



Revisión taxonómica y análisis filogenético de *Pamphalea* Lag. (Asteraceae: Nassauvieae)

Cristina Trujillo Gunino

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas

Área Biología – Subárea Botánica

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Facultad de Ciencias – Universidad de la República

Uruguay, 2017

Título: Revisión taxonómica y análisis filogenético de *Pamphalea* Lag.
(Asteraceae: Nassauvieae)

Autor: Lic. Cristina Trujillo (cristgunino@gmail.com)

Tutores: Dr. Mauricio Bonifacino y Dra. Liliana Katinas

Tribunal: Dra. Ángeles Beri, Dr. Eduardo Marchesi y Dra. Gisela Sancho.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a los curadores de los herbarios CTES, HAS, ICN, LP, MVFA, MVJB, MVM, PACA, PEL y SI, por permitir el acceso a las colecciones. A Rossado, A. por las fotografías de los ejemplares de *Pamphalea* conservados en PEL; y a Platt, F. por el acceso a los especímenes de *Pamphalea* de su colección 2014 que estaban en proceso de ingreso en ICN. Al laboratorio de Botánica de Facultad de Agronomía de UDELAR (Uruguay) y al Laboratorio molecular de la división de plantas vasculares del herbario LP, FCNyM-UNLP (Argentina). En especial a Sancho, G. por enseñarme las técnicas de laboratorio aplicadas en los estudios moleculares; a mi director académico Bonifacino, M. por las correcciones al manuscrito, y por compartir conocimiento y experiencia en las salidas de campo; y a Katinas, L. por asesoramiento. También quisiera agradecer a Pasini, E. por su colaboración en la salida de campo al sur de Brasil, y por sus consejos sobre marcadores moleculares; a Bonifacino, M., González, A. y Valtierra, V. por colecta de materiales vegetativos de Uruguay para estudios moleculares; a Grossi, M.; a las familias Iharlegui, Sancho, Viera y Lanteri.

A mi familia, muchas gracias.

Este posgrado y en particular los viajes regionales no hubieran sido posibles sin el apoyo financiero de la beca de posgrado nacional de la ANII (Agencia nacional de investigación e innovación).

También se recibió financiación de CSIC (Comisión Sectorial de Investigación Científica) por el proyecto de iniciación a la investigación, “Catálogo ampliado de *Baccharis* L. Sección *Caulopterae* DC. en Uruguay y de *Pamphalea* Lag. en Uruguay y Rio Grande Do Sul” (Resp. Valtierra, V. y C. Trujillo); y PEDECIBA (Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas).

RESUMEN

Revisión sistemática del género *Pamphalea* (Asteraceae: Nassauvieae); con abordajes de taxonomía clásica, estudios moleculares y de biogeografía. Se reconocen hasta la fecha 9 especies: *Pamphalea araucariophila*, *Pamphalea bupleurifolia*, *Pamphalea cardaminifolia*, *Pamphalea commersonii*, *Pamphalea heterophylla*, *Pamphalea maxima*, *Pamphalea missionum*, *Pamphalea ramboi* y *Pamphalea smithii*. En este trabajo se propone una nueva especie, *Pamphalea tenuissima*. Todas las especies fueron evaluadas y circunscriptas en base al análisis de los protólogos, estudio del material tipo, de especímenes de herbario y observaciones a campo. Se provee una clave dicotómica para la identificación de las especies, sinonimias, descripciones, distribución geográfica y dibujos. En base a los estudios moleculares se presenta para el género una hipótesis de relaciones filogenéticas y de su historia biogeográfica.

Palabras claves: Asteraceae, Nassauvieae, *Pamphalea*, Sistemática.

ABSTRACT

Systematic review of the genus *Pamphalea* (Asteraceae: Nassauvieae); with classical taxonomic, molecular and biogeographic studies. To date 9 species are recognized: *Pamphalea araucariophila*, *Pamphalea bupleurifolia*, *Pamphalea cardaminifolia*, *Pamphalea commersonii*, *Pamphalea heterophylla*, *Pamphalea maxima*, *Pamphalea missionum*, *Pamphalea ramboi* and *Pamphalea smithii*. In this work a new species is proposed, *Pamphalea tenuissima*. All species were evaluated and circumscribed based on the analysis of the protologues, study of the type material, herbarium specimens and field observations. A dichotomous key for the identification of species, synonymies, descriptions, geographical distribution and drawings are provided. Based on molecular studies, a hypothesis of the phylogenetic relationships among species based on molecular studies and the biogeographic history of the genus are presented.

Keywords: Asteraceae, Nassauvieae, *Pamphalea*, Systematic.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN.....	ii
ABSTRACT	ii
INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y MÉTODOS	3
Tratamiento Taxonómico.....	3
Marcadores moleculares y grupos externos	4
Extracción de ADN, amplificación y secuenciación.....	5
Análisis filogenéticos	6
Análisis biogeográfico.....	7
RESULTADOS	11
Tratamiento Taxonómico	11
Historia taxonómica	11
Clave para la identificación de las especies de <i>Pamphalea</i> Lag	13
<i>Pamphalea araucariophila</i> Cabrera	15
<i>Pamphalea bupleurifolia</i> Less.	22
<i>Pamphalea cardaminifolia</i> Less.	29
<i>Pamphalea commersonii</i> Cass.	35
<i>Pamphalea heterophylla</i> Less.....	41
<i>Pamphalea maxima</i> Less.....	50
<i>Pamphalea missionum</i> Cabrera.....	55
<i>Pamphalea ramboi</i> Cabrera.....	61
<i>Pamphalea smithii</i> Cabrera.....	65
<i>Pamphalea tenuissima</i> sp nov.	73
Análisis filogenético	79
Tratamiento biogeográfico	87
DISCUSIÓN.....	89
CONCLUSIONES	92
LITERATURA CITADA	93
REFERENCIAS WEB	103

INTRODUCCIÓN

Pamphalea Lag. es un género de la subfamilia Mutisioideae, tribu Nassauvieae, endémico del sur de Brasil, Uruguay, este de Paraguay y nordeste de Argentina (Cabrera, 1953; Cabrera, 1959; Mondin y Baptista, 1996; Katinas *et al.*, 2008b). El género se caracteriza por las flores de corolas bilabiadas blancas y papus ausente (Katinas *et al.*, 2008b). De acuerdo con los autores que trabajaron en el género, *Pamphalea* se compone de *P. araucariophila* Cabrera, *P. bupleurifolia* Less., *P. cardaminifolia* Less., *P. commersonii* Cass., *P. heterophylla* Less., *P. maxima* Less., *P. missionum* Cabrera, *P. ramboi* Cabrera y *P. smithii* Cabrera (Cabrera, 1953; Cabrera, 1959; Katinas *et al.*, 2008b). Monge (2010) cita cinco especies para Brasil (*P. araucariophila*, *P. cardaminifolia*, *P. maxima*, *P. ramboi* y *P. smithii*), y no incluye dos especies (*P. heterophylla* y *P. commersonii*) reportadas para el norte de Uruguay, las que habitan ambientes característicos que también están presentes en el sur de Brasil. *Pamphalea* ocupa ambientes de sierras, pastizales, márgenes de bosques de *Araucaria* Juss., prados linderos a cursos de agua y humedales.

Funk *et al.* (2009), basados en filogenias de datos moleculares plastidiales, consideran en un sentido reducido lo que Cabrera en 1977 circunscribió como tribu Mutisieae; en esta clasificación reconocen un clado Mutisioideae compuesto de las tribus Mutisieae, Nassauvieae, y Onoserideae. Siguiendo a Funk *et al.* (2009), *Pamphalea* es uno de los géneros de Nassauvieae, junto con, *Acourtia* D. Don, *Ameghinoa* Speg., *Berylsimpsonia* B.L. Turner, *Burkartia* Crisci, *Calopappus* Meyen, *Cephalopappus* Nees y Mart., *Criscia* Katinas, *Dolichlasium* Lag., *Holocheilus* Cass., *Jungia* L.f., *Leucheria* Lag., *Leunisia* Phil., *Lophopappus* Rusby, *Macrachaenium* Hook.f., *Marticorenia* Crisci, *Moscharia* Ruiz y Pav., *Nassauvia* Comm. ex Juss., *Oxyphyllum* Phil., *Perezia* Lag., *Pleocarphus* D. Don, *Polyachyrus* Lag., *Proustia* Lag., *Triptilion* Ruiz y Pav. y *Trixis* P. Browne.

Los últimos estudios moleculares de la tribu Nassauvieae, que analizaron regiones ITS y trnL-trnF (Katinas *et al.*, 2008a) y diez loci de ADN de cloroplasto (Panero y Funk, 2008), apoyaron la monofilia de la tribu. Con respecto a las relaciones genéricas, en el estudio de la evolución de la

sincefalia en Nassauvieae, *Pamphalea* y *Perezia*, que no presentan agregación de capítulos, resultaron hermanas (Katinas *et al.*, 2008a); también en la filogenia de la subfamilia Mutisioideae, basada en datos combinados de ITS, trnL-trnF y trnL-rpl32 (Pasini *et al.*, 2016).

Katinas y Crisci (2008) realizaron un análisis cladístico y biogeográfico del género y establecieron a la región Paranense, en Brasil, como su posible área de origen. En la actualidad todas las especies están presentes en el distrito de los campos de la provincia Paranense, *Pamphalea smithii* también en el distrito serrano y *P. araucariophila* en el distrito de los pinares; *P. bupleurifolia*, *P. cardaminifolia*, *P. commersonii*, *P. heterophylla* y *P. maxima* en la provincia Pampeana; además *P. bupleurifolia* y *P. heterophylla* se encuentran en la provincia del Espinal (Katinas y Crisci, 2008; Cabrera y Willink, 1980).

Pamphalea es un género interesante por pertenecer a la subfamilia Mutisioideae, uno de los primeros clados en divergir en la historia evolutiva de las Asteraceae (Barreda *et al.*, 2015). Morfológicamente, la ausencia de papus en todas sus cipselas permite separar a *Pamphalea* de la mayoría de los géneros que integran Nassauvieae (excepciones son *Cephalopappus sonchifolius* Nees y Mart., y dos especies de *Moscharia* con algunas cipselas del capítulo sin papus; Katinas *et al.*, 2008b). La ausencia del papus tendría consecuencias en la distribución del género y en la amplitud geográfica que ocupan algunas de sus integrantes (Mondin y Baptista, 1996). Katinas y Crisci (2008) sugieren que la dispersión hidrófila es muy probable, ya que hay una asociación frecuente de *Pamphalea* a márgenes de ríos y arroyos.

El objetivo principal del presente trabajo es presentar la revisión sistemática de *Pamphalea*, para entender las características morfológicas que definen al género y establecer una hipótesis filogenética que aporte al conocimiento de la evolución del mismo en el contexto de la tribu Nassauvieae.

Los objetivos específicos son los siguientes: 1. Elaborar hipótesis de relaciones filogenéticas del género para probar la monofilia del género, y determinar las

relaciones entre las especies y sus límites a partir del uso de datos moleculares. 2. Realizar un estudio taxonómico del género (resolución de sinonimias, elaboración de descripciones detalladas, clave de identificación de especies, determinación de los períodos de floración, mapas de distribución geográfica e ilustraciones de las especies). 3. Elaborar hipótesis de historia biogeográfica del género (a partir del uso de datos moleculares poner a prueba la hipótesis de su área de origen en lo que hoy se conoce como la provincia Paranense).

MATERIALES Y MÉTODOS

Tratamiento taxonómico: se consultaron especímenes depositados en los herbarios (abreviaturas de herbarios siguen a Thiers (2017)): CTES, HAS, ICN, LP, MVFA, MVJB, MVM, PACA, PEL y SI; y se accedió a través de JSTOR a las fotografías de ejemplares depositados en los herbarios HAL, HBR, K, G, P y US, y a las fotos de los tipos nomenclaturales depositados en B destruidos durante la segunda guerra mundial. También se consultó el herbario virtual REFLORE para observar un ejemplar de MBM. Todos los ejemplares citados en material adicional examinado, salvo aquellos indicados con un * (que fueron solo considerados para ampliar información sobre distribución geográfica) fueron medidos y sus valores incorporados en las descripciones morfológicas. Para cada espécimen se observaron y midieron alrededor de 50 caracteres morfológicos vegetativos y 50 reproductivos, registrándose los datos en tablas. A partir del análisis de las mismas se generaron las descripciones de las especies y del género y se elaboró la clave de identificación de las especies. Para la morfología de tricomas se siguió la terminología propuesta por Ramayya (1962) y Freire y Katinas (1995), este último para los tricomas de cipselas. Las mediciones de caracteres vegetativos se realizaron con reglas de precisión 1/2 mm y la de caracteres florales con 1/100 mm. Se hicieron observaciones por medio de una lupa binocular y un microscopio óptico. Los preparados para observación en microscopio óptico fueron no permanentes, hidratados y montados en agua sin tratamientos previos del material o tratados con una solución de NaH al 50% y posterior tinción con safranina o azul de toluidina. Los dibujos de las distintas partes florales se realizaron con cámara

clara anexada a la lupa estereoscópica. A partir de las etiquetas de herbario se registraron datos fenológicos, ecológicos y distribución geográfica, los cuales fueron complementados a partir de la literatura existente y observaciones de material fresco en los ambientes donde las especies ocurren naturalmente, en expediciones al noreste de Argentina (*Prov. Corrientes, Entre Ríos, y Misiones*), sureste de Brasil (*Edo. Rio Grande Do Sul y Santa Catarina*) y Uruguay. Estas salidas de campo permitieron recabar valiosos datos del ambiente donde crece cada especie, registrar características que se pierden al herborizar las plantas como color y forma espacial que adoptan y coleccionar tejido vegetal para extracción de ADN.

Las láminas fueron editadas en Adobe Illustrator y los mapas elaborados en Qgis (<https://qgis.org>).

Marcadores moleculares y grupos externos: la elección de los marcadores moleculares, y de los grupos externos se realizó a partir del relevamiento de antecedentes en la familia y en particular en la subfamilia Mutisioideae y la tribu Nassauvieae (Bayer *et al.*, 2002; Funk *et al.*, 2009; Funk *et al.*, 2014; Katinas *et al.*, 2008a; Kim *et al.*, 2002; Luebert *et al.*, 2009; Panero y Funk, 2002; Panero y Funk, 2008; Pasini *et al.*, 2016; Simpson *et al.*, 2009).

Se experimentó con los marcadores nucleares ITS y ETS y los plastidiales trnL-trnF, trnH-psb-A, rpl32-trnL y matK (Baldwin y Markos, 1998; Bayer *et al.*, 2002; Johnson y Soltis, 1994; Sang *et al.*, 1997; Taberlet *et al.*, 1991, Tate y Simpson, 2003; Timme *et al.*, 2007, White *et al.*, 1990). Debido a que no se obtuvieron resultados positivos en todas las especies del género, y por la ausencia de secuencias de varios de los marcadores para especies integrantes de los grupos externos, la respuesta a las preguntas sobre filogenia y biogeografía, en esta primera etapa, se buscaron a partir de información proveniente de ITS y trnL-trnF. En la Tabla 1, para estos dos marcadores se registran las secuencias de los cebadores utilizados en las amplificaciones.

Tabla 1. Cebadores de ITS y trnL-trnF (Ca $\pm$: Tamaño esperado aprox. del marcador molecular).

MARCADOR	LOCUS	CEBADOR		SECUENCIA	
Nuclear Ca $\pm$ 700bp	ITS	ITS-1	Forward	5'-TCC GTA GGT GAA CCT GCG G-3'	White <i>et al.</i> , 1990
		ITS-5	Forward	5'-GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3'	
		ITS-4	Reverse	5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3'	
Plastidial Ca $\pm$ 800bp	trnL-trnF	trnL exon1	Forward	5'-CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG-3'	Taberlet <i>et al.</i> , 1991
		trnF	Reverse	5'-ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG-3'	

Extracción de ADN, amplificación y secuenciación: las hojas colectadas para estos estudios se conservaron en silica gel, se trabajó con un total de 20 muestras que corresponden a especies de *Pamphalea* y una de *Perezia*. Las extracciones y amplificaciones se realizaron en el Laboratorio molecular de la división de plantas vasculares del herbario LP, FCNyM-UNLP, Argentina. Para extracción y purificación de moléculas de ADN genómico se molió el material a consistencia polvo en morteros de porcelana y se utilizó el Kit SCO6 Puro Plant DNA (PB-L Productos Bio-Lógicos) o la extracción con CTAB (Doyle y Doyle, 1990). Los componentes de las mezclas de reacción para las amplificaciones fueron H₂O (cantidad necesaria para un volumen total de 25 μ l, depende del volumen de los otros reactivos), Buffer 10X PCR MgCl₂ (2,5 μ l), DNTP (2,5 μ l), cebadores Forward (1,5-2 μ l) y Reverse (1,5-2 μ l), MgCl (1,5 μ l), BSA (0,5-1 μ l), en casos excepcionales DMSO (0,5 μ l), Taq polimerasa (0,2-0,4 μ l) y DNA (1-3 μ l); para las PCR (reacciones en cadena de la polimerasa) se usó un termociclador programado según los requerimientos de cada corrida. Las temperaturas de pegado de los cebadores fueron, en ITS (48°C, 50°C y 51°C) y en trnL-trnF (52°C).

Para verificar la presencia de ADN en los productos de extracción y purificación del mismo, así como los productos de las PCR, se realizaron electroforesis en gel de agarosa, con gel green para visualizar las bandas en el transiluminador de luz azul. El ADN y los fragmentos de ADN obtenidos mediante amplificación por PCR se conservaron en frío, estos últimos fueron purificados con el Kit SAO4 Puro Clean up (PB-L Productos Bio-Lógicos) y en algún caso desde el

gel con el Kit SA0201 (PB-L Productos Bio-Lógicos); las muestras de amplificación purificadas y sus respectivos cebadores fueron enviadas a secuenciar a la empresa MacroGen Inc., preparadas según las especificaciones del servicio Standar-seq single.

Análisis filogenéticos: los productos de secuenciación de buena calidad fueron alineados en función de sus homologías en Bioedit 7.2.5 (Hall, 1999). Se obtuvo el contig entre forward y reverse de cada muestra y luego la matriz para cada marcador molecular. Las secuencias de los taxones de los grupos externos son de la base de NCBI GenBank, estos y sus respectivos números de acceso se muestran en la tabla 2. La matriz de secuencias de ITS incluyó 50 taxas y 798 caracteres, y la de trnL-trnF 49 taxas y 992 caracteres.

Para realizar inferencias sobre las relaciones evolutivas de las especies, las matrices de secuencias fueron tratadas bajo distintos métodos de reconstrucción filogenética. Específicamente se usaron tres métodos de búsquedas de árboles basados en criterios de optimización, Máxima Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI). El método de MP fue evaluado en TNT (Goloboff *et al.*, 2008), se especificaron 1000 réplicas y se utilizó el algoritmo TBR (tree bisection reconnection), se obtuvo el CI (índice de consistencia) y el RI (índice de retención) y el apoyo estadístico de los árboles obtenidos con el test de Bootstrap (Felsenstein, 1985). Con JModelTest 2.1.10 (Darriba *et al.*, 2012; Guindon y Gascuel, 2003) se evaluó el modelo evolutivo de sustitución de nucleótidos que se ajustaba al set de datos de ambos marcadores moleculares; paso previo a realizar búsquedas con los métodos máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. En estos análisis el grado de ajuste de un modelo de sustitución a los datos se calculó mediante la función de verosimilitud y la opción Best, el mejor árbol de los algoritmos de reordenación de árboles, NNI (Nearest neighbour interchange) y SPR (Subtree pruning and regrafting); y la bondad de ajuste, en este caso de 24 modelos, fue a través de los criterios, AIC_c (Corrected Akaike Information Criterion) y BIC (Bayesian Information Criterion). Las estimaciones filogenéticas a través de ML se realizaron en MEGA7, considerando los modelos evolutivos obtenidos y el algoritmo SPR. El método de BI fue aplicado en MrBayes 3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012), se corrió 1 millón de generaciones.

Estos análisis filogenéticos se realizaron con la matriz de secuencias de ITS y con la de secuencias de trnL-trnF por separado, y con ambos sets de datos combinados en una única matriz. Para lo cual previamente se evaluó la congruencia entre los dos conjuntos de datos con la prueba ILD (Incongruence Length Difference Test) (Farris *et al.*, 1994), bajo el criterio de parsimonia, en una búsqueda heurística de 1000 réplicas, en PAUP 4.0a152 (Swofford, 2002). En todos los análisis los gaps fueron tratados como “missing data”.

Análisis biogeográfico: a partir de la filogenia obtenida con MP en TNT, con 43 taxas, y utilizando DIVA (Dispersal-vicariance analysis) (Ronquist, 1996, 1997), se intento reconstruir la historia biogeográfica que lleva a la distribución actual del género. Para el estudio se consideraron las provincias biogeográficas de Cabrera y Willink (1980). En la tabla 2 se muestra que provincias ocupa cada especie considerada (Apodaca *et al.*, 2015; Katinas, 2012; Moreira-Muñoz *et al.*, 2012; Zuloaga *et al.*, 2008, 2014, 2015), para *Pamphalea* se complementa con información del presente trabajo.

Tabla 2. Datos de las muestras utilizadas en los análisis filogenéticos (1 a 34: Nassauvieae, 35 a 45: Mutisieae, 46 y 47: Onoserideae y 48 a 50: Barnadesioideae; *especímenes muestreados en el presente trabajo.); y provincias biogeográficas ocupadas por las especies consideradas en el análisis de biogeografía histórica (A: Altoandina, B: Chaqueña, C: Desierto, D: del Espinal, E: del Monte, F: Pampeana, G: Paranense, H: Patagónica, I: Prepuneña, J: Puneña, y K: Subantártica).

	ESPECIE	VOUCHER	NÚMERO DE ACCESO		PROVINCIAS		
			GenBank		BIOGEOGRÁFICAS		
			ITS	trnL-trnF			
1	* <i>Pamphalea araucariophila</i>	Pasini <i>et al.</i> 1092, Brasil			Pampeana, Paranense		FG
2	<i>Pamphalea bupleurifolia</i>	Bonifacino 1257, Uruguay	EF530257	EF530303	Del Espinal, Pampeana, Paranense		DFG
3	* <i>Pamphalea cardaminifolia</i>	Pasini <i>et al.</i> 1040, Brasil			Pampeana, Paranense		FG
4	* <i>Pamphalea commersonii</i>	González s.n. MVFA,			Pampeana, Paranense		FG

					Uruguay	
5	<i>*Pamphalea heterophylla</i>	Trujillo et al. 10, Argentina			Del Espinal, Pampeana, Paranense	DFG
6	<i>Pamphalea heterophylla</i>	Bonifacino 1222, Uruguay	EF530248	EF530294	Del Espinal, Pampeana, Paranense	DFG
7	<i>*Pamphalea maxima</i>	Trujillo et al. 45, Uruguay			Pampeana, Paranense	FG
8	<i>*Pamphalea missionum</i>	Trujillo et al. 1, Argentina			Paranense	G
9	<i>*Pamphalea ramboi</i>	Pasini et al. 1065, Brasil			Paranense	G
10	<i>*Pamphalea smithii</i>	Pasini et al. 1039, Brasil			Paranense	G
11	<i>*Pamphalea tenuissima</i>	Pasini et al. 1076, Brasil			Paranense	G
12	<i>*Perezia multiflora sonchifolia</i> ssp	González s.n. MVFA, Uruguay			Pampeana	F
13	<i>Perezia multiflora sonchifolia</i> ssp	Bonifacino 1219, Uruguay	EF530249	EF530295	Pampeana	F
14	<i>Perezia pilifera</i>	Bonifacino 1442, Argentina	EF530225	EF530271	Altoandina, Subantártica	AK
15	<i>Perezia poeppigii</i>	Bonifacino 1493, Argentina	EF530243	EF530289	Altoandina	A
16	<i>Perezia pungens</i> 1	Bonifacino 1647, Argentina	EF530238	EF530284	Altoandina, Chaqueña, Puneña	ABJ
17	<i>Perezia pungens</i> 2	Bonifacino 1501, Argentina	EF530239	EF530285	Altoandina, Chaqueña, Puneña	ABJ
18	<i>Nassauvia argyrophylla</i>	Bonifacino 384, Argentina	EF530246	EF530292	Altoandina	A
19	<i>Nassauvia axillaris</i>	Bonifacino	EF530232	EF530278	Altoandina, Patagónica	AH

		1610, Argentina				
20	<i>Nassauvia revoluta</i>	Bonifacino 527, Argentina	EF530253	EF530299	Altoandina	A
21	<i>Nassauvia ulicina</i>	Bonifacino 802, Argentina	EF530245	EF530291	Patagónica	H
22	<i>Triptilion capillatum</i>	Bonifacino 1336, Chile	EF530222	EF530268	Altoandina	A
23	<i>Proustia cuneifolia</i> var <i>mendocina</i>	Bonifacino 1547, Argentina	EF530244	EF530290	Altoandina	A
24	<i>Moscharia pinnatifida</i>	Bonifacino 1321, Chile	EF530218	EF530264		
25	<i>Moscharia solbrigii</i>	Bonifacino 1368, Chile	EF530260	EF530306		
26	<i>Polyachyrus gayi</i>	Bonifacino 1367, Chile	EF530220	EF530266		
27	<i>Polyachyrus fuscus</i>	Bonifacino 1380, Chile	EF530263	EF530309		
28	<i>Leucheria rosea</i>	Bonifacino 1322, Chile	EF530254	EF530300	Altoandina	A
29	<i>Leucheria salina</i> ssp <i>salina</i>	Bonifacino 1557, Argentina	EF530236	EF530282	Altoandina	A
30	<i>Oxyphyllum ulicinum</i>	Luebert y Garcia 2722, Chile	EU729343	EU729339	Desierto	C
31	<i>Ameghinoa patagonica</i>	Bonifacino 448, Argentina	EF530223	EF530269	Patagónica	H
32	<i>Dolichlasium lagascae</i>	Bonifacino 1635, Argentina	EF530259	EF530305	Altoandina	A
33	<i>Jungia floribunda</i>	Bonifacino 1306, Uruguay	EF530233	EF530279		
34	<i>Holocheilus brasiliensis</i>	Bonifacino 1203, Uruguay	EF530247	EF530293	del Espinal, Pampeana, Paranense	DFG
35	<i>Oriastrum achenohirsutum</i>	Bonifacino 1644, Argentina	EF530258	EF530304	Altoandina	A

36	<i>Chaetanthera microphylla</i> var <i>microphylla</i>	Bonifacino 1328, Chile	EF530240	EF530286	Patagónica	H
37	<i>Oriastrum acerosum</i> var <i>acerosum</i>	Bonifacino 1323, Chile	EF530229	EF530275	Altoandina	A
38	<i>Brachyclados lycioides</i>	Bonifacino 800, Argentina	EF530224	EF530270	Del Monte, Patagónica	EH
39	<i>Trichocline catharinensis</i>	Pasini 915, Brasil	KX349388	KX349389	Pampeana, Paranense	FG
40	<i>Trichocline humilis</i>	Ferreira 845, Brasil	KX349394	KX349395	Pampeana	F
41	<i>Mutisia coccinea</i>	Pasini 933, Brasil	KX349380	KX349381	Chaqueña, Pampeana, Paranense	BFG
42	<i>Mutisia kurtzii</i> var <i>kurtzii</i>	Bonifacino 1535, Argentina	EF530235	EF530281	Prepuneña, Puneña	IJ
43	<i>Mutisia linifolia</i>	Bonifacino 1643, Argentina	EF530252	EF530298	Altoandina	A
44	<i>Mutisia speciosa</i>	Pasini 924, Brasil	KX349382	KX349383	Paranaense	G
45	<i>Pachylaena atriplicifolia</i>	Bonifacino 1602, Argentina	EF530250	EF530296	Altoandina, Puneña	AJ
46	<i>Plazia daphnoides</i>	Bonifacino 1470, Argentina	EF530226	EF530272		
47	<i>Urmenetea atacamensis</i>	Bonifacino 1500, Argentina	EF530231	EF530277		
48	<i>Chuquiraga avellanadae</i>	Bonifacino 1616, Argentina	EF530230	EF530276	Patagónica	H
49	<i>Doniophyton anomalum</i>	Bonifacino 773, Argentina	EF530256	EF530302	Altoandina Patagónica	y AH
50	<i>Dusenella patagonica</i>	Bonifacino 437, Argentina	EF530227	EF530273	Patagónica	H

RESULTADOS

Tratamiento taxonómico

Historia taxonómica

Lagasca (1811) describió el género, con el nombre “*Panphalea*” con “n” y lo ubicó dentro de la “subfamilia” Chaenanthophorae sect. I.

Posteriormente, Candolle (1812) agrupó los géneros con corolas bilabiadas en la “subfamilia” Labiatiflorae y ubicó a *Pamphalea* en la sect. III, y cambió la ortografía del nombre al sugerir el uso de *Pamphalea*.

Cassini (1819) describió la especie *Pamphalea commersonii* y ubicó a la misma en la tribu Nassauvieae.

Posteriormente, Lessing (1830) describió las especies *Pamphalea bupleurifolia*, *P. heterophylla*, *P. maxima* y *P. cardaminifolia*, y ubicó a las mismas en la tribu Nassauvieae, subtribu Trixideae.

En diferente sistema de clasificación, Hoffmann (1894) considero al género dentro de la tribu Mutisieae, subtribu Nassauvinae.

Fielding y Gardner (1844) describieron a *Pamphalea tweedii*, posteriormente sinonimizada bajo *P. heterophylla* (Cabrera *et al.*, 2000).

Cabrera (1953) describió las especies *Pamphalea araucariophila*, *P. missionum* y *P. ramboi*. En 1954, el mismo autor describió *P. smithii*. Merxmüller (1954) describió *P. ramboi* var. *scaposa*, recientemente sinonimizada bajo *P. ramboi* (Platt *et al.*, 2016). Cabrera ubicó a la tribu Mutisieae dentro de la subfamilia Cichorioideae y la dividió en cuatro subtribus, Barnadesiinae, Gochnatiinae, Mutisiinae y Nassauviinae, manteniendo a *Pamphalea* dentro de ésta última (Cabrera, 1961, 1977).

Cabrera (1953) realizó el único tratamiento hasta la fecha del género en su totalidad, con descripciones breves de las especies en las que enfatiza los

caracteres foliares. Arechavaleta (1906) y Trujillo *et al.* (2014) presentaron tratamientos parciales del género.

***Pamphalea* Lag.** Amen. Nat. Españ. 1: 34. 1811. Tipo: *Pamphalea commersonii* Cass.

Hierbas anuales o perennes, con rizoma o xilopodio. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, pecioladas o sésiles, amplexicaules o semiamplexicaules, venación pinnatinervada o palmatinervada, enteras o divididas; hojas superiores alternas, sésiles, amplexicaules o semiamplexicaules. Capitulescencias laxas, corimbiformes o paniculiformes, ocasionalmente capítulos solitarios en las plantas pequeñas, capítulos pedunculados; bractéolas enteras, ápice agudo, escariosas. Involucro acampanado o cilíndrico; filarios dispuestos en una o dos series subiguales, rígidos, con el margen anchamente escarioso, estomas presentes. Receptáculo plano o convexo, alveolado a levemente alveolado, glabro o con tricomas glandulares, desnudo. Flores isomorfas, hermafroditas, corolas blancas, bilabiadas, con tricomas glandulares presentes principalmente en el tubo (biseriados vesiculares subtipo beta), labio abaxial blanco, 3-dentado, dientes hasta 0,2 mm de largo, labio adaxial blanco o amarillo, 2-dentado, dientes hasta 0,2 mm de largo o rasgado profundo entre dientes. Anteras dorsifijas, sagitadas, con apéndice conectival elíptico u ovado, agudo, color marrón a negro, epidermis de tecas amarilla, polen blanco, anteropodio cilíndrico. Estilo bífido, de ramas truncadas, provistas de corona apical de papilas colectoras, disco nectarífero de base pentámera. Cipselas obovoides, elipsoides, con tricomas no glandulares gemelos, a veces tricomas glandulares presentes, a veces glabras, costillas 4 a 6, carpopodio simétrico; papus ausente. (Fig 1).

Nota: El género fue escrito a lo largo de la historia de dos formas, "*Panphalea*" con "n" o "*Pamphalea*" con "m". Katinas (1995) y Katinas *et al.* (2008b), proponen utilizar la forma original "*Panphalea*" según fuera descripta por Lagasca (1811), mientras que Platt *et al.* (2016) mantener la corrección ortográfica realizada por de Candolle (1812), porque está en conformidad con el Art. 60.1 del Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas Melbourne-Código. "*Pamphalea*" es una palabra

compuesta formada por la unión de las raíces griegas “pan” y “phalos” donde la consonante dental “n” en yuxtaposición se convierte en el labial “m” (Platt *et al.* 2016). En el presente trabajo se sigue la forma “*Pamphalea*”.

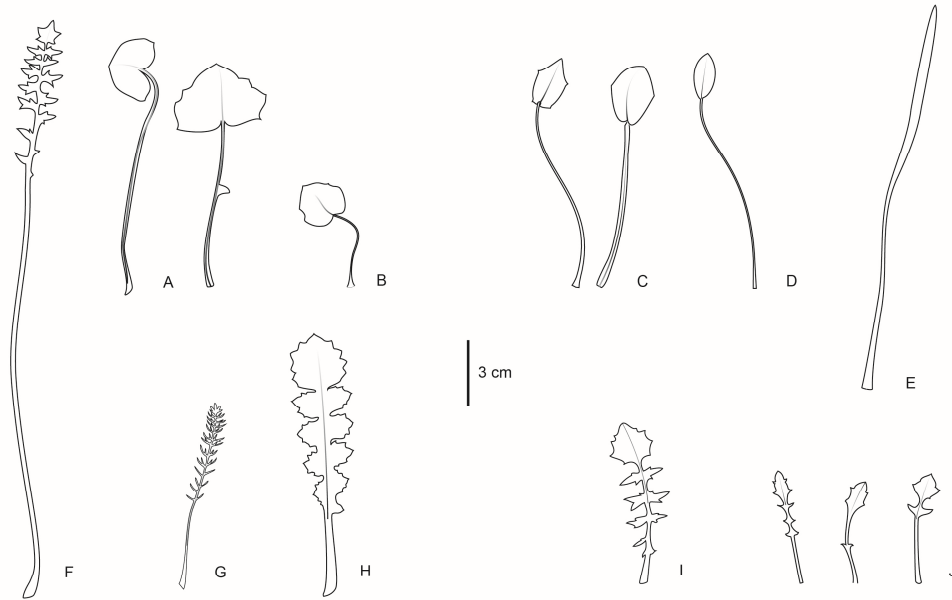


Fig. 1. Hojas inferiores de la roseta en *Pamphalea*. **A, B, C y D:** hojas inferiores ovadas a orbiculares o anchamente obovadas, con pecíolo de margen entero a 1-lobado. **E:** hojas inferiores angostamente obovadas a lineares, sésiles. **F, G, H, I y J:** hojas de margen lirado-pinnadas. (A: de *P. araucariophila*, Pasini *et al.* 1094 MVFA. B: de *P. commersonii*, Berro 683 MVFA. C: de *P. ramboi*, Pasini *et al.* 1056 MVFA. D: de *P. smithii*, Pasini *et al.* 1039. E: de *P. bupleurifolia*, Izaguirre 21057 MVFA. F: de *P. cardaminifolia*, Pasini *et al.* 1040 MVFA. G: de *P. tenuissima*, Pasini *et al.* 1078 MVFA. H: de *P. maxima*, Bonifacino *et al.* 4052 MVFA. I: de *P. missionum*, Trujillo *et al.* 2 MVFA. J: de *P. heterophylla*, Bonifacino y Sytsma 833 MVFA).

Clave para la identificación de las especies de *Pamphalea* Lag.

1a. Hojas inferiores ovadas a orbiculares o anchamente obovadas, con pecíolo de margen entero a 1-lobado, raramente hojas de margen lirado-pinnatisectas, con hasta 3 pares de lobos laterales

2a. Hojas inferiores anchamente ovadas a orbiculares o de lobo apical anchamente ovado a orbicular; involucros de 5 a 8 filarios

3a. Tallos provistos de base tuberosa (xilopodio presente); hojas inferiores con pecíolo de margen entero; hojas superiores angostamente ovadas, elípticas, margen enteros a 2-dentados en base.....***P. commersonii***

3b. Tallos sin base tuberosa (xilopodio ausente), a veces rizoma presente; hojas inferiores con pecíolo de margen entero a 1-lobado, raro lirado-pinnatisectas con hasta 3 pares de lobos laterales; hojas superiores anchamente ovadas, frecuentemente ovadas a obovadas con constricción de lámina y base ensanchada, cordada, margen dentado a dentado en base.....***P. araucariophila***

2b. Hojas inferiores ovadas a obovadas, elípticas; involucros de 10 a 13 filarios

4a. Pecíolo de hojas inferiores frecuentemente con expansión alada, base de la lámina comúnmente cordada, margen entero a 2-4 dentado..... ***P. ramboi***

4b. Pecíolo de hojas inferiores sin expansión alada, base de la lámina frecuentemente aguda a obtusa, comúnmente asimétrica, margen entero, rara vez 2-dentado..... ***P. smithii***

1b. Hojas inferiores angostamente obovadas a lineares sésiles o siempre de margen lirado-pinnadas, con hasta 12 pares de lobos laterales

5a. Hojas de margen entero, inferiores angostamente obovadas a lineares de margen entero, superiores angostamente ovadas de margen entero***P. bupleurifolia***

5b. Hojas de margen dentado, inferiores comúnmente obovadas de margen lirado-pinnadas, superiores ovadas de margen pinnado y dentado u anchamente ovadas de margen dentado

6a. Hojas inferiores de margen lirado-pinnatisectas, con (5) 6-12 pares de lobos laterales

7a. Tallos erectos, hojas inferiores de lobo apical con margen 2 a 5 (6)-dentado, lobos laterales de margen enteros a 3-dentados..... ***P. cardaminifolia***

7b. Tallos decumbentes, hojas inferiores de lobo apical con margen 3-5 lobulado, lobulos con margen entero a 1-dentado, lobos laterales de margen enteros a 2-lobulados..... ***P. tenuissima***

6b. Hojas inferiores de margen lirado-pinnadas, con hasta 5 pares de lobos laterales

8a. Plantas perennes, con rizoma engrosado, hojas de margen crenado-dentado..... ***P. maxima***

8b. Plantas anuales, hojas de margen dentado

9a. Rosetas con gran variación foliar, ovadas, elípticas, obovadas, comúnmente margen lirado-pinnatifidas, capitulescencias poco foliosas; corolas con labio adaxial enteramente amarillo..... ***P. heterophylla***

9b. Rosetas sin variación foliar, obovadas, margen lirado-pinnatisectas, capitulescencias muy foliosas; corolas con labio adaxial blanco, a veces amarillo hacia la base ***P. missionum***

Pamphalea araucariophila Cabrera. Notas Mus. La Plata, Bot. 16: 232. 1953.

Tipo: BRASIL.Rio Grande do Sul: Taimbesinho, p. São Francisco de Paula, Rambo 49335 (holotipo, LP000352!). (Fig. 2).

Hierbas perennes, 14-72 cm de altura, a veces con rizoma; tallos erectos, a veces decumbentes, tricomas glandulares escasos; entrenudos 0,3-12 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 2,6-20,2 x 0,7-4,6 cm, pecíolo 1,5-17,5 cm de largo, plano, alas ausentes o con leve expansión alada, margen entero a 1-lobado, raramente hojas de margen lirado-pinnatisectas, lobo apical 0,55-3,2 x 0,7-4,6 cm, lobos laterales hasta 3 pares, 0,3-4 x 0,15-1,3 cm; limbo y lobo apical, anchamente ovado a orbicular, base cordada, ápice obtuso, a veces levemente acuminado, margen dentado a vagamente dentado; tricomas glandulares escasos a ausentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-11 x 0,1-5,5 cm, similares a inferiores a sésiles, a veces semiamplexicaules, anchamente ovadas, base cordada, a veces ovadas a obovadas con constricción de lámina con un ensanchamiento en la base de hasta 1,5 cm a cada lado del nervio medio, ápice obtuso a agudo, a veces acuminado, margen dentado a solo dentado en base, tricomas glandulares presentes. Capitulescencias corimbiformes laxas, capítulos 1-50, pedúnculos 0,2-6,4 cm de largo, glabros, a veces tricomas glandulares escasos; bractéolas 0-3, 1-1,5 x 0,6-0,8 mm, ovadas a elípticas, escariosas. Involucro 2,4-2,5 x 2,4-2,5 mm,

cilíndrico; filarios (7-) 8, dispuestos en una serie, imbricados, 2,3-3,3 x 0,8-1,9 mm, largamente ovados a obovados, a veces oblongos, ápice mucronado, margen escarioso, dentado en zona distal, tricomas glandulares presentes en zona distal escariosa. Receptáculo plano, a veces convexo, glabro. Flores 12-14, dispuestas en 2 series, tubo 1,2-1,5 mm de largo, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona ventral y lateral, labio abaxial 1,6-2,9 x 0,9-1,6 mm, largamente ovado a elíptico, blanco, labio adaxial 1,2-1,7 x 0,7-1 mm, ovado, amarillo desde unión con tubo, blanco en zona distal. Anteras 1,2-1,7 mm de largo, apéndice conectival 0,4-0,7 x 0,15-0,25 mm, ovado, anteropodio 0,15-0,3 x 0,1-0,15 mm. Estilo 1,9-2,2 mm de largo, ramas estilares 0,4-0,6 mm de largo, corona de papilas 0,05-0,1 mm de altura, disco nectarífero 0,1 mm de altura. Cipselas 0,8-1,2 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares gemelos abundantes; cipselas en estado de fructificación 1,8-2 mm de largo.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil (Cabrera, 1953; Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008), Rio Grande do Sul, Santa Catarina y Paraná. Habita en lugares húmedos, asociados a bosques de Araucarias, en sus bordes en sitios sombríos o fuera de estos entre gramíneas, a orillas de ríos, en claros de los bosques con Eriocaulaceae, Cyperaceae y herbáceas bajas. A veces en bañados (Figs. 3 y 4).

Fenología: Floración de setiembre a diciembre, puede extenderse hasta enero, fructificación de diciembre a febrero, puede extenderse hasta abril.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL: Perto de Ausentes, 18-XII-1969, Ferreira y Irgang s.n. (ICN 7381); Cabeceira do Rio das Antas, 4-XII-1971, Lindeman *et al.* s.n. (ICN 9429); **Munic. Bom Jesus:** Lageadinho, 20-I-1958, Camargo 3116 (PACA 62952*); **Munic. Caçapava do Sul:** Guaritas, 12-X-1985, Falkenberg 2732 (SI 087329); Passo do Cacão Rio Camaquã, 26-IX-1984, Irgang *et al.* s.n. (ICN 92752); Guaritas, 13-X-1985, Stehmann 681 (ICN 64324); **Munic. Cambará do Sul:** Cambará do sul, 3-XII-1993, Matzenbacher s.n. (ICN 103317); Da cidade em direção a Tainhas junto á ponte, 20-X-1994, Mondin *et al.* 980 (ICN 112157); Parque Nacional dos Aparados da Serra, na Hospedaria (na época fechada por problemas de infraestrutura), Lat. 29° 10' 59,48" S, Long. 50° 05' 18,33"

W, 24-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); Cambará, p. S. Fr. De Paula, (Nota: Cambará pertenció a São Francisco de Paula hasta 1963), 6-II-1941, Rambo s.n. (PACA 4526); Cambará, S. Frco. de Paula, 6-II-1941, Rambo 4285 (Paratipo, LP 000354*); Taimbesinho, p. S. Fr. De Paula, (Nota: el cañón Itaimbesinho está en Cambará), 7-II-1941, Rambo s.n. (PACA 4301); Cambará, p. S. Fr. De Paula, II-1948, Rambo s.n. (PACA 36269); Taimbesinho, p. S. Fr. de Paula, (Nota: el cañón Itaimbesinho se ubica en Cambará, Cambará pertenció a São Francisco de Paula hasta 1963), 18-XII-1950, Rambo s.n. (Isotipo, PACA 49335*); Taimbesinho, p. São Francisco de Paula, 16-II-1955, Rambo s.n. (PACA 56829*); Mais ou menos 7 km de Cambará para Rocinha junto a ponte do rio Camisas, 20-X-1994, Rittter 750 (ICN 106678); Cambará do sul, Faxinal, XII-1983, Sobral y Stehmann 2789 (ICN 088549); Cambará do sul, Faxinal, X-1984, Sobral 3184 (ICN 062703); Cambará do sul, Faxinal, 24-XII-1984, Stehmann 462 (ICN 061707); **Munic. Canguçu:** Projetos de Assentamento Da Costa e Guajuviras, Canguçu, 7-IV-2008, Grings 986 (ICN 163243); Próximo a ponte sobre o rio Camaquã na BR 392, Canguçu, 1-XII-1988, Jarenkow 1065 (ICN 116102, PEL 11006); **Munic. Farroupilha:** Salto Ventoso, 13-I-1951, Sehnem 5555 (PACA 51098; CTES 138032; SI s.n.); **Munic. Jaguarí:** Jaguarí, 26-IX-1985, Eisinger y Irgang s.n. (ICN 81207); **Munic. Jaquirana:** Campos de Cima da Serra; Passo do S, Parque Estadual do Tainhas, 30-XI-2005, Senna 1134 (HAS 45504); **Munic. Maquiné:** Primeira cascata do rio Forqueta, Maquiné, 27-XI-1999, Rittter 1102 (ICN 116503); **Munic. Montenegro:** Campestre, Montenegro, 27-XII-1935, Rambo s.n. (Paratipo, PACA 2183); Campestre, Montenegro, 27-XII-1935, Rambo s.n. (PACA 29813); Campestre, Montenegro, 27-II-1935, Rambo 2183 (Paratipo, LP 000353*); **Munic. Santo Antônio da Patrulha:** Alto Rio dos Sinos, X-1995, Sobral s.n. (ICN 110392); **Munic. São Francisco de Paula:** São Francisco de Paula, 30-X-2003, De Marchi *et al.* 108 (ICN 129562); Floresta Nacional, São Francisco de Paula, 27-X-1994, Mauhs s.n. (PACA 87445); Floresta Nacional, São Francisco de Paula, 29-XI-2002, Mauhs s.n. (PACA 94184); Ca. de 15 km da cidade em direção a Tainhas, 20-X-1994, Mondin *et al.* 973 (ICN 110355); RS-484, a 20 minutos de RS-020, Lat. 29° 23' 34,6" S, Long. 50° 24' 40,3" W, 7-XII-2015, Pasini *et al.* 1034 (MVFA s.n.); Floresta Nacional (FLONA-SFP), São Francisco de Paula, 6-XI-2012, Seger, 765 (ICN 175733); RS 020, São Francisco de Paula, 2-XII-2004, Silva s.n. (ICN 158757); São Francisco de Paula, XI-1999, Sobral 8883 (ICN 124846); Fazenda Englert, p. S. Francisco de Paula, 8-II-1941, Rambo s.n. (PACA 4286); **Munic. São José dos Ausentes:** Silveira aroio do Louco, 14-XI-2006, Lima y Matzenbacher 357 (ICN 146954); Cabeceira do Rio das Antas, Rio das Antas, 4-XII-1971, Lindeman *et al.* s.n. (HAS 4922); Ca. de 20 minutos de la salida del cañón Montenegro, camino a Bom Jardim da Serra, Lat. 28° 32' 30,5" S, Long. 49°

45' 46,2" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1092 (MVFA s.n.); Camino a Bom Jardim da Serra, Lat. 28° 31' 16,2" S, Long. 49° 45' 16,2" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1094 (MVFA s.n.). **Munic. Tupanciretã:** Toropí p. Tupanciretã, (Nota: en la actualidad son dos municipios, separados por otras prefecturas municipales), 25-I-1942, Rambo s.n. (PACA 9299); **SANTA CATARINA: Munic. Bom Jardim da Serra:** Fazenda da Laranja, Bom Jardim, S. Joaquim, 13-XII-1958, Reitz y Klein 7855 (LP 905866); **Munic. São Joaquim:** São Joaquim, Granja Invernada, II-1954, Mattos 1404 (HAS 63928); São Joaquim, I-1957, Mattos 4084 (HAS 63929); Entrada de SC, São Joaquim, Altos, 2-II-1958, Mattos 5462 (HAS 63935*); São Joaquim, Capoeira, 28-X-1961, Mattos 9328 (HAS 63936*); **PARANÁ: Munic. Piraquara:** Santa María, 11-X-1969, Hatschbach 22433 (MBM 012020*, foto!).

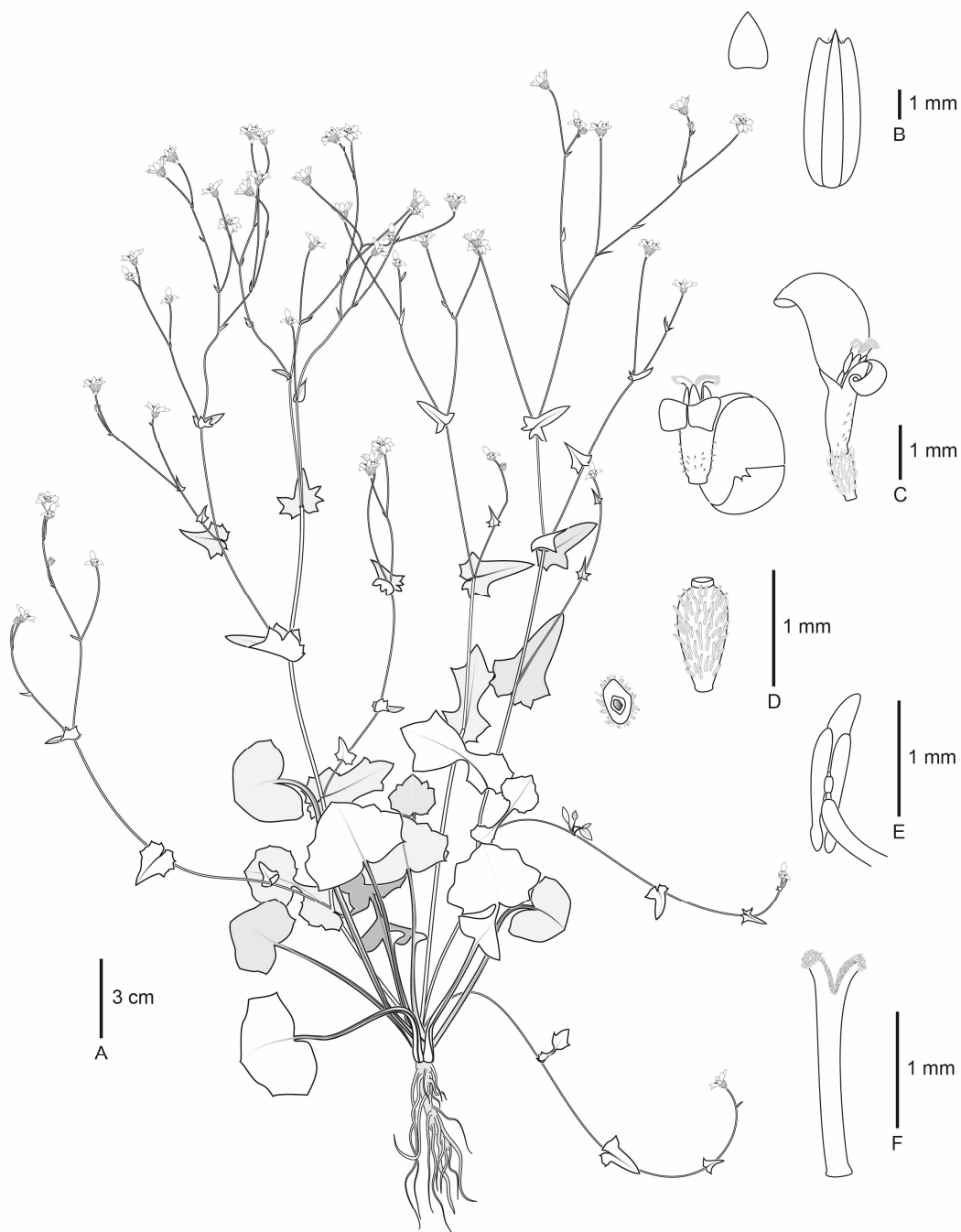


Fig. 2. *Pamphalea araucariophila* Cabrera. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipselas (vista superior y lateral, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Pasini *et al.* 1094 MVFA y B a F: Pasini *et al.* 1034 MVFA).

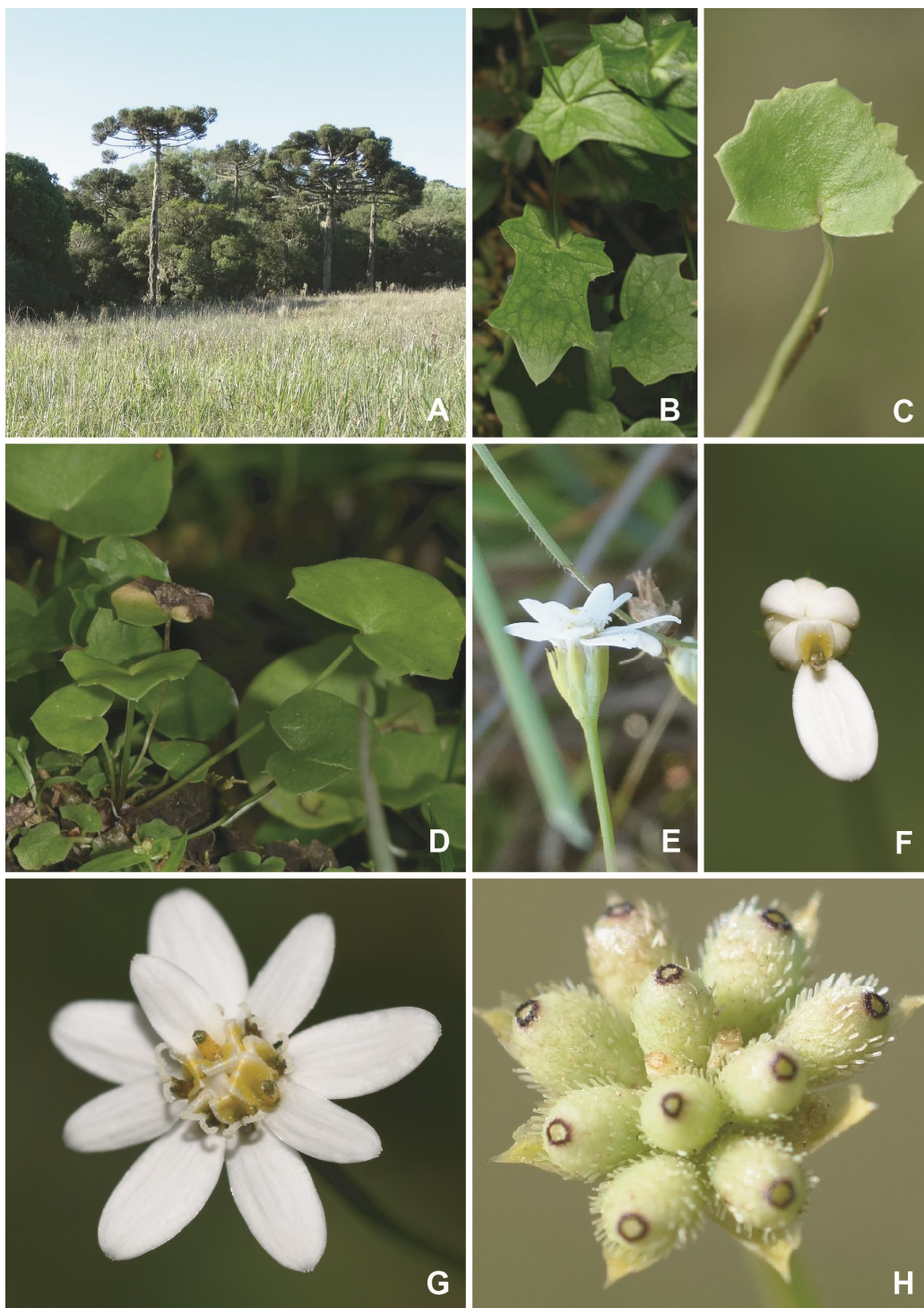


Fig. 3. *Pamphalea araucariophila* Cabrera. **A:** hábitat. **B:** hojas superiores. **C:** hoja inferior de la roseta, nótese leve expansión alada en pecíolo. **D:** hojas inferiores en roseta. **E:** capítulo vista lateral, detalle del involucro. **F** y **G:** capítulos con diferente grado de maduración. **H:** frutos (Fotografías: B, C, D, F, G y H: Bonifacino; A y E: Trujillo).

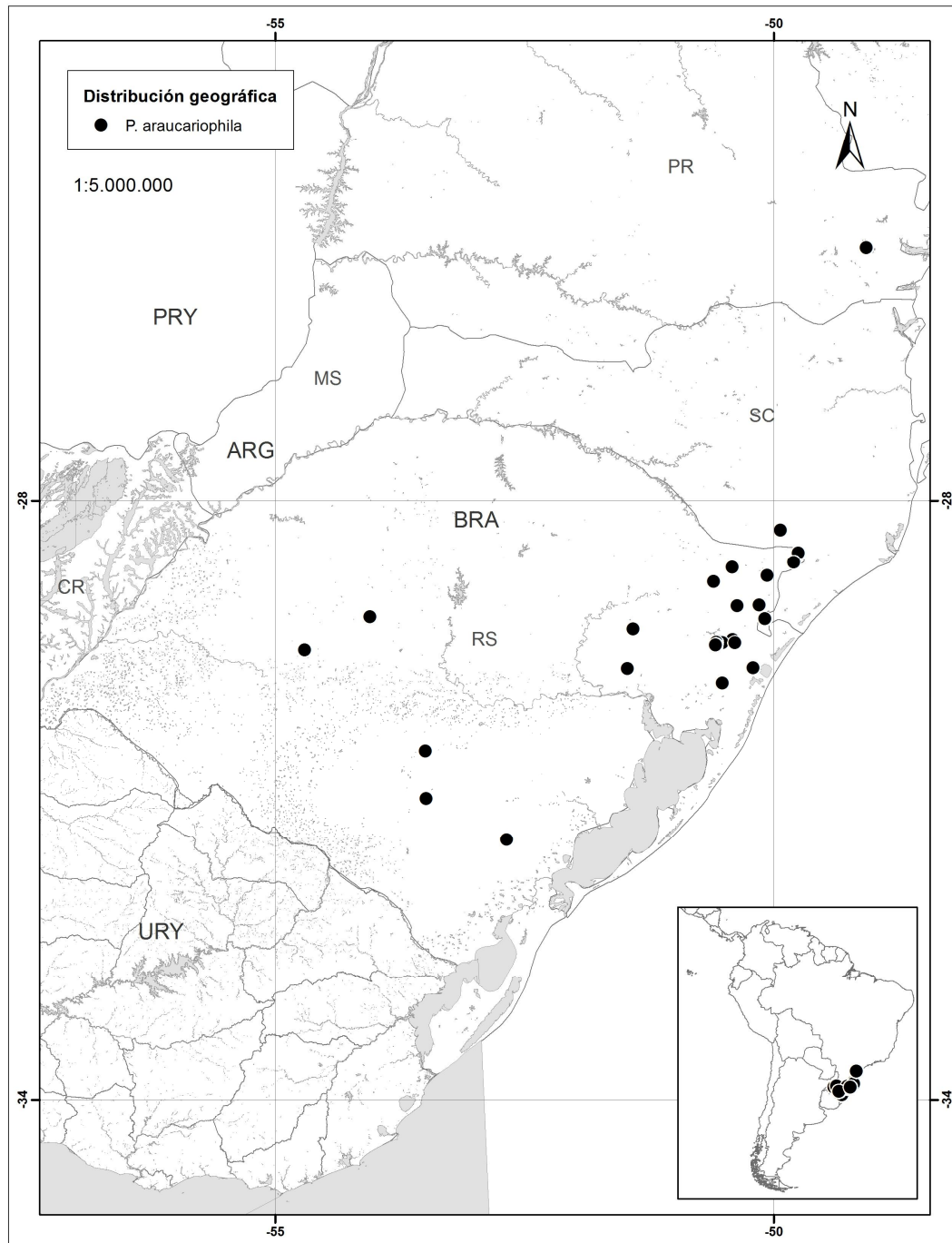


Fig. 4. Distribución geográfica de *P. araucariophila* (ARG: Argentina, CR: Corrientes, MS: Misiones. BRA: Brasil, PR: Paraná, RS: Rio Grande do Sul y SC: Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea bupleurifolia Less. Linnaea 5: 8. 1830. Tipo: URUGUAY [“Brasilia meridional”], Sellow 766 (Lectotipo K000500425, foto!, isoelectotipo HAL113163, foto!). (Fig. 5).

Hierbas perennes, 15-115 cm de altura, con raíces engrosadas; tallos erectos, tricomas glandulares de ausentes a escasos, entrenudos 0,7-10 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 2-35 x 0,1-2,5 cm, muy numerosas, sésiles, lámina angostamente obovada a linear, base atenuada, plana, envainadora, ápice agudo a obtuso, margen entero, tricomas glandulares de ausentes a escasos. Hojas superiores, alternas, 0,3-19 x 0,1-1 cm, amplexicaules, angostamente ovadas, largamente atenuadas hacia el ápice, base cordada, ápice agudo, margen entero, tricomas glandulares de ausentes a escasos. Capitulescencias corimbiformes laxas, capítulos 1-78, pedúnculos 0,2-8,5 cm de largo, tricomas glandulares ausentes a escasos; bractéolas 1-5, 0,85-2 x 0,2-1 mm, ovadas escariosas. Involucro 3-4,5 x 2,9-4,5 mm, acampanado a cilíndrico; filarios 7-14, dispuestos en dos series subiguales, imbricados, 2,2-3,8 x 0,4-1,1 mm, obovados a ovados, ápice redondeado y levemente mucronado, margen anchamente escarioso, enteros, tricomas glandulares presentes. Receptáculo plano a leve convexo, glabro. Flores 16-40, dispuestas en 2 o 3 series, corolas con tubo 0,6-1,9 mm de largo, labio abaxial 1,5-3,4 x 0,7-2 mm, elíptico a ovado, blanco, labio adaxial 1,1-2 x 0,4-1 mm, ovado, blanco, tricomas glandulares presentes, principalmente en superficie externa del labio adaxial y zona ventral del tubo. Anteras 1,4-2,1 mm de largo, apéndice conectival 0,4-0,7 x 0,1-0,3 mm, elíptico a ovado, anteropodio 0,2-0,3 x 0,1-0,15 mm. Estilo 1,3-2,9 mm de largo, ramas estilares 0,3-0,9 mm de largo; corona de papilas 0,05-0,2 mm de altura, disco nectarífero, 0,1-0,15 mm de altura. Cipselas 0,5-1,4 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares gemelos presentes; cipselas en estado de fructificación 1,6-1,8 mm de largo.

Nota: El Holotipo B fue destruido durante la segunda guerra mundial (foto F16094!), duplicados del material original fueron encontrados en K y HAL, la muestra K000500425 fue designada por Platt *et al.* (2016) como el lectotipo y HAL113163 como isoelectotipo.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil, Uruguay y noreste de Argentina (Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008). En Argentina hay registros para las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos y Corrientes; en Brasil para el estado de Rio Grande Do Sul; y en Uruguay para los departamentos de Canelones, Cerro Largo, Durazno, Florida, Lavalleja, Maldonado, Montevideo, Paysandú, Salto, San José, Soriano y Tacuarembó. Habita en praderas algo saladas (Cabrera, 1953), en bajos fértiles, en campos bajos y arenosos, a orillas de lagunas, ríos, bañados y en prados uliginosos (Arechavaleta, 1906). En praderas húmedas con *Erigeron* L. y *Trifolium* L., y en bajo inundado con *Marsilea* L. *Pamphalea bupleurifolia* puede desarrollarse en ambientes algo más secos, pero próximos a los anteriormente descriptos, en donde alcanza un menor desarrollo en altura. (Figs. 6 y 7).

Fenología: Floración de octubre a diciembre, excepcional durante fructificación en marzo, fructificación de diciembre a marzo.

Especímenes adicionales examinados: **ARGENTINA. BUENOS AIRES:** Pdo. **Avellaneda:** Wilde, F.C.S., 1-XI-1927, Burkart 1782 (SI 126512, 014362*, 014363*); Gerli, en praderas húmedas a unos 8 km del puente de hierro camino a La Plata, 20-XI-1925, Parodi 6718 (CTES 01495); Pdo. **Cañuelas:** Ea. San Carlos, 28-X-1952, Burkart 18992 (SI 126476, 014357, 014358); Uribelarrea, 1981-1982, Taboada s.n. (CTES 70639); Pdo. **Chascomús:** 18-XII-1945, Cabrera 10027 (SI 126514, 014365); Pdo. **Magdalena:** 14-XI-1966, Piergentile 3531 (SI 150231, 039169); Pdo. **Punta Indio:** Monte Veloz, rivera del Río de la Plata, Ea. Juan Gerónimo, 10-XI-1931, Cabrera 1856 (SI 126475, 014359); Pdo. **San Vicente:** F.C.S. (Nota: antiguo ramal del Ferrocarril Sud), 25-XII-1926, Burkart 625 (SI126473, 014361); F.C.S., praderas prístinas húmedas, 6-XI-1943, Burkart 13468 (SI 126474, 014360); **CORRIENTES:** Dpto. **Monte Caseros:** Ea. La Potota, Bañados del Timboy, 22-XI-1949, Nicora 5700 (SI 150235, 039173); Ea. La Potota, Bañados del Timboy, 2-XI-1950, Nicora 5573 (SI150234, 039172); **ENTRE RÍOS:** Dpto. **Federación:** Ea. Buena Esperanza, 23-X-1961, Pedersen 6261 (SI150233, 039170); Dpto. **Gualedguaychú:** Ea. Rincón de Landa, sobre el Río Uruguay, a la altura de Perdices, 30-X-1990, Bacigalupo y Fortunato 1446 (SI 150230, 039168); Río Ñancay, 3-XI-1965, Burkart 26070 (SI 126516, 014368); 19-XI-1948, Jozami 478 (SI 150232, 039171*); **BRASIL. RIO**

GRANDE DO SUL: **Munic. Aceguá:** BR-473, Km 665, Arroio do Salso (quando em direção à capital, no lado esquerdo da rodovia), S 31°36'52,8" W 54°08'42.70", 19-XII-2013, Platt s.n. (ICN s.n.); **Munic. Alegrete:** Res. Biol. Ibirapuitã, Sobral y Moraes (ICN 081643*); **Munic. Bagé:** BR_153, ca. 40 km S of Bagé, 10-XI-1976, Pederser 11427 (CTES 352534); BR 153 para Aceguá, 19-XI-2005, Schneider 1186 (ICN141095); **Munic. Santa Maria:** Em arenal, 1939, Jesuíta 2423 (PACA 109371*); **Munic. Sant'Ana do Livramento:** Fazenda Santo Antônio, divisa com Uruguai, 11-IX-2009, Boldrini *et al.* 1595 (ICN 189852); Banhado 49 km E de Livramento, 15-X-1971, Lindeman *et al.* s.n. (ICN 008578); Assentamento Bom Será, 15-XI-2005, Trevisan 530 (ICN 146312); **Munic. São Gabriel:** Fazenda Santa Cecília, 1-I-1944, Rambo s.n. (PACA 25740*); **URUGUAY. CANELONES:** Santa Lucia, 1-XI-1869, Gibert 1392 (MVM); Ruta Interbalnearia km 27,5, 27-XI-1967, Lema s.n. (MVFA 6737). **CERRO LARGO:** Ruta 44 y Río Negro, S 32°04'38,4" W 54°41'8", 25-X-2003, Bonifacino y Sytsma 836 (MVFA); Bañados del Río Negro, entre arroyo Palleros, 17-XII-1937, Gallinal *et al.* 1703 (LP); Palleros y Acegua, campos del Dr. Alejandro Gallinal, 3-I-1936, Rosengurt 1023 (LP); Escuela de Agronomía, bañado de Medina, alrededor de Tajamar, 20-X-1969, Olano *et al.* s.n. (LP, MVFA 8699); Ruta 7, entre Villa Viñoles y La Zotea, 21-X-1992, Izaguirre *et al.* s.n. (MVFA 21057). **DURAZNO:** Villasboas, 14-XI-1900, Osten 4374 (MVM); Ruta 7 y entrada a nacientes del Cordobés, S 33°1'43" W 55°0'58", 1-XI-2005, Bonifacino *et al.* 1771 (MVFA s.n., CTES0009018, SI 184622); **FLORIDA:** Ruta 6, km 198, 25-III-1994, Bayce *et al.* s.n. (MVFA 24679); Santa Clara, Cerro Colorado, 28IX-1926, Herter 19092 (MVM); Cerro Colorado, estancia San Pedro, 20-XII-1937, Gallinal *et al.* 2525 (LP); Paso Severino, XI-1942, Lombardo s.n. (MVJB 4109); Paso Severino, XI-1942, Lombardo s.n. (MVJB 6107); Cerro Colorado, X-1938, Otto de Mata 1133 (MVJB 2892); Santa Clara. Parcela de "Las Lincoln", 16-XI-1934, Rosengurt 297 (MVFA); Cerro Colorado, estancia Elvira de E. Algorta Cancusso, 16-XII-1936, Rosengurt 720 (MVJB 2159); Estancia San Pedro, Cerro Colorado, XII-1937, Rosengurt 720 (MVM 8191); Picada Castro, estancia Rincón de Santa Elena, arroyo Mansavillagra, 6-XI-1946, Rosengurt 5749 (MVFA); Río Yí y arroyo Mansavillagra, 24-XII-1936, Rosengurt 720 (LP). **LAVALLEJA:** Ruta 8, arroyo Cebollatí, S 33°49'51,6" W 54°45'47,9", 2-XI-2010, Bonifacino *et al.* 4055 (MVFA). **MALDONADO:** localidad no indicada, XI-1932, Lombardo s.n. (MVJB 7694). **MONTEVIDEO:** Montevideo, XI-1867, Gibert 122, 1384, 1467 (MVM); XII-1874, Gibert s.n. (LP 5913); Carrasco, I-1936, Lombardo s.n. (MVJB 4769). **PAYSANDÚ:** Arroyo Rabón y Ruta 3, S 32°27'19,9" W 57°57'53,9", 28-X-2003, Bonifacino y Sytsma 919 (MVFA); Campo de Daniel Durán, Ruta 26, próximo al arroyo Soto, 20-X-1996, Marchesi s.n. (MVFA 26212). **SALTO:** Cerca de orillas arroyo Guayabos y camino

desde ruta 26, 2-XI-1990, Bayce y Marchesi s.n. (MVFA 19956). **SAN JOSÉ:** Arazatí, 24-XII-1939, Legrand 1695 (MVM); Arazatí, campo de fábrica Nac. Papel, 17XI-1978, Marchesi s.n. (MVFA 15813); Arazatí, campo Nro.14 FNP., 10-XI-1981, Marchesi s.n. (MVFA 16863); Arazatí, Arroyo Sauce, 6-XII-1936, Rosengurtt 1716 (LP); Barra de Santa Lucía, 16-XI-1930, Osten 22061 (MVM); Arazatí, XI-1933, Rosa Mato 669 (MVM 9860). **SORIANO:** Juan Jackson, estancia Monzón-Heber, X-1939, Rosengurtt *et al.* 4290 (MVFA). **TACUAREMBÓ:** Paso de los Toros, 5-XII-1900, Berro 608 (MVFA).

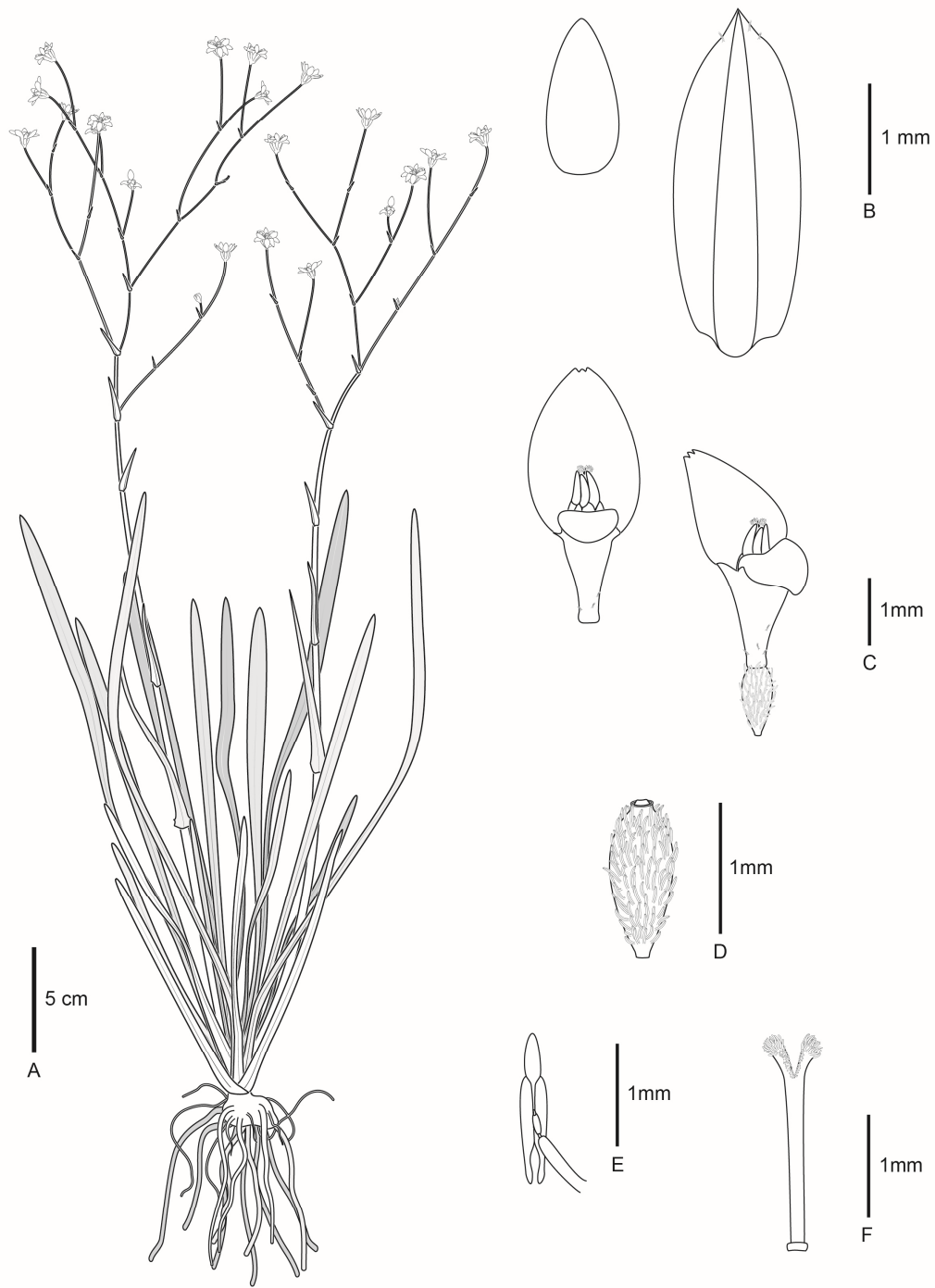


Fig. 5. *Pamphalea bupleurifolia*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipsela. **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Izaguirre 21057 MVFA, Rosengurt 297 MVFA y Bayce y Marchesi 19956 MVFA y B a F: Bonifacino y Sytsma 919 MVFA).

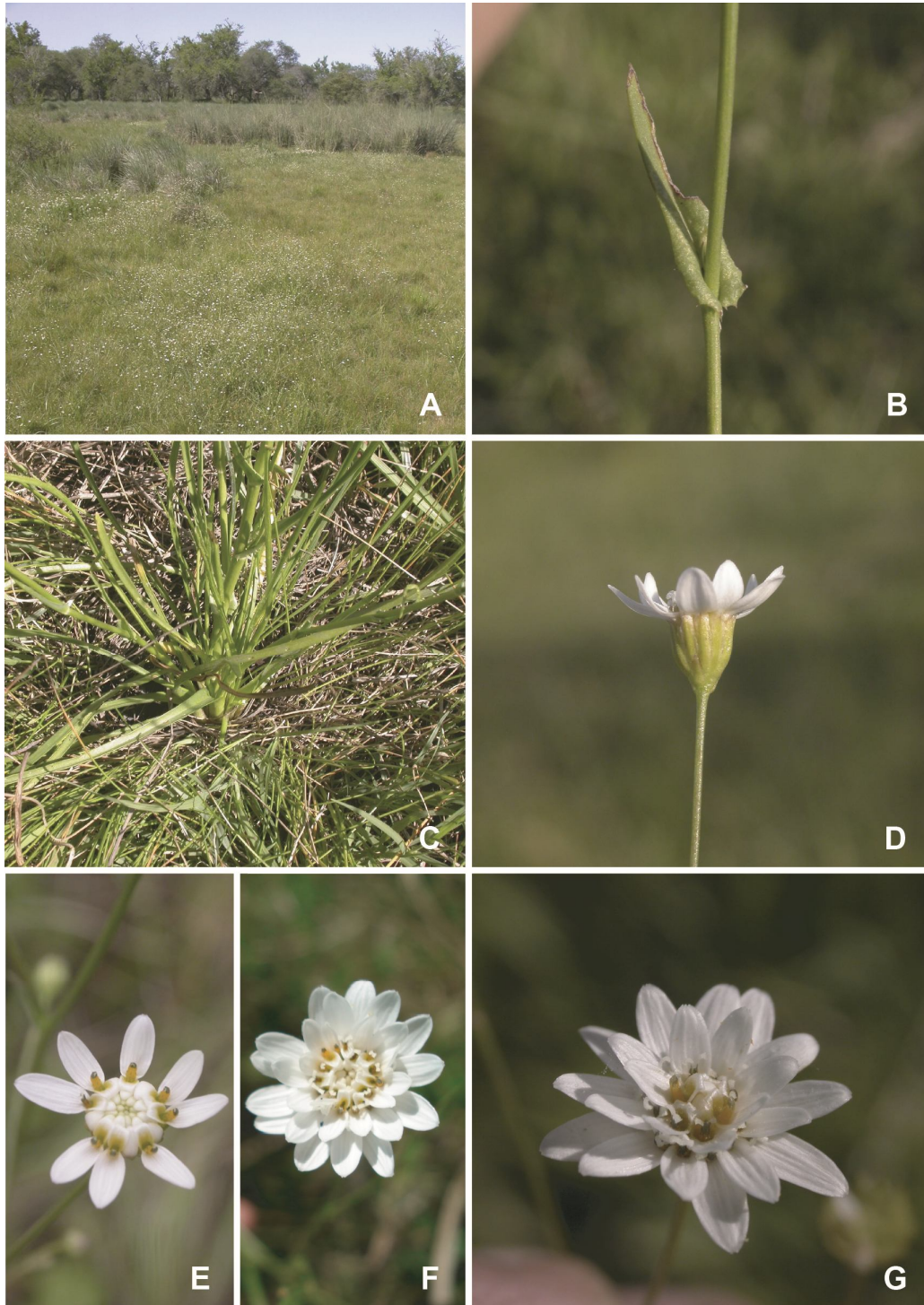


Fig. 6. *P. bupleurifolia*. **A:** hábitat. **B:** hoja superior. **C:** hojas inferiores en roseta. **D:** capítulo vista lateral, detalle del involucre. **E, F, y G:** capítulos con grado creciente de maduración, izquierda a derecha (Fotografías: A, B, C, D y E: Bonifacino; F y G: Trujillo).

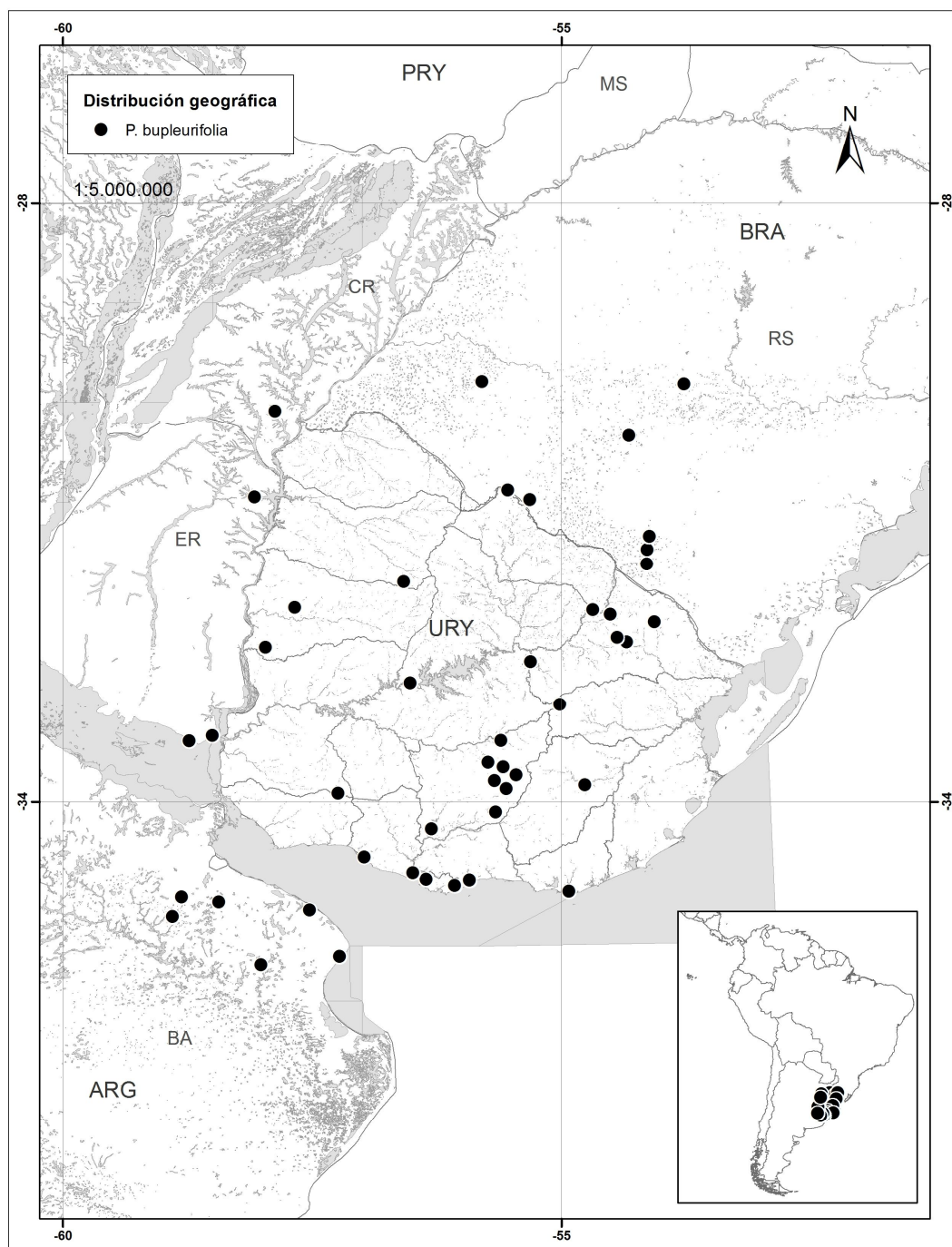


Fig. 7. Distribución geográfica de *P. bupleurifolia*. (ARG: Argentina, BA Buenos Aires, CR Corrientes, ER Entre Ríos y MS Misiones. BRA: Brasil, PR Paraná, RS Rio Grande do Sul y SC Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea cardaminifolia Less. Linnaea 5: 9. 1830. Tipo: Uruguay [Brasil meridional]. Montevideo, Sellow s.n. (lectotipo, HAL113164, foto!, isoelectotipo, K000500424, foto!). (Fig. 8).

Hierbas perennes, 17-69 cm de altura, con rizomas cortos; tallos erectos, tricomas glandulares presentes, decrecen hacia la base; entrenudos 0,4-11 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 2,8-37,4 x 0,6-2,4 cm, pseudopecíolo 1,3-25 cm de largo, plano, envainador, lámina angostamente elíptica a obovada, margen lirado-pinnatisecta, base atenuada, ápice agudo, lobo apical ovado a obovado, 0,3-1,3 x 0,3-1,3 cm, margen 2-6 dentado, lobos laterales (5) 6-11 pares, 0,4-1,4 x 0,1-2 cm, margen entero a 3-dentado, tricomas glandulares presentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-28,4 x 0,1-2,2 cm, similares a inferiores a sésiles semiamplexicaules, elípticas a ovadas, base atenuada a truncada, ápice agudo, margen pinnatisecto o pinnatífido dentado a dentado solo en base, tricomas glandulares presentes. Capitulescencias paniculiformes laxas con pedúnculos orientados en una misma dirección, capítulos 2-46, pedúnculos 0,1-6,2 cm de largo, tricomas glandulares presentes, abundantes; bractéolas 2-3, 0,9-2,2 x 0,5-0,85 mm, ovadas escariosas. Involucro 2,4-3,5 x 1,9-3,5 mm, cilíndrico; filarios 12-14, excepción 6-8, dispuestos en una o dos series subiguales, imbricados, 1,5-4 x 0,5-1,5 mm, ovados a oblongos, a veces elípticos, externos a veces obovados, ápice mucronado, margen escarioso, dentado en zona distal, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona distal escariosa. Receptáculo plano a leve convexo, tricomas glandulares presentes. Flores 12-34, dispuestas en 2 o 3 series, corolas con tubo 1,2-1,6 mm de largo, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona ventral y laterales, labio abaxial 2,3-4 x 1-2 mm, ovado a elíptico, blanco, labio adaxial 1,2-2,1 x 0,5-1,1 mm, ovado, blanco, en zona de unión con tubo a veces amarillo. Anteras 1,5-2,1 mm de largo, apéndice conectival 0,5-0,9 x 0,2-0,25 mm, ovado, a veces elíptico, anteropodio 0,3-0,4 x 0,1-0,15 mm. Estilo 1,9-2,6 mm de largo, ramas estilares 0,4-0,6 mm de largo, corona de papilas 0,05-0,1 mm de altura, disco nectarífero 0,1-0,15 mm de altura. Cipselas 0,6-1,6 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares gemelos y glandulares, de ausentes a presentes; cipselas en estado de fructificación 2-2,1 mm de largo, tricomas glandulares a veces presentes.

Nota 1: El Holotipo B fue destruido durante la segunda guerra mundial (foto 16095!), duplicados del material original fueron encontrados en K y HAL, la muestra HAL113164 fue designada por Platt *et al.* (2016) como el lectotipo y K000500424 como isolectotipo.

Nota 2: Los individuos sobre suelos anegados presentan mayor multiplicación vegetativa, se observaron hojas nuevas brotando de yemas axilares de hojas superiores, y en algunos casos, rosetas pequeñas con raíces en zonas superiores de los tallos, sin que la planta pierda el hábito erecto.

Nota 3: Pseudopécíolo en este trabajo hace referencia a la zona comprendida entre el último par de lobos y la base (de arriba hacia abajo) de la lámina de una hoja de margen pinnado.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil y Uruguay (Cabrera, 1953; Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008). Habita en terrenos húmedos, lugares bajos, bañados, cañadas, y campos gramíneos (Arechavaleta, 1906). En humedal dominado por Eriocaulaceae, con la zona basal de las plantas bajo agua. (Figs. 9 y 10).

Fenología: Floración de octubre a diciembre, puede extenderse hasta febrero, fructificación de diciembre a febrero.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL:
Munic. São Francisco de Paula: Centro de Pesquisa e Conservação de Natureza-Pró-mata, 30-X-2001, García *et al.* 550 (ICN 122129); RS-020, km 145 (quando em direção à capital, no lado direito da rodovia), Lat. 29° 10' 30,8" S, Long. 50° 11' 51,40" W, 14-XII-2013, Platt s.n. (ICN s.n.); Morrinhos, São Francisco de Paula, 7-II-1952, Rambo s.n. (PACA 52111); Morrinhos, São Francisco de Paula, 7-II-1952, Rambo 52211 (LP 561531); Fazenda Englert, São Francisco de Paula, 1-I-1954, Rambo s.n. (PACA 54737); Fazenda Englert, São Francisco de Paula, 2-I-1955, Rambo s.n. (PACA 56388); **Munic. Cambará do Sul:** Parque Nacional dos Aparados da Serra, ca 29 02 e 50 08, 20-XII-2004, Kerber 57 (PACA 99440); Km 145 hacia centro urbano Cambará do Sul, Lat. 29° 10' 29,5" S, Long. 50° 11' 49,9" W, 7-XII-2015, Pasini *et al.* 1040 (MVFA s.n.); Camino Creso, Lat. 29° 7' 13" S, Long. 50° 5' 40,1" W, 8-XII-

2015, Pasini *et al.* 1064 (MVFA s.n.); Faxinal, X-1983, Sobral 2708 (ICN 88525); Canela, Faxinal, 10-II-1986, Sobral y Silva 2665 (ICN 88533); Faxinal, II-1986, Sobral y Silva 2665 (PEL 14496*, foto!); Faxinal, 24-XII-1984, Stehmann 463 (ICN 061706); **SANTA CATARINA: Munic. Caçador:** 40-52 km west of Caçador near the eastern edge of the campos of Palmas, alt. 1000-1200 m, 23-XII-1956, Smith y Reitz 9118 (LP 900240); **Munic. Lages:** Along the Estrada de Rodagem Federal, south of Lajes, alt. ca. 900 m, 3-XII-1956, Smith y Klein 8155 (LP 896438); 6 km west of Capão Alto, alt. 900-1000m, 12-II-1957, Smith y Klein 11341 (LP 018838); **URUGUAY. ARTIGAS:** Ruta 3, km 625 y arroyo Itacumbú, 11-X-1972, Del Puerto y Marchesi s.n. (MVFA 11399); Franquia, 10-X-2016, González y Pérez s.n. (MVFA s.n.).

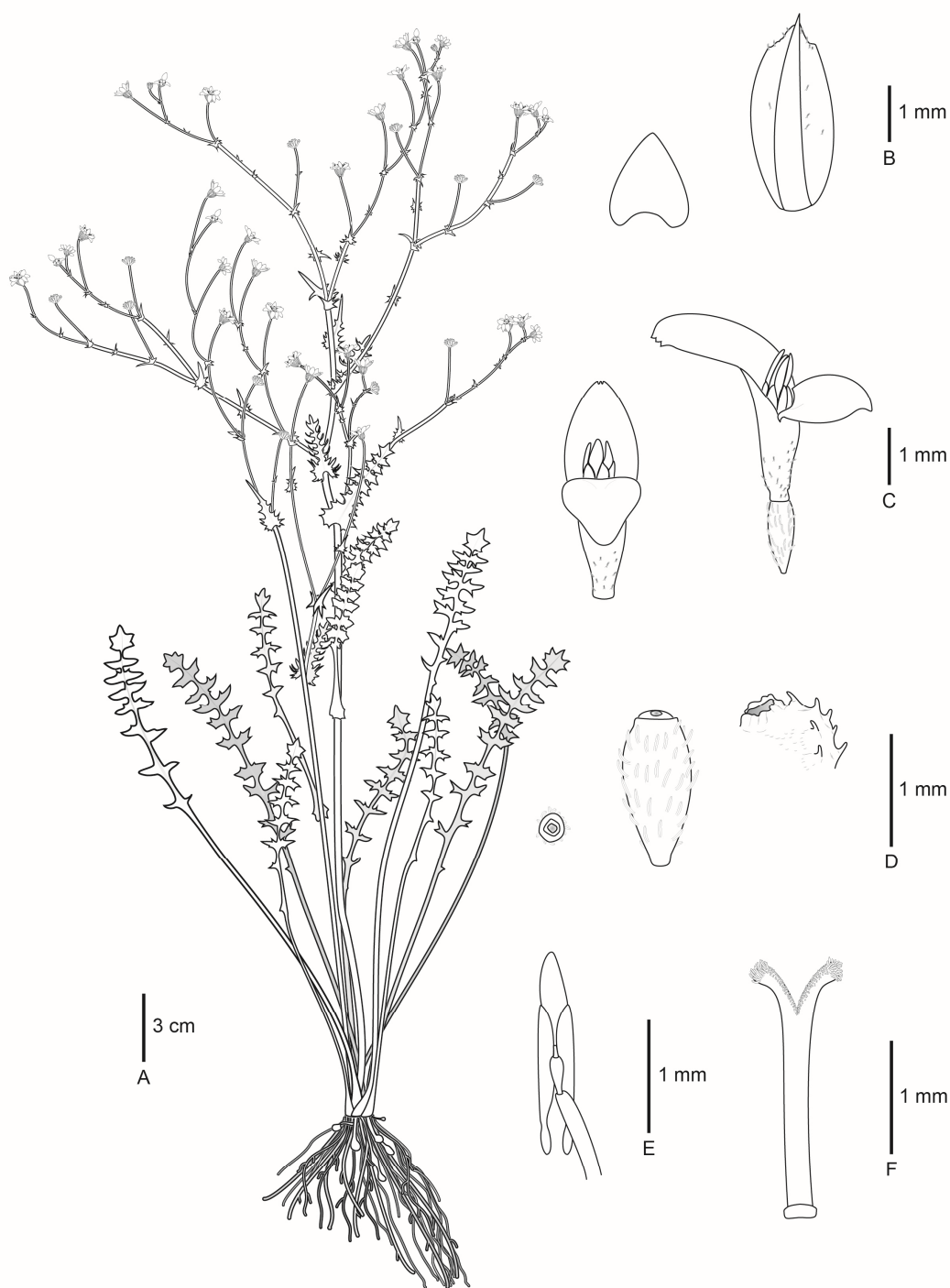


Fig. 8. *Pamphalea cardaminifolia*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipselas (vista superior, lateral y detalle en estado de fructificación, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestra, Pasini *et al.* 1040 MVFA).

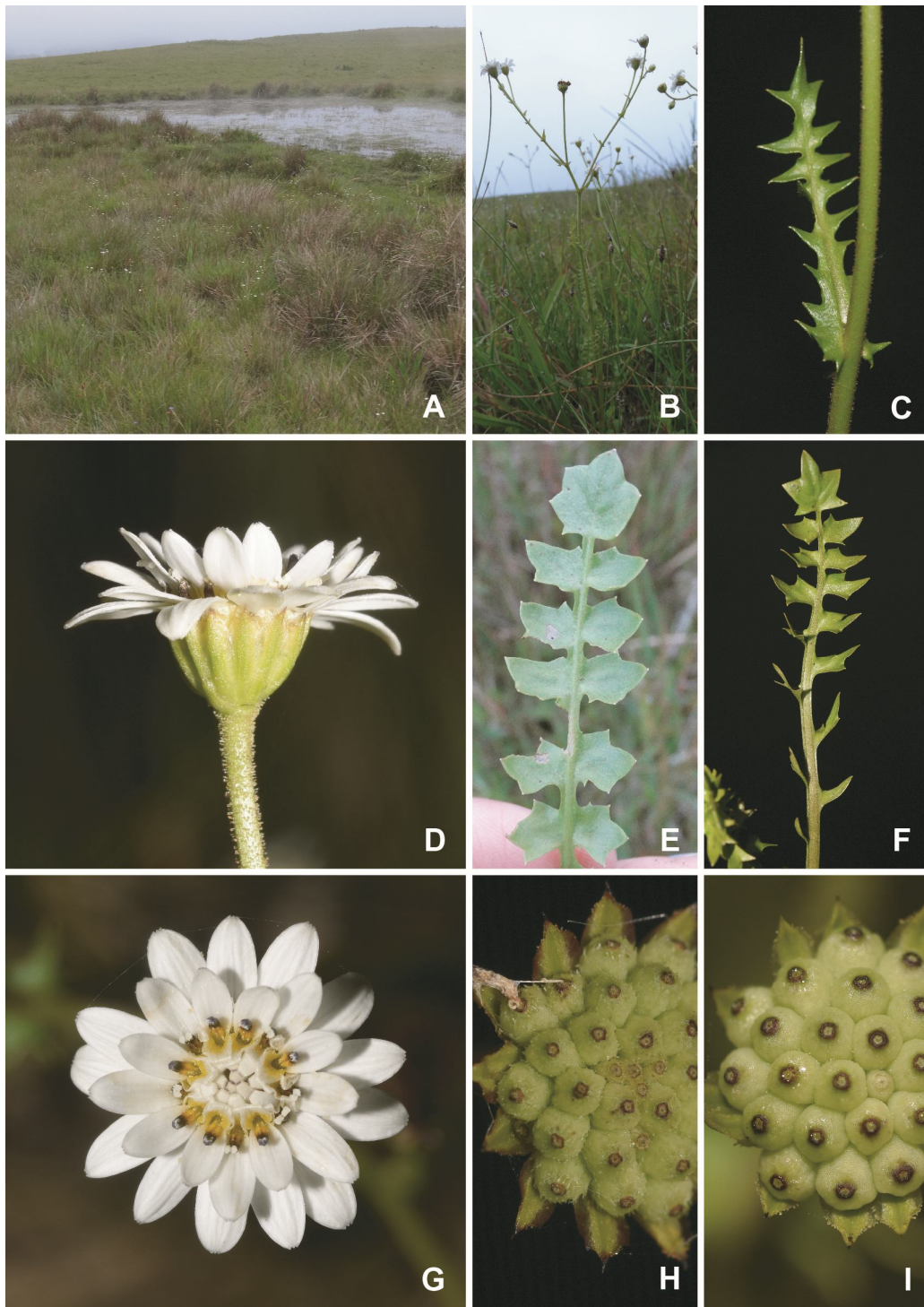


Fig. 9. *P. cardaminifolia*. **A:** hábitat. **B:** aspecto general de la planta. **C:** hoja superior. **D:** capítulo vista lateral, detalle del involucro. **E** y **F:** hojas inferiores de la roseta. **G:** capítulo vista superior. **H:** frutos con tricomas. **I:** frutos sin tricomas (Fotografías: C, D, F, G, H e I: Bonifacino; A, B y E: Trujillo).

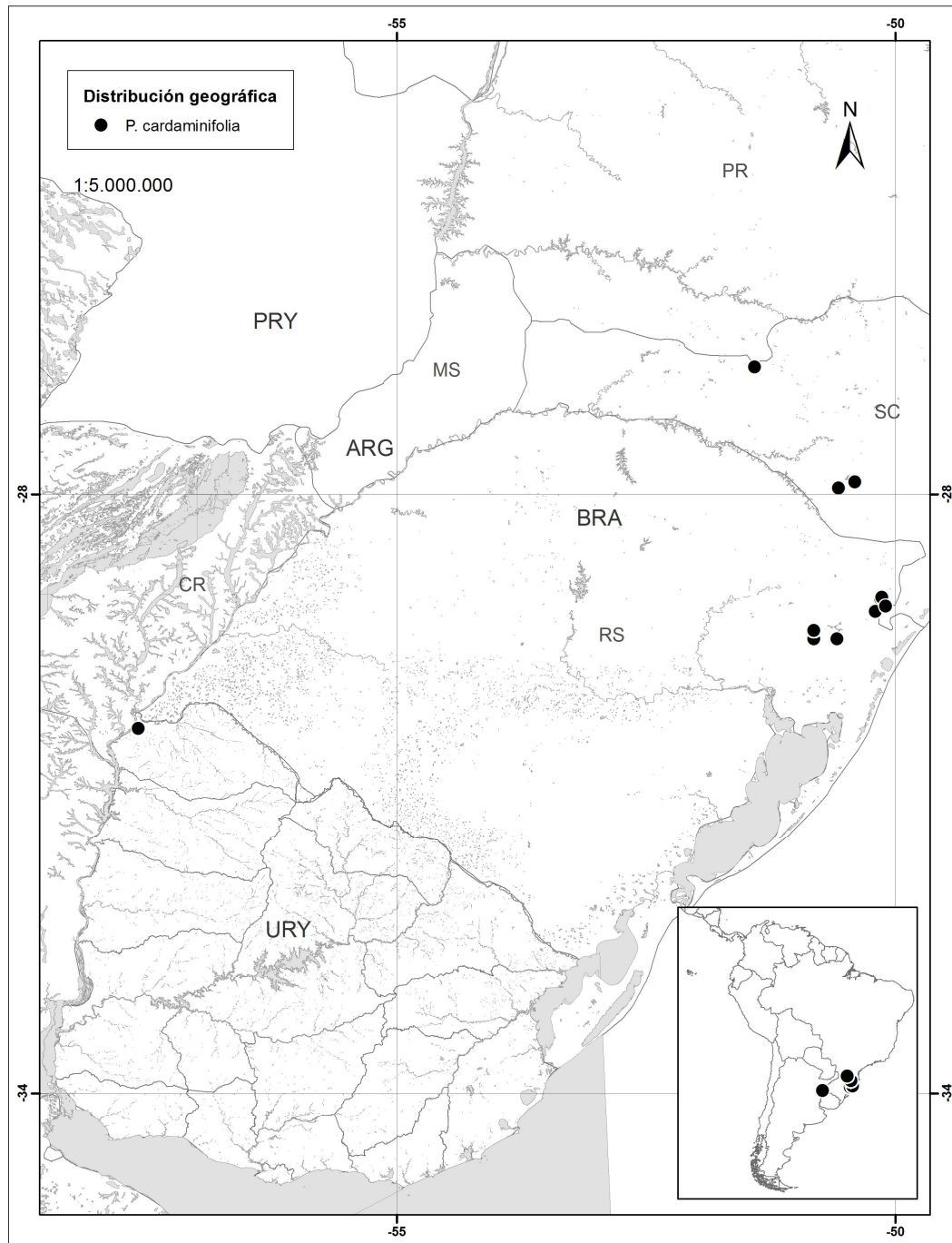


Fig. 10. Distribución geográfica de *P. cardaminifolia*. (ARG: Argentina, CR Corrientes y MS Misiones. BRA: Brasil, PR Paraná, RS Rio Grande do Sul y SC Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea commersonii Cass. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris: 111. 1819. Tipo: Uruguay. Montevideo, XI-1767, Commerson s.n. (Holotipo P 670354, foto!; Isotipo P 670355, foto!). (Fig. 11).

Hierbas perennes, 6-38 cm de altura, con base tuberosa, xilopodio; tallos erectos, tricomas glandulares presentes, escasos; entrenudos 0,3-14,5 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 1,3-17,3 x 0,4-3,7 cm, pecíolo cilíndrico, 1-14,5 cm de largo; lámina 0,5-3 x 0,4-3,7 cm, anchamente ovada a orbicular, entera, base cordada, ápice obtuso a levemente acuminado, en general margen apenas dentado, de 2 a 4 dientes, excepción dentado marcado hasta 10, tricomas glandulares presentes, escasos. Hojas superiores, alternas, 0,15-4 x 0,05-0,85 cm, gradualmente reducidas en tamaño hacia el ápice, semiamplexicaules, ovadas, elípticas, largamente atenuadas hacia ápice, ápice agudo, base a veces 2-dentadas, margen entero, tricomas glandulares presentes, escasos. Capitulescencias corimbiformes, capítulos 1-26, pedúnculos 0,1-5,5 cm de largo, tricomas glandulares ausentes a escasos; bractéolas 1-4, 1-2,8 x 0,5-1,1 mm, ovadas, escariosas. Involucro 3-5,1 x 2-3,5 mm, cilíndrico; filarios 5-8, dispuestos en una serie, imbricados, 2,2-4,9 x 0,6-1,8 mm, elípticos a obovados, ápice hendido y mucronado, margen anchamente escarioso, enteros, tricomas glandulares presentes. Receptáculo plano a leve convexo, levemente alveolado, glabro. Flores 6-21, dispuestas en 2 o 3 series, corolas con tubo 1,1-2 mm de largo, labio abaxial 1,9-3,7 x 1,1-2 mm, ovado a elíptico, blanco con zona externa de dientes rosada a todo blanco, labio adaxial 1,3-2,3 x 0,5-1,2 mm, ovado, incisión entre dientes 0,15 mm a profundas de 1,1 a 1,3 mm, blanco, en zona de unión con tubo a veces amarillo. Anteras 1,5-2,2 mm de largo, apéndice conectivo 0,6-0,9 x 0,1-0,3 mm, elíptico a ovado, anteropodio 0,5-0,9 x 0,15-0,2 mm. Estilo 1,7-3,9 mm de largo, ramas estilares 0,4-0,9 mm de largo, corona de papilas 0,05-0,1 mm de altura, disco nectarífero 0,1-0,15 mm de altura. Cipselas 0,6-2 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares gemelos abundantes; cipselas en estado de fructificación 1,5-2 mm de largo.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil y Uruguay (Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008). En Brasil hay registros de *Pamphalea commersonii*

para el estado de Rio Grande do Sul, y en Uruguay para los departamentos de Canelones, Cerro Largo, Florida, Maldonado, Montevideo, Paysandú, Rivera, Rocha, Salto y Soriano. Habita en campos abiertos, gramíneos, suelos graníticos, cerros y sierras (Arechavaleta, 1906), cerca de la base y en laderas pedregosas. (Figs. 12 y 13).

Fenología: Floración de agosto a diciembre, excepcional durante fructificación en abril, fructificación desde diciembre.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL:

Munic. Arroio dos Ratos: Antiga Fazenda Faxinal, 10-X-2013, Pasini s.n. (ICN 178205*); **Munic. Bagé:** Perto de Bagé, 2-IV-1985, Mattos 28903 (HAS 56963*); **Munic. Encruzilhada do Sul:** Cerro dos Mouras, Fazenda Xafri, 8-IX-1995, Jarenkow 2733 (ICN 120569); Cerro dos Mouras, Fazenda Xafri, 8-IX-1995, Jarenkow 2733 (PEL14568*, foto!); Dr Tellini, 40km SW de Encruzilhada, 12 km N de Rua Pompéu Machado, 10-X-1972, Lindeman *et al.* s.n. (CTES 044366, ICN 20572); **Munic. Guaíba:** BR116, km 32, 21-VIII-1983, Matzenbacher s.n. (ICN 083303); Fazenda São Maximiano, BR-116, KM 308, 1-IX-2001, Matzenbach s.n. (PEL 23498*, foto!); Fazenda São Maximiano, 14-X-2007, Matzenbacher s.n. (ICN160813); **Munic. Lavras do Sul:** Mina Volta Grande, 5-X-1984, Sobral 3139 (ICN 061807); **Munic. Pelotas:** in aeródromo, 20-XII-1937, Rambo s.n. (PACA 2342*); **Munic. Porto Alegre:** Morro da Polícia, 13-X-1987, Abruzzi 1515 (HAS 24155); Morro Santana, 5-XII-2007, Fernandes y Ritter s.n. (ICN 158203); Depressão Central; Morro da Glória, 8-X-1980, Mattos *et al.* 21411 (HAS 63930); Morro da Glória, 10-X-1945, Rambo s.n. (LP 071714, PACA 29026); Vila Manresa, 29-IX-1948, Rambo s.n. (SI, PACA 37805); **Munic. Triunfo:** EMN 15 e EMN16, 6-IX-1977, Ungaretti 604 (HAS 5112); **Munic. Viamão:** Itapuã, 16-X-1983 (ICN 059367*); **“Brasília”** (¿Brasil meridional?), 1814-1831, Sellow s.n. (HAL 0113165*, foto!); **“Brasília”,** 1830, Sellow s.n. (G00488465*, foto!); **URUGUAY.** 1918, Felippone 2835 (SI s.n.*); **CANELONES:** Arroyo Sarandí, 5-IX-1961, Izaguirre 203 (MVFA). **CERRO LARGO:** Escuela de Agronomía, bañado de Medina, 6-X-1961, Del Puerto 173 (MVFA); Palleros, Cuchilla Negra Norte, 5-XII-1937, Rosengurt 1560 (MVFA). **FLORIDA:** Cerro Colorado, Ea. Santa Elvira, Parcela 1, leg. S.id. 276 (LP 068402*); Cerro Colorado, Santa Elvira, Parcela 1, XII-1937, Rosengurt 1996 (LP, MVFA); Sauce, San Pedro, 30-XI-1938, Rosengurt 3299 (MVFA); **MALDONADO:** Pan de Azúcar, III-1899, Arechavaleta s.n. (MVM); Cerro Aigúa al sur, 20-XI-1965, Rosengurt 9846 (MVFA). **MONTEVIDEO:** Arechavaleta s.n. (LP 005911);

X-1876, Arechavaleta s.n. (MVM); 1920, Felippone 3279 (SI s.n.*); Cerro, 25-IV-1983, Gago *et al.* s.n. (MVJB 23236); Cuchilla Juanico, X-1863, Gibert s.n. (MVM); Cerro, XI-1866, Gibert s.n. (MVM); Cerro, 13-X1971, Izaguirre *et al.* s.n. (MVFA 10739); 12-IX1940, Legrand 2248 (MVM); Campo del barrio "La Floresta", VIII-1926, Lombardo s.n. (MVJB 3505); Atahualpa, X-1926, Lombardo s.n. (MVJB 788); Cerro, X-1937, Lombardo s.n. (MVJB 3149); Cerro, IX-1926, Marchesi s.n. (MVJB 4994); 1926, Marchesi s.n. (MVJB 4995); Punta Yeguas, 8-X-1932, Osten 22676 (MVM); Parque Lecocq, 20-IX-1949, Rosengurtt 5720 (MVFA); Cerro de Montevideo, 18-X-1983, Scarlato *et al.* s.n. (MVJB 22946); Alrededores de Montevideo, sin fecha, Chebataroff 232 (LP 068408). **PAYSANDÚ:** Campo El Refugio. Pandule, S 32°22'41" W 57°25'54", 17-X-1995, Marchesi y Vignale s.n. (MVFA 24923); Arroyos Guaviyú y Sarandí, 1/3-IX-1948, Rosengurtt 5184 (MVFA). **RIVERA:** Gajo del Lunarejo, 1-XI-2003, Bonifacino y Langström 935 (MVFA). **ROCHA:** Establecimiento Vista Serrana, ruta 15 Km 77 desde ruta 13 Km 204, entre Velazquez y Los Talas, Lat. 34° 04' 15,37" S, Long. 54° 24' 34,80" W, 21-IX-2017, Trujillo 46 (MVFA). **SALTO:** Rincón de Guayaca, 5-IX-1900, Osten 3616 (MVM). **SORIANO:** Vera, 23-X-1899, Berro 683 (MVFA); Palmar, Lat. 33° 4' 3,34" S, Long. 57° 27' 30,35" W, X-2016, González s.n. (MVFA).

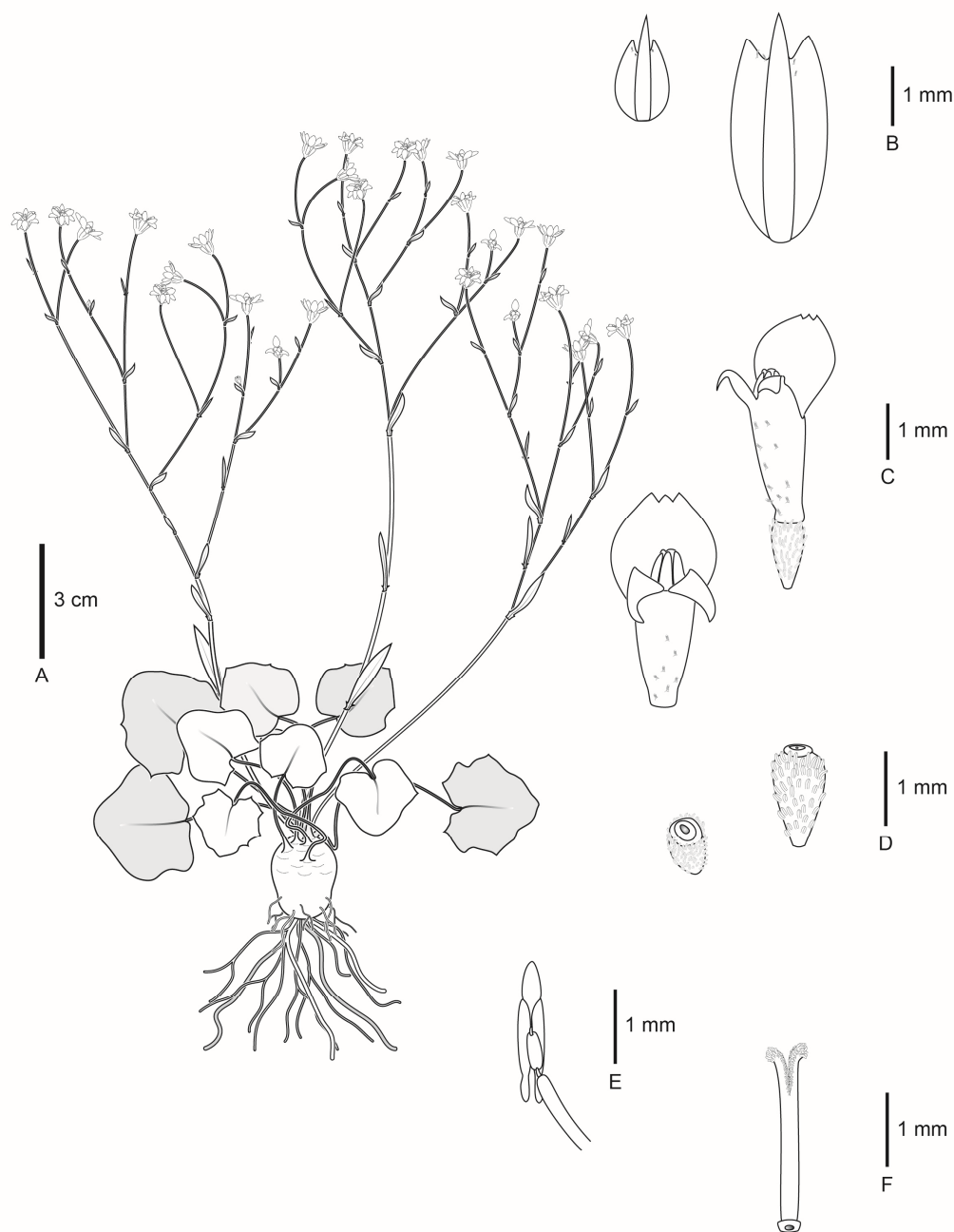


Fig. 11. *Pamphalea commersonii*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipsela (vista superior y lateral, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Berro 683 MVFA y B a F: González s.n. MVFA).

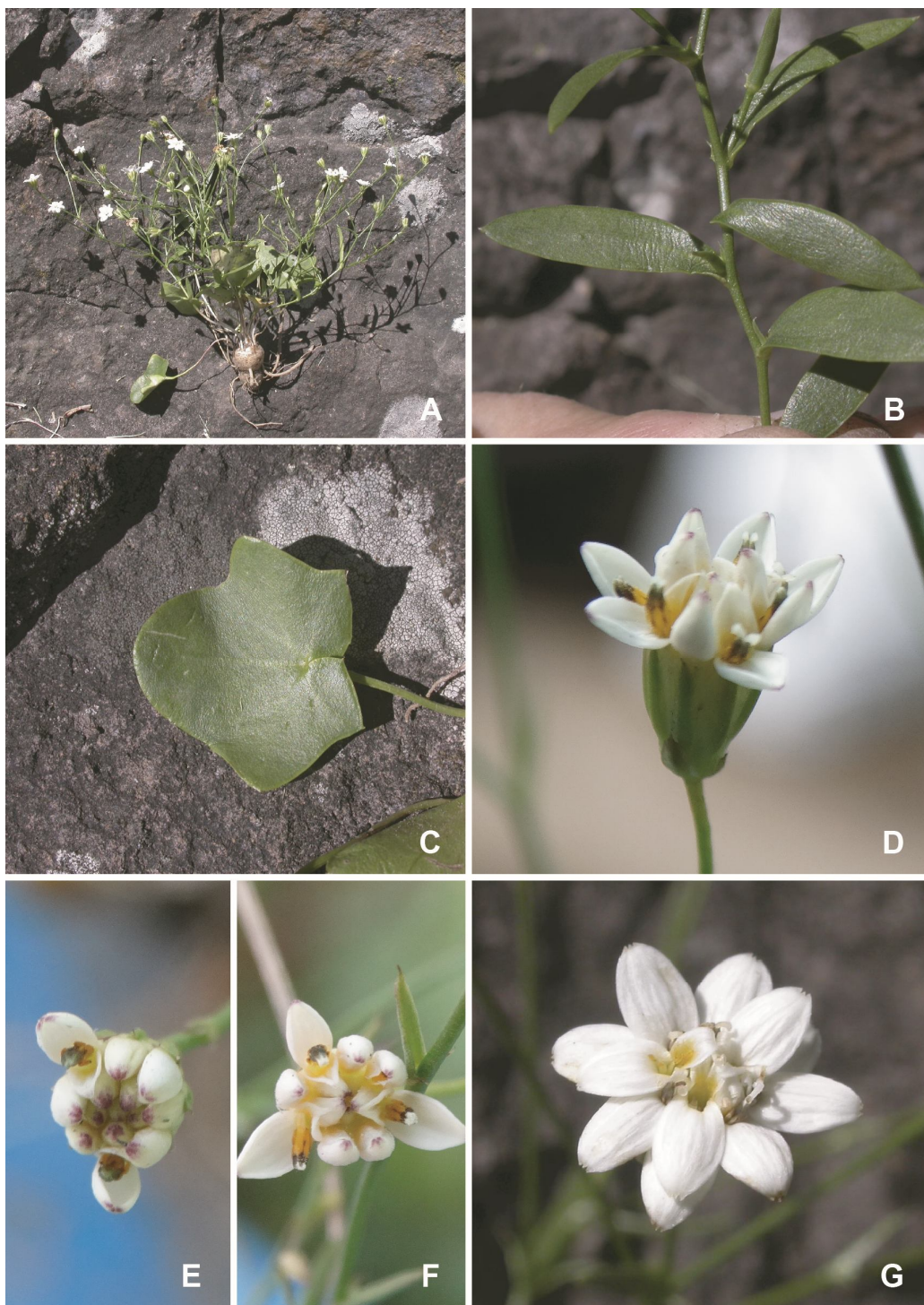


Fig. 12. *P. commersonii*. **A:** hábito, nótese la base tuberosa. **B:** hojas superiores. **C:** hoja inferior de la roseta. **D:** capítulo vista lateral, detalle del involucre. **E, F, y G:** capítulos con grado creciente de maduración, izquierda a derecha (Fotografías: A, B, C y G: Bonifacino; D, E y F: Trujillo).

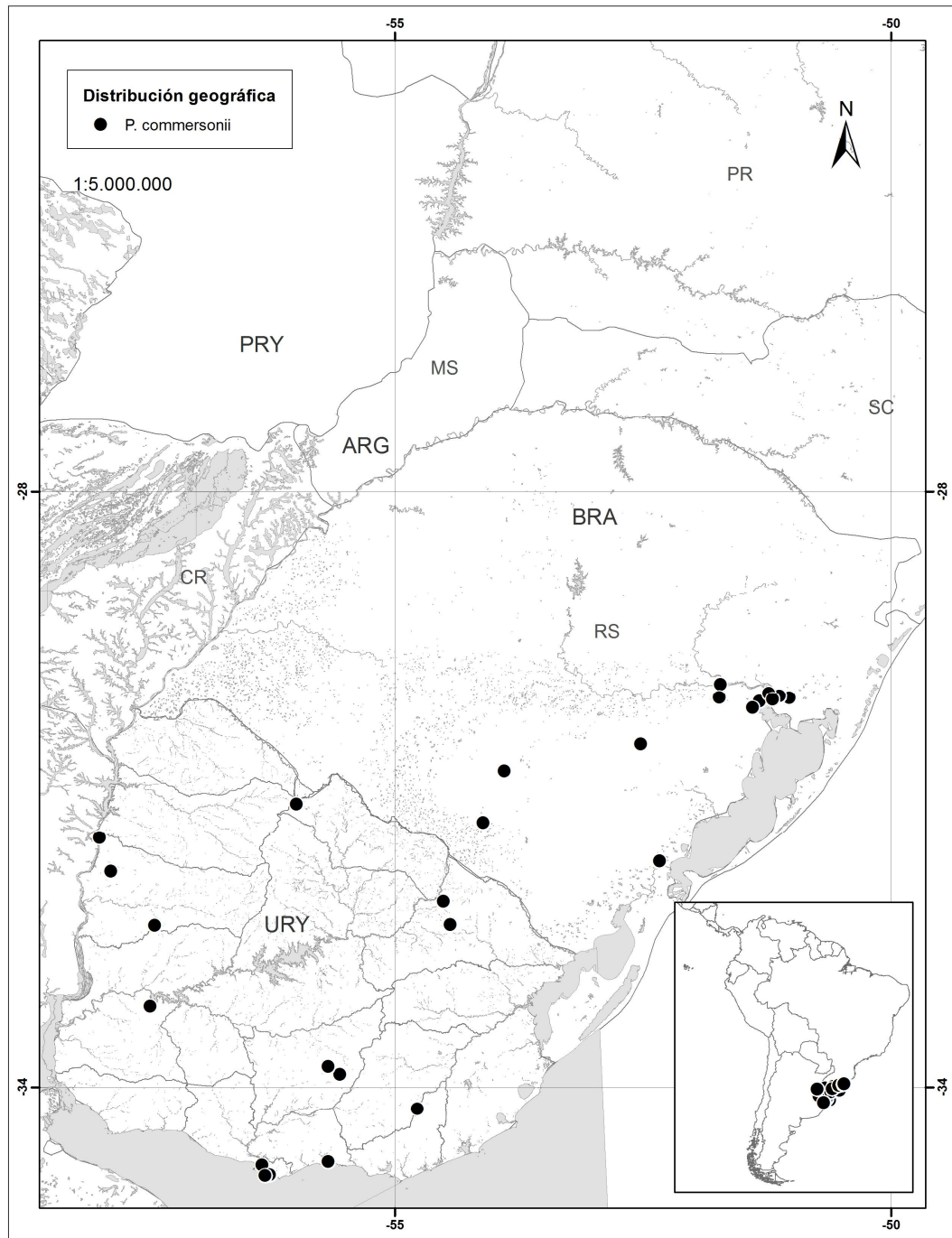


Fig. 13. Distribución geográfica de *P. commersonii*. (ARG: Argentina, CR Corrientes y MS Misiones. BRA: Brasil, PR Paraná, RS Rio Grande do Sul y SC Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

***Pamphalea heterophylla* Less.** Linnaea 5: 8. 1830. Tipo: Uruguay [Brasilia meridional]. Montevideo, 28-VII-1823, Sellow 1328 (Holotipo B, destruido, foto F 016096!). Brasil. Brasilia, Sellow 4048 (Isotipo K000500426, foto!); Brasilia, Sellow s.n. (Isotipo BR05504251, foto!); Brasilia, Rio Grande, Sellow s.n. (Isotipos P00732952, foto!, P00732953, foto!). (Fig. 14).

Pamphalea tweedii Gardn. y Field. Sertum Plantarum 1: t.21, 1844. Tipo: Uruguay. Salto del Uruguay, 1837, Tweedie s.n. (Holotipo K000500430, foto!).

Hierbas anuales, 2,5-20 (-26) cm de altura, con varios tallos ascendentes; tallos erectos, tricomas glandulares presentes, escasos; entrenudos 0,3-5 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 0,4-8,4 x 0,14-1,4 cm, pseudopetíolo 0-5 cm de largo, plano, envainador; lámina elíptica a obovada, comúnmente margen lirado-pinnatífido, base atenuada, ápice obtuso a agudo, a veces acuminado, lobo apical ovado a elíptico, a veces orbicular, 0,2-1,9 x 0,14-1,4 cm, margen entero a 6-dentado, lobos laterales hasta 3 pares, 0,1-0,8 x 0,05-0,5 cm, margen entero a 2-dentado; tricomas glandulares presentes, escasos. Hojas superiores, alternas, 0,2-2,8 x 0,05-1,4 cm, sésiles semiamplexicaules, similares a las inferiores a ovadas, base truncada, ápice agudo a acuminado, margen generalmente dentado o lobado hacia la base, lóbulos de ápice agudo, tricomas glandulares presentes, escasos. Capitulescencias corimbiformes laxas, capítulos 1-20, pedúnculos 0,05-8,4 cm de largo, tricomas glandulares presentes; bractéolas 1-3, 0,5-1,9 x 0,4-1 mm, ovadas, escariosas. Involucro 2,5-3,7 x 1,9-2,9 mm, cilíndrico; filarios 5-8, dispuestos en una serie, imbricados, 1,5-3,4 x 0,6-1,5 mm, elípticos a obovados, a veces oblongos, ápice hendido y mucronado, margen anchamente escarioso, enteras, tricomas glandulares presentes. Receptáculo plano, tricomas glandulares de ausentes a escasos. Flores 11-23, dispuestas en 2 o 3 series, corolas con tubo 1-1,9 mm de largo, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona ventral, labio abaxial 1,8-3,2 x 0,8-2 mm, elíptico a ovado, blanco, labio adaxial 1-1,9 x 0,5-1,3 mm, ovado, amarillo. Anteras 1,1-1,8 mm de largo, apéndice conectival 0,4-0,7 x 0,1-0,3 mm, elíptico a ovado, anteropodio 0,2-0,3 x 0,1-0,15 mm. Estilo 1,4-2,4 mm de largo, ramas estilares 0,3-0,6 mm de largo, corona de papilas 0,04-0,2 mm de altura, disco nectarífero

0,1-0,15 mm de altura. Cipselas 0,6-1,5 mm de largo, obovoides a elipsoides, tricomas no glandulares gemelos presentes; cipselas en estado de fructificación 1,6-1,8 mm de largo.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil, Uruguay y noreste de Argentina (Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008). En Argentina hay registros de *P. heterophylla* para las provincias de Buenos Aires, Corrientes, y Entre Ríos; en Brasil para el estado de Rio Grande Do Sul; y en Uruguay para los departamentos de Artigas, Canelones, Cerro Largo, Colonia, Durazno, Flores, Florida, Lavalleja, Maldonado, Montevideo, Paysandú, Río Negro, Rivera, Rocha, Salto, San José, Soriano, Tacuarembó y Treinta y Tres. Habita en campos gramíneos, pedregosos, cerros y sierras (Lombardo, 1983). En suelos arenosos, salitrosos, arcillosos, y pedregosos; sitios secos y húmedos; en la cima de sierras o al pie de estas; en campos bajos sin y con pastoreo; en praderas, en monte de leguminosas, y bañados. A pleno sol o bajo sombra, donde desarrollan mayor altura. Hay registros de poblaciones encontradas en bosque de ribera con *Vachellia caven* (Molina) Seigler y Ebinger; en prados húmedos y arcillosos con *Plantago* L., *Oxalis* L. y *Lepidium* L.; y en blanqueal sobre suelo arenoso con *Micropsis* DC., y ejemplares de mayor altura a la sombra con musgo. (Figs. 15 y 16).

Fenología: Floración de julio a noviembre, pudiendo extenderse hasta diciembre. Fructificación desde noviembre, hay registros hasta enero.

Especímenes adicionales examinados: ARGENTINA. BUENOS AIRES: Pdo. Balcarce: Sierra Larga, 12-25-X-1943, Aunziker 4512 (LP 057720*); Sierra el VulKkan, 11-X-1934, Boffa 332 (LP005910); Sierra la Barrosa, 31-X-1965, Cabrera *et al.* 17091 (LP s.n.*); Sierra la Vigilancia, 1-XI-1965, Cabrera *et al.* 17160 (LP s.n.); Sierra de Balcarce, Iraizoz, 30-XI-1922, Hanman s.n. (LP 068417*); Cinco Cerros, 1-X-1994, Pedersen 18158 (CTES s.n.*); Pdo. General Pueyrredón: Mar del Plata, 11-XII-1913, Valentini 58 (SI 150237, 039176*); Pdo. Tandil: Tandil, el dique, 13-X-1962, Torres 1045 (LP s.n.); CORRIENTES: Dpto. Curuzú Cuatiá: ruta 126, 15 km al este de Curuzú Cuatiá, 17-IX-1961, Fabris y Hunziker 7279 (LP 918881*); Dpto. Mercedes: Ea. La Aurora, próx. Yofre y ruta 123, 12-X-1976, Carnevall 3844 (CTES 115031); Ayo.

Pay-ubre Grande, camino Mercedes Boquerón, 2nov1971, Krapovickas *et al.* 20354 (CTES 01494, LP); 11-IX-1957, Pedersen 4594 (LP 908234); Ruta 123, Río Miriñay, 20set1973, Schinini *et al.* 7145 (CTES 07211); Río Miriñay y ruta 123, Ea La Chosa, 16-XI-1977, Schinini y Quarín 14470 (CTES 25912); Camino de Mercedes a Paso de los Libres y río Miriñay, 17-IX-1979, Schinini *et al.* 18658 (CTES 045003); Salto Ita Jhase, 9 km SW de Boqueron, arroyo Ita Cora, 18ago1995, Tressens *et al.* 5340 (CTES 245225); **Dpto. Monte Caseros:** 17-IX-1949, Nicora 4852 (LP 561024); campos bajos, 17-IX-1949, Nicora 4852 (SI 184597, 083644*); en campos bajos de pastoreo, 17-IX-1949, Nicora s.n. (SI 184595, 083675*); Campo Gral. Avalos Ayo. Curupí Chico, 11-IX-1979, Schinini *et al.* 18780 (CTES 045001); San Francisco, 33 km 34 de Monte Caseros, 12-IX-1979, Schinini *et al.* 18358 (CTES 045004); **Dpto. Paso de los Libres:** ruta 123 hacia Mercedes, antes del Río Miriñay, 4-XI-1973, Burkart 29859 (SI126545, 014374*); Bonplant, XI- 1929, Hicken 9609 (SI 150236, 039175*); Ruta 123, 2 km E del Río Miriñay, 21-IX-1973, Schinini *et al.* 7239 (CTES 06425); Ruta 14, próx a pajonal, Lat. 29° 57' 22,3" S, Long. 57° 40' 10,9" W, 26-IX-2016, Trujillo *et al.* 7 (MVFA s.n.); **Dpto. San Martín:** La Cruz, 7-IX-1936, La Cruz, Burkart 7869 (SI126576, 014379*); 10-XI-1936, Burkart s.n. (LP 068403*); La Cruz, Ea. Olmedo, 10-XI-1936, Burkart 7960 (SI 126574, 014377*); La Cruz, 10-XI-1936, Burkart 7964 (SI 126575, 014378*); **Dpto. Santo Tomé:** Garruchos, Estancia San Juan Bautista, 20-IX-1974, Krapovickas *et al.* 25922 (CTES); Ayo. Chimiray y Río Uruguay, 12-XI-1974, Schinini y Carnevali 10375 (CTES s.n.); **ENTRE RÍOS:** **Dpto. Colón:** Palmar de Colón, 8-XI-1965, Burkart 26100 (SI 126577, 014380*); Palmar Grande, 25-XI-1968, Burkart y Troncoso 27391 (SI 126579, 014382*); El Palmar, 16-X-1971, Burkart 28905 (SI 126544, 014375); Monte Palmar, Ubajay, X-1959, Friedmar 427 (LP016224); **Dpto. Concordia:** Concordia, Yuquerí Chico, puente Colorado, 18-X-1971, Burkart 28912 (SI126580, 014383*); Salto Grande, 12-X-1968, Cabrera y Sagastegui 19295 (LP s.n.); Ruta 14, 10 km al norte de Concordia, 16-IX-1961, Fabris y Hunziker 7265 (LP 918866*); Yuqueri grande, 3-XI-1949, Job s.n. (LP 908790*); Salto Grande, Río Uruguay, Casa de Piedra, 3-X-1978, Renvoize 2854 (SI 150288, 039177*); **Dpto. Federación:** Rincón o Barra del Mocoetá, 4-XII-1969, Burkart 27810 (SI 126578, 014381); Camino sin asfaltar, ingreso ca 100 metros desde ruta 14, en blanqueal, Lat. 30° 38' 43" S, Long. 58° 00' 00" W, 26-IX-2016, Trujillo *et al.* 10 (MVFA s.n.); **Dpto. Gualeguaychu:** ruta 14 a Concordia, km 249, arroyo Isletas, 21-IX-1961, Burkart 22788 (LP 929985, SI 126543); Tala, by the ferry on the R. Gualeguay, 24-XI-1964, Pedersen 7286 (SI 150240, 039179*); **Dpto. Villaguay:** Villaguay, 20-XI-1940, Castellanos s.n. (LP 068409*); **BRASIL. RIO GRANDE DO SUL: Munic. Alegrete:** Ponte sobre o Rio Inhanduí, km 516, 31-X-1981, Bueno 3248 (HAS13840); Hotel

Fazenda Río Caverá, 10-XI-2010, Pasini s.n. (ICN 169659); **Munic. Bagé:** Estrada para cidade de Bagé, XI-2013, Freitas 205 (ICN 178168); KM 35 da RS 153, 12-X-1975, Sidia s.n. (HAS 3268); **Munic. Caçapava do Sul:** XI-2013, Freitas 204 (ICN 178167); BR-153, junto a ponte sobre o Rio Camaquã, 9-XI-1996, Jarenkow 3254 (PEL 16832*, foto!); 7 km NW de Minas do Camaquã, 6-XII-1978, Krapovickas y Cristóbal 34197 (CTES 044706); BR-153, Em campo sobrepastejado, ao lado da Rodovia, Platt s.n. (ICN s.n.); **Munic. Quaraí:** Fazenda Cantagalo, 29-X-2008, Setubal y Boldrini 730 (ICN 185947); **Munic. Rosário do Sul:** campo 8 km E, BR 290 km 377, 13-X-1971, Lindeman *et al.* s.n. (HAS4904); **Munic. Santana da Boa Vista:** Cerro do Diogo, 10-X-1987, Jarenkow y Sobral 760 (PEL 9867*, foto!); Serra do Apertado, 5-VII-1997, Jarenkow y Sobral 3512 (PEL 17778*, foto!); Cerro do Diogo, IX-1985, Sobral 4238 (ICN 067007); **Munic. Sant'Ana do Livramento:** Estrada secundária junto a BR-153, 9-XII-1986, Bueno 4844 (HAS 22456); Fazenda Vento Aragano, 9-XI-2008, Trevisan *et al.* 1010 (ICN 158419); **Munic. São Borja:** Distrito de Santa Rosa, loc. Rincão São Lucas E.A. Bonitas, 23oct1993, Záchia 1440 (ICN 103236); **Munic. Uruguiana:** Arroio Touro Passo, 16-XI-1984, Sobral 3356 (ICN065362); **URUGUAY. ARTIGAS:** Arroyo Mandiyú, 15-X-2004, Brussa s.n. (MVJB 24564); Ruta 3, km 608, 11-X-1972, Del Puerto y Marchesi s.n. (LP, MVFA 11338); Puerto Bentin, sobre río Cuareim, próximo a Bella Unión, 11-X-1972, Del Puerto y Marchesi s.n. (MVFA 11383). **CANELONES:** Paso de Pache, XI-1925, Lombardo s.n. (MVJB 1180); Paso de Pache, XI-1929, Lombardo s.n. (MVJB 2632); Santa Lucia, parcela del 1, 12-XI-1934, Rosengurt 127 (MVFA); Santa Lucia, parcela del 2, 12-XI-1934, Rosengurt 147 (MVFA); Paso Cuello, Parcela 1, 12-XI-1934, Gallinal 127 (LP). **CERRO LARGO:** Ruta 44 y Río Negro, S 32°04'38,4" W 54°41'8", 25-X-2003, Bonifacino y Sytsma 833 (MVFA); Arroyo Cordobés y arroyo Pablo Páez, 4-X-1961, Rosengurt *et al.* 128 (MVFA). **COLONIA:** Molino Quemado, 12-X-1957, Arrillaga 688 (MVFA); Carmelo, 6-XII-1934, Cabrera 3201 (LP, MVM); Riachuelo, X-1949, Fabris y Gebhard 5 (LP); Riachuelo, 1-XI-1960, Cabrera 13625 (LP); Riachuelo, 11-X-1936, Cabrera 3817 (LP). **DURAZNO:** Nacientes del Arroyo El Cordobés, 1-XI-2005, Bonifacino *et al.* 1755 (CTES 0009024, SI 184594, MVFA s.n.); Estancia La Paz, arroyo Cordobés, 3-X-1961, Del Puerto s.n. (MVFA 67); Molles, 30-IX-1899, Osten 3815 (MVM); Ruta 5 al N del arroyo Villasboas. Campos de Castells, 2-XI-1973, Rosengurt 11497 (MVFA). **FLORES:** Porongos, 3-IX-1899, Osten 3777 (MVM); Río Yí entre arroyo Matanzas y Carpintería, estancia de Quinteros, 25-XI-1936, Rosengurt 508 (LP, MVFA); Arroyo Grande, estancia Santa Adelaida, parcela 25, 17-XI-1937, Gallinal *et al.* 997 (LP); 25-XI-1937, Gallinal *et al.* 1143 (LP). **FLORIDA:** Casupá, 18-XI-1962, Del Puerto s.n. (MVFA 6872); Cerro Colorado, estancia San Pedro, Sauce, XII-1937, Gallinal *et al.* PE-

3255 (LP); Cerro Colorado, estancia San Pedro, parcela Bichadero, 14-XII-1936, PE-207 (LP); Florida-Timote- Santa Clara, 19-XI-1934, Gallinal 41 (LP); Santa Clara, cerro Colorado, 28IX-1926, Herter s.n. (MVM); Campos de Gala mala, X-1925, Lombardo s.n. (MVJB 581, MVJB 1359); Río Santa Lucía, pueblo 25 de Agosto, 21-XI-1935, Rosengurtt 1097 (LP); Estancia San Pedro, cerro Colorado, XII-1936, Gallinal *et al.* PE-207 (MVM 8192). **LAVALLEJA:** Ruta 40, sierra de Polanco, 24-IX-1993, Bayce *et al.* s.n. (MVFA 22283); Cerro de los Cuervos, 17/18-X-1998, Bonifacino y Speroni s.n. (MVFA 28754); Cerros del Molino, Sierra de Minas, XII-1939, Chebataroff 3047 (LP); Sierras de Minas, Penitente, 5-XI-1933, de Medina 148, 1545 (MVM); arroyo Mataojo. Abra de Zabaleta, 11-X-1970, Krapovickas y Cristóbal 16137 (CTES 01496*); Cerro Arequita, 24-XI-1963, Marchesi 747 (MVFA); Minas, cerro Arequita, 3-X-1937, Rosengurtt 1354 (MVFA). **MALDONADO:** Parque Lussich, 12-X1956, Arrillaga 424 (MVFA); Cerro de las Animas, 28-X-2004, Bonifacino 1222 (MVFA s.n.); Cerro de las Animas, 29-X-2003, Bonifacino y Langström 928 (MVFA); Cerro de las Animas, 15-X-1941, Burkart 12679 (SI s.n.*); Punta Ballena, X-1937, Lombardo s.n. (MVJB 3148); Cerro Tupambaé, 6-X-1963, Marchesi 471 (MVFA); Sierras Animas, 5-XI-1931, Osten 22344 (MVM); Cerro Pan de Azúcar, 20-XI-1983, Pedersen 13620 (CTES 381286*); **MONTEVIDEO:** X-1877, Arechavaleta s.n. (MVM); XI-1880, Gibert s.n. (MVM); X-1867, Gibert s.n. (LP); 3 XI 1907, Osten s.n. (MVM). **PAYSANDÚ:** Ruta 26, km 124, 16-XI-1977, Marchesi y Ferrés s.n. (MVFA 14342); Arroyo Guaviyú y arroyo Sarandí, 1/2-IX-1948, Rosengurtt 5183 (MVFA). **RÍO NEGRO:** Balsa al norte, 6-XI1913, Berro 7012 (MVFA); Palmares de Porrúa, 16/19-X-1995, Brescia *et al.* s.n. (MVFA 26801). **RIVERA:** Mandiyú, S 30°30,6' W 57°41,1', 15-X-2004, Brussa s.n. (MVJB 24564); El arenal, 9-XII-2003, Delfino *et al.* s.n. (MVJB 24826); Minas de Corrales, arroyo Corrales, S 31°35'62,5" W 55°29'9", 7-XI-2005, Delfino *et al.* s.n. (MVJB 23372). **ROCHA:** Sierra de los Difuntos, Colonia Don Bosco, S 34°5'7" W 53°46'18", 18-IX-2006, Bonifacino 2455 (MVFA). **SALTO:** Estancia Los Venados. Puntas del Tapado, 16-XI-1995, Bonifacino s.n. (MVFA 25119); Ruta 31, entre San Antonio y Valentín, 21-IX-1970, Del Puerto *et al.* s.n. (MVFA 9328); Camino a Guaviyú próximo a ruta 4, 31-VIII-1969, Del Puerto y Marchesi s.n. (MVFA 8585). **SAN JOSÉ:** Sierra Mahoma, 26-IX-1962, Del Puerto 2170 (MVFA); 14 X 1930, Osten 22005 (MVM). **SORIANO:** Vera, 12-IX-1898, Berro 684 (MVFA); Campo Battro, 24-XII-1913, Berro 7056 (MVFA); Mercedes, 27-X-1914, Berro 7708 (MVFA); Mercedes, Mauá, X-1891, Osten 3071 (MVM); Juan Jackson, estancia Monzón-Heber, XI-1937, Gallinal *et al.* 768 (LP); Santa Elena, parcela del 21, 5-XI-1934, Gallinal 61 (LP); Arroyo San Salvador, 24-IX-1873, Berg 25 (LP). **TACUAREMBÓ:** Cuchilla de Laureles, cerca de campo de Darío Fros, 2-X-2004, Bonifacino 1180 (MVFA s.n.); Cañada del Tala y ruta 31, S 31°38'34,6" W

56°18'3,2'', 27-X-2003, Bonifacino y Sytsma 879 (MVFA); Valle Edén, IX- 1928, Herter 8706 (SI s.n.*); Ruta 5, Km.257, a un lado de la carretera, 19-IX-1986, Izaguirre *et al.* s.n. (MVFA 18436). **TREINTA Y TRES:** Río Olimar a la altura de Treinta y Tres, 22-X-1969, Olano *et al.* s.n. (MVFA 8804).

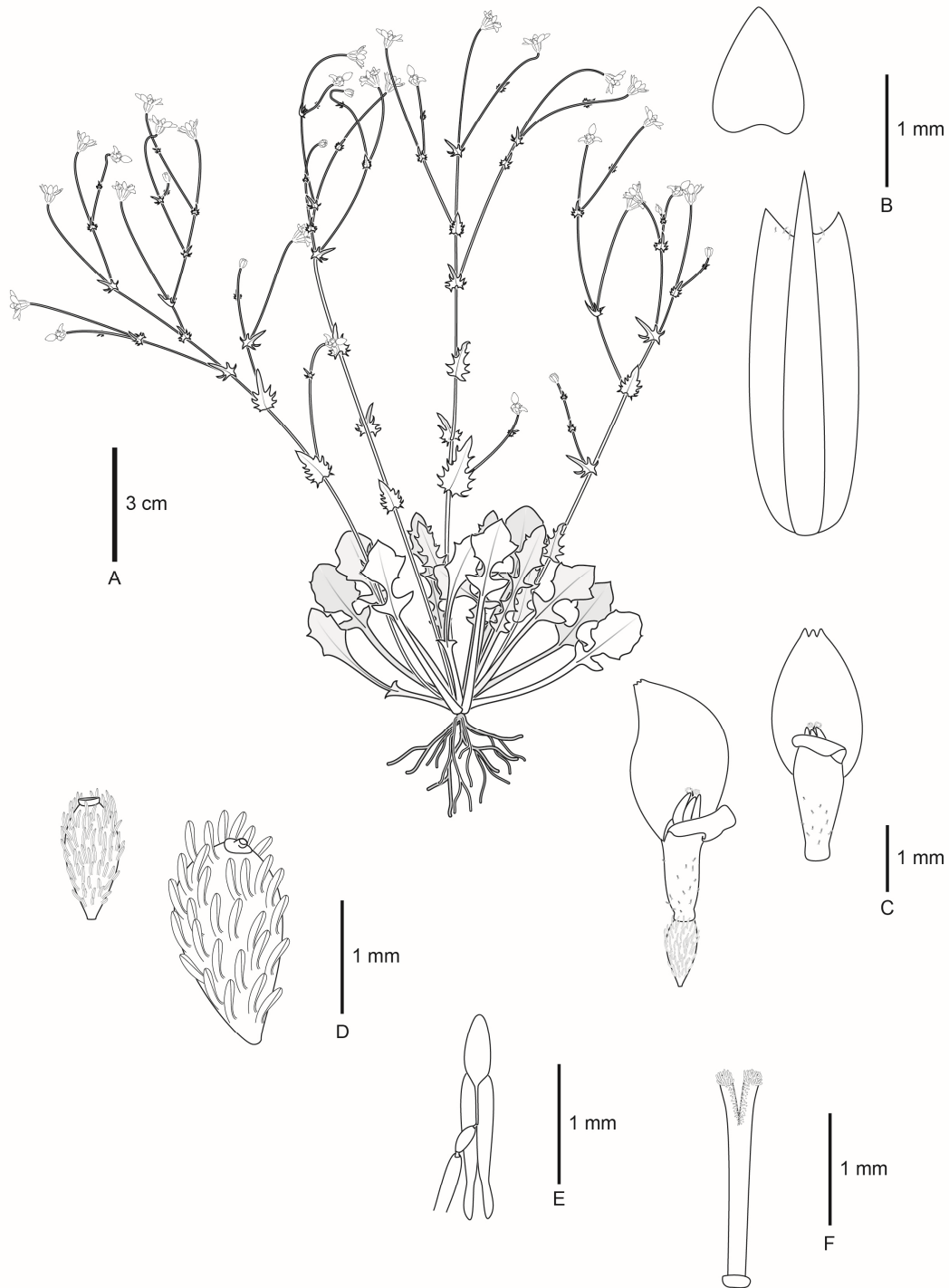


Fig. 14. *Pamphalea heterophylla*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola, arriba y filar, abajo. **C:** flores. **D:** cipselas (en estado de floración y fructificación, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Bonifacino y Sytsma 833 MVFA y B a F: Trujillo et al. 10 MVFA).

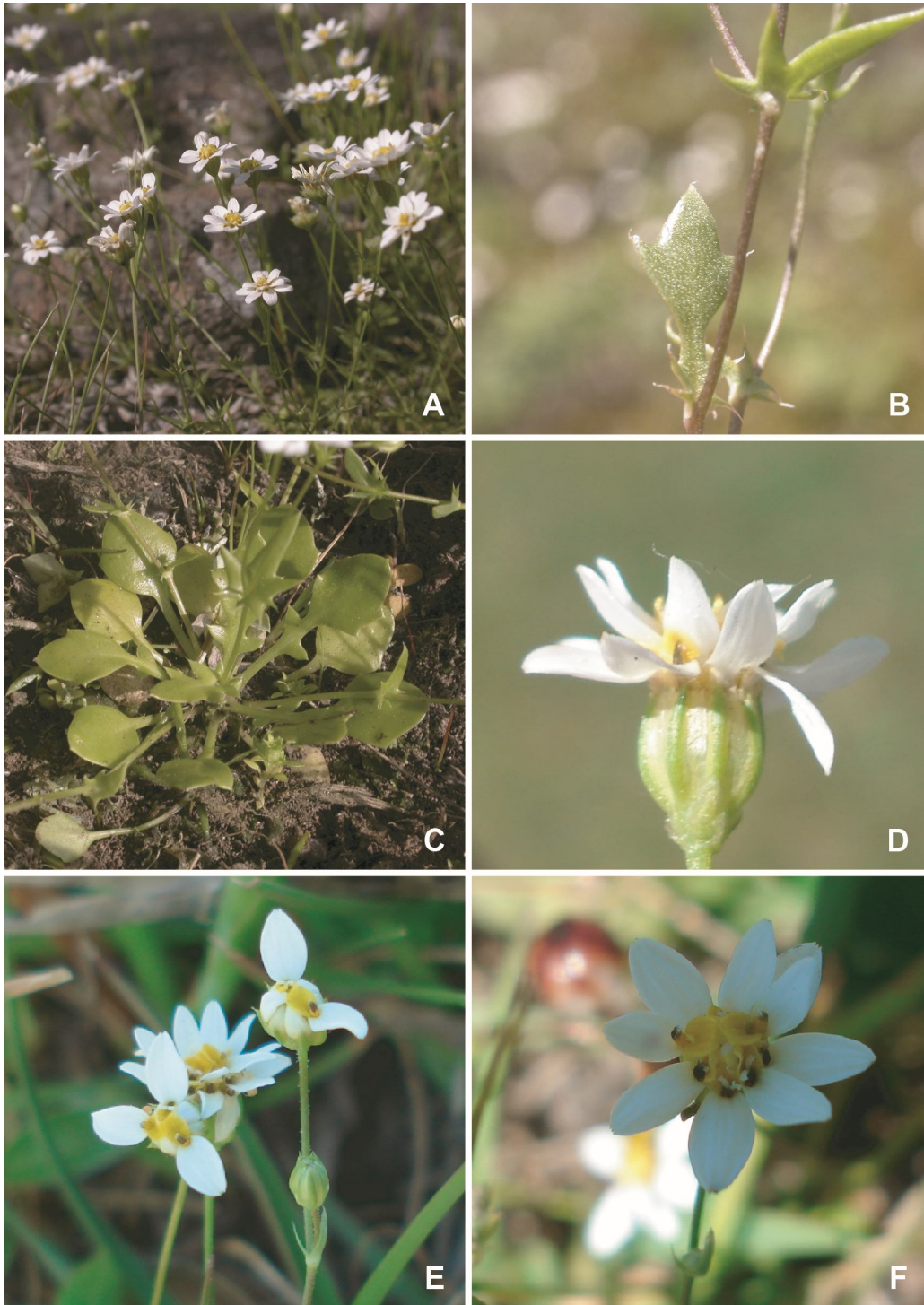


Fig. 15. *P. heterophylla*. **A:** hábitat. **B:** hojas superiores. **C:** hojas inferiores en roseta. **D:** capítulo vista lateral, detalle del involucre. **E y F:** capítulos con diferentes grados de maduración (Fotografías: A, B y C: Bonifacino; D, E y F: Trujillo).

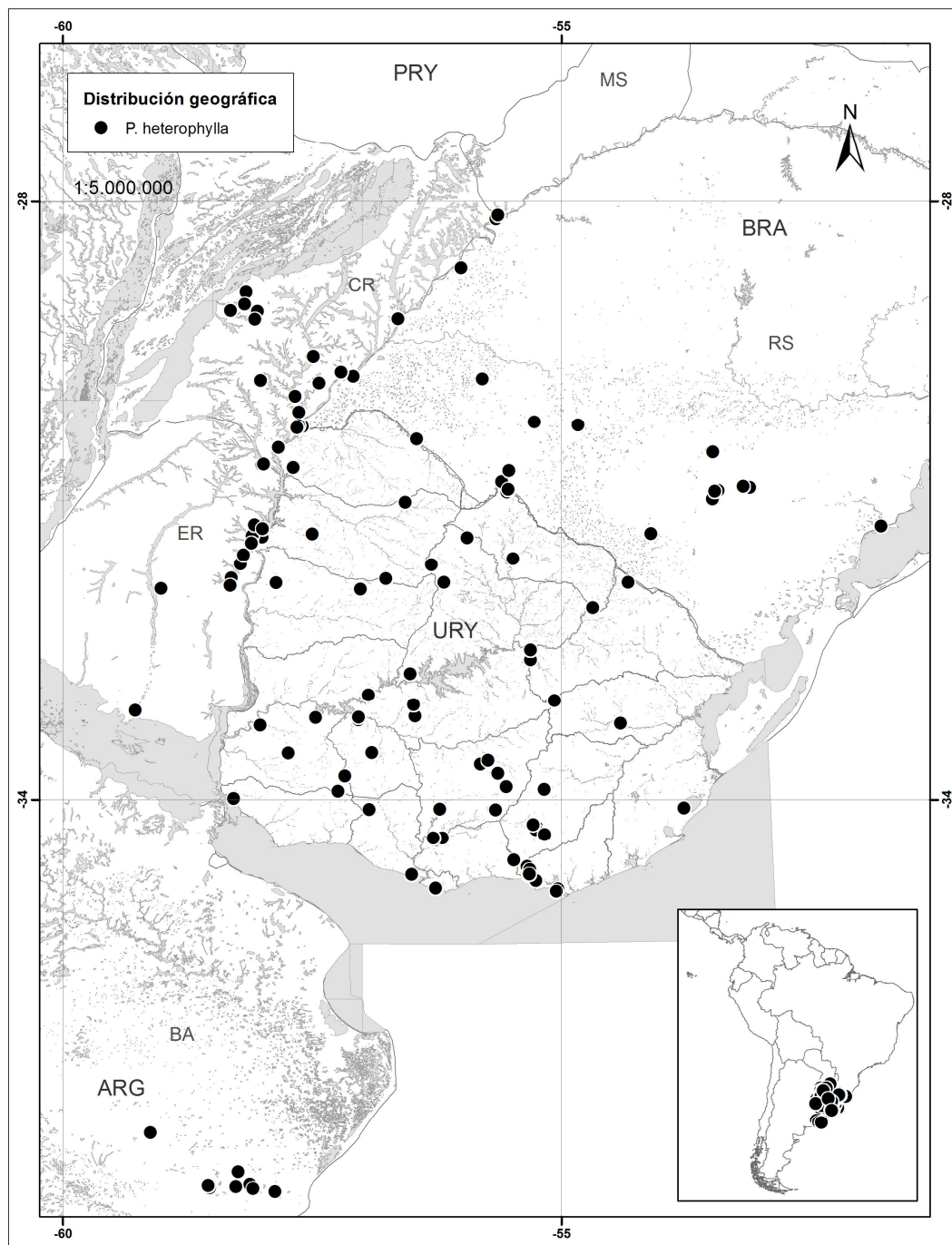


Fig. 16. Distribución geográfica de *P. heterophylla*. (ARG: Argentina, BA Buenos Aires, CR Corrientes, ER Entre Ríos y MS Misiones. BRA: Brasil, PR Paraná, RS Rio Grande do Sul y SC Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea maxima Less. Linnaea 5: 9. 1830. Tipo: Uruguay [Brasilia meridionalis]. Montevideo, Sellow 1365 (Holotypus B, destruido, foto F 16097!). Neotipo: Uruguay. Lavalleja, Ruta a cerro Arequita, S 34°18'54,4" W 55°15'17,6", 2-XI-2010, Bonifacino *et al.* 4052 (MVFA!; Isotipo LP!). (Fig. 17).

Hierbas perennes, generalmente robustas, (19,6) 32-80 cm de altura, con rizoma desarrollado; tallos erectos, ocasionalmente fistulosos, estriados, tricomas glandulares presentes; entrenudos 0,5-11 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 2-23,5 x 0,8-4,5 cm, pseudopetíolo 0,5-13,5 cm de largo, plano, envainador; lámina linear a obovada, margen lirado-pinnatífida, base atenuada, a veces lobos inferiores desfasados, ápice obtuso a agudo, lobo apical ovado, 1,1-4,5 x 1,5-4,5 cm, margen 6 a más de 10-dentado, lobos laterales 2-5 pares, 0,2-2,1 x 0,2-2,3 cm, margen entero a más de 3-dentado; tricomas glandulares presentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-13,2 x 0,1-3,2 cm, gradualmente reducidas en tamaño hacia el ápice, semiamplexicaules, similares a las inferiores a ovadas de margen pinnatífido, base truncada, margen lobado, crenado-dentado, tricomas glandulares presentes. Capitulescencias paniculiformes laxas, capítulos 5-120, pedúnculos 0,1-4,7 cm de largo, tricomas glandulares presentes, abundantes; bractéolas 1-4, 0,6-2 x 0,3-0,9 mm, ovadas, a veces elípticas, escariosas. Involucro 2,5-3,6 x 1,5-3,3 mm, cilíndrico; filarios 5-12, dispuestos en una o dos series subiguales, imbricados, 2,5-3,5 x 0,5-1,3 mm, elípticos a obovados, ápice mucronado, margen escarioso, dentados en general hacia el ápice, tricomas glandulares presentes, abundantes en el ápice escarioso. Receptáculo plano a leve convexo, tricomas glandulares presentes. Flores 8-24, dispuestas en 2 o 3 series, corolas con tubo 1,5-2,2 mm de largo, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona ventral y base, labio abaxial 2,1-3,7 x 1,3-2,1 mm, elíptico a ovado, blanco, labio adaxial 1,1-2 x 0,6-1,3 mm, ovado, blanco, en zona de unión con tubo a veces amarillo. Anteras 1,5-2,1 mm de largo, apéndice conectival 0,5-1 x 0,1-0,3 mm, elíptico a ovado, anteropodio 0,25-0,3 x 0,13-0,15 mm. Estilo 2,2-3,9 mm de largo, ramas estilares 0,4-0,8 mm de largo, corona de papilas 0,05-0,2 mm de altura, disco nectarífero 0,1-0,15 mm de altura. Cipselas 0,6-1,6 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares gemelos presentes; cipselas en estado de fructificación 1,8-2 mm de largo.

Nota: Al romper hojas se percibe aroma a guisado.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil y Uruguay (Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008). En Brasil hay registros de *Pamphalea maxima* para los estados de Rio Grande Do Sul y Santa Catarina; en Uruguay para los departamentos de Canelones, Cerro Largo, Florida, Lavalleja, Paysandú y Treinta y Tres. Se encuentra en parajes húmedos, a veces sombríos (Arechavaleta, 1906), en sitios anegados con o sin pastoreo, y a los lados de éstos, donde alcanzan menores alturas; con ejemplares de *Juncus* L., *Cyperus* L., *Carex* L., *Rhynchospora* Vahl., *Hydrocotyle* L., *Ludwigia* L., especies de la familia Poaceae, *Sisyrinchium* L., *Plantago*, *Senecio bonariensis* Hook. y Arn., *Baccharis* L. y *Eclipta* L. (Figs. 18 y 19).

Fenología: Floración de octubre a diciembre, fructificación de diciembre a febrero.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL:

Munic. Jari y Tupanciretã: Jari, Tupanciretã, 26-I-1942, Rambo s.n. (PACA 9152*, PACA 9153*, PACA 9236*, PACA 9324*); **Munic. Osório:** Lagoa dos Barros, 24-XI-1949, Rambo s.n. (PACA 44544); **Munic. Triunfo:** Fazenda Delapieve, 18-XI-1973, Sehnem s.n. (PACA 70945*); **Munic. Vacaria:** Fazenda da Ronda, 13-I-1947, Rambo s.n. (PACA 35093); Passo do Socorro, 26-XII-1951, Rambo s.n. (PACA 51408, PACA 57482); **SANTA CATARINA: Munic. Agua Doce:** Campos de palmas, 28,5 km southeast of horizonte (Paraná), ca S 26°45' W 51°25', 3-XII-1964, Smith y Klein 13463 (LP s.n.); **URUGUAY. CANELONES:** Sierras de Afilar, 2-XI-1928, Osten 20099 (MVM); Arenales entre arroyo Sarandí y la Floresta, 22-II-1936, Rosengurt 147 (MVFA). **CERRO LARGO:** Arroyo Malo, ruta 26, 22-XI-1968, Lema *et al.* s.n. (MVFA 7890); Cañada de los Ceibos, cerca de arroyo Tacuarí, S 32°42'30,3" W 53°22', 23-X-2004, Marchesi *et al.* s.n. (MVFA s.n.). **FLORIDA:** Cerca de arroyo Valentines, S 33°14'8,9" W 55°14'51", 18-XI-2009, Marchesi 3031 (MVFA s.n.). **LAVALLEJA:** Ruta a cerro Arequita, S 34°18'54,4" W 55°15'17,6", 2-XI-2010, Bonifacino *et al.* 4052 (MVFA); Río Santa Lucia y ruta a cerro Arequita, 1-XII-1979, Marchesi s.n. (MVFA 16440); Ruta 8, km 139, 1-XII-1979, Marchesi s.n. (MVFA 16463); Minas, X-2016, Trujillo *et al.* 45 (MVFA). **PAYSANDÚ:** Cueva del Tigre, puntas del arroyo Ñacurutú, I-

1942, Chebataroff 7001 (LP 068471). **TREINTA Y TRES:** 1 km de arroyo Parao, cerca de Vergara, 21-X1969, Olano *et al.* s.n. (MVFA 8768).

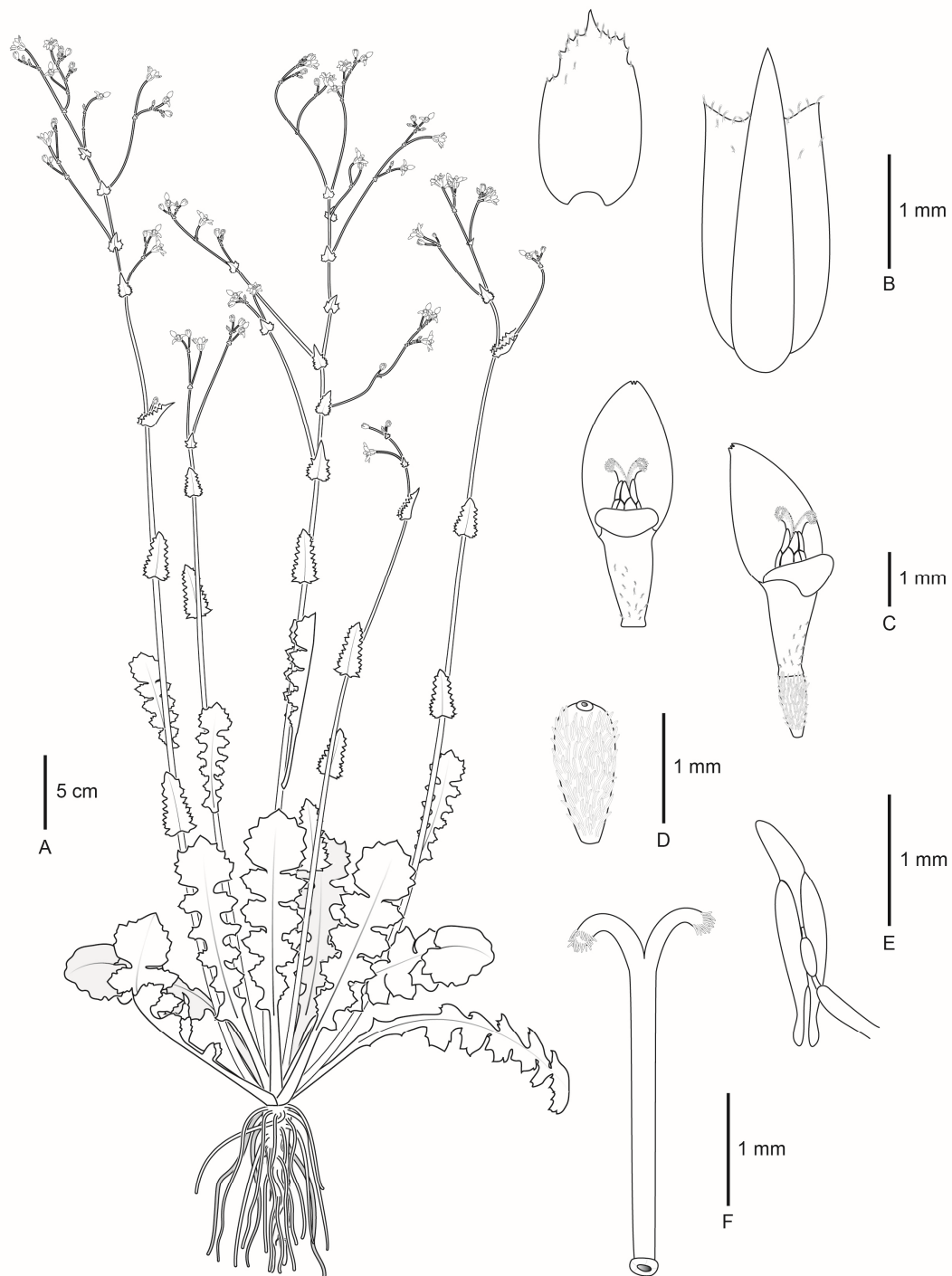


Fig. 17. *Pamphalea maxima*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipsela. **E:** estambre (filamento, anteropodio y

antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Bonifacino *et al.* 4052 MVFA y B a F: Trujillo *et al.* 45 MVFA).



Fig. 18. *P. maxima*. **A:** hábitat. **B:** aspecto general de la planta. **C:** hoja superior. **D:** hojas inferiores en roseta. **E:** capítulo vista lateral, detalle del involucro. **F, G, y H:** capítulos con grado creciente de maduración, izquierda a derecha (Fotografías B y C: Bonifacino; A, D, E, F, G y H: Trujillo).

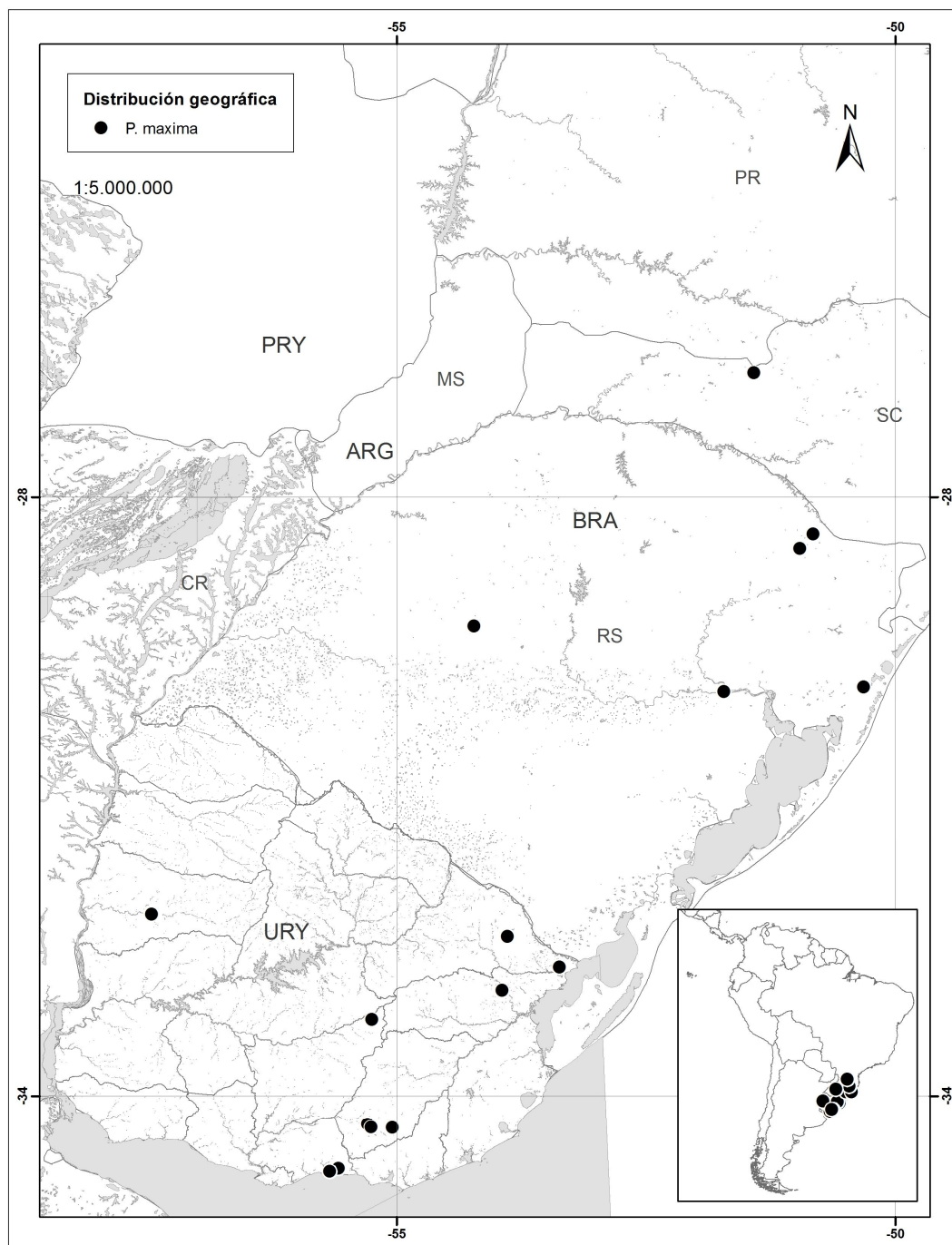


Fig. 19. Distribución geográfica de *P. maxima*. (ARG: Argentina, CR Corrientes y MS Misiones. BRA: Brasil, PR Paraná, RS Rio Grande do Sul y SC Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea missionum Cabrera. Notas Mus. La Plata, Bot. 16: 235. 1953.
Tipo: Argentina. Misiones, Dpto. Candelaria, Loreto, 2-IX-1946, Montes 2515
(Holotipo LP 000355!). (Fig. 20).

Hierbas anuales, erectas, ramificadas desde la base, muy foliosas en zona de inflorescencias, 5,8-42 cm de altura; tallos erectos, tricomas glandulares presentes, abundantes, decrecen hacia la base; entrenudos 0,3-7 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 1,4-12 x 0,5-3,3 cm, pseudopetíolo 0,5-5 cm de largo, plano, envainador, lámina obovada, margen lirado-pinnatisecto, base atenuada, ápice agudo, lobo apical ovado, 0,5-2,5 x 0,5-2,6 cm, margen 4-12-dentado, lobos laterales 0,5-5 pares, 0,1-1,6 x 0,1-1,4 cm, margen entero a 4-dentado; tricomas glandulares presentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-11 x 0,1-3,2 cm, similares a inferiores a sésiles semiamplexicaules, obovadas de margen pinnatífido a ovadas, base cordada, ápice agudo, margen dentado, tricomas glandulares presentes. Capitulescencias paniculiformes laxas, capítulos 1-120, pedúnculos 0,1-3,8 cm de largo, tricomas glandulares presentes; bractéolas 1-2, 0,8-1,4 x 0,5-0,7 mm, ovadas escarosas. Involucro 2,1-2,8 x 1,3-2,5 mm, cilíndrico; filarios 7-9, dispuesto en una serie imbricada, 2-2,6 x 0,6-1 mm, elípticos a ovados, a veces obovados, ápice mucronado, margen escarioso, dentado en zona distal, tricomas glandulares presentes principalmente en zona distal escariosa. Receptáculo plano, tricomas glandulares escasos. Flores 10-12, dispuestas en 2 series, tubo 0,8-1,5 mm de largo, tricomas glandulares presentes, labio abaxial 1-2 x 0,7-1,1 mm, ovado, blanco, labio adaxial 0,8-1,2 x 0,5-0,8 mm, ovado, blanco, en zona de unión con tubo a veces amarillo. Anteras 0,9-1,3 mm de largo, apéndice conectival 0,35-0,7 x 0,15-0,2 mm, ovado, a veces elíptico, anteropodio 0,15-0,3 x 0,05-0,1 mm. Estilo 1,5-2 mm de largo, ramas estilares 0,25-0,6 mm de largo, corona de papilas 0,15-0,2 mm de altura, disco nectarífero 0,15-0,2 mm de altura. Cipselas 0,7-1,2 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares gemelos presentes; cipselas en estado de fructificación 1,6-1,7 mm de largo.

Nota: Al romper hojas se percibe aroma a guisado.

Distribución y hábitat: En Misiones y nordeste de Corrientes, Argentina, y este de Paraguay (Cabrera, 1953; Katinas y Crisci, 2008). Habita campos bajos y húmedos, pantanosos, en depresiones aluviales cercanos al río Paraná, bañados, pajonales de *Panicum prionitis* Nees. Bajo la sombra del árbolado, crece junto a *Marsilea*, *Mentha* L., *Hydrocotyle*, y *Ranunculus* L.; también al sol y bajo semisombra de espinillos, formando poblaciones abundantes. (Figs. 21 y 22).

Fenología: Prefloración desde julio, floración de setiembre a noviembre y fructificación de noviembre a enero.

Especímenes adicionales examinados: ARGENTINA. CORRIENTES: Dpto. Bella Vista: Carrizal EE.A. INTA Bella Vista, 17-IX-1981, Carnevali 4835 (CTES 115033); **Dpto. Itatí:** Estancia Tuyutí, río Paraná, 29-IX-1972, Pedersen 10194 (LP s.n.); **Dpto. Ituzaingó:** 10 km NE de Ituzaingó, 30-IX-1978, Schinini y Vanni 15535 (CTES 044348); Isla Apipé Grande, Panco cué, 5-X-1978, Schinini y Vanni 15783 (CTES 044362); **Dpto. Santo Tomé:** ruta 120 y río Aguapey, 3-IX-2004, Schinini y Dematteis 36538 (CTES 400494). **MISIONES: Dpto. Candelaria:** Elev. Ruta 204, Profundidad, 12 Km al S de ruta 12, 8-IX-1993, Arbo *et al.* 5987 (216871); Santa Ana, 2-IX-1946, Montes 2567 (LP 897703); Loreto, 2-IX-1946, Montes 2515 (holotipo, LP 073743, 000355); Santa Ana, 14-IX-1912, Rodríguez 97 (LP 068399, 005486); Ruta 204, Arroyo Garupá, de Candelaria a Profundidad, lado derecho de la ruta, Lat. 27° 29' 27" S, Long. 55° 44' 24" W, 25-IX-2016, Trujillo *et al.* 1 (MVFA s.n.); Ruta 204, de Candelaria a Profundidad, lado derecho de la ruta, aprox. 9 km del centro urbano Candelaria y 3 Km del centro urbano Profundidad, Lat. 27° 32' 6" S, Long. 55° 43' 2" W, 25-IX-2016, Trujillo *et al.* 2 (MVFA s.n.); **Dpto. Capital Posadas:** Posadas, bañados del Paraná, 25-XI-1943, Burkart 14034 (LP 055129, 005487); Posadas, bañados del Paraná, 25-XI-1943, Burkart 14034 (SI 126581, 014384); Posadas, vías, 26-XI-1943, Burkart 14087 (SI 126582); Posadas, 3-X-1909, Rodríguez 97 (LP 026716, 005485); Posadas, X-1919, Spegazzini 108 (LP s.n., 005492); Ruta 14, Arroyo Garupá Norte-Quintana, Lat. 27° 42' 1" S, Long. 55° 39' 54" W, 25-IX-2016, Trujillo *et al.* 4 (MVFA s.n.); **Dpto. Iguazú:** Puerto Istueta, alt 218 msnm, km 14, 6-X-1950, Montes 10160 (LP 894070); **Dpto. San Ignacio:** 9-X-1946, Medina 40 (CTES 044733); **Dpto. San Pedro:** San Pedro Pimay-guazú, 7-VII-1949, Montes 4291 (LP 788434); Misiones, Campo de las Cuyas, I-1907; Spegazzini 109 (LP 068398, 005488); Misiones, Campo de las Cuyas, I-1907; Spegazzini 109 (LP 907009, 005489); Misiones, Campo de las

Cuyas, I-1907; Spegazzini 109 A (LP s.n., 005490); Spegazzini 109 B (LP s.n., 005491). **PARAGUAY. GUAIRÁ:** Del Guairá, Iturbe, 2-X-1952, Montes 12718 (LP 904622); **ITAPÚA:** Arroyo San Rafael, Ruta 1, 15 km SE de Gral. Delgado, 16-XI-1978, Arbo *et al.* 1984 (SI s.n.); Arroyo San Rafael, Ruta 1, 15 km SE de Gral. Delgado, 16-XI-1978, Arbo *et al.* 1984 (CTES 044380); Villa Encarnación, campos bajos y playas río Paraná, 21-IX-1915, Rojas 1434 (MVM 4857); Encarnación, Campos bajos y playas río Paraná, IX-1915, 1434 (SI s.n.); Villa Encarnación, 15-X-1902, Sohozthy 23 (SI s.n.); Encarnación, Paraná-ufer, 13-XI-1985, Wolf *et al.* 167 (SI s.n.).

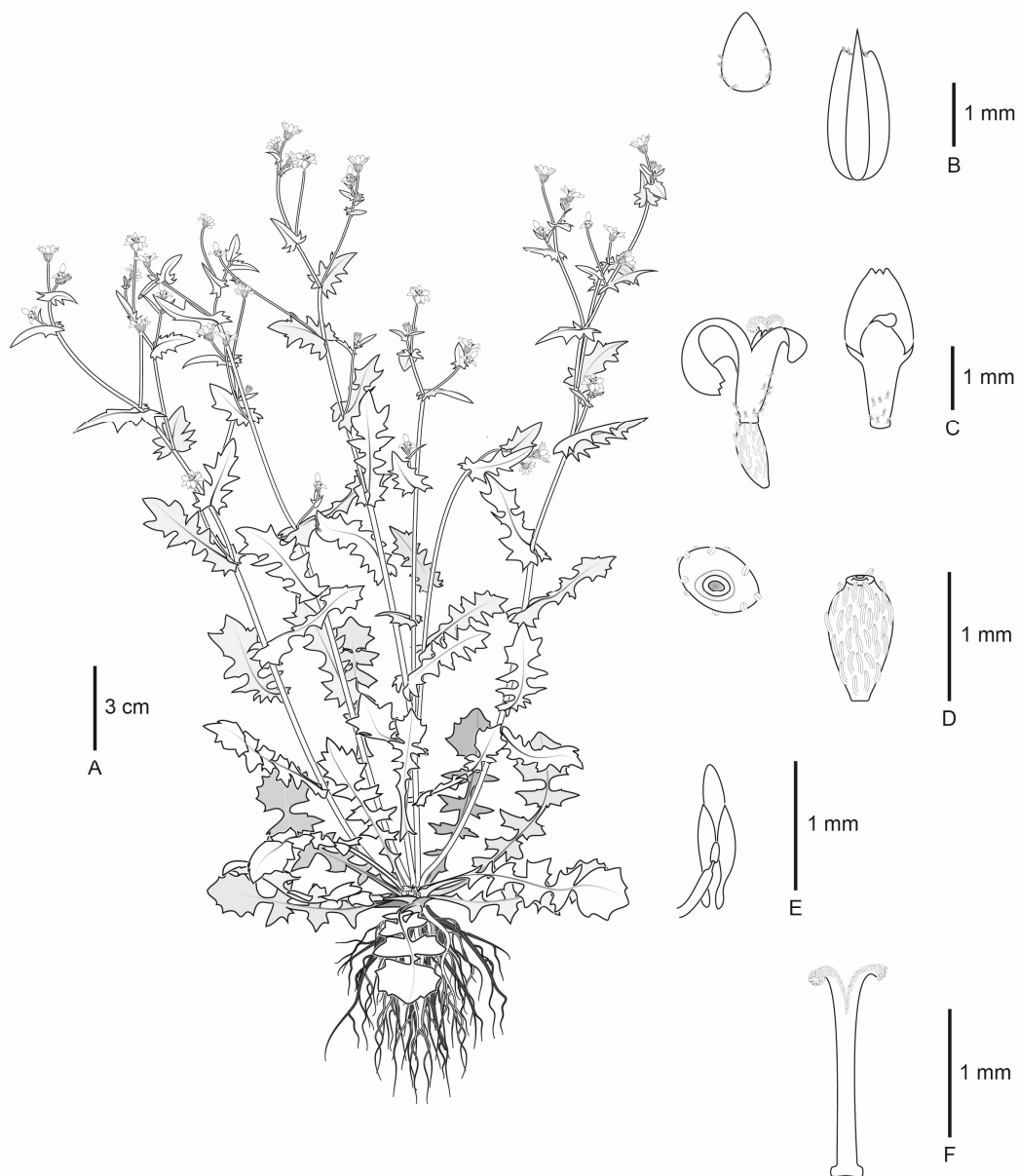


Fig. 20. *Pamphalea missionum*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipsela (vista superior y lateral, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestra, Trujillo *et al.* 2 MVFA).

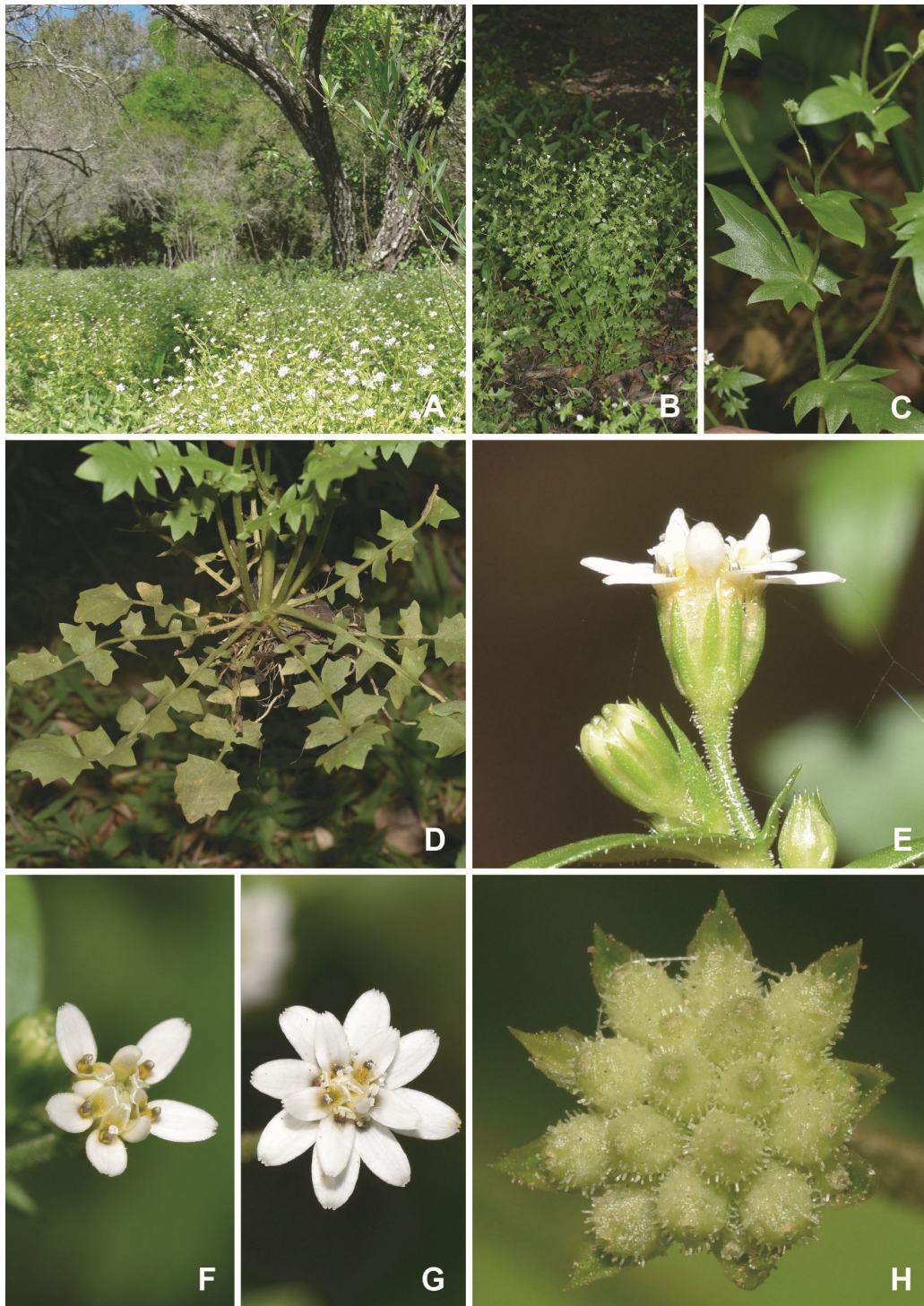


Fig. 21. *P. missionum*. **A:** hábitat. **B:** aspecto general de la planta. **C:** hojas superiores. **D:** hojas inferiores en roseta. **E:** capítulo vista lateral, detalle del involucro. **F** y **G:** capítulos con grado creciente de maduración, izquierda a derecha. **H:** frutos (Fotografías: B, C, D, E, F, G y H: Bonifacino; A: Trujillo).

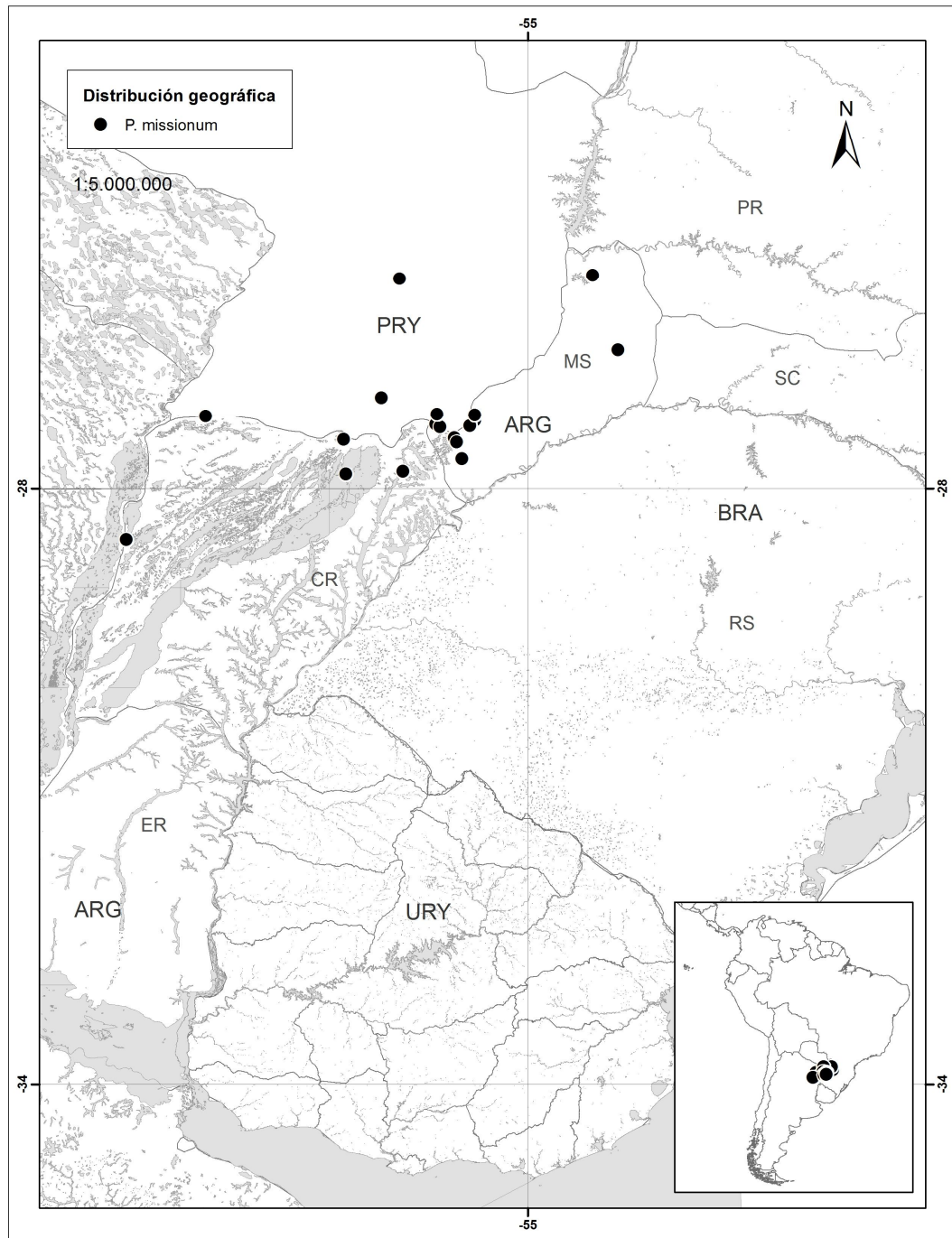


Fig. 22. Distribución geográfica de *P. missionum*. (ARG: Argentina, BA Buenos Aires, CR Corrientes, ER Entre Ríos y MS Misiones. BRA: Brasil, PR Paraná, RS Rio Grande do Sul y SC Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea ramboi Cabrera, Notas Mus. La Plata, Bot. 16: 229. 1953. Tipo: Brasil, Edo. Rio Grande do Sul: Taimbesinho, p. São Francisco de Paula, 18-XII-1950, Rambo 49420 (lectotipo, LP000356!, designado por Platt *et al.* (2016)). (Fig. 23).

= *Pamphalea ramboi* var. *scaposa* Merxmüller in Suessenguth y Merxmüller (1954: 36). Tipo: Brasil, Edo. Santa Catarina: Morro da Igreja, 1860 m, 3-I-1949, Reitz 2968 (lectotipo, HBR8056, foto!, designado por Platt *et al.* (2016); isolectotipo, US 00119792, foto!).

Hierbas perennes, erectas, a veces con rizoma pequeño, 6,5-59 cm de altura; tallos erectos, tricomas glandulares presentes, decrecen hacia la base; entrenudos 0,3-13,2 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 1-29,4 x 0,15-3,2 cm, pecíolo 0,5-25 cm de largo, plano, frecuentemente con expansión alada, 0,05-0,4 cm para cada lado, base envainadora, lámina 0,5-4,4 x 0,15-3,2 cm, ovada a obovada, excepción elíptica, base cordada, a veces de aguda a obtusa, ápice obtuso levemente acuminado, excepción agudo, margen entero a 2-4-dentado, levemente revoluto, tricomas glandulares escasos a ausentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-8,5 x 0,1-2,2 cm, similares a inferiores a sésiles semiamplexicaules, obovada, a veces angostamente elíptica con constricción en mitad de lámina, a ovada largamente atenuada hacia ápice, base cordada, a veces aguda a truncada, ápice acuminado a agudo, margen 2-4-dentado, a veces sólo en la base o entero, tricomas glandulares presentes. Capitulescencias corimbiformes laxas, capítulos 1-38, pedúnculos 0,1-8 cm de largo, tricomas glandulares presentes, abundantes; bractéolas 3-4, 1,1-2,5 x 0,7-1,4 mm, ovadas escariosas. Involucro 2,5-4 x 2,5-3,5 mm, cilíndrico; filarios 10-13, dispuestos en una o dos series subiguales, imbricados, 3-4,2 x 1-1,6 mm, oblongos a obovados, excepción largamente ovados, ápice mucronado, margen escarioso, dentado en zona distal, tricomas glandulares presentes principalmente en zona distal escariosa. Receptáculo plano a leve convexo, tricomas glandulares presentes. Flores 23-36, dispuestas en 2 o 3 series, tubo 1,1-1,65 mm de largo, tricomas glandulares presentes, labio abaxial 2,5-3,5 x 1,2-2 mm, elíptico, blanco, labio adaxial 1,4-2 x 0,8-1,2 mm, ovado, amarillo desde unión con tubo, blanco en zona distal. Anteras 1,3-

1,9 mm de largo, apéndice conectival 0,4-0,7 x 0,2-0,25 mm, ovado, anteropodio 0,2-0,3 x 0,1 mm Estilo 1,7-2,2 mm de largo, ramas estilares 0,35-0,6 mm de largo, corona de papilas 0,05-0,1 mm de altura, disco nectarífero 0,1 mm de altura. Cipselas 0,9-1,6 mm de largo, elipsoides a obovoides, tricomas no glandulares gemelos de ausentes a escasos; cipselas en estado de fructificación 2,5-2,7 mm de largo.

Distribución y hábitat: Sureste de Brasil, Rio Grande do Sul (Cabrera, 1953; Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008) y Santa Catarina. Habita en campos pastosos húmedos, bordes de bañados, y también en suelos pedregosos y turberas. (Figs. 24 y 25).

Fenología: Floración de setiembre a diciembre, fructificación de diciembre a marzo.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL:

Munic. Cambará do Sul: Cambará do Sul, Itaimbezinho, 27-XII-1988, Jarenkow y Bueno 1147 (PEL 11214*, foto!); Cambará do Sul, 2005, Kerber 305 (PACA 103079); Cambará do Sul, 2005, Kerber 306 (PACA 103080); Cambará do Sul, Itaimbezinho, 3-II-1973, Lindeman y Porto s.n. (ICN 021239); Cambará do Sul, Itaimbezinho, 12-XII-1978, Mattos *et al.* 20155 (HAS 63933); Cambará do Sul, Itaimbezinho, 12-XII-1978, Mattos *et al.* 19998 (HAS 63934); Cambará do Sul, Parque Nacional da Serra Geral, entrada camino al cañón, Lat. 29° 4' 51" S, Long. 49° 59' 25,8" W, 8-XII-2015, Pasini *et al.* 1043 (MVFA s.n.); Cambará do Sul, Parque Nacional da Serra Geral, Lat. 29° 4' 4,8" S, Long. 49° 57' 52,7" W, 8-XII-2015, Pasini *et al.* 1056 (MVFA s.n.); Cambará do Sul, Parque Nacional de Aparados Da Serra, al cañón Itaimbezinho, Lat. 29° 9' 58,9" S, Long. 50° 5' 47,25" W, 9-XII-2015, Pasini *et al.* 1065 (MVFA s.n.); Cambará do Sul, Em área lindeira ao Parque Nacional de Aparados da Serra, Lat. 29° 09' 27" S, Long. 50° 02' 48,8" W, 15-XII-2013, Platt s.n. (ICN s.n.); Cambará do Sul, Em área lindeira ao Parque Nacional de Aparados da Serra, Lat. 29° 09' 24,2" S, Long. 50° 02' 52,4" W, 15-XII-2013, Platt s.n. (ICN s.n.); Taimbesinho, p. São Francisco de Paula, (Nota: el cañón Itaimbezinho se ubica en Cambará, Cambará perteneció a São Francisco de Paula hasta 1963), 7-II-1941, Rambo s.n. (PACA 4767); Cambará do Sul, Serra da Pedra, II-1948, Rambo s.n. (PACA 36329); Taimbesinho, p. S. Fraco. de Paula, 18-XII-1950, Rambo 49420 (Isolectotipos, LP 000357*, LP 000358*, M 0030698*, foto!, SI

000932*); Itaimbé, 900 m, 19-XII-1950, Sehnem 5184 (PACA 50939, SI s.n.); Faxinal, Cambará do Sul, 19-IX-1985, Sobral 3194 (ICN 062711); Faxinal, Cambará do Sul, 2-X-1981, Stehmann s.n. (ICN 50974); **Munic. Canela:** Canela, Sobral, M. y R. Silva 2715 (ICN 88543); **Munic. São Francisco de Paula:** CPCN do Pró-Mata, São Francisco de Paula, XI-2003, Azevêdo y Concalvez 383 (ICN 146967); Pró-Mata, São Francisco de Paula, 30-X-2003, De Marchi *et al.* s.n. (ICN 129561); Pró-Mata, São Francisco de Paula, 22-X-1998, Flores 237 (ICN 119291); São Francisco de Paula, RS-020, km 106 (quando em direção à capital, no lado esquerdo da rodovia), Lat. 29° 24' 28,2" S, Long. 50° 27' 25,5" W, 14-XII-2013, Platt s.n. (ICN s.n.); Próximo RS 020, São Francisco de Paula, 2-XI-2011, Schneider 1819 (ICN 171034); CPCN do Pró-Mata, São Francisco de Paula, 2-XII-2004, Silva s.n. (ICN 158756); **Munic. São José Dos Ausentes:** São José Dos Ausentes, distrito Silveira, RS-020, calle asfaltada, camino a Silveira, a la izquierda, Lat. 28° 43' 59,3" S, Long. 50° 3' 1,1" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1077 (MVFA s.n.); **SANTA CATARINA:** Morro de Igreja, 1860 m, 3-I-1949, Reitz 2968 (US 00119792*, foto!).

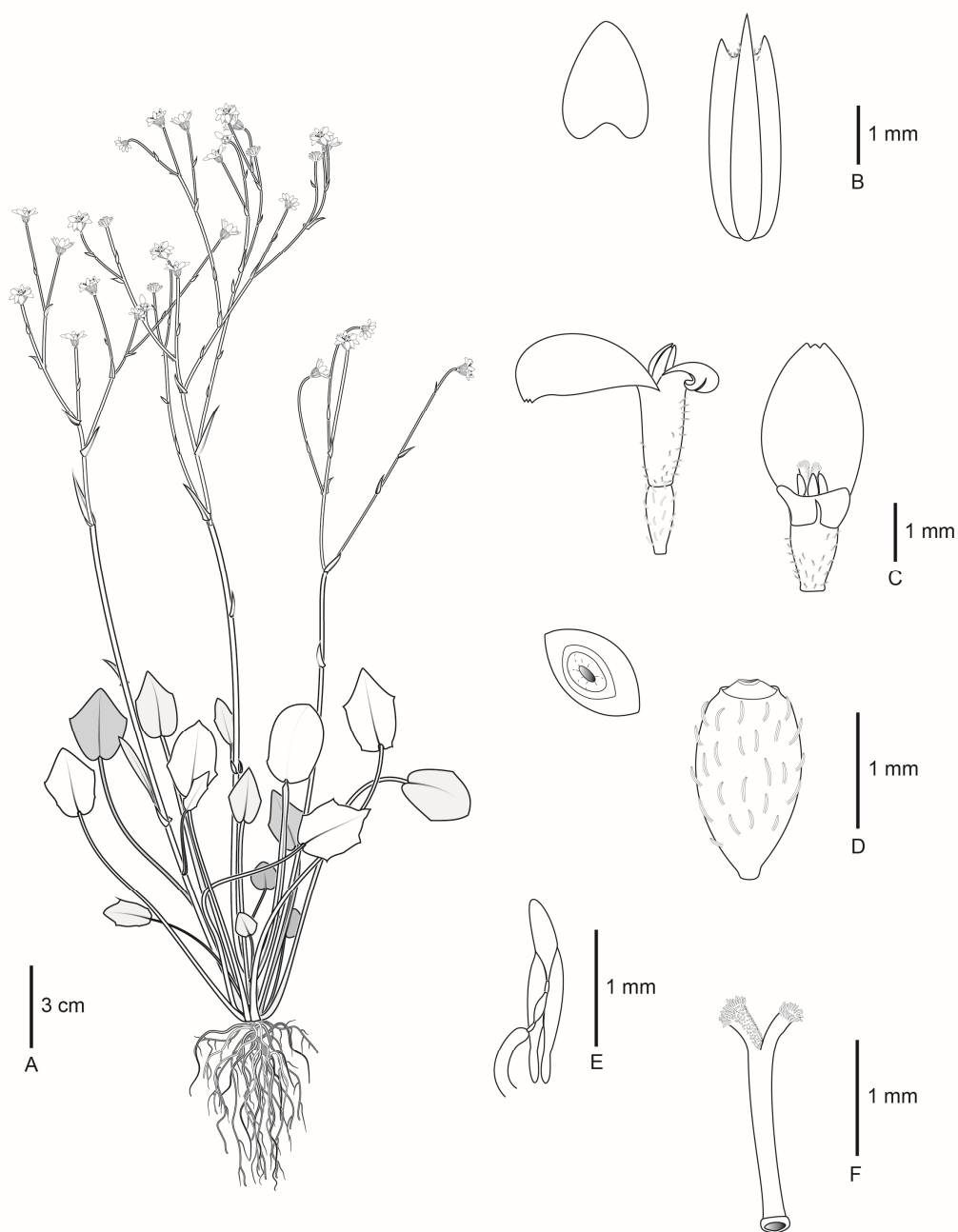


Fig. 23. *Pamphalea ramboi*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipsela (vista superior y lateral, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Pasini *et al.* 1056 MVFA y B a F: Pasini *et al.* 1043 MVFA).

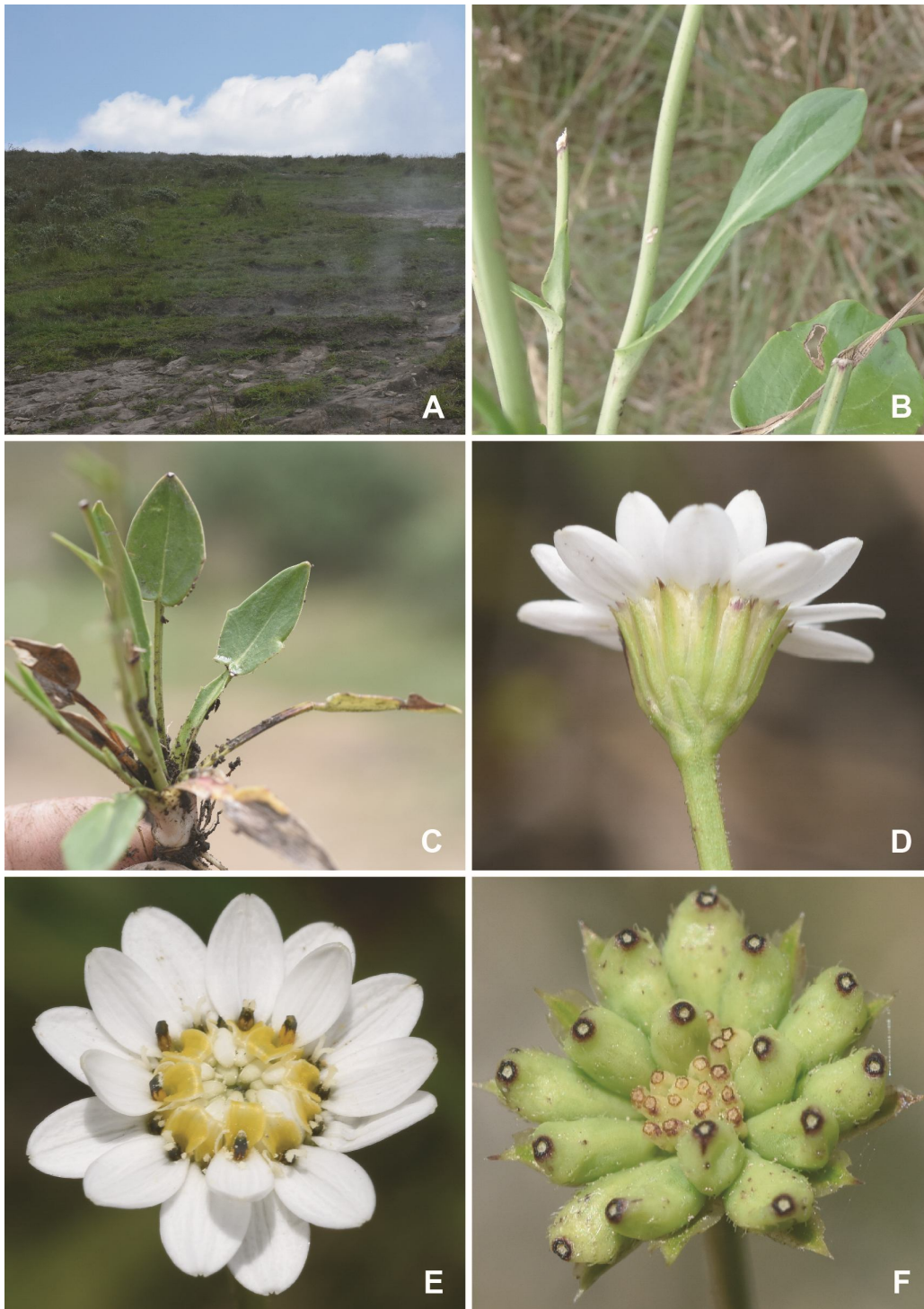


Fig. 24. *P. ramboi*. **A:** hábitat. **B:** hoja superior. **C:** hojas inferiores en roseta. **D:** capítulo vista lateral, detalle del involucre. **E:** capítulo vista superior. **F:** frutos (Fotografías: A, C, D, E y F: Bonifacino; B: Trujillo).

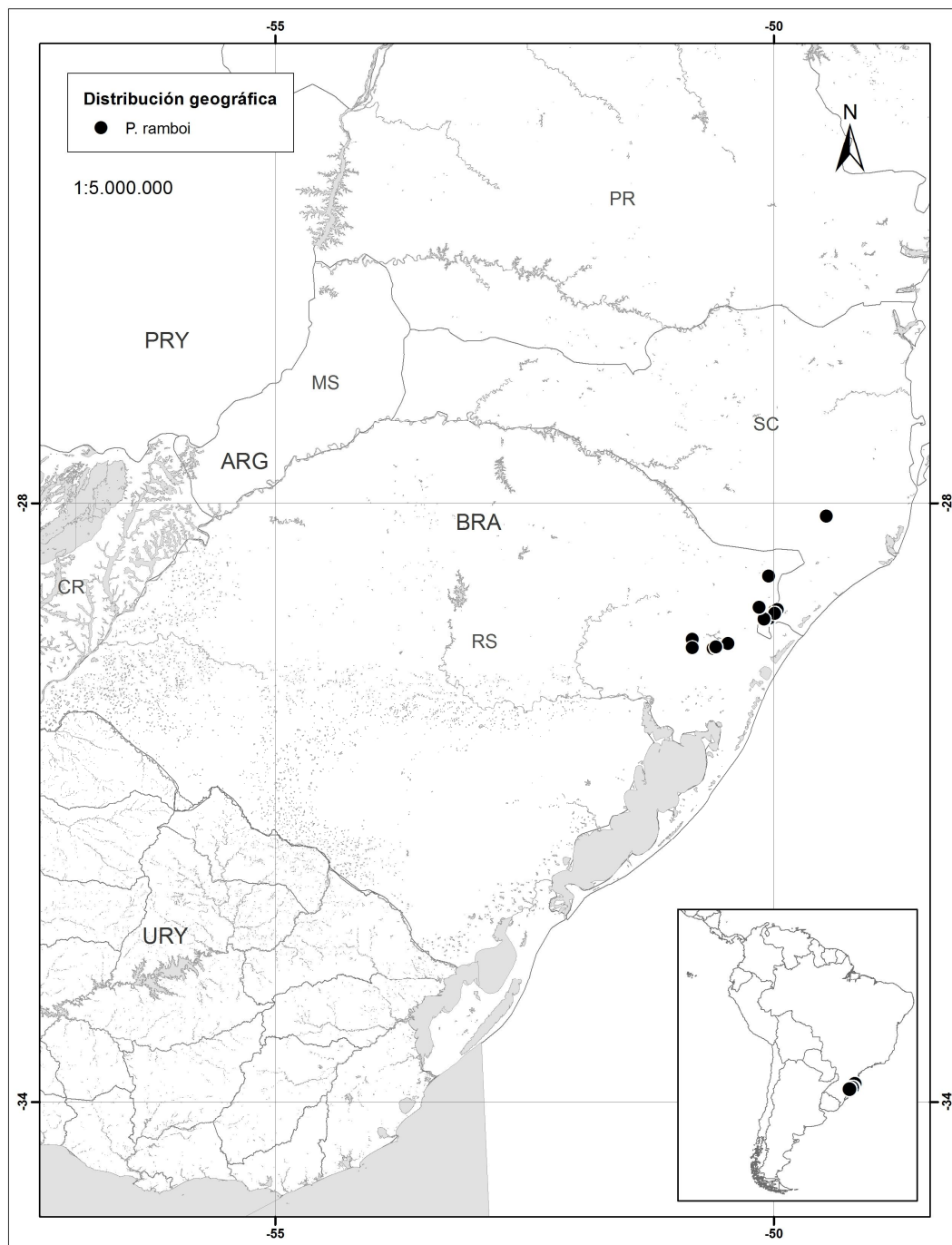


Fig. 25. Distribución geográfica de *P. ramboi*. (ARG: Argentina, CR Corrientes y MS Misiones. BRA: Brasil, PR: Paraná, RS: Rio Grande do Sul y SC: Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Pamphalea smithii Cabrera, Bol. Soc. Argent. Bot. 7: 200. 1959. Tipo: Brasil. Santa Catarina: Munic. Bom Retiro, bog, Fazenda Campo dos Padres, Campo dos Padres, 25-I-1957, Smith y Reitz 10417 (holotipo, LP000359!). (Fig. 26).

Hierbas perennes, erectas, a veces con rizoma, 12-40 cm de altura; tallos erectos, tricomas glandulares presentes, escasos, decrecen hacia la base; entrenudos 0,4-8,5 cm de largo. Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 0,7-20 x 0,15-2 cm, pecíolo 0,4-15 cm de largo, plano, base envainadora, lámina 0,3-5 x 0,15-2 cm, ovada, elíptica a obovada, a veces angostamente, base aguda a obtusa, a veces asimétrica, ápice agudo a obtuso levemente acuminado, margen entero, a veces 2-dentado, levemente revoluto, tricomas glandulares escasos a ausentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-5,5 x 0,05-0,8 cm, similares a inferiores a sésiles semiamplexicaules, angostamente elípticas, a veces obovadas, a largamente ovadas, atenuadas hacia ápice o linear, base obtusa a aguda, a veces truncada, ápice agudo, rara vez obtuso, margen entero a 2-dentado en base, leve revoluto, tricomas glandulares presentes. Capitulescencias corimbiformes laxas, capítulos 1-17, pedúnculos 0,2-8 cm de largo, tricomas glandulares presentes, a veces ausentes; bractéolas 3-4, 1-2 x 0,7-1,2 mm, ovadas escariosas. Involucro 2,5-4 x 2,5-3,5 mm, cilíndrico; filarios 13, dispuestos en una o dos series subiguales, imbricados, 2,7-4,3 x 1-1,3 mm, oblongos a obovados, ápice mucronado, margen escarioso, dentado en zona distal, tricomas glandulares presentes principalmente en zona distal escariosa. Receptáculo plano a convexo, tricomas glandulares escasos. Flores 26-44, dispuestas en 2 a 4 series, tubo 1,2-1,6 mm de largo, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona ventral y lateral, labio abaxial 2,2-3,3 x 1,1-1,8 mm, elíptico, blanco, labio adaxial 1,3-2,1 x 0,7-1 mm, ovado, blanco, en zona de unión con tubo a veces amarillo. Anteras 1,4-1,9 mm de largo, apéndice conectival 0,5-0,7 x 0,15-0,25 mm, largamente ovado, a veces oblongo, anteropodio 0,2-0,4 x 0,1 mm. Estilo 1,75-2,3 mm de largo, ramas estilares 0,3-0,6 mm de largo, corona de papilas 0,1 mm de altura, disco nectarífero 0,1 mm de altura. Cipselas 0,8-1,45 mm de largo, elipsoides a obovoides, glabras o con tricomas gemelos hacia el ápice, escasos; cipselas en estado de fructificación 1,8-2,1 mm de largo.

Distribución y hábitat: Sureste de Brasil, Rio Grande do Sul, Santa Catarina (Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008) y Paraná. Habita en campos húmedos, bordes de bañados, campos pastoreados por ganado, y también en suelos pedregosos y turberas; campos de 800 a 2000 m de altitud. (Figs. 27 y 28).

Fenología: Floración de octubre a enero, fructificación de diciembre a marzo.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL:

Fazenda Campo dos Padres, Campo dos Padres, 25-I-1957, S. B. Smith y P.R. Reitz 10417 (Isotipo, US 00119793*, foto!); **Munic. Bom Jesus:** Perto de Ausentes, Bom Jesus, 20-XII-1969, Ferreira y Irgang s.n. (ICN 7394); Serra da Rocinha, 20-X-1978, Hagelund 012616 (ICN 110344); Fronteira RS-SC entre Bom Jesus e Turvo, Rocinha, 4-XII-1971, Lindeman *et al.* s.n. (ICN 9383, CTES 044368); Serra da Rocinha, 12-XI-1987, Meyer *et al.* 212 (HAS 56718); Serra da Rocinha, na divisa com SC, 21-X-1994, Mondin 985 (ICN 110356); Serra da Rocinha, Bom Jesus, Aparados, 14-I-1942, Rambo s.n. (PACA 8666); Serra da Rocinha, 14-II-1947, Rambo s.n. (PACA 35256); Serra da Rocinha, 18-I-1950, Rambo s.n. (PACA 45376); Serra da Rocinha, 3-II-1953, Rambo s.n. (PACA 53744); **Munic. Cambará do Sul:** Parque Nacional dos Aparados da Serra, ca 29 02 e 50 08, 15-III-2015, Bottega Kerber 193 (PACA 99488); Cambará do Sul, estrada de Praia Grande ao Itaimbezinho, 16-XI-1984, Falkenberg 1872 (ICN 103324); km 145 hacia Cambará do Sul, ca. 1027 m, Lat. 29° 10' 29,5" S, Long. 50° 11' 49,9" W, 7-XII-2015, Pasini *et al.* 1039 (MVFA s.n.); Cambará do Sul, Faxinal, 31-X-1984, Sobral, 3193 (ICN 62710); Serra da Rocinha na borda dos "aparados da serra", Cambará do Sul, 30-XII-1970, Valls y Arzivenco 1401 (ICN 053049); **Munic. Muitos Capões:** Muitos Capões, 5-X-1985, Silva 523 (ICN 64388); **Munic. São José Dos Ausentes:** Pico Montenegro, 19-XI-2007, Ferreira 47 (ICN 157446); São José dos Ausentes, estrada da Rocinha, borda dos Aparados, 16-XI-1997, Jarenkow, J.A. y E.N. García 3638 (PEL 18398*, foto!); Silveira, Montenegro, 12-XII-1996, Matzembacher 2202 (ICN 112803); São José Dos Ausentes, Lat. 28° 44' 37,1" S, Long. 50° 3' 34,5" W, 9-XII-2015, Pasini *et al.* 1075 (MVFA s.n.); Pico cañón de Montenegro, Lat. 28° 37' 0,8" S, Long. 49° 47' 50,5" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1090 (MVFA s.n.); Pico Montenegro, 16-XI-2007, Pedrollo 2 (ICN 158036); Distrito Silveira, Pico do Montenegro, 4-I-2014, Lat. 28° 36' 58,5" S, Long. 49° 47' 50" W, Platt s.n. (ICN s.n.); Distrito Silveira, Arroio dos Loucos, Lat. 28° 35' 29" S, Long. 49° 48' 05,00" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); Distrito Silveira, do Pico do Montenegro em direção ao

centro de São José dos Ausentes, Lat. 28° 35' 38,8" S, Long. 49° 45' 28,8" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); Distrito Silveira, do Pico do Montenegro em direção ao centro de São José dos Ausentes, Lat. 28° 35' 28,6" S, Long. 49° 50' 02,10" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); Distrito Silveira, do Pico do Montenegro em direção ao centro de São José dos Ausentes, Lat. 28° 35' 23,2" S, Long. 49° 50' 21,10" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); Distrito Silveira, do Pico do Montenegro em direção ao centro de São José dos Ausentes, distante cerca de 1 km do trevo com a BR-285, Lat. 28° 36' 20,5" S, Long. 49° 56' 05,00" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); Distrito Silveira, do Pico do Montenegro em direção ao centro de São José dos Ausentes, distante cerca de 1 km do trevo com a BR-285; Lat. 28° 43' 37,5" S, Long. 50° 01' 27,8" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); **Munic. Vacaria:** Vacaria, estrada para Bom Jesus, ca 2 km de EMBRAPA, 16-XI-1997, Jarenkow y García 3630 (PEL 18390*, foto!); **SANTA CATARINA:** Rio do Rastro, 3-XI-1993, Matzenbacher s.n. (ICN 103319); Rio do Rastro, 3-XI-1993, Matzenbacher s.n. (ICN 103320); **Munic. Bom Jardim da Serra:** Bom Jardim da Serra, Mirante da Serra do Rio do Rastro, 13-XI-2008, Alves 15 (ICN 189276); Bom Jardim da Serra, Serra do rio do Rastro, 20-XI-2003, De Marchi 129 (ICN 129574); Bom Jardim da Serra, 8-XII-1994, Matzenbacher s.n. (ICN 106300); **Munic. Bom Retiro:** Campo dos Padres, 23-I-1957, Rambo s.n. (PACA 60170); Campo dos Padres, Bom Retiro, 16-XII-1948, Reitz 2404 (LP 893205); Fazenda Campo dos Padres, Campos dos Padres, 17-XI-1956, Smith *et al.* 7710 (LP 886399); **Munic. Lages:** Campo, 10 km east of Capão Alto, alt 900-1000 m, 12-II-1957, Smith y Klein 11330 (LP 018842); **Munic. São Joaquim:** Mirante entre Bom Jardim da Serra e São Joaquim, 13-XI-2008, Durigon s.n. (ICN 163226); São Joaquim, Serra do Cratório, ca. 1400 m, 14-XII-1967, Lourteig 2161 (LP s.n.); Planalto, 50 km antes de S. Joaquim a 1350 m alt., 22-X-1961, Pabst y Pereira 6183 (PEL 3361*, foto!); **PARANÁ:** **Munic. Colombo:** Río Canguiri, 3-X-1967, Hatschbach 17263 (CTES 01498, LP s.n.); **Munic. Guarapuava:** Morro Grande, 17-X-1973, Hatschbach 32711 (LP s.n.); **Munic. Palmas:** Santa Bárbara, Palmas, 19-X-1966, Hatschbach 15010 (LP s.n.); **Munic. Palmeira:** Rod. BR-277, rio Papagaios, 28-XI-1986, Hatschbach y Souza 50821 (SI s.n.); **Munic. Ponta Grossa:** Rodovia do Café, Rivadavia, Ponta Grossa, 2-X-1964, Hatschbach 11623 (LP s.n.).

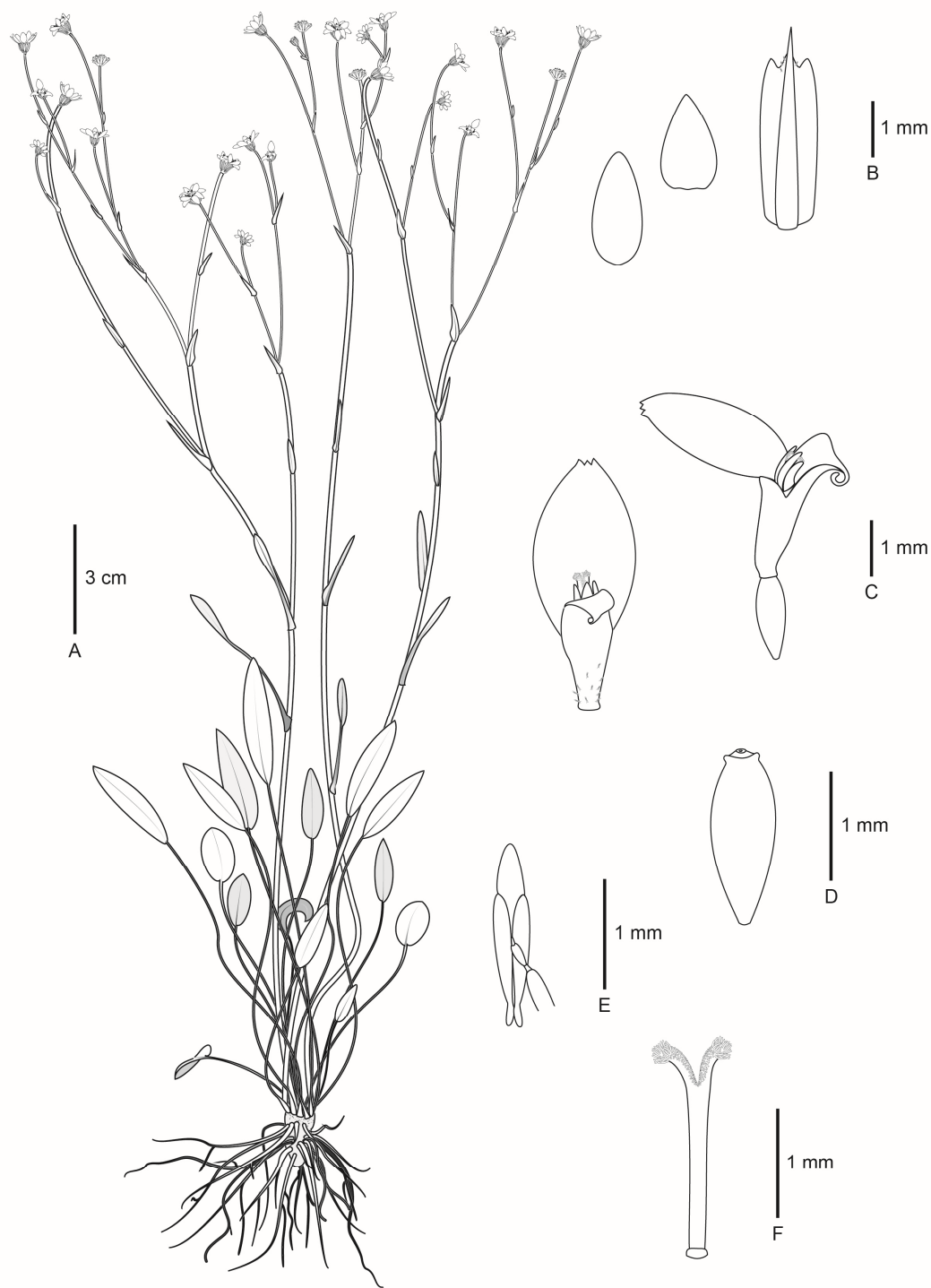


Fig. 26. *Pamphalea smithii*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéolas y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipsela. **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y disco nectarífero (Ilustr. Trujillo, basadas en muestras, A: Pasini *et al.* 1039 MVFA y B a F: Pasini *et al.* 1090 MVFA).

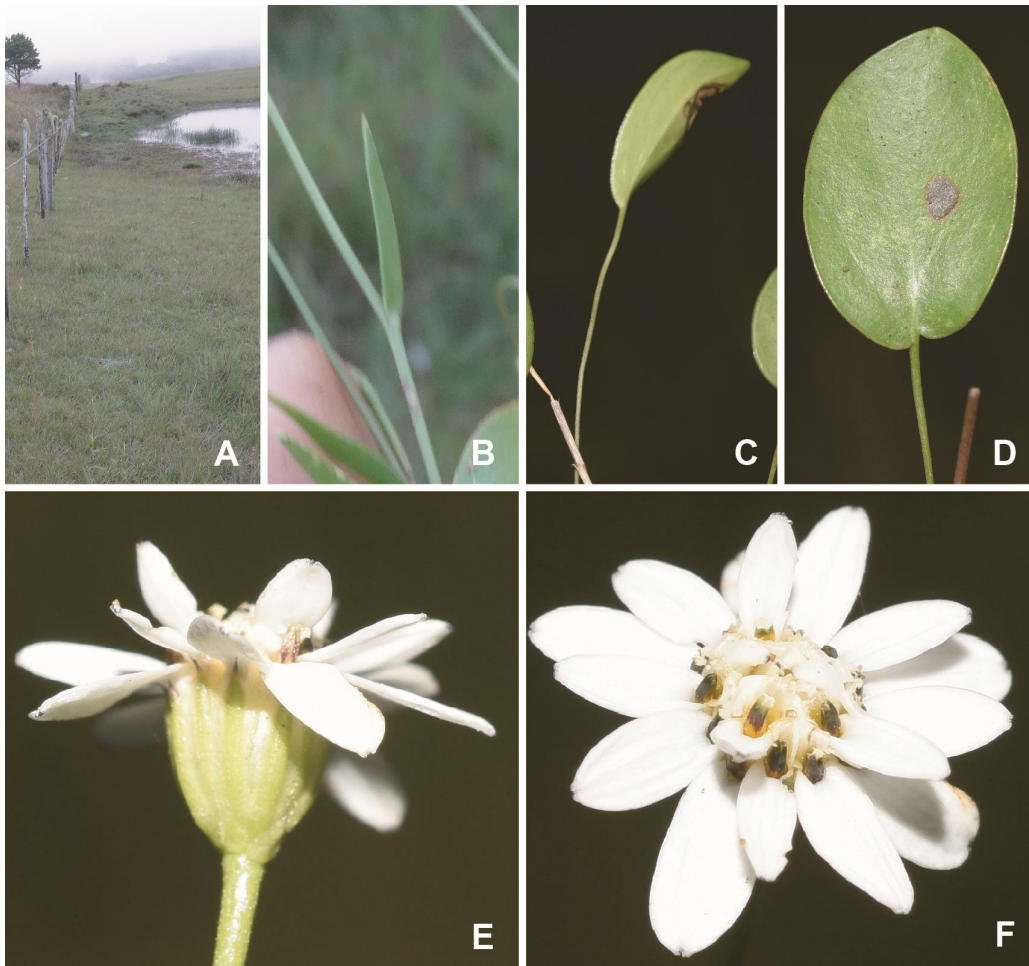


Fig. 27. *P. smithii*. **A:** hábitat. **B:** hoja superior. **C y D:** hojas inferiores de la roseta. **E:** capítulo vista lateral, detalle del involucro. **F:** capítulo vista superior (Fotografías: C, D. E y F: Bonifacino; A y B: Trujillo).

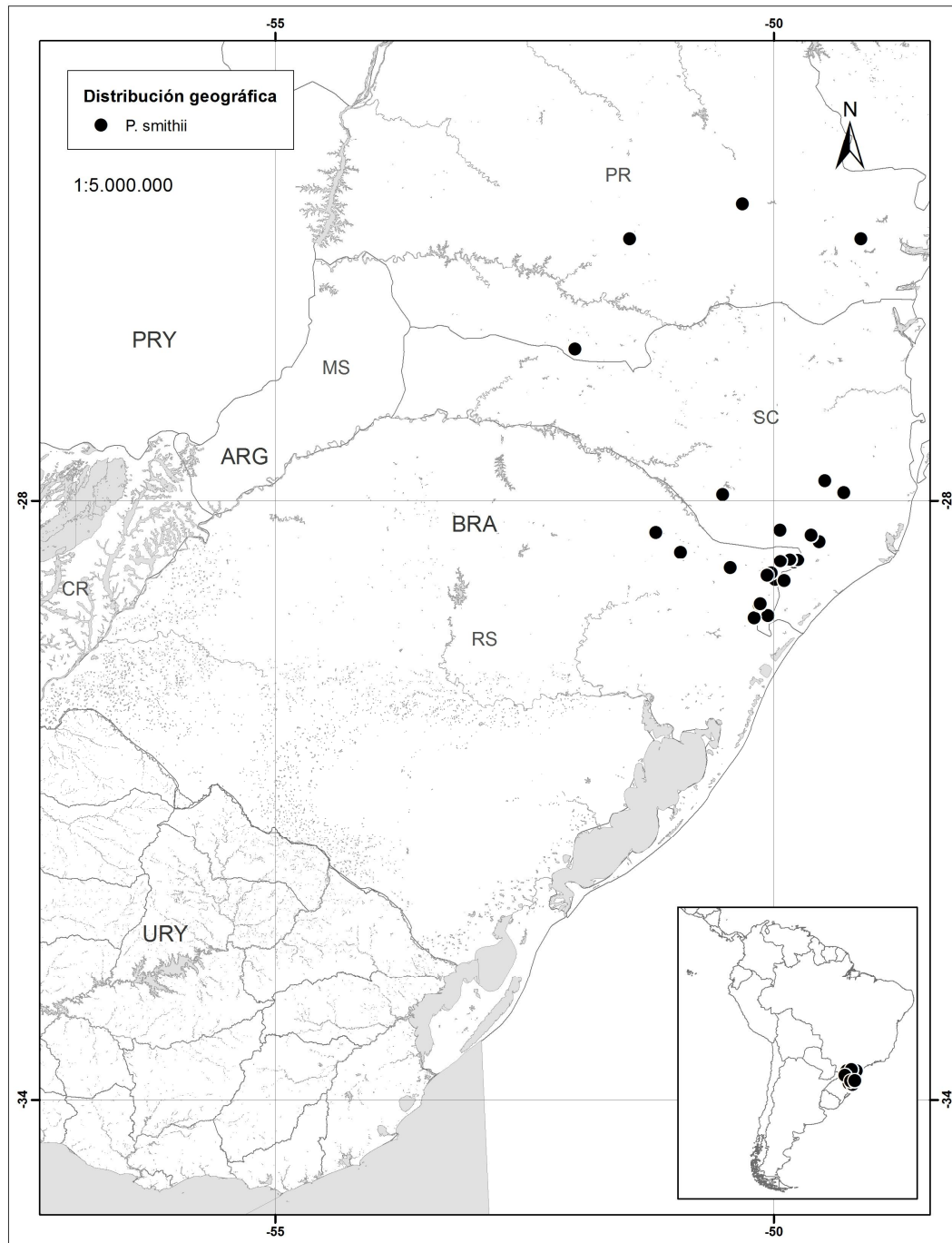


Fig. 28. Distribución geográfica de *P. smithii*. (ARG: Argentina, CR Corrientes y MS Misiones. BRA: Brasil, PR: Paraná, RS: Rio Grande do Sul y SC: Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

***Pamphalea tenuissima* sp nov.**

Tipo: BRASIL. Rio Grande Do Sul. Munic. São José dos Ausentes, distrito Silveira, RS-020, calle asfaltada, camino a Silveira, lado izquierdo, borde alambrado, sitio encharcado, con *Sphagnum* sp., Lat. 28° 42' 28,9" S, Long. 50° 0' 2,6" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1078 (MVFA s.n.). (Fig. 29).

Herbs, 15,5-60 cm length; stems decumbent, sometimes the main stems erect and the secondary stems decumbent, glandular trichomes absent, sometimes sparse; internodes 0,3-8,5 cm long. Lower leaves alternate, arranged into a basal rosette, 2,4-20,6 x 0,45-2 cm, pseudopetiole, 1-13,2 cm long, flat, sheathing, lamina narrowly elliptic to obovate, margin lirate-pinnatisect, attenuate at the base, acute at the apex, apical lobe ovate to elliptical, 0,25-1,5 x 0,1-1,4 cm, 3-5-lobed, deeply incised, lateral lobes very thin, 1 toothed integers, (5) 6-12 pairs of lateral lobes, 0,2-1,2 x 0,05-0,4 cm, whole to 2 lobed due to deep incision, 1 pair lobe sometimes 1 dentate, absent glandular trichomes. Upper leaves, alternate, 0,2-13,2 x 0,05-2,1 cm, similar to the lower leaves or to sessile, semiamplexicaule, elliptic to ovate attenuate towards apex, to linear, apex acute, margin completely to dentate only at the base, with very deep incisions, glandular trichomes absent. Capitulescences paniculiform with peduncles oriented in the same direction, heads 2-25, peduncles 0,2-6,4 cm long, glandular trichomes almost absent; bracts 2, 0,8-1,5 x 0,5-1 mm, scarious ovate. Involucre 2,5-3,5 x 2-3,5 mm, cylindrical; phyllaries 8 (10), arranged in one series, imbricate, 2,2-3,4 x 0,8-1,5 mm, elliptic to narrowly ovate, sometimes obovate or oblong, mucronate at the apex, dentate in distal area, glandular trichomes present in distal zone. Receptacle convex, glandular trichomes present. Florets 12-20, arranged into 2 to 3 series, corollas with tube 1,3-1,6 mm long, glandular trichomes present mainly in the ventral and lateral areas, abaxial lip 2-3,2 x 1,2-2 mm, ovate to elliptical, white, adaxial lip 1,3-2 x 0,8-1 mm, ovate, white, sometimes yellow in the attachment area with the tube. Anthers 1,1-2 mm long, anther apical appendage 0,5-0,7 x 0,2-0,25 mm, narrowly elliptic to ovate, antheropodium 0,25-0,4 x 0,1-0,2 mm. Style 1,5-2,6 mm long, style branches 0,4-0,7 mm long, sterile area 0,1 mm long, nectariferous disk 0,1 mm high. Cypselas 1-1,4 mm long, obovoid, non-

glandular twin trichomes present, glandular trichomes present; fruiting cypselas 1,9-2 mm long, present glandular trichomes.

Hierbas, 15,5-60 cm de longitud; tallos decumbentes, a veces tallo principal erecto y tallos secundarios decumbentes, tricomas glandulares ausentes, a veces escasos; entrenudos 0,3-8,5 cm de largo, Hojas inferiores alternas, dispuestas en roseta, 2,4-20,6 x 0,45-2 cm, pseudopécíolo 1-13,2 cm de largo, plano, envainador, lámina angostamente elíptica a obovada, margen lirado-pinnatisecto, base atenuada, ápice agudo, lobo apical ovado a elíptico, 0,25-1,5 x 0,1-1,4 cm, margen 3-5-lobulado, incisiones profundas, lóbulos muy delgados, enteros a 1-dentados, lobos laterales (5) 6-12 pares, 0,2-1,2 x 0,05-0,4 cm, margen entero a 2-lobulado debido a incisión profunda, 1 lóbulo del par a veces 1-dentado, tricomas glandulares ausentes. Hojas superiores, alternas, 0,2-13,2 x 0,05-2,1 cm, similares a inferiores a sésiles semiamplexicaules, elípticas a ovadas atenuadas hacia ápice a linear, base atenuada a truncada, ápice agudo, margen pinnatisecto y dentado a dentado solo en base, con incisiones muy profundas, tricomas glandulares ausentes. Capitulescencias paniculiformes laxas con pedúnculos orientados en una misma dirección, capítulos 2-25, pedúnculos 0,2-6,4 cm de largo, tricomas glandulares casi ausentes; bractéolas 2, 0,8-1,5 x 0,5-1 mm, ovadas escarosas. Involucro 2,5-3,5 x 2-3,5 mm, cilíndrico; filarios 8, excepción 10, dispuestos en una serie, imbricados, 2,2-3,4 x 0,8-1,5 mm, elípticos a angostamente ovados, a veces obovados u oblongos, ápice mucronado, margen escarioso, dentado en zona distal, tricomas glandulares presentes en zona distal escariosa. Receptáculo convexo, tricomas glandulares presentes Flores 12-20, dispuestos en 2 o 3 series, corolas con tubo 1,3-1,6 mm de largo, tricomas glandulares presentes, principalmente en zona ventral y laterales, labio abaxial 2-3,2 x 1,2-2 mm, ovado a elíptico, blanco, labio adaxial 1,3-2 x 0,8-1 mm, ovado, blanco, en zona de unión con tubo a veces amarillo. Anteras 1,1-2 mm de largo, apéndice conectival 0,5-0,7 x 0,2-0,25 mm, angostamente elíptico a ovado, anteropodio 0,25-0,4 x 0,1-0,2 mm. Estilo 1,5-2,6 mm de largo, ramas estilares 0,4-0,7 mm de largo, corona de papilas 0,1 mm de altura, disco nectarífero 0,1 mm de altura. Cipselas 1-1,4 mm de largo, obovoides, tricomas no glandulares

gemelos presentes, tricomas glandulares presentes; cipselas en estado de fructificación 1,9-2 mm de largo, tricomas glandulares presentes.

Nota: Se diferencia de *P. cardaminifolia* por tener un porte y consistencia vegetativa más delicada, presentar hábito decumbente en todos o la mayoría de sus tallos. Parece encontrar soporte en especímenes de otras especies, desarrollando en el tallo pequeñas rosetas con raíces; y con las inflorescencias siempre erectas y elevándose por encima del resto de la biomasa vegetal. Los lobos, lóbulos y dientes de las hojas son extremadamente delgados y las incisiones muy profundas. Generalmente asociada a *Sphagnum* L. en suelos encharcados.

Distribución y hábitat: Sur de Brasil. Habita en bajos húmedos, encharcados, asociada a *Sphagnum* sp.; en cuerpo de agua dominado por Eriocaulaceae y en margen de bañado sobre suelo pastoreado. (Figs. 30 y 31).

Fenología: Floración de noviembre a enero, fructificación de diciembre a febrero.

Especímenes adicionales examinados: BRASIL. RIO GRANDE DO SUL:

Munic. São José dos Ausentes: São José Dos Ausentes, en claro de plantación de Pinus, con *Sphagnum* sp., Lat. 28° 42' 32,7" S, Long. 50° 11' 9,7" W, 9-XII-2015, Pasini *et al.* 1076 (MVFA s.n.); São José Dos Ausentes, distrito Silveira, RS-020, calle asfaltada, camino a Silveira, lado izquierdo, borde alambrado, sitio encharcado, con *Sphagnum* sp., Lat. 28° 42' 28,9" S, Long. 50° 0' 2,6" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1078 (MVFA s.n.); De São José dos Ausentes a Silveira, lado izquierdo, en bajo húmedo a 500 m de coordenadas registradas, Lat. 28° 39' 23,17" S, Long. 49° 57' 9,71" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1079 (MVFA s.n.); Lat. 28° 35' 17,53" S, Long. 49° 50' 38,65" W, 10-XII-2015, Pasini *et al.* 1085 (MVFA s.n.); São José dos Ausentes, ao lado da Rodovia RS-020 (não asfaltada), Lat. 28° 39' 38,5" S, Long. 49° 57' 22,8" W, 5-I-2014, Platt s.n. (ICN s.n.); São José dos Ausentes, 21-XI-2007, Schneider 1547 (ICN 152230).

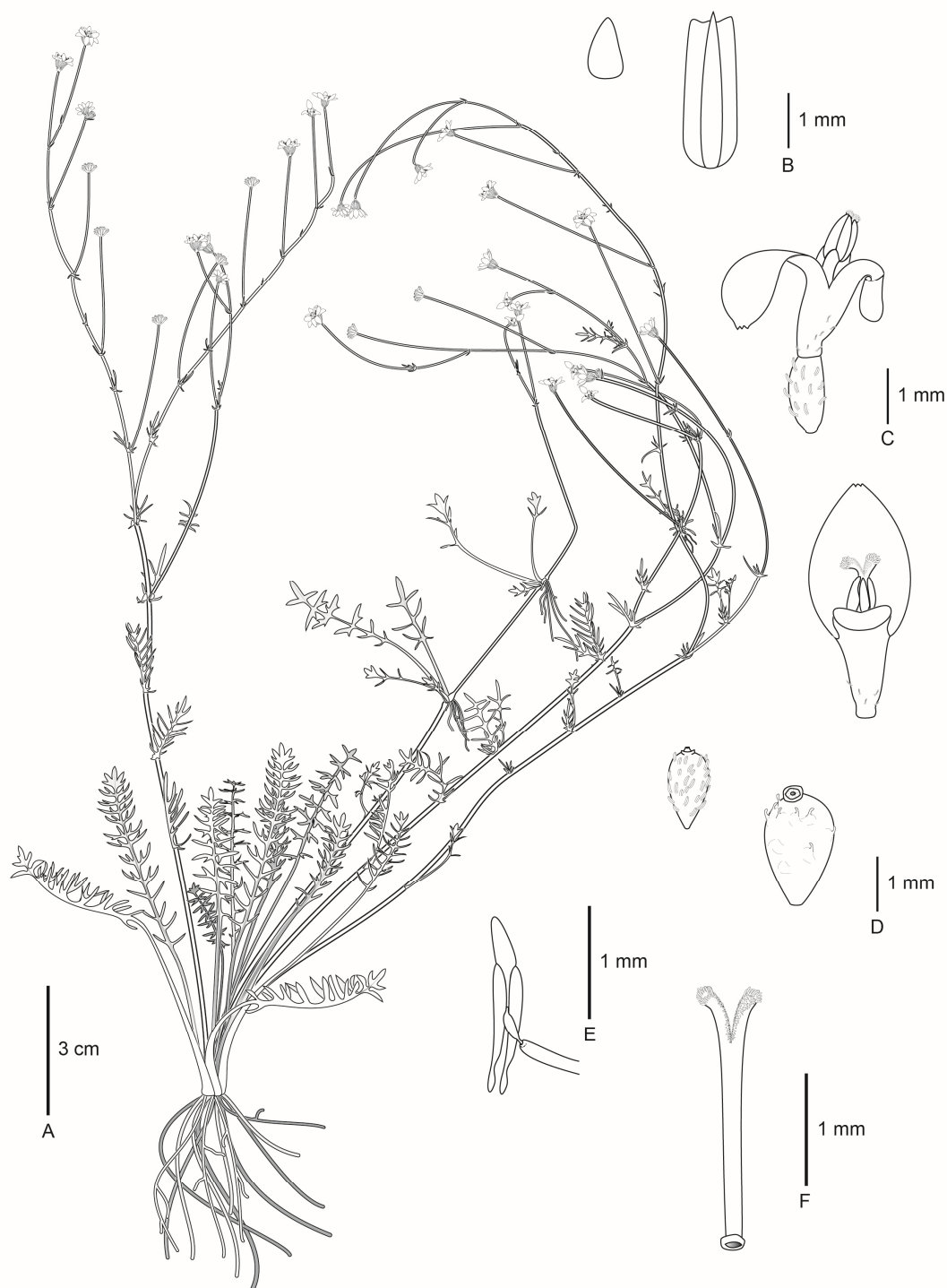


Fig. 29. *Pamphalea tenuissima*. **A:** aspecto general de la planta. **B:** bractéola y filario, izquierda a derecha. **C:** flores y fruto. **D:** cipselas (en estado de floración y fructificación, izquierda a derecha). **E:** estambre (filamento, anteropodio y antera). **F:** estilo y estigma (Ilustr. Trujillo, basadas en muestra, Pasini *et al.* 1078 MVFA).

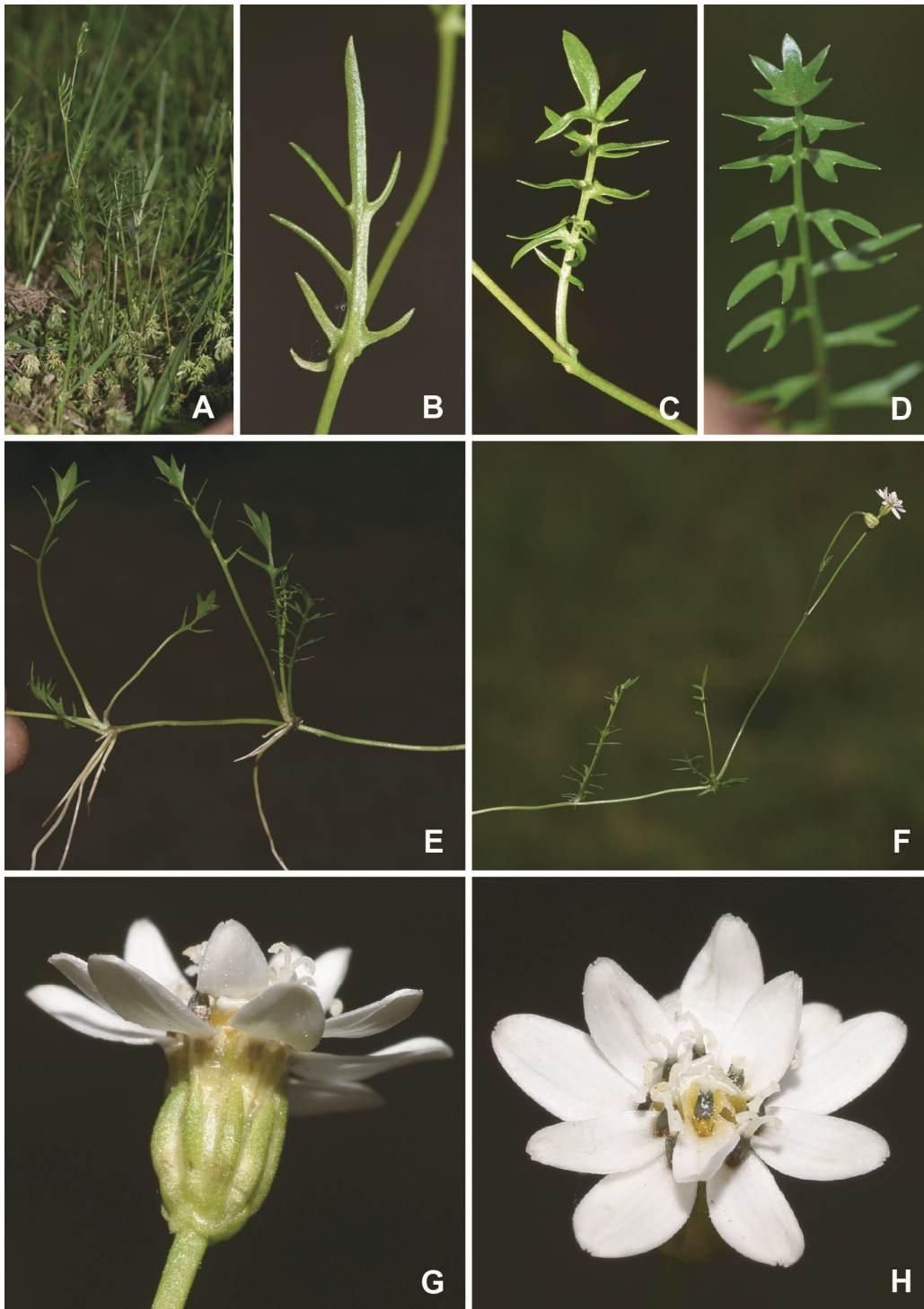


Fig. 30. *P. tenuissima*. **A:** aspecto general de la planta. **B y C:** hojas superiores. **D:** hoja inferior de la roseta principal. **E y F:** hábito, no se muestra la roseta principal. **G:** capítulo vista lateral, detalle del involucre. **H:** capítulo vista superior (Fotografías: Bonifacino).

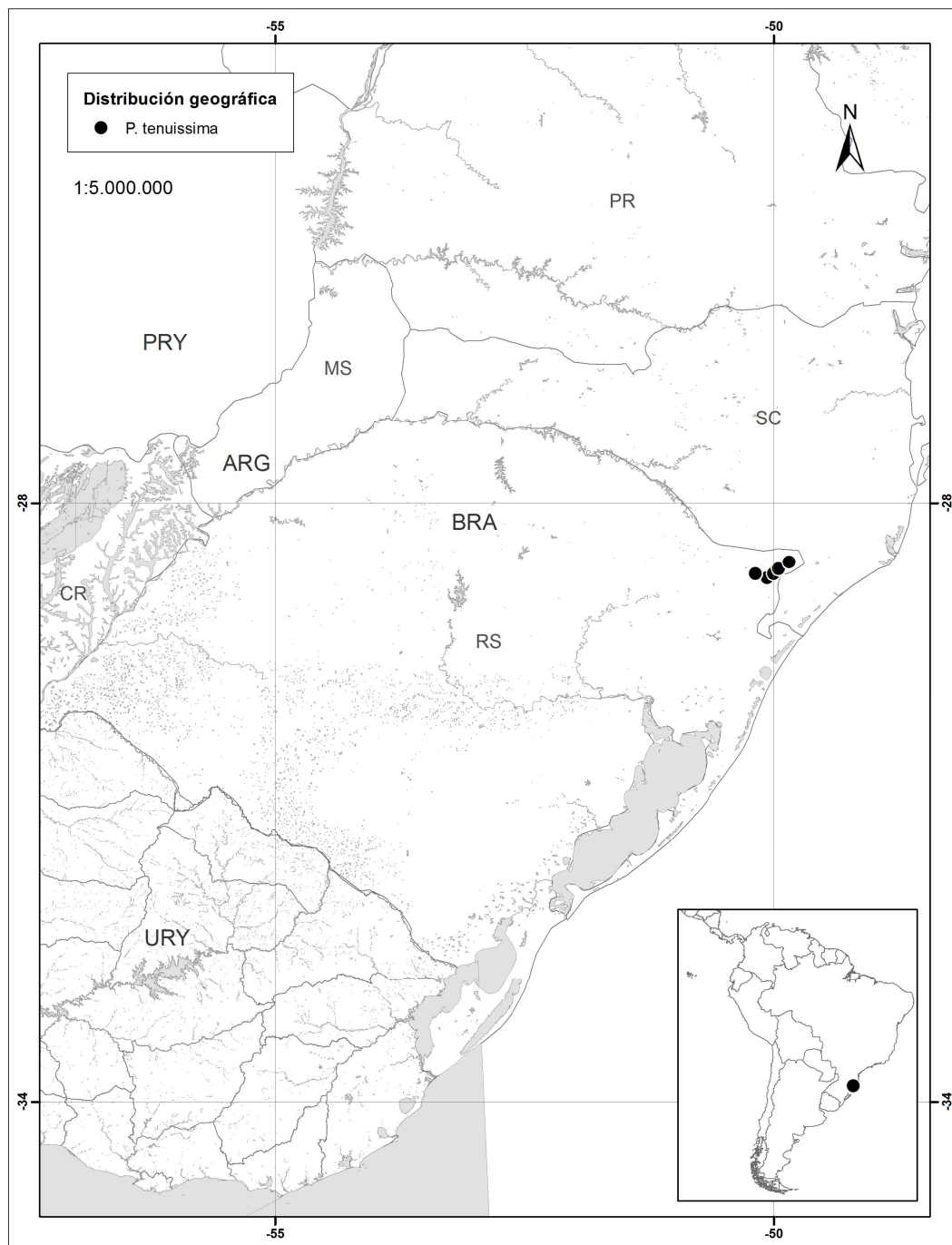


Fig. 31. Distribución geográfica de *P. tenuissima*. (ARG: Argentina, CR: Corrientes y Misiones. BRA: Brasil, PR: Paraná, RS: Rio Grande do Sul y SC: Santa Catarina. PRY: Paraguay. URY: Uruguay).

Análisis filogenético

Bajo el criterio de parsimonia, un total de 1164 caracteres resultaron constantes, 170 variables no informativos, y 463 informativos.

En la inferencia de máxima parsimonia en TNT, con la matriz de datos combinados (ITS + trnL-trnF), el algoritmo de re-arreglos retuvo 2 árboles, la mejor puntuación fue de 2093 pasos, con CI de 0,488 y RI de 0,757. La congruencia entre los dos conjuntos de datos fue alta, p-valor de 0,97. *Pamphalea* resulto un grupo monofilético con un valor de apoyo de Bootstrap de 100% y hermano de *Perezia* con un valor de 77%. Dentro de *Pamphalea* se resolvieron con claridad algunas relaciones filogenéticas, *P. araucariophila* con *P. ramboi*, soporte de 85%, *P. commersonii* con *P. smithii*, 85%, *P. buplerifolia* con *P. heterophylla*, 91%. El clado formado por *P. cardaminifolia*, *P. maxima*, *P. missionum*, y *P. tenuissima*, tuvo un soporte de Bootstrap de 100%, pero forman una politomia en el consenso estricto, que se presenta resuelta, pero sin soporte, en la topología del consenso de mayoría. (Fig. 32). En las inferencias con los sets de datos sin combinar, con ITS, el algoritmo retuvo 6 árboles, la mejor puntuación fue de 1856 pasos, el CI de 0,445 y el RI de 0,736; con trnL-trnF, retuvo 249 árboles, la mejor puntuación 231, CI de 0,845 y RI de 0,930. En estas reconstrucciones, *Pamphalea* también formó un grupo monofilético con soportes de Bootstrap de 100%, hermano de *Perezia* con el set de ITS y el set de trnL-trnF, con soportes de 58% y 84%, respectivamente. Con los datos ITS los clados dentro de *Pamphalea* se resolvieron de igual forma que con el set de datos combinados. Con trnL-trnF, en general los clados se mantienen, si bien hay que considerar que falta la secuencia de este marcador para *P. araucariophila*, por lo que *P. commersonii*, *P. ramboi* y *P. smithii* forman una politomia.

El modelo evolutivo de sustitución de nucleótidos para los datos combinados, ITS más trnL-trnF, fue GTR (modelo general reversible en el tiempo) + I + G; considera que existen seis tipos de sustituciones de nucleótidos, y que pueden ser diferentes las proporciones de cada nucleótido y la velocidad de mutación para distintas posiciones; además incorpora sitios invariables (+I) y una función Gamma (+G) que puede ayudar a ajustar la velocidad de mutación (Rodríguez

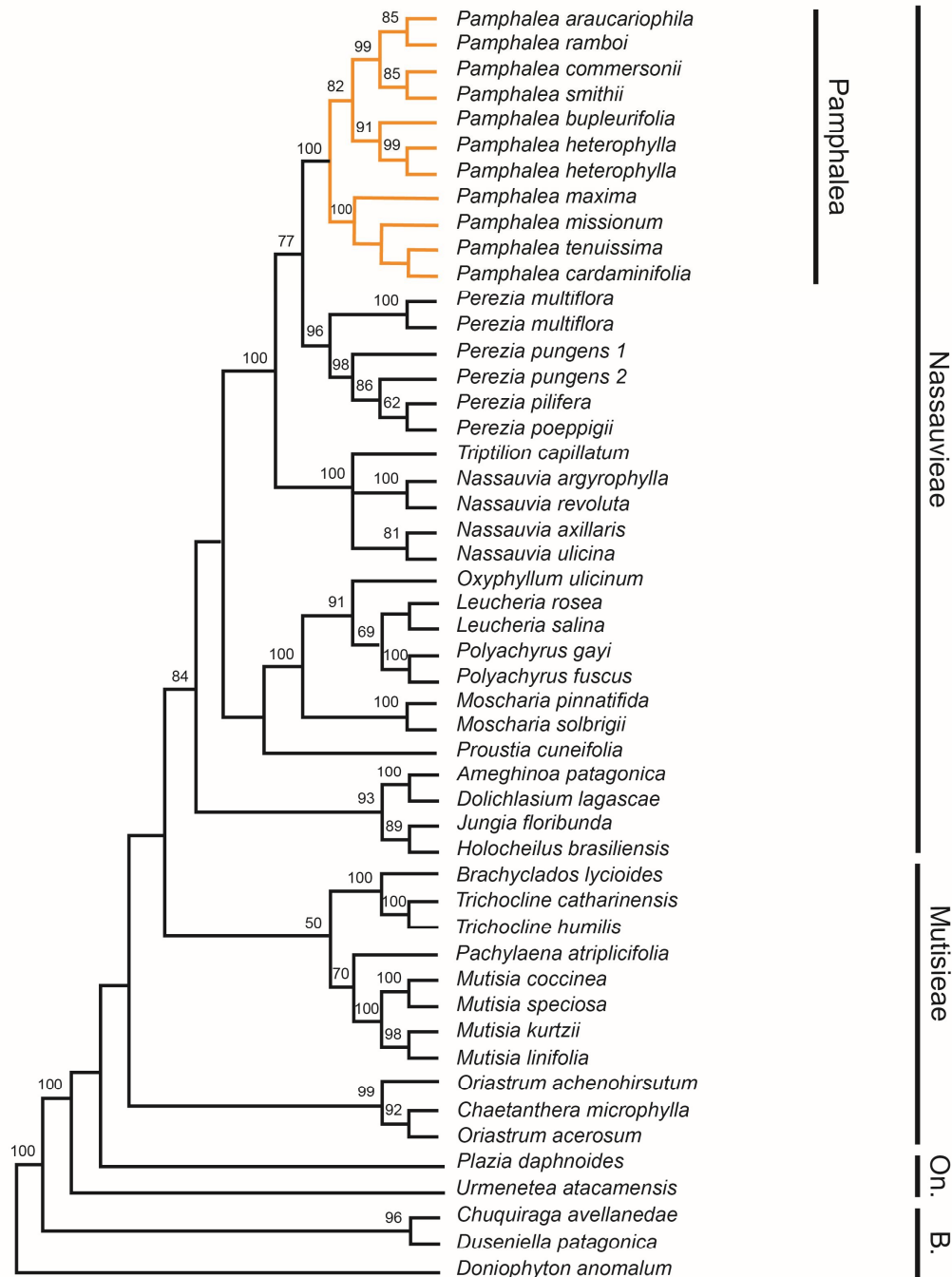
et al., 1990; Yang, Z. 1993, 1994). En datos sin combinar, para ITS resultó el mismo modelo, y para trnL-trnF el modelo fue GTR + G.

En los análisis con Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud, con los sets de datos combinados y sin combinar, *Pamphalea* se obtuvo como un grupo monofilético, con valores de probabilidad Bayesiana de 100 % y de apoyo Bootstrap superiores al 96 %, hermano de *Perezia*, salvo en el análisis de MV con el set de trnL-trnF, donde resultó hermano del grupo de *Triptilion* y *Nassauvia*. Con datos combinados en el análisis MV el parámetro de la función Gamma fue de 0,847 y el porcentaje de sitios invariables fue casi de 43 %.

Con datos combinados (ITS + trnL-trnF) y con el set de ITS, con BI y MV, se forman los mismos clados y relaciones que con MP. *P. araucariophila* con *P. ramboi*, pBI de 100 % y valores Bootstrap débiles de 50 %, son hermanas de *P. commersonii* y *P. smithii*, pBI de 97 y 94 % y valores Bootstrap de 83 y 81 %. Este clado es hermano de *P. bupleurifolia* y *P. heterophylla*, relacionadas con valores de apoyo de pBI 100 y 99 %, y de Bootstrap 94 y 92 %. El último clado del género se resolvió diferente en BI que en MV. En BI con datos combinados, *P. maxima* se relaciona con *P. missionum* que es hermana de *P. cardaminifolia* y *P. tenuissima*, soporte de pBI 97%; mientras que con set ITS *P. maxima* resulta relacionadas con la politomia formada por *P. cardaminifolia*, *P. missionum* y *P. tenuissima*. En MV con datos combinados y con el set de ITS, *P. cardaminifolia* se relaciona con *P. maxima* que es hermana de *P. missionum* y *P. tenuissima*, relación soportada por valor bajos de Bootstrap de 63 y 61 %. En los análisis solo con el set de trnL-trnF se observan diferencias en cómo se resuelven los clados y relaciones filogenéticas dentro de *Pamphalea*, se recuerda que no está presente la secuencia de *P. araucariophila*. En BI *P. commersonii*, *P. ramboi* y *P. smithii* aparecen como una politomia, y en MV *P. ramboi* como hermana de la relación *P. commersonii* y *P. smithii*. El subgrupo *P. bupleurifolia* y *P. heterophylla*, en BI se mantiene, pero hermano de diferente clado, y en MV la relación se pierde. En el clado de *P. cardaminifolia*, *P. maxima*, *P. missionum* y *P. tenuissima*, tanto en BI como en MV, resultaron relacionadas *P. cardaminifolia* y *P. tenuissima*, con PBI 100 y valor bajo de Bootstrap 58 %. (Fig. 33, Fig. 34). En el filograma resultante del análisis MV con datos combinados, teniendo como referencia la escala de 2 %, el número

de diferencias entre las secuencias de las distintas especies de *Pamphalea* es relativamente bajo. (Fig. 35).

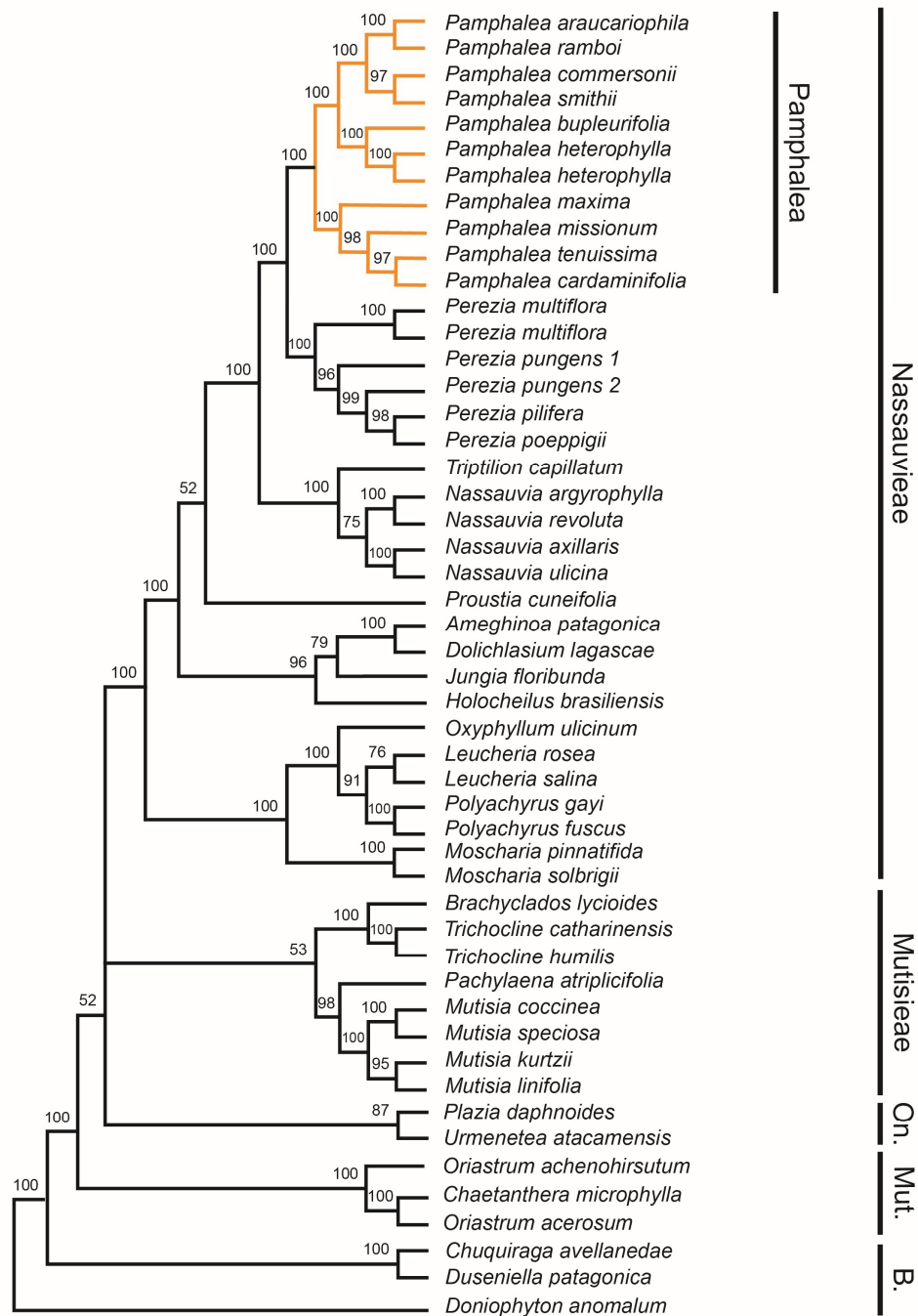
En cuanto a las relaciones obtenidas entre las taxas de los grupos externos, en general y principalmente en MP, se encuentra el resultado acorde a lo esperado según los antecedentes (Katinas *et al.*, 2008a; Pasini *et al.*, 2016). Teniendo en cuenta que el set de datos utilizado de los grupos externos es parecido, pero no el mismo que el de los trabajos de referencia.



Maxima Parsimonia
ITS + trnL-trnF

Fig. 32. Relaciones filogenéticas y valores de apoyo Bootstrap (nodo fiable > 80%), a partir de datos combinados (ITS + trn L- trn F) y bajo el criterio de Máxima Parsimonia. (Cladograma: topología del consenso de mayoría; B. es Barnadesioideae; On. Onoserideae; *Chaetanthera microphylla* es *Chaetanthera microphylla* var *microphylla*; *Leucheria salina* es *Leucheria salina* ssp *salina*; *Mutisia kurtzii* es *Mutisia kurtzii* var

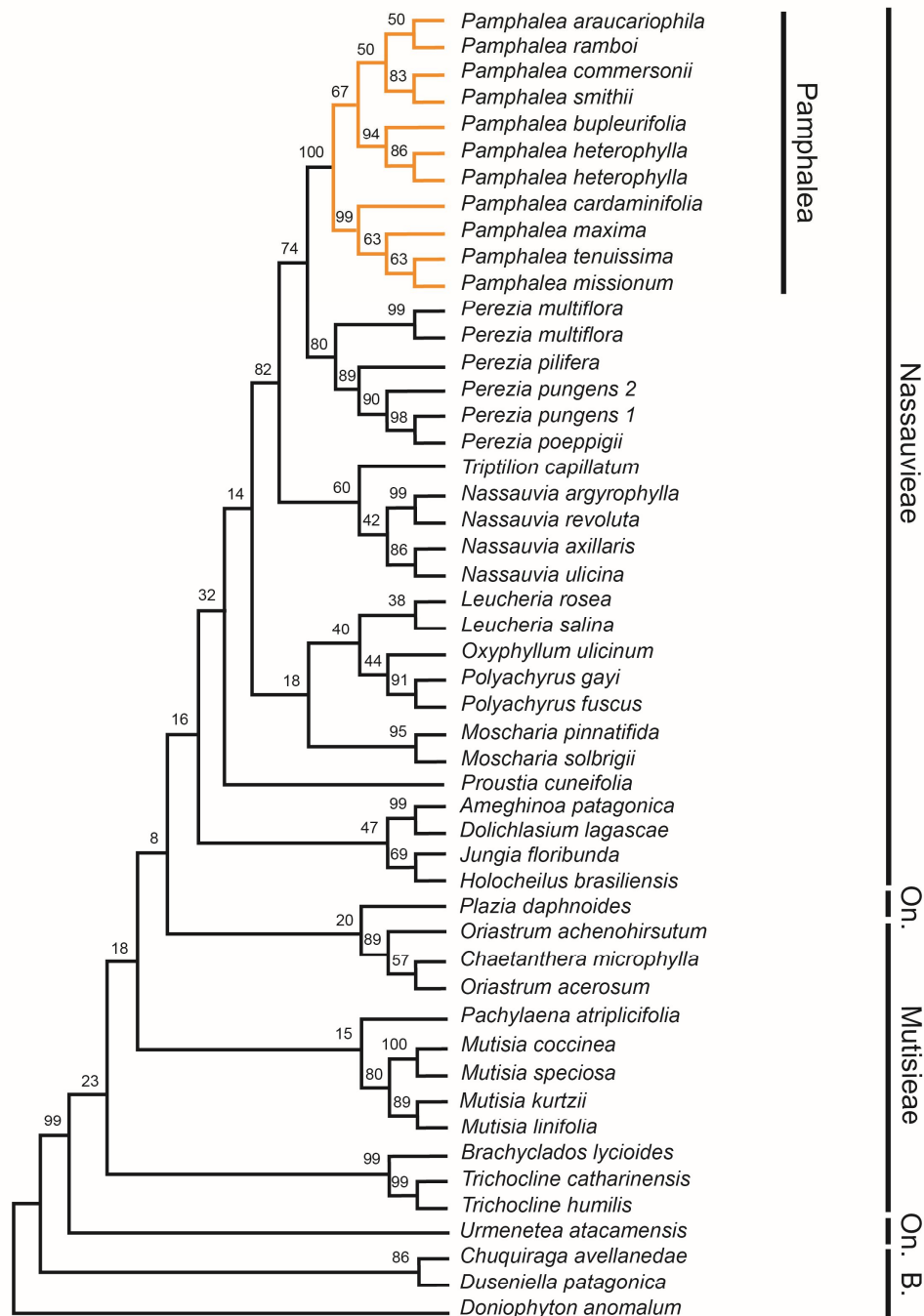
kurtzii; *Oriastrum acerosum* es *Oriastrum acerosum* var *acerosum*; *Perezia multiflora* es *Perezia multiflora* ssp. *sonchifolia*; *Proustia cuneifolia* es *Proustia cuneifolia* var *mendocina*).



Inferencia Bayesiana
ITS + trnL-trnF

Fig. 33. Relaciones filogenéticas y valores de probabilidad Bayesiana a posteriori (nodo fiable > 90%), a partir de datos combinados (ITS + trn L- trn F) y bajo el criterio

de Inferencia Bayesiana (B. es Barnadesioideae; On. Onoserideae; *Chaetanthera microphylla* es *Chaetanthera microphylla* var *microphylla*; *Leucheria salina* es *Leucheria salina* ssp *salina*; *Mutisia kurtzii* es *Mutisia kurtzii* var *kurtzii*; *Oriastrum acerosum* es *Oriastrum acerosum* var *acerosum*; *Perezia multiflora* es *Perezia multiflora* ssp. *sonchifolia*; *Proustia cuneifolia* es *Proustia cuneifolia* var *mendocina*).



Maxima Verosimilitud
ITS + trnL- trnF

Fig. 34. Relaciones filogenéticas y valores de apoyo Bootstrap (nodo fiable > 80%), a partir de datos combinados (ITS + trn L- trn F), bajo el criterio de Máxima Verosimilitud (B. es Barnadesioideae; On. Onoserideae; *Chaetanthera microphylla* es *Chaetanthera microphylla* var *microphylla*; *Leucheria salina* es *Leucheria salina* ssp *salina*; *Mutisia kurtzii* es *Mutisia kurtzii* var *kurtzii*; *Oriastrum acerosum* es *Oriastrum acerosum* var

acerosum; *Perezia multiflora* es *Perezia multiflora* ssp. *sonchifolia*; *Proustia cuneifolia* es *Proustia cuneifolia* var *mendocina*).

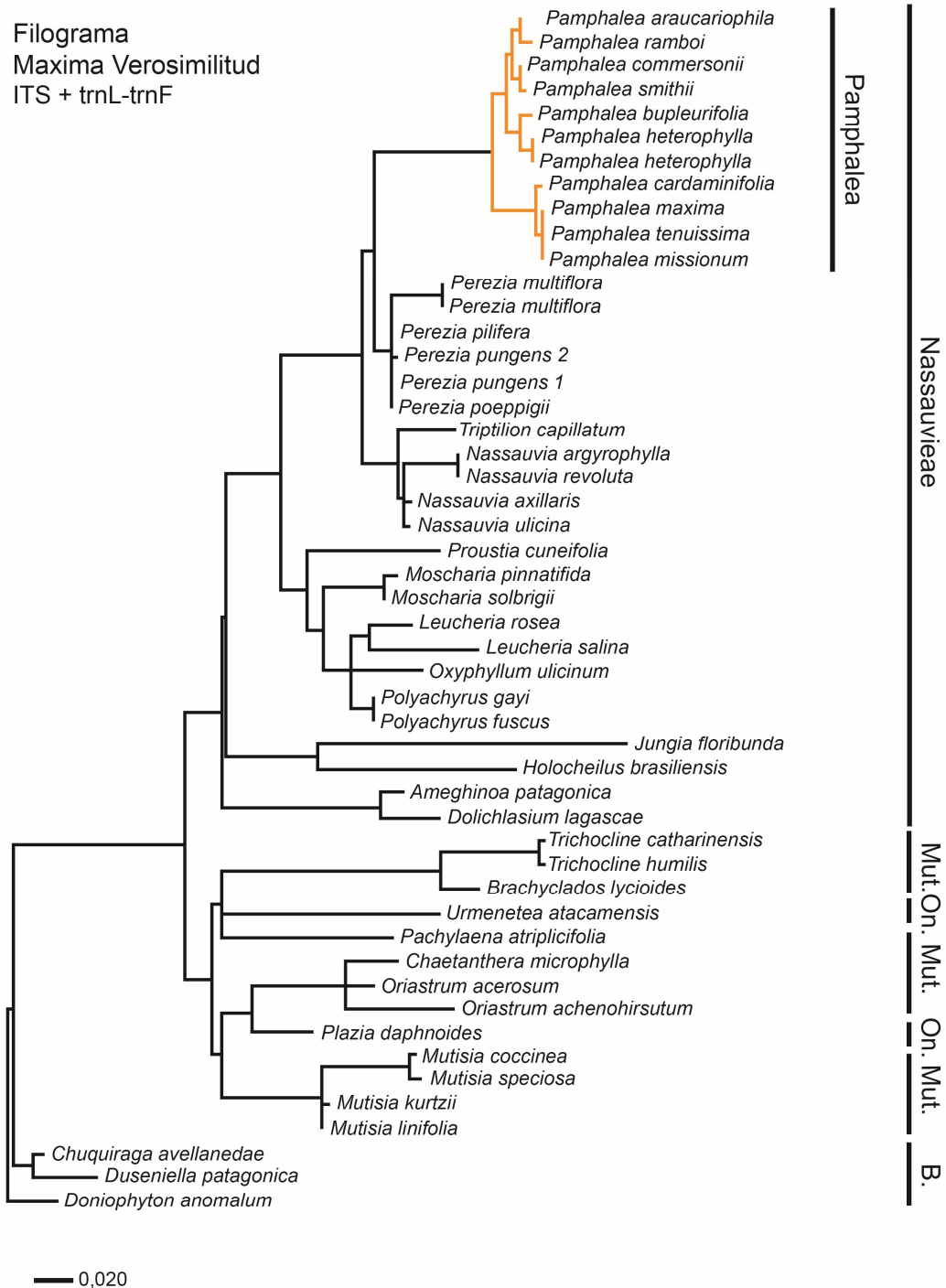


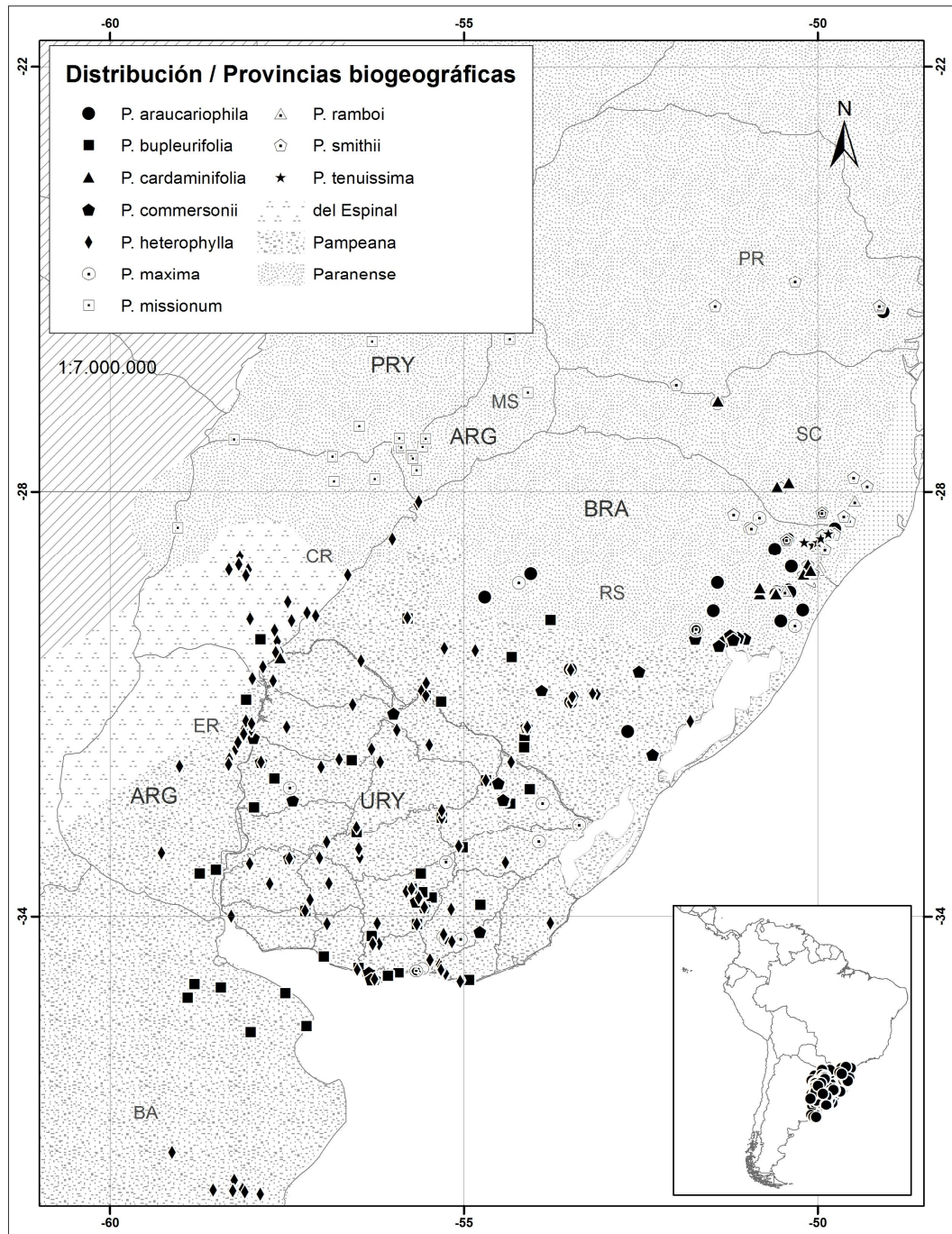
Fig. 35. Filograma a partir de datos combinados (ITS + trn L- trn F), bajo el criterio de Maxima Verosimilitud (B. es Barnadesioideae; On. Onoserideae; *Chaetanthera microphylla* es *Chaetanthera microphylla* var *microphylla*; *Leucheria salina* es

Leucheria salina ssp *salina*; *Mutisia kurtzii* es *Mutisia kurtzii* var *kurtzii*; *Oriastrum acerosum* es *Oriastrum acerosum* var *acerosum*; *Perezia multiflora* es *Perezia multiflora* ssp. *sonchifolia*; *Proustia cuneifolia* es *Proustia cuneifolia* var *mendocina*).

Tratamiento biogeográfico

La distribución del género abarca tres provincias biogeográficas, del Espinal, Pampeana y Paranense. *P. bupleurifolia* y *P. heterophylla* están presentes en las tres provincias; *P. araucariophila*, *P. cardaminifolia*, *P. commersonii* y *P. maxima* en Pampeana y Paranense, y el resto únicamente en la provincia Paranense. (Fig. 36).

Los resultados obtenidos en DIVA (Dispersal-vicariance analysis) y la posterior reconstrucción en el cladograma de 43 taxas, permitio identificar 38 eventos, entre dispersiones y vicariancias. Como era de esperar la mayoría de los nodos basales presentaron más de una combinación posible al definir el área ancestral, principalmente del 1 al 15, esto cambia al avanzar a los siguientes nodos. El nodo basal de *Pamphalea* presento una única área ancestral posible, la provincia Paranense. (Fig. 37). La reconstrucción desde esta área ancestral a la distribución actual implico solo dispersiones, un total de 6.



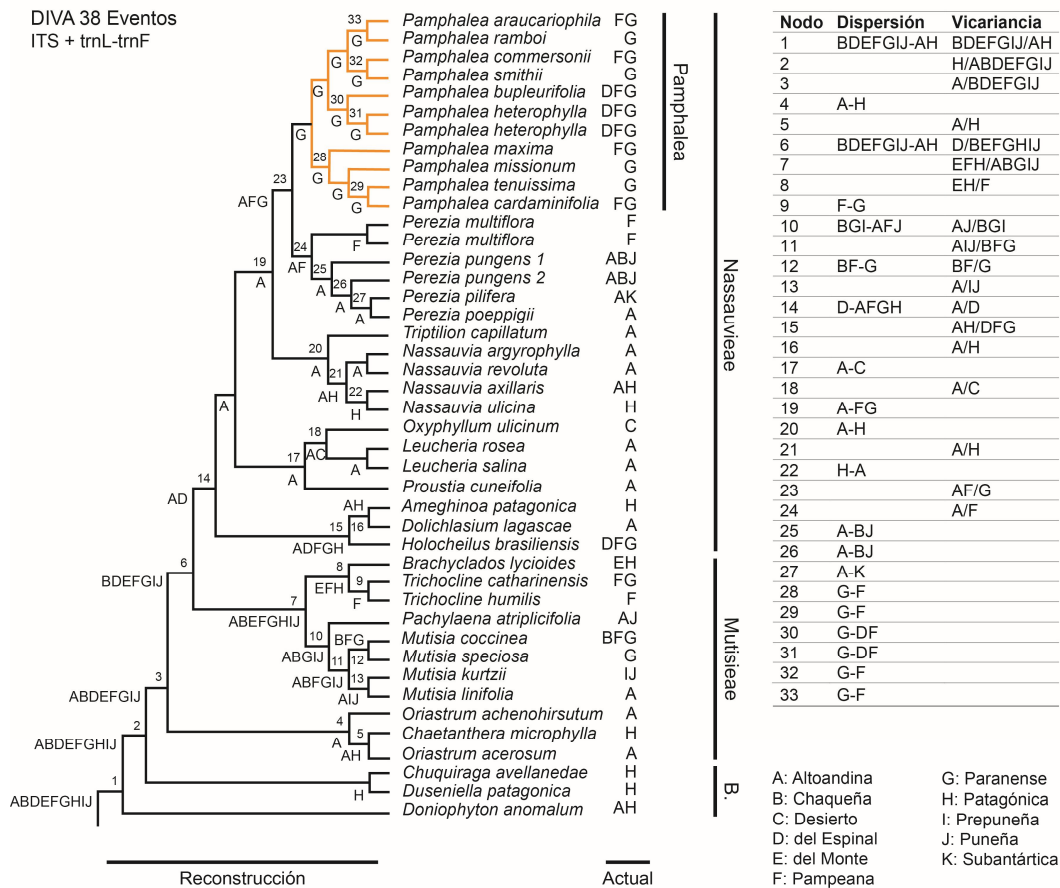


Fig. 37. Análisis de dispersión y vicariancia, reconstrucción de los eventos a partir de las relaciones filogenéticas bajo MP y la distribución actual de las taxas en las provincias biogeográficas (*Chaetanthera microphylla* es *Chaetanthera microphylla* var *microphylla*; *Leucheria salina* es *Leucheria salina* ssp *salina*; *Mutisia kurtzii* es *Mutisia kurtzii* var *kurtzii*; *Oriastrum acerosum* es *Oriastrum acerosum* var *acerosum*; *Perezia multiflora* es *Perezia multiflora* ssp. *sonchifolia*; *Proustia cuneifolia* es *Proustia cuneifolia* var *mendocina*).

DISCUSIÓN

Pamphalea es un género de plantas herbáceas bien definido, pudiéndose identificar en el campo en época de floración por sus capitulescencias laxas de capítulos delicados con flores de corolas bilabiadas blancas, donde todas sus cipselas carecen de papus. Las especies se distinguen básicamente por sus caracteres vegetativos, principalmente por las hojas de la roseta basal; no se encuentran grandes diferencias a nivel floral. Esta definición basada en características morfológicas hacía pensar en un grupo monofilético,

conformado por especies que no habrían divergido hace mucho tiempo. Con los estudios filogenéticos se confirma que el grupo es monofilético, y presenta subgrupos que se mantienen en la mayoría de los análisis. El clado ((*P. araucariophila*, *P. ramboi*), (*P. commersonii*, *P. smithii*)), está sustentado por algunas características morfológicas, como la presencia de hojas inferiores con pecíolos definidos. El clado (*P. maxima*, (*P. missionum*, (*P. cardaminifolia*, *P. tenuissima*))) o (*P. cardaminifolia*, (*P. maxima*, (*P. missionum*, *P. tenuissima*))), está sustentado por caracteres morfológicos como la presencia de hojas lirado-pinnadas. Desde el punto de vista morfológico, las relaciones entre las especies (*P. bupleurifolia*, *P. heterophylla*) no están soportadas ya que varían en cuanto a ciclo de vida, porte y variación foliar. El filograma muestra que no han acumulado gran cantidad de cambios evolutivos a nivel molecular.

En relación con el ambiente donde se desarrollan y la amplitud geográfica que presentan, el género es endémico de esta región de América, y en general sus especies se establecen en suelos húmedos temporales. Es frecuente encontrar una población de cualquiera de las especies en un determinado lugar y sin embargo en un sitio lindero, donde se repiten las condiciones, no encontrar ningún ejemplar. Es posible que esto se deba a la ausencia de papus y a que la dispersión hacia otras áreas sea hidrófila (Mondin y Baptista, 1996; Katinas y Crisci, 2008). *P. commersonii* logra habitar suelos pedregosos, incluso no tan húmedos, posiblemente por su xilopodio; principalmente ocupa la provincia Pampeana, y la Paranense en el distrito de los campos, en la zona de transición, al límite con la provincia Pampeana, por debajo de los 500 m.s.n.m. *P. araucariophila* puede hallarse en la Provincia Pampeana, pero es frecuente en el distrito de los Pinares, a altitudes de 900 a 1500 m.s.n.m; las Paranenses, *P. ramboi* y *P. smithii*, a elevaciones que van de 800 a poco más de 1800 m.s.n.m., las tres en lugares húmedos, y las dos últimas también en suelos pedregosos, pero sobre sectores que se encharcan transitoriamente, y por la altitud bajo condiciones donde fluctúa la niebla. Las especies *P. bupleurifolia* y *P. heterophylla* tienen la mayor amplitud geográfica y son las únicas del género en la provincia del Espinal. Estas especies tienen su punto de encuentro en aquellos suelos más húmedos, incluso arenosos. En Uruguay, provincia Pampeana, se observó una población de *P. heterophylla* en un prado que se continuaba con una zona uliginosa ocupada entre otras especies por una

población de *P. bupleurifolia*. *P. heterophylla* también puede desarrollarse en suelos pedregosos húmedos. Las relaciones filogenéticas (*P. maxima*, (*P. missionum*, (*P. cardaminifolia*, *P. tenuissima*))), están constituidas de especies que se establece en suelos muy húmedos. Son especies asociadas principalmente a prados linderos a cursos de agua, campos y bañados y sitios anegados.

Los análisis de dispersión y vicariancia, con caracteres morfológicos (Katinas y Crisci, 2008), y moleculares (presente trabajo), indican que el área ancestral del género estuvo ubicada en lo que hoy es la provincia Paranense y el evento que constituyó la distribución actual fue la dispersión. En un estudio paleoambiental ubicado en São Francisco de Paula, ca 900 m.s.n.m., los autores concluyeron que durante el LGM (último máximo glacial) el clima fue frío y seco, con aumento de temperatura y humedad al inicio del Holoceno, y una fase seca a mediados de éste, con aumento de la humedad desde aproximadamente 6500 años BP y el posible aumento de la temperatura en los últimos 2000 años (Leonhardt y M.L. Lorscheitter, 2010). Hay registros de polen de *Pamphalea* y de otra Nassauvieae como *Jungia* al este de Cambará do sul, y en São Francisco de Paula, ca 900 m.s.n.m., en sierras de Campos Gerais entre Castro y Tibagi en el estado de Paraná, 1200 m.s.n.m., de inicios y mediados del Holoceno, en baja frecuencia debido a un clima cálido y seco; el clima se volvió permanentemente húmedo sin estacionalidad a partir de 1100 años BP (Behling, 1997; Behling *et al.*, 2001; Behling *et al.*, 2004). Varios trabajos refiriéndose a la dinámica de las poblaciones de *Araucaria angustifolia* concluyen que, al inicio del Holoceno con condiciones de mayor humedad, favorables para estas, se dio la expansión de su distribución, con posterior reducción en una etapa de clima seco, en la cual estas poblaciones estuvieron acotadas a refugios en valles húmedos o en la planicie costera, con pequeños avances a través de la asociación con cursos de agua. Cuando el clima se tornó cálido y húmedo, con más precipitaciones, el paisaje regional se volvió variado, con mosaicos de bosques y praderas, cuyo movimiento y límites estuvieron influenciados por el fuego durante el Holoceno superior (Behling, 1997; Behling *et al.*, 2004; Behling *et al.*, 2007; Grala Leal y Lorscheitter, 2007). Dinámica similar de avance y retroceso de bosques de galería ingresando por corredores, con algunas especies que migraban desde las tierras bajas

atlánticas occidentales, y de especies asociadas a los campos, se describe para el cuaternario tardío en una locación pampeana en São Francisco de Assis, al oeste de RS; en este estudio hay registros de *Pamphalea* en la flora de los campos (Behling *et al.*, 2005). Según este registro el género podría haber estado presente en una zona que se corresponde con la actual provincia Pampeana tal vez desde los 15000 años BP. Katinas y Crisci (2008) plantearon que probablemente las pequeñas poblaciones ancestrales de *Pamphalea* experimentaron aislamiento y permanecieron ligadas a microhábitats higrófilos, durante los ciclos seco-húmedos del Pleistoceno y del Holoceno, donde la dispersión permaneció restringida a la provincia Paranense, hasta que las condiciones se hicieron más húmedas, sin desplazarse al norte donde el Cerrado actuó como barrera ecológica.

CONCLUSIÓN

En esta revisión sistemática se concluye que *Pamphalea* es un género monofilético constituido de 10 especies, *P. araucariophila*, *P. bupleurifolia*, *P. cardaminifolia*, *P. commersonii*, *P. heterophylla*, *P. maxima*, *P. missionum*, *P. ramboi*, *P. smithii*, y *P. tenuissima* sp. nov. *Pamphalea tenuissima* se describe en esta tesis como una nueva especie para el género. Se pueden diferenciar principalmente a través de las hojas de la roseta basal, no encontrándose grandes diferencias a nivel floral. Los resultados acompañan la hipótesis previa de Katinas y Crisci (2008) de que *Pamphalea* tuvo su origen en un área que se corresponde con lo que hoy se identifica como provincia Paranense. Las poblaciones primigenias de algunas de las especies ampliaron su distribución mediante dispersión durante la fluctuación de climas secos-húmedos del cuaternario tardío, quedando algunas de estas restringidas al entorno de su área de origen hasta la actualidad.

A futuro sería importante aumentar el muestreo de secuencias de cada especie y la cantidad de marcadores para dar mayor sustento y resolución al grupo en la filogenia. También, en base a los registros fósiles y otras evidencias se podrían implementar análisis que permitan datar el tiempo de divergencia entre las taxa. Además, se podría realizar otro tipo de análisis biogeográfico para confirmar el escenario propuesto en esta tesis. Uno de los aspectos que

despierta mayor interés es la relación de *P. araucariophila* con *Araucaria angustifolia*, ¿cuáles son las condiciones ecológicas que hacen que compartan espacios?, ¿cómo han sido sus dinámicas de dispersión?, ¿qué modificaciones se están dando bajo las condiciones actuales?

LITERATURA CITADA

Apodaca, M.J., J.V. Crisci, y L. Katinas. 2015. Andean Origin and Diversification of the Genus *Perezia*, an Ancient Lineage of Asteraceae. *Smithsonian Contributions to Botany*. Smithsonian Institution Scholarly Press. Washington D.C. 102: viii + 1-28.

Arechavaleta, J. 1906. Flora Uruguay. *Anales Mus. Nac. Montevideo* 6 (3): 447-452.

Arnedo, M. A. 1999. Cladismo: La reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Bol. SEA*, España, 26: 57-84.

Baldwin, B. G. y S. Markos. 1998. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S–26S nrDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 10: 449-463.

Barreda, V.D., L. Palazzesi, M.C. Tellería, E.B. Olivero, J.I. Raine y F. Forest. 2015. Early evolution of the angiosperm clade Asteraceae in the Cretaceous of Antarctica. *PNAS* 112 (35): 10989-10994.

Bayer, R.J., D.G. Greber y N.H. Bagnall. 2002. Phylogeny of Australian Gnaphalieae (Asteraceae) based on chloroplast and nuclear sequences, the trnL intron, trnL/trnF intergenetic spacer, mat K and ETS. *Syst. Bot.* 27: 801-814.

Behling, H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the *Araucaria* forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 109-121.

Behling, H., S. G. Bauermann, P. C. Pereira Neves. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. *J. South Am. Earth Sci.* 14: 631-639.

Behling, H., V. DePatta Pillar, L. Orlóci, y S. G. Bauermann. 2004. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 277-297.

Behling, H., V. DePatta Pillar, S. G. Bauermann. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 133: 235-248.

Behling H., V.D. Pillar, S.C. Müller y G.E. Overbeck. 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10: 81-90.

Bentham, G. y J. D. Hooker. 1873. *Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definite*, Vol. 2. Lovell, Reeve and Co., Londres.

Bremer, K. 1992. Ancestral Areas: A Cladistic Reinterpretation of the Center of Origin Concept. *Syst. Biol.* 41:795–803.

Bremer, K. 1994. *Asteraceae: Cladistics and Classification*. Timber Press, Portland, Oregon.

Cabrera, A. L. 1953. Las especies del género *Pamphalea* (Compositae). *Notas Mus. La Plata, Bot.* 16: 225-237.

Cabrera, A. L. 1959. Compositae catarinenses novae. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 7 (3-4): 188-200.

Cabrera, A.L.1961. Compuestas argentinas. Clave para la determinación de los géneros. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia" Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Botánica 2: 291–362.

Cabrera, A.L. 1963. *Flora de la provincia de Buenos Aires* 6: 382-385.

Cabrera, A.L. 1974. *Pamphalea* Lag. En: Burkart, *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*, 6: 504-506.

Cabrera, A.L. 1977. Mutisieae—Systematic review. Pp. 1039–1066. En: V. H. Heywood, J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, Vol. 2. Academic, London.

Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Monografías nº 13. Serie de biología. OEA. Washington D.C. USA.

Cabrera, A. L., J.V. Crisci, G. Delucchi, S.E. Freire, D.A. Giuliano, L. Iharlegui, L. Katinas, A.A. Sáenz, G. Sancho, E. Urtubey. 2000. *Catálogo ilustrado de las compuestas (=Asteraceae) de la provincia de Buenos Aires, Argentina: Sistemática, ecología y usos*. COBIOBO, Nº 2, PROBIOTA Nº 1, Buenos Aires.

Cassini, M.H. 1819. Description de la *Pamphalea commersonii*. En: *Bulletin Des Sciences, Par La société Philomatique De Paris*. Pp.111-112. Paris.

Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. y Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9(8): 772.

Davies, A. 2010. *Chaetanthera* and *Oriastrum*. A systematic revision of *Chaetanthera* Ruiz y Pav. and the reinstatement of *Oriastrum* Poepp. y Endl.

(Asteraceae: Mutisieae). Südwestdeutscher Verlag für Hochschulschriften. 303 pp.

De Candolle, M. 1812. Observations sur les plantes Composées, ou Syngenèses, troisième mémoire: Sur les Composées a corolles labiées ou Labiatiflores. En: *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 19: 59-72.

Doyle, J.J. y J.L. Doyle. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12:13–15.

Grala Leal, M. y M. L. Lorscheitter. 2007. Plant succession in a forest on the Lower Northeast Slope of Serra Geral, Rio Grande do Sul, and Holocene palaeoenvironments, Southern Brazil. *Acta bot. bras.* 21(1): 1-10.

Farris, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5:417-419.

Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge y C. Bult. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.

Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.

Freire, S.E. y L. Katinas. 1995. Morphology and ontogeny of the cypsela hairs of Nassauviinae (Asteraceae, Mutisieae). En: D.J.N. Hind, C. Jeffrey y G.V. Pope (Eds). *Advances in Compositae systematics*, 107-143.

Freire, S. E. y L. Iharlegui. 2000. Ejemplares tipo de asteraceae (=compositae) de A.L. Cabrera. *Darwiniana*. 38(3-4): 307-364.

Funk, V.A., A.A. Anderberg, B.G. Baldwin, R.J. Bayer, J.M. Bonifacino, I. Breitwieser, L. Brouillet, R. Carbajal, R. Chan, A.X.P. Coutinho, D.J. Crawford, J.V. Crisci, M.O. Dillon, S.E. Freire, M. Galbany-Casals, N. Garcia-Jacas, B. Gemeinholzer, M. Gruenstaeudl, H.V. Hansen, S. Himmelreich, J.W. Kadereit,

M. Källersjö, V. Karaman-Castro, P.O. Karis, L. Katinas, S.C. Keeley, N. Kilian, R.T. Kimball, T.K. Lowrey, J. Lundberg, R.J. McKenzie, M.E. Mort, B. Nordenstam, C. Oberprieler, S. Ortiz, P.B. Pelser, C.P. Randle, H. Robinson, N. Roque, G. Sancho, J.C. Semple, M. Serrano, T.F. Stuessy, A. Susanna, M. Tadesse, M. Unwin, L. Urbatsch, E. Urtubey, J. Vallès, R. Vogt, S. Wagstaff, J.M. Ward y L.E. Watson. 2009. Compositae metatrees: The next generation. Pp. 747–777. En: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T. y Bayer, R. (Eds)., *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Vienna: IAPT.

Funk, V.A., A. Susanna, T. F. Stuessy, y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. En: Funk, V. A., Susana, A., Stuessy, T. F. y Bayer, R. J. (eds.). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Pp.171-189. Vienna, Austria.

Funk, V., G. Sancho, N. Roque, C. Kelloff, I. Ventosa-Rodríguez, M. Diazgranado, J.M. Bonifacino, R. Chan. 2014. A phylogeny of the Gochnatieae: understanding a critically placed tribe in the Compositae. *Taxon* 63 (4): 859-882.

Gibert, E. 1873. *Enumeratio plantarum sponte nascentium agro montevidensi cum synonymis selectis*, Pp.21, Montevideo.

Goloboff, P., J.S. Farris y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.

Guindon S. y O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* 52(5):696-704.

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.

Herter, G. 1930. Florula uruguayensis plantae vasculares. En: *Estudios botánicos en la Región Uruguay*, 4: 131. Montevideo.

Hipp A.L., J.C. Hall, y K.J. Sytsma. 2004. Congruence Versus Phylogenetic Accuracy: Revisiting the Incongruence Length Difference Test. *Syst. Biol.* 53(1):81–89.

Hoffmann, O. 1894. Compositae. En: A. Engler y K. Prantl (eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 4(5): 87–391. von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Huelsenbeck, J.P. y F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-755.

Johnson, L. A. y D. E. Soltis. 1994. matK DNA sequences and phylogenetic reconstruction in Saxifragaceae s. str. *Syst. Bot.* 19: 143–156.

Katinas, L. 1995. *Panphalea* Lag., en: *Flora fanerogámica Argentina*. Asteraceae. Parte 1. 13 (280): 36-37.

Katinas, L. y J.V. Crisci. 2000. Cladistic and Biogeographic Analyses of the genera *Moscharia* and *Polyachyrus* (Asteraceae, Mutisieae). *Syst. Bot.* 25(1): 33–46.

Katinas, L. y J. V. Crisci. 2008. Reconstructing the biogeographical history of two plant genera with different dispersion capabilities. *J. Biogeogr.* 35: 1374-1384.

Katinas, L., J.V. Crisci, R.S. Jabaily, C. Williams, J. Walker, B. Drew, J.M. Bonifacino y R. Sytsma. 2008a. Evolution of secondary heads in Nassauviinae (Asteraceae, Mutisieae). *Am. J. Bot.* 95 (2): 229-240.

Katinas, L., J. Pruski, G. Sancho y M.C. Tellería. 2008b. The subfamily Mutisioideae (Asteraceae). *Bot. Rev.* 74: 469–716.

Katinas, L., G. Sancho, M.C. Tellería y J.V. Crisci. 2009. Mutisieae sensu stricto (Mutisioideae sensu stricto). En: FUNK, V.A., A. SUSANNA, T.F. Stuessy, y

R.J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae. Pp. 790. Vienna, Austria.

Katinas, L. 2012. Revisión del genero *Perezia* (Compositae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 47 (1-2): 159-261.

Kim, K.J., D.J. Loockerman y R.K. Jansen. 2002. Systematic implications of ndhF sequence variation in the Mutisieae (Asteraceae). *Syst. Bot.* 27: 598-609.

Kluge, A. y J. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.

Kumar, S., G. Stecher y K. Tamura. 2016. MEGA 7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Data Sets. *Mol. Biol. Evol.* 33 (7), 1870-1874.

Lagasca, M. 1811. *Amenidades Naturales De Las Españas*, 1:34, Orihuela.

Leonhardt, A. y M.L. Lorscheitter. 2010. The last 25000 years in the Eastern Plateau of Southern Brazil according to Alpes de São Francisco record. *J. South Am. Earth Sci.* 29: 454-463.

Lessing, C. F. 1830. De synanthereis herbarii regii Berolinensis dissertatio secunda. *Linnaea* 5: 1-42.

Lombardo, A. 1983. Pamphalea Lag. En: *Flora montevidensis*, 2: 310-312.

Luebert, F., J. Wen y M.O. Dillon. 2009. Systematic placement and biogeographical relationships of the monotypic genera *Gypothamnium* and *Oxyphyllum* (Asteraceae: Mutisioideae) from the Atacama Desert. *Bot. J. Linn. Soc.* 159 (1): 32-51.

McNeill, J., F.R. Barrie, W.R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, K. Marhold, J. Prado, W.F. Prud'homme van Reine,

G.F. Smith, J.H. Wiersema y N.J. Turland (Eds.). 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Regnum Vegetabile 154. Koeltz Scientific Books, Königstein, 240 pp. Consulta 2017, desde, <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>

Mondin, C.A. y L.R. Baptista. 1996. Relações biogeográficas da tribo Mutisieae Cass. (Asteraceae), sensu Cabrera, no Rio Grande Do Sul. Comun. Mus. Ci. Tecnol. P.U.C.R.S., Ser. Bot. 2(1): 49-152.

Monge, M. 2010. *Pamphalea* Lag. En: Forzza, R.C., J.F.A. Baumgratz, C.E.M. Bicudo, A.A. Carvalho Jr., A. Costa, D.P. Costa, M. Hopkins, P.M. Leitman, L.G. Lohmann, L.C. Maia, G. Martinelli, M. Menezes, M.P. Morim, M.A.N. Coelho, A.L. Peixoto, J.R. Pirani, J. Prado, L.P. Queiroz, V.C. Souza, J.R. Stehmann, L.S. Sylvestre, B.M.T. Walter y D. Zappi, (Eds). Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil. Vol.1.

Moreira-Muñoz, A., V. Morales, y M. Muñoz-Schick. 2012. Actualización sistemática y distribución geográfica de Mutisioideae (Asteraceae) de Chile. *Gayana Bot.* 69(1): 9-29.

Nei M. y S. Kumar. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford University Press, New York.

Panero, J.L. y V.A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 115: 909-922.

Panero, J.L. y V.A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Mol. Phylogenet. Evol.* 47: 757-782.

Pasini, E. y M.R. Ritter. 2012. O gênero *Trichocline* Cass. (Asteraceae, Mutisieae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *R. bras. Bioci.* 10 (4):490-506.

Pasini, E., V.A. Funk, T.T. de Souza-Chies y S.T.S. Miotto. 2016. New insights into the phylogeny and biogeography of the Gerbera-Complex (Asteraceae: Mutisieae). *Taxon* 65 (3): 547-562.

Platt, F.H., M. Bündchen y S.T. Sfoggia Miotto. 2016. Nomenclatural notes on *Pamphalea* (Asteraceae: Nassauvieae). *Phytotaxa* 273 (2): 139–140.

Rodríguez, F., J.L. Oliver, A. Marín, y J.P. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution. *J. Theor. Biol.* 142:485-501.

Ronquist, F. 1996. DIVA, Version 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University (ftp.uu.se or ftp.systbot.uu.se).

Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 46:193-201.

Ronquist, F. y J.P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard y J. P. Huelsenbeck. 2012. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Syst. Biol.* 61(3): 539–542.

Sang T., D.J. Crawford, y T.F. Stuessy. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution and biogeography of Paeonia (Paeoniaceae). *Am. J. Bot.* 84: 1120–1136.

Simpson, B.B., M.T.K. Arroyo, S. Sipe, M.D., J. McDill. 2009. Phylogeny and evolution of Perezia (Asteraceae: Mutisieae: Nassauviinae). *J. Syst. Evol.* 47(5): 431-443.

Suessenguth, K. y Merxmüller, H. 1954. Taxa nova vel critica. *Mitteilungen aus der Botanischen Staatssammlung München* 2: 31–41.

Swofford, D. L. 2002. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4.0b10. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

Taberlet, P., L. Gielly, G. Patou y J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three noncoding regions of chloroplast DNA. *Pl. Mol. Biol.* 17: 1105-1109.

Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei, y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.* 28(10): 2731–2739.

Tate J.A. y B.B. Simpson. 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Syst. Bot.* 28: 723–737.

Timme, R.E, J.V. Kuehl, J.L. Boore y R.K. Jansen. 2007. A comparative analysis of the *Lactuca* and *Helianthus* (Asteraceae) Plastid genomes: Identification of divergent regions and categorization of shared repeats. *Am J Bot.* 94(3): 302–312.

Trujillo, C., L. Katinas y J.M. Bonifacino. 2014. El género *Panphalea* (Compositae: Nassauvieae) en Uruguay. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 49 (1): 93-105.

White T.J., T. Bruns, S. Lee y J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315-322. En: Innis M.A., D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White (Eds.), *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, New York, USA.

Yang, Z. 1993. Maximum likelihood estimation of phylogeny from DNA sequences when substitution rates differ over sites. *Mol. Biol. Evol.* 10 (6):1396-1401.

Yang, Z. 1994. Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: approximate methods. *J. Mol. Evol.* 39 (3):306-314.

Zuloaga, F.O.; Morrone, O. y Belgrano, M.J. (eds.) 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 107: i-xcvi + 1-3348.

Zuloaga, F. O.; Belgrano, M. J. y Anton, A. M. 2014 (eds.). ASTERACEAE: ANTHEMIDEAE A GNAPHALIEAE. FLORA ARGENTINA. Flora Vascular de la República Argentina. Estudio Sigma S.R.L., Bs As. 7 (1): 1-512.

Zuloaga, F. O.; Belgrano, M. J. y Anton, A. M. 2015 (eds.). ASTERACEAE: CICHORIEAE, HELENIEAE A MUTISIEAE. FLORA ARGENTINA. Flora Vascular de la República Argentina. Estudio Sigma S.R.L., Bs As. 7 (2): 1-526.

REFERENCIAS WEB

IPNI The International Plant Names Index: Consulta desde <http://www.ipni.org/>

J STOR Global Plants: Consulta 2016-2017, desde <http://plants.jstor.org/>

Macrogen *Advancing through Genomics*, desde <https://dna.macrogen.com>

NCBI National Center for Biotechnology Information: Consulta 2016-2017, Search NCBI databases desde <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gquery/> y consulta 24 de abril del 2017, BLASTN 2.6.1+, desde <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>

PB-L Productos Bio-Lógicos: Protocolos Kit SCO6 Puro Plant DNA, Kit SAO4 Puro Clean up y Kit SA0201, <http://www.pb-l.com.ar/>

REFLORA Herbario virtual: Consulta 12 de junio del 2017, desde <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>

Thiers, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.