

**La trama taxonómica de
Galianthe laxa: ¿subespecies o
especies? Un enfoque integral**



Nadia Sofía Delvescovo

Trabajo Final de Graduación

2025

Imagen de la Portada: flores de
Galianthe laxa siendo vistadas
por Lepidoptera.

Fotografía tomada por mi
directora, Mariela Nuñez
Florentin, en salida de campo a
San Ignacio, Misiones, Argentina
(01 Agosto, 2024)



Universidad Nacional del Nordeste

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

Licenciatura en Ciencias Biológicas

TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN

Autora: Nadia Sofía Delvescovo

Directora: Dra. Mariela Nuñez Florentin

Co-Director: Dr. Javier E. Florentín

Lugar de trabajo: Instituto de Botánica del Nordeste-Área Taxonomía

Año 2025



AGRADECIMIENTOS

Quiero dedicarle mi más profunda gratitud a:

Mis directores, la Dra. Mariela Nuñez Florentin y el Dr. Javier Elías Florentín, por el constante acompañamiento, apoyo y paciencia, no solo en las ocasiones especiales como viajes o presentaciones a jornadas científicas, sino también en el día a día a lo largo de la elaboración de este Trabajo Final de Graduación e incluso desde antes, en pasantías y otras actividades que realicé con ellos, donde no solo conocí la investigación científica sino también las buenas e inspiradoras personas que puede haber detrás, como ellos.

Mis papás, Nora y Jorge, y mi pareja, Nicolás, por el apoyo emocional incondicional durante esta etapa final y a lo largo de estos 5 años de carrera, desde que ingresé a estudiar la Lic. en Ciencias Biológicas en 2020.

El Lic. Saúl Páez por su buena predisposición a la hora de guiarnos y ayudarnos a encontrar la subespecie endémica de Paraguay.

A la Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura y a la Universidad Nacional del Nordeste por darme la oportunidad de estudiar esta hermosa carrera y convertirme en una profesional.

Al Instituto de Botánica del Nordeste por darme el espacio para desarrollar esta tesis y a su personal, especialmente las cuidadoras del Herbario CTES, por su amabilidad y calidez diarias durante las incontables horas que pasé en el herbario.

A la Secretaría General de Ciencia y Técnica por la contribución económica a través de una beca de investigación de pregrado abonada durante la duración de este trabajo.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVOS	5
HIPÓTESIS	5
MATERIALES Y MÉTODOS	6
Análisis morfológicos-taxonómicos	6
Análisis morfométricos-estadísticos	6
Análisis palinológicos	9
Análisis filogenéticos	9
Estimación de la distribución geográfica	10
Evaluación del estado de conservación	10
RESULTADOS	12
Historia taxonómica	12
Análisis morfométricos-estadísticos	15
Micromorfología floral y seminal	17
Análisis palinológicos	21
Análisis filogenéticos	24
Estimación de la distribución geográfica	29
Evaluación del estado de conservación	31
DISCUSIÓN	32
Análisis morfométricos-estadísticos en relación con la taxonomía	32
Micromorfología floral, seminal y polínica	33
Análisis filogenéticos	34
Distribución geográfica	36
Estado de conservación	37
Tratamiento taxonómico	39
CONCLUSIONES y CONSIDERACIONES FINALES	47
BIBLIOGRAFÍA	48
EVALUACIÓN DE LA DIRECTORA y CO-DIRECTOR	55
EXPOSICIÓN SINTÉTICA DE LA LABOR REALIZADA	56
OBSTÁCULOS Y DIFICULTADES EN EL DESARROLLO DEL PLAN	57
ANEXOS	58
Anexo 1	58
Anexo 1.1. Tabla de materiales utilizados de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>	58
Anexo 1.2. Tabla de materiales utilizados de <i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>	63
Anexo 2	72
Anexo 3	74
Anexo 4	76
Anexo 5	79
Anexo 6	87

La trama taxonómica de *Galianthe laxa*: ¿Subespecies o especies? Un enfoque integral

RESUMEN

Galianthe (Spermacoceae-Rubiaceae) es un género Neotropical con 55 especies, de las cuales, la mayoría se hallan distribuidas en América del Sur. Dentro del género se reconoce a *Galianthe* subgen. *Ebelia* y *Galianthe* subgen. *Galianthe* con dos secciones: *Galianthe* sección *Galianthe* y *G.* sección *Laxae*. La especie tipo de *Galianthe* secc. *Laxae* es la especie propuesta para este trabajo, *Galianthe laxa*, la cual comprende actualmente dos subespecies: *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, diferenciadas morfológicamente solo por las hojas, el porte y las inflorescencias. *Galianthe laxa* subsp. *laxa*, se distribuye ampliamente por Sudamérica, habitando campos bajos, orillas de arroyos y ríos, lugares abiertos o interior de bosques; mientras que, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* es endémica de Paraguay, creciendo en campos rupestres de 100–300 m.s.n.m. Asimismo, evaluaciones preliminares del estado de conservación (según criterio B de la UICN) registran a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* como NT (Casi Amenazada) y a *G. laxa* subsp. *laxa*, como LC (Preocupación Menor). Inicialmente, ambas subespecies fueron descritas como especies de *Borreria*, luego transferidas a *Galianthe* como *G. laxa* y *G. paraguariensis* y, finalmente, la segunda se trasladó como subespecie de la primera. Estudios filogenéticos previos, basados en marcadores moleculares nucleares, han recuperado a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* dentro de un clado fuertemente soportado junto con otras siete especies de *Galianthe*, siendo *G. laxa* subsp. *laxa* el taxón hermano del mismo. Debido a todo ello, se plantea este trabajo con el objetivo de evaluar la circunscripción taxonómica de las subespecies de *Galianthe laxa* sobre la base de análisis morfométricos (univariados y multivariados) y moleculares filogenéticos (marcadores moleculares nucleares y cloroplastidiales: ETS, ITS, *rps16*), complementados por datos morfológicos (macro y micromorfológicos: vegetativos y reproductivos), corológicos y de conservación. Los análisis morfométricos en base a características vegetativas y reproductivas fueron congruentes, separando dos grupos, no superpuestos, uno conformado por las unidades taxonómicas operativas de *G. laxa* subsp. *laxa* y el otro por los de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*. Se confirmó la presencia de *G. laxa* subsp. *laxa* en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay, en interior o márgenes de bosques (17 a 1867 m.s.n.m), frecuentemente en cercanía a cuerpos de agua, en diversos tipos de suelo, y se la categorizó como Casi Amenazada (NT), dada la evidencia y estimaciones de los parámetros de la UICN. *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis* solo se registró en el centro-oriental de Paraguay (70 a 393 m.s.n.m.), al borde de bosques, mayormente asociada a cerros y arroyos, en suelos arenosos-rocosos, y se la categorizó como Vulnerable (VU). Micromorfológicamente, se diferencian por características de la corola, del disco nectarífero, y del suprarretículo en los granos de polen de las flores longistilas. En los análisis filogenéticos se recuperó a *G. laxa* subsp. *laxa* formando un clado junto con *G. guaranitica* y *G. centranthoides*; en cambio *G. laxa* subsp. *paraguariensis* se encuentra en otro clado formado por 15 especies de *Galianthe*, y, a su vez, conforma una politomía de soporte moderado con *G. cyperoides* y *G. aureliae*, especies también endémicas de Paraguay. En conclusión, se cuenta con el suficiente soporte macro y micromorfológico, estadístico, molecular y corológico como para elevar nuevamente las subespecies a especies, revalidando el nombre de *Galianthe paraguariensis*. Además, se reevalúan las sinonimias de *G. laxa* y *G. paraguariensis*, y se realizó una lectotipificación de segundo paso. Este trabajo permite resolver una de las inconsistencias taxonómicas del género *Galianthe*, contribuye a comprender la evolución del clado Spermacoce y aporta al conocimiento de las especies presentes en las floras de diversos países sudamericanos.

INTRODUCCIÓN

La tribu Spermacoceae representa el linaje herbáceo más grande dentro de la familia Rubiaceae, comprendiendo más de 1000 especies y aproximadamente 86 géneros (Razafimandimbison y Rydin 2024). Dentro de la misma, se encuentra el clado Spermacoce, un grupo que abarca 25 géneros (Nuñez-Florentin et al. 2024) y más de 250 especies (Groeninckx et al. 2009), distribuidas principalmente en los (sub)trópicos neotropicales. *Galianthe* Griseb. es un género Neotropical perteneciente a dicho clado que comprende 55 especies (Florentín 2022). La mayor parte de sus especies se hallan distribuidas en América del Sur (Cabral 2009), a excepción de *Galianthe angulata* (Benth.) Borhidi que crece en Mesoamérica. Dentro del género se reconocen tres centros de concentración según el número de especies: el primero se ubica en Brasil con 39 especies, seguido de Paraguay con 20 especies, y Bolivia con siete especies (Florentín et al. 2022). Las especies de *Galianthe* habitan principalmente en campos rupestres, campos bajos, sabanas y laderas de cerros, y crecen sobre suelos lateríticos, arenosos o con afloramientos rocosos (Florentín et al. 2022). Desde el punto de vista de su conservación se ha demostrado que el 41% de las especies (23 spp) fueron evaluadas como amenazadas, debido a su grado de endemismo y a la destrucción de sus hábitats (Florentin et al. 2022).

A lo largo de su historia taxonómica, *Galianthe* fue relacionado con *Borreria* G.Mey., *Diodia* Gronov., y *Spermacoce* L., por lo cual numerosas especies de *Galianthe* fueron originalmente descriptas bajo estos otros géneros. Con los mismos, comparte la presencia de frutos con valvas indehiscentes o dehiscentes; sin embargo, se diferencia por sus inflorescencias laxas, flores distilas, semillas aladas o ápteras, polen colporado con doble retículo y por su número cromosómico (Cabral 1991, 2009; Pire y Cabral 1992; Cabral y Bacigalupo 1997). Morfológicamente, *Galianthe* fue definido por los siguientes caracteres diagnósticos: porte erecto (excepcionalmente apoyante), xilopodio o raíz primaria, flores generalmente distilas dispuestas en inflorescencias tirsoideas laxas, estilo bifido, ovario bicarpelar, y fruto con valvas dehiscentes o mericarpos indehiscentes (Cabral 1991; Cabral y Bacigalupo 1997; Cabral 2009; Florentín et al. 2017a). Desde el punto de vista palinológico, el género constituye un grupo muy homogéneo, cuyos granos son prolato-esferoidales a subprolatos, medianos, 6-8 estefanocolporados, con endoaperturas lolongadas a circulares y de exina semitectada-reticulada, retículo complejo diferenciado en un suprarretículo y un infrarretículo (Pire y Cabral 1992). En cuanto a su biología floral, no existen estudios exhaustivos, solamente observaciones meramente descriptivas realizadas por Cabral (2002) donde se menciona que la mayoría de las especies presentan distilia, creciendo los morfotipos longistilos a unos pocos metros de distancia de los brevistilos, y que posiblemente sean polinizadas por especies de Hemiptera, Heteroptera, Reduviidae, Coreidae, Coreinae, Cantaridae y Curculionidae. En cuanto a la dispersión, se infiere que las especies con semillas aladas presentan anemocoria (Florentín et al. 2022), pero no se estudió que ocurre con las semillas ápteras.

En 2009, Cabral publicó la revisión taxonómica del género, donde reconoció dos subgéneros, *Galianthe* subgen. *Ebelia* (Rchb.) E. L. Cabral & Bacigalupo (10 spp) y *Galianthe* subgen. *Galianthe* con dos secciones: *Galianthe* sección *Galianthe* (30 spp) y *G.* sección *Laxae* (9 spp); diferenciando principalmente, ambos subgéneros por el tipo de dehiscencia del fruto. *Galianthe* subgen. *Galianthe* presenta cápsulas con valvas dehiscentes, mientras que el subgen. *Ebelia* se caracteriza por presentar mericarpos indehiscentes (Cabral y Bacigalupo 1997; Cabral 2002, 2009). En los últimos años, Florentín et al. (2017a, b; 2021) describen tres nuevos taxones (*Galianthe riograndensis* Florentín & E.L.Cabral, *G. vasquezii* R.M.Salas & Florentín y *G. holmneelsenii* Florentín & R.M.Salas) y realizan la combinación de

dos especies del género *Diodia* a *Galianthe* [*G. palustris* (Cham. & Schltdl.) Cabaña Fader & E.L.Cabral y *G. spicata* (Miq.) Cabaña Fader & Dessein].

Dentro del subgen. *Galianthe*, la sección *Laxae* se distingue de la sección *Galianthe* por la ausencia de xilopodio, la configuración pluricaule del tallo, y las inflorescencias generalmente brevemente pedunculadas, de posición tanto terminal como axilar en las ramas primarias y secundarias (Cabral 2009). La especie tipo de *Galianthe* secc. *Laxae* es la especie propuesta para este trabajo: *Galianthe laxa* (Cham. & Schltdl.) E.L.Cabral, caracterizada por ser un sufrúctice erecto, a veces apoyante, con hojas elípticas u oval-elípticas, vaina estipular con lacinias glabras, corolas blancas y cápsulas con semillas no aladas. Dentro de la misma se han diferenciado las subespecies *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (Chodat & Hassl.) E.L.Cabral en base a diferencias en el porte, la forma, ancho, pubescencia y textura de la hoja, la longitud y forma de la inflorescencia, y el hábitat (Cabral 2003, 2009). *Galianthe laxa* subsp. *laxa* presenta amplia distribución en Sudamérica (Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay), habitando principalmente campos bajos, orillas de arroyos y ríos, lugares abiertos o en el interior de bosques o selvas. Mientras que *G. laxa* subsp. *paraguariensis* es endémica de Paraguay (Amambay, Central, Paraguarí y Cordillera), y se encuentra en campos rupestres de 100–300 m.s.n.m. (Cabral 2009; Florentín et al. 2022). Desde el punto de vista taxonómico, ambas subespecies fueron inicialmente descriptas bajo el género *Borreria*, como *Borreria laxa* Cham. & Schltdl. del sur de Brasil (Garcé y Schlechtendal 1828) y *B. paraguariensis* Chodat & Hassl. colectada en diversos departamentos de Paraguay (Beauverd 1904). Luego, estas se transfirieron a *Galianthe* durante la revalidación de dicho género (Cabral 1991), adquiriendo los nombres de *G. laxa* y *G. paraguariensis* (Chodat & Hassl.) E.L.Cabral, hasta que en 2003, Cabral trasladó esta última especie como subespecie de la primera, bajo el nuevo nombre de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.

Investigaciones filogenéticas previas en el género se han basado en dos marcadores moleculares nucleares, ITS (espaciador transcrita interno) y ETS (espaciador transcrita externo) en base a 41 especies, las cuales representan el 74,5 % de la diversidad total (Florentín 2022). Los resultados de dichos análisis recuperan, a partir de inferencia bayesiana, a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* dentro de un clado fuertemente soportado (probabilidad a posteriori [PP]=1) junto con otras siete especies, siendo *G. laxa* subsp. *laxa* el taxón hermano del mismo. Dentro de dicho clado, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* a su vez, se encuentra formando un subclado polifilético con otras dos especies, también endémicas de Paraguay [*G. cyperoides* (Chodat & Hassl.) E.L.Cabral y *G. aureliae* E.L.Cabral]. Este escenario plantea la necesidad de evaluar el estatus taxonómico de ambos taxones incorporando otro set de datos moleculares y ahondar en caracteres morfológicos y distribución geográfica.

Respecto al estado de conservación, según la evaluación realizada por Florentín et al. (2022), ambas especies fueron clasificadas de acuerdo al criterio B, que considera la distribución geográfica representada por la extensión de la presencia (B1) y/o el área de ocupación (B2). En dicha evaluación, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* fue catalogada como NT (Casi Amenazada), mientras que *G. laxa* subsp. *laxa* recibió una clasificación de LC (Preocupación Menor). Sin embargo, los autores mencionan que dichas evaluaciones deberían considerarse como preliminares y que deben ser re-evaluadas de acuerdo a los criterios propuestos por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (2012, 2019), además de formalizar las evaluaciones en la Lista Roja de la UICN.

A raíz de todos los antecedentes mencionados anteriormente, surgen ciertos interrogantes como: *Galianthe laxa*, ¿Se trata de dos subespecies o dos especies?, ¿Puede la inclusión de marcadores

plastidiales modificar las relaciones filogenéticas conocidas hasta el momento para estos dos taxones?, ¿Existen además otros caracteres morfológicos que permitan la diferenciación entre estas dos entidades?, y ¿La categorización de los estados de conservación actual de ambos taxones se verá modificada con la incorporación de nuevos registros geográficos y de criterios de la UICN?

Dichos interrogantes llevan a plantearse qué se entenderá por “especie” en este trabajo. Existen diversos conceptos, siendo uno de ellos el filogenético que considera a la especie como el conjunto más pequeño de organismos distingible de otros por distintas propiedades: su monofilia (comprende al ancestro y todos sus descendientes, quienes comparten caracteres derivados), la coalescencia exclusiva de sus alelos (todos los alelos de un gen determinado descienden de un alelo ancestral común que no se comparte con los de otras especies) y la identificabilidad (presencia de caracteres derivados o sinapomorfías que la distinguen morfológica y/o genéticamente de otras especies) (De Queiroz 2007; Villuendas 2019). Dentro de esta diversidad de enfoques, De Queiroz (2007) planteó un concepto unificado de especie donde considera a la misma como un segmento de un linaje (serie ancestro-descendiente) de una metapoblación (subpoblaciones conectadas) que evoluciona de manera independiente. Bajo este paradigma, la morfología distintiva, la monofilia recíproca para los haplotipos, el aislamiento reproductivo y la ecología divergente (premises de los conceptos Linneano o fenético, filogenético, biológico y ecológico [Folguera y Marcos 2013; Villuendas 2019]) son propiedades que pueden surgir en diferentes momentos de la especiación y que son relevantes pero no fundamentales para la delimitación de las especies. Por otra parte, Borhidi (1995) propuso un concepto taxonómico de especie donde la define como un conjunto genético, cuyas poblaciones comparten una combinación única de caracteres morfológicos y fisiológicos que varían dentro de límites concretos, resultantes de un flujo de genes determinado.

Sin ahondar más en debates conceptuales, se destaca la importancia de tomar en cuenta distintos enfoques y líneas de evidencia a la hora de delimitar una especie. Por ello, se propone realizar un análisis integral de las subespecies de *Galianthe laxa*, evaluar la variación morfológica existente y esclarecer la delimitación de las mismas, mediante el análisis de caracteres vegetativos y reproductivos, micro y macromorfológicos, acompañados por análisis estadísticos, filogenéticos, de distribución y de conservación.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la circunscripción taxonómica de las subespecies de *Galianthe laxa* sobre la base de análisis morfométricos, corológicos y moleculares filogenéticos.

Objetivos particulares

1. Analizar los caracteres macromorfológicos vegetativos (foliares) y micromorfológicos reproductivos (florales, polínicos, y carpológicos) de *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.
2. Evaluar las implicancias taxonómicas de los caracteres analizados mediante análisis estadísticos morfométricos.
3. Inferir las relaciones filogenéticas entre las subespecies mediante la utilización de marcadores moleculares nucleares y cloroplástidiales.
4. Estimar la distribución geográfica a través de la incorporación de registros actualizados para ambos taxones.
5. Re-evaluar el estado de conservación de ambas subespecies mediante la incorporación de nuevos registros geográficos y de criterios de la IUCN.

HIPÓTESIS

H1: Las diferencias en los caracteres morfológicos, moleculares y corológicos sustentan la distinción de *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* como especies según los conceptos filogenético y taxonómico.

H2: La evaluación del estado de conservación en base a todos los criterios posibles, evidencia a *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis* en una categoría de amenaza, mientras que *G. laxa* subsp. *laxa* mantiene su categoría de no amenazada.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis morfológicos-taxonómicos

A fin de delimitar morfológicamente ambas subespecies y facilitar la posterior identificación del material a utilizar, se consultaron las descripciones originales y ejemplares Tipos (holotipos, isotipos y paratipos) a través de bases de datos en línea (por ej. JSTOR Global Plants: <https://plants.jstor.org/> y Tropicos: <https://www.tropicos.org/home>; POWO, 2024) y materiales de clastos; esto únicamente para *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (E. Hassler 3263, lectotipo, designado por Cabral [1991: 245], proveniente del herbario G!, acrónimo según Thiers, 2024). Además, se siguieron los lineamientos del Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (Turland et al. 2018) para la revalidación del nombre del taxón en estudio. En particular, se consideraron los artículos relevantes para este procedimiento, como el Art. 6.2, que establece los principios generales de validación de nombres; el Art. 7, que define los requisitos para la publicación efectiva y la tipificación; y los Arts. 11.2 y 11.3, que regulan la prioridad y la correcta asignación del nombre más antiguo disponible. Estos criterios garantizan que la nomenclatura aplicada cumpla con las normas internacionales vigentes. Para la lectotipificación de segundo paso realizada en *G. paraguariensis* se consideró lo expuesto en el Art. 9.17, según el cual un lectotipo que se refiere a una sola colecta, pero a más de un espécimen, puede restringirse posteriormente a uno solo de estos especímenes.

Para las observaciones morfológicas, se analizaron tallos, hojas, frutos, semillas y flores, bajo el microscopio estereoscópico Leica MZ6. El material fue extraído de ejemplares herborizados provenientes de los herbarios CTES, FCQ y PY (Thiers 2024), previamente rehidratados, y/o conservados en FAA (Formol-alcohol-ácido acético: 5 mL formol, 5 mL ácido acético, 90 mL 70% etanol). Para la medición de los caracteres se utilizó un calibre digital electrónico (RoHS).

Además, se ilustraron los caracteres morfológicos de ambas subespecies a través de láminas botánicas al estilo Lankester, elaboradas en Adobe Photoshop (Adobe 2019), a partir de fotografías tomadas con teléfono celular (Samsung S24+ y Samsung A31) y microscopio estereoscópico Biotraza XTD 2172 con cámara integrada. Se utilizó material fresco colectado en viajes de campo realizados a Tobatí, Paraguay (*G. laxa* subsp. *paraguariensis*, Delvescovo, et al. 8 [[Anexo 1.1](#)]) y Misiones, Argentina (*G. laxa* subsp. *laxa*, Delvescovo, et al. 7a y b [[Anexo 1.2](#)]).

Para la observación de microcaracteres florales y seminales se utilizó el microscopio electrónico de barrido (MEB, Zeiss Evo15 del CME-UNNE: Centro de Microscopía Electrónica de la Universidad Nacional del Nordeste). Cada muestra fue deshidratada en una serie ascendente de acetona, secada a punto crítico con CO₂ y bañada en oro. Se tomaron imágenes digitales con sus correspondientes escalas, las cuales luego fueron analizadas con el programa Image J (Rasband 1997—2018).

Análisis morfométricos-estadísticos

Se analizaron 20 ejemplares de *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis* y 30 de *G. laxa* subsp. *laxa* ([Anexo 1](#)), contemplando abarcativamente las distribuciones geográficas de ambos taxones, y tomando en cuenta 40 variables tanto cualitativas (QL) como cuantitativas (QT) ([Anexo 2](#)). Los caracteres cualitativos se codificaron como binarios o multiestado, siguiendo metodología aplicada en trabajos similares, como Sanín et al. (2019), Berlinger et al. (2020), Nuñez-Florentin et al. (2020), etc. En el caso de los caracteres cuantitativos se han tomado de cada exicata, al menos cuatro medidas por cada carácter, utilizando el valor promedio para la construcción de la matriz de datos.

Análisis morfométrico-estadístico univariado: de manera preliminar, para todas las variables continuas (QT), se confeccionaron gráficos de Boxplot (diagrama de caja y bigotes) utilizando la función “*stat_boxplot*” implementada en *ggplot2* (Wickham 2016) y, para todas las discretas con pocos estados de caracteres (QL), tablas de contingencia representadas mediante gráficos de barras apiladas, usando la función “*geom_bar*”, donde se muestra la proporción de estados de la variable para cada subespecie (Peruzzi & Passalacqua 2008) [Anexo 3]. La variable “Especie” fue convertida a factor a través de la función “*factor*” y se utilizó el mismo paquete. Esto permitió identificar y seleccionar los 12 caracteres de mayor significancia taxonómica para diferenciar las subespecies ([Tabla 1](#), [Figura 1](#)).

Análisis morfométrico-estadístico multivariado: cada espécimen analizado se consideró como un OTU (Operational Taxonomic Unit, por sus siglas en inglés). A partir de la matriz elaborada en Excel con las 12 variables cuantitativas y cualitativas seleccionadas anteriormente ([Anexo 4](#)), se realizaron análisis estadísticos de agrupamiento UPGMA (método de grupos de pares no ponderados con media aritmética) y análisis de coordenadas principales (PCoA) utilizando el coeficiente de Gower para datos mixtos (Podani 1999). Se utilizó el programa RStudio v 4.4.1 [2024.09.0+375] (RStudio Team 2022), utilizando principalmente los paquetes *cowplot* (Wilke 2024), *cluster* (Maechler et al. 2023), *ggplot2*, *factoextra* (Kassambara & Mundt 2020) y *vegan* (Oksanen et al. 2024).

A pesar de que en la [Figura 1](#) no se representa la variable “Textura de las hojas” (TX), el término sigue el concepto del Diccionario Gramatical de Latín Botánico, online, del Missouri Botanical Garden (Eckel, 2011).

Tabla 1. Variables utilizadas para el análisis morfométrico de *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, abreviatura, tipo de variable (QT: caracteres cuantitativos; QL: caracteres cualitativos), unidad de medida utilizada o estado de carácter y observaciones adicionales (Obs). En esta última columna se marca con X los caracteres de valor diagnóstico concordantes con los utilizados en trabajos previos (Cabral 1991; 2002; 2003; 2009) y con O los caracteres de valor diagnóstico añadidos en este trabajo.

Carácter	Abreviatura	Tipo de variable	Estado de carácter o unidad de medida	Obs
Porte de la planta	PR	QL	0=erecto 1=apoyante	X
Forma de las hojas	FH	QL	0=lineal a lanceolada 1=elíptica a aovada	X
Textura de las hojas	TX	QL	0=coriáceo 1=membranáceo	X
Pubescencia de la cara abaxial de las hojas	PI	QL	0=glabro 1=puberulo 2=pubescente 3=piloso	X
Pubescencia de la cara adaxial de las hojas	PS	QL	0=glabro 1=puberulo 2=pubescente 3=piloso	X

Nº de venas secundarias	V	QL	0=hasta cuatro 1=cinco o más	o
Pubescencia del hipanto	PHI	QL	0=sin tricomas 1= con tricomas	o
Longitud total de la hoja	LH	QT	Mm	o
Ancho de la hoja	AH	QT	Mm	x
Longitud del pseudopeciolo	PSE	QT	Mm	o
Longitud de la corola	C	QT	Mm	o
Longitud de las tecas estaminales	T	QT	Mm	o

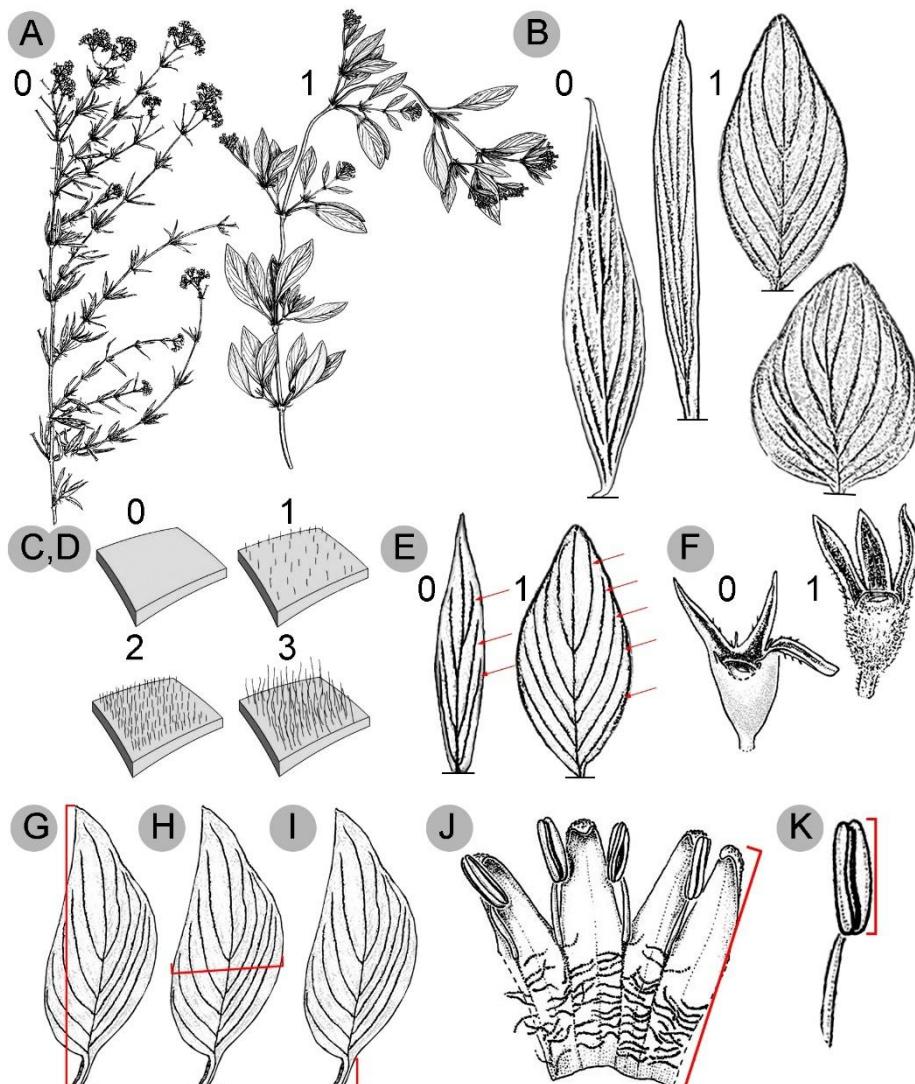


Figura 1. Caracteres cuantitativos y cualitativos analizados en *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*. **A-F.** Caracteres cualitativos y estados del carácter. **G-K.** Caracteres cuantitativos. **A.** Porte de la planta (PR): 0: erecto, 1: apoyante. **B.** Forma de las hojas (FH): 0: lineal a lanceolada, 1: elíptica a ovada. **C.** Pubescencia de la cara abaxial de las hojas (PI): 0: glabro, 1: puberulo. 2: pubescente, 3: piloso. **D.** Pubescencia de la cara adaxial de las hojas (PS): 0: glabro, 1: puberulo. 2: pubescente, 3: piloso. **E.** N° de venas secundarias (V): 0: hasta cuatro, 1: cinco o más. **F.** Pubescencia del hipanto (PHI): 0: sin tricomas, 1: con tricomas. **G.** Longitud total de la hoja (LH). **H.** Ancho de la hoja (AH). **I.** Longitud del

pseudopeciolo (PSE). **J.** Longitud de la corola (C). **K.** Longitud de las tecas (T). *Figuras A, F, J y K, adaptadas de Cabral (1991) y Cabral (2003). Figuras B, E, G, H e I, ilustradas a partir de ejemplares depositados en el herbario CTES (Delvescovo, et al. 7 y 8 [Anexo 1]).*

Análisis palinológicos

Los granos de polen obtenidos a partir de botones florales próximos a la antesis, se acetolizaron siguiendo la técnica de Erdtman (1966). Posteriormente fueron montados en gelatina-glicerina para análisis de microscopía óptica (MO), y en placas de aluminio bañadas en oro para su observación en MEB. Los ejemplares analizados se seleccionaron con el fin de abarcar, en mayor parte, la distribución geográfica de cada subespecie ([Anexo 1](#)). Se analizaron 3 exicatas del morfotipo brevistilo y 3 del longistilo para ambas subespecies. Se midieron al menos 20 granos de polen de cada preparado, teniendo en cuenta los siguientes parámetros: el eje polar (P), el diámetro ecuatorial (E), las dimensiones de las aperturas y el grosor de la exina. Estas mediciones se realizaron con el programa ImageJ, a partir de imágenes digitales obtenidas bajo MO Leica DM LB2 equipado con cámara digital, y MEB. Para la descripción de los granos de polen se siguió la terminología propuesta por Punt et al. (2007).

Análisis filogenéticos

Teniendo en cuenta la totalidad de marcadores moleculares utilizados, habiendo taxones solamente representados para algunos, ya sean cloroplastidiales y/o nucleares, se incluyeron al grupo interno 42 especies de *Galianthe* y 74 especies de otros 18 géneros del clado Spermacoce, abarcativos de una gran parte de la diversidad geográfica y taxonómica, con el fin de asegurar un posicionamiento lo más certero posible de las subespecies foco de este trabajo. Como grupo externo, se seleccionó a *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schiltl., un taxón de la tribu, estrechamente relacionado al clado Spermacoce (Groeninckx et al. 2009; Janssens et al. 2016; Kårehed et al. 2008; Salas et al. 2015).

Para *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis*, se utilizaron las secuencias de dos marcadores nucleares (ITS y ETS) de Florentín (2022) y un marcador cloroplastídial (*rps16*), generadas por el grupo de trabajo (*secuencias inéditas*) ([Anexo 1.1](#)), mientras que para *G. laxa* subsp. *laxa* únicamente se utilizaron las secuencias de los marcadores ITS (Florentín 2022) y *rps16* (*secuencias inéditas*) ([Anexo 1.2](#)). Todas las demás secuencias también fueron proporcionadas por el grupo de trabajo, la mayoría provenientes de material obtenido a campo y conservadas en silicagel o, en menor medida, de material de herbario ([Anexo 5](#)). Para más detalles sobre cómo se obtuvieron las secuencias, incluyendo la extracción de ADN, la amplificación por PCR y la secuenciación, por favor ver Nuñez-Florentin, et al (2023, 2024).

Las secuencias inéditas fueron evaluadas mediante BLAST, y editadas con Bioedit v.7.2.6 (Hall 1999). Se generaron 3 matrices individuales (ETS, ITS y *rps16*) y 2 combinados (ITS + ETS y ETS + ITS + *rps16*). El alineamiento de secuencias se realizó con el programa Aliview (Larsson 2014). Se determinaron los modelos de sustitución más adecuados para cada partición de datos usando jModelTest 2.1.4 (Posada 2008). Las matrices resultantes fueron procesadas a través del portal web CIPRES (Miller et al. 2010) para obtener árboles filogenéticos mediante la Inferencia Bayesiana [Mr. Bayes v3.1 (Huelsenbeck y Ronquist 2001)]. Cada análisis se llevó a cabo mediante dos corridas, en donde se ejecutaron simultáneamente cuatro cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, una fría, tres calientes) para 20 millones de generaciones iniciadas a partir de un árbol de partida al azar, con muestras de progreso tomadas cada 10000 generaciones, y se descartó el 25% de las muestras iniciales de las cadenas para

asegurar que la fase de quema inicial (antes de la convergencia) no afecte los resultados finales. Los parámetros de los datasets fueron recuperados en RStudio, utilizando los paquetes *Ape* (Paradis et al. 2004) y *Phangorn* (Schliep 2011) y la función *AlignStats* (<https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/AlignStat/>). Los árboles obtenidos se editaron mediante el programa FigTree (Rambaut 2010) y, posteriormente, con fines estéticos en Adobe Illustrator (Adobe Inc. 2020). Los valores de PP comprendidos entre 0,5 y 0,95 se consideraron indicativos de un apoyo débil a moderado, mientras que los valores superiores a 0,95, como un apoyo fuerte (Suzuki et al. 2002; Alfaro et al 2003).

Estimación de la distribución geográfica

Para analizar la distribución de ambas subespecies, se utilizaron los datos de etiqueta de los ejemplares de herbario (CTES, FCQ y PY) cuya identificación fue exhaustivamente verificada (observación de los ejemplares tipos y sus descripciones originales) y también los datos de las nuevas colectas personales ingresadas al herbario CTES (Delvescovo, et al. 3, 7 y 8- [Anexo 1](#)). En caso de no contar con coordenadas geográficas, los ejemplares fueron georreferenciados a través del software Google Earth Pro (Google LLC 2024), siguiendo los lineamientos y herramientas para la correcta georreferenciación (Guide to Best Practices for Georeferencing disponible en <https://www.gbif.org/>) propuestos por Chapman y Wieczorek (2020). Los mapas se confeccionaron en el programa QGIS (QGIS Development Team 2024), para lo cual fueron descargados los archivos “shapefile”, correspondientes a cada país (por ej. ARG adm), del portal “DATA: DIVA-GIS” (<https://diva-gis.org/data.html>). Se utilizaron las coordenadas geográficas de 114 ejemplares de *G. laxa* subsp. *laxa* ([Anexo 1.2](#)) y 62 de *G. laxa* subsp. *paraguariensis* ([Anexo 1.1](#)). La información de altura sobre el nivel del mar (m.s.n.m) se recuperó de etiquetas o, en caso de estar ausente, se exportaron los archivos tipo .kmz de Google Earth Pro y se los procesó mediante la herramienta online GPSVisualizer (GPS Visualizer 2022), la cual permite recuperar datos de m.s.n.m para múltiples coordenadas geográficas simultáneamente.

Evaluación del estado de conservación

La evaluación preliminar se basó en las categorías y criterios (A-E) de la Lista Roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza: UICN 2012) y las directrices posteriores (Comité de Normas y Peticiones de la UICN 2019). Se analizaron los cinco criterios establecidos por la UICN para determinar la inclusión de la especie en alguna de las categorías de amenaza, considerando exclusivamente aquellos criterios para los cuales se disponía de los datos necesarios, asegurando así una evaluación precisa y acorde con los estándares internacionales. Para el criterio B (distribución geográfica representada como extensión de presencia (EOO-B1) y el área de ocupación (AOO-B2) se utilizó el software GeoCAT (Geospatial Conservation Assessment Tool, Bachman et al. 2011 <https://geocat.iucnredlist.org/>) con la configuración predeterminada de celda de 2 km de ancho (área de celda de 4 km²), recomendada por la UICN. Las matrices de coordenadas procesadas en GeoCAT corresponden a los mismos ejemplares utilizados en la distribución geográfica de ambos taxones. Se resumen los diferentes parámetros y criterios utilizados en las evaluaciones en la [Tabla 2](#); para mayor detalle y especificaciones de las Directrices para el uso de las Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN, ver manual en: <https://www.iucnredlist.org/es/resources/redlistguidelines>.

Se consideró como localidad a los puntos de registros comprendidos dentro de un radio no mayor a 10 km. Asimismo, utilizando el historial de imágenes de Google Earth (deslizador de tiempo), se reevaluó

individualmente cada punto de registro, considerando las amenazas o riesgos presentes en su proximidad (por ej. expansión de áreas forestales, cultivos, urbanización, entre otros.), así como su evolución y el impacto sobre el hábitat desde la fecha colectada de la planta o en los últimos 55 años (las imágenes satelitales más antiguas disponibles en Google Earth datan de 1969). Esta información se complementó con observaciones de campo realizadas por el grupo de trabajo (últimos 10 años), proporcionando un análisis más detallado y contextualizado.

Tabla 2. Resumen elaborado por la IUCN de los cinco criterios (A–E) utilizados para evaluar la pertenencia de una especie a una de las Categorías de Amenaza (En Peligro Crítico, En Peligro o Vulnerable) de la Lista Roja de la IUCN, versión 3.1. Extraído de https://www-iucnredlist-org.translate.goog/resources/summary-sheet?_x_tr_sl=en&_x_tr_tl=es&_x_tr_hl=es&_x_tr_pto=tc

A. Reducción del tamaño poblacional. Reducción del tamaño de la población basada en cualquiera de los subcriterios A1 a A4. El nivel de reducción se mide considerando el período más largo, ya sea 10 años o 3 generaciones.			
	En Peligro Crítico	En Peligro	Vulnerable
A1	≥ 90%	≥ 70%	≥ 50%
A2, A3 & A4	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
A1 Reducción del tamaño de la población observada, estimada, inferida o sospechada, en el pasado donde las causas de la reducción son claramente reversibles Y entendidas y conocidas Y han cesado.	(a) observación directa [excepto A3] (b) un índice de abundancia apropiado para el taxón		
A2 Reducción del tamaño de la población observada, estimada, inferida o sospechada, en el pasado donde las causas de la reducción pudieron no haber cesado O no ser entendidas y conocidas O no ser reversibles.	(c) una reducción del área de ocupación (AOO), extensión de presencia (EOO) y/o calidad del hábitat		
A3 Reducción del tamaño de la población que se proyecta, se infiere o se sospecha será alcanzada en el futuro (hasta un máximo de 100 años) [(a) no puede ser usado].	(d) niveles de explotación reales o potenciales		
A4 Reducción del tamaño de la población observada, estimada, inferida, proyectada o sospechada donde el período de tiempo considerado debe incluir el pasado y el futuro (hasta un máx. de 100 años en el futuro), y donde las causas de la reducción pueden no haber cesado O pueden no ser entendidas y conocidas O pueden no ser reversibles.	(e) como consecuencia de taxones introducidos, hibridación, patógenos, contaminantes, competidores o parásitos		
B. Distribución geográfica representada como extensión de presencia (B1) Y/O área de ocupación (B2)			
	En Peligro Crítico	En Peligro	Vulnerable
B1. Extensión de presencia (EOO)	< 100 km ²	< 5.000 km ²	< 20.000 km ²
B2. Área de ocupación (AOO)	< 10 km ²	< 500 km ²	< 2.000 km ²
Y por lo menos 2 de las siguientes 3 condiciones:			
(a) Severamente fragmentada, O Número de localidades	= 1	≤ 5	≤ 10
(b) Disminución continua observada, estimada, inferida o proyectada en cualesquiera de: (i) extensión de presencia; (ii) área de ocupación; (iii) área, extensión y/o calidad del hábitat; (iv) número de localidades o subpoblaciones; (v) número de individuos maduros			
(c) Fluctuaciones extremas en cualesquiera de: (i) extensión de presencia; (ii) área de ocupación; (iii) número de localidades o subpoblaciones; (iv) número de individuos maduros			
C. Pequeño tamaño de la población y disminución.			
	En Peligro Crítico	En Peligro	Vulnerable
Número de individuos maduros	< 250	< 2.500	< 10.000
Y por lo menos uno de C1 o C2			
C1. Una disminución continua observada, estimada o proyectada (hasta un máximo de 100 años en el futuro) de al menos:	el 25% en 3 años o 1 generación (lo que fuese más largo)	el 20% en 5 años o 2 generaciones (lo que fuese más largo)	el 10% en 10 años o 3 generaciones (lo que fuese más largo)
C2. Una disminución continua observada, estimada, proyectada o inferida Y por lo menos 1 de las siguientes 3 condiciones:			
(a) (i) Número de individuos maduros en cada subpoblación	≤ 50	≤ 250	≤ 1.000
(ii) % de individuos en una sola subpoblación =	90–100%	95–100%	100%
(b) Fluctuaciones extremas en el número de individuos maduros			
D. Población muy pequeña o restringida			
	En Peligro Crítico	En Peligro	Vulnerable
D. Número de individuos maduros	< 50	< 250	D1. < 1.000
D2. Solo aplicable a la categoría VU Área de ocupación restringida o bajo número de localidades con una posibilidad razonable de verse afectados por una amenaza futura que podría elevar al taxón a CR o EX en un tiempo muy corto.	-	-	D2. típicamente: AOO < 20 km ² o número de localidades ≤ 5
E. Análisis Cuantitativo			
	En Peligro Crítico	En Peligro	Vulnerable
Indica que la probabilidad de extinción en estado silvestre es:	≥ 50% dentro de 10 años o 3 generaciones, lo que fuese más largo (100 años max.)	≥ 20% dentro de 20 años o 5 generaciones, lo que fuese más largo (100 años max.)	≥ 10% dentro de 100 años

RESULTADOS

Historia taxonómica

A través de la recopilación bibliográfica se ha constatado que tanto *G. laxa* subsp. *laxa* como *G. laxa* subsp. *paraguariensis* comprenden diversos nombres de otras especies anteriores bajo su sinonimia, la cual se ha modificado con el transcurso de los años. La información actualizada de la sinonimia de ambos taxones se sintetiza en la [Tabla 3](#) y, posteriormente, se detalla en el tratamiento taxonómico de cada una de ellos, en la sección de *Tratamiento taxonómico*.

Los basónimos de *G. laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* son *Borreria laxa* cuyo material tipo se colectó al sur de Brasil y *B. paraguariensis* procedente de los departamentos de Altos, Paraguarí y Piribebuy en Paraguay. Para esta última especie se describieron dos formas, *B. paraguariensis* Chodat & Hassl. f. *latifolia*, cuyo material Tipo fue recolectado en los márgenes de un bosque cercano al río Apa de Bellavista (Dep. Amambay), y *B. paraguariensis* Chodat & Hassl. f. *puberula*, proveniente de terrenos pedregosos de los cerros de Paraguarí (Dep. Paraguarí). Luego, estas especies se trasladaron al género *Galianthe* como *G. laxa* y *G. paraguariensis* y, posteriormente, esta última se re-categorizó como subespecie de la primera. Respecto a las dos formas anteriormente mencionadas, *B. paraguariensis* f. *latifolia* fue sinónimo de *Galianthe laxa* y *B. paraguariensis* f. *puberula* lo fue de *Galianthe paraguariensis*. Sin embargo, al trasladarse como subespecie, ambas formas quedaron comprendidas en la sinonimia de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.

Tabla 3. Historia taxonómica y sinonimias de nombres relacionados a *Galianthe laxa* ordenados de mayor a menor antigüedad. En “Especie” se señalan con amarillo los nombres relacionados a la especie *G. laxa*, con verde, a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* y con rojo, a *G. laxa* subsp. *laxa*. En “Material Tipo” se transcribe él/los mencionados en esa publicación, incorporando también datos de etiqueta de dichos ejemplares. Para “CT actual” la información fue extraída de Cabral (2009) y corroborada en POWO (2024); solamente se especifica la fuente (“POWO”/“Cabral”) cuando estas no concuerdan entre sí.

Especie	Publicación	Material tipo	Categoría taxonómica original	Categoría taxonómica actual
<i>Borreria laxa</i> Cham. & Schltdl.	Linnaea. 3: 337-338. 1828	<i>In Brasilia meridionali lectam transmisit Sellowius.</i> F. Sellow s.n.	Nuevo taxón	Basónimo de <i>G. laxa</i>
<i>Spermacoce laxa</i> (Cham. & Schltdl.) Kuntze	Revis. Gen. Pl. 3(3): 123. 1898	No especificado	Nombre con basónimo: <i>Borreria laxa</i>	Sinónimo homotípico de <i>G. laxa</i>
<i>Borreria paraguariensis</i> Chodat & Hassl.	Bull. Herb. Boissier, sér. 2, 4: 186. 1904	<i>In dumetis Cordillera de Altos, Sept 1898-1899. E. Hassler 3263;</i> <i>in rupestribus Cordillera de Altos, Jan 1898-1899. E. Hassler 3783;</i> <i>in silvis pr. Piribebuy, Febr 1885-1895. E. Hassler 1879;</i> <i>cerro Peron, près de Paraguarí, 9 Mai. 1874. B. Balansa 1748.</i>	Nuevo taxón	Basónimo de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>
<i>Borreria paraguariensis</i> Chodat & Hassl. f. <i>latifolia</i>		<i>Ad marginem silvæ pr. Bellavista in regione cursus superioris fluminis Apa, Nov 1901-1902. E. Hassler 7999.</i>	Nuevo taxón	Sinónimo heterotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>
<i>Borreria paraguariensis</i> Chodat & Hassl. f. <i>puberula</i>		<i>In glareosis collium pr. Paraguay, Dec. 1900. E. Hassler 6508.</i>	Nuevo taxón	Sinónimo heterotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>
<i>Borreria cristata</i> S. Moore	J. Bot, British and Foreign 42: 101. 1904	<i>Sant' Anna da Chapada; 28 June 1902. A. Robert 368</i>	Nuevo taxón	Sinónimo heterotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>
<i>Borreria mitreoloides</i> Standl.	Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 395. 1931	<i>Brazil (State of Matto Grosso): Serra da Chapada, in silva sat clara, June 2, 1903. G.O.A. Malme s.n. (Herb. Stockholm, Tipo).</i> <i>Ariçá prope Cuyabá, May 8, 1903. G.O.A. Malme</i>	Nuevo taxón	Sinónimo heterotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>

		3275 (<i>Herb. Stockholm</i>).		
<i>Borreria laxa</i> var. <i>vestita</i> Smith & Downs	J. Washington Acad., Sci. 48: 284.1958	<i>B. paraguariensis</i> : E. Hassler 3263 (lectotipo seleccionado por Cabral [1991] G Fot. F6917, isotipo P); E. Hassler 3783, 1879 (paratipo P); B. Balansa 1748 (paratipo P).	Nuevo taxón Sinónimos: <i>Borreria paraguariensis</i> y <i>Borreria valerianoides</i> sensu Smith & Downs, Sellowia n.7: 79. 1956	<u>Cabral 2009</u> : sinónimo homotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> <u>POWO</u> : sinónimo heterotípicode <i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>
<i>Galianthe cristata</i> (S. Moore) E.L. Cabral	Bol. Soc. Argent. Bot. 27(3–4): 241-246. 1991 (1992)	<i>B. cristata</i> : Robert, A. 368 (holotipo BM).	Nueva combinación: <i>Borreria cristata</i> Sinónimos: <i>Borreria mitreoloides</i>	Sinónimo heterotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>
<i>Galianthe laxa</i> (Cham. & Schleld.) E.L. Cabral		<i>B. laxa</i> : Sellowius s.n. Fot. F880 (B). <i>B. paraguariensis</i> f. <i>latifolia</i> : Hassler 7999 (holotipo G).	Nueva combinación: <i>Borreria laxa</i> y <i>Borreria paraguariensis</i> f. <i>latifolia</i>	Nombre aceptado
<i>Galianthe paraguariensis</i> (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral		<i>B. paraguariensis</i> : E. Hassler 3263 (lectotipo seleccionado por Cabral [1991] G Fot. F6917, isotipo P); E. Hassler 3783, 1879 (paratipo P); B. Balansa 1748 (paratipo P). <i>B. paraguariensis</i> f. <i>puberula</i> : Hassler 6508 (holotipo G).	Nueva combinación: <i>Borreria paraguariensis</i> Sinónimos: <i>Borreria paraguariensis</i> f. <i>puberula</i> y <i>Borreria laxa</i> var. <i>vestita</i>	Sinónimo homotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>
<i>Spermacoce paraguariensis</i> (Chodat & Hassl.) Govaerts	World Checkl. Seed Pl. 2(1): 17-18. 1996	No disponible	Nueva combinación: <i>Borreria paraguariensis</i>	Sinónimo homotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>
<i>Spermacoce mitreoloides</i> (Standl.) Govaerts		No disponible	Nueva combinación: <i>Borreria mitreoloides</i>	Sinónimo heterotípico de <i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>
<i>Galianthe laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>	Candollea. 58: 394. 2003	<i>B. paraguariensis</i> : E. Hassler 3263 (lectotipo G, isotipos G, P); B. Balansa 1748 (sintipo G); E. Hassler 1879 (sintipo G); E. Hassler 3783 (sintipo G). <i>B. paraguariensis</i> f. <i>latifolia</i> : E. Hassler 7999 (holotipo G; isotipos G, P). <i>B. paraguariensis</i> f. <i>puberula</i> : E. Hassler 6508 (holotipo G; isotipo G).	Nueva combinación: <i>Borreria paraguariensis</i> Sinónimos: <i>Borreria laxa</i> var. <i>vestita</i> , <i>Galianthe paraguariensis</i> , <i>Borreria paraguariensis</i> f. <i>latifolia</i> y <i>Borreria paraguariensis</i> f. <i>puberula</i>	Nombre aceptado

Análisis morfométricos-estadísticos

El fenograma obtenido mediante el análisis de UPGMA se ilustra en la [Figura 2.1](#). El análisis de cluster dividió a los 50 OTUs en dos grupos: el grupo 1, el cual agrupa 30 OTUs identificados como *G. laxa* subsp. *laxa*, y el grupo 2, con los 20 OTUs de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.

El grupo 1, con los 30 OTUs de *G. laxa* subsp. *laxa*, se caracteriza por la presencia de un porte apoyante (PR), hojas membranáceas (TX), de forma elíptica a ovoidada (FH), de 30 a 80 mm long. (LH), 7 a 28 mm de ancho (AH), con 5 o más venas secundarias (V), raro menos de 5, pubescencia abaxial (PI) de tipo glabra a puberula, raro pubescente o pilosa y pseudopecíolo de 0,3 a 9,5 mm de longitud (PSE). Con respecto a los caracteres florales, los hipantos (PHI) pueden o no presentar tricomas, y las corolas varían entre 1,4 a 4 mm long. (C).

El grupo 2 donde se encuentran los 20 OTUs de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, se caracteriza por la presencia de un porte erecto (PR), hojas coriáceas (TX), de forma lineal a lanceolada (FH), de 17 a 37 mm long. (LH), 2 a 6 mm de ancho (AH), con 4 o menos venas secundarias (V), con pubescencia abaxial (PI) de tipo pubescente a pilosa, raro puberula, y pseudopecíolo de 1 a 3 mm de long. (PSE). Con respecto a los caracteres florales, los hipantos (PHI) siempre presentan tricomas en densidad variable, y las corolas varían entre 2 a 3,7 mm long. (C).

Lo mencionado anteriormente se puede observar en el [Anexo 4](#) (matriz de datos) y el [Anexo 3](#) (análisis univariados de Boxplot y barras apiladas), donde se hace evidente la homogeneidad de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, en contraposición con la heterogeneidad de *G. laxa* subsp. *laxa*.

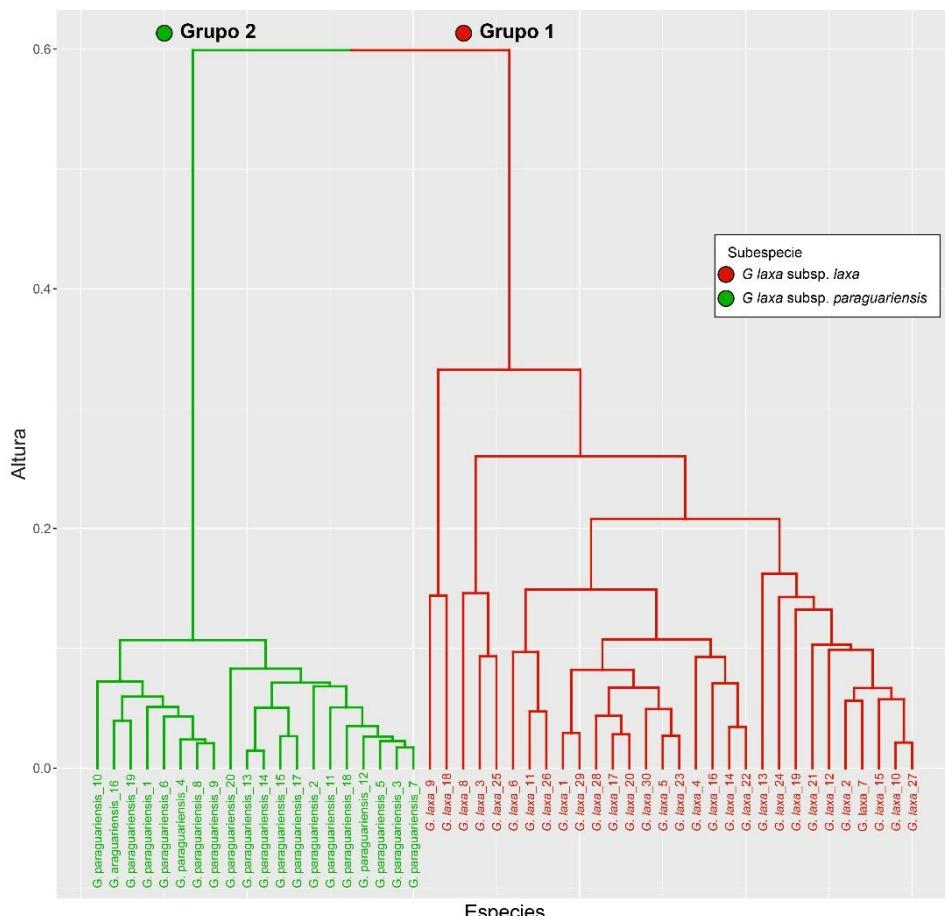


Figura 2.1. Fenograma de 12 caracteres y 50 OTUs, resultantes del análisis UPGMA basado en el coeficiente de Gower, calculado a partir de ejemplares analizados de *G. laxa* subsp. *laxa* (rojo) y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (verde).

En el análisis de coordenadas principales (PCoA), similarmente al fenograma anterior, se observan dos grupos de OTUs bien delimitados uno del otro, 30 correspondientes a *G. laxa* subsp. *laxa* (grupo 1) y 20 a *G. laxa* subsp. *laxa* (grupo 2) ([Figura 2.2](#)). Además, se muestra que el 98,5% de la variación total pertenece a las dos primeras coordenadas, PCoA1 y PCoA2. Las cargas factoriales de PCoA para las dos primeras coordenadas principales se resumen en la [Tabla 4](#).

Ai PCoA1 corresponde el 91,5% de la variación total, donde las cargas factoriales que más aportan son los caracteres vegetativos como el porte de la planta (PR: -0.9), la forma y textura de las hojas (FH: -0.9 y TX: -0.9), su pubescencia abaxial (PI: 0.8), el número de venas secundarias (V: -0.8), la longitud y ancho de las hojas (LH: -0.8 y AH: -0.9) y la longitud del pseudopeciolo (PSE: -0.8) [[Tabla 4](#)]. Mientras que al PCoA2 corresponde solo el 7% de la variación total, encontrándose entre los factores con mayor contribución, los caracteres reproductivos como la pubescencia del hipanto (PHI: 0,5), la longitud de la corola (C: -0,5) y la longitud de las tecas estaminales (T: -0,6) [[Tabla 4](#)].

Cabe mencionar que en el grupo 1, se observa una distancia mayor entre los OTUs, evidenciándose la mayor heterogeneidad de este grupo, correspondiente a taxones identificados como *G. laxa* subsp. *laxa*.

Tabla 4. Cargas factoriales obtenidas para cada uno de los 12 caracteres en el análisis de PCoA. Se muestran las cargas factoriales del PCoA1 y PCoA2. Se resaltan en negrita los valores que más contribuyen a la formación de cada eje.

Nº	Carácter	Abreviatura	PCoA1	PCoA2
1	Porte de la planta	PR	-0,95729723	0,02234161
2	Forma de las hojas	FH	-0,95729723	0,02234161
3	Textura de las hojas	TX	-0,95729723	0,02234161
4	Pubescencia de la cara abaxial de las hojas	PI	0,8491108	0,30623777
5	Pubescencia de la cara adaxial de las hojas	PS	0,79293733	0,22408302
6	Nº de venas secundarias	V	-0,87555816	0,24578488
7	Pubescencia del hipanto	PHI	0,7274222	0,52704297
8	Longitud total de la hoja	LH	-0,83262312	0,24944807
9	Ancho de la hoja	AH	-0,9181971	0,19862351
10	Longitud del pseudopeciolo	PSE	-0,81627518	0,20669683
11	Longitud de la corola	C	0,52387661	-0,52450305
12	Longitud de las tecas estaminales	T	0,40554517	-0,60926167

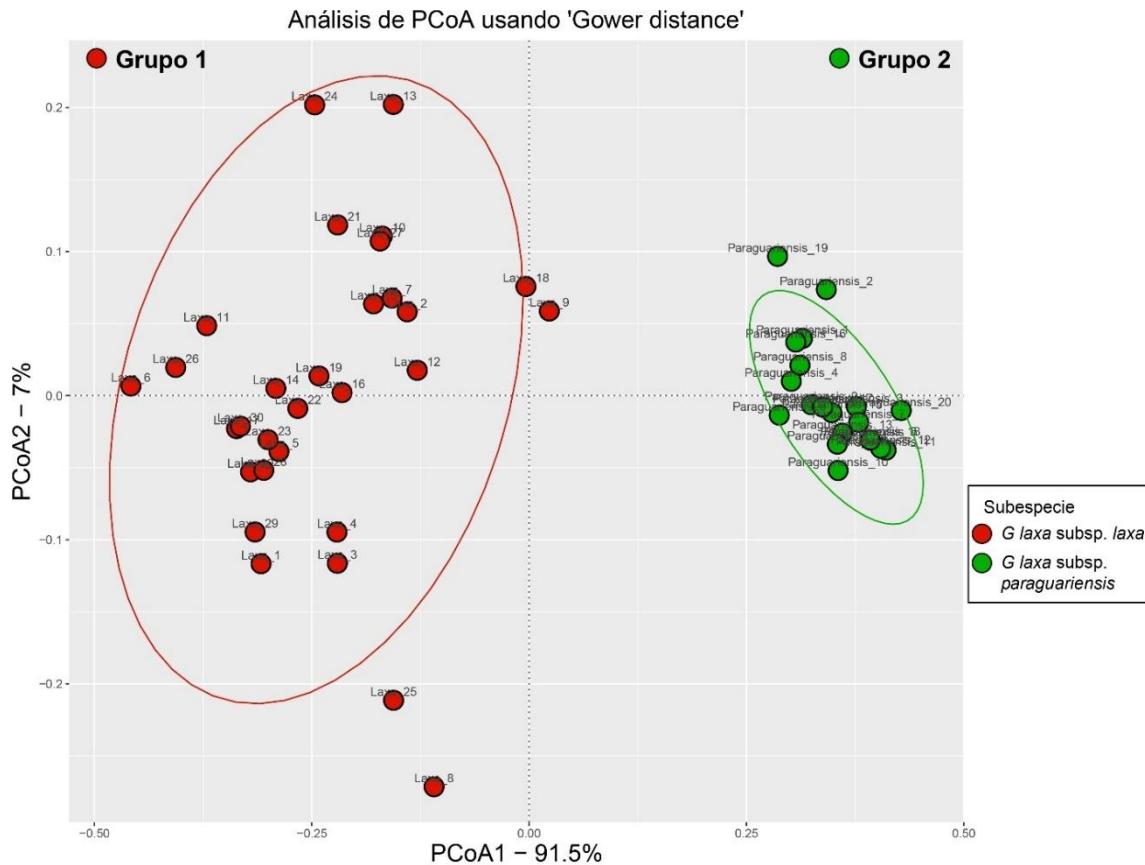


Figura 2.2. Análisis de coordenadas principales (PCoA) de *G. laxa* subsp. *laxa* (rojo) y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (verde).

Micromorfología floral y seminal

La observación de microcarácter reproductivo mediante fotografías de MEB ([Figura 3.1 y 3.2](#)), permitió una descripción detallada de los morfotipos brevistilo y longistilo, así como de las semillas de ambas subespecies.

G. laxa subsp. *laxa*

Tanto en las flores brevistilas como en las longistilas, el cáliz se divide en cuatro segmentos triangulares, con márgenes papilosos, intercalados con 1-3 coléteres. El disco nectarífero es entero, con epidermis tapizada por papillas de cutícula estriada, habiendo abundantes papillas cortas, de 17-34 μ long. y 9-18 μ diam., subciliárdicas, distribuidas por todo el disco, y papillas largas, de 67-117 μ long. y 14-23 μ diam., filiformes, en menor cantidad que las anteriores, volviéndose más abundantes hacia el centro del disco. Los nectarostomas presentan ostiolas de apertura elíptica, células oclusivas de 20-25 μ long. y 3-4 μ lat., con cutícula lisa, y un reborde estomático de 2-3 μ de grosor.

En ambos morfotipos, la superficie interna de los lóbulos corolinos es glabra y lisa, la superficie externa presenta papillas de 49-170 μ long. y 31-77 μ lat., dispuestas en fila sobre la cresta de la línea media dorsal, y los márgenes presentan papillas de 18-44 μ long. y 17-27 μ lat., que llegan hasta el ápice. La corola brevistila presenta una banda de pelos moniliformes de (386)-479-571 μ long. y 22-32 lat., concentrados principalmente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos estaminales, extendiéndose algo por encima de la base de los lóbulos aunque en menor densidad. La corola longistila presenta una banda de tricomias moniliformes de (450)-519-614(-732) μ long. y 22-31 μ lat., dispuestos exclusivamente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos

estaminales, y otra banda de tricomas lisos y más gruesos, de 628-961 μ long. y 53-69 μ lat., dispuestos en arcos que nacen apenas por encima de la base de los lóbulos.

El androceo comprende cuatro estambres alternipétalos, insertos en la mitad superior del tubo corolino, exertos en las flores brevistilas e insertos-subsésiles en las longistilas, con filamentos libres entre sí, anteras dorsifijas, oblongas y de dehiscencia longitudinal. En cuanto al gineceo, presentan estilo sólido (relleno de tejido transmisor, sin canal interno), dividido en dos ramas estigmáticas lineares revestidas por papillas unicelulares, digitiformes, con cutícula lisa, de 61-90 μ long. y 17-23 μ diam. en la flor longistila y de 47-67 μ long. y 17-21 μ diam. en la brevistila. Este tipo de estigma corresponde al grupo II (estigmas secos, sin secreciones abundantes en la madurez, con la superficie receptiva concentrada en determinadas zonas o crestas), B.i (con papillas unicelulares) según la clasificación de Heslop-Harrison y Shivanna (1977).

Las semillas son elipsoides, exalbuminadas, rollizas con surco amplio y profundo en la cara ventral, exotesta foveolada, muros ondulados, aréolas profundas, irregulares, de 67-100 μ diam. y presentan estrofiolo grueso, que cubre parcialmente la cara ventral de la semilla, de tipo caedizo o a veces persistente sobre el tabique interlocular.

G. laxa subsp. *paraguariensis*

Tanto las flores brevistilas como las longistilas presentan cáliz partido en cuatro segmentos triangulares, de márgenes papilosos, intercalados con 1-2 coléteres. El disco nectarífero es entero, cubierto por papillas de cutícula estriada, las más cortas, de 14-28 μ long. y 8-15 μ diam., subcilíndricas, distribuidas por todo el disco, y escasas papillas ligeramente más largas, de 31-68 μ long. y 11-17 μ diam., filiformes, concentradas en el centro del disco.

En ambos morfotipos, la superficie interna de los lóbulos corolinos es glabra y lisa, la superficie externa presenta una cresta, lisa o con mínimas protuberancias, sobre la línea media dorsal, y los márgenes presentan papillas sobresalientes, que llegan hasta el ápice, de 23-51 μ long. y 15-25 μ lat. La corola brevistila presenta una banda de tricomas moniliformes de (279)- 328-439 (-534) μ long. y 27-42 lat., concentrados principalmente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos estaminales, extendiéndose en menor densidad algo por encima de la base de los lóbulos. La corola longistila presenta una banda de tricomas moniliformes de 264-343 (-421) μ long. y 30-37 μ lat., dispuestos exclusivamente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos estaminales, y otra banda de pelos lisos y más gruesos, de 311-411 μ long. y 51-77 μ lat., dispuestos en arcos insertos en la parte media de los lóbulos.

El androceo comprende cuatro estambres alternipétalos, insertos en la mitad superior del tubo corolino, exertos en las flores brevistilas e insertos-subsésiles en las longistilas, con filamentos libres entre sí, anteras dorsifijas, oblongas y de dehiscencia longitudinal. En cuanto al gineceo, presentan estilo sólido, dividido en dos ramas estigmáticas lineares revestidas por papillas unicelulares, digitiformes, con cutícula lisa, de 56-80 μ long. y 14-20 μ diam. en la flor longistila y de 71-108 μ long. y 17-23 μ diam. en la brevistila.

Las semillas son elipsoides, exalbuminadas, rollizas, con surco en la cara ventral, profundo y estrecho o amplio en el centro estrechándose hacia los extremos, exotesta foveolada, muros ondulados, aréolas profundas, irregulares, de 65-102 μ diam. y presentan estrofiolo grueso, que cubre parcialmente la cara ventral de la semilla, de tipo caedizo o a veces persistente sobre el tabique interlocular.

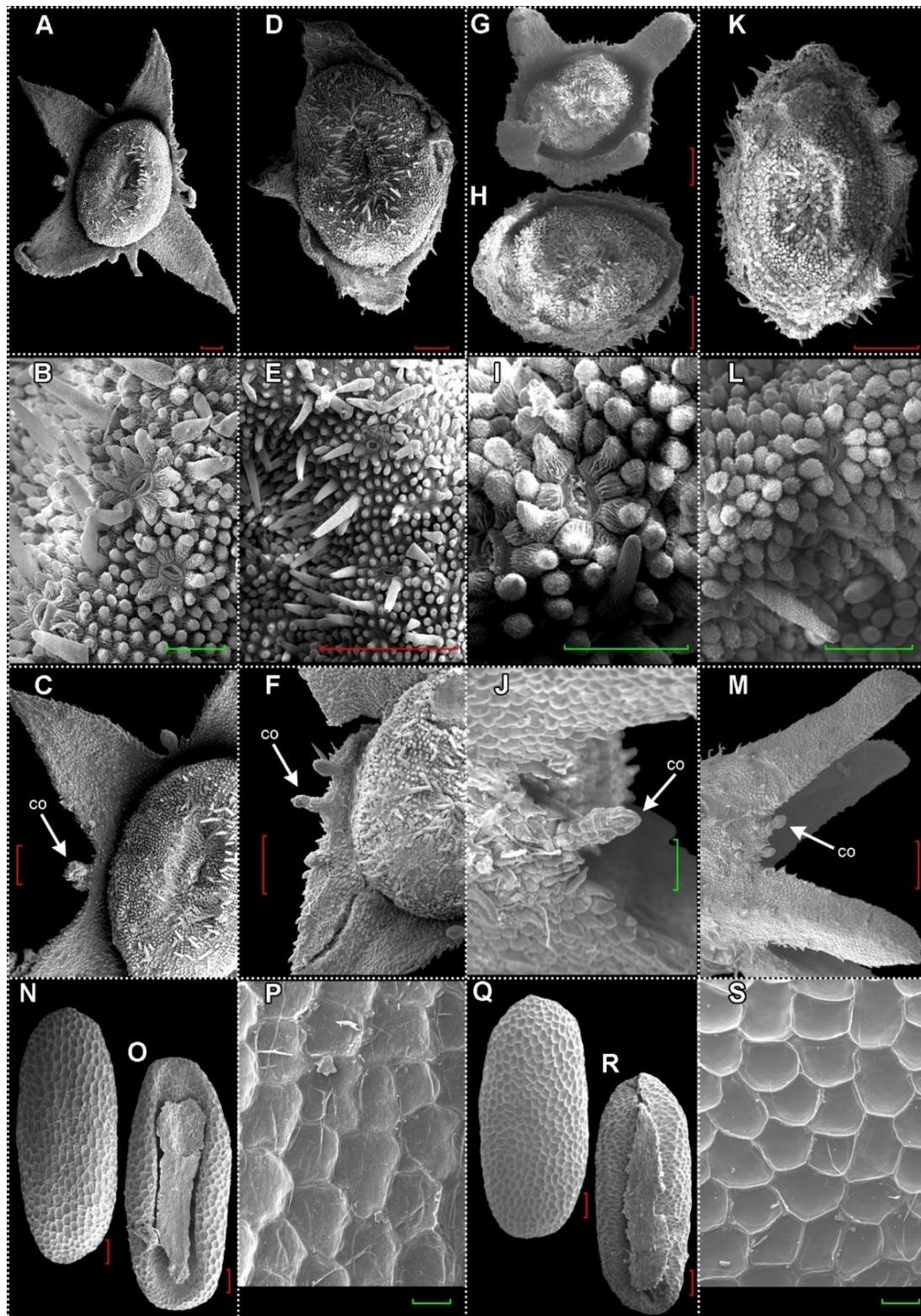


Figura 3.1. Microestructuras de cáliz, disco nectarífero y semillas de *G. laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*. **A-C. Estructuras de flor longistila de *G. laxa* subsp. *laxa*.** A. Cáliz y disco nectarífero. B. Detalle del disco y nectarostoma. C. Detalle de margen de sépalos y los coléteres. **D-F. Estructuras de flor brevistila de *G. laxa* subsp. *laxa*.** D. Disco con sépalos removidos. E. Detalle del disco y nectarostoma. F. Detalle de margen de sépalos y los coléteres. **G-J. Estructuras de flor longistila de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.** G. Cáliz y disco. H. Disco con sépalos removidos. I. Detalle del disco y nectarostoma. J. Detalle de margen de sépalos y los coléteres. **K-M. Estructuras de flor brevistila de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.** K. Disco. L. Detalle del disco y nectarostoma. M. Detalle de margen de

sépalos y los coléteres. **N-P. Estructuras seminales de *G. laxa* subsp. *laxa*.** **N.** Semilla en vista dorsal. **O.** Semilla en vista ventral. **P.** Detalle de la exotesta. **Q-S. Estructuras seminales de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.** **Q.** Semilla en vista dorsal. **R.** Semilla en vista ventral. **S.** Detalle de la exotesta.

Escala: barras rojas: 200 µm; barras verdes: 50 µm. Abreviatura: co. coléteres. Material examinado: **A-C:** Delvescovo et al. 7a (Misiones, Argentina). **D-F, N-P:** Delvescovo et al. 7b (Misiones, Argentina). **G-M, Q-S:** Delvescovo et al. 8 (Tobatí, Paraguay) [[Anexo 1](#)].

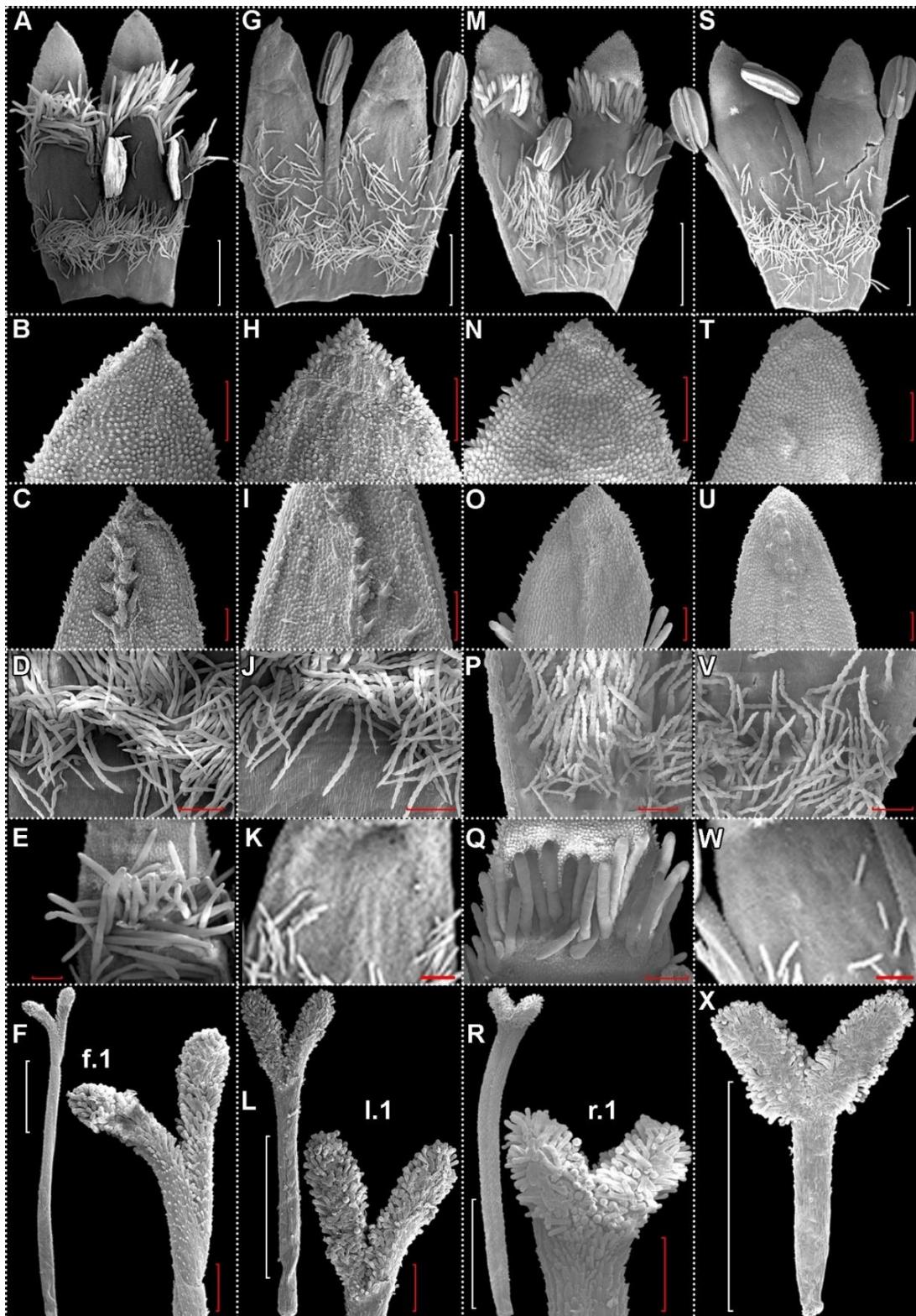


Figura 3.2. Microestructuras de la corola y pistilo de *G. laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*. **A-F. Estructuras de morfotipo longistilo de *G. laxa* subsp. *laxa*.** **A.** Corte longitudinal de la corola del

lado interno. **B.** Ápice del lóbulo del lado interno. **C.** Ápice del lóbulo del lado externo. **D.** Tricomas del tubo. **E.** Tricomas de lóbulo. **F.** Estilo y estigma. **f.1** Detalle del estigma. **G-L.** **Estructuras de morfotipo brevistilo de *G. laxa* subsp. *laxa*.** **G.** Corte longitudinal de la corola del lado interno. **H.** Ápice del lóbulo del lado interno. **I.** Ápice del lóbulo del lado externo. **J.** Tricomas del tubo. **K.** Detalle de parte basal y media del lóbulo del lado interno. **L.** Estilo y estigma. **I.1.** Detalle del estigma. **M-R.** **Estructuras de morfotipo longistilo de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.** **M.** Corte longitudinal de la corola del lado interno. **N.** Ápice del lóbulo del lado interno. **O.** Ápice del lóbulo del lado externo. **P.** Tricomas del tubo. **Q.** Tricomas de lóbulo. **R.** Estilo y estigma. **r.1.** Detalle del estigma. **S-X.** **Estructuras de morfotipo brevistilo de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*.** **S.** Corte longitudinal de la corola del lado interno. **T.** Ápice del lóbulo del lado interno. **U.** Ápice del lóbulo del lado externo. **V.** Tricomas del tubo. **W.** Detalle de parte basal y media del lóbulo del lado interno. **X.** Estilo y estigma. *Escala:* barras blancas: 1 mm; barras rojas: 200 µm. *Material examinado:* **A-F:** Delvescovo et al. 7a (Misiones, Argentina). **G-L:** Delvescovo et al. 7b (Misiones, Argentina). **M-X:** Delvescovo et al. 8 (Tobatí, Paraguay) [[Anexo 1](#)].

Análisis palinológicos

Ambas subespecies presentan granos radiosimétricos, isopolares, medianos (eje polar [P]=26-41(-50) µm y eje ecuatorial [E]=26-45 µm), esferoidales (prolato-esferoidales u oblato-esferoidales), de ámbito circular, zono-colporados, con colpos largos (según la clasificación de Nuñez-Florentin 2021), de 15,6-29,5 µm long., angostos y de extremos aguzados, endoaperturas más o menos circulares. La exina es generalmente más engrosada hacia los polos donde su espesor varía de 1,7 a 4,8 µm., semiectada, reticulada, heterobrocada, con lúmenes irregulares, y muros curvilíneos, lisos; sexina (1,1-3,3 µm) generalmente de mayor espesor que la nexina (0,2-2,1 µm), excepto en los márgenes de las endoaperturas, donde la nexina presenta un engrosamiento que se interrumpe a la altura de los límites de la endoapertura. El retículo está constituido por un retículo superior o suprarretículo, psilado, de muros más anchos, ininterrumpidos (*G. laxa* subsp. *paraguariensis* longistila) o interrumpidos formando mallas abiertas, y otro inferior, el infrarretículo, nano-espinulado (ornamentación menor a 0,1 µm), con espinulas dispuestas en hileras, de muros más angostos; el suprarretículo puede abarcar uno (*G. laxa* subsp. *paraguariensis* longistila) a varios lúmenes del infrarretículo. Esto se sintetiza en la [Tabla 5](#) y se ilustra en la [Figura 4](#).

G. laxa* subsp. *laxa

Granos de las flores brevistilas (6-)7(-8) colporados, P=32,5-41 µm, E=34,8-40 µm, generalmente oblato-esferoidales, a veces apenas prolato-esferoidales, colpos de 16,9 a 26,9 µm long. y 1,4 a 4,3 µm lat., exina de 2,6-4 µm, nexina de 0,9-1,9 µm, sexina de 1,3-2,6 µm; suprarretículo interrumpido, formando mallas abiertas que dejan ver el infrarretículo nanoespinulado en la zona ecuatorial. Granos de las flores longistilas (6-)7 colporados, P= 26-36,5 µm, E= 26-35 µm, generalmente esferoidales, a veces oblato-esferoidales o prolato-esferoidales, colpos generalmente angostos, de 15,6 a 21,9 µm long. y 1 a 3,4 µm lat., exina de 1,7-3,3 µm, nexina de 0,2-1 µm, sexina de 1,2-2,2 µm; suprarretículo también interrumpido, formando mallas abiertas que dejan ver el infrarretículo en la zona ecuatorial.

G. laxa* subsp. *paraguariensis

Granos de las flores brevistilas (6-)7 colporados, P=36,5-41,46 µm, E=33,3-40,76 µm, generalmente prolato-esferoidales, raro oblato-esferoidales, colpos de 19,6-28,4 µm long. y 1,4-4,3 µm lat., exina de 2,3-4,8 µm, nexina de 0,68-2,14 µm, sexina de 1,38-2,75 µm; suprarretículo interrumpido, formando mallas

abiertas que dejan ver el infrarretículo nanoespinulado en la zona ecuatorial. Granos de las flores longistilas (5)-6-(7) colporados, P= 30,5-35,3(-50) µm, E=30,76-35,29(-45,4) µm, generalmente esferoidales, a veces oblato-esferoidales o prolato-esferoidales, colpos de 16,28-29,48 µm long. y 1,46-4 µm lat., exina de 1,7-4,7 µm, nexina de 0,6-1,6 µm, sexina de 1,1-3,29 µm; suprarretículo completo en todo el grano, dejando cubierto al infrarretículo nanoespinulado.

Tabla 5. Resumen en base a valores promedio de diversos parámetros de la morfología polínica de *G. laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*. Abreviaturas: P: eje o diámetro polar; E: eje o diámetro ecuatorial; LC: longitud del colpo. Las medidas se encuentran expresadas en µm.

Subespecie	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i>		<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i>		
Morfotipo florales	Brevistila	Longistila	Brevistila	Longistila	
Parámetros polínicos	Eje polar (P)	36,31	30,78	39,29	33,96
	Eje ecuatorial (E)	36,90	30,63	37,63	33,74
	P/E	0,98	1,00	1,04	1,00
	Forma del grano	Oblato esferoidal	Esferoidal	Prolato esferoidal	Esferoidal
	Tamaño del grano	Mediano	Mediano	Mediano	Mediano
	Nº aperturas	(6-)7(-8)	6(-7)	6(-7)	(5-)6(-7)
	Long. colpo (LC)	21,25	18,54	23,78	19,99
	(LC/P) x 100	58,5	60,4	60,5	59
	Tamaño del colpo	Largo	Largo	Largo	Largo
	Ancho colpo	2,50	1,99	2,53	2,60
	Grosor exina	3,33	2,44	3,39	3,30
	Grosor de la nexina	1,41	0,78	1,27	1,25
	Grosor de la sexina	1,91	1,66	2,12	2,05
	Suprarretículo	Interrumpido	Interrumpido	Interrumpido	Completo

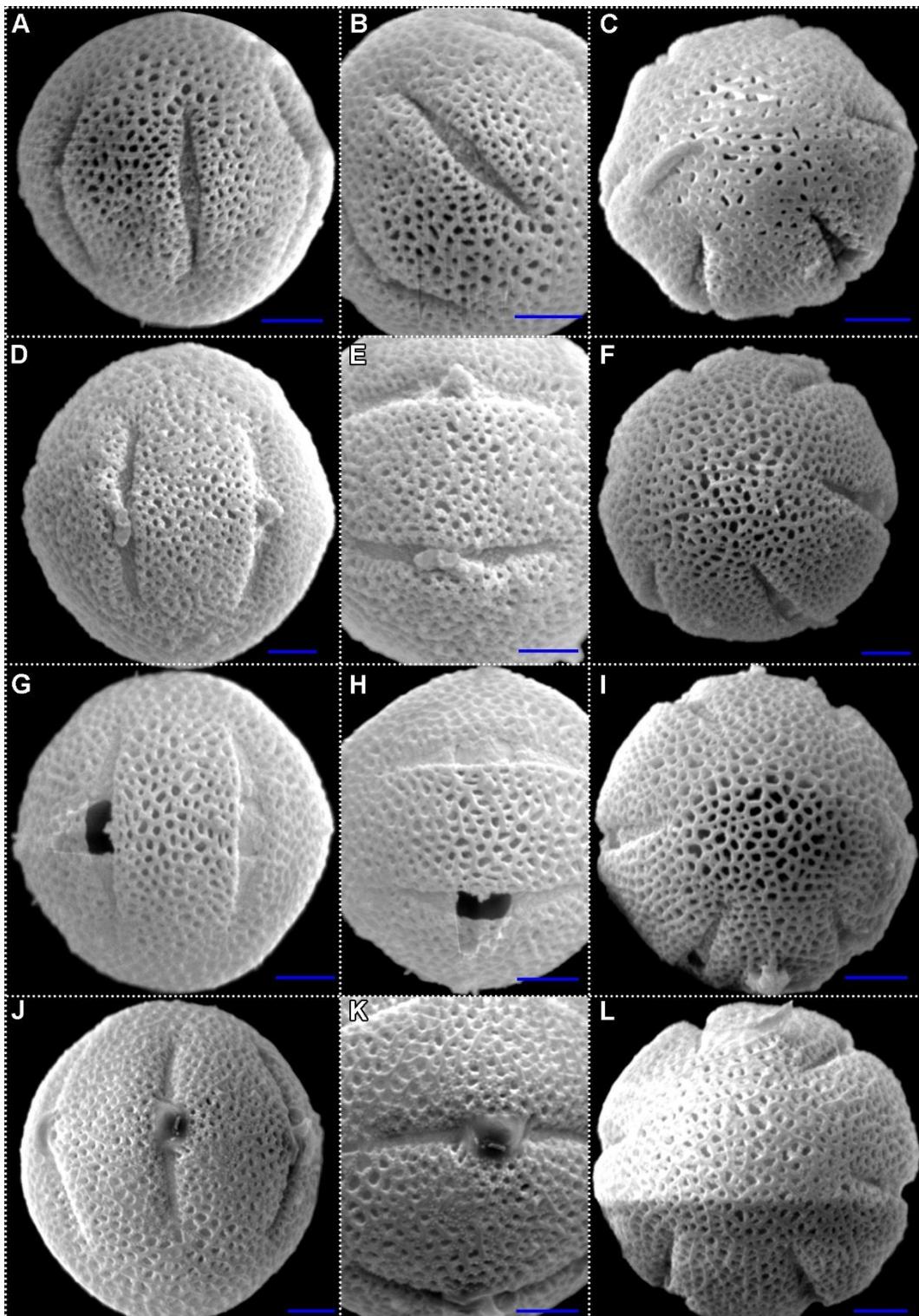


Figura 4. Granos de polen de las subespecies de *G. laxa*. **A-C:** *G. laxa* subsp. *laxa*, morfotipo longistila. **A.** Vista ecuatorial. **B.** Detalle de escultura de la exina en vista ecuatorial. **C.** Vista polar. **D-F:** *G. laxa* subsp. *laxa*, morfotipo brevistila. **D.** Vista ecuatorial. **E.** Detalle de escultura de la exina en vista ecuatorial. **F.** Vista Polar. **G-I:** *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, morfotipo longistila. **G.** Vista ecuatorial. **H.** Detalle de escultura de la exina en vista ecuatorial. **I.** Vista Polar. **J-L:** *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, morfotipo brevistila. **J.** Vista ecuatorial. **K.** Detalle de escultura de la exina en vista ecuatorial. **L.** Vista polar. Escala: barras azules: 5 μm . Material examinado: **A-C:** Delvescovo, et al. 7a. **D-F:** Delvescovo, et al. 7b. **G-I:** Delvescovo, et al. 8. **J-L:** Hassler 3263 [[Anexo 1](#)].

Análisis filogenéticos

Primero se analizaron por separado los conjuntos de datos individuales de marcadores nucleares ([Anexo 6.1](#): ETS, [Anexo 6.2](#): ITS) y plastidiales ([Anexo 6.3](#): *rps16*). El análisis de secuencias ITS proporcionó la mayor cantidad de clados bien resueltos, siendo también el marcador representado por el mayor número de taxones (105 especies, 19 géneros), seguido por el ETS (97 especies, 18 géneros). Dado que ambos marcadores nucleares están vinculados evolutivamente y las topologías de los árboles ITS y ETS eran congruentes, se analizaron los datos nucleares combinados ([Anexo 6.4](#)). El análisis individual de las secuencias de *rps16* fue menos resolutivo que los nucleares, observándose más politomías o clados con bajo soporte, en relación con la menor proporción de taxones representados respecto a los anteriores marcadores (73 especies, 16 géneros). No obstante, el análisis del conjunto de datos nucleares y plastidiales combinados produjo el árbol de mayor resolución, que se utiliza aquí para la presentación de los resultados. Las propiedades de cada uno de los conjuntos de datos analizados se muestran en la [Tabla 6](#).

En el análisis combinado nuclear-plastidial ([Figura 5.1](#)), el grupo interno contiene 18 géneros representados por 116 especies del clado Spermacoce, de las cuales 42 corresponden al género *Galianthe*. El árbol está dividido en 2 grandes clados, el clado A integrado por *Galianthe*, *Schwendenera* K.Schum. y *Carajasia* R.M. Salas; y el clado B, por el resto de los géneros del clado Spermacoce aquí analizados: *Borreria*, *Crusea* Schltdl. & Cham., *Denscantia* E.L.Cabral & Bacigalupo, *Diodia*, *Emmeorhiza* Pohl ex Endl., *Ernodea* Sw., *Hexasepalum* Bartl. ex DC., *Januaria* R.M.Salas & Nuñez Florentin, *Leonoria* Nuñez Florentin & R.M.Salas, *Micrasepalum* Urb., *Mitracarpus* Zucc., *Paganuccia* R.M.Salas ., *Richardia* L., *Spermacoce*, *Staelia* Cham. & Schltdl., *Tapanhuacanga* Vand. La mayoría de los géneros se recuperan monofiléticos con alto soporte (*Diodia*, *Ernodea*, *Micrasepalum*, *Mitracarpus*, *Richardia*, *Staelia*, *Tapanhuacanga*, etc.), excepto *Crusea*, el cual presenta un valor de probabilidad posterior (PP)=0,89. En cambio, *Borreria*, *Denscantia*, *Hexasepalum* y *Spermacoce* aparecen como grupos polifiléticos ([Figura 5.1](#)).

Por otro lado, como ya se mencionó, *Galianthe* se ubica dentro del denominado clado A, junto a *Carajasia* y *Schwendenera*. El análisis combinado muestra que el grupo hermano de *Galianthe* corresponde al género *Schwendenera* (PP= 1) y, estos dos se relacionan a *Carajasia* (PP= 0,92). *Galianthe* se recupera como un clado monofilético con alto soporte (PP=1), en donde a su vez, dentro del mismo se pueden observar clados menores, también con fuerte soporte en su mayoría ([Figura 5.2](#)).

Dentro de *Galianthe*, las subespecies que representan interés para este estudio, se ubican dentro de un clado el cual se resalta con una flecha amarilla en la [Figura 5.2](#). Dicho clado presenta un buen soporte (PP=0,95) y comprende a distintas especies de *Galianthe* subg. *Galianthe*, secc. *Galianthe* y secc. *Laxae*, de amplia y/o restringida distribución. Este a su vez se divide en dos subclados que se denominan aquí como clado X y clado Z ([Figura 5.2](#), [Figura 5.3](#)).

El clado X tiene un valor de soporte de PP=0,91 y está conformado por 2 especies de la secc. *Galianthe*: *Galianthe guaranitica* (Chodat & Hassl.) E.L.Cabral y *G. centranthoides* (Cham. & Schltdl.) E.L.Cabral, y por 3 ejemplares analizados de *G. laxa* subsp. *laxa* (secc. *Laxae* ([Figura 5.3](#))). Las relaciones entre estos tres últimos taxones permanecen irresueltas, formándose una politomía compuesta por *G. laxa* subsp. *laxa_Florentín & Nuñez Florentin* 73 y *G. laxa* subsp. *laxa_Florentín & al.* 55 (exicatas correspondientes a marcadores ITS, [Anexo 1.2](#)). A su vez, *G. laxa* subsp. *laxa_Miguel & al.* 31 (exicata de

rps16, [Anexo 1](#)) queda agrupada con bajo soporte (PP=0,75) con *G. guaranitica* y *G. centranthoides*, taxones hermanos entre sí, relación también débilmente soportada (PP=0,55)..

El clado Z tiene un valor de soporte de PP=0,92 y comprende a *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, junto con otras 14 especies, agrupadas en distintos subclados, con diversos grados de soporte, no necesariamente en concordancia con la clasificación taxonómica actual (secc. *Galianthe* y secc. *Laxae*), como se puede observar en la [Figura 5.3](#). En la misma, además se especifica la sección taxonómica, país geográfico y características del hábitat correspondientes a cada especie (información recopilada de Cabral 2009). Por último, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* se encuentra agrupada con *Galianthe aureliae* E.L.Cabral y *G. cyperoides* (Chodat & Hassl.) E.L.Cabral, conformando una politomía con buen soporte (PP=0,95).

Tabla 6. Propiedades de las bases de datos utilizadas en los análisis filogenéticos, para los tres marcadores moleculares independientes y las matrices combinadas. Abreviaturas: **pb**: pares de bases; **GTR**: General Time Reversible; **SYM**: Symmetrical model; **I**: Invariant sites; **G**: Gamma distribution.

Marcador	Nº de taxones	Longitud del alineamiento (pb)	Sitios variables	Sitios informativos sobre parsimonia	Modelo
ETS	98	368	263 (71.5 %)	195 (53 %)	GTR + I + G
ITS	107	635	320 (50.4 %)	238 (37.5 %)	SYM + I + G
<i>rps16</i>	74	667	173 (25.9 %)	66 (9.9 %)	GTR + I + G
ETS + ITS	112	1003	583 (58.1 %)	433 (43.2 %)	GTR + I + G; SYM + I + G
ETS + ITS + <i>rps16</i>	119	1670	756 (45.3 %)	499 (29.9 %)	GTR + I + G; SYM + I + G

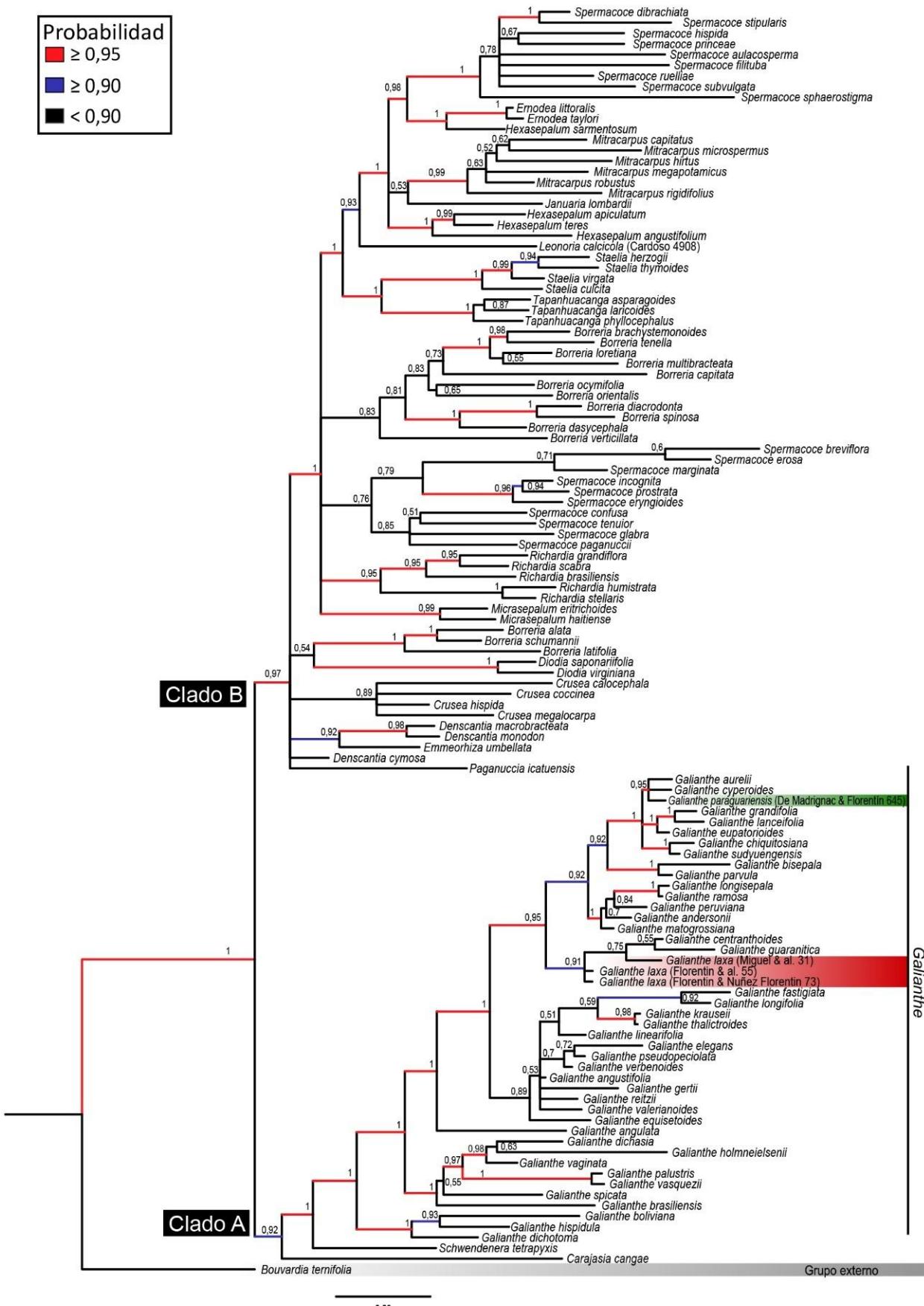


Figura 5.1. Árbol filogenético de mayor consenso obtenido mediante Inferencia Bayesiana, de la combinación de los marcadores moleculares ITS, ETS y *rps16*, para todo el clado Spermacoce, mostrando el largo de ramas. Las probabilidades a posteriori (PP) se especifican para cada rama indicando en color

negro $p<0,90$, en azul $p\geq 0,90$ y en rojo $p\geq 0,95$. Se resalta con rojo a terminales correspondientes a *G. laxa* subsp. *laxa*, con verde a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* y con gris al grupo externo seleccionado para el clado Spermacoce, *Bouvardia ternifolia*.

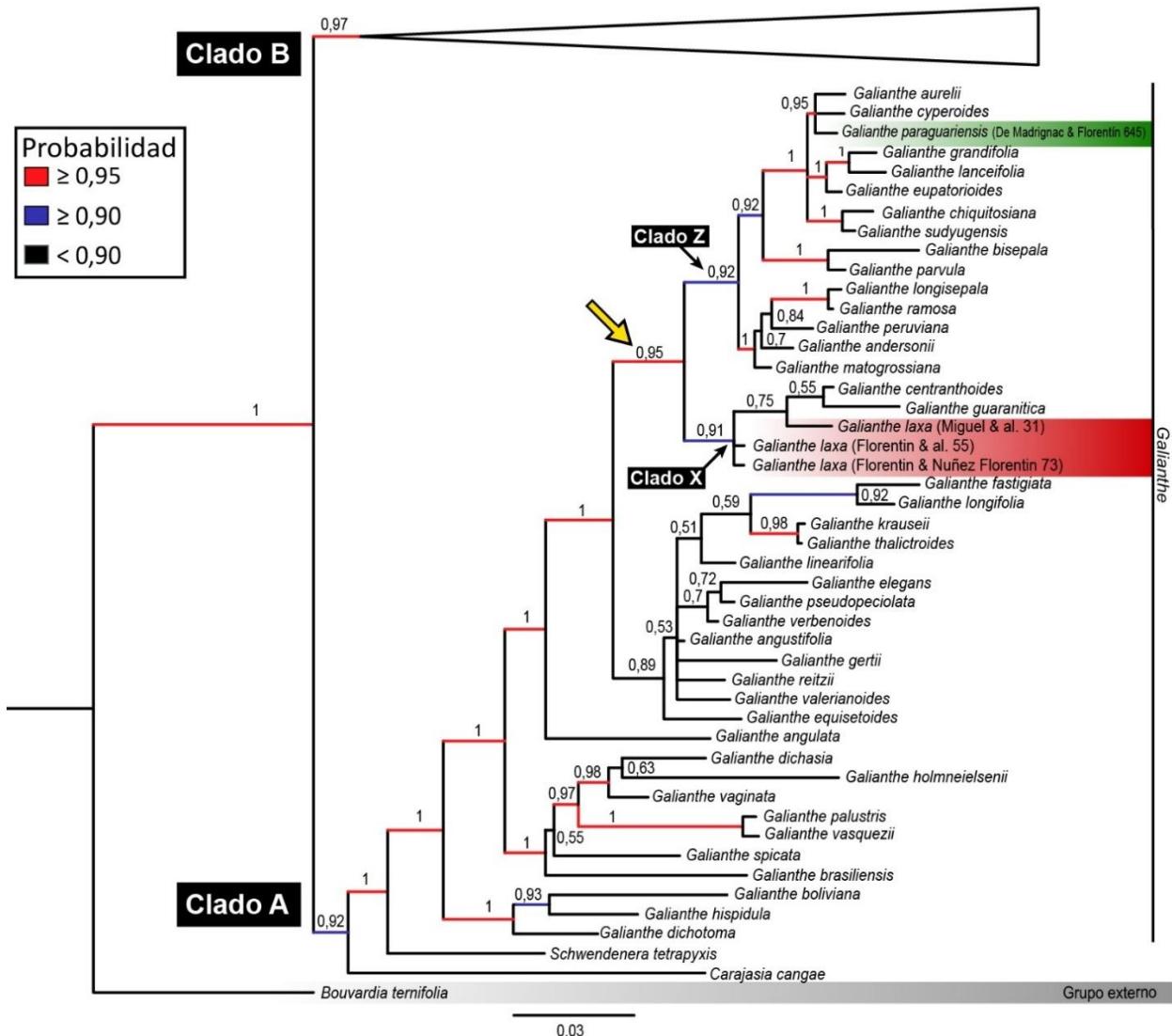


Figura 5.2. Detalle del clado A, con foco en el género *Galianthe*. Dentro de *Galianthe*, se señala con una flecha amarilla al grupo de especies que comprende a las subespecies *G. laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, entre otras especies de *Galianthe*. A su vez, dentro de este grupo de especies, se dividen dos subclados que se denominan aquí como clado X (que comprende las exicatas de *G. laxa* subsp. *laxa*) y clado Z (que comprende las exicatas de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*).

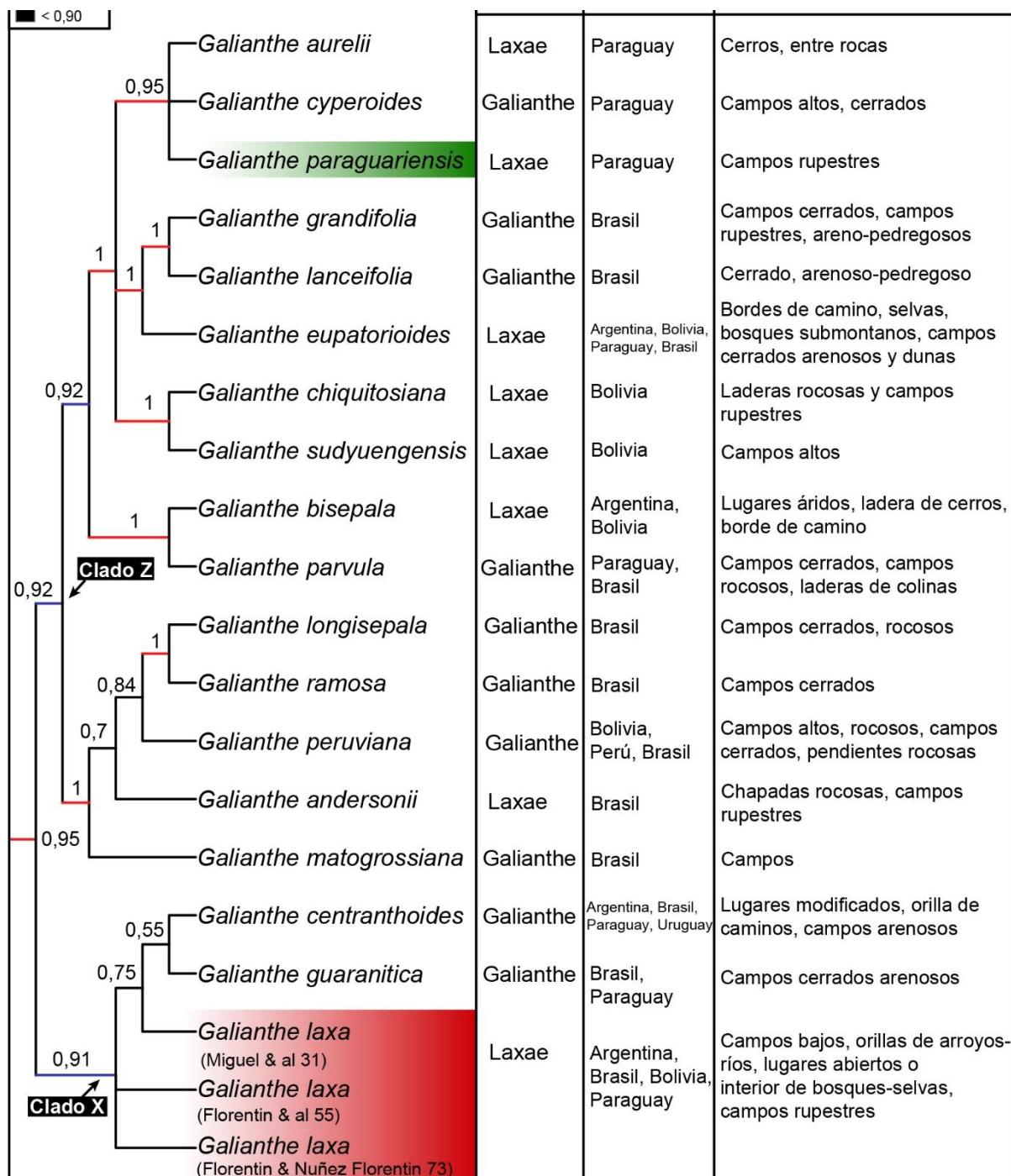


Figura 5.3. Detalle de los clados X y Z sin mostrar el largo de ramas y especificando la sección taxonómica, país y características del hábitat correspondientes a cada especie (datos de Cabral 2009).

Estimación de la distribución geográfica

Galianthe laxa* subsp. *laxa

Presenta una amplia distribución entre Argentina, Bolivia, Brasil, y Paraguay ([Figura 6 A-B](#)). En Argentina se encuentra en las provincias de Corrientes (Alvear, Itacumbú, Ituzaingó, Monte Caseros, Paso de los Libres, San Martín, Santo Tomé), Entre Ríos (Federación, Colón, Concepción del Uruguay, Gualeguaychú), Misiones (Apóstoles, Candelaria, El Dorado, Gral. Belgrano, Guaraní, Iguazú, Libertador General San Martín, Montecarlo, Posadas, San Ignacio, San Javier, San Pedro), Buenos Aires (Isla Martín García) y Salta (Orán). En **Bolivia** se la registró en los departamentos de Chuquisaca (Luis Calvo), Santa Cruz (Chiquitos, Cordillera, Florida, Ibañez, Vallegrande, Velasco) y Tarija (Arce). En **Brasil** se distribuye en los estados de Rio Grande do Sul (Iraí), Paraná (Foz do Iguazú), Santa Catarina (Florianópolis), Mato Grosso (Corumbá, Denise, Xavantina), São Paulo (Eldorado, Iporanga, Porto Ferreira), Minas Gerais (Santa Rita do Sapucaí) y Rio Grande do Sul (Torres). Y por último, en **Paraguay**, se encuentra en los departamentos de Amambay (Cerro Corá), Alto Paraná (Pto. Bertoni, Ciudad del Este, Rio Bonito, Tati Yupí, Itabó, Hernandarias), Caaguazú (San Joaquin, Yhú), Caazapá (Tavai, Yataity), Canindeyú (Itambú, Nueva Esperanza), Concepción (Cororó, Paso Barreto, Tagatíyá, Yby-Yau), Guairá (Col. Independencia), Misiones (San Ignacio) y San Pedro (Yaguareté Forest) [[Figura 6 E](#)].

Esta subespecie se encuentra generalmente asociada a selvas o ambientes boscosos, de humedad y composición florística variadas, y puede crecer tanto en el interior como al borde del bosque (por ej. a orillas de los caminos). En **Bolivia** habita en laderas de bosques montanos o cerros, tanto secos como húmedos (ej. cerrado Subandino), de 394 a 2059 m.s.n.m., con suelos rojizos. En **Brasil** se reportó su presencia en ambientes de cerrado y bosques tropicales de planicies, de laderas de cerros, ribereños o en galería asociados a cauces de agua, de 11 a 854 m.s.n.m., en afloramiento de caliza o suelos arenosos. En **Argentina**, se la puede hallar en selvas y bosques de cerros, de barrancas, ribereños, en galería al borde de arroyos y bañados ([Figura 6 F](#)) o en islas sobre cauces de agua, de 3 a 1024 m.s.n.m., en suelos arcillosos, arenosos o pedregosos, de color rojizo. En **Paraguay**, habita en selvas y bosques de cerrado, en galería sobre arroyos o esteros, ribereños, de barrancas, de laderas, de 73 a 308 m.s.n.m., entre piedras o en suelos arenosos o arcillosos, rojizos.

Aclaración: se excluye el departamento de Itapúa, Paraguay, ya que solamente se halló una colecta (Quintana, M. et al. 151, PY) realizada en 1993, a 6 km de la Estancia Melgarejo, en la Isla Yacyretá, previamente a la puesta en funcionamiento de la represa Yacyretá. Por lo tanto, no se puede constatar la persistencia de la subespecie en ese departamento.

Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis

El mapa de registros indica una distribución restringida al centro y suroeste Paraguay ([Figura 6 D](#)). Se encuentra presente en los departamentos de Cordillera (Altos, Atyra, Caacupé, Emboscada, Nueva Colombia, Piribebuy, San Bernardino, Tobatí, Valenzuela), Paraguarí (Acahay, Carapeguá, Paraguarí, Sapucai, Ybycuí), Central (Areguá, Ypacaraí) y San Pedro (Rosario) ([Figura 6 C](#)).

Esta subespecie crece de 70 a 393 m.s.n.m., mayormente al pie, en las laderas o en las cimas de cerros ([Figura 6 G](#)) y/o en cercanía a arroyos, donde se desarrolla preferentemente en suelos arenosos con afloramientos rocosos (por ej. de rocas areniscas) e incluso entre las piedras. Ha sido recolectada al

borde de bosques abiertos (por ej. a orillas de caminos), de bosques en galería de arroyos, en sabanas inundables o sabanas de lomadas y planicies y, muy rara vez, en el interior de bosques.

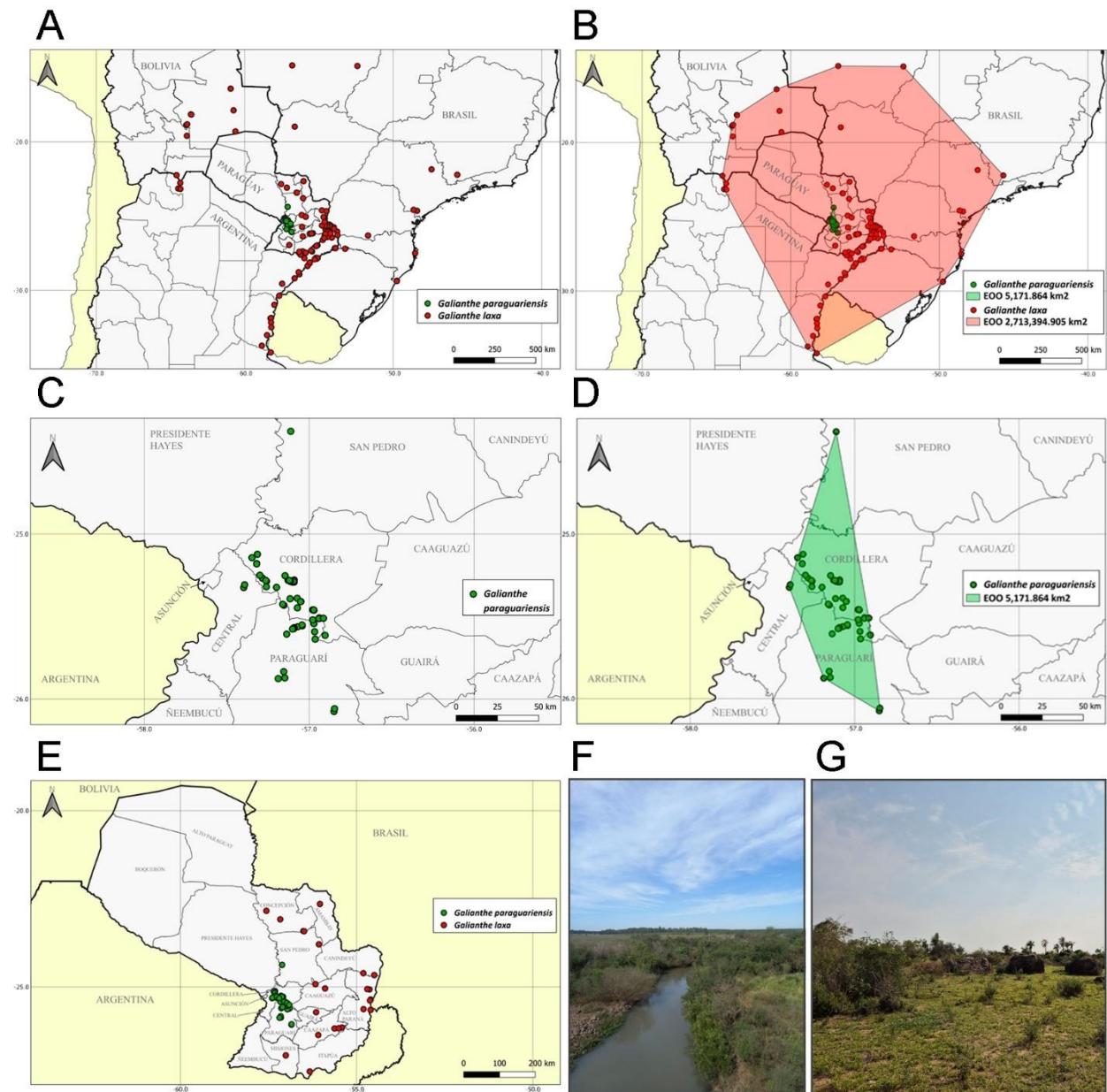


Figura 6. Mapas de distribución de ambas subespecies. **A.** Mapa de registros de *Galianthe laxa* subsp. *laxa* (rojo) y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (verde). **B.** Polígonos representativos del área total dentro del límite convexo que contiene todos los registros (Extensión de la Presencia-EOO/B1), manteniendo los colores mencionados para cada subespecie. **C.** Mapa de registros de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*. **D.** Polígono representativo de la EOO de *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (EOO/B1). **E.** Mapa de registros de *Galianthe laxa* subsp. *laxa* (rojo) y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (verde) solamente en Paraguay. **F.** Bosque marginal del arroyo Zaimán, Posadas, Prov. de Misiones, donde se encuentra *G. laxa* subsp. *laxa* (Delvescovo, et al 3, [Anexo 1.2](#)). **G.** Márgenes de bosque abierto, en cima del cerro Tobatí, Dep. de Cordillera, Paraguay, donde se encuentra *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (Delvescovo, et al 8, [Anexo 1.1](#)).

Evaluación del estado de conservación

Para la evaluación del estado de conservación de ambos taxones, de los cinco criterios establecidos por la UICN (A-E), únicamente fue posible aplicar los criterios B (distribución geográfica) debido a la ausencia de información suficiente relacionada con los demás criterios, lo que limita una evaluación más integral, pero permite destacar la vulnerabilidad de las especies en función de su distribución y tamaño poblacional.

***Galianthe laxa* subsp. *laxa*:** de acuerdo con el análisis realizado en GeoCAT, se obtuvo un valor de extensión de presencia (EOO/B1) de 2,713km² y un área de ocupación (AOO/B2) de 408 km² (archivo de .kml disponible en <https://figshare.com/s/b78cac53ac6ec3bb9479>), lo cual sugiere una categoría de Preocupación Menor (LC) de acuerdo con el primer parámetro (EOO); y la categoría En Peligro (EN) de acuerdo con el segundo parámetro (AOO).

***Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis*:** de acuerdo con el análisis realizado en GeoCAT, se obtuvo un valor de extensión de presencia (EOO/B1) de 5,171 km² y un área de ocupación (AOO/B2) de 172 km² (archivo de .kml disponible en <https://figshare.com/s/4e374a276a39246e5bd6>), lo cual sugiere una categoría de Vulnerable (VU) de acuerdo con el primer parámetro (EOO); y la categoría En Peligro (EN) de acuerdo con el segundo parámetro (AOO).

DISCUSIÓN

Análisis morfométricos-estadísticos en relación con la taxonomía

Los análisis morfométricos de PCoA y de Cluster fueron congruentes, permitiendo la separación de dos grupos, no superpuestos cualitativa ni cuantitativamente, uno conformado por los OTUs de *G. laxa* subsp. *laxa* (Grupo 1) y el otro por los de *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (Grupo 2). Tanto las características vegetativas como las reproductivas son lo suficientemente diferentes para discriminar a las dos entidades como especies taxonómicas. Entre las primeras se mantuvieron características del porte y las hojas (forma, textura, pubescencia en ambas caras y ancho) previamente utilizadas de manera contrastante entre las subespecies, en claves dicotómicas, por Cabral (2002, 2003, 2009). Adicionalmente, se incorporaron nuevos caracteres encontrados de significancia taxonómica en los análisis univariados y multivariados, entre los cuales se encuentran otros aspectos vegetativos (número de venas secundarias, longitud de la hoja y del pseudopecíolo) y reproductivos (pubescencia del hipanto, longitud de la corola y longitud de las tecas estaminales). A pesar de que los caracteres reproductivos tuvieron una contribución ligeramente menor que los vegetativos para separar los grupos de OTUs ([Tabla 4](#)), su contribución a dicha separación es igualmente destacable si se tiene en cuenta lo descrito por Cabral (1991) para el género *Galianthe*, donde menciona la heterogeneidad e importancia taxonómica de las hojas para la separación de las especies, en contraposición con la escasa variabilidad interespecífica de las flores.

Por el contrario, otros caracteres utilizados en las claves citadas anteriormente, no fueron encontrados significativos para diferenciar las subespecies en los análisis univariados preliminares (por ej. longitud de las inflorescencias) y, por lo tanto, se excluyeron de los análisis multivariados. Respecto a esto último, Cabral (2002, 2003, 2009) diferencia a *G. laxa* subsp. *laxa* por presentar inflorescencias laxas, de 8 a 50 cm de longitud, mientras que en *G. laxa* subsp. *paraguariensis* son congestas y de 4 a 8 cm de longitud. A pesar de haberse observado ocasionalmente inflorescencias mucho más grandes en *G. laxa* subsp. *laxa*, la variabilidad en el tamaño y forma de desarrollo que ésta puede tener, hizo insignificante en cuanto a valores promedios a esta variable. En concordancia con la amplitud morfológica mencionada por Cabral (2002), *G. laxa* subsp. *laxa* también presenta gran variabilidad en otros caracteres cualitativos y cuantitativos como el indumento, forma, tamaño y textura de las hojas, el indumento de los hipantos y posteriormente de los frutos. De igual modo, también se pudo constatar la homogeneidad de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, definida por Cabral (2002) como el conjunto de caracteres constantes y diferentes del resto de la especie *G. laxa*, que le permitieron discernir al grupo de individuos correspondientes a esta subespecie.

Cabe destacar que algunas de las variables utilizadas en los análisis multivariados ([Anexo 4](#), [Tabla 1](#), [Figura 1](#)) remiten a las características morfológicas descritas para los basónimos y sinónimos de las subespecies ([Tabla 3](#)). **Borreria paraguariensis** (Beauverd 1904) coincide con *G. laxa* subsp. *paraguariensis* en cuanto a forma de las hojas (*B. paraguariensis*: lanceolado-linear estrechándose gradualmente en el ápice y la base, vs. subsp. *paraguariensis*: lineal a lanceolada), su pubescencia (*B. paraguariensis*: pubescente o puberula, vs. subsp. *paraguariensis*: pubescente a pilosa, raro puberula), tamaño (*B. paraguariensis*: 2,5-4 mm lat. y 20-35 mm long., vs. subsp. *paraguariensis*: 2-6 mm lat. y 17-37 mm long.) y el indumento del hipanto (*B. paraguariensis*: pubescente, vs. subsp. *paraguariensis*: siempre con tricomas). A su vez, los datos morfológicos-morfométricos aquí recolectados sobre *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, se encuentran más en sintonía con lo hallado en la descripción original y el material Tipo (*Hassler 6508*; [Tabla 3](#)) de ***B. paraguariensis* f. *puberula*** (con hojas pubescentes, linear-

lanceoladas, de menores dimensiones), en contraposición a la **f. *latifolia*** cuyo material Tipo (Hassler 7999; [Tabla 3](#)) presenta hojas más grandes (5-12 mm lat. y 30-45 mm long. [Beauverd 1904]) y elípticas.

Por otra parte, ***Borreria laxa*** (Garcke y Schlechtendal 1828) se asemeja a *G. laxa* subsp. *laxa* en la textura de las hojas (ambas: membranácea), su pubescencia (*B. laxa*: mayormente glabras, solo ásperas en algunos puntos de los márgenes, vs. subsp. *laxa*: glabra a puberula, raro pubescente o pilosa), tamaño (*B. laxa*: 13-17 mm lat. y 50—63 mm long., vs. subsp. *laxa*: 7-28 mm lat. y 30-80 mm long.) y longitud del pseudepeciolo (*B. laxa*: 4-12 mm, vs. subsp. *laxa*: 0,3-9,5 mm). Respecto a la forma de las hojas, en *B. laxa* fueron descritas como lanceoladas, puntiagudas, atenuadas en ambos extremos (Garcke y Schlechtendal 1828), mientras que aquí se hallaron las hojas de *G. laxa* subsp. *laxa* elípticas a aovadas. Sin embargo, se pudo observar en el material Tipo de la especie (F. Sellow s.n. [[Tabla 3](#)]) que la forma de las hojas de *B. laxa* corresponde a lo que aquí se define como elíptico.

Asimismo, ***B. mitreoloides*** también coincide con *G. laxa* subsp. *laxa* en cuanto a su forma, textura y pubescencia de las hojas, cantidad de venas secundarias, indumento de los hipantos y longitud de las corolas. Esta especie fue descrita como una hierba de hojas lanceolado-oblongas a ovado-lanceoladas, gradualmente acuminadas, con base aguda, de textura membranosa, adaxialmente glabras o algo ásperas entre las venas, abaxialmente con pelos cortos dispersos sobre las venas, en número de 6 a cada lado, hipantos con pelos esparcidos y corola de ± 3 mm long. (Standley 1931). Sin embargo, difiere en cuanto al tamaño de las hojas (60—100 mm long., 20-40 mm lat.) y del pseudepeciolo (hasta 15 mm), siendo las de *B. mitreoloides* generalmente más grandes. Por último, lo descrito acerca de ***Borreria cristata*** (Trimen et al. 1904) concuerda con *G. laxa* subsp. *laxa* en cuanto a la longitud de las corolas (4 mm) y tamaño de las hojas (6-12 mm lat. y 30-45 mm long.), pero no en cuanto su textura (áspera-cartácea) ni forma (lanceoladas). Estas inconsistencias morfológicas ponen en duda la sinonimia de *B. cristata* y *G. cristata* (incluyendo *Borreria cristata* y *Borreria mitreoloides*) con *Galianthe laxa* subsp. *laxa*, haciendo indispensable revisar más material de las mismas a fin de esclarecer su estatus taxonómico.

Micromorfología floral, seminal y polínica

Cabral (2009) describió de manera indiscriminada las estructuras reproductivas de ambas subespecies de *G. laxa*, mencionando la presencia de un disco papiloso, corolas con papillas desarrolladas en el extremo superior de los lóbulos, las flores brevistilas revestidas interiormente con tricomas moniliformes, delgados, en el tubo, y las longistilas con un anillo de tricomas moniliformes, finos y cortos en la mitad del tubo y sendas bandas de tricomas gruesos en la mitad de los lóbulos. Sin embargo, a través de la observación de la micromorfología floral, se ha observado que las subespecies de *G. laxa* sí presentan diferencias en características de la corola y del disco nectarífero. Los tricomas del tubo corolino son generalmente más largos y finos en ambos morfotipos de *G. laxa* subsp. *laxa* (promedio de flor longistila: 572 μ long. y 26 μ lat.; prom. flor brevistila: 501 μ long. y 27 μ lat.), en comparación con los de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, que presenta tricomas más cortos y anchos (prom. flor longistila: 327 μ long. y 34 μ lat.; prom. flor brevistila: 397 μ long. y 32 μ lat.). Asimismo, los tricomas de los lóbulos de las flores longistilas son más largos en *G. laxa* subsp. *laxa* (628-961 μ long.) que en *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (311-411 μ long.) y la superficie externa de los lóbulos solamente presenta papillas apicales bien desarrolladas y notorias en *G. laxa* subsp. *laxa*.

Respecto a los nectarios florales, Cabral (2002) señala que en el género *Galianthe* estos pueden estar revestidos por papillas con forma y tamaño uniforme en toda la superficie del disco o papillas cortas

subcilíndricas y largas filiformes, distribuidas en un círculo interno. Este último patrón se evidencia claramente en *G. laxa* subsp. *laxa* pero no tanto en *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, donde las “papilas largas” son más cortas (*G. laxa* subsp. *laxa*: 67-117 μ vs. subsp. *paraguariensis*: 31-68 μ), dejando de ser significativamente sobresalientes en comparación con las “papilas cortas” y tomando apariencia de un disco tapizado por papilas irregulares o de tamaño variable al observarse a menores escalas (ej. [Figura 3.2](#), G, H, K).

En cuanto a los análisis palinológicos, Pire y Cabral (1992) estudiaron el valor taxonómico del polen de *Galianthe*, incluyendo entre las especies analizadas a *G. laxa* y *G. paraguariensis*. Dichas autoras reportan granos de polen con retículo Tipo I en las flores longistilas de ambas especies (supraretículo [SR] completo en todo el grano; infraretículo [IR] poco visible), de Tipo II en las flores brevistilas de *G. laxa* (SR interrumpido formando mallas abiertas en los mesocolpios, IR parcialmente visible), y de Tipo III en las flores brevistilas de *G. paraguariensis* (SR reducido a fragmentos pequeños en la zona ecuatorial, IR parcial a completamente visible). Los resultados de este trabajo coinciden con Pire y Cabral (1992) respecto al morfotipo brevistilo de *G. laxa* subsp. *laxa*, con exina Tipo II, y al morfotipo longistilo de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, con Tipo I. Sin embargo, aquí no se puede determinar con exactitud si el morfotipo longistilo de *G. laxa* subsp. *laxa* y el morfotipo brevistilo de *G. laxa* subsp. *paraguariensis* presentan una exina del Tipo II o III, puesto que ambas presentan SR interrumpido dejando ver el IR en mayor o menor medida en las distintas regiones de los granos.

Además de la notoria diferencia entre el suprarretículo de las flores longistilas de ambas subespecies, completo en *G. laxa* subsp. *paraguariensis* e interrumpido en *G. laxa* subsp. *laxa*, las demás dimensiones de los granos de polen no representaron diferencias significativas entre las subespecies. Esto concuerda con lo reportado para el género, caracterizado por su homogeneidad polínica y muy escasas diferencias apreciables entre las especies, a excepción del leve dimorfismo polínico entre las flores longistilas y brevistilas, dado principalmente por el mayor tamaño de los granos en flores brevistilas (Pire y Cabral 1992).

Análisis filogenéticos

El uso de marcadores moleculares para los estudios filogenéticos se ha vuelto una herramienta clave y muy frecuente en la delimitación de las especies (Ruiz Chután y Berdúo 2022). Asimismo, la combinación de marcadores nucleares y plastidiales en la construcción de árboles filogenéticos concatenados es una práctica común que ofrece varias ventajas, ya que los genomas nuclear y plastidial pueden reflejar diferentes eventos evolutivos. Al integrar datos de ambos tipos de marcadores, se pueden encontrar congruencias de alto valor entre las topologías de los árboles resultantes, obteniéndose una visión más completa de la historia evolutiva de las especies, siempre y cuando no se descuide el necesario, meticuloso y riguroso análisis de las posibles incongruencias entre las topologías de los distintos árboles (Sang 2002; Buerki et al. 2009; Duarte et al. 2010; Segatto et al. 2014; Wang et al. 2014). Asimismo, en este trabajo el conjunto de datos nucleares y plastidiales combinados produjo el árbol de mayor resolución, en el que se hará especial enfoque ([Figura 5.1](#)) y, a su vez, los marcadores nucleares fueron más resolutivos filogenéticamente que el marcador plastidial, de manera semejante a lo reportado en otros trabajos realizados en el clado Spermacoce (Nuñez-Florentin et al. 2021, 2023).

Los resultados filogenéticos aquí obtenidos coinciden con los de Nuñez-Florentin et al. (2021, 2022, 2023, 2024), donde los autores definen dos subclados, el A y el B, que divergen en la historia evolutiva

temprana del clado Spermacoce. En el clado B se recuperaron monofiléticos y en su mayoría con altos valores de probabilidad posterior (PP), los géneros actualmente aceptados (por ej. *Emmeorhiza*, *Ernodea*, *Micrasepalum*, *Mitracarpus*, *Paganuccia*, *Richardia*, *Staelia*, *Tapanhuacanga*, etc.), mientras que *Borreria*, *Denscantia*, *Hexasepalum*, y *Spermacoce* aparecen como grupos polifiléticos ([Figura 5.1](#)), al igual que lo reportado por Florentín et al. (2017a, 2022). El clado A comprende a los géneros monoespecíficos *Carajasia cangae* y *Schwendenera tetrapyxis* y a *Galianthe*, recuperado nuevamente como monofilético ([Figura 5.2](#)), concordantemente con los resultados de Nuñez-Florentin et al. (2021, 2022, 2023, 2024) y Florentín (2022).

Dentro de *Galianthe*, el clado que comprende a *Galianthe laxa* ([Figura 5.2](#), flecha amarilla), se encuentra integrado por diversos representantes de *G.* subgen. *Galianthe*, agrupados a su vez en subclados no congruentes con las secciones *Galianthe* y *Laxae*, lo cual indicaría que se trata de secciones morfológicas o artificiales sin soporte filogenético, como lo indicó Florentín (2022). Respecto a dichos subclados, el denominado en este trabajo como “clado X” ([Figura 5.3](#)) comprende tres especies de amplia distribución: *G. laxa* subsp. *laxa* (secc. *Laxae*), presente en diversos ambientes de Sudamérica, *G. centranthoides* (secc. *Galianthe*) cuya distribución abarca Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay, también de hábitats variados, y *G. guaranitica* (secc. *Galianthe*) de Brasil y Paraguay, en campos cerrados arenosos. Las relaciones entre las tres especies quedan débilmente resueltas (con bajos valores de PP), destacando la necesidad de obtener más secuencias moleculares y de profundizar los análisis morfológicos, corológicos y ecológicos para *G. guaranitica* y *G. centranthoides* a fin de reforzar las evidencias de la relación entre ellas y con *G. laxa* subsp. *laxa* o, contrariamente, rechazarla.

Por otra parte, el clado Z comprende 15 especies, pertenecientes a ambas secciones del subgen. *Galianthe*, donde resalta la presencia de *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (secc. *Laxae*) estrechamente relacionada con otras especies endémicas de Paraguay: *G. cyperoides* (secc. *Galianthe*) y *G. aureliae* (secc. *Laxae*) ([Figura 5.3](#)); aunque las relaciones entre estas quedan irresueltas o con bajos valores de PP tanto en el análisis combinado nuclear-plastidial ([Figura 5.2](#)) como en los individuales y combinado nuclear ([Anexo 6](#)). Sumado a esto, *G. aureliae*, además de ser morfológicamente muy similar a *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, diferenciable solamente por las papillas estigmáticas pluricelulares y la ausencia de pubescencia de *G. aureliae* (Cabral 2009), también es endémica de las zonas montañosas (de 200 a 300 m.s.n.m.) al Este de Paraguay, en los departamentos de Amambay, Central, Cordillera, Guairá y Paraguarí, creciendo entre las rocas en las laderas de los cerros (Cabral 2009; Florentín et al. 2022). Sin embargo, *G. cyperoides* se diferencia de las anteriores por habitar campos altos de 200-400 m.s.n.m., junto a vegetación del bioma cerrado. de los departamentos Caaguazú, Canindeyú, Guairá, y San Pedro (Paraguay). Además, es morfológicamente diferenciable por la presencia de xilopodio, hojas glabras, sésiles, de hasta 7 cm long., vaina estipular con menos lacinias, de 3-5 hipanto glabro, corola de 5-7,5 mm long., en ambos morfotipos con tricomas moniliformes en tubo y lóbulos [vs. [Figura 3.1](#) N, U], y estilo más largo, de 2-3,7 mm en el morfotipo brevistilo y 4-6 mm en el morfotipo longistilo (Cabral 2002, 2009).

Florentín (2022), en sus análisis filogenéticos basados en marcadores nucleares combinados (ITS y ETS), resaltó la lejana relación entre las subespecies de *G. laxa*, las cuales se encuentran más cercanamente emparentadas con otras especies del género y la necesidad de considerar a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* como una entidad diferente, lo cual coincide con los resultados obtenidos en este trabajo al incorporar secuencias del marcador plastidial *rps16*.

Distribución geográfica

Según los datos obtenidos en este estudio, *G. laxa* subsp. *laxa* es de amplia distribución entre Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay ([Figura 6 A-B](#)), similarmente a lo descrito por Cabral (2009) y Florentín (2022). Sin embargo, la primera autora también incluyó a Uruguay en la distribución, respaldando esto con una serie de ejemplares de dicha procedencia, provenientes de diversos herbarios y analizados por ella. Por consiguiente, se considera apropiado seguir incluyendo a este país, específicamente en los departamentos de Colonia, Montevideo, San José y Soriano (Cabral 2009), todos limitantes con los ríos Uruguay y de la Plata. En cuanto a su distribución en Paraguay, esta fue colectada en nueve departamentos del centro y sureste del país ([Figura 6 E](#)), coincidiendo solamente en el departamento de San Pedro con *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, e incluso allí se destaca la lejanía de las colectas (subsp *paraguariensis*: Zardini, E. & L. Guerrero 56774, CTES, FCQ [[Anexo 1.1](#)]; subsp. *laxa*: Zardini, E.M. & A.L. Bedell 42855, CTES [[Anexo 1.2](#)]).

Por otro lado, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* se mantiene endémica de Paraguay, con distribución restringida al centro y suroeste, en los departamentos de Central, Cordillera, y Paraguarí, acordemente a lo definido por Cabral (2002, 2003) y Florentín (2022), incorporando aquí un registro del departamento de San Pedro (Zardini, E. & L. Guerrero 56774, CTES, FCQ [[Anexo 1.1](#)]). Esto último expande hacia el norte la distribución de la subespecie ([Figura 6 C](#)), continuando la línea de cerros intercalados con valles de inundación, con bosques abiertos, saltos y arroyos característicos de esta región de Paraguay (Ferreira 2000; Oakley et al. 2005; Torres et al. 2018; Oviedo Verdún et al. 2019). Por lo contrario, Cabral (2009), también citó entre la distribución al Dep. de Amambay (considerablemente alejado del resto de los registros, hacia el extremo Este de Paraguay); respecto a esto, se considera poco probable la presencia de la subespecie en este departamento, ya que entre el “material analizado” la autora no menciona ninguno proveniente de allí, y los materiales tipos de *B. paraguariensis* y *B. paraguariensis* f. *puberula* tampoco fueron colectados en esa localidad ([Tabla 3](#)). Respecto a *B. paraguariensis* f. *latifolia*, proveniente del Dep. Amambay, luego de analizar las imágenes disponibles en Jstor del material tipo (Hassler 7999) y de realizar una comparación detallada de otras colectas morfológicamente similares de Amambay, identificadas como *G. laxa* (CTES, FCQ y PY [[Anexo 1.2](#)]), se constató que no corresponden *G. laxa* subsp. *paraguariensis* sino a la subsp. *laxa* (u otras especies erróneamente identificadas). Por lo tanto, se considera necesario reevaluar la sinonimia de la f. *latifolia* con la subsp. *paraguariensis*.

Respecto a los hábitats donde se desarrollan, en trabajos anteriores (Cabral 2002, 2009; Florentín 2022) se especificó que *G. laxa* subsp. *laxa* vive a diversas altitudes (0-3000 m.s.n.m.), principalmente en campos bajos, a orillas de arroyos y ríos, en lugares abiertos o en el interior de bosques húmedos o ribereños, mientras que *G. laxa* subsp. *paraguariensis* habita en campos rupestres de zonas montañosas, con suelo arenoso y rocoso, de 100–300 m.s.n.m. De manera acorde a lo previamente mencionado, la información recaudada en este trabajo demostró que las subespecies difieren en la altura y las características del suelo reportadas para cada una, siendo *G. laxa* subsp. *laxa* mucho más variable (17 a 1867 m.s.n.m., en suelos arenosos, pedregosos, arcillosos-rojizos o entre afloramientos rocosos) que *G. laxa* subsp. *paraguariensis* (70 a 393 m.s.n.m., en suelos arenosos con afloramientos rocosos), así como en la parte del bosque donde se desarrollan (interior o márgenes). Pese a esto, en cuanto al tipo de hábitat, se ha observado que ambas han sido colectadas en ambientes no muy disímiles (bosques, sabanas o campos de lomadas, de planicies o de montañas y cerros, comúnmente asociados a cuerpos de agua, ya sean ríos, arroyos, bañados o esteros). Esto podría indicar que en hábitat similares los caracteres

morfológicos varían y descarta la causalidad de las características ambientales sobre la variación morfológica dentro de una misma especie, como se ha reportado para otras Rubiaceae, por ej. *Galium brockmannii* Briq. (Sáez et al. 2003) e *Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock (Beltrán-Rodríguez et al. 2017). En conclusión, *G. laxa* subsp. *laxa* y *G. laxa* subsp. *paraguariensis* no representan un caso de plasticidad fenotípica en respuesta a las condiciones ambientales (Gianoli 2004), ya que, aunque se encuentren en ambientes similares, su morfología permanece distintiva.

Estado de conservación

Tomando en cuenta el primer parámetro del criterio B (B1), *G. laxa* subsp. *laxa* podría considerarse en Preocupación Menor (LC) por su EOO de 2,713 km² y, según el segundo parámetro (B2), En Peligro (EN) por su AOO de 408 km². Respecto a esto último, la UICN (2019) indica que, para asignar una categoría de amenaza, el taxón también debe cumplir con al menos dos de las tres condiciones del criterio B. A causa de su amplia distribución, la subespecie presenta muchas localidades que enfrentan amenazas dispersas, superando el número de localidades establecidos por la condición “a” para asignar cualquiera de las categorías de amenaza (CR=1, EN≤5 o VU≤10). Asimismo, para esta subespecie tampoco se cuenta con evidencia relacionada a la condición “c”, la cual comprende la ocurrencia de fluctuaciones extremas en la extensión de presencia, área de ocupación, número de localidades o subpoblaciones y de individuos maduros. Por lo tanto, *G. laxa* subsp. *laxa* solamente cumple con la condición “b” debido a la disminución continua, tanto observada como proyectada, en su área de ocupación, la extensión y calidad de su hábitat y el número de localidades.

Dicha disminución fue observada en el campo, donde se evidenció el deterioro de los lugares de colecta previamente visitados por el grupo de trabajo, a causa del avance de obras viales y de la deforestación y alteración de los suelos para plantación de monocultivos forestales, factores cuyo avance ha sido reportado de alto impacto en la pérdida de la biodiversidad del noroeste Argentino, especialmente en Misiones y Corrientes (Lende 2010; Smichowski y Contreras 2020). Además, los datos recopilados de imágenes satelitales a lo largo de los años y de etiquetas, mostraron que la subespecie también se encuentra expuesta a la deforestación, al avance de la urbanización o de las fronteras agropecuarias y a los incendios forestales en Brasil (Kuschnig et al. 2021; Correia 2023; Peres 2024; Global Forest Watch 2025), Paraguay (Salas Dueñas et al. 2007; Oviedo Verdún et al. 2019; Benítez Cañiza 2024; Benítez Cañiza y Eisenkölbl Closs 2024) y Argentina (Razzetti 2022; Rodriguez 2025). Las subpoblaciones en Bolivia parecen ser las menos amenazadas encontrándose generalmente en grandes áreas verdes, con poca o nula perturbación, aunque también se reportan incendios allí (FIRMS 2024; Greenpeace 2024; Praeli 2024; Retamar 2024). Florentín et al. (2022) también señaló a la deforestación como la principal amenaza para *G. laxa* subsp. *laxa* y, de acuerdo al EOO obtenido en su trabajo, la categorizó en LC. Sin embargo, la UICN recomienda, ante la incertidumbre, optar por la categoría que refleje el mayor riesgo según la evidencia disponible, siguiendo el principio de precaución. Es por esto que se considera recomendable reevaluar y reasignar a *G. laxa* subsp. *laxa* la categoría de NT (Casi Amenazada).

Por otro lado, Florentín (2022) indicó que las amenazas a las que se enfrenta *G. laxa* subsp. *paraguariensis* son principalmente el deterioro de su hábitat por la construcción de carreteras y pueblos y la extracción de rocas para dicha construcción, pero indicó que la subespecie podría considerarse como NT debido a la frecuencia de presencia de la misma. De acuerdo a los resultados de este trabajo, ambos parámetros del criterio B ubicaron a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* en alguna categoría de amenaza: según

el parámetro B1, esta podría categorizarse como Vulnerable (VU) por su EOO de 5,171 km², y según el B2, correspondería a la categoría En Peligro (EN) por su AOO de 172 km². En cuanto al cumplimiento de al menos dos de las condiciones para asignar una categoría de amenaza al taxón, *G. laxa* subsp. *paraguariensis* cumple con la condición “**b**” (disminución continua observada, estimada, inferida o proyectada) y con la condición “**a**”, aunque solamente para la categoría VU (número de localidades ≤10), pero no para EN (≤ 5). Nuevamente no se cuenta con evidencia de fluctuaciones extremas en los aspectos relacionados a la condición “**c**” y, entre los factores de amenaza que contribuyen a disminución observada en campo y proyectada de la subespecie, se encuentran la alteración antrópica de los hábitats como efecto colateral negativo de las crecientes actividades turísticas, urbanización, construcción y obras viales, así como la deforestación y cambio de uso de suelo (Salas Dueñas et al. 2007; Oviedo Verdún et al. 2019; García-Calabrese et al. 2022), y la explotación de los recursos naturales a modo de canteras, especialmente en los Dep. Central y Cordillera y, en menor medida, en Paraguarí y San Pedro (Fulfaro s.f.). Dada la evidencia y estimaciones de los diferentes parámetros es prudente considerar a *G. laxa* subsp. *paraguariensis* como Vulnerable (VU): B1 a b (iii, iv).

Tratamiento taxonómico

Galianthe laxa (Cham. & Schlechtl.) E.L. Cabral Bol. Soc. Argent. Bot. 27: 244. 1991. *Borreria laxa* Cham. & Schlechtl., Linnaea 3(4): 337. 1828. *Spermacoce laxa* (Cham. & Schlechtl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3(3): 123. 1898. TIPO: Brasil. "In Brasilia meridionali lectam transmisit Sellowius", F. Sellow s.n. (Lectotipo: HAL 00998355, imagen digital!, designado por Florentin et al. 2022, en Darwiniana 10(1): 32). [Figura 7.](#)

Borreria paraguariensis Chodat & Hassl. f. *latifolia*, Bull. Herb. Boissier. Ser 2(4): 186. 1904. TIPO: Ad marginem silvæ pr. Bellavista in regione cursus superioris fluminis Apa, Nov 1901-1902. E. Hassler 7999 (holotipo, G!; isotipos, G!, P!)

Borreria mitreoloides Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 395. 1931. *Spermacoce mitreoloides* (Standl.) Govaerts, World Checkl. Seed Pl. 2(1): 17-18. 1996. TIPO: Brazil (State of Matto Grosso): Serra da Chapada, in silva sat clara, Junio 2, 1903. G.O.A. Malme s.n. (holotipo, S!).

Sufrútice erecto cuando es joven y apoyante a la madurez, de 0,3-2 m alt., sin xilopodio, ramas laterales desarrolladas, rematando en inflorescencias. Tallos tetrágono, de 1,5-3 mm lat., entrenudos glabros excepto por debajo de las vainas estipulares, de ángulos marcados, papilosos o con pelos retrorsos; vaina de 1-2,7(-4) mm long., puberula, pubescente o pilosa, con 5-26 lacinias de 2-10,5 mm long., filiformes, glabras o pilosas apenas en la base. Hojas de (27-)42-60(-93) mm long., (6-)12-18(-30) mm lat., pseudoverticiladas, elípticas a aovadas, ápice agudo o atenuado, base aguda en pseudopeciolo de (0,2-)3,7-6,6(-12,3) mm long., membranáceas, discoloras, superficie adaxial verde oscuro brillante, glabra o puberula con pelos dispersos entre las venas, superficie abaxial verde claro opaco, glabra a puberula, raro pubescente o pilosa, con pelos generalmente concentrados sobre los (4-)5-6(-7) pares de nervios secundarios, subopuestos, arqueados hacia el ápice, surcados en el haz y prominentes en el envés. Inflorescencia terminal o axilar, tirsoidea laxa, raro comprimida, tricotoma en la base hacia repetidamente dicótoma en el ápice, con ramas axilares que se desarrollan de manera simétrica o una puede ser más corta a completamente abortiva; ramas inferiores sostenidas por hojas que hacia el ápice se reducen a pequeñas brácteas angostas y agudas; flores terminales, campanulado-infundibuliformes, subpediceladas o sésiles, pedicelos con escasos tricosomas. Hipanto turbinado de 0,6-2 mm long., 0,4-1,4 mm lat., generalmente glabro, raro pubérulo o pubescente. Cálix partido en 4 segmentos subiguales, de 0,3-1,5 mm long., triangulares, glabros, con papillas en los márgenes y a veces en el dorso, intercalados con 1-3 coléteres. Disco nectarífero entero, con epidermis tapizada por papillas de cutícula estriada, habiendo abundantes papillas cortas, de 17-34 μ long. y 9-18 μ diam., subcilíndricas, distribuidas por todo el disco, y papillas largas, de 67-117 μ long. y 14-23 μ diam., filiformes, en menor cantidad que las anteriores, volviéndose más abundantes hacia el centro del disco. Los estomas presentan ostiolas de apertura elíptica, células oclusivas de 20-25 μ long. y 3-4 μ lat., con cutícula lisa, y un reborde estomático de 2-3 μ de grosor. Corola con superficie interna de los lóbulos glabra y lisa, superficie externa con papillas de 49-170 μ long. y 31-77 μ lat., dispuestas en fila sobre la cresta de la línea media dorsal, y márgenes con papillas de 18-44 μ long. y 17-27 μ lat., que llegan hasta el ápice. *Flor brevistila*: corola de (1,9)-2,4-3-(3,6) mm long., lóbulos de (0,4)-1-1,3(-1,6) mm long., en su interior con banda de pelos moniliformes, de (386)-479-571 μ long. y 22-32 lat., concentrados principalmente en la parte media del tubo, por debajo de la inserción de los filamentos, extendiéndose en menor densidad algo por encima de la base de los lóbulos;

estilo y estigma de 0,7-2 mm long., ramas estigmáticas de 0,2-0,9 mm long., lineares, revestidas por papilas unicelulares, digitiformes, con cutícula lisa, de 47-67 μ long. y 17-21 μ diam.; 4 estambres alternipétalos, insertos en la mitad superior del tubo corolino, exertos, de 0,8-1,5(-2,2) mm long., filamentos libres entre sí, de (0,2)-0,6-1,5 mm long., tecas dorsifijas, oblongas, de 0,5-1 mm long.; granos de polen medianos, P=32,5-41 μ m, E=34,8-40 μ m, (6-)7(-8) colporados, colpos largos de 16,9 a 26,9 μ m long., y angostos de 1,4 a 4,3 μ m lat., exina de 2,6-4 μ m, reticulada, heterobrocada y formada por doble retículo, con suprarretículo psilado e incompleto que deja ver el infrarretículo nanoespinulado. *Flor longistila*: corola (1,4-)2-2,7(-4) mm, lóbulos de 0,5-1,3(-2) mm long., en su interior con una banda de pelos moniliformes de (450-)519-614(-732) μ long. y 22-31 μ lat., dispuestos exclusivamente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos estaminales, y otra banda de pelos lisos y más gruesos, de 628-961 μ long. y 53-69 μ lat., dispuestos en arcos que nacen apenas por encima de la base de los lóbulos; estilo y estigma (1,3-)2,1-2,9(-4,9) mm long., ramas estigmáticas lineares, de 0,1-0,5(-0,8) mm long., con papilas de 61-90 μ long. y 17-23 μ diam.; estambres insertos, de 0,4-0,8(-1,4) mm long., filamentos 0,1-0,3(-0,8) mm long., tecas de (0,3-)0,6-0,7(-0,9) mm long.; polen (6-)7 colporado, esferoidal, P= 26-36,5 μ m, E= 26-35 μ m, colpos de 15,6 a 21,9 μ m long. y 1 a 3,4 μ m lat., exina de 1,7-3,3 μ m, con suprarretículo interrumpido, dejando ver el infrarretículo. Fruto tipo cápsula turbinada, con base elíptica y ápice subtruncado, algo comprimida, de (0,7-)1,2-1,7(-2,3) mm lat. y 2,1-3,4(-4,4) mm long. incluyendo los sépalos del cáliz persistentes, de (0,3-)0,7-1(-2,1) mm long., coléteres a veces también persistentes, glabra o con pubescencia rala, brevemente pedicelada, bilocular, bivalvar, dehiscente en el ápice por división septicida. Semilla de (1,2-)1,6-1,9(-2,5) mm long., 0,5-0,8(-1,1) mm lat., marrón, elipsoide, exalbuminada, rolliza, con surco amplio y profundo en la cara ventral, exotesta foveolada, muros ondulados, aréolas profundas, irregulares, de 67-100 μ diam. y presentan estrofiolo estrofiolo grueso, irregular, que cubre parcialmente la cara ventral de la semilla, caedizo o a veces persistente sobre el tabique interlocular.

Distribución geográfica. Es de amplia distribución, encontrándose en Argentina, en las provincias de Corrientes, Entre Ríos, Misiones, Buenos Aires y Salta; en Bolivia, en los departamentos de Chuquisaca, Santa Cruz y Tarija; en Brasil, en los estados de Rio Grande do Sul, Paraná, Santa Catarina, Mato Grosso, São Paulo, Minas Gerais y Rio Grande do Sul; en Paraguay, en los departamentos de Amambay, Alto Paraná, Caaguazú, Caazapá, Canindeyú, Concepción, Guairá, Misiones y San Pedro; y en Uruguay, en los departamentos de Colonia, Montevideo, San José y Soriano ([Figura 6](#)).

Hábitat y fenología. Esta subespecie se encuentra generalmente asociada a ambientes boscosos, de humedad y composición florística variadas (secos, húmedos o de transición), y puede crecer tanto en el interior como al borde del bosque (por ej. a orillas de los caminos), de 17 a 1867 m.s.n.m. (siendo la mayor altitud correspondiente a Bolivia), en suelos arenosos, pedregosos o arcillosos, de color rojizo, o entre afloramientos rocosos. Ha sido colectada en selvas, cerrados o bosques de laderas montañas y de cerros, de planicies, ribereños, de barrancas, en galería al borde de arroyos, bañados y esteros, sobre islas de cauces de agua o en campos. Florence de noviembre a febrero, fructifica de marzo a agosto.

Estado de conservación. *Galianthe laxa* presenta una extensión de presencia (EOO/B1) de 2,713 km² y un área de ocupación (AOO/B2) de 408 km². A lo largo de su distribución geográfica se enfrenta a diversas amenazas: obras viales, avance de la urbanización o de las fronteras agropecuarias, deforestación, alteración de los suelos para plantación de monocultivos forestales e incendios forestales. Por lo tanto, se considera recomendable categorizar a *G. laxa* como Casi Amenazada (NT).

Material examinado. ver [Anexo 1.2](#)

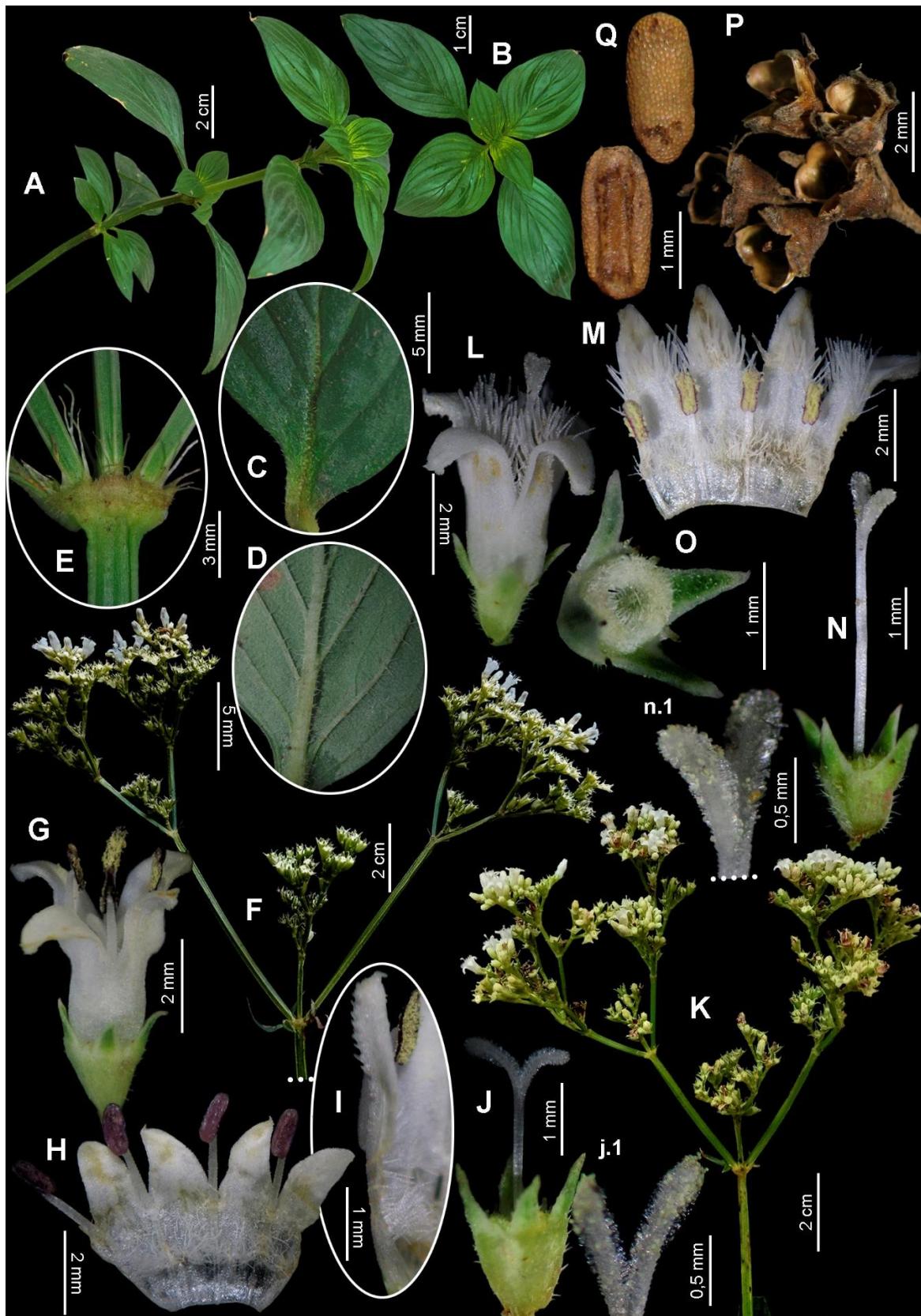


Figura 7. *Galianthe laxa*. A. Ápice de rama vegetativa. B. Hojas. C. Detalle de la hoja en vista adaxial. D. Detalle de la hoja en vista abaxial. E. Detalle de vaina estipular y lacinias. F. Inflorescencia de flores brevistilas. G. Flor brevistila. H. Corola brevistila abierta. I. Detalle de un lóbulo y tubo de una corola brevistila. J. Hipanto, cáliz, estilo y estigma de flor brevistila. j.1. Detalle del estigma de flor brevistila. K. Inflorescencia de flores longistilas. L. Flor longistila. M. Corola longistila abierta. N. Hipanto, cáliz, estilo y estigma de flor longistila. n.1. Detalle del estigma de flor longistila. O. Detalle de disco nectarífero y sépalos de flor longistila. P. Frutos. Q. Semilla. Material examinado: Delvescovo et al. 7a-b (Misiones, Argentina) ([Anexo 1.2](#)).

Galianthe paraguariensis (Chodat & Hassl.) E.L.Cabral Bol. Soc. Argent. Bot. 27: 245. 1991. *Borreria paraguariensis* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier. Ser 2(4): 186. 1904. *Borreria laxa* Cham & Schldl. var. *vestita* Smith & Down, J. Washington Acad., Sci. 48: 284.1958. *Spermacoce paraguariensis* (Chodat & Hassl.) Govaerts, World Checkl. Seed Pl. 2(1): 17-18. 1996. *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis* (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral, Candollea 58: 394. 2003. TIPO: Paraguay. “In dumetis Cordillera de Altos”, Sept 1898-1899. E. Hassler 3263 (Lectotipo, designado por Cabral, 1991 en Bol. Soc. Argent. Bot. 27 (3-4): 245, G!; lectotipificación de segundo paso, aquí designada, G00307274!; isolectotipos G00307271!, G00307272!, G00307273!, P02272950!, MPU022467!, BM001034322!, UC944251!) . [Figura 8](#).

Borreria paraguariensis Chodat & Hassl. f. *puberula*, Bull. Herb. Boissier. Ser 2(4): 186. 1904. TIPO: Paraguay. “In glareosis collium pr. Paraguay”, Dec. 1900. E. Hassler 6508 (holotipo G!, isotipo G!).

Sufrúctice erecto, de 0,3-1,5 m alt., sin xiropodio, ramas laterales desarrolladas, rematando en inflorescencias. Tallos tetrágono, de 1,5-3 mm lat., entrenudos glabros excepto por debajo de las vainas estipulares, de ángulos marcados, lisos; vaina de 0,6-2(-3,4) mm long., pubescente, con 6-20 lacinias de 2,3-9 mm long., filiformes, glabras o con tricomas solo en la base. Hojas de (15-)24-34(-46) mm long., (1,3-)3-4(-9) mm lat., pseudoverticiladas, lineares a lanceoladas, base aguda en pseudopécido de (0,4-)1,3-2,6(-8) mm long., coriáceas, concoloras, verde claro, de aspecto áspero en ambos lados, superficie adaxial pubescente o puberula, con pelos entre los nervios, superficie abaxial pubescente o pilosa, con pelos sobre los 3-4(-5) pares de nervios secundarios, subopuestos, arqueados hacia el ápice, surcados en el haz y prominentes en el envés. Inflorescencias terminales y axilares, tricotomas en la base hacia repetidamente dicótoma en el ápice, con ramas axilares que se desarrollan de manera simétrica o escalonada (una es ligeramente más larga que otra); ramas sostenidas por hojas que hacia el ápice se reducen a pequeñas brácteas angostas y agudas; flores terminales, campanulado-infundibuliformes, subpediceladas o sésiles, pedicelos con tricomas. Hipanto turbinado de 0,6-1,2(-2) mm long., 0,5-1-2 mm lat., pubescente o puberulo. Cálix partido en 4 segmentos subiguales, de 0,4-0,9(-1,4) mm long., triangulares, glabros, con papillas en los márgenes y a veces en el dorso, intercalados con 1-2 coléteres. Disco nectarífero entero, cubierto por papillas de cutícula estriada, la mayoría de 14-28 μ long. y 8-15 μ diam., subcilíndricas, distribuidas por todo el disco, y escasas papillas ligeramente más largas, de 31-68 μ long. y 11-17 μ diam., filiformes, concentradas en el centro del disco. Corola con superficie interna de los lóbulos glabra y lisa, superficie externa presenta una cresta, lisa o con mínimas protuberancias, sobre su línea media dorsal, y los márgenes presentan papillas sobresalientes, que llegan hasta el ápice, de 23-51 μ long. y 15-25 μ lat. *Flor brevistila*: corola de (2-)2,7-4,2 mm long., lóbulos de (0,6)-1,2-2,1 mm long., en su interior con banda de pelos moniliformes de (279)-328-439(-534) μ long. y 27-42 lat., concentrados principalmente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos estaminales, extendiéndose en menor densidad algo por encima de la base de los lóbulos; estilo y estigma de 0,6-1,8(-2,7) mm long., ramas estigmáticas de 0,2-0,7(-1,4) mm long., lineares, revestidas por papillas unicelulares, digitiformes, con cutícula lisa, de 71-108 μ long. y 17-23 μ diam.; 4 estambres alternipétalos, insertos en la mitad superior del tubo corolino, exertos, de 0,7-1,6(-2,4) mm long., filamentos libres entre sí, de (0,1-)0,6-1,3(-2) mm long., tecas dorsifijas, oblongas, de 0,7-1,1 mm long.; granos de polen medianos, P=36,5-41,46 μ m, E=33,3-40,76 μ m, (6-)7 colporados, con colpos largos de 19,6-28,4 μ m long. y angostos de 1,4-4,3 μ m lat., y exina de 2,3-4,8 μ m, reticulada, heterobrocada, formada por doble retículo, un suprarretículo psilado e interrumpido que deja ver el infrarretículo nanoespinulado. *Flor longistila*: corola de (1,4-)2,4-3,8 mm long.,

lóbulos de (0,5-)1-1,5(-2,1) mm long., en su interior con una banda de pelos moniliformes de 264-343(-421) μ long. y 30-37 μ lat., dispuestos exclusivamente en el centro del tubo corolino, por debajo de la inserción de los filamentos estaminales, y otra banda de pelos lisos y más gruesos, de 311-411 μ long. y 51-77 μ lat., dispuestos en arcos insertos en la parte media de los lóbulos; estilo y estigma de (1,2-)2,2-3,1(-4) mm long., ramas estigmáticas lineares, de 0,1-0,5 mm long., con papillas unicelulares, de cutícula lisa, de 56-80 μ long. y 14-20 μ diam.; estambres insertos, de 0,6-1 mm long., filamentos de 0,1-0,2(-0,4) mm long., tecas de 0,6-1 mm long.; polen (5-)6-(7) colporado, P= 30,5-35,3(-50) μ m, E=30,76-35,29(-45,4) μ m, esferoidal, colpos de 16,28-29,48 μ m long. y 1,46-4 μ m lat., exina de 1,7-4,7 μ m, con suprarretículo completo en todo el grano, dejando cubierto al infrarretículo. Fruto tipo cápsula turbinada, con base elíptica y ápice subtruncado, algo comprimida, de 0,9-1,7 mm lat. y 2-3,5 mm long. incluyendo los sépalos del cáliz persistentes, de 0,3-0,8(-1,4) mm long., puberula a glabrescente, raro glabra, brevemente pedicelada, bilocular, bivalvar, dehiscente en el ápice por división septicida. Semilla de 1,2-2,2 mm long., (0,3-)0,6-0,9 mm lat., marrón, elipsoide, exalbuminada, rolliza, con surco en la cara ventral, profundo y estrecho o amplio en el centro estrechándose hacia los extremos, exotesta foveolada, muros ondulados, aréolas profundas, irregulares, de 65-102 μ diam. y presentan estrofiolo grueso, irregular, que cubre parcialmente la cara ventral de la semilla, caedizo o a veces persistente sobre el tabique interlocular.

Distribución geográfica. Es una especie endémica de Paraguay, encontrándose en los departamentos de Cordillera (Altos, Atyra, Caacupé, Emboscada, Nueva Colombia, Piribebuy, San Bernardino, Tobatí, Valenzuela), Paraguarí (Acahay, Carapeguá, Paraguarí, Sapucaí, Ybycuí), Central (Areguá, Ypacaraí) y San Pedro (Rosario) ([Figura 6](#)).

Hábitat y fenología. Crece de a 70 a 393 m.s.n.m., mayormente al pie, en las laderas o en las cimas de cerros y/o en cercanía a arroyos, donde se desarrolla preferentemente en suelos arenosos con afloramientos rocosos (rocas areniscas). Ha sido colectada al borde de bosques abiertos (a orillas de caminos), de bosques en galería de arroyos, en sabanas inundables o sabanas de lomadas y planicies y, muy rara vez, en el interior de bosques. Florece de septiembre a mayo, fructifica de junio a agosto.

Estado de conservación. *Galianthe paraguariensis* presenta una extensión de presencia (EOO/B1) de 5,171 km², y un área de ocupación (AOO/B2) de 172 km². A lo largo de su distribución se encuentra expuesta a diversas amenazas: alteración antrópica del hábitat por la creciente urbanización, construcción de viviendas, obras viales, actividades turísticas y deforestación. Por ello, se considera prudente categorizar a *G. paraguariensis* en la categoría de Vulnerable (VU): B1 a b (iii, iv).

Observaciones. Se encontró una discrepancia entre la descripción original de *B. paraguariensis* f. *puberula*, en la que se citó a “*E. Hassler 6503*” (Beauverd, 1904), y lo observado en las fotografías disponibles en Jstor del material Tipo correspondiente, identificado como “*E. Hassler 6508*”. Por ello, se adopta esta última numeración. Asimismo, existen inconsistencias en la procedencia de “*E. Hassler 6508*” en la descripción original (Beauverd, 1904) y Cabral (2003), que indican “*In glareosis collium pr. Paraguay*”, y lo citado por Cabral (2009): “*TIPO: Paraguay. Amambay: In glareosis collium prope Paraguay, Dec., E. Hassler 6508*”. En consecuencia, se considera que este material fue colectado en el departamento de Paraguarí y no de Amambay (Paraguay)

Nota nomenclatural: la evidencia macro y micromorfológica, estadística, molecular y corológica indican que *Galianthe paraguariensis* constituye una identidad taxonómica diferente de las demás especies de *Galianthe*, inclusive de *G. laxa*. Es por esto que se decide rehabilitar a *G. paraguariensis*. Por otro lado, se advirtió la situación del lectotipo designado por Cabral (1991): *Hassler 3263* depositado en G. Si bien la

designación del lectotipo realizada por Cabral fue correcta, se reconoce que existen cuatro ejemplares correspondientes a *Hassler 3263* depositados en G [G00307271, G00307272, G00307273, G00307274], y Cabral (1991) no definió a cuál de ellos se refiere como lectotipo. Por ello, siguiendo lo expuesto en el Art. 9.17 del Código de Nomenclatura Botánica (Turland et al. 2018) se realiza una lectotipificación de segundo paso, eligiendo el ejemplar G00307274 como lectotipo. Se seleccionó al mismo, por encontrarse en buen estado de preservación, y principalmente porque difiere del otro ejemplar en poseer una etiqueta escrita en puño y letra por parte de la Dra. Cabral, identificado como *G. paraguariensis*. Esto indicaría la consulta directa de dicho material por parte de la autora.

Material examinado. Ver [Anexo 1.1](#).

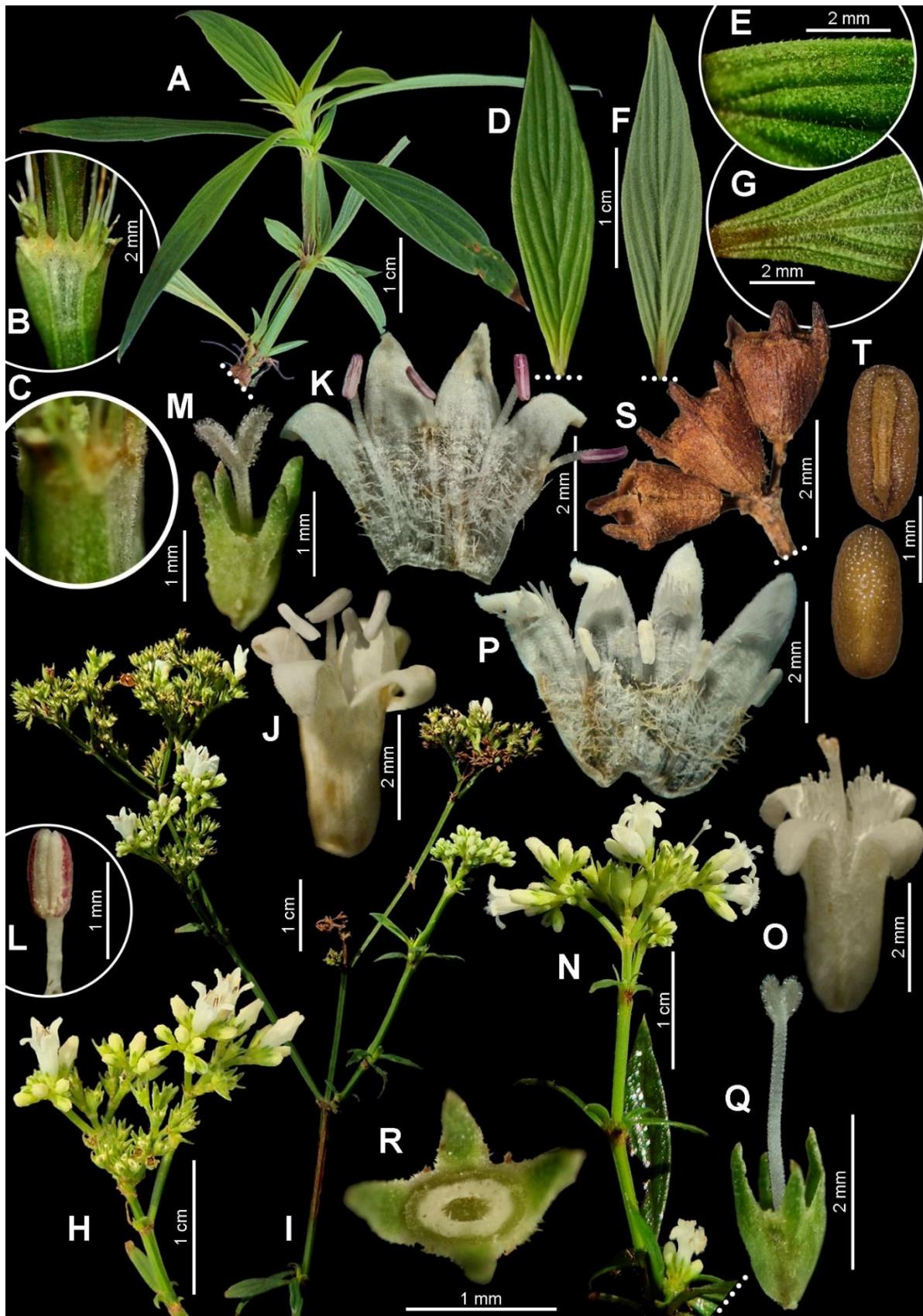


Figura 8. *Galianthe paraguriensis*. **A.** Ápice de rama vegetativa. **B-C.** Detalle de vaina estipular y lacinias. **D.** Hoja en vista adaxial. **E.** Detalle de la hoja en vista adaxial. **F.** Hoja en vista abaxial. **G.** Detalle de la hoja en vista abaxial. **H-I.** Inflorescencia de flores brevistilas. **J.** Corola brevistila. **K.** Corola brevistila abierta. **L.** Detalle de una antera. **M.** Hipanto, cáliz, estilo y estigma de flor brevistila. **N.** Inflorescencia de flores longistilas. **O.** Corola longistila. **P.** Corola longistila abierta. **Q.** Hipanto, cáliz, estilo y estigma de flor longistila. **R.** Detalle de disco nectarífero y sépalos de flor longistila. **S.** Frutos. **T.** Semilla. Material examinado: Delvescovo et al. 8 (Tobatí, Paraguay) ([Anexo 1.1](#)).

Clave dicotómica para identificar las especies

- A. Sufrúctice apoyante a la madurez, hojas de (27-)42-60(-93) mm long., (6-)12-18(-30) mm lat., membranáceas, elípticas a ovoides, notoriamente discoloras, superficie adaxial verde oscuro brillante, glabra o puberula, superficie abaxial verde claro opaco, glabra a puberula, raro pubescente o pilosa, con (4-)5-6(-7) pares de nervios secundarios, pseudopeciolo de (0,2-)3,7-6,6(-12,3) mm long., hipanto generalmente glabro, raro pubérulo o pubescente; flor brevistila con corola de (1,9)-2,4-3-(3,6) mm long., lóbulos de (0,4-)1-1,3(-1,6) mm long., tecas de 0,5-1 mm long.; flor longistila con corola de (1,4-)2-2,7(-4) mm, lóbulos de 0,5-1,3(-2) mm long., tecas de (0,3-)0,6-0,7(-0,9) mm long..... *G. laxa*
- A'. Sufrúctice erecto a la madurez, hojas de (15-)24-34(-46) mm long., (1,3-)3-4(-9) mm lat., coriáceas, lineares a lanceoladas, concoloras, verde claro y de aspecto áspero en ambos lados, superficie adaxial pubescente o puberula, superficie abaxial pubescente o pilosa, con 3-4(-5) pares de nervios secundarios, pseudopeciolo de (0,4-)1,3-2,6(-8) mm long., hipanto pubescente o pubérulo; flor brevistila con corola de (2-)2,7-4,2 mm long., lóbulos de (0,6)-1,2-2,1 mm long., tecas de 0,7-1,1 mm long.; flor longistila con corola de (1,4-)2,4-3,8 mm long., lóbulos de (0,5-)1-1,5(-2,1) mm long., tecas de 0,6-1 mm long..... *G. paraguariensis*

CONCLUSIONES y CONSIDERACIONES FINALES

- *Galianthe laxa* subsp. *laxa* y *Galianthe laxa* subsp. *paraguariensis* cuentan con suficiente evidencia macro y micromorfológica, estadística, molecular y corológica para ser tratadas nuevamente a nivel de especie, lo que respalda la revalidación del nombre *Galianthe paraguariensis*.
- A partir de los análisis filogenéticos realizados con los marcadores moleculares disponibles en esta tesina se pudo inferir que las dos subespecies no están estrechamente relacionadas, pero no se resuelven como especies monofiléticas, a falta de más evidencias. A futuro, sería recomendable sumar más terminales de ambas especies, abarcando la totalidad de su distribución geográfica y/o utilizar otros marcadores para profundizar en las relaciones entre ellas y con las otras especies de *Galianthe*. En especial, sería interesante esclarecer las relaciones entre *G. aurelii*, *G. cyperoides* y *G. paraguariensis*, profundizando en análisis moleculares, morfométricos y corológicos de las mismas.
- La sinonimia de *Borreria cristata* y *Galianthe cristata* (incluyendo *Borreria cristata* y *Borreria mitreoloides*) con *Galianthe laxa* subsp. *laxa* sigue siendo incierta. Debido a esta incertidumbre, dichas entidades fueron excluidas del “Tratamiento taxonómico”. Si bien la morfología de *B. mitreoloides* resultó concordante con la de *G. laxa* subsp. *laxa*, lo mismo no se observó en *B. cristata*, lo que sugiere la necesidad de revisar más materiales de *B. cristata* y *G. cristata* para esclarecer su estatus taxonómico.
- Se llevó a cabo una lectotipificación de segundo paso para *Galianthe paraguariensis*, estableciendo con precisión su lectotipo y contribuyendo a su estabilidad nomenclatural. Asimismo, se identificaron nuevos lectotipos provenientes de BM, G, MPU, UC.
- La evaluación exhaustiva de la distribución y estado de conservación de las especies, indican recomendable categorizar a *G. laxa* como Casi Amenazada y a *G. paraguariensis* como Vulnerable. La primera, a pesar de su amplia distribución, se encuentra expuesta a muchas amenazas, al igual que la segunda. Esto resalta la necesidad de tomar medidas preventivas y de conservación que protejan las poblaciones de ambos taxones.
- Es necesario analizar más ejemplares de Bolivia, Brasil y Uruguay para tener un panorama más detallado y preciso acerca de la distribución geográfica de las especies en estos países.
- Es fundamental profundizar en el estudio de la distribución y los mecanismos de dispersión de *Galianthe laxa*, considerando factores climáticos e hidrológicos, con el objetivo de comprender las causas de su variabilidad morfológica y su amplia distribución.
- Este trabajo contribuye a la comprensión de la evolución de la tribu Spermacoceae del Neotrópico, permitiendo resolver una de las inconsistencias taxonómicas del género *Galianthe*, de amplia distribución en Sudamérica. Además, se aporta al conocimiento de las especies presentes en las floras de diversos países sudamericanos (Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay).

BIBLIOGRAFÍA

- Adobe, 2019. *Adobe Photoshop* (versión 20.0) [Software]. Adobe Systems Incorporated. <https://www.adobe.com/products/photoshop.html> [Acceso: Febrero 2025].
- Adobe Inc., 2020. *Adobe Illustrator* 2020 (versión 24.0) [software]. <https://www.adobe.com/products/illustrator.html> [Acceso: Febrero 2025].
- Alfaro, M. E., Zoller, S., y F. Lutzoni. 2003. Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular Biology and Evolution*, 20, 255–266. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg028> [Acceso: Febrero 2025].
- Bachman, S., J. Moat, A. Hill, J. Torre y B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial Conservation Assessment Tool. *ZooKeys* 150: 117-126. <https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109> [Acceso: Febrero 2025].
- Beauverd, G. 1904. *Borreria paraguariensis* Chodat & Hassl. *Bull. Herb. Boissier.* 4(2): 186. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/104955> [Acceso: Febrero 2025].
- Beltrán-Rodríguez, L., A. Romero-Manzanares, M. Luna-Cavazos y E. García-Moya. 2017. Variación arquitectónica y morfológica de *Hintonia latiflora* (Rubiaceae) en relación a la cosecha de corteza y factores ambientales. *Rev. Biol. Trop.* 65(3): 900–916.
- Benítez Cañiza, A. A. 2024. Lo que hemos perdido en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. El Surtidor. <https://elsurti.com/futuros/reportaje/2024/06/03/lo-que-hemos-perdido-en-el-bosque-atlantico-del-alto-parana/> [Acceso: Febrero 2025].
- Benítez Cañiza, A. A. y A. R. Eisenkölbl Closs. 2024. Influencia de actividades agropecuarias sobre la deforestación en la Zona Norte del Paraguay. *Revista Investigaciones y Estudios UNA.* 15(2): 24–34. <https://doi.org/10.57201/ieuna2424143> [Acceso: Febrero 2025].
- Berlingeri, C., M.B. Crespo y T. Calles. 2020. The *Macroptilium* gracile species complex (Fabaceae, Papilionoideae): an integrative taxonomic study based on morphological, molecular and ecological data. *Bot. J. Linn.* 194(1): 118-139. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boa036> [Acceso: Febrero 2025].
- Borhidi, A. 1995. Studies in Rondeletieae (Rubiaceae) XIII. New combinations of Mexican and Central American taxa. *Acta Bot. Hung.* (1993-94) 38: 139-142.
- Buerki, S., F. Forest, P. Acevedo-Rodríguez, M.W. Callmander, J.A. Nylander, M. Harrington, I Sanmartín, P. Küpfer y N. Alvarez. 2009. Plastid and nuclear DNA markers reveal intricate relationships at subfamilial and tribal levels in the soapberry family (Sapindaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 51(2): 238-258. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.01.012> [Acceso: Febrero 2025].
- Cabral, E.L. 1991. Rehabilitación del género *Galianthe* (Rubiaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 27(3-4): 235-249.
- Cabral, E.L. 2002. Revisión del género *Galianthe* Griseb. (Rubiaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina. 400p.
- Cabral, E.L. 2003. Novedades en el género *Galianthe* Griseb. (Rubiaceae-Spermacoceae) para la flora de Paraguay. *Notulae ad Floram paraquaiensem* 92, *Candollea* 58: 392–398.
- Cabral, E.L. 2009. Revisión Sinóptica de *Galianthe* Subgen. *Galianthe* (Rubiaceae: Spermacoceae), con una sección nueva. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96(1): 27-60.

- Cabral, E.L. y N.M. Bacigalupo. 1997. Revisión del género *Galianthe* subg. *Ebelia* stat. nov. (Rubiaceae-Spermacoceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 857-877. <https://doi.org/10.2307/299203110.2307/2992031> [Acceso: Febrero 2025].
- Chapman, A.D. y J.R. Wieczorek. 2020. Georeferencing Best Practices. GBIF Secretariat, Copenhagen. <https://doi.org/10.15468/doc-gg7h-s853> [Acceso: Febrero 2025].
- Correia, G. 2023. Pantanal tem desmatamento maior em MS e recuperação pode levar décadas. *Campo Grande News*. <https://www.campograndenews.com.br/meio-ambiente/pantanal-tem-desmatamento-maior-em-ms-e-recuperacao-pode-levar-decadas> [Acceso: Febrero 2025].
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083> [Acceso: Febrero 2025].
- Duarte, J.M., P.K. Wall, P.P. Edger, L.L. Landherr, H. Ma, P.K. Pires, J. Leebens-Mack y C. W. De Pamphilis. 2010. Identification of shared single copy nuclear genes in *Arabidopsis*, *Populus*, *Vitis* and *Oryza* and their phylogenetic utility across various taxonomic levels. *BMC evolutionary biology*. 10: 1-18. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-61> [Acceso: Febrero 2025].
- Eckel, P. M. 2011. A Grammatical Dictionary of Botanical Latin. Missouri Botanical Garden. URL: <http://www.mobot.org/mobot/LatinDict/search.aspx> [Acceso: Febrero 2025].
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. An introduction to palynology. Vol. 1. Hafner Publishing Company, New York and London. 553 p.
- Ferreira, M.H. 2000. Atlas del Paraguay: Cartografía Didáctica. *Fausto Cultural Ediciones* [Digitalizado por la Universidad de California, 9 Jun. 2009]. Asunción. 175 pp. <https://www.abc.com.py/articulos/ciencias-sociales-1020752.html> [Acceso: Febrero 2025].
- FIRMS (Fire Information for Resource Management System). 2024. Global Fire Map. From 10 Sep., 2024. NASA. <https://firms.modaps.eosdis.nasa.gov/map/#d:2024-09-10;@-51.9,-25.6,4.9z> [Acceso: Febrero 2025].
- Florentín, J.E., A.A. Cabaña Fader, R.M. Salas, S. Janssens, S. Dessein y E.L. Cabral. 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> [Acceso: Febrero 2025].
- Florentín, J.E., M. Nuñez-Florentin y E.L. Cabral. 2017b. A sinopsis of *Galianthe* (Rubiaceae) in Rio Grande do Sul, Southern Brazil, and a new endemic species from Serra Geral. *Acta bot. bras.* 31: 619-638. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0135> [Acceso: Febrero 2025].
- Florentín, J.E., M. Nuñez-Florentin y R.M. Salas. 2021. *Galianthe holmneelsenii* (Spermacoceae-Rubiaceae): a new rheophilous species from the Pacific Coast of Colombia and Ecuador. *Syst. Bot.* 46(5): 427-432. <http://dx.doi.org/10.1600/036364421X16231782047299> [Acceso: Febrero 2025].
- Florentín, J.E. 2022. Estudios Filogenéticos, Evolutivos y Biogeográficos en *Galianthe* (Rubiaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina. 241p. <http://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/37740> [Acceso: Febrero 2025].
- Florentín, J.E., M.R. Salas, S. Jarvie, J.C. Svenning y J. M. Gomez Diaz. 2022. Areas of endemism and conservation status of *Galianthe* species (Spermacoceae, Rubiaceae) in the Neotropics. *Syst. Biodivers.* 20:(1), 1-20. <https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2025946> [Acceso: Febrero 2025].

- Folguera, G. y M. Alfredo. 2013. El concepto de especie y los cambios teóricos en biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. *Ludus Vitalis*. 21(39): 1-25. <http://hdl.handle.net/11336/24919> [Acceso: Febrero 2025].
- Fulfaro, V.J. s.f. Canteras del Paraguay. *Geología del Paraguay*. <https://www.geologiadelparaguay.com.py/Canteras.htm> [Acceso: Febrero 2025].
- García-Calabrese, M., J. G. Ojeda Rojas, R. Mussi Buzarquis, J. Ayala, A. Martí, G. Romero, A. Ozuna, E. Martínez, V. Bedoya Serrati, M. L. Caballero Martínez,...y M. V. Vázquez. 2022. Aportes para el debate sobre el cambio climático y sus consecuencias en Paraguay. Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales, Asunción, Paraguay. 192p. https://www.researchgate.net/publication/362966144_Situacion_de_los_humedales_anter_la_intencion_climatica_de_Paraguay [Acceso: Febrero 2025].
- Garcke, A. y D. F. L. von Schlechtendal. 1828. *Borreria laxa* N. Linnaea. F. Dümmler, Berlin. 3: 337-338. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/95198> [Acceso: Febrero 2025].
- Gianoli, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Mecanismos y Respuestas a Estrés en los ecosistemas. *Fisiología Ecológica en plantas*. Valparaíso (Chile). 13-25.
- Global Forest Watch. 2025. Deforestación en Minas Gerais, Brasil. GFW. <https://www.globalforestwatch.org/dashboards/country/BRA/> [Acceso: Febrero 2025].
- Google LLC. 2024. Google Earth PRO. (Versión 7.3.6.9796). [Software]. <https://maps.google.com/intl/es/earth/download/gep/agree.html> [Acceso: Febrero 2025].
- GPS Visualizer. 2022. Find "Missing" Elevations with GPS Visualizer. URL: <https://www.gpsvisualizer.com/elevation> [Acceso: Febrero 2025].
- Greenpeace. 2024. Urgente: Greenpeace sobre los incendios en el Amazonas. Greenpeace Argentina. <https://www.greenpeace.org/argentina/story/problemas/bosques/urgente-greenpeace-sobre-los-incendios-en-el-amazonas/> [Acceso: Febrero 2025].
- Groeninckx, I., S. Dessein, H. Ochoterena, C. Persson, T.J. Motley, J. Kårehed, B. Bremer, S. Huysmans y E. Smets. 2009. Phylogeny of the herbaceous tribe Spermacoceae (Rubiaceae) based on plastid DNA data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96: 109-132.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41: 95-98.
- Heslop-Harrison, Y. y K.R. Shivanna. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. *Annals of botany*. 41(6): 1233-1258. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085414> [Acceso: Febrero 2025].
- Huelsenbeck, J.P. y F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*. 17: 754-755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754> [Acceso: Febrero 2025].
- Janssens, S.B., I. Groeninckx, P.J. De Block, B. Verstraete, E.F. Smets y S. Dessein. 2016. Dispersing towards Madagascar: biogeography and evolution of the Madagascan endemics of the Spermacoceae tribe (Rubiaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 95, 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.024> [Acceso: Febrero 2025].
- Kårehed, J., I. Groeninckx, S. Dessein, T.J. Motley y B. Bremer. 2008. The phylogenetic utility of chloroplast and nuclear DNA markers and the phylogeny of the Rubiaceae tribe Spermacoceae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49, 843-866.

- Kassambara & Mundt, A. 2020. factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html> [Acceso: Febrero 2025].
- Kuschnig, N., J. C. Cuaresma, T. Krisztin y S. Giljum. 2021. Spatial spillover effects from agriculture drive deforestation in Mato Grosso, Brazil. *Scientific reports.* 11(1): 21804. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00861-y> [Acceso: Febrero 2025].
- Larsson, A. 2014. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets. *Bioinformatics.* 30: 3276-3278. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531> [Acceso: Febrero 2025].
- Lende, S. G. 2010. Orden global, desorden local. Silvicultura e industria forestal en Misiones y Corrientes (Argentina). *Rev. Geog. Venez.* 51(1): 69-92.
- Maechler, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M. Hubert y K. Hornik. 2023. cluster: cluster analysis basics and extensions. (R package versión 2.1.6.). [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=cluster> [Acceso: Febrero 2025].
- Miller, M.A., W. Pfeiffer y T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees, in Gateway Computing Environments Workshop (GCE 2010), New Orleans. 45-52.
- Nuñez-Florentín, M. 2021. Filogenia molecular y evolución de la morfología floral, carpológica y seminal en el clado Spermacoce (Spermacoeeae-Rubiaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Nordeste. <http://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/48446> [Acceso: Febrero 2025].
- Nuñez-Florentín, M., J.E. Florentín y R.M. Salas. 2020. Integrative taxonomic analyses sheds light on three historically disputed american Spermacoce species, and a key to the american species of Spermacoce (Spermacoeeae, Rubiaceae). *Syst. Bot.* 45(3): 585-606. <https://doi.org/10.1600/036364420X15935294613464> [Acceso: Febrero 2025].
- Nuñez-Florentin, M., J.E. Florentín, R.M. Salas, S. Dessein y S. Janssens. 2023. Multi-loci phylogeny and morphological evidence support the recognition of *Januaria* (Spermacoeeae, Rubiaceae), a new genus endemic to the North of Minas Gerais (Brazil). *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 95(1):e20211601. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202320211601> [Acceso: Febrero 2025].
- Nuñez-Florentin, M., V.V. Gonzalez, J.E. Florentín, R.M. Salas, S. Dessein, S. Janssens & D. Cardoso. 2024. Multiple sources of evidence unravel a complex taxonomic history: the new genus *Leonoria* of the Spermacoce clade (Spermacoeeae-Rubiaceae). *Syst. Biodivers.* (published online) <https://doi.org/10.1080/14772000.2024.2330367> [Acceso: Febrero 2025].
- Nuñez-Florentin, M., R.M. Salas, S.B. Janssens, S. Dessein y D. Cardoso. 2021. Molecular-based phylogenetic placement and revision of *Micrasepalum* (Spermacoeeae-Rubiaceae). *Taxon*, 70, 1300–1316. <https://doi.org/10.1002/tax.12593>
- Nuñez-Florentin, M., R.M. Salas, A.M.J. Carmos, E.L. Cabral, S. Dessein, y S.B. Janssens. 2022. *Paganuccia icatuensis* (Rubiaceae), a new genus and species from Bahia, Brazil, with a key to all the genera of the tribe Spermacoeeae in the Americas. *Taxon* 71(3): 630-649. <https://doi.org/10.1002/tax.12651> [Acceso: Febrero 2025].
- Oakley, L.J., D. Prado y J. Adámoli. 2005. Aspectos biogeográficos del corredor fluvial Paraguay-Paraná. *Miscelanea Insugeo.* 14: 245-258. https://www.insugeo.org.ar/libros/misc_14/19.htm [Acceso: Febrero 2025].

- Oksanen, J., G.L. Simpson, F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, ... J. Weedon. 2024. vegan: Community ecology package. (R package version 2.6.6). [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [Acceso: Febrero 2025].
- Oviedo Verdún, C.A., D. Mandelburger, C. C. Vitale, J. Servín, L. Soler, M. Meza, C. Brun... y L. Villalba. 2019. Sexto informe nacional al convenio de diversidad biológica. *CBD: Convention on Biological Diversity*. Asunción, Paraguay. 341p.
- Paradis, E., y K. Schliep 2019. "ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R." *Bioinformatics*, 35, 526-528. [doi:10.1093/bioinformatics/bty633](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633) [Acceso: Febrero 2025].
- Peres, P. 2024. Mato Grosso do Sul tem média de 226 hectares desmatados por dia em 2023, mostra relatório. *Midiamax*. <https://midiamax.uol.com.br/cotidiano/2024/mato-grosso-do-sul-tem-media-de-226-hectares-desmatados-por-dia-em-2023-mostra-documento/> [Acceso: Febrero 2025].
- Pire, S.M. y E.L. Cabral. 1992. El valor del polen en la revalidación de *Galianthe* (Spermacoceae-Rubiaceae). *Darwiniana*, 1-10.
- Peruzzi, L. y N.G. Passalacqua. 2008. Taxonomy of the *Onosma echiooides* (L.) L. complex (Boraginaceae) based on morphometric analysis. *Bot. J. Linn. Soc.* 157(4), 763-774. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00827.x> [Acceso: Febrero 2025].
- Podani, J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48: 331-340. <https://doi.org/10.2307/1224438> [Acceso: Febrero 2025].
- Posada, D. 2008. JModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol. Biol. Evol.* 25(7): 1253-1256. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn083> [Acceso: Febrero 2025].
- POWO. 2024. Plants of the World Online. *Royal Botanic Gardens, Kew*. <https://powo.science.kew.org/> [Acceso: Febrero 2025].
- Praeli, I.S. 2024. Incendios forestales: Bolivia declara desastre nacional mientras otros seis países en Sudamérica sufren con el fuego. *Mongabay Latam*. <https://es.mongabay.com/2024/10/incendios-forestales-bolivia-declara-desastre-nacional-otros-seis-paises-sufren-con-el-fuego/> [Acceso: Febrero 2025].
- Punt, W., P.P. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson, y A. Le Thomas. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 143: 1-81.
- QGIS Development Team. (2024). QGIS Geographic Information System (Versión 3.38.3). [Software]. <https://qgis.org> [Acceso: Febrero 2025].
- Rambaut, A. 2010. FigTree v1.3.1. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> [Acceso: Febrero 2025].
- Rasband, W.S. 1997-2018. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/> [Acceso: Febrero 2025].
- Razafimandimbison, S.G. & Rydin, C. 2024. Phylogeny and classification of the coffee family (Rubiaceae, Gentianales): Overview and outlook. *Taxon* 73: 673-717. <https://doi.org/10.1002/tax.13167> [Acceso: Febrero 2025].
- Razzetti, N. 2022. El informe final de INTA revela que los incendios en Corrientes se extendieron por más de un millón de hectáreas. *Bichos de Campo*. <https://bichosdecampo.com/el-informe-final-de-inta-revela-que-los-incendios-en-corrientes-se-extendieron-por-mas-de-un-millon-de-hectareas/> [Acceso: Febrero 2025].

- Retamar, N. 2024. ¿Qué sucede con los incendios forestales que afectan a Brasil, Bolivia y Paraguay?. *Agencia de Noticias Científicas de la UNQ.* <https://agencia.unq.edu.ar/?p=22737> [Acceso: Febrero 2025].
- Rodriguez, L. 2025. En lo que va del 2025, los incendios forestales en Misiones afectaron más de 1600 hectáreas. *Valor Ambiental.* <https://valorambiental.com.ar/incendios-forestales-en-misiones/> [Acceso: Febrero 2025].
- RStudio Team. 2022. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/> [Acceso: Febrero 2025].
- Ruiz Chután, J.A. y J.E.S. Berdúo. 2022. Caracterización molecular de las especies arbóreas del género *Dalbergia* de guatemala y dilucidación de aspectos taxonómicos relacionados al género. *Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres.* https://cites-tsp.org/sites/default/files/project_files/2023-01/Caracterizacion_Molecular_de_las_Especies_Arboreas_del_Genero_Dalbergia_de_Guatemala.pdf [Acceso: Febrero 2025].
- Sáez, L., M. Galbany-Casals y M. de Cáceres Ainsa. 2003. Evaluación taxonómica de la variabilidad intraespecífica de *Galium brockmannii* Briq. (Rubiaceae). *Acta Bot. Barcinon.* 7–18.
- Salas, R.M., P.L. Viana, E.L. Cabral, S. Dessein & S. Janssens. 2015. *Carajasía* (Rubiaceae), a new and endangered genus from Carajás mountain range. Pará, Brazil. *Phytotaxa* 206, 14-29. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.206.1.4> [Acceso: Febrero 2025].
- Salas Dueñas, D.A., J.F. Facetti., L. Bartrina, R. Foguel, E. Gonzalez Erico, A. Rojas de Arias, M.C. Fleytas, M.F. Mereles, P. Cacciali,...y M.L. Rodríguez Yakisich. 2007. Biodiversidad en el Paraguay, una aproximación a sus realidades. 1° ed. Fundación Moisés Bertoni, Paraguay. 253p. https://www.researchgate.net/publication/284691422_Biodiversidad_en_el_Paraguay_una_aproximacion_a_sus_realidades [Acceso: Febrero 2025].
- Sang, T. 2002. Utility of low-copy nuclear gene sequences in plant phylogenetics. *Critical reviews in Biochemistry and molecular biology*, 37(3), 121-147. <https://doi.org/10.1080/10409230290771474> [Acceso: Febrero 2025].
- Sanín, D., J.C. Ospina, I. Oliveira Moura & A. Salino. 2019. A morphometric analysis of *Serpocaulon gilliesii* (Polypodiaceae) reveals a new species for Yungas Montane Forest, *S. australe*. *Syst. Bot.* 44: 90-100. <https://doi.org/10.1600/036364419X697930> [Acceso: Febrero 2025].
- Segatto, A.L.A., A.L.R. Cazé, C. Turchetto, U. Klahre, C. Kuhlemeier, S.L. Bonatto y L.B. Freitas. 2014. Nuclear and plastid markers reveal the persistence of genetic identity: a new perspective on the evolutionary history of *Petunia exserta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 70: 504-512. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.011> [Acceso: Febrero 2025].
- Schliep, K. 2011. “phangorn: phylogenetic analysis in R.” *Bioinformatics.* 27(4), 592-593. [doi:10.1093/bioinformatics/btq706](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706) [Acceso: Febrero 2025].
- Smichowski, H. y F. I. Contreras. 2020. Seguimiento de la deforestación del bosque nativo en el Departamento de Iguazú (Misiones Argentina), período 1985-2018. *Párrafos Geográficos* N° 33. 19(1): 73-88. <https://www.revistas.unp.edu.ar/index.php/parrafosgeograficos/article/view/707> [Acceso: Febrero 2025].
- Standley, P.C. 1931. Studies of American plants: *Borreria mitreoloides* Standl. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 8(5): 395. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/20400> [Acceso: Febrero 2025].

- Suzuki, Y., Glazko, G. V., y M. Nei. 2002. Overcredibility of molecular phylogenies obtained by Bayesian phylogenetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 16138-16143. <https://doi.org/10.1073/pnas.212646199> [Acceso: Febrero 2025].
- Thiers, B. 2024. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Acceso: Febrero 2025].
- Torres, I.A., C. Vogt y B.R. Garcete-Barrett. 2018. Análisis crítico de la biogeografía del Paraguay. *Reportes Científicos de la FACEN*. 9(1): 42-50. https://www.aacademica.org/ruben.ignacio.avila_torres/9 [Acceso: Febrero 2025].
- Trimen, H., J. Britten, J. Ramsbottom, B. Seemann y A.B. Rendle. 1904. *Borreria cristata* S. Moore. Ed. Robert Hardwicke. *J. Bot., British and Foreign.* 42(493): 101. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/109588> [Acceso: Febrero 2025].
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. & Smith, G. F. (eds.) 2018: *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. DOI <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- IUCN, 2012. Categorías y criterios de la lista roja de la UICN: versión 3.1, segunda edición. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- IUCN, Standards and Petitions Committee. 2019. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee. <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> [Acceso: Febrero 2025].
- Villuendas, M. M. 2019. Una discusión en torno a los límites del concepto especie. *Revista de humanidades de Valparaíso*. (14): 241-273. <https://dx.doi.org/10.22370/rhv2019iss14pp241-273> [Acceso: Febrero 2025].
- Wang, W., H. Li y Z. Chen. 2014. Analysis of plastid and nuclear DNA data in plant phylogenetics—evaluation and improvement. *Sci. China Life Sci.* 57: 280–286. <https://doi.org/10.1007/s11427-014-4620-7> [Acceso: Febrero 2025].
- Wickham, H. 2016. ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4. <https://ggplot2.tidyverse.org/> [Acceso: Febrero 2025].
- Wilke, C.O. 2024. cowplot: streamlined plot theme and plot annotations for 'ggplot2'. (Versión 1.1.3). [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=cowplot> [Acceso: Febrero 2025].

EVALUACIÓN DE LA DIRECTORA y CO-DIRECTOR

Nadia se ha desempeñado de manera sobresaliente durante todo el desarrollo de su Trabajo Final de Graduación. Su proactividad y compromiso han sido evidentes en cada etapa del proceso. Además de cumplir con los objetivos de su TFG con excelencia, ha complementado su formación mediante la participación activa en dos pasantías realizadas en el Instituto de Botánica del Nordeste, dos adscripciones docentes (Ficología y Diversidad Vegetal) y una beca de pregrado (SGCyT-2024-2025). Su destacado compromiso para comunicar resultados científicos se refleja en su participación como expositora (modalidad póster) en “XXIX Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la UNNE” (Junio 2024) y en “V Jornadas Paraguayas de Botánica” (Agosto 2024), donde presentó sus trabajos de manera clara y rigurosa.

La dedicación, responsabilidad y actitud proactiva que ha mostrado durante este período la convierten en un ejemplo de excelencia académica y profesionalismo.

**Dra. Mariela Nuñez Florentin**

Directora

**Dr. Javier E. Florentín**

Co-director

EXPOSICIÓN SINTÉTICA DE LA LABOR REALIZADA

Durante la elaboración y el progreso del Trabajo Final de Graduación, se llevaron a cabo actividades de:

1. Exploración de bibliografía actualizada sobre el tema propuesto.
2. Visitas a herbarios CTES (Corrientes, Argentina), FCQ y PY (San Lorenzo, Paraguay).
3. Técnicas de taxonomía clásica: búsqueda de materiales tipos y análisis detallado de las descripciones originales (bases de datos JSTOR y Tropicos, y clasto de herbario G); identificación de ejemplares de herbario CTES, FCQ, PY; análisis de exicatas de herbario y/o material conservado en FAA bajo microscopio estereoscópico; fotografía e ilustración de las plantas y toma de datos de etiqueta (observaciones sobre la planta, su ubicación geográfica y el ambiente).
4. Observación de caracteres: registro de caracteres cualitativos y medición de caracteres cuantitativos bajo microscopio estereoscópico con calibre digital.
5. Carga de datos en planillas de Excel, análisis estadístico preliminar y confección de la matriz de datos: volcado de la totalidad de los datos en Excel, curación y selección de caracteres de mayor relevancia taxonómica a través de gráficos de Boxplot para variables cuantitativas y gráficos de barras apiladas, para cualitativas, y confección de la matriz pulida de datos.
6. Análisis estadísticos morfométricos: análisis de coordenadas principales y análisis de cluster en el programa RStudio.
7. Análisis palinológico: acetólisis de los granos y montado en gelatina-glicerina. Observación en microscopio óptico y electrónico de barrido. Registro fotográfico y mediciones correspondientes mediante el uso de ImageJ.
8. Análisis de distribución y estado de conservación: georreferenciación de exicatas en GoogleEarth Pro, creación de proyectos de GeoCAT, creación de mapa de distribución en QGIS. Análisis del estado de conservación de las variedades en GeoCAT.
9. Disponibilización de proyectos de distribución de ambos taxones mediante figshare.com.
10. Análisis filogenéticos: evaluación de secuencias inéditas en BLAST, edición de secuencias en Bioedit, alineamiento en Aliview, selección de modelos de sustitución adecuados para cada partición de datos con jModelTest, procesamiento de matrices mediante el portal web CIPRES y edición de árboles filogenéticos a través de FigTree y Adobe Illustrator.
11. Manejo de software de diseño (Adobe Photoshop, Adobe Ilustrator) y edición de imágenes para la construcción de láminas botánicas ilustrativas.
12. Redacción del manuscrito del Trabajo Final de Graduación (TFG).

OBSTÁCULOS Y DIFICULTADES EN EL DESARROLLO DEL PLAN

A pesar de que en el plan se especificó que utilizaría también datos de distribución provenientes de herbarios virtuales, esto fue imposible debido a la dificultad de identificar inequívocamente los ejemplares a través de fotografías. En el caso de *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, es fácilmente confundible con *G. aurelii*, otra especie de porte y tamaño similares, también endémica de Paraguay, diferenciable solamente por caracteres visibles en lupa (por ej. la ausencia de pubescencia y papillas del estigma pluricelulares de *G. aurelii*). Por otro lado, *G. laxa* subsp. *laxa* es confundible con varias especies distintas de *Galianthe* a lo largo de su extensa distribución (por ej. *G. eupatorioides*, de la cual se diferencia por la textura y profundidad de venación de las hojas y el tamaño de las papillas externas de los lóbulos corolinos). Por lo tanto, esto explica el vacío de información o registros de distribución de *G. laxa* subsp. *laxa*, evidenciable en los mapas, aunque no tan evidente en *G. laxa* subsp. *paraguariensis*, probablemente relacionado a su menor plasticidad ambiental, habitando en ambientes con características muy particulares, lo cual podría respaldar la probable distribución más restringida.

Otras dificultades encontradas estuvieron relacionadas a los recursos para realizar los análisis filogenéticos y el tiempo-plazos para desarrollar este TFG. Respecto a lo primero, se esperaba poder realizar extracciones de nuevas secuencias de ADN con el material colectado a campo para añadir a este trabajo, lo cual fue imposible debido a la falta o al funcionamiento inadecuado de algunos equipos necesarios.

ANEXOS**Anexo 1****Anexo 1.1. Tabla de materiales utilizados de *G. laxa* subsp. *paraguariensis***

Se resalta con una **X** el/los análisis realizados en cada uno de los materiales. Además, en las columnas de *Morfometría* y *Palinología*, se aclara **B** si corresponde a un ejemplar del morfotipo brevistilo, **L** si corresponde a un ejemplar del morfotipo longistilo, o **BL** si el ejemplar presenta ambos morfotipos florales.

Colector(es)	Nº de colección	Herbario	Ubicación	Coordenadas decimales		Morfometría	Palinología	Distribución y conservación	Filogenia		
				Latitud	Longitud				ETS	ITS	rps16
De Madrignac, B. R. & J.E. Florentín	645	CTES, FCQ	PARAGUAY. Paraguarí, Ruta Paraguarí-Piribebuy, borde de ruta, Borde de Bosque	-25.606467	-57.136625			X	X	X	X
Delvescovo, N. S., et al.	8	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí, Caverna Mbopikua.	-25.278462	-57.090653		X L	X			
Krapovickas, A. & C.L. Cristóbal	45169	CTES	PARAGUAY. Cordillera, 13 Km E del camino Piribebuy-Paraguarí en dirección a Valenzuela	-25.591910	-56.967341	X L	X BL	X			
Krapovickas, A.	41896	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí	-25.290960	-57.100691	X B		X			
Krapovickas, A., et al.	12413	CTES	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, 8 Km de Paraguarí, camino a Peribebuy	-25.573018	-57.093368			X			
Krapovickas, A., et al.	12478	CTES	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, 8 Km de Paraguarí, camino a Peribebuy	-25.573008	-57.093358			X			
Krapovickas, A. & C.L. Cristóbal	13477	CTES	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, 15 Km N de Paraguarí. Piribebuy	-25.555965	-57.042381			X			
Krapovickas, A., et al.	45529	CTES	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, Salto Piraretá	-25.509843	-56.934658			X			
Schinini, A. & M. Quintana	36282	CTES, PY	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Colonia Yataity, a 500 m del Salto	-25.508423	-56.939597			X			

			Piraretá, Ayo. Ihaguy, 12 Km S de Ruta 12.								
Schinini, A., et al.	21948	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, 12 Km N de Paraguarí, camino a Piribebuy	-25.562092	-57.069855	X BL			X		
Schinini, A. & E. Bordas	21317	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, camino entre San Bernardino y Altos	-25.286128	-57.258500	X L			X		
Schinini, A.	1294	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Piribebuy	-25.447177	-57.071367				X		
Schinini, A.	5038	CTES	PARAGUAY. Dep. Central., Areguá, cerro de Areguá	-25.324304	-57.396942				X		
Schinini, A.	6244	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, San Bernardino,	-25.319397	-57.259617	X B			X		
Schinini, A.	6719	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Altos. Cnia. Bernal Cué	-25.267367	-57.283312				X		
Schinini, A.	13382	CTES	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, Cerro Chololó	-25.550761	-57.043542				X		
Dematteis, M., et al.	2782	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Caacupe, barrio Kenedy	-25.392181	-57.115942	X L			X		
Dematteis, M., et al.	2789	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Caacupe, barrio Kenedy	-25.392161	-57.115922				X		
Bordas, E.	4011	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Emboscada (2º Compañía: Itá trompo)	-25.122223	-57.313622	X BL			X		
Zardini, E. & P. Aquino	30036	CTES	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, Acahay Massif. Eastermost Peak. Base of peak	-25.871587	-57.147684	X B			X		
Zardini, E. & P. Aquino	32302	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Between Emboscada and Nueva	-25.143336	-57.347002	X L			X		

			Colombia. Yeguarizo							
Zardini, E. & R. Velázquez	26730	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí. "Ybytú Silla" mesa. Northern area	-25.280373	-57.124018	X B		X		
Zardini, E. & A. Salina	26104	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí. "Ybytú Silla" mesa. Southern area	-25.284070	-57.113727			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	27027	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí. "Ybytú Silla", mesa. Southern area	-25.285435	-57.117057			X		
Zardini, E. & U. Velázquez	27863	CTES, PY	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, National Park Ybycuí, 6 Km south of northwestern corner of park, along tributary of Arroyo Mina.	-26.074939	-56.849614	X B		X		
Zardini, E. & R. Velázquez	20742	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, 5 Km SE of Emboscada "Isla Alta"	-25.179101	-57.318156			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	21211	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, 5 Km SE of Emboscada on road to Nueva Colombia,	-25.180729	-57.318435			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	26902	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí. "Ybytú Silla", mesa. Southern area	-25.287405	-57.113150			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	27302	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí. "Ybytú Silla", mesa. Southern area	-25.287206	-57.113703			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	26659	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Tobatí. "Ybytú Silla", mesa. Southern area	-25.286247	-57.112782			X		
Zardini, E. & L. Guerrero	56774	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. San Pedro, Around Rosario, Paranense Forest	-24.377093	-57.111785			X		
Zardini, E. & L. Guerrero	36464	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Arroyo Yhacá.	-25.613847	-56.903409	X L		X		
Zardini, E.	5110	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Cerro Zanja Jhú, 1 Km East of road from	-25.252053	-57.146092	X B	X B	X		

			Route 1 to Atyra, 3 Kms before Atyra.								
Mereles, F. & F. González Parini	7883	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, Sapucai, Cñia. Loma Grande	-25.637146	-56.963706	X L	X L	X			
Hassler (<i>Plantae paraguariensis</i>)	11733	CTES	PARAGUAY. Paraguaria centralis, in regione lacus y Ypacaray	-25.249631	-57.298933	X B		X			
Soria, N.	200	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera, 1º Compañía, Piribebuy	-25.459113	-56.978874			X			
Soria, N.	1378	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, camino entre Acahay-Carapegua	-25.833743	-57.154532	X B		X			
Arena, P.	1217	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Cerro Caacupé, 8 Km del pueblo	-25.431399	-57.153476	X L		X			
Arena, P.	1306	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Areguá, Quinta Guggiari	-25.307238	-57.391272	X L		X			
Arena, P.	2911	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Colonia Ojopoi al E de Piribebyi	-25.543417	-56.972021			X			
Insfran, P.	1128	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Caacupé, en ladera del cerro San Miguel	-25.425470	-57.160352			X			
Degen, R.	154	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Paraguarí, Acahay, Cerro	-25.876183	-57.187570			X			
Ferruci, M.S., et al.	734	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, ruta 2, 7 Km E de Caacupé	-25.389223	-57.072200	X B		X			
Ferruci, M.S., et al.	750	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, 3 Km de desvío Ruta 2 a Piribebuy	-25.409231	-57.050275			X			
Ferruci, M.S., et al.	759	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, 3 Km desvío Ruta 2, a Piribebuy	-25.410024	-57.052189			X			

Ferruci, M.S., et al.	762	CTES	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Piribebuy- Barrio Itapé, Selva marginal del A° Piribebuy, Balneario Tres Bocas	-25.520016	-56.978466	X L		X		
Rojas, T.	14582	CTES	PARAGUAY. Colonia Piraretá.	-25.512251	-56.940969			X		
Degen, R., et al.	386	FCQ	PARAGUAY. Dep. Cordillera. Tobatí, cerro Ybytu silla, a 2km al sur de la ciudad.	-25.290801	-57.091216			X		
Degen, R., et al.	4332	FCQ	PARAGUAY. Cordillera, Piribebuy.	-25.567789	-57.091972			X		
Ortiz, M.	001206	FCQ	PARAGUAY. Codillera, Piribebuy. Salto Amambay.	-25.461578	-56.971382			X		
Soria, N.	003512	FCQ	PARAGUAY. Cordillera, Piribebuy. Salto Amambay.	-25.458878	-56.973001			X		
Zardini, E. & N. Soria	3945	FCQ	PARAGUAY. Paraguari: Cerro Mbatoví.	-25.572206	-57.097908			X		
Zardini, E. & R. Degen	4290	FCQ	PARAGUAY. Prov. Cordillera: Cerro Tobatí.	-25.285811	-57.094407			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	27368	FCQ	PARAGUAY. Cordillera. Tobatí. "Ybytu Silla" mesa. Central área.	-25.282859	-57.114191			X		
Zardini, E. & N. Soria	4463	FCQ	PARAGUAY. Paraguari: Cerro Mbatoví.	-25.575251	-57.101065			X		
Zardini, E. & U. Velázquez	26803	FCQ	PARAGUAY. Cordillera. Tobatí. "Ybytu Silla" mesa. Middle area.	-25.283149	-57.113121			X		
Zardini, E. & R. Velázquez	26198	FCQ	PARAGUAY. Cordillera. Tobatí. "Ybytu Silla" mesa. Northern area.	-25.282131	-57.116386			X		
Zardini, E. & C. Velázquez	27445	FCQ	PARAGUAY. Cordillera. Tobatí. "Ybytu Silla" mesa. Northern area.	-25.280944	-57.120250			X		

Lurvey, E.	294	PY	PARAGUAY. Dpto. Cordillera, Piraretá.	-25.510542	-56.913347			X			
Molas, L. & D. Brunner	945	PY	PARAGUAY. Dpto. Cordillera. A 4 km de Altos.	-25.281179	-57.262947			X			
Zardini, E. & R. Velázquez	27773	PY	PARAGUAY. Paraguarí. National Park Ybycuí, 3 km south of northwestern corner of park.	-26.058253	-56.846127			X			
Zardini, E.	6241	PY	PARAGUAY. Dep. Cordillera, Cerro Zanja Jhú, 1 Km East of road from Route 1 to Atyra, 3 Kms before Atyra.	-25.322952	-57.198111			X			
Hassler (Lectotipo)	3263	G	PARAGUAY. <i>In dumeritis</i> , Cordillera de Altos	-	-		X B				

Anexo 1.2. Tabla de materiales utilizados de *G. laxa* subsp. *laxa*

Se resalta con una X el/los análisis realizados en cada uno de los materiales. Además, en las columnas de *Morfometría* y *Palinología*, se aclara B si corresponde a un ejemplar brevistilo, L si corresponde a un longistilo, o BL si contiene ambos morfotipos.

Colector(es)	Número de colección	Herbario	Ubicación	Coordenadas decimales		Morfometría	Palinología	Distribución y conservación	Filogenia		
				Latitud	Longitud				ETS	ITS	rps16
Carretero, A. et al.	799	CTES	BOLIVIA. Chuquisaca: Luis Calvo. Ticucha; Serranía del Inao. 12km al NO de la comunidad de Ticucha.	-19.590556	-63.903333	X L		X			
Dematteis, M. et al.	3609	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz, Florida. 44km W de Samaipata, camino a Comarapata	-18.143611	-63.627500	X B		X			
Mamani, F & A. Jardim	1127	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz, Chiquitos Province. Serranía Sunsas. Campamento Bocamina.	-17.871293	-60.757890	X L		X			
Ferruci, M.S. et al.	2646	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz, Prov. Ibañez, 6 Km E de Bermejo	-18.160556	-63.604167			X			

Arroyo, L. et al.	6690	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz, Vallegrande. Comunidad Plan Citanos	-18.873889	-63.948056			X			
Seidel, R.	714	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz, Prov. Velasco. San Ignacio 2 Km hacia S	-16.416346	-60.953487	X L	X L	X			
Ramella, L. & F. Mereles	6897	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz, Prov. Cordillera. Cerro San Miguel	-19.294824	-60.628979			X			
Türpe et al.	4773	CTES	BOLIVIA. Tarija, Prov. Arce. Camino de Emborozú a La Mamora	-22.241165	-64.596616			X			
Hurtado, R.	722	CTES	BOLIVIA. Santa Cruz: Prov. Vallegrande. Loma larga a 60km al sur de Vallegrande, bosque cercano a la población de Loma larga.	-18.809609	-63.879726			X			
Krapovickas, A. & C.L. Cristóbal	43486	CTES	BRASIL. Rio Grande do Sul, Irai, Balneario Osvaldo Cruz	-27.197735	-53.244709	X L	X L	X			
E.V. et al.	5137	CTES	BRASIL. Paraná, Iguazú, Parque Nacional Iguazu-PR.	-25.632658	-54.456555			X			
Florentin, J.E. & M. Nuñez Florentin	73	CTES	BRASIL. Santa Catarina, Florianópolis, Sambaqui.	-27.493333	-48.526944	X L		X		X	
Irwin, W.G. et al.	16886	CTES	BRASIL. Mato Grosso, ca. 25 Km S of Xavantina.	-14.884608	-52.419401			X			
Bertoni, J.E.A.	18652	CTES	BRASIL. Sao Paulo, Mun. Porto Ferreira. Reserva Estadual de Porto Ferreira	-21.851087	-47.422845	X B	X B	X			
Ribas, O.S.	1288	CTES	BRASIL. Minas Gerais, Mun. Santa Rita do Sapucaí, Vintém de Baixo	-22.214680	-45.691370			X			
Oriani, A. et al.	451	CTES	BRASIL. Sao Paulo, Municipio de Eldorado. Parque Estadual de Jacupiranga, Núcleo Caverna do Diabo. Trilha do Aracá.	-24.639444	-48.400278	X L		X			
Souza, E.B. et al.	1275	CTES	BRASIL. Mato Grosso, Denise: entre Bauxi e Alto Paraguai, ca. 35 Km da MT. 245, próximo a Capao Verde	-14.847500	-56.808333	X B		X			

Souza, V.C. et al.	5882	CTES	BRASIL. Sao Paulo, Mun. Iporanga. Ca. 18 Km da cidade, em direcao a Apiaí.	-24.578056	-48.635000			X			
Porto, M.L.	890	CTES	BRASIL. Rio Grande do Sul. Torres-RS.	-29.354934	-49.752361			X			
Pott, A.	2036	CTES	BRASIL. Mato Grosso del Sur. Municipio: Corumbá. Fazenda Nhumirim, Sub-região da Nhecolândia, Pantanal.	-18.975275	-56.635321			X			
Karner Hagelund	5081	CTES	BRASIL. Rio Grande do Sul. Torres.	-29.379184	-49.761631			X			
Krapovickas, A. et al.	41108	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Ituzaingó. Loc. Ea. Santa Rita. Ayo. próximo al casco.	-27.368448	-56.105033	X L		X			
Krapovickas, A. et al.	25756	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé. Garruchos, Estancia San Juan Bautista	-28.174733	-55.636293			X			
Krapovickas, A. et al.	25039	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé. Garruchos	-28.176718	-55.643681	X L		X			
Schinini, A.	19946	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé. Garruchos, desembocadura del Ayo. Chimiray	-28.138137	-55.637389			X			
Tressens, S.G. et al.	1621	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé, Ea. Timbó, Potrero Luna	-28.359189	-55.773542			X			
Schinini, A. et al.	23767	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé. Ea. Timbó	-28.354050	-55.773723			X			
Schinini, A. et al.	23798	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé, Ea. Timbó	-28.361367	-55.774978			X			
Schinini, A. et al.	7239a	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Paso de los Libres. Ruta 23 y 2 Km E del Rio Miriñay	-29.552526	-57.486667			X			
Schinini, A. et al.	16940	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Alvear, 30 Km NE de Alvear, costa del rio Uruguay	-28.920726	-56.326040			X			
Miguel, L.M. et al.	31	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. San Martin, La Cruz, 3 Km S del Camping Municipal,	-29.187611	-56.643223	X B		X			X

			margen del Rio Uruguay								
Nicora	4625	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Monte Caseros, Itacumbú, orillas	-30.366671	-57.684265	X L		X			
Ahumada, O. & Ramamoorthy	1002	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Ituzaingó, 45 Km al E de Ituzaingó	-27.599979	-56.247159			X			
Ahumada, O. & et al.	6718	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Santo Tomé, Ruta Nac. 14. Arroyo Cuay Chico	-28.775184	-56.374754			X			
Palacios-Cuezzo	2167	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Loc. Paso de los Libres	-	-	X B					
Carnevalli, R.	5122	CTES	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Ituzaingó, aprox. 12 Km NW de Playadito, ruta 39	-27.836094	-55.985873			X			
Burkart, A.	8367	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos: Delta Paraná, Arroyo Brazo largo	-33.728952	-58.855085	X L		X			
Schinini, A.	12955	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos: Dep. Gualeguaychú, Isla Victoria (Delta)	-33.015715	-58.500936	X L		X			
Cusato, Rivero, Rua	1327	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos: Dpto. Colón, Parque Nac. El Palmar, Aº Los Loros	-31.862910	-58.229327	X L		X			
Dematteis, M., et al.	4318	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos, Colón, Parque Nacional El Palmar	-31.877389	-58.242028			X			
Dematteis, M., et al.	4388	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos, Colón, Parque Nacional El Palmar, arroyo Palmar, sendero La Glorieta	-31.885583	-58.273194			X			
Ferrucci, M. S., et al.	3315	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos, Colón, Parque Nacional El Palmar	-31.875009	-58.241111			X			
Cusato, L.	1429	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos, Dpto. Colón, camino a La Virgen	-32.167286	-58.236466			X			
Crovatto y Grondona	4020	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos, Concepción del Uruguay	-32.492676	-58.215691			X			
Meyer, T.	11024	CTES	ARGENTINA. Entre Ríos, Dep. Federación, Localidad: Federación	-30.975974	-58.008536	X B	X B	X			

Fernández, A., et al.	46	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. El Dorado, Ruta 12, A° Aguaray Miní	-26.198341	-54.587906			X			
Krapovickas, A. y C. L. Cristóbal	15615	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú, Salto del arroyo Uruguay (5km W de ruta 12)	-25.874766	-54.567641			X			
Krapovickas, A. y C. L. Cristóbal	28873	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Javier, Balneario 4 Bocas, 11km NE de S. Javier	-27.805381	-55.206685			X			
Krapovickas, A., et al.	15239	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Javier, Loc. San Javier. Barranca del río Uruguay.	-27.873506	-55.154306			X			
Schinini, A. y A. Fernández	6026	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú, 20km E de Wanda a J. J. Lanusse	-25.977044	-54.398457			X			
Arbo, M. M., et al.	5889	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Javier, Cerro del Monje, 6km NE de San Javier	-27.824949	-55.096531			X			
Guaglianone, E. R., et al.	2837	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dpto. San Pedro: Parque Provincial Moconá, costa del río Uruguay	-27.148893	-53.889926			X			
Schwindt, E.	1993	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Pedro, cercanías del Piray-guazú (Arroyo)	-26.448428	-54.136860			X			
Ferrucci, M. S., et al.	3397	CTES	ARGENTINA. Misiones, Iguazú, Parque Nacional Iguazú, Arroyo Nandú, Ruta 101. Borte de ruta.	-25.722500	-54.405556	X L		X			
Schwarz, G.	4273	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Javier	—	—	X B					
Keller, H. A. y F. E. Gatti	7077	CTES	ARGENTINA. Misiones, Iguazú, Parque Nacional Iguazú, ca. de acceso a Garganta del Diablo.	-25.702128	-54.442857			X			
Keller, H. A., et al.	2680	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú. Área de conservación de Empresa Robicué S. A. Arroyo Aguaray-mi. En pequeña isla sobre arroyo.	-26.164151	-54.238700			X			
Keller, H. A., et al.	2144	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Guaraní. Desembocadura de arroyo Pepiri en río Uruguay, puesto de Gendarmería Nacional.	-27.152678	-53.932245			X			

Keller, H.	1494	CTES	ARGENTINA. Misiones, Montecarlo. Loc. Colonia Guatambú, Arroyo Caraguatay.	-26.602582	-54.747440			X			
Judkevich, M. D., et al.	8	CTES	ARGENTINA. Misiones, Apóstoles. Loc. Azara, camino a puerto Azara.	-28.120537	-55.622184			X			
Keller, H. A., et al.	11851	CTES	ARGENTINA. Misiones, Candelaria.	-27.377945	-55.470083			X			
Amarilla, L., et al.	23	CTES	ARGENTINA. Misiones, Iguazú, Cuartel: Yacutinga, Rodal: 8	-25.750000	-54.250001			X			
Ferraro, L.	2420	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú, Loc. Cataratas del Iguazú.	-25.687149	-54.453903			X			
Ferraro, L.	2465	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú. Loc. Reserva Atepú, 15km desde la entrada.	-25.570565	-54.297992			X			
Mroginski, L., et al.	344	CTES	ARGENTINA. Misiones , Dep. Iguazú. Loc. Parque Nac. Iguazú, ruta 101, A° Sto. Domingo.	-25.673184	-54.270614			X			
Correa, M. N., et al.	5049	CTES	ARGENTINA. Misiones, dpto. El Dorado, ruta prov. 17, km 22, camino lateral.	-26.405432	-54.438455			X			
Correa, M. N., et al.	7930	CTES	ARGENTINA. Misiones, dpto. Gral. Belgrano, Carpa-Cué.	—	—	X L					
Morrone, O., et al.	968	CTES	ARGENTINA. Misiones, dpto. El Dorado, Ruta Nac. 12, 3km de Victoria camino a Esperanza, Ayo. Pareha.	-26.295847	-54.617600			X			
Vanni, R., et al.	2673	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú. Loc. Parque Nacional Iguazú. Sendero Macuco.	-25.664233	-54.451146			X			
Tressens, S. G., et al.	5544	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Candelaria. Loc. alrededores de Loreto.	-27.320036	-55.539343			X			
Tressens, S. G., et al.	5599	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. Gral. M. Belgrano. Loc. 4km NW de San Antonio (Ayo. Rolador). En plantación de Araucaria.	-26.043994	-53.779880			X			
Sobrado, S. V.,	175	CTES	ARGENTINA. Misiones, San Pedro. Loc.	-27.154722	-53.890611	X B		X			

et al.			Parque Provincial Moconá. Camino Sendero hacia embarcadero.							
Sosa, M. M., et al.	356	CTES	ARGENTINA. Misiones, Iguazú. Loc. Parque Nacional Iguazú.	-25.669643	-54.449335			X		
Sosa, M. M., et al.	380	CTES	ARGENTINA. Misiones, General Manuel Belgrano. Loc. entrada al Parque Provincial Guardaparque Segismundo Welcz.	-25.848415	-53.987069			X		
Sosa, M. M., et al.	439	CTES	ARGENTINA. Misiones, Capital. Loc. Arroyo Zaimán.	-27.463650	-55.894173	X B		X		
Delvescovo, N. S., et al.	3	CTES	ARGENTINA. Misiones, Posadas, Arroyo Zaiman, al costado de Ruta Nacional 12.	-27.465000	-55.895833			X		
Delvescovo, N. S., et al.	7a- 7b	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Ignacio, Jardín América, al costado de Ruta Nacional 12.	-27.021278	-55.202389		X BL	X		
Pedersen, T. M.	15795	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dep. El Dorado. Main road (RA-12) from Posadas to Iguazú, by the bridge on the Aguaray-miní	-26.198537	-54.587856			X		
Dematteis, M. et al.	2619	CTES	ARGENTINA. Misiones. General Manuel Belgrano. Campiña de Americo.	-26.307778	-51.699722			X		
Florentín, J. E., et al.	55	CTES	ARGENTINA. Misiones, Libertador General San Matín. Capioví.	-26.967500	-55.107500			X		X
Keller, H. A. & L. Ritter	4970	CTES	ARGENTINA. Misiones. General Manuel Belgrano. Al norte de Dos Hermanas.	-26.285361	-53.756778			X		
Keller, H. A. & M. Franco	4838	CTES	ARGENTINA. Misiones, San Javier. Paraje Las Mandarinas.	-27.909278	-55.298917			X		
Quarín, C.	295	CTES	ARGENTINA. Misiones. Dep. El dorado. Loc. Ex ruta 12, Aº Piray Guazú.	-26.479983	-54.655450			X		
Rodriguez, M., et al.	_00488	CTES	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Iguazú. Loc. Arroyo Aguaray Guazú.	-26.162208	-54.232987			X		
Rodriguez, M. &	_00573	CTES	ARGENTINA. Misiones. Dpto. San Pedro.	-27.158015	-53.892293			X		

G. Seijo			Parque Provincial Moconá. Ribera del Uruguay.							
Schinini, A.	19884	CTES	ARGENTINA. Misiones, Depto. San Ignacio. Loc. Salto Tabay.	-26.998373	-55.184397			X		
Hurrell, J. & M. Belgrano	3356	CTES	ARGENTINA. Buenos Aires, pdo. Isla Martín García, camino cerca del tanque de combustible	-34.183536	-58.256036			X		
Palacios, M.A.	73	CTES	ARGENTINA. Buenos Aires, Isla Martín García	-34.179628	-58.252091	X B		X		
Logramo, P.R. & A.R. Cuezzo	5980	CTES	ARGENTINA. Salta, Dep. Orán, Vado Hondo	-23.142609	-64.486088	X L		X		
Turpe & et al.	4892	CTES	ARGENTINA. Salta, Dep. Orán, Camino a Misión Zenta	-23.168314	-64.336013			X		
Schiavone, M. M., et al.	11712	CTES	ARGENTINA. Provincia Salta. Dep. Orán. Camino a F. Yacúlika, a ±5 km del Puente Internacional Agua Blanca.	-22.762371	-64.347001			X		
Schinini, A. & M. Dematteis	33398	CTES	PARAGUAY. Dep. Caaguazú, Serranía de San Joaquín	-24.924013	-56.167928			X		
Schinini, A. et al.	29353	CTES	PARAGUAY. Dep. Concepción, Paso Barreto. 63 Km NE de Concepción	-23.084278	-57.167558	X B		X		
Schinini, A. et al.	27782	CTES	PARAGUAY. Dep. Caazapá. Yataity, 46 Km NE de Yuty.	-26.367805	-56.090227	X L		X		
Schinini, A. et al.	27931	CTES	PARAGUAY. Dep. Guairá. Col. Independencia. Ayo. Guazú, camino a San Gervasio	-25.719819	-56.148642	X L		X		
Schinini, A. et al.	28256	CTES	PARAGUAY. Dep. Alto Paraná. Pto. Bertoni.	-25.654305	-54.604539	X BL		X		
Schinini, A.	22915	CTES	PARAGUAY. Dep. Caaguazú, Ihú	-25.045706	-55.895067			X		
Schinini, A.	23091	CTES	PARAGUAY. Dep. Alto Paraná, ruta Ciudad del Este (ex Pto. Stroessner)-Salto del Guariá, 35 Km NEde Hernandarias	-25.073547	-54.635041	X L		X		

Schinini, A.	23198	CTES	PARAGUAY. Dep. Canendiyú, 46 Km S de Katueté, 3 Km N del Río Itambery, ruta Ciudad del Este (ex Pto. Stroessner)- Saltos del Guairá	-24.613423	-54.808735			X		
Zardini, E.M. & A.L. Bedell	42855	CTES	PARAGUAY. Dep. San Pedro, Yaguareté Forest.	-23.793611	-56.070556			X		
Zardini, E.M. & M. Vera	42663	CTES, PY	PARAGUAY. Dep. Alto Paraná, Municipio Los Cedrales, Estancia Rio Bonito. Forest II (around Rio Bonito)	-25.631945	-54.804720			X		
Keller, H.A. et al.	6591	CTES	PARAGUAY. Dep. Concepción, Estancia Tagatiyá, rio Tagatiyá Mi.	-22.842778	-57.560139			X		
Soria, N.	_003857	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Caazapá, Tavai, 5 Km del destacamento	-26.182104	-55.626580			X		
Degen, R.	253	CTES, FCQ	PARAGUAY. Dep. Alto Paraná, Tati Yupí	-25.359944	-54.602495			X		
Quintana, M. et al.	151	PY	PARAGUAY. Dep. Itapúa, Isla Yacyreta, 6 Km de la Estancia Melgarejo.	-27.401318	-56.329010			X		
Hahn W.	2129	PY	PARAGUAY. Dep. Canindeyú, 3 Km N of Itambú.	-24.666774	-54.500017			X		
Hahn W.	1758	PY	PARAGUAY. Dep. Amambay, Parque Nacional Cerro Corá	-22.648448	-56.041210			X		
Schinini, A. & M. Quintana	36328	PY	PARAGUAY. Dep. Concepción. Loc. Cororó, Ea. San Carlos.	-23.416667	-56.511389			X		
Basualdo, I.	_002331	FCQ	PARAGUAY. Caazapá, Tavai. Bosque del Dto militar.	-26.154464	-55.415782			X		
Basualdo, I.	1173	CTES	PARAGUAY. Dto de Misiones. San Ignacio.	-26.945227	-57.010843			X		
Basualdo, I.	1175	FCQ	PARAGUAY. Dto de Misiones. San Ignacio.	-26.942540	-57.008516			X		
Degen, R.	219	FCQ, CTES	PARAGUAY. Dto. Alto Paraná, Itabó	-25.063885	-54.698755			X		

Ortiz, M.	_001271	FCQ	PARAGUAY. Caazapá. Tavai, propiedad del Sr. Trosiu.	-26.174517	-55.506884			X			
Ortiz, M.	_001272	FCQ	PARAGUAY. Caazapá. Tavai, propiedad del Sr. Trosiu.	-26.175851	-55.507479			X			
Ortiz, M.	1076	FCQ	PARAGUAY. Caazapá. Tavai, propiedad del Sr. Trocuk.	-26.175598	-55.509167			X			
Vera, M. & L. Bartrina	2346	FCQ	PARAGUAY. Depto: Alto Paraná. Distrito de Hernandarias, Propiedad Takurú Pukú de la Itaipú Binacional (EER), Bosque de Cerrado y costado del camino principal, enfrente al Club Náutico de la Itaipú.	-25.389479	-54.621404			X			
Schinini, A.	9075	CTES	PARAGUAY. Dep. Concepción. Loc. Ruta 3, 45km S de Yby-Yaú.	-23.420551	-56.487904			X			

Anexo 2

Cuarenta (40) variables analizadas para ambas subespecies y utilizadas para la descripción de las mismas. Doce (12) de ellas, resaltadas en **negrita**, utilizadas para los análisis morfométricos-estadísticos multivariados (Cluster y PCoA); solamente se generaron abreviaturas para estas 12 variables. Otras abreviaturas: QL: variable cualitativa. QT: variable cuantitativa.

Nº	Carácter	Abreviatura	Tipo de variable	Estado de carácter o unidad de medida
1	Porte de la planta	PR	QL	0= erecto, 1=apoyante
2	Forma de las hojas	FH	QL	0=lineal a lanceolada, 1=elíptica a ovada
3	Textura de las hojas	TX	QL	0=coriáceo, 1=membranáceo
4	Pubescencia del tallo (a partir de 5mm debajo de la vaina)	-	QL	0=glabro, 1=con pelos
5	Pubescencia de la vaina	-	QL	0=glabro, 1=puberulo, 2=pubescente, 3=piloso
6	Pubescencia de la cara abaxial/inferior de las hojas	PI	QL	0=glabro, 1=puberulo, 2=pubescente, 3=piloso
7	Pubescencia de la cara adaxial/superior de las hojas	PS	QL	0=glabro, 1=puberulo, 2=pubescente, 3=piloso
8	Nº de venas secundarias	V	QL	0=hasta cuatro, 1=cinco o más
9	Pubescencia del fruto	-	QL	0=glabro, 1=puberulo, 2=pubescente
10	Pubescencia del hipanto	PHI	QL	0=sin tricomas, 1= con tricomas
11	Tipo de disco	-	QL	0= entero, 1=partido
12	Ornamentación de los sépalos	-	QL	0=sin tricomas, 1=con tricomas
13	Número de lacinias por vaina	-	QT discreta	Números enteros
14	Longitud de las lacinias	-	QT continua	mm

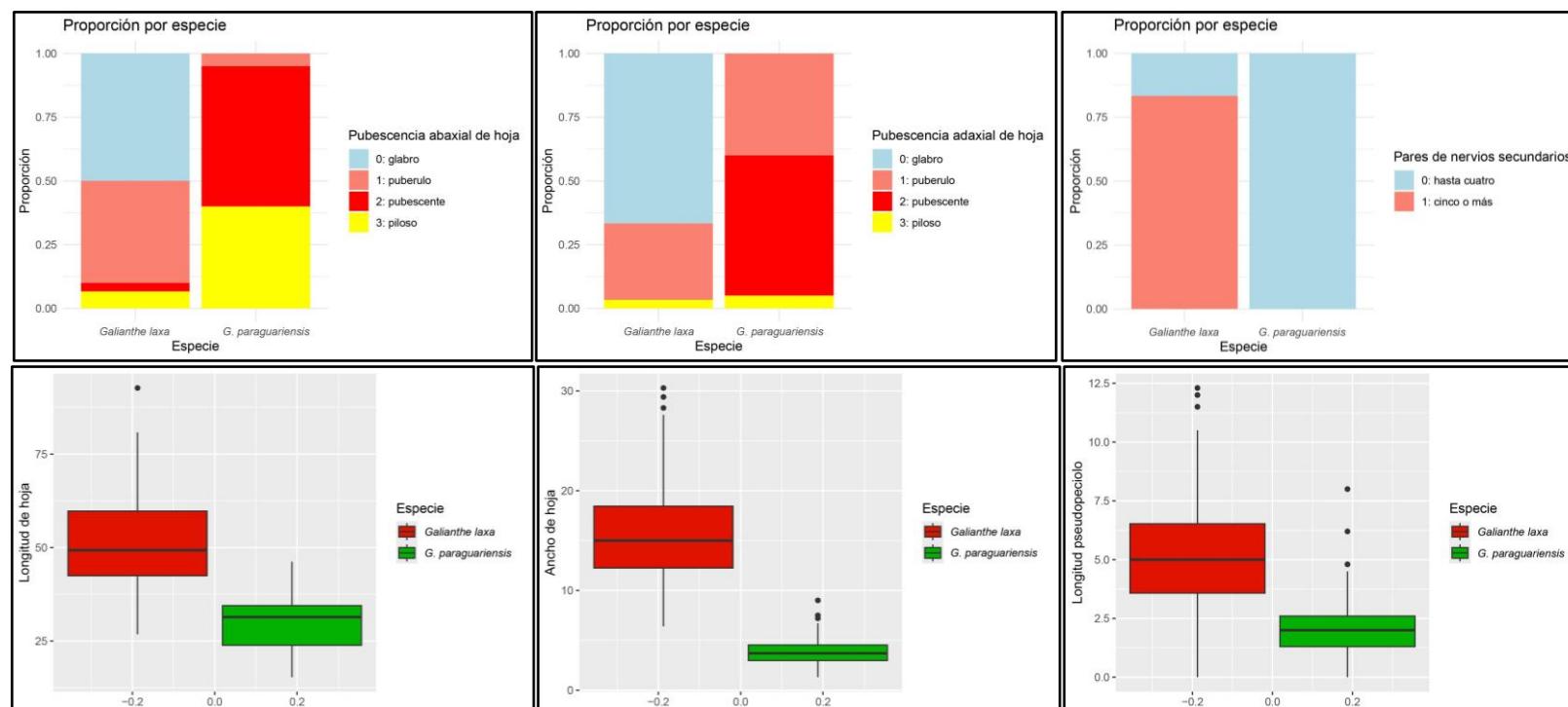
15	Longitud de la vaina	-	QT continua	mm
16	Longitud total hoja	LH	QT continua	mm
17	Ancho o latitud hoja	AH	QT continua	mm
18	Longitud del pseudopeciolo	PSE	QT continua	mm
19	Longitud del fruto	-	QT continua	mm
20	Latitud del fruto	-	QT continua	mm
21	Longitud de los sépalos del fruto	-	QT continua	mm
22	Longitud de la semilla	-	QT continua	mm
23	Latitud de la semilla	-	QT continua	mm
24	Longitud de los raquis de la inflorescencia	-	QT continua	mm
25	Longitud de la flor completa (corola + cáliz)	-	QT continua	mm
26	Longitud del cáliz (hipanto+ sépalos)	-	QT continua	mm
27	Longitud del hipanto	-	QT continua	mm
28	Latitud del hipanto	-	QT continua	mm
29	Longitud de los sépalos	-	QT continua	mm
30	Longitud de la corola	C	QT continua	mm
31	Longitud del tubo de la corola	-	QT continua	mm
32	Longitud de los lóbulos corola	-	QT continua	mm
33	Altura de la banda inferior de pelos desde la base de la corola	-	QT continua	mm
34	Altura de la banda superior de pelos desde la base de la corola	-	QT continua	mm
35	Longitud del pistilo (estilo + estigma)	-	QT continua	mm
36	Longitud del estilo	-	QT continua	mm
37	Longitud del estigma	-	QT continua	mm
38	Longitud de los estambres completos	-	QT continua	mm
39	Longitud de los filamentos estaminales	-	QT continua	mm
40	Longitud de las tecas estaminales	T	QT continua	mm

Anexo 3

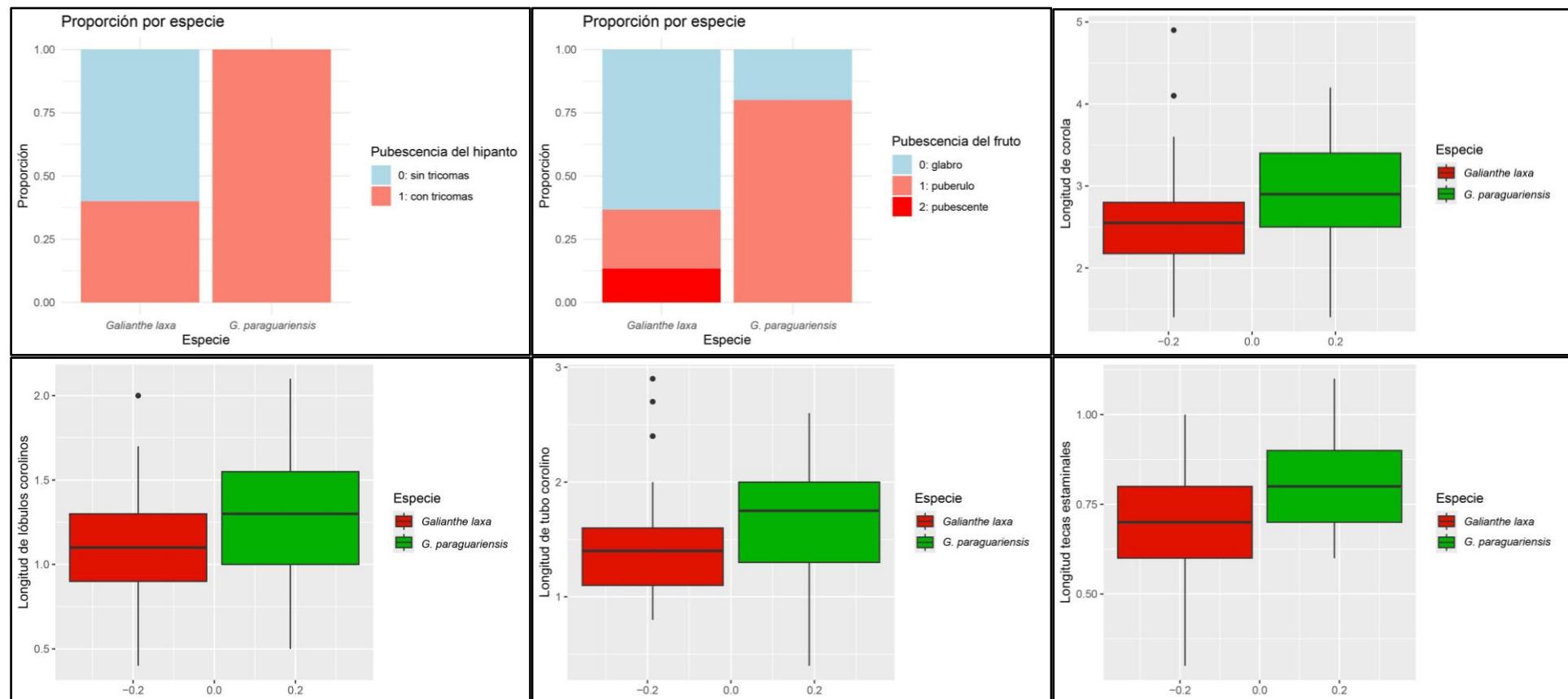
Gráficos de Boxplot y barras apiladas que expresan la variabilidad dentro y entre ambas subespecies, de distintos caracteres cuantitativos y cualitativos, respectivamente. Se presentan los gráficos correspondientes a la mayoría de los caracteres de importancia taxonómica incluidos en la matriz y otros que demostraron cierta diferencia entre las subespecies.

En los gráficos de barras apiladas, cada estado de carácter se representa con un color diferente; por otro lado, en los Boxplots, los colores hacen alusión a la subespecie (*G. laxa* subsp. *laxa*: rojo y *G. laxa* subsp. *paraguariensis*: verde). Además, el cuadro central delineado representa el 50% central de los datos, que se extiende desde el cuartil superior al inferior; la barra horizontal en negrita está en la mediana. Los extremos de las líneas verticales (o “bigotes”) indican los valores mínimos y máximos de los datos, a menos que haya valores atípicos, en cuyo caso los bigotes se extienden hasta un máximo de 1,5 veces el rango intercuartil. Los círculos indican valores atípicos, a menos que estén presentes valores atípicos extremos, en cuyo caso los círculos se extienden hasta un máximo de tres veces el rango intercuartil y los valores atípicos extremos se indican como asteriscos (Peruzzi y Passalacqua 2008).

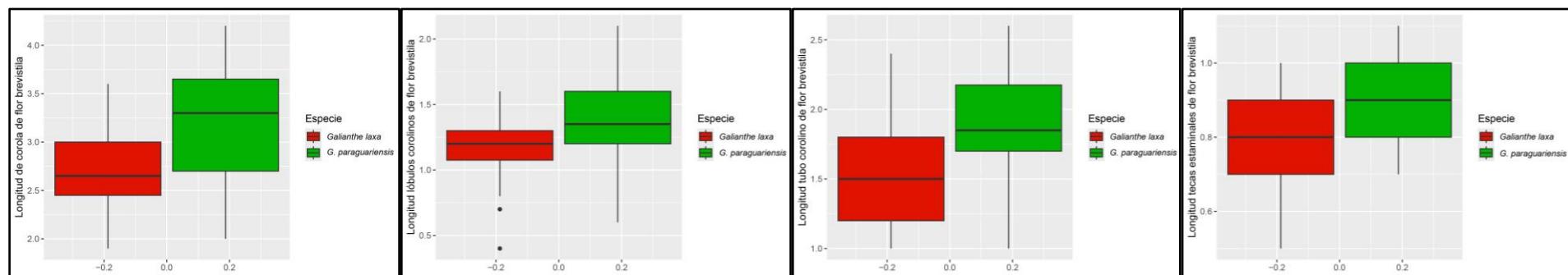
3.1. Caracteres vegetativos



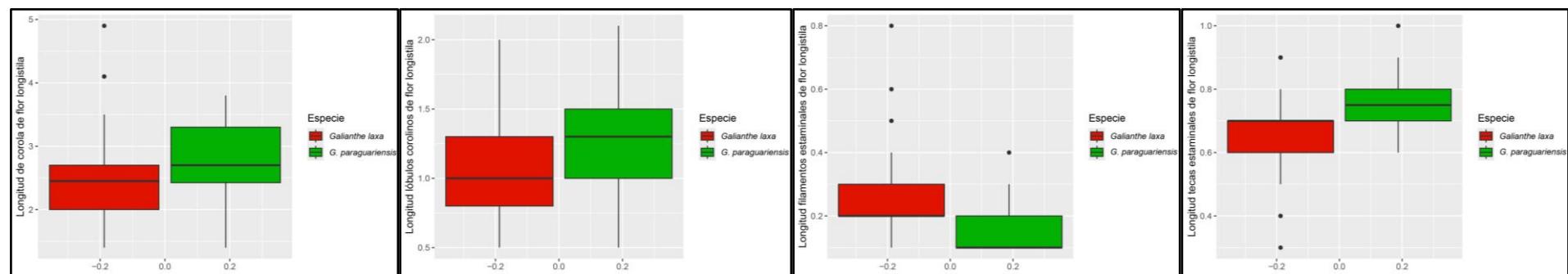
3.2. Carácteres reproductivos: florales y carpológicos (indiferentemente del morfotipo de la planta)



3.3. Caracteres reproductivos de flores brevistilas



3.4. Caracteres reproductivos de flores longistilas



Anexo 4

Matriz de datos morfométricos utilizados para análisis estadísticos de cluster UPGMA (método de grupos de pares no ponderados con media aritmética) y análisis de coordenadas principales (PCoA). Abreviaturas: PR: Porte de la planta. FH: forma de las hojas. TX: textura de las hojas. PI: pubescencia de la cara abaxial/inferior de las hojas. PS: pubescencia de la cara adaxial/superior de las hojas. V: número de pares venas secundarias. PHI: Pubescencia del hipanto. LH: longitud total de la hoja. AH: ancho de la hoja. PSE: longitud del pseudopeciolo. C: longitud de la corola. T: longitud de las tecas estaminales.

Voucher	Subespecie	Morfotipo	PR	FH	TX	PI	PS	V	PHI	LH	AH	PSE	C	T
M. A. Palacios 73	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _1	Brevistila	1	1	1	0	0	1	0	53,9	15,025	6,8	3,125	0,95
P.R. Logramo & A.R. Cuezzo 5980 C	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _2	Longistila	1	1	1	1	1	1	1	55,225	13,05	4,15	2,65	0,85

L. Cusato, Rivero & Rua 1327	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _3	Longistila	1	1	1	0	0	0	0	49,825	17,975	6,025	2,225	0,825
T. Meyer 11024	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _4	Brevistila	1	1	1	1	0	1	0	36,95	11,075	3,675	2,675	1
A. Burkart 8367	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _5	Longistila	1	1	1	0	0	1	0	42,15	13,025	4,55	2,275	0,7
A. Schinini 12955	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _6	Longistila	1	1	1	0	0	1	0	79,9	28,025	9,025	1,4	0,7
R. Seidel 714	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _7	Longistila	1	1	1	1	1	1	1	61,425	12,625	6	3,15	0,75
A. Carretero 799	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _8	Longistila	1	1	1	0	0	0	0	29,8	6,8	0,3	4,025	0,8
M. Dematteis 3609	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _9	Brevistila	1	1	1	3	3	0	1	47,375	9,65	3,23333	2,125	0,8
F. Mamani & A. Jardim 1127	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _10	Longistila	1	1	1	1	1	1	1	46,6	16,125	5,53333	2,375	0,675
A. Krapovickas & C. L. Cristobal 43486	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _11	Longistila	1	1	1	0	1	1	0	66,175	25,4	6,575	1,925	0,6
E.B. Souza 1275	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _12	Brevistila	1	1	1	1	0	1	1	43,6	10,1	2,225	2,55	0,85
J. E. Florentín & M. Nuñez- Florentin 73	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _13	Longistila	1	1	1	3	1	1	1	46,85	19,2	4,975	2,025	0,475
A. Oriani et al.. 451	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _14	Longistila	1	1	1	1	0	1	0	60,825	16,3	4,05	2,375	0,675
J.E.A. Bertoni 18652	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _15	Brevistila	1	1	1	1	0	1	1	48,575	13,225	4,85	2,55	0,7
A. Schinini, R. Vanni & Cáceres 27782	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _16	Longistila	1	1	1	1	1	1	0	37,925	12,7	3,975	2,55	0,65
A. Schinini et al. 27931	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _17	Longistila	1	1	1	0	0	1	0	58,05	18,9	5,8	2,625	0,675
A. Schinini 23091	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _18	Longistila	1	1	1	2	1	0	1	35,6	10,6	2,23333	2,075	0,575
A. Schinini et al. 29353	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _19	Brevistila	1	1	1	0	0	1	1	64	17,2	6,85	2,7	0,95
A. Schinini et al. 28256C	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _20	Longistila y brevistila	1	1	1	0	0	1	0	61,475	17	5,7	2,875	0,7375
M. S. Ferrucci et al. 3397	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _21	Longistila	1	1	1	1	0	1	1	52,375	16,95	4,2	2,3	0,425
G. Schwarz 4273	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _22	Brevistila	1	1	1	1	0	1	0	42,175	15,9	4,25	2,275	0,7
S. Sobrado et al. 175	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _23	Brevistila	1	1	1	0	0	1	0	46	14,2	4,9	2,525	0,65
M. N. Correa 7930	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _24	Longistila	1	1	1	1	1	1	1	68,05	21,75	9,45	2,1	0,6

M. M. Sosa et al. 439	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _25	Brevistila	1	1	1	0	0	0	0	40,3	12,575	4,2	3,15	0,95
A. Krapovickas et al. 25039	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _26	Longistila	1	1	1	0	0	1	0	60,75	24,6	6,825	1,8	0,575
A. Krapovickas et al. 41108	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _27	Longistila	1	1	1	1	1	1	1	51,95	16,25	5,625	2,675	0,65
M.A. Palacios & A.R. Cuezzo 2167	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _28	Brevistila	1	1	1	0	0	1	0	49,7	20,625	4,475	2,725	0,75
L. Miguel et al. 31	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _29	Brevistila	1	1	1	0	0	1	0	55,85	14,825	7,8	3,025	0,85
Nicora 4625	<i>G. laxa</i> subsp. <i>laxa</i> _30	Longistila	1	1	1	0	0	1	0	44,633333	13,6	7,96667	2,025	0,7
P. Arenas 1217	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _1	Longistila	0	0	0	2	1	0	1	29,7	4,375	1,175	1,975	0,8
P. Arenas 1306	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _2	Longistila	0	0	0	3	2	0	1	34,4	4,683333	2,833333	2,75	0,7
E. Zardini & R. Velázquez 26730	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _3	Brevistila	0	0	0	3	2	0	1	33,025	3,225	2	2,95	0,9
E. Bordas 4011	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _4	Longistila y brevistila	0	0	0	2	1	0	1	31,35	3,625	2,775	2,75	0,7875
A. Schinini 6244	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _5	Brevistila	0	0	0	3	2	0	1	29,525	3,25	1,975	3,075	0,975
A. Schini & E. Bordas 21317	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _6	Longistila	0	0	0	1	1	0	1	23,775	3,55	1,9	2,675	0,775
A. Schinini et al. 21948 B	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _7	Longistila y brevistila	0	0	0	3	2	0	1	31,875	3,0375	2,7	3,225	0,9
A. Krapovickas & C. L. Cristóbal 45169	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _8	Longistila	0	0	0	2	1	0	1	23,225	3,925	2,275	2,725	0,75
E. Hassler 11733	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _9	Brevistila	0	0	0	2	1	0	1	24,6	3,3	1,35	2,775	0,8
F. Mereles & F. González Parini 7883	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _10	Longistila	0	0	0	2	1	0	1	17,475	2,125	1,025	3	0,925
E. Zardini & U. Velázquez 27863	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _11	Brevistila	0	0	0	3	2	0	1	17	5,266667	2,066667	3,65	0,9
N. Soria 1378	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _12	Brevistila	0	0	0	3	2	0	1	25,1	2,875	1,8	3,35	0,925

E.M. Zardini & L. Guerrero 36464	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _13	Longistila	0	0	0	2	2	0	1	23,2333333	2,433333		2,1	3	0,85
E. Zardini 5110	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _14	Brevistila	0	0	0	2	2	0	1	29,7	2,775		2,1	3,05	0,875
A. Krapovickas 41896	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _15	Brevistila	0	0	0	2	2	0	1	37,15	5,2	1,675	3,7	0,75	
M. Dematteis 2782	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _16	Longistila	0	0	0	2	1	0	1	35,225	3,95	1,75	3,05	0,65	
M.S. Ferrucci 762	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _17	Longistila	0	0	0	2	2	0	1	34,55	5,05	1,65	3,1	0,775	
M.S. Ferrucci 734	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _18	Brevistila	0	0	0	3	2	0	1	36,75	3,775	1,5	3,125	1,025	
E. Zardini & P. Aquino 32302	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _19	Longistila	0	0	0	2	1	0	1	35,025	5,775	2,375	2,175	0,65	
E. Zardini & P. Aquino 30036	<i>G. laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> _20	Brevistila	0	0	0	3	3	0	1	23,75	3,375	1,425	3,5	0,8	

Anexo 5

Ejemplares utilizados para análisis filogéticos-moleculares del Clado Spermacoce. Se indican especímenes de referencia, procedencia y marcadores amplificados. Se indicó el número de GenBank para cada marcador cuando estuvo disponible. Las secuencias faltantes se indican con (/).

Especie	Voucher	ITS	ETS	rps16
Grupo Interno				
<i>Borreria alata</i> (Aubl.) DC.	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14105 (CTES)	KF736995	KF737036	/
	Misiones, Argentina, Miguel 64 (CTES)	/	/	MZ064094
<i>Borreria brachystemonoides</i> Cham. & Schltld.	Corrientes, Argentina, Miguel et al. 26 (CTES)	MF166821	MF166810	MZ064095
<i>Borreria capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	Minas Gerais, Brasil, Sobrado et al. 135 (CTES)	MF166822	MF166811	/
	Guayana Francesa, Andersson 1908 (GB)	/	/	EU543069
<i>Borreria dasycephala</i> (Cham. & Schltld.) Bacigalupo & E.L.Cabral	Misiones, Argentina, Salas & Cabaña 388 (CTES)	KF736991	/	/
	Misiones, Argentina, Miguel et al. 18 (CTES)	/	MF166807	/

<i>Borreria diacrodonta</i> L.M.Miguel & E.L.Cabral	Ceará, Brasil, Bolland s.n. (K)	MF166816	MF166805	/
<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K.Schum.	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14110 (CTES)	KF736994	KF737035	/
	Minas Gerais, Brasil, Sobrado 143 (CTES)	/	/	MZ064096
<i>Borreria loretiana</i> E.L.Cabral	Misiones, Argentina, Keller & Paredes 9918 (CTES)	MF166820	MF166809	/
<i>Borreria multibracteata</i> E.L.Cabral & Bacigalupo	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14261 (CTES)	KF736990	KF737032	/
<i>Borreria ocymifolia</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Bacigalupo & E.L.Cabral	French Guiana, Andersson et al. 2040 (GB)	AM939463	/	/
	Ecuador, Bremer 3340 (UPS)	/	AM932951	/
<i>Borreria orientalis</i> E.L.Cabral, R.M.Salas & L.M.Miguel	Misiones, Argentina, Sobrado & Salas 158 (CTES)	MF166823	MF166812	/
<i>Borreria orinocensis</i> (Willd.) L.M.Miguel, Sobrado & E.L.Cabral	Misiones, Argentina, Miguel et al. 15 (CTES)	MF166819	MF166808	/
<i>Borreria schumannii</i> (Standl. ex Bacigalupo) E.L.Cabral & Sobrado	Misiones, Argentina, Cabral et al. 760 (CTES)	KF7369974	KF737038	/
	Corrientes, Argentina, Medina 398 (CTES)	/	/	MZ064097
<i>Borreria spinosa</i> Cham. & Schleld. ex DC.	Minas Gerais, Brasil, Viana et al. 5917 (BHCB)	MF166817	MF166806	/
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey.	Corrientes, Argentina, Salas 402 (CTES)	KF736998	KF737039	/
<i>Carajasia cangae</i> R.M.Salas, E.L.Cabral & Dessein	Pará, Brasil, Costa et al. 588 (BHCB)	KF737015	KF737057	/
	Brasil, Mota 1972 (BHCB)	/	/	MZ064098
<i>Crusea calocephala</i> DC.	Oaxaca, México, Ochoterena et al. 456 (BR)	KF737009	KF737051	/
<i>Crusea coccinea</i> DC.	Oaxaca, México, Ochoterena et al. 461 (BR)	KF737010	KF737052	/
<i>Crusea hispida</i> (Mill.) B.L.Rob.	Tabasco, México, Chase 2913 (K)	/	/	AF002759
<i>Crusea megalocarpa</i> (A.Gray) S.Watson	México, Pringle 3852 (S)	AM939439	AM932929	EU543025
<i>Denscantia cymosa</i> (Spreng.) E.L.Cabral & Bacigalupo	Entre Ríos, Bahía, Brasil, Cardoso 2331 (HUEFS)	/	/	PP558281
<i>Denscantia macrobracteata</i> E.L.Cabral & Bacigalupo	Maraú, Bahía, Brasil, Jardim 4925 (CEPEC, HUEFS)	PP567243	PP558275	/
<i>Denscantia monodon</i> (K.Schum.) E.L.Cabral & Bacigalupo	Morro do Chapeú, Bahía, Brasil, Melo 10029 (HUEFS)	PP567244	PP558276	/

<i>Diodia aulacosperma</i> K.Schum.	Kenya, Luke 9029 (UPS)	AM939444	AM932934	EU543026
<i>Diodia saponariifolia</i> Cham. & Schltdl.	Misiones, Argentina, <i>Cabaña & Salas</i> 22 (CTES)	KF737007	KF737049	/
	Misiones, Argentina, <i>Miguel et al.</i> 20 (CTES)	/	/	MZ064069
<i>Diodia virginiana</i> L.	Missouri, U.S.A., <i>Taylor</i> 12758 (MO)	KF737008	KF737050	/
	U.S.A., <i>Vincent</i> 4296 (GB)	/	/	AY764288
<i>Emmeorhiza umbellata</i> (Spreng.) K.Schum.	Bahia, Brasil, <i>Queiroz et al.</i> 13746 (CTES)	KF737000	KF737042	MZ064100
<i>Ernodea littoralis</i> Sw.	Cuba, <i>Rova et al.</i> 2286 (GB)	KF737001	KF737043	AF002763
<i>Ernodea taylori</i> Britton	North Bimini, <i>Correll</i> 44186 (NY)	KF737002	KF737044	/
<i>Galianthe andersonii</i> E.L.Cabral	Minas Gerais, Brasil, <i>Cardoso et al.</i> 4938 (RB)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe angulata</i> (Benth.) Borhidi	Cancun, México, <i>Cabral s.n.</i> (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianth angustifolia</i> (Cham. & Schltdl.) E.L.Cabral	Minas Gerais, Brasil, <i>Irwin</i> 19896 (NY)	/	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe aurelli</i> E.L.Cabral	Amambay, Paraguay, <i>Demadignac</i> 745 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe bisepala</i> E.L.Cabral	Salta, Argentina, <i>Florentín & Salas</i> 74 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe boliviiana</i> E.L.Cabral	La Paz, Bolivia, <i>Wood</i> 18949 (LPB)	Florentin et al. Inéd.	/	/
<i>Galianthe brasiliensis</i> (Spreng.) E.L.Cabral & Bacigalupo	Misiones, Argentina, <i>Cabral et al.</i> 758 (CTES)	KF737011	KF737053	/
	Misiones, Argentina, <i>Miguel</i> 32 (CTES)	/	/	MZ064102
<i>Galianthe centranthoides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	Corrientes, Argentina, <i>Florentín</i> 15 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	/
	Corrientes, Argentina, <i>Medina</i> 333 (CTES)	/	Florentin et al. Inéd.	/
	Tacuarembó, Uruguay, <i>Solis Neffa</i> 2065 (CTES)	/	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe chiquitosiana</i> E.L.Cabral	Santa Cruz, Bolivia, <i>Wood</i> 23731 (LPB)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	/
	Santa Cruz, Bolivia, <i>Wood</i> 24363 (LPB)	/	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe cyperoides</i> (Chodat & Hassl.) E.Cabral	Caaguazú, Paraguay, <i>Schinini</i> 36135 (CTES)	/	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe dichasia</i> (Sucre & C.G. Costa) E.L.Cabral	Misiones, Argentina, <i>Florentín</i> 22 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe dichotoma</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) E.L.Cabral & Bacigalupo	Loja, Ecuador, <i>Ollgaard</i> 90921 (AAU)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.

<i>Galianthe elegans</i> E.L.Cabral	Paraná, Brasil, Florentín 47 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe equisetoides</i> (Cham. & Schltl.) E.L. Cabral	Corrientes, Argentina, Florentín 4 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	/
	Corrientes, Argentina, Miguel 44 (CTES)	/	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe eupatorioides</i> (Cham. & Schltl.) E.L.Cabral	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14190 (CTES)	KF737012	KF737054	/
	Argentina, Schinini & Cristóbal 9811 (GB)	/	/	EU543028
<i>Galianthe fastigiata</i> Griseb.	Corrientes, Argentina, Florentín 69 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	Florentin et al. Inéd.
	Misiones, Argentina, Florentín 51 (CTES)	/	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe gertii</i> E.L.Cabral	Paraná, Brasil, Silva 3930 (CTES)	/	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe grandifolia</i> E.L.Cabral	Distrito Federal, Brasil, Queiroz et al. 14015 (CTES)	KF737013	KF737055	/
	Brasil, Viana et al. 5860 (BHCB)	/	/	MZ064103
<i>Galianthe guaranitica</i> (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral	Canindeyú, Paraguay, Martinez s.n. (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe hispidula</i> (A.Rich. ex DC.) E.L. Cabral & Bacigalupo	Misiones, Argentina, Salas 404 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe holmneelsenii</i> Florentín & R.M. Salas	Esmeralda, Ecuador, Holm Nielsen 26059 (AUU)	Florentin et al. Inéd.	/	/
<i>Galianthe krausei</i> (Suess.) E.L. Cabral	Cordillera, Paraguay, De Madrignac & Florentín 804 (CTES)	/	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe lanceifolia</i> E.L.Cabral	Goiás, Brasil, Pastore 5311 (CTBS)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe laxa</i> subsp. <i>laxa</i> (Cham. & Schltl.) E.L. Cabral	Sambaqui, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil, Florentin, & Nuñez Florentín 73 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	/
	La Cruz, San Martín, Corrientes, Argentina, Miguel 31 (CTES)	/	/	Florentin et al. Inéd.
	Capioví, Libertador General San Martín, Misiones, Argentina, Florentín 55 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	/
<i>Galianthe laxa</i> subsp. <i>paraguariensis</i> (Chodat & Hassl.) E.L. Cabral	Piribebuy, Paraguari, Paraguay, De Madrignac & Florentín 645 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe linearifolia</i> E.L.Cabral	Alto Paraná, Paraguay, Vera 2660 (FCQ)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe longifolia</i> (Standl.) E.L. Cabral	Paraná, Brasil, Cordeiro 1969 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe longisepala</i> E.L.Cabral	Brasilia DF, Brasil, Machado 4708 (CEN)	/	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe matogrossiana</i> E.L.Cabral	Mato Grosso do Sul, Brasil, Goncalves 01 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.

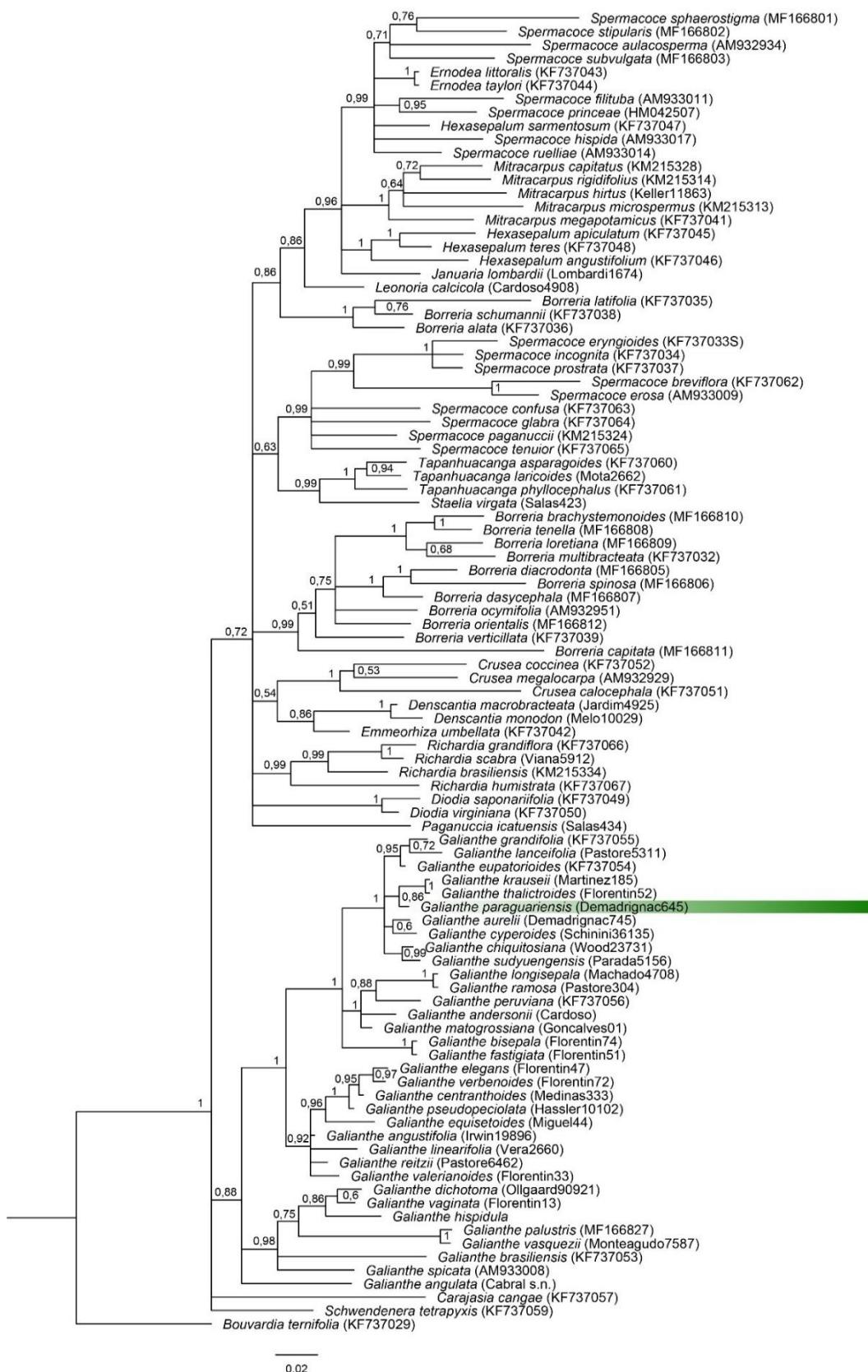
<i>Galianthe palustris</i> (Cham. & Schltdl.) Cabaña Fader & E.L.Cabral	Santa Catarina, Brasil, Verdi et al. 1905 (CTES)	MF166824	MF166826	/
	Misiones, Argentina, Miguel et al. 19 (CTES)	/	MF166827	MZ064104
<i>Galianthe parvula</i> E.L.Cabral	Amambay, Paraguay, Hassler 10082 (G)	/	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe peruviana</i> (Pers.) E.L.Cabral	Minas Gerais, Brasil, Salas 417 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	/	/
	Minas Gerais, Brasil, Salas et al. 408 (BHCB, CTES)	/	KF737056	/
	Minas Gerais, Brasil, Salas et al. 413 (CTES, HUEFS)	/	/	MZ064105
<i>Galianthe pseudopeciolata</i> E.L.Cabral	Amambay, Paraguay, Rojas & Hassler 10102 (NY)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe ramosa</i> E.L.Cabral	Brasilia DF, Brasil, Pastore 304 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe reitzii</i> E.L.Cabral	Santa Catarina, Brasil, Pastore 6462 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe spicata</i> (Miq.) Cabaña Fader & Dessein	Guayana Francesa, Anderson et al. 1961 (GB)	/	AM933008	EU543027
<i>Galianthe suduyungensis</i> E.L.Cabral	Santa Cruz, Bolivia, Parada 5156 (LPB)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe thalictroides</i> (K. Schum.) E.L.Cabral	Misiones, Argentina, Florentín 52 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe vaginata</i> E.L. Cabral & Bacigalupo	São Paulo, Brasil, Florentín 13 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe valerianoides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L. Cabral	Santa Catarina, Argentina, Florentín 33 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	/
	Misiones, Argentina, Miguel 16 (CTES)	/	/	Florentin et al. Inéd.
<i>Galianthe vasquezii</i> R.M. Salas & Florentín	Oxapampa, Perú, Monteagudo 7587 (HOXA)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	/
<i>Galianthe verbenoides</i> (Cham. & Schltdl.) Griseb.	Santa Catarina, Brasil, Florentín 72 (CTES)	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.	Florentin et al. Inéd.
<i>Hexasepalum angustifolium</i> Bartl. ex DC.	México, Rzedowski et al. 17792 (MEXU)	KF737004	KF737046	/
<i>Hexasepalum apiculatum</i> (Willd.) Delprete & J.H.Kirkbr.	Bahia, Brasil, Queiroz et al. 13727 (CTES)	KF737003	KF737045	/
<i>Hexasepalum sarmentosum</i> (Sw.) Delprete & J.H.Kirkbr.	Camerún, Dessein et al. 1521 (BR)	KF737005	KF737047	/
	Guayana Francesa, Andersson et al. 2071 (GB)	/	/	AF0027621
<i>Hexasepalum teres</i> (Walter) J.H.Kirkbr.	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14089 (CTES)	KF737006	KF737048	/

<i>Januaria lombardii</i> R.M.Salas & Nuñez Florentin	Januaria, Minas Gerais, Brasil, <i>Lombardi & Salino</i> 1674 (BHCB)	OP921300	OP902588	/
<i>Leonoria calcicola</i> (R.M.Salas & E.L.Cabral) Nuñez Florentin & R.M.Salas	Coribe, Descoberto, Bahía, Brasil, <i>Cardoso</i> 4908 (CTES)	PP567246	PP558277	PP558282
<i>Micrasepalum eritrichoides</i> (C. Wright ex Griseb.) Urb.	Cuba, León 12997 (US)	MZ064088	/	MZ064106
<i>Micrasepalum haitiense</i> Urb. & Ekman	República Dominicana, <i>Liogier</i> 14859 (US)	MZ064089	/	/
<i>Mitracarpus capitatus</i> Lozada-Pérez & Borhidi	Ochoterena 543 (BR)	KM215366	KM215328	KM215470
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Brasil, Souza 1228 (HUEFS)	KM215374	/	/
	Argentina, <i>Keller</i> 11863 (CTES)	/	MZ064084	MZ064107
<i>Mitracarpus megapotamicus</i> (Spreng.) Kuntze	Beck 26027 (LPB)	KM215361	/	/
	Corrientes, Argentina, Salas & Cabaña 399 (CTES)	/	KF737041	/
	Bueno 2617 (HAS)	/	/	KM215465
<i>Mitracarpus microspermus</i> K.Schum.	Brasil, Queiroz 14122 (HUEFS)	KM215351	KM215313	/
	Guyana, Jansen-Jacobs et al. 4785 (GB)	/	/	EU543044
<i>Mitracarpus rigidifolius</i> Standl.	Brasil, Souza 911 (HUEFS)	KM215352	KM215314	/
	Brasil, Salas et al. 452 (CTES, HUEFS)	/	/	MZ064108
<i>Mitracarpus robustus</i> E.B.Souza & E.L.Cabral	Brasil, Salas 410 (CTES, HUEFS)	/	/	MZ064109
<i>Paganuccia icatuensis</i> R.M.Salas	Bahia, Brasil, Salas et al. 434 (BR, CTES, K, MO, NY, SI)	MZ703642	MZ703643	/
<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes	Brasil, Souza 966 (HUEFS)	KM215369	KM215334	KM215474
<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltl.) Steud.	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14055 (CTES, HUEFS)	KF737027	KF737066	/
	Brasil, Souza 967 (HUEFS)	/	/	KM215475
<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltl.) Steud.	Misiones, Argentina, Cabaña & Salas 17 (CTES)	KF737028	KF737067	/
<i>Richardia scabra</i> L.	Minas Gerais, Brasil, Lombardi et al. 3771 (CTES)	MZ064091	/	/
	Minas Gerais, Brasil, Viana et al. 5912 (CTES)	/	MZ064086	/

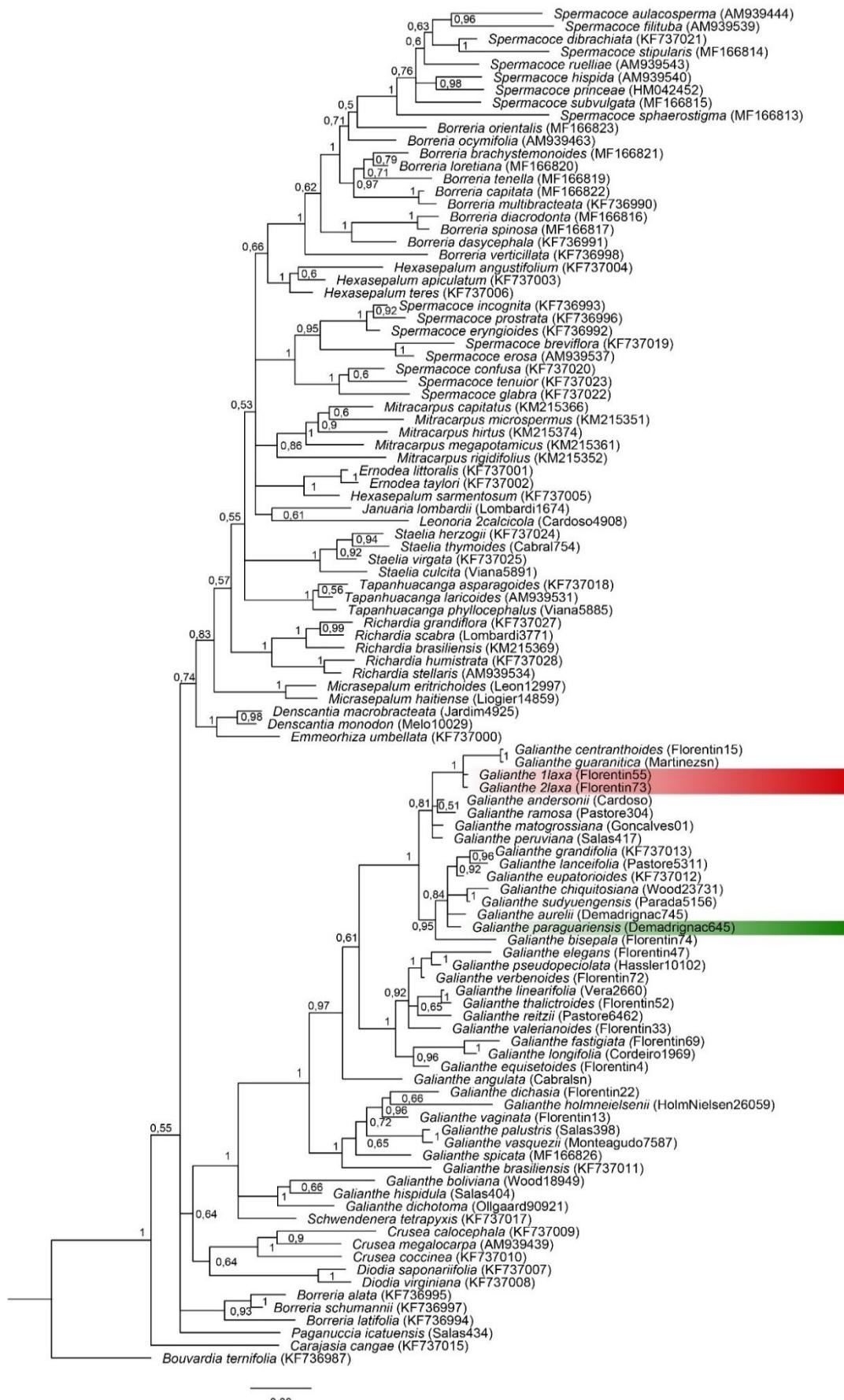
	Goiás, Brasil, Fonseca et al. 4078 (CTES)	/	/	MZ064112
<i>Richardia stellaris</i> (Cham. & Schltl.) Steud.	Australia, Egeröd 85343 (GB)	AM939534	/	EU543068
<i>Tapanhuacanga asparagooides</i> (Mart. ex Mart. & Zucc.) P.L.R. Moraes	Brasil, Salas et al. 411 (CTES, HUEFS)	KF737018	KF737060	/
	Brasil, Bahia, Harley et al. 20077 (AAU)	/	/	AF003611
<i>Tapanhuacanga laricoides</i> (Mart. ex Mart. & Zucc.) P.L.R. Moraes	Brasil, Andersson et al. 35750 (UPS)	AM939531	/	/
	Minas Gerais, Brasil, Mota 2662 (BHCB)	/	MZ064085	MZ064110
<i>Tapanhuacanga phyllocephala</i> (K. Schum.) P.L.R. Moraes	Brasil, Minas Gerais, Brasil, Viana 5885 (BHCB)	MZ064090	/	MZ064111
	Queiroz et al. 14016 (CTES)	/	KF737061	/
<i>Schwendenera tetrapyxix</i> K.Schum.	Paraná, Brasil, Marques et al. 83 (CTES)	KF737017	KF737059	/
<i>Spermacoce breviflora</i> F.Muell ex Benth.	Northern Territory, Australia, Harwood 1070 (BR)	KF737019	KF737062	/
<i>Spermacoce confusa</i> Rendle	Oaxaca, México, Ochoterena et al. 552 (CTES)	KF737020	KF737063	/
	Colombia, Andersson et al. 2074 (GB)	/	/	AF003619
<i>Spermacoce dibrachiata</i> Oliv.	Zambia, Dessein et al. 626 (BR)	KF737021	/	/
<i>Spermacoce erosa</i> Harwood	Australia, Harwood 1148 (BR)	AM939537	AM933009	EU543070
<i>Spermacoce eryngioides</i> (Cham. & Schltl.) Kuntze	Corrientes, Argentina, Salas et al. 378 (CTES)	KF736992	KF737033	/
<i>Spermacoce filituba</i> (K.Schum.) Verdc.	Kenya, Luke 9022 (UPS)	AM939539	AM933011	EU543071
<i>Spermacoce glabra</i> Michx.	Missouri, U.S.A., Taylor 12757 (MO)	KF737022	KF737064	/
<i>Spermacoce hispida</i> L.	Sri Lanka, Wanntorp et al. 2667 (S)	AM939540	AM933017	EU543073
<i>Spermacoce incognita</i> (E.L.Cabral) Delprete	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14049 (CTES)	KF736993	KF737034	/
<i>Spermacoce marginata</i> Benth.	Dessein s.n. (BR)	/	/	KT252880
<i>Spermacoce paganucci</i> E.L.Cabral & Bacigalupo	Brasil, Queiroz 14609 (HUEFS)	/	KM215324	/
<i>Spermacoce princeae</i> (K.Schum.) Verdc.	Kenya, Luke & Luke 8371 (UPS)	HM042452	HM042507	HM042566
<i>Spermacoce prostrata</i> Aubl.	Goiás, Brasil, Queiroz et al. 14083 (CTES)	KF736996	KF737037	/

<i>Spermacoce ruelliae</i> DC.	Gabon, Andersson & Nilsson 2296 (GB)	AM939543	AM933014	EU543074
<i>Spermacoce sphaerostigma</i> (A.Rich.) Oliv.	Zambia, Dessein et al. 555 (BR)	MF166813	MF166801	/
<i>Spermacoce stipularis</i> Dessein	Zambia, Dessein et al. 368 (BR)	MF166814	MF166802	/
<i>Spermacoce subvulgata</i> (K.Schum.) J.G.García	Zambia, Dessein et al. 216 (BR)	MF166815	MF166803	/
<i>Spermacoce tenuior</i> L.	Tabasco, México, Novelo et al. 4160 (MO)	KF737023	KF737065	/
<i>Staelia culcita</i> R.M.Salas & E.L.Cabral	Minas Gerais, Brasil, Viana et al. 5891 (BHCB)	MZ064092	/	MZ064113
<i>Staelia herzogii</i> (S.Moore) R.M.Salas & E.L.Cabral	Santa Cruz, Bolivia, Soto et al. 1053 (CTES, USZ)	KF737024	/	/
<i>Staelia thymoides</i> Cham. & Schltdl.	Misiones, Argentina, Cabral et al. 754 (CTES)	MZ064093	/	/
<i>Staelia virgata</i> (Link ex Roem. & Schult.) K.Schum.	Bahia, Brasil, Salas et al. 423 (CTES)	KF737025	MZ064087	MZ064114
Grupo externo				
<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltdl.	Oaxaca, México, Ochoterena et al. 454 (BR)	KF736987	KF737029	/
	National Botanical Garden, Meise, origin unknown S2928 (BR)	/	/	AF002758

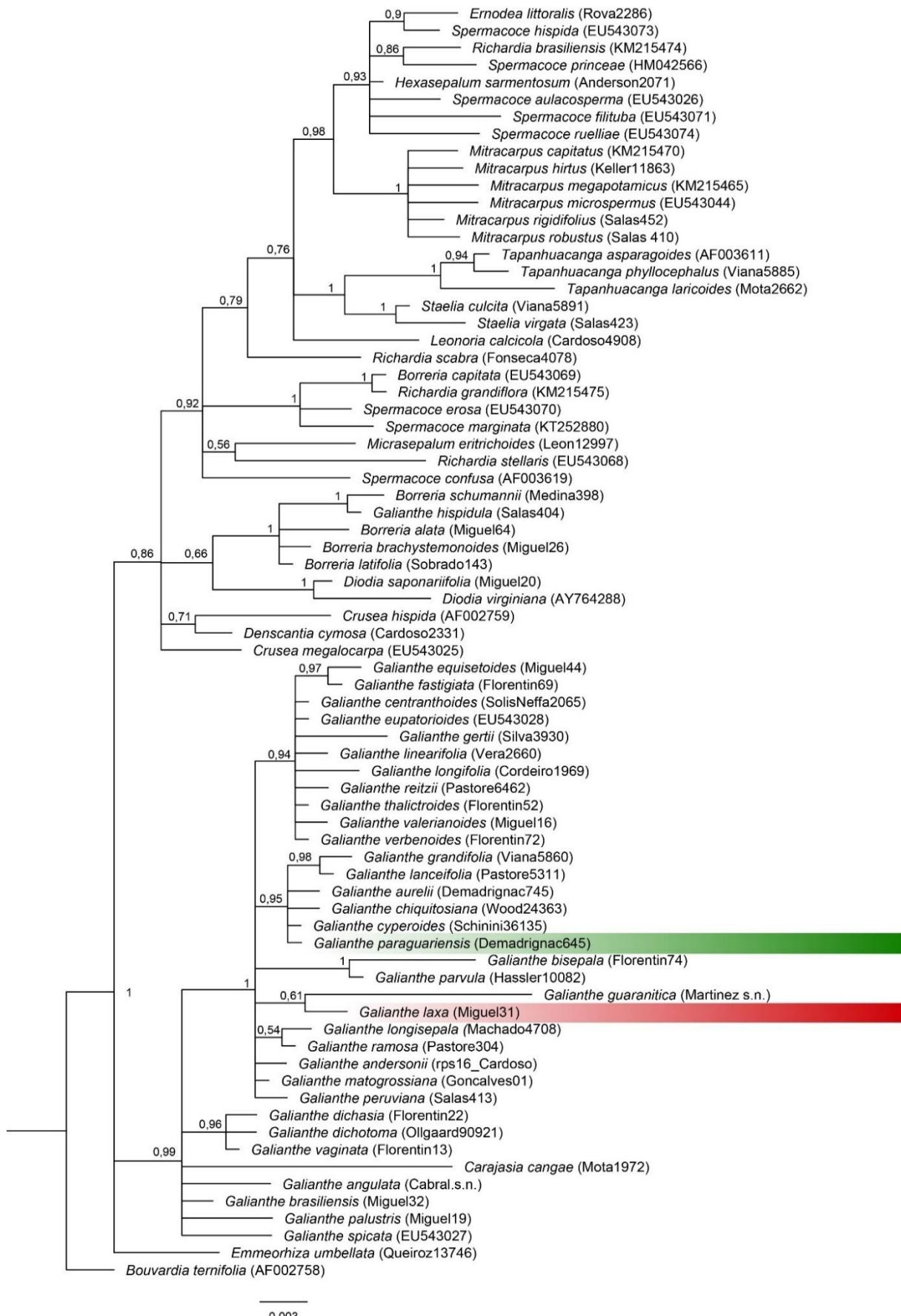
Anexo 6



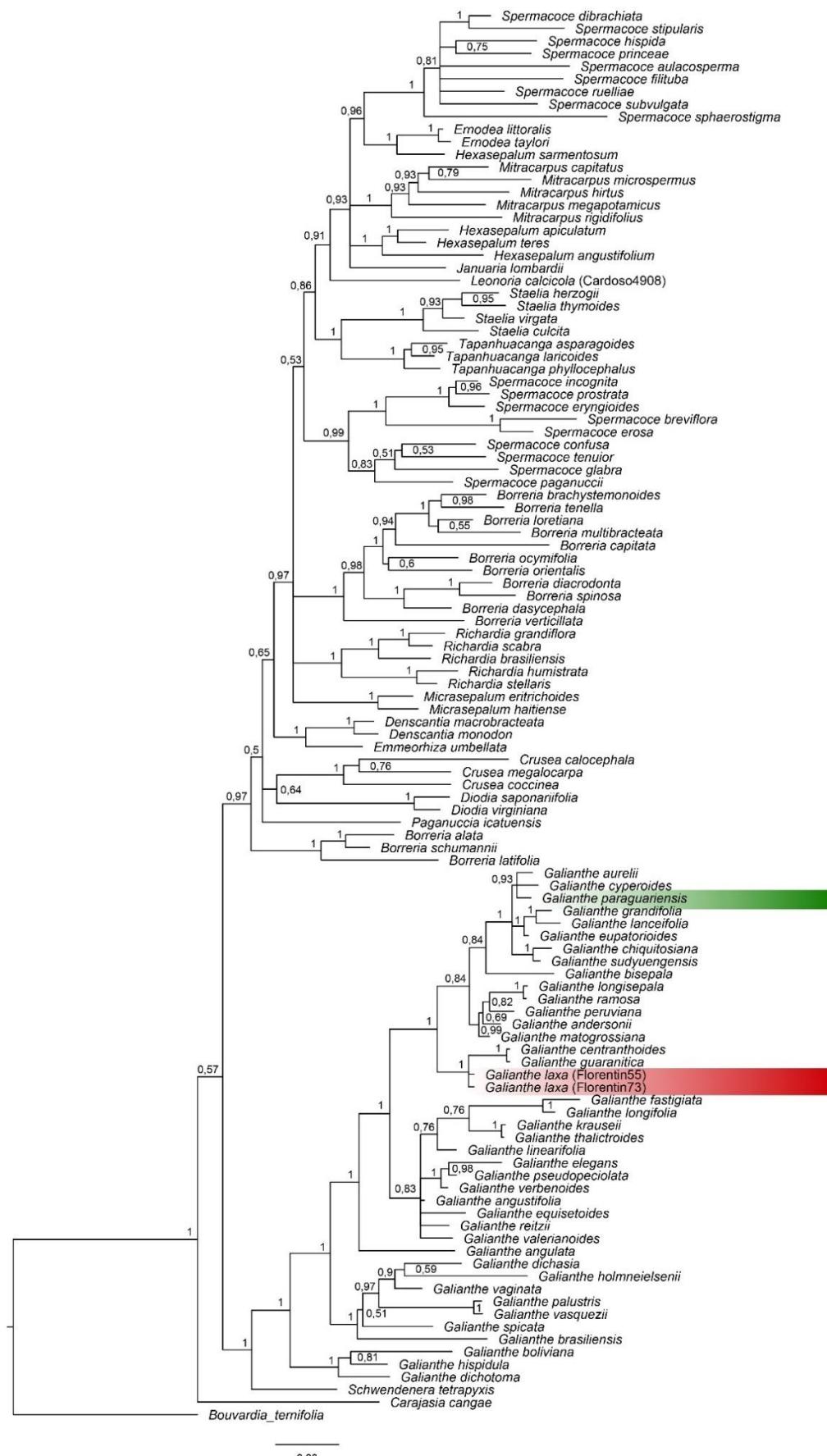
Anexo 6.1. Árbol filogenético de mayor consenso, del clado Spermacoce, obtenido mediante Inferencia Bayesiana, del marcador molecular nuclear **ETS**, mostrando largo de ramas. Se especifican entre paréntesis los números/códigos de GenBank correspondientes a cada ejemplar secuenciado o, en caso de no disponer de dichos códigos y/o ser secuencias inéditas, se indican los Voucher de colecta. Las probabilidades a posteriori (PP) varían de 0 a 1 y se indican numéricamente sobre los nodos.



Anexo 6.2. Árbol filogenético de mayor consenso, del clado Spermacoce, obtenido mediante Inferencia Bayesiana, del marcador molecular nuclear **ITS**, mostrando largo de ramas. Se especifican entre paréntesis los números/códigos de GenBank o los Voucher de colecta. Las probabilidades a posteriori (PP) varían de 0 a 1 y se indican numéricamente sobre los nodos.



Anexo 6.3. Árbol filogenético de mayor consenso, del clado Spermacoce, obtenido mediante Inferencia Bayesiana, a partir del marcador molecular plastidial *rps16*, mostrando largo de ramas. Se especifican entre paréntesis los números/códigos de GenBank o los Voucher de colecta. Las probabilidades a posteriori (PP) varían de 0 a 1 y se indican numéricamente sobre los nodos.



Anexo 6.4. Árbol filogenético de mayor consenso, del clado Spermacoce, obtenido mediante Inferencia Bayesiana, de la combinación de los marcadores nucleares **ITS** y **ETS**, mostrando largo de ramas. Se especifican entre paréntesis los números/códigos de GenBank o los Voucher de colecta. Las probabilidades a posteriori (PP) varían de 0 a 1 y se indican numéricamente sobre los nodos.