



EL GÉNERO *RUEHSSIA* (APOCYNACEAE) EN LA ARGENTINA: FILOGENIA, NUEVAS COMBINACIONES Y NUEVOS REGISTROS

Héctor A. Keller¹, Sigrid Liede-Schumann², Alessandro Rapini³ & Sergio Cáceres Moral¹

¹ Instituto de Botánica del Nordeste, Casilla de Correo 209, 3400 Corrientes, Argentina; kellerhector@hotmail.com (autor corresponsal).

² University of Bayreuth, Universitätsstrasse 30, 95440 Bayreuth, Germany.

³ Programa de Pós-graduação em Botânica, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, Av. Transnordestina s/n, Novo Horizonte, Feira de Santana, Bahia, 44036-900, Brasil.

Abstract. Keller, H. A.; S. Liede-Schumann; A. Rapini & S. Cáceres Moral. 2020. The genus *Ruehssia* (Apocynaceae) from Argentina: phylogeny, new combinations and new records. *Darwiniana*, nueva serie 8(2): 414-437.

Ruehssia was recently reestablished to classify all American species of the tribe Marsdenieae. Here, we provide a revision of the genus in Argentina, with an identification key, comments, a distribution map, and images of all species. The phylogenetic position of all species has been assessed using chloroplast and nuclear DNA sequences. We recognize six species. Besides *R. altissima* and *R. macrophylla*, we include two new records, *R. hilariana* and *R. brasiliensis*, and propose two new combinations in the genus, *R. castillonii* (Lillo ex T. Mey.) H.A. Keller & Liede and *R. tressensiae* (S.A. Cáceres & Morillo) H.A. Keller & Liede. *Ruehssia montana* and *R. ulei*, previously reported to Argentina, do not occur in the country.

Keywords. Asclepiadoideae; *Marsdenia*; Marsdenieae; taxonomy.

Resumen. Keller, H. A.; S. Liede-Schumann; A. Rapini & S. Cáceres Moral. 2020. El género *Ruehssia* (Apocynaceae) en la Argentina: filogenia, nuevas combinaciones y nuevos registros. *Darwiniana*, nueva serie 8(2): 414-437.

Ruehssia se restableció recientemente para clasificar a todas las especies americanas de la tribu Marsdenieae. Aquí, ofrecemos una revisión del género en la Argentina, con una clave de identificación, comentarios, un mapa de distribución e imágenes de todas las especies. La posición filogenética de todas las especies se ha evaluado utilizando secuencias de ADN nuclear y cloroplástico. Reconocemos seis especies. Además de *R. altissima* y *R. macrophylla*, incluimos dos nuevos registros, *R. hilariana* y *R. brasiliensis*, y proponemos dos nuevas combinaciones en el género, *R. castillonii* (Lillo ex T. Mey.) H.A. Keller & Liede y *R. tressensiae* (S.A. Cáceres y Morillo) H.A. Keller & Liede. *Ruehssia montana* y *R. ulei*, previamente citadas para la Argentina, no habitan en el país.

Palabras clave. Asclepiadoideae; *Marsdenia*; Marsdenieae; taxonomía.

INTRODUCCIÓN

Apocynaceae es una familia predominantemente pantropical, con relativamente pocos géneros que alcanzan regiones templadas australes o boreales. La subfamilia Asclepiadoideae es la más diversificada con 181 géneros que se distribuyen en 5 tribus, dos de las cuales cuentan con representantes en el nuevo mundo, Asclepiadeae Duby y Marsdenieae Benth.

La tribu Marsdenieae comprende hierbas, volubles, epífitas y epipétricas con polinias erectas; cuenta con 26 géneros principalmente distribuidos en el paleotrópico y Australia, con un sólo género en el neotrópico (Endress et al., 2018).

Marsdenia R. Br., un género cuyos límites aún no son del todo claros, se ha considerado durante mucho tiempo como el único linaje de Asclepiadoideae de América con polinias erectas (Rapini et al., 2003; 2007).

Sin embargo, estudios filogenéticos basados en datos moleculares indican que las especies americanas son monofiléticas, pero no estrechamente relacionadas con *M. tinctoria* R. Br., la especie tipo del género y nativa de Asia, por lo cual Espirito Santo et al. (2019) han restablecido *Ruehssia* H. Karst. para clasificar al clado americano de Marsdenieae.

Ruehssia fue válidamente publicada hace más de un siglo y medio por Karsten (1849), quien describió este taxón, tres especies nuevas y estableció la combinación para *R. macrophylla* (Humb. & Bonpl. ex Schult.) H. Karst., especie recientemente seleccionada como lectotipo del género por Espirito Santo et al. (2019). El género comprende unas 110 especies americanas (la mayoría incluidas aún en *Marsdenia*) e incluye plantas volubles, arbustivas, subarbustivas, erectas o postradas. Las inflorescencias son umbeliformes, glomeruladas o racemiformes, raramente escorpioides, fasciculadas o paniculadas, a diferencia de la especie típica de *Marsdenia* que se caracteriza por presentar inflorescencias tirsoideas alargadas.

Espirito Santo et al. (2019) establecieron sólo las nuevas combinaciones de *Ruehssia* correspondientes a las especies distribuidas en Brasil. Las combinaciones para las especies que no ocurren en Brasil, pero sí en nuestro país, se efectúan en el presente trabajo y las combinaciones para otras especies americanas se publicarán en próximas contribuciones (Liede et al., en prep.; Liede & Keller, en prep.).

En la Argentina se han citado hasta el presente seis especies de Marsdenieae: *Marsdenia castillonii* Lillo ex T. Mey. (Meyer, 1944), *M. tressensiae* S.A. Cáceres & Morillo (Cáceres Moral, 1993), *Ruehssia altissima* (Jacq.) F. Esp. Santo & Rapini (Meyer, 1944), la especie típica del género *R. macrophylla* (Humb. & Bonpl. ex Schult.) H. Karst. (Meyer, 1947), *R. montana* (Malme) F. Esp. Santo & Rapini (Tressens et al., 2008) y *R. ulei* (Schltr. & W. Rothe) F. Esp. Santo & Rapini (Meyer, 1944). El objetivo de la presente contribución es establecer las necesarias nuevas combinaciones para clasificar a las dos primeras especies dentro del género *Ruehssia*, confirmar o corregir la identidad de las especies que habitan en la Argentina y evaluar la posición filogenética de las especies argentinas en el contexto más amplio de *Ruehssia* en las Américas para vislumbrar si estas especies están estrechamente relacionadas entre sí, o si son representantes de varios linajes.

Además, se brinda información sobre aspectos morfológicos y ecológicos de cada especie, un análisis filogenético basado en ADN nuclear y cloroplástico, una clave de identificación, un mapa de distribución e imágenes de todas las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para obtener las imágenes empleadas en el proceso de estudio del material de las especies aquí tratadas, se utilizaron una cámara fotográfica de alta resolución Sony DSC-HX400V y una lupa estereoscópica Zeiss Stemi DV4.

Con el fin de determinar las posiciones filogenéticas de las especies de *Ruehssia* argentinas, en primer lugar, se realizó la extracción de ADN total a partir de hojas frescas conservadas en sílica o de fragmentos de hojas tomadas de especímenes de herbario, utilizando el kit de extracción DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Alemania), siguiendo las instrucciones del fabricante. Se amplificaron y secuenciaron cinco marcadores cloroplásticos y cuatro marcadores nucleares. Los cebadores y protocolos de PCR para los espaciadores plastidiales *trnT-trnL* y *trnL-trnF* y el intrón *trnL* corresponden a Taberlet et al. (1991). El intrón *trnL* y el espaciador intergénico *trnL-trnF* se amplificaron como un único fragmento, usando los cebadores c y f. El intrón *rps16* se amplificó según Liede-Schumann et al. (2005), utilizando el par de cebadores *rps16-1F* y *rps16-2R*. El espaciador intergénico *trnH-psbA* se amplificó con los cebadores y el protocolo diseñados por Sang et al. (1997) y el espaciador *psbD-trnT*, de acuerdo con Espirito Santo et al. (2019). Los marcadores nucleares comprenden el ITS (siglas en inglés de Espaciador Transcrito Interno) y el ETS (Espaciador Transcrito Externo), amplificados según el protocolo de Espirito Santo et al. (2019), así como dos marcadores nucleares adicionales de copia única, At2g06530a y At2g34620b, secuenciados de acuerdo con los cebadores y el protocolo brindados por Straub et al. (2011).

Un total de 167 secuencias parciales fueron creadas para este estudio, se secuenciaron, por primera vez, 27 accesiones correspondientes a 22 especies. Las secuencias de las accesiones y especies restantes se obtuvieron de GenBank, utilizando principalmente secuencias de estudios previos de los autores del

presente trabajo, y para cuatro especies, se agregaron marcadores adicionales a secuencias previamente existentes. Se incluyeron en el análisis únicamente las accesiones para las cuales había al menos dos secuencias parciales disponibles; dos muestras tenían solo dos secuencias parciales, y el promedio fue de 4,6 secuencias parciales por accesión.

Se ensambló una matriz de 63 accesiones correspondientes a 54 especies americanas de Marsdenieae: 40 accesiones (35 taxones) de América del Sur, 13 accesiones (12 taxones) de América Central y 10 accesiones (7 taxones) del Caribe. Como grupo externo, se utilizaron cuatro especies de Marsdenieae de África Occidental: dos de *Anisopus* N.E. Br., *M. exellii* Norman y *M. magniflora* P.T. Li, que habían sido recuperadas como hermanas de *Ruehssia* en una matriz más grande (Liede-Schumann, resultados no publicados). Los ejemplares de herbario, autores de especies y números de secuencia se detallan en el Apéndice.

Las secuencias de cada marcador se alinearon con el paquete MAFFT (Katoh & Standley, 2013) dentro de Mesquite (Maddison & Maddison, 2019) y las alineaciones resultantes se corrigieron manualmente. Para el caso de las secuencias de *trnH-psbA* que contenían una cantidad considerable de posiciones ambiguamente alineadas, éstas fueron eliminadas mediante GBLOCKS (Talavera & Castresana, 2007) ejecutado en el servidor NGPhylogeny.fr (<https://ngphylogeny.fr>; Lemoine et al., 2019). La alineación completa está disponible en TreeBase (Piel et al., 2009; Vos et al., 2012) con el Número de Estudio S26235.

Para el conjunto de datos total, y por separado para una matriz que contiene solo ADNcp o solo ADN nuclear, aplicamos la inferencia de árbol de máxima verosimilitud o “maximum likelihood” (ML) y el análisis no paramétrico bootstrapping (BS) utilizando RAxML v. 8.2.10 (Stamatakis, 2014), tal como está disponible en la plataforma CIPRES (Miller et al., 2010). Este análisis implementa un modelo de sustitución de nucleótidos reversible en tiempo general (Rodríguez et al., 1990). No se encontraron discordancias incompatibles entre el conjunto de datos nucleares y el plastidial; sin embargo, los valores de soporte para ambos conjuntos de datos fueron muy bajos (resultados no mostrados). Por lo tanto, todos los análisis posteriores se llevaron a cabo utilizando el conjunto de datos combinado.

El conjunto de datos total fue analizado bajo el criterio de Inferencia Bayesiana (IB), ejecutado en MrBayes 3.2.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001; Ronquist & Huelsenbeck, 2003) en la plataforma CIPRES (Miller et al., 2010). Se realizaron dos corridas independientes simultáneas con cuatro cadenas cada una (una fría y tres calientes). Las cadenas se ejecutaron durante 10 millones de generaciones, comenzando con un árbol aleatorio y muestreando un árbol cada 1000 generaciones. La inspección de los parámetros de las dos ejecuciones independientes se efectuó con Tracer v. 1.7 (Rambaut et al., 2018) indicando convergencia después de 1 millón de generaciones. Los primeros 5000 árboles de cada corrida fueron descartados y los 10000 árboles restantes se resumen en un árbol de consenso de 50% de mayoría, con probabilidades posteriores (PP) como una estimación del soporte para los nodos del árbol. Todas las particiones se desvincularon, los parámetros se estimaron independientemente y se sometieron a cuatro ejecuciones independientes simultáneas. Los modelos de sustitución de nucleótidos se establecieron en GTR + G para todas las particiones, con una proporción de sitios invariables (+ I) para *rps16* e ITS, siguiendo los resultados de ModelTest-NG (Darriba et al., 2020) en la plataforma CIPRES (Miller et al., 2010).

RESULTADOS

Ruehssia se recuperó con un buen soporte como monofilético (BS = 77%, PP = 99%), y *R. sprucei* (W. Rothe) F. Esp. Santo & Rapini, de la Amazonía de Brasil, Colombia y Venezuela, se recuperó con un buen soporte (BS = 73%, PP = 93%) como hermana de todas las demás especies del género (Fig. 1).

El resto de las especies se divide en dos clados, uno centroamericano con bajo soporte (BS <50%, PP = 87%), en el que se agrupan las especies caribeñas con soporte moderado (BS = 77%, PP = 92%), y otro predominantemente sudamericano (BS <50%, PP = 93%), que a su vez se divide en dos subclados. El primero de estos subclados está bien respaldado (BS = 76%, PP = 99%) y es casi exclusivamente brasileño, con *R. hilariana* (E. Fourn.) F. Esp. Santo & Rapini como hermana del resto de las especies.

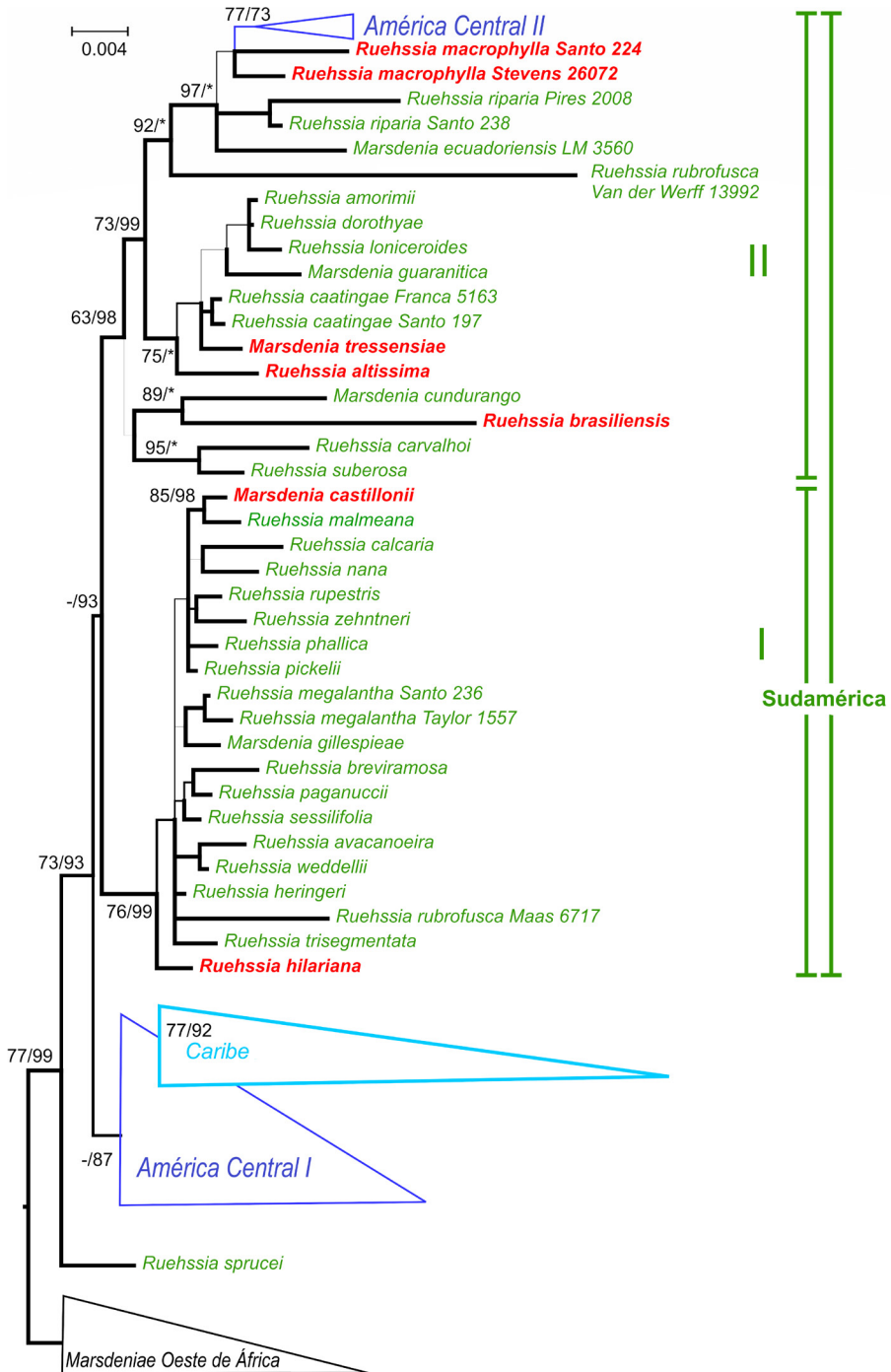


Fig. 1. Árbol de consenso de 50% de mayoría de 63 accesiones de Marsdenieae americanas y cuatro grupos externos, basado en cinco marcadores de ADNcp y cuatro marcadores nucleares. Las cifras indican valores de soporte: Porcentajes ML Bootstrap / Probabilidades Bayesianas Posteriores. Los clados caribeños y centroamericanos se representan por medio de triángulos. Las especies en rojo son las que se encuentran en la Argentina. (*): PP = 100%; (líneas gruesas): PP ≥ 95%; (líneas de espesor medio): 75% ≤ PP < 95%; (líneas delgadas): PP < 75%; (-): PP < 50%. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

Dentro de este clado, *M. castillonii* Lillo ex T. Mey. se recupera como hermana de *R. malmeana* (W. Rothe) F. Esp. Santo & Rapini (BS = 85%, PP = 98%), formando una politomía con varios taxones brasileños. El segundo subclado sudamericano, moderadamente soportado (BS = 63%, PP = 98%), contiene a *R. brasiliensis* (Decne.) F. Esp. Santo & Rapini, que forma una rama muy larga debido a varios insertos únicos en el espaciador *trnT-trnL* y el intrón *rps16*, y a secuencias fuertemente desviadas para el espaciador *trnH-psbA* e ITS. *Ruehssia brasiliensis* se recupera con soporte (BS = 89%, PP = 100%) como hermana de *M. cundurango* Rchb. f. de Ecuador. *Ruehssia altissima* (Jacq.) F. Esp. Santo & Rapini se recupera como hermana de las otras especies en un subclado pequeño y bien soportado (BS = 75%, PP = 100%) de especies del sur de América del Sur, que contiene a *M. tressensiae* S.A. Cáceres & Morillo. Una muestra de *R. rubrofusca* (E. Fourn.) F. Esp. Santo & Rapini de Perú se recupera como hermana de las restantes especies en otro subclado bien respaldado (BS = 92%, PP = 100%). En este subclado, las dos muestras de la ampliamente distribuida *R. macrophylla* H. Karst. forman una tricotomía no resuelta con un pequeño grupo de especies centroamericanas (*M. edulis* Watson, *M. engleriana* W. Rothe y *M. zimapanica* Hemsl.).

DISCUSIÓN

Las seis especies argentinas reconocidas aquí se extienden por el clado sudamericano, con la ampliamente distribuida *R. hilariana* ocupando una posición (no soportada) como hermana del primer subclado sudamericano, del cual es miembro *M. castillonii*, una especie distribuida en Argentina, Bolivia y Paraguay, pero hasta ahora no registrada en Brasil. Son miembros del segundo subclado sudamericano *M. tressensiae*, endémica de la Argentina, *R. brasiliensis* con una distribución restringida en el sur de Brasil y Paraguay hasta el nordeste de la Argentina, así como también *R. altissima*, hermana de varias especies del sur de América del Sur y *R. macrophylla*, del segundo linaje centroamericano, aunque ello también sin soporte.

En general, el presente estudio revela una fuerte estructura geográfica en *Ruehssia*, a pesar del bajo soporte para algunas ramas debido a

un número relativamente alto de datos faltantes. Esto es particularmente cierto para las especies mesoamericanas, que contienen las muestras con la menor cantidad de secuencias parciales disponibles. De las especies para las cuales se pudieron analizar dos accesiones, dos se recuperaron como monofiléticas (*R. caatingae* (Morillo) F. Esp. Santo & Rapini y *R. megalantha* (Goyder & Morillo) F. Esp. Santo & Rapini), una sin resolver y relacionada con especies centroamericanas (*R. macrophylla*). En el caso de *R. rubrofusca*, la colección de la Amazonía brasileña (Maas 6717) es miembro del subclado brasileño (I) del clado sudamericano, mientras que la colección de Perú (van der Werff 13992) se recupera como hermana del segundo subclado (II), señalando un concepto posiblemente defectuoso de esta especie que merece una mayor investigación.

La posición de la especie amazónica *R. sprucei*, como hermana de todas las especies restantes del género y de los dos linajes centroamericanos derivados, sugeriría un origen sudamericano de *Ruehssia* e invitan a especular sobre un posible evento de dispersión desde África occidental hasta el norte de América del Sur que daría origen al linaje, un patrón que ha sido observado antes en muchos taxones (Renner, 2004). Además de *R. sprucei*, habrían evolucionado dos linajes separados, uno en América del Sur y otro en América Central, con un linaje caribeño que habría surgido después de una dispersión desde América Central. Más tarde, otro linaje centroamericano se habría establecido desde América del Sur, de modo que (al menos) dos linajes independientes evocarían la extraordinaria diversidad del género (49 especies) en América Central (TROPICOS: <https://www.tropicos.org/>, consultado el 30 de abril de 2020).

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Ruehssia H. Karst., Verh. Vereins. Beförd. Gartenbaues Königl. Preuss. Staaten 19: 304, tab. 1. 1849. ESPECIE TIPO: *R. macrophylla* (Humb. & Bonpl. ex Schult.) H. Karst.

Sinonimia. Véase Espirito Santo et al. (2019).

Arbustos volubles o erectos con látex blanco; tallos suberosos, glabros o con tricomas, usualmente con coléteres en nudos y axilas foliares.

Hojas opuestas, dísticas o decusadas, láminas ovadas, elípticas, obovadas, orbiculares, lanceoladas, lineares, raramente filiformes, base cuneada, cordada, obtusa, redondeada, raramente truncada; ápice agudo, cuspidado, acuminado, emarginado o redondeado; margen entero, glabra o con tricomas; adaxialmente con hasta 14 coléteres en la base de la vena principal. Inflorescencias axilares o sub-axilares, umbeliformes, glomeruladas o racemiformes, fasciculadas o paniculadas, multifloras, sésiles a largo-pedunculadas. Flores sésiles a pediceladas; pedicelos glabros o con tricomas; cáliz con lóbulos ovados, elípticos u orbiculares, abaxialmente glabros o con tricomas, márgenes ciliados o glabros, adaxialmente con hasta 20 coléteres en la axila del cáliz; corola urceolada, campanulada, tubular, hipocraterimorfa o rotada, glabra o con tricomas, lóbulos ovados, obovados, deltoides u oblongos, recurvados a erectos, márgenes ciliados o glabros; corona con 5 lóbulos, de forma diversa, completamente fusionados a la cara dorsal

de las anteras o segmentadas con la parte superior libre, ocasionalmente excediendo la cabeza estilar; ginostegio inserto o exerto, sésil o estipitado; cabeza estilar ovoide, globosa, cónica o rostrada, bilobada o entera; anteras con apéndice membranoso apical usualmente oblongo, ovado a suborbicular, hialino; retináculo ovoide, oblongo, lanceolado o linear, ápice obtuso, redondeado o agudo, curvado o recto; caudículas horizontales o ascendientes, distalmente plicadas o no; polinias erectas, oblongas, obovoides, elípticas, raramente reniformes, unidas a las caudículas por su base. Folículos simples, raramente dobles, fusiformes, elipsoides, ovoides u oblongoides, glabros o con tricomas; semillas comosas, con margen endentado y superficie lisa.

Género neotropical constituido por aproximadamente 110 especies (Espírito Santo et al., 2019); en la Argentina, reconocemos seis especies en regiones subtropicales áridas y húmedas del norte del país (Fig. 2).

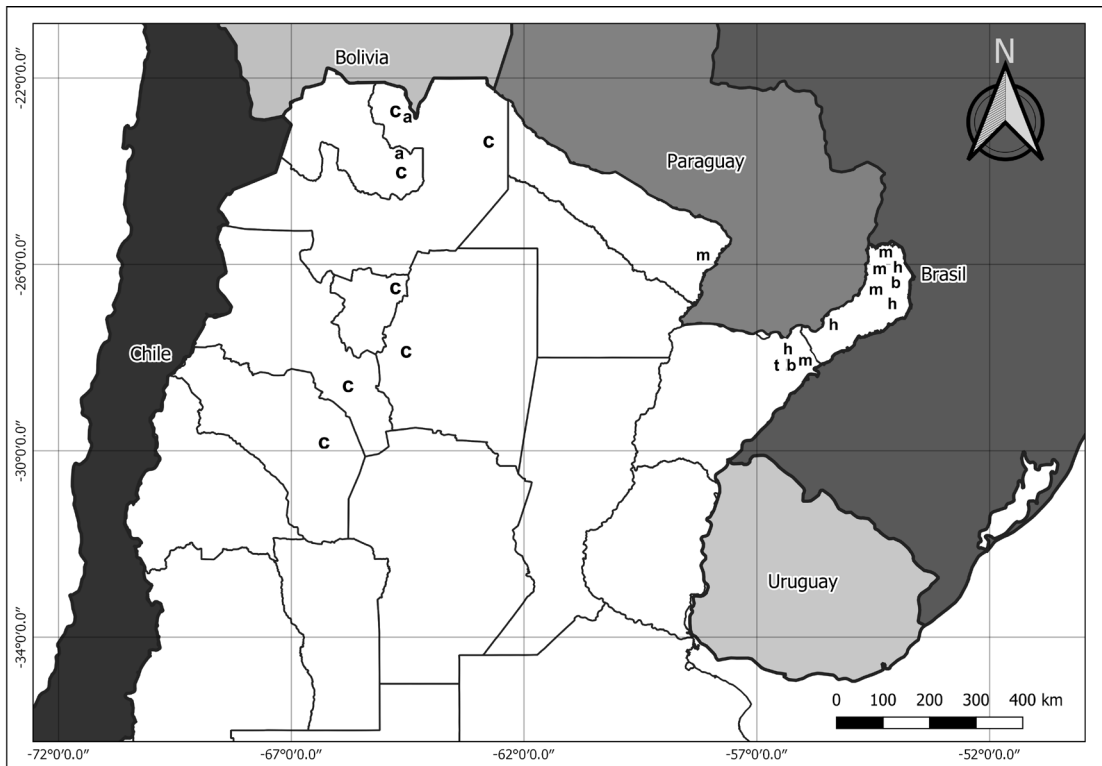


Fig. 2. Mapa de distribución del género *Ruehssia* en la Argentina: *R. altissima* (a), *R. brasiliensis* (b), *R. castillonii* (c), *R. hilariana* (h), *R. macrophylla* (m), *R. tressensiae* (t).

Clave para identificar las especies de *Ruehssia* en la Argentina

1. Corola campanulada, garganta abierta dejando ver anteras y retináculos 2
1. Corola urceolada, garganta estrecha dejando ver apenas la cabeza estilar 3
- 2(1). Inflorescencias extendidas, corola blanca, lóbulos pubescentes con base barbada (Misiones y Corrientes)
..... *R. brasiliensis*
2. Inflorescencias congestas, corola morada a marrón-vinosa, lóbulos glabros (centro norte y noroeste argentino)
..... *R. castillonii*
- 3(1). Base de los lóbulos de la corola adaxialmente barbada 4
3. Base de los lóbulos de la corola glabra, con bordes ciliados, pero no barbada adaxialmente 5
- 4(3). Corola blanca, a veces con garganta lilácea, lóbulos obovados, de 5-6 mm. Frutos glabros (Corrientes) *R. tressensiae*
4. Corola verde-vinácea, lóbulos anchamente ovados, suborbiculares o anchamente oblongos, hasta de 3,7 mm. Frutos cubierto de pelos cortos (noroeste argentino) *R. altissima*
- 5(3). Lóbulos de la corola vináceos, de 5,1-7 mm. Frutos con más de 5 cm de diám. y más de 500 semillas
..... *R. macrophylla*
5. Lóbulos de la corola verdes, amarillentos, o rojizos, de hasta 4,1 mm. Frutos con menos de 5 cm de diám. y menos de 400 semillas *R. hilariana*

Ruehssia altissima (Jacq.) F. Esp. Santo & Rapini, Kew Bull. 74-30:10. 2019. \equiv *Asclepias altissima* Jacq., Enum. Syst. Pl.: 17. 1760. TIPO: Jacquin (1763: 84, tab. 57; neotipo seleccionado en Espirito Santo et al., Kew Bull. 74-30: 10. 2019). Fig. 3.

Referencias. Sinonimia, descripción e iconografía: Espirito Santo et al. (2019).

Distribución y hábitat. Especie ampliamente distribuida en Sudamérica, desde Colombia hasta el noroeste de la Argentina (Fontella-Pereira et al., 2004; Espirito Santo et al., 2019), donde crece en áreas selváticas de las provincias de Salta y Jujuy.

Fenología. En la Argentina fue recolectada en flor en los meses de octubre y febrero.

Material examinado

ARGENTINA. **Jujuy.** Depto. Ledesma, 13-X-1927 (fl), *Venturi 5367* (LIL). **Salta.** Depto. Orán, Campamento río Pescado, 28-II-1943 (fl), *Meyer 5012* (LIL).

Ruehssia brasiliensis (Decne.) F. Esp. Santo & Rapini, Kew Bull. 74-30: 17. 2019. \equiv *Marsdenia brasiliensis* Decne. en Candolle, Prodr. 8: 617. 1844. TIPO: Brasil. Mato Grosso, Serra de Cuiabá, *M. Silva Manso 30* (lectotipo G00137122!, designado por Espirito Santo et al., Kew Bull. 74-30: 17. 2019). Figs. 4 y 5.



Fig. 3. *Ruehssia altissima*. **A**, inflorescencia. **B**, detalle de la flor, vista de cima. Fotos: Christian Zanotti. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

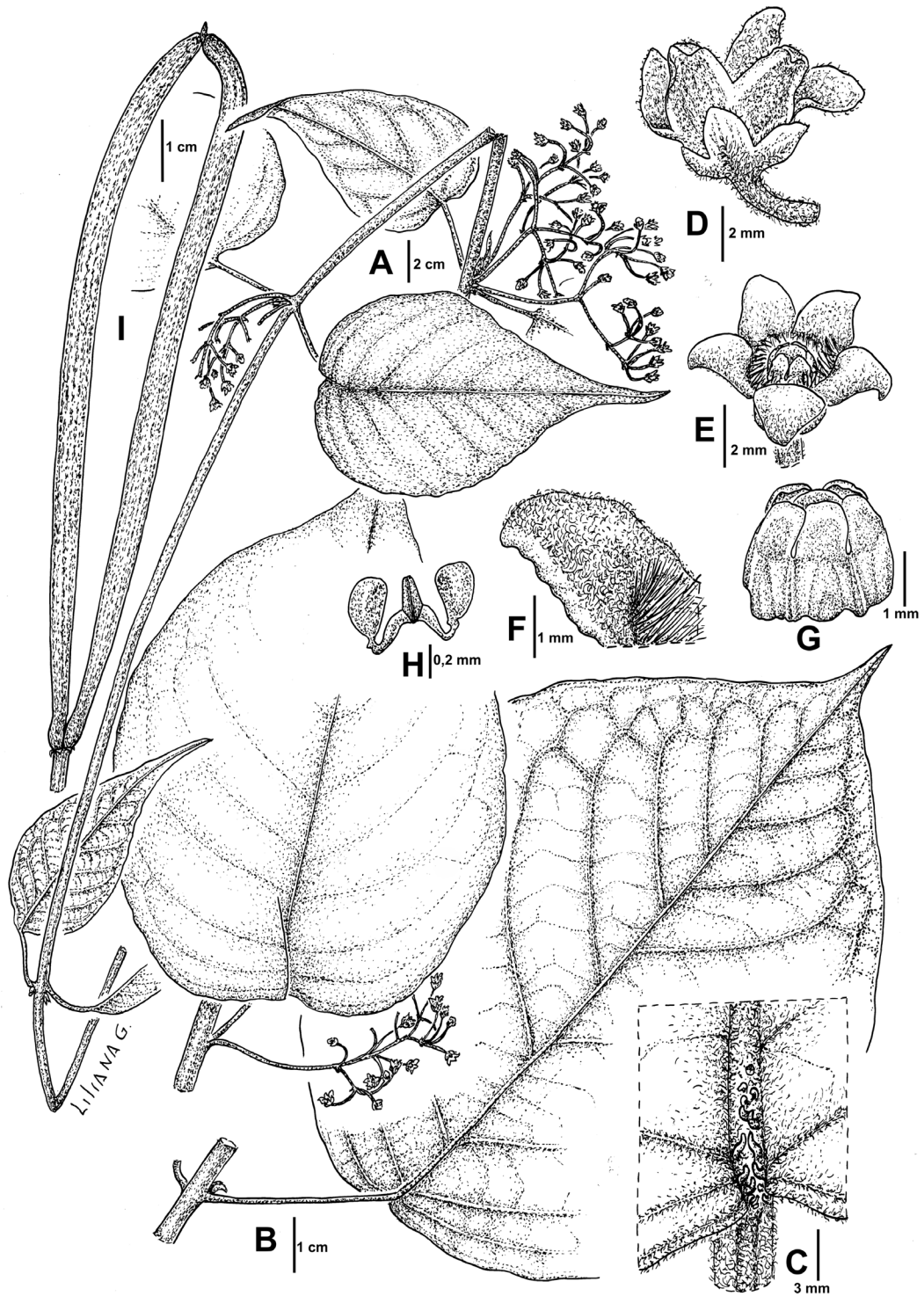


Fig. 4. *Ruehssia brasiliensis*. **A**, rama florífera. **B**, detalle de hoja y nervaduras. **C**, coléteres foliares. **D**, flor mostrando el cáliz. **E**, flor mostrando ápice del ginostegio. **F**, lóbulo de la corola. **G**, ginostegio. **H**, polinario. **I**, folículo geminado. Ilustrado por Liliana Gómez de Keller & Erbetta 16364 (CTES).

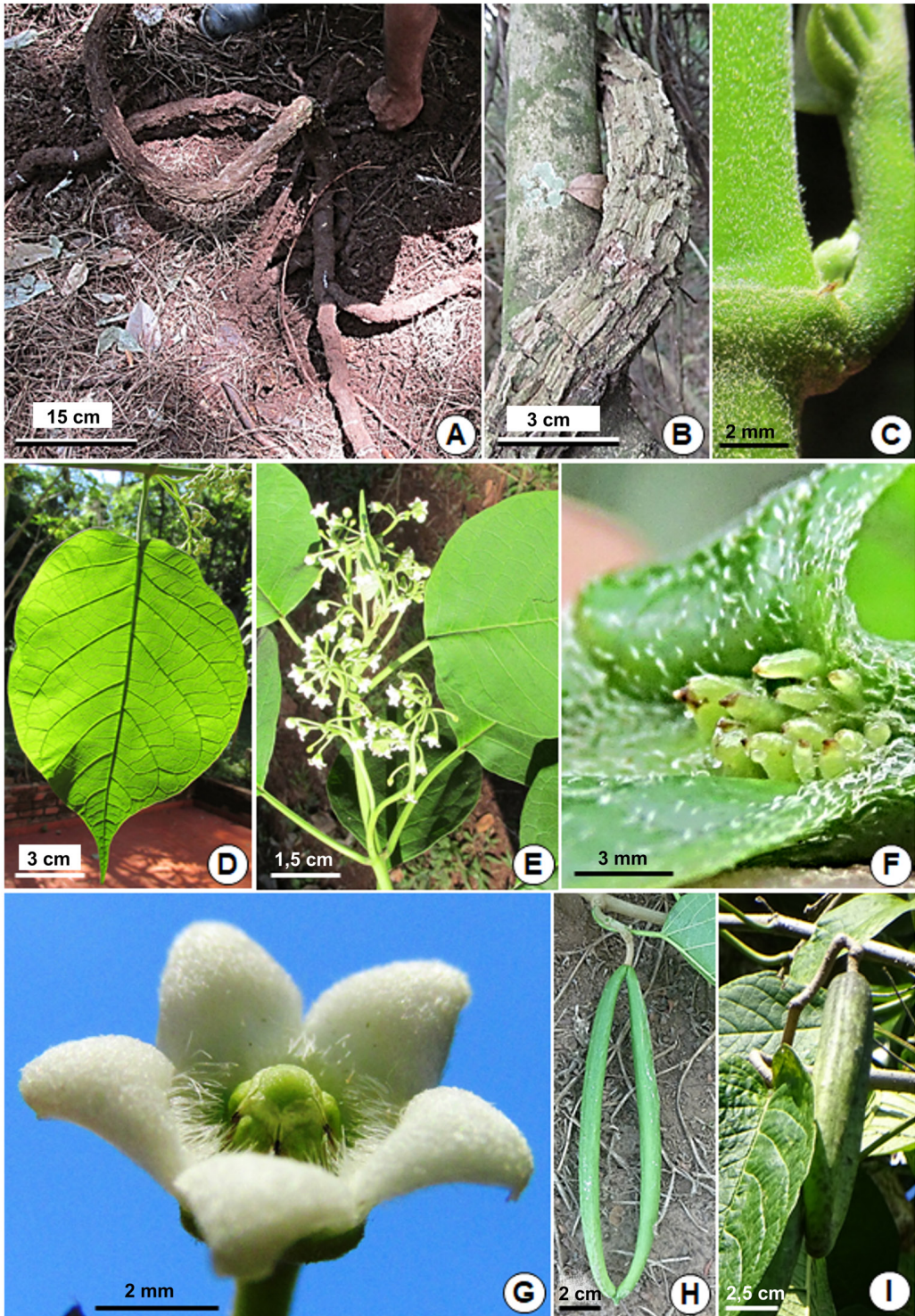


Fig. 5. *Ruehssia brasiliensis*. **A**, raíces carnosas. **B**, tallo. **C**, coléteres axilares y subaxilares. **D**, hoja. **E**, rama florífera. **F**, coléteres de la hoja. **G**, flor. **H**, folículos geminados. **I**, folículo simple. Fotos: Héctor Keller. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

Referencias. Sinonimia y descripción: Espirito Santo et al. (2019).

Distribución y hábitat. En la Argentina, crece en el norte de Corrientes (Depto. Ituzaingó) y en Misiones. Si bien en esta última provincia sólo se ha recolectado una muestra en el Depto. Guaraní, se han observado poblaciones en los Deptos. Candelaria, Caingúas, Montecarlo, Eldorado, San Pedro e Iguazú. Crece preferentemente en selva primaria sobre suelos lateríticos, pero también ingresa en forestaciones próximas a áreas selváticas. La especie está muy poco representada en herbarios, fuera de la Argentina sólo existen dos ejemplares recolectados después del tipo. Ello podría sugerir que se trata de una especie rara, sin embargo, es posible que sea poco recolectada ya que frecuentemente florece en el dosel de la selva, a unos 15 o 20 m de altura.

Observaciones. Se ha observado en los ejemplares de la Argentina que la especie presenta raíces tuberosas largas de hasta 3 cm de diám. (Fig. 5A). Los folículos son fusiformes, rectos o curvados (Fig. 5H-I), 12-14 × 1,5-2,5 cm; cuando geminados soldados en el ápice, con pericarpio liso, glabro, verde variegado de blanco antes de la dehiscencia. Semillas no vistas.

Fenología y observaciones ecológicas. Florece desde octubre a diciembre y fructifica desde enero a marzo. Se han observado diversos visitantes florales: los coleópteros *Chauliognathus flavipes* (Cantharidae) y una especie no identificada de Brentiidae, los hemípteros *Holymeria clavigera* (Coreidae), *Jadera* sp. (Rhopalidae); y los lepidópteros *Astrartes fulgerator* (Pyrginae), *Urbanus teleus* (Pyrginae) y *Macrorcneme* sp. (Arctiidae), además de varias especies de dípteros que no se han podido determinar.

Material examinado

ARGENTINA. **Corrientes.** Depto. Ituzaingó, Establecimiento Santo Domingo, mogote A, 27° 40' 18" S - 56° 10' 48" O, 4-XII-2012 (fl), Keller et al. 11203 (CTES). *Ibidem.* 27° 40' 39" S - 56° 10' 57" O, 8-II-2013 (fr), Keller et al. 11267 (CTES). *Ibidem.* 27° 40' 43" S - 56°

10' 57" O, 27-IX-2014 (fl), Keller & Morillo 12294 (CTES). *Ibidem.* 18-XI-2014 (fl), Keller & Franco 12402 (CTES). **Misiones.** Depto. Guaraní, 26° 39' 3" S - 54° 13' 39" O, 10-XI-2014 (fl), Keller & Erbetta 16364 (CTES).

Ruehssia castillonii (Lillo ex T. Mey.) H. A. Keller & Liede, **comb. nov.** ≡ *Marsdenia castillonii* Lillo ex T. Mey. en H. Descole, Gen. Sp. Pl. Argent. 2: 248, tab. 116b. 1944. TIPO: Argentina, Tucumán, Depto. Trancas, Vipos, 2-I-1927. R. Schreiter s.n. (holotipo LIL 001158!). Fig. 6.

Marsdenia beckii Morillo, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 55. 1993. TIPO: Bolivia, Depto. Beni, Ballivain, Espirito en la zona de influencia del río Yacuma, Tajibal, al SE de Lucumos, 18-X-1980, S. G. Beck & M. Liberman 5166 (holotipo LPB 0000467!; isotipos MO 274857!, MO 2815578!, NY 01163568!, VEN no visto).

Marsdenia boliviana Morillo, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 58. 1993. TIPO: Bolivia, Tarija, Gran Chaco, O'Connor, 3-4 km W de Pto. Margarita, subiendo el Río Pilcomayo, 24-X-1983, S. G. Beck 9742 (holotipo LPB 0000468!; isotipos RB, VEN no vistos).

Referencias. Descripciones e iconografía en Meyer (1944) y Morillo (1993).

Distribución y hábitat. Se distribuye en Bolivia, Paraguay Occidental, centro y noroeste de la Argentina, en regiones subtropicales áridas y húmedas.

Observaciones. La especie adquiere hábito erecto con ramas flexuosas o se comporta como voluble. Los folículos, que constituyen un recurso alimenticio para etnias chaqueñas (Fig. 6B-C), son solitarios, fusiformes, con ápice aguzado, 12-17,2 × 1,5-2,3 cm. Placenta de 12,5-12,9 × 0,9-1,1 cm con numerosas alas membranáceas longitudinales. Semillas 140-150, de 8-11 × 4-7 mm. Penacho de 4-6 cm.

Fenología. Florece de septiembre a diciembre, recolectada en fruto en junio.

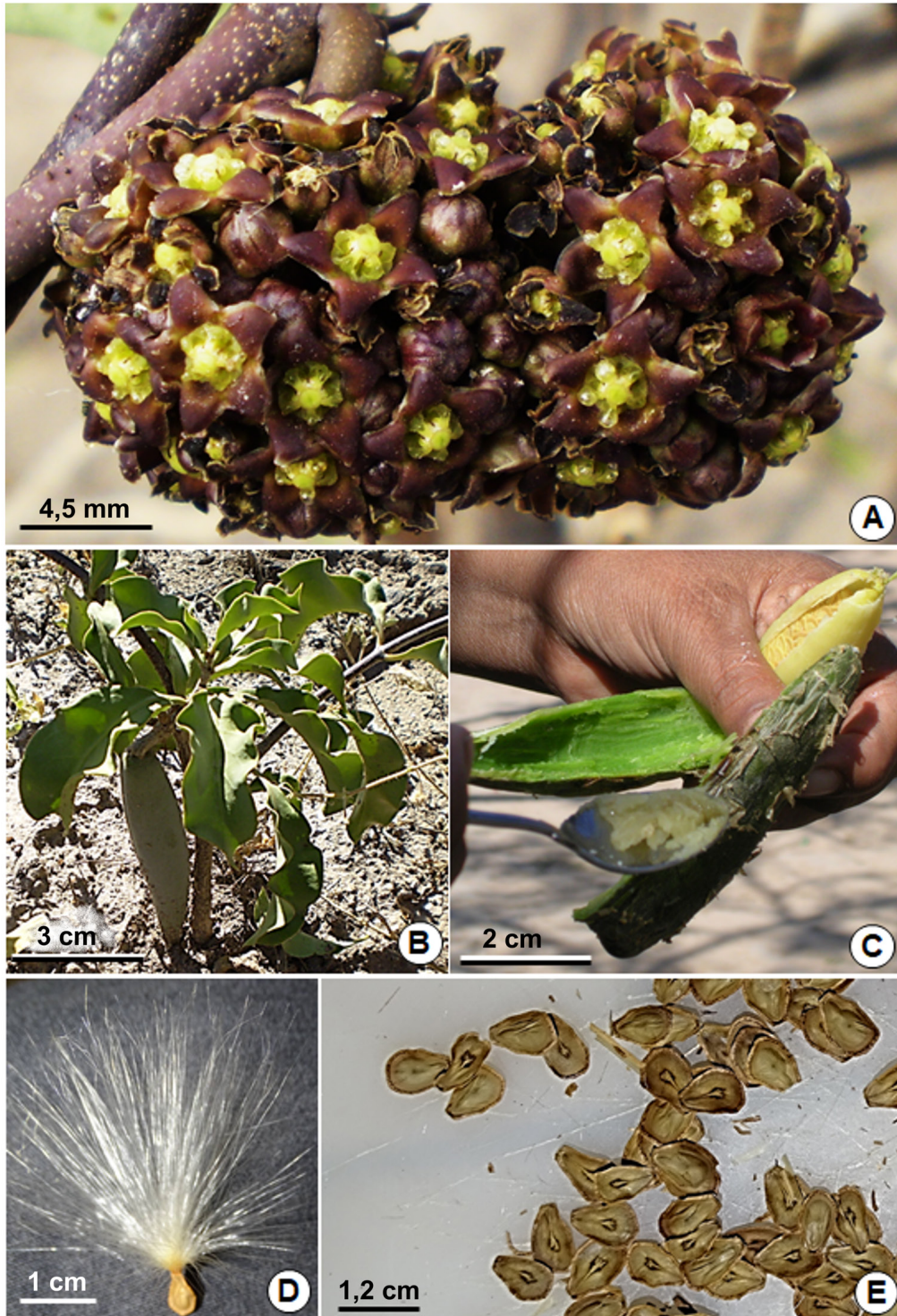


Fig. 6. *Ruehssia castillonii*. **A**, inflorescencias. **B**, planta con fruto. **C**, consumo de frutos. **D**, semilla con penacho. **E**, semillas. Fotos A-B: Alejandro Quiroga; C: María Eugenia Suarez; D-E: Héctor Keller. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

Material examinado

ARGENTINA. **Catamarca.** Depto. Capital, alrededores de Catamarca, 15-X-1908 (fl) *Castillon 280* (LIL). **Jujuy.** Depto. San Pedro, San Pedro de Jujuy, 5-XI-1925 (fl) *Schreiter 5197* (LIL). **La Rioja.** Depto. Gral. M. Belgrano, Olta, 12-VI-1998 (fr), *Lutz 461* (CTES). **Salta.** Depto. Rivadavia, Coronel Juan Solá (Morillo), 23° 29' S - 62° 53' O, 19-XI-2005 (fl), *Suarez 62* (CTES), Depto. Orán, Orán a Río Bermejo, X-1940 (fl), *Schreiter 11386* (LIL). **Santiago del Estero.** Depto. Choya, Cerro Ichagón, entre 28° 16' 20'' S - 64° 45' 46'' O y 28° 16' 11'' S - 64° 45' 47'' O, 4-XII-2014 (fl), *Cantero et al. 6753* (CORD). **Tucumán.** Depto. Burreyacu, barrancas río Salí, 6-XI-1921 (fl) *Venturi 1468* (LIL).

Ruehssia hilariana (E. Fourn.) F. Esp. Santo & Rapini, Kew Bull. 74-30: 30. 2019. ≡ *Marsdenia hilariana* E. Fourn. en Martius & Eichler, Fl. Bras. 6 (4): 322. 1885. TIPO: Brasil, Rio de Janeiro, *A. St. Hilairé s.n.* cat. A2. N° 123 (holotipo P 00645950!). Fig. 7 y 8.

Referencias. Sinonimia y descripción en Espirito Santo et al. (2019).

Distribución y hábitat. En la Argentina se halla en el norte de la provincia de Corrientes, donde crece en el interior y borde de la selva marginal, a la vera de cursos de agua y vertientes selváticas. En Misiones, además ha sido hallada en bordes de selvas y capueras de altura, y en borde de bañados, incluyendo la zona más alta de la provincia, a más de 800 m s.m.

Observaciones. Presenta tallos de hasta 10 m de altura y 3 cm de diám., con corteza suberosa agrietada. Las raíces de los ejemplares estudiados son fibrosas, a diferencia de especímenes de Brasil que presentan raíces carnosas (Pessoa et al., 2011). En los ejemplares hallados en Misiones y Corrientes, las flores son verdes con garganta amarillenta luego de la anthesis, posteriormente se tornan rojizas y liberan un intenso aroma a durazno. El folículo es verde-vivo, lustroso y glabro, de 14-15 × 4,2-4,8 cm, placenta de 11-12 × 1-1,1 cm con

costillas laminares membranáceas, en un folículo se han contabilizado 332 semillas de 7-10 × 4-6 mm; penacho de 2-6 cm.

Fenología y observaciones ecológicas. Florece de octubre a diciembre, fructifica de enero a febrero. Sus hojas son consumidas por ejemplares adultos de un escarabajo del género *Dotyphora* (Chrysomelidae). Para evitar el flujo de látex, este coleóptero previamente drena la hoja cortando las venas principales, las que son prominulas en el hipofilo.

Material examinado

ARGENTINA. **Corrientes.** Depto. Ituzaingó, Establecimiento Santo Domingo, mogote A, 27° 40' 39'' S - 56° 10' 56'' O, 8-II-2013 (fr), *Keller et al. 11266* (CTES). *Ibidem.* 27 40' 43'' S - 56° 10' 57'' O, 18-XI-2014 (fl), *Keller & Franco 12403* (CTES). **Misiones.** Depto. Candelaria, Loreto, 27° 20' 4'' S - 55° 32' 45'' O, 5-XI-2014 (fl), *Keller & Ramírez 12356* (CTES). Depto. Gral. Manuel Belgrano, Ruta Prov. 17, Campiñas de América, cementerio, 21-X-2006 (fl), *Keller 3700* (CTES). *Ibidem.* ca. de Dos Hermanas, 26° 15' 36'' S - 53 43' 11'' O, 27-XII-2013 (fl), *Keller & Hildt 11977* (CTES). Depto. Guaraní. Predio Guaraní, 26° 54' - 59' S y 54° 12' - 18' O, Camino a arroyo Paraíso, 26-XII-2000 (fl), *Keller 494* (CTES).

Ruehssia macrophylla (Humb. & Bonpl. ex Schult.) H. Karst., Verh. Vereins. Beförd. Gartenbaues Königl. Preuss. Staaten 19: 305. 1849. ≡ *Asclepias macrophylla* Humb. & Bonpl. ex Schult., Syst. Veg. (ed. 15 bis) 6: 86. 1820. TIPO: Venezuela, "Bordones. in umbrosis", IX/X-1799, *F. W. H. A. Humboldt & A. J. A. Bonpland 361* (holotipo B W 05270-010!; isotipo P 00645953!). Fig. 9.

Referencias. Sinonimia y descripción en Espirito Santo et al. (2019).

Distribución y hábitat. Crece en el interior y borde de selva primaria y capueras en todo Misiones. En Corrientes, se han observado ejemplares adultos y renuevos en interior de parches de selva del norte provincial. Ha sido también hallada en Formosa en la región del Chaco Sub-húmedo.

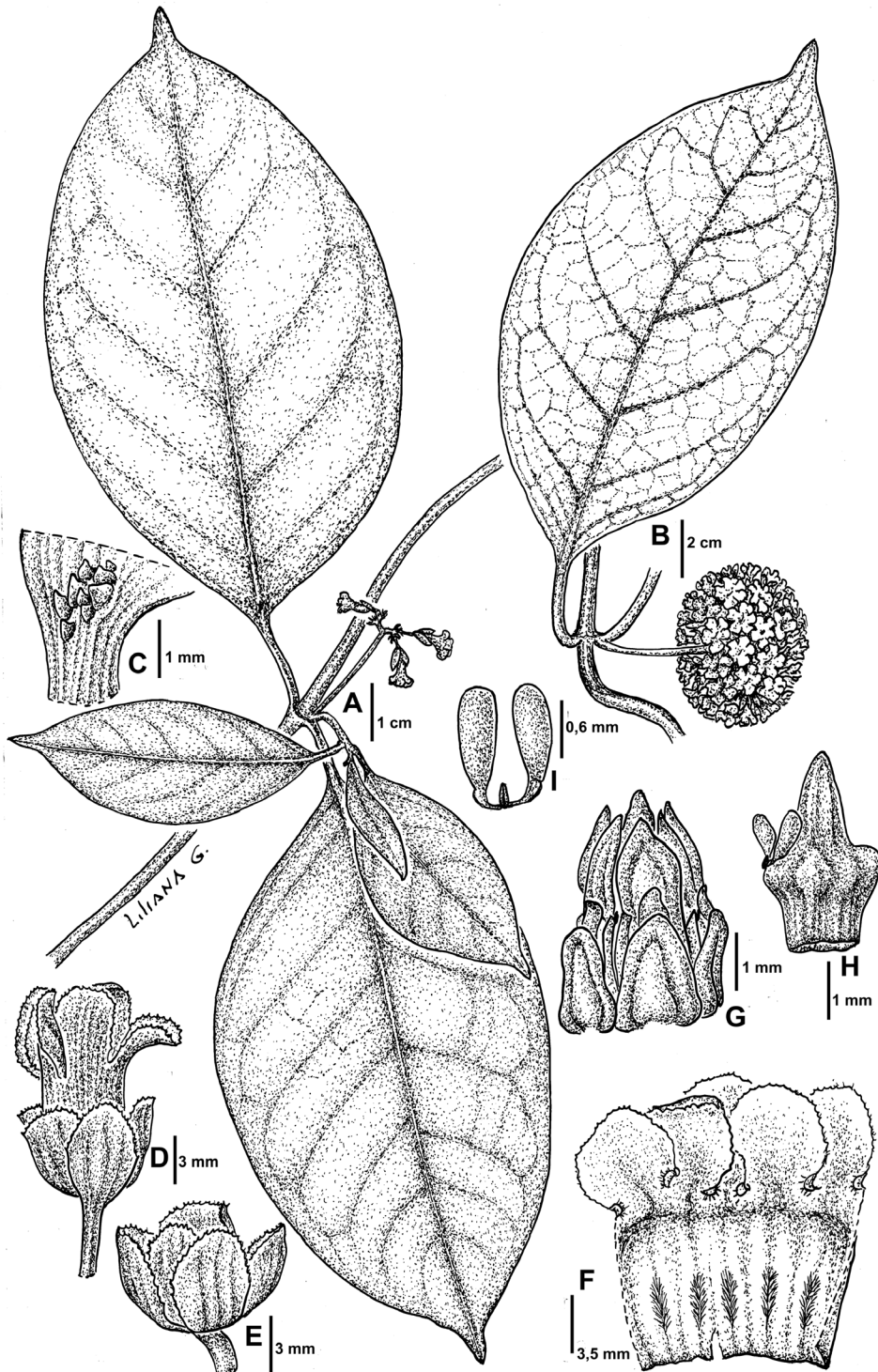


Fig. 7. *Ruehssia hilariana*. **A**, rama florífera. **B**, nudo con inflorescencia y hoja con detalle de venación. **C**, coléteres foliares. **D**, flor. **E**, cáliz. **F**, corola abierta. **G**, ginostégio. **H**, ginostégio desprovisto de anteras. **I**, polinario. Ilustrado por Liliana Gómez de Keller & Ramírez 12356 (CTES).

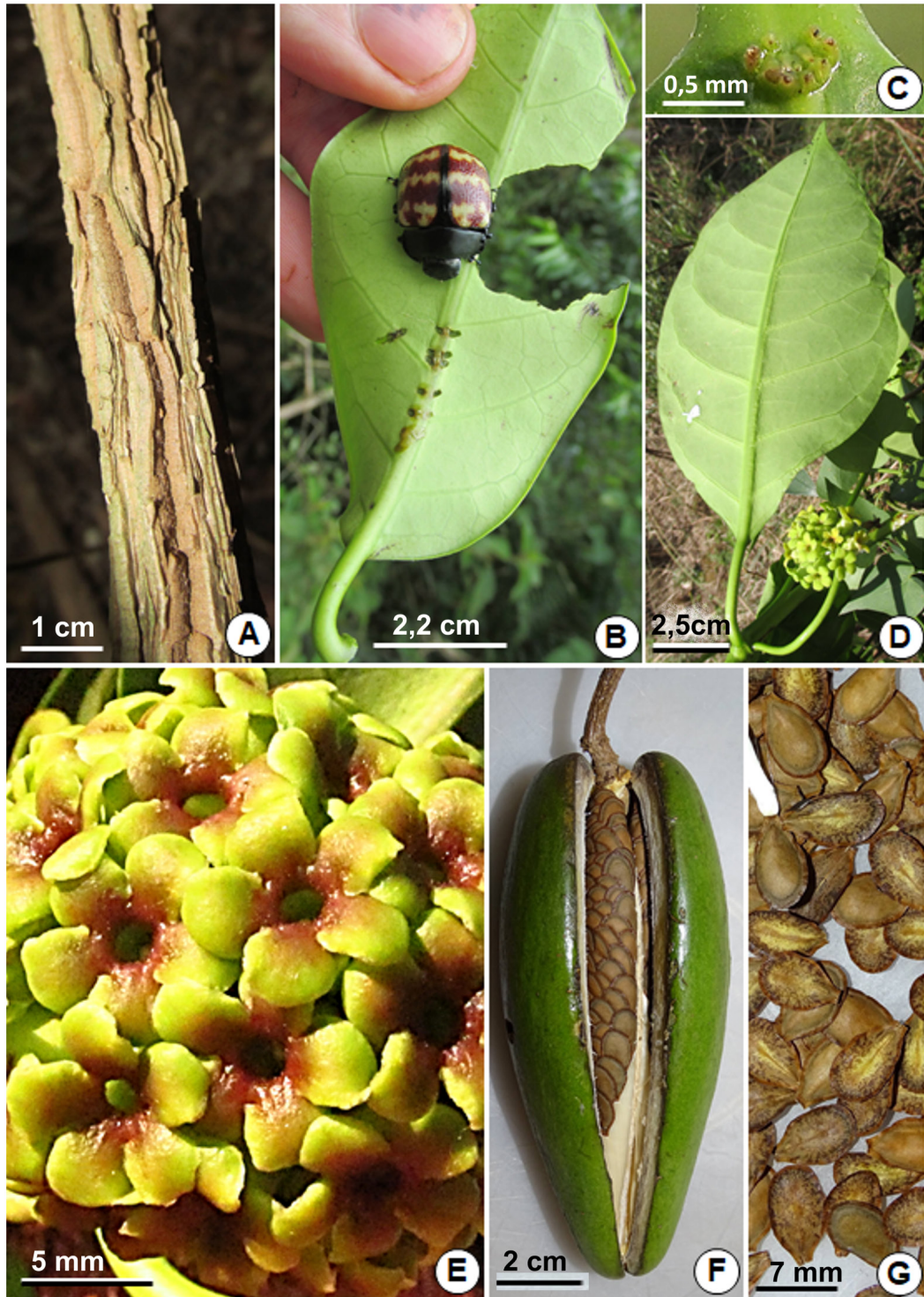


Fig. 8. *Ruehssia hilariana*. **A**, tallo. **B**, hoja consumida por coleóptero. **C**, coléteres foliares. **D**, rama florífera. **E**, flores. **F**, fruto abierto, mostrando las semillas. **G**, semillas. Fotos: Héctor Keller. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

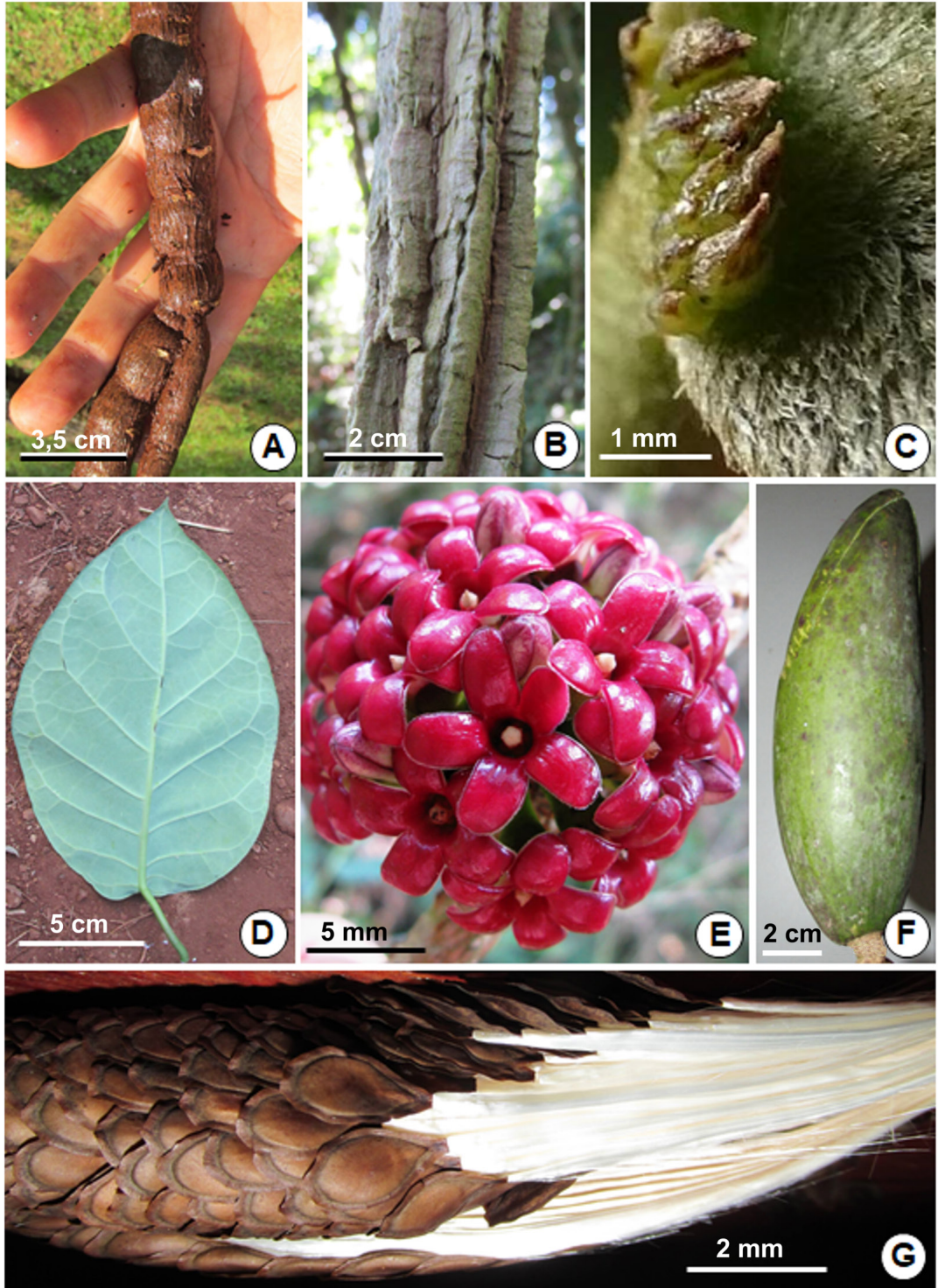


Fig. 9. *Ruehssia macrophylla*. **A.** raíces. **B.** tallo. **C.** coléteres foliares. **D.** hoja. **E.** inflorescencia. **F.** fruto. **G.** semillas con penacho. Fotos: Héctor Keller. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

Observaciones. A los tratamientos ya efectuados previamente se puede añadir que se trata de una liana selvática latescente, con tallos de hasta 20 m de altura y 4 cm de diám. En estado vegetativo, es similar a *Macropharynx peltata* (Vell.) J.F. Morales, M.E. Endress & Liede, de la que se diferencia por su corteza agrietada con domos suberosos blandos al tacto y por sus hojas grandes no peltadas. A la descripción de Fournier (1885) y de Meyer (1947) se añaden aquí datos sobre raíces, frutos y semillas.

En su sistema radicular basal, así como en los tallos en contacto con el manto orgánico del suelo selvático, se desarrollan raíces tuberosas de hasta 50 × 5 cm.

Los frutos se constituyen por lo general de folículos simples, fusiformes, levemente curvados, de 16,7-17,2 × 5,4-5,5 cm. Contienen de 512 a 596 semillas obovadas, marginado-membranáceas, de 1,5-1,6 × 0,9-1,1 cm; penacho blanco de 1,5-7 cm; embrión con cotiledones oblongo-elípticos, ca. de 6 × 4 mm y radícula de 3 mm.

Fenología y observaciones ecológicas. Florece de septiembre a diciembre, fructifica de octubre a enero. Sus hojas son también consumidas por ejemplares adultos de un escarabajo del género *Dotyphora* (Chrysomelidae).

Material examinado

ARGENTINA. **Corrientes.** Depto. Ituzaingó, 17 km NW de San Carlos, Estancia. Rincón Chico, 11-XII-1984 (fl), *Tressens 3806* (CTES). **Formosa.** Depto. Capital, Estancia Guaycolec, C 600, Reserva Guaycolec, 5-XII-2014 (fl, fr), *Dávalos 57* (CTES). **Misiones.** Depto. Iguazú, San Isidro Labrador, 18-X-2014 (fr), *Keller et al. 12335* (CTES). Depto. Montecarlo, 26° 34' 30" S - 54° 25' 45" O, 18-X-2014 (fl), *Keller et al. 12337* (CTES).

Ruehssia tressensiae (S.A. Cáceres & Morillo) H.A. Keller & Liede, **comb nov.** ≡ *Marsdenia tressensiae* S. A. Cáceres & Morillo, *Bonplandia*. 7: 34. 1993. TIPO: Argentina, Corrientes, Capital, Facultad de Ciencias Agrarias, cultivado a partir de una rama del ejemplar *Cáceres 375*, del río Aguapey y ruta 38, 21-X-1988, (fl), *S. Cáceres 426* (holotipo CTES

0014094!; isotipos ASU 0017033!, BAA!, BAB 00000051!, C 10006772!, FCQ!, G 00177054!, GH 00076477!, HAS 32979!, K 000438810!, LIL 001160!, LPB!, MBM 162595!, MICH 1111615!, MO 04909593!, NY 00007169!, P 00645968!, SI 000796!, U 0000694!, UB!, VEN!). Fig. 10.

Referencias. Descripción ampliada e iconografía en Cáceres Moral (1993).

Distribución y hábitat. Hasta el presente es considerada endémica de la selva marginal del arroyo Aguape-i, en el norte de la provincia de Corrientes.

Observaciones. Las raíces son fibrosas, no carnosas. Las flores tienen olor a jazmín. Se han contado un total de 264 semillas en el fruto estudiado.

Fenología y observaciones ecológicas. Florece en noviembre-diciembre. Se han observado diversos visitantes florales, durante el día himenópteros de las familias Halictidae y Pompilidae y durante la noche lepidópteros de la familia Crambidae, pero no se ha podido constatar el transporte de polinias.

Material examinado

ARGENTINA. **Corrientes.** Depto. Ituzaingó, puente sobre arroyo Aguape-í, 27° 36' 12" S 56° 14' 33" O, 22-XI-2017 (fl), *Keller & Rojas 13712* (CTES).

Especies excluidas

Ruehssia montana (Malme) F. Esp. Santo & Rapini, *Kew Bull.* 74-30: 42. 2019. *Marsdenia montana* Malme, *Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl.*, n. s. 34(7): 93, tab. 8, fig. 51. 1900. TIPO: *Regnell III 893* (lectotipo S 03-2285!, designado por Espírito Santo et al., *Kew Bull.* 74-30: 42. 2019); isolectotipos C!, NY!, S!, P, US!).

El material *Keller 494* (CTES) identificado como *Marsdenia montana* Malme en Tressens et al. (2008) corresponde a *R. hilariana* ya que

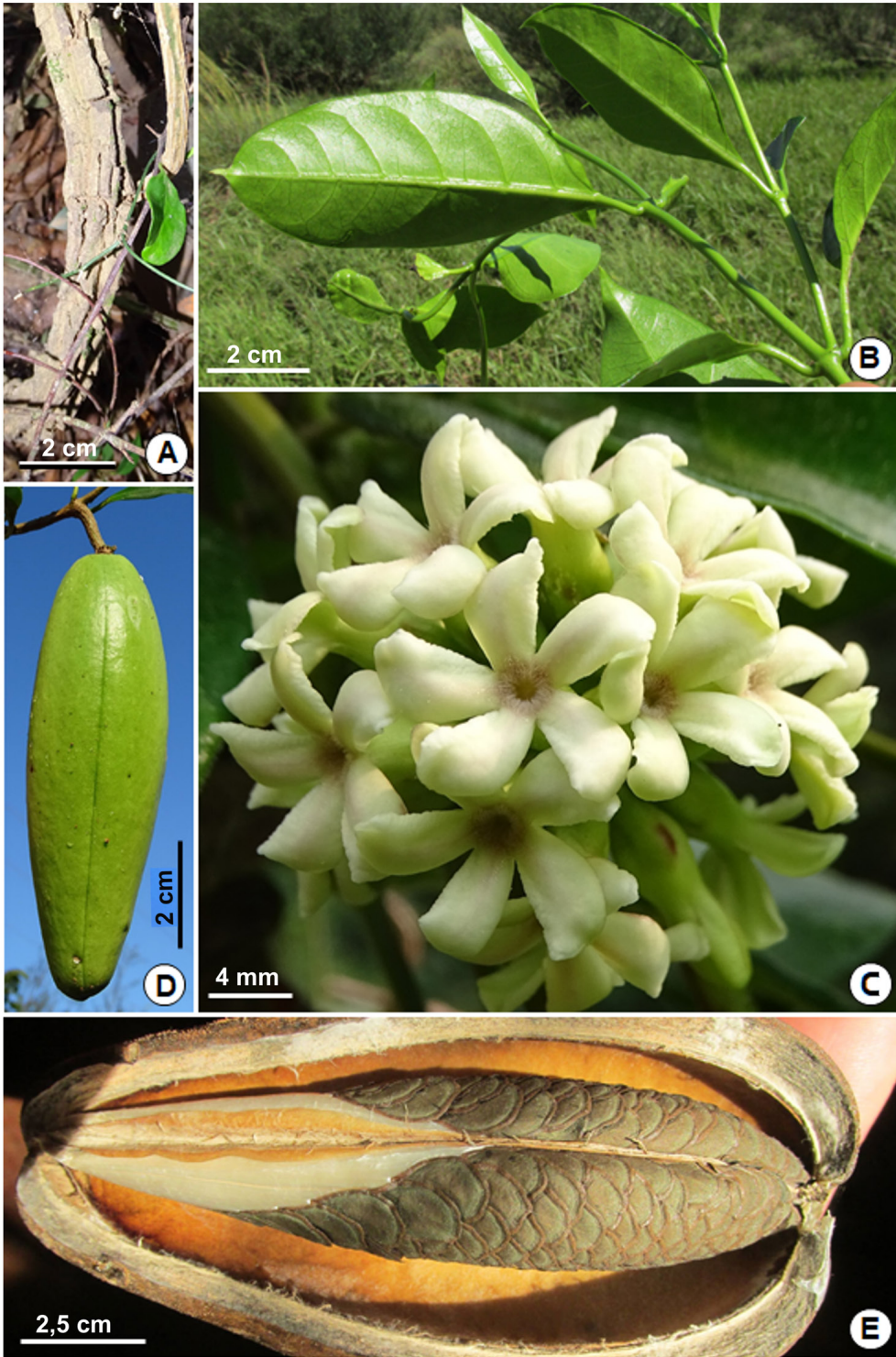


Fig. 10. *Ruehssia tressensiae*. **A**, tallo. **B**, rama con hojas. **C**, inflorescencia. **D**, fruto. **E**, fruto abierto mostrando semillas con penacho. Fotos: Héctor Keller. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/871/1190>

el tubo de la corola es apenas más largo que el ginostegio. En *R. montana* el tubo de la corola triplica en longitud al ginostegio (Rothe, 1915; Fontella-Pereira et al., 2004).

Ruehssia ulei (Schltr. & W. Rothe) F. Esp. Santo & Rapini, Kew Bull. 74-30: 66. 2019. *Marsdenia ulei* Schltr. & W. Rothe, Bot. Jahrb. Syst. 52(4): 413. 1915. TIPO: Brazil, Bahia, “Catinga bei Caldeirao”, *Ule 7012* (holotipo B; neotipo foto F0BN-004091!, designado por Espirito Santo et al., Kew Bull. 74-30: 66. 2019).

Sobre la base de ejemplares recolectados en Orán (Salta) y San Pedro (Jujuy), dos localidades subtropicales del noroeste argentino, Meyer (1944) incluye para la Argentina a *Marsdenia ulei* Schltr. & W. Rothe y en su clave la diferencia de *M. castillonii* Lillo ex T. Mey. por presentar la primera especie ginostegio más alto (2 mm contra 1 mm) y lacinias del cáliz más largas que la segunda (3,5 mm contra menos de 2 mm). En el ejemplar de Salta, *Schreiter 11386* (LIL!), se observa el epíteto “*castillonii*” escrito a lápiz, sobre el cual Meyer sobrescribe “*ulei*” con tinta. En las ilustraciones que presenta Meyer (1944), ambas especies se aprecian con caracteres muy similares entre sí, pero diferentes a la descripción ampliada y la ilustración presentada por Espirito Santo et al. (2019), quienes indican que *R. ulei* hasta el presente es sólo conocida por el ejemplar tipo colectado hace más de un siglo en la Catinga de Bahia, Brasil.

Al estudiar varias muestras de la Argentina de *R. castillonii*, notamos que las flores y sus estructuras presentan cierto rango de variación en tamaño, lo que también queda evidenciado en las medidas del ginostegio y las piezas del cáliz que Morillo (1993) señala para el protólogo de dos especies que hoy son sinónimos de *R. castillonii*, medidas que comprenden e incluso sobrepasan el rango empleado por Meyer (1944) para diferenciarlas. Por todo ello, concluimos que las muestras determinadas y citadas como *M. ulei* para la Argentina son ejemplares de *Ruehssia castillonii*, con estructuras florales de mayor tamaño, posiblemente por no crecer en el ambiente árido típico de la especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el envío de fotos que ilustran esta contribución a Alejandro Quiroga (INTA-EEA-Catamarca) y a Eugenia Suarez (INMIBO). También a Liliana Gómez (IBONE), autora de los dibujos de *R. brasiliensis* y *R. hilariana*. SLS agradece a Tatyana Livshultz (Drexel University) por el uso de secuencias no publicadas de *Anisopus efulensis*, *A. mannii*, *Marsdenia guaranitica*, *M. laxiflora* y *Ruehssia rubrofusca*, y a Livia Wannorp (KTH Royal Institute of Technology) por las secuencias de *Marsdenia coulteri*, *M. edulis*, *M. ekmanii*, *M. mayana*, *M. peraffinis*, y *Ruehssia clausa*. A los revisores y editores que han contribuido sustancialmente e la mejora del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Cáceres Moral, S. A. 1993. Dos nuevas especies de *Oxypetalum* y *Marsdenia* (Asclepiadaceae) de Argentina. *Bonplandia* 7: 31-38.
- Darriba, D.; D. Posada; A. M. Kozlov; A. Stamatakis; B. Morel & T. Flouri. 2020. ModelTest-NG: a new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. *Molecular Biology and Evolution* 37: 291-294.
- Endress, M. E.; U. Meve, D. J. Middleton & S. Liede-Schumann. 2018. Apocynaceae, en J. W. Kadereit & V. Bittrich (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants* 15: 207-411. Cham: Springer.
- Espirito Santo F. S.; A. Rapini; P. L. Ribeiro; S. Liede-Schumann; D. J. Goyder & J. Fontella-Pereira. 2019. Phylogeny of the tribe Marsdenieae (Apocynaceae), reinstatement of *Ruehssia* and the taxonomic treatment of the genus in Brazil. *Kew Bulletin* 74: 1-79.
- Fontella-Pereira, J.; M. C. Valente; N. M. S. Marquete & C. L. F. Ichaso. 2004. Apocináceas-Asclepiadóideas, en A. Reis (ed.), *Flora Ilustrada Catarinense*, pp 224. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Fournier, E. 1885. Asclepiadaceae, en C. F. P. Martius & A. G. Eichler [Urban 1887-1906] (eds.), *Flora Brasiliensis* 6 (4): 189-331; tabs 50-98. Monachii: Typographia Regia.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Karsten, G. K. W. H. 1849. *Ruehssia estebanensis*, *Ruehssia glauca*, *Ruehssia macrophylla*, *Ruehssia maculata*, *Ruehssia pubescens*. *Verh. Vereins. Beförd. Gartenbaues Königl. Preuss. Staaten* 19: 305.

- Katoh, K. & D. M. Standley. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30: 772-780.
- Lemoine, F.; D. Correia; V. Lefort; O. Doppelt-Azeroual; F. Mareuil; S. Cohen-Boulakia & O. Gascuel. 2019. NGPhylogeny. fr: new generation phylogenetic services for non-specialists. *Nucleic Acids Research* 47: 260-265.
- Liede-Schumann, S.; A. Rapini; D. J. Goyder & M. W. Chase. 2005. Phylogenetics of the New World subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae-Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae and Gonolobinae. *Systematic Botany* 30: 184-200.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51.
- Meyer, T. 1944. Asclepiadaceae, en H. R. Descole (ed.), *Genera et Species Plantarum Argentinarum* 2: 1-273. Buenos Aires: Kraft.
- Meyer, T. 1947. Asclepiadaceae Argentinensis novae aut criticae III. *Lilloa* 13: 24-29.
- Miller, M. A.; W. Pfeiffer & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov. 2010, New Orleans, LA, pp 1-8.
- Morillo, G. 1993. Nuevos taxones sudamericanos en el género *Marsdenia* R. Br. (Asclepiadaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 51: 55-63.
- Pessoa, C. R. M.; F. Riet-Correa; R. M. T. Medeiros; S. V. D. Simões & A. Rapini. 2011. Poisoning by *Marsdenia hilariana* and *Marsdenia megalantha* (Apocynaceae) in ruminants. *Toxicon* 58: 610-613.
- Piel, W. H.; L. Chan; M. J. Dominus; J. Ruan; R. A. Vos & V. Tannen. 2009. TreeBASE v. 2: A Database of Phylogenetic Knowledge. En: *e-BioSphere* 2009.
- Rambaut, A.; A. J. Drummond; D. Xie; G. Baele & M. A. Suchard. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67: 901-904.
- Rapini, A.; M. W. Chase; D. J. Goyder & J. Griffiths. 2003. Asclepiadeae classification: evaluating the phylogenetic relationships of New World Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Taxon* 52: 33-50.
- Rapini, A.; C. Berg & S. Liede-Schumann. 2007. Diversification of Asclepiadoideae (Apocynaceae) in the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 407-422.
- Renner, S. S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences*. 165(S4): S23-S33.
- Rodríguez, F.; J. L. Oliver; A. Marín & J. R. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology* 142: 485-501.
- Ronquist, F. & J. P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Rothe, W. 1915. Über die Gattung *Marsdenia* R. Br. und die Stammpflanze der Condurangorinde. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 52: 354-434.
- Sang, T.; D. J. Crawford & T. F. Stuessy. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* 84: 1120-1136.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312-1313.
- Straub, S.C.K.; M. Fishbein; T. Livshultz; Z. Foster; M. Parks; K. Weitemier; R. C. Cronn, & A. Liston. 2011. Building a model: developing genomic resources for common milkweed (*Asclepias syriaca*) with low coverage genome sequencing. *BMC Genomics* 12: 211.
- Taberlet, P.; L. Gielly; G. Pautou & J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- Talavera, G. & J. Castresana. 2007. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology* 56: 564-577.
- Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta 2020] Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih>
- Tressens, S. G.; H. A. Keller & V. Revilla. 2008. Las plantas vasculares de la Reserva de Uso Múltiple Guaraní, Misiones (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 43: 273-293.
- Vos, R. A.; J. P. Balhoff; J. A. Caravas; M. T. Holder; H. Lapp; W. P. Maddison; P. E. Midford; A. Priyam; J. Sukumaran; X. Xia & A. Stoltzfus. 2012. NeXML: rich, extensible, and verifiable representation of comparative data and metadata. *Systematic Biology* 61: 675-689.

Apéndice. Ejemplares utilizados para los análisis filogenéticos y números de acceso ENA (European Nucleotide Archive). Las accesiones generadas para este estudio se presentan en negrita. Los acrónimos de los herbarios citados siguen a la obra de Thiers (2020).

Especies	Ejemplar	Localidad	trnT-L	trnL-F	rps16	psbA-trnH	psbD-trnT	ETS	ITS	A12g06530a	A12g34620b
<i>Anisopus efulensis</i> (N.E.Br.) Goyder	Wheatley 65 (MO)	Camerún: Limbe	–	LR794709	LR794736	–	–	–	–	LR794805	–
<i>A. mamti</i> N.E.Br.	Hart 823 (BR)	República Democrática del Congo: Mambasa	–	LR794710	LR794737	–	–	–	–	–	LR794826
<i>Marsdenia exellii</i> Norman	Molmou et al. 488 (K)	Guinea: Basse Guinee	LR794686	LR794711	LR794738	LR794788	–	–	LR794766	LR794806	LR794827
<i>M. magniflora</i> P.T.Li	Luke 12187 (UBT)	Guinea Ecuatorial: Bioko	LR794687	LR794712	LR794739	LR794788	–	–	LR794767	–	LR794828
<i>M. astephanoides</i> (A. Gray) Woodson	Fishbein 5104 (OKLA)	México: Michoacan	KF539849	KF539849	KF539849	–	KF539849	–	–	–	–
<i>M. castillonii</i> Lillo ex T. Mey.	Wood 22523 (K)	Bolivia: Cochabamba	LR794688	LR794713	LR794740	–	–	–	LR794768	LR794807	–
<i>M. coulteri</i> Hemsl.	s.c. s.n. (UBT)	México: Tamaulipas	LR794689	LR794714	LR794741	LR794790	–	–	LR794769	LR794808	LR794829
<i>M. coulteri</i> Hemsl.	Bradburn & Darwin 1267 (S)	México: Yucatán	HE799698	HQ327496	LR794742	LR794791	–	HQ327611	–	–	–
<i>M. cundurango</i> Rehb. f.	Liede 3558 (UBT)	Ecuador: Loja	LR794690	LR794715	LR794743	LR794792	–	–	LR794770	LR794809	LR794830
<i>M. dictyophylla</i> Urb.	Wamtorp 5992 (S)	Puerto Rico	LR861637	LR861638	LR861678	–	–	–	LR861690	–	–
<i>M. ecuadorensis</i> Morillo & Spellman	Liede 3560 (UBT)	Ecuador: Loja	LR794691	LR794716	LR794744	LR794793	–	–	LR794771	LR794810	LR794831
<i>M. edulis</i> Watson	s.c. s.n. (S)	México	–	LR794717	LR794745	–	–	–	LR794772	–	–
<i>M. ebanii</i> Alain	Ekman H5026 (S)	Haiti: Gros Morne	LR794692	LR794718	LR794746	–	–	–	LR794773	–	–
<i>M. engleriana</i> W.Rothe	Voigt s.n. (UBT)	Costa Rica: Guanacaste	AJ574820	AJ574821 AJ574822	LTS95600	LR794794	–	–	LR794774	LR794811	LR794832
<i>M. gillespieae</i> Morillo	Ollerton et al. 212 (UBT)	Guyanas: Upper Takutu-Upper Essequibo	AJ431755	AJ431756 AJ431757	LR794747	–	–	–	LR794775	LR794812	LR794833
<i>M. guaranitica</i> Malme	Zardini 46813 (MO)	Paraguay: San Pedro	LR794693	LR794719	LR794748	–	–	–	–	–	LR794834

Apéndice. (Continuación). Ejemplares utilizados para los análisis filogenéticos y números de accesoión ENA (European Nucleotide Archive). Las accesiones generadas para este estudio se presentan en negrita. Los acrónimos de los herbarios citados siguen a la obra de Thiers (2020).

Especies	Ejemplar	Localidad	<i>trnT-L</i>	<i>trnL-F</i>	<i>rps16</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>psbD-trnT</i>	ETS	ITS	AI2g06530a	AI2g34620b
<i>M. gymnemoides</i> W.Rothe	Hampshire 1158 (F)	México: Chiapas	–	MK214603	–	–	MK214646	MK214578	–	–	–
<i>M. laxiflora</i> Donn. Sm.	Martínez 23675 (MO)	Guatemala: Izabal	LR794694	LR794720	LR794749	–	–	–	LR794776	LR794813	LR794835
<i>M. mayana</i> Lundell	Contreras 8689 (S)	Guatemala: Petén	–	LR794721	LR794750	–	–	–	–	–	–
<i>M. mexicana</i> Decne.	Calzada 20890 (MO)	México: Oaxaca	–	MK214612	–	–	MK214654	MK214570	MK214531	–	–
<i>M. peraffinis</i> S.F. Blake	Mexia 8728 (S)	México: Guerrero	LR794695	LR794722	LR794751	–	–	–	–	–	–
<i>M. tressensisae</i> S.Cáceres & Morillo	Keller 13712 (CTES)	Argentina: Corrientes	LR794696	LR794723	LR794752	LR794795	–	–	LR794777	LR794814	LR794836
<i>M. trivirgulata</i> Bartlett	Hammel 19700 (F)	Costa Rica: San Jose	–	MK214628	–	–	MK214668	MK214581	–	–	–
<i>M. tubularis</i> L.O. Williams	Ton 2283 (F)	México: Chiapas	–	–	–	–	–	MK214552	MK214547	–	–
<i>M. zimapanica</i> Hemsl.	Tenório L. 21428 (MO)	México: Oaxaca	–	MK214630	–	–	MK214671	–	MK214549	–	–
<i>Ruehssia altissima</i> (Jacq.) F.Esp.Santo & Rapini	Rapini 2047 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214588	–	–	MK214632	MK214564	MK214516	–	–
<i>R. amorimii</i> (Morillo) F.Esp.Santo & Rapini	Espirito Santo 228 (HUEFS)	Brasil: Espirito Santo	–	MK214589	–	–	MK214633	MK214568	MK214517	–	–
<i>R. avacanoetra</i> (F.Esp.Santo) F.Esp. Santo & Rapini	Chagas 183 (HUEFS)	Brasil: Tocantins	–	MK214591	–	–	MK214635	MK214558	MK214520	–	–
<i>R. brasiliensis</i> (Decne.) F.Esp.Santo & Rapini	Keller 12364 (CTES)	Argentina: Misiones	LR794697	LR794724	LR794753	LR794796	–	–	LR794778	LR794815	LR794837
<i>R. breviramosa</i> (Rapini & Fontella) F.Esp.Santo & Rapini	Espirito Santo 235 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214592	–	–	MK214637	MK214555	MK214521	–	–

Apéndice. (Continuación). Ejemplares utilizados para los análisis filogenéticos y números de accesoión ENA (European Nucleotide Archive). Las accesiones generadas para este estudio se presentan en negrita. Los acrónimos de los herbarios citados siguen a la obra de Thiers (2020).

Especies	Ejemplar	Localidad	<i>trnT-L</i>	<i>trnL-F</i>	<i>rps16</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>psbD-trnT</i>	ETS	ITS	At2g06530a	At2g34620b
<i>R. caatingae</i> (Morillo) F.Esp.Santo & Rapini	Espirito Santo 197 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214593	–	–	MK214638	MK214565	MK214522	–	–
<i>R. caatingae</i> (Morillo) F.Esp.Santo & Rapini	França et al. 5163 (K)	Brasil: Bahia	LR794698	LR794725	LR794754	–	–	–	LR794779	LR794816	LR794838
<i>R. calcarata</i> (F.Esp. Santo) F.Esp.Santo & Rapini	Espirito Santo 233 (HUEFS)	Brasil: Minas Gerais	–	MK214594	–	–	MK214639	–	MK214523	–	–
<i>R. carvalhoi</i> (Morillo & Carnevali) F.Esp. Santo & Rapini	Lewis & Carvalho 771 (K)	Brasil: Bahia	LR794699	LR794726	LR794755	LR794797	–	–	LR794780	–	LR794839
<i>R. clausa</i> (R. Br.) Liede, S.Reuss & Meve	Acevedo-Rodriguez 12972 (MO)	República Dominicana: Pedernales	–	MK214596	–	–	MK214640	–	MK214524	–	–
<i>R. clausa</i> (R. Br.) Liede, S.Reuss & Meve	Judd 4839 (S)	Haiti: Ouest	LR794700	LR794727	LR794756	–	–	–	–	LR794817	LR794840
<i>R. dorothyae</i> (Fontella & Morillo) F.Esp. Santo & Rapini	Espirito Santo 229 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214599	–	–	MK214643	MK214567	MK214525	–	–
<i>R. heringeri</i> (Fontella) F.Esp. Santo & Rapini	Espirito Santo 201 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214604	–	–	MK214647	MK214561	MK214526	–	–
<i>R. hilariana</i> (E. Fourm.) F.Esp.Santo & Rapini	Rapini 1235 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214605	–	–	MK214648	MK214559	MK214527	–	–
<i>R. linearis</i> (Decne.) Liede, S.Reuss & Meve	Garcia 5915 (F)	República Dominicana: Pedernales	–	MK214607	–	–	MK214650	MK214579	–	–	–
<i>R. linearis</i> (Decne.) Liede, S.Reuss & Meve	Mangelsdorff RMC 2285 (UBT)	Cuba: Holguin	LR794701	LR794728	LR794757	LR794798	–	–	LR794781	LR794818	LR794841
<i>R. loniceroides</i> (E. Fourm.) F.Esp.Santo & Rapini	Goldenberg 2158 (UPCB)	Brasil: Espirito Santo	–	MK214608	–	–	MK214651	MK214566	MK214528	–	–

Apéndice. (Continuación). Ejemplares utilizados para los análisis filogenéticos y números de accesoión ENA (European Nucleotide Archive). Las accesiones generadas para este estudio se presentan en negrita. Los acrónimos de los herbarios citados siguen a la obra de Thiers (2020).

Especies	Ejemplar	Localidad	<i>trnT-L</i>	<i>trnL-F</i>	<i>rps16</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>psbD-trnT</i>	ETS	ITS	At2g06530a	At2g34620b
<i>R. macrophylla</i> H.Karst.	Espíritu Santo 224 (HUEFS)	Brasil: Espíritu Santo	–	MK214610	–	–	MK214652	MK214553	MK214529	–	–
<i>R. macrophylla</i> H.Karst.	Stevens 26072 (MO)	Paraguay: Amambay	LR794702	LR794729	LR794758	–	–	–	–	LR794819	LR794842
<i>R. malmeana</i> (W.Rothe) F.Esp. Santo & Rapini	Wood 20038 (K)	Bolivia: Santa Cruz	LR794703	LR794730	LR794759	LR794799	–	–	LR794782	LR794820	LR794843
<i>R. megalantha</i> (Goyder & Morillo) F.Esp.Santo & Rapini	Espíritu Santo 236 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214611	–	–	MK214653	MK214557	MK214530	–	–
<i>R. megalantha</i> (Goyder & Morillo) F.Esp.Santo & Rapini	Taylor et al. 1557 (MSUN)	Brasil: Bahia	AJ574837	AJ574836 AJ574835	LR794760	LR794800	–	–	LR794783	LR794821	LR794844
<i>R. nana</i> (Rapini & Fontella) F.Esp.Santo & Rapini	Espíritu Santo 194 (HUEFS)	Brasil: Minas Gerais	–	MK214613	–	–	–	MK214572	MK214533	–	–
<i>R. paganuccii</i> (F.Esp. Santo) F.Esp.Santo & Rapini	Espíritu Santo 200 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214615	–	–	MK214656	MK214560	MK214535	–	–
<i>R. phallica</i> (F.Esp. Santo) F.Esp.Santo & Rapini	Espíritu Santo 234 (HUEFS)	Brasil: Goiás	–	MK214616	–	–	MK214657	–	MK214536	–	–
<i>R. pickelii</i> (Fontella & Morillo) F.Esp. Santo & Rapini	Espíritu Santo 237 (HUEFS)	Brasil: Pernambuco	–	MK214617	–	–	MK214658	MK214556	MK214537	–	–
<i>R. riparia</i> (Morillo & Spellman) F.Esp. Santo & Rapini	Espíritu Santo 238 (HUEFS)	Brasil: Bahia	–	MK214618	–	–	MK214659	MK214562	MK214538	–	–
<i>R. riparia</i> (Morillo & Spellman) F.Esp. Santo & Rapini	Pires 2008 (RB)	Brasil: Minas Gerais	–	MK214619	–	–	MK214660	MK214585	–	–	–
<i>R. rubrofusca</i> (E. Fourn.) F.Esp.Santo & Rapini	Maas 6717 (RB)	Brasil: Amazonas	–	MK214620	–	–	MK214661	MK214551	MK214539	–	–

Apéndice. (Continuación). Ejemplares utilizados para los análisis filogenéticos y números de accesoión ENA (European Nucleotide Archive). Las accesiones generadas para este estudio se presentan en negrita. Los acrónimos de los herbarios citados siguen a la obra de Thiers (2020).

Especies	Ejemplar	Localidad	trnT-L	trnL-F	rps16	psbA-trnH	psbD-trnT	ETS	ITS	AI2g06530a	AI2g34620b
<i>R. rubrofusca</i> (E. Fourn.) F.Esp. Santo & Rapini	van der Werff 13992 (MO)	Perú: Loreto	LR794704	LR794731	LR794761	-	-	-	-	LR794822	LR794845
<i>R. ripesstris</i> (F.Esp. Santo) F.Esp. Santo & Rapini	Espirito Santo 193 (HUEFS)	Brasil: Minas Gerais	-	MK214621	-	MK214662	-	-	MK214540	-	-
<i>R. satirejifolia</i> (A.Rich.) Liède, S.Reuss & Meve	Conceicao 1774 (HUEFS)	República Dominicana: Pedernales	LR794705	LR794732	LR794762	LR794801	-	-	LR794784	-	-
<i>R. satirejifolia</i> (A.Rich.) Liède, S.Reuss & Meve	Mika 49 (FR)	República Dominicana: Pedernales	LR794706	LR794733	LR794763	LR794802	-	-	LR794785	LR794823	LR794846
<i>R. sessilifolia</i> (E. Fourn.) F.Esp. Santo & Rapini	Espirito Santo 192 (HUEFS)	Brasil: Minas Gerais	-	MK214623	-	MK214664	-	-	MK214542	-	-
<i>R. sprucei</i> (W.Rothe) F.Esp. Santo & Rapini	Cardoso 3332 (HUEFS)	Brasil: Amazonas	-	MK214625	-	MK214665	MK214563	-	MK214543	-	-
<i>R. suberosa</i> (E. Fourn.) F.Esp. Santo & Rapini	Rapini 384 / 2004 (HUEFS)	Brasil: Bahia	AJ704456	AY163697	AJ704457	-	-	MK214569	MK214665	-	-
<i>R. trisegmentata</i> (F. Esp. Santo & A.P.B. Santos) F.Esp. Santo & Rapini	Espirito Santo 231 (HUEFS)	Brasil: Bahia	-	MK214627	-	MK214667	MK214571	-	MK214546	-	-
<i>R. vinciflora</i> (Griseb.) Liède, S.Reuss & Meve	Mangelsdorff RMC 3118 (FR)	Cuba: Viñales	LR794707	LR794734	LR794764	LR794803	-	-	LR794786	LR794824	LR794847
<i>R. yamaniguyensis</i> Mangelsdorff	Mangelsdorff RMC 356 (FR)	Cuba: Holguin	LR794708	LR794735	LR794765	LR794804	-	-	LR794787	LR794825	LR794848
<i>R. weddellii</i> (E. Fourn.) F.Esp. Santo & Rapini	Santos 104 (HUEFS)	Brasil: Goiás	-	MK214629	-	MK214669	MK214586	-	-	-	-
<i>R. zehntneri</i> (Fontella) F.Esp. Santo & Rapini	Espirito Santo 195 (HUEFS)	Brasil: Minas Gerais	-	MK214586	-	MK214554	MK214554	-	MK214548	-	-