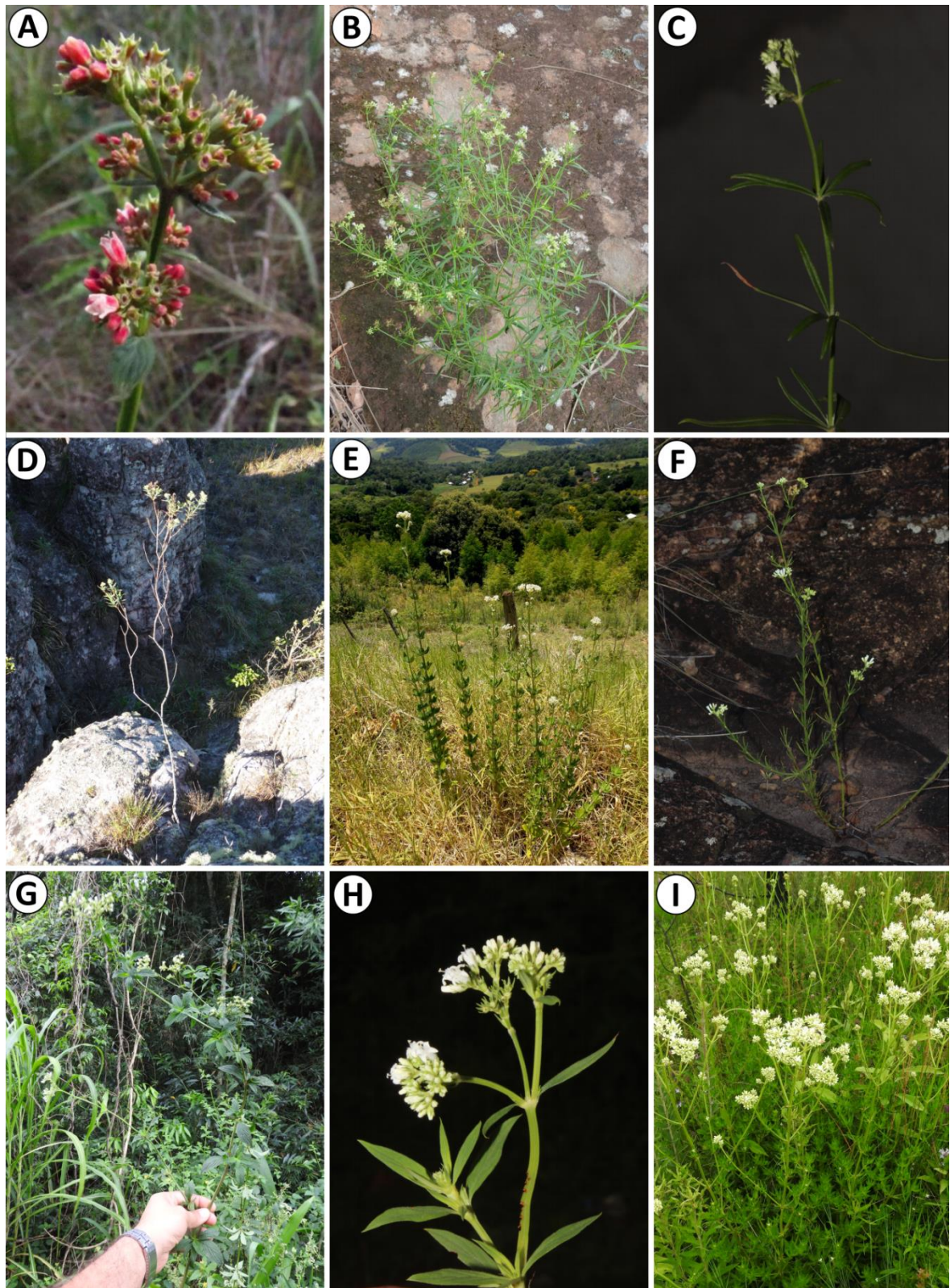


Figura 2.1. Especies de *Galianthe* sección *laxae*. **A.** *G. andersonii* ; **B.** *G. aurelii* ; **C.** *G. bisepala*; **D.** *G. chiquitosiana*; **E.** *G. eupatorioides*, **F.** *G. krauseii*; **G.** *G. laxa* subsp. *laxa*; **H.** *G. laxa* subsp. *paraguariensis*; **I.** *G. verbenoides*. Créditos fotográficos: **A:** Letícia Dutra; **B, E, F, G, I:** Florentín J.E.; **C, D:** Salas R.

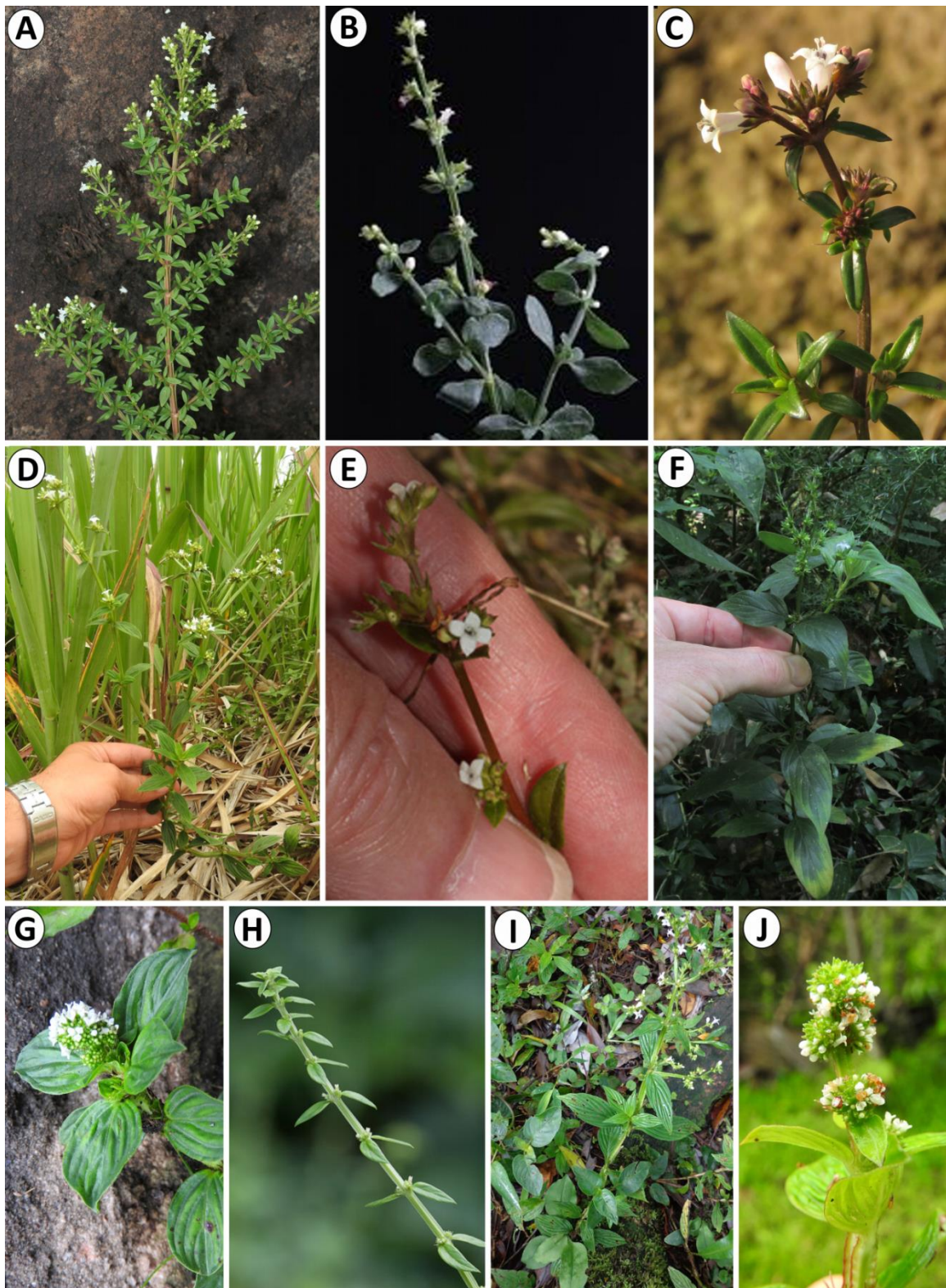


Figura 2.2. Especies de *Galianthe* subgénero *Ebelia*. **A.** *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*; **B.** *G. brasiliensis* subsp. *angulata*; **C.** *G. bogotensis*; **D.** *G. dichasia*; **E.** *G. dichotoma*; **F.** *G. hispidula*; **G.** *G. palustris*; **H.** *G. spicata*; **I.** *G. vaginata*; **J.** *G. vasquezii*. Créditos fotográficos: **A:** Salas R.; **B:** Tenorio Lezama P.; **C:** Hernandez Schmidt M.; **D, G, J:** Florentín J.E.; **E:** Cutervo A.; **F:** Keller H; **H:** Gaubert O.; **I:** Carmo J.

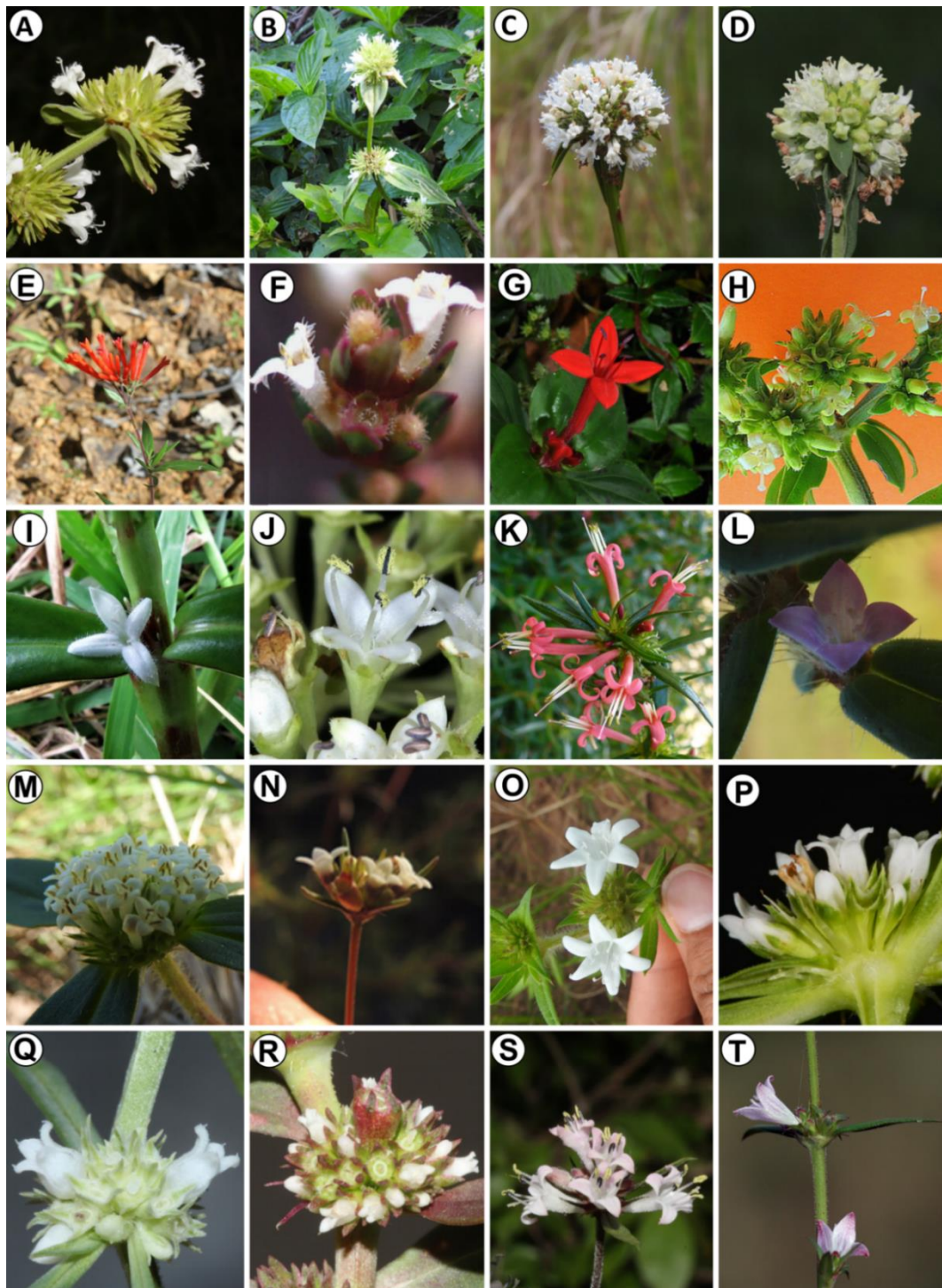


Figura 2.3. Géneros de *Spermaceae*. **A.** *Borreria alata*; **B.** *B. schumannii*; **C.** *B. tenella*; **D.** *B. verticillata*; **E.** *Bouvardia ternifolia*; **F.** *Carajasia cangae*; **G.** *Crusea coccinea*; **H.** *Denscandia cymosa*; **I.** *Diodia saponariifolia*; **J.** *Emmeorrhiza umbellata*; **K.** *Ernodea littoralis*; **L.** *Hexasepalum teres*; **M.** *Mitracarpus megapotamicus*; **N.** *Psyllocarpus asparagoides*; **O.** *Richardia grandiflora*; **P.** *Spermaceoce glabra*; **Q.** *Spermaceoce eryngioides*; **R.** *S. riparia*; **S.** *Staelia thymoides*; **T.** *Tessiera lithospermoides*. Créditos fotográficos: **A, D, F, P, S:** Salas R.; **B, C, L, M, O, Q:** Florentín J.E.; **E:** Yakovlev A., **G:** Sweeney P.; **H:** Popovkin A.; **I:** Calhau M.I.; **J:** Mercadante M.; **K:** Zona S.; **N:** Carmo J.; **P:** Van Brunt G.; **T:** Jon P. Rebman.

RESULTADOS

El grupo interno contiene 16 géneros representados por 79 especies del clado *Spermacoce*. De estos, 41 especies se analizan por primera vez (Fig. 2.0-2.2). Los conjuntos de datos ITS y ETS se analizaron por separado (Apéndice IV, V, VI y VII) y combinados (Apéndice III, Fig. 2.4 y 2.5). Los caracteres informativos para *Galianthe* y los géneros del clado se muestran en la tabla 2.0. Los análisis de los marcadores nucleares combinados realizados con los diferentes métodos (Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana), mostraron topologías similares en la resolución de los diferentes clados, con ligeras diferencias en el agrupamiento o posición de algunas especies. Si bien las relaciones filogenéticas encontradas con el análisis de Parsimonia son similares a las encontradas con los otros dos métodos, algunos clados fueron menos soportados. Aquí se muestran y se discute más detalladamente los resultados que derivan de los análisis combinados de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana.

Los géneros como *Crusea*, *Denscantia*, *Emmeorrhiza*, *Diodia*, *Mitracarpus*, *Psyllocarpus*, *Richardia* y *Staelia* se encuentran altamente soportados formando clados monofiléticos. Los árboles individuales y combinados resultantes muestran a los géneros *Spermacoce*, *Borreria* y *Hexasepalum*, como polifiléticos y forman parte de diferentes clados bien soportados a lo largo de los árboles filogenéticos. Por otro lado, *Galianthe* se ubica de manera basal dentro del clado *Spermacoce*, y a su vez, se encuentra formando un clado monofilético moderadamente soportado por los valores de bootstrap (BS=80) y fuertemente soportado por valores de probabilidad posterior (PP=1) reuniendo a todas sus especies y formando clados menores dentro del mismo, también con fuerte soporte. (Fig. 2.4 y 2.5).

Tabla 2.0. Propiedades de las bases de datos utilizadas en los análisis filogenéticos, para los dos marcadores moleculares independientes y la matriz combinada. Abreviaturas: pb = pares de bases; RI = índice de retención.

Marcador molecular	Número de taxones	Longitud del alineamiento (pb)	Sitios variables	Sitios PI	Modelo de evolución molecular	RI
ITS	76	629	278 (44,2%)	204 (32,4%)	SYM+I+G	0,70
ETS	59	410	263 (64,1%)	181 (44,1%)	GTR+G	0,61
Combinado	79	1039	541 (52,1%)	385 (37,1%)	modelos ITS + ETS	0,64

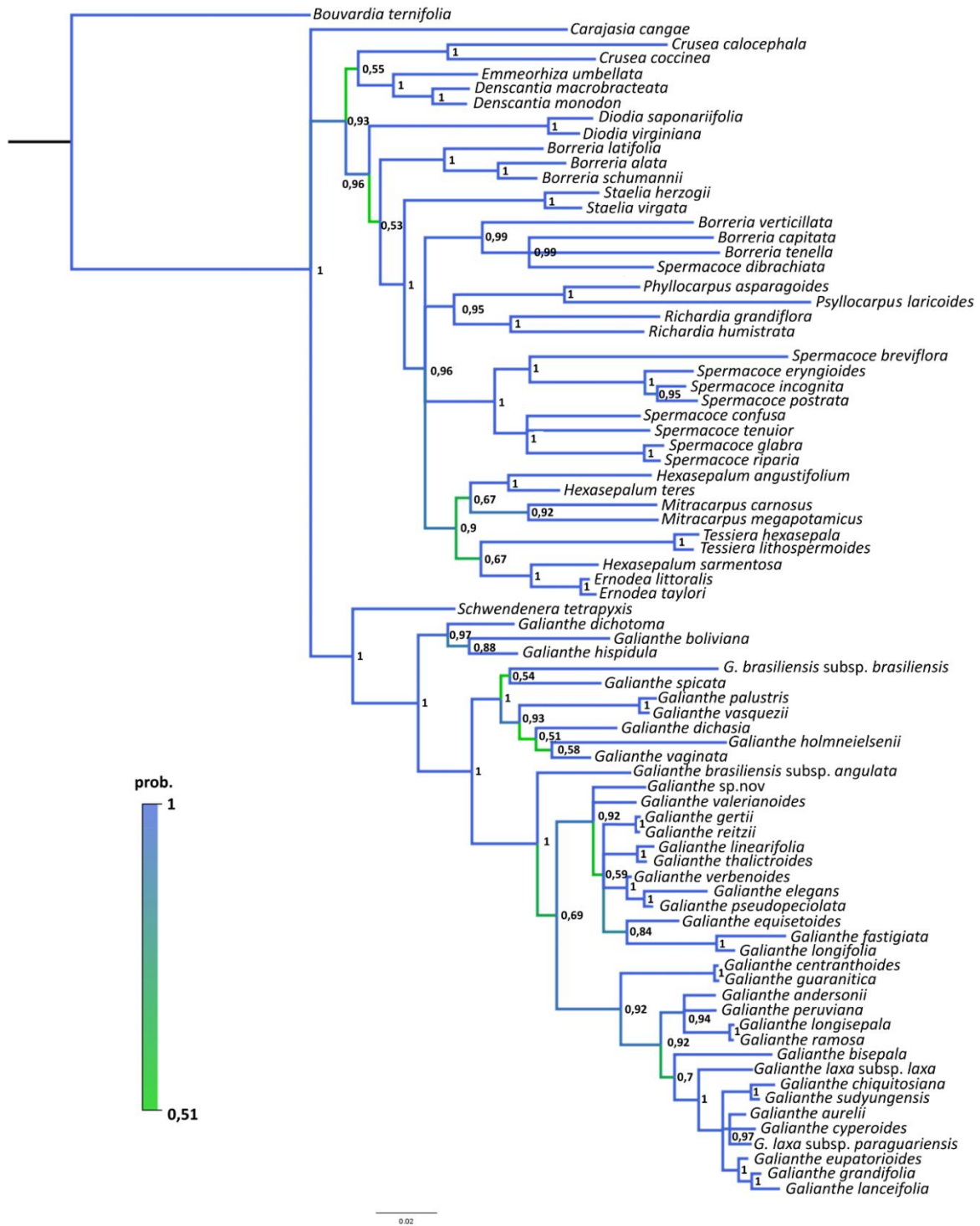


Figura 2.4. Consenso de mayoría obtenido a partir del análisis bayesiano (IB) de la combinación de los marcadores moleculares ITS y ETS, mostrando el largo de ramas. Las probabilidades a posteriori (PP) se especifican para cada rama indicando en color azul mayor probabilidad y verde menor probabilidad.

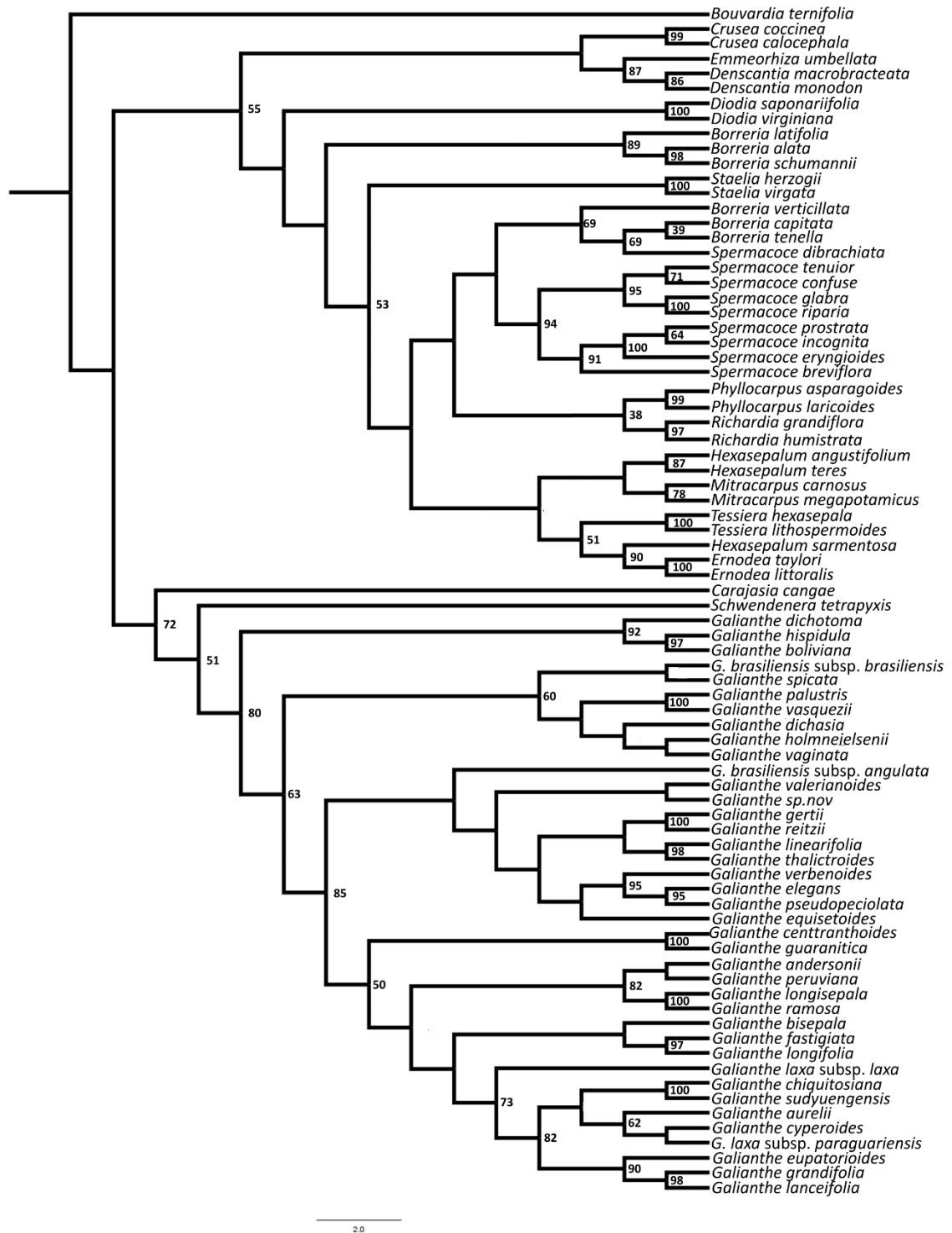


Figura 2.5. Árbol obtenido a partir del método Máxima verosimilitud (MV) de la combinación de los marcadores moleculares ITS y ETS. Los números en las ramas indican los valores de soporte de bootstrap.

El análisis combinado del método bayesiano (Fig. 2.4), muestra que el grupo hermano de *Galianthe* corresponde al género *Schwendenera*, relación altamente soportada (PP= 1). Por otro lado, el análisis de MV lo relacionó también con el género *Carajasia*, con un soporte moderado (BS=72), y al género *Schwendenera* con un soporte bajo (BS=51). Dentro de *Galianthe*, ambos métodos de reconstrucción filogenética resolvieron tres clados (I-III):

Clado I. Clado altamente soportado (Azul, BS=92 y PP=0,97) comprendido por tres especies, pertenecientes al subgénero *Ebelia*: *Galianthe boliviana* relacionada con *G. hispidula* (BS=97 y PP=0,88) ambas tienen a *G. dichotoma* como taxón hermano, relación altamente soportada por ambos análisis (MV e IB).

Clado II. Clado con un buen soporte molecular (Rojo, BS=60 y PP=1) comprendido por especies pertenecientes al subgen. *Ebelia* (*G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, *G. dichasia*, *G. vaginata*, *G. spicata*, *G. vasquezii*, *G. palustris* y *G. holmneilsenii*). *Galianthe brasiliensis* subsp. *brasiliensis* y *G. spicata*, aparecen en ambos análisis relacionadas con bajo soporte (BS=29 y PP=0,54). Por otro lado, hay otro subclado, conformado por las restantes especies, el cual presenta un mayor soporte que el anterior (BS= 45 y PP=0,93). *Galianthe palustris* y *G. vasquezii* se recuperan estrechamente relacionadas y con un alto soporte (BS=100 y PP=1), constituyendo un grupo hermano del clado conformado por *G. dichasia*, *G. holmneilsenii* y *G. vaginata*, a su vez se encuentran relacionadas entre sí con bajo soporte (BS=45 y PP=51).

Clado III. Clado con un alto soporte molecular (Verde, BS=85 y PP=1) comprendido por una especie del subgen. *Ebelia* (*G. brasiliensis* subsp. *angulata*) y por 28 especies del subgen. *Galianthe*. Las topologías de ambos análisis (MV e IB) son similares con la excepción de la ubicación de determinadas especies. Por ejemplo, en el análisis de IB, *Galianthe brasiliensis* subsp. *angulata* se recupera como grupo hermano del resto de las especies que forman el clado III, correspondiente a la totalidad de las especies de *G.* subgen. *Galianthe*, aunque con un bajo soporte. Asimismo, *G. fastigiata* y *G. longifolia* resultan estrechamente relacionadas entre sí, en ambos análisis, con un alto soporte (BS= 97 y PP=1); sin embargo, la relación con su grupo hermano es incierta, ya que en IB, se encuentran más relacionadas a *G. equisetoides*, y en MV a *G. bisejala*, ambas relaciones con bajo soporte (PP= 0,84 y BS= 39, respectivamente). Dentro del clado III, sólo se pueden recuperar dos subclados con un alto soporte en ambos análisis (MV e IB). El denominado subclado "a", con máximo soporte molecular (BS=95, PP=1), se encuentra conformado por tres especies: *G. elegans*, *G. pseudopeciolata* ambas correspondientes a la secc. *Galianthe* y *G. verbenoides* a la secc. *Laxae*. Por otro lado, el subclado "b", altamente soportado (BS=73, PP=0,99) se encuentra constituido por 8 especies, de las cuales *G. aurelii*, *G. chiquitosiana*, *G. eupatorioides*, *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, *G. sudyungensis* pertenecen a la secc. *Laxae* y *G. cyperoides*, *G. grandifolia*, *G. lanceifolia* a la secc. *Galianthe* (Fig. 2.6 y 2.7). Como se observa en la Fig. 2.6, dentro del clado conformado por las especies de *G.* subgen. *Galianthe* no se

encuentran subclados soportados que sean congruentes con las secciones (secc. *Galianthe* y secc. *Laxae*) definidas dentro del subgéne

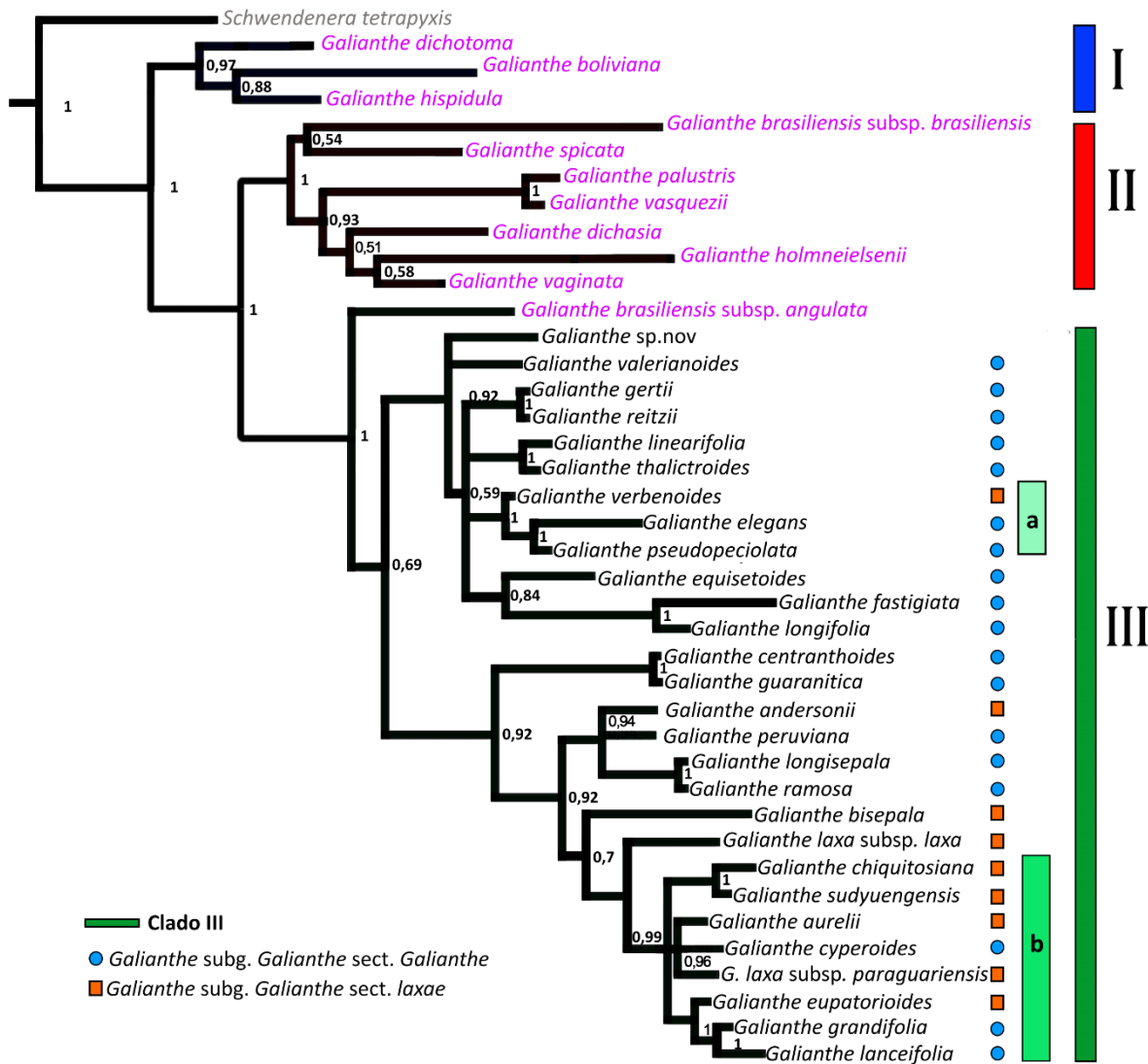


Figura 2.6. Consenso de mayoría de las relaciones interespecíficas de *Galianthe* obtenido a partir del análisis bayesiano de la combinación de los marcadores nucleares ITS y ETS. Los valores de probabilidad a posteriori (PP) se ubican en cada una de las ramas. Se especifican tres clados, I (color azul), II (color rojo) y III (color verde). En círculos celestes se especifican las especies que forman parte de la secc. *Galianthe* y en cuadrados anaranjados las especies que forman parte de la secc. *Laxae*. En color lila se indican las especies correspondientes a *G.* subgen. *Ebelia*, en color negro a las especies de *G.* subgen. *Galianthe* y en gris el género considerado como grupo externo. Las barras (verde claro) a y b corresponden a subclados con alto soporte del clado III.

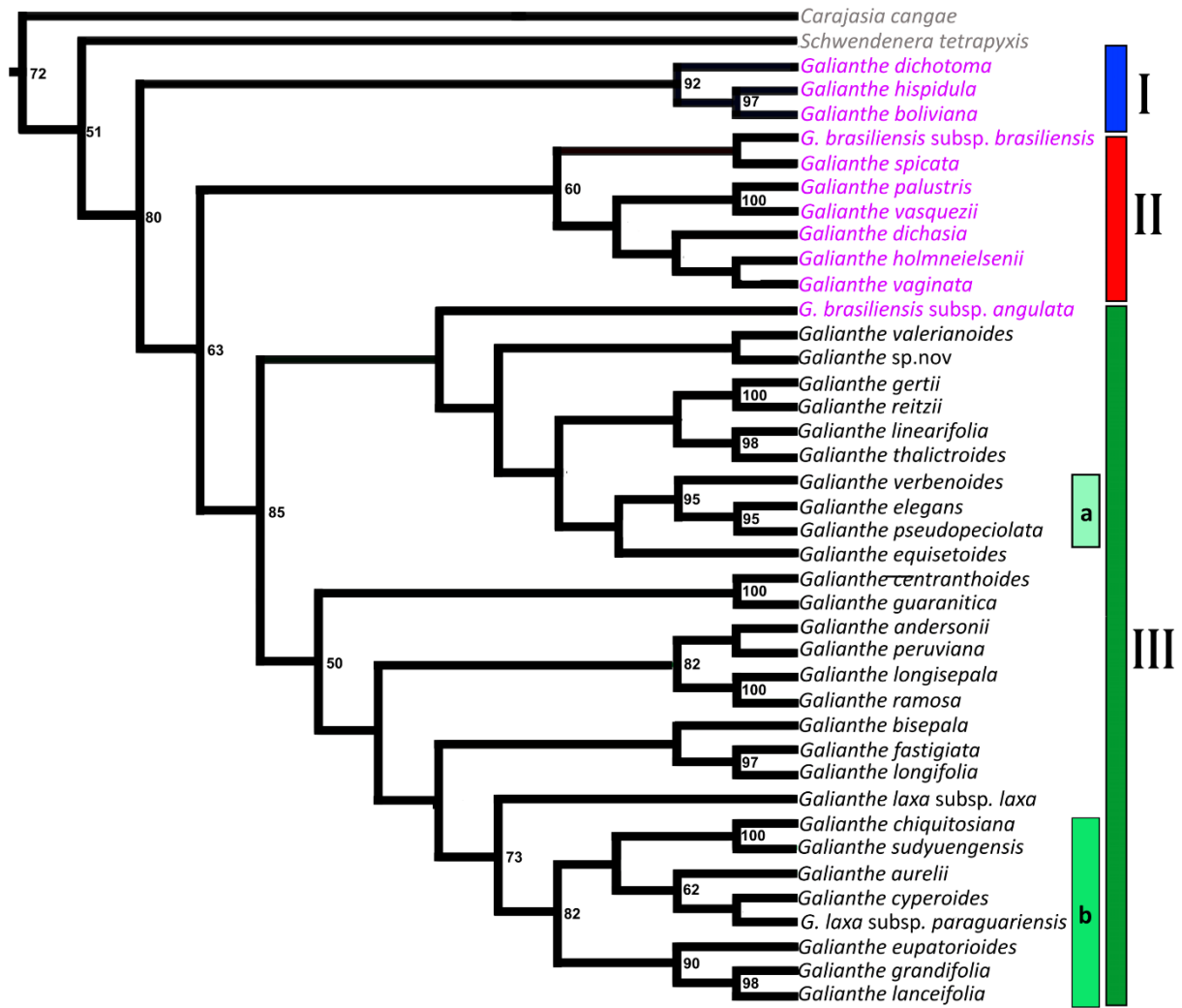


Figura 2.7. Árbol que muestra las relaciones interespecíficas de *Galianthe* obtenido a partir del análisis de máxima verosimilitud (MV) de la combinación de los marcadores moleculares ITS y ETS. Los números en las ramas indican los valores de soporte de bootstrap (BS). Se especifican tres clados, I (color azul), II (color rojo) y III (color verde). En color lila se indican las especies correspondientes a *G. subgen. Ebelia*, en color negro a las especies de *G. subgen. Galianthe* y en gris los géneros considerados grupo externo. Las barras (verde claro) a y b corresponden a subclados con alto soporte del clado III.

DISCUSIÓN

Géneros del clado *Spermacoce*

Los resultados de los análisis moleculares mostraron que las relaciones entre los géneros del clado son congruentes con los resultados obtenidos por otros autores (Dessein, 2003; Salas *et al.*, 2015). Algunos géneros del clado como *Crusea*, *Denscantia*, *Diodia*, *Emmeorhiza*, *Ernodea*, *Mitracarpus*, *Psyllocarpus*, *Richardia* y *Staelia* son monofiléticos de acuerdo a los análisis filogenéticos aquí realizados y en base al presente muestreo. Sin embargo, los géneros *Borreria*, *Hexasepalum* y *Spermacoce* aparecen como taxones polifiléticos, constituyendo diferentes clados bien soportados, pero a su vez las relaciones filogenéticas con los demás géneros/clados son difíciles de definir.

Monofilia de *Galianthe* y relaciones filogenéticas con otros géneros

Los resultados de los análisis filogenéticos demuestran la monofilia del género *Galianthe*. El mismo se encuentra estrechamente relacionado con las especies *Schwendenera tetrapyxis* y a *Carajasia cangae*. Los resultados de los marcadores individuales, muestran en algunos casos solo la relación con *Schwendenera*, pero no con *Carajasia* (Apéndice III, IV, VI). Por lo tanto, es necesaria la incorporación de datos de marcadores cloroplastidiales combinados, para dilucidar estas relaciones. Salas *et al.* (2015a) señala una posible relación estrecha entre estos tres taxones, basándose principalmente en caracteres polínicos compartidos (granos de polen zonocolporados, con colpos largos y exina con doble retículo). *Carajasia* difiere esencialmente de *Galianthe* por las flores homostilas e inflorescencias axilares unifloras. Por otro lado, *Schwendenera* comparte con *Galianthe* la presencia de distilia.

Otro género que posiblemente se encuentre relacionado a *Galianthe*, *Carajasia* y *Schwendenera*, es *Tobagoa* (Dessein, 2003; Salas *et al.*, 2015 a,b), que actualmente cuenta con dos especies que habitan en Colombia (Chocó y Valle del Cauca), Panamá (Coclé), Venezuela (Miranda, Distrito Federal y Zulia) y Tobago. Este género presenta una combinación de características (glomérulos axilares, flores heterostilas, granos de polen con colpos largos, doble retículo y frutos indehiscentes) que lo asemejan a los géneros antes mencionados. Sin embargo y a pesar de los intentos realizados, no se cuenta actualmente con datos moleculares disponibles que puedan establecer su posición y relación filogenética con *Galianthe* y los demás géneros.

Por otro lado, *Galianthe* estuvo relacionado por características morfológicas a otros géneros a lo largo de su historia taxonómica. Se lo relacionó con *Emmeorhiza* y *Denscantia*, debido a la similitud en las inflorescencias amplias tirsoideas (Cabral & Bacigalupo, 2001a, b). Sin embargo, se diferencian debido a que estos géneros presentan un hábito trepador, flores siempre homostilas, además de características polínicas

(polen con exina tectado-perforada). Asimismo, el género *Denscantia* se recupera como monofilético, con *Emmeorrhiza* como su grupo hermano (BS=87 y PP=1), y no se evidencia una relación filogenética con *Galianthe*. A su vez también, fue relacionado con *Borreria*, *Diodia* y *Spermacoce*, debido a características semejantes en la dehiscencia del fruto, pero se diferencian notablemente por presentar inflorescencias congestas y glomeriformes (Cabral, 2002). El género *Borreria*, se encuentra formando dos clados altamente soportados, uno conformado por *B. latifolia*, *B. alata* y *B. schumannii* (BS=89 y PP=1) y el otro clado comprende a otras tres especies de *Borreria* (*B. verticillata*, *B. capitata*, *B. tenella*), y a una especie africana del género *Spermacoce* (*S. dibrachiata*, BS= 70 y PP=0,99). El género *Spermacoce* a su vez forma otro clado altamente soportado (BS=94 y PP=1) y conformado por ocho especies de *Spermacoce* (*S. breviflora*, *S. eryngioides*, *S. prostrata*, *S. incognita*, *S. glabra*, *S. riparia*, *S. tenuior* y *S. confusa*).

Varias especies que actualmente se encuentran en *Galianthe* (e.g. *G. bogotensis*, *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, *G. cymosa*, *G. dichasia*, *G. dichotoma*, *G. hispidula*, *G. palustris* y *G. spicata*) fueron originalmente descritas bajo *Diodia*. Cabral & Bacigalupo (1997) realizaron la combinación de seis especies y describen tres especies nuevas cuando delimitan el subgen. *Ebelia*, agrupando bajo el mismo a especies con frutos de mericarpos indehiscentes. A su vez, el vínculo de *Diodia spicata* y *D. palustris* con *Galianthe* fue señalado en varios trabajos (Dessein, 2003; Groeninckx *et al.*, 2009; Lens *et al.*, 2009; Salas *et al.*, 2015; Neupane *et al.*, 2015, Cabaña Fader, 2013), los cuales sugerían transferirlas a *Galianthe* debido que comparten el mismo tipo polínico, tipo de inflorescencia y mericarpos. En un estudio filogenético molecular y de morfología comparada (Florentín *et al.*, 2017a) se comprobó que ambas especies pertenecen al género *Galianthe*, por lo cual se realizaron las combinaciones pertinentes (*G. spicata* y *G. palustris*). En el mismo trabajo, también se dio a conocer una nueva especie, *G. vasquezii* Salas & Florentín, con morfología similar a las especies antes mencionadas (Florentín *et al.*, 2017a) (Ver capítulo 2). De acuerdo a los análisis filogenéticos llevados a cabo en el presente capítulo, las especies de *Diodia* se encuentran formando un clado altamente soportado, formado por *D. saponariifolia* y *D. virginiana* (BS=100 y PP=1); y se confirma la estrecha relación de *G. palustris* y *G. spicata* con las demás especies del subgen. *Ebelia* (Clado II). A su vez, los resultados aquí obtenidos demuestran que los géneros previamente mencionados, alguna vez vinculados taxonómicamente, no se encuentran filogenéticamente relacionados a *Galianthe*.

Relaciones inter e intraespecíficas en *Galianthe*

A continuación, se discuten las probables hipótesis de relaciones filogenéticas en contraste con la taxonomía actual del género, tanto de los taxones supra específicos, como infra e interespecíficos (Cabral & Bacigalupo, 1997; Cabral, 2009).

Los clados I y II, están conformados por especies que pertenecen al subgen. *Ebelia*, las cuales se encuentran distribuidas en la región andina (Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia) y principalmente en Brasil, Argentina, Paraguay y Uruguay. El clado I (azul), está representado por tres especies, *G. dichotoma*, *G. hispidula* y *G. boliviana* que presentan un hábito decumbente/postrado hasta de 60 cm alt. *Galianthe dichotoma* presenta flores homostilas y polen con simple retículo (Pire, 1997) a diferencias de las dos especies restantes del clado que presentan flores heterostilas y polen con retículo complejo (Pire, 1997). El clado II (rojo), está conformado por otras siete especies: *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, *G. dichasia*, *G. vaginata*, *G. palustris*, *G. spicata*, *G. vasquezii* y *G. holmneilsenii*. Éstas últimas cuatro especies incorporadas al género presentan similitudes con las restantes especies del clado II, principalmente por presentar carpelos indehiscentes o mericarpos y polen reticulado, entre otras características (Florentín *et al.*, 2021) (Capítulo 1).

Galianthe spicata se encuentra relacionada con *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, pero en ambos análisis esta relación no tiene soporte, sin embargo *G. palustris* forma un subclado altamente soportado con *G. vasquezii* (BSS=100 y PP=1). *Galianthe spicata*, *G. vasquezii* y *G. palustris*, presentan flores homostilas, frutos con carpelos indehiscentes o mericarpos, y granos de polen con retículo complejo, lo cual hace que el concepto morfológico genérico se amplié (Capítulo 1).

Por otro lado, la conformación del clado III (verde), reúne a las especies pertenecientes al subgen. *Galianthe*, con representantes de las dos secciones, *Galianthe* y *Laxae* (Cabral, 2009), y una especie mesoamericana, *Galianthe brasiliensis* subsp. *angulata* perteneciente al subgen. *Ebelia*. Esta relación se encuentra bien soportada (BS=80 y PP=1), sin embargo, en ambos métodos la ubicación de esta última es diferente dentro del clado. El análisis bayesiano, ubica a *G. brasiliensis* subsp. *angulata* como grupo hermano del clado conformado por las especies del subgen. *Galianthe* con un soporte alto (PP=1). Mientras que el análisis de máxima verosimilitud combinado, muestra a esta especie incluida más estrechamente relacionada a un grupo de especies conformando un clado sin soporte molecular.

Cabral & Bacigalupo (1997), realizaron la combinación de las especies *Diodia brasiliensis* Spreng. y *Triodon angulatus* Benth., a *Galianthe* subgen. *Ebelia*. La primera fue considerada como especie *G. brasiliensis*, mientras que el segundo taxón como una subespecie del mismo: *G. brasiliensis* subsp. *angulata* (Brenth) Bacigalupo & E. L. Cabral. Este último taxón fue considerado nuevamente especie por Borhidi (2004) bajo *G. angulata* (Benth) Borhidi. Ambos taxones (*G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis* y *G. brasiliensis* subsp. *angulata*) difieren en algunas características morfológicas. Por ejemplo, *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis* presenta inflorescencias tirsoideas-espícoformes o cimioideas (vs inflorescencia tirsoideas-espícoformes), eje primario más corto que los laterales (vs eje primario más largo que los laterales), cáliz 2 (-4) lobulado (vs cáliz siempre de 4 lóbulos), corola de flores longistilas con una franja de pelos desde el ápice de las anteras hasta la base del tubo (vs flores longistilas con anillo de pelos), fruto 2-3 veces más ancho que largo (vs fruto tan largo como ancho), y de distribución en Argentina, SE y S Brasil, Paraguay y Uruguay (vs Mesoamérica). A su

vez, Pire (1997) al estudiar el polen del subgen. *Ebelia*, encuentra diferencias entre ambos taxones, principalmente a nivel de las aperturas, tamaños y ornamentaciones de la exina. *Galianthe brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, presenta granos de polen 6-7 colporados, de tamaño menor (flor longistila=25.7 x 24 y flor brevistila=27.3 x 27.2) y con ambos retículos completos en relación a la subsp. *angulata* (granos de polen 8-10 colporados, de tamaño mayor (flor longistila=27.3 x 31.5 y flor brevistila= 36.8 x 36) y suprareticulo incompleto). Por otro lado, Lewis (1962) y Cabaña Fader (2015) realizan recuentos cromosómicos en los taxones y dan a conocer para *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, $2n=24$ con el numero básico $x=12$, mientras que para la subsp. *angulata* $2n=30$, con numero básico $x=15$. Los resultados moleculares aquí obtenidos muestran que ambas entidades no se encuentran relacionadas filogenéticamente, lo cual está apoyado por las diferencias encontradas con otras disciplinas y en coincidencia con lo propuesto por Borhidi (op. cit), se debería considerar en el estatus taxonómico de especie a *G. brasiliensis* subsp. *angulata*.

Si bien dentro del clado III, principalmente constituido por especies de *G.* subgen. *Galianthe*, no hay subclados que se correspondan con las secciones descritas por Cabral (2009), hay determinados subclados y relaciones que valen la pena resaltar y discutir. De acuerdo a ambos análisis, se recuperan dos subclados sustentados con un alto soporte molecular. El subclado "a" se encuentra representado por especies endémicas de Brasil: *G. elegans*, *G. pseudopeciolata* y *G. verbenoides*, las cuales se caracterizan por ser propias de pastizales de alturas, principalmente en el sur de Brasil. Asimismo, otro subclado altamente soportado, aquí denominado "b", corresponde a ocho especies, cinco correspondientes a la secc. *Laxae* y tres a la secc. *Galianthe*.

Galianthe laxa subsp. *laxa*, es una subespecie que presenta amplia distribución en Sudamérica. Esta última especie, se encuentra relacionada al subclado que se encuentra conformado por especies endémicas de Bolivia (*G. chiquitosiana* y *G. sudyuengensis*) y de Paraguay (*G. aurelii*, *G. cyperoides* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*). *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis* es considerada por Cabral (2009) como una subespecie de *Galianthe laxa*, por similitudes en el hábito, formas y tamaños de las hojas. Sin embargo, la subsp. *paraguariensis* se diferencia por presentar hojas subcoriáceas lineares-lanceoladas de 2-7 mm lat., con el haz pubérulo, y el envés pubescente (vs hojas membranáceas elípticas u oval-elípticas de 6-30 mm lat., glabras o con el haz y envés pubescente), tallos siempre erectos (vs tallos apoyantes), inflorescencia más o menos congesta de 4-8 cm long., (vs inflorescencia laxa de 8-50 cm long) y habita en campos rupestres (vs interior de bosques o selvas). Los resultados de los análisis muestran que la subsp. *paraguariensis* se encuentra más relacionada filogenéticamente con especies como *G. cyperoides* y *G. aurelii* que con *G. laxa* subsp. *laxa*. De acuerdo a las relaciones filogenéticas mencionadas, es necesario considerar a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* como una entidad diferente, que habita en regiones serranas de Paraguay. Sin embargo, es apropiado incorporar estudios morfológicos detallados que puedan ayudar a definir y diferenciar a las entidades. Por otro lado, otra de las especies que presenta una amplia distribución en Sudamérica es

Galianthe eupatorioides, la cual se encuentra estrechamente relacionada con *G. grandifolia* y *G. lanceifolia* dos especies endémicas de Brasil, que habitan en el cerrado entre 525 – 1300 m, en suelos arenopedregosos con afloramiento cuarzíticos.

Otras relaciones intraespecíficas son congruentes en ambos análisis. La relación de dos especies endémicas de Brasil, *Galianthe gertii* en el estado de Paraná y localidades próximas del estado de Santa Catarina, principalmente en campos de altitud, o en laderas rocosas entre 1000-1700 m y *G. reitzii* que solo habita en el estado de Santa Catarina, en afloramientos rocosos. Delprete (2004) consideró a esta última especie como un estadio juvenil de *G. gertii*; de acuerdo a esto, ambas fueron tratadas como sinónimos. Sin embargo, las especies presentan diferencias morfológicas notables (ver capítulo 2), por lo cual se prefiere mantenerlas como entidades separadas. Por otro lado, *G. linearifolia*, distribuida en Argentina y Paraguay, aparece como taxón hermano de *G. thalictroides*, distribuida en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay. Ambas especies son exclusivas de pastizales subtropicales y presentan características morfológicas (hojas, frutos, semillas, etc.) similares. Asimismo, *G. centranthoides*, especie que presenta una distribución amplia y *G. guaranítica* distribuida solo en Paraguay y Mato Grosso do Sul (Brasil) (Cabral, 2009; Florentín *et al.*, 2019), se resuelven como taxones hermanos, relación altamente soportada.

CONCLUSIONES

La topología resultante de ambos métodos filogenéticos fue congruente. De acuerdo a esto se desprenden algunas conclusiones como:

- *Galianthe* es un género monofilético el cual se encuentra estrechamente relacionado a *Schwendenera* y *Carajasia*.
- *Galianthe* subgénero *Ebelia*, es polifilético (trifilético), el cual se encuentra dividido en dos clados diferentes (I y II), mientras que una especie cae como hermana de *Galianthe* subgénero *Galianthe* (clado III). Los clados se encuentran altamente soportados por ambos métodos filogenéticos. Algunas de las especies recientemente incorporadas (especies nuevas y nuevas combinaciones) hacen que se amplíe notablemente el concepto morfológico de *Galianthe*.
- La clasificación infragenérica en secciones del subgénero *Galianthe* propuesta por Cabral (2009), no es soportada en los resultados moleculares. Por lo que se desestima el reconocimiento formal de secciones dentro de *G.* subgen. *Galianthe*. Además, se podría inferir que los caracteres que definen a las secciones *Laxae* y *Galianthe* habrían evolucionado independientemente varias veces a lo largo de la historia evolutiva del grupo (e.g. presencia de xilocarpo, Ver cap. 5).
- Las subespecies, *G. brasiliensis* subsp. *angulata* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* son entidades que deben ser consideradas a nivel específico.

- La incorporación de nuevos marcadores moleculares (cloroplásticos) ayudarán a reforzar los resultados obtenidos aquí, especialmente en los clados I y II, conformados por especies de *G.* subgen. *Ebelia*. Esto permitirá evaluar con mayor amplitud de caracteres su probable pertenencia a géneros diferentes de *Galianthe*, quedando este último constituido únicamente por especies del subgénero *Galianthe* (*Galianthe* sensu stricto), sin el reconocimiento formal de secciones.

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO

Resumen:

Para evaluar la distribución actual de las especies de *Galianthe* se realizó un análisis de trazos o también denominado panbiogeográfico. Para este estudio se analizó un total de 2641 registros geográficos correspondientes a 55 especies de *Galianthe* a través del software Croizat versión 2.0. Como resultado se obtuvieron trazos individuales, cinco trazos generalizados y cuatro nodos. Posteriormente los trazos generalizados y los nodos se superpusieron con las provincias biogeográficas de la región neotropical y la distribución de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). Los resultados indican que tantos trazos generalizados y nodos, se encuentran ubicados dentro de las Subregiones Brasileñas y Chaqueñas, además de coincidir con casi todos los fragmentos de los BSEN. Dicha relación de las biotas ancestrales con los bosques estacionalmente secos, podría deberse a que los mismos actuaron como refugios durante períodos geológicos desfavorables y participado activamente en la distribución pasada y actual de las especies.

Palabras claves: Análisis de trazos, biogeografía, distribución, nodos, vicariancia

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la distribución de la diversidad y las áreas de coexistencia de las especies, es fundamental para comprender los procesos evolutivos en el tiempo y el espacio, ya que la disposición espacial de los seres vivos es básicamente el resultado de la formación vicariante de los grupos taxonómicos involucrados (Craw *et al.*, 1999).

En la biogeografía evolutiva, el análisis de trazos enfatiza la importancia de la dimensión espacial de la biodiversidad, para proporcionar una comprensión adecuada de los patrones y procesos evolutivos de las distribuciones geográficas. Para ello, dicha disciplina utiliza trazos individuales, generalizados y nodos. El trazo individual es interpretado como un gráfico de líneas que conecta las diferentes localidades (coordenadas) o áreas de distribución de un taxón de acuerdo con su proximidad geográfica. Desde un punto de vista topológico, es interpretado como un árbol de distancia mínima que para “n” localidades contiene “n-1” conexiones. Los trazos generalizados son el resultado de la superposición significativa de diferentes trazos individuales, el cual indica la pre-existencia de un componente biótico ancestral que fue posteriormente fragmentado por eventos geológicos o tectónicos (Morrone, 2009). A su vez, los nodos se interpretan como un área compleja, donde dos o más trazos generalizados se superponen, lo cual indica una zona de convergencia tectónica y biótica (Morrone, 2004; Loaiza & Morrone, 2011).

Los bosques Secos Estacional Neotropicales (BSEN) son un bioma con una distribución amplia y fragmentada, que se encuentra desde Méjico hasta Argentina y todo el Caribe (Linares-Palomino *et al.*, 2011; Banda *et al.*, 2016) (Fig. 3.0). De acuerdo a Mooney *et al.* (1995) y Pennington *et al.*, (2000) son ecosistemas caracterizados por tener un dosel leñoso continuo o casi continuo con escasos pastos y con representantes de Bromeliaceae, Asteraceae y Malvaceae. Dichos bosques tienen una precipitación promedio de menos de 1600 mm por año y un período de 3 a 6 meses con precipitaciones prácticamente insignificantes (Gentry, 1995; Graham & Dilcher, 1995). Los BSEN tienen suelos fértiles donde la precipitación es menor a ~1800 mm por año, con un período de 3 a 6 meses recibiendo menos de 100 mm por mes (5–7), durante el cual la vegetación es mayormente caducifolia (Prado & Gibbs, 1993; Prado, 2000).

Los estudios biogeográficos disponibles en el género *Galianthe* revelan un déficit notable en esta área del conocimiento, especialmente en relación con las actuales propuestas de regionalización biogeográfica, a excepción de los análisis panbiogeográficos parciales realizados en Florentín (2015) y Florentín *et al.*, (2016). Por lo tanto, los objetivos de este capítulo son: evaluar la distribución actual de las especies del género mediante el análisis de trazos y establecer los patrones de distribución basados en la información tectónica disponible y la regionalización biogeográfica de la región Neotropical.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se empleó el sistema biogeográfico de los BSEN (Banda *et al.*, 2016) y las provincias biogeográficas (Morrone, 2014; 2017). Para las provincias biogeográficas las áreas de estudio fueron la región Neotropical y la Zona de Transición Sudamericana. La región Neotropical comprende básicamente los trópicos estadounidenses, desde el sur de México hasta el centro de Argentina, y consta de tres subregiones: Antillana, Brasileña y Chaqueña (Morrone 2014; 2017). La Zona de Transición Sudamericana incluye los Andes de América del Sur, desde la provincia del Páramo en el norte de Venezuela hasta Colombia y Ecuador (Martínez *et al.*, 2017; Arana *et al.*, 2017) (Fig. 1). Esta Zona de Transición está formada por el contacto entre las regiones Neotropical y Andina, esencialmente con taxones que pertenecen a ambas áreas.

Taxones

La fuente principal de estudio fue la revisión del género *Galianthe* (Cabral & Bacigalupo, 1997; Cabral, 2002; 2009). Se analizaron un total de 2641 registros geográficos de 55 especies, pertenecientes a colecciones personales y a 57 herbarios. Además, se consultó las siguientes bases de datos: Herbario virtual de Reflora (<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>), speciesLink (data, <http://www.splink.cria.org.br>) y Tropicos.org (<http://www.tropicos.org>). Las identificaciones taxonómicas se confirmaron a través de las imágenes disponibles en las bases de datos. Las matrices de cada especie (junto a sus siglas) se encuentran disponibles en el Apéndice VIII

Métodos

Para cada espécimen, las coordenadas geográficas fueron tomadas de las etiquetas; cuando éstas no estaban georreferenciadas, las coordenadas de los municipios se registraron utilizando Google Earth (2015). Se construyeron matrices de datos para cada especie con el fin de obtener los trazos individuales, los cuales fueron generados teniendo en cuenta sus localidades de ocurrencia en mapas con el criterio de distancia mínima, llamadas trazos individuales (Morrone, 2015). Estos se generaron en el software Croizat versión 2.0. Posteriormente se superpusieron los trazos individuales para establecer la existencia de trazos generalizados, que establecen la existencia de biotas ancestrales ampliamente distribuidas y fragmentadas por eventos vicariantes y constituyen la representación gráfica de las biotas en un mapa (Morrone, 2009).

La intersección entre dos o más trazos generalizados representa un nodo, que se interpreta como una zona de tectónica o la convergencia biótica. Los nodos pueden representar endemismos, alta diversidad, límites de distribución, disyunciones geográficas y confluencia de diferentes biotas ancestrales (Heads, 2004), que denota un área compleja que suele ser el resultado de la convergencia geobiótica (Miguel-Talonia

& Escalante, 2013). Los trazos individuales, trazos generalizados y los nodos se realizaron utilizando el software Croizat versión 2.0. (Cavalcanti (2009). Quantitative Analysis in Panbiogeography, disponible en: <https://croizat.sourceforge.io/>). Los trazos y nodos fueron superpuestos con las capas de las provincias biogeográficas de la región neotropical (Morrone, 2014; 2017) y de la distribución de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) sensu Särkinen *et al.*, (2011); Prado (1995); Moggi *et al.*, (2015). (Figs 3.1, 3.2)

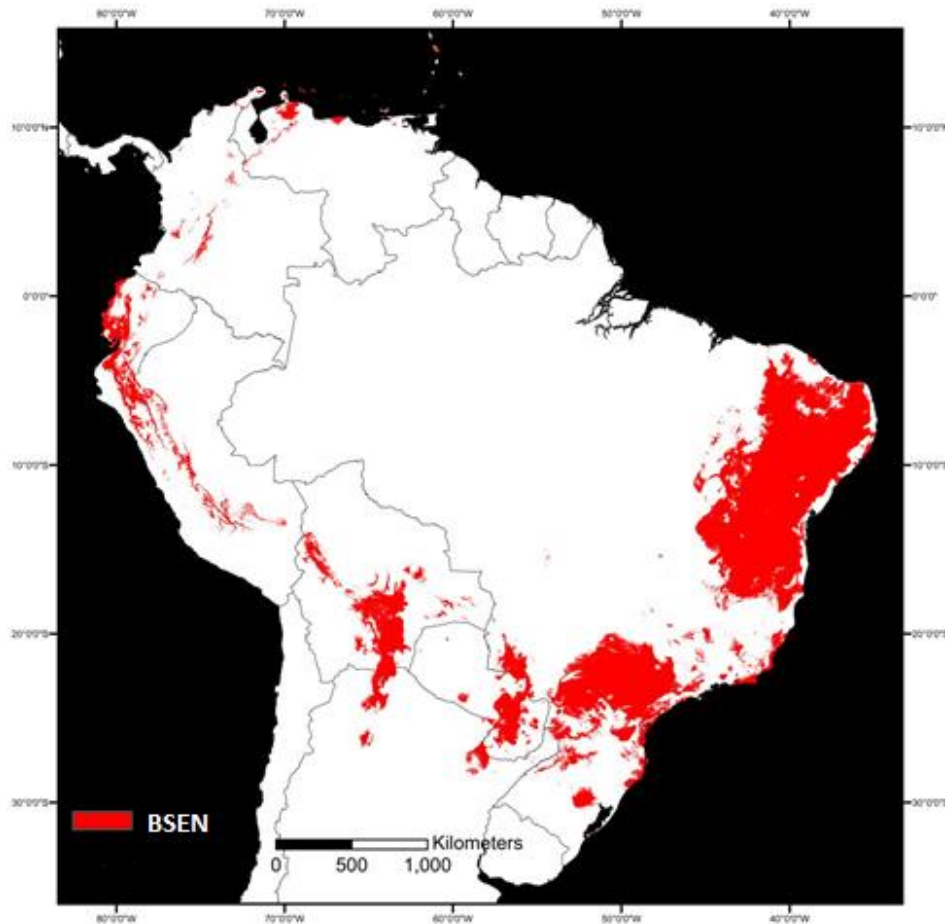


Figura 3.0. Distribución de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN; sensu Banda *et al.*, 2016).

RESULTADOS

De los 2641 registros de las especies del género, las distribuciones de nueve especies no formaron parte de los trazos generalizados debido a que las mismas representan trazos aislados (*Galianthe brasiliensis* subsp. *angulata*, *G. chiquitosiana*, *G. elegans*, *G. macedoi*, *G. matogrossiana* y *G. sudyungensis*) o bien solo registros geográficos (*G. hassleriana*, *G. linearifolia*, y *G. polygonoides*). (Fig. 3.1, 3.2)

Se obtuvieron cinco trazos generalizados, soportados por las restantes 46 especies. El trazo soportado por el mayor número de especies se llamó aquí “trazo Paraná” con 14 especies, seguida por el “trazo Chaqueño” con 11 especies, el “trazo Brasileño” con ocho especies, el “Pampeano” con siete especies y el “trazo Andino” con el apoyo de seis especies (Figs. 3.3, 3.4).

El trazo Andino se encuentra desde el oeste de Colombia hasta el centro sur de La Paz (Bolivia), atravesando Ecuador (Sucumbíos, Napo, Tungurahua, Chimborazo, Cañar, Azuay y Chinchipe) y Perú (Cajamarca, Amazonas, San Martín, Huánuco, Pasco, Junín, Cusco y Puno). Está respaldado por seis especies: *Galianthe bogotensis*, *G. boliviana*, *G. dichotoma*, *G. peruviana*, *G. spicata*, y *G. vasquezii*. (Fig. 3.5 A-C). Desde el punto de vista biogeográfico, se incluye en las provincias de Magdalena, Cauca, Napo, Ucayali, Rondônia y Yungas en la Subregión brasileña y en las provincias de Páramo y Puna de la Zona de Transición Sudamericana (Fig. 3.3). Además, este trazo intersecta los relictos de los BSEN distribuidos en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Fig. 3.4).

El trazo Brasileño se extiende desde Cochabamba (Bolivia) hasta el sur de Bahía (Brasil). En el sudeste de Cochabamba, el trazo se bifurca dirigiendo una de sus ramas al noroeste de Argentina (provincias de Jujuy y Salta), mientras que la otra se dirige a Brasil a través del sur de Mato Grosso y el norte de Goiás, que termina en el sureste de Bahía. Está soportado por ocho especies: *G. angustifolia*, *G. bisejala*, *G. eupatorioides*, *G. kempffiana*, *G. lanceifolia*, *G. laxa* subsp. *laxa*, *G. longisejala* y *G. ramosa* (Fig. 3.5 D-G). Este trazo está ubicado en las provincias biogeográficas de Rondônia y Yungas, pertenecientes a la subregión brasileña, también en las provincias Cerrado y Paraná pertenecientes a la Subregión Chaqueña, y en la provincia de Puna (Fig. 3.3) que pertenece a la Zona de Transición de Sudamericana. En cuanto a los BSEN, relaciona los bosques de piedemonte en Argentina y Bolivia (bosque estacionalmente seco de los Yungas), con los valles secos interandinos del norte de Bolivia y los bosques estacionalmente secos de Chiquitanía (Fig. 3.4), recientemente propuesto como un nuevo núcleo de distribución de bosques secos en América del Sur.

El trazo Paraná se encuentra en Brasil; desde el sur de Bahía y el centro de Minas Gerais, atraviesa el este de São Paulo hacia el suroeste del estado de Paraná. Este trazo está soportado por 14 especies, de las cuales las seis primeras corresponden a *Galianthe* subgen. *Ebelia*: *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, *G. cymosa*, *G. dichasia*, *G. hispidula*, *G. humilis* y *G. vaginata*; mientras que las ocho especies restantes pertenecen al subgénero *Galianthe*: *G. andersonii*, *G. centranthoides*, *G. chodatiana*, *G. grandifolia*, *G. liliifolia*, *G. longifolia*, *G. souzae*, y *G. valerianoides* (Fig. 3.5 H-K). Está completamente ubicado en Brasil, en los dominios Chaqueño y Paraná, ambos dominios pertenecientes a la Subregión Chaqueña (Fig. 3.3). En el primer dominio, el trazo está ubicado en la provincia Cerrado, mientras que en el dominio Paraná, en las provincias Atlántica, Paraná y Bosque de *Araucaria*. En cuanto a BSEN, el trazo Paraná conecta los dos

núcleos más grandes de BSEN sudamericano, el núcleo de Misiones y la parte sur del núcleo de Caatinga (Fig. 3.4).

El trazo Pampeano, también exclusivamente brasileño, se extiende desde el este de Paraná hasta el noreste de Rio Grande do Sul, a través del este del estado de Santa Catarina. Este trazo cuenta con el apoyo de siete especies: *G. equisetoides*, *G. gertii*, *G. latistipula*, *G. reitzii*, *G. riograndensis*, *G. palustris*, y *G. pseudopeciolata* (Fig. 3.5 L-O). Se encuentra en las provincias Pampeana, Paraná y *Araucaria* de la Subregión de Chaqueña (Fig. 3.3).

El trazo Chaqueño está ubicado en el suroeste del estado de Mato Grosso do Sul (Brasil), Concepción y los departamentos de San Pedro (Paraguay); una de sus ramas se ubica en Caaguazú y Alto Paraná (Paraguay) y la otra en los departamentos de Cordillera, Central y Paraguarí. Es soportado por 11 especies: *G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. fastigiata*, *G. guaranítica*, *G. krausei*, *G. montesii*, *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, *G. parvula*, *G. thalictroides*, y *G. verbenoides*. (Fig. 3.5 P-S). Este trazo se encuentra totalmente en el dominio Chaqueño, en las provincias Cerrado y Chaco, y en la provincia del bosque de Paraná del dominio Paraná, ambas pertenecientes a la Subregión Chaqueña (Fig. 3.3). A su vez, Toda la extensión del trazo se encuentra en relación con BSEN (Fig. 3.4).

Sobre la base de la intersección de los trazos generalizados, se identificaron cuatro nodos **(I-IV)**, que representan áreas clave de alta diversidad y convergencia biótica. **El nodo I** representa la intersección del trazo Andino y Brasileño, y se ubica geográficamente en el oeste de Bolivia, en la provincia biogeográfica de Rondônia, perteneciente al dominio sur de Brasil, Subregión brasileña (Fig. 3.3). **El nodo II** corresponde a la intersección del trazo Brasileño y Paraná, en la provincia Cerrado del dominio Chaqueño y en la provincia de Bosque Paraná del dominio de Paraná, Subregión Chaqueña (Fig. 3.3). **El nodo III** está ubicado en las provincias del Atlántico y *Araucaria*; corresponde a la intersección de los trazos generalizados Paraná y Pampeano. **El nodo IV** corresponde a la confluencia de los trazos Paraná y Chaqueño, en el centro de Alto Paraná, en Paraguay. Se encuentra en la provincia de los Bosque Paraná del dominio Paraná, Subregión Chaqueña (Fig. 3.3). Todos los nodos están situados al menos en uno de los núcleos de BSEN, principalmente los fragmentos de bosque más extensos (por ejemplo, los núcleos de Misiones y Caatinga) y los fragmentos de bosque en Bolivia (Fig. 3.4).

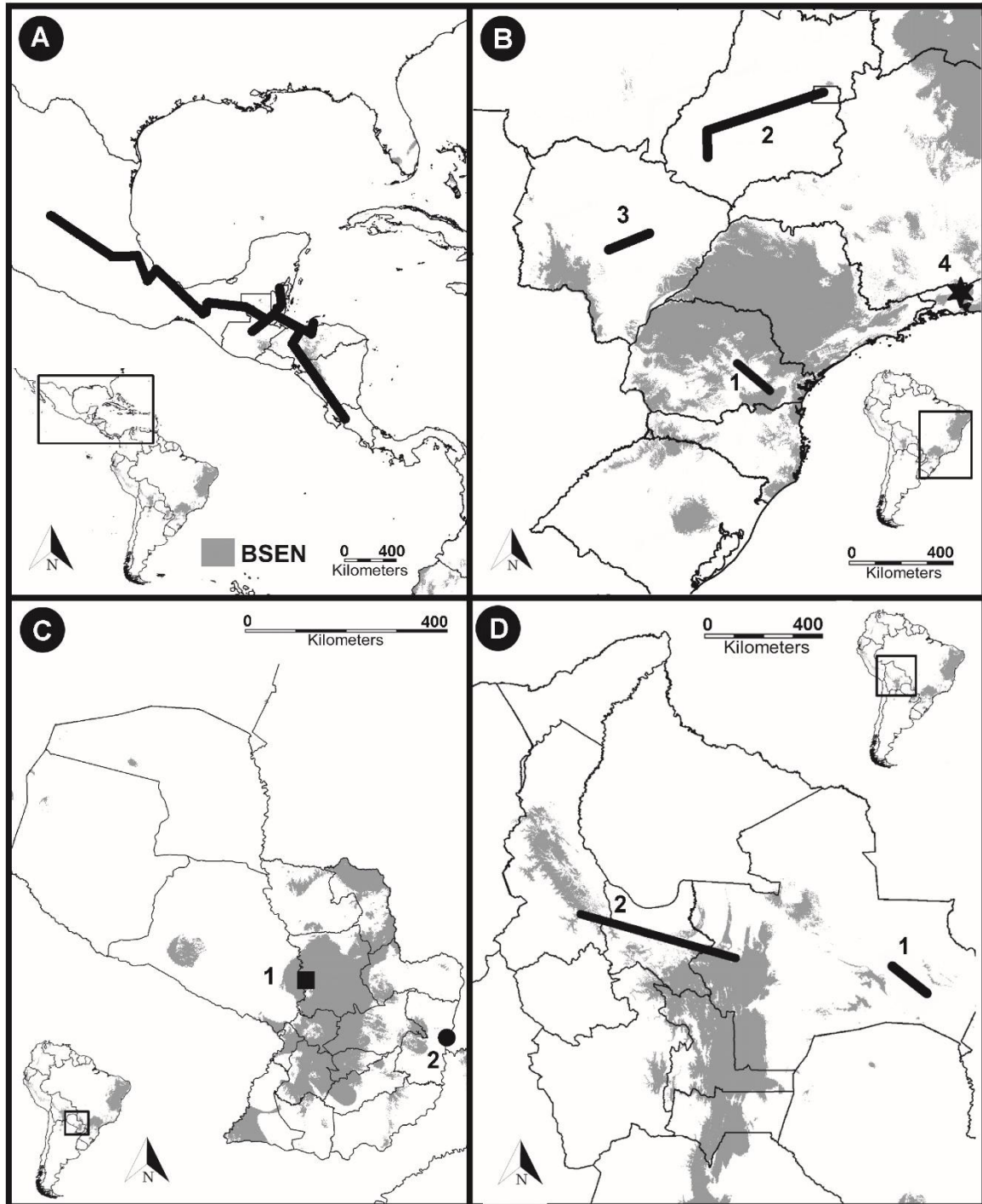


Figura 3.1. Trazos individuales (TI) y registros geográficos (RG). A. TI de *Galianthe brasiliensis* subsp. *angulata*; B. 1: TI de *G. elegans*, 2: TI de *G. macedoi*, 3: TI de *G. matogrossiana*, 4: RG de *G. polygonoides*; C. RG de 1: *G. hassleriana*, 2: *G. linearifolia*; D. 1: TI de *G. chiquitosiana*, 2: TI de *G. sudyungensis*.

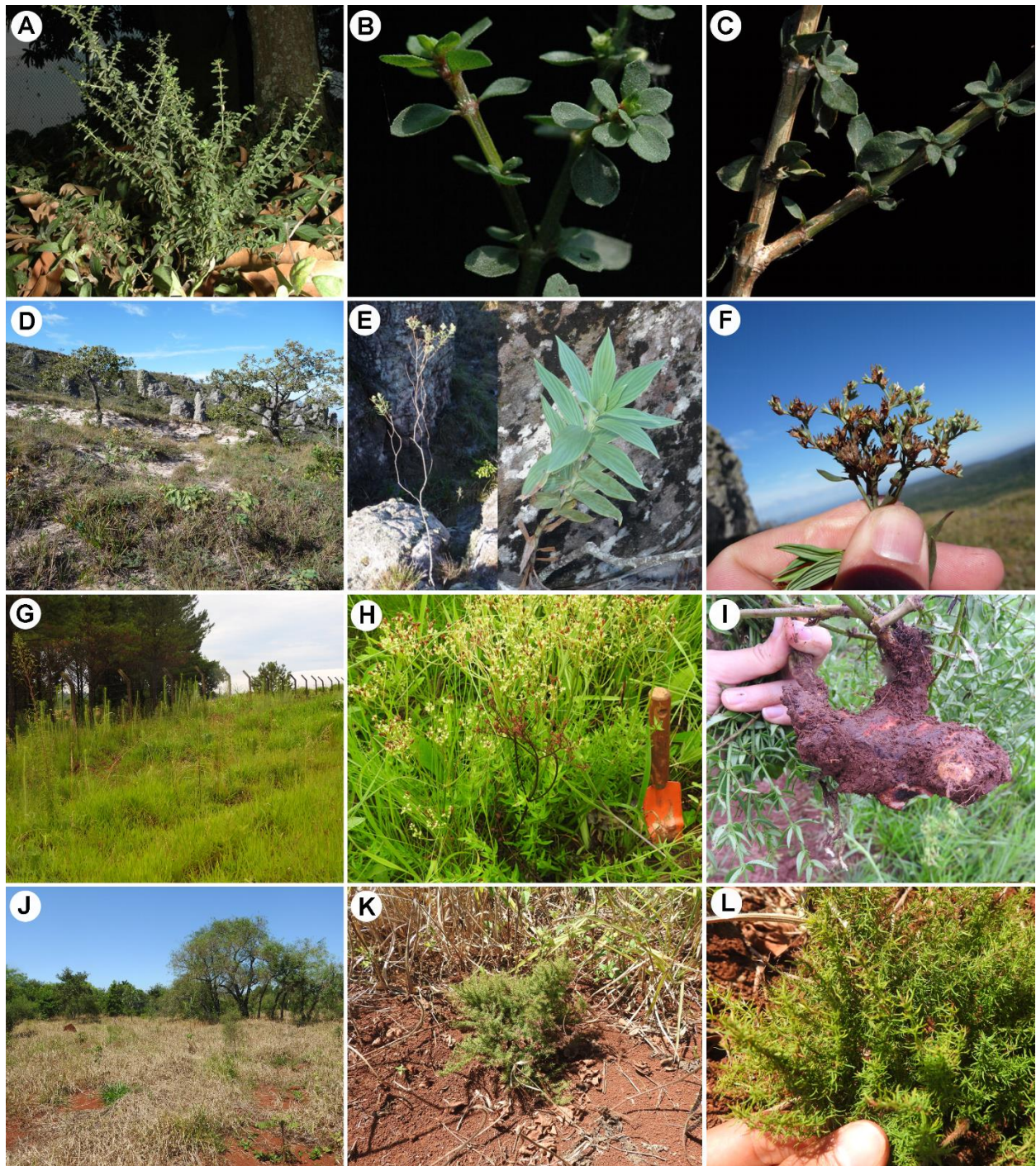


Figura 3.2. Especies que representan trazos aislados: A-C. *Galianthe brasiliensis* subsp. *angulata*; D-F. *G. chiquitosiana*; G-I. *G. elegans*; J-L. *G. linearifolia*. A, E, H y K, habito; D, G y J, hábitat; B y L, hojas; I, xilopodio; C, porción de una rama; F, Inflorescencia. Creditos fotográficos: A-C: Pedro Lezama; D-F: R. Salas; G-L: J.E. Florentín.

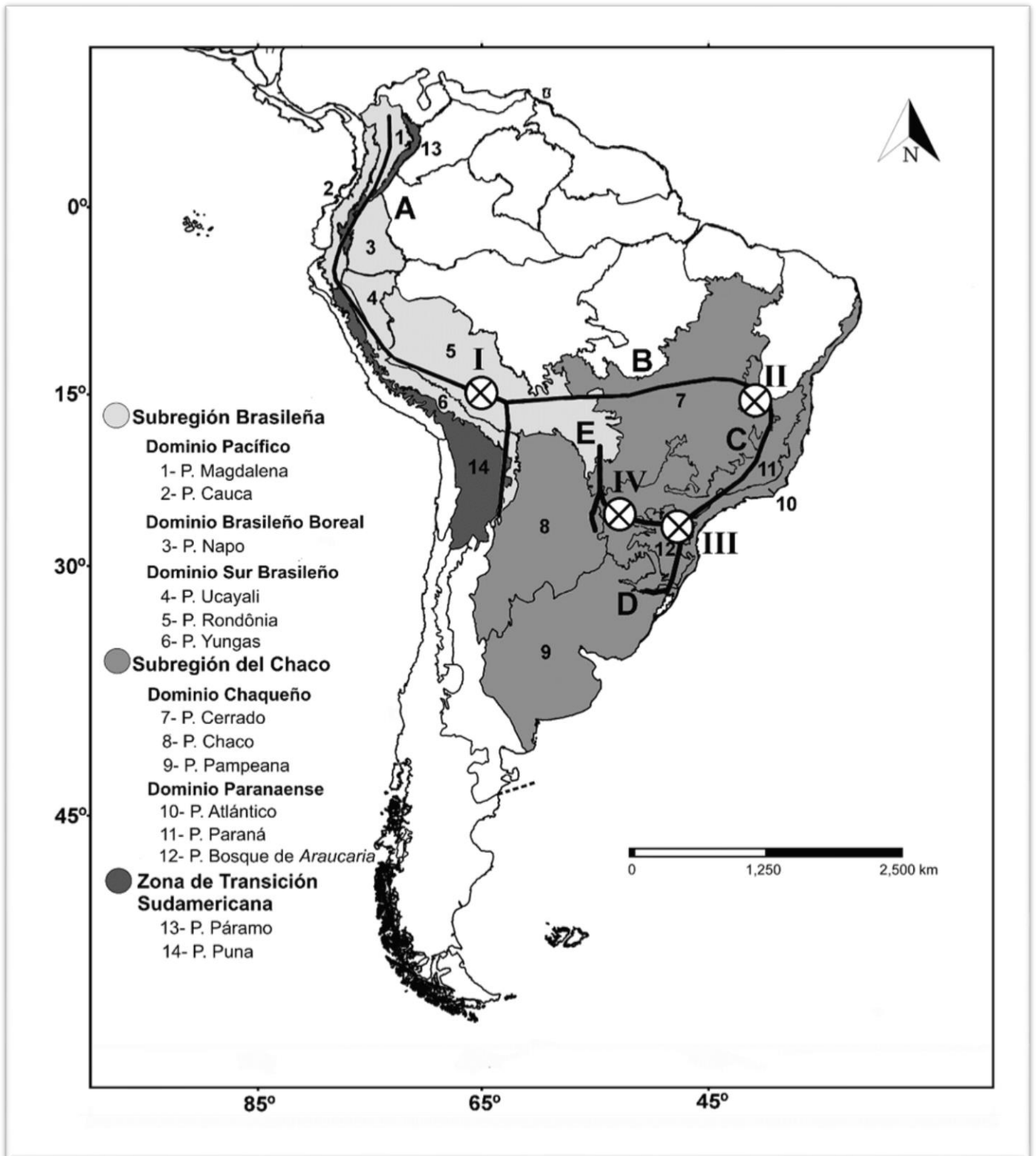


Figura. 3.3. Superposición de los trazos generalizados y los nodos con las provincias biogeográficas de la región Neotropical (modificada de Morrone, 2014a). Abreviatura P= provincias. A-D Trazos generalizados y Nodos indicados con numeros romanos (I, II, III y IV).

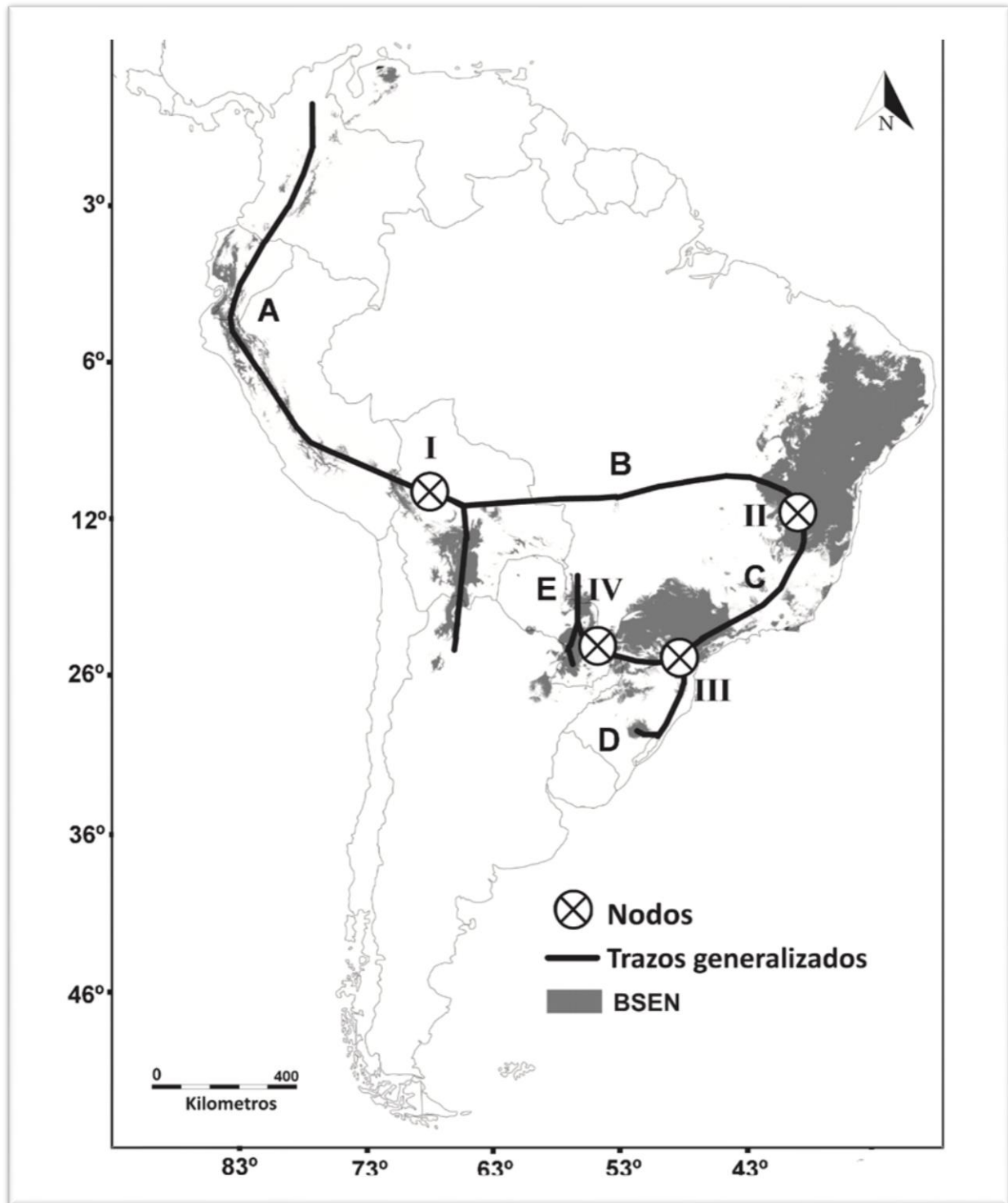


Figura 3.4. Trazos generalizados: A. Andina; B. Brasileño; C. Paraná; D. Pampeano; E. Chaqueño; Nodos I, II, III y IV y Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN; sensu Särkinen et al., 2011)

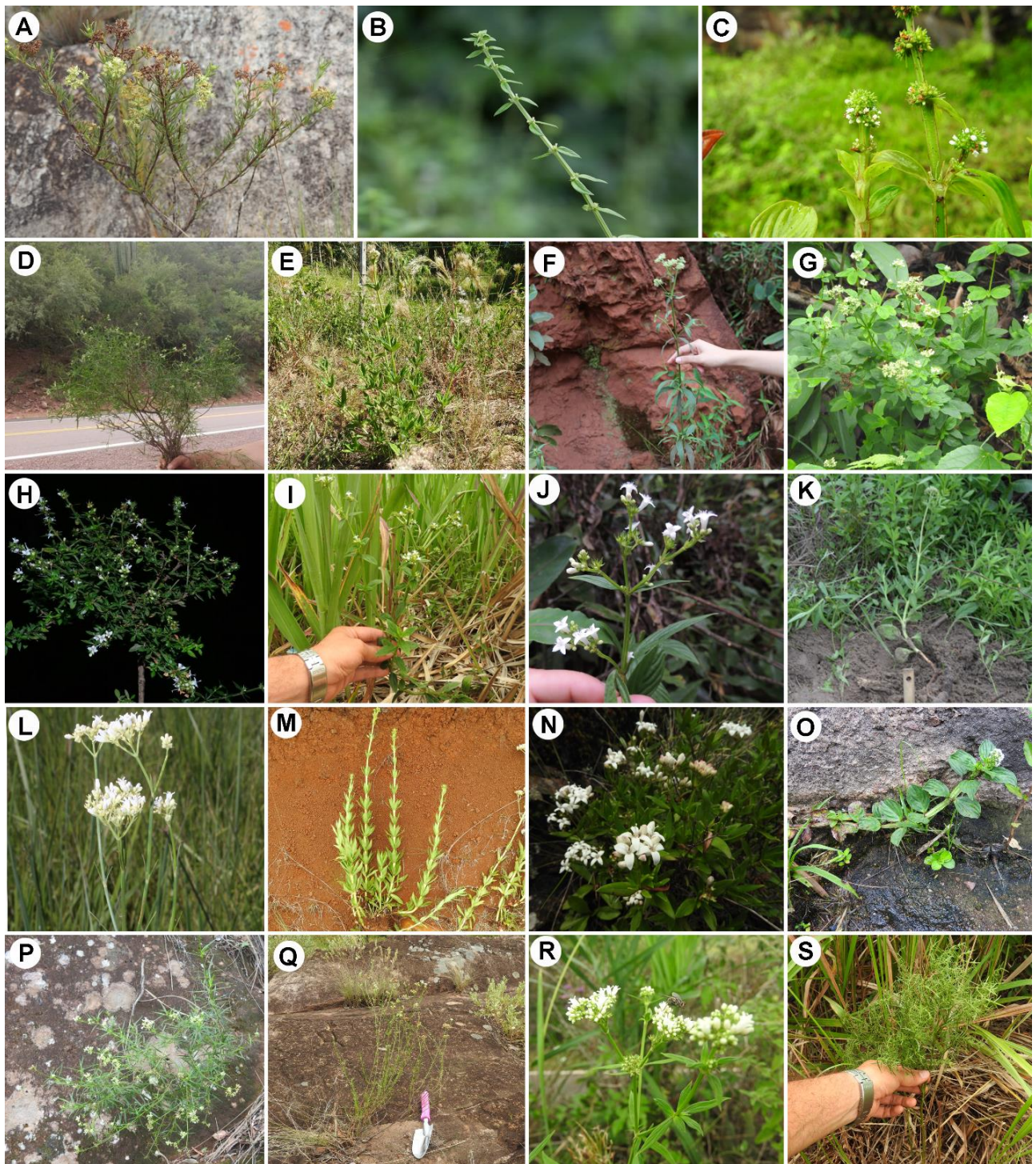


Figura 3.5. Especies que representan trazos generalizadas: **A-C.** Trazo Andino; **D-G.** Trazo Brasileño; **H-K.** Trazo Paraná; **L-O.** Trazo Pampeano; **P-S.** Trazo Chaqueño. **A.** *Galianthe peruviana*; **B.** *G. spicata*; **C.** *G. vasquezii*; **D.** *G. bisepala*; **E.** *G. eupatorioides*; **F.** *G. lanceifolia*; **G.** *G. laxa* subsp. *laxa*; **H.** *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*; **I.** *G. dichasia*; **J.** *G. vaginata*; **K.** *G. centranthoides*; **L.** *G. equisetoides*; **M.** *G. latistipula*; **N.** *G. reitzii*; **O.** *G. palustris*; **P.** *G. aurelii*; **Q.** *G. krausei*; **R.** *G. laxa* subsp. *paraguariensis*; **S.** *G. thalictroides*. **A-C.** Porción de una rama; **D-S.** Hábito. Créditos fotográficos: **A. C. E. G. I. K** y **M-S:** J.E. Florentín; **B:** O. Gaubert; **D. H** y **L:** R. Salas; **F:** F. Pastore; **J:** J. Carmo.

DISCUSIÓN

A partir de la incorporación de nuevos datos de registros geográficos para las especies, los resultados muestran congruencias con los ya reportados previamente para el género, en estudios parciales y realizados con otros métodos de búsqueda de trazos (Florentín, 2015; Florentín *et al.*, 2016).

Los BSEN son uno de los ambientes preferenciales de algunas especies del género (*G. dichotoma*, *G. boliviana*, *G. hispidula*, *G. chiquitosina*, *G. sugyuensis*, *G. laxa subsp. paraguariensis*, *G. aurelii* y *G. cyperoides*) (Ver Cap. 6). Los cinco trazos generalizados y los cuatro nodos aquí hallados, indican que las poblaciones ancestrales de *Galianthe* se encuentran ubicados dentro de las Subregiones Brasileñas y Chaqueñas; y tienen un patrón espacial estrechamente coincidente con la ubicación de los fragmentos de los BSEN. La relación de los BSEN con las poblaciones ancestrales (TG) y los nodos del género evidencia que la dinámica espacial e histórica (expansión y retracción) de estos bosques pueden haber desempeñado un papel importante en la distribución actual de *Galianthe* y su riqueza de especies.

Basado en la datación del clado *Spermacoce*, c. 23 Myr, y probablemente su diversificación en el Mioceno Medio, c. 14 Myr (Janssens *et al.*, 2016), se puede suponer que la aparición de la mayoría de los linajes actuales del clado *Spermacoce* precedió la fecha probable de formación de estos fragmentos de bosque. Por lo tanto, la dinámica de los bosques (tanto en su expansión como en su retracción) ha influido principalmente en la distribución de las especies de *Galianthe*, pero no en su origen (Capítulo 6). En ese sentido, la retracción de los fragmentos de bosque permitió la expansión de áreas más abiertas, como es el caso de las sabanas del Cerrado. En este bioma, se reconoce una gran diversidad de especies de *Galianthe*, con cinco especies estrictamente endémicas de la provincia Cerrado (*G. andersonii*, *G. macedoi*, *G. matogrossiana*, *G. lanceifolia* y *G. ramosa*), y 14 especies que habitan también en los alrededores del cerrado (*G. angustifolia*, *G. guaranítica*, *G. hispidula*, *G. kempffiana*, *G. laxa subsp. laxa*, *G. liliifolia*, *G. longisepala*, *G. peruviana*, *G. thalictroides*, *G. valerianoides* y *G. verbenoides*) (Capítulo 4). En contraste, un número menor de especies habitan exclusivamente dentro de los bosques, en hábitats relacionados con los núcleos de bosques secos, Misiones, valles interandinos boliviano y peruano, en los márgenes de los principales ríos y sus afluentes al sur de América del sur.

Werneck *et al.* (2011) han evaluado las distribuciones del BSEN durante el último máximo glacial (UMG) usando modelos de distribución de especies leñosas (57 taxones) y, concluyen que los BSEN estaban más disyuntos durante el UMG que en la actualidad, contrastando las expectativas de la hipótesis del arco del Pleistoceno (Prado & Gibbs, 1993). Collevatti *et al.* (2013) han evaluado la hipótesis de BSEN utilizando 16 especies (de las 57 especies que apoyan la hipótesis de BSEN) y concluyen que es necesario asociarlas con otras pruebas como la variación molecular y el registro fósil. Ambos estudios basaron sus análisis en especies leñosas de varias familias seleccionadas siguiendo un criterio de distribución; en contraste, aquí se utilizaron

55 especies que cubren el total de las especies conocidas de un género representado solo por taxones herbáceos.

Todos los datos geográficos muestran que la distribución de ambos subgéneros de *Galianthe* se encuentra completamente en las subregiones Brasileña y Chaqueña (sensu Morrone, 2014). El trazo Andino se ubica en los valles interandinos del noroeste de América del Sur, donde se estima que ocurrió el levantamiento final de la cordillera oriental de los Andes a su estado actual, en el Plioceno y el Pleistoceno temprano, principalmente entre 6 y 3 Ma. Este levantamiento fue documentado en base a estudios palinológicos, paleobotánicos y geológicos (Van der Hammen *et al.*, 1973; Wijninga, 1996). Alzate *et al.* (2008) estudiando el género *Bomarea* Mirb. (Alstroemeriaceae), describió cuatro trazos generalizados y tres nodos que tienen un patrón espacial estrechamente coincidente con el trazo Andino obtenido aquí casi en toda la extensión. Describieron un quinto trazo que coincide con la distribución del trazo individual de *G. brasiliensis* subsp. *angulata*. Sin embargo, *Bomarea* tiene una historia evolutiva muy diferente con casi todas las especies restringidas en esta área (98 de las 101 especies analizadas), mientras que *Galianthe* está representada por un solo trazo generalizado respaldado por seis especies. En esta área, se encontraron patrones similares de biotas ancestrales utilizando diferentes linajes de plantas como licófitas (Arana *et al.*, 2011), helechos (Arana *et al.*, 2016) o incluso mamíferos (Ferro & Morrone, 2014). Según Van der Hammen *et al.* (1973), a principios del Plioceno, la vegetación primitiva del Páramo sigue siendo muy pobre en especies. Basados en los registros fósiles de polen, describieron la vegetación dominada por pastos y acompañada por *Polylepis* Ruiz & Pav., *Aragoa* Kunth, *Hypericum* L., *Miconia* Ruiz & Pav., *Borreria* G. Mey., *Jussiaea* L., *Polygonum* L., *Valeriana* L., *Plantago* L., *Ranunculaceae*, *Myriophyllum* L. y *Jamesonia* Hook. & Grev. Los autores también consideraron que algunos de estos elementos se derivan de la flora local, mientras que otros debían haber sido derivados de especies fundadoras que llegaron a las recién creadas "islas" de Páramo por dispersión a larga distancia. De estos tipos polínicos, citados por ellos, los asignados a *Borreria* son relevantes para este estudio, porque son morfológicamente similares y prácticamente indistinguibles de los granos de polen de *Galianthe*. Esto quizás podría reflejar la contribución y la presencia de las especies de *Galianthe* en la vegetación primitiva del Páramo.

Los trazos Andino y Brasileño están ubicados en la Subregión brasileña, conectando los valles interandinos de Ecuador y Perú con los valles secos de Bolivia, que están conectados con el bosque de piedemonte en el noroeste de Argentina y el sureste de Bolivia (Prado, 1995). Este bosque cubre una estrecha franja de bosques que constituyen el piso más bajo de los Yungas (Cabrera & Willink, 1973; Moggi *et al.*, 2015). Además, el trazo brasileño también se conecta con los bosques secos de la Chiquitanía boliviana, en las estribaciones de Santiago de Chiquitos hasta el departamento de Santa Cruz de la Sierra. También se extiende a través de algunos parches aislados en las llanuras del Chaco paraguayo, como la vegetación forestal estacional en las laderas del Cerro León (Ramella & Spichiger, 1989), y el Cerro

Chovoreca (Navarro, 2005) hasta el cerrado, área donde converge con el trazo generalizado Paraná. Esta conexión de los trazos generalizados corrobora fuertemente la propuesta de Prado & Gibbs (1993), quienes postularon que había formaciones de bosques estacionales mucho más extensos que en la actualidad, lo que habría facilitado el intercambio y la conexión entre las biotas correspondientes a los trazos generalizados Brasileños y Paraná. Ambos trazos conectan los fragmentos BSEN mencionados anteriormente, que según Pennington *et al.*, (2004), los intercambios bióticos entre ellos pueden haber tenido lugar aparentemente desde el Plioceno (entre 5,3 y 2,5 Ma).

El trazo Paraná aparece principalmente incluido en la provincia biogeográfica de Bosque Paraná, con áreas pequeñas en la provincia Cerrado (dominio Chaqueño), Bosque Atlántico y Bosque de *Araucaria* (dominio Paraná). Respecto a BSEN, este trazo generalizado une la Caatinga en el noreste de Brasil con el núcleo de Misiones en el sur de Brasil, Paraguay y el noreste de Argentina. El trazo Paraná fue discutido en Florentín *et al.*, (2016), con el modelo biogeográfico de la región neotropical postulado por Morrone (2014b), en donde se incluyeron solo especies pertenecientes al subgen. *Ebelia* y en donde se postula que los mismos eventos vicariantes que actuaron en el origen de la Subregión Chaqueña podrían haber influenciado en su radiación adaptativa.

Estos hallazgos representan el primer estudio de especies no leñosas que respaldan la distribución actual del BSEN y la hipótesis de refugio durante períodos desfavorables debido a los trazos generalizados (= biotas ancestrales) aquí obtenidos. Además, los núcleos del BSEN representan áreas de convergencia biótica, incluidas las biotas ancestrales de *Galianthe* de diferentes orígenes geobióticos representados por los nodos. Los futuros estudios filogenéticos, cronológicos y biogeográficos basados en datos moleculares llevarán a una mejor comprensión de la historia evolutiva del género; como también entender el rol que jugaron las diferentes regiones neotropicales, principalmente en el origen y en la diversificación de las especies de *Galianthe*.

CONCLUSIÓN

- Los resultados muestran congruencias con los ya reportados previamente para el género en estudios parciales y llevados a cabo con una metodología de búsqueda de trazos diferente.
- A través de este análisis, se pudo determinar que los BSEN son uno de los ambientes preferenciales de algunas especies del género (*G. dichotoma*, *G. boliviana*, *G. hispidula*, *G. chiquitosina*, *G. sugyuensis*, *G. laxa subsp. paraguariensis*, *G. aurelii* y *G. cyperoides*), ya que solo se encuentran distribuidas en este ambiente.

- La obtención de los cinco trazos generalizados, junto a los nodos evidencian la existencia de poblaciones ancestrales de *Galianthe* que se encuentran distribuidas principalmente en las subregiones Brasileña y Chaqueña.
- Se evidencia también la relación de las poblaciones ancestrales (TG) y nodos del género con los fragmentos de BSEN. Esta relación, no solo apoya que posiblemente estos fragmentos de bosques alguna vez formaron parte de una única área, sino que también, la dinámica de dichos bosques pudo haber influenciado en la diversificación y actual distribución de las especies del género.

CAPÍTULO 4

ÁREAS DE ENDEMISMO Y EVALUACIÓN DE LA
CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES DE *GALIANTHE*

CAPÍTULO 4

ÁREAS DE ENDEMISMO Y EVALUACIÓN DE LA CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES DE *GALIANTHE*

Resumen:

Actualmente existe una gran preocupación por la pérdida de biodiversidad debido a la destrucción y modificación de hábitats naturales provocada por la actividad humana. Las áreas de endemismo son una unidad estándar de biogeografía y se utilizan comúnmente para análisis biogeográficos analíticos y como criterio para identificar áreas para la conservación. De acuerdo a esto, actualmente sólo 11 especies de *Galianthe* han tenido una evaluación del estado de conservación, y no ha habido intentos previos para identificar áreas de endemismo para el género. En este capítulo, se analizó la distribución de las 56 especies a través del software NDM/VNDM con tres tamaños de celdas diferentes con el objetivo de detectar probables áreas endémicas. A su vez, se evaluó el estado de conservación de 45 especies por primera vez, de acuerdo con las directrices de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Como resultado, se obtuvieron 12 áreas de endemismo, principalmente en la parte oriental de Paraguay, sur y sureste de Brasil. Al analizar la crisis general de biodiversidad, el 41% de las especies del género (23 spp.), fueron evaluadas como En Peligro debido a su grado de endemismo y destrucción de su hábitat, mientras que 31 especies fueron evaluadas como No Amenazadas y dos especies como Datos Deficientes. A su vez, sólo se encontraron cinco especies amenazadas dentro o en la periferia de las áreas protegidas. Debido a que las especies amenazadas habitan áreas abiertas, se debe tener en cuenta a los procesos biológicos que mantienen los pastizales, ya que son necesarios para la conservación de la biodiversidad en general, y principalmente para las especies que son únicas, endémicas y que se encuentran amenazadas, como es el caso de las especies de *Galianthe*. La ausencia de un control en el manejo de estos ambientes abiertos (ya sea por fuera o por dentro de las áreas protegidas), producirá que las especies que se encuentren dentro se vuelvan cada vez más aisladas, reduciendo de este modo su capacidad para dispersarse y sobrevivir.

Palabras claves: Áreas endémicas, evaluación de la conservación, neotrópico, plantas raras, especies amenazadas, restauración.

INTRODUCCIÓN

La región neotropical se extiende desde Méjico hasta el sureste de América del Sur, y comprende una gran diversidad biológica y de hábitats, así como una compleja historia geológica (Morrone, 2014; Werneck, 2011). Dentro de esta región se destaca un alto nivel de riqueza de especies y endemismos, con hábitats únicos y diversos en cuanto a flora y fauna se refiere (Forzza *et al.*, 2012; Ulloa-Uloa *et al.*, 2017). En los últimos años, la endemidad ha alcanzado una importancia creciente en la biología de la conservación y en la delimitación de áreas para la conservación (Faith, 1992; Pressey *et al.*, 1993; Rodrigues *et al.*, 2000; Vane-Wright *et al.*, 1991). En este contexto, un área de endemismo se usa para referirse a un patrón particular de distribución delimitado por la congruencia de al menos dos taxones restringidos a un área (Szumik & Golobof, 2004). De acuerdo a esto, existen dos razones principales para el reconocimiento de Áreas de Endemismos: (1) son unidades estándar de análisis de la biogeografía y como tales, sirven de base para construir hipótesis sobre los procesos responsables de la formación de la biota de una región en particular; y (2) las áreas de endemismo contienen concentraciones de especies únicas que proporcionan un enfoque importante para la priorización en los programas de conservación (Myers *et al.*, 2000; Silva & Casteleti, 2005).

Las especies del género *Galianthe* se encuentran en diversos ecosistemas, desde regiones costeras (*Galianthe brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, *G. dichasia*, *G. hispidula*) hasta una elevación de 3575 msnm (*G. bogotensis*, *G. boliviana*, *G. dichotoma*, *G. brasiliensis* subsp. *angulata*), viven en formaciones de sabana abierta, localmente conocidas como campos rocosos, campos bajos, diferentes tipos de cerrado y campos de altitud (Florentín *et al.*, 2017b; Florentín *et al.*, 2018). Actualmente se reconocen tres centros de concentración para el género, debido al número de especies endémicas. El primer centro está ubicado en Brasil, con 40 especies (73%), de las cuales 22 especies (40%) son endémicas (Cabral, 2002; Flora do Brasil, 2020; Florentín *et al.*, 2018). Ocho de ellas se distribuyen en áreas restringidas [(*G. andersonii*, *G. elegans*, *G. gertii*, *G. souzae*, *G. reitzii*, *G. riograndensis*, *G. vaginata* y *G. polygonoides* (Cabral 2009, Florentín *et al.*, 2019)]. Otro centro está ubicado en el Este de Paraguay, con 20 especies (40%), de las cuales siete (12, 7%) son endémicas (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. hassleriana*, *G. krauseii*, *G. linearifolia* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*), distribuidas en el centro y noreste de Paraguay entre 200 y 600 msnm (Cabral, 2002). El tercer centro se encuentra en Bolivia con siete especies (14, 5%), de las cuales dos (3, 6%) son endémicas (*G. chiquitosiana* y *G. sudyungensis*). En América del Sur, las especies únicas o raras son más comunes de lo que se pensaba, pero debido a su condición (hábitat reducido y abundancia de sus especies), es probable que presenten una mayor tasa de reducción del tamaño de su población, aumente la probabilidad de extinción, principalmente debido al impacto humano y al cambio climático (Enquist *et al.*, 2019).

A pesar de sus altos niveles de diversidad y endemismo, las sabanas y pastizales de América del Sur han recibido poca atención desde el punto de vista de la conservación, en comparación con los bosques tropicales (Overbeck *et al.*, 2007; Bond & Parr, 2010), debido a que estos paisajes fueron históricamente vistos como tierras degradadas, producidas por perturbaciones tanto naturales como humanas (Bond & Parr, 2010; Bond *et al.*, 2019; Silveira *et al.*, 2020). Por ejemplo, el cerrado es el segundo bioma más grande de América del Sur, y tiene un alto nivel de especies endémicas que van desde un 35% de árboles hasta un 70% de plantas herbáceas y arbustivas (Klink & Machado, 2005; Pennington *et al.*, 2006; Ratter *et al.*, 2006). Sin embargo, este bioma ha perdido más de la mitad de su vegetación original en los últimos 35 años y actualmente solo el 2, 2% del área del Cerrado está bajo protección (Klink & Machado, 2005).

Actualmente existe una gran preocupación por la pérdida de biodiversidad debido a la destrucción y modificación de hábitats naturales provocada por la actividad humana (IBPES, 2019). La Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2012, 2019) es el recurso más completo que detalla el estado de conservación global de plantas y animales. Además, se ha convertido en una herramienta cada vez más poderosa para la planificación de la conservación y la toma de decisiones (Rodrigues *et al.*, 2006). La Estrategia Mundial para la Conservación de las Plantas (GSPC, por sus siglas en inglés) destaca la importancia de conocer el estado de conservación de las especies de plantas, afirmando la importancia de realizar evaluaciones preliminares del estado de conservación de todas las especies de plantas conocidas a nivel nacional, regional e internacional (PNUMA, 2002). Actualmente, sólo 11 especies de *Galianthe* han sido evaluadas desde el punto de vista de la conservación (Zappi *et al.*, 2013; Carmo *et al.*, 2016; Florentín *et al.*, 2017a y b; 2019; 2021). Sin embargo, más allá de su valor inherente, la conservación de estas especies es una preocupación, debido a que presentan propiedades etnomedicinales, componentes químicos y actividades biológicas (Conserva & Ferreira, 2012), así como la capacidad de acumular metales pesados como el cadmio (Vilhalva, 2008) y aluminio (Jansen *et al.*, 2000, 2003).

Debido a esto, el presente capítulo tiene como objetivos principales: (1) analizar los datos de distribución de 56 especies de *Galianthe* e identificar áreas de endemismo, (2) reconocer qué especies definen cada área de endemismo y evaluar el estado de conservación de 45 especies por primera vez, de acuerdo con los lineamientos de la UICN, (3) observar cómo se encuentran las especies amenazadas en relación con las Áreas Protegidas (AP) y (4) discutir mecanismos para la conservación de las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio corresponde a la región Neotropical, más precisamente al centro y sur de Méjico, las Antillas y América del Sur (Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 2006).

Datos de distribución

Se utilizó la misma base de datos de las matrices individuales para cada especie visualizadas en el Apéndice VIII. Para esto se reestructuró dichas matrices individuales en una que contenía todos los datos geográficos de todas las especies para los análisis de endemismos. Las matrices individuales de cada especie fueron utilizadas para la realización del estado de conservación.

Análisis de endemismo

Para la identificación de áreas de endemismo, se utilizó el programa NDM/VNDM versión 3.0 (Goloboff, 2004, disponible en <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/endemism/>). NDM utiliza un criterio de optimización que asigna puntajes a las especies en función del ajuste o congruencia de su distribución a un conjunto de celdas (= áreas). La congruencia entre una distribución de especies y un área determinada se mide mediante un Índice de Endemicidad (EI) que varía de 0 a 1. El valor (EI) es 1, para las especies que están distribuidas uniformemente en el área en estudio, y solo dentro de esa área ("endemismo perfecto"), y disminuye para las especies que están presentes en otros lugares, y/o mal distribuidas dentro del área. A su vez, el valor de endemicidad de un área (EIA) se calcula como la suma de los EI de las especies endémicas incluidas en el área. Por lo tanto, dos factores contribuyen al EIA: el número de especies incluidas en el área y el grado de congruencia entre las distribuciones de especies y el área misma (Szumik *et al.*, 2002). La suma de los puntajes individuales para cada especie será el puntaje del área. Se preferirán las áreas con puntajes más altos (mayor congruencia). Cabe señalar que NDM no hace suposiciones de causa de este patrón de distribución; ya que estos podrían ser históricos, ecológicos o ambos (Szumik & Goloboff, 2004). NDM requiere el uso de cuadrículas, pero como no existe un argumento formal para seleccionar un tamaño de celda sobre la otra, se evaluaron tres tamaños: $0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$, $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ y $2^{\circ} \times 2^{\circ}$. El uso de tres tamaños de celdas permitió la exploración de patrones de distribución en tres escalas, lo cual puede considerarse como una medida de apoyo para cualquier área dada, es decir: si un área aparece a pesar de cambiar el tamaño de la celda, puede verse como más 'robusta' que un área que solo se encuentra con un tamaño de celda. NDM permite dos tipos de presencias: observadas (opción: *fill*) y asumida (opción: *assume*). Ambas opciones utilizan un porcentaje definido por el usuario de la altura y/o el ancho de la celda para rellenar espacios y

homogeneizar la distribución. Ese valor se utiliza como radio para dibujar un círculo alrededor de cada punto. Las presencias observadas obtendrán puntajes más altos que las presencias asumidas. Se incluyeron ambos tipos de presencia para el análisis. Los tamaños de radio utilizados fueron: *fill*: $x = 40$, $y = 40$; *assume*: $x = 80$, $y = 80$. En la mayoría de los casos, varias áreas se superponen espacialmente. En esos casos, se presentan los resultados como áreas de consenso, un procedimiento que suma áreas (conjuntos de células) que son similares en composición de especies, que comparten un porcentaje definido por el usuario de sus especies definitorias (es decir, áreas que difieren poco en su composición). Por lo tanto, el área de consenso resultante muestra celdas con valores máximos, bajos y mínimos de endemidad que reflejan las diferentes puntuaciones de las áreas agregadas (Aagesen *et al.*, 2009). Se calcularon las áreas de consenso utilizando un límite del 40% (porcentaje de similitud de especies) y se incluyó solo, si compartía ese porcentaje de similitud con todas las demás áreas del consenso.

Evaluación de la Conservación

El estado de conservación de las especies se determinó utilizando los criterios establecidos por las Categorías de la Lista Roja de la Versión 3.1. (2012, 2019). Se utilizó el software GeoCat (Geospatial Conservation Assessment Tool, Bachman *et al.*, 2011; disponible en <http://geocat.kew.org/>) herramienta web que aprovecha los datos biológicos primarios para la evaluación y análisis semiautomáticos de la Lista Roja de la UICN. Este software permite utilizar datos de ocurrencia primarios referenciados espacialmente. El análisis se centra en dos aspectos del rango geográfico de un taxón: el alcance de la ocurrencia (EOO) y el área de ocupación (AOO), estas dos medidas son la base del criterio 'B' del sistema de la Lista Roja de la UICN (UICN, 2012, 2019), el rango geográfico en forma de B1 (extensión de ocurrencia) y B2 (área de ocupación), en donde cualquier taxón se puede clasificar en una de nueve categorías: Extinto (EX), Extinto en la naturaleza (EW), En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN), Vulnerable (VU), Casi Amenazado (NT), Menor Preocupación (LC) o Datos Deficientes (DD). Las matrices de cada una de las especies se calcularon utilizando un tamaño de cuadrícula de ca. 2 km (área de 4 km²).

Para estudiar la distribución de especies amenazadas en relación con las áreas protegidas (AP), se utilizaron datos espaciales de la base de datos mundial sobre áreas protegidas (WDPA, por sus siglas en inglés), a la que se accedió en diciembre de 2020 (<https://www.protectedplanet.net/en>). Se extrajeron los datos de los países de América del Sur (1.624 AP) y se los superpuso con la distribución de especies amenazadas. Posteriormente, se corroboró esta información con las etiquetas de los especímenes de herbario de cada una de las especies amenazadas. Los gráficos de barras se hicieron en R v.3.5.1 (R Core Team, 2018) usando el paquete ggplot2 (Wickham, 2016) y los mapas usando el software QGIS 3.4.2-Madeira (QGIS Development Team, 2018).

RESULTADOS

Áreas de Endemismo

Se evaluaron las distribuciones de las especies (Fig. 4.0) con tres tamaños de celda: $0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$, $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ y $2^{\circ} \times 2^{\circ}$ (Tabla 2.0). El análisis NDM / VNDM con un tamaño de celda de $0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$ identificó cuatro áreas de endemismo (C0, C1, C2 y C3), con un total de nueve especies endémicas (Fig. 4.1). Con un tamaño de celda de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$, se identificaron ocho áreas de endemismo, aunque después del consenso, solo quedaron dos (C4 y C5) con un total de 10 especies endémicas. Las especies endémicas que se encontraron con los tamaños de celda de $0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$ y $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ son las mismas. El área C4 está ubicada en el este de Paraguay y al sur de Mato Grosso do Sul en Brasil (Fig. 4.1). Su puntaje de endemividad es de 5,6 e incluye ocho especies, de las cuales cinco se encuentran principalmente en el este de Paraguay (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. hassleriana* y *G. krauseii*), y las otras tres se hallan también en el sur de Mato Grosso do Sul en Brasil (*G. guaranitica*, *G. parvula* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*). El área C5 se encuentra en el noreste de Argentina (Misiones y Corrientes), el este de Paraguay y el oeste de Brasil, incluyendo dos especies (*G. linearifolia* y *G. montesii*) (Fig. 4.1 y Tabla 4.1). Con el tamaño de celda de $2^{\circ} \times 2^{\circ}$, se encontraron 13 áreas de endemismo, con seis áreas consenso, ubicadas principalmente dentro de la región del Chaco y compartidas con la región de Paraná (Fig. 4.2). Se encontraron tres áreas endémicas más grandes C6, C7 y C9, ubicadas en la parte oriental de Paraguay, noreste de Argentina y sur de Brasil (Fig. 4.2 A, B y D). El C11 se encuentra en la parte oriental de Paraguay (Fig. 4.2 F), y el C8 y C10 son exclusivos del sur de Brasil (Fig. 4.2 C y E). Estas áreas de consenso incluyen 25 especies (Tabla 4.1).

Tabla 2.0. Resumen del análisis de área de endemismo. Se muestran los tres tamaños de celdas analizadas, $0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$, $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ y $2^{\circ} \times 2^{\circ}$, número de especies endémicas que soportan para cada área endémica, así como el número de áreas de consenso.

Tamaño de celdas	Números de especies endémicas	Áreas endémicas	Áreas consensos
$0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$	9	4	4
$1^{\circ} \times 1^{\circ}$	10	8	2
$2^{\circ} \times 2^{\circ}$	25	14	6

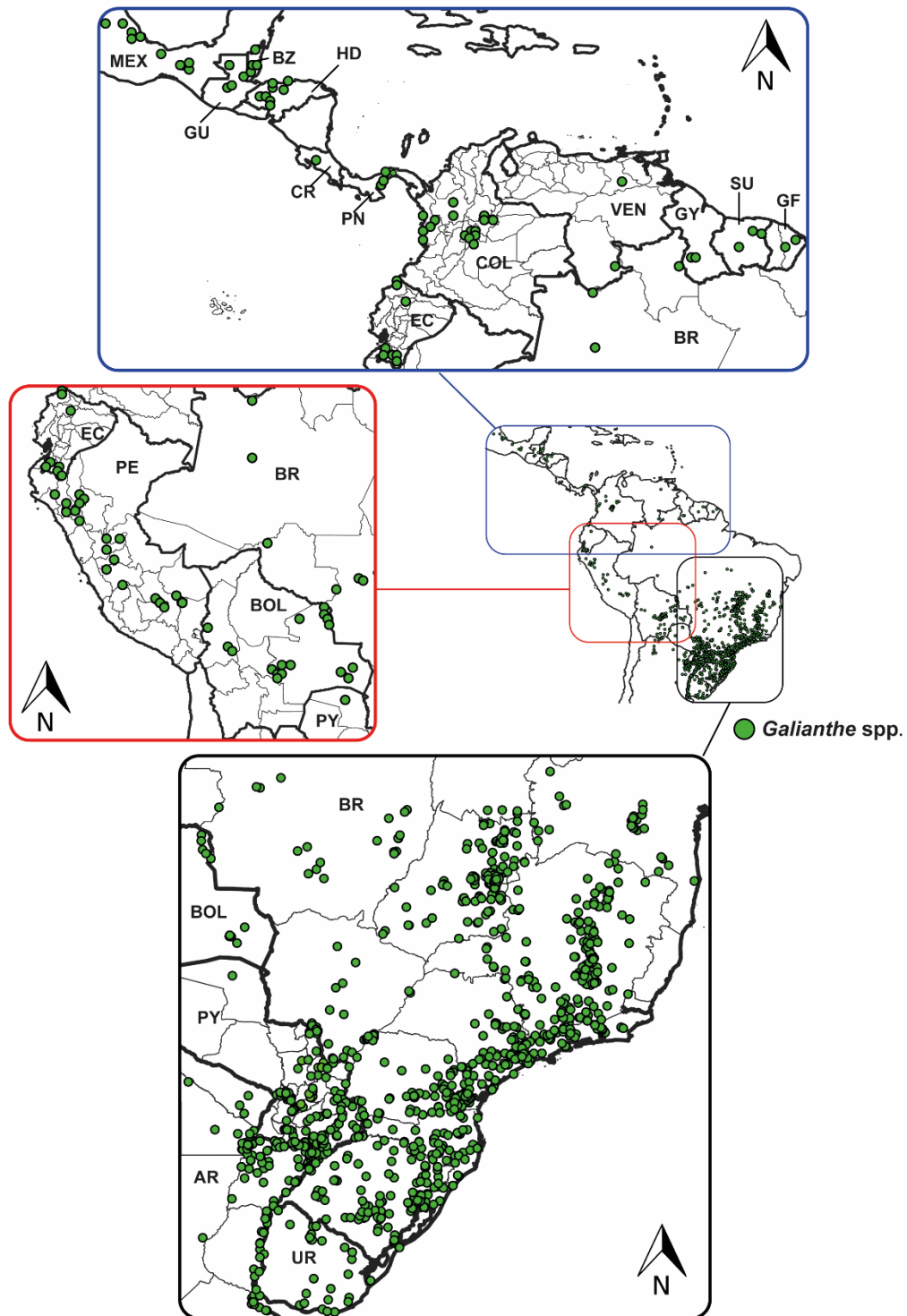


Figura 4.0. Registros de ocurrencia del género *Galianthe* en el Neotrópico. Las abreviaturas para los países son: **AR:** Argentina, **BOL:** Bolivia, **BR:** Brasil, **BZ:** Belice, **CH:** Chile, **COL:** Colombia, **CR:** Costa Rica, **EC:** Ecuador, **GF:** Guayana Francesa, **GU:** Guatemala, **GY:** Guyana, **HD:** Honduras, **MEX:** Méjico, **PE:** Perú, **PN:** Panamá, **PY:** Paraguay, **SU:** Surinam, **UR:** Uruguay, **VEN:** Venezuela

Tabla 4.2. Resultados del análisis de áreas de endemismo para los tres tamaños de celdas. Se muestra para cada tamaño, el número de áreas de consenso formadas a partir de las áreas endémicas individuales, las áreas endémicas individuales incluidas en cada área consenso; las especies endémicas encontradas en cada área y el puntaje que contribuyen a la formación del área; y el puntaje máximo del área de consenso, que es la suma de los puntajes individuales proporcionados por cada especie para el apoyo de cada área de consenso.

Tamaño de celdas	Áreas Consenso	Áreas que incluye cada consenso	Especies endémicas y puntuación	Puntaje del área consenso
0,75°×0,75°	C0	-	<i>G. cyperoides</i> : 0,846; <i>G. krauseii</i> : 0,793	1,639
	C1	-	<i>G. canindeyuensis</i> : 0,763; <i>G. guaranítica</i> : 0,723; <i>G. parvula</i> : 0,777	2,264
	C2	-	<i>G. aurelii</i> : 0,824; <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> : 0,841;	1,665
	C3	-	<i>G. linearifolia</i> :0,613; <i>G. montesii</i> : 0,855	1,468
1°×1°	C4	0 1 2 3 4 5 6	<i>G. aurelii</i> : 0,688; <i>G. canindeyuensis</i> : 0,764; <i>G. cyperoides</i> : 0,894; <i>G. guaranítica</i> : 0,833; <i>G. hassleriana</i> : 0,607; <i>G. krauseii</i> : 0,637; <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> : 0,471; <i>G. parvula</i> : 0,771	5,665
	C5	7	<i>G. linearifolia</i> : 0,889; <i>G. montesii</i> : 0,867	1,756
2°×2°	C6	0 1 2 3 4 5 6 13	<i>G. chodatiana</i> : 0,900; <i>G. latistipula</i> : 0,764; <i>G. longifolia</i> : 0,800; <i>G. pseudopeciolata</i> : 0,600; <i>G. reitzii</i> : 0,600; <i>G. cymosa</i> : 0,710; <i>G. dichasia</i> : 0,831	5,205
	C7	7 8	<i>G. verbenoides</i> : 0,827; <i>G. hispidula</i> : 0,906; <i>G. palustris</i> : 0,717	2,450
	C8	9	<i>G. humilis</i> : 0,895; <i>G. polygonoides</i> : 0,786; <i>G. vaginata</i> :0,929	2,610
	C9	10	<i>G. fastigiata</i> : 0,709; <i>G. dichasia</i> : 0,854	1,563
	C10	11	<i>G. elegans</i> : 0,694; <i>G. gertii</i> : 0,806 <i>G. souzae</i> : 0,753; <i>G. cymosa</i> : 0,639	2,892
	C11	12	<i>G. aurelii</i> : 0,850; <i>G. canindeyuensis</i> : 0,875; <i>G. cyperoides</i> : 0,703 <i>G. guaranítica</i> : 0,856; <i>G. hassleriana</i> : 0,850; <i>G. krauseii</i> : 0,712; <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> : 0,684; <i>G. parvula</i> : 0,813	6,343

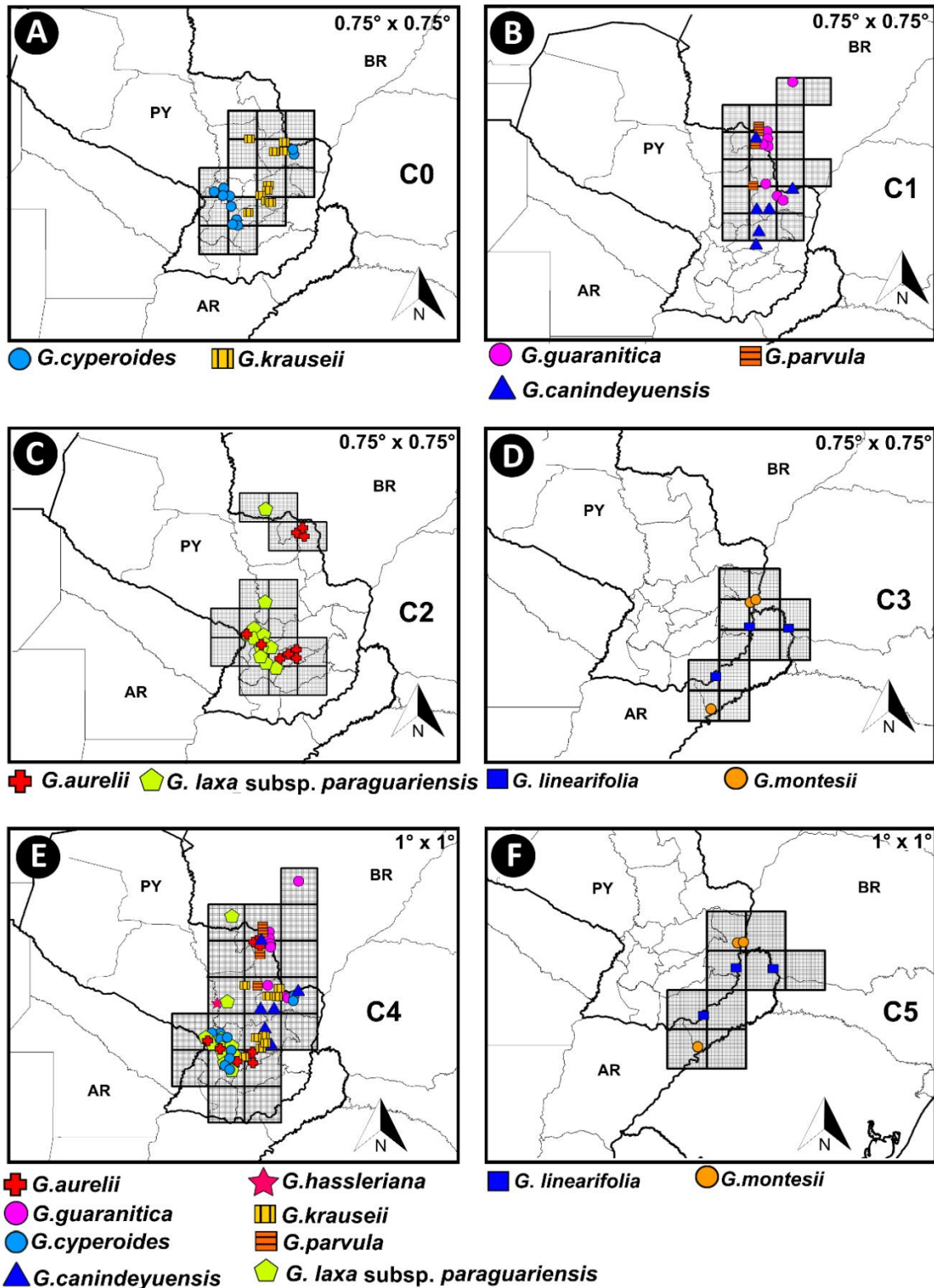


Figura 4.1. Áreas consensos. **A-D.** Tamaño de celda 0,75° x 0,75°. **A.** Consenso cero (C0) soportado por dos especies; **B.** Consenso uno (C1) soportado por tres especies; **C.** Consenso dos (C2) soportado por dos especies; **D.** Consenso tres (C3) soportado por dos especies; **E-F.** Tamaño de celda 1° x 1°. **E.** Consenso cuatro (C4) soportado por ocho especies; **F.** Consenso cinco (C5) soportado por dos especies. Las abreviaturas para los países son: **AR:** Argentina, **BR:** Brasil, **PY:** Paraguay

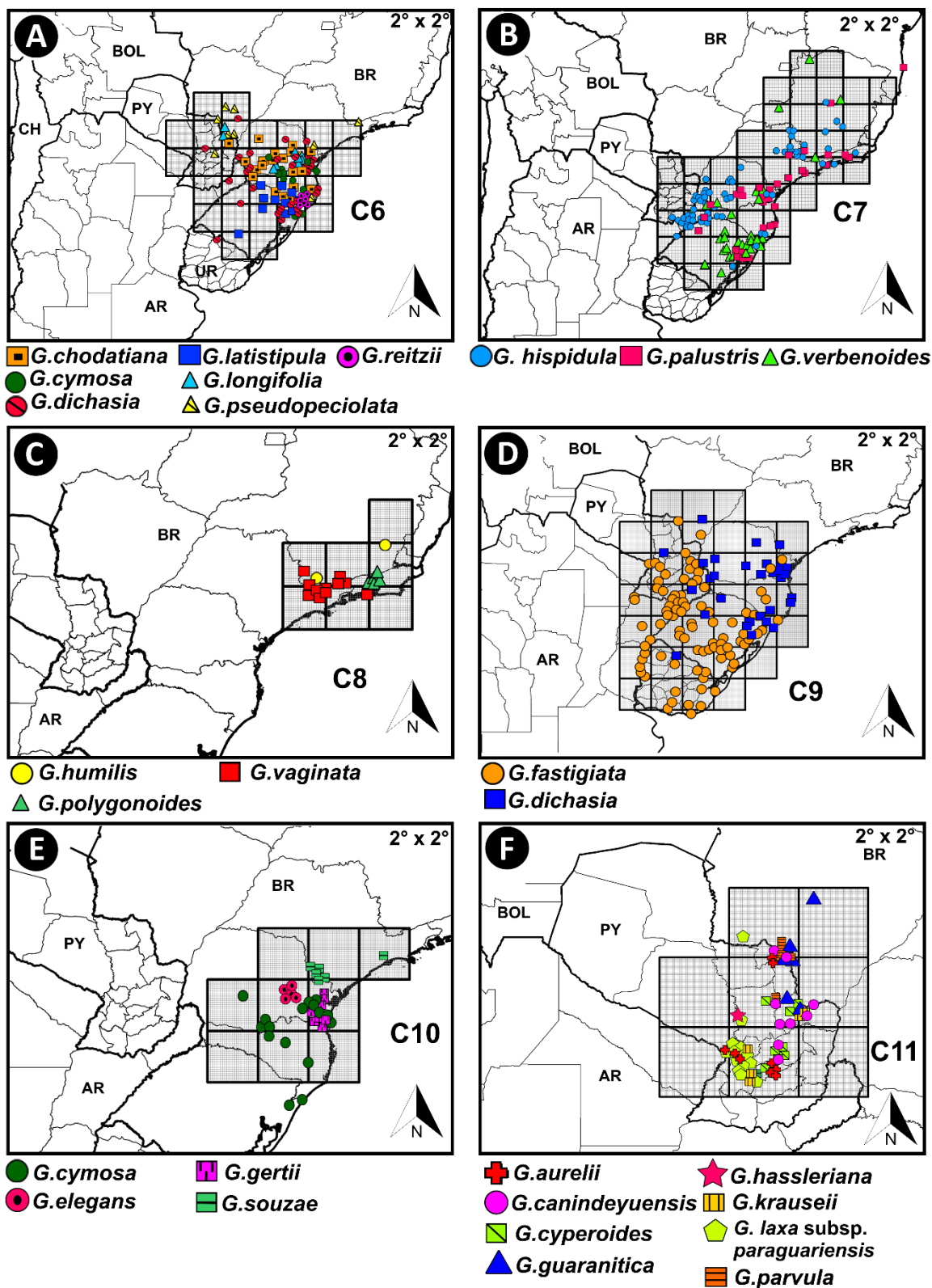


Figura 4.2. Áreas consenso, tamaño de celda $2^\circ \times 2^\circ$. **A.** Consenso seis (C6) soportado por siete especies; **B.** Consenso siete (C7) soportado por tres especies; **C.** Consenso ocho (C8) soportado por tres especies; **D.** Consenso nueve (C9) soportado por dos especies; **E.** Consenso diez (C10) soportado por cuatro especies; **F.** Consenso once (C11) soportado por ocho especies. Las abreviaturas para los países son: **AR:** Argentina, **BR:** Brasil, **BOL:** Bolivia, **PY:** Paraguay, **CH:** Chile, **UR:** Uruguay.

Evaluación de la Conservación

Se evaluó el estado de conservación de las 56 (100%) especies del género, de las cuales 46 especies fueron analizadas por primera vez. Se estimó que un 41% de las especies de *Galianthe* (23 spp.) se encuentran amenazadas, las cuales fueron clasificadas de la siguiente manera: una especie (1,8%) como En Peligro Crítico, 17 (30%) como En Peligro y cinco (9%) como Vulnerables. Las restantes 31 especies (55,3%) se clasifican como no amenazadas, de las cuales se clasifican: cuatro (7,1%) a Casi Amenazado, 27 (48%) a Preocupación Menor y dos (3,5%) a Datos Deficientes. (Fig. 4.3 y Tabla 4.2). Los análisis de las evaluaciones individuales para cada especie se encuentran en la Tabla 4.2.

Las áreas endémicas con mayor número de especies amenazadas fueron C4 = C11 con seis especies cada una (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. guaranítica*, *G. krauseii* y *G. parvula*), seguidas por el C10 con tres especies (*G. elegans*, *G. gertii* y *G. souzae*), C8 con tres especies (*G. humilis*, *G. polygonoides* y *G. vaginata*), C3 = C5 con dos especies cada una (*G. linearifolia* y *G. montesii*) y C6 con una especie (*G. longifolia*). Por el contrario, ocho de las 23 especies amenazadas, no se encontraron en ninguna área endémica (*G. boliviana*, *G. bogotensis*, *G. chiquitosiana*, *G. equisetoides*, *G. holmneisenii*, *G. macedoi*, *G. riograndensis* y *G. sudyungensis*).

Las distribuciones superpuestas de las especies amenazadas con áreas protegidas (AP) revelaron que solo cinco especies (*G. chiquitosiana*, *G. elegans*, *G. gertii*, *G. longifolia* y *G. vaginata*) se encuentran dentro o en la periferia de al menos un área protegida (Figs 4.4 B; 4.5 A y B).

Tabla 4.2. Estado de conservación de las 56 especies de *Galianthe*, según evaluación de las Categorías de la Lista Roja de la UICN con el criterio B (distribución geográfica-tamaño de la población / número de registros). Para el criterio **B**, utilizamos datos **B1 (extensión de ocurrencia, EOO)** y **B2 (área de ocupación, AOO)**, junto con las tres condiciones dadas: **[a]** Severamente fragmentado o número de localidades; **[b]** Disminución continua observada, estimada, inferida o proyectada en cualquiera de (i) EOO, (ii) AOO, (iii) área, extensión y / o calidad del hábitat, (iv) número de localidades o subpoblaciones o (v) número de individuos maduros y **[c]** fluctuaciones extremas en cualquiera de (i) EOO, (ii) AOO, (iii) número de localidades o subpoblaciones o (iv) número de individuos maduros (UICN, 2012, 2019). El estado de conservación de cada especie se clasificó: En Peligro Crítico (**CR**), En Peligro (**EN**), Vulnerable (**VU**), Casi Amenazado (**NT**), Menor Preocupación (**LC**) y Datos Deficientes (**DD**). Se proporcionan indicadores de amenazas actuales o en el futuro cercano y se justifica la evaluación del estado de conservación de cada especie. El software GeoCat (Bachman *et al.*, 2011) se utilizó para evaluar el estado de conservación de la especie, utilizando una resolución de cuadrícula de 2 km (área de celda de 4 km²). También se proporciona la evaluación debajo de cada especie.

Taxon	Tamaño de población o números de registros	B1. EOO en km ²	B2. AOO en km ²	Indicadores de amenazas presentes o posibles en un futuro cercano	Estado de conservación - categoría de la UICN	Justificación
<i>G. andersonii</i> E.L. Cabral https://figshare.com/s/27793ac1b8e17cc4ee <u>48</u>	15	22.871	40	-----	LC	<i>Galianthe andersonii</i> es un sufrútice endémico del estado de Minas Gerais, Brasil. Específicamente, la especie se encuentra en la Cordillera de Espinhaço, en afloramientos rocosos o campos rupestres entre 700-1400 msnm, en la región de Grão Mogol, Diamantina y Serra da Mantiqueira. La mayoría de los lugares donde se encuentra son áreas protegidas, (Parque Estadual de Grao Mogol, Parque Estadual de Río Preto, Área de Protección Ambiental Serra da Mantiqueira, entre otros). Hasta el momento no se han encontrado amenazas directas para esta especie. De acuerdo a esto la especie se puede considerar como LC.
<i>G. angustifolia</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	81	1.959.101	248	Avance de la frontera agrícola y la urbanización.	LC	<i>Galianthe angustifolia</i> es endémica de Brasil, con una amplia distribución en las regiones de Bahía, Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, São Paulo y Paraná. La especie se encuentra con frecuencia en el

<p>https://figshare.com/s/702e9b41c25b079f60bf</p>						<p>cerrado, principalmente en suelos rocosos, de 1000–1600 msnm. Las amenazas incluyen el avance de la frontera agrícola (específicamente de soja, algodón y pasturas cultivadas) y la urbanización. Debido a la amplia distribución y a que se encuentra comúnmente en áreas protegidas, se considera como LC.</p>
<p>G. aurelii E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/4088653dc5cc4c8efd06</p>	<p>11</p>	<p>26.024</p>	<p>40</p>	<p>Alteraciones antropicas por pueblos y carreteras, extracción de rocas para carreteras.</p>	<p>EN B2ab(ii,iii)</p>	<p><i>Galianthe aurelii</i> es endémica de las zonas montañosas del Este de Paraguay y crece en elevaciones entre 200–500 msnm. En la parte norte de su distribución, solo se ha recolectado en el Parque Nacional Cerro Corá, departamento de Amambay, creciendo en laderas rocosas con paredes casi verticales. En la parte sur de su distribución, se encuentra fuera de las áreas protegidas en colinas completamente rodeadas de asentamientos. Algunas de estas colinas historicamente fueron modificadas por la extracción de rocas para la construcción de carreteras. Las subpoblaciones del sur enfrentan las siguientes amenazas: degradación continua del hábitat, extracción de rocas, incendios antrópicos, erosión y cultivo de pasturas implantadas. La especie no fue registrada en los últimos 20 años en la parte sur, como tampoco en el parque Cerro Corá en el norte. En las ultimas expediciones en campo, se registro una pequeña población en un cerro de arenisca, ubicado en un sendero de un campo privado por fuera del Parque Nacional Cerro Corá. Basado en un AOO actual estimado de 40 km² y la disminución de su area en los últimos años, produciendo una distribución fuertemente fragmentada, la especie se considera como EN.</p>
<p>G. bisepala E.L. Cabral</p>	<p>12</p>	<p>84.002</p>	<p>48</p>	<p>Actividades mineras</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe bisepala</i> es una especie andina que crece entre 1700–3000</p>

<p>https://figshare.com/s/cd364bf5140f58fcb01</p>				<p>y conversión de tierras de zonas aridas a semiaridas para cultivos (por ejemplo, <i>Vid</i> sp.)</p>		<p>msnm. Todas las poblaciones conocidas están fuera de las áreas protegidas. Habita en Salta (norte de Argentina), en el Chaco Serrano y Prepuna, y se encuentra en paredes arenosas y rocosas. La principal amenaza en Argentina es la minería, mientras que las amenazas secundarias en menor escala son los cultivos de <i>vid</i> sp. En Bolivia, vive en Cochabamba, Chuquisaca y Potosí, áreas donde comúnmente se extraen metales preciosos. Si bien las actividades mineras y la conversión de tierras en cultivos son amenazas actuales y futuras, se llevan a cabo a escala regional. Debido al EOO estimado de 84.002 km², la especie se considera como LC.</p>
<p><i>G. bogotensis</i> (Kunth) E.L. Cabral & Bacigalupo https://figshare.com/s/ad2417463d8b5b364272</p>	<p>31</p>	<p>13.855</p>	<p>96</p>	<p>Avances de ciudades y construcción de carreteras</p>	<p>VU B1 ab(i,iii)</p>	<p><i>Galianthe bogotensis</i> es endémica de Colombia, se encuentra en Páramos y bosques estacionales secos entre 2200–3575 msnm. La especie habita los bordes de las marismas, matorrales subseriales, pastos e incluso rastrojos. Una colección (1981) de herbarios indican la presencia de una población en el área protegida de Yaguaque Sanctuary. Sin embargo, no se encontraron registros actuales sobre la especie en el lugar. La colección más reciente proviene de entornos alterados que a menudo se ven perturbados por el tránsito frecuente de personas y vehículos, y las especies aparentemente se adaptan a estos entornos. Según el EOO estimado en menos de 20 km², la especie se considera como VU.</p>
<p><i>G. boliviana</i> E.L. Cabral https://figshare.com/s/82a9bbe7a5cb372c9863</p>	<p>3</p>	<p>1.324</p>	<p>12</p>	<p>Actividad minera y avance de fronteras agrícolas</p>	<p>EN B2 ab(ii,iii)</p>	<p><i>Galianthe boliviana</i> es endémica de Bolivia y Perú, donde crece principalmente en laderas fuertemente erosionadas de los Andes, especialmente en bosques abiertos de <i>Alnus acuminata</i> de los Yungas. Solo se han registrado tres poblaciones de la especie, todas restringidas a</p>

						elevaciones entre 2800–3000 msnm. Las poblaciones en Perú enfrentan una degradación continua del hábitat debido a la intensa actividad minera. En Bolivia, la principal amenaza es el avance de la frontera agrícola, que está ocurriendo a gran escala tanto en cultivos artesanales como de subsistencia (por ejemplo, Coca). Basado en un AOO actual estimado de 12 km ² que ha estado disminuyendo en los últimos años y una distribución fuertemente fragmentada, la especie se considera como EN.
<p>G. brasiliensis (Spreng.) E.L. Cabral & Bacigalupo</p> <p>https://figshare.com/s/cd5f667be696958afd <u>1e</u></p>	338	3.405.280	1.160	Agricultura, ganadería, avances de pueblos, carreteras, represas e infraestructuras urbanas en zonas costeras.	LC	<i>Galianthe brasiliensis</i> es un sufrútice con amplia distribución en Brasil (desde el norte de Bahía), este de Paraguay, oeste de Uruguay y noreste de Argentina hasta el delta del río Paraná y la costa de Buenos Aires. Vive en ambientes húmedos y suelos inundables. No enfrenta amenazas a corto plazo. Sin embargo, en el futuro podría verse afectado por la destrucción de hábitats ribereños por la construcción de represas (hidroeléctricas o para riego) e infraestructuras urbanas. En Brasil se la utiliza con frecuencia como planta ornamental, ya sea para cultivos en macetas o acuarios. Se ve afectado en mayor medida por el pastoreo ocasional. Dado que al estar ampliamente distribuido y cubriendo una gran variedad de hábitats, se considera como LC.
<p>G. brasiliensis subsp. angulata (Benth.) Borhidi</p> <p>https://figshare.com/s</p>	30	564.484	116	Construcción de represas y infraestructuras urbanas.	LC	<i>Galianthe brasiliensis</i> subsp. <i>angulata</i> se encuentra distribuida en el centro y sur de México, Costa Rica, Honduras, Guatemala y Belice. Es un sufrútice de 30–100 cm, que habita en bosques primarios y secundarios, bosques de galería, riberas e incluso sitios alterados, siempre en lugares húmedos, entre 300–1700 msnm. Actualmente no hay amenazas

<p>/c8289177555083fc4a <u>09</u></p>						<p>conocidas para la especie. Las amenazas futuras incluyen la destrucción del hábitat, ya sea por la construcción de represas o construcción de infraestructura urbana que afecta los cursos de los ríos. La especie se considera como LC.</p>
<p>G. canindeyuensis E.L. Cabral https://figshare.com/s/d72e4de2da4ca3025 <u>ad9</u></p>	<p>12</p>	<p>20.739</p>	<p>48</p>	<p>Expansión agrícola (plantaciones de monocultivos como soja, algodón) y deforestación</p>	<p>EN B2ab(ii,iii,iv)</p>	<p><i>Galianthe canindeyuensis</i> es endémica de Paraguay. Esta especie vive en ambientes abiertos, sabanas o praderas. Crece en Amambay, Canindeyú y San Pedro (Paraguay) en el bioma cerrado. La última colección fue en 1995, y hasta ahora no fue encontrada a pesar de los esfuerzos realizados en las últimas campañas de colección. Las principales amenazas para esta especie incluyen la pérdida de hábitat debido a la expansión agrícola (plantaciones de monocultivos como la soja, el algodón) y la deforestación. Según AOO a 48 km², la especie se considera como EN.</p>
<p>G. centranthoides (Cham. & Schltldl.) E.L. Cabral https://figshare.com/s/d47c3085a64b4684b <u>097</u></p>	<p>142</p>	<p>2.458.340</p>	<p>528</p>	<p>Construcción de caminos y avance agrícola.</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe centranthoides</i> es un sufrútice ampliamente distribuido en Argentina (Corrientes, Chaco, Entre Ríos, Formosa, Misiones, Santa Fe), Brasil (Goiás, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo), Paraguay (Alto Paraná, Amambay, Caaguazú, Canindeyú, Central, Caazapá, Concepción, Guairá, Itapúa, Misiones, San Pedro, Paraguari) y Uruguay (Artigas, Colonia, Florida, Lavalleja, Maldonado, Rivera, Tacuarembó). Crece en lugares modificados, entre la vegetación secundaria, en el borde de caminos y preferiblemente en campos de suelos arenosos lateríticos, sujetos a la quema periódica. Las principales amenazas para esta especie son la construcción de caminos y el avance de la agricultura, la cual produjo una disminución en la calidad del hábitat. Sin embargo, estas amenazas no representan ninguna</p>

						complicación para la especie en la actualidad. Debido a un EOO estimado de 2.458.340 km ² , la especie se considera como LC.
<p><i>G. chiquitosiana</i> E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/5a235f4d8f968f7cbfa <u>e</u></p>	8	157.993	20	No hay amenazas actuales, pero los cambios acelerados en el uso de la tierra como minería y asentamientos humanos, podrían ser una amenaza en el futuro cercano.	VU B1 ab(i,iii,iv) + B2 (ii,iii)	<i>Galianthe chiquitosiana</i> es endémica de Bolivia. Crece en las grietas de areniscas pertenecientes a la cordillera de Santiago de Chiquitos, en Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Las posibles amenazas son los asentamientos humanos, y la minería, ya que es un área de interés para la exploración carburífera. Si bien algunas poblaciones se encuentran dentro del área municipal protegida Tucavaca, otras poblaciones se encuentran por fuera de la misma, en una pequeña región de la cordillera. Una aceleración en el cambio de uso de la tierra (avances en actividades agrícolas, es decir, pasturas como <i>Brachiaria brizantha</i> (Hochst. Ex A. Rich.) Stapfed, o cultivo de soja) se consideran amenazas reales fuera de la reserva en los próximos años. Por otro lado, los intentos de explotación minera en la reserva Tucavaca son posibles amenazas en un futuro. Por esa razón, se condiera a la especie como VU.
<p><i>G. chodatiana</i> (Standl.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/c7b155c71502095bd <u>bf0</u></p>	76	311.722	268	Avance de la frontera agrícola, extensiones urbanas y deforestación.	LC	<i>Galianthe chodatiana</i> es un sufrútice de ambientes abiertos, sabanas o pastizales. Esta especie crece en Amambay y Canindeyú (Paraguay), en el bioma cerrado de la Reserva Forestal Nacional de Mbaracayú. En Brasil tiene una distribución más amplia, creciendo en campos de gran altitud en los estados de Rio Grande do Sul, Paraná y Santa Catarina. Sin embargo, la mayoría de las ubicaciones se registran en áreas donde las ciudades se expandieron hace más de 30 años. La principal amenaza que enfrenta la especie es el fuerte avance del cultivo de soja en los pastizales naturales en los últimos años, que aumenta año tras año. En menor

						medida, la construcción de carreteras ha producido una disminución en la calidad del hábitat. Sin embargo, debido al EOO estimado en 311.722 km ² , la especie por el momento puede considerarse como LC.
<p>G. cymosa (Cham.) E.L. Cabral & Bacigalupo</p> <p>https://figshare.com/s/e3def42b4e9d55e460f3</p>	23	349.601	88	Pérdida de hábitat debido a disturbios antrópicos por pueblos, deforestación, modificación de cursos de agua y construcción de carreteras.	LC	<i>Galianthe cymosa</i> es un sufrútice típico de campos inundables, bordes de ríos, principalmente en lugares abiertos. Se distribuye en el sur de Brasil (Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul), Sudeste (São Paulo) y Centro Oeste (Mato Grosso do Sul). Las colecciones recientes de la especie datan de más de 20 años. Las principales amenazas para esta especie incluyen la pérdida de hábitat debido a disturbios antropogénicos por aldeas, deforestación, modificación de cursos de agua y construcción de carreteras. Tiene un EOO estimado de 349.601 km ² , por lo que se considera como LC.
<p>G. cyperoides (Chodat & Hassl.) E. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/8d7fc3bb0b1fcc5ff067</p>	10	13.623	40	Actividad agrícola	VU B1ab(i,iii,iv),c(iii)	<i>Galianthe cyperoides</i> es un sufrútice endémico de Paraguay. Crece junto a la vegetación del bioma cerrado, a menudo asociada con palmares de <i>Butia paraguayensis</i> (Barb. Rodr.) L.H. Bailey y <i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc. También hay algunos registros en la Reserva Nacional de Mbaracayú, pero no se ha registrado en los últimos años la presencia de la especie en dicha reserva. Actualmente, su hábitat presenta las siguientes amenazas: degradación del hábitat (construcción de carreteras, forestaciones de <i>Pinus</i> sp.), incendios antrópicos, cultivo intensivo de soja y pastizales de <i>Brachiaria</i> spp. En esta área, a pesar de los esfuerzos de nuevas colecciones, la planta no fue recolectada nuevamente durante los últimos 20 años. Basado en EOO estimado en 13.623 km ² , la especie se considera como VU.

<p>G. dichasia (Sucre & C.G. Costa) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/a48712b446a9c29bf4</p> <p>b1</p>	<p>50</p>	<p>549.630</p>	<p>192</p>	<p>Alteraciones antrópicas por pueblos y carreteras.</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe dichasia</i> es un sufrútice decumbente con nodos radiantes, habita en terrenos bajos, pantanosos, bancos de pendiente y arroyos con sustrato rocoso. En Brasil vive en Mato Grosso do Sul, Paraná, Rio Grande do Sul y Santa Catarina, en Argentina (Misiones), Uruguay (Rivera) y Paraguay (Caaguazú, Amambay y Alto Paraná). A pesar de su amplia distribución, los últimos registros según el país datan de hace más de 20 a 40 años, y estos lugares ahora están fuertemente modificados por las infraestructuras urbanas cercanas a los cursos de agua, represas y la construcción de carreteras peatonales. La colección más reciente proviene de Bernardo de Irigoyen, Misiones Argentina, encontrándose en un paso peatonal expuesto a poda frecuente. Basado en el EOO de 549.630 km², puede considerarse como LC.</p>
<p>G. dichotoma (Willd. ex Roem. & Schult.) E.L. Cabral & Bacigalupo</p> <p>https://figshare.com/s/27e53c6c1c9d6faad7</p> <p>f1</p>	<p>27</p>	<p>408.296</p>	<p>96</p>	<p>Dstrucción del hábitat (actividades mineras y producción agrícola)</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe dichotoma</i> es una hierba perenne o sufrútice con ramas postradas. Se encuentra desde el norte de Ecuador hasta el sur de Perú, siguiendo una franja andina que va desde 2300–3350 msnm, representada por bosques secos estacionales, vegetación de arbustos bajos (6–8 m alt.) y pastizales altos. La mayoría de las colecciones en Ecuador provienen de áreas protegidas, mientras que en Perú provienen de áreas desprotegidas, con poca alteración. No se identificaron amenazas a corto plazo. En el futuro, es probable que la destrucción del hábitat sea una amenaza a tener en cuenta (actividades mineras y producción agrícola). Según la estimación de EOO de 408.296 km², la especie se considera como LC.</p>
<p>G. elegans E.L. Cabral</p>	<p>16</p>	<p>113.001</p>	<p>28</p>	<p>Modificación de su</p>	<p>EN B1</p>	<p><i>Galianthe elegans</i> es un sufrútice, endémico de Brasil, restringido al</p>

<p>https://figshare.com/s/60e0e6f353760d9bb3f4</p>				<p>hábitat para agricultura y ganadería.</p>	<p>b(i,iv)+2b(iii)</p>	<p>estado de Paraná, con todos los especímenes conocidos de Ponta Grossa y sus alrededores. La especie se encuentra en campos abiertos con suelos arenosos y pedregosos, alrededor de 500–800 msnm. Esta especie fue recolectada recientemente en 2018 alrededor del Parque Estatal de Vila Velha, y algunas poblaciones se encuentran dentro del Área de Protección Ambiental (APA) de la Escarpa del Devónico en Ponta Grossa, Sur de Brasil. Sin embargo, la especie está sujeta a amenazas como la transformación de campos naturales para actividades agrícolas y ganaderas que afectan la calidad de su hábitat, como también los incendios periódicos alrededor del Parque Villa Velha. Basado en un EOO de 113 km² y un AOO de 28 km², esta especie está clasificada como EN.</p>
<p><i>G. equisetoides</i> (Cham. & Schltld.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/482ec6e41822b55fa784</p>	<p>15</p>	<p>36.598</p>	<p>56</p>	<p>Expansión agrícola (monocultivo de arroz) y proyectos de represas</p>	<p>EN B2 ab(ii,iii)</p>	<p><i>Galianthe equisetoides</i> es un sufrútice palustre, que se encuentra en Corrientes (Argentina) y Rio Grande do Sul (Brasil). Solo crece en praderas pantanosas abiertas de vegetación siempre asociadas a cuerpos de agua, de 50–400 msnm. Actualmente, la especie tiene un hábitat fuertemente fragmentado, con más del 70% de las colecciones conocidas de hace más de 70 años. Sin embargo, esta especie fue encontrada en el 2014 en sistema Iberá en Corrientes, siendo no tan frecuentes. Las principales amenazas, especialmente en los últimos 50 años, son el cultivo intensivo de arroz, represas en relieve plano (especialmente en Corrientes con miles de hectáreas inundadas) para proporcionar agua a estos cultivos y las poblaciones humanas asociadas con los principales ríos. Además, todas las colecciones quedan fuera de las áreas protegidas. Según el AOO estimado, la especie debe considerarse como EN.</p>

<p><i>G. eupatorioides</i> (Cham. & Schltld.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/0017913ed27a2c262</p> <p>58a</p>	<p>182</p>	<p>2.357.552</p>	<p>640</p>	<p>Avances en ganadería, agricultura y pueblos.</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe eupatorioides</i> es un sufrútice con una amplia distribución que incluye Argentina (NE Corrientes y Misiones), Bolivia (Chuquisaca, Santa Cruz), Paraguay (Alto Paraguay, Alto Paraná, Amambay, Boquerón, Caaguazú, Central, Concepción, Guaira, Itapuá, Misiones, Nueva Asunción), y Brasil (Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Santa Catarina, São Paulo). La especie es muy abundante y fácil de encontrar en suelos arenosos, bordes de carreteras, bosques y en campos cerrados. Es una especie común que tiene muchas subpoblaciones dentro de la red de áreas protegidas. Solo una parte del rango se ve afectada por las amenazas. Por lo tanto, esta especie debe ser considerada como LC.</p>
<p><i>G. fastigiata</i> Griseb.</p> <p>https://figshare.com/s/2e5d1569f32a469a80</p> <p>a7</p>	<p>214</p>	<p>857.697</p>	<p>760</p>	<p>Alteraciones antrópicas por pueblos y carreteras.</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe fastigiata</i> es un sufrútice de amplia distribución que se encuentra en Argentina (Corrientes, Entre Ríos y Misiones), Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná y Mato Grosso do Sul), Paraguay (Alto Paraná, Amambay, Caaguazú, Caazapá, Cordillera, Itapúa, Misiones y Paraguari) y Uruguay (Canelones, Cerro Largo, Florida, Lavalle, Maldonado, Rocha, Tacuarembó, Treinta y Tres, Paysandú, Salto y Rivera). Crece al borde de caminos en suelos arenosos y rocosos. Las posibles amenazas para esta especie están asociadas con perturbaciones antrópicas; sin embargo, de acuerdo al EOO estimado en 857.697 km², esta especie se clasifica como LC.</p>
<p><i>G. gertii</i> E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s</p>	<p>37</p>	<p>2.590</p>	<p>116</p>	<p>Contaminación biológica con <i>Pinus</i> sp., cambios en los</p>	<p>EN B1b (i, iii, iv) + 2b (ii,iii)</p>	<p><i>Galianthe gertii</i> es un sufrútice endémico de Brasil, con una distribución restringida a seis municipios del estado de Paraná y dos del estado de Santa Catarina. Habita en suelos rocosos a elevaciones de 1000-1700</p>

<p>/e8c0f98052fd7bbc4c</p> <p><u>21</u></p>				<p>usos del suelo o construcción e instalaciones de telecomunicaciones.</p>		<p>msnm en montañas conocidas como praderas tropicales de gran altitud. Si bien algunas poblaciones se encuentran dentro del Área de Protección Ambiental Estadual de Piraquara y Guaratuba, la mayor parte de las poblaciones conocidas se encuentran por fuera de estas áreas. Las poblaciones están expuestas a: contaminación biológica (principalmente <i>Pinus</i> sp.), cambios en los usos del suelo (aumento del área de las granjas o instalaciones de nuevas granjas), construcción e instalaciones de telecomunicaciones. Debido a EOO estimado en 2.590 km² y AOO de 116 km², la especie debe considerarse como EN.</p>
<p>G. grandifolia E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/6ef38a6c00d434569ad2</p>	<p>148</p>	<p>1.158.156</p>	<p>560</p>	<p>Avance de la agroindustria (soja, algodón, maíz) y ganadería.</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe grandifolia</i> es un sufrútice robusto endémico de Brasil, ampliamente distribuido (Bahía, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, São Paulo y Tocantins), que se encuentra con frecuencia en áreas protegidas. Crece en la vegetación de cerrado de 525–1300 msnm. En los últimos años, la especie se ha enfrentado a amenazas por el deterioro de su hábitat, principalmente por el progreso de la agroindustria, como las plantaciones de monocultivos (soja, algodón y maíz) y el uso de estos para criar ganado, modificando negativamente sus hábitat. Sin embargo, por el momento, de acuerdo al EOO estimado en 1.292.791km² de ser considerada como LC</p>
<p>G. guaranitica (Chodat & Hassl.) E. L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/4ee4bec80355c910f8</p>	<p>11</p>	<p>16.592</p>	<p>40</p>	<p>Avance de la actividad agrícola (plantaciones de soja y mandioca) y ganado</p>	<p>EN B2ab(ii,iii)</p>	<p><i>Galianthe guaranitica</i> es un sufrútice, con una distribución restringida a Paraguay (Canindeyú y Amambay) y Brasil (Mato Grosso do Sul). Crece junto a la vegetación del bioma cerrado en suelo arenoso profundo, granulado, sujeto a la quema periódica, a 500–700 msnm. La especie se encuentra en un área protegida (Reserva de la Biosfera del bosque de</p>

13						Mbaracayú), así como en localidades donde no hay control de gestión, lo que significa que existen amenazas para la especie como la plantación de soja, mandioca y las actividades ganaderas. Según el AOO estimado, la especie se clasifica como EN debido al número de localidades (<5), la disminución continua en el área de ocupación y el deterioro en la calidad de su hábitat.
<i>G. hassleriana</i> (Chodat) E.L. Cabral	2	-----	-----	Deforestación y actividades ganaderas en campos naturales.	DD	<i>Galianthe hassleriana</i> es un sufrútice endémico de Paraguay. Chodat (1904) describió esta especie basándose en el espécimen de Hassler colectado entre 1898 y 1899 en una vegetación del bioma cerrado cerca de los ríos Carimbatay y Jejui-Guazú (San Pedro). Hasta el presente, esta especie no fue recolectada nuevamente, y por esta razón se clasifica como DD.
<i>G. hispidula</i> (A. Rich. ex DC.) E.L. Cabral & Bacigalupo https://figshare.com/s/0f925a8836336ab80c 0a	98	871.149	340	Actividades antrópicas	LC	<i>Galianthe hispidula</i> es un sufrútice que habita en bosques húmedos y vegetación riparia en el sur de Brasil, Paraguay y noreste de Argentina. Tiene una amplia distribución sin evidencia de reducción de área en la cual habita. La principal amenaza que enfrenta la especie son las actividades antrópicas, como la modificación de su hábitat para actividades recreativas. De acuerdo al EOO estimado en 871.149 km ² esta especie debe ser considerada como LC.
<i>G. holmneielsenii</i> Florentín & R.M. Salas https://figshare.com/s	5	21.87	20	Perturbaciones antrópicas y modificadas por las corrientes de agua	EN B1 ab (ii, iii)	<i>Galianthe holmneielsenii</i> es un sufrútice de Colombia y Ecuador, crece asociado a cuerpos de agua, principalmente siguiendo la ruta del río Baudó (Colombia) y el río Santiago (Ecuador), así como en zonas húmedas de los bosques de ribera. Tiene cinco ocurrencias registradas en Colombia y Ecuador mostrando una distribución disyunta, por lo que hay una falta

<p>/557582a9795c0291df</p> <p><u>Od</u></p>						<p>de colecciones en lugares intermedios que corroborarían su presencia. Sin embargo, se puede inferir una disminución continua en el área, la extensión y la calidad del hábitat debido a las continuas amenazas de pérdida de hábitat. Se debe tener en cuenta que ninguna de las áreas donde ha sido registrada la especie está protegida y que todos los lugares conocidos son bancos de arena y esteros, que posiblemente serán modificados por las corrientes de agua provocando la pérdida de las costas y, en consecuencia, la naturalidad del hábitat de esta especie. Según el EOO a 21,87 km², la especie debería ser evaluada como NT, pero debido a que la especie no se encuentra en toda el área estimada, y según el AOO a 20 km² la especie debería ser considerada EN. Por estos motivos, consideramos prudente calificar esta especie como EN.</p>
<p>G. humilis E.L. Cabral & Bacigalupo</p> <p>https://figshare.com/s/85c6a4b343f78fef90</p> <p><u>d2</u></p>	<p>3</p>	<p>19.653</p>	<p>12</p>	<p>Deforestación, urbanización y construcción de carreteras.</p>	<p>VU B1 ab(ii,iii,iv)</p>	<p><i>Galianthe humilis</i> es endémico de Minas Gerais (Brasil). Esta especie vive en campos rocosos de hasta 1400 msnm. Solo se conocen tres colecciones, el material tipo del año 1927, el paratipo de 1988 y un tercer espécimen de 1858. Hasta ahora no se conocen nuevas poblaciones y su hábitat actualmente se enfrenta a amenazas como la deforestación, la urbanización y la construcción de carreteras que son las principales causas de degradación de su hábitat. Según la estimación EOO en 19.653 km², la especie debe ser considerada como VU.</p>
<p>G. krausei (Suess.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s</p>	<p>27</p>	<p>13.728</p>	<p>60</p>	<p>Alteraciones antrópicas por pueblos y carreteras, extracción de rocas</p>	<p>VU B1 ab(i,iii)</p>	<p><i>Galianthe krausei</i> es endémico de las zonas montañosas de los departamentos de Cordillera y Paraguarí (Paraguay). Esta especie crece en elevaciones de 200–350 msnm, habita en lugares rocosos, grietas rocosas o simplemente arenosas y rocosas. En los últimos años esta</p>

<p>/0ea1e83b9541f28006</p> <p>88</p>				<p>para carreteras.</p>		<p>especie solo fue registrada en los senderos ubicados en zonas urbanas de Tobatí (Cordillera) el cual no presenta ningún tipo de protección y está sujeto a modificaciones permanentes debido a actividades recreativas. Las principales amenazas pasadas y presentes a la cual se enfrenta esta especie en toda su área de distribución tiene que ver con las modificaciones de su hábitat debido a la extracción de rocas para la construcción de carreteras y las modificaciones de su hábitat por parte del hombre.</p> <p>De acuerdo al EOO estimado en 13.728 km², la especie debe considerarse como VU.</p>
<p>G. kempffiana E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/9dac9ff15a63e8d446</p> <p>de</p>	<p>10</p>	<p>378.435</p>	<p>40</p>	<p>-----</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe kempffiana</i> es un sufrútice distribuido en Santa Cruz (Bolivia), donde es frecuente en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado. Habita principalmente en campos rocosos de las mesetas de Caparúa o Huanchaca a una altura promedio de 900 msnm. y en Brasil vive en los campos rocosos de las llanuras de Goiás y Mato Grosso, entre 360–950 msnm. En la actualidad no se han registrado amenazas para esta especie. Las poblaciones se encuentran principalmente dentro del Parque Nacional. Por esta razón, esta especie se evalúa como LC.</p>
<p>G. lanceifolia E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/c228a197340aa1e25</p> <p>5ea</p>	<p>19</p>	<p>957.968</p>	<p>76</p>	<p>Expansión agrícola (plantaciones de monocultivos como soja, algodón)</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe lanceifolia</i> es un sufrútice endémico de Brasil. Se encuentra en Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, São Paulo y Distrito Federal, entre 800–1100 msnm. Los cambios en el uso de la tierra a la que está sujeta la vegetación del bioma del Cerrado representan las principales amenazas para la especie (cultivo de soja y algodón, y cría extensiva de ganado). Algunas colecciones se encuentran dentro de áreas</p>

						protegidas (por ejemplo, Parque Nacional Chapada dos Guimarães o Estação Ecológica do Panga). Según el EOO estimado, la especie debe considerarse como LC.
<p><i>G. latistipula</i> E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/7d1dd157513bc6782e6c</p>	21	42.723	76	Alteraciones antropogénicas por pueblos, ganado y carreteras.	NT	<i>Galianthe latistipula</i> es endémica de Brasil. Se distribuye en Santa Catarina y Rio Grande do Sul, y se encuentra en campos rocosos altos entre 1000–1800 msnm y bordes de carreteras. La principal amenaza para esta especie en toda su área de distribución es la modificación del hábitat debido a la extracción de rocas para la construcción de carreteras, la extensión continua de las áreas urbanas y las extensas actividades ganaderas. Tiene un EOO estimado en 42.723 km ² y un AOO de 76 km ² . Sin embargo, esta planta se encuentra en más de diez ubicaciones y su hábitat está moderadamente preservado. De acuerdo al criterio EOO, la especie debe ser evaluada como NT.
<p><i>G. laxa</i> (Cham. & Schltldl.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/05df4d083648c491621b</p>	162	3.750.182	628	Deforestación	LC	<i>Galianthe laxa</i> es un sufrútice escandente de 0,5–1,7 m de altura. Se distribuye en Argentina (Buenos Aires, Corrientes, Entre Ríos, Misiones, Salta), Bolivia (Chuquisaca, La Paz, Santa Cruz, Tarija), Brasil (Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Santa Catarina, Minas Gerais, Goiás, São Paulo, Paraná, Rio Grande do Sul), este de Paraguay y Uruguay. Vive a diferentes alturas en campos bajos, en las orillas de arroyos y ríos, en lugares abiertos o en el interior de bosques húmedos o ribereños. La principal amenaza para esta especie es la deforestación. De acuerdo al EOO estimado en 3.750.182 km ² , la especie debe clasificarse como LC.
<p><i>G. lilifolia</i> (Standl.)E.L. Cabral</p>	22	318.795	76	Avances de ciudades, disturbios antrópicos	LC	<i>Galianthe lilifolia</i> es endémica de Brasil, se encuentra en la vegetación del bioma cerrado entre 900–1370 msnm. Aunque esta especie tiene una

<p>https://figshare.com/s/81a1d91f44ef472086 41</p>				<p>y construcción de carreteras.</p>		<p>amplia distribución y se ha adaptado al terreno modificado en los bordes de las carreteras, su hábitat está actualmente alterado por disturbios antrópicos y la construcción de carreteras, debido a esto su estado de conservación debe ser reevaluado regularmente en los próximos años. Según el EOO en 318.795 km², la especie debe ser clasificada como LC</p>
<p><i>G. linearifolia</i> E. L. Cabral https://figshare.com/s/ba78e53c165e1975c 5c4</p>	<p>3</p>	<p>2.175</p>	<p>12</p>	<p>Plantas invasoras y tratamiento de control (<i>brachiaria</i> sp.)</p>	<p>CR B1 ab(i,iii,iv)</p>	<p><i>Galianthe linearifolia</i> es un pequeño sufrútice muy poco frecuente que crece en el bioma cerrado junto a <i>Butia paraguayensis</i>. Su última colección fue registrada en 2010; Este espécimen proviene de la propiedad Takuru Puku de Itaipú Binacional, donde el número de individuos maduros se estima entre tres y diez. La especie está altamente amenazada debido a factores como el avance de <i>Brachiaria</i> sp. (planta invasora) y las técnicas agresivas utilizadas para controlar esta maleza. Tiene un rango limitado y un número muy pequeño de individuos conocidos. Según el EOO estimado en 2.175 km², esta especie se evalúa como CR. Por esta razón, los esfuerzos de conservación para esta especie son muy necesarios para asegurar su supervivencia.</p>
<p><i>G. longifolia</i> (Standl.) E.L.Cabral https://figshare.com/s/a573595b6482b5854 341</p>	<p>18</p>	<p>65.659</p>	<p>68</p>	<p>Modificación de su hábitat para pastoreo, agricultura y minería.</p>	<p>EN B2 ab(ii,iv)</p>	<p><i>Galianthe longifolia</i> es un sufrútice cuya distribución está restringida a 840–1000 msnm en los estados de Paraná y Mato Grosso do Sul (Brasil), donde crece en campos altos asociados con <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze. Todas las colecciones especifican que la especie no es tan frecuente y se encuentra en campos secos, arenosos y rocosos. Las últimas colecciones fueron en 2005, 2012 alrededor de Ponte dos Arcos, Balsa Nova en el departamento de Paraná, Brasil. En esta localidad hay una alta actividad ganadera para el pastoreo, la agricultura y la minería,</p>

						que producen la destrucción del hábitat. Todas estas amenazas podrían conducir a una categoría de mayor riesgo en el futuro cercano. De acuerdo con el EOO en 65,659 km ² , la especie debería ser evaluada como LC, pero debido a que la especie no se encuentra en toda el área estimada, y de acuerdo con el AOO estimado en 68 km ² , la especie debe considerarse como EN.
<p><i>G. longisepala</i> E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/e36c66743d37d9149820</p>	6	179.414	24	Expansión agrícola (plantaciones de monocultivos como soja, algodón)	LC	<i>Galianthe longisepala</i> es un sufrútice endémico de Brasil. Se encuentra en Goiás y Minas Gerais, entre 800–1300 msnm. Los cambios en el uso de la tierra a la que está sujeta la vegetación del bioma cerrado representan las principales amenazas para la especie (cultivo de soja y algodón, y cría extensiva de ganado). Debido a que algunas colecciones caen dentro de áreas protegidas (por ejemplo, el Parque Nacional Sertão das Veredas), y de acuerdo al EOO estimado en 179.414 km ² , la especie debe considerarse como LC.
<p><i>G. macedoi</i> E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/df21eb8959689163095e</p>	3	18.856	12	Actividades agroindustriales (plantaciones de caña de azúcar y soja) y avances de pueblos.	EN B2 ab(ii,iii)	<i>Galianthe macedoi</i> es un sufrútice, endémico de Brasil. Esta especie se encuentra restringida al bioma cerrado, y habita en campos bajos cerca de ríos y en campos limpios. Crece en los municipios de Caiapônia y Jataí, y en el Distrito Federal donde se ubica el Parque Nacional de Brasilia. Actualmente, se conocen tres materiales de colección que corresponden a los materiales tipo de la especie. Las amenazas a las cuales se enfrenta la especie son principalmente actividades agroindustriales como la caña de azúcar y las plantaciones de soja, junto con el crecimiento urbano. Según el AOO estimado en 12 km ² , la especie se considera EN.
<p><i>G. matogrossiana</i> E. L.</p>	2	-----	-----	-----	DD	<i>Galianthe matogrossiana</i> es un sufrútice endémico del estado de Mato

Cabral						Grosso do Sul (Brasil), donde solo se conocen dos especímenes, uno de 1972 y 1979 en dos lugares, en los municipios de Sidrolândia y Ribas do Rio Pardo. Se conoce poca información sobre su distribución, ecología y posibles amenazas. Debido a la escasez de información sobre su distribución geográfica real, ecología y amenazas incidentes en su área de ocurrencia, no es posible evaluar el riesgo de extinción de la especie. Las inversiones en investigación y expediciones al campo son necesarias para ampliar el conocimiento sobre este taxón. Por ende, esta especie se considera como DD.
G. montesii E.L. Cabral https://figshare.com/s/fc959970dd9549937ce	3	6.906	12	Plantaciones <i>Ilex paraguariensis</i> y cría de ganados	EN B2 ab(ii,iii)	<i>Galianthe montesii</i> es un sufrútice de distribución restringida al noreste de Argentina (Misiones, San Antonio) y en la parte oriental de Paraguay (Alto Paraná, Ñancunday). Crece en campos altos, con suelos arenosos y lateríticos. Solo se conocen los tipos de la especie, recolectados en 1949–1950. En las búsquedas más recientes no ha sido encontrada en las localidades donde habían registros previos a pesar de los esfuerzos realizados. Las amenazas que enfrenta actualmente la especie son la modificación de su hábitat debido a las plantaciones de <i>Ilex paraguariensis</i> A.st. Hill y el uso de los campos para la cría de ganado. Los estudios de campo muestran que el AOO y el EOO están disminuyendo, lo que resulta en una disminución general en la extensión y calidad del hábitat de la especie. De acuerdo al AOO estimado en 12 km ² , cumpliendo el criterio B2 esta especie se considera como EN.
G. palustris (Cham. & Schltldl.) Cabaña Fader &	74	773.540	292	-----	LC	<i>Galianthe palustris</i> es una hierba heliófila que habita en áreas pantanosas cerca de cuerpos de agua lóticos, especialmente a lo largo de los ríos

<p>E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/67e03d16657ae110f8</p> <p>97</p>						<p>principales y sus afluentes. Tiene una amplia distribución en Brasil (Bahía, Minas Gerais, Paraná, Río de Janeiro, Río Grande del Sur, Santa Catarina y São Paulo) y Argentina (Misiones). Aunque está sujeto a amenazas generalizadas, como la pérdida de hábitat y la competencia de especies invasoras, no tiene amenazas específicas conocidas y no parece estar directamente amenazado. Debido a que EOO se estima en 773.540 km², se considera como LC.</p>
<p>G. paraguariensis (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/69ab5d4d2a00073da</p> <p>c99</p>	<p>51</p>	<p>29.904</p>	<p>188</p>	<p>Alteraciones antrópicas por pueblos y carreteras, extracción de rocas para carreteras.</p>	<p>NT</p>	<p><i>Galianthe paraguariensis</i> es endémica de las zonas montañosas de los departamentos Central, Paraguarí y Cordillera (Paraguay). Habita en campos con suelo arenoso y rocoso. Esta especie crece en elevaciones entre 100–350 msnm. Las principales amenazas a las que se enfrentan las especies son el deterioro de su hábitat a causa de la extracción de rocas para la construcción de carreteras, además de las alteraciones antrópicas debidas a la construcción de carreteras y pueblos. A pesar de estas amenazas, las especies son muy frecuentes. Esta especie debe considerarse como NT.</p>
<p>G. parvula E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/000e001b3053dfb00</p> <p>2d2</p>	<p>9</p>	<p>3.463</p>	<p>32</p>	<p>Expansión agrícola (monocultivo de soja y algodón)</p>	<p>EN B1 ab (ii,iii) + 2 ab(ii,iii)</p>	<p><i>Galianthe parvula</i> es un sufrútice de distribución restringida a Paraguay (Amambay y San Pedro) y Brasil (Mato Grosso do Sul). Esta especie vive en praderas del bioma cerrado y en campos con suelo rocoso. El último registro fue en 1998 y no se la volvió a encontrar en el último trabajo de campo. Las principales amenazas que enfrenta la especie se deben a la expansión agrícola debido a la modificación de su hábitat para las plantaciones de soja y algodón. Según el EOO estimado en 3.463 km² y el AOO en 32km², la especie debe considerarse como EN.</p>

<p>G. peruviana (Pers.) E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/b5c11c23826585371 <u>820</u></p>	125	3.316.55 1	416	-----	LC	<p><i>Galianthe peruviana</i> es un sufrútice que se encuentra en campos altos y en suelos rocosos en Bolivia (Santa Cruz), Brasil (Bahía, Goiás, Minas Gerais, São Paulo) y Perú (Cuzco, Huancavelica, Huánuco, Junín). Crece en campos cerrados, en suelos con afloramientos rocosos, en las laderas de los valles interandinos y es un componente del estrato herbáceo. Tiene una gran distribución geográfica y se sabe que ocurre dentro de la red de áreas protegidas. A pesar de algunas amenazas al hábitat de la especie, no se sospecha que esté amenazada o en declive actualmente. La especie debe considerarse como LC.</p>
<p>G. polygonoides E.L. Cabral & Bacigalupo</p> <p>https://figshare.com/s/e6f8351e5b43edad4 <u>1ac</u></p>	5	166.347	20	Deforestación, urbanización y construcción de carreteras.	EN B1 ab(ii,iii) + 2ab(ii,iii)	<p><i>Galianthe polygonoides</i> es un sufrútice endémico de Río de Janeiro, Brasil. Hasta ahora se conocen cinco registros, con la colección más reciente en 1971. Las principales amenazas son la fuerte presión de los procesos de deforestación y urbanización. Según el EOO estimado en 166.347 km² y el AOO en 20 km², la especie debe considerarse como EN.</p>
<p>G. pseudopeciolata E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s/af5d08792115b5fafcc <u>9</u></p>	12	467.186	44	Construcción de represa, avance de la frontera agrícola y deforestación.	NT	<p><i>Galianthe pseudopeciolata</i> es un sufrútice que se distribuye en Paraguay (Amambay, Caaguazú) y Brasil (Mato Grosso do Sul, Paraná, São Paulo). Vive en llanuras aluviales abiertas, en tierras pantanosas o en el borde de ríos y arroyos, entre 200–1600 msnm. Las amenazas que enfrenta la especie son las plantaciones de soja, la construcción de represas y la deforestación. Según el EOO estimado en 467.186 km², la especie debe considerarse como NT.</p>
<p>G. ramosa E.L. Cabral</p> <p>https://figshare.com/s</p>	55	127.037	204	-----	LC	<p><i>Galianthe ramosa</i> es un sufrútice, endémico de Brasil, y tiene una distribución restringida en los estados de Goiás, Minas Gerais y Distrito Federal, entre 800–1205 msnm. Las amenazas que enfrenta esta especie</p>

<p>/7659d0eb51a8336c8 870</p>						<p>son la deforestación, la expansión agrícola y los incendios en el bioma del cerrado; sin embargo, hay colecciones en reservas ecológicas o parques nacionales (Reserva Ecológica do IBGE, Parque Estadual dos Pireneus, Parque Nacional de Brasília). Por esta razón, la especie debe ser considerada como LC.</p>
<p>G. reitzii E.L. Cabral https://figshare.com/s/8eff90db3773092e3 5f</p>	20	1.582	68	-----	LC	<p><i>Galianthe reitzii</i> es endémico del estado de Minas Gerais, Brasil. Esta especie crece en rocas de arenisca a altitudes de 1,000–1,822 msnm. Se encuentra en el Parque Nacional de São Joaquim, en la cordillera Serra Geral, con grandes extensiones de praderas de gran altitud. Debido a que todos los registros se encuentran dentro de un área protegida, no debe considerarse como amenazada, actualmente o en un futuro cercano. Por esta razón, la especie debe ser clasificada como LC.</p>
<p>G. riograndensis Florentín & E.L. Cabral https://figshare.com/s/292c39953b10e3bcd 8a0</p>	4	3.335	16	Alteraciones antropogénicas por pueblos y carreteras.	EN B2ab (ii,iii)	<p><i>Galianthe riograndensis</i> es un sufrútice endémico del estado de Rio Grande do Sul, Brasil. Esta especie crece en los prados de las tierras altas de los municipios de São Martinho da Serra e Itaara, en la región sur de Serra Geral. Las principales amenazas que enfrenta la especie son los disturbios antropogénicos y la construcción de carreteras. De acuerdo al EOO estimado en 16 km², la especie debe ser clasificada como EN.</p>
<p>G. souzae E.L. Cabral & Bacigalupo https://figshare.com/s/7ae796598ccb4fe21d</p>	10	978	32	Ganadería y plantación de <i>Eucalyptus</i>	EN B1 ab(i,ii) + 2b(ii)	<p><i>Galianthe souzae</i> es un sufrútice endémico de Brasil, con distribución restringida al sur de São Paulo en los municipios de Itararé y Apiaí. Se encuentra en campos con suelos rocosos o en afloramientos rocosos. Actualmente se conocen 10 colecciones, la última de 2005. Las amenazas a las que se enfrenta esta especie son principalmente la cría de ganado</p>

<p>5a</p>						<p>que influye directamente sobre el crecimiento de los rebrotes como también la plantación de eucaliptos. De acuerdo al EOO estimado en 978 km² y el AOO de 32 km², la especie debe ser considerada como EN.</p>
<p>G. spicata (Miq.) Cabaña Fader & Dessein https://figshare.com/s/7da6224f22d9a7d25 17a</p>	<p>26</p>	<p>4.955.97 1</p>	<p>96</p>	<p>-----</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe spicata</i> es un sufrútice que crece dentro y en los bordes de los bosques húmedos. Tiene una amplia distribución que incluye Brasil (Amazonas, Roraima, Rondônia, Pará, Mato Grosso), Colombia (Chocó), Guyana Francesa y Venezuela (Amazonas y Anzoátegui). La distribución de la especie cubre una gran parte de la Amazonía. Las futuras amenazas a la que se enfrenta la especie están fuertemente vinculadas a la destrucción del bioma Amazónico. Debido a la extensión de la ocurrencia estimada en casi 5 millones de km², esta especie debería ser considerada como LC.</p>
<p>G. sudyungensis E.L. Cabral https://figshare.com/s/44831ac3d7d787706 1eb</p>	<p>4</p>	<p>675.756</p>	<p>12</p>	<p>Alteraciones antrópicas por pequeños pueblos, incendios y avances de la frontera agrícola.</p>	<p>EN B1 ab(i,iii) + B2</p>	<p><i>Galianthe sudyungensis</i> es un sufrútice endémico de los departamentos de La Paz y Santa Cruz, Bolivia. Crece en bosques estacionalmente secos, entre 1000-1900 msnm, especialmente en áreas cercanas a los ríos. En Santa Cruz, la principal amenaza es la deforestación y en el departamento de La Paz la especie enfrenta amenazas tales como disturbios antropogénicos por pequeños pueblos. Como EOO se estima en 675.756 km² y AOO en 12 km², la especie se considera como EN.</p>
<p>G. thalictroides (K. Schum.) E.L. Cabral https://figshare.com/s/e75f89bab7acd8c0e1</p>	<p>52</p>	<p>940.497</p>	<p>204</p>	<p>Construcción de carreteras, disturbios antrópicos por pueblos</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe thalictroides</i> es un subarbusto de amplia distribución, que se encuentra en el noreste de Argentina (Misiones y Corrientes), Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais), Paraguay (Amambay y Caaguazú) y Uruguay. Crece en campos altos, con suelo arenoso rojizo, tierras modificadas y en los</p>

<p>51</p>						<p>bordes de las carreteras. Aunque esta especie tiene una amplia distribución, las áreas donde vive están disminuyendo debido a amenazas como la construcción de carreteras, disturbios antropogénicos por parte de pequeños pueblos, lo que significa que en el futuro puede alcanzar la categoría de Vulnerable. Sin embargo, según el análisis, consideramos que las especies deberían clasificarse como LC, pero es necesario llevar a cabo una nueva evaluación en el futuro.</p>
<p><i>G. vaginata</i> E.L. Cabral & Bacigalupo https://figshare.com/s/a51518669117c8b33e4d</p>	<p>18</p>	<p>11.256</p>	<p>64</p>	<p>Degradación por incendios antrópicos, uso de la tierra como pastoreo y extracción de madera en áreas boscosas.</p>	<p>EN B2 ab(iii)</p>	<p><i>Galianthe vaginata</i> es endémica de las zonas montañosas del sureste de Brasil, y ocurre en elevaciones de ca. 1200 a 2000 msnm. Ocurre en seis ubicaciones en la Serra da Mantiqueira y una en la Serra do Mar. Tiene una distribución fuertemente fragmentada en hábitats muy específicos (Carmo <i>et al.</i>, 2016). Esta especie se encuentra en áreas montañosas entre los dos centros urbanos más grandes de Brasil, Río de Janeiro y São Paulo. La especie está amenazada por una continua degradación de su hábitat por incendios antropogénicos, el uso de la tierra como pasturas cultivadas y la extracción ilegal de madera en áreas boscosas. Debido al EOO estimado en 11.256 km², la especie se considera como EN.</p>
<p><i>G. valerianoides</i> (Cham. & Schltldl.) E.L. Cabral https://figshare.com/s/ee62d2a7461762db77c1</p>	<p>101</p>	<p>1.666.849</p>	<p>396</p>	<p>Especies invasoras y degradación de su hábitat.</p>	<p>LC</p>	<p><i>Galianthe valerianoides</i> es un subarbusto que se encuentra en Argentina (Corrientes, Misiones), este de Paraguay (Alto Paraná, Amambay, Caaguazú, Canindeyú, Caazapá, Central, Cordillera), Brasil (Distrito Federal, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Sao Paulo, Paraná, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso). Vive en pantanos, lugares bajos, estuarios, pantanos y arroyos. Esta especie tiene una amplia distribución. Sin embargo, se puede inferir una disminución continua en el área en que</p>

						vive, así como el alcance de su distribución y la degradación de su hábitat debido a las amenazas continuas. Aunque reconoce estas amenazas, esta especie se evalúa actualmente como LC, pero es necesario llevar a cabo una nueva evaluación en el futuro.
<p>G. vasquezii R.M. Salas & Florentín</p> <p>https://figshare.com/s/11bc4f47614fb54340</p> <p>58</p>	9	521.864	32	Alteraciones antrópicas por pueblos y carreteras que cruzan su hábitat.	NT	<i>Galianthe vasquezii</i> es una hierba tendida o postrada, que crece en los bosques montanos de Perú y Colombia, entre 1800 y 2500 msnm. La mayoría de las subpoblaciones conocidas se distribuyen en los Andes del Norte y Central, algunas cerca del Parque Nacional Yanachaga-Chemillen. La principal amenaza son los disturbios antropogénicos por pueblos y carreteras que cruzan su hábitat.
<p>G. verbenoides (Cham. & Schltldl.) Griseb.</p> <p>https://figshare.com/s/f88056b773cc73a97c</p> <p>81</p>	39	208.251	156	Avance de la frontera agrícola, expansión urbana, deforestación y construcción de represas.	LC	<i>Galianthe verbenoides</i> es un subarbusto endémico de Brasil que se encuentra en todos los estados de Paraná, Rio Grande do Sul y Santa Catarina. Se encuentra con frecuencia en bordes de carreteras, arroyos e incluso en campos altos, desde el nivel del mar hasta 2500 msnm. La especie está amenazada por el avance de la frontera agrícola, la expansión urbana, la deforestación y la construcción de presas que son las principales causas que disminuyen su hábitat. Debido al EOO estimado para la especie, al momento se la considera como LC.

Tabla 4.3. Resumen de los resultados del estado de conservación de las especies de *Galianthe* para cada categoría de la Lista Roja de la UICN. Para cada categoría de la UICN, se indica el número de especies y el nombre de la especie.

Estado de conservación de las especies de <i>Galianthe</i>						
Categoría IUCN	Peligro Crítico (CR)	En peligro (EN)	Vulnerable (VU)	Casi Amenazado (NT)	Preocupación Menor (LC)	Datos Deficientes (DD)
Nº de spp.	1	17	5	4	27	2
	<i>G. linearifolia</i>	<i>G. aurelii</i> <i>G. boliviana</i> <i>G. canindeyuensis</i> <i>G. equisetoides</i> <i>G. elegans</i> <i>G. gertii</i> <i>G. guaranítica</i> <i>G. holmneielsenii</i> <i>G. longifolia</i> <i>G. macedoi</i> <i>G. montesii</i> <i>G. parvula</i> <i>G. polygonoides</i> <i>G. riograndensis</i> <i>G. souzae</i> <i>G. sudyungensis</i> <i>G. vaginata</i>	<i>G. bogotensis</i> <i>G. chiquitosiana</i> <i>G. cyperoides</i> <i>G. humilis</i> <i>G. krauseii</i>	<i>G. latistipula</i> <i>G. paraguariensis</i> <i>G. pseudopeciolata</i> <i>G. vasquezii</i>	<i>G. andersonii</i> <i>G. angulata</i> <i>G. angustifolia</i> <i>G. bisepala</i> <i>G. brasiliensis</i> <i>G. centranthoides</i> <i>G. chodatiana</i> <i>G. cymosa</i> <i>G. dichasia</i> <i>G. dichotoma</i> <i>G. eupatorioides</i> <i>G. fastigiata</i> <i>G. grandifolia</i> <i>G. hispidula</i> <i>G. kempffiana</i> <i>G. lanceifolia</i> <i>G. laxa</i> <i>G. liliifolia</i> <i>G. longisepala</i> <i>G. palustris</i> <i>G. peruviana</i> <i>G. ramosa</i> <i>G. reitzii</i> <i>G. spicata</i> <i>G. thalictroides</i> <i>G. hassleriana</i> <i>G. matogrossiana</i> <i>G. valerianoides</i> <i>G. verbenoides</i>	<i>G. hassleriana</i> <i>G. matogrossiana</i>

Estructura de las categorías de la Lista Roja de la UICN

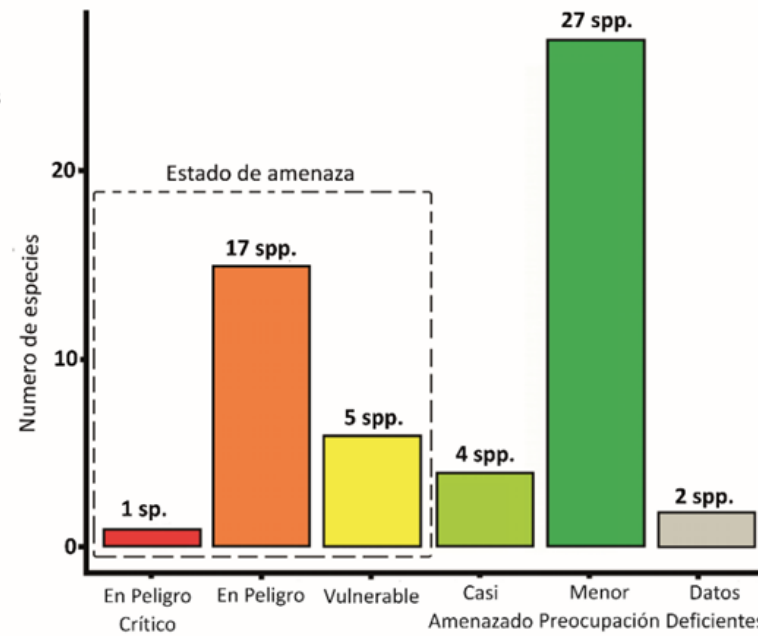
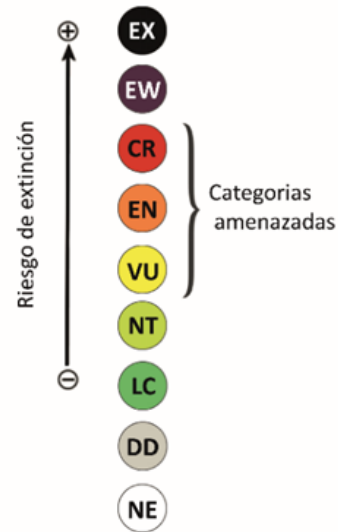


Figura 4.3. Estados de conservación de las especies el género *Galianthe* en cada una de las categorías de la IUCN. Se muestra el número de especies en cada una de las categorías. .

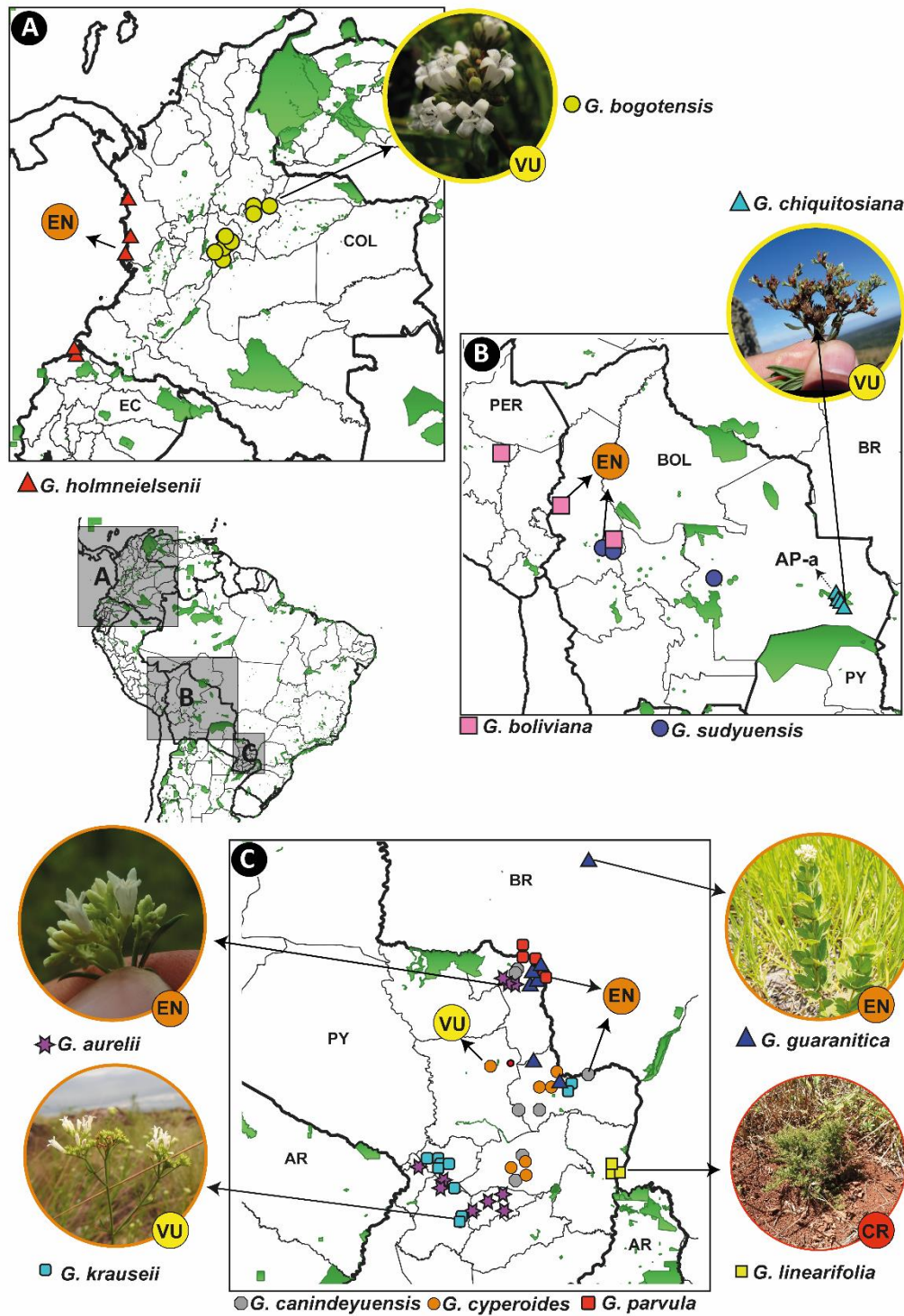


Figura 4.4. Distribución de especies amenazadas (CR = En peligro crítico, EN = En peligro y VU = Vulnerable) y áreas protegidas de América del Sur. **A.** *G. bogotensis*, *G. holmneelsenii*. **B.** *G. boliviana*, *G. chiquitosiana*, *G. sudyuensis*. **C.** *G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. guaranitica*, *G. krauseii*, *G. linearifolia*. Las abreviaturas de países son: **AR** = Argentina; **BOL** = Bolivia; **BR** = Brasil; **COL** = Colombia; **EC** = Ecuador; **PER** = Perú; **PY** = Paraguay. Abreviaturas de áreas protegidas: **AP-a** = Reserva Municipal Valle de Tucavaca. Créditos fotográficos: J. E. Florentín (*G. aurelii*, *G. krauseii*, *G. linearifolia*); R. Salas (*G. chiquitosiana*); A. Bevacqua (*G. guaranitica*); M. Hernandez Schmidt (*G. bogotensis*).

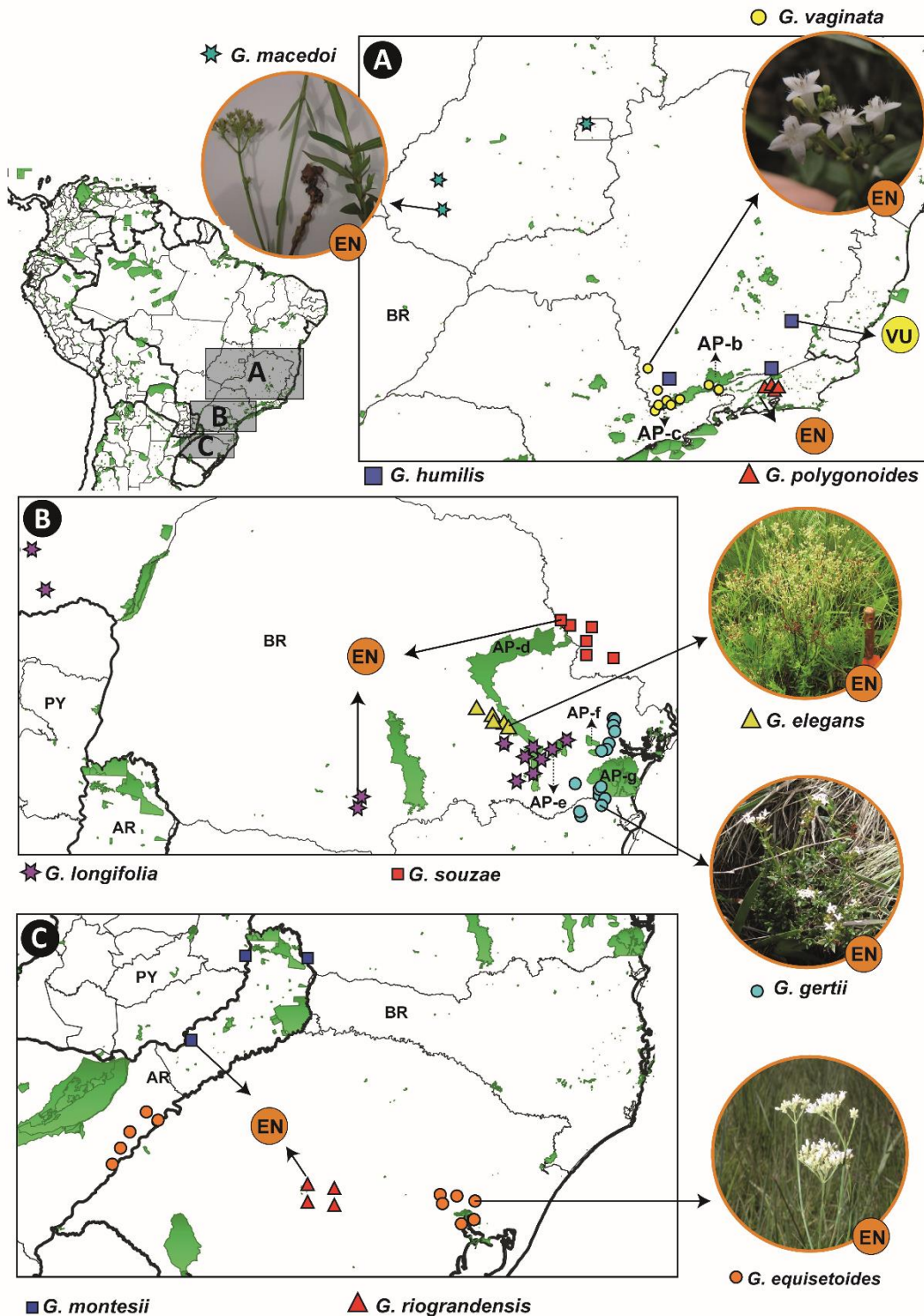


Fig. 4.5. Distribución de especies amenazadas (EN = En peligro y VU = Vulnerable) y áreas protegidas de América del Sur. **A.** *Galianthe humilis*, *G. macedoi*, *G. polygonoides*, *G. vaginata*. **B.** *G. gertii*, *G. elegans*, *G. longifolia*, *G. souzae*. **C.** *G. equisetoides*, *G. riograndensis*, *G. montesii*. Las abreviaturas de países son: **AR** = Argentina; **BR** = Brasil; **PY** = Paraguay. Las abreviaturas de áreas protegidas son: **AP-b** = Serra da Mantiqueira; **AP-c** = São Francisco Xavier; **AP-d** = Escarpa del Devónico; **AP-e** = Passauna; **AP-f** = Piraquara; **AP-g** = Guaratuba. Credits fotográficos: J. E. Florentín (*G. elegans*); R. Salas (*G. equisetoides*); E. Damasceno Lozano (*G. gertii*) J. Carmo (*G. vaginata*).

DISCUSIÓN

Áreas de endemismo

Los resultados muestran patrones de congruencia distributiva, no aleatoria para las especies del género en regiones tropicales del Neotrópico. Estos patrones fueron respaldados por 27 especies endémicas, lo que permitió identificar 25 áreas de endemismo individuales con los tres tamaños de celda ($0,75^\circ \times 0,75^\circ$, $1^\circ \times 1^\circ$ y $2^\circ \times 2^\circ$). Después de realizar el consenso para cada tamaño, se obtuvieron 12 áreas de consenso endémicas (C0 a C11). Las áreas endémicas se encuentran principalmente en la parte oriental de Paraguay, (C0-C5 y C11) como en el sur y sureste de Brasil (C6-C10). Se observó que el tamaño de las celdas tiene una fuerte influencia en los resultados porque las celdas más grandes ($2^\circ \times 2^\circ$) mostraron en algunos casos áreas de consenso más amplias y superpuestas (C6, C7 y C9), mientras que las celdas más pequeñas ($0,75^\circ \times 0,75^\circ$ y $1^\circ \times 1^\circ$) mostraron áreas más fragmentadas de pocas especies exclusivas (C0-C3 y C5), a excepción de dos consensos (C4 y C11) encontrados con tamaños de celda de $1^\circ \times 1^\circ$ (C4) y $2^\circ \times 2^\circ$ (C11), que fueron congruentes en distribución, tamaño y especies halladas. El uso de los tres tamaños de celda permitió la exploración de patrones de distribución a diferentes escalas, proporcionando así un apoyo adicional para áreas de endemismo (Aagesen *et al.*, 2009, 2012; Casagrande *et al.*, 2009; Navarro *et al.*, 2009).

Áreas endémicas de Paraguay

Se encontraron siete áreas de consenso en la parte oriental de Paraguay, obtenidas con los diferentes tamaños de celdas evaluados [$0,75^\circ \times 0,75^\circ$ (C0-C3); $1^\circ \times 1^\circ$ (C4-C5); $2^\circ \times 2^\circ$ (C11)]. Las especies que sustentan las áreas son exclusivas de Paraguay (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. guaranitica*, *G. krauseii*, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* y *G. parvula*) y habitan en ambientes abiertos como pastizales. Los patrones congruentes en otros grupos de plantas o animales para esta área en particular son escasos, salvo un trabajo realizado en animales y plantas (Avila Torrez, 2018), el cual detectó 29 áreas endémicas con tres tamaños de celda ($3^\circ \times 3^\circ$, $4^\circ \times 4^\circ$ y $5^\circ \times 5^\circ$), utilizando 8117 registros. En este sentido, en el presente trabajo, se obtuvieron áreas similares con menor tamaño de celda, y con menor margen de error en las identificaciones de las especies y sus coordenadas.

La parte oriental de Paraguay se define como una zona ecotonal, porque está influenciada por diferentes formaciones vegetales que provienen de Brasil y Argentina (Mereles *et al.*, 2013). Según Spichiger *et al.*, (1995, 2006), el patrón de distribución de la flora actual de Paraguay está correlacionado con variables ecológicas, edáficas y climáticas específicas. De acuerdo con estos autores, los gradientes de humedad climática y edáfica desde el río Paraná hasta el piedemonte andino han explicado la división del territorio paraguayo en dos biomas separados en el centro por el río Paraguay, el bioma Chaco y el bioma Paraná. La

vegetación occidental de Paraguay (Chaco seco), está compuesta por bosques xeromórficos y matorrales que se extienden hacia el oeste hasta la frontera con Bolivia, principalmente tienen suelos alcalinos de textura arcillosa. Esta área tiene poca precipitación anual, entre 400 y 1000 mm (Pennington *et al.*, 2000; Spichiger *et al.*, 1991), y solo tiene la ocurrencia de una especie de *Galianthe* (*G. eupatorioides*). Mientras que hacia la parte oriental del río Paraguay, se reconocen los bosques semidecíduos que se extienden hasta el río Paraná, con predominio de suelos ácidos y también de textura arcillosa. Esta región tiene un alto nivel de precipitación anual, entre 1500 y 2000 mm (Olivera-Filho & Fontes, 2000). Al norte de estos bosques se reconoce un tipo de vegetación de sabana, regionalmente denominada Cerrado, que contiene una gran cantidad de especies exclusivas de *Galianthe* (25 spp.), y compartidas con otros biomas. El Cerrado es un bioma de sabana confinado en gran parte a la meseta central de Brasil como resultado de interacciones climáticas, topográficas y edáficas (Oliveira & Marquis, 2002). Tiene aproximadamente 2 millones de km², siendo el segundo bioma más grande de América del Sur. Este bioma presenta un suelo ácido, similar al del suelo de los bosques de Paraná, pero su textura es más arenosa, la precipitación anual es relativamente baja, 750 y 1250 mm (Motta *et al.*, 2002; Prado, 2003). Simon *et al.*, (2009) propusieron que el Cerrado es una mezcla de componentes de la biota circundante y que su ubicación geográfica jugó un papel importante en el aumento de su riqueza de especies. Además, durante el Mioceno tardío y Plioceno, el Cerrado ocupó una superficie mayor a la actualmente conocida, favorecida por la prevalencia de climas más secos y una reducción de CO² (Vieira-Zanella, 2011). En este sentido, la parte más austral del bioma Cerrado se encuentra en Misiones, Argentina (Velazco *et al.*, 2018), en donde se encuentran distribuidas varias especies de *Galianthe* (*G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis*, *G. centranthoides*, *G. eupatorioides*, *G. fastigiata*, *G. hispidula* y *G. laxa* subsp. *laxa*). Estudios llevados a cabo por Olivera-Filho & Fontes (2000) mostraron por un lado una mayor similitud florística a nivel de especies entre bosques semicaducifolios y bosques húmedos atlánticos que los bosques húmedos de la Amazonía, y por otro una fuerte afinidad a nivel genérico y familiar entre bosques semicaducifolios con sabana (denominada por los autores como Cerrado). En este sentido, la extensión y retracción de los bosques semidecíduos en relación con el Cerrado (Pennington *et al.*, 2000), aparentemente fueron los principales modeladores de la vegetación actual de esta zona de Paraguay, permitiendo posiblemente el surgimiento de especies endémicas de *Galianthe*.

Áreas endémicas de Brasil

Las cinco áreas de consenso restantes se registraron en el sur y sureste de Brasil. De acuerdo a Stehman *et al.*, (2009) esta región presenta un número elevado de géneros y de especies endémicas (159 géneros de angiospermas y 3364 especies de plantas endémicas). Las áreas de consenso (C6, C7 y C9) presentaron mayores extensiones y se encuentran sustentadas por especies que presentan amplia distribución (*G.*

fastigiata, *G. dichasia*, *G. hispidula*, *G. palustris* y *G. verbenoides*), y especies restringidas al sureste de Brasil (*G. cymosa*, *G. latistipula*, *G. longifolia*, *G. pseudopeciolata* y *G. reitzii*). A su vez, las restantes áreas de consenso (C8 y C10) presentaron una menor extensión y número de especies. Las cinco áreas encontradas para el sur y sureste de Brasil, son congruentes con las áreas halladas en otros estudios realizados con diferentes software y taxones [Primates y moscas (Amorim & Pires, 1996), Aves (Cardoso-Silva *et al.*, 2005), Plantas (Colli-Silva & Pirani, 2019), Opiliones (Da Silva *et al.*, 2015; Da Silva *et al.*, 2017), Artrópodos (Hoffmeister & Ferrari, 2016), Planarias (Lago-Barcia *et al.*, 2020), Muscidae (Lowenberg-Neto & Barros De Carvalho, 2009); Anura (Xavier *et al.*, 2015)].

El área endémica (C8) se registró en las áreas montañosas, Serra da Mantiqueira y Serra do Mar. Esta área está sustentada por tres especies (*G. humilis*, *G. polygonoides* y *G. vaginata*) que habitan en los pastizales de las tierras altas entre elevaciones de 1200 a 2000 m de altitud, entre los dos mayores centros urbanos de Brasil (Río de Janeiro y São Paulo). Otra área endémica (C10) se encontró en los pastizales de las tierras altas subtropicales del sur de Brasil. Según Iganci *et al.*, (2011), estos pastizales están definidos por numerosos taxones endémicos, los cuales están restringidos a secciones aisladas rodeadas por diferentes formaciones ecológicas y florísticas. Además, sugieren que este sistema de pastizales existe desde hace algún tiempo en el sur de Brasil y no representa simplemente una etapa sucesional de bosque perturbado. Los autores, a su vez, detectaron 296 taxones de plantas endémicas, de entre las cuales citan tres especies de *Galianthe* (*G. elegans*, *G. latistipula* y *G. reitzii*). Sin embargo, el área endémica (C10) aquí identificada está sustentada por diferentes especies (*G. cymosa*, *G. gertii* y *G. souzae*); a excepción de *G. elegans*, y el resto de especies mencionadas (*G. latistipula* y *G. reitzii*) se encuentran formando parte del área endémica (C6).

En general, las Serra da Mantiqueira y Serra do Mar se consideran un área única de endemismo para los taxones de vertebrados y plantas (Aagesen *et al.*, 2009). La flora endémica de las regiones de campos rupestres (afloramientos rocosos cuarcíticos) es el resultado de eventos de especiación que ocurrieron en los últimos 5 Ma, un período caracterizado por una fuerte inestabilidad climática y rápidos ciclos de glaciación (Vasconcelos *et al.*, 2020). Además, la gran diversidad de hábitats y microclimas en las áreas montañosas contribuyó al establecimiento y supervivencia de poblaciones de varios grupos de plantas (Arcand & Ranker, 2008). Las cadenas montañosas habrían jugado el papel de islas biogeográficas dentro de un área topográficamente plana. Esto pudo haber favorecido la vicarianza y especiación de algunas especies que se encuentran en la zona endémica. A su vez, los grandes ríos [el valle de Paraíba do Sul (en Río de Janeiro y este de São Paulo) y el valle de Ribeira do Iguape (en el sur de São Paulo)] posiblemente podrían haber actuado como barreras establecidas a través de poblaciones antiguas, promoviendo eventos de especiación que llevó a una acumulación gradual de especies endémicas en los sitios actualmente detectados como áreas de endemismo (Da Silva *et al.*, 2015). Asimismo, eventos como el régimen climático pasado (fuerte

descenso de las temperaturas interpuesto con los períodos de climas templados y cálidos), junto a cambios en los regímenes de precipitación (Lomolino *et al.*, 2017) son otro agente que varios autores han agregado a la compleja historia de esta biota endémica (Da Silva *et al.*, 2017; Colli-Silva & Pirani, 2019). La alternancia de una fase climática pudo haber tenido lugar en diferentes momentos durante el Pleistoceno, lo que provocó varias alteraciones en la idoneidad del nicho en un corto período de tiempo (Barres *et al.*, 2019), provocando heterogeneidad florística en esta región endémica (Vasconcelos *et al.*, 2020).

Evaluación de la conservación y especies amenazadas

Para la evaluación del estado de amenaza, se encontró que el 41% de las especies de *Galianthe* (23 spp.) enfrentan una alta amenaza de extinción de acuerdo con las disposiciones de la UICN. *Galianthe linearifolia* fue la única especie evaluada como En Peligro Crítico (CR) según el criterio B1 (<100 km²), debido a su distribución fragmentada, la continua reducción en su distribución, la calidad de su hábitat y el hecho de que solo se conoce en la localidad tipo. De las 56 especies del género, 17 de ellas fueron evaluadas como En Peligro (EN) y cinco como Vulnerables (VU). Estas especies de *Galianthe* se encuentran principalmente entre 800-3000 msnm en pastizales de tierras altas, así como en campos de rocas y cerrado (Florentín *et al.*, 2018). Presentan distribuciones restringidas (*G. equisetoides* y *G. humilis*) y un alto grado de endemismo en Brasil (*G. elegans*, *G. gertii*, *G. longifolia*, *G. macedoi*, *G. polygonoides*, *G. riograndensis*, *G. souzae* y *G. vaginata*), Bolivia (*G. chiquitosiana*, *G. sudyungensis* y *G. boliviana*), Colombia (*G. bogotensis*) y Paraguay (*G. aurelij*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. krauseii*, *G. guaranitica* y *G. parvula*). Las principales amenazas que enfrentan estas especies son la modificación y pérdida de hábitats por la expansión agrícola de los monocultivos (soja, mandioca, maíz, algodón) y ganadería, así como las alteraciones antropogénicas en poblados y carreteras. También se encontró que solo ocho especies (*G. boliviana*, *G. bogotensis*, *G. chiquitosiana*, *G. equisetoides*, *G. holmneisenii*, *G. riograndensis*, *G. macedoi* y *G. sudyungensis*), de las 23 especies amenazadas, no formaban parte de las áreas endémicas encontradas. A su vez, las áreas endémicas que presentan mayor número de especies amenazadas (15 restantes), fueron las áreas C4/C11 con seis especies, el C10 y C8 con tres especies cada una, C5/C3 con dos especies y C6 con una especie. Las especies amenazadas en relación con las áreas protegidas mostraron que solo cinco especies (*G. chiquitosiana*, *G. elegans*, *G. gertii*, *G. longifolia* y *G. vaginata*) se encontraron dentro o en la periferia de al menos un área protegida.

Los ambientes abiertos de sabana se encuentran entre los ecosistemas con mayor riqueza de especies del mundo (Wilson *et al.*, 2012; Külkamp *et al.*, 2018; Silveira *et al.*, 2020). Sin embargo, grandes extensiones de pastizales se han convertido en tierras agrícolas y de pastoreo, lo que alteró el hábitat de muchas poblaciones silvestres y especies endémicas (Sala & Paruelo, 1997; Laurance *et al.*, 2014), además de

modificar sustancialmente la estructura y el funcionamiento de los mismos (Mateucci *et al.*, 1999; Ghera & Leon, 2001; Viglizzo *et al.*, 2002), especialmente en regiones tropicales y subtropicales (Bond & Parr, 2010). De acuerdo a Schatz (2009), el conocimiento actual sobre la diversidad y el estado de conservación de las plantas es limitado y desigual, ya que, a nivel mundial, las estimaciones basadas en la conservación de las especies endémicas indican que entre el 22 y el 47% de las especies de plantas estarían amenazadas (Pitman & Jørgensen, 2002). Sin embargo, solo se dispone de datos sobre el estado de conservación del 4% de las especies vegetales (Rivers *et al.*, 2010; Stuart *et al.*, 2010). Recientemente, Stévant *et al.*, (2019) presentaron un enfoque novedoso alineado con los criterios de la lista roja de la UICN que permitió la identificación de regiones potencialmente amenazadas, a través de evaluaciones de conservación de 22.036 especies de plantas vasculares. Sus resultados indicaron que el 33% de las especies de flora tropical africana están potencialmente amenazadas, de las cuales un tercio de las especies son raras.

Las áreas protegidas (AP) son importantes mecanismos *in situ* para conservar la biodiversidad y amortiguar una amplia gama de presiones antropogénicas (Gaston *et al.*, 2008), y actualmente cubren el 14,7% de la superficie terrestre del mundo; pero el porcentaje se reduce al 10,3% si se restan las áreas sujetas a una intensa presión humana (Jones *et al.*, 2018). En las últimas décadas, las áreas protegidas de América del Sur han experimentado diferentes grados de expansión e intensificación de las actividades humanas en y alrededor de ella, amenazando puntos críticos (por ejemplo, Mata Atlántica, Andes, entre otros) de la biodiversidad que están diseñados para proteger (Jones *et al.*, 2018; Andrade-Núñez & Aide, 2020). El aumento de las infraestructuras (edificios, instalaciones logísticas, puertos) junto al usos de la tierra (agricultura, minería, explotación de petróleo y gas, construcción de presas y asentamientos) de los paisajes circundantes al área protegida (González-Roglich *et al.*, 2015), posiblemente provoque que las especies que se encuentran dentro de las áreas protegidas se vuelven más aisladas (Knapp *et al.*, 2008), y reduzcan así su capacidad de dispersión y supervivencia (Laurance *et al.*, 2014).

A su vez, las especies invasoras son la segunda mayor causa de amenaza para las especies en peligro de extinción (Maxwell *et al.*, 2016) y para la diversidad de especies en general, debido al alto valor competitivo que tienen con las especies nativas (Baillie *et al.*, 2004; Venter *et al.*, 2006; Schulze *et al.*, 2018). Sin embargo, los impactos ecológicos de las especies invasoras no se han definido ni cuantificado en relación con otros impulsores del cambio global (Dueñas *et al.*, 2018).

Como afirma Heywood (2019) y se evidencia en Venter *et al.*, (2014), la presencia de una especie amenazada dentro de un área protegida no asegura su supervivencia, sino que se requieren de acciones específicas para asegurar su persistencia y recuperación en el tiempo. En consecuencia, en ausencia de perturbaciones (Scholes & Archer, 1997; Foster & Collins, 2009; Van Auken & Bush, 2013), la cubierta arbórea aumentará a expensas de los pastizales hasta verse limitada por la competencia árbol-árbol, convirtiéndose posteriormente en bosques (González-Roglich *et al.*, 2015; Leonard & Van Auken, 2019), lo

cual muchas especies de pastizales se verán amenazadas por la pérdida de hábitat y posterior extinción (Heywood, 2019).

La continua disminución de especies amenazadas indica que las estrategias de conservación deben ir más allá de los esfuerzos actuales (Venter *et al.*, 2014; Hallmann *et al.*, 2017). Por ello, es necesario considerar a los procesos que mantienen los sistemas de pastizales (fuego prescrito, manejo adecuado de ganado y herbívoros silvestres, tala de árboles y eliminación de arbustos, control de especies invasoras y reintroducción de pastos y hierbas nativas, mediante siembra o trasplantes), ya que es el futuro de la conservación biológica para el desarrollo sostenible (Yung, 2000; Besseau *et al.*, 2018; Perino *et al.*, 2019) y se lo reconoce como un componente esencial de la conservación de la biodiversidad (Heywood, 2019). De esta manera, la restauración se utiliza cada vez más en ecosistemas templados y tropicales como estrategia para la funcionalidad de ecosistemas altamente degradados (Svenning *et al.*, 2016), proporcionando una herramienta importante para la conservación de áreas que han sufrido perturbaciones. Además, es una estrategia importante para la conservación de la biodiversidad y la restauración ecológica en América del Sur (Fernández *et al.*, 2017; Sobral-Souza *et al.*, 2017; Root-Bernstein & Svenning 2017; Root-Bernstein *et al.*, 2017; Zamboni *et al.*, 2017), y se ha demostrado que los biomas de pastizales, sabanas y matorrales tropicales y subtropicales, incluyendo las principales regiones de sabana como el Cerrado y el Chaco, se destacan por presentar alto potencial de restauración (Svenning & Sonren, 2017). Un ejemplo notable de un entorno altamente fragmentado que podría beneficiarse de los programas de restauración son los entornos de pastizales habitados por especies de *Galianthe* que han estado sometidos a una intensa sobreexplotación en las últimas décadas.

CONCLUSIONES

Áreas de endemismos

- Los resultados basados en el análisis NDM / VNDM muestran la importancia de utilizar diferentes tamaños de celda; ya que los análisis realizados con tamaños de celdas menores ($0,75^\circ \times 0,75^\circ$ y $1^\circ \times 1^\circ$) mostraron la importancia del este de Paraguay como zona endémica estable. Mientras que los análisis realizados con un tamaño de celdas mayor ($2^\circ \times 2^\circ$), permitió observar áreas endémicas congruentes con otras áreas encontradas en trabajos realizados por otros autores en diferentes taxones.
- Las áreas endémicas aquí obtenidas son congruentes con cuatro de los cinco trazos generalizados (biotas ancestrales), y con tres de los cuatros nodos obtenidos con los análisis de trazos; los cuales son interpretados como zonas de convergencia tectónicas y bióticas; los cuales a su vez pueden representar alto endemismos y diversidad taxonómica.

Conservación

- La evaluación del estado de conservación de las especies de *Galianthe* mostró que el 41 % de las especies (23 especies) se encuentran amenazadas, debido a su grado de endemismo y destrucción de sus hábitats; causada principalmente por prácticas agrícolas, ganaderas, industriales y de explotación insostenibles de los ambientes abiertos como pastizales, donde habitan las especies. A su vez, 31 especies fueron evaluadas como No Amenazadas y dos especies como Datos Deficientes.
- De las 23 especies amenazadas sólo se cinco especies fueron registradas dentro o en la periferia de las áreas protegidas.
- Para la conservación y supervivencias de las especies amenazadas, es necesario tener en cuenta a los procesos biológicos que mantienen los pastizales (fuego prescrito, manejo adecuado de ganado, control de especies invasoras y reintroducción de pastos y hierbas nativas, mediante siembra o trasplantes etc.), ya que estos procesos son necesarios para conservar la biodiversidad de los pastizales en general y sobre todo de las especies endémicas y que se encuentran amenazadas, como es el caso de las especies de *Galianthe*.
- La ausencia de un control en el manejo de estos ambientes abiertos (ya sea por fuera o por dentro de las áreas protegidas), producirá que las especies que se encuentren dentro se vuelvan cada vez más aisladas, reduciendo de este modo su capacidad para dispersarse y sobrevivir.

CAPÍTULO 5

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE ESPECIES
AMENAZADAS DEL GENERO *GALIANTHE* Y SUS
POSIBLES FLUCTUACIONES BAJO ESCENARIOS DE
CAMBIO CLIMÁTICO

CAPÍTULO 5

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE ESPECIES AMENAZADAS DEL GENERO *GALIANTHE* Y SUS POSIBLES FLUCTUACIONES BAJO ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

Resumen:

En el capítulo áreas de endemismo y evaluación de la conservación de las especies de *Galianthe*, se evidenció que 23 especies se encuentran amenazadas, debido a diversos factores antrópicos que afectan directamente los hábitats de las mismas. De acuerdo a estos antecedentes, este capítulo tiene como objetivo conocer la distribución potencial actual y el impacto que tendrán sus hábitats bajo diferentes escenarios de cambio climático futuros, con el propósito de detectar áreas idóneas para la estabilidad, supervivencia, y conservación de estas especies. Para ello, se utiliza el algoritmo de máxima entropía (MaxEnt) junto a 19 variables bioclimáticas, para modelar las distribuciones potenciales de nueve especies amenazadas de *Galianthe* en las condiciones climáticas actuales; y bajo dos escenarios de cambio climático futuro (optimista RPC 2.6 y pesimista RPC 8.5) al 2070, utilizando tres modelos de circulación general (BCC-CSM1-1, CCSM4 y HadGEM2-ES). Los resultados muestran buen rendimiento de los modelos, basados en la métrica de validación ($AUC > 0,86$). Los modelos de circulación global, bajo escenario climático optimista muestran la conservación del hábitat para siete especies, sin embargo, bajo un escenario más severo, sólo dos especies conservarían sus hábitats actuales, mientras las restantes tenderían a perderlo. Sin embargo, se detectaron otras áreas climáticamente estables para el establecimiento de las especies (Paraná, Brasil y centro-este de Uruguay). Debido que el área de estudio abarca toda América, los modelos también detectaron áreas climáticas similares en el sur-este de los EEUU. Los escenarios de cambio climático indicaron que los hábitats donde se encuentran distribuidas las especies amenazadas podrían ser afectados en un futuro cercano bajo escenarios de cambio climático severo, llevando a la desaparición de siete especies, principalmente por las modificaciones de los patrones de precipitación y temperatura.

Palabras claves: MaxEnt, especies amenazadas, conservación, continente Americano, variables.

INTRODUCCION

La distribución geográfica de una especie es una expresión compleja de su ecología e historia evolutiva y está determinada por diversos factores que operan a diferentes escalas e intensidades (Pearson & Dawson, 2003). Dichos factores influyen en la relación de los organismos con su ambiente (condiciones climáticas y de hábitat) y con las interacciones interespecíficas (Chave *et al.*, 2002). Con el fin de maximizar el conocimiento del rango geográfico de una especie, el uso de modelos de distribución de especies (SDM; también conocidos como modelos de nicho ecológico, modelos de envoltura bioclimática y modelos de idoneidad del hábitat, entre otros nombres) son actualmente las principales herramientas utilizadas para derivar predicciones espacialmente explícitas de idoneidad ambiental para las especies (Guisan *et al.*, 2017). Además, predicen aquellas áreas que contemplan los requisitos de las especies, es decir, su distribución potencial (Phillips *et al.*, 2004). De manera general, estos métodos de modelación combinan datos de localidades georreferenciadas de las especies (donde han sido confirmadas sus presencias), con variables ambientales, para crear un modelo de requerimientos de las especies, de acuerdo a las variables examinadas (Anderson *et al.*, 2003). El modelo resultante es proyectado sobre un mapa de la región de estudio que muestra la distribución potencial de las especies estudiadas. Estos mapas pueden servir para detectar áreas donde las especies pueden estar presentes y donde posiblemente estarán en el futuro. El clima es un factor importante que afecta o determina la distribución de los organismos; por tal motivo, los análisis de variables climáticas ayudan a comprender el por qué una especie crece en un determinado sitio y no en otro (Lindenmayer *et al.*, 1991).

Existe hoy en día una gran preocupación por la pérdida de la biodiversidad, debido también al cambio climático, ya que se ha pronosticado que la temperatura promedio aumentará hasta 5,8 °C para fines de este siglo (IPCC, 2001). Dado que algunas especies ya han respondido a un aumento de temperatura de 0,6 °C durante el siglo pasado, se espera que ocurran efectos más sustanciales en las especies y los ecosistemas en el futuro (Root *et al.*, 2003). Es así que se ha propuesto que el cambio climático podría ocasionar cambios en la fenología y abundancia de las especies, como en los patrones de distribución geográfica (Ihlow *et al.*, 2012) amenazando así la biodiversidad global, la función de los ecosistemas, como también el bienestar humano (Pecl *et al.*, 2017).

A partir de las modificaciones en los ambientes, las evaluaciones de la conservación y las identificaciones de áreas prioritarias, se tornan cada vez más importantes para la conservación, como también para las reintroducciones de especies amenazadas (Maschinski & Haskins, 2012). Existe un gran número de especies tanto de plantas como de animales en peligro por la pérdida o modificación en sus hábitats (IBPES, 2019). Las especies de *Galianthe* no son la excepción a estos cambios, debido a que las evaluaciones de la conservación, mostraron que 23 especies se encuentran amenazadas (Capítulo 4). En las últimas décadas se observó que los ambientes donde se encuentran estas especies, se enfrentaron a grandes

modificaciones, principalmente por las expansiones agrícolas por plantaciones de monocultivos, como también por alteraciones provocadas por avances de poblados y construcciones de carreteras, entre otros. Estas amenazas junto a las modificaciones ambientales, posiblemente producirán una pérdida total de las especies, razón por la cual, es necesario conocer que hábitat son los más estables desde el punto de vista climático con el fin de poder implementar correctas estrategias de conservación tanto actuales como futuras. Por lo expuesto, este capítulo tiene como objetivos: (1) estimar las distribuciones geográficas potenciales actuales de nueve especies amenazadas del género, (2) establecer la importancia relativa de las variables climáticas en la distribución, y realizar transferencias en diferentes escenarios climáticos futuros, y (3) detectar aquellas áreas más favorables para la estabilidad, supervivencia, y conservación de estas especies.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

Si bien las especie evaluadas presentan una distribución en Sudamérica, se tomó como área de estudio el continente americano, con el fin de poder detectar áreas climáticamente similares (fuera de su distribución conocida) para el establecimiento de las especies en el futuro.

Especies en estudio

Se analizaron nueve de las 23 especies amenazadas del género, debido a que las mismas, presentaron al menos 10 registros de presencia. De las especies evaluadas, seis se encuentran En peligro (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. equisetoides*, *G. gertii*, *G. longifolia*, y *G. vaginata*) y tres en estado Vulnerable (*G. bogotensis*, *G. cyperoides*, y *G. krauseii*) (Capítulo 4). Se utilizaron los registros de ocurrencia de las especies de manera individual (Apéndice VIII) y se eliminaron los duplicados, dejando un solo punto en cada celda por especie.

Datos climáticos

Se utilizaron las 19 variables climáticas (Tabla 5.0) actuales y futuras provienen de la base de datos Worldclim (<http://www.worldclim.org/>) (Hijmans *et al.*, 2005) con una resolución de 30 segundos de arco y re proyectados a 1 km en la proyección Behrmann, mediante interpolación bilineal. Previo a la construcción de los modelos, la base de datos climática actual fue reducida al evaluar la variabilidad individual de cada variable en el área de estudio. Para evitar la sobreestimación de los datos climáticos que pueden conducir a resultados engañosos (Phillips *et al.*, 2006), se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson ($r \geq 0,80$) en Rstudio, con el objetivo de verificar la correlación entre las variables. Al realizar este procedimiento, fueron retenidas cuatro variables bioclimáticas, estas fueron: Temperatura máxima del mes más cálido (BIO

5), Temperatura mínima del mes más frío (BIO 6), Precipitación del trimestre más húmedo (BIO 16) y Precipitación del trimestre más seco (BIO 17). Se utilizó las mismas variables climáticas proyectadas para escenarios futuros al 2070 (promedio para 2061-2080), a través de tres modelos de circulación general (BCC-CSM1-1, CCSM4 y HadGEM2-ES) de la base de datos CMIP5 (“*Coupled Model Intercomparison Project Phase 5*”), bajo dos modelos de concentración de gases de efecto invernadero (RCP2.6 y RCP8.5) que representan un escenario “optimista” (RCP26 = +2.6 W/m²) y otro más “pesimista” (RCP85 = +8.5 W/ m²).

Modelos de distribución de especies

Los modelos de distribución de especies (SDM, por sus siglas en inglés) fueron obtenidos a partir del algoritmo de máxima entropía (MaxEnt), implementados en el nuevo paquete “*maxnet*” en Rstudio basado en procesos de Poisson no homogéneos (Phillips *et al.*, 2017). Se eligió a Maxent porque este algoritmo ha mostrado un rendimiento superior a otros SDM (Elith *et al.*, 2006), funciona bien con pocos registros de presencia (Pearson *et al.*, 2007) y está diseñado para tratar datos de solo presencia (Elith *et al.*, 2011). Se utilizaron la configuración predeterminada, además de deshabilitar las características del producto y del umbral para evitar curvas de respuesta localmente sobreajustadas (Merow *et al.*, 2013). El sesgo de muestreo se redujo mediante la aplicación de un “buffer” (Elith & Leathwick 2007); para crear este buffer se utilizaron los registros de la familia Rubiaceae obtenidos a partir de la base de datos BIEN (The Botanical Information and Ecology Network) y se eliminaron los registros duplicados, posteriormente se creó un buffer= 500 km alrededor de cada uno de los registros de ocurrencia de la especie analizada.

Los mapas de idoneidad probabilística se transformaron en predicciones binarias utilizando la regla del umbral de entrenamiento del 10% que rechaza el 10% más bajo de los valores pronosticados (OR₁₀; Pearson *et al.*, 2007). Para evaluar estadísticamente el rendimiento del modelo, usamos el área bajo la curva (AUC) de la gráfica de características operativas del receptor (ROC). Estas curvas se obtienen a partir de los valores de sensibilidad (la tasa de verdaderos positivos) y de especificidad (la tasa de falsos positivos) del modelo (Phillips *et al.*, 2006). Los valores de AUC varían de ≤ 0,5, el cual indica una predicción aleatoria, a 1, el cual indica una predicción perfecta (Peterson *et al.*, 2011). De acuerdo a Araújo & Guisan (2006), una guía general para la clasificación de la precisión del modelo tomando en cuenta el AUC es: 0,50-0,60 = insuficiente; 0,60-0,70 = pobre; 0,70-0,80 = promedio; 0,80-0,90 = bueno; 0,90-1 = excelente. El sobreajuste del modelo fue inspeccionado por la tasa de omisión promedio, basada en el valor mínimo de presencia de entrenamiento (OR_{MTP}). Los valores OR_{MTP} varían de 0 (para modelos que no están sobreajustados) a 1 (para modelos que están sobreajustados).

Análisis

Los procesamientos de datos, análisis y visualizaciones se realizaron en Rstudio v. 3.5. (R Development Core Team). Para los análisis se utilizaron los paquetes raster, rgeos, sp, base, usdm, maxnet, ggplot2 y tmap. La proyección cilíndrica de igual área de Behrmann se utilizó para los análisis espaciales.

Los procedimientos, análisis e interpretación de datos, se realizaron en el departamento de Biología del área BIOCHANGE (*Center for Biodiversity Dynamics in a Changing World*), Aarhus, Dinamarca, mediante una beca proporcionada por la fundación Myndel Botanical Foundation por tres meses, a cargo del Dr. Jens-Christian Svenning y Dr. Scott Jarvie.

Tabla 5.0. Variables utilizadas por el programa MaxEnt para generar los mapas de distribución potencial de las nueve especies amenazadas de *Galianthe*. *Indica las variables seleccionadas para este estudio, de acuerdo a los análisis de correlación de variables, como también sobre el conocimiento que se tiene sobre los requerimientos ecológicos de las especies evaluadas.

Código	Variables climáticas
BIO1	Temperatura promedio anual (°C)
BIO2	Oscilación diurna de la temperatura (°C)
BIO3	Isotermalidad (cociente entre parámetros 2 y 7)
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, %)
*BIO5	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
*BIO6	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
BIO7	Oscilación anual de la temperatura (diferencia entre parámetros 5 y 6)
BIO8	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
BIO9	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)
BIO10	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
BIO11	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
BIO12	Precipitación anual (mm)
BIO13	Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
BIO14	Precipitación del periodo más seco (mm)
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, %)
*BIO16	Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)
*BIO17	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)
BIO18	Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)
BIO19	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)

RESULTADOS

Distribución conocida de las especies amenazadas

La mayor concentración de especies del género se encuentra en Brasil, Paraguay, Bolivia y Argentina. La Fig 5.0 muestra la distribución geográfica conocida de las nueve especies amenazadas de *Galianthe* (G.

aurelii, *G. bogotensis*, *G. canindeyuensis*, *G. equisetoides*, *G. gertii*, *G. longifolia*, *G. cyperoides*, *G. vaginata* y *G. krauseii*). Cuatro especies (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides* y *G. krauseii*) son endémicas de la parte oriental del Paraguay. *Galianthe aurelii*, *G. cyperoides* y *G. krauseii* habitan zonas montañosas que van desde los 200 – 500 m de elevación, ambas crecen en lugares rocosos. *Galianthe canindeyuensis* crece principalmente en el bioma cerrado, a menudo asociada con palmares de *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L.H. Bailey y *Butia yatay* (Mart.) Becc. Tres especies, *G. gertii*, *G. lanceifolia*, y *G. vaginata* son especies endémicas de Brasil. *Galianthe gertii*, de distribución restringida a los municipios del estado de Paraná y de Santa Catarina, se encuentra solo en suelos rocosos de elevaciones entre 1000 – 1700 m, en montañas conocidas como praderas tropicales de gran altitud. *Galianthe vaginata* habita también zonas montañosas del sureste de Brasil en interior de bosques, principalmente en relación a la Serra da Mantiqueira y en la Serra do Mar en elevaciones entre 1200-2000 m; y *G. longifolia* se distribuye en los estados de Mato Grosso do Sul y Paraná a elevaciones entre 840–1100 m. Por otro lado, *G. equisetoides*, se encuentra distribuida en Corrientes (Argentina) y Rio Grande do Sul (Brasil). Sólo crece en pastizales pantanosos abiertos o en vegetación siempre asociada a cuerpos de agua, a 50-400 m. *Galianthe bogotensis* es endémica de Colombia, se encuentra en páramos y bosques entre 2200 – 3575 m, también habita bordes de ciénagas, matorrales subseriales, pastizales o arroyos.

Evaluación de la capacidad de predicción de los modelos y variables importantes

Los modelos de distribución actuales y futuro mostraron un buen rendimiento, ya que las métricas de validación, se encontraron en intervalos de 0,86 a 0,91 de AUC (curva ROC), indicando un buen desempeño con bajos niveles de errores de omisión e identificando correctamente todas las localidades donde han sido reportadas (Tabla 5.1). A su vez, los valores bajos de OR_{MTP} , con una mediana de 0,06 y un rango de 0,03 – 0,13, muestran que modelos obtenidos no se encuentran sobreajustados. Las variables climáticas que más aportaron para predecir cada modelo de distribución fueron: la temperatura máxima del mes más cálido (BIO5) para cuatro especies (*G. aurelii*, *G. bogotensis*, *G. canindeyuensis* y *G. equisetoides*), temperatura mínima del mes más frío para tres especies (*G. gertii*, *G. longifolia* y *G. vaginata*), precipitación del trimestre más seco para dos especies (*G. cyperoides* y *G. krauseii*), seguida por la precipitación del trimestre más húmedo (BIO 6) en menor escala (Tabla 5.0, 5.1). Las predicciones de idoneidad climática en los climas actuales para las especies amenazadas cubrieron principalmente los rangos naturales actuales, es decir, los rangos históricos de cada especie (Fig. 5.1 – 5.11).

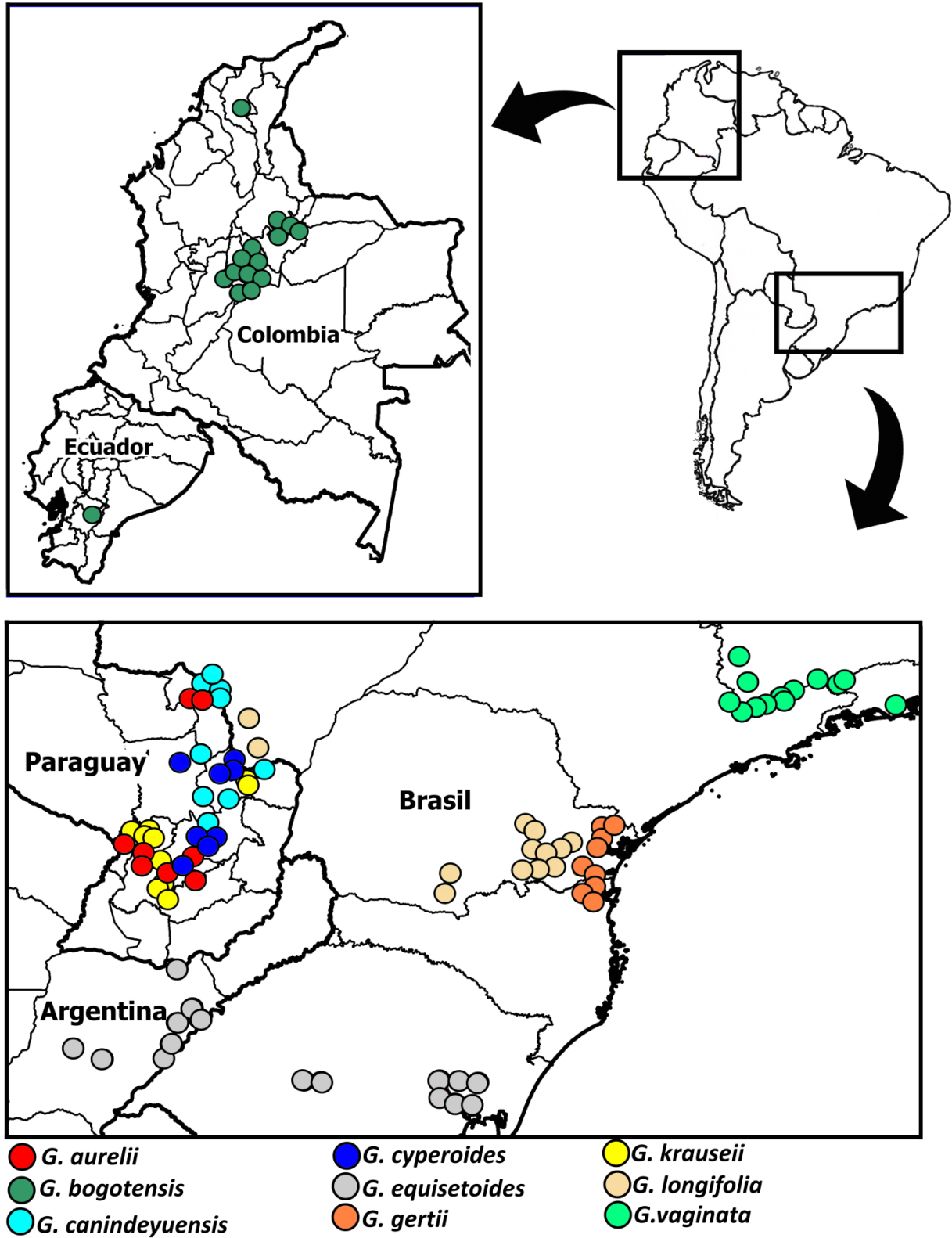


Figura. 5.0. Distribución geográfica conocida de nueve especies amenazadas de *Galianthe*.

Los modelos predicen que las áreas de mayor idoneidad para la presencia de *G. aurelii*, *G. canindeyuensis* y *G. krauseii* se encuentran principalmente en el sur de Mato Grosso (Brasil), la parte oriental del Paraguay, pasando por Corrientes, Entre Ríos, hasta la parte norte de Buenos Aires (Argentina); como también el centro-norte del Uruguay. Debido a que el área de estudio es el continente americano los modelos predijeron áreas igualmente idóneas en el sur de los Estados Unidos, principalmente en el Este de Florida (Figs.5.1, 5.2, 5.3).

Para *G. cyperoides* los hábitats más idóneos se encontraron también en la parte oriental del Paraguay, Este de Corrientes (Argentina) llegando hasta la parte norte-oeste del Uruguay (Fig. 5.4). *Galianthe bogotensis*, presenta una distribución potencial de mayor probabilidad en el norte y centro de Colombia, cubriendo su distribución histórica, ubicando los lugares más idóneos en una franja central que va desde el norte al sur de Ecuador (Fig. 5.5).

Para *G. longifolia* el área de mayor probabilidad de presencia se encuentra en Santa Catarina y Paraná (Brasil), Uruguay y el Este de Buenos Aires (Argentina). Por otro lado, el modelo también predijo áreas igualmente idóneas en el sur-este de los Estados Unidos (Fig. 5.6).

Para *G. vaginata*, las áreas favorables fueron las serranías de São Paulo, Minas Gerais y Rio de Janeiro (Brasil); también el modelo muestra áreas igualmente idóneas en Biobío y Araucaria (Chile) y en una pequeña porción del noroeste de EEUU (Fig.5.7).

Las áreas más probables, para *G. gertii*, fueron la parte Este de Santa Catarina y Paraná (Brasil) a unos 1500-2000 m de altitud; y otra área posible de presencia podría encontrarse en la localidad de Los Lagos en Chile (Fig. 5.8).

Para *G. equisetoides* su probabilidad de presencia más alta se encontró en tres áreas discontinuas, la primera en Corrientes (Argentina), Rio Grande do Sul (Brasil) y Uruguay; la segunda en Texas y Louisiana (Estados Unidos) y en la parte Norte de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (México); y la tercera en California y Arizona (Estados Unidos) y en Baja California y la parte Oeste de Sonora en México (Fig. 5.9).

Tabla.5.1 Resumen de valores de los análisis.

Muestra los taxones analizados, el número de registros geográficos conocido para cada uno, la contribución de cada variable de manera individual y la de mayor aporte en la obtención del modelo para cada especie, y los parámetros obtenidos para la verificación de los modelos (AUC y OR_{MTP}).

Taxones	Nº registros	Variable con mayor contribución al modelo	AUC (Curva ROC)	OR_{MTP}
<i>G. aurelii</i>	10	Temperatura máxima del mes más cálido (BIO5)	0,90	0,08
<i>G. bogotensis</i>	25	Temperatura máxima del mes más cálido (BIO5)	0,86	0,09
<i>G. canindeyuensis</i>	12	Temperatura máxima del mes más cálido (BIO5)	0,91	0,06
<i>G. cyperoides</i>	10	Precipitación del trimestre más seco (BIO 17)	0,87	0,03

<i>G. equisetoides</i>	16	Temperatura máxima del mes más cálido (BIO5)	0,90	0,11
<i>G. gertii</i>	16	Temperatura mínima del mes más frío (BIO6)	0,88	0,05
<i>G. krauseii</i>	13	Precipitación del trimestre más seco (BIO 17)	0,88	0,06
<i>G. longifolia</i>	16	Temperatura mínima del mes más frío (BIO6)	0,87	0,06
<i>G. vaginata</i>	13	Temperatura mínima del mes más frío (BIO6)	0,88	0,13

Idoneidad climática futura

Las proyecciones de los modelos obtenidos con las variables de clima contemporáneo bajo dos escenarios climáticos (“optimista” RCP2,6 = +2,6 W/m² y “pesimista” RCP8,5 = +8,5 W/ m²) de los tres modelos de circulación BCC-CSM1-1, CCSM4 y HadGEM2-ES muestran una disminución en el área de distribución potencial en mayor o menor medida de acuerdo a los diferentes escenarios para el año 2070. Las áreas de idoneidad para *G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides* y *G. krauseii*, de acuerdo a los tres modelos bajo un escenario optimista muestran que el área de mayor idoneidad de presencia de las especies se encuentra principalmente reducida a dos áreas, una en la parte oriental del Paraguay, Mato Grosso, Paraná (Brasil) y otra área que comprende principalmente Uruguay. Los tres modelos bajo un escenario pesimista, mostraron una disminución drástica del área idónea de las especies, quedando ambas áreas reducidas, un área en la región de Paraná (Brasil) y la otra en la parte central-este de Uruguay. *G. galianthe bogotensis*, no se vio afectada bajo los diferentes escenarios. Su área de distribución se mantuvo principalmente en la franja central de Colombia y Ecuador. Los tres modelos bajo el escenario más severo, mostraron la reducción de su área principalmente en Colombia y en los bosques andinos patagónicos. Para *G. longifolia* el hábitat de mayor probabilidad de presencia muestra una reducción de las áreas, principalmente en Santa Catarina y Paraná (Brasil), y bajo un escenario severo indican la pérdida total de su hábitat en esta región, solo manteniéndose la parte sur-este de los Estados Unidos y una pequeña porción en Nueva Escocia (Canadá). Para *G. vaginata* y *G. gertii* los modelos pronostican una pérdida total del hábitat de las especies bajo ambos escenarios. Las predicciones climáticas para *G. equisetoides* muestran un aumento en el área de distribución hacia la parte oeste y centro-sur de Argentina (Figs. 5.1-5.9).

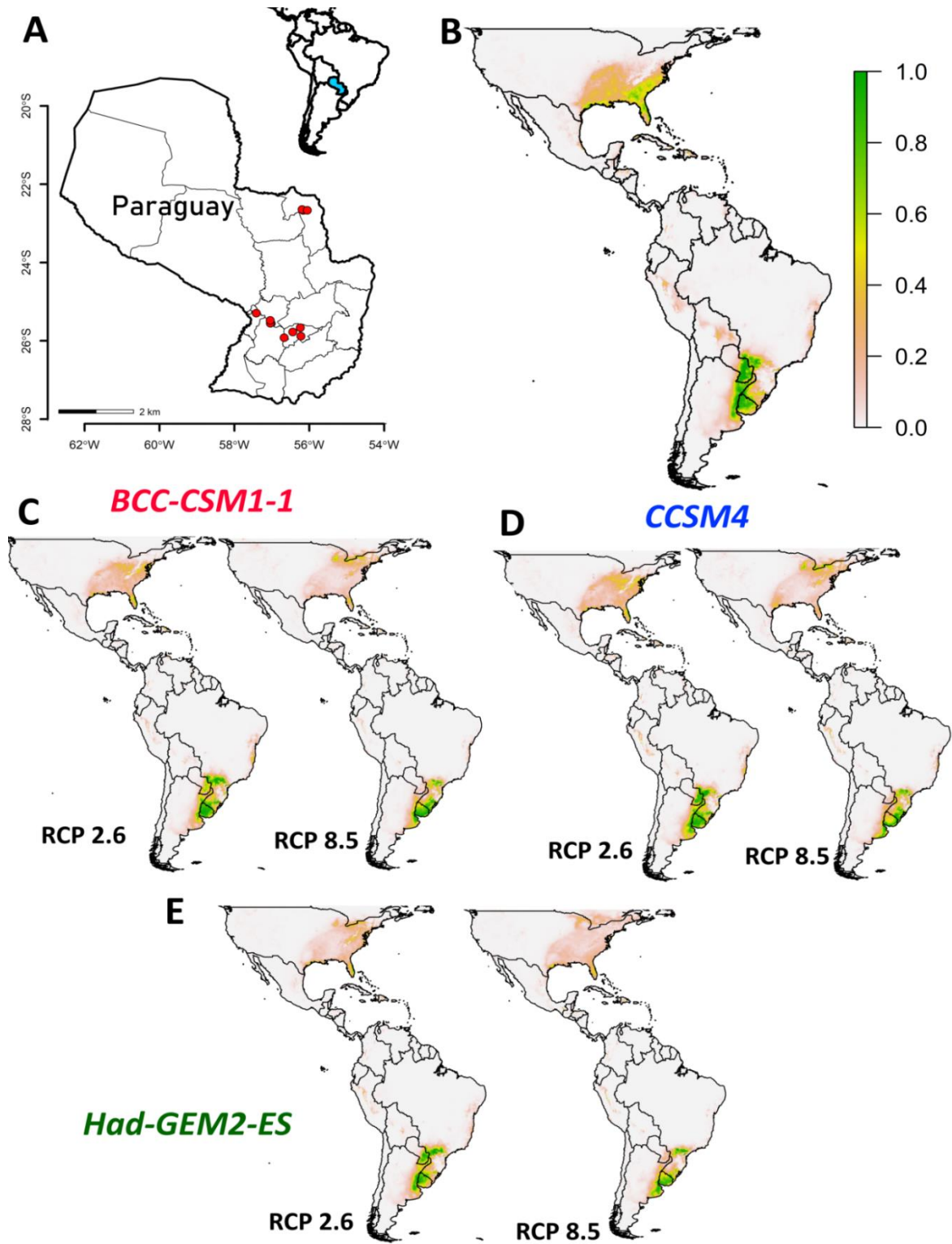


Figura 5.1. Mapas de idoneidad climática para *G. aurelii* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual; **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000); **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista); **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1; **D.** Modelos de circulación CCSM4; **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

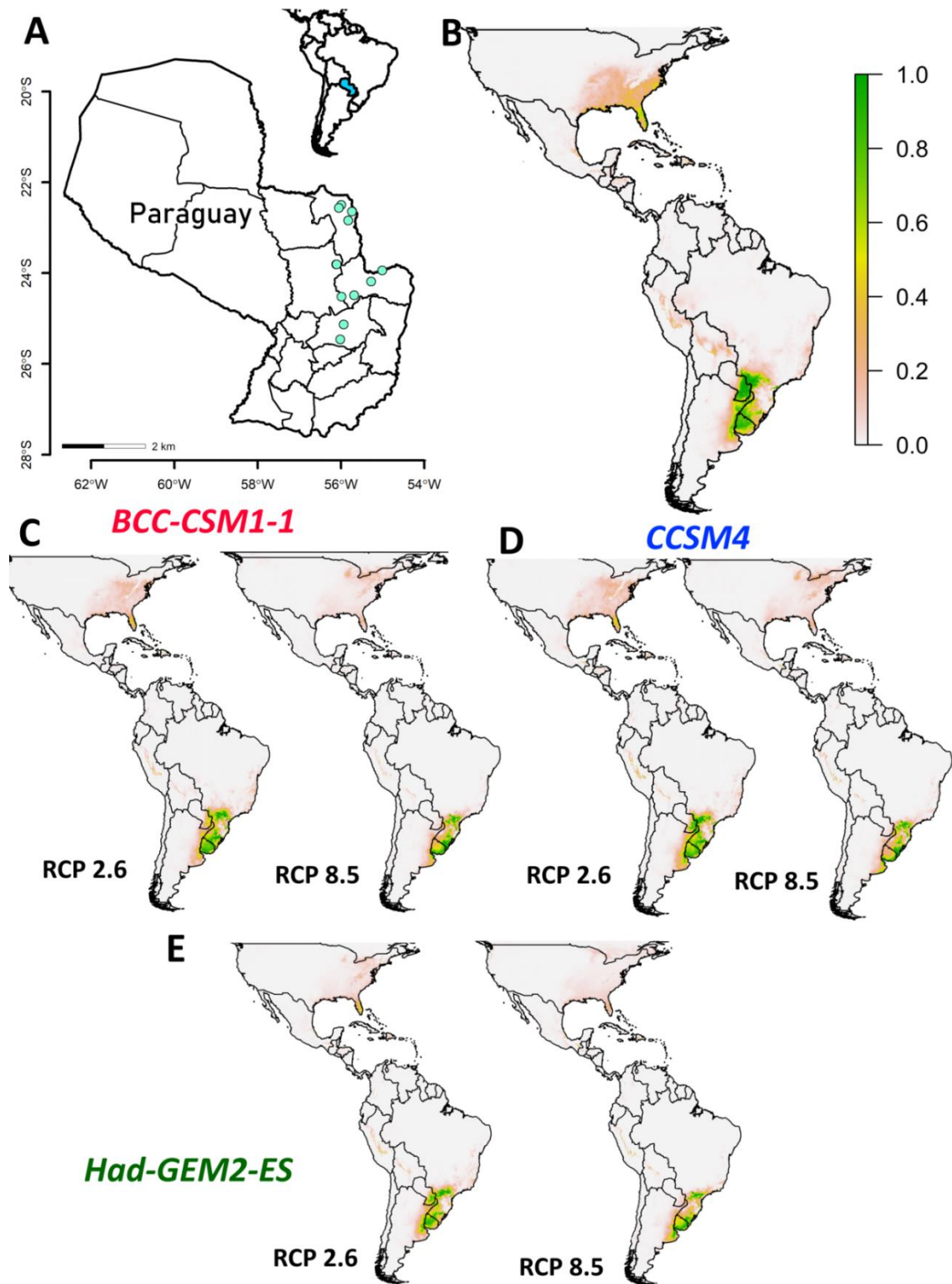


Figura 5.2. Mapas de idoneidad climática para *G. canindeyuensis* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual; **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000); **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista); **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1; **D.** Modelos de circulación CCSM4; **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

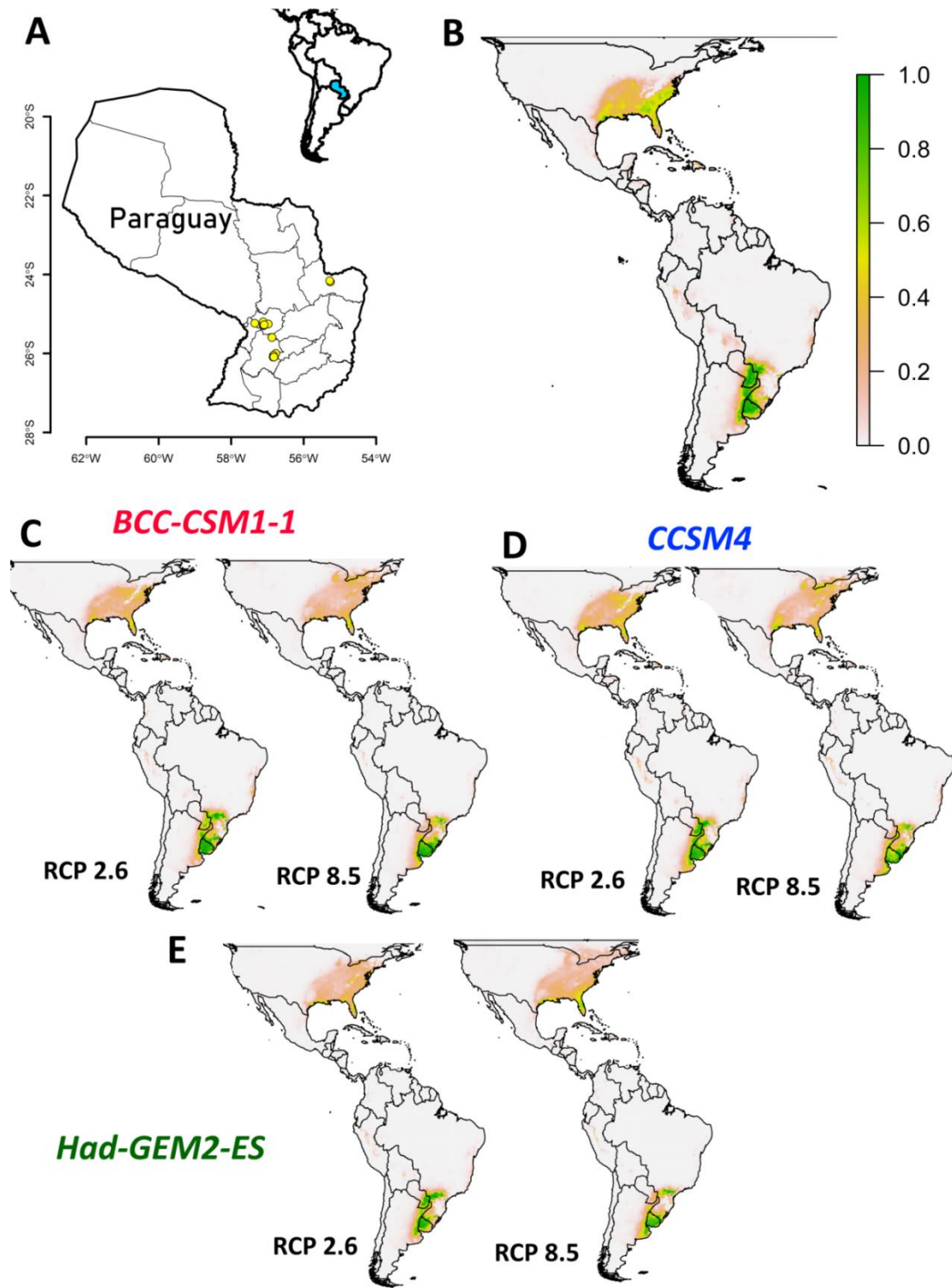


Figura 5.3. Mapas de idoneidad climática para *G. krauseii* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

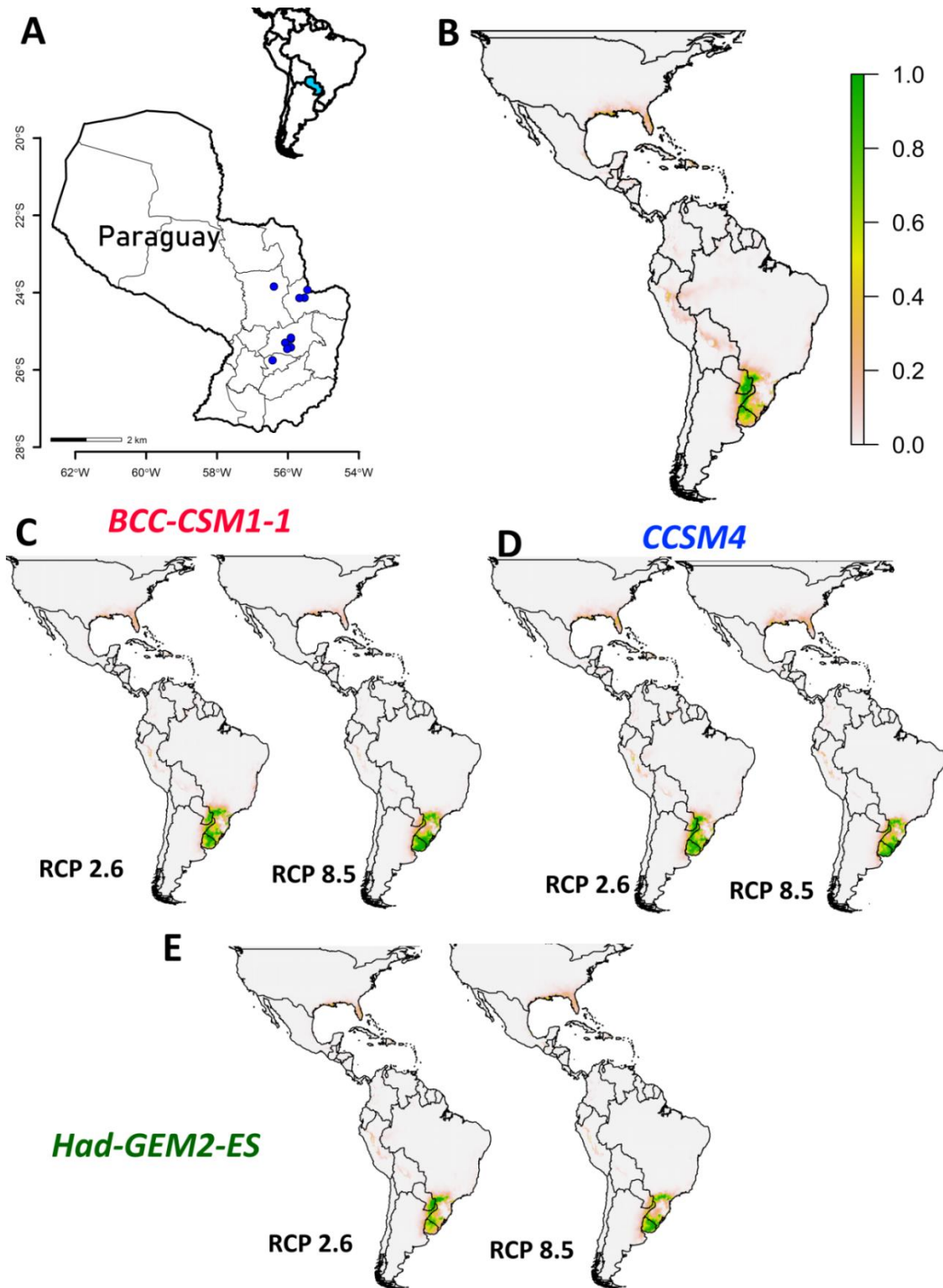


Figura 5.4. Mapas de idoneidad climática para *G. cyperoides* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

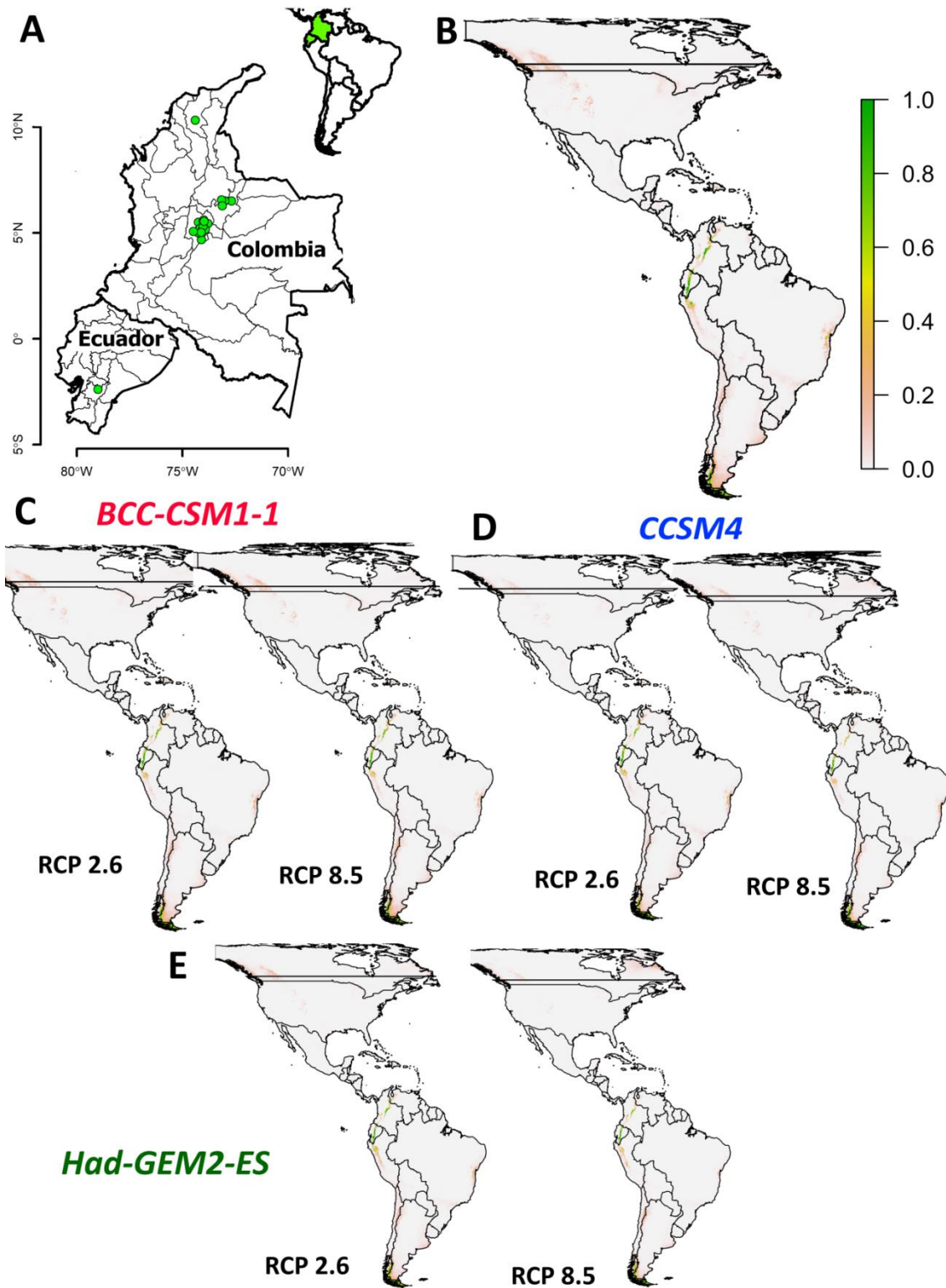


Figura 5.5. Mapas de idoneidad climática para *G. bogotensis* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

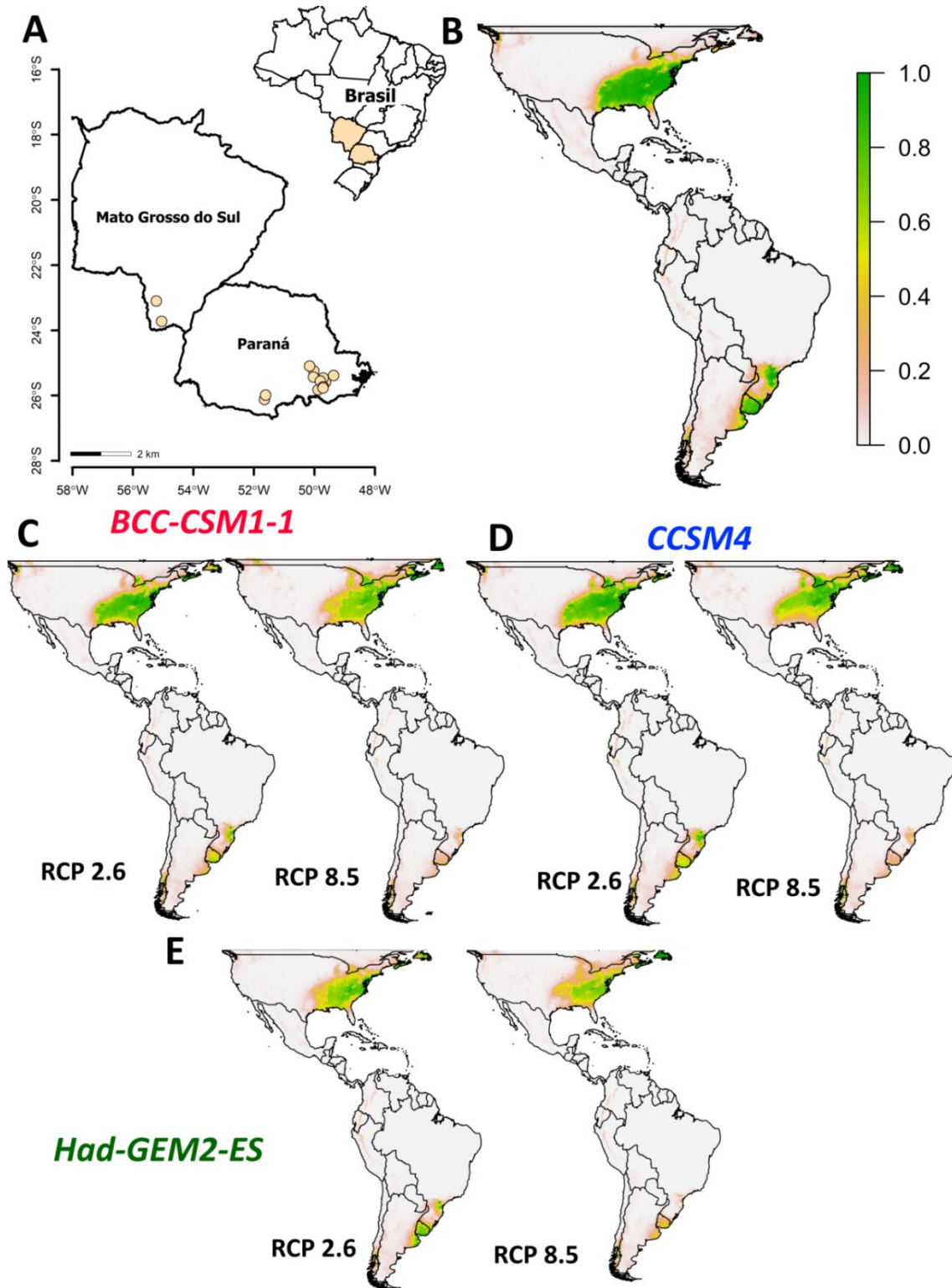


Figura 5.6. Mapas de idoneidad climática para *G. longifolia* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

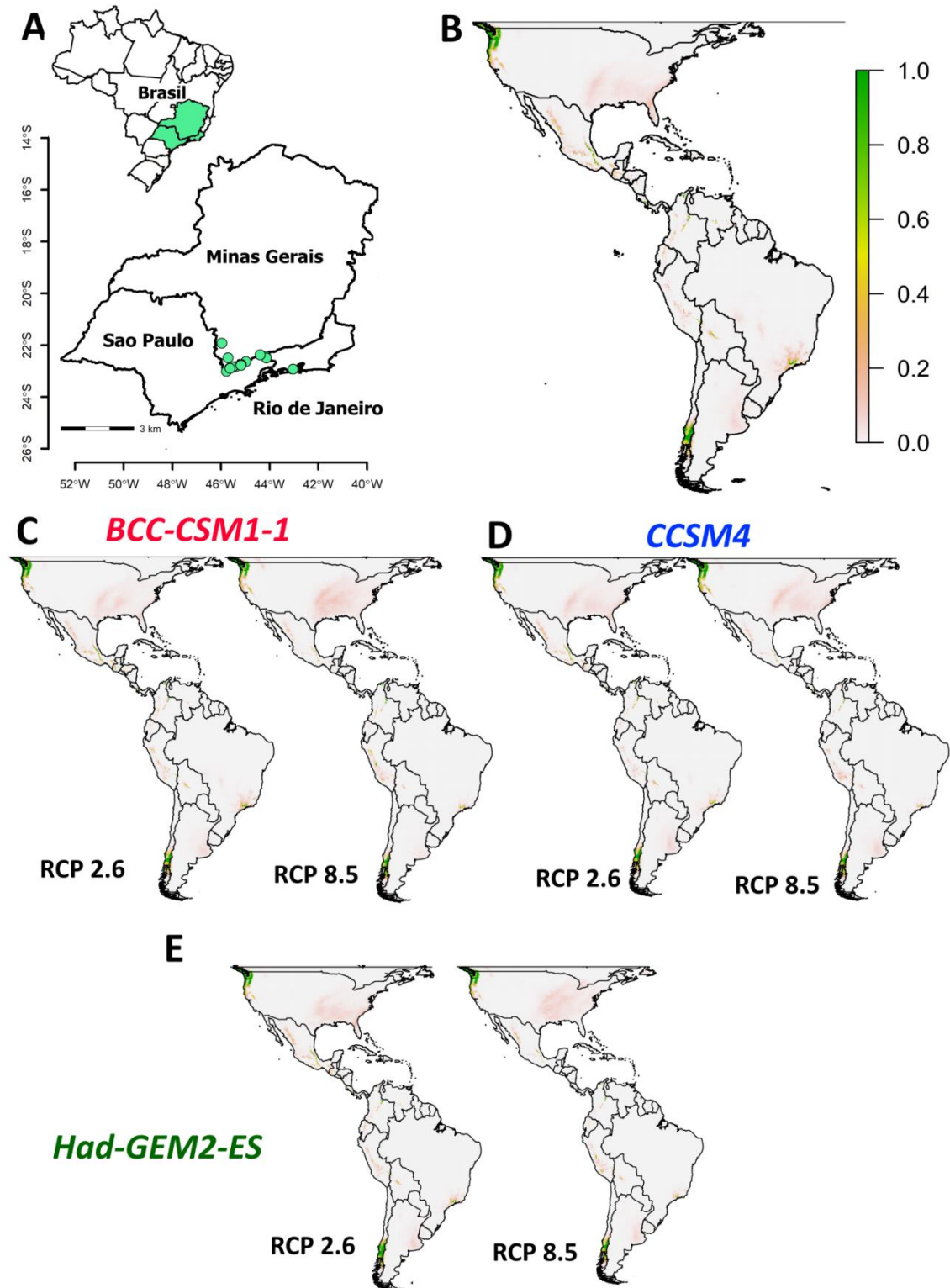


Figura 5.7. Mapas de idoneidad climática para *G. vaginata* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

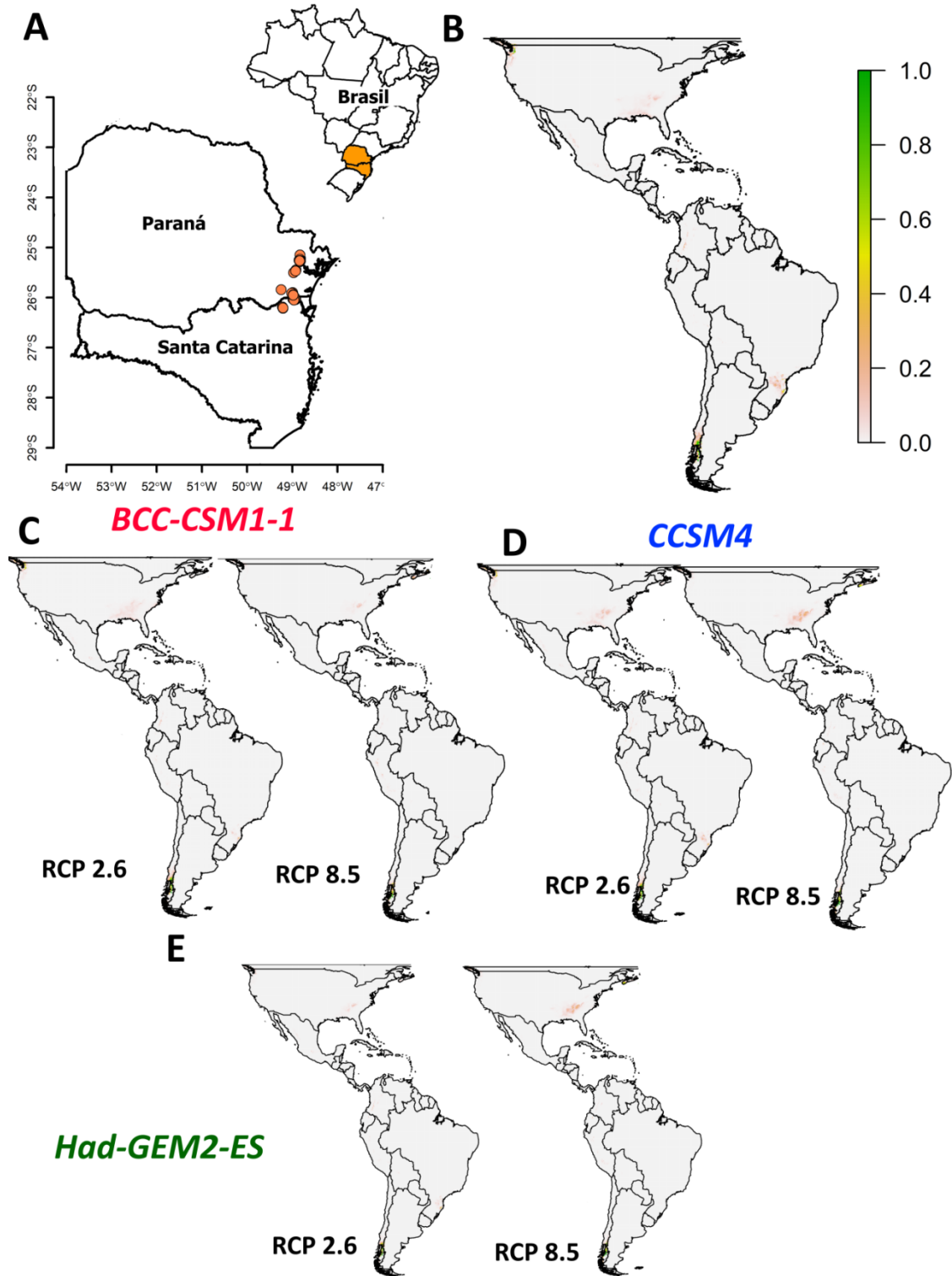


Figura 5.8. Mapas de idoneidad climática para *G. gertii* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

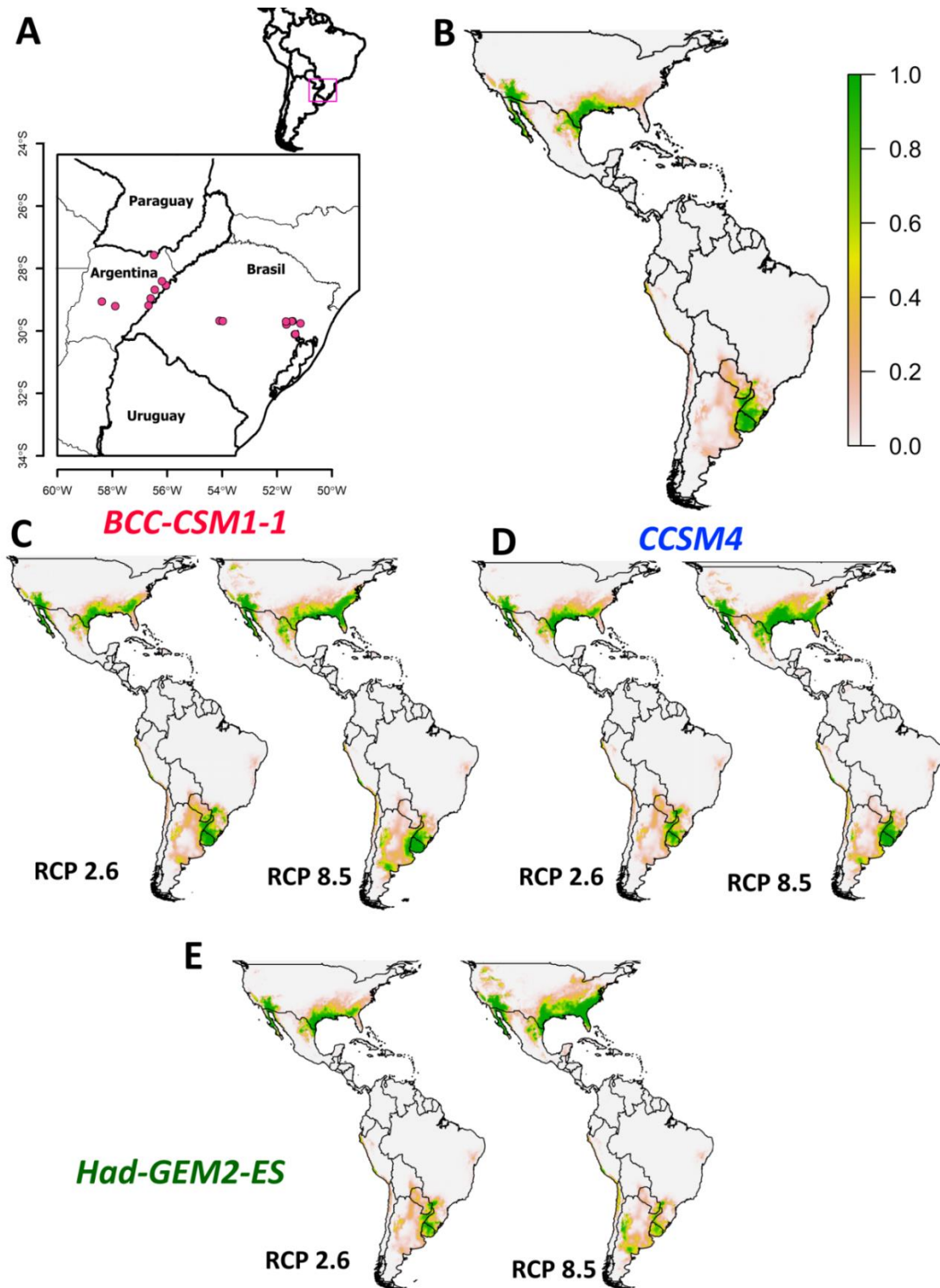


Figura 5.9. Mapas de idoneidad climática para *G. equisetoides* bajo escenarios climáticos actuales y futuros. **A.** Distribución actual **B.** Idoneidad climática para el escenario actual (promedio 1950-2000). **C-D-E.** Modelos de circulación global (GCM) para el año 2070 (promedio 2061-2080), bajo modelos de concentración de gases de efecto invernadero RCP (RCP 2,6-optimista y RCP 8,5-pesimista). **C.** Modelos de circulación BCC-CSM1-1 **D.** Modelos de circulación CCSM4 **E.** Modelos de circulación Had-GEM2-ES.

DISCUSIÓN

Los modelos obtenidos sugieren una buena predicción de los patrones de distribución geográfica actual y bajo distintos escenarios de cambio climático para las nueve especies de *Galianthe* en estudio. Los valores de AUC de los datos de entrenamiento y validación se estimaron por encima de 0,86, que de acuerdo a los parámetros establecidos por Araújo & Guisan (2006) indican que los modelos obtenidos aquí, son clasificados como buenos (*G. bogotensis*, *G. cyperoides*, *G. gertii*, *G. krauseii*, *G. longifolia* y *G. vaginata*) a excelentes (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis* y *G. equisetoides*) y están altamente descriptos por las variables utilizadas. Los valores de OR_{MTP} indican también que los modelos no estuvieron sobre ajustados debido a que presentan valores comprendidos entre 0,03-0,13.

A través de los análisis presentados se detectaron áreas potencialmente idóneas para las nueve especies de *Galianthe* de distribución restringida. Los modelos obtenidos identificaron también, áreas idóneas fuera de sus rangos de distribución actual e histórico que son adecuadas para la conservación de las especies amenazadas. Estas áreas detectadas son hábitats donde se encuentran distribuidas muchos de los géneros del clado *Spermacoce*, como *Hexasepalum*, *Diodia*, *Ernodea*, *Spermacoce* y *Mitracarpus* (Dessein, 2003); razón por la cual, las especies aquí estudiadas podrían desarrollarse adecuadamente en estos hábitats.

Asimismo, los diferentes modelos de circulación global, bajo escenarios climáticamente optimistas mostraron que solo siete especies (*G. aurelii*, *G. bogotensis*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides*, *G. equisetoides*, *G. krauseii*, *G. longifolia*) mantendrían sus hábitats actuales; sin embargo, los hábitats de dos especies (*G. gertii* y *G. vaginata*), serian sensibles a estas condiciones. Por otro lado, bajo un escenario climáticamente severo, sólo dos especies (*G. bogotensis* y *G. equisetoides*) mantendrían sus hábitats actuales, mientras que las condiciones climáticas futuras afectarán las áreas de siete especies, llegando las mismas a desaparecer.

Si bien los diferentes escenarios futuros muestran las pérdidas de hábitats para alguna de las especies, fue posible detectar áreas igualmente idóneas fuera de su rango de distribución histórica. Las áreas más estables para *G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. cyperoides* y *G. krauseii*, se ubican en Paraná (Brasil) y en las sabanas del centro-este de Uruguay; y en las zonas templados del sur-este de los EEUU para *G. equisetoides* y *G. longifolia*.

Para las especies de *Galianthe*, se observó que en las últimas décadas los ambientes se enfrentaron a grandes modificaciones, principalmente relacionados a la expansión agrícola por plantación de monocultivos sobre las sabanas, como también por alteraciones antrópicas provocadas por avances de poblados, lo cual llevó a que 23 especies del género se encuentren hoy amenazadas (Capítulo 4); entre estas se encuentran las entidades aquí tratadas, que presentan una distribución reducida, de baja densidad poblacional, además de tener especificidad por un determinado hábitat. Si bien el efecto del cambio climático no será homogéneo en todos los taxones, ni en todas las zonas geográficas, esto dependerá de la tolerancia fisiológica de cada

organismo (Beaumont & Hughes, 2002). Las reducciones y/o pérdida de los hábitats causadas por los cambios climáticos también fue registrado en especies del género *Lessingianthus* (Asteraceae) que habitan ambiente de pastizales y que presentan características similares a las especies de género (Angulo *et al.*, 2021). A pesar de la pérdida de hábitat que enfrentan las especies amenazadas de *Galianthe*; se pudo detectar zonas estables e idóneas en las cuales las especies podrían permanecer en el futuro bajo diferentes escenarios de cambio climáticos

Si bien los modelos de distribución actuales y futuros aquí obtenidos, basados en variables climáticas (temperaturas y precipitaciones), mostraron un buen rendimiento sería adecuado comparar estos modelos, con otros que tengan en cuenta variables edáficas y topográficas, ya que son significativamente importantes para la distribución de plantas en general (Garfías *et al.*, 2013; López-Sandoval *et al.*, 2015; Nuñez-Penichet *et al.*, (2016); etc.) y para las especies aquí tratadas en particular. Además, es conveniente tener en cuenta estos resultados que indican las áreas más estables desde el punto de vista de diferentes escenarios climáticos, para poder implementar correctas estrategias de conservación actuales y futuras con el fin de asegurar la supervivencia de las especies amenazadas de *Galianthe*, como así también la de las especies que presentan similares hábitats.

CONCLUSIÓN

- Los modelos de distribución actuales y futuros obtenidos para las nueve especies amenazadas mostraron buen rendimiento, como lo indican las métricas de validación AUC y ROC.
- Las variables más importantes de los modelos de nicho ecológico actual (climático) son derivadas de la temperatura y la precipitación.
- La evaluación de los modelos bajo un escenario climático optimista, muestran que los hábitats de siete especies (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. krauseii*, *G. cyperoides*, *G. bogotensis*, *G. longifolia*, y *G. equisetoides*) se mantienen conservados; sin embargo, bajo un escenario más severo los mismos solo mantendrían sus condiciones para la supervivencia de dos especies (*G. bogotensis* y *G. equisetoides*), mientras que las restantes tenderían a perderlo.
- Se detectaron áreas climáticamente similares y estables para el establecimiento de las especies fuera de sus rangos distributivos conocidos. Dichas áreas se encuentran ubicadas principalmente en Paraná (Brasil) y en las sabanas del centro-este de Uruguay. Debido que el área de estudio abarca todo el continente americano, los modelos también detectan áreas climáticas similares en el sur-este de los EEUU.
- Las congruencias de los diferentes modelos de circulación global de cambio climático indican que los hábitats donde se encuentran distribuidas las especies amenazas podrían ser afectados en un futuro cercano (bajo escenarios de cambio climático severo), llevando a la desaparición de las especies, principalmente por las modificaciones de los patrones de precipitación y temperatura.

CAPÍTULO 6

**TIEMPOS DE DIVERGENCIA, RECONSTRUCCIÓN
DE ÁREAS Y ESTADOS DE CARACTERES
ANCESTRALES**

CAPÍTULO 6

TIEMPOS DE DIVERGENCIA, RECONSTRUCCIÓN DE ÁREAS Y ESTADOS DE CARACTERES ANCESTRALES

Resumen:

La biogeografía histórica busca comprender los patrones de diversificación de grupos de organismos vivos en un contexto histórico, es decir, entender los mecanismos de aislamiento geográfico, de dispersión y extinción que expliquen la actual distribución de las especies a partir de eventos geológicos, biológicos y ecológicos pasados. La reconstrucción de esta "historia" se basa en el conocimiento de las relaciones filogenéticas de un grupo particular de organismos y sus áreas de distribución actuales. En este capítulo se estudia la historia biogeográfica de *Galianthe* a través de una filogenia molecular datada. Se reconstruyen áreas ancestrales teniendo en cuenta dos escalas de estudio, una mayor (Ecorregiones) y otra menor (ambientes preferenciales) a través de análisis RASP (reconstruir estado ancestral en filogenia). Por otro lado, se reconstruyen estados ancestrales de algunos caracteres morfológicos de importancia ecológica y taxonómica, mediante Mesquite. Los resultados indican que el ancestro de *Galianthe* se originó en los bosques húmedos (amazónicos y Mata atlántica) hace 8,2 Ma (Mioceno medio), con la posterior diversificación y colonización (Plioceno – Pleistoceno) de los principales clados hacia los ambientes circundantes como las áreas abiertas (Cerrado, Pampa y Chaco) y los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). La dispersión temprana de las especies, junto con los diversos eventos geológicos y climáticos (las transgresiones marinas - Mar Paranaense, ascenso de los Andes, el enfriamiento y la aridificación durante el Mioceno entre otras), probablemente fueron responsables de la diversificación de los clados más recientes. Este estudio ayuda a comprender la historia biogeográfica de un grupo principalmente herbáceo de plantas neotropicales, y es el primer estudio a nivel genérico dentro de Spermaceae que provee un enfoque histórico esencial para el entendimiento de la evolución tanto de rasgos geográficos, morfológicos y ecológicos.

Palabras claves: Ambiente, ecorregiones, Neotrópico, Mioceno, Estados y Caracteres

INTRODUCCIÓN

Las reconstrucciones biogeográficas históricas basadas en filogenia, son ahora una forma importante de iluminar la historia evolutiva de los organismos en el espacio y el tiempo. El enorme crecimiento de los estudios biogeográficos, se debe a la rápida acumulación de datos filogenéticos durante las últimas décadas. En la última década, se han utilizado enfoques basados en modelos y eventos para inferencias biogeográficas, lo cual han ampliado el repertorio de herramientas más allá de la parsimonia al examinar hipótesis en competencia de la evolución del carácter (Pagel & Meade, 2006; Maddison & Maddison, 2019). Estas innovaciones pueden ayudar a comprender cómo y cuándo evolucionaron los organismos y ofrecer conocimientos sin precedentes sobre la evolución de los organismos en general (Hickerson *et al.*, 2010).

Se han sugerido dos orígenes para la familia Rubiaceae en América. Por un lado, se piensa que las especies neotropicales se habrían originado durante la separación de Gondwana (Gentry, 1982; Raven & Axelrod, 1974). Esta idea posee una serie de implicaciones, como ser (a) que el origen del grupo tiene una edad aproximada de 100 Ma (Raven & Axelrod, 1974) y, (b) que los linajes paleo y neotropicales son recíprocamente monofiléticos (Pennington & Dick, 2004). Sin embargo, el primer registro fósil de Rubiaceae data del Eoceno temprano (Roth & Dilcher, 1979), lo cual indica que Rubiaceae es una familia relativamente joven caracterizada tanto por una rápida diversificación como por una radiación adaptativa. En contraste, otra hipótesis propone un origen “boreotropical”, en donde los taxones sudamericanos derivan de linajes del norte, por lo que la divergencia entre los grupos del Paleo y Neotrópico se habría producido hace 40 y 50 Ma (durante el Eoceno temprano), lo que favoreció un fuerte intercambio de elementos florísticos tropicales (Antonelli *et al.*, 2009).

Existen en general pocos trabajos que busquen entender la historia biogeográfica de un taxón dentro de Rubiaceae (Malcomber 2002, *Gaertnera*; Nepokroeff *et al.*, 2003 Hawaiian *Psychotria*; Alejandro *et al.*, 2005, *Mussaenda*; Nie *et al.*, 2005, *Kellogia*; Tosh *et al.*, 2013, *Ixora*) en especial en aquellos que presentan hábito herbáceo y con una distribución Neotropical, como los pertenecientes a Spermaceae. Bremer & Eriksson (2009), postulan por primera vez que la tribu Spermaceae tiene un origen Eoceno tardío y que posiblemente se diversificó durante el Oligoceno y el Mioceno. Posteriormente, Janssens *et al.*, (2016), con el propósito de entender el origen y evolución de las herbáceas endémicas de Madagascar, postularon que la tribu tuvo su origen en África y/o América tropical a su vez, confirman los resultados de datación de Bremer & Eriksson (2009), para la tribu. Asimismo, los autores mencionan que el ancestro del clado *Spermaceae* se originó en el Neotrópico en el Mioceno temprano.

Desde este punto de vista, *Galianthe* resulta un taxón interesante a evaluar, ya que es un género estrictamente Neotropical y aparentemente de reciente diversificación, por lo tanto, los eventos más recientes que habrían modelado los paisajes actuales podrían haber operado activamente en la

diversificación del género. A su vez, la diversidad de caracteres morfológicos encontrados en las especies, junto con la distribución variable y el hábitat ocupado por los taxones, indica que es necesario evaluar mediante las reconstrucciones de estados de caracteres ancestrales los diferentes clados de *Galianthe*, en busca de sinapomorfías morfológicas.

Por los antecedentes presentados y por las nuevas evidencias obtenidas en esta tesis, los objetivos de este capítulo son: (1) calibrar en el tiempo el árbol filogenético de *Galianthe*; (2) estimar las áreas ancestrales de los diversos linajes y eventos más importantes para la radiación del género; (3) estimar el ambiente ancestral de los diferentes linajes; y (4) buscar sinapomorfías mediante la reconstrucción de estados ancestrales de rasgos morfológicos de los diferentes clados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis de tiempo de divergencia.

Como no se conocen abundantes fósiles para el clado Spermacoce (Graham, 2009; Martínez-Millan, 2010), para estimar las edades de los nodos dentro *Galianthe*, se utilizó la datación proveniente de un árbol calibrado a partir de seis fósiles bien identificados y datados para los principales linajes de Rubiaceae a partir del trabajo Janssens *et al.* (2016).

Los tiempos de divergencia molecular fueron estimados a partir del conjunto de datos ITS-ETS (Capítulo 4) con un modelo de reloj relajado log normal bayesiano no correlacionado implementado en el paquete BEAST versión 2.6.2 (Drummond *et al.*, 2012). El análisis BEAST incorporó el mismo modelo de sustitución utilizado en la reconstrucción filogenética, un árbol de inicio aleatorio y un proceso de especiación de Yule. Para obtener edades absolutas, se utilizaron distribuciones de edad anterior log normales en el nodo calibrado, siguiendo los mismos parámetros de datación realizado por Janssens (media = 0.5 y stdev = 1.0). La raíz se calibró a 15,31 ma (offset = 7.0, media = 0.5 y stdev = 1.0), para clado Spermacoce.

El archivo BEAST se generó en BEAUti v.1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012), se implementaron dos ejecuciones independientes de MCMC durante 100 millones de generaciones, con muestreos de parámetros cada 5000 generaciones. Los gráficos de series de tiempo de todos los parámetros se analizaron en Tracer v. 1.6 (Rambaut *et al.*, 2014) para verificar tamaños de muestra efectivos adecuados (ESS > 200) y la convergencia de la probabilidad del modelo y los parámetros entre cada ejecución. Los árboles se combinaron en Log Combiner v. 1.6.1 (Drummond & Rambaut, 2007), estableciendo el quemado en un 20% de las muestras iniciales de cada ejecución de MCMC. Después del quemado, las muestras se resumieron utilizando la opción del árbol de credibilidad máxima del clado (MCC) en Tree Annotator v. 1.6.1 (Drummond

& Rambaut, 2007). El árbol de MCC se visualizó como un cronograma con edades medias e intervalos de edades de nodos “95% highest posterior density (HPD)”, y se visualizó con FigTree versión 1.5.4 (Drummond & Rambaut, 2007).

Inferencias de áreas ancestrales

Se estimó el rango ancestral de los nodos filogenéticos y los eventos históricos que podrían evocarse para explicar el patrón de diversificación del género. Estos análisis se realizaron empleando un marco de máxima verosimilitud utilizando el software RASP (“Reconstruct ancestral state in phylogenies”) version 4.0 (Yu *et al.*, 2020). Se usó como árbol de entrada, el árbol datado proporcionado por BEAST con solo un individuo por especie, junto a la matriz de áreas, utilizando como base de datos las distribuciones de las especies. El análisis se ejecutó utilizando los seis modelos disponibles en BioGeoBEARS (BioGeography with Bayesian Evolutionary Analysis; Matzke, 2013): Se probaron seis modelos de evolución que incorporan distintivamente la vicarianza, la dispersión y la extinción a lo largo de la cladogénesis, de la siguiente manera: (1) Dispersión-Extinción-Cladogénesis (DEC), (2) DEC + especiación por evento fundador (“jump”; DEC + J), (3) Análisis de dispersión-vicarianza (DIVALIKE), (4) DIVALIKE + J, (5) Inferencia bayesiana de biogeografía histórica para áreas discretas (BAYAREALIKE), y (6) BAYAREALIKE + J. Posteriormente se seleccionaron los modelos que mejor se ajustaban a las ponderaciones del Criterio de información de Akaike (AICw- “AIC weight ratios”).

Delimitaciones de las áreas

Los análisis biogeográficos se realizaron en dos escalas geográficas: Mayor (Ecorregiones-Neotropical) y Menor (Ambientes preferenciales). Para el análisis a escala mayor, las áreas geográficas fueron codificadas siguiendo a Morales *et al.* (2019) (Fig. 6.0). Se determinaron seis áreas geográficas de acuerdo a las distribuciones de las especies: A= Bosques húmedos Amazónicos y Mata Atlántica, B= Cerrado, C=Sabanas del Cono Sur, D= Chaco, E= Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) y F=Pampa. El segundo análisis se centró exclusivamente en la diversificación de taxones por ambientes preferenciales de las especies, es decir donde se encuentran con mayor frecuencia. Se determinaron tres áreas: A= interior de bosques, húmedos, con poca o nula exposición al sol, B= sabanas y pastizales abiertos, con exposición directa al sol, y C= ambientes secos y rocosos (Apéndice IX).

Reconstrucción de estados de caracteres ancestrales

Se analizaron 9 caracteres (Tabla 6.0), de todas las especies que se encuentran secuenciadas. Los estados de carácter se determinaron para los taxones a partir de observaciones directas de material *in vivo*, de ejemplares de herbario, de material conservado en FAA, mediante fotografía o bien con los datos disponibles en la literatura (Cabral, 2002). Se seleccionaron los caracteres que son variables, potencialmente informativos y cualitativos. La reconstrucción del estado del carácter ancestral se llevó a cabo con el criterio ML en Mesquite v. 3.61 (Maddison & Maddison, 2019), bajo el modelo de parámetro de estado (modelo Mk1) de Markov (Mk1; Schluter *et al.*, 1997), en el árbol de consenso de mayoría del conjunto de datos total combinado generado por BI.

Tabla 6.0. Caracteres y estado de carácter morfológicos seleccionados para su mapeo y reconstrucción de máxima verosimilitud de sus estados ancestrales.

N°	Carácter	Estados de Carácter		
		Estado 0	Estado 1	Estado 2
1	Porte	Herbácea	Sufrútice	
2	Forma de crecimiento	Decumbente	Erecto	
3	Ubicación de la inflorescencia	Sólo en eje principal	En todos los ejes	
4	Estructura de la Inflorescencias	Cimoidal	Tirsoide	Espiciforme
5	Xilopódio	Ausente	Presente	
6	Braquiblastos	Ausente	Presente	
7	Heterostilía	Ausente	Presente	
8	Dehiscencia de los carpelos del fruto	Carpelos indehiscentes o Mericarpos	Carpelos dehiscentes o Valvas	
9	Tipo de semilla	Semilla rolliza	Semilla complanada	

RESULTADOS

Estimaciones de edades

Las estimaciones de los tiempos de divergencia bayesiana indican que el ancestro en común de *Galianthe* y su grupo hermano *Schwendenera* diversificó acerca de los 12,8 millones de años (Ma), en el Mioceno Temprano. Para *Galianthe* la diversificación fue estimada en 8,2 Ma (HPD 95%: 7,02-12,57 Ma) y los complejos de especies dentro del mismo, en el Plioceno-Pleistoceno. Las edades estimadas para los diferentes clados dentro de *Galianthe* fueron: Clado I en 3,97 Ma (HPD 95%: 1,36-7,54 Ma) en el Plioceno medio, clado II en 5,23 Ma (HPD 95%: 2,91-8,44 Ma) y el clado III en 5,52 Ma (HPD 95%: 3,37-8,19 Ma), ambos en el Plioceno Temprano Fig. 6.1. Para observación de edades medias e intervalos de edades de nodos “95% highest posterior density (HPD)” ver Apéndice X.

Selección de modelos en las estimaciones de rango ancestral

Los análisis realizados con BioGeoBEARS a escala mayor recuperaron DEC como el modelo más adecuado para explicar la diversificación de *Galianthe* (LnL = -99,32 AICwt = 0,75; Tabla 6.1), considerando distintos eventos evolutivos, como la dispersión, vicarianza y extinción. La estimación de rango ancestral enfocada en los análisis a escala menor recuperó que el modelo DEC + J se ajusta mejor a los datos (LnL = -32,06, AICwt = 0,44; Tabla 6.2), favoreciendo escenarios de dispersión-vicarianza.

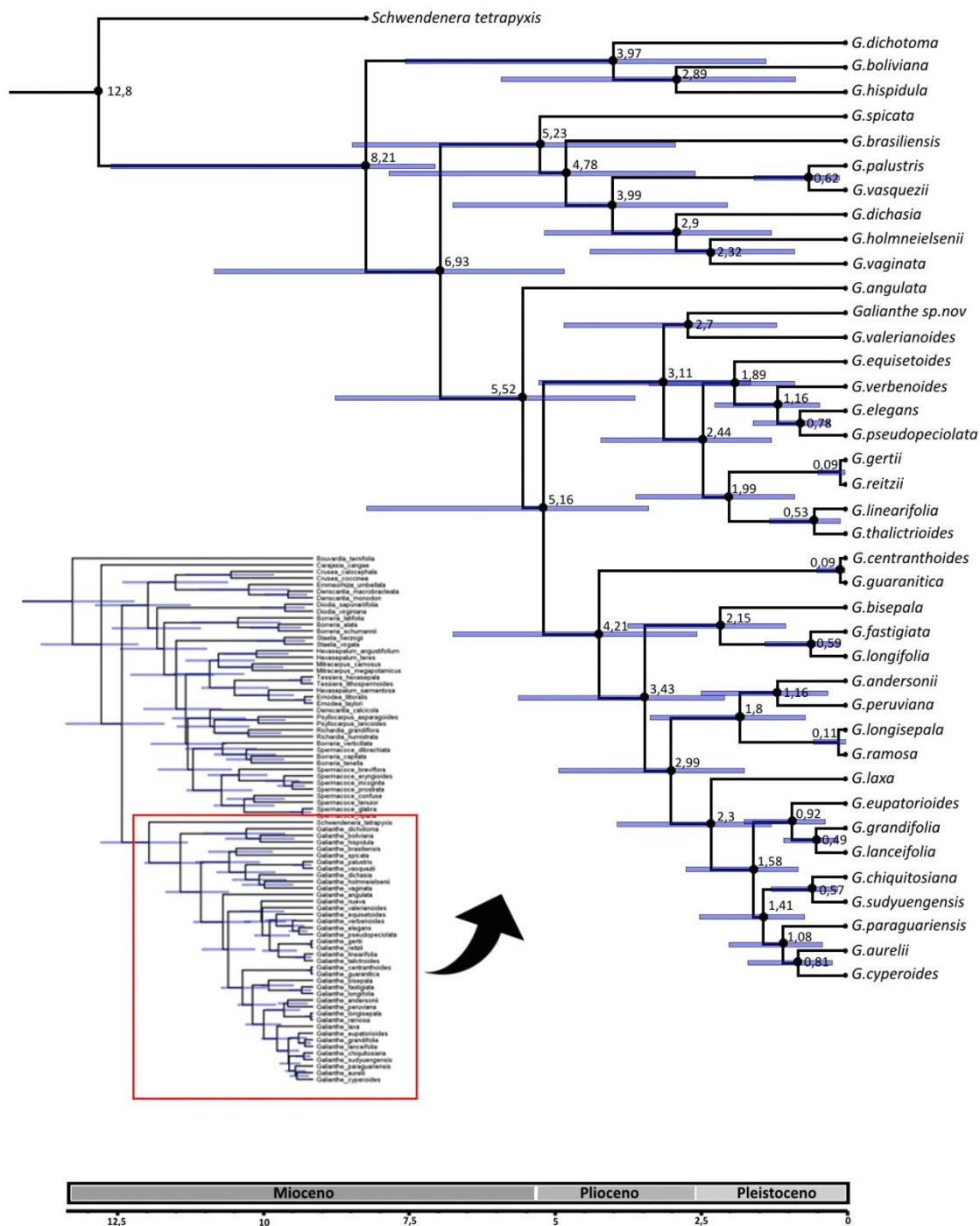


Figura 6.1. Filograma del conjunto de datos combinado (ITS-ETS) de las especies de *Galianthe*. Las edades estimadas se presentan en millones de años (Ma) y los intervalos de confianza del 95% se dan en los nodos. El recuadro rojo pertenece al género en estudio.

Tabla 6.1. Resultados de los seis modelos biogeográficos implementados por BioGeoBEARS en la estimación del rango ancestral de *Galianthe* a escala mayor (Ecorregiones-Neotropical). Los ajustes de modelos alternativos se compararon utilizando valores AIC y AICwt. El modelo (DEC) fue el que mejor se ajusta a los datos, se resalta el mismo en negrita. Abreviaciones: *d* se refiere a la tasa de adición de rango/dispersión; *e*, a la tasa de contracción de rango/extinción; *j*, a la tasa de eventos fundadores.

Modelos	LnL	Parámetros	d	e	j	AIC	AICc_wt
DEC	-99.32	2	0.044	1.8e-08	0	203	0.75
DEC+J	-99.32	3	0.044	8.8e-09	1.0e-05	205.3	0.23
DIVALIKE	-104.6	2	0.052	2.0e-09	0	213.5	0.0038
DIVALIKE+J	-104.6	3	0.052	1.0e-12	0.0011	215.9	0.0012
BAYAREALIKE	-116.5	2	0.037	0.14	0	237.2	2.7e-08
BAYAREALIKE+J	-101.9	3	0.029	0.025	0.021	210.5	0.017

Tabla 6.2. Resultados de los seis modelos biogeográficos implementados por BioGeoBEARS en la estimación del rango ancestral de *Galianthe* a escala menor (Ambientes preferenciales). Los ajustes de modelos alternativos se compararon utilizando valores AIC y AICwt. El modelo (DEC + J) fue el que mejor se ajusta a los datos, se resalta el mismo en negrita. Abreviaciones: *d* se refiere a la tasa de adición de rango/dispersión; *e*, a la tasa de contracción de rango/extinción; *j*, a la tasa de eventos fundadores.

Modelos	LnL	Parámetros	d	e	j	AIC	AICc_wt
DEC	-40.85	2	0.034	1.0e-12	0	86.03	0.0002
DEC+J	-32.06	3	0.0063	1.0e-12	0.052	70.79	0.44
DIVALIKE	-37.05	2	0.039	1.0e-12	0	78.43	0.0097
DIVALIKE+J	-32.18	3	0.0085	1.0e-12	0.052	71.03	0.39
BAYAREALIKE	-54.66	2	0.043	0.12	0	113.6	2.2e-10
BAYAREALIKE+J	-33.11	3	0.0046	1.0e-07	0.056	72.88	0.16

Diversificación a mayor escala (Neotrópico)

Los análisis biogeográficos obtenidos a partir del modelo DEC, muestran a los bosques húmedos (Amazonas + Mata Atlántica) como las áreas ancestrales más probables (A=70%) para el ancestro de *Galianthe* y su grupo hermano *Schwendenera tetrapyxis*. Para *Galianthe*, se estimó que el área ancestral (AE= 64%) correspondiente a los bosques húmedos y BSEN, fueron las áreas más probables para su origen. (Fig. 6.0, 6.2).

Para los clados menores dentro de *Galianthe*, se identificaron tres posibles áreas ancestrales: clado I (nodo 8), presentó a los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) con una mayor probabilidad (E=60%) de representar el área ancestral. Para los clado II (nodo 9) y III (nodo 4), se estimó que las áreas más probables (A=97%, 95%) han sido los bosques húmedos. A su vez, dentro del clado III, se muestra que las áreas como el Cerrado, Pampa y los BSEN fueron posiblemente las áreas ancestrales más probables registradas para los linajes menores. (Fig. 6.2).

Por otro lado, el análisis indica que la dispersión y la varianza fueron los principales mecanismos de diversificación del género. Los movimientos de dispersión entre las áreas se produjeron principalmente desde los bosques húmedos como la amazonia y la mata atlántica (A), hacia las demás áreas, principalmente al cerrado (B), Chaco (D), Pampa (F), Sabanas de cono sur (C) y los BSEN (E). También se registraron movimientos menores, principalmente de los BSEN hacia las áreas circundantes. (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Resultados del análisis a escala mayor (Ecorregiones). Estimación de distribuciones entre áreas y especiaciones en cada una.

Rango de distribución	Modelo DEC		
	Dispersión de	Dispersión a	Número de especiación dentro de cada área
A- Bosques húmedos (Amazonas y Mata Atlántica)	20	2	24
B- Cerrado	2	10	8
C- Sabanas del Cono sur	1	3	1
D- Chaco	0	4	0
E- Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN)	4	3	6
F-Pampa	0	4	0

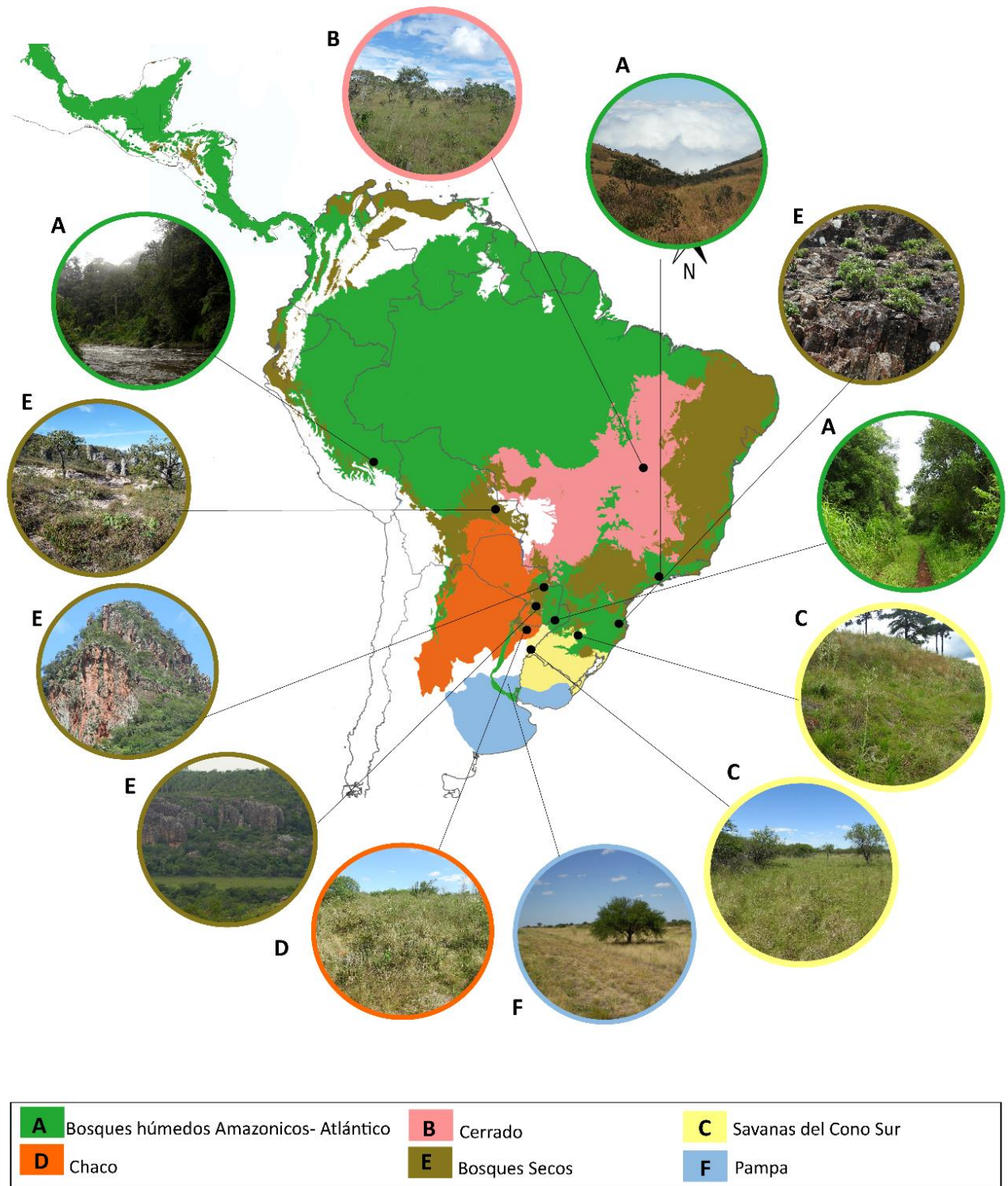


Fig. 6.0. Ecorregiones del Neotrópico (Morales *et al.*, 2019) donde se encuentran distribuidas actualmente las especies. Usadas para determinar las probables áreas ancestrales de *Galianthe* a escala mayor.

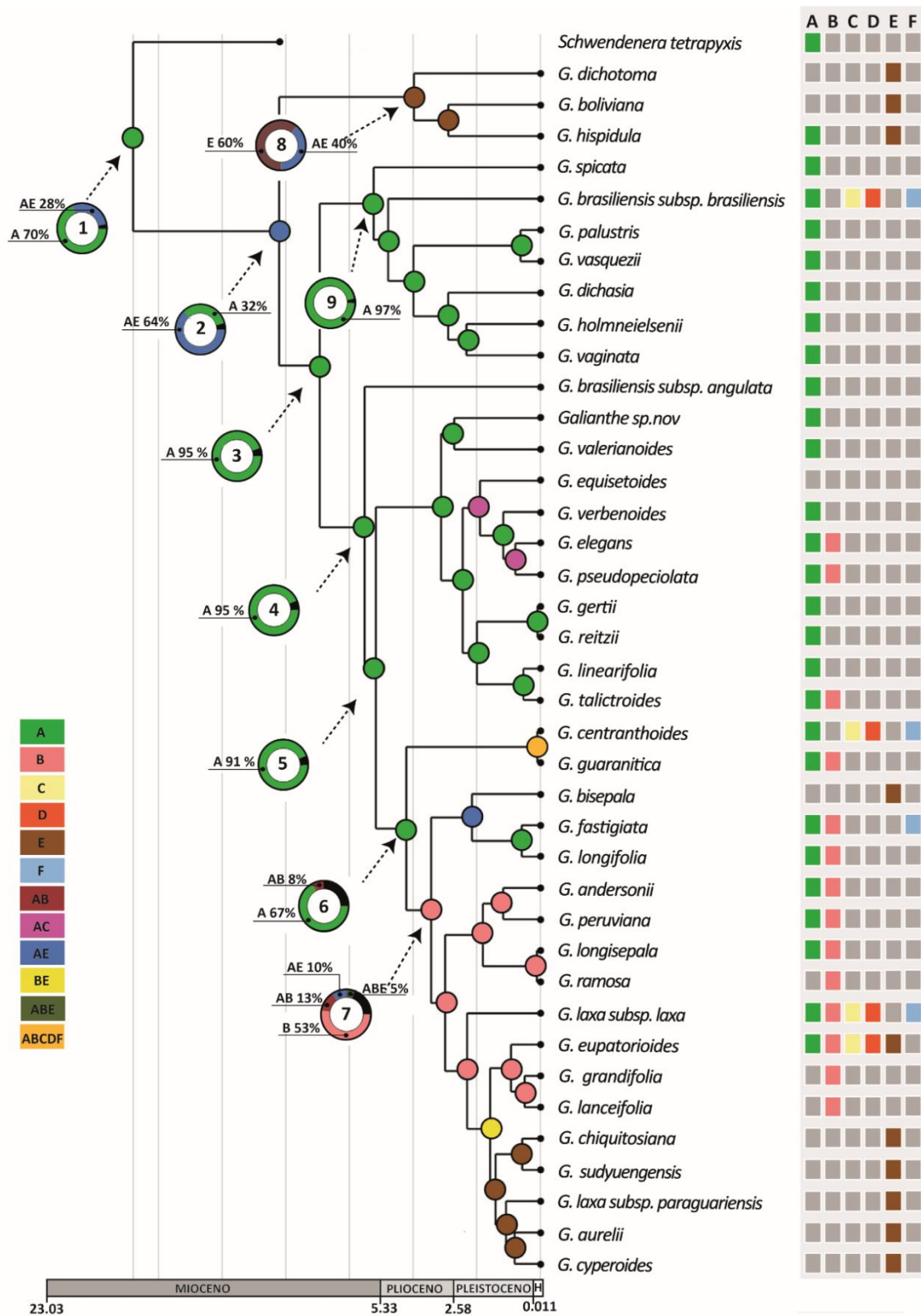


Figura 6.2. Rangos ancestrales de *Galianthe* y de linajes menores estimados por el modelo DEC en el análisis a escala mayor. Los colores de los nodos representan el área ancestral más probable (probabilidades estimadas de rangos ancestrales) y las cuadrículas terminales representan las distribuciones actuales de las especies. Abreviatura: H=Holoceno.

Diversificación a menor escala (Ambientes preferenciales)

Los análisis biogeográficos obtenidos a partir del modelo DEC + J, muestran al interior de bosques (A) como el área ancestral más probable para el ancestro en común de *Galianthe* y su grupo hermano *Schwendenera* (nodo 1), como también para *Galianthe* (nodo 2). Los principales clados dentro del género muestran diferentes áreas ancestrales estimadas. Para el clado I (nodo 8), el área ancestral más probable (C=65%) fue el de ambientes rocosos. Para el clado II (nodo 9), y clado III (nodo 4) se estima que el interior de bosque fue el área ancestral más probable (A= 100%) (Fig. 6.3).

A su vez, el modelo indicó que los movimientos de dispersión entre las áreas se produjeron principalmente desde los ambientes de sabanas hacia los ambientes rocosos e interior de bosques y viceversa. Por otro lado, se estimó que el mayor número de especiación se produjo dentro de las áreas abiertas de sabanas y pastizales. (Tabla 6.3)

Tabla 6.3. Resultados del análisis a escala menor (Ambientes preferenciales). Estimación de distribuciones entre ambientes y especiaciones en cada uno.

Modelo DEC+J			
Rango de distribución	Dispersión de	Dispersión a	Número de especiación dentro de cada área
A- Interior de bosques húmedos	2	2	8
B- Pastizales	5	1	18
C- Sobre rocas	1	5	6

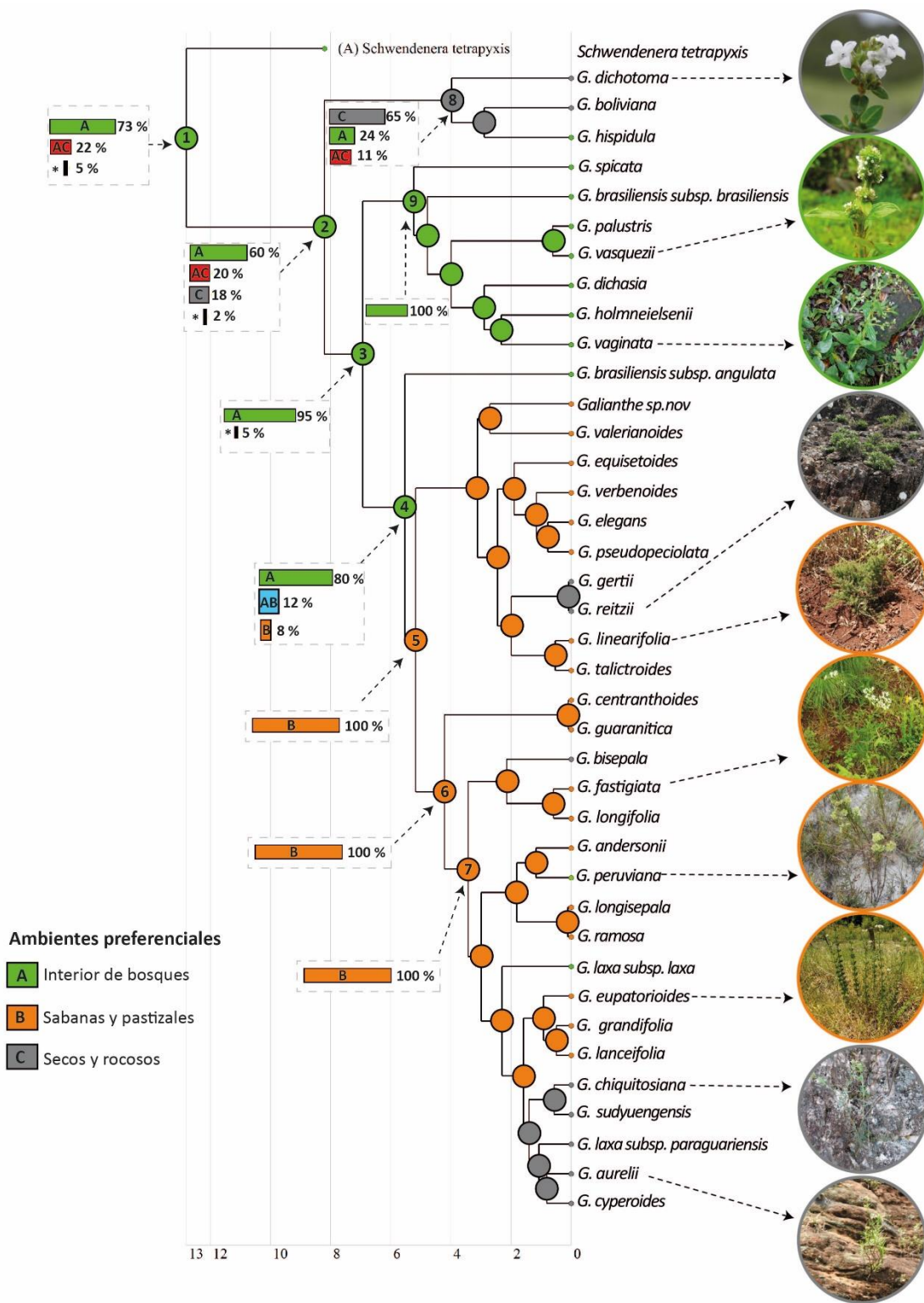


Figura 6.3. Rangos ancestrales de *Galianthe* y de clados menores estimados por el modelo DEC + J en el análisis a escala menor. Los colores de los nodos representan el área ancestral más probable (probabilidades estimadas de rangos ancestrales) y los ambientes preferenciales de las especies. * = Áreas menores al 5%. Abreviaturas=A, interior de bosques; B, ambientes abiertos; C, ambientes rocosos, secos.

Reconstrucciones del estado de carácter ancestral

La reconstrucción del estado ancestral para el porte y la presencia del xilopodio (Fig. 6.4), reveló que el porte herbáceo fue el estado de carácter ancestral más probable, con un cambio hacia sufrútice en el ancestro del clado II y III, con reversiones hacia el estado ancestral en *G. palustris*, *G. vasquezii*, *G. dichasia* y *G. vaginata*). La ausencia de xilopodio se reconstruye como el estado más probable para el ancestro de *Galianthe*, al igual que para los ancestros del clado I y II. Dentro del clado III ocurrieron al menos 19 cambios entre los estados. (Apéndice XI).

La forma de crecimiento erecta se reconstruye como estado ancestral, con transiciones hacia el estado decumbente una vez en el ancestro del clado I y una vez dentro del clado II, con una reversión hacia el estado ancestral en *G. holmneisenii*. Por otro lado, la ausencia de braquiblastos se reconstruye como el carácter ancestral para *Galianthe*, con un cambio hacia la presencia de braquiblastos en el ancestro del clado III, dentro del cual ocurren al menos cuatro reversiones (*G. valerianoides*, *G. equisetoides*, etc.) (Fig. 6.5)

Con respecto a la ubicación de la inflorescencia en el eje de la planta, es de difícil reconstrucción para el nodo ancestral del género, como así también para determinar el estado de cada subclado. Lo que resulta en un carácter muy homoplásico con muchos cambios a lo largo de la historia evolutiva del grupo. De acuerdo al tipo de inflorescencia, la forma espiciforme fue el estado más probable para el ancestro de *Galianthe*, cambiando a cimoidal en el ancestro del clado I y a tirsoide en el ancestro del clado III. Dentro del clado II, ocurre un cambio a tirsoide en el ancestro de *G. vasquezii* y *G. palustris*, mientras que se da otro cambio en el ancestro común más reciente de *G. dichasia*, *G. vaginata* y *G. holmneisenii*, con una reversión al estado ancestral en esta última. Dentro del clado III, solo ocurre una reversión hacia inflorescencia espiciforme en *G. brasiliensis* subsp. *angulata*. (Fig. 6.6)

En cuanto a la heterostilia, se reconstruye a la presencia de dicho carácter como el estado ancestral. Dentro del clado I, ocurrió un cambio hacia la ausencia de heterostilia en *G. dichotoma* y de manera similar dentro del clado II en *G. spicata*, *G. holmneisenii* y el ancestro común de *G. palustris* y *G. vasquezii*. (Fig. 6.7)

El fruto con carpelos indehiscentes o mericarpos se reconstruye como el estado más probable del ancestro de *Galianthe*, cambiando a fruto con carpelos indehiscentes o valvas en el ancestro del clado III, con una reversión en *G. brasiliensis* subsp. *angulata*. La semilla rolliza fue el estado ancestral más probable para el ancestro, cambiando a complanada al menos cinco veces dentro del clado III. (Fig. 6.8). El patrón de evolución de los rasgos morfológicos seleccionados infirió que el antepasado de *Galianthe* fue una hierba (PP = 54 %), erecta (PP=91%), de hojas opuestas sin braquiblastos (PP=70 %), con inflorescencia espiciforme (PP= 52%), con heterostila presente (PP=97%), de fruto con carpelos indehiscentes (PP=100%) y semilla rolliza (PP = 93%). Las inferencias de los rasgos morfológicos ancestrales para los clados I, II y III se resumen en la Figura 6.9.

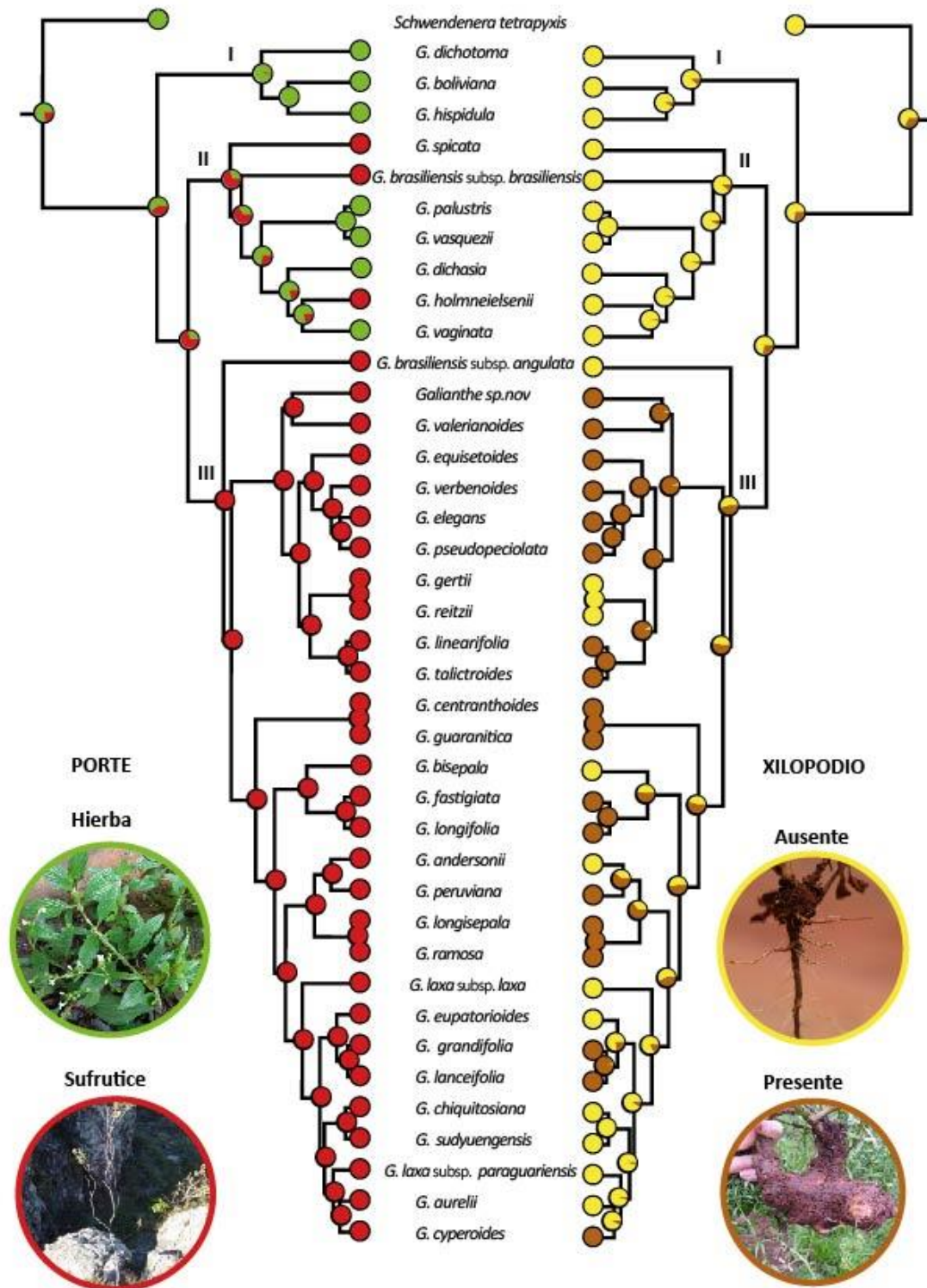


Figura 6.4. Reconstrucción ancestral Porte y Xilopodio (C1-C5) en *Gallianthe*. Los círculos en los nodos indican la probabilidad resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter. A ambos lados (en círculos) se ilustran los estados de caracteres. Abreviaturas: I, II y III clados.

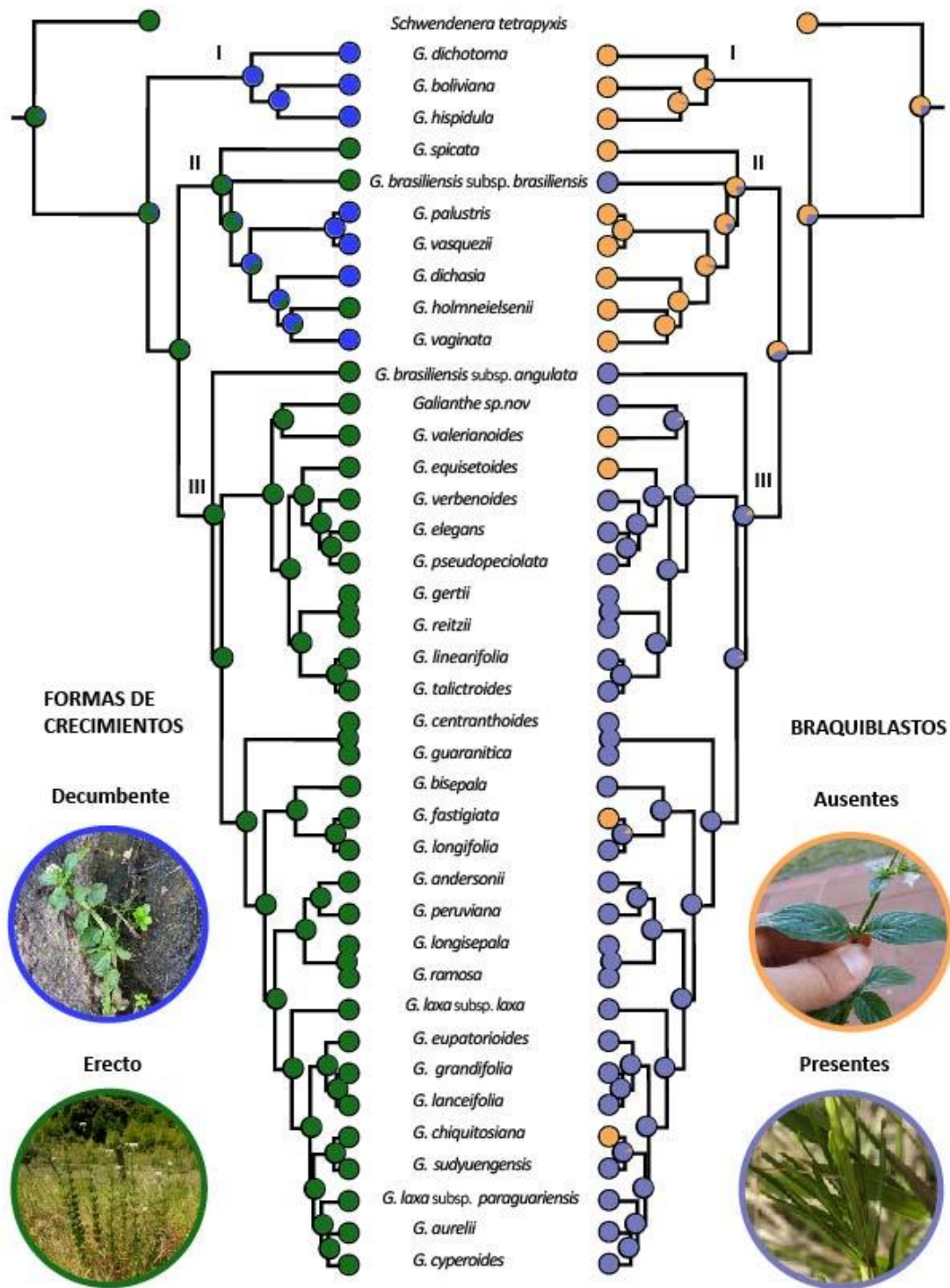


Figura 6.5. Reconstrucción ancestral forma de crecimiento y braquiblastos (C2-C6) en *Gallanthe*. Los círculos en los nodos indican la probabilidad posterior resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter. A ambos lados (en círculos) se ilustran los estados de caracteres. Abreviaturas: I, II y III clados.

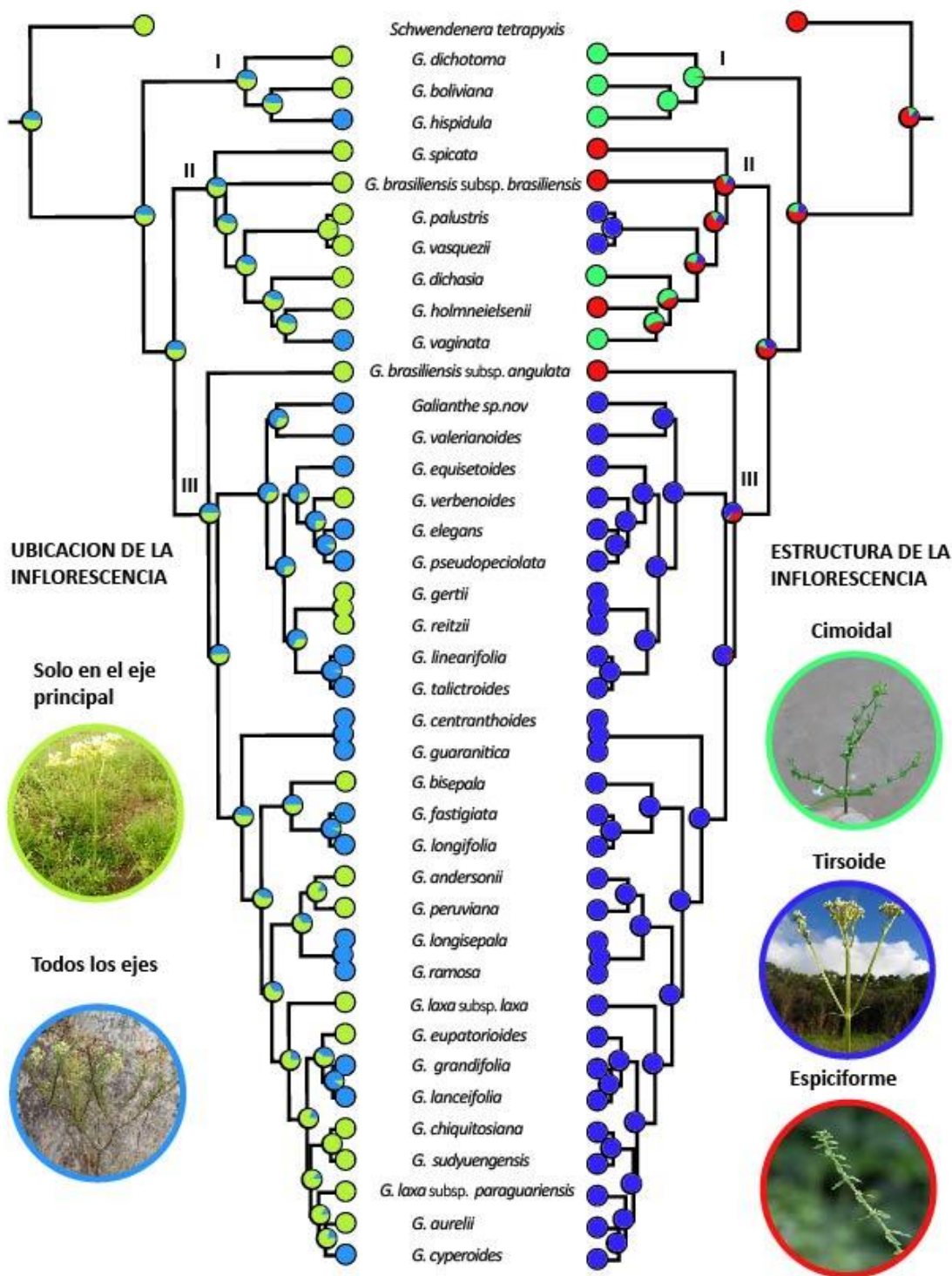


Figura 6.6. Reconstrucción ancestral de la ubicación de las inflorescencias y la estructura de Inflorescencia (C3-C4) en *Galianthe*. Los círculos en los nodos indican la probabilidad posterior resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter. A ambos lados (en círculos) se ilustran los estados de caracteres. Abreviaturas: I, II y III clados.

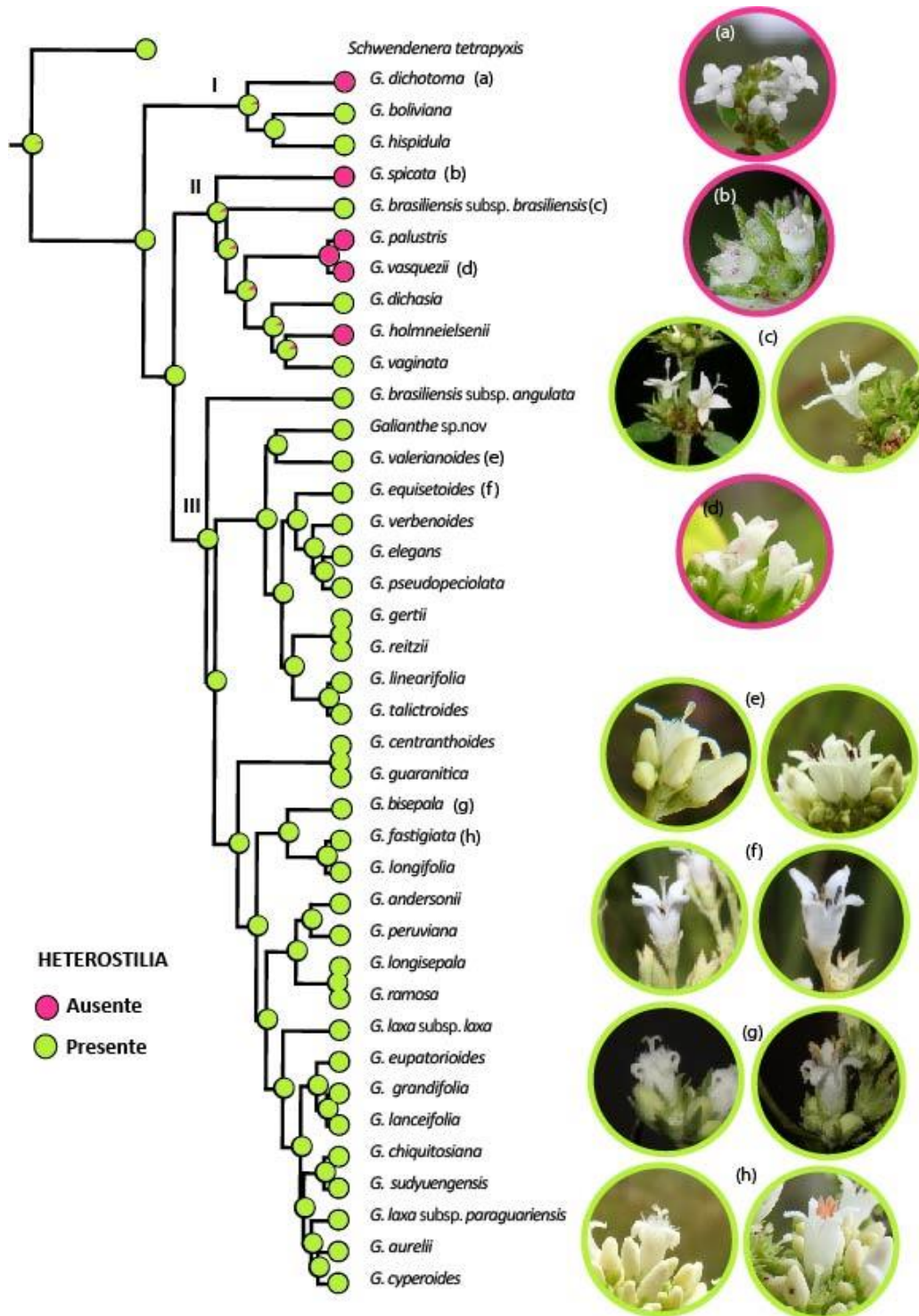


Figura 6.7. Reconstrucción ancestral del síndrome Floral (C7) en *Gallianthe*. Los círculos en los nodos indican la probabilidad posterior resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter. A ambos lados (en círculos) se ilustran los estados de caracteres. Abreviaturas: I, II y III clados.

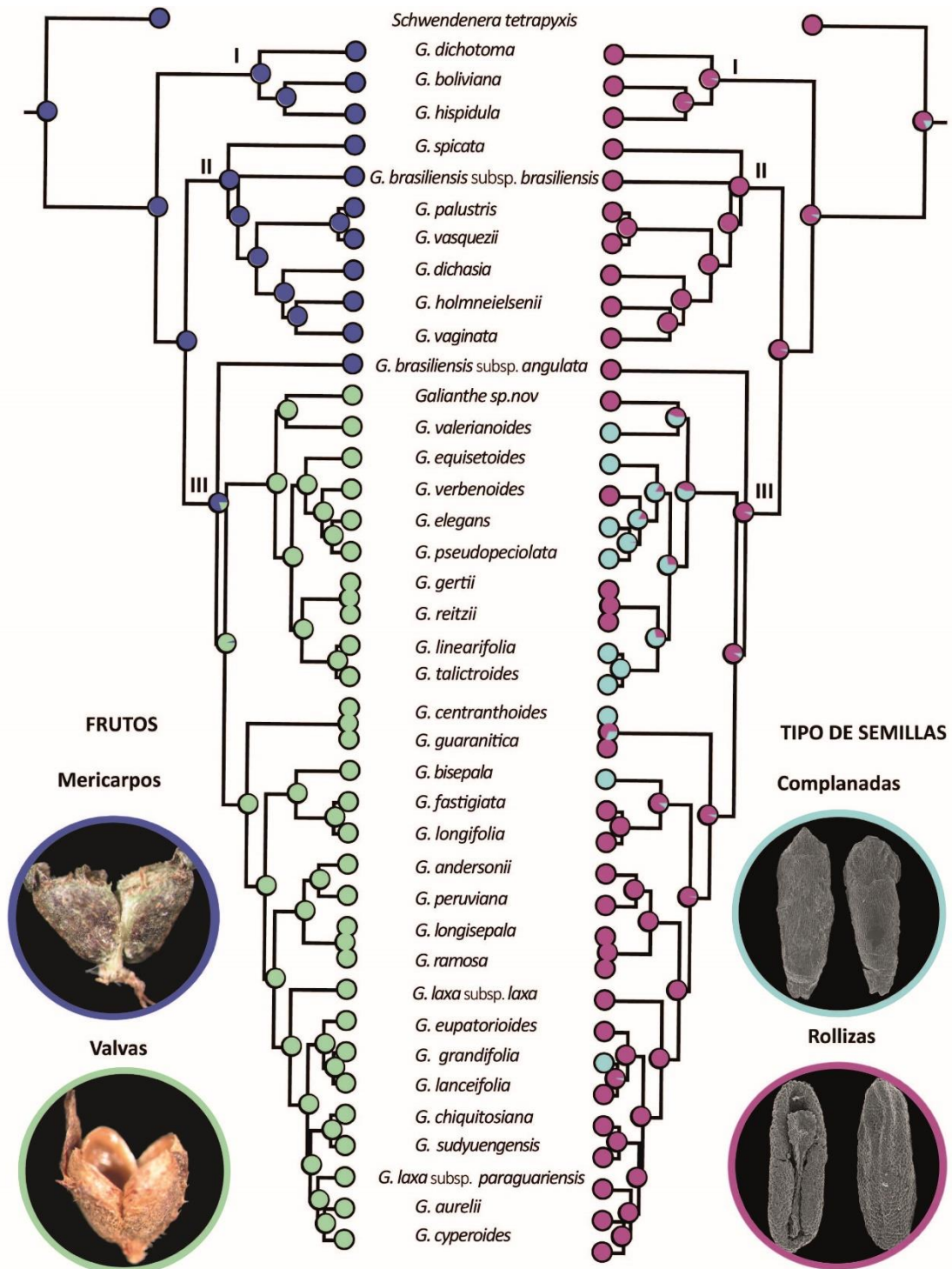


Figura 6.8. Reconstrucción ancestral del fruto y tipo de semillas (C8-C9) en *Galianthe*. Los círculos en los nodos indican la probabilidad posterior resultante del análisis y el color en las terminales representa su estado del carácter. A ambos lados (en círculos) se ilustran los estados de caracteres. Abreviaturas: I, II y III clados.

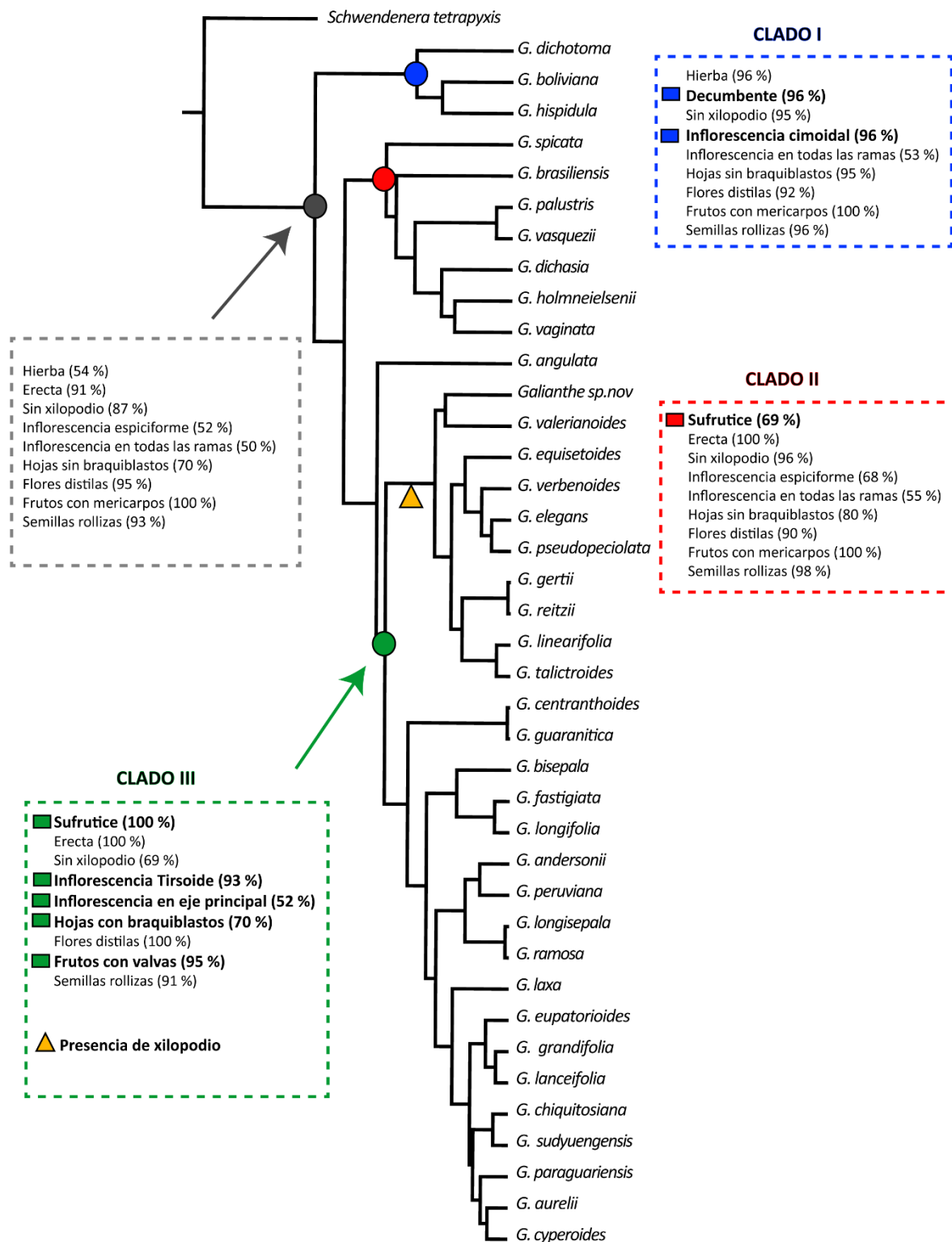


Figura 6.9. Resumen de los estados ancestrales de *Galianthe* y de los diferentes clados. Se muestran los principales cambios de cada uno de los clado I, II y III (resaltado con negrita y cuadrados de colores) a partir del estado ancestral.

DISCUSIÓN

Tiempos de divergencia y eventos en la región neotropical

El resultado de datación obtenido, es acorde a lo propuesto por Janssens *et al.*, (2016) para los linajes del clado *Spermacoce*, estimado hace 12,8 Ma. para el Mioceno Temprano.

De acuerdo a la datación molecular y la reconstrucción de áreas ancestrales, la diversificación de *Galianthe* comenzó en el Mioceno tardío (hace 8,21 myr, 95% HPD: 8,85-2,94) entre las ecorregiones de Bosques húmedos (Amazónicos y Mata Atlántica) y los BSEN. El origen de la diferenciación de los principales clados se produjo hace 5,23 Ma (Clado II) y 5,52 Ma (Clado III) en el Plioceno temprano en los Bosques húmedos; aproximadamente hace 3,97 Ma en el Plioceno medio (Clado I), en los Bosques Secos Estacionales Neotropicales. Esto es congruente con estudios previos de la flora neotropical, que indican que la flora sudamericana se desarrolló a lo largo del Paleógeno y el Neógeno (Van der Hammen, 1974), alcanzado la mayor diversidad de los primeros géneros de plantas modernas a principios del Mioceno (Hoorn *et al.*, 2010).

Los diferentes eventos, como las transgresiones marinas (Mar Paranaense) ocurrida en el Mioceno Medio-Superior (12,0-7,9 Ma) fue probablemente el evento vicariante más importante y responsable de la divergencia de los principales linajes del clado *Spermacoce*, entre estos, el ancestro de *Galianthe* y de sus principales linajes. Durante ese tiempo, se registró un período de calentamiento global que resultó en el Óptimo Climático del Mioceno Medio, que produjo el aumento de la temperatura y del nivel del mar (Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 2007). Posteriormente, durante la transición del Mioceno Medio al tardío, el Mar Paranaense formó una barrera entre el Escudo Brasileño y la región de los Andes (Pascual *et al.*, 1996; Donato *et al.*, 2003; Lovejoy *et al.*, 2006; Gross *et al.*, 2016). Con el fin del clima óptimo en el Mioceno superior hasta el Plioceno temprano, el drenaje del Mar Paranaense formó llanuras secas y posteriormente una Diagonal Seca en el sur de América del Sur (Marshall *et al.*, 1983; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). La orogenia en la cordillera de los Andes fue un proceso intermitente y episódico que comenzó en el Cenozoico, con eventos de elevación en los Andes meridionales del Paleoceno al Mioceno tardío (65-5 Ma), intercalando con un período de reposo desde el Eoceno tardío hasta el Oligoceno (37-28 Ma) (Ramos, 1989; Taylor, 1991), con el pico más intenso en el Mioceno tardío (11-7 Ma), convergiendo con el drenaje del Mar Paranaense (Irving 1975; Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Folguera *et al.*, 2011). Según algunos autores, los Andes (o la región occidental de la Amazonía) se mantuvo unido con el Bosque Atlántico en el Mioceno (por ejemplo, Costa, 2003; Batalha-Filho *et al.*, 2013). Pinheiro & Monteiro (2010) informaron que la gran orogénesis ocurrida en los Andes modificó progresivamente las condiciones climáticas del cerrado, secando la región y actuando como agente de vicarianza para muchas especies.

La última fase de la orogenia andina en el Plioceno tardío también causó la elevación de varios sistemas montañosos más antiguos, como las sierras Pampeanas y Subandinas (Taylor, 1991). Asimismo, durante el Plioceno-Pleistoceno, una pulsación tectónica afectó a la Serra do Mar, provocando el levantamiento final de la meseta brasileña central y su impacto en la configuración de las cadenas montañosas del este de Brasil en los últimos 5 Ma (Almeida, 1976; Werneck, 2011).

Más recientemente, las condiciones del Pleistoceno influyeron fuertemente en la diversificación de los linajes más recientes del género. En esta época ocurrieron varios ciclos de glaciaciones e interglaciaciones (Van der Hammen, 1974). Los avances y retrocesos de los glaciares resultaron en la expansión y retracción de ambientes áridos y húmedos, facilitando el movimiento de especies entre ellos (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011). Posiblemente algunas especies de *Galianthe* colonizaron el cerrado como resultado de un evento vicariante ca. 2 Ma en el Pleistoceno temprano, probablemente facilitado por la post-glaciación del Pleistoceno (Van der Hammen, 1974). Este patrón también ocurre en otros grupos de plantas para las cuales una diversificación reciente también fue influenciada por eventos del Pleistoceno (Souza *et al.*, 2013; Ribeiro *et al.*, 2014; Rando *et al.*, 2016).

Áreas ancestrales

El área ancestral de *Galianthe* y de los principales linajes (Clado II y III) fue estimada en los bosques húmedos amazónicos y Mata Atlántica. Para el clado I, el área ancestral corresponde a los BSEN. El modelo DEC, indicó que la dispersión y la vicarianza fueron los principales eventos que influyeron en la diversificación de los diferentes linajes del género. A su vez, demostró que hubo mayor dispersión desde los bosques húmedos hacia las demás áreas, principalmente al cerrado; como también otros eventos menores de dispersión hacia los bosques húmedos. En relación a la estimación de los ambientes ancestrales de los diferentes clados, el modelo DEC + J, estimó que el clado I se encuentra en ambientes rocosos y secos, el clado II en interior de bosques y ambientes húmedos, lo cual es coincidente con las estimaciones a escala mayor. Por otro lado, los análisis a escala menor, estiman que el área ancestral para el ancestro común más reciente de todas las especies de *G.* subgen. *Galianthe* fueron los ambientes abiertos como pastizales y sabanas. Si bien las vegetaciones abiertas y secas no son comunes en el Bosque Atlántico, las sabanas lo son en el Amazonas y se sabe que se han expandido y contraído varias veces (Carvalho & Mustin, 2017). Por otro lado, muchas regiones y biomas neotropicales han cambiado considerablemente a lo largo del tiempo (Jaramillo & Cardenas, 2013), por lo que es fundamental considerar también los cambios históricos en el área y la conectividad de una región (Fine & Ree, 2006; Jetz & Fine, 2012).

Estos resultados se correlacionan con los estudios realizados por Antonelli *et al.*, (2018), que utilizó la distribución actual de los biomas neotropicales para investigar la cantidad de intercambio biótico de linajes de plantas y animales. En dicho estudio se mostró que la dispersión de taxones de los biomas boscosos a los abiertos es uno de los principales factores que explican la riqueza y la diversidad biológica de los diferentes biomas, principalmente de los abiertos.

El tiempo de formación de la sabana, data del Mioceno tardío o del Plioceno temprano, hace aproximadamente 10 Ma (Simon *et al.*, 2009), y la mayoría de los linajes se diversificaron a los 4 millones de años o menos, (origen y diversificación del clado III), coincidiendo con el aumento del dominio de las gramíneas inflamables C4 y la expansión del bioma de la sabana en todo el mundo. Desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno temprano, el Cerrado excedió los límites actuales porque se vio fuertemente favorecido por el ambiente seco y el reducido CO², retrocediendo a su situación actual en el Holoceno medio (Vieira-Zanella, 2011). Dicho tiempo, permitió que este bioma haya sido colonizado varias veces de forma independiente por ancestros de otras regiones circundantes (Simon *et al.*, 2009; Souza-Neto *et al.*, 2016).

A su vez, el Cerrado está bordeado por una diversidad de biomas que incluyen los bosques húmedos del Amazonas y el Atlántico, los matorrales espinosos secos tropicales y subtropicales (Caatinga y Chaco), y pastizales subtropicales. La posición privilegiada en el centro de Sudamérica y la proximidad de los diversos tipos de vegetación, contribuyeron al reclutamiento de los linajes del Cerrado (Simon *et al.*, 2009)

Esto a su vez es demostrado por varios autores quienes han señalado afinidades entre la flora leñosa de las sabanas y las selvas tropicales del Atlántico y el Amazonas (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Por ejemplo, de 121 especies leñosas dominantes en el Cerrado brasileño, 99 pertenecen a géneros predominantemente de selva tropical (Pennington *et al.*, 2004). Estos resultados concuerdan con los datos florísticos que sugieren que las sabanas neotropicales comprenden una mezcla de elementos de diversas procedencias y afinidades florísticas (Sarmiento 1983). Las diferencias intrínsecas entre grupos taxonómicos (como la capacidad de dispersión) pueden permitir que algunos linajes, pero no otros, colonicen nuevas regiones. Aunque algunos taxones tienden a mantener sus requisitos ecológicos con el tiempo, permanecen en su región de origen o se dispersan a regiones distantes con las mismas condiciones ambientales (es decir, conservadurismo de nicho, (Yoder & Nowak, 2006)), otros muestran frecuentes cambios regionales y ecológicos.

De acuerdo a esto, el antepasado de *Galianthe* pudo haber ocurrido en interior de bosques y tener probablemente pre-adaptaciones para tener éxito en los ambientes circundantes como los ambientes abiertos (Clado III) y rocosos (Clado I). Esto se evidencia en la morfología de algunas especies, que presentan adaptaciones (xilopodio, cutícula gruesa y reducción de la superficie de la hoja) a ambientes abiertos y séricos con suelos arenosos, lateríticos o afloramientos rocosos, que pudieron haberles permitido prosperar en ambientes cuaternarios abiertos y séricos.

Estados de caracteres ancestrales

El origen y la posterior diversificación de *Galianthe* (hace 8, 21 Ma) en los bosques, está relacionada con una época de clima cálido, destacándose un episodio denominado “óptimo climático”. El estado del porte y forma de crecimiento probablemente esté relacionado con el ambiente y la altitud donde se han establecido estos linajes.

El estado ancestral hierba erecta del ancestro, posiblemente prosperó hasta que la temperatura comenzó a disminuir progresivamente durante el Plioceno (Zachos *et al.*, 2001). Se estima que los estados ancestrales para los clado II y III fue sufrútice erecto. Estos resultados son congruentes con los estudios de Lens *et al.* (2009), donde demostraron que la condición leñosa (sufrútice) de las especies de *Spermacoceae* son una condición secundaria, mientras que la familia se encuentra representada en mayor medida por plantas leñosas (Robbrecht, 1988). De acuerdo a Salas (2012), dicha tendencia a la condición leñosa también ocurre en el género *Staelia*, donde se observan pocas especies herbáceas (*Staelia thymoides*) siendo la mayoría sufrútice y algunas especies arbustivas.

En gran parte de las especies, las plantas desarrollan una tuberosidad subterránea leñosa o xilopodio, lo cual les permite sobrevivir a estaciones desfavorables o al fuego, permitiéndoles posteriormente el rebrote desde el xilopodio (Cabral, 2002). De acuerdo a los resultados, el estado ancestral del género no presentaba xilopodio. La adquisición de dicha estructura en taxones dentro del clado III (mayoría de las especies de *G.* subgen. *Galianthe*) podría estar correlacionada con su área ancestral de ambientes de pastizales. El clado III se diversificó hace 5,52 Ma (Plioceno temprano), cuando la orogenia andina modificó progresivamente las condiciones climáticas (Pinheiro & Monteiro, 2010) y se produjo la formación de llanuras secas y posteriormente la Diagonal Seca en el sur de América del Sur (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). A su vez, como se mencionó anteriormente la formación de la sabana data para el Mioceno tardío y Plioceno temprano, períodos donde se diversificaron la mayoría de los linajes (4 Ma). La presencia del xilopodio, sin duda jugó un papel importante en la colonización y el establecimiento de las especies dentro del clado III. La presencia de xilopodio también fue registrada en varias especies y géneros de diversas familias de similares ambientes y tiempo de diversificación (Simon *et al.*, 2009) que las especies de *Galianthe*.

El desarrollo de braquiblastos, caracteriza a la mayoría de las especies del clado III, pero no puede ser considerada una característica exclusiva, ya que también se encuentra presente en *G. brasiliensis* subsp. *brasiliensis* (clado II).

La estructura y la ubicación de la inflorescencia, generalmente, se encuentra asociada al éxito reproductivo de las plantas. El estado ancestral de *Galianthe* presenta una inflorescencia espiciforme. Si bien, la mayoría de las especies del clado III presentan inflorescencia tirsoide y el clado I se caracteriza por

presentar una inflorescencia cimoidal, en ambos no son caracteres exclusivos o sinapomórficos ya que el clado II presenta una amplia variedad respecto a la estructura de la inflorescencia (cimoidal, tirsoide y espiciforme presentes). Harwood & Dessein (2005), propusieron la siguiente hipótesis con respecto a la arquitectura de la inflorescencia basados en especies australianas de *Spermacoce*. Los autores proponen que los ejes florales con numerosas inflorescencias axilares son evolutivamente menos especializados, mientras que las especies con glomérulos apicales serían derivadas. Esto concuerda con el concepto de pseudanto dado a estas inflorescencias comprimidas por algunos autores (Robbrecht, 1988), debido a que la reducción de las distancias que debe recorrer un polinizador, resulta aparentemente ventajosa para una especie. Descripciones más detalladas de la inflorescencia y estudios de polinización son necesarios para poder inferir causas y consecuencias de las variaciones en esta estructura, lo cual podría a su vez ayudar en el esclarecimiento evolutivo de dicho carácter.

El ancestro del género *Galianthe* se reconstruyó como heterostílico. Si bien históricamente, este género se circunscribió principalmente en base a la presencia de heterostilia (Cabral, 2002), dicho carácter no puede ser considerado una sinapomorfía del género, ya que no está presente en todos sus taxones, habiendo la homostilia evolucionado varias veces a lo largo de la historia evolutiva del género (e.g. *G. dichotoma*, *G. palustris*, etc.), en especial dentro de los clados que forman parte de *G.* subgen. *Ebelia*. Teniendo en cuenta una perspectiva más amplia, en el clado *Spermacoce* la presencia de heterostilia es un carácter relativamente raro (presente solo en *Schwendenera*, *Tortuella* Urb., *Tobagoa*, y *Psyllocarpus secc Amazonica*); sin embargo, en los restantes géneros de la tribu Spermacoceae es relativamente común y podría ser considerada la condición más generalizada (e.g. *Oldenlandia* L., *Hedyotis* L., etc.).

El fruto con carpelos indehiscentes o mericarpos se reconstruye como el estado ancestral para el género. Este fruto se separa desde el ápice hacia la base en dos mericarpos o carpelos indehiscentes y caen de la planta madre y son así dispersados. Por otro lado, el fruto con carpelos dehiscentes o valvas caracteriza al clado III, estando presente en todos taxones excepto en *G. brasiliensis* subsp. *angulata*. Dicho tipo de fruto se separa, también desde el ápice, hasta la mitad del fruto en dos carpelos o valvas dehiscentes, que dejan expuestas a las semillas para la posterior liberación. De acuerdo a Galati (1988), la dehiscencia de los carpelos se debe a que las capas de esclereidas están interrumpidas por una zona de dehiscencia formada por células de pared delgada que se continúa en la porción superior del fruto. La indehiscencia o dehiscencia de las estructuras (mericarpos o valvas) que portan las semillas son el principal carácter de valor taxonómico para la clasificación infragenérica de *Galianthe*.

En relación a la semilla no se encontró un patrón que permita delimitar a los clados, se estima que el estado ancestral fue una semilla de tipo rolliza. El estado complanado, presente en algunas especies del clado III, posiblemente esté correlacionado con la dispersión, ya que presentan márgenes estrechos de la exotesta como "alas" que le permitirían la dispersión anemócora.

CONCLUSIONES

- El ancestro de *Galianthe* se originó en los bosques húmedos (Amazónicos y Mata atlántica) hace ~8,2 Ma (Mioceno medio), con la posterior diversificación y colonización (Plioceno – Pleistoceno) de los principales clados (I= 3,97 Ma; II= 5,23 Ma; y III= 5,52 Ma) hacia los ambientes circundantes como las áreas abiertas (Cerrado, Pampa, Chaco) y los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN).
- La dispersión temprana de las especies, junto con los diversos eventos geológicos y climáticos (las transgresiones marinas - Mar Paranaense, ascenso de los Andes, el enfriamiento y la aridificación durante el Mioceno, entre otras) ocurridos en el Neotrópico, probablemente fueron responsables de la diversificación de los clados más recientes.
- De acuerdo al patrón de evolución de los rasgos morfológicos seleccionados se infirió que el antepasado de *Galianthe* fue una hierba, erecta, de hojas opuestas sin braquiblastos, con inflorescencia espiciforme, con heterostila presente, de fruto con carpelos indehiscentes y semilla rolliza.
- El antepasado de *Galianthe* pudo haber ocurrido en el interior de bosques y tener probablemente pre-adaptaciones para tener éxito en los ambientes circundantes como los ambientes abiertos (Clado III) y rocosos (Clado I). Esto se evidencia en la morfología de algunas especies, que presentan adaptaciones (xilopodio, cutícula gruesa y reducción de la superficie de la hoja) a ambientes abiertos y séricos con suelos arenosos, lateríticos o afloramientos rocosos, que pudieron haberles permitido prosperar en ambientes cuaternarios abiertos y séricos.
- La dehiscencia de los frutos en valvas o mericarpos indehiscentes resulta uno de los caracteres más informativos para distinguir ambos subgéneros, considerándose la dehiscencia en valvas una sinapomorfía putativa para el clado III, a excepción de *G. brasiliensis* subsp. *angulata*.
- Este estudio ayuda a comprender la historia biogeográfica de un grupo principalmente herbáceo de plantas neotropicales; y es el primer estudio a nivel genérico dentro de Spermaceae que provee un enfoque histórico esencial para el entendimiento de la historia evolutiva.

CONCLUSIONES GENERALES

CONCLUSIONES GENERALES

Se presenta a continuación una síntesis de los principales resultados y conclusiones obtenidas en correspondencia con los objetivos e hipótesis planteadas inicialmente, discutiendo brevemente los resultados en cada una de las disciplinas abordadas.

Novedades taxonómicas en *Galianthe*

Los nuevos hallazgos taxonómicos que se presentan fueron apoyados por los análisis moleculares y morfológicos. A partir de la observación de frutos y semillas, previamente no descritos en cinco especies, y la presencia de flores homostilas junto con polen de simple retículo en dos de las especies nuevas, permitió el concepto genérico para *Galianthe*. Razón por la cual también se actualizó la clave de identificación de todas las especies. Con la observación de colecciones recientes y la inclusión de los nuevos registros y hábitat en tres especies, se extendió la distribución geográfica; que además aportaron en las evaluaciones de los estados de conservación para algunas de ellas.

Relaciones filogenéticas

Los resultados obtenidos con los diferentes métodos de inferencias filogenéticas, muestran topologías similares en las relaciones filogenéticas dentro de *Galianthe*, como también con los demás géneros del clado *Spermacoce*. La incorporación de nuevas secuencias permitió la representación en un 75% de las especies asignadas al género; lo cual evidencia la monofila de *Galianthe* y su relación con los géneros *Schwendenera* y *Carajasia* como grupos hermanos. Dentro de *Galianthe* se pueden distinguir tres grandes subclados. Los subclados I y II conformados por distintas especies de *G.* subgen. *Ebelia*; mientras que el subclado III se encuentra conformado por todas las especies de *G.* subgen. *Galianthe* más *G. brasiliensis* subsp. *angulata*, especie actualmente considerada dentro del subgen. *Ebelia*. A su vez, Cabral (2009) define dentro del subgénero *Galianthe* dos secciones, en las cuales agrupó a especies de acuerdo a similitudes morfológicas. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos no son congruentes con dicha clasificación, debido a que las especies de cada sección no se encuentran agrupadas o formando parte de un único clado.

Teniendo en cuenta estos resultados, se puede concluir que el subgen. *Ebelia* es trifilético y podría eventualmente formar parte de géneros diferentes. El subgen. *Galianthe*, en principio es parafilético a causa de *G. brasiliensis* subsp. *angulata*, y sin distinción de secciones.

A modo de proyección, es necesario la incorporación de nuevos marcadores moleculares (plastidiales), los cuales ayudarán a soportar o redefinir los clados obtenidos. Posiblemente, los dos clados conformados por las especies pertenecientes a *G.* subgen. *Ebelia* sean parte de géneros diferentes al *G.* subgen. *Galianthe*;

quedando este último subgénero (*Galianthe sensu stricto*), conformado por especies de ambas secciones (*G. secc. Galianthe* y *G. secc. Laxae*). Por otro lado, también ayudaría a esclarecer la posición incierta de determinadas especies

Análisis panbiogeográfico o de trazos

La incorporación de nuevos datos de registros geográficos para las especies, junto a los análisis obtenidos con el software Croizat, apoyan los resultados obtenidos previamente con otros métodos (Florentín, 2015; Florentín *et al.*, 2016). En este análisis se obtuvieron cinco trazos generalizados, que evidencia la existencia de biotas ancestrales distribuidas principalmente en las subregiones Brasileña y Chaqueña (Morrone *et al.*, 2017). Asimismo, se evidencia la relación de las biotas ancestrales con los fragmentos de bosques secos estacionales neotropicales (BSEN). Esta relación, no solo apoya que posiblemente estos fragmentos de bosques alguna vez formaron parte de una única área, sino que también, la dinámica de dichos bosques pudo haber influenciado en la diversificación y actual distribución de las especies del género. Posiblemente, la retracción de los fragmentos de bosques permitió la expansión de las especies a áreas más abiertas, como es el caso de las sabanas del bioma cerrado. Por otro lado, los nodos resultantes, principalmente II, III y IV son coincidentes con tres de las áreas de endemismos halladas con los análisis de endemividad.

Áreas de endemismo

Los resultados muestran patrones congruentes y no aleatorios en las distribuciones de las especies del género en el Neotrópico. Estos patrones son respaldados por 27 especies endémicas, las cuales permitieron identificar 25 áreas endémicas individuales con tres tamaños de celda ($0,75^{\circ} \times 0,75^{\circ}$, $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ y $2^{\circ} \times 2^{\circ}$) analizadas. Asimismo, luego del consenso se obtuvo 12 áreas endémicas (C0 a C11), ubicadas principalmente en la parte oriental de Paraguay, (C0-C5 y C11) como en el sur y sureste de Brasil (C6-C10) coincidiendo con los nodos hallados en el análisis de trazos. Por otro lado, las áreas endémicas detectadas son congruentes con otras áreas halladas por otros autores y en base a diferentes organismos, lo cual permite apoyar los resultados aquí obtenidos.

Conservación

Las evaluaciones de los estados de conservación, muestran que 23 spp. se encuentran amenazadas. Las principales amenazas están relacionadas con la pérdida de sus hábitats, que son causadas principalmente por prácticas agrícolas, ganaderas, industriales y de explotaciones insostenibles, que afectan los diferentes

ambientes, principalmente los ambientes abiertos como los pastizales. Asimismo, a través de los análisis geográficos se detectan cinco especies amenazadas que se encuentran distribuidas tanto dentro como en la periferia de las áreas protegidas. En las últimas décadas, se ha visto un aumento de estudios sobre el estado actual de las áreas protegidas, como el de Andrade-Núñez & Aide (2020), los cuales muestran que dichas áreas, principalmente las Sudamericanas, han experimentado un aumento de las infraestructuras, tanto adentro como en la periferia de las mismas, lo cual produjo un incremento en la pérdida de la biodiversidad en general. Teniendo en cuenta el estudio de Andrade-Núñez & Aide (2020), es necesario implementar estrategias para la conservación de los diferentes ambientes que se encuentran tanto dentro como fuera de las áreas protegidas; y principalmente los ambientes que fueron más afectados en las últimas décadas, como las de los pastizales.

Para la conservación de las áreas abiertas donde habitan el mayor número de las especies amenazadas de *Galianthe*, se debe tener en cuenta a los procesos biológicos que mantienen los pastizales, ya que son necesarios para la conservación de la biodiversidad en general, y principalmente para las especies que son únicas, endémicas y que se encuentran amenazadas. La ausencia de un control en el manejo de estos ambientes abiertos (ya sea por fuera o por dentro de las áreas protegidas), producirá que las especies que se encuentren dentro se vuelvan cada vez más aisladas, reduciendo de este modo su capacidad para dispersarse y sobrevivir.

Distribución potencial

Los modelos obtenidos en las evaluaciones de las distribuciones potenciales para las nueve especies amenazadas de *Galianthe*, sugieren una buena predicción de los patrones de distribución geográfica (AUC > 0,86 en todos los casos), los cuales muestran a su vez áreas potencialmente idóneas fuera de sus rangos de distribución histórica. Al evaluar dichos modelos (bajo un escenario climático optimista) se evidencia que los hábitats de siete especies (*G. aurelii*, *G. canindeyuensis*, *G. krauseii*, *G. cyperoides*, *G. bogotensis*, *G. longifolia*, y *G. equisetoides*) se mantienen conservados; sin embargo, bajo un escenario climático más severo los mismos solo mantendrían sus condiciones para la supervivencia de dos especies (*G. bogotensis* y *G. equisetoides*), mientras que las restantes tenderían a perderlo. A su vez, se detectaron áreas climáticamente estables fuera de sus rangos distributivos conocidos para el establecimiento de dichas especies. Tales áreas se encuentran principalmente en Paraná (Brasil) y en las sabanas del centro-este de Uruguay. Debido que el área de estudio abarcó todo América, los modelos también detectaron áreas climáticas similares en el sur-este de los EEUU; dichas áreas idóneas podrían ser importantes para la conservación futura de las especies.

En conclusión, las congruencias de los diferentes modelos de circulación global de cambio climático indican que los hábitats donde se encuentran distribuidas las especies amenazadas podrían ser afectados en

un futuro cercano (bajo escenarios de cambio climático severo), llevando a la desaparición de las especies, principalmente por las modificaciones de los patrones de precipitación y temperatura.

Áreas, estados ancestrales y tiempos de divergencia

Recientes estudios, como el de Antonelli *et al.*, (2018), indican que la dispersión de los taxones de los biomas boscosos a los abiertos es uno de los principales factores que explican la riqueza y la diversidad biológica de los diferentes biomas Neotropicales. Los resultados de áreas ancestrales y movimiento entre las mismas, aquí obtenidos, son congruentes con dichos estudios; ya que los mismos indican que el ancestro de *Galianthe* probablemente se originó en los bosques húmedos (amazónicos y Mata atlántica) hace 8,2 Ma (Mioceno medio), con la posterior diversificación y colonización (Plioceno – Pleistoceno) de los principales clados [5,16 Ma (Clado III), 5,23 Ma (Clado II)] y 3,97 Ma (Clado I)] hacia los ambientes circundantes como las áreas abiertas (Cerrado, Pampa, Chaco) y los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). Asimismo, las edades de los diferentes clados dentro de *Galianthe*, indican que los principales eventos geológicos y climáticos (las transgresiones marinas - Mar Paranaense, ascenso de los Andes, el enfriamiento y la aridificación durante el Mioceno, entre otras), ocurridos en el Neotrópico, probablemente fueron responsables de la diversificación de los principales clados.

Teniendo en cuenta los eventos y las edades estimadas para los diferentes linajes de *Galianthe*, probablemente el antepasado pudo haber tenido pre-adaptaciones para tener éxito en los ambientes circundantes como los abiertos (Clado III) y rocosos (Clado I). Esto se evidencia, en las características morfológicas de algunas especies, ya que presentan adaptaciones (xilopodio, cutícula gruesa y reducción de la superficie de la hoja) a ambientes abiertos y séricos con suelos arenosos, lateríticos o afloramientos rocosos. Por otro lado, el conocimiento de patrones evolutivos en *Galianthe* aportaron nuevas evidencias (sinapomorfías) sobre los estados ancestrales de los diferentes linajes. Además, los análisis de estados ancestrales sugieren también, que los cambios morfológicos asociados con la dispersión y el establecimiento de las especies (como la forma de crecimiento, el porte, las inflorescencias, el xilopodio, el fruto con valvas o mericarpos y semillas), probablemente han sido importantes para alcanzar, establecerse y sobrevivir en las nuevas áreas.

Proyecciones

A partir del trabajo de esta tesis se generan numerosas preguntas sobre evolución, diversidad y conservación de *Galianthe* y de sus grupos afines. Con el fin de poder probar las hipótesis filogenéticas obtenidas de marcadores nucleares, es necesario la incorporación de secuencias de otros marcadores, principalmente plastidiales (*rps16* y *atpB-rbcL*) de las especies del género como también de los géneros

afines. Dicha incorporación, permitirá evaluar y soportar las hipótesis filogenéticas encontradas, o bien la necesidad de establecer nuevas inferencias y/o hipótesis.

Por otro lado, la información disponible hasta el presente, en relación al conocimiento de la citogenética en algunas especies de *Galianthe*, evidencia la escasés de recuentos cromosómicos en las mismas y alientan a estudiar al género desde esta disciplina. Los recuentos registrados en pocas especies, muestran una gran variabilidad en los números cromosómicos, principalmente en las pertenecientes al subgénero *Ebelia* ($X=12, 13, 14$ y 15), motivo por el cual resulta interesante poder abordar estos estudios, para enriquecer información para la resolución de problemas taxonómicos y evolutivos del género.

REFERENCIAS

REFERENCIAS

- Aagesen L, Szumik C, Zuloaga FO (2009). Quantitative biogeography in the South America highlands—recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics*, 25(3), 295–310. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00248.x>
- Aagesen L, Bena MJ, Nomdedeu S, Panizza A, López RP, Zuloaga FO (2012). Areas of endemism in the southern central Andes. *Darwiniana* 50(2), 218–251.
- Alejandro GD, Razafimandimbison SG, Liede-Schumann S (2005). Polyphyly of *Mussaenda* inferred from ITS and *trnT-F* data and its implication for generic limits in Mussaendeae (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 92, 544–557.
- Almeida FFM (1976). The system of continental rifts bordering the Santos Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 48, 15–26.
- Alzate F, Quijano-Abril MA, Morrone JJ (2008). Panbiogeographical analysis of the genus *Bomarea* (Alstroemeriaceae). *Journal of Biogeography* 35, 1250–1257. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01896.x>
- Amorim DS, Pires MRS (1996). Neotropical biogeography and a method for a maximum biodiversity estimation, En: C. E. Bicudo & N. A. Menezes (Eds.), *Biodiversity in Brazil: São Paulo*. (pp. 183–219). Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.
- Andersson L, Rova JHE (1999). The *rps16* intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 214: 161–186.
- Andrade-Núñez MJ, Aide TM (2020). Using nighttime lights to assess infrastructure expansion within and around protected areas in South America. *Environmental Research Communications* 2(2), 021002. <https://doi.org/10.1088/2515-7620/ab716c>.
- Angulo MB, Via Do Pico G, Dematteis M (2020). Impact of climate change on the current and future distribution of threatened species of the genus *Lessingianthus* (Vernonieae: Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 93(2): e20190796 DOI 10.1590/0001-3765202120190796
- Antonelli A, Nylander JAA, Persson C, Sanmartín I (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *PNAS* 106, 9749–9754.

- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D, Condamine FL (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 115: 6034–6039.
- Arana MD, Morrone JJ, Ponce MM, Oggero AJ (2011). Licófitas (Equisetopsida: Lycopodiidae) de las sierras centrales de Argentina: un enfoque Panbiogeográfico. *Gayana Botánica* 68, 16–21. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432011000100002>
- Arana MD, Larsen C, Ponce MM (2016). Revisión y análisis panbiogeográfico de las Hymenophyllaceae de las Yungas meridionales de Argentina (Selva Tucumano-Boliviana). *Rodriguésia* 67,55–75. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667105>
- Arana MD, Martinez GA, Oggero AJ, Natale ES, Morrone JJ (2017). Map and shapefile of the argentinean biogeographic provinces. *Zootaxa* 4341, 420–422.
- Arcand NN, Ranker TA (2008). Conservation biology. En: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (eds.). *The biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge University Press, New York. Pp. 257–283.
- Avila Torrez RI (2018). Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos (Tesis de Maestría, No publicada). Universidad Nacional de Asunción, Paraguay.
- Bachman S, Bachman S, Moat J, Hill AW, Torre J, Scott B (2011). Supporting red list threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. En: Smithand V, Penev L. (eds.) e-Infrastructures for data publishing in biodiversity science. *ZooKeys* 150. Richmond, Kew Botanic Gardens. p. 117–126.
- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart S (2004). IUCN Red List of Threatened Species: A global species assessment. Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- Baldwin BG, Markos S (1998). Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S 26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10,449–463. DOI 10.1006/mpev.1998.0545.
- Banda-RK, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado DE et al. (2016). Plant diversity patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353, 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Barres L, Batalha-Filho H, Schnadelbach AS, Roque N (2019). Pleistocene climatic changes drove dispersal and isolation of *Richterago discoidea* (Asteraceae), an endemic plant of campos rupestres in the central and eastern Brazilian sky islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 189(2), 132–152.

- Batalha-Filho H, Fjeldså J, Fabre PH, Miyaki CY (2013). Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology* 154, 41–50.
- Beaumont LJ, Hughes L (2002). Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology* 8, 954–971
- Besseau P, Graham S, Christophersen T (2018). *Restoring forests and landscapes: the key to a sustainable future. global partnership on forest and landscape restoration*. Vienna, Austria.
- Bond WJ, Parr CL (2010). Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143(10), 2395–2404.
- Bond WJ, Stevens N, Midgley GF, Lehmann CER (2019). The trouble with trees: afforestation plans for Africa. *Trends in Ecology & Evolution* 34(11), 963–965.
- Bremer B, Eriksson O (2009). Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamily, and tribes. *International Journal of Plant Science* 170, 766–793.
- Cabaña FAA (2013). Estudios biosistemáticos en especies americanas de *Diodia* s.lat. (Rubiaceae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 290p.
- Cabral EL (2002). Revisión del género *Galianthe* Griseb. (Rubiaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes. 400p.
- Cabral EL, Bacigalupo NM (2001a). *Scandentia*, nuevo género de Rubiaceae-Spermacoceae. *Darwiniana* 39(1-2): 29–41. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.391-2.197>
- Cabral EL, Bacigalupo NM (2001b). *Denscantia*, nuevo nombre en reemplazo de *Scandentia* (Rubiaceae-Spermacoceae). *Darwiniana* 39(3), 353.
- Cabral EL (2009). Revisión Sinóptica de *Galianthe* Subgen. *Galianthe* (Rubiaceae: Spermacoceae), con una sección nueva. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96, 27–60.
- Cabral EL, Bacigalupo NM (1997). Revisión del género *Galianthe* subg. *Ebelia* stat. nov. (Rubiaceae-Spermacoceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83, 857–877. DOI 10.2307/2992031.
- Cabrera AL, Willink A (1973). *Biogeografía de América Latina*. Serie Biología 13. Washington DC, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos
- Cardoso-Silva JM, Rylands AB, Da Fonseca GAB (2005). The fate of the Amazonian area of endemism. *Conservation Biology* 19(3), 689–694.

- Carmo MAJ, Salas R, Simões AO (2016). An updated description of *Galianthe vaginata* (Spermacoceae, Rubiaceae), a species endemic to the Serra da Mantiqueira and Serra do Mar, Southeast Brazil. *Phytotaxa* 258, 089–094.
- Carvalho WD, Mustin K (2017). The highly threatened and little known Amazonian savannahs. *Nature Ecology and Evolution* 1,1–3.
- Casagrande MD, Roig-Junent S, Szumik C (2009). Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con Carabidae (Coleoptera: Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 82(1),17–42. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2009000100002>
- Cavalcanti MJ (2009). Croizat: a software package for quantitative analysis in Panbiogeography. *Biogeografía* 4, 4–6. Disponible en: <https://croizat.sourceforge.io/>
- Collevatti RG, Terribile LC, de Oliveira G, Lima-Ribeiro MS, Rangel FT, Diniz-Filho JF (2013). Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography* 40, 345–358. <https://doi.org/10.1111/jbi.12005>
- Colli-Silva M, Pirani JR (2019). Biogeographic patterns of *Galipeinae* (Galipeae, Rutaceae) in Brazil: Species richness and endemism at different latitudes of the Atlantic Forest “hotspot”. *Flora* 251,77–87 <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.01.001>
- Conserva LM, Ferreira JJ (2012). *Borreria* and *Spermacoce* species (Rubiaceae): A review of their ethnomedicinal properties, chemical constituents, and biological activities. *Pharmacognosy Reviews* 6(11), 46–55
- Costa LP (2003). The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30,71–86.
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ (1999). *Panbiogeography: tracking the history of the life*. Oxford Biogeography Series 11. New York, Oxford University Press.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002). Comparing Classical Community Models: Theoretical Consequences for Patterns of Diversity. *The American Naturalist* 159, 1
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9, 772
- Da Silva MB, Pinto-da-Rocha R, DeSouza AM (2015). A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic rain forest using harvestmen distribution data. *Cladistics* 31(6), 692–705. <https://doi.org/10.1111/cla.12121>

- Da Silva MB, Pinto-da-Rocha R, Morrone JJ (2017). Historical relationships of areas of endemism of the Brazilian Atlantic rain forest: a cladistic biogeographic analysis of harvestman taxa (Arachnida: opiliones). *Current Zoology* 63(5), 525–535. <https://doi.org/10.1093/cz/zow092>
- Dessein S (2003). *Systematic studies in the Spermaceae (Rubiaceae)*. Tesis doctoral, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, Belgium.
- Dessein S, Harwood R, Smets E, Robbrecht (2005). Pollen of the *Spermaceae* (Rubiaceae) species from the Northern Territory of Australia: morphology and taxonomic significance. *Australian Systematic Botany* 18,367–382
- Donato M, Posadas P, Miranda-Esquivel DR, Jaureguizar EO, Cladera G (2003). Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 339–352
- Doyle JJ, Doyle JL (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin, Botanical Society of America* 19,1115.
- Drummond AJ, Rambaut A (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Biol.* 7, 214.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1969–1973.
- Dueñas MA, Ruffhead HJ, Wakefield NH, Roberts PD, Hemming DJ, Diaz-Soltero H (2018). The role played by invasive species in interactions with endangered and threatened species in the United States: a systematic review. *Biodiversity and Conservation* 27(12), 3171–3183. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1595-x>
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A *et al.* (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudik M, Chee YE, *et al.* (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17,43–57.
- Elith J, Leathwick (2007). Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions* 13, 265–275
- Enquist BJ, Feng X, Boyle B, Maitner B, Newman EA, Jørgensen PM., McGill BJ *et al.* (2019). The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances*, 5(11), eaaz0414.

- Erdtman G (1966). *Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperm. An introduction to Palynology I*. New York and London, Hatner Publishing Company.
- Faith DP (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61(1),1–10. doi:10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Falstenstein J (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.
- Ferro I, Morrone JJ (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113, 1–12. <https://doi.org/10.1111/bij.12333>
- Fernández N, Navarro LM, Pereira HM (2017). Rewilding: A Call for boosting ecological complexity in conservation. *Conservation Letters* 10(3), 276–278. doi: 10.1111/conl.12374
- Fine PV, Ree RH (2006). Evidence for a time-integrated species-area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *American Naturalist* 168:796–804
- Flora do Brasil (2020). em construção. *Galianthe*. Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://oradobrasil.jbrj.gov.br/refora/floradobrasil/FB14000>. March 2017.
- Florentín JE (2015). Patrones biogeográficos del género *Galianthe*. Tesis Final de Graduación. Facultad de Ciencias, Exactas, Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina. 50 pp.
- Florentín JE, Arana MD, Salas RM (2016). Análisis panbiogeográfico del género *Galianthe* subgénero *Ebelia* (Rubiaceae). *Rodriguésia* 67 (2): 437–444.
- Florentín JE, Cabaña Fader AA, Salas RM, Janssens S, Dessein S, Cabral EL (2017a). Morphological and molecular data confirm the transfer of homostylous species in the typically distylous genus *Galianthe* (Rubiaceae), and the description of the new species *Galianthe vasquezii* from Peru and Colombia. *PeerJ* 5: e4012. <https://doi.org/10.7717/peerj.4012>
- Florentín JE, Nuñez Florentín M, Cabral EL (2017b). A synopsis of *Galianthe* (Rubiaceae) in Rio Grande do Sul, Southern Brazil, and a new endemic species from Serra Geral. *Acta Botanica Brasilica* 31, 619–638. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0135>
- Florentín JE, Arana DM, Prado DE, Morrone JJ, Salas RM (2018). Diversification of *Galianthe* species (Rubiaceae) in the Neotropical seasonally dry forests: a case study of a mainly subshrubby genus. *Plant Ecology and Evolution*, 151(2), 161–174. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2018.1419>

- Florentín JE, Nuñez Florentin M, Pastore FJ (2019). Four highland species of *Galianthe* (Rubiaceae: Spermaceae) with restricted distribution in South America: conservation assessment and complete descriptions. *Phytotaxa* 402(6), 265–280. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.1>
- Florentín JE, Nuñez Florentin M, Salas RM (2021). *Galianthe holmneisenii* (Spermaceae-Rubiaceae): A New Reophilous Species from the Pacific Coast of Colombia and Ecuador. *Systematic Botany* 46(5), 427–432.
- Folguera G, Bastías DA, Caers J, Rojas JM, Piulachs MD, Bellés X, Bozinovic F (2011). An experimental test of the role of environmental temperature variability on ectotherm molecular, physiological and life-history traits: implications for global warming. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* 159, 242–246
- Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Canhos D, Carvalho J, et al. (2012). New Brazilian floristic List Highlights Conservation Challenges. *BioScience*, 62(1), 39–45. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.1.8>
- Foster BL, Collins CD (2009). Colonization of successional grasslands by *Ulmus rubra* Muhl. In relation to landscape position, habitat productivity, and proximity to seed source. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 136(3), 392–402.
- Galati BG (1988). Estudios embriológicos en la tribu Spermaceae (Rubiaceae). 110p. Tesis Doctoral presentada en la Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Garfias R, Castillo M, Toral MI, Adasme C, Navarro RC (2013). Determinación de la distribución actual y potencial de bosque nativo mediante análisis espacial en SIG. Estudio de caso: Tipo forestal Robe-Raulí-Coigue en Chile. *Interciencia* 38 (8): 577–584.
- Gaston KJ, Jackson SF, Cantú-Salazar L, Cruz-Piñón G (2008). The ecological performance of protected areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 93–113.
- Gentry AH (1982). Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69,557–593.
- Gentry AH (1995). Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. En: Bullock S.H., Medina H.A., Medina E. (eds) *Seasonally dry tropical forests*: 146–194. Cambridge, Cambridge University Press.

- Ghersa CM, Leon RJC (2001). Ecología del paisaje pampeano: consideraciones para su manejo y conservación. En: Z. Naveh & A.S. Lieberman (Eds.). *Ecología de Paisajes, Teoría y Aplicación*. (pp. 471–513). Buenos Aires, Argentina.
- Goloboff PA (2004). NDM/VNDM Programs for identification of areas of endemism. Program and documentation, (Version 3.0.) Disponible en: www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (5), 774–786.
- González-Roglich M, Swenson JJ, Villarreal D, Jobbagy EG, Jackson RB (2015). Woody plant-cover dynamics in argentine savannas from the 1880s to 2000s: The interplay of encroachment and agriculture conversion at varying scales. *Ecosystems* 18, 481–492
- Google Earth (2015) Disponible en: <<http://www.google-earth.com.ar/>>. Acceso en marzo 2015.
- Graham A, Dilcher D (1995). The Cenozoic record of tropical dry forest in northern Latin America and the southern United States. En: Bullock S.H., Medina H.A., Medina E. (eds) *Seasonally dry tropical forest*: 124–145. Cambridge, Cambridge University Press.
- Graham A (2009). A revised fossil record of the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96, 90–108
- Groeninckx I, Dessein S, Ochoterena H, Persson C, Motley TJ, Kårehed J, Bremer B, Huysmans S, Smets E (2009). Phylogeny of the herbaceous tribe Spermaceae (Rubiaceae) based on plastid DNA data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96, 109–132
- Gross M, Ramos MI, Piller WE (2016). A minute ostracod (Crustacea: Cytheromatidae) from the Miocene Solimões Formation (western Amazonia, Brazil): evidence for marine incursions? *Journal of Systematic Palaeontology* 14, 581–602.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE (2017). Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, et al. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12(10), e0185809.
- Heywood VH (2019). Conserving plants within and beyond protected areas - still problematic and future uncertain. *Plant Diversity* 41(2), 36–49.

- Hickerson M, Carstens B, Cavender-Bares J, Crandall K, Graham C, Johnson J, Rissler L, *et al.* (2010) Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54, 291 – 301.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978.
- Hoffmeister CH, Ferrari A (2016). Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemism analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 119(1), 126–144.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I *et al.* (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330, 927–931.
- Iganci JR, Heiden G, Miotto STS, Pennington RT (2011). Campos de Cima da Serra: the brazilian subtropical highland grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167, 378–393
- Ihlow F, Dambach J, Engler JO, Flecks M, Hartmann T, Nekum S, Rajaei H, Rödder D (2012). On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian species richness and distribution. *Global Change Biology* 18, 1520–1530.
- Irving EM (1975). Structural evolution for the northernmost Andes, Colombia. United States Geological Survey Professional Paper 846, 1–47.
- Janssens S, Dessein S, Piesschaert F, Robbrecht E, Smets E (2000). Aluminium Accumulation in leaves of Rubiaceae: systematic and phylogenetic implications. *Annals of Botany*, 85(1), 91–101.
- Janssens S, Toshihiro W, Dessein S, Smets E, Elmar R (2003). A comparative study of metal levels in leaves of some Al-accumulating Rubiaceae. *Annals of Botany*, 91(6), 657–663.
- Janssens SB, Groeninckx I, De Block PJ, Verstraete B, Smets EF, Dessein S (2016). Dispersing towards Madagascar: biogeography and evolution of the Madagascan endemics of the Spermaceae tribe (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 95, 58–66.
- Jaramillo C, Cárdenas A (2013). Global warming and Neotropical rainforests: A historical perspective. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 41, 741–766.
- Jetz W, Fine PV (2012). Global gradients in vertebrate diversity predicted by historical area-productivity dynamics and contemporary environment. *PLoS Biol* 10, e1001292.

- Jones KR, Venter O, Fuller RA, Allan JR, Maxwell SL, Negret PJ, Watson JEM (2018). One-third of global protected land is under intense human pressure. *Science*, 360(6390), 788–791.
- Kårehed J, Groeninckx I, Dessein S, Motley TJ, Bremer B (2008). The phylogenetic utility of chloroplast and nuclear DNA markers and the phylogeny of the Rubiaceae tribe Spermaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 843–866.
- Kirkbride JH (1979). Revision of the genus *Psyllocarpus* (Rubiaceae). *Smithsonian contributions to botany* 41:1–36.
- Knapp S, Kühn I, Mosbrugger VKS (2008). Do protected areas in urban and rural landscapes differ in species diversity? *Biodiversity and Conservation* 17, 1595–612.
- Külkamp J, Heiden G, Iganci J (2018). Endemic plants from the Southern Brazilian Highland Grasslands. *Rodriguésia* 69(2), 429–440.
- Lago-Barcia D, Da Silva MB, Conti LA, Carbayo F (2020). Areas of endemism of land planarians (Platyhelminthes: Tricladida) in the Southern Atlantic Forest. *PLoS ONE*, 15(7), 0235949.
- Laurance WF, Sayer J, Cassman KG (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution* 29(2), 107–116.
- Lens F, Groeninckx I, Smets E, Dessein E (2009). Woodiness within the Spermaceae-Knoxieae alliance (Rubiaceae): retention of the basal woody condition in Rubiaceae or recent innovation? *Annals of Botany* 103, 1049–1064.
- Leonard WJ, Van Auken O (2019). Restoration of former grassland in South-central Texas. *Texas Journal of Science* 71(1), 1–16.
- Lewis WH (1979). Pollen size of *Hedyotis caerulea* (Rubiaceae) in relation to chromosome number and heterostyly. *Rhodora* 78, 60–64.
- Lewis WH, Oliver RL (1974). Revision of *Richardia* (Rubiaceae). *Brittonia* 26(3): 271–301.
- Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT (2011). Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. En: Dirzo R., Young H.S., Ceballos G., Mooney H.A. (eds) *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*: 3–21. Washington D.C, Island Press.
- Loaiza CRS, Morrone JJ (2011). Análisis panbiogeográfico de algunas Cactaceae del Ecuador. *Gayana Botánica* 68, 220–225.
- Lomolino MV, Riddle BR, Whittaker RJ (2017). *Biogeography*. Oxford, UK: Oxford University Press.

- López-Sandoval JA, López-Mata L, Cruz-Cárdenas G, Vibrans H, Vargas O, Martínez M. (2015). Modelado de los factores ambientales que determinan la distribución de especies sinantrópicas de *Physalis*. *Botanical Sciences* 93(4): 755–764.
- Lovejoy NR, Albert JS, Crampton WGR (2006). Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: evidence from neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21, 5–13.
- Löwenberg-Neto P, Barros De Carvalho CJ (2009). Areas of endemism and spatial diversification of the Muscidae (Insecta: Diptera) in the Andean and Neotropical regions. *Journal of Biogeography*, 36(9),1750–1759.
- Maddison WP, Maddison DR. (2019). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. <https://www.mesquiteproject.org>
- Malcomber ST (2002). Phylogeny of *Gaertnera* Lam. (Rubiaceae) based on multiple DNA markers: evidence of a rapid radiation in a widespread, morphologically diverse genus. *Evolution* 56, 42–57.
- Martínez-Millán M (2010). Fossil record and age of the Asteridae. *Botanical Review* 76, 83–135.
- Marshall LG, Hoffstetter R, Pascual R (1983). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammalbearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire* 13, 1–93.
- Maschinski J, Haskins KE (2012). Plant reintroduction in a changing climate: Promises and perils. Island Press, Washington, DC. 402 pp.
- Mateucci SD, Solbrig OT, Morello J (1999). Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica. Buenos Aires, Argentina.
- Matzke NJ (2013). BioGeoBEARS: BioGeography with bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R scripts, version 1.1.1. R package. Website: <https://phylo.wikidot.com/biogeobears> [acceso Febrero 2019].
- Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JEM (2016). Biodiversity: the ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536(7615), 5–143.
- Mereles F, Cartes JL, Clay RP, Cacciali P, Paradedá C, Rodas O, Yanosky A (2013). Análisis cualitativo para la definición de las ecorregiones de Paraguay occidental. *Paraquaria Natural* 1(2), 12–20.
- Merow C, Smith MJ, Silander Jr JA (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36, 1058–1069.

- Miguel-Talonia C, Escalante T (2013). Los nodos: el aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. *Biogeografía* 6, 30–42.
- Mogni VY, Oakley LJ, Maturo HM, Galetti LA, Prado DE (2015). Biogeografía y florística de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). *Revista OKARA - Geografía em Debate* 9, 275–296
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E (1995). Introduction. En: Bullock S.H., Mooney H.A., Medina E. (eds) *Seasonally dry tropical forests: 1–8*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Morales M, Oakley L, Sartori ALB, Mogni VY, Atahuachi M, Vanni RO, *et al.* (2019). Diversity and conservation of legumes in the Gran Chaco and biogeographical inferences. *PLoS ONE* 14(8):e0220151.
- Morrone JJ, Espinosa D (1998). La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49, 12–16.
- Morrone JJ (2000). What is the Chacoan subregion? *Neotropica* 46, 51–68.
- Morrone JJ (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48, 149–162.
- Morrone JJ (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51, 467–494.
- Morrone JJ (2009). *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press.
- Morrone JJ, Escalante T (2009). *Diccionario de biogeografía*. México City, Las Prensas de Ciencias.
- Morrone JJ (2014). Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30, 202–214.
- Morrone JJ (2015). Track analysis beyond panbiogeography. *Journal of Biogeography* 42, 413–425.
- Morrone JJ (2017). *Neotropical biogeography: regionalization and evolution*. Boca Raton, CRC Press
- Motta PEF, Curi N, Franzmeier DP (2002). *Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian cerrado, the cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York Press.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier G, da Fonseca GAB, Kent J (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Navarro G (2005). Unidades de Vegetación de la Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo. En: Rumiz D., Villalba L. (eds) *Unidades Ambientales de la Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo: 25–50*.

- Navarro FR, Cuezco F, Goloboff PA, Szumik CA, Lizarralde MS, Quintana MG (2009). Can insect data be used to infer areas of endemism? An example from the Yungas of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 507–522.
- Negrón-Ortiz V, Hickey RJ (1996). The genus *Ernodea* (Rubiaceae) in the Caribbean Basin. I. allozyme variation and mating systems. *Systematic Botany* 21(3) 433–443.
- Negrón-Ortiz V, Watson LE (2002). Molecular phylogeny and biogeography of *Erithalis* (Rubiaceae), an endemic of the Caribbean Basin. *Plant Systematics and Evolution* 234:7183
- Nepokroeff M, Sytsma KJ, Wagner WL, Zimmer EA (2003). Reconstructing ancestral patterns of colonization and dispersal in the Hawaiian understory tree genus *Psychotria* (Rubiaceae): a comparison of parsimony and likelihood approaches. *Systematic Biology*. 52, 820–838
- Neupane S, Dessein S, Wikström N, Lewis P, Long C, Bremer B, Motley TJ (2015). The *Hedyotis-Oldenlandia* complex (Rubiaceae: Spermacoceae) in Asia and the Pacific: Phylogeny revisited with new generic delimitations. *Taxon* 64 (2), 299–322
- Nie ZL, Wen J, Sun H, Bartholomew B (2005). Monophyly of *Kellogia* Torrey ex Benth. (Rubiaceae) and evolution of its intercontinental disjunction between western North America and eastern Asia. *American Journal of Botany*. 92, 642–652.
- Nixon KC (1999). The parsimony ratchet: a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15, 407–414
- Núñez-Penichet C, Cobos Cobos ME, Gutierrez Amaro J, Barro Cañamero A. Distribución potencial del género *Omphalea* (Euphorbiaceae) en Cuba: aproximación a su distribución real. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 37:165–175.
- Oliveira-Filho A, Fontes MAL (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4b), 793–810.
- Oliveira PS, Marquis RJ (2002). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University New York Press.
- Ortiz-Jaureguizar E, Cladera GA (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66, 498–532.
- Overbeck GE, Pfadenhauer J (2007). Adaptive strategies in burned subtropical grassland in Southern Brazil. *Flora* 202(1), 27–49.
- Pagel M, Meade A (2006). Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo. *The American Naturalist* 167, 808–825

- Pascual R, Ortiz-Jaureguizar E (2007). The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 14, 75–137.
- Pascual R, Ortiz-Jaureguizar E, Prado JL (1996). Landmammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30, 265–319.
- Pearson RG, Dawson TP (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*. 12, 361–371.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT (2007). Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102–117.
- Pech GT, Araujo B, Bell JD, Blanchard J, Bonebrake TC, Chen C, Clark TD *et al.* (2017). Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214.
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA (2000). Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261–273.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK, Butterworth CA (2004). Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversifications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 359, 515–537.
- Pennington RT, Dick CW (2004). The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 359: 1611–1622.
- Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. En: RT Pennington, GP Lewis, JA Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. (pp. 1-29). London New York Press.
- Perino A, Henrique M, Pereira LM, Navarro N, Fernández JM, Bullock S. *et al.* (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364(6438), eaav5570.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez- Meyer E, Nakamura M, Araújo MB (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. – En: Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning. ACM Press, pp. 472–486.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190, 231–259.
- Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40, 887–893
- Pinheiro MH, Monteiro R (2010). Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Revista Brasileira de Biologia* 70, 95–102
- Pire SM (1997). Género *Galianthe* subgen. *Ebelia* (Rubiaceae: Spermacoe): estudios palinológicos. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84, 878–887
- Pitman N, Jørgensen PM (2002). Estimating the size of the world's threatened flora. *Science*, 298(5595), 989.
- Prado DE, Gibbs PE (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927
- Prado DE (1995). Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. En: Brown A.D., Grau H.R. (eds) Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña: 19–52. Tucumán, Proyecto de Desarrollo Agroforestal.
- Prado DE (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57, 437–461.
- Prado DE (2003). As caatingas da América do Sul. En: Leal I.R., Tabarelli M., Silva J.M.C. (eds) Ecologia e conservação da Caatinga: 3–74. Recife, Federal University of Pernambuco UFPE.
- Posadas P, Ortiz-Jaureguizar E (2011). Evolução da região Andina das Américas. En: Carvalho JCB, Almeida EAB, eds. Biogeografia da América do Sul: padrões e processos. São Paulo: Editora Roca.
- Pressey RL, Humphries CJ, Margules CR, Vane-wright RI, Williams P (1993). Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4), 124–128.
- Punt WS, Hoen PP, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143, 1–81.
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

- Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ (2014). Tracer v.1. 6. Disponible en: <https://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Ramella L, Spichiger R (1989). Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. I. *Candollea* 44, 639–680.
- Ramos VA (1989). The Birth of Southern South America. *American Scientist* 77:444-450.
- Rando JG, Zuntini AR, Conceição AS, van den Berg C, Pirani JR, de Queiroz LP (2016). Phylogeny of *Chamaecrista* sect. *Coriaceae* (Leguminosae) unveils a lineage recently diversified in Brazilian campo rupestre vegetation. *International Journal of Plant Sciences* 177, 3–17.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2006). Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado. En: RT Pennington, GP Lewis, JA Ratter (Eds.), *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and Conservation*. (pp. 31– 66). United States
- Raven PH, Axelrod DI (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61,539-673.
- Ribeiro PL, Rapini A, Damascena LS, van den Berg C (2014). Plant diversification in the Espinhaço range: insights from the biogeography of *Minaria* (Apocynaceae). *Taxon* 63, 1253–1264.
- Rivers MC, Bachman SP, Meagher TR, Lughadha EN, Brummitt NA (2010). Subpopulations, locations and fragmentation: applying IUCN red list criteria to herbarium specimen data. *Biodivers & Conservation* 19, 2071– 2085.
- Robbrecht E (1988). Tropical woody Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 1, 1–272.
- Robbrecht E, Manen JF (2006). The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonioideae and Rubioideae. *Systematics and Geography of Plants* 76, 85–146.
- Rodrigues AS, Orestes Cerdeira J, Gaston KJ (2000). Flexibility, efficiency, and accountability: Adapting reserve selection algorithms to more complex conservation problems. *Ecography*, 23(5), 565–574.
- Rodrigues ASL, Pilgrim JD, Lamoreux JF, Hoffmann M, Brooks TM (2006). The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21(2), 71–76.

- Ronquist F, Teslenko M, Van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Systematic Biology* 61, 539–530.
- Root TL, Price JF, Hall KR, Schneider S, Rosenzweig J, Pounds J (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* volume 421, pages 57–60
- Root-Bernstein M, Guerrero-Gatica M, Piña L, Bonacic C, Svenning JC, Jaksic FM (2017). Rewilding-inspired transhumance for the restoration of semiarid silvopastoral systems in Chile. *Regional Environmental Change* 17, 1381–1396.
- Root-Bernstein M, Svenning JC (2017). Restoring connectivity between fragmented woodlands in Chile with a reintroduced mobile link species. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(4), 292–299.
- Roth JL, Dilcher DL (1979). Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: stipulate leaves of the Rubiaceae. *American Journal of Botany* 66, 1194–1207
- Sala OE, Paruelo JM (1997). Ecosystem services in grasslands. En: G. Daily (Ed.), *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Washington DC
- Salas RM (2012). Revisión de *Staelia* s.l. (Spermacoceae-Rubiaceae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 294p
- Salas RM, Viana PL, Cabral EL, Dessein S, Janssens S (2015a) *Carajasia* (Rubiaceae), a new and endangered genus from Carajás mountain range. Pará, Brazil. *Phytotaxa* 206, 14–29.
- Salas RM, Souza EB, Cabral EL (2015b). Sobre la identidad de *Spermacoce polygonifolia* y *Spermacoce perijaensis* (Spermacoceae-Rubiaceae). *Rodriguésia* 66(3): 919–922.
- Särkinen T, Iganci JRV, Linares-Palomino R, Simon MF, Prado DE (2011). Forgotten forests – issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology*: 11, 27. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-27>
- Sarmiento G (1983). The savannas of tropical America. En: F. Bouliere [ed.], *Ecosystems of the world: tropical savannas.*, 245–288. Elsevier, Amsterdam, Netherlands
- Schatz GE (2009). Plants on the IUCN Red List: setting priorities to inform conservation. *Trends in Plant Science* 14(11), 638–642.
- Schluter D, Price T, Mooers AO, Ludwig D (1997). Likelihood of ancestor state in adaptive radiation. *Evolution* 51,1699–1711

- Scholes RJ, Archer SR (1997). Tree–grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517–544.
- Schulze K, Knights K, Coad L, Geldmann J, Leverington F, Eassom A *et al.* (2018). An assessment of threats to terrestrial protected areas. *Conservation Letters* 11(3), e12435.
- Silva JMC, Casteleti CHM (2005). State of biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. En: C. Galindo-Leal & Camara I. G. (Eds.). *The atlantic forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook.* (pp. 43–59). Washington, CABS Press.
- Silveira FAO, Arruda AJ, Bond W, Durigan G, Fidelis A, Kirkman K *et al* (2020). Myth-busting tropical grassy biome restoration. *Restoration Ecology* 28(5),1067–1073.
- Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptation to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 20359–20364.
- Sobral-Souza T, Lautenschlager L, Queiroz Morcattyc T, Belloa C, Hansene D, Galetti M (2017). Rewilding defaunated Atlantic Forests with tortoises to restore lost seed dispersal functions. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(4), 300–307.
- Souza EB., Cabral EL, Zappi DC (2010). Revisão de *Mitracarpus* (Rubiaceae–Spermacoaceae) para o Brasil. *Rodriguésia* 61(2): 319–352. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201061213>
- Souza ÉR, Lewis GP, Forest F, Schnadelbach AS, van den Berg C, de Queiroz LP (2013). Phylogeny of *Calliandra* (Leguminosae: Mimosoideae) based on nuclear and plastid molecular markers. *Taxon* 62, 1200–1219
- Souza-Neto AC, Cianciaruso MV, Collevatti RG (2016). Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: Insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography* 43, 340–350.
- Stamatakis A (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30, 1312–1313.
- Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP, Kamino LHY (2009). *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brazil.
- Stévant T, Dauby G, Lowry PP, Blach-Overgaard A, Droissart V, Harris DJ *et al.* (2019). A third of the tropical African flora is potentially threatened with extinction. *Science Advances*, 5(11), eaax9444.

- Stuart SN, Wilson EO, Mcneely JA, Mittermeier RA, Rodriguez JP (2010). The Barometer of Life. *Science*, 328(5975), 177.
- Svenning JC, Pedersen PB, Donlan CJ, Ejrnaes R, Faurby S, Galetti M *et al.* (2016). Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(4), 898–906.
- Svenning JC, Søren F (2017). Prehistoric and historic baselines for trophic rewilding in the Neotropics. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(4), 282–291.
- Spichiger R, Bise B, Calenge C (2006). Biogeography of the forests of the Paraguay-Paraná basin. en: R.T. Pennington, G.P. Lewis & Ratter, J.A. (Eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. (pp. 193-211). Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York, CRC Press.
- Spichiger R, Palese R, Chautems A, Ramella L (1995). Origin, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea* 50(2), 515–537.
- Spichiger R, Ramella L, Palese R, Mereles F (1991). Proposición de la leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco. *Candollea*, 46(2), 541–564.
- Szumik CA, Cuezco F, Goloboff P, Chalup AE (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51(5), 806–816.
- Szumik CA, Goloboff PA (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53(6), 968–977.
- Taylor DW (1991). Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88, 69–84.
- Terrell EE, Wunderlin RP (2002). Seed and fruit characters in selected *Spermacoceae* and comparison with *Hedyotidae* (Rubiaceae). *Sida* 20, 549–557.
- Tosh J, Dessein S, Buerki S, Groeninckx I, Mouly A, Bremer B, Smets EF, De Block P (2013). Evolutionary history of the Afro-Madagascan *Ixora* species (Rubiaceae): species diversification and distribution of key morphological traits inferred from dated molecular phylogenetic trees. *Annals of Botany* 112, 1723–1742
- UICN (2012). Categorías y criterios de la lista roja de la UICN: version 3.1, segunda edición. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.

- UICN (2019). Standards and Petitions Committee (2019). Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria. Version 14. Retrieved from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed 20 Feb 2020).
- Ulloa-Uloa C, Acevedo-Rodríguez P, Beck S, Belgrano MJ, Bernal R, Berry PE *et al.* (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*, 358(6370), 1614–1617. <https://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- Van Auken OW, Bush JK (2013). *Invasion of Woody Legumes*. Springer Briefs in Ecology, Springer, NY.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991). What to protect? —Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55(3), 235–254.
- Vasconcelos TNC, Alcantara S, Andrino CO, Forest F, Reginato M, Simon MF, Pirani JR (2020). Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society*, 287(1923), 1–10.
- Van der Hammen T, Werner JH, van Dommelen H (1973) Palynological record of the upheaval of the northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean biota. *Review of Palaeobotany and Palynology* 16, 1–122.
- Van der Hammen T (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1,3–26.
- Velazco SJE, Galvão F, Keller HA, Bedrij NA (2018). Cerrados in Argentina? Structure, diversity and biogeography of the woody component of a savanna in the Misiones Province. *Rodriguésia* 9(2), 335–349.
- Venter O, Brodeur NH, Nemiroff L, Belland B, Dolinsek IJ, Grant JWA (2006). Threats to endangered species in Canada. *Bioscience*, 56, 903–910
- Venter O, Fuller RA, Segan DB, Carwardine J, Brooks T, Butchart HM *et al.* (2014). Targeting global protected area expansion for imperiled biodiversity. *PLoS Biology*, 12(6), e1001892.
- Vieira Zanella FC (2011). Evolução da biota diagonal de formações abertas secas da América do Sul. En: Carvalho C.J.B. & Almeida E.A.B. (Eds.). *Biogeografia da América do Sul*. (pp.198–221). Padrões & Processos, São Paulo, Brazil.
- Vilhalva DAD (2008). Estudo morfofisiológico do desenvolvimento das espécies *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral (Rubiaceae) e *Campuloclinium chlorolepis* Baker (Asteraceae) submetidas a diferentes

- concentrações de cádmio. (Unpublished doctoral dissertation). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo Brazil.
- Viglizzo EF, Pordomingo AJ, Castro MG, Lértora FA (2002). La sustentabilidad ambiental del agro pampeano. Buenos Aire, INTA,84
- Werneck FP (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30, 1630-1648.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites JW (2011). Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20, 272–288.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En: *PCR protocols: a guide to methods and applications*. San Diego: P Academic Press, 315322.
- Wijninga VM (1996). Palynology and paleobotany of the Early Pliocene section Río Frío 17 (Cordillera Oriental, Colombia): biostratigraphical and chronostratigraphical implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92, 329–350.
- Wickham H (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M (2012). Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796–802.
- Xavier AL, Guedes TB, Napoli MF (2015). Biogeography of anurans from the poorly known and threatened coastal sandplains of Eastern Brazil. *PLoS ONE*, 10(6), e0128268.
- Yoder AD, Nowak MD (2006). Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force on Madagascar? Only time will tell. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 37, 405–431
- Yu Y, Blair C, He X (2020). RASP 4: Ancestral state reconstruction tool for multiple genes and characters. *Molecular Biology and Evolution* 37(2),604–606
- Yung TP (2000). Restoration ecology and conservation biology. *Restoration Ecology* 92(1), 73–83.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*. 292, 686–93.

- Zamboni T, Di Martino S, Jiménez-Pérez I (2017). A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: The Iberá Rewilding Program (Argentina). *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(4), 248–256.
- Zappi D, Jardim J, Bezerra de Souza E, Di Maio FR, Barbosa MR, Valente ASM, *et al.* (2013). Rubiaceae. En: Martinelli, G. & Moraes, M.A. (Eds.) *Livro Vermelho da Flora do Brasil*. (pp. 922–941). Centro Nacional de Conservação da Flora, Rio de Janeiro, Brazil.

APÉNDICES

APÉNDICE I

Lista de especies de *Galianthe* estudiadas, espécimen de referencia, procedencia del ejemplar, marcadores amplificados. *Se indica el código de GenBank para cada marcador en caso de estar disponible, "X" para las secuenciadas nuevas generadas a partir de este trabajo y "#" secuencias inéditas generada por otras personas. Abreviaturas= AAU= Aarhus University, BHCB= Universidade Federal de Minas Gerais, CEN= Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, CTBS= Universidade Federal de Santa Catarina, CTES= Instituto de Botánica del Nordeste, FCQ= Universidad Nacional de Asunción, GB= University of Gothenburg, HOXA= Herbario Selva Central Oxapampa, HUEFS= Universidade Estadual de Feira de Santana, HUVA= Universidade Estadual Vale do Acaraú, IFFSC=, MG= Museu Paraense Emílio Goeldi, LPB= Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, SI= Instituto de Botánica Darwinion, UEC= Universidade Estadual de Campinas

Especie	Espécimen de referencia	Procedencia del espécimen	Marcadores amplificados	
			ITS	ETS
<i>Galianthe andersonii</i>				
<i>G. angulata</i>	Cabral sn		X	
<i>G. aurelii</i> E.L. Cabral	De madrignac & J.E. Florentín 745 (CTES, FCQ)	Paraguay, Amambay, Sendero al sur del Parque Cerro Corá, campo privado Cerro arenisca	X	X
<i>G. bisepala</i> E.L. Cabral	J.E. Florentín & R. Salas 74 (CTES)	Argentina, Salta, La Viña, ruta 68 km 77-78, 1220 m, sobre pared de roca sedimentaria friable 25°37'47,7" S - 65°37'20,04" W	X	X
<i>G. boliviana</i>	Wood et al. 18949 (LPB)	Bolivia, La Paz, Saavedra, bajando de Charazani por el camino que va de oeste a este 15°11.75' S – 68°52.50' W, Alt. 2453 m	X	
<i>G. brasiliensis</i> (Spreng.)E.L. Cabral & Bacigalupo	Cabral et al. 758 (CTES)	Argentina, Misiones, Teyú Cuaré	*KF737011	*KF737053
<i>G. centranthoides</i> (Cham. & Schltdl.)E.L.Cabral	J.E. Florentín 15 (CTES) W. A. Medinas et al. 333 (CTES)	Argentina, Corrientes, Riachuelo 27°33'39.94 S-58°44'45.40 W Argentina, Corrientes, Bonpland	X	X
<i>G. chiquitosiana</i> E.L.	J. Wood et al. 23731	Bolivia, Santa Cruz, Chiquitos, zona de Motacú, meseta, mayormente	X	X

Cabral		con pendientes suaves, campo limpio, abajo zonas rocosas		
<i>G. cyperoides</i>	Schinini et al 36135 (CTES)	Paraguay, Caaguazú, 5 km S de Ihu 25°06'40" S-55°57'50"W		X
<i>G. dichasia</i> (Sucre & Costa) E.L.Cabral	J.E. Florentín et al. 22 (CTES)	Argentina, Misiones, Bernarndo de Irigoyen 26°14'59.33" S-53°38'43.19" W	X	
<i>G. dichotoma</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) E.L. Cabral & Bacigalupo 1	Becker 1333		X	
<i>G. dichotoma</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) E.L. Cabral & Bacigalupo 2	Ollgaard et al. 90921	Ecuador, Loja, Road Velacruz, Olmedo c. km 2, 3°57' S-79°35' W	X	X
<i>G. elegans</i>	J.E. Florentín et al. 47 (CTES)	Brasil, Parana, Ponta Grossa, Bairro Cera cara, Cerrado	X	X
<i>G. equisetoides</i>	J.E. Florentín & Salas 4 (CTES, UEC) Miguel 44	Argentina, Corrientes, Santo Tomes, ruta 40 28°24'18"S-56°11'34.59"W	X	X
<i>G. eupatorioides</i> (Cham & Schltldl.)E.L.Cabral	Quiroz et al. 14190 (CTES, HUEFS)	Brasil, Goiás, Nova Roma	*KF737012	*KF737054
<i>G. fastigiata</i>	J.E. Florentín et al. 69(CTES)	Argentina, Corrientes, Santo Tome, ruta 40 a orillas del camino 28°24'18"S-56°11'34.59"W	X	
	J.E. Florentín et al. 51(CTES,SI,MG,CTBS)	Argentina, Misiones, Candelaria, Bomplandia, al costado del camino, 27°28'46.66"S- 55°28'592W		X
<i>G. gertii</i>	Silva et al. 3930 (CTES)	Brasil, Paraná	X	
<i>G. grandifolia</i>	Quiroz et al 14015 (CTES, HUEFS)	Brasil, Distrito Federal, Planaltina	*KF737013	*KF737055
<i>G. guaranitica</i>	Martinez M sn (CTES)	Paraguay	X	
<i>G. hispidula</i> (A. Rich. ex DC.) E.L. Cabral & Bacigalupo 1	H.A. Keller & Rojas J 1345	Argentina, Misiones, Iguazu, Reserva San Jorge, Bañado	X	
# <i>G. hispidula</i> (A. Rich. ex DC.) E.L. Cabral &	Salas404		X	X

Bacigalupo2				
<i>G. holmneisenii</i> Florentín & R. M., Salas sp. nov	Holm-Nielsen L. et al. 26059 (AAU)	Ecuador, Esmeraldas: La Tolita. 5 m, 79°03'W 1°14' N	X	
<i>G. lanceifolia</i> E.L. Cabral	Pastore J. F & Mota M. C. de A. 5311 (CTES, CTBS)	Brasil, Goias, Cavaleante, Estrada de Serra para O Engenho	X	X
<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>	J.E. Florentín & Nuñez Florentín M. 73 (CTES)	Brasil, Santa Catarina, Florianopolis, Sambaqui	X	
	Persson & Gustavsson 298 (GB)	Bolivia		*AM932939
<i>G. linearifolia</i> E.L. Cabral	Vera M. et al. 2660 (FCQ)	Paraguay, Alto Parana, Hernandarias, Propiedad Takurú Pukú de la Itaipú Binacional (EER) cerrado	X	X
<i>G. longisepala</i> E.L. Cabral	B.M.T Walter & E.S.G. Guarino 4708 (CEN, CTES)	Brasil, Brasilia DF, Fazenda Sucupira		X
<i>G. longifolia</i>	J. Cordeiro et al. 1969 (CTES)	Brasil, Parana, Lapa, Colonia municipal, Hotel Fazenda	X	
<i>G. palustris</i>	Salas398 (CTES)		X	
	M. Verdi et al. 1905 (CTES, IFFSC)	Brasil, Santa Catarina, Santa Terezinha, Urubici		*MF166827
<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral	De madriagnac & J. E. Florentín 645 (CTES, FCQ)	Paraguay, Paraguarí, Ruta Paraguarí-Piribebuy, borde de ruta, Borde de Bosque	X	X
<i>G. peruviana</i> (Pers.)E.L. Cabral	Salas 417		#	
	Salas et al 408 (BHCB, CTES)	Brasil, Minas Gerais, Belo Horizonte		#
<i>G. spicata</i> (Miq.)Cabaña Fader &Dessein	Cabaña Fader & Dessein s.n.		*MF166826	
	Andersson et al. 1961 (GB)			*AM933008

<i>G. pseudopeciolata</i>				
<i>G. ramosa</i> E.L.Cabral	Pastore et al. 304 (CEN, CTES)	Brasil, Brasilia DF, Estrada para Sobradinho, Campo rupestre	X	X
<i>G. reitzii</i>	F. Pastore et al. 5462 (CTES)	Brasil, Santa Catarina, Urubuci, Parque Nacional de Sao Joaquim, subida para morro da Igreja	X	X
<i>G. sudyungensis</i>	Parada G. et al. 5156	Bolivia, Santa Cruz, Vallegrande, Entre Las Vueltas y Corosito, cerrado	X	X
<i>G. thalictroides</i>	J.E. Florentín et al. 52(CTES, CTBS,HUVA,UEC)	Argentina, Misiones, Candelaria, Cementerio Bonpland, al costado del camino 27°28'45.88" S-55°29'58.36" w	X	X
<i>G. vaginata</i> E.L.Cabral & Bacigalupo	J.E. Florentín 13(CTES)	Brasil, Sao Paulo, Campo do Jordao	X	X
<i>G. valerianoides</i> (Cham & Schltldl.) E.L.Cabral	J. E. Florentín et al. 33 (CTES)	Brasil, Santa Catarina, ruta BR-116 Km 285, suelo bajo húmedo	X	
	Miguel 16			X
<i>G. vasquezii</i> R.M. Salas & Florentín	Monteagudo et al. 7587 (HOXA, CTES)	Perú, Pasca, Oxapampa, Chotabamaba, cerretera Chotabamba a la Suiza	X	X
<i>G. verbenoides</i>	J. E. Florentín et al. 72(CTES)	Brasil, Santa Catarina, Curitibanos	X	
<i>Galianthe sp.nov</i>	J. E. Florentín et al. 35(CTES)	Brasil, Paraná, entre Curitiba y Ponta Grossa, cultivo de soja y pastizal	X	X

APÉNDICE II

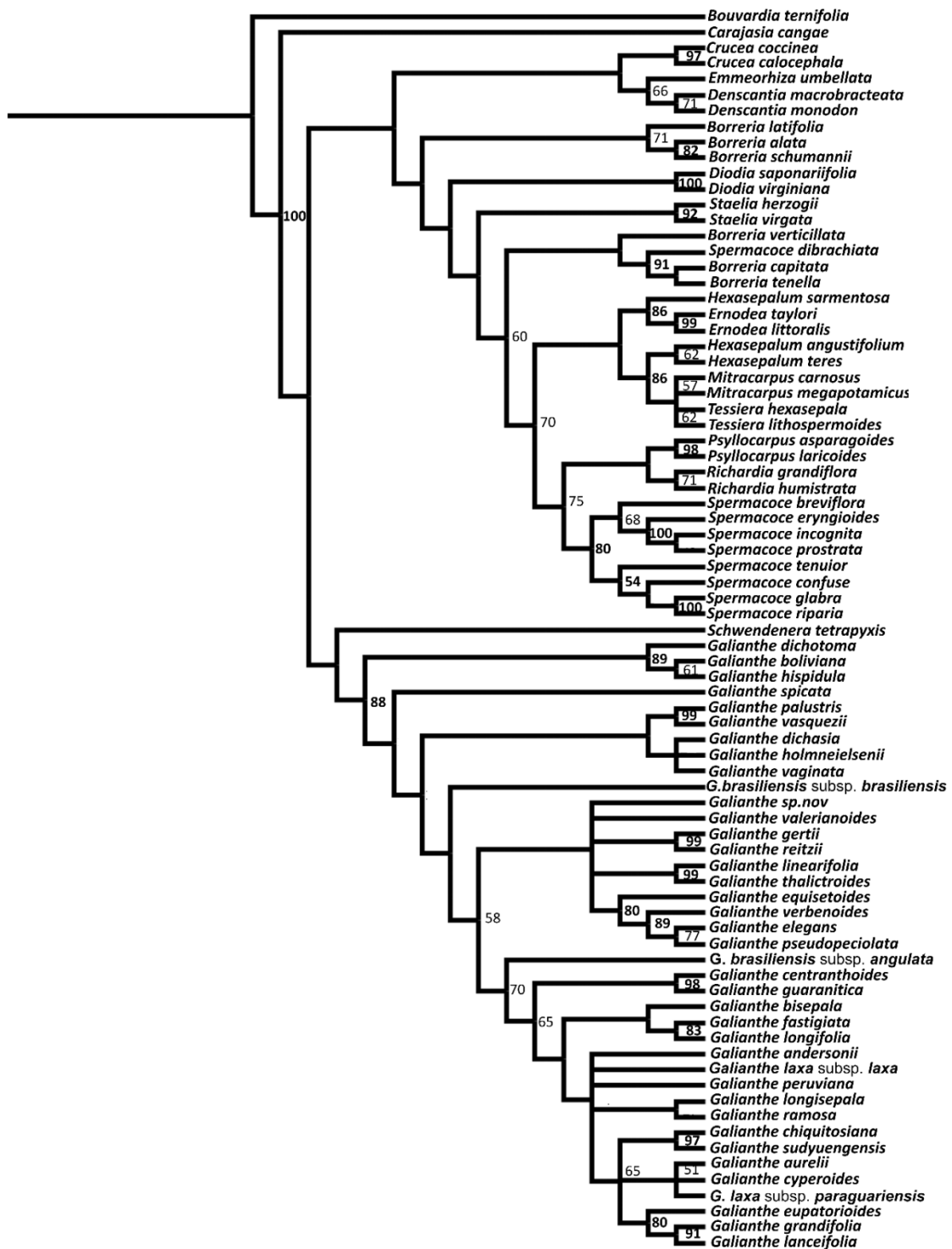
Lista de especies del clado Spermacoce relacionadas a *Galianthe*, muestras estudiadas, especímenes de referencia, procedencia y marcadores amplificados. Se indica el código de GenBank para cada marcador en caso de estar disponible. Abreviaturas= BR=, BHCB= Universidade Federal de Minas Gerais, CTES= Instituto de Botánica del Nordeste, GB= University of Gothenburg, HUEFS= Universidade Estadual de Feira de Santana, MEXU= Universidad Nacional Autónoma de México, MO= Missouri Botanical Garden, NY= The New York Botanical Garden, UPS= Museum of Evolution, USZ= Herbario del Oriente Boliviano (USZ), Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, UAGRM.

Especie	Especimen de referencia	Procedencia del espécimen	Marcadores amplificados	
			ITS	ETS
<i>Borreria alata</i> (Aubl.)DC	Queiroz et al. 14105 (CTES, HUEFS)	Brasil, Goias	*KF736995	*KF737036
<i>B. capitata</i> (Ruiz & Pav.)DC	Quiroz et al 14261 (CTES, HUEFS)	Brazil, Goiás,	*KF736990	*KF737032
<i>B. latifolia</i>				
<i>B. shumannii</i> (Standl. ex Bacigalupo)E.L.Cabral & Sobrado	Cabral et al 760 (CTES)	Argentina, Misiones	*KF736997	*KF737038
<i>B. tenella</i> (Kunth) Cham. & Schltl.	Quiroz et al 14252 (CTES, HUEFS)	Brasil	*KF736988	*KF737030
<i>B. verticillata</i>	Salas 402 (CTES)	Argentina, Corrientes	*KF736998	
<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltl	Ochoterena et al 454 (BR)	Mexico, Oaxaca	*KF736987	*KF737029
<i>Carajasia cangae</i> R.M. Salas, E.L. Cabral & Desein	Costa et al. 588 (BHCB)	Brasil, Para	*KF737015	*KF737057
<i>Crusea calocephala</i> DC.	Ochoterena et al.456 (CTES)	México, Oaxaca,	*KF737009	*KF737051
<i>Crusea coccinea</i> DC	Ochoterena et al.461	México, Oaxaca,	*KF737010	*KF737052

	(CTES)		#	#
<i>D. macrobracteata</i>	Jardim 4925		#	#
<i>D. monodon</i>	Melo10029		#	
<i>Diodia saponariifolia</i> Cham. & Schltld.	Cabaña and Salas 22 (CTES)	Argentina, Misiones	*KF737007	*KF737049
<i>Diodia virginiana</i>	Taylor 12758 (MO)	USA, Missouri	*KF737008	*KF737050
<i>Emmeorrhiza umbellata</i> (Spreng.)K. Schum.	Queiroz et al. 13746 (CTES, HUEFS)	Brasil, Bahía	*KF737000	*KF737042
<i>Ernodea littoralis</i> Sw.	Rova et al. 2286 (GB)	Cuba, Habana	*KF737001	*KF737043
<i>Ernodea taylori</i>	Correl 44186 (NY)	Britton, North Bimini	*KF737002	*KF737044
<i>Hexasepalum</i> <i>angustifolium</i> Bartl. Ex Dc.	Rzedowski et al 17792 (MEXU)	México	*KF737004	*KF737046
<i>H. sarmentosum</i> (Sw.) Delprete & J.H.Kirkbr.	Dessein et al 1521 (CTES)	Cameron	*KF737005	*KF737047
<i>H. teres</i> (Walter)J.H.Kirkbr.	Queiroz et al 14089 (CTES,HUEFS)	Brasil, Goiás	*KF737006	*KF737048
<i>Mitracarpus carnosus</i> <i>Borhidi & Lozada-Perez</i>	Ochoterena et al 516 (CTES)	Mexico, Oaxaca	*KF736999	*KF737040
<i>M. megapotamicus</i> (Spreng.)Kuntze	Salas & Cabaña 399 (CTES)	Argentina, Corrientes		*KF737041
<i>Psyllocarpus</i> <i>asparagoides</i> Mart. ex Mart. &Zucc.	Queiroz et al. 14564 (CTES)	Brasil, Minas Gerais, Itacambira	*KF737018	*KF737060
<i>P. laricoides</i>	Andersson et al. 35750 (UPS)		*AM939531	*AM933005
<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltld.)Steud.	Queiroz et al. 14055 (CTES, HUEFS)	Brasil, Bahia, Nova Roma	*KF737027	*KF737066
<i>R. humistrata</i> (Cham. & Schltld.) Steud.	Cabaña & Salas 17 (CTES)	Argentina, Misiones, Bernardo de Irigoyen	*KF737028	*KF737067

<i>Schwendenera tetrapyxis</i> K. Schum.	Marques et al. 83 (CTES)	Brasil, Paraná	*KF737017	*KF737059
<i>Spermacoce breviflora</i> F. Muell ex Benth.	Harwood 1070	Australia	*KF737019	*KF737062
<i>S. confuse</i> Rendle	Ochoterena et al. 552	México	*KF737020	*KF737063
<i>S. dibrachiata</i> Oliv.	Dessein et al. 626	Zambia	*KF737021	
<i>S. eryngioides</i> (Cham. & Schltdl.)Kuntze	Salas et al. 378 (CTES)	Argentina	*KF736992	*KF737033
<i>S. glabra</i> Michx.	Taylor 12757 (MO)	USA, Missouri	*KF737022	*KF737064
<i>S. incognita</i> (E.L.Cabral)Delprete	Queiroz et al. 14049 (CTES, HUEFS)	Brasil, Goias	*KF736993	*KF737034
<i>S. prostrata</i> Aubl.	Queiroz et al. 14083 (CTES)	Brasil, Goias, Nova Roma	*KF736996	*KF737037
<i>S. riparia</i>	Miguel et al 13		#	
<i>S. tenuior</i> L.	Novelo et al. s/n	Mexico	*KF737023	*KF73765
<i>Staelia herzogii</i> (S.Moore)R.M.Salas & E.L.Cabral	Soto et al. 1053 (CTES,USZ)	Bolivia, Santa Cruz	*KF737024	
<i>S. virgata</i> (Link ex Roem. & Schult.)K.Schum.	Salas et al. 423 (CTES, HUEFS)	Brasil, Bahia	*KF737025	
<i>Tessiera hexasepala</i>			#	
<i>T. lithospermoides</i>			#	

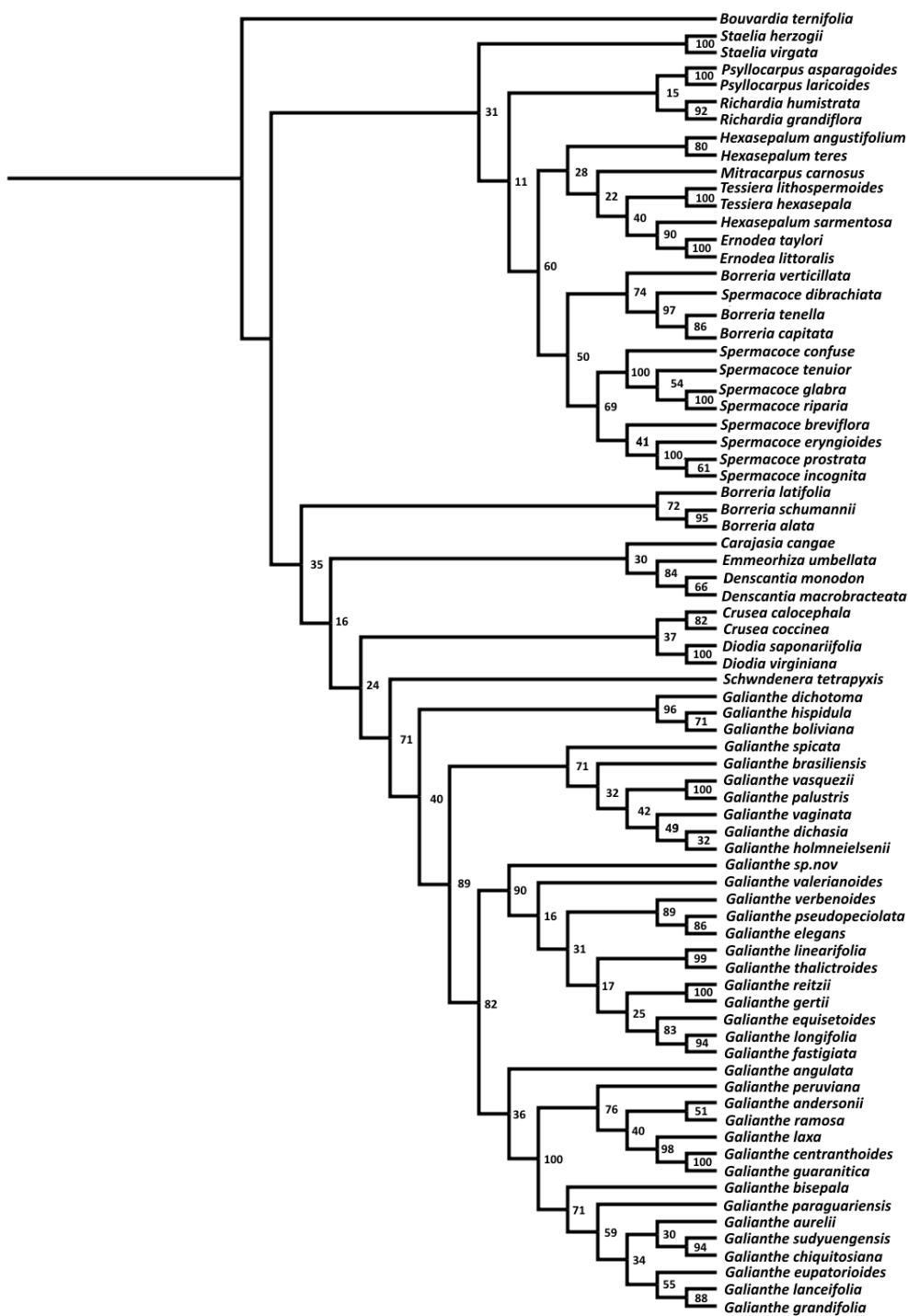
APÉNDICE III



2.0

Consenso estricto obtenido a partir del análisis de parsimonia de los marcadores nucleares (ITS y ETS) combinados. Los valores de soporte de Bootstrap se ubican sobre las ramas, solo se muestran valores de soportes mayores 50.

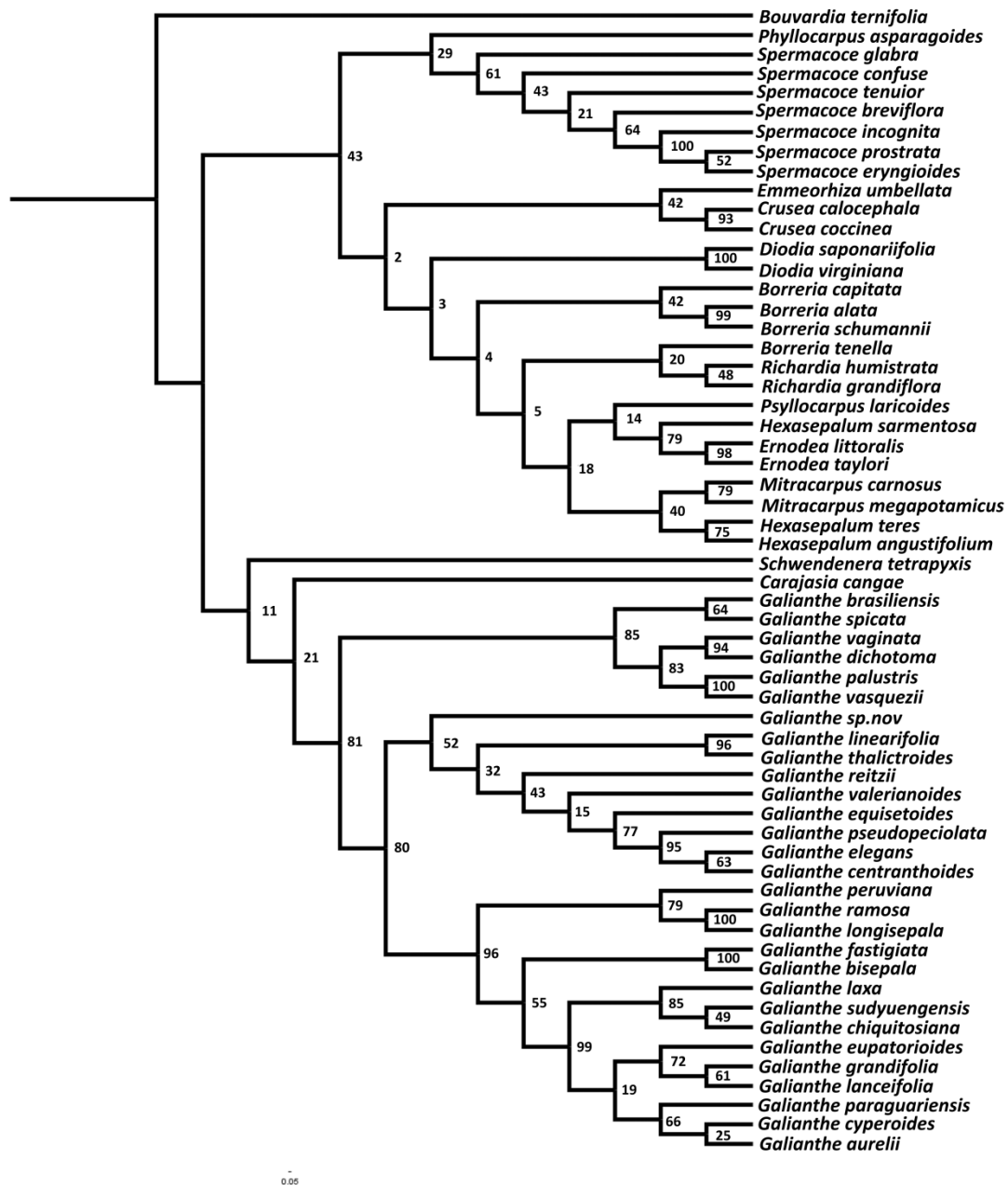
APÉNDICE IV



0.03

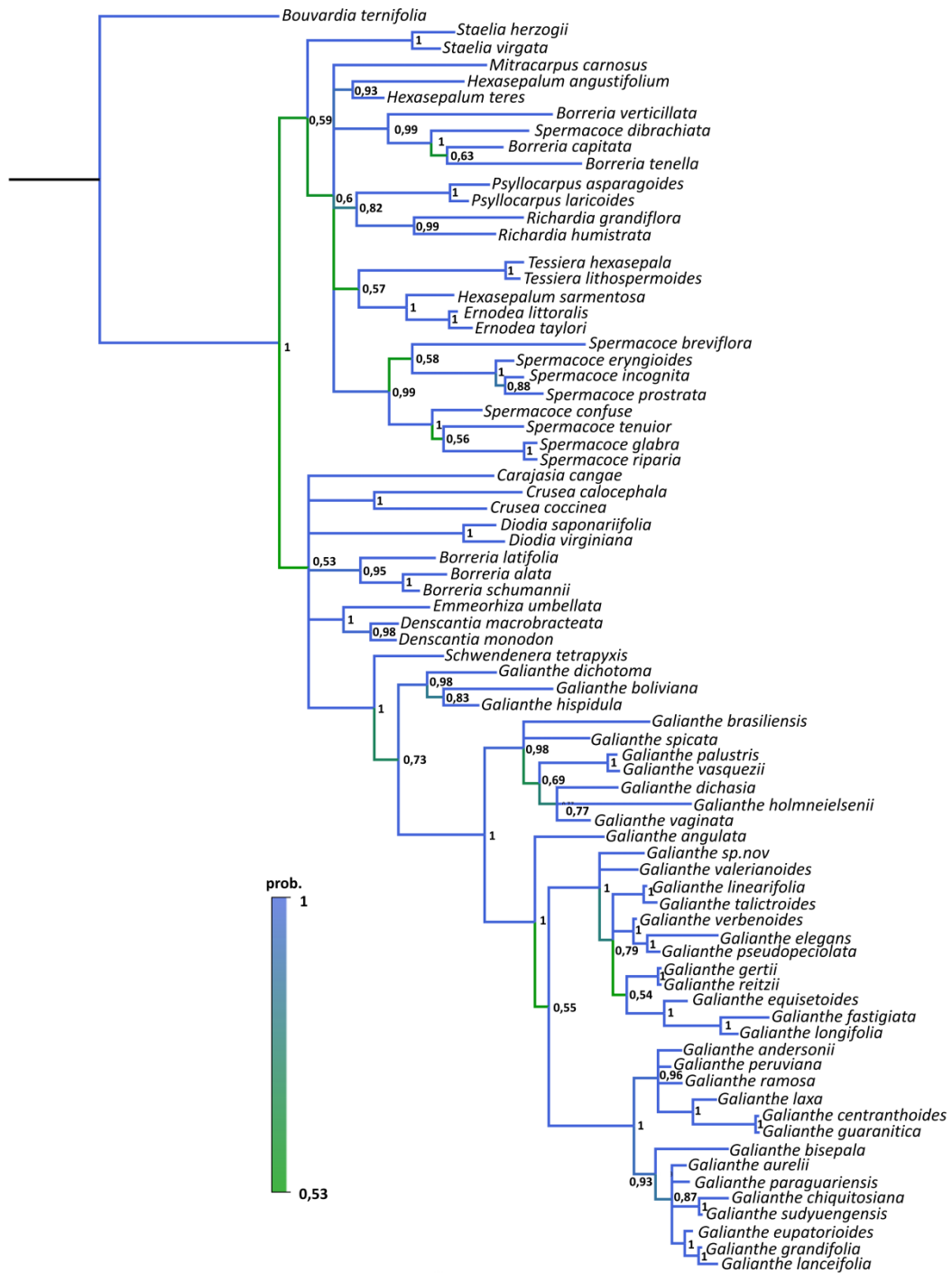
Arbol obtenido a partir del metodo maxima verosimilitud (MV) del marcadores moleculares ITS. Los valores de soporte de Bootstrap se ubican sobre las ramas, solo se muestran valores de soportes mayores 50.

APÉNDICE V



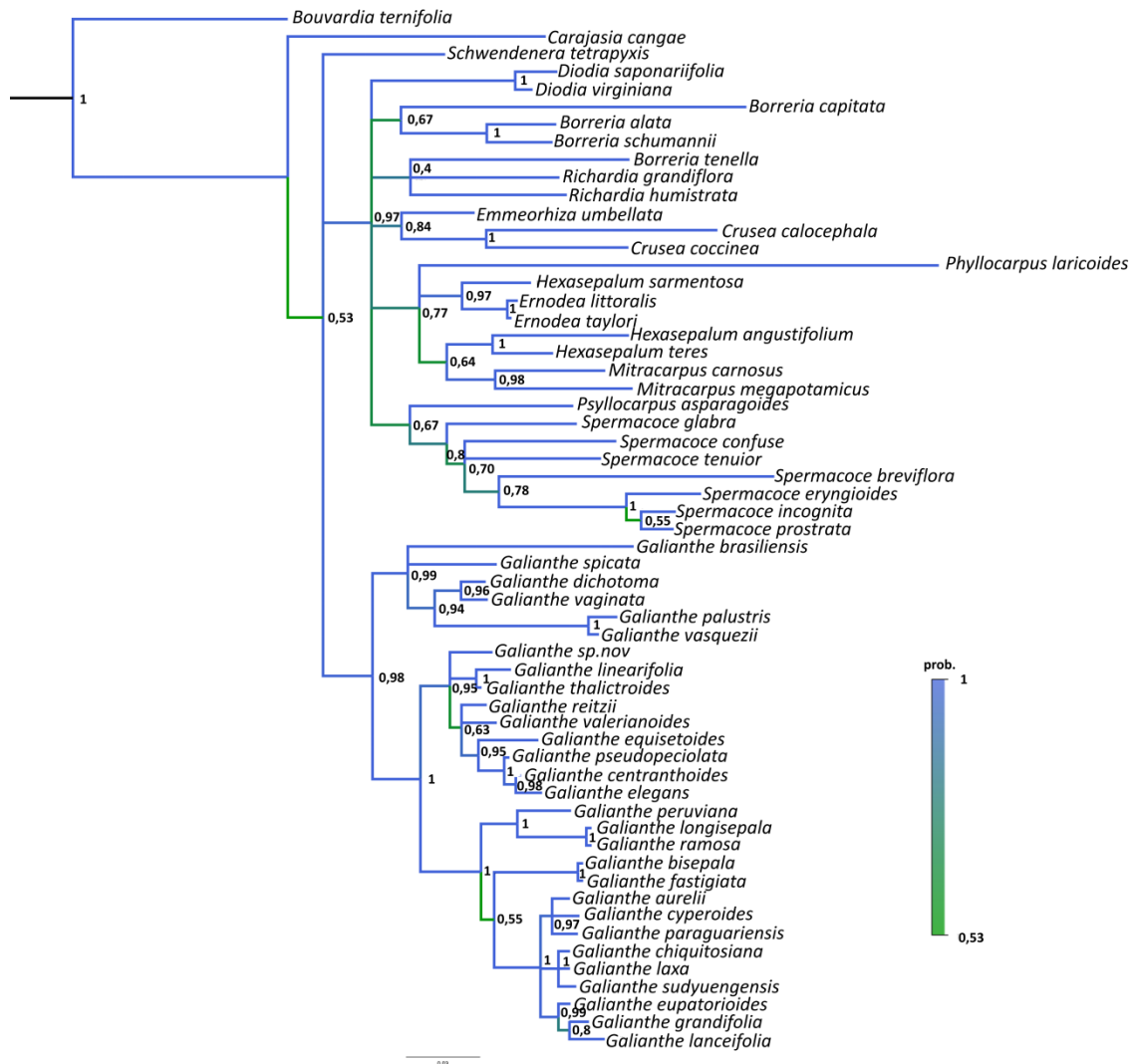
Arbol obtenido a partir del metodo Maximo Likelihood (ML) del marcadores moleculares ETS. Los valores de soporte de Bootstrap se ubican sobre las ramas, solo se muestran valores de soportes mayores 50.

APÉNDICE VI



Consenso de mayoría obtenido a partir del análisis bayesiano (BI) del marcador ITS. Las probabilidades a posteriori (PP) se especifican para cada rama indicando en color azul mayor probabilidad y verde menor probabilidad

APÉNDICE VII



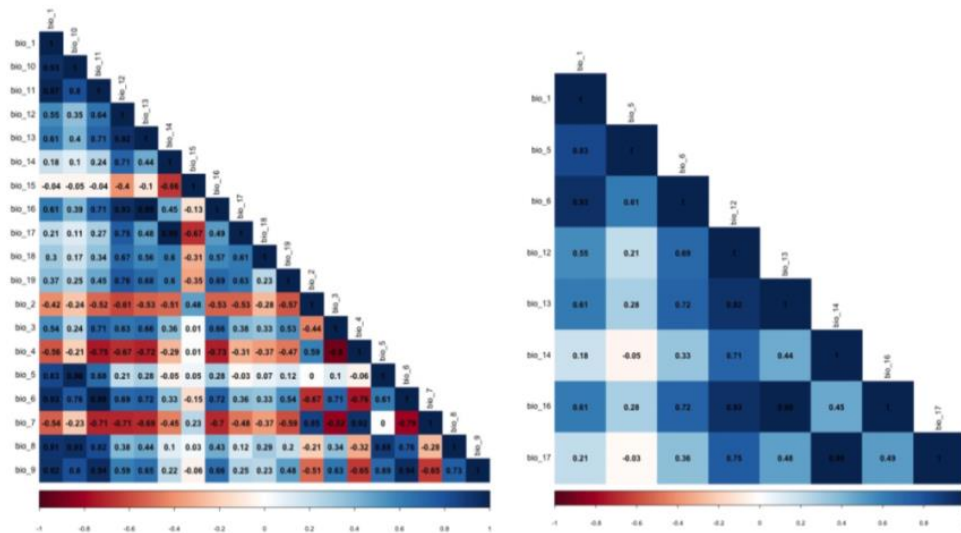
Consenso de mayoría obtenido a partir del análisis bayesiano (BI) del marcador ETS. Las probabilidades a posteriori (PP) se especifican para cada rama indicando en color azul mayor probabilidad y verde menor probabilidad

APÉNDICE VIII

Especies analizadas, número de registros individuales y materiales examinados

Especies	Números de registros por especies	Bases de datos/Materiales examinados
<i>Galianthe andersonii</i> E.L. Cabral	15	https://figshare.com/s/acfbcfedb30167e96f8e
<i>G. angustifolia</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	81	https://figshare.com/s/7838af2d1916750a7792
<i>G. aurelii</i> E.L. Cabral	11	https://figshare.com/s/f1b85711984dd545d172
<i>G. bisepala</i> E.L. Cabral	14	https://figshare.com/s/04143d78f162b3b4822a
<i>G. canindeyuensis</i> E.L. Cabral	12	https://figshare.com/s/a882dc7fafbbf778ece7
<i>G. centranthoides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	145	https://figshare.com/s/3aaf2ff8b46ac4b4f8a5
<i>G. chiquitosiana</i> E.L. Cabral	9	https://figshare.com/s/2a757cc97cdca7a4fd8b
<i>G. chodatiana</i> (Standl.) E.L. Cabral	79	https://figshare.com/s/d94034031bae78b95f1f
<i>G. cyperoides</i> (Chodat & Hassl.) E. Cabral	10	https://figshare.com/s/2e01067ee16af50ec27b
<i>G. elegans</i> E.L. Cabral	16	https://figshare.com/s/47b1c8b9e5216ebdc24c
<i>G. equisetoides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	22	https://figshare.com/s/0320f171abd59323214
<i>G. eupatorioides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	201	https://figshare.com/s/c833611764662e14835f
<i>G. fastigiata</i> Griseb.	214	https://figshare.com/s/271a66da47df4677d57
<i>G. gertii</i> E.L. Cabral	37	https://figshare.com/s/802347a4da8c464949e8
<i>G. grandifolia</i> E.L. Cabral	132	https://figshare.com/s/047f4279667141b770d5
<i>G. guaranitica</i> (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral	11	https://figshare.com/s/3695fe04e38dab07faab
<i>G. hassleriana</i> (Chodat) E.L. Cabral	2	https://figshare.com/s/44c0f887fa60921bcf6e
<i>G. kempffiana</i> E.L. Cabral	10	https://figshare.com/s/a27ca078f877a87099a3
<i>G. krausei</i> (Suess.) E.L. Cabral	26	https://figshare.com/s/7809ae184c681881d85b
<i>G. lanceifolia</i> E.L. Cabral	20	https://figshare.com/s/a13df9201948d139004d
<i>G. latistipula</i> E.L. Cabral	24	https://figshare.com/s/b77b5671144a83152cda
<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	178	https://figshare.com/s/4d7d20d57ac6f4f342fe
<i>G. liliifolia</i> (Standl.) E.L. Cabral	23	https://figshare.com/s/85ee2339de2fc6f648b5
<i>G. linearifolia</i> E.L. Cabral	4	https://figshare.com/s/df76bb9660995db79570
<i>G. longifolia</i> (Standl.) E.L. Cabral	20	https://figshare.com/s/b2781fb69427f326f45b
<i>G. longiseepala</i> E.L. Cabral	6	https://figshare.com/s/4fce1bfc103b18ed5a5d
<i>G. macedoi</i> E.L. Cabral	3	https://figshare.com/s/1d722979a4c17dadbd5b
<i>G. matogrossiana</i> E.L. Cabral	2	https://figshare.com/s/0b34f2cae3d80cd3c934
<i>G. montesii</i> E.L. Cabral	3	https://figshare.com/s/ef458f7def7ef06c730a
<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral	51	https://figshare.com/s/96731c6639e83d65d3ce
<i>G. parvula</i> E.L. Cabral	9	https://figshare.com/s/150452350df90b29dd9f
<i>G. peruviana</i> (Pers.) E.L. Cabral	127	https://figshare.com/s/05456d807b13a49fbfba
<i>G. pseudopeciolata</i> E.L. Cabral	14	https://figshare.com/s/af94170dbd75ee5385b5
<i>G. ramosa</i> E.L. Cabral	70	https://figshare.com/s/8501656254fa8f0f7631
<i>G. reitzii</i> E.L. Cabral	20	https://figshare.com/s/630a0fd3d5d9ee944920
<i>G. riograndensis</i> Florentin & E.L. Cabral	4	https://figshare.com/s/be804af18d0c05cd173f
<i>G. souzae</i> E.L. Cabral & Bacigalupo	14	https://figshare.com/s/e8f6af2ab05c565b6515
<i>G. sudyungensis</i> E.L. Cabral	3	https://figshare.com/s/9e5a9c5db04d0abf7591
<i>G. thalictroides</i> (K. Schum.) E.L. Cabral	62	https://figshare.com/s/6e639aa1efd05592cf3e
<i>G. valerianoides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	108	https://figshare.com/s/0f5dc9e342936df4f493
<i>G. verbenoides</i> (Cham. & Schltdl.) Griseb.	48	https://figshare.com/s/8138d26588e091179d51
<i>G. brasiliensis</i> subsp. <i>angulata</i> (Benth.) Borhidi	30	https://figshare.com/s/e61be23a8b006c1a2091
<i>G. bogotensis</i> (Kunth) E.L. Cabral & Bacigalupo	33	https://figshare.com/s/f05b5ed27d2b0fc71efd
<i>G. boliviana</i> E.L. Cabral	3	https://figshare.com/s/f31e63bfcc98c44df6cc
<i>G. brasiliensis</i> (Spreng.) E.L. Cabral & Bacigalupo	360	https://figshare.com/s/bdf1530c94747cf8ddaf
<i>G. cymosa</i> (Cham.) E.L. Cabral & Bacigalupo	21	https://figshare.com/s/7df7ed3a631a4b926bc3
<i>G. dichasia</i> (Sucre & C.G. Costa) E.L. Cabral	51	https://figshare.com/s/0d84604ba039e405e97

<i>G. dichotoma</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) E.L. Cabral & Bacigalupo	28	https://figshare.com/s/72b494d941ca04d775dd
<i>G. hispidula</i> (A. Rich. ex DC.) E.L. Cabral & Bacigalupo	114	https://figshare.com/s/ee213908edeb1147b892
<i>G. humilis</i> E.L. Cabral & Bacigalupo	2	https://figshare.com/s/b5cc99a27df30a88e6ee
<i>G. palustris</i> (Cham. & Schtdl.) Cabaña Fader & E. L. Cabral	74	https://figshare.com/s/b038e988e35650c4b99e
<i>G. polygonoides</i> E.L. Cabral & Bacigalupo	6	https://figshare.com/s/1f9220cf4719a5447b5e
<i>G. spicata</i> (Miq.) Cabaña Fader & Dessein	27	https://figshare.com/s/b44f932c83e1e3d7594a
<i>G. vaginata</i> E.L. Cabral & Bacigalupo	20	https://figshare.com/s/dfdd99fef26c12f7cb99
<i>G. vasquezii</i> R. M. Salas & J. Florentín	10	https://figshare.com/s/98effdeaac5ded246ce
Total de registros geográficos	2641	



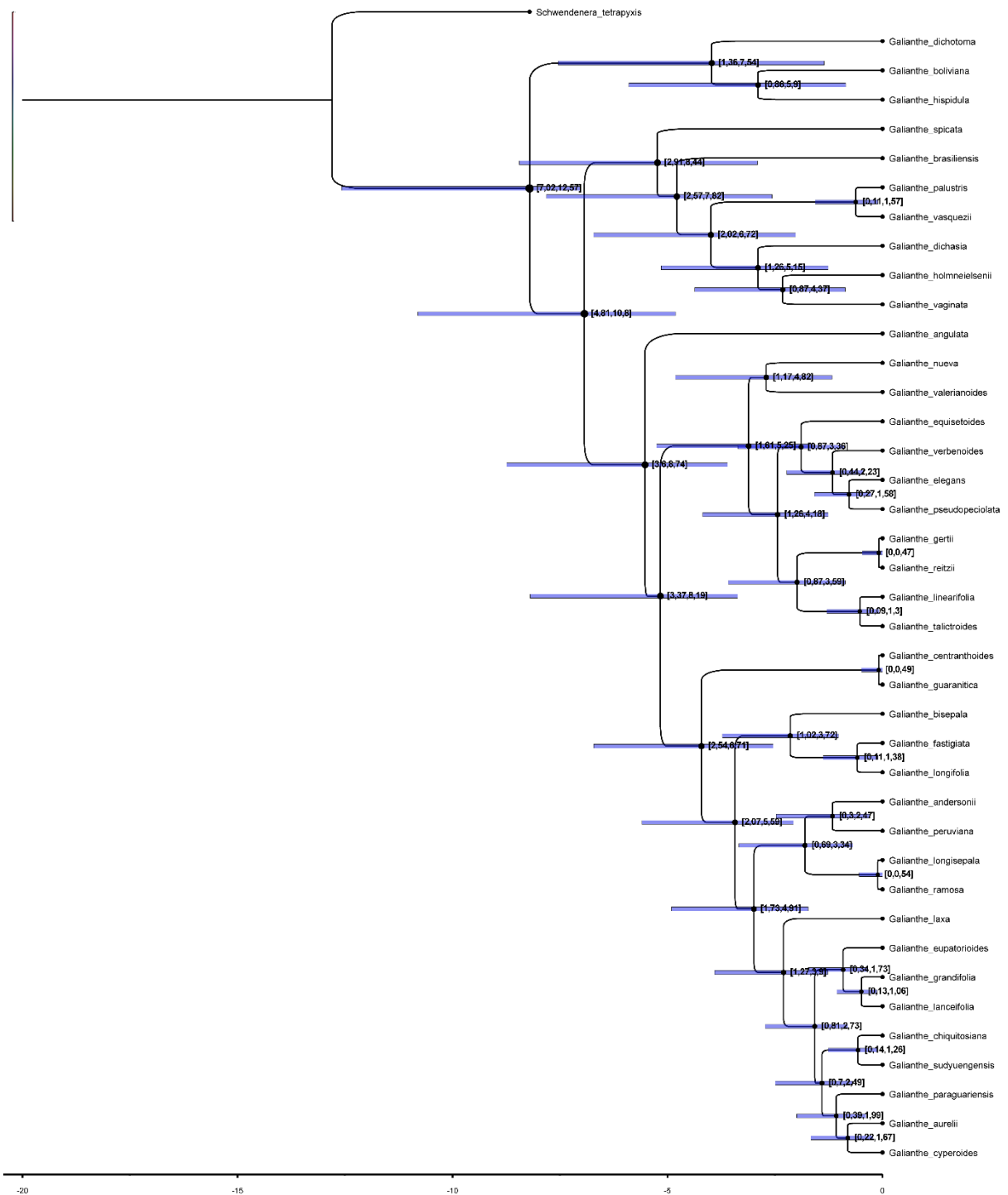
Matriz de correlación de variables mostrada en un gradiente de color de rojo a azul. En rojo se muestran las variables que encuentran más correlacionadas.

APÉNDICE IX

Matriz para la reconstrucción de áreas ancestrales a escala mayor y menor.

Especies	Áreas Escala Mayor	Áreas Escala Menor
<i>Galianthe andersonii</i>	B	B
<i>Galianthe angulata</i>	A	A
<i>Galianthe aurelii</i>	E	C
<i>Galianthe bisepala</i>	E	B
<i>Galianthe boliviana</i>	E	C
<i>Galianthe brasiliensis</i> subsp. <i>brasiliensis</i>	ADF	A
<i>Galianthe centranthoides</i>	ACDF	B
<i>Galianthe chiquitosiana</i>	E	C
<i>Galianthe cyperoides</i>	E	C
<i>Galianthe dichasia</i>	A	A
<i>Galianthe dichotoma</i>	E	C
<i>Galianthe elegans</i>	AB	B
<i>Galianthe equisetoides</i>	C	B
<i>Galianthe eupatorioides</i>	ABCD	B
<i>Galianthe fastigiata</i>	ABF	B
<i>Galianthe gertii</i>	A	B
<i>Galianthe grandifolia</i>	B	B
<i>Galianthe guaranítica</i>	AB	B
<i>Galianthe hispidula</i>	AE	AC
<i>Galianthe holmneielsenii</i>	A	A
<i>Galianthe lanceifolia</i>	B	B
<i>Galianthe laxa</i> subsp. <i>laxa</i>	ABDF	A
<i>Galianthe laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>	E	C
<i>Galianthe linearifolia</i>	AB	B
<i>Galianthe longifolia</i>	AB	B
<i>Galianthe longisepala</i>	B	B
<i>Galianthe palustris</i>	A	A
<i>Galianthe peruviana</i>	AB	B
<i>Galianthe pseudopeciolata</i>	AB	B
<i>Galianthe ramosa</i>	B	B
<i>Galianthe reitzii</i>	A	B
<i>Galianthe spicata</i>	A	A
<i>Galianthe sudyuengensis</i>	E	C
<i>Galianthe thalictroides</i>	AB	B
<i>Galianthe vaginata</i>	A	A
<i>Galianthe valerianoides</i>	A	B
<i>Galianthe vasquezii</i>	A	A
<i>Galianthe verbenoides</i>	A	B
<i>Galianthe</i> _nov.	A	B

APÉNDICE X



Árbol datado del género *Galianthe*. Filograma estimado con BEAST resultado del análisis de la matriz combinada (ITS-ETS). El gráfico representa un árbol de máxima credibilidad de clado (MCC), los valores y las barras en los nodos representan la mediana de los tiempos de divergencia en millones de años y los intervalos de credibilidad estimados por la densidad posterior más alta del 95%.

APÉNDICE XI

Matriz de caracteres y estados morfológicos de los taxones incluidos en este estudio. Abreviaciones C: carácter.

Especies	C1- Porte	C2-Forma de crecimien to	C3- Ubicación s de las inflorescen cias	C4- Estructur a de la infloresce ncia	C5- Xilopo dio	C6- Braquil asto	C7- Sindro me floral	C8- Fruto	C9- Tipo de semill a
<i>G. andersonii</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>G. aurelii</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>G. bisepala</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>G. boliviana</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>G. brasiliensis</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	0
<i>subsp. angulata</i>									
<i>G. brasiliensis</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	0
<i>subsp.</i>									
<i>brasiliensis</i>									
<i>G.</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>centranthoides</i>									
<i>G. chiquitosiana</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>G. cyperoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>G. dichasia</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>G. dichotoma</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>G. elegans</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>G. equisetoides</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>G. eupatorioides</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>G. fastigiata</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0
<i>G. gertii</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>G. grandifolia</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>G. guaranitica</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>G. hispidula</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>G.</i>	1	1	1	2	0	0	0	0	0
<i>holmneielsonii</i>									
<i>G. lanceifolia</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>G. laxa subsp.</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>laxa</i>									
<i>G. laxa subsp.</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>paraguariensis</i>									
<i>G. linearifolia</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>G. longifolia</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>G. longisepala</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>G. palustris</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>G. peruviana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>G.</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>pseudopeciolata</i>									
<i>G. ramosa</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>G. reitzii</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0

<i>G. spicata</i>	1	1	1	2	0	0	0	0	0
<i>G. sudyuensis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>G. thalictroides</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>G. vaginata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>G. valerianoides</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>G. vasquezii</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>G. verbenoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Galianthe sp.</i> <i>nov</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0
GRUPO EXTERNO									
<i>Schwendenera</i> <i>tetrapyxis</i>	0	1	1	2	0	0	1	0	0