

SEPTIEMBRE 2023

VOLUMEN 58 (3)

Boletín de la Sociedad Argentina de **BOTÁNICA**

Número Especial

Un viaje a través de las Amaryllidaceae:
una perspectiva desde las Américas



S Δ B

SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

ISSN 0373-580X Córdoba, Argentina

Es el órgano de difusión de la Sociedad Argentina de Botánica encargado de editar trabajos científicos originales, revisiones y recensiones en todas las ramas de la biología vegetal y de los hongos. Se edita un volumen anual con cuatro entregas trimestrales. Los trabajos son sometidos a un sistema de arbitraje antes de ser aceptados. Las instrucciones a los autores pueden consultarse en las siguientes páginas en Internet. Authors instructions can be consulted on the following web pages: <http://www.botanicaargentina.org.ar> y <http://revistas.unc.edu.ar/index.php/BSAB>

El Boletín está incorporado al Nucleo Básico de revistas científicas argentinas y Scielo (Scientific Electronic Library On Line) y es citado en Science Citation Index Expanded, Current Contents (Agriculture, Biology & Environmental Sciences), Scopus, AGRICOLA, Index to American Botanical literature, Periódica, Latindex, Excerpta Botanica, The Kew Record of Taxonomic Literature, CAB (Center for Agriculture and Bioscience International), Biosis Previews, Biological Abstracts.

Directora

ANA MARÍA GONZALEZ. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes. boletinsab@gmail.com

Vicedirector

DIEGO GUTIÉRREZ. Museo Argentino de Ciencias Nat. Bernardino Rivadavia, CABA. digutier@macn.gov.ar

Editores Asociados

GABRIEL BERNARDELLO. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina.

Briología: JUAN B. LARRAIN. Pontificia Univ. Católica de Valparaíso, Chile. GUILLERMO SUAREZ. Inst. Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Ecología y Conservación: RAMIRO AGUILAR y MELISA GIORGIS. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina. NATALIA AGUIRRE. Grupo de Investigación en Biodiversidad y Recursos Naturales, Colombia. SILVIA LOMASCOLO. Inst. de Ecología Regional, Tucumán, Argentina. LIA MONTTI. Inst. Investigaciones Marinas y Costeras, Mar del Plata, Argentina. JUAN CARLOS MORENO SAIZ. Univ. Autónoma Madrid, España. KARINA L. SPEZIALE. INIBIOMA, San Carlos de Bariloche. Argentina.

Etnobotánica: NORMA I. HILGERT. Inst. de Biología Subtropical, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina. MANUEL PARDO DE SANTAYANA. Univ. Autónoma de Madrid, España.

Ficología: SYLVIA BONILLA. Facultad de Ciencias, Univ. de la República, Montevideo, Uruguay.

Fisiología: FEDERICO MOLLARD. Univ. de Buenos Aires, Argentina.

Fitoquímica: MARÍA PAULA ZUNINO. Univ. Nacional de Córdoba, IMBIV, Córdoba, Argentina.

Genética y Evolución: PAOLA GAIERO. Fac. de Agronomía, Univ. de la República, Uruguay. VIVIANA SOLIS NEFFA. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

Micología: LEOPOLDO IANONNE. Univ. de Buenos Aires, Bs. As., Argentina. MARIA VICTORIA VIGNALE. Inst. Biotecnología de Misiones (InBioMis) e Inst. Misionero de Biodiversidad (IMiBio), Misiones Argentina.

Morfología y Anatomía: ANA MARÍA GONZALEZ. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

Paleobotánica: GEORGINA DELFUEYO. Museo Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, Bs. As., Argentina.

Palinología: GONZALO J. MARQUEZ. Univ. Nacional de La Plata, Bs. As., Argentina.

Plantas Vasculares: CAROLINA I. CALVIÑO. Univ. Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro, Argentina. FRANCO E. CHIARINI. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina. DIEGO GUTIÉRREZ. Museo Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, CABA, Argentina. OLGAG. MARTINEZ. Univ. Nacional de Salta, Argentina. ROBERTO M. SALAS. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

Secretaria de Edición

ADRIANA PEREZ. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba.

Asesores Editoriales

Anatomía: NANUZA LUIZA DE MENEZES. Univ. Sao Paulo, Sao Paulo, Brasil.

Biología Reproductiva: MARCELO AIZEN. Univ. Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro.

Briología: DENISE PINHEIRO DA COSTA. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

Ecología: MARCELO CABIDO. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba.

Etnobotánica: PASTOR ARENAS. CEFYBO, Univ. de Buenos Aires.

Ficología: LEZILDA CARVALHO TORGAN. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Genética y Evolución: LIDIA POGGIO. Univ. de Buenos Aires.

Micología: MARIO RAJCHENBERG. Centro de Inv. y Extensión Forestal Andino Patagónico, Esquel, Chubut.

Paleobotánica y Palinología: MARTA MORBELLI. Univ. Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires.

Plantas Vasculares: CECILIA EZCURRA. Univ. Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro. JEFFERSON PRADO. Inst. de Bot., San Pablo, Brasil. FERNANDO ZULOAGA. Inst. Bot. Darwinion, San Isidro, Buenos Aires.

Sistemática Filogenética: PABLO GOLOBOFF. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.

El Boletín es propiedad de la Sociedad Argentina de Botánica. Domicilio legal: Av. Angel Gallardo 470 CABA.

© Sociedad Argentina de Botánica. Córdoba. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina.

Queda hecho el depósito que establece la ley 11.723. Inscripción en el Registro de la Propiedad Intelectual: en trámite.

Fecha de Distribución: 30 de Septiembre de 2023.

EDITORIAL

UN VIAJE A TRAVÉS DE LAS AMARYLLIDACEAE:
UNA PERSPECTIVA DESDE LAS AMÉRICASA JOURNEY ACROSS THE AMARYLLIDACEAE: AN OUTLOOK
FROM THE AMERICASAgostina B. Sassone^{1*}  & Nicolás García^{2*} 

Editores Invitados

1. Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Gatersleben, Germany
2. Herbario EIF & Laboratorio de Evolución y Sistemática, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile, La Pintana, Santiago, Chile

*sassone@ipk-gatersleben.de; ngarcia@uchile.cl

The family Amaryllidaceae includes species distributed all over the Globe, with centers of higher taxonomic diversity and species richness in South America, Asia, and southern Africa (Stevens, 2001 onwards). The family is divided into three subfamilies and includes ca. 2200 species, of which > 1200 are part of Allioideae, > 1100 belong to Amaryllidoideae, and only ca. 10 species to Agapanthoideae. The family encompasses genera and species of huge economic interest, ornamental species cultivated all over the World, and a rich history in the traditional medicinal practices of indigenous populations around the World (Scarpa *et al.*, 2020). Given the degree of canalized evolution and the presence of convergent morphological characters (Meerow, 2010) many taxa were a real challenge to place confidently within traditional classifications until the advent of DNA sequence analyses. As a result, Amaryllidaceae and particularly their South American representatives have been poorly studied. Some reasons for the lack of study can be summarized in 1) the overall difficulty of collecting geophytes in the field and posterior preservation in herbaria, 2) phenology, such as fall or winter flowering periods when collection trips are infrequent or the lack of records of complete individuals due to proteranthry or histeranthry, 3) the lack of unequivocal morphological characters to diagnose certain taxa. The present issue aims to bring together studies including representatives of the family (endemic and cultivated species in the American continent), to recognize patterns among them as a first step towards understanding the evolutionary history and increasing the awareness of Amaryllidaceae.

The published articles cover a diversity of botanical areas as well as different taxonomic levels within Amaryllidaceae. **Meerow** reviews the intricate systematic history of the family in the last three decades. This manuscript highlights the significant contribution of molecular phylogenetics to the current understanding of the family's evolutionary history and classification. In line with the conflictive systematics of the group, **Goyeneche *et al.*** compile the taxonomic history of *Zephyranthes bifida* (Herb.) Nic. García & Meerow (Hippeastreae, Amaryllidoideae). According to their nomenclatural research, this species is associated with 43 legitimate synonyms, three illegitimate names, and two isonyms without nomenclatural status. Moreover, the authors call attention towards within-individual variation of spathe morphology in *Z. bifida*, dismissing the idea that this variation may be indicative of different taxonomic entities. Additionally, **Campos Rocha *et al.*** describe a new species of *Nothoscordum* (Leucocoryneae, Allioideae). The new species is endemic to Brazil and is described based on integrative taxonomy. Furthermore, they provide a detailed description of the habitat and raise the need of preserving the type locality.

Valdes-Ibarra *et al.* focus on the geographic distribution and species richness of subtribe Hippeastrinae (Hippeastreae, Amaryllidoideae) in Mexico. Mexican species of Hippeastrinae exhibit a modern Neotropical pattern of richness and distribution. Species richness and endemism are concentrated in the Neotropical Region and the Mexican Transition Zone. Also, the authors propose that the Sierra Madre Oriental is a local center of diversity for the group.

One of the most explored biological fields in the family has been undoubtedly cytogenetics, especially for the attractiveness of large chromosomes and descriptions of uncommon events in their genomes (e.g., Robertsonian translocations in Amaryllidaceae; Flory, 1977). In this issue, **Gianini Aquino et al.** describe cytological variation within *Z. mesochloa* Herb. (Hippeastreae, Amaryllidoideae). The evaluation of eight populations from northern Argentina resulted in the categorization of most of them as diploid ($2n = 2x = 12$ or sometimes 13 with a putative B chromosome) and one as autotetraploid with a discontinuous geographic pattern of cytotype distribution. **Vossler** studies one of the most unexplored fields of the family and goes into the floral interactions among species of Amaryllidaceae and bees. A total of six pollen types belonging to Amaryllidaceae species are identified in the pollen diet of five polylectic bees. We highlight the need for deeper studies of floral biology within the family, which would greatly benefit the understanding of species interactions and reproductive features.

The presence of floral nectaries described within the family, motivated **Gonzalez et al.** to inquire about the morphological and anatomical structure of nectaries and androecium in onion (*Allium cepa* L., Alliaceae, Allioideae). The authors conclude that onion nectaries are a clear example of secondary presentation of nectar. Anatomically, the sterile male line flowers differ from fertile flowers in the lack of pollen production and absence of stamen dehiscence, despite having a normal structural organization. Following morphoanatomical studies, **Acosta et al.** focus on the fruits and seeds of *Z. tubispatha* (L'Hér.) Herb. (Hippeastreae, Amaryllidoideae). The authors report new magnitudes for fruits and number of seeds, and detect lipids and proteins as endosperm reserves. Moreover, they describe five seed-seedling transition substages and evaluate how different storage conditions affect germination and subsequent plant survival.

Regarding human uses, **Alcaraz et al.** highlight the medicinal potential of the family and update the current knowledge of garlic (*Allium sativum*, Alliaceae, Allioideae), and confirm its high potential as antimicrobial and antifungal agent, both in isolated components of the bulbs and in different formulations.

Ornamental geophytes are threatened worldwide by several factors, such as climate change, overgrazing of natural habitats, and illegal collection of bulbs (**Rovere & Gonzalez** and references therein). The final paper chosen for this issue is an example of the successful rescue of *Z. gilliesiana* (Herb.) Nic. García (Hippeastreae, Amaryllidoideae) for *ex-situ* conservation, pinpointing that not only conservation via the relocation of bulbs is possible but also that this species can be part of ecological restoration projects. Moreover, **Rovere & Gonzalez** conclude that early plant survival responded to bulb weight, being higher for heavier bulbs.

We hope that the papers compiled in this issue are of great interest to the readers of the BSAB and succeed in attracting the attention towards the addressed topics and the family. As suggested by **Meerow**, there are still few applications of genomic data to clarify phylogenetic relationships within the family; however, related methodologies are promising considering the first available complete genomes in this clade (e.g., Finkers *et al.*, 2021), setting an evolutionary framework and allowing us to answer deeper questions within the field.

BIBLIOGRAFÍA

- FINKERS, R., M. VAN KAAUWEN, K. AMENT, K. BURGER-MEIJER, ... & O. SCHOLTEN. 2021. Insights from the first genome assembly of Onion (*Allium cepa*). G3 11: jkab243. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab243>
- FLORY, W. S. 1977. Overview of chromosome evolution in the Amaryllidaceae. *Nucleus* (Calcutta) 20: 70-88.
- MEEROW, A. 2010. Convergence or reticulation? Mosaic evolution in the canalized American Amaryllidaceae. In: SEBERG, O., G. PETERSEN, A. S. BARFOD & J. I. DAVIS (eds.), *Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons*, pp.145-168. Aarhus University Press, Aarhus.
- SCARPA, G. F., ROSSO, C. N. & L. M. ANCONATANI. 2020. Etnobotánica aonik'enk (tehuelches de Santa Cruz) inédita de Raúl Martínez Crovetto (ii) y compilación de fuentes secundarias: usos y prácticas asociadas a las plantas. *Darwiniana*, N. S. 8: 5-22. <http://dx.doi.org/10.14522/darwiniana.2020.81.867>
- STEVENS, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. [Accessed 26 June 2023]

ÍNDICE

ROVERE, A. E. & S. L. GONZALEZ Rescate de la geófita <i>Zephyranthes gilliesiana</i> (Amaryllidaceae): estudio de caso para evaluar su conservación <i>ex situ</i>	315-328
Rescue of the geophyte <i>Zephyranthes gilliesiana</i> (Amaryllidaceae): a case study to assess <i>ex situ</i> conservation	
VALDES-IBARRA, C., G. MUNGUÍA-LINO & A. RODRÍGUEZ Riqueza de especies y distribución geográfica de la subtribu Hippeastrinae (Amaryllidaceae) en México.	329-353
Species richness and geographic distribution of the subtribe Hippeastrinae (Amaryllidaceae) in Mexico	
MEEROW, A. W. Classification and phylogeny of Amaryllidaceae, the modern synthesis and the road ahead: a review.	355-373
Clasificación y filogenia de Amaryllidaceae, la síntesis moderna y el camino por recorrer: una revisión	
GIANINI AQUINO, A. C., O. A. RODRÍGUEZ MATA, A. I. HONFI & J. R. DAVIÑA Estudios citogenéticos en el complejo poliploide <i>Zephyranthes mesochloa</i> (Amaryllidaceae).	375-387
Cytogenetic studies in the polyploid complex <i>Zephyranthes mesochloa</i> (Amaryllidaceae)	
ALCARAZ, É. C., A. C. MALLO & D. S. NITIU Revisión bibliográfica de <i>Allium sativum</i> (Amaryllidaceae) como importante inhibidor del desarrollo microbiano y fúngico.	389-398
Bibliographic review of <i>Allium sativum</i> (Amaryllidaceae) as an important inhibitor of microbial and fungal development	
ACOSTA, M. C., M. L. ALCARAZ, H. F. CAUSIN & V. T. MANFREDA Aportes al conocimiento morfológico y fisiológico de la reproducción por semillas de <i>Zephyranthes tubispatha</i> (Amaryllidaceae).	399-419
Contributions to the morphological and physiological knowledge of reproduction by seeds of <i>Zephyranthes tubispatha</i> (Amaryllidaceae)	
GOYENETCHE, J. M., R. L. SCARAMUZZINO & S. C. ARROYO-LEUENBERGER Historia taxonómica de <i>Zephyranthes bifida</i> (<i>Neorhodophiala</i> , Amaryllidaceae). ..	421-438
Taxonomic history of <i>Zephyranthes bifida</i> (<i>Neorhodophiala</i> , Amaryllidaceae)	

- CAMPOS-ROCHA, A., A. B. SASSONE, J. D. URDAMPILLETA, V. G. DE ZORZI, M. QUEIROZ, R. M. GOFFI & J. H. A. DUTILH
Acordando de um sono de cem anos: uma nova espécie de *Nothoscordum* (Amaryllidaceae, Allioideae) da Floresta Atlântica brasileira. 439-460
Woken up from a hundred-year sleep: a new species of *Nothoscordum* (Amaryllidaceae, Allioideae) from the Brazilian Atlantic Forest
- VOSSLER, F. G.
Recursos florales de Amaryllidaceae usados por abejas silvestres en tres ecorregiones de Argentina. 461-476
Floral resources of Amaryllidaceae used by wild bees in three eco-regions of Argentina
- GONZALEZ, A. M., I. B. MALDONADO, C. R. GALMARINI & I. E. PERALTA
Floral nectary structure, nectar presentation and morpho-anatomical analysis of male-fertile and male-sterile anthers in onion (*Allium cepa*, Amaryllidaceae). 477-489
Estructura del nectario floral, presentación del néctar y análisis morfo-anatómico de anteras de líneas androfértiles y androestériles en cebolla (*Allium cepa*, Amaryllidaceae)



RESCATE DE LA GEÓFITA *ZEPHYRANTHES GILLIESIANA* (AMARYLLIDACEAE): ESTUDIO DE CASO PARA EVALUAR SU CONSERVACIÓN *EX SITU*

RESCUE OF THE GEOPHYTE *ZEPHYRANTHES GILLIESIANA* (AMARYLLIDACEAE): A CASE STUDY TO ASSESS *EX SITU* CONSERVATION

Adriana E. Rovere^{1*}  & Sofía L. Gonzalez¹ 

SUMMARY

1. Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA, CONICET-UNCOMA). San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

*arovere@comahue-conicet.gob.ar

Citar este artículo

ROVERE, A. E. & S. L. GONZALEZ. 2023. Rescate de la geófito *Zephyranthes gilliesiana* (Amaryllidaceae): estudio de caso para evaluar su conservación *ex situ*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 315-327.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.39704>

Introduction and aims: In the process of urbanization, fragmentation of environments leads to the loss of habitats and native species diversity. Rescue of plants for *ex situ* conservation can be an early intervention measure after disturbance. We analyzed the effect of soil removal on the population of the bulbous geophyte *Zephyranthes gilliesiana* (Herb.) Nic. García (Amaryllidaceae) and assessed the success of rescuing specimens for *ex situ* conservation.

M&M: In a recently urbanized sector immersed in the steppe east of Bariloche city (Río Negro, Argentina), the frequency, cover, and density of *Z. gilliesiana* plants were calculated and estimated in degraded and undisturbed reference areas. Sixty *Z. gilliesiana* plants were rescued, the depth localization of the bulb was recorded, and the relationship between bulb weight and early survival (60 days after transplanting) was evaluated.

Results: Species richness and vegetation cover were lower in the degraded area than in the reference area. The frequency, cover and density of *Z. gilliesiana* were higher in the degraded area. Survival was 47% in plants with heavier bulbs (25% developed reproductive structures).

Conclusions: We consider that the rescue of *Z. gilliesiana* was successful and its documentation together with the study of agamic and sexual propagation would contribute to generate conservation plans for this species.

KEY WORDS

Biodiversity, bulbs, ornament, Patagonia, steppe, urbanization.

RESUMEN

Introducción y objetivos: En el proceso de urbanización, la fragmentación de ambientes conlleva a la pérdida de hábitats y diversidad de especies nativas. El rescate de plantas para su conservación *ex situ* puede ser una medida de intervención temprana luego de la perturbación. Se analizó el efecto de la remoción de suelo sobre la población de la geófito bulbosa *Zephyranthes gilliesiana* (Herb.) Nic. García (Amaryllidaceae) y se evaluó el éxito del rescate de ejemplares para su conservación *ex situ*.

M&M: En un sector de reciente urbanización inmerso en la estepa al este de la ciudad de Bariloche (Río Negro, Argentina), se calculó la frecuencia y se estimó la cobertura y densidad de *Z. gilliesiana* en áreas degradadas por el movimiento de suelo y áreas de referencia no disturbadas. Se rescataron 60 plantas de *Z. gilliesiana*, se registró la profundidad de ubicación del bulbo, y se evaluó la relación entre el peso del bulbo y la supervivencia temprana (60 días del trasplante).

Resultados: La riqueza de especies y la cobertura de la vegetación fueron menores en el área degradada que en la referencia. La frecuencia, cobertura y densidad de *Z. gilliesiana* fue mayor en el área degradada. La supervivencia fue del 47% en plantas con bulbos de mayor peso (25% desarrolló estructuras reproductivas).

Conclusiones: Consideramos que el rescate de *Z. gilliesiana* fue exitoso y su documentación junto al estudio de la propagación agámica y sexual contribuirían a generar planes de conservación de esta especie.

PALABRAS CLAVE


Biodiversidad, bulbos, estepa, ornamental, Patagonia, urbanización.


Recibido: 15 Dic 2022

Aceptado: 4 Abr 2023

Publicado en línea: 1 Jun 2023

Publicado impreso: 30 Sep 2023

Editores: Nicolás García Berguecio 

& Agostina Sassone 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

La conservación de la biodiversidad es incompatible con el crecimiento demográfico, la demanda por recursos y la actividad productiva, dada la pérdida del hábitat nativo que estos requieren (Jorquera-Jaramillo et al., 2012), procesos que se han observado en diferentes ciudades de la Patagonia argentina (Rovere et al., 2013). El establecimiento y expansión de los centros urbanos en la Patagonia han estado acompañados de la modificación de la vegetación natural, y su reemplazo por especies ornamentales invasoras (Rovere & Molares, 2012). En consecuencia, la flora de cada ejido municipal va perdiendo rápidamente sus características propias (Margutti et al., 1996).

La ciudad de San Carlos de Bariloche ha tenido un gran crecimiento poblacional en las últimas décadas, se estima que entre los censos de 1991 y 2022 el crecimiento ha sido del 71 % (INDEC, 1991, INDEC, 1991, 2023), lo cual originó un mayor desarrollo urbano, con desmonte de la vegetación nativa para apertura de nuevos caminos o rutas (Rovere et al., 2017). En esta ciudad existe un antecedente exitoso de rescate de geófitas nativas, entre ellas *Chloraea alpina* Poepp., *Eryngium paniculatum* Cav. & Dombey ex F. Delaroché y *Viola maculata* Cav. var. *maculata*, que pudieron ser conservadas *in situ* en remanentes urbanos dentro de un proyecto de parquización inmerso en la estepa (Rovere et al., 2019). En dicha área con vegetación de estepa ubicada al ingreso de la ciudad, en el que se iba a eliminar la vegetación nativa para su reemplazo por césped, se trabajó conjuntamente con la municipalidad y se lograron dos objetivos importantes: conservar parte del hábitat natural y el rescate de plantas nativas (Rovere et al., 2019).

En las geófitas, los brotes de crecimiento se encuentran protegidos bajo el sustrato, siendo componentes importantes de la vegetación en clima de tipo mediterráneo y semi-desértico (Raunkiaer, 1934). Dado que poseen las yemas de renuevo protegidas en órganos subterráneos como bulbos, tubérculos y rizomas (Hoffman et al., 1998; Barthélémy et al., 2008; Gutiérrez, 2008), este biotipo está bien adaptado para superar condiciones climáticas extremas (Cantero et al., 2019). Su capacidad de permanencia a través de

órganos subterráneos permite acciones exitosas de traslocación, siempre que se implanten en hábitats similares a los originales (Laguna, 2014).

Zephyranthes gilliesiana (Herb.) Nic. García es una geófito frecuente en los claros de los pastizales de estepa del noroeste de la Patagonia, tanto en áreas postfuego como en áreas no quemadas (Ghermandi et al., 2004). Respecto a la delimitación taxonómica de esta especie, algunos autores consideran que *Z. gilliesiana* no es igual a *Z. elwesii* (C.H. Wright) Nic. García (García et al., 2019) y este último sería el nombre correcto para la especie que crece en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Ravenna, 1969). En este trabajo se consideran iguales dada la incertidumbre taxonómica en torno a este grupo.

Zephyranthes gilliesiana es una especie frecuente en la vegetación, pero ausente en los bancos de semillas (Ghermandi & Gonzalez, 2009). Dada su estrategia de regeneración a partir de bulbos, las plantas pueden resistir las altas temperaturas durante un incendio (Ghermandi & Gonzalez, 2009; Ghermandi et al., 2013). Se ha documentado que las geófitas nativas aumentaron su cobertura, incluyendo a *Z. gilliesiana* luego de la deposición de ceniza volcánica en pastizales de estepa (Ghermandi & Gonzalez, 2012; Ghermandi et al., 2015). Estos antecedentes exhiben la respuesta de la especie ante distintas perturbaciones naturales o antrópicas.

Zephyranthes gilliesiana pertenece a la subfamilia Amaryllidoideae (Amaryllidaceae), constituida por 60 géneros de zonas cálidas, aunque está presente en zonas templadas de Eurasia, con centros de diversificación en Sudamérica, África subsahariana y el Mediterráneo (Delucchi & Hurrell, 2009). Es considerada una subfamilia cosmopolita, dado que las especies se distribuyen en todo el mundo y muchas son utilizadas en horticultura (Barthélémy et al., 2008). Las amarilidáceas tradicionalmente se han cultivado como flor de corte (Salazar et al., 2019). Varias especies nativas de Chile y Argentina, presentan un gran potencial ornamental en el mercado nacional e internacional debido tanto a sus grandes y coloridas flores (Baeza et al., 2012; Noguera Serrano et al., 2017) que pueden comercializarse como plantas de jardín, en macetas o flores de corte (Baeza et al., 2012), como a la rusticidad y la adaptabilidad a condiciones con ciertas restricciones climáticas y edafológicas (Acosta et al., 2021). Dada sus características, la especie en estudio tiene potencial de ser conservada

(e.g. *ex situ*), siendo este el primer reporte de un ensayo de rescate y trasplante para *Z. gilliesiana*.

El objetivo general de este trabajo es analizar el efecto de la remoción de suelo sobre la población de *Zephyranthes gilliesiana* y evaluar el éxito del rescate de ejemplares para su conservación *ex situ*. Los objetivos específicos son 1) caracterizar la composición de la vegetación, riqueza y cobertura en el área en donde se produjo el movimiento de suelo y en el área aledaña sin disturbar, 2) evaluar y comparar la frecuencia, densidad de individuos y cobertura de *Z. gilliesiana* en ambas áreas y 3) evaluar la profundidad del bulbo en campo, el desarrollo de estructuras reproductivas y la supervivencia temprana de plantas rescatadas en el área degradada a los 60 días.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La ciudad de San Carlos de Bariloche (41°08' S y 71°18' O) se ubica en el centro del Parque Nacional Nahuel Huapi, y su población actual es de 163.407 habitantes (INDEC, 2023). El área ocupada por el ejido es de 27.470 ha. La región presenta un marcado gradiente de precipitaciones, que varían desde los 800 mm anuales al este hasta los 2000 mm anuales al oeste (Pereyra *et al.*, 2005). El área de estudio abarca aproximadamente 4 ha de estepa, y corresponde al sector donde se emplazará la nueva terminal de ómnibus al este de la ciudad de San Carlos de Bariloche situada en Circunvalación y Esandi, y zonas cercanas donde se realizó el trazado de calles para acceso al predio y áreas de referencia no alteradas (41°09'188" S, 71°15'477" O) (Fig. 1A-C). En el área, se eliminó gran parte de la vegetación, preservando algunos sectores con vegetación arbórea y arbustiva nativa, y se removió la capa superficial del sustrato, a fin de nivelar el terreno. Las áreas denominadas de referencia son áreas aledañas en las cuales no se modificó la vegetación como así tampoco el sustrato. El sitio presenta vegetación nativa característica de estepa, dominada por arbustos xerófilos (*Ephedra chilensis* C. Presl, *Anartrophyllum rigidum* (Gillies ex Hook. & Arn.) Hieron., *Adesmia volckmannii* Phil., *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas, *Acaena splendens* Hook & Arn., *Senecio*

bracteolatus Hook & Arn. y *S. filaginoides* DC), gramíneas (*Festuca pallescens* (S.-Yves) Parodi, *F. argentina* (Speg.) Parodi, *Poa ligularis* Nees ex Steud., *P. lanuginosa* Poir, *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romasch y *Hordeum comosum* J. Presl), con ejemplares aislados de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Serm. & Bizzarri, *Discaria chacaye* (G. Don) Tortosa y *Schinus patagonica* (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera (Ezcurra & Brion, 2005).

Características de la especie

Zephyranthes gilliesiana (= *Rhodophiala mendocina* (Phil.) Ravenna) (García & Meerow, 2020), se conoce por el nombre común de rodofiala amarilla, ajo del diablo (Ezcurra & Brion 2005), azucena del campo, cebolla de la zorra y ñañaña (Ferreyra *et al.*, 2020). La especie es nativa de la región patagónica occidental (Villamil & Testoni, 2012), crece en sitios asoleados, arenosos y áridos, tanto en la alta montaña como en la estepa (Green & Ferreyra, 2012; Ferreyra *et al.*, 2020). Se distribuye en las unidades fitogeográficas del Monte, Espinal y Estepa Patagónica en Argentina (Green & Ferreyra, 2012). Es una especie endémica de Argentina, común, aunque no abundante en una o más de las unidades fitogeográficas de Argentina (categoría 3) (PlanEAR, 2008).

Es una geófita bulbosa (García & Meerow, 2020) con pocas hojas acintadas flácidas de color verde grisáceo (Villamil & Testoni, 2012), de hábito herbáceo (Ezcurra & Brion, 2005), que emerge en primavera y verano (Barthélémy *et al.*, 2008). Sus hojas son casi planas, oblongo-lineares, obtusas, de unos 20 cm de largo, glaucas, dispuestas en dos grupos y extendidas sobre el suelo (Green & Ferreyra, 2012). Las flores se disponen en umbelas sobre un escapo floral largo y erecto (Ferreyra *et al.*, 2020), son grandes, amarillo pálido y no muy vistosas porque permanecen semicerradas (Villamil & Testoni, 2012) (Fig. 2). Presenta polinización entomófila por insectos diurnos de lengua larga, dado que sus flores actinomorfas producen néctar y presentan una corola profunda (Chalcoff *et al.*, 2006).

La especie se ha citado por su valor medicinal (Cantero *et al.*, 2019), sus bulbos se utilizan en medicina popular (Barthélémy *et al.*, 2008). El bulbo posee galantamina, un alcaloide que fue aprobado por la Administración de Alimentos

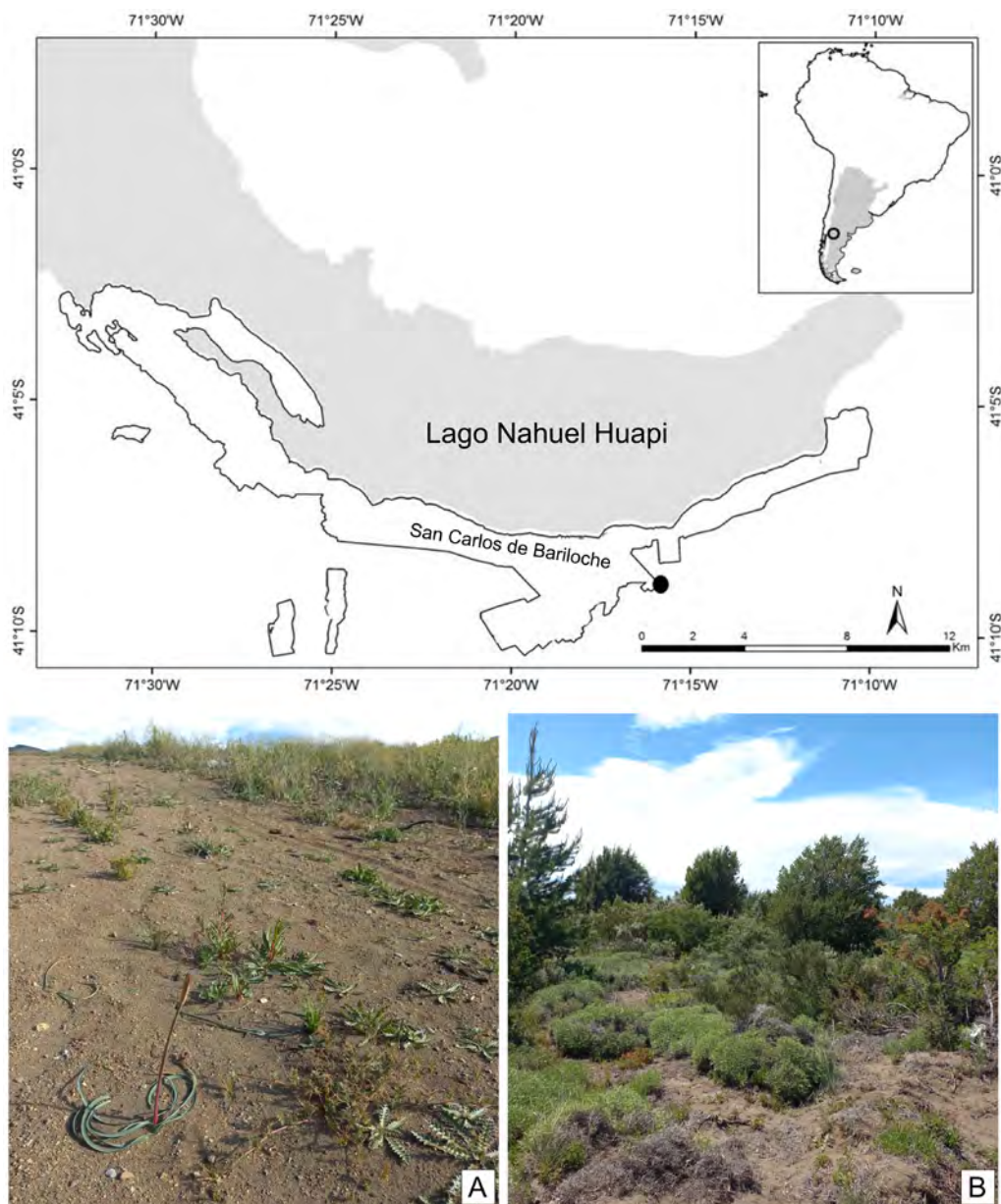


Fig. 1. Ubicación del área de estudio (marcada con un círculo negro). **A:** Área degradada. **B:** Área de referencia.

y Medicamentos de los Estados Unidos para el tratamiento paliativo de la enfermedad de Alzheimer (Bastida *et al.*, 2011). También se ha registrado su uso ornamental (Baeza *et al.*, 2012) y como forrajera en la dieta del guanaco (*Lama guanicoe* Müller) (Candia & Dalmaso, 1995).

Muestreo y análisis de datos

El muestreo se realizó entre septiembre y diciembre de 2022, luego de siete meses de la denudación del sitio, y cuando las plantas fueron visibles dado la emergencia de las primeras hojas. En el área afectada por la urbanización (área



Fig. 2. *Zephyranthes gilliesiana*. **A:** Hojas. **B:** Flores. **C:** Bulbo. Escalas= A: 3 cm; B: 8,7 cm; C: 5,9 cm.

degradada) y en el área adyacente no disturbada (área de referencia) se evaluó la composición, riqueza, diversidad de especies y cobertura total en 25 parcelas cuadradas de 1 m² ubicadas al azar (25 parcelas x 2 áreas = 50 parcelas total). En cada parcela se registraron las especies presentes y se estimó su cobertura con el método de Braun-Blanquet (Newton, 2007). Adicionalmente, todas las especies fuera del cuadrante de muestreo, pero a una distancia menor a 1 m del mismo, fueron registradas como especies presentes en el sitio. Además, se cosechó material para su identificación taxonómica. Los nombres científicos fueron actualizados consultando la base de datos de la flora mundial (<http://www.worldfloraonline.org/>). Para estimar la densidad de individuos de *Z. gilliesiana*, en cada parcela se registró el número de plantas presentes.

Se identificaron y extrajeron con una pala 60 plantas completas de *Z. gilliesiana* a inicios de octubre de 2022 en el área degradada. Para cada planta se registró la profundidad de ubicación del bulbo, y se colocó cada planta inmediatamente en una bolsa de polietileno rotulada, dado que se conoce que la desecación del bulbo es un factor importante que puede afectar la supervivencia de las plantas (Salazar *et al.*, 2019). Todos los bulbos trasplantados eran turgentes y presentaban en la mayoría de los casos un incipiente desarrollo de hojas. En el laboratorio cada planta se pesó (bulbo con hojas), y se registró el número de hojas en desarrollo y su longitud, antes de su plantación en el contenedor experimental. Se estimó el peso de los bulbos rescatados, restando al peso de la planta total, el peso de las hojas. Se midieron y pesaron 43 hojas sueltas

para no dañar las plantas. El contenedor se preparó con 60 cm de sustrato original del área degradada, se ubicó en similares condiciones al hábitat natural, en un área con pleno sol y sin riego artificial, a fin de evaluar la supervivencia de las plantas y monitorear las distintas etapas fenológicas. Los bulbos se plantaron a una profundidad similar a la registrada en su ambiente natural (aproximadamente 15 cm) y los individuos se marcaron para realizar el monitoreo de cada ejemplar. La supervivencia temprana de la parte aérea de la planta o estado vital de las plantas se evaluó a los 60 días del trasplante. Se consideró el estado vital de las hojas, como también del escapeo floral de la parte aérea, dado que es frecuente encontrar en el campo plantas con el escapeo floral pero sin hojas (Fig. 3). Los individuos se clasificaron como: 1) vivo, aquel con hojas verdes, y desarrollo o no de escapeo floral, sin hojas o con hojas secas, pero con desarrollo de escapeo floral; 2) muerto, aquel sin hojas o con hojas secas y sin escapeo floral. Se registró el número de plantas que desarrollaron flores, y se calculó el desarrollo de estructuras reproductivas como una proporción de las plantas vivas.

Las especies tanto del área degradada como del área de referencia se reunieron en grupos funcionales en base al ciclo y forma de vida: hierbas y gramíneas anuales, hierbas y gramíneas perennes, y subarbustos, arbustos y árboles. Incluimos a *A.*



Fig. 3. Escapeo floral sin hojas de *Zephyranthes gilliesiana*. Escala= 11,4 cm.

splendens en el grupo funcional subarbusto, debido a su carácter de leñosa. El número de individuos, la frecuencia (porcentaje de parcelas en las que está presente la especie), la supervivencia de la parte aérea de *Z. gilliesiana* en relación al peso del bulbo, la riqueza promedio total y de especies nativas, y las coberturas totales en el área degradada y en el área de referencia se analizaron con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (MW). Se utilizó la prueba t-Student para dos muestras para analizar la riqueza promedio de exóticas (Fridley *et al.*, 2011).

El peso del bulbo (g) al momento de recolección de las plantas cuya parte aérea sobrevivió a los 60 días y de las plantas cuya parte aérea murió se asignó a una de las siguientes seis clases de peso: 0-20; 20-40; 40-60; 60-80; 80-100 y 100-120. La comparación entre clases de cada categoría de planta se analizó con una prueba de chi-cuadrado (McHugh, 2013).

RESULTADOS

Características de la vegetación en el área degradada y en el área de referencia

En el área degradada la riqueza total (30) fue menor que en el área de referencia (53). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la riqueza promedio por parcela (área degradada: $3,6 \pm 1,8$; área de referencia: $4,2 \pm 1,7$ ($U = 375$, $P > 0,05$)). La riqueza total de especies exóticas en el área degradada (13) y promedio por parcela ($2,2 \pm 1,6$) fueron mayores que en el área de referencia (riqueza total: 6, riqueza promedio: $0,9 \pm 0,8$ ($t_{25,48} = 3,5$, $P < 0,01$), mientras que la riqueza total y promedio de especies nativas fueron mayores en el área de referencia (riqueza total: 27, riqueza promedio: $3,2 \pm 1,8$) que en el área degradada (riqueza total: 6, riqueza promedio $1,4 \pm 0,6$) ($U = 542$, $P < 0,001$). La cobertura total en el área degradada fue cuatro veces menor que en el área de referencia ($52,7 \pm 23,6$ % versus $11,8 \pm 12,6$ %, $U = 560$, $P < 0,001$). Las hierbas y gramíneas anuales fue el grupo que contribuyó con la mayor cobertura (7,6 %) en el área degradada, representada principalmente por la exótica *Brasica nigra* (L.) W.D.J. Koch, mientras que en el área de referencia fueron los arbustos y árboles (35,9 %), representados principalmente por *Adesmia boronioides* Hook. f. y *Azorella prolifera* (Tabla 1).

Tabla 1. Frecuencia (porcentaje de parcelas) y cobertura (%) de las especies registradas en el área degradada y de referencia. Las especies se agruparon en grupos funcionales y se indicó la familia. *presencia de la especie fuera del cuadro de muestreo. **especie exótica. NI: No identificada.

Especies	Familia	Frecuencia (%)		Cobertura (%)	
		Degradada	Referencia	Degradada	Referencia
Hierbas y gramíneas anuales					
<i>Brassica nigra</i> (L.) W.D.J. Koch **	Brassicaceae	28	4	2,4 (7,7)	0,1 (0,5)
<i>Bromus rigidus</i> Roth**	Poaceae	32		1,5 (3,4)	
<i>Bromus tectorum</i> L.**	Poaceae	24		0,1 (0,2)	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> L. **	Brassicaceae	4	*	0,1 (0,5)	
<i>Carduus nutans</i> L.**	Asteraceae	28	20	1 (2,6)	1,7 (7,5)
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC. **	Brassicaceae	20		0,1 (0,2)	
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. ex Aiton**	Geraniaceae	28	*	1,7 (4,1)	
<i>Holcus lanatus</i> L. **	Poaceae		*		
<i>Microsteris gracilis</i> (Hook.) Greene	Polemoniaceae	*	*		
<i>Oenothera odorata</i> Jacq.	Onagraceae	16	*	0,7 (2,5)	
<i>Tragopogon dubius</i> Scop. **	Asteraceae	*	4		0,02 (0,1)
Total cobertura hierbas y gramíneas anuales				7,6	1,8
Hierbas y gramíneas perennes					
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae		12		0,6 (2,5)
<i>Adesmia corymbosa</i> Clos	Fabaceae		4		0,5 (2,5)
<i>Anemone multifida</i> Poir. **	Ranunculaceae		8		0,6 (2,5)
<i>Astragalus cruckshanksii</i> (Hook. & Arn.) Griseb.	Fabaceae	4	4	0,1 (0,5)	1,5 (7,5)
<i>Calceolaria polyrhiza</i> Cav.	Calceolariaceae	*	8		0,2 (0,7)
<i>Cerastium arvense</i> L. **			*		
<i>Chloraea alpina</i> Poepp.	Orchidaceae	4	8	0,1 (0,5)	1,3 (4,6)
<i>Dactylis glomerata</i> L. **	Poaceae	*			
<i>Eringium paniculatum</i> Cav. & Dombey ex F. Delaroche	Apiaceae		*		
<i>Euphorbia collina</i> Phil.	Euphorbiaceae	4	4	0,1 (0,5)	0,1 (0,5)
<i>Festuca pallescens</i> (St.Yves) Parodi	Poaceae		24		3,4 (8,7)
<i>Geranium magellanicum</i> Hook. f.	Geraniaceae		*		
<i>Hordeum comosum</i> J. Presl	Poaceae		*		
<i>Hordeum murinum</i> L. **	Poaceae	*			
<i>Hypochaeris radicata</i> L. **	Asteraceae	16	*	0,2 (0,7)	
<i>Mutisia decurrens</i> Cav.	Asteraceae		8		2 (7,8)
<i>Mutisia oligodon</i> Poepp. & Endl.	Asteraceae		*		
<i>Olsynium junceum</i> (E. Mey. ex J. Presl.) Goldbatt	Iridaceae	8	4	0,04 (0,1)	0,1 (0,5)

Especies	Familia	Frecuencia (%)		Cobertura (%)		
		Degradada	Referencia	Degradada	Referencia	
<i>Plantago lanceolata</i> L.**	Plantaginaceae	20	12	0,1 (0,2)	0,3 (0,8)	
<i>Fragaria chilensis</i> (L.) Duchesne ex Weston	Rosaceae		8		0,9 (4)	
<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Shoepfiaceae		8		0,5 (2,5)	
<i>Ranunculus repens</i> L.**	Ranunculaceae	*				
<i>Rumex acetosella</i> L.**	Polygonaceae	8	36	0,6 (2,5)	1,7 (4,1)	
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.**	Asteraceae	4	*	0,1 (0,5)		
<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub	Amaryllidaceae	4	4	0,02 (0,1)	0,02 (0,1)	
<i>Valeriana carnosa</i> Sm.	Caprifoliaceae		4		0,5 (2,5)	
<i>Viola maculata</i> Cav.	Violaceae		*			
<i>Zephyranthes gilliesiana</i> (Herb.) Nic. García	Amaryllidaceae	92	12	2,4 (3,2)	0,2 (0,7)	
Total cobertura hierbas y gramíneas perennes					3,7	14,4
Subarbustos, arbustos y árboles						
<i>Acaena splendens</i> Hook. & Arn.	Rosaceae	8	40	0,2 (0,7)	5,5 (9,8)	
<i>Adesmia boronioides</i> Hook. f.	Fabaceae		36		7,8 (14,1)	
<i>Anarthrophyllum subandinum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Hieron.	Fabaceae		4		1,5 (7,5)	
<i>Azorella prolifera</i> (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas	Apiaceae	*	32		7,6 (16,9)	
<i>Baccharis linearis</i> (Ruiz et Pav.) Pers.	Asteraceae		4		0,02 (0,1)	
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	*	8		0,6 (2,5)	
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst.	Berberidaceae	*	28		4 (8,9)	
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link**	Fabaceae	4	4	0,02 (0,1)	0,5 (2,5)	
<i>Diostea juncea</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Miers	Verbenaceae		*			
<i>Discaria articulata</i> (Phil.) Miers	Rhamnaceae		20		3,7 (10,7)	
<i>Embothrium coccineum</i> J.R. Forst. & G. Forst.	Proteaceae		*			
<i>Fabiana imbricata</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae		*			
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels ex J.F. Macbr.	Proteaceae		*			
<i>Maytenus boaria</i> Molina	Celastraceae		4		0,1 (0,5)	
<i>Maytenus chubutensis</i> (Speg.) Lourteig, O'Donell & Sleumer	Celastraceae		*			
<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loud	Pinaceae		*			
<i>Rosa rubiginosa</i> L.**	Rosaceae	4	12	0,1 (0,5)	2,4 (8,3)	
<i>Schinus patagonica</i> (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera	Anarcadiaceae		8		0,6 (2,5)	
<i>Senecio filaginoides</i> DC.	Asteraceae		8		1,6 (7,5)	
Total subarbustos, arbustos y árboles					0,3	35,9
Gramínea NI	Poaceae		16		0,6 (2,5)	
Total cobertura					11,8 (12,6)	52,7 (23,6)

Frecuencia, densidad y cobertura de Zephyranthes gilliesiana

Zephyranthes gilliesiana fue la especie más frecuente en el área degradada (92%) (Tabla 1). En el área de referencia las especies más frecuentes fueron el subarbusto *Acaena splendens*, y los arbustos *Adesmia boronioides* y *Azorella prolifera* (entre 32-40%), mientras que *Z. gilliesiana* se encontró en un 12 % (Tabla 1). La densidad de plantas de *Z. gilliesiana* en el área degradada fue 8 veces mayor que en el área de referencia ($1,6 \pm 1 \text{ m}^{-2}$ versus $0,2 \pm 0,6 \text{ m}^{-2}$, $U = 66$, $P < 0,05$). La cobertura de *Z. gilliesiana* fue mayor en el área degradada que en el área de referencia ($U = 62$, $P < 0,001$) (Tabla 1).

Supervivencia temprana de Zephyranthes gilliesiana

Los bulbos de las plantas rescatadas estuvieron

ubicados a una profundidad promedio de $15,5 \pm 0,7$ cm, y pesaron en promedio $31,6 \pm 3,8$ g. La supervivencia temprana de la parte aérea a los 60 días del trasplante fue del 47%. Las plantas que presentaron la parte aérea viva a los 60 días, tuvieron bulbos más pesados ($38,9 \pm 8,8$) al momento de la recolección, que aquellas plantas con la parte aérea muerta ($25,2 \pm 1,4$) ($U = 299$, $P = 0,02$). Las clases de peso de bulbo fueron diferentes entre plantas con parte aérea viva y plantas con parte aérea muerta ($X^2 = 11,8$; $P = 0,04$; Fig. 4). Las plantas con la parte aérea viva presentaron mayor porcentaje de bulbos en las clases 40-60 y 100-120, mientras que las plantas con la parte aérea muerta en las clases 0-20 y 80-100 (Fig. 4). El 25% de las plantas cuya parte aérea sobrevivió desarrolló estructuras reproductivas.

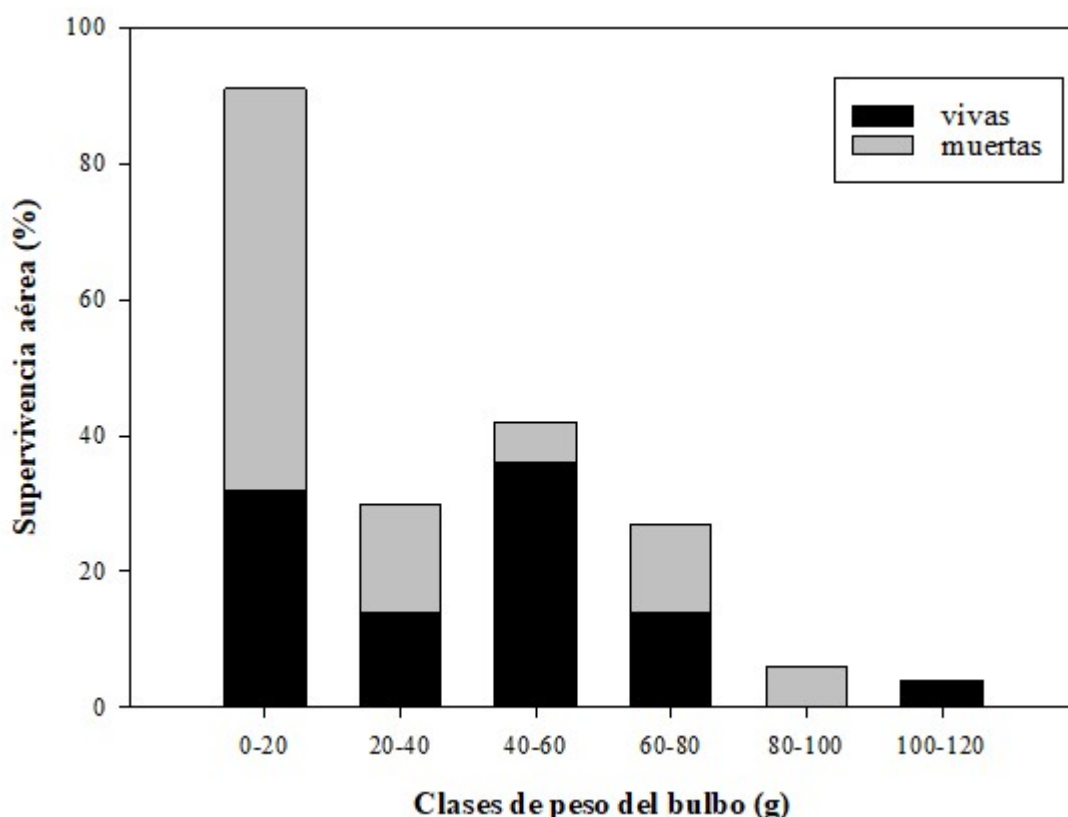


Fig. 4. Supervivencia de la parte aérea de las plantas de *Z. gilliesiana* a los 60 días respecto al peso del bulbo previo al trasplante. El peso del bulbo se repartió en clases. Datos Primarios de investigación: <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/197552>

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el área degradada de este estudio, la frecuencia, cobertura y la densidad de plantas de *Z. gilliesiana* fue mayor que en el área de referencia, lo que pudo deberse a la liberación de los recursos como espacio y luz, así como la reducción de la competencia debido a la remoción de la vegetación. Esta especie se ha encontrado con alta frecuencia en ambientes de estepa postfuego y post caída de cenizas volcánicas (Ghermandi *et al.*, 2004; Ghermandi *et al.*, 2015). Nuestros resultados coinciden con los hábitats documentados para la especie, donde se menciona que crece en ambientes de estepa, con una superficie de suelo desnudo superior al 20% e inferior al 60% (SIB, 2022). La mayor disponibilidad de recursos no solo favoreció el crecimiento de *Z. gilliesiana*, sino la colonización de hierbas anuales oportunistas, en su mayoría exóticas, aumentando la riqueza total de exóticas en el área intervenida. La propagación de exóticas es frecuente en ambientes alterados modificando la relación de riqueza de nativas y exóticas (Richardson *et al.*, 2000).

El momento óptimo para la recolección de bulbos sería en la primavera, con la aparición de las primeras hojas de la especie (Noguera Serrano *et al.*, 2017). La profundidad del bulbo en campo de *Z. gilliesiana* registrado en este trabajo (15 cm) coincide con la registrada para otras especies de la subfamilia. Letelier y Cabello (2013) destacan que el género presenta un bulbo por lo general asentado profundamente en el suelo, y en *Zephyranthes laeta* (Phil.) Nic. García la profundidad del bulbo al ser extraído fue en promedio de 14,9 cm, con valores máximos de 19,3 y mínimos de 10,3 cm. La ubicación profunda de los bulbos de *Z. gilliesiana* en este trabajo, evitó su remoción con los movimientos de suelo producidos en el área, permitiendo su rescate, aunque aquellos bulbos enterrados más superficialmente pudieron haber sido removidos.

Las geófitas ornamentales se encuentran amenazadas a nivel mundial por varios factores entre ellos el cambio climático, sobrepastoreo en los hábitats naturales, cosecha ilegal de bulbos y flores, expansión urbana y construcción de caminos (Hadas, 2009; Hesami *et al.*, 2018; Nazari, 2019) y es por ello que urge el diseño de medidas de conservación (Hoffman *et al.*, 1998; Ravenna *et al.*, 1998). Consecuentemente, las geófitas son objeto habitual

de iniciativas de rescate, que muchas veces incluyen la traslocación, es decir se identifican, extraen y reubican en áreas donde pueden persistir en el paisaje local (McCulloch, 2022). En el sitio de estudio, las condiciones de hábitat cambiaron por el movimiento de suelo abriendo una ventana de oportunidad para la aparición de *Z. gilliesiana*, cuyo profundo bulbo no fue removido. Sin embargo, dicha oportunidad de colonizar y permanecer es efímera dado el propósito a desarrollar en el área.

Considerando el bulbo como órgano de reserva de la planta, la supervivencia temprana de la planta respondió al peso del bulbo, evidenciando mayor supervivencia y desarrollo de estructuras reproductivas para los bulbos más pesados. Se conoce que en otras amarilidáceas la multiplicación vegetativa por bulbos es muy baja y que deben desarrollarse procedimientos apropiados para la conservación *ex situ*, como por ejemplo en bancos de germoplasma (Muñoz *et al.*, 2009). Si bien existen estudios en propagación agámica y reproducción sexual para *Z. gilliesiana* en la provincia de San Juan (Noguera Serrano *et al.*, 2017), constituye un desafío evaluar dichas técnicas a nivel local con poblaciones de la estepa para mantener y reproducir el germoplasma local. Por otro lado, muchas de estas geófitas tienen flores atractivas (Hoffmann, 1989) y el conocimiento de su biología es útil para su cultivo. Para algunas especies de la familia (ej. *Zephyranthes bifida* (Herb.) Nic. García & Meerow) se propone el cultivo en xerojardinería, con bajo requerimiento hídrico y nutricional que las hace aptas para jardines con un uso racional del agua, aspecto importante a fin de mitigar los efectos del cambio climático. Sin embargo, es esencial el desarrollo de protocolos de domesticación, propagación y mejoramiento genético (Facciuto *et al.*, 2021).

Es importante mencionar que las iniciativas de conservación *ex situ*, no pueden significar, en ningún caso, disminuir o reemplazar los esfuerzos por conservar *in situ*, dado que esta última, conserva la diversidad genética, las interrelaciones y los procesos ecológicos y evolutivos, siendo por lo tanto ambas complementarias (León-Lobos *et al.*, 2003).

La problemática ambiental de las urbanizaciones es un tema de creciente interés, en que científicos, técnicos y la población en general deberían trabajar conjuntamente tanto en aspectos de investigación aplicada, como también participar en actividades de planificación urbana y de divulgación (Rovere *et*

al., 2017). Asimismo es un desafío, la conservación y/o enriquecimiento de la flora urbana con especies nativas, a fin de favorecer la conservación de biodiversidad en las ciudades y hacerlas resilientes al cambio climático (Rovere, 2022) y promover el rescate de especies nativas. La Carta orgánica de la Municipalidad de S. C. de Bariloche (2007), instrumento fundamental en la constitución político-legal de la ciudad de Bariloche, menciona la responsabilidad indelegable e irrenunciable de la municipalidad de instrumentar las acciones a fin de “Preservar la flora y la fauna autóctonas, la biodiversidad, los ecosistemas naturales y el suelo orgánico”. Sin embargo, muchas veces las evaluaciones ambientales de los proyectos de desarrollo se enfocan en la flora arbórea. Este estudio permitió generar conocimiento y documentar que es posible el rescate de *Z. gilliesiana*, a fin de que pueda relocalizarse en otro lugar, para conservar la especie como así también su inclusión en proyectos de restauración ecológica. Finalmente, consideramos que es importante documentar el rescate de esta especie bulbosa, tanto para conservar el germoplasma nativo, como así también para generar protocolos para el rescate de otras geófitas nativas.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores han realizado conjuntamente y a partes iguales la colecta de datos, su interpretación y redacción del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

A Patricia Martínez por su asistencia, y al personal de la Municipalidad de S. C. de Bariloche por la información brindada. Esta investigación fue apoyada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET).

DATOS PRIMARIOS DE INVESTIGACIÓN

Se encuentran disponibles en el repositorio institucional del CONICET, <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/197552>

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, M. C., M. L. ALCARAZ, R. L. SCARAMUZZINO & V. T. MANFREDA. 2021. Fisiología de la germinación de *Rodophiala bifida*. *FAVE. Secc. Cienc. Agrar.* 20: 159-173. <https://doi.org/10.14409/fa.v20i1.10256>.
- BAEZA, C., E. RUIZ, F. ALMENDRAS & P. PEÑAILILLO. 2012. Estudio comparativo del cariotipo en especies de *Miltinea* Ravenna, *Phycella* Lindl. y *Rhodophiala* C. Presl (Amaryllidaceae) de Chile. *Rev. Fac. Cienc. Agrar., Univ. Nac. Cuyo* 44: 193-205.
- BASTIDA, J., S. BERKOV, L. TORRAS, N. B. PIGNI, ... & F. VILADOMAT. 2011. Chemical and biological aspects of Amaryllidaceae alkaloids. In: MUÑOZ-TORRERO, D. (ed.), *Recent Advances in Pharmaceutical Sciences*, pp. 65-100. Transworld Research Network, Kerala.
- BARTHÉLÉMY, D., C. BRION & J. PUNTIERI. 2008. *Plantas de la Patagonia*. Vásquez Mazzini, Buenos Aires.
- CANDIA, R. & A. DALMASSO. 1995. Dieta del guanaco (*Lama guanicoe*) y productividad del pastizal en la reserva la Payunia (Mendoza Argentina). *Multequina* 4: 5-15.
- CANTERO, J. J., C. O. NÚÑEZ, G. L. BERNARDELLO, G. L. MARIOICON, ... & L. ARIZA ESPINAR. 2019. *Las plantas de importancia económica en Argentina*. Editorial UniRío, Córdoba.
- CARTA ORGÁNICA MUNICIPAL DE SAN CARLOS DE BARILOCHE. 2009. [online]. Disponible en: <https://magistraturarn.org.ar/wp-content/uploads/2014/04/San-Carlos-de-Bariloche.pdf> [Acceso: 1 marzo 2023].
- CHALCOFF, V. R., M. A. AIZEN & L. GALETTO. 2006. Nectar concentration and composition of 26 species from the Temperate Forest of South America. *Ann. Bot.* 97: 413-421. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj043>
- DELUCCHI, G. & J. HURRELL. 2009. *Amaryllis*. In: HURRELL, J. A. (ed.), *Flora Rioplatense* 3(4). pp. 93-97. Editorial LOLA, CABA.
- EZCURRA, C. & C. BRION. 2005. *Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de la Flora Vasculare del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina*. Universidad Nacional del Comahue-Red Latinoamericana de Botánica, Bariloche.
- FACCIUTO, G., A. COVIELLA & V. BUGALLO. 2021. Biología reproductiva de *Rhodophia*

- bifida* (Amaryllidaceae): aspectos de aplicación en el mejoramiento genético. *FAVE. Secc. Cienc. Agrar.* 20: 147-157. <https://doi.org/10.14409/fa.v20i1.10255>
- FERREYRA, M., C. EZCURRA & S. CLAYTON. 2020. *Flores de Alta Montaña de los Andes Patagónicos*. Editorial LOLA, CABA.
- FRIDLEY, J. D., J. P. GRIME, A. P. ASKEW, B. MOSER & C. J. STEVENS. 2011. Soil heterogeneity buffers community response to climate change in species-rich grassland. *Glob. Chang. Biol.* 17: 2002-2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02347.x>
- GARCÍA, N., A. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. OLIVEIRA, ... & W. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481-498. <https://doi.org/10.1002/tax.12062>.
- GARCÍA, N. & A. W. MEEROW. 2020. Corrigendum to: García & al., Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae [in *Taxon* 68: 481-498. 2019]. *Taxon* 69: 208-209. <https://doi.org/10.1002/tax.12208>.
- GHERMANDI, L. & S. GONZALEZ. 2009. Diversity and functional groups dynamics affected by drought and fire in Patagonia grasslands. *Ecoscience* 16: 408-417. <https://doi.org/10.2980/16-3-3264>
- GHERMANDI, L. & S. GONZALEZ. 2012. Observaciones tempranas de la deposición de ceniza por la erupción volcánica del Cordón Caulle y sus consecuencias sobre la vegetación de la estepa del NO de la Patagonia. *Ecología Austral* 22: 144-149.
- GHERMANDI, L., GONZALEZ, S., J. FRANZESE & F. ODDI. 2015. Effects of volcanic ash deposition on the early recovery of gap vegetation in Northwestern Patagonian steppes. *J. Arid Environ.* 122: 154-160. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.06.020>
- GHERMANDI, L., S. GONZALEZ, M. N. LESCANO & F. ODDI. 2013. Effects of fire severity on early recovery of Patagonian steppes. *Int. J. Wildland Fire* 22: 1055-1062. <https://doi.org/10.1071/WF12198>
- GHERMANDI, L., N. GUTHMANN & D. BRAN. 2004. Early postfire succession in northwestern Patagonia grasslands. *J. Veg. Sci.* 15: 67-76. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02238.x>
- GREEN, L. & M. FERREYRA. 2012. *Flores de la estepa patagónica*. Vázquez Manzuzini Editores, Buenos Aires.
- GUTIÉRREZ, J. R. 2008. El desierto florido en la región de atacama. In: SQUEO, F. A., J. R. ARANCIO & J. R. GUTIERREZ (eds.), *Libro rojo de la flora nativa y de los sitios prioritarios para su conservación; región de atacama*. pp. 285-291. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.
- HADAS, R., R. KAMENETSKY & O. FRAGMAN-SAPIR. 2009. *Ex-situ* conservation of Israel's native geophytes-Source for development of new ornamental crops. *Isr. J. Plant Sci.* 57: 277-285. <https://doi.org/10.1560/IJPS.57.4.277>
- HESAMI, M., R. NADERI, M. YOOSEFZADEH-NAJAFABADI & M. MALEKI. 2018. *In vitro* culture as a powerful method for conserving Iranian ornamental geophytes. *Biotechnol.* 99: 73-81. <https://doi.org/10.5114/bta.2018.73563>
- HOFFMANN, A. E. 1989. Sinopsis taxonómica de las geófitas monocotiledóneas chilenas y su estado de conservación. In: BENOIT, I. (ed.), *Libro rojo de la flora terrestre de Chile*. pp. 147-157. CONAF, Santiago.
- HOFFMANN, A. J., F. LIBERONA & A. E. HOFFMANN. 1998. Distribution and ecology of geophytes in Chile. Conservation threats to geophytes in mediterranean-type regions. In: RUNDEL, P.W., G. MONTENEGRO & F. M. JAKSIC (eds.), *Landscape degradation and biodiversity in mediterranean-type ecosystems*, pp. 231-253. Springer, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03543-6_13
- INDEC. 1991. Censo nacional de población, hogares y viviendas 1991 [online]. Disponible en: <https://www.indec.gob.ar/indec/web/Nivel4-Tema-2-41-136> [Acceso: 1 marzo 2023].
- INDEC. 2023. Censo nacional de población, hogares y viviendas 2022: resultados provisionales [online]. Disponible en: https://www.indec.gob.ar/ftp/cuadros/poblacion/cnphv2022_resultados_provisionales.pdf [Acceso: 1 marzo 2023].
- JORQUERA-JARAMILLO, C., J. M. ALONSO VEGA, J. ABURTO, K. MARTÍNEZ-TILLERÍA, ... & F. A. SQUEO. 2012. Conservación de la biodiversidad en Chile: Nuevos desafíos y oportunidades en ecosistemas terrestres y marinos costeros. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 85: 267-280. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000300002>
- LAGUNA, E. 2014. Experiencias de restauración de hábitats en la Comunidad Valenciana [online]. Disponible en: <https://docplayer.es/134353358-Simposio-experiencias-de-restauracion-de-habitats-y-conservacion-de-la-biodiversidad.html> [Acceso: 12 octubre 2022].
- LEÓN-LOBOS, P., M. WAY, H. PRITCHARD, A. MOREIRA-MUÑOZ, ... & F. CASADO. 2003.

- Conservación *ex situ* de la flora de Chile en banco de semillas. *Chloris Chilensis* 6(1).
- LETELIER, P. & A. CABELLO. 2013. Descripción de bulbos y hojas de *Rhodophiala tiltilensis* (Traub & Moldenke) Traub, y propagación vegetativa. *Rev. Chagual* 11: 72-78.
- MARGUTTI, L., E. RAFFAELE & E. H. RAPOPORT. 1996. Bariloche alguno de sus problemas ambientales. *Rev. Soc. Nat. Andino Patagónica* 1: 3-27.
- MCCULLOCH, D. 2012. Braklaagte Solar PV facility plant rescue and protection plan. *African J. Bot.* 79: 148-158.
- MCHUGH, M. L. 2013. The chi-square test of independence. *Biochem. Medica* 23: 143-149. <https://doi.org/10.11613/BM.2013.018>
- MCKINNEY, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* 127: 247-260. <https://doi:10.1016/j.biocon.2005.09.005>.
- MUÑOZ, M., P. SEEMANN, G. JARA & R. RIEGEL. 2009. Influence of vessel type, physical state of medium and temporary immersion on the micropropagation of three *Rhodophiala* species. *Chil. J. Agric. Res.* 69: 581-587. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392009000400014>
- NAZARI, F. 2019. Propagation of endemic and endangered *Sternbergia lutea* with a high ornamental value by bulb chipping and plant growth regulators. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*, 18: 123-131.
- NEWTON, A. C. 2007. *Forest ecology and conservation. A handbook of techniques*. University Press, Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198567448.001.0001>
- NOGUERASERRANO, S. P., J. D. ZARAGOZAPUCHOL & G. E. FERESIN. 2017. Estudio para la propagación (agámica y sexual) de *Rhodophiala mendocina* (Phil.) Ravenna. *Rev. Horticultura Argentina* 36: 6-18.
- PATAKI, D. E. 2015. Grand challenges in urban ecology. *Front. Ecol. Evol.* 3, 57. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00057>
- PEREYRA, F., J. ALBERTONI, C. BRÉARD, S. CAVALIARO, ... & C. WILSON, C. 2005. Estudio Geo científico aplicado al Ordenamiento Territorial: S. C. de Bariloche. SEGEMAR. *An. Inst. Geol. y Rec. Min.* 42: 1-140.
- PlanEAR. 2008. *Rhodophiala mendocina* (Phil.) Ravenna [online]. Disponible en: planear.org/index.php?item=especie&accion=ver_ficha&id=30165 [Acceso: 12 diciembre 2022].
- RAUNKIAER, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford.
- RAVENNA, P.F. 1969. Amaryllidaceae. En: CORREA, M. N. (ed.), *Flora Patagónica. Parte II*, pp. 152-164. INTA, Buenos Aires.
- RAVENNA, P., S. TEILLIER, J. MACAYA, R. RODRÍGUEZ & O. ZÖLLNER. 1998. Categorías de conservación de las plantas bulbosas nativas de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* 47: 47-68.
- RICHARDSON, D. M., P. PYSEK, M. REJMÁNEX, M. G. BARBOUR, ... & C. J. WEST. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6: 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- ROVERE, A. E. 2022. Los canteros urbanos como parte del paisaje biocultural de Bariloche (Argentina): riqueza de especies y decisiones de manejo. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 1-14. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n3.37477>.
- ROVERE, A. E. & S. MOLARES. 2012. Una estrategia inter-jurisdiccional para el control de especies ornamentales invasoras. *Eco sociedad 2012: bosque, ruralidad y urbanismo* 256-263.
- ROVERE, A. E., S. MOLARES & A. H. LADIO. 2013. Plantas utilizadas en cercos vivos de ciudades patagónicas: aportes de la etnobotánica para la conservación. *Ecología Austral* 23: 165-173. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.3.0.1171>
- ROVERE, A. E., S. MOLARES, G. CHICHIZOLA, M. RIAT & L. RONCALLO. 2017. Diferentes enfoques de conservación y restauración en el éjido de San Carlos de Bariloche. *III Congreso Argentino de Ecología de Paisaje*: 90-94.
- ROVERE, A. E., M. STECCONI, P. MARTÍNEZ, M. FERREYRA & G. CHICHIZOLA. 2019. Senderos de conservación de nativas en el este de Bariloche. *Desde la Patagonia, difundiendo saberes* 16: 2-9.
- SALAZAR, C., F. LANDEROS, E. BUSTOS, P. BRAVO, C. PÉREZ, ... & M. URIBE. 2019. Propagation and bulblet enhancement of *Rhodophiala pratensis* from seeds germinated *in vitro*. *Cienc. Inv. Agr.* 46: 12-22. <http://dx.doi.org/10.7764/rcia.v46i1.1847>.
- SIB. 2022. Sistema de Información de Biodiversidad [online]. Disponible en: <https://sib.gob.ar/especies/rhodophiala-mendocina> [Acceso: 12 diciembre 2022].
- VILLAMIL, C.B. & D. TESTONI. 2012. *La flora del Parque Nacional Laguna Blanca*. Patagonia Argentina. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.



RIQUEZA DE ESPECIES Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LA SUBTRIBU HIPPEASTRINAE (AMARYLLIDACEAE) EN MÉXICO

SPECIES RICHNESS AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE SUBTRIBE HIPPEASTRINAE (AMARYLLIDACEAE) IN MEXICO

Christian Valdes-Ibarra¹, Guadalupe Munguía-Lino^{2,3*} & Aarón Rodríguez^{1,2}

1. Herbario Luz María Villarreal de Puga, Instituto de Botánica (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México
2. Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México
3. Cátedras CONACYT-Universidad de Guadalajara, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

*gmlinno@gmail.com

Citar este artículo

VALDES-IBARRA, C., G. MUNGUÍA-LINO & A. RODRÍGUEZ. 2023. Riqueza de especies y distribución geográfica de la subtribu Hippeastrinae (Amaryllidaceae) en México. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 329-353.


DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.39719>


Recibido: 16 Dic 2022

Aceptado: 5 May 2023

Publicado en línea: 30 Jul 2023

Publicado en impreto: 30 Sep 2023

Editores: Agostina B. Sassone 

& Nicolás García Berguecio 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: Hippeastrinae originated in South America and then migrated to North America. Mexico represents a center of diversity of the group and the Mexican Transition Zone concentrates the highest species richness. The aims of this work were to estimate the species richness of Hippeastrinae in Mexico, to analyze the geographic distribution and to identify areas of richness.

M&M: A database was created from herbarium specimens, electronic resources, and literature. Using geographic information systems, we estimated the species richness and distribution by state, region and biogeographic province; vegetation type, latitude, longitude and elevation. Additionally, the species richness was analyzed using a grid cell of 50 × 50 km².

Results: Forty-five species of Hippeastrinae occur in Mexico. The database integrated 1359 georeferenced records. Hippeastrinae was recorded in 31 states, in all regions, biogeographic provinces and vegetation types. It occurs from 15.9 to 31.8° latitude, from 88.2 to 118.3° longitude and from 0 to 3508 m a.s.l. San Luis Potosí had the greatest species richness and endemism. The Neotropical region host the largest number of species. The Sierra Madre Oriental province harbors the greatest species richness and the richest cells. The group resulted particularly diverse in coniferous and oak forest, xeric shrubland and agriculture-aquaculture farmland.

Conclusions: Hippeastrinae exhibit a modern neotropical pattern of richness and distribution. The species richness and endemism were concentrated in the Neotropical region and the Mexican Transition Zone. The Sierra Madre Oriental is a center of diversity of the group.

KEY WORDS

Biogeography, geographic information system, Sierra Madre Oriental, *Sprekelia*, *Zephyranthes*.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Hippeastrinae se originó en Sudamérica y después migró a Norteamérica. México representa uno de sus centros de diversidad y la Zona de Transición Mexicana concentra la mayor riqueza. Los objetivos de este trabajo fueron estimar la riqueza de Hippeastrinae en México, analizar su distribución geográfica e identificar las áreas de riqueza.

M&M: Se elaboró una base de datos a partir de ejemplares de herbario, recursos electrónicos y literatura. Con el uso de sistemas de información geográfica estimamos la riqueza de especies y distribución por estado, región y provincia biogeográfica, tipo de vegetación, latitud, longitud y elevación. Adicionalmente, la riqueza de especies fue estimada en celdas de 50 × 50 km².

Resultados: Cuarenta y cinco especies de Hippeastrinae ocurren en México. La base de datos integró 1359 registros georeferenciados. Hippeastrinae se encontró en 31 estados, en todas las regiones, provincias biogeográficas y tipos de vegetación. Prospera en 15,9-31,8° de latitud, 88,2-118,3° de longitud y de 0 a 3508 m s.n.m. San Luis Potosí tuvo la mayor riqueza y endemismo. La región Neotropical presenta la mayor cantidad de especies. La Sierra Madre Oriental alberga la mayor riqueza de especies y las celdas más ricas. El grupo resultó diverso en el bosque de coníferas y encino, el matorral xerófilo y las zonas agrícola-acuícola.

Conclusiones: Hippeastrinae presenta el patrón de distribución y riqueza neotropical moderno. La riqueza y endemismo está en la región Neotropical y la Zona de Transición Mexicana. La Sierra Madre Oriental representa un centro de diversidad del grupo.

PALABRAS CLAVE

Biogeografía, Sierra Madre Oriental, sistemas de información geográfica, *Sprekelia*, *Zephyranthes*.

INTRODUCCIÓN

La tribu Hippeastreae (Amaryllidaceae) es un grupo monofilético integrado por 10-13 géneros y aproximadamente 180 especies (Meerow *et al.*, 1999, 2000; Meerow, 2010; García *et al.*, 2014). La sinapomorfía que caracteriza a la tribu es la presencia de escapos florales huecos. El reconocimiento genérico y las relaciones filogenéticas de Hippeastreae están sujetas a discusión. Con base en secuencias de ADN de cloroplasto y nrITS, los resultados de García *et al.* (2014, 2017) constituyen la evidencia más robusta sobre la historia evolutiva de Hippeastreae. La tribu se divide en las subtribus Traubiinae e Hippeastrinae. En Traubiinae, el número básico de cromosomas es $x = 8$, e incluye a los géneros *Traubia* Moldenke, *Paposa* Nic. García, *Rhodolirium* Phil. y *Phycella* Lindl. (García *et al.*, 2019a), mientras que Hippeastrinae tiene valores de $x = 6, 7, 9, 10$ y 11 . De acuerdo con los autores, en Hippeastrinae, la evolución reticulada por hibridación dominó el inicio de su radiación (García *et al.*, 2014; García *et al.*, 2017). García *et al.* (2019a) basados en inferencias filogenéticas, datos morfológicos y citogenéticos, proponen que la subtribu Hippeastrinae incluye a los géneros *Hippeastrum* Herb. y *Zephyranthes* Herb. A su vez, dividen a *Zephyranthes* en cinco subgéneros para incluir a *Haylockia* Herb., *Habranthus* Herb., *Sprekelia* Heist., *Eithea* Ravenna y *Myostemma* Salisb. (*Rhodophiala* C. Presl). El subgénero *Zephyranthes* incluye a todas las especies mexicanas de *Zephyranthes* y a *Sprekelia formosissima* (L.) Herb. (García *et al.*, 2019a, b).

Hippeastreae tiene su principal centro de riqueza en América del Sur, pero en México se concentra la mayor riqueza de *Zephyranthes*, destacando también la proporción de endemismos (64,7%; García-Mendoza *et al.*, 1994; Espejo-Serna, 2012). Espejo-Serna & López-Ferrari (1993) enlistaron nueve géneros y 98 especies nativas de Amaryllidaceae para México. Por otra parte, Villaseñor (2016) registró 10 géneros y 113 especies, de las cuales 46 están dentro de Hippeastrinae. *Zephyranthes* crece desde el sureste de Estados Unidos hasta Argentina, incluyendo las Antillas (Meerow & Snijman, 1998; García *et al.*, 2014). Meerow *et al.* (2000) sugieren que el clado conformado por los *Zephyranthes* mexicanos y del suroeste de Estados Unidos habría migrado desde Sudamérica a través del istmo de

Panamá, su distribución es un claro ejemplo de la dispersión en sentido sur a norte de América. Por el contrario, los taxones miembros del clado de los *Zephyranthes* del sureste de Estados Unidos habría llegado a esa zona a través de las Antillas. Los estudios biogeográficos de las Hippeastreae mexicanas son escasos. Cuéllar-Martínez & Sosa (2016) y Sosa & Loera (2017) estudiaron la riqueza de especies y endemismo de las monocotiledóneas geófitas en México. Por su parte, Rodríguez *et al.* (2018) abordaron la riqueza, distribución y endemismo de diversos grupos de angiospermas mexicanas, entre los que se incluye *Sprekelia* y *Zephyranthes*.

México se localiza en el límite de las regiones Neártica y Neotropical (Wallace, 1876). Según Wallace, la Subregión Mexicana representa una zona de transición, la cual resulta del contacto e intercambio de elementos bióticos entre dos regiones. Con base en la distribución de insectos, Halffter (1976) acuñó el término Zona de Transición Mexicana y Morrone (2010) propuso su integración con cinco provincias biogeográficas: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y Tierras Altas de Chiapas. A su vez, la región Neártica está formada por las provincias Californiana, Baja California, Sonora, Desierto Chihuahuense y Tamaulipas. Por último, las Tierras Bajas del Pacífico, la Cuenca del Balsas, Veracruzana y la Península de Yucatán forman la región Neotropical (Morrone *et al.*, 2017). México representa un centro de diversificación de *Zephyranthes* subg. *Zephyranthes*, sin embargo, el reconocimiento de especies es difícil y el conocimiento de su distribución es escaso. Los trabajos que incluyen a sus representantes son regionales (McVaugh, 1989; Galván, 2001; López-Ferrari & Espejo-Serna, 2002; Quistián-Rangel, 2004; Carnevali *et al.*, 2010), no incluyen a todas las especies o no se ha analizado su distribución (Spencer, 1973; Espejo-Serna & López-Ferrari, 1993; Villaseñor, 2016). El número de especies de Hippeastrinae reconocidas para México es variable y la información sobre su distribución geográfica es ambigua.

De acuerdo con Vargas-Amado *et al.* (2013), el conocimiento de la distribución de las especies y las áreas con mayor riqueza es esencial para plantear estrategias de manejo y conservación de la fitodiversidad. El número de especies de plantas

vasculares registradas en México varía de 22.969 (Ulloa *et al.*, 2017) a 23.314 (Villaseñor, 2016). Su distribución es heterogénea pero concentrada a lo largo de la Zona de Transición Mexicana (Sosa & Loera, 2017; Rodríguez *et al.*, 2018; Sosa *et al.*, 2018). Las colecciones biológicas son una fuente de información para estudiar la distribución de la riqueza vegetal y reconocer sus patrones (Ponder *et al.*, 2001; Wolf & Flamenco-S., 2003). Adicionalmente, permiten evaluar el impacto de la introducción de plantas exóticas, reconocer sitios prioritarios para la preservación y evaluar el estado de conservación de las especies. Además, son importantes como punto de partida para estudios bioquímicos, ecológicos y evolutivos (Lavoie, 2013). Con estos antecedentes, predecimos la concentración de especies de Hippeastrinae en la región Neotropical y la Zona de Transición Mexicana. Los objetivos de este trabajo fueron estimar la riqueza de especies, analizar la distribución geográfica e identificar las áreas de riqueza de Hippeastrinae en México mediante la información de las colecciones biológicas y el uso de sistemas de información geográfica (SIG).

MATERIALES Y MÉTODOS

Identificación de las especies

La revisión bibliográfica permitió el conocimiento de las especies de Hippeastrinae registradas para México. En primer lugar, se consultó la lista de monocotiledóneas mexicanas (Espejo-Serna & López-Ferrari, 1993) y el catálogo de plantas vasculares mexicanas (Villaseñor, 2016). Se examinaron floras, monografías y publicaciones con descripciones nuevas (Herbert, 1825a, b; Baker, 1881, 1882; Brandege, 1889; Watson, 1890; Smith, 1895; Standley, 1929; Traub, 1941, 1963; Traub & Howard, 1970; Spencer, 1973; Greenman, 1988a, b; McVaugh, 1989; Howard, 1990, 1993, 1996a, b; Howard & Ogden, 1990; Galván, 2001; Flagg *et al.*, 2002; López-Ferrari & Espejo-Serna, 2002; Alvarado-Cárdenas & García-Mendoza, 2008; Flagg & Smith, 2009, 2010; Carnevali *et al.*, 2010; Flagg *et al.*, 2010; Spurrier *et al.*, 2015; Flagg *et al.*, 2018; Flagg *et al.*, 2019; García-Mendoza, 2021). Posteriormente, se revisó la validez de los taxones con base en Tropicos (2022) y The Plant List (2013). Se siguió

la clasificación propuesta por García *et al.* (2019a), donde las especies mexicanas de Hippeastrinae pertenecen a *Zephyranthes* subg. *Zephyranthes*. En este sentido, y de acuerdo con los resultados de dichos autores, *Sprekelia formosissima* se encuentra dentro de *Z.* subg. *Zephyranthes*. Sin embargo, la combinación a dicho género aún no se ha realizado (García *et al.*, 2019b). Por otro lado, a diferencia de las especies citadas por Villaseñor (2016), en este trabajo se excluye a *Z. chrysantha* Greenm. & C.H. Thomps., *Z. immaculata* (Traub & Clint) Nic. García & Meerow, *Z. lilacina* Liebm. y *Z. minuta* (Kunth) D. Dietr. De acuerdo con Spencer (1973), *Z. chrysantha* es sinónimo de *Z. pulchella* J.G. Sm. Por otro lado, *Z. lilacina* es un sinónimo de *Z. carinata* Herb. (Hansen *et al.*, 1997). Asimismo, *Z. verecunda* Herb. es el nombre válido de *Z. minuta* (Spencer, 1973; Espejo-Serna & López-Ferrari, 1993). Finalmente, Flagg *et al.* (2018) consideran a *Z. immaculata* como sinónimo de *Z. concolor* (Lindl.) G. Nicolson.

Base de datos

Se elaboró una base de datos a partir de la información disponible en las etiquetas que acompañan a los ejemplares de herbario. Además, se consultaron herbarios virtuales, bases de datos electrónicas y literatura. Los datos fueron agrupados en cuatro categorías: 1) datos taxonómicos: familia, género, epíteto específico, autor; 2) datos geográficos: país, estado, municipio, localidad, elevación, latitud y longitud; 3) datos ecológicos: hábitat, observaciones, fenología y fecha de colecta; 4) datos curatoriales: nombre del colector, número de colecta, determinador, acrónimo de la o las colecciones dónde se resguarda el ejemplar y los duplicados. En el caso de los registros obtenidos de revisión de literatura se incluyó la cita. La base de datos se construyó en el programa de cómputo Excel y está disponible a través del autor para correspondencia.

Se revisaron los ejemplares de 19 herbarios. Estos incluyeron a CFNL, CH, CHAPA, CICY, CIIDIR, ENCB, GBH, GH, GUADA, IBUG, IEB, MEXU, QMEX, SLPM, TEX, UAMIZ, UAT, XAL y ZEA. También se obtuvieron registros del portal de los herbarios virtuales ARIZ, K, NY y US. Las bases de datos electrónicas consultadas fueron: JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>) y Tropicos.org (2022). Del mismo modo, a través

de la base de datos de Southwest Environmental Information Network (SEINet 2022; swbiodiversity.org/seinet/) se consultaron los ejemplares de ASU, BRY, CM, COLO, DES, EIU, F, FLAS, GSW, HCIB, HNT, IND, NMC, RSA, SBBG, UCR, USF, USON, UTC y VT. Los acrónimos siguen a Thiers (continuamente actualizado).

Por último, se adicionaron registros provenientes de literatura. Se consultaron monografías (Spencer, 1973), tesis (Quistián-Rangel, 2004), floras (McVaugh, 1989; López-Ferrari & Espejo-Serna, 2002; García-Mendoza, 2021), artículos (Traub & Howard, 1970; Howard, 1990, 1993, 1996a, b; Howard & Ogden, 1990; Flagg & Smith, 2009, 2010; Carnevali *et al.*, 2010; Flagg *et al.*, 2018) y libros (Howard, 2001).

En el caso de los registros carentes de latitud, longitud y elevación, los valores fueron inferidos con la ayuda de Google Earth Pro 7.3.6 (Google, 2022). Para esta actividad se utilizó la descripción de la localidad, elevación y características del hábitat contenidos en la etiqueta. Del mismo modo, se corroboró que las coordenadas de cada registro fueran correctas con la ayuda del mapa de áreas geoestadísticas municipales (INEGI, 2012). En caso de diferir con la localidad descrita, las coordenadas se estimaron nuevamente. La base de datos fue depurada eliminando los registros incompletos, ambiguos, repetidos, no identificados o elaborados a partir de plantas cultivadas. Finalmente, la cartografía empleada y el mapa de localidades de Hippeastrinae se transformaron a una proyección Azimutal Equivalente de Lambert (latitud de origen: 21,5° N; longitud de origen: 99,5° O; datum: WGS84). Esta proyección mantiene la exactitud en las medidas de las áreas y muestra las direcciones correctas desde el punto central del mapa (Snyder, 1987; Vargas-Amado *et al.*, 2013).

Análisis de distribución geográfica

Se analizó la distribución geográfica de Hippeastrinae por estados (INEGI, 2016), regiones y provincias biogeográficas (Morrone *et al.*, 2017) y tipos de vegetación. Para el análisis por tipo de vegetación se utilizó la cartografía de usos del suelo y tipos de vegetación de INEGI (2021), modificando la clasificación con base en la propuesta de Rzedowski (1978). Asimismo, se evaluó la distribución de las especies por latitud, longitud y elevación. Los valores de latitud y longitud fueron extraídos de

los registros de la base de datos. Para la elevación se empleó un modelo digital de elevación (<http://www.worldclim.org>). Los mapas de distribución de las especies con base en estados y provincias biogeográficas fueron realizados en QGIS versión 3.22.12 (QGIS Development Team, 2022).

Los intervalos geográficos y áreas de distribución de las especies se calcularon utilizando la extensión de la presencia (EOO), el área de ocupación (AOO) y la distancia máxima entre dos puntos (MaxD). La EOO es el área contenida dentro de un polígono de menor superficie que contenga todos los sitios de presencia del taxón. Se calcula mediante el método de polígono convexo mínimo. Por el contrario, el AOO es el área dentro de la extensión de la presencia que constituye el hábitat adecuado para la especie. Se estima empleando una cuadrícula de 2 × 2 km. La MaxD reconoce la extensión del área geográfica (Willis *et al.*, 2003; Vargas-Amado *et al.*, 2013; UICN, 2017). Los valores de EOO y AOO fueron estimados con ayuda de la plataforma GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011), mientras que la MaxD se calculó con DIVA-GIS versión 7.5 (Hijmans *et al.*, 2004).

Análisis de riqueza

El número de especies de Hippeastrinae se cuantificó por estado, región y provincia biogeográfica, usos del suelo y tipos de vegetación, cuadrícula, latitud, longitud y elevación. La división política estatal se apejó a INEGI (2016). La riqueza por región y provincia biogeográfica se estimó con base en la propuesta de Morrone *et al.* (2017). Para estimar la riqueza por usos del suelo y tipos de vegetación se utilizó la cartografía de INEGI (2021) modificada con base en la clasificación de Rzedowski (1978). El tamaño de la cuadrícula se estimó conforme a lo sugerido por Willis *et al.* (2003). Este método calcula el 10% de la distancia entre los dos puntos extremos conocidos para cada taxón (MaxD). La estimación de la media aritmética del conjunto de valores indicó el tamaño de celda. El método proporciona un tamaño de cuadrícula que refleja la escala geográfica de la distribución de las especies (Bachman *et al.*, 2011). El origen de la cuadrícula es arbitrario y puede modificar los resultados. Por ello, los registros fueron asignados a las celdas utilizando el método de vecindad circular, con un radio igual al tamaño de la celda. El tamaño de la celda fue de 50 × 50 km, es decir,

un área de 2500 km². El área circular empleada para la asignación de especies a cada celda fue de 7854 km². El empleo de vecindad circular sobreestima el área en la que una especie puede ocurrir. Sin embargo, muestra patrones constantes de riqueza de especies sin importar el origen de la cuadrícula (Vargas-Amado *et al.*, 2013). El análisis fue ejecutado en el programa DIVA-GIS versión 7.5 (Hijmans *et al.*, 2004), mientras que la visualización y edición se realizó en QGIS versión 3.22.12 (QGIS Development Team, 2022). Adicionalmente, se contabilizó y graficó el número de especies por intervalo de latitud, longitud y elevación.

RESULTADOS

Identificación de las especies y base de datos

La base de datos integró 1521 registros y se reconocieron 45 especies de *Zephyranthes* subg. *Zephyranthes* para México (Fig.1, Tabla 1). Se eliminaron 162 registros donde la localidad era ambigua, el material era cultivado o no se logró identificar. En consecuencia, 1359 registros fueron analizados. El número de registros varió de uno en *Z. crociflora* T.M. Howard & Ogden, *Z. dichromantha* T.M. Howard, *Z. erubescens* S. Watson, *Z. leucantha* T.M. Howard, *Z. medinae* (L.O. Alvarado & García-Mend.) Nic. García & Meerow, *Z. moctezumae* T.M. Howard, *Z. reginae* T.M. Howard & Ogden y *Z. vittata* (T.M. Howard) Nic. García & Meerow, hasta 409 en *Sprekelia formosissima* y 221 en *Z. fosteri* Traub. El resto de las especies tuvieron entre dos y 79 registros. De los 1359 registros analizados, 986 (72,6%) fueron georreferenciados y 373 (27,4%) ya tenían una coordenada. Asimismo, 37% de los registros se concentraron en Jalisco, Querétaro, Estado de México y Oaxaca, con 160, 140, 105 y 100, respectivamente.

Análisis de distribución geográfica

En México, Hippeastrinae tuvo una distribución amplia (Tabla 1). Su presencia se registró en 31 estados, a excepción de Quintana Roo. Treinta y seis especies (80%) fueron endémicas. *Zephyranthes* mostró la distribución más amplia, con presencia en 30 estados (Fig. 2). Treinta y seis de las 45 especies (80%) tuvieron una distribución restringida a México (Fig. 2).

Seis especies tuvieron amplia distribución y 17 especies mostraron una distribución restringida (Tabla 1). *Sprekelia formosissima*, *Z. fosteri*, *Z. lindleyana* Herb., *Z. longifolia* Hemsl. y *Z. chlorosolen* (Herb.) D. Dietr. ocurrieron en 22, 17, 15, 12 y 11 entidades, respectivamente. Por el contrario, *Z. alba* Flagg, G. Lom. Sm. & García-Mend., *Z. conzattii* Greenm., *Z. crociflora*, *Z. dichromantha*, *Z. erubescens*, *Z. ita-andivi* García-Mend., Flagg & G. Lom. Sm., *Z. leucantha*, *Z. medinae*, *Z. miradorensis* (Kraenzl.) Espejo & López-Ferr., *Z. moctezumae*, *Z. morrisclintii* Traub & T.M. Howard, *Z. nymphaea* T.M. Howard & Ogden, *Z. orellanae* Carnevali, R. Duno & Tapia-Muñoz, *Z. pulchella* J.G. Sm., *Z. reginae*, *Z. tepicensis* (Greenm. ex Flagg & G.Lom. Sm.) Flagg & G.Lom. Sm. y *Z. vittata* fueron registradas en un solo estado. El resto de las especies se registraron entre dos y 10 estados (Tabla 1, Fig. 2).

Hippeastrinae fue registrada en todas las regiones y provincias biogeográficas (Tabla 1). Catorce provincias mostraron la distribución de *Zephyranthes* (Fig. 2). Su presencia resaltó en el oeste del país, extendiéndose hacia el este y noreste a través del Desierto Chihuahuense y la Faja Volcánica Transmexicana. Por un lado, *Z. chlorosolen* fue el taxón presente en un número mayor de provincias (Fig. 2H), pues se registró en Cuenca del Balsas, Desierto Chihuahuense, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Tamaulipas, Tierras Altas de Chiapas, Tierras Bajas del Pacífico y Veracruzana. Por el contrario, *Z. alba*, *Z. arenicola* Brandege, *Z. bella* T.M. Howard & Ogden, *Z. crociflora*, *Z. dichromantha*, *Z. erubescens*, *Z. ita-andivi*, *Z. leucantha*, *Z. medinae*, *Z. moctezumae*, *Z. nymphaea*, *Z. orellanae*, *Z. primulina* T.M. Howard & Ogden, *Z. pulchella*, *Z. reginae*, *Z. subflava* L.B. Spencer, *Z. tepicensis* y *Z. vittata* fueron registradas en una provincia (Fig. 2).

Hippeastrinae tuvo presencia en todos los usos del suelo y tipos de vegetación (Tablas 1; 5). Se registró en bosque de coníferas y encino, bosque espinoso, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque tropical subcaducifolio, matorral xerófilo, pastizal, vegetación acuática y subacuática y otros tipos de vegetación, al igual que en áreas perturbadas como agrícola-acuícola, bosque inducido y ambientes antropizados.

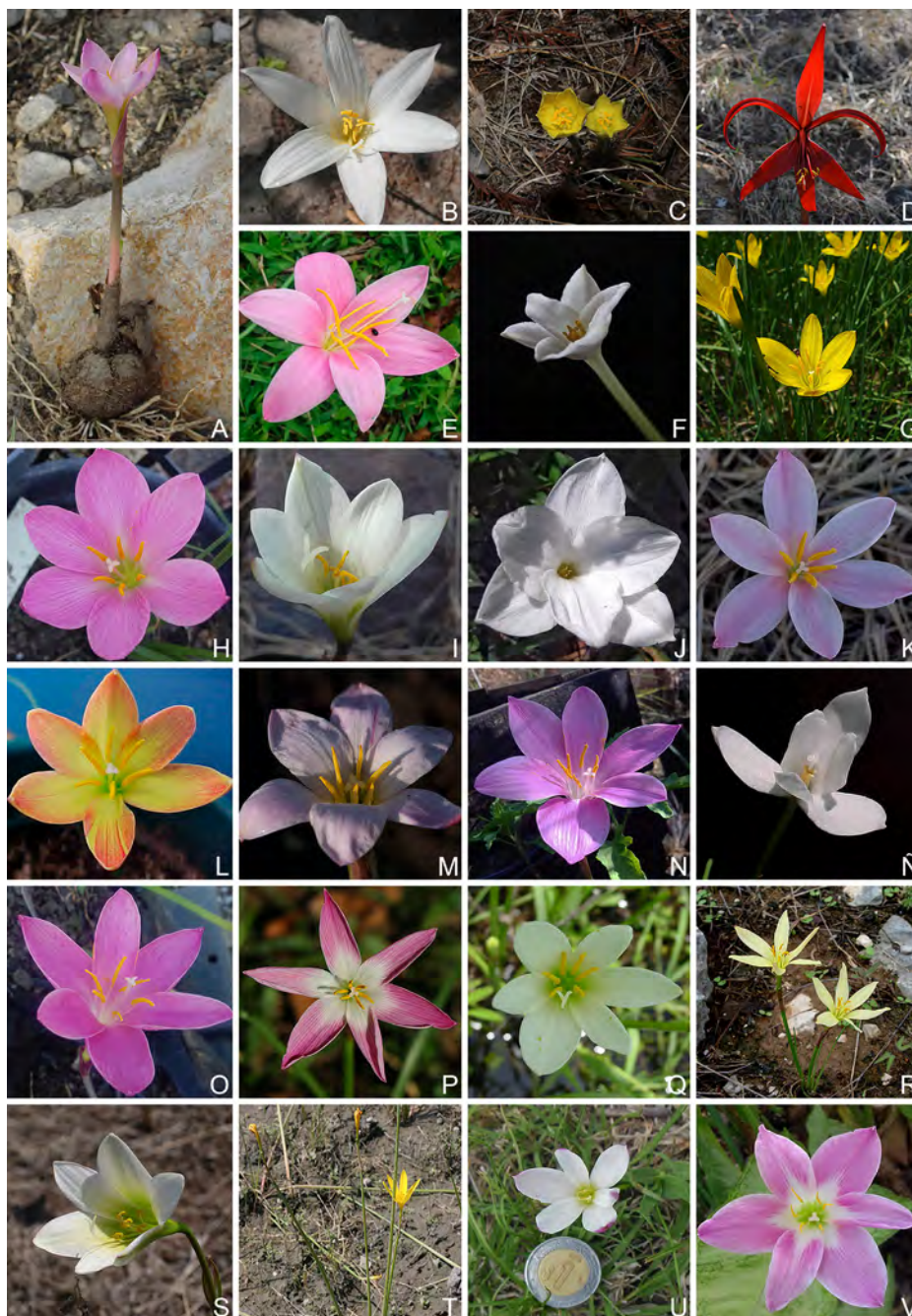


Fig. 1. Diversidad de Hippeastrinae. **A:** porte de la planta de *Zephyranthes fosteri*. **B:** *Z. arenicola*; **C:** *Z. longifolia*. **D:** *Sprekelia formosissima*. **E:** *Z. carinata*. **F:** *Z. chlorosolen*. **G:** *Z. citrina*. **H:** *Z. clintiae*. **I:** *Z. concolor*. **J:** *Z. drummondii*. **K:** *Z. fosteri*. **L:** *Z. katherinae*. **M:** *Z. latissimifolia*. **N:** *Z. lindleyana*. **Ñ:** *Z. longituba*. **O:** *Z. macrosiphon*. **P:** *Z. miradorensis*. **Q:** *Z. nymphaea*. **R:** *Z. orellanae*. **S:** *Z. pseudoconcolor*. **T:** *Z. pulchella*. **U:** *Z. sessilis*. **V:** *Z. stellatorosea*. Fotografías de: A. Rodríguez (A, D, M, Q), J.L. León de la Luz (B), A. Castro-Castro (C), R. Domínguez-Yescas (E), A.K. Gudiño-Cano (F), G. Carnevali (G, R), C. Valdes (H-K, N, O, V), L. Hernández-Sandoval (L, Ñ, S), P. Carrillo-Reyes (P), A. Mora-Olivo (T) y F. Aguilar-Galván (U).

Tabla 1. Distribución geográfica de Hippeastrinae por estados de México, región y provincia biogeográfica y tipo de vegetación. Las especies endémicas de México se indican con asterisco (*).

No.	Especie	Estado	Región, provincia biogeográfica	Usos del suelo y tipo de vegetación
1	* <i>Sprekelia formosissima</i> (L.) Herb.	AGS, CHIS, CHIH, CDMX, COL, DGO, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, OAX, PUE, QRO, SLP, SIN, TAMPS, VER, ZAC	NA: DC; ZTM: FVT, SMOc, SMOOr, SMS, TAC; NT: CB, TBP	AA, ANT, BCE, BI, BMM, BTC, BTP, BTSC, MX, OTV, P
2	* <i>Zephyranthes alba</i> Flagg, G. Lom. Sm. & Garcia-Mend.	CDMX	ZTM: FVT	AA, ANT, BCE, MX
3	* <i>Zephyranthes arenicola</i> Brandege	BC, BCS	NA: BC	AA, MX, OTV
4	* <i>Zephyranthes bella</i> T.M. Howard & Ogden	SLP, ZAC	NA: DC	MX
5	<i>Zephyranthes brevipes</i> Standl.	CHIS, OAX, PUE	ZTM: SMS, TAC; NT: CB	AA, BCE, BMM, MX, P
6	<i>Zephyranthes carinata</i> Herb.	CHIS, OAX, PUE, VER	ZTM: FVT, SMS, TAC; NT: CB, V	AA, ANT, BCE, BMM, BTC, BTP, P
7	* <i>Zephyranthes chichimeca</i> T.M. Howard & Ogden	NL, SLP, TAMPS, ZAC	NA: DC; ZTM: SMOOr	BCE, MX, P
8	<i>Zephyranthes chlorosolen</i> (Herb.) D. Dietr.	CHIS, CHIH, COAH, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, TAMPS, VER, YUC	NA: DC, T; ZTM: SMOOr, SMS, TAC; NT: CB, PY, TBP, V	AA, ANT, BCE, BTC, BTSC, MX, OTV, P, VASA
9	<i>Zephyranthes citrina</i> Baker	CAMP, TAB, YUC	NT: PY, V	ANT, BTC, BTP, BTSC, P, VASA
10	* <i>Zephyranthes clintiae</i> Traub	GTO, HGO, PUE, QRO, SLP, TAMPS, VER	NA: DC; ZTM: FVT, SMOOr, SMS; NT: V	AA, ANT, BCE, BMM, BTC, BTP, MX, P
11	* <i>Zephyranthes concolor</i> (Lindl.) S. Wats.	AGS, GTO, HGO, JAL, MEX, QRO, SLP, ZAC	NA: DC; ZTM: FVT, SMOc, SMOOr; NT: TBP	AA, BCE, BTC, MX, P
12	* <i>Zephyranthes konzattii</i> Greenm.	OAX	ZTM: SMS; NT: CB	AA, ANT, BCE, BTC
13	* <i>Zephyranthes crociflora</i> T.M. Howard & Ogden	COAH	NA: DC	MX
14	* <i>Zephyranthes dicromantha</i> T.M. Howard	SLP	NT: V	BTC
15	<i>Zephyranthes drummondii</i> D. Don	COAH, NL, TAMPS	NA: DC, T; ZTM: SMOOr	BCE, MX, P
16	<i>Zephyranthes erubescens</i> S. Watson	SLP	NA: DC	MX
17	* <i>Zephyranthes fosteri</i> Traub	AGS, CDMX, COL, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MICH, MOR, NAY, OAX, PUE, QRO, SLP, TLAX, ZAC	NA: DC; ZTM: FVT, SMOc, SMOOr, SMS; NT: CB, TBP	AA, ANT, BCE, BI, BMM, BTC, BTP, MX, P
18	* <i>Zephyranthes howardii</i> Traub	COAH, NL, SLP	NA: DC, T; NT: V	AA, MX, P
19	* <i>Zephyranthes ita-andivi</i> García-Mend., Flagg & G. Lom. Sm.	OAX	ZTM: SMS	AA, BCE
20	* <i>Zephyranthes katheriniae</i> L.B. Spencer	HGO, QRO	ZTM: SMOOr; NT: V	BCE, P
21	* <i>Zephyranthes latissimifolia</i> L.B. Spencer	GTO, JAL, MICH, ZAC	NA: DC; ZTM: FVT	AA, BCE, P, VASA
22	* <i>Zephyranthes leucantha</i> T.M. Howard	HGO	ZTM: SMOOr	BCE
23	<i>Zephyranthes lindleyana</i> Herb.	CHIS, COAH, GTO, HGO, JAL, MEX, NL, OAX, PUE, QRO, SLP, TAMPS, TLAX, VER, ZAC	NA: DC, T; ZTM: FVT, SMOOr, SMS, TAC; NT: CB, V	AA, ANT, BCE, BMM, BTC, BTP, MX, P
24	<i>Zephyranthes longifolia</i> Hemsl.	BC, BCS, CHIH, COAH, DUR, GTO, HGO, MEX, NL, SLP, SON, ZAC	NA: BC, C, DC, S, T; ZTM: FVT, SMOOr	AA, ANT, BE, BTC, MX, OTV, P

No.	Especie	Estado	Región, provincia biogeográfica	Usos del suelo y tipo de vegetación
25	<i>*Zephyranthes longituba</i> Flory ex Flagg et Lom.Sm.	CHIH, COAH, NL, QRO, SLP	NA: DC, T; ZTM: SMOr; NT: V	BCE, BTC, MX, P
26	<i>*Zephyranthes macrosiphon</i> Baker	HGO, OAX, QRO, SLP, TAMPS, VER	ZTM: FVT, SMOr, SMS; NT: CB, V	AA, ANT, BCE, BMM, BTC, BTP, MX, P
27	<i>*Zephyranthes medinae</i> (L.O. Alvarado & García-Mend.) Nic. García & Meerow	PUE	NT: CB	MX
28	<i>*Zephyranthes mexicana</i> (T.M. Howard) Nic. García & Meerow	GTO, HGO, QRO, SLP	NA: DC; ZTM: FVT, SMOr	AA, BCE, BMM, MX, P
29	<i>*Zephyranthes miradorensis</i> (Kraenzl.) Espejo & López-Ferr.	VER	ZTM: FVT, SMOr, SMS; NT: V	AA, ANT, BMM, BTC, P
30	<i>*Zephyranthes moctezumae</i> T.M. Howard	SLP	NT: V	VASA
31	<i>*Zephyranthes morrisclintii</i> Traub & T. M. Howard	NL	NA: T; ZTM: SMOr	AA, BCE, MX
32	<i>*Zephyranthes nelsonii</i> Greenm.	CHIS, OAX, VER	NT: TBP, V	AA, BCE, BTC, BTP, P, VASA
33	<i>*Zephyranthes nymphaea</i> T.M. Howard & Ogden	SLP	NT: V	VASA
34	<i>*Zephyranthes oaxacana</i> Revenna	OAX, PUE	ZTM: SMS; NT: CB	AA, BCE, BTC, MX
35	<i>*Zephyranthes orellanae</i> Carnevali, R. Duno & Tapia-Muñoz	YUC	NT: PY	BE, VASA
36	<i>*Zephyranthes primulina</i> T.M. Howard & Ogden	HGO, SLP	NT: V	AA, BTC
37	<i>*Zephyranthes pseudoconcolor</i> Flagg, G. Lom. Sm. & García-Mend.	GTO, SLP, TAMPS	NA: DC; ZTM: SMOr	AA, BCE, MX, P
38	<i>Zephyranthes pulchella</i> J.G. Sm.	TAMPS	NA: T	ANT, MX
39	<i>*Zephyranthes reginae</i> T.M. Howard & Ogden	SLP	NT: V	BTC
40	<i>*Zephyranthes sessilis</i> Herb.	CDMX, HGO, MEX, MOR, QRO	NA: DC; ZTM: FVT, SMOr	AA, ANT, BCE, BI, MX, P
41	<i>*Zephyranthes stellatorosea</i> G. Lom. Sm., Spurrier, Flagg & Espejo	HGO, PUE	ZTM: FVT, SMOr; NT: V	AA, BMM, P
42	<i>*Zephyranthes subflava</i> L.B. Spencer	SLP, TAMPS	NT: V	BTC
43	<i>*Zephyranthes tepicensis</i> (Greenm. ex Flagg & G. Lom. Sm.) Flagg & G. Lom. Sm.	NAY	NT: TBP	BTC, BTSC
44	<i>*Zephyranthes verecunda</i> Herb.	CDMX, HGO, MEX, MICH, MOR, OAX, PUE, QRO, TLAX, VER	NA: DC; ZTM: FVT, SMOr, SMS; NT: CB	AA, ANT, BCE, BTC, MX, P
45	<i>*Zephyranthes vittata</i> (T.M. Howard) Nic. García & Meerow	OAX	NT: CB	BCE

Abreviaturas= AGS: Aguascalientes; BC: Baja California; BCS: Baja California Sur; CAMP: Campeche; CHIS: Chiapas; CHIH: Chihuahua; CDMX: Ciudad de México; COAH: Coahuila; COL: Colima; DGO: Durango; GTO: Guanajuato; GRO: Guerrero; HGO: Hidalgo; JAL: Jalisco; MEX: Estado de México; MICH: Michoacán; MOR: Morelos; NAY: Nayarit; NL: Nuevo León; OAX: Oaxaca; PUE: Puebla; QRO: Querétaro; SLP: San Luis Potosí; SIN: Sinaloa; SON: Sonora; TAB: Tabasco; TAMPS: Tamaulipas; TLAX: Tlaxcala; VER: Veracruz; YUC: Yucatán; ZAC: Zacatecas; NA: Neártica; NT: Neotropical; ZTM: Zona de Transición Mexicana; C: Californiana; CB: Cuenca del Balsas; DC: Desierto Chihuahuense; FVT: Faja Volcánica Transmexicana; PY: Península de Yucatán; SMS: Sierra Madre del Sur; SMOr: Sierra Madre Occidental; SMOr: Sierra Madre Oriental; S: Sonora; T: Tamaulipas; TAC: Tierras Altas de Chiapas; TBP: Tierras Bajas del Pacífico; V: Veracruzana; AA: Agrícola-acuícola; BCE: Bosque de coníferas y encino; BE: Bosque espinoso; BI: Bosque inducido; BMM: Bosque mesófilo de montaña; BTC: Bosque tropical caducifolio; BTP: Bosque tropical perennifolio; BTSC: Bosque tropical subcaducifolio; MX: Matorral xerófilo; OTV: Otros tipos de vegetación; P: Pastizal; USV: Urbano-sin vegetación; VASA: Vegetación acuática y subacuática.

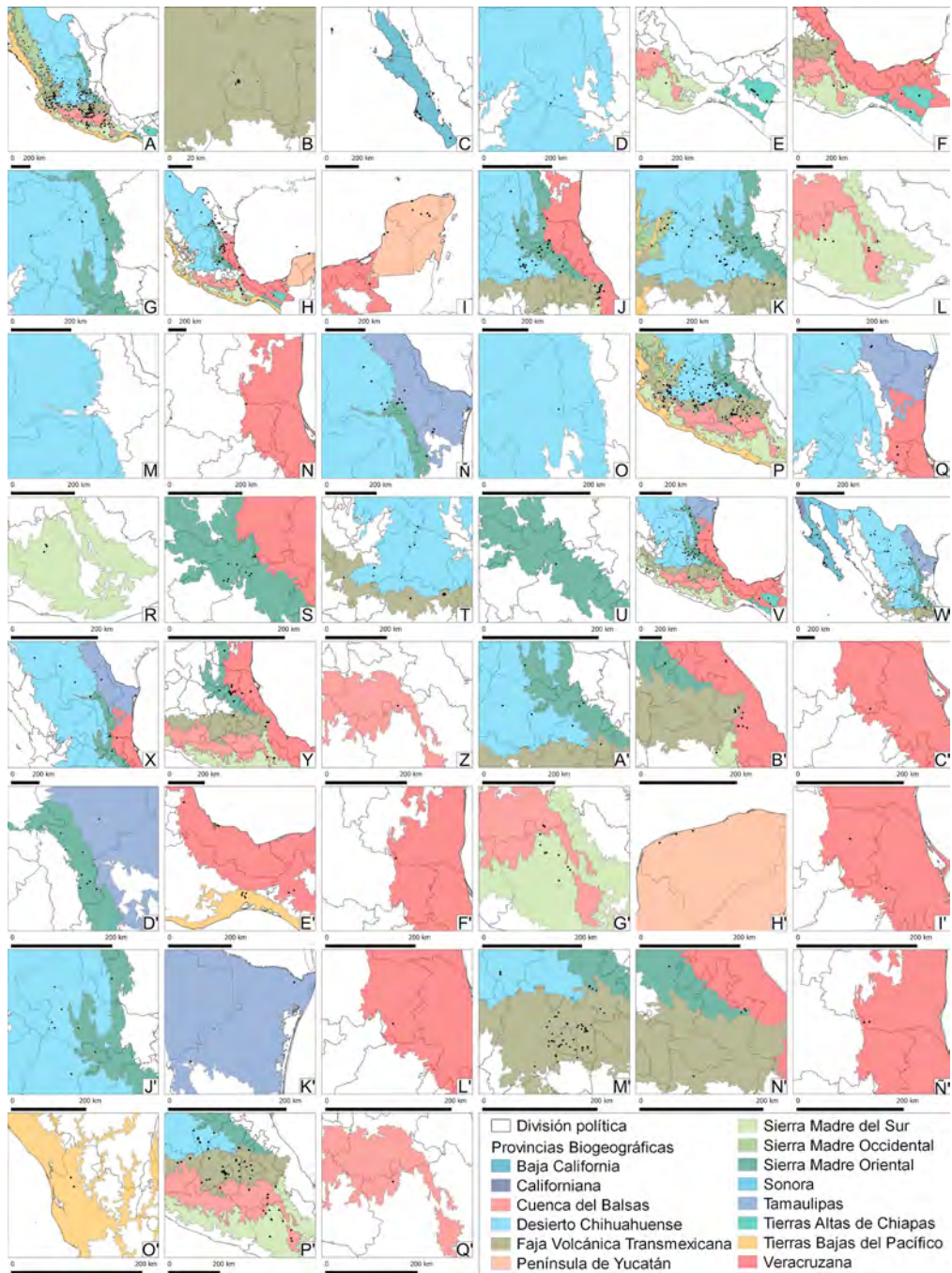


Fig. 2. Mapas de distribución geográfica de Hippeastrinae. **A:** *Sprekelia formosissima*. **B:** *Zephyranthes alba*. **C:** *Z. arenicola*. **D:** *Z. bella*. **E:** *Z. brevipes*. **F:** *Z. carinata*. **G:** *Z. chichimeca*. **H:** *Z. chlorosolen*. **I:** *Z. citrina*. **J:** *Z. clintiae*. **K:** *Z. concolor*. **L:** *Z. konzattii*. **M:** *Z. crociflora*. **N:** *Z. dicromantha*. **N':** *Z. drummondii*. **O:** *Z. erubescens*. **P:** *Z. fosteri*. **Q:** *Z. howardii*. **R:** *Z. ita-andivi*. **S:** *Z. katherinae*. **T:** *Z. latissimifolia*. **U:** *Z. leucantha*. **V:** *Z. lindleyana*. **W:** *Z. longifolia*. **X:** *Z. longituba*. **Y:** *Z. macrosiphon*. **Z:** *Z. medinae*. **A':** *Z. mexicana*. **B':** *Z. miradorensis*. **C':** *Z. moctezumae*. **D':** *Z. morrisclintii*. **E':** *Z. nelsonii*. **F':** *Z. nympheae*. **G':** *Z. oaxacana*. **H':** *Z. orellanae*. **I':** *Z. primulina*. **J':** *Z. pseudoconcolor*. **K':** *Z. pulchella*. **L':** *Z. reginae*. **M':** *Z. sessilis*. **N':** *Z. stellatorosea*. **N':** *Z. subflava*. **O':** *Z. tepicensis*. **P':** *Z. verecunda*. **Q':** *Z. vittata*.

Sprekelia formosissima presentó la mayor amplitud ecológica, al desarrollarse en 11 tipos de vegetación (Tabla 1). En seguida se encontró a *Z. fosteri* y *Z. chlorosolen* que estuvieron presentes en nueve tipos. Siguieron *Z. clintiae* Traub., *Z. lindleyana* y *Z. macrosiphon* Baker que se registraron cada uno en ocho tipos de vegetación. Veintiocho especies se registraron entre dos a siete comunidades y 11 especies en un solo tipo de vegetación.

Hippeastrinae se registró de los 15,9° a los 31,8° de latitud Norte y de los 88,2° a los 118,3° de longitud Oeste (Tabla 2). *Zephyranthes arenicola*, *Z. chlorosolen* y *Z. longifolia* fueron las especies con la distribución más septentrional. En contraste, *S. formosissima*, *Z. brevipes* Standl., *Z. carinata*, *Z. chlorosolen*, *Z. conzattii*, *Z. fosteri*, *Z. lindleyana*, *Z. nelsonii* Greenm. y *Z. verecunda* Herb. alcanzaron la distribución más meridional. Longitudinalmente, *Z. arenicola* y *Z. longifolia* crecieron más al oeste del país, en la península de Baja California. En contraparte, *Z. chlorosolen*, *Z. citrina* Baker y *Z. orellanae* prosperaron en la península de Yucatán (Tabla 2, Fig. 2).

Hippeastrinae se documentó en un intervalo de elevación desde el nivel del mar hasta los 3508 m. (Fig. 3). El intervalo de elevación en *Zephyranthes* se registró desde el nivel del mar hasta los 3508 m. *Zephyranthes citrina*, *Z. dichromantha*, *Z. moctezumae*, *Z. nymphaea*, *Z. orellanae*, *Z. primulina*, *Z. reginae*, *Z. subflava* L.B. Spencer y *Z. tepicensis* se registraron en elevaciones de 0 a 290 m s.n.m. Por su parte, *Z. arenicola*, *Z. nelsonii* y *Z. pulchella* tuvieron intervalos de elevación por debajo de los 1000 m s.n.m. En el otro extremo, *Z. fosteri*, *Z. latissimifolia* L.B. Spencer, *Z. sessilis* Herb., *Z. verecunda* y *S. formosissima* alcanzaron elevaciones superiores a los 3000 m s.n.m. (Fig. 3).

Los registros permitieron calcular la extensión de la presencia (EOO) en 31 especies. Otras 14 tuvieron menos de tres registros y en consecuencia el EOO no fue estimado. *Zephyranthes chlorosolen* y *Z. longifolia* presentaron un intervalo de distribución amplio, con 1.203.737 km² y 1.243.942 km², respectivamente (Tabla 2). Los valores fueron mayores a 20.000 km² en 21 especies. Siete taxones tuvieron valores entre 200 y 20.000 km². En cambio, *Z. alba*, *Z. ita-andivi* y *Z. orellanae* presentaron una EOO menor a 200 km².

El área de ocupación (AOO) mostró valores contrastantes (Tabla 2). Por un lado, *S. formosissima* resultó con el valor más alto, con 1452 km². Le siguió *Z. fosteri* con un área de 736 km². Por el contrario, áreas menores a 10 km² se encontraron en *Z. bella*, *Z. crociflora*, *Z. dicromantha*, *Z. erubescens*, *Z. leucantha*, *Z. medinae*, *Z. moctezumae*, *Z. nymphaea*, *Z. primulina*, *Z. pulchella*, *Z. reginae*, *Z. subflava*, *Z. tepicensis* y *Z. vittata*. El resto de las especies tuvieron valores de AOO entre 10 y 300 km².

Los valores de máxima distancia entre dos puntos (MaxD) fueron variables (Tabla 2). En un extremo, *Z. longifolia*, *Z. chlorosolen* y *S. formosissima* presentaron valores mayores a los 2000 km. Por el contrario, en *Z. alba*, *Z. bella*, *Z. ita-andivi*, *Z. katherinia* L.B. Spencer, *Z. orellanae*, *Z. subflava* y *Z. tepicensis* la MaxD fue menor a 100 km. *Zephyranthes arenicola*, *Z. fosteri* y *Z. lindleyana* mostraron valores superiores a los 1000 km. En el mismo sentido, 13 especies tuvieron valores de MaxD entre 100-500 km y 10 mostraron valores entre 500-1000 km de distancia máxima (Tabla 2). En nueve especies con un solo registro, el valor no fue estimado.

Análisis de riqueza

Con base en la división política estatal, la riqueza de Hippeastrinae fue heterogénea (Tabla 3). San Luis Potosí tuvo la mayor riqueza con 21 (46,67%) especies. Le siguió Hidalgo con 14 (31,11%), Oaxaca con 13 (28,89%), Querétaro con 12 (26,67%) y Puebla con 11 (24,44%). En contraste, Campeche, Sinaloa, Sonora y Tabasco tuvieron un taxón por entidad. En el resto de los estados se registraron entre dos y 10 especies (Tabla 3).

La región Neotropical albergó 29 especies y la Zona de Transición Mexicana tuvo 27. Por su parte, la región Neártica registró 22 taxones. Del mismo modo, 12 especies se restringieron a la región Neotropical, cinco a la Neártica y tres a la Zona de Transición Mexicana (Tabla 4).

Hippeastrinae se registró en las 14 provincias biogeográficas de México (Tabla 4). La Sierra Madre Oriental fue la provincia más rica con 20 (44,4%) especies. Le siguió el Desierto Chihuahuense con 19 (42,2%) y Veracruzana con 18 (40%). En el otro extremo, las provincias Californiana y Sonora solo registraron a *Z. longifolia* (Tabla 4).

Tabla 2. Rangos geográficos e intervalos de distribución de Hippeastrinae por latitud, longitud y elevación. Las especies endémicas de México se indican con asterisco (*). MaxD (km), máxima distancia entre los dos registros más distantes; EOO (km²), área de la extensión de la presencia; AOO (km²), área de ocupación.

Especie	Registros	Latitud	Longitud	Elevación (m s,n,m,)	EOO (km ²)	AOO (km ²)	MaxD (km)
* <i>Sprekelia formosissima</i>	409	16,2 - 28,4	108,2 - 92,5	237-3098	880323,99	1452	2018,4
* <i>Zephyranthes alba</i>	30	19,3 - 19,4	99,2 - 99,0	2291-2474	125,93	32	24,7
* <i>Z. arenicola</i>	12	23,5 - 29,1	118,3 - 109,8	3-919	95011,27	48	1053,4
* <i>Z. bella</i>	2	21,9 - 22,1	101,5 - 101,2	2240-2279	0	8	39,7
<i>Z. brevipes</i>	11	16,1 - 18,7	97,8 - 91,7	1520-2339	53420,53	40	705,8
<i>Z. carinata</i>	11	15,9 - 20,0	97,6 - 92,2	539-2102	104939,03	40	686,2
* <i>Z. chichimeca</i>	7	23,3 - 24,2	102,3 - 99,7	1722-2705	14144,17	24	265,0
<i>Z. chlorosolen</i>	73	16,3 - 31,0	106,5 - 88,2	2-2223	1203737,15	280	2106,0
<i>Z. citrina</i>	12	17,5 - 21,4	91,4 - 88,2	0-27	43651,13	40	502,9
* <i>Z. clintiae</i>	54	18,9 - 23,7	100,9 - 96,8	422-2402	95279,59	184	670,1
* <i>Z. concolor</i>	37	19,8 - 22,3	103,2 - 98,6	1027-2575	71105,47	140	514,1
* <i>Z. conzattii</i>	12	16,7 - 17,7	98,0 - 96,5	1552-2211	8680,28	40	182,3
* <i>Z. crociflora</i>	1	25,1	101	1742	0	4	0
* <i>Z. dicromantha</i>	1	22,4	99,3	267	0	4	0
<i>Z. drummondii</i>	17	23,6 - 27,8	101,8 - 98,9	518-1930	44816,82	68	519,9
<i>Z. erubescens</i>	1	23,3	100,6	1325	0	4	0
* <i>Z. fosteri</i>	221	16,9 - 22,3	105,1 - 96,3	24-3174	274377,54	736	1042,6
* <i>Z. howardii</i>	6	21,5 - 26,3	101,4 - 98,9	71-1620	38416,87	24	586,5
* <i>Z. ita-andivi</i>	5	17,3 - 17,5	97,6 - 97,6	2060-2211	27,88	12	17,9
* <i>Z. katheriniae</i>	13	20,9 - 21,3	99,6 - 99,1	929-2444	1499,80	44	70,0
* <i>Z. latissimifolia</i>	22	19,7 - 21,9	103,9 - 100,6	1621-3154	43604,61	68	351,6
* <i>Z. leucantha</i>	1	20,9	99,2	1896	0	4	0
* <i>Z. lindleyana</i>	79	16,3 - 25,4	104,3 - 92,3	376-2676	574114,62	292	1394,4
<i>Z. longifolia</i>	60	19,9 - 31,8	116,2 - 98,8	1-2594	1243942,32	236	2145,5
* <i>Z. longituba</i>	10	21,4 - 27,9	105,6 - 99,0	350-1863	159565,43	50	959,8
* <i>Z. macrosiphon</i>	25	17,6 - 23,4	99,7 - 96,6	97-2333	80296,10	100	709,7
* <i>Z. medinae</i>	1	18,2	97,5	2073	0	4	0
* <i>Z. mexicana</i>	8	20,0 - 22,1	101,2 - 98,5	1426-2672	27291,40	28	315,3
* <i>Z. miradorensis</i>	13	18,7 - 20,5	98,3 - 96,7	51-1920	18338,55	52	221,7
* <i>Z. moctezumae</i>	1	21,3	98,8	125	0	4	0
* <i>Z. morrisclintii</i>	9	24,0 - 25,3	100,3 - 99,6	250-2262	7532,13	36	146,6
* <i>Z. nelsonii</i>	14	16,6 - 19,5	96,8 - 93,4	23-847	32400,54	56	467,9
* <i>Z. nymphaea</i>	2	22,5	99,3	269	0	4	0
* <i>Z. oaxacana</i>	11	17,2 - 18,2	97,5 - 97,0	1595-2481	2863,32	40	119,8
* <i>Z. orellanae</i>	6	21,1 - 21,3	90,0 - 89,3	0-4	199,55	12	71,8
* <i>Z. primulina</i>	2	21,2 - 21,9	99,0 - 98,4	68-118	0	8	104,9
* <i>Z. pseudoconcolor</i>	8	20,9 - 23,3	101,3 - 99,7	1296-2211	28335,26	32	288,4
<i>Z. pulchella</i>	2	24,6 - 25,8	99,3 - 97,5	10-330	0	8	226,6
* <i>Z. reginae</i>	1	21,5	98,9	97	0	4	0
* <i>Z. sessilis</i>	68	18,9 - 20,4	100,3 - 98,5	1918-3508	20808,16	212	217,2
* <i>Z. stellatorosea</i>	5	19,1 - 20,7	98,7 - 97,5	368-2140	10219,90	20	187,2
* <i>Z. subflava</i>	2	22,5	99,3 - 99,2	269-290	0	8	11,0
* <i>Z. tepicensis</i>	2	22,4 - 22,5	105,4 - 105,3	33-38	0	8	14,9
* <i>Z. verecunda</i>	71	16,7 - 20,8	101,1 - 96,7	1168-3446	99098,02	252	609,0
* <i>Z. vittata</i>	1	17,8	97,8	1770	0	4	0

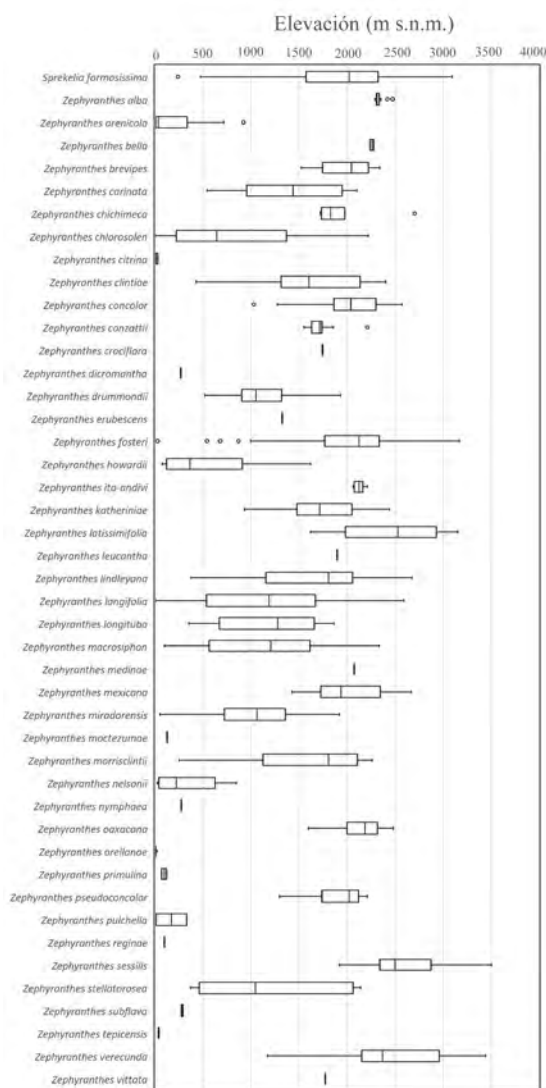


Fig. 3. Intervalos de elevación de las especies de Hippeastrinae en México.

La riqueza por tipos de vegetación mostró las preferencias ecológicas de Hippeastrinae. En el uso de suelo agrícola-acuícola, el matorral xerófilo y bosque de coníferas y encino se encontraron 26 especies por categoría y en el pastizal, 24 especies. El bosque tropical caducifolio alberga a 21 taxones, mientras que 15 especies estuvieron asociadas a ambientes antropizados. En seguida, se encontró al bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio y la vegetación

acuática y subacuática con 10, ocho y siete especies, respectivamente. Por otro lado, el bosque tropical subcaducifolio y otros tipos de vegetación registraron cuatro especies cada uno. Por último, el bosque inducido registró tres especies y dos el bosque espinoso (Tabla 5, Fig. S1).

En el análisis de riqueza de especies por cuadrícula, 929 celdas de 50 × 50 km cubrieron la extensión de México (Fig. 4A). De estas, 452 mostraron al menos un registro de Hippeastrinae, lo que representó 48,65% de la superficie analizada. El número de especies por celda varió de una a 11. Por un lado, 200 celdas registraron una sola especie, 90 a dos y 60 a tres. En contraste, dos celdas incluyeron a 10 especies y cuatro a 11 (Fig. 4B, Tabla 6).

El área de mayor riqueza de Hippeastrinae se concentró en el centro-orientado de México (Fig. 4B). Las celdas más ricas se localizaron en los estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí y una porción de Guanajuato y Veracruz. En la zona convergieron las provincias Desierto Chihuahuense, Sierra Madre Oriental y Veracruzana. Las cuatro celdas con mayor riqueza albergaron a *S. formosissima*, *Z. chlorosolen*, *Z. clintiae*, *Z. concolor*, *Z. fosteri*, *Z. howardii* Traub., *Z. katheriniae*, *Z. leucantha*, *Z. lindleyana*, *Z. longifolia*, *Z. longituba* Flory ex Flagg et Long. Sm., *Z. macrosiphon*, *Z. mexicana* (T.M. Howard) Nic. García & Meerow, *Z. moctezumae*, *Z. reginae* y *Z. verecunda*. Contiguas a estas, se localizaron dos celdas con 10 especies, estas adicionaron a *Z. primulina* y *Z. pseudoconcolor* Flagg, G. Lom. Sm. & García-Mend. En total, seis celdas incluyeron a 18 (40%) especies (Fig. 4B, Tabla 6).

En México, las especies de Hippeastrinae se concentraron entre los 17° y 25° de latitud, pero la mayor riqueza se localizó en los 21° de latitud, donde se registraron 20 especies (Fig. 5A). Por otro lado, entre los 96° y 101° de longitud se reunieron entre 15 y 24 especies. La mayor riqueza se encontró en los 99° de longitud, donde prosperaron 24 especies (Fig. 5B). La riqueza del grupo en el gradiente de elevación se registró entre los 1501 y los 2000 m s.n.m., donde prosperaron 28 especies (Fig. 5C). Los intervalos de elevación de 0-500 y de 2001-2500 m s.n.m. registraron 24 especies cada uno. El número de especies disminuyó entre 501 a 1500 m s.n.m. y 2501 a 4000 m s.n.m.

Tabla 3. Riqueza de Hippeastrinae por estado. Abreviaturas= NR: número de registros; NG: número de géneros; NE: número de especies. El asterisco (*) indica que la especie es endémica del estado.

Estado	NR	NG	NE	Especies
San Luis Potosí	66	2	21	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes bella</i> , <i>Z. chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , * <i>Z. dichromantha</i> , <i>Z. erubescens</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , * <i>Z. moctezumae</i> , * <i>Z. nymphaea</i> , * <i>Z. primulina</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , * <i>Z. reginae</i> , <i>Z. subflava</i>
Hidalgo	66	2	14	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. katheriniae</i> , * <i>Z. leucantha</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. primulina</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. stelatorrosea</i> , <i>Z. verecunda</i>
Oaxaca	100	2	13	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , * <i>Z. conzatti</i> , <i>Z. fosteri</i> , * <i>Z. ita-andivi</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. verecunda</i> , * <i>Z. vitatta</i>
Querétaro	140	2	12	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. katheriniae</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Puebla	50	2	11	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , * <i>Z. medinae</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. stellatorrosea</i> , <i>Z. verecunda</i>
Tamaulipas	35	2	10	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. pulchella</i> , <i>Z. subflava</i>
Guanajuato	49	2	9	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i>
Veracruz	54	2	9	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , * <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. verecunda</i>
Nuevo León	47	2	8	<i>Zephyranthes chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , * <i>Z. morrisclintii</i>
Zacatecas	28	2	8	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes bella</i> , <i>Z. chichimeca</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i>
Coahuila	28	1	7	<i>Zephyranthes chlorosolen</i> , * <i>Z. crociflora</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i>
Estado de México	103	2	7	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Chiapas	20	2	6	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. nelsonii</i>
Ciudad de México	91	2	5	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes alba</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Jalisco	160	2	5	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i>
Chihuahua	21	2	4	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i>
Michoacán	90	2	4	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes fosteri</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. verecunda</i>
Morelos	48	2	4	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes fosteri</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Aguascalientes	14	2	3	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes concolor</i> , <i>Z. fosteri</i>
Nayarit	10	2	3	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes fosteri</i> , * <i>Z. tepicensis</i>
Tlaxcala	8	1	3	<i>Zephyranthes fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. verecunda</i>
Yucatán	20	1	3	<i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , * <i>Z. orellanae</i>
Baja California	6	1	2	<i>Zephyranthes arenicola</i> , <i>Z. longifolia</i>
Baja California Sur	21	1	2	<i>Zephyranthes arenicola</i> , <i>Z. longifolia</i>
Colima	12	2	2	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes fosteri</i>
Durango	27	2	2	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes longifolia</i>
Guerrero	37	2	2	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes fosteri</i>
Campeche	2	1	1	<i>Zephyranthes citrina</i>
Sinaloa	1	1	1	<i>Sprekelia formosissima</i>
Sonora	4	1	1	<i>Zephyranthes longifolia</i>
Tabasco	1	1	1	<i>Zephyranthes citrina</i>

Tabla 4. Riqueza de Hippeastrinae por región y provincia biogeográfica. Abreviaturas= NR: número de registros; NG: número de géneros; NE: número de especies.

Región biogeográfica	NE	Provincia biogeográfica	NR	NG	NE	Especies
Neotropical	29	Veracruzana	78	1	18	<i>Zephyranthes carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. dichromantha</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. moctezumae</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. nymphaea</i> , <i>Z. primulina</i> , <i>Z. reginae</i> , <i>Z. stellatorosea</i> , <i>Z. subflava</i>
		Cuenca del Balsas	90	2	12	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. konzattii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. medinae</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. verecunda</i> , <i>Z. vittata</i>
		Tierras Bajas del Pacífico	29	2	6	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. tepicensis</i>
		Península de Yucatán	22	1	3	<i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. orellanae</i>
Zona de Transición Mexicana	27	Sierra Madre Oriental	186	2	20	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. leucantha</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. morrisclintii</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. stellatorosea</i> , <i>Z. verecunda</i>
		Faja Volcánica Transmexicana	443	2	15	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes alba</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. stellatorosea</i> , <i>Z. verecunda</i>
		Sierra Madre del Sur	110	2	13	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. konzattii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. ita-andivi</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. verecunda</i>
		Tierras Altas de Chiapas	14	2	5	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. lindleyana</i>
		Sierra Madre Occidental	38	2	3	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes concolor</i> , <i>Z. fosteri</i>
Neártica	22	Desierto Chihuahuense	290	2	19	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes bella</i> , <i>Z. chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. crociflora</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. erubescens</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
		Tamaulipas	30	1	8	<i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. morrisclintii</i> , <i>Z. pulchella</i>
		Baja California	26	1	2	<i>Zephyranthes arenicola</i> , <i>Z. longifolia</i>
		Californiana	1	1	1	<i>Zephyranthes longifolia</i>
		Sonora	2	1	1	<i>Zephyranthes longifolia</i>

Tabla 5. Riqueza de especies por usos del suelo y tipos de vegetación. Abreviaturas= NR: número de registros; NG: número de géneros; NE: número de especies.

Uso del suelo / tipo de vegetación	NR	NG	NE	Especies
Agrícola-acuícola	340	2	26	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes alba</i> , <i>Z. arenicola</i> , <i>Z. brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. conzattii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. ita-andivi</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. morrisclintii</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. primulina</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. stellatorosea</i> , <i>Z. verecunda</i>
Bosque de coníferas y encino	348	2	26	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes alba</i> , <i>Z. brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. conzattii</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. ita-andivi</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. leucantha</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. morrisclintii</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i> , <i>Z. vittata</i>
Matorral xerófilo	188	2	26	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes alba</i> , <i>Z. arenicola</i> , <i>Z. bella</i> , <i>Z. brevipes</i> , <i>Z. chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. crociflora</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. erubescens</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. medinae</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. morrisclintii</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. pulchella</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Pastizal	202	2	24	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chichimeca</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. drummondii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. stellatorosea</i> , <i>Z. verecunda</i>
Bosque tropical caducifolio	132	2	21	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. conzattii</i> , <i>Z. dichromantha</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. oaxacana</i> , <i>Z. primulina</i> , <i>Z. reginae</i> , <i>Z. subflava</i> , <i>Z. tepicensis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Ambientes antropizados	60	2	15	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes alba</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. conzattii</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. pulchella</i> , <i>Z. sessilis</i> , <i>Z. verecunda</i>
Bosque mesófilo de montaña	32	2	10	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes brevipes</i> , <i>Z. carinata</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. miradorensis</i> , <i>Z. stellatorosea</i>
Bosque tropical perennifolio	13	2	8	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes carinata</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. nelsonii</i>
Vegetación acuática y subacuática	13	1	7	<i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. latissimifolia</i> , <i>Z. moctezumae</i> , <i>Z. nelsonii</i> , <i>Z. nymphaea</i> , <i>Z. orellanae</i>
Bosque tropical subcaducifolio	4	2	4	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. citrina</i> , <i>Z. tepicensis</i>
Otros tipos de vegetación	8	2	4	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes arenicola</i> , <i>Z. chlorosolen</i> , <i>Z. longifolia</i>
Bosque inducido	13	2	3	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes fosteri</i> , <i>Z. sessilis</i>
Bosque espinoso	6	1	2	<i>Zephyranthes longifolia</i> , <i>Z. orellanae</i>

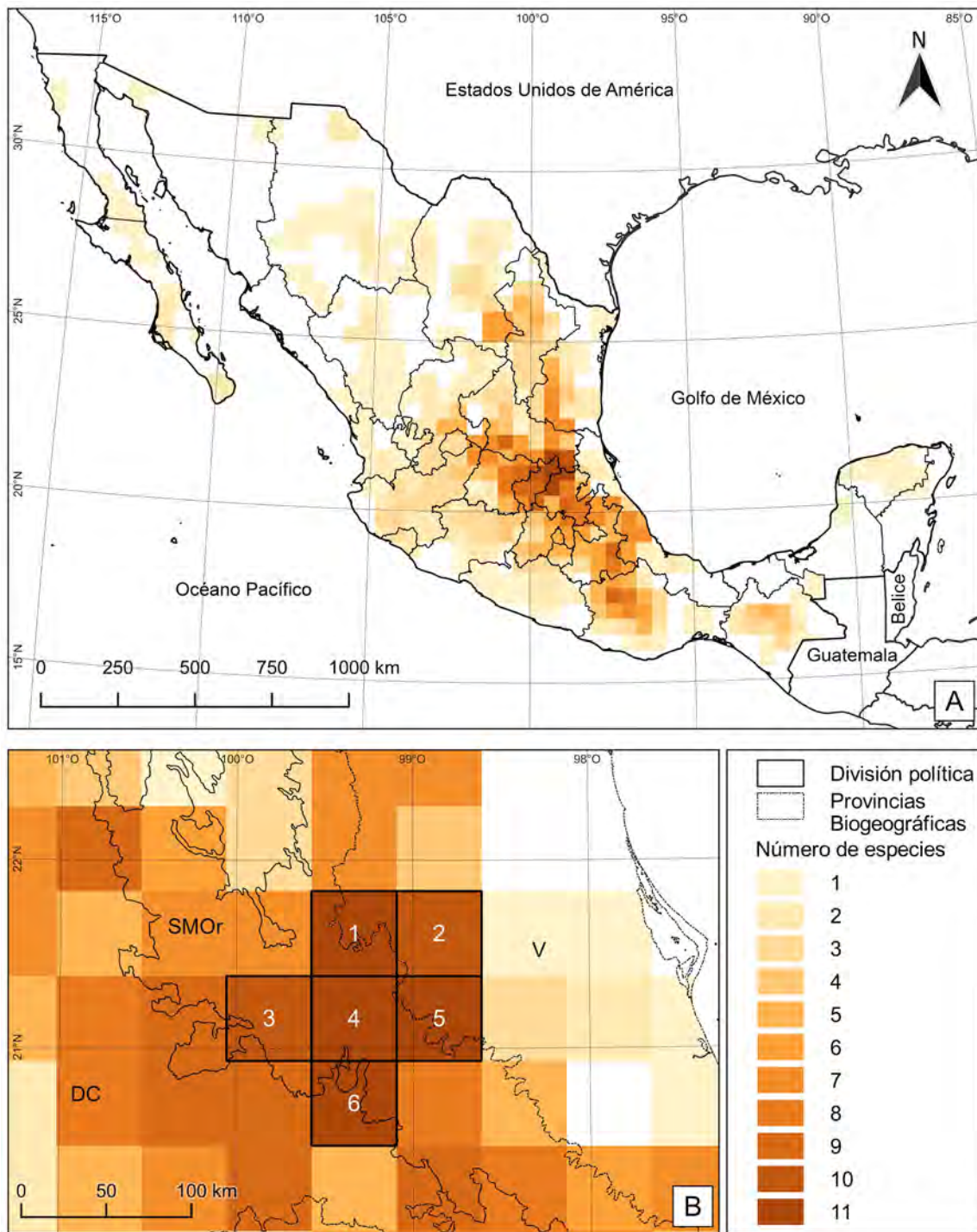


Fig. 4. Riqueza de Hippeastrinae en México. A: riqueza por celdas de 50 x 50 km. B: área de mayor riqueza.

Tabla 6. Riqueza de especies de las celdas con mayor diversidad. Las celdas corresponden a las de la Fig. 4B.

Número de especies	Celda	Estado y municipio	Especies
11	1	Querétaro: Arroyo Seco, Jalpan de Serra, Landa de Matamoros; San Luis Potosí: Aquismón, Ciudad Valles, Lagunillas, Rayón, Santa Catarina, Tamasopo, Xilitla	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. reginae</i>
11	4	Hidalgo: Jacala de Ledezma, La Misión, Pacula, Zimapán; Querétaro: Arroyo Seco, Cadereyta de Montes, Jalpan de Serra, Landa de Matamoros, Pinal de Amoles, San Joaquín; San Luis Potosí: Xilitla	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. leucantha</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longituba</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i>
11	5	Hidalgo: Calnali, Chapulhuacán, Huejutla de Reyes, Jacala de Ledezma, La Misión, Lolotla, Molango de Escamilla, Pisaflores, San Felipe Orizatlán, Tepehuacán de Guerrero, Tlahuitepa, Tlanchinol; Querétaro: Landa de Matamoros; San Luis Potosí: Axtla de Terrazas, Matlapa, San Martín Chalchicuautla, Tamazunchale, Tampacán, Xilitla	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. leucantha</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. moctezumae</i> , <i>Z. reginae</i>
11	6	Hidalgo: Alfajayucan, Cardonal, Huichapan, Ixmiquilpan, Jacala de Ledezma, Nicolás Flores, Pacula, Tasquillo, Tecozautla, Tlahuitepa, Zimapán; Querétaro: Cadereyta de Montes, San Joaquín	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. leucantha</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. longifolia</i> , <i>Z. mexicana</i> , <i>Z. verecunda</i>
10	2	San Luis Potosí: Aquismón, Axtla de Terrazas, Ciudad Valles, Coxcatlán, Huehuatlán, San Antonio, San Martín Chalchicuautla, San Vicente Tancuayalab, Tampacán, Tampamolón Corona, Tamuín, Tancanhuitz, Tanlajás, Tanquián de Escobedo, Xilitla; Veracruz: Tempoal	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. howardii</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. moctezumae</i> , <i>Z. primulina</i> , <i>Z. reginae</i>
10	3	Guanajuato: Artarjea, Santa Catarina, Tierra Blanca, Xichú; Querétaro: Arroyo Seco, Cadereyta de Montes, Peñamiller, Pinal de Amoles, San Joaquín, Tolimán	<i>Sprekelia formosissima</i> , <i>Zephyranthes chlorosolen</i> , <i>Z. clintiae</i> , <i>Z. concolor</i> , <i>Z. fosteri</i> , <i>Z. katherinae</i> , <i>Z. lindleyana</i> , <i>Z. macrosiphon</i> , <i>Z. pseudoconcolor</i> , <i>Z. verecunda</i>

DISCUSIÓN

En México se registraron 45 especies de *Zephyranthes* (Tabla 1). Si consideramos que Hippeastrinae agrupa a 277 especies (García *et al.*, 2019a), las especies mexicanas representan 16,2% del grupo. Al comparar el endemismo (36 especies), el porcentaje alcanza 13%. Villaseñor (2016) registró 113 especies de Amaryllidaceae en México, Hippeastrinae contribuye con 37%, de las cuales 29% son endémicas. Aunque existen estudios monográficos y florísticos de Amaryllidaceae e Hippeastrinae para México, este trabajo es el primero en analizar su riqueza y distribución mediante el uso de SIG. Análisis biogeográficos realizados en otros grupos permiten comparar el número

de registros. Rodríguez *et al.* (2018) analizaron 25.579 registros de angiospermas. Del mismo modo, Cuéllar-Martínez & Sosa (2016) y Sosa & Loera (2017) emplearon 2593 y 2650 registros de monocotiledóneas geófitas, respectivamente. En estos tres estudios se incluye a Hippeastrinae. El primero analizó 651 registros, mientras que los dos restantes incluyeron a 87. A pesar de su breve periodo de floración, Hippeastrinae está bien representada en colecciones biológicas y en la base de datos. Sin embargo, en ocho especies se tiene registro de una localidad, lo que evidencia la rareza de algunas especies. Las colecciones biológicas fueron una fuente de información para reconocer la distribución y áreas de riqueza de Hippeastrinae en México.

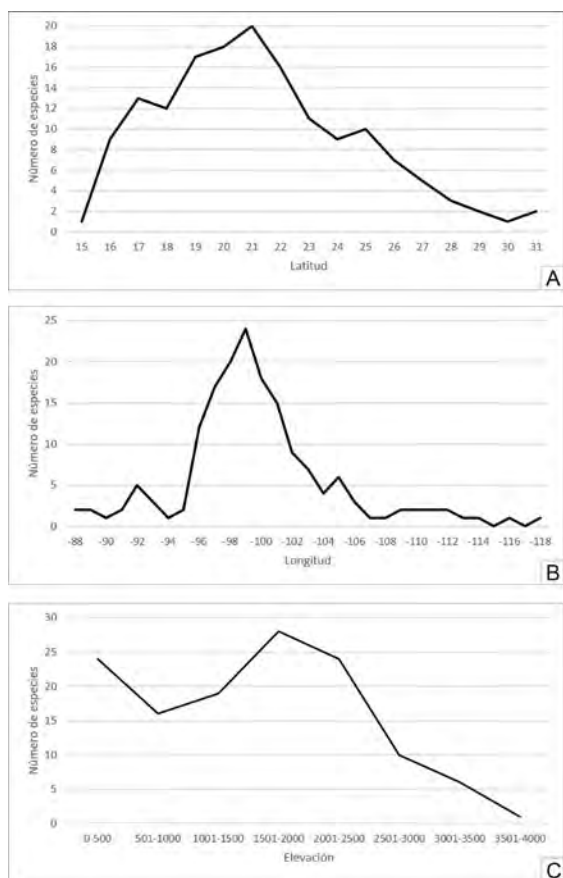


Fig. 5. Riqueza de Hippeastrinae por latitud, longitud y elevación. **A:** latitud. **B:** longitud. **C:** elevación.

Distribución geográfica de Hippeastrinae

La Zona de Transición Mexicana es un área de traslape entre la biota Neártica y Neotropical. En México, Halffter *et al.* (2009) propusieron cinco patrones generales de distribución de la biota: paleoamericano, neártico, neotropical antiguo, neotropical moderno y mesoamericano de montaña. Hippeastrinae mostró el patrón neotropical moderno. Es decir, el surgimiento del Istmo de Panamá representó el puente para la migración de los taxones desde América del Sur hacia América del Norte (Meerow *et al.*, 2000). Al llegar a México, el grupo diversificó en ambientes tropicales y montañosos dentro de la Zona de Transición Mexicana. Aunque también radió en

la región Neotropical. Análisis de biogeografía histórica ayudarían a comprender la distribución y especiación de Hippeastrinae en México.

Zephyranthes es un género diverso en el oriente y centro de México. Por el contrario, está ausente en los estados de Sinaloa y Quintana Roo (Fig. 2). *Sprekelia formosissima* tiene la distribución geográfica más amplia y crece a lo largo de la Zona de Transición Mexicana y regiones adyacentes del Desierto Chihuahuense, Cuenca del Balsas y Tierras Bajas del Pacífico (Fig. 2A). Su variación morfológica ha llevado a algunos autores a proponer a *S. howardii* Lehmiller y *S. clintiae* Traub como taxones diferentes, reconociendo tres especies para México (Traub, 1965; Lehmiller, 2000; Villaseñor, 2016). Sin embargo, un análisis de variación genética no pudo separar a los tres taxones (Velasco-Ramírez, 2017). En consecuencia, *S. formosissima* tiene una distribución extensa, está adaptada a diferentes hábitats y exhibe una amplia plasticidad fenotípica. *Sprekelia formosissima* fue citada para Guatemala (López-Ferrari & Espejo-Serna, 2002), no obstante, los resultados de la presente contribución la rescataron como endémica de México. Durante la revisión de ejemplares de herbario se encontraron registros cercanos a la frontera con Guatemala mal identificados. Por otro lado, no se tiene la certeza de que el registro en Chiapas sea silvestre. En caso de que el ejemplar provenga de material cultivado, Oaxaca representaría el límite sur en la distribución de *S. formosissima* y el istmo de Tehuantepec sería una barrera biogeográfica para esta especie. *Zephyranthes chlorosolen*, *Z. drummondii* D. Don, *Z. longituba* y *Z. morrisclintii* siguen un patrón de distribución por la vertiente del Golfo de México y extienden su distribución al noreste del país. *Zephyranthes bella*, *Z. fosteri*, *Z. latissimifolia*, *Z. sessilis* y *Z. verecunda* producen flores sésiles. Todas crecen en el centro del país, su distribución alcanza elevaciones entre los 24 y 3508 m. *Zephyranthes dichromanta*, *Z. nymphaea*, *Z. primulina*, *Z. reginae* y *Z. subflava* tienen perianto amarillo y son exclusivas de la provincia Veracruzana en el estado de San Luis Potosí y una porción de Tamaulipas e Hidalgo. Asimismo, *Z. moctezumae*, con perianto blanco, es endémico de San Luis Potosí y de la provincia Veracruzana. *Zephyranthes alba*, *Z. concolor*, *Z. mexicana* y *Z. pseudoconcolor* son similares morfológicamente.

La primera es endémica de la Ciudad de México y la Faja Volcánica Transmexicana. Por otro lado, *Z. concolor* tiene una distribución más amplia en el Desierto Chihuahuense, la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental y las Tierras Bajas del Pacífico. La distribución de *Z. pseudoconcolor* es más septentrional, crece en el Desierto Chihuahuense y la Sierra Madre Oriental. Ambas traslapan su distribución en los estados de San Luis Potosí y Guanajuato. Finalmente, *Z. mexicana* crece en ambientes templados, en Desierto Chihuahuense, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre Oriental.

Diez taxones extienden su distribución fuera de México. *Zephyranthes chlorosolen*, *Z. drummondii*, *Z. erubescens*, *Z. longifolia* y *Z. pulchella* se comparten con Estados Unidos de América. Mientras que, *Z. brevipes* también se registra en Guatemala (Standley, 1929; Standley & Steyemark, 1952). Asimismo, *Z. carinata* se ha registrado en las Antillas, Costa Rica y Guatemala. Por otro lado, *Z. citrina* también prospera en las Antillas, Guyana, Honduras y Panamá (Tropicos, 2022). *Zephyranthes carinata* y *Z. citrina* son cultivadas, por lo que es difícil establecer si los registros de su distribución son de poblaciones silvestres o naturalizadas (Hume, 1939). Carnevali *et al.* (2010) sugieren que las poblaciones mexicanas de *Z. citrina* podrían ser las únicas silvestres. Mientras que, las poblaciones silvestres de *Z. carinata* estarían en México y Centro América (Hume, 1939). *Zephyranthes lindleyana* extiende su distribución a Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala y Honduras (Tropicos, 2022). Finalmente, Espejo-Serna & López Ferrari (1993) y Villaseñor (2016) registraron a *Z. verecunda* en Guatemala. Sin embargo, no existe material de herbario que respalde su presencia en dicho país. Los resultados de este trabajo indican que el límite sur de su distribución es Oaxaca, por lo que probablemente se trata de una especie endémica.

Los valores de extensión de la presencia (EOO), área de ocupación (AOO) y máxima distancia (MaxD) evalúan las áreas de distribución y la extensión de los rangos geográficos (Vargas-Amado *et al.*, 2013). EOO y MaxD muestran que *Z. longifolia*, *Z. chlorosolen*, *S. formosissima* y *Z. lindleyana* tienen una amplia extensión del área geográfica, al igual que la distribución geográfica

general de las localidades en las que estas especies ocurren (Gaston & Fuller, 2009; Tabla 2). Por otro lado, AOO infiere que el tamaño relativo de las poblaciones es amplio para *S. formosissima*, *Z. fosteri*, *Z. lindleyana* y *Z. chlorosolen*. El número de registros y la distribución de los mismos influye en los resultados de EOO. *Zephyranthes alba*, *Z. ita-andivi* y *Z. orellanae* tienen EOO menores a 200 km², en *Z. alba* se debe a que los registros son continuos, únicamente se registra en Ciudad de México, de igual manera, *Z. ita-andivi* y *Z. orellanae* cuentan con cinco y seis registros, respectivamente, y estos son continuos. Por otro lado, *Z. stellatorosea* G. Lom. Sm., Spurrier, Flagg & Espejo también tiene cinco registros, pero estos se encuentran discontinuos, lo que resulta en una EOO de 10.219,903 km².

Riqueza de Hippeastrinae

México representa un centro de radiación evolutiva y endemismo de *Zephyranthes* subg. *Zephyranthes* (García *et al.*, 2014; Rodríguez *et al.*, 2018), pero su distribución es heterogénea. El estado de San Luis Potosí registró la mayor riqueza, albergó 21 especies, lo que equivale a 46,67% de ellas. Cinco especies de *Zephyranthes* restringieron su distribución dentro de sus límites políticos y representa el valor más alto de endemismo (Tabla 3). Villaseñor (2016) registra 42 especies endémicas para el estado, por lo que Hippeastrinae contribuye con 12%. Para San Luis Potosí y regiones adyacentes, De-Nova *et al.* (2018) registraron 11 especies endémicas de Hippeastrinae. En el estado, la topografía varía desde las planicies de la provincia Veracruzana, las montañas de la Sierra Madre Oriental, hasta el altiplano del Desierto Chihuahuense. La variedad fisiográfica, topográfica, climática y edafológica contribuye a la riqueza de especies y endemismos (De-Nova *et al.*, 2018). Rzedowski (1993) sugiere que el endemismo en México se concentra en las zonas áridas. Por ejemplo, Cactaceae ha diversificado en zonas áridas y semiáridas y es rica en especies y endemismos en San Luis Potosí. Adicionalmente, los suelos yesosos han favorecido el endemismo dentro del estado (Sosa & De-Nova, 2012; De-Nova, 2018). En contraste, el endemismo de Hippeastrinae fue localizado en el bosque tropical caducifolio y la vegetación acuática y subacuática en las planicies de la provincia Veracruzana.

Sumando 20 especies, el análisis de riqueza por provincia biogeográfica recuperó a la Sierra Madre Oriental con la mayor diversidad de Hippeastrinae. Con una distribución heterogénea, Villaseñor (2016) estima en 6600 especies la riqueza de plantas vasculares nativas de esta provincia y Cuéllar-Martínez & Sosa (2016) encuentran 23 especies de Amaryllidaceae. La Sierra Madre Oriental es un sistema montañoso paralelo a la costa del Golfo de México entre el centro y noreste del país (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Ruiz-Jiménez *et al.*, 2004). Esta cadena montañosa tiene una superficie aproximada de 60978,34 km², una amplia variedad topográfica y un intervalo de elevación entre 200 y 3600 m s.n.m. (Suárez-Mota *et al.*, 2017). Además, contiene 99% de los climas registrados en México (Hernández-Cerda & Carrasco-Anaya, 2004). Asimismo, la presencia de valles y cañones favorece el desarrollo de elementos tropicales en elevaciones altas (Arreguín-Sánchez & Fernández-Nava, 2004; Morrone, 2005; Rzedowski, 2006). Este conjunto de características ha permitido el establecimiento de diferentes tipos de vegetación y favorecido la diversificación de Hippeastrinae.

A nivel global, la riqueza de especies de angiospermas está relacionada con la diversidad climática (Francis & Currie, 2003). En México, la riqueza y endemismo de monocotiledóneas geófitas fue analizada por Sosa & Loera (2017). Los resultados indican que la riqueza de especies está relacionada con el clima actual, mientras que el endemismo se relaciona con la topografía y la estabilidad en la precipitación. Dentro de la Sierra Madre Oriental, Suárez-Mota *et al.* (2017) identificaron 277 dominios climáticos. También encontraron una relación geográfica entre la diversidad de dominios climáticos y la riqueza de especies de Asteraceae. Dos áreas con mayor riqueza climática fueron identificadas, una al norte de la Sierra Madre Oriental y la otra en la porción sur. En ambas, el número estimado de dominios climáticos es de 24 a 40. El área de riqueza de Hippeastrinae corresponde con la segunda. Por lo tanto, la riqueza de Hippeastrinae dentro de la Sierra Madre Oriental podría estar relacionada con la diversidad climática.

Hippeastrinae es muy diversa en el bosque de coníferas y encino, matorral xerófilo y el uso de suelo agrícola-acuícola (Tabla 5, Fig. S1).

Rzedowski (1991) encuentra que el bosque de coníferas y encino es el más rico en especies con aproximadamente 24% de la riqueza vegetal de México. En cambio, si se analiza por unidad de superficie, el bosque mesófilo y el bosque tropical perennifolio son los más diversos. La tribu Tigridieae (Iridaceae) presenta las mismas preferencias ecológicas que Hippeastrinae (Munguía-Lino *et al.*, 2015). Ambos grupos siguen el patrón general de las monocotiledóneas geófitas, las cuales se desarrollan en el bosque de coníferas y encino, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo (Cuéllar-Martínez & Sosa, 2016). Los cormos, bulbos y rizomas permanecen enterrados en el estiaje, mientras que la parte aérea se desarrolla cuando las condiciones de humedad son favorables. Esto permite el desarrollo de las geófitas en ambientes con estacionalidad marcada (Cuéllar-Martínez & Sosa, 2016; Howard *et al.*, 2019). Por otro lado, la apertura de áreas con fines agrícolas da lugar al establecimiento de plantas que no podrían desarrollarse en bosques cerrados (Danin, 2013). Esta sería una de las razones por la cual Hippeastrinae resultó diverso en el uso de suelo agrícola-acuícola; otra razón podría ser que, en nuestro estudio, abundan registros colectados a orillas de caminos, de campos de cultivo y en sitios abiertos.

En México, la Faja Volcánica Transmexicana ha sido importante para la diversificación de algunos grupos de angiospermas (Rodríguez *et al.*, 2018). Para las monocotiledóneas geófitas no ha sido la excepción (Cuéllar-Martínez & Sosa, 2016; Sosa & Loera, 2017), en particular la tribu Tigridieae (Iridaceae, Munguía-Lino *et al.*, 2015). Del mismo modo, *Solanum* L. sección *Petota* (Hijmans & Spooner, 2001), *Lycianthes* (Dunal) Hassl. serie *Meizonodontae* (Anguiano-Constante *et al.*, 2018) y *Cosmos* Cav. (Vargas-Amado *et al.*, 2013) encuentran la mayor diversidad dentro de esta provincia. Por otro lado, el análisis de riqueza por cuadrícula demostró que el área de mayor riqueza de Hippeastrinae se encuentra principalmente en Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, en la porción sur de la Sierra Madre Oriental y la confluencia del Desierto Chihuahuense y Veracruzana (Fig. 4). El género *Dahlia* Cav. tiene dos áreas de mayor diversidad en México: la primera en la Sierra Madre Oriental y Desierto Chihuahuense y la segunda en la Cuenca del Balsas y Sierra Madre

del Sur (Carrasco-Ortiz *et al.*, 2019). Hippeastrinae y *Dahlia*, dos grupos de geófitas, comparten las celdas de mayor riqueza dentro de Sierra Gorda. Cabe resaltar que la celda con el mayor número de observaciones (76-94) se localiza en la Faja Volcánica Transmexicana.

Latitudinalmente, Hippeastrinae es un grupo rico en especies entre los 19° y 22° N (16-20 spp.). Esta observación coincide con el área de mayor riqueza resultante en el análisis por cuadrícula. En el caso de la longitud, la riqueza se concentró en los 99° O (24 spp.). La observación demuestra que el grupo es diverso en el oriente del país, especialmente en la porción sur de la Sierra Madre Oriental. Por elevación, la riqueza de especies se encontró entre los 0-500 m s.n.m. (24 spp.), de 1501-2000 m s.n.m. (28 spp.) y de los 2001-2500 m s.n.m. (24 spp.). Esto representa la amplitud del intervalo de elevación en el que pueden desarrollarse los taxones, así como la afinidad neotropical de algunas especies, que prosperan por debajo de los 500 m s.n.m. Por otro lado, entre los 1500-1700 m s.n.m. se encuentra el límite superior del bosque tropical caducifolio y el inferior del bosque de coníferas y encino (Pennington & Sarukhán, 2005). Hippeastrinae muestra un desarrollo óptimo en ambos tipos de vegetación.

CONCLUSIONES

Este es el primer trabajo que estima la riqueza y distribución de Hippeastrinae en México basados en estado, región y provincia biogeográfica, tipo de vegetación, latitud, longitud, elevación y cuadrícula. También se determinaron los valores de EOO, AOO y máxima distancia y se identificaron los sitios con alta riqueza de especies. En México se registran 45 especies de Hippeastrinae. Nuestros resultados mostraron que las especies mexicanas representan 16,2% del grupo y un endemismo de 13%. San Luis Potosí es el estado con mayor riqueza de la subtribu. Hippeastrinae presenta un patrón de distribución y riqueza de tipo neotropical moderno, con una concentración de especies en la región Neotropical y la Zona de Transición Mexicana. La Sierra Madre Oriental es la provincia con mayor riqueza. La variación climática y topográfica ha facilitado la diversificación del grupo.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

ARC y CVI planificaron el estudio. CVI realizó la captura y revisión de datos. CVI y GML realizaron los análisis biogeográficos. Todos los autores contribuyeron en la redacción y revisión del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

A J.L. León de la Luz, A. Castro-Castro, R. Domínguez-Yescas, A.K. Gudiño-Cano, G. Carnevali, L. Hernández-Sandoval, P. Carrillo-Reyes, A. Mora-Olivo y F. Aguilar-Galván por las fotografías proporcionadas. El Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg) y la Pacific Bulb Society (PBS) apoyaron económicamente este proyecto en 2018.

BIBLIOGRAFÍA

- ALVARADO-CÁRDENAS, L. O. & A. GARCÍA-MENDOZA. 2008. Una especie nueva de *Habranthus* (Amaryllidaceae, Hippeastreae) para la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Novon* 18: 283-286. <https://doi.org/10.3417/2006086>
- ANGUIANO-CONSTANTE, M. A., G. MUNGUÍ-LINO, E. ORTIZ, J. L. VILLASEÑOR & A. RODRÍGUEZ. 2018. Riqueza, distribución geográfica y conservación de *Lycianthes* serie *Meizonodontae* (Capsiceae, Solanaceae). *Rev. Mex. Biodivers.* 89: 516-529. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2340>
- ARREGUÍN-SÁNCHEZ, M. L. & R. FERNÁNDEZ-NAVA. 2004. Flora de la Sierra Gorda, Querétaro. En: LUNA, I., J. J. MORRONE & D. ESPINOSA (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, pp.193-214. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- BACHMAN, S., J. MOAT, A. W. HILL, J. DE LA TORRE & B. SCOTT. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117-126. <https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109>
- BAKER, J. G. 1881. *Zephyranthes macrosiphon*. *The Gardeners' Chronicle, new series* 16: 70.
- BAKER, J. G. 1882. *Zephyranthes citrina*. *Bot. Mag. [sic]*. 108: pl. 6605.

- BRANDEGEE, T. S. 1889. *Zephyranthes arenicola*. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 2: 205.
- CARNEVALI, G., H. DUNO, J. L. TAPIA & I. M. RAMÍREZ. 2010. Reassessment of *Zephyranthes* (Amaryllidaceae) in the Yucatan Peninsula including a new species, *Z. orellanae*. *J. Torrey Bot. Soc.* 137: 39-48. <https://doi.org/10.3159/08-RA-074.1>
- CARRASCO-ORTIZ, M., G. MUNGUÍA-LINO, A. CASTRO-CASTRO, G. VARGAS-AMADO, ... & A. RODRÍGUEZ. 2019. Riqueza, distribución geográfica y estado de conservación del género *Dahlia* (Asteraceae) en México. *Acta Bot. Mex.* 126: e1354. <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1354>
- CUÉLLAR-MARTÍNEZ, M. & V. SOSA. 2016. Diversity patterns of monocotyledonous geophytes in Mexico. *Bot. Sci.* 94: 687-699. <https://doi.org/10.17129/botsci.763>
- DANIN, A. 2013. Near East ecosystems, plant diversity. En: LEVIN, S. A. (ed.), *Encyclopedia of biodiversity* (Second edition), pp. 478-487. Academic Press, Amsterdam. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00195-7>
- DE-NOVA, J. A., P. CASTILLO-LARA, A. K. GUDIÑO-CANO & J. GARCÍA-PÉREZ. 2018. Flora endémica del estado de San Luis Potosí y regiones adyacentes en México. *Árido-Ciencia* 3: 21-41.
- ESPEJO-SERNA, A. 2012. El endemismo en las Liliopsida mexicanas. *Acta Bot. Mex.* 100: 195-257. <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.36>
- ESPEJO-SERNA, A. & A. R. LÓPEZ-FERRARI. 1993. *Las monocotiledóneas mexicanas: una sinopsis florística: lista de referencia*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, Distrito Federal.
- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. En: RAMAMOORTHY, T. P. *et al.* (eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp. 3-107. Oxford University Press, Nueva York.
- FLAGG, R. O. & G. L. SMITH. 2009. A new Mexican *Habranthus* (Amaryllidaceae) and a key to the *Habranthus* of Mexico and Southwestern USA. *Herbertia* 63: 174-180.
- FLAGG, R. O. & G. L. SMITH. 2010. A new Mexican *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Herbertia* 64: 117-124.
- FLAGG, R. O., G. L. SMITH & W. S. FLORY. 2002. *Zephyranthes*. En: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (eds.), *Flora of North America North of Mexico*, vol. 26, pp. 296-303. Oxford University Press, Nueva York.
- FLAGG, R. O., G. L. SMITH & A. W. MEEROW. 2010. New combination in *Habranthus* (Amaryllidaceae) in Mexico and Southwestern USA. *Novon* 20: 33-34. <https://doi.org/10.3417/2008049>
- FLAGG, R. O., G. L. SMITH & A. J. GARCÍA-MENDOZA. 2018. *Zephyranthes pseudoconcolor* (Amaryllidaceae: Amaryllidoideae), a new species from Mexico, and clarification of *Z. concolor*. *Novon* 26: 290-297. <https://doi.org/10.3417/2018170>
- FLAGG, R. O., G. L. SMITH & A. J. GARCÍA-MENDOZA. 2019. Two new white-flowered Mexican *Zephyranthes* species (Amaryllidaceae: Amaryllidoideae) with different breeding system. *Novon* 27: 222-230. <https://doi.org/10.3417/2019380>
- FRANCIS, A. P. & D. J. CURRIE. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *Amer. Naturalist*. 161: 523-536. <https://doi.org/10.1086/368223>
- GALVÁN, R. 2001. Amaryllidaceae. En: CALDERÓN DE RZEDOWSKI, G. & J. RZEDOWSKI (eds.), *Flora fanerogámica del Valle de México*, 2ª. ed., pp. 1255-1259. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro.
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, D. E. SOLTIS & P. M. SOLTIS. 2014. Testing deep reticulate evolution in Amaryllidaceae tribe Hippeastreae (Asparagales) with ITS and chloroplast sequence data. *Syst. Bot.* 39: 75-89. <https://doi.org/10.1600/036364414X678099>
- GARCÍA, N., R. A. FOLK, A. W. MEEROW, S. CHAMALA, ... & P. S. SOLTIS. 2017. Deep reticulation and incomplete lineage sorting obscure the diploid phylogeny of rain-lilies (Amaryllidaceae tribe Hippeastreae). *Molec. Phylog. Evol.* 111: 231-247. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.003>
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUEBERG, R. S. OLIVEIRA, ... & W. S. JUDD. 2019a. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 1-18. <https://doi.org/10.1002/tax.12062>
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUEBERG & W. S. JUDD. 2019b. Proposal to conserve *Zephyranthes* (Amaryllidaceae), nom. cons. Against an additional name, *Sprekelia*. *Taxon* 68: 596. <https://doi.org/10.1002/tax.12079>
- GARCÍA-MENDOZA, A. 2021. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Amaryllidaceae. Instituto de

- Biología, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México.
<https://doi.org/10.22201/ib.9786073046923e.2021>
- GARCÍA-MENDOZA, A., P. TENORIO & J. REYES. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Bot. Mex.* 27: 53-73.
<https://doi.org/10.21829/abm27.1994.710>
- GASTON, K. J. & R. A. FULLER. 2009. The sizes of species' geographic ranges. *J. Appl. Ecol.* 46: 1-9.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01596.x>
- GOOGLE. 2022. Google Earth Pro software v. 7.3.6. Disponible en: <https://www.google.com/intl/es/earth/> [Acceso: 13 diciembre 2022].
- GREENMAN, J. M. 1988a. *Zephyranthes konzattii*. *Proc. Amer. Acad. Arts.* 33: 473.
- GREENMAN, J. M. 1988b. *Zephyranthes nelsonii*. *Proc. Amer. Acad. Arts.* 33: 473.
- HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* 35: 1-64.
- HALFFTER, G., J. LLORENTE-BOUSQUETS & J. J. MORRONE. 2009. La perspectiva biogeográfica histórica. En: SARUKHÁN, J. (ed.), *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad, pp. 67-86. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.113645>
- HANSEN, B., K. LARSEN & S. E. OLSEN. 1997. Protologues in seed catalogues from Botanic Garden Copenhagen 1843-1875. *Biol. Skr.* 47: 1-53.
- HERBERT, W. 1825a. *Zephyranthes verecunda*. *Bot. Mag. [sic]*. 52: t. 2583.
- HERBERT, W. 1825b. *Zephyranthes carinata*. *Bot. Mag. [sic]*. 52: t. 2594.
- HERNÁNDEZ-CERDA, M.E. & G. CARRASCO-ANAYA. 2004. Climatología. En: LUNA, I. *et al.* (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, pp. 63-108. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- HIJMANS, R. J. & D. M. SPOONER. 2001. Geographic distribution of wild potato species. *Amer. J. Bot.* 88: 2101-2112. <https://doi.org/10.2307/3558435>
- HIJMANS, R. J., L. GUARINO, C. BUSSINK, P. MATHUR, ... & E. ROJAS. 2004. DIVA-GIS versión 4. Un sistema de información geográfica para el análisis de distribución de especies. Manual. Centro Internacional de la Papa, Instituto Internacional de Recursos Genéticos Vegetales, Lima, Perú.
- HOWARD, C. C., A. F. RYAN, J. M. BEAULIEU & N. CELLINESE. 2019. The monocotyledonous underground: global climatic and phylogenetic patterns of geophyte diversity. *Amer. J. Bot.* 106: 1-14. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1289>
- HOWARD, T. M. 1990. A new species and transfer in *Habranthus*. *Herbertia* 46: 115-117.
- HOWARD, T. M. 1993. *Zephyranthes leucantha* T.M. Howard, sp. nov., a new white-flowered rain lily species from east-central Mexico. *Herbertia* 49: 94-95.
- HOWARD, T. M. 1996a. Two new *Zephyranthes* species from Mexico. *Herbertia* 51: 38-41.
- HOWARD, T. M. 1996b. Two new mexican *Habranthus* species and a review of the mexican *Habranthus*. *Herbertia* 51: 42-47.
- HOWARD, T. M. 2001. *Bulbs for warm climates*. University of Texas Press, Austin.
<https://doi.org/10.7560/731257>
- HOWARD, T. M. & S. OGDEN. 1990. Six new species of *Zephyranthes*. *Herbertia* 46: 105-114.
- HUME, H. H. 1939. *Zephyranthes* of the West Indies. *Herbertia* 6: 120-135.
- INEGI. 2012. Áreas geoestadísticas municipales, 2012. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- INEGI. 2016. División política estatal 1:250000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- INEGI. 2021. Uso del suelo y vegetación 1:250000, Serie VII (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- JSTOR. 2022. Global Plants. Disponible en: <https://plants.jstor.org/> [Acceso: 6 diciembre 2022].
- LAVOIE, C. 2013. Biological collections in an ever changing world: herbaria as tools for biogeographical and environmental studies. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 15: 68-76.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.10.002>
- LEHMILLER, D. J. 2000. A new species of *Sprekelia* (Amaryllidaceae). *Herbertia* 54: 228-231.
- LÓPEZ-FERRARI, A. R. & A. ESPEJO-SERNA. 2002. *Amaryllidaceae. Flora de Veracruz*. Instituto de Ecología A.C., Xalapa.
- MCVAUGH, R. 1989. Liliaceae. En: ANDERSON, W. (ed.), *Flora Novo-Galiciana. A descriptive account*

- of the vascular plants of western Mexico, pp. 120-293. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- MEEROW, A. W. 2010. Convergence or reticulation? Mosaic evolution in the canalized American Amaryllidaceae. En: SEBERG, O. *et al.* (eds.), *Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons*, pp. 145-168. Aarhus University Press, Aarhus.
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 1998. Amaryllidaceae. En: KUBITZKI, K (ed.), *The families and genera of vascular plants. Flowering plants, Monocotyledons, Liliaceae (except Orchidaceae)*, pp. 83-110. Springer, Berlin.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_11
- MEEROW, A. W., M. F. FAY, C. L. GUY, Q. B. LI, ... & M. W. CHASE. 1999. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid *rbcL* y *trnL-F* sequence data. *Amer. J. Bot.* 86: 1325-1345. <https://doi.org/10.2307/2656780>
- MEEROW, A. W., C. L. GUY, Q. B. LI & S. L. YANG. 2000. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* 25: 708-726. <https://doi.org/10.2307/2666729>
- MORRONE, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mex. Biodivers.* 76: 207-252.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- MORRONE, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* 33: 355-361.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06266.x>
- MORRONE, J. J., T. ESCALANTE & G. RODRÍGUEZ-TAPIA. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* 4277: 277-279.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- MUNGUÍA-LINO, G., G. VARGAS-AMADO, L. M. VÁZQUEZ-GARCÍA & A. RODRÍGUEZ. 2015. Riqueza y distribución geográfica de la tribu Tigridieae (Iridaceae) en Norteamérica. *Revista Mex. Biodivers.* 86: 80-98.
<https://doi.org/10.7550/rmb.44083>
- PENNINGTON, T. D. & J. SARUKHÁN. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Tercera edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.
- PONDER, W. F., A. CARTER, P. FLEMONS & R. R. CHAPMAN. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biol.* 15: 648-657.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003648.x>
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2022. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Disponible en: <http://qgis.org/es/site>
- QUISTIÁN-RANGEL, L. 2004. *El género Zephyranthes en el estado de Querétaro*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Querétaro, Santiago de Querétaro, Querétaro.
- RODRÍGUEZ, A., A. CASTRO-CASTRO, G. VARGAS-AMADO, O. VARGAS-PONCE, ... & G. MUNGUÍA-LINO. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in Mexico. *J. Syst. Evol.* 56: 537-549. <https://doi.org/10.1111/jse.12457>
- RUIZ-JIMÉNEZ, C. A., O. ALCÁNTARA & I. LUNA. 2004. Límites. En: LUNA, I. *et al.* (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, pp. 7-24. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-21.
<https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- RZEDOWSKI, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En: RAMAMOORTHY, T. P. *et al.* (eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp. 129-148. Oxford University Press, Nueva York.
- RZEDOWSKI, J. 2006. *Vegetación de México*, 1ra Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- SEINet (SEINET PORTAL NETWORK). 2022. Disponible en: <http://swbiodiversity.org/seinet/index.php>
- SMITH, J. G. 1895. *Zephyranthes pulchella*, n. sp. *Rep. (Annual) Missouri Bot. Gard.* 6: 114-115.
<https://doi.org/10.2307/2992153>
- SNYDER, J. P. 1987. *Map projections. A working manual*. Government Printing Office, Washington.
<https://doi.org/10.3133/pp1395>
- SOSA, V. & A. DE-NOVA. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Bot. Mex.* 100: 293-315.
<https://doi.org/10.21829/abm100.2012.38>
- SOSA, V. & I. LOERA. 2017. Influence of current climate, historical climate stability and topography on species richness and endemism in Mesoamerican geophyte plants. *PeerJ* 5: e3932.
<https://doi.org/10.7717/peerj.3932>

- SOSA, V., J. A. DE-NOVA & M. VÁSQUEZ-CRUZ. 2018. Evolution history of the flora of Mexico: dry forests cradles and museums of endemism. *J. Syst. Evol.* 56: 523-536. <https://doi.org/10.1111/jse.12416>
- SPURRIER, M. A., G. L. SMITH, R. O. FLAGG & A. ESPEJO-SERNA. 2015. A new species of *Zephyranthes* (Amaryllidaceae) from Mexico. *Novon* 24: 289-294. <https://doi.org/10.3417/2014029>
- SPENCER, L.B. 1973. *A monograph of the genus Zephyranthes (Amaryllidaceae) in North and Central America*. Ph. D. dissertation. Wake Forest University, Winston-Salem, North Carolina, Estados Unidos.
- STANDLEY, P. C. 1929. *Zephyranthes brevipes*. *Publ. - Field Mus. Nat. Hist., Bot. ser.* 4: 199.
- STANDLEY, P. C. & J. A. STEYERMARK. 1952. *Flora of Guatemala*. Fieldiana: Botany, vol. 24, Part III. Chicago Natural History Museum Press, Estados Unidos de America. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2255>
- SUÁREZ-MOTA, M. E., J. L. VILLASEÑOR & L. LÓPEZ-MATA. 2017. Dominios climáticos de la Sierra Madre Oriental y su relación con la diversidad florística. *Revista Mex. Biodivers.* 88: 224-233. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.020>
- THE PLANT LIST. 2013. Version 1.1. Disponible en: <http://www.theplantlist.org/> [Acceso: 6 diciembre 2022].
- THIERS, B. Continuamente actualizado. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Acceso: 13 diciembre 2022].
- TRAUB, H. P. 1941. *Zephyranthes fosteri* sp. nov. *Herbertia* 7: 66.
- TRAUB, H. P. 1963. *Zephyranthes howardii* sp. nov. *Pl. Life* 19: 49.
- TRAUB, H. P. 1965. *Sprekelia clintiae*, sp. nov. *Pl. Life* 21: 64.
- TRAUB, H. P. & T. M. HOWARD. 1970. *Zephyranthes* (subg. *Cooperia*) *morrisclintii*. *Pl. Life* 26: 62-63.
- TROPICOS.ORG. 2022. Missouri Botanical Garden. Saint Louis Missouri. Disponible en: <http://www.tropicos.org> [Acceso: 6 diciembre de 2022].
- UICN. 2017. Directrices de uso de las categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN. Versión 13. Subcomité de Estándares y Peticiones. Disponible en: <http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/RedListGuidelines.pdf>
- ULLOA, C., P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ, S. BECK, M. J. BELGRANO, ... & P.M. JØRGENSEN. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617. <https://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- VARGAS-AMADO, G., A. CASTRO-CASTRO, M. HARKER, J. L. VILLASEÑOR, ... & A. RODRÍGUEZ. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreopsidae). *Revista Mex. Biodivers.* 84: 536-555. <https://doi.org/10.7550/rmb.31481>
- VELASCO-RAMÍREZ, A., 2017. *Variabilidad genética y distribución espacial del Lirio Azteca (Sprekelia formosissima (L.) Herb.)*. Tesis de maestría. Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco.
- VILLASEÑOR, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mex. Biodivers.* 87: 559-902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- WALLACE, A. R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Macmillan, Londres.
- WATSON, S. 1890. *Zephyranthes erubescens*. *Proc. Amer. Acad. Arts.* 25: 162.
- WILLIS, F., J. MOAT & A. PATON. 2003. Defining a role for herbarium data in Red List assessments: a case study of *Plectranthus* from eastern and southern tropical Africa. *Biodivers. & Conserv.* 12: 1537-1552. <https://doi.org/10.1023/A:1023679329093>
- WOLF, J. H. D. & A. FLAMENCO-S. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *J. Biogeogr.* 30: 1689-1707. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00902.x>



CLASSIFICATION AND PHYLOGENY OF AMARYLLIDACEAE, THE MODERN SYNTHESIS AND THE ROAD AHEAD: A REVIEW

CLASIFICACIÓN Y FILOGENIA DE AMARYLLIDACEAE, LA SÍNTESIS MODERNA Y EL CAMINO POR RECORRER: UNA REVISIÓN


Alan W. Meerow 

Arizona State University, School of Life Sciences, Tempe, AZ USA, and Montgomery Botanical Center, Coral Gables, FL, USA

*ameerow@asu.edu

Citar este artículo

MEEROW, A. W. 2023. Classification and phylogeny of Amaryllidaceae, the modern synthesis and the road ahead: a review. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 355-373.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40046>

RESUMEN

La clasificación y la historia filogenética de las Amaryllidaceae se revisa desde el amanecer de la sistemática molecular en la década de 1990. Actualmente, se reconoce que la familia comprende tres subfamilias: Agapanthoideae, Allioideae y Amaryllidoideae, de las cuales la última es la más grande. La familia probablemente se originó en Gondwana, en lo que ahora es África. Agapanthoideae es monotípica, endémica de Sudáfrica y la primera rama del árbol genealógico de la vida de la familia; Allioideae es hermana de Amaryllidoideae. Se reconocen cuatro tribus en Allioideae: Allieae (monotípica, con casi 1000 especies de *Allium* en el hemisferio norte), Gilliesieae (5-7 géneros del sur de América del Sur) y Leucocoryneae (seis géneros principalmente en el sur de América del Sur) y Tulbaghieae (monotípica, con unas 30 especies endémicas de Sudáfrica). Amaryllidoideae es cosmopolita, pero en su mayoría pantropical, y consta de 13 tribus. Los centros de diversidad se encuentran en Sudáfrica, América del Sur y la región del Mediterráneo. El clado americano es hermano del clado euroasiático (tribus Galantheae, Lycorideae, Narcisseae y Pancratieae) de la subfamilia. Las Amaryllidoideae americanas se resuelven en dos grupos monofiléticos, 1) el clado hippeastroide (tribus Griffineae e Hippeastreae) y 2) el clado tetraploide andino (tribus Clinantheae, Eucharideae, Eustephieae e Hymenocallideae). Se revisan los análisis moleculares para cada clado principal de la familia, junto con los cambios taxonómicos resultantes. Se discuten brevemente las direcciones para futuros estudios.

PALABRAS CLAVE

Geófitos, monocotiledóneas, sistemática, secuencias de ADN, taxonomía.

SUMMARY

The classification and phylogenetic history of the Amaryllidaceae is reviewed since the dawn of molecular systematics in the 1990's. The family is now recognized as comprising three subfamilies: Agapanthoideae, Allioideae, and Amaryllidoideae, of which the latter is the largest. The family likely had a Gondwanaland origin in what is now Africa. Agapanthoideae is monotypic, endemic to South Africa, and the first branch in the family tree of life; Allioideae is sister to Amaryllidoideae. Four tribes are recognized in Allioideae: Allieae (monotypic, with nearly 1000 species of *Allium* across the Northern Hemisphere), Gilliesieae (5-7 genera in southern South America), Leucocoryneae (six genera mostly in southern South America), and Tulbaghieae (monotypic, with ca. 30 species endemic to South Africa). Amaryllidoideae is cosmopolitan, but mostly pantropical, consisting of 13 tribes. Centers of diversity occur in South Africa, South America and the Mediterranean region. The American clade is sister to the Eurasian clade (tribes Galantheae, Lycorideae, Narcisseae and Pancratieae) of the subfamily. The American Amaryllidoideae resolves as two monophyletic groups, 1) the hippeastroid clade (tribes Griffineae and Hippeastreae) and 2) the Andean tetraploid clade (tribes Clinantheae, Eucharideae, Eustephieae, and Hymenocallideae). Molecular analyses are reviewed for each main clade of the family, along with the resultant taxonomic changes. Directions for future studies are briefly discussed.

KEY WORDS


DNA sequences, geophytes, monocots, systematics, taxonomy.


Recibido: 27 Ene 2023

Aceptado: 7 Abr 2023

Publicado en línea: 30 Jul 2023

Publicado impreso: 30 Sep 2023

Editores: Nicolás García Berguecio 

& Agostina B. Sassone 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCTION

Our understanding of angiosperm phylogeny has undergone a revolution over the past three decades, largely due to two spectacular advances in the science of systematic botany (Judd *et al.*, 2015). With the advent of polymerase chain reaction (PCR) technology (Saiki *et al.*, 1988), direct comparison of the nucleotide sequences of organismal DNA became possible. Secondly, phylogenetic analysis has become the standard methodology for testing hypotheses of phylogeny among organisms in systematic biology (Wiley, 1981; Felsenstein, 2004) based upon principles formally enumerated by Hennig (1966). To the parsimony method (Kitching *et al.*, 1998) has been added both maximum likelihood (Huelsenbeck & Crandall, 1995) and Bayesian analysis (Beaumont, 2010), which have proven valuable in dealing with large DNA sequence datasets.

The precise relationship of Amaryllidaceae J.St.-Hil. to other Asparagales remained elusive until Fay & Chase (1996) used the plastid gene *rbcL* to argue that *Agapanthus* L'Hér., Alliaceae Borkh., and Amaryllidaceae form a monophyletic group (also evident in Chase *et al.*, 1995a, b), and that together they are related most closely to Hyacinthaceae Batsch ex Borkh. s.s. and the resurrected family Themidaceae Salisb. (the former tribe Brodiaeae of Alliaceae), both now classified as subfamilies within a broad circumscription of Asparagaceae Juss. (APG, 2009). They recircumscribed Amaryllidaceae to include *Agapanthus*, previously included in Alliaceae, as subfamily Agapanthoideae Endl. Subsequent analyses of multiple DNA sequences from both the chloroplast and nuclear genomes have shown quite strongly that *Agapanthus*, Amaryllidaceae, and Alliaceae represent a distinct lineage within the monocot order Asparagales Link (Meerow *et al.*, 1999; Fay *et al.*, 2000), but the exact relationships among the three groups have been difficult to resolve with finality (Graham *et al.*, 2006); APG II (APG, 2003) recommended treating all three as a single family, Alliaceae (which had nomenclatural priority at that time), and more emphatically in APG III (APG, 2009), but as Amaryllidaceae, reflecting the successful proposal for superconservation of the name (Meerow *et al.*, 2007). Current consensus

has Allioideae Herb. and Amaryllidoideae Burnett as sister groups, and Agapanthoideae sister to both (Baker *et al.*, 2022).

Based on the cladistic relationships of chloroplast DNA sequences (Ito *et al.*, 1999; Meerow *et al.*, 1999) all three subfamilies originated in Africa (Gondwanaland) and infrafamilial relationships are resolved along biogeographic lines (Fig. 1). Subfamily Amaryllidoideae, the largest in number of genera, has colonized all continents except Antarctica. Janssen & Bremer (2004) estimated the age of the family at 87 million years before present (MYBP). The only fossil for the family is from early Eocene western North America and was diagnosed as allied to Allioideae (Pigg *et al.*, 2018); contested by Friesen (2022). A leaf fossil from Colombia assigned by Wing *et al.* (2018) to Amaryllidaceae is at best ambiguous.

Agapanthoideae

The genus *Agapanthus* (subfamily Agapanthoideae) is restricted to South Africa and consists of six to 10 species of rhizomatous, evergreen or deciduous perennials, most with blue flowers (Snoeijer, 2004). The flowers have superior ovaries, and the genus contains saponins. To date, no molecular studies have been conducted to estimate the species phylogeny of this relatively small genus.

Allioideae

Allioideae is represented in Africa by the South African endemic genus *Tulbaghia* L., and a single species of *Allium* L., but is most diverse generically in southern South America (Chile and Argentina). Three tribes were recognized by some (Chase *et al.*, 2009; Escobar *et al.*, 2020): Allieae Dumort., Gilliesieae Baker and Tulbaghieae Endl. ex Meisn. Leucocoryneae Ravenna is now accepted as a fourth distinct tribe (Sassone *et al.*, 2018), of which the first and third consist of only a single genus, *Allium* and *Tulbaghia* (the monotypic genus *Prototulbaghia* Vosa appears nested within *Tulbaghia* (Stafford *et al.*, 2016)).

The subfamily is characterized by solid styles, superior ovaries and the unique allyl sulfide chemistry that gives many members their characteristic garlic odor. Monotypic Allieae is the largest tribe, entirely due to the speciose genus *Allium* (Friesen, 2022; Li *et al.*, 2010).

Tulbaghieae

The South African endemic genus *Tulbaghia* consists of 20-30 species and is badly in need of a thorough taxonomic revision. Vosa (2007) recognized a monotypic segregate genus *Prototulbaghia* that in a recent molecular study resolved as sister to one subclade of *Tulbaghia* spp. (Stafford *et al.*, 2016). Vosa (2009) presented a synoptic classification for the genus, distinguishing species groups (sections) primarily on the basis of the morphology of the staminal corona, recognizing 23 species, but Stafford *et al.* (2016) suggest that there may be as many as 30. *Tulbaghieae* is endemic to South Africa and is sister to the South American tribes Gilliesieae (Costa *et al.*, 2020; Escobar *et al.*, 2020) and Leucocoryneae (ca. six genera Sassone & Giussani, 2018).

Allieae

Allium contains over 900 species (Herden *et al.*, 2016) and is one of the largest genera of monocots known. More than 50 species are used as edible, medicinal and ornamental crops. Variable morphologically as well as ecologically, it has spread across the Holarctic region, inhabiting dry subtropics to boreal vegetation. Only a single species of *Allium* occurs outside the Holarctic zone, *A. synnotia* G. Don (syn. *A. dregeanum* Kunth), native to South Africa (de Wilde-Duyfjes, 1976; de Sarker *et al.*, 1997), though Friesen (2022) suggests that it may have been introduced by early European colonists. An Old World center of diversity encompasses the Mediterranean Basin to Central and Eastern Asia, with a second smaller one in western North America. Friesen (2022), Friesen *et al.* (2006) and Li *et al.* (2010) review the infrageneric taxonomic history of this complex genus. Molecular studies have either addressed the phylogenetic relationships of the entire genus (Mes *et al.*, 1997; Dubouzet & Shinoda, 1999; He *et al.*, 2000; Fritsch & Friesen, 2002; Friesen *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2010, 2016b; Xie *et al.*, 2020) or specific subgenera and sections *Amerallium* Traub: Samoylov *et al.*, 1995, 1999; *Cyathophora* (R.M. Fritsch) R.M. Fritsch: Li *et al.*, 2016a *Melanocrommyum* (Webb & Berth.) Rouy: Dubouzet & Shinoda, 1998; Mes *et al.*, 1999; Gurushidze *et al.*, 2008, 2010; Fritsch *et al.*, 2010, *Rhizirideum* (G. Don ex Koch) Wendelbo: Dubouzet *et al.*, 1997, section *Cepa*

(Mill.) Prokh: Gurushidze *et al.*, 2007, origins of *A. ampeloprasum* L. horticultural races and section *Allium*: Hirschegger *et al.*, 2010). Other molecular phylogenetic investigations have been concerned with the origins of economically important *Allium* crops (e.g. Friesen & Klaas, 1998; Friesen *et al.*, 1999; Blattner & Friesen, 2006; Friesen, 2022). Nguyen *et al.* (2008) examined the phylogeny of the western North American species and their adaptation to serpentine soils.

Friesen *et al.*'s (2006) analysis of 195 species of *Allium* using the ITS region of nrDNA presented a new subgeneric classification consisting of 15 monophyletic subgenera, and this is still mostly accepted. Earlier, Friesen *et al.* (2000) showed that the anomalous *Milula* Prain with a spicate inflorescence was nested within the Himalayan species of *Allium*. *Nectaroscordum* Lindl. and *Caloscordum* Herb. are also retained within *Allium*. Li *et al.* (2010) used ITS sequences along with the intron of the plastid gene *rps16* across over 300 *Allium* taxa and included a biogeographical analysis of the genus. Three major clades are consistently resolved (Fritsch, 2001; Fritsch & Friesen, 2002; Friesen *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2010), which Xie *et al.*'s (2020) whole plastome phylogeny supports as well. Subgenera *Amerallium*, *Anguinum* G. Don ex W.D.J. Koch) N. Friesen, *Vvedenskya* (Kamelin) R.M. Fritsch, *Porphyroprason* (Ekberg) R.M. Fritsch and *Melanocrommyum* originated in eastern Asia. The putatively oldest lineage consists of only bulbous plants (subgenera *Nectaroscordum*, *Microscordum* (Maxim.) N. Friesen and *Amerallium*) that only rarely produce a rhizome (Fritsch & Friesen, 2002). The second clade includes subgenera *Caloscordum*, *Anguinum*, *Vvedenskya*, *Porphyroprason* and *Melanocrommyum*, and the third subgenera *Butomissa* (Salisb.) N. Friesen, *Cyathophora*, *Rhizirideum*, *Allium*, *Cepa*, *Reticulatobulbosa* (Kamelin) N. Friesen and *Polyprason* Radić. The latter two contain both rhizomatous and bulbous species. The third clade was the most poorly resolved in these analyses and includes a number of non-monophyletic subgenera (Li *et al.*, 2010), but resolution and levels of support were greatly increased with analysis of whole plastomes (Xie *et al.*, 2020). A scenario of rapid radiation was proposed for this clade. The first two clades contain both Old and New World species; almost all of the western North American species are classified in

subgenus *Amerallium* (Nguyen *et al.*, 2008), which has sparingly extended to central and eastern North America. The only other North American species are members of subg. *Anguinum* (Li *et al.*, 2010; Xie *et al.*, 2020).

Costa *et al.* (2020) estimated the age of Alliioideae as ca. 63 million years and hypothesized that the Indian plate rafted Allieae to the northern hemisphere from which the genus *Allium* (ca. 52 MYBP) diversified via polyploidy and geographic spread throughout the Northern Hemisphere. Friesen (2022) supported this hypothesis.

Gilliesieae and Leucocoryneae

The tribes Gilliesieae and Leucocoryneae are entirely restricted to the American continents and are most diverse in southern South America, especially Argentina and Chile, and includes such established ornamental bulb crops as *Ipheion* Raf. and *Leucocoryne* Lindl. Only one species of *Nothoscordum* Kunth extends outside of that region, and may be adventive. The sister relationship of these tribes to Tulbaghieae (Fay & Chase, 1996; Fay *et al.*, 2006) suggests an austral entry into South America, perhaps via Antarctica, as has been suggested for many groups showing a similar biogeographic scenario (Raven & Axelrod, 1974). Unfortunately, generic limits within the group remain problematic, with many species having been variously treated as members of diverse genera (Rahn, 1998; Zöllner & Arriagada, 1998; Rudall *et al.*, 2002; Fay *et al.*, 2006).

The two tribes are immediately separable by the symmetry of the flowers; all Gilliesieae are zygomorphic, and all Leucocoryneae are actinomorphic. The latter also alone possess septal nectaries (Rudall *et al.*, 2002). Both tribes show greater variability in karyotype than either *Allium* or *Tulbaghia* (Costa *et al.*, 2020). A combination of plastid and ribosomal DNA sequences robustly supports the two floral morphological clades (Fay *et al.*, 2006; Pellicer *et al.*, 2017; Sassone & Giussani, 2018). Interestingly, the zygomorphic flowers of *Gilliesia* Lindl. are hypothesized to be insect mimics with a pseudocopulatory pollination syndrome (Rudall *et al.*, 2002).

Escobar *et al.* (2020) applied ITS and plastid *rbcL* and *trnL-F* sequences to explore generic limits in the Gilliesieae. Two major clades were well-supported: Clade I comprises the genera

Gilliesia, *Gethyum* Phil. and *Solaria* Phil., and Clade II, *Miersia* Lindl. and *Speea* Loes. However, *Gilliesia*, *Gethyum* and *Miersia* were all found to be paraphyletic, resulting in the recognition of the monotypic genus *Ancrumia* Harv. ex Baker. *Schickendantziella* Speg. and *Trichlora* Baker were not represented in the sampling. García *et al.* (2022a) resolved the same phylogenetic tree, and published two novel species of *Miersia*.

Sassone and colleagues have studied Leucocoryneae extensively (Sassone & Arroyo-Leuenberger, 2018; Sassone & Giussani, 2018; Sassone *et al.*, 2013; Sassone *et al.*, 2018), and the taxonomic history of the tribe is summarized in Sassone & Giussani (2018).

This tribe consists of six South American genera with ca. 100 species (Sassone *et al.*, 2014a): *Beauverdia* Herter (four spp., Sassone *et al.*, 2014b), *Ipheion* (three spp., Sassone *et al.*, 2014a), *Latace* Phil. (two spp., Sassone *et al.*, 2015), *Leucocoryne* (15 spp., Muñoz & Moreira, 2000), *Nothoscordum* (20-80 spp.), and *Tristagma* Poepp. (12 spp.; Arroyo-Leuenberger & Sassone, 2016). However, both *Tristagma* and *Nothoscordum* resolve as biphyletic (Pellicer *et al.*, 2017; Sassone & Giussani, 2018), and *Beauverdia*, with both white and yellow uniflorous species, is nested within the latter. For this reason, Pellicer *et al.* (2017) argued that *Beauverdia* should be placed into synonymy with *Nothoscordum*. Most recently García *et al.* (2022b) described a new monotypic genus in the Leucocoryneae, *Atacamallium* Nic.García, which resolved as sister to the genus *Leucocoryne*.

Amaryllidoideae

The largest subfamily of Amaryllidaceae in number of genera is Amaryllidoideae (Fig. 1). This subfamily is also economically important, albeit for its large number of ornamental bulbs rather than any food value. It is characterized by an inferior ovary, a unique group of alkaloidal compounds, many with bioactive properties (Meerow & Snijman, 1998; He *et al.*, 2015), and base chromosome number of $x = 11$ (Meerow & Snijman, 1998).

Tribe Amaryllideae, entirely southern African with the exception of pantropical *Crinum* L., is sister to the rest of Amaryllidaceae with very high bootstrap support in Meerow *et al.*'s (1999) analysis of plastid genes (Fig. 1). The remaining two African tribes of the family, Haemantheae Hutch. (including

subtr. Gethyllidinae Dumort) and Cyrtantheae Traub (consisting of only *Cyrtanthus* Ait.), were well supported, but their position relative to the Australasian Calostemmatae D.Müll.-Doblies & U.Müll.Doblies and a large clade comprising the Eurasian and American genera, was not clear. Most surprising, the Eurasian and American elements of the family were each monophyletic sister clades. Ito *et al.* (1999) resolved a very similar topology for a more limited sampling of Amaryllidaceae and related asparagoids using plastid *matK* sequences. Plastid *ndhF* sequences (Meerow & Snijman, 2006) resolved Cyrtantheae as sister to a clade of Calostemmatae and Haemantheae.

Amaryllideae

Almost all of the generic diversity of the tribe Amaryllideae is confined to South Africa (Snijman & Linder, 1996). Compared to other tribes in Amaryllidaceae, Amaryllideae is marked by a large number of synapomorphies (Snijman & Linder, 1996; Meerow & Snijman, 1998): extensible fibers in the bulb tunics, bisulcate pollen with spinulose exine, scapes with a sclerenchymatous sheath, unitegmic or ategmic ovules, and nondormant, water-rich, nonphytomelaninous seeds with chlorophyllous embryos. A few of the genera extend outside of South Africa proper, but only *Crinum*, with seeds well suited to oceanic dispersal (Koshimizu, 1930), ranges through Asia, Australia, and America. The tribe is the first branch within the subfamily (Ito *et al.*, 1999; Meerow, 2010; Meerow *et al.*, 2000; Meerow & Snijman, 2006). Snijman and Linder's (1996) phylogenetic analysis of the tribe based on morphological, floral and seed anatomical, and cytological data resulted in recognition of two monophyletic subtribes: Crininae Baker (*Boophone* Herb., *Crinum*, *Ammocharis* Herb., and *Cybistetes* Milne-Redh. & Schweick., the latter now transferred to *Ammocharis* (Snijman & Williamson, 1994) and Amaryllidinae Walp. (*Amaryllis* L., *Nerine* Herb., *Brunsvigia* Heist., *Crossyne* Salisb., *Hessea* Herb., *Strumaria* Jacq., and *Carpolyza* Salisb. *Carpolyza* has been transferred to *Strumaria* (Meerow & Snijman, 2001). Meerow *et al.*'s (1999) incomplete sampling of this tribe for three plastid sequences resolved *Amaryllis* as sister to the rest of the tribe. Weichhardt-Kulesa *et al.* (2000) presented an analysis of internal transcribed spacer (ITS) sequences for a part of the tribe (subtribe

Strumariinae sensu D. & U. Müller-Doblies [1985, 1996]). Meerow & Snijman (2001) analyzed morphology and ITS sequences across the entire tribe. *Amaryllis* is sister to the remaining genera, followed by *Boophone*. All other genera were included in two clades conforming to Snijman & Linder's (1996) subtribes Amaryllidinae (less *Amaryllis*, thus now Strumariinae) and Crininae (less *Boophone*), and *Carpolyza* was transferred into *Strumaria* (Meerow & Snijman, 2001).

Meerow *et al.* (2003) presented phylogenetic and biogeographical analyses of nrDNA ITS and plastid *trnL-F* sequences for all continental groups of the large, pantropical genus *Crinum* and related genera. Their results indicated that *C. baumii* Harms is more closely related to *Ammocharis* than to *Crinum sensu stricto* (s.s.). Three clades are resolved in *Crinum* s.s. The first one unites a monophyletic American group with tropical and North African species. Meerow *et al.* (2003) hypothesized that emergent aquatic tropical African species with actinomorphic perianths were likely the sister group to the American species, which was shown to be the case by Kwembeya *et al.* (2007). The second clade included all southern African species and the Australian endemic *C. flaccidum* Herb. The third includes monophyletic Madagascar, Australasian and Sino-Himalayan clades, with southern African species. The salverform, actinomorphic perianths of subg. *Crinum* appear to have evolved several times in the genus from ancestors with zygomorphic perianths (subg. *Codonocrinum* Willd. ex Schult.f.), thus neither subgenus is monophyletic. Biogeographical analyses place the origin of *Crinum* in southern Africa. The genus underwent three major waves of radiation corresponding to the three main clades resolved in the trees. Two entries into Australia of the genus were indicated, as were separate Sino-Himalayan and Australasian dispersal events. These results were confirmed by Kwembeya *et al.* (2007), including the origin of the endemic American species from tropical west African spp.

Calostemmatae, Cyrtantheae and Haemantheae

The three tribes Calostemmatae, Cyrtantheae and Haemantheae form a clade that is sister to the American and Eurasian tribes of the subfamily (Fig. 1; Meerow *et al.*, 1999; Meerow & Snijman, 2006), though their exact relationships to each other

remain ambiguous (Meerow & Snijman, 2006; Bay-Schmidt *et al.*, 2010).

Calostemmateae consists of two Australasian genera (*Proiphys* Herb., pseudopetiolate forest understory herbs of Malaysia, Indonesia, the Philippines and tropical Australia; and *Calostemma* R. Br., endemic to Australia). The indehiscent capsules of both genera are similar in appearance to the unripe berry-fruits of *Scadoxus* Raf. and *Haemanthus* L. (Haemantheae), but early in the development of the seed, the embryo germinates precociously, and a bulbil forms within the capsule and functions as the mature propagule (Rendle, 1901). A reasonable hypothesis is that the lineage represents an early entry into Australia directly from Africa.

Cyrtantheae consists of a single genus. *Cyrtanthus* is endemic to sub-Saharan Africa, with well over 90% of its species concentrated in South Africa (Dyer, 1939; Reid & Dyer, 1984). With about 55 species it is the largest genus of southern Africa's Amaryllidaceae (Snijman & Archer, 2003) and one of the largest in the family overall (Snijman & Meerow, 2010). The genus exhibits a high level of floral morphological diversity which is unparalleled in any other genus of the family. Conversely, the genus shows great consistency in chromosome number, with $2n = 16$ characteristic of most, if not all, of the species (Wilsenach, 1963; Ising, 1970; Strydom *et al.*, 2007). It is also the only African genus with the flattened, winged, phytomelanin seed, so common in the American clade of the family (Meerow & Snijman, 1998). Snijman & Meerow (2010) explored the phylogeny of the genus in the context of floral and ecological adaptation using plastid *ndhF* and nuclear ribosomal DNA.

Haemantheae is the only group of Amaryllidaceae that have evolved a baccate fruit (Meerow *et al.*, 1999; Meerow & Clayton, 2004). It is entirely African, and like *Cyrtanthus*, most of its diversity is in South Africa (Meerow & Snijman, 1998). Meerow & Clayton (2004) analyzed plastid *trnL-F* and nrDNA ITS sequences across the tribe. Two main clades are resolved, one comprising the monophyletic rhizomatous genera *Clivia* Lindl. and *Cryptostephanus* Welw. ex Baker, and a larger clade that unites *Haemanthus* and *Scadoxus* as sister to an *Apodolirion* Baker/*Gethyllis* L. subclade.

The Eurasian clade (Lycorideae, Galantheae, Narcisseae, and Pancratieae)

The Eurasian clade of the Amaryllidaceae (Fig. 1) contains the members of the family that have adapted to the highest latitudes in the Northern Hemisphere, and also those with the greatest economic value as spring flowering temperate zone garden plants (*Narcissus* L., *Galanthus* L., *Leucojum* L.). The clade was only recently recognized as a monophyletic group, resolved as sister to the endemic American genera by plastid DNA sequences (Ito *et al.*, 1999; Meerow *et al.*, 1999). The Eurasian clade encompasses four tribes that were previously recognized (Meerow & Snijman, 1998): Galantheae Parl., Lycorideae Herb., Narcisseae Lam. & DC., and Pancratieae Dumort., the overall relationships of which were obscured by their diversity of chromosome number and morphology (Traub, 1963). Müller-Doblies & Müller-Doblies (1978a) earlier observed similarities between the internal bulb morphology of *Ungernia* Bunge (Lycorideae) and *Sternbergia* Waldst. & Kit. (Narcisseae). With the exception of the Central and East Asian Lycorideae, the clade is centered within the Mediterranean region (Meerow & Snijman, 1998; Lledó *et al.*, 2004). There are 11 genera in the clade, comprising ca. 120 spp., with *Lycoris* Herb. (ca. 20 spp.) and *Narcissus* L. (40 spp.) the largest genera (Meerow & Snijman, 1998).

Lledó *et al.* (2004) presented a cladistic analysis of the clade that focused on the relationships of *Leucojum* and *Galanthus* using plastid *matK*, nuclear ribosomal ITS sequences, and morphology. *Leucojum* was revealed as paraphyletic, and the genus *Acis* Salisb. was resurrected to accommodate the linear-leaved Mediterranean *Leucojum* species with solid scapes. While their sampling within these three genera was extensive, only a single species each of the genera *Pancratium* L., *Sternbergia*, *Narcissus*, and *Vagaría* Herb., along with the monotypic *Lapiedra* Lag., were used as outgroups. *Hannonia* Braun-Blanq. & Maire was not included. Consequently, the phylogenetic relationships of the entire clade were not explicitly examined in their analyses. A similar case holds for Graham & Barrett's (2004) study of floral evolution in *Narcissus* using plastid *ndhF* and *trnL-F* sequences, which included only *Lapiedra* and one species each of *Galanthus*, *Leucojum*, and *Sternbergia* as outgroups in their analyses.

Meerow *et al.* (2006) analyzed the clade using plastid *ndhF* and rDNA ITS sequences for 33 and 29 taxa, respectively; all genera were represented by at least one species. Both sequence matrices resolve the Central and East Asian tribe Lycorideae as sister to the Mediterranean-centered genera of the clade, and two large subclades were recognized within the greater Mediterranean region: Galantheae, consisting of *Acis*, *Galanthus* and *Leucojum*; and Narcisseae (sister genera *Narcissus* and *Sternbergia*, and *Pancratium*). However, there were areas of incongruence between the two markers, which disappeared when three predominantly monotypic genera, *Hannonia*, *Lapiedra*, and *Vagaria*, centered in North Africa, were removed from the alignments. The authors hypothesized that incomplete lineage sorting took place after the divergence of Galantheae and Narcisseae/*Pancratium* from a common ancestor, with the three small or monotypic genera retaining a mosaic of the ancestral haplotypes. After the vicariant divergence of the Asian Lycorideae, North Africa and the Iberian Peninsula are the most likely areas of origin for the rest of the clade (Meerow *et al.*, 2006). A new genus, *Shoubiaonia* W.H.Qin, W.Q.Meng & Kun Liu, was recently described in Lycorideae and is sister to *Lycoris* and *Ungernia* (Qin *et al.*, 2021).

Narcissus is the most important genus of temperate zone spring flowering bulbs in the Amaryllidaceae. The genus is taxonomically very complex (Fernandes, 1968a; Webb, 1980; Mathew, 2002), no doubt in part due to its propensity to hybridize in nature (Marques, 2010), and the many horticultural hybrids and selections (Mathew, 2002). Consequently, the number of species varies considerably in different studies. For example, Webb (1980) recognized 26 species; Fernandes (1968a) accepted 63. Blanchard (1990) favored Fernandes' (1968a) treatment. The genus is most speciose in the Western Mediterranean area, particularly the Iberian Peninsula and NW Africa. This group is also fascinating biologically due to the occurrence of all four major classes of heterostyly, from stylar monomorphism, stigma-height dimorphism, distyly, to tristyly (reviewed in Barrett & Harder, 2005). It is the only heterostylous genus of Amaryllidaceae.

Fernandes (1968a) divided *Narcissus* into two subgenera, *Hermione* (Salisb. ex Haw.) Spach with base chromosome number $x = 5$, and *Narcissus* with

$x = 7$. He recognized 10 sections (*Apodanthe* [as *Apodanthi*] A. Fernandes, *Aurelia* (J. Gay) Baker, *Bulbocodii* DC., *Ganymedes* (Haw.) Schult f., *Jonquilla* DC., *Narcissus*, *Pseudonarcissus* DC., *Serotini* Parl., *Tapeinanthus* (Herb.) Traub and *Tazettae* DC.) based on his decades of karyotypic studies in the genus (summarized in Fernandes, 1967, 1968a, b, 1975). Pérez-Barrales *et al.*, (2003) used the short plastid intergenic spacer between *trnL* and *trnF* across a small sampling of *Narcissus* species and did not get much resolution beyond the two recognized subgenera. Graham & Barrett (2004) provided phylogenetic analyses of the plastid *trnL-F* and *ndhF* regions sequenced from 32 *Narcissus* species representing all 10 sections recognized by Fernandes (1975) and Blanchard (1990). This report strongly supported monophyletic subgenera *Hermione* and *Narcissus*, but not of all sections. Only section *Apodanthe* was clearly monophyletic, but several clades corresponded approximately to recognized sections (Graham & Barrett, 2004). The most robust study is that of Marques *et al.* (2017) who utilized plastid, mitochondrial and nrDNA (ITS) across a large sampling of species with multiple accessions. She uncovered striking incongruence between trees supported by the cytoplasmic versus the nuclear sequences, which she attributed to widescale hybridization throughout the evolutionary history of the genus. Tests for recombination in the ITS alignments supported this hypothesis. Again, only few of Fernandes' (1968a) sections were found to be monophyletic. Könyves *et al.* (2019) concluded much the same in their study of *Narcissus* section *Bulbocodii*.

The sister genus to *Narcissus* is *Sternbergia* (Meerow *et al.*, 2006), a small genus of ca. eight dwarf white or yellow cup-shaped flowered species, generally appearing in autumn. The scapes are uniflorous. It is distributed around the Mediterranean basin, with diversity and endemism highest from Greece to Israel. Two species flower in spring: *S. vernalis* (Mill.) Gorer & J.H. Harvey and *S. candida* B. Mathew. & T. Baytop, the latter the sole white-flowered species. *S. lutea* (L.) Ker Gawl. ex. Spreng. has been in cultivation for millennia and has naturalized in areas of northern Europe (Mathew, 1983).

Gage *et al.* (2011) published the most recent phylogeny of the genus and concluded that it forms

two main clades: 1) *S. colchiciflora* Waldst. & Kit. sister to *S. vernalis*, *S. candida* and *S. chusiana* Boiss., and 2) *S. lutea* and its allies. The two spring flowering species are closely related. In the *S. lutea* complex, there was insufficient resolution, supporting arguments that *S. sicula* Tineo ex Guss. and *S. greuteriana* Kamari & R. Artelari are conspecific with *S. lutea*.

The relationship between *Galanthus* and *Leucojum sensu lato* (s.l.) has long been recognized, as has their relationship to *Narcissus* and *Sternbergia* (Müller-Doblies & Müller-Doblies, 1978b; Davis, 1999; 2001). Both genera share pendulous, predominantly white flowers, similar internal bulb morphology and poricidal anthers (Müller-Doblies & Müller-Doblies, 1978b). Unlike *Narcissus*, both lack a floral tube or a parapergone (corona). *Galanthus* is marked by the striking length differences between the inner and outer tepal series, which are only subequal in *Leucojum* and *Acis* (Meerow & Snijman, 1998).

Galanthus consists of 18 species, mostly distributed in Europe, Asia Minor and the Near East (Davis, 1999, 2001). Stern (1956) recognized three series in *Galanthus*, erected primarily by leaf veneration: *Nivales* Beck (leaves flat), *Plicati* Beck (leaves plicate) and *Latifolii* Stern (leaves convolute). Davis (1999) combined series *Nivales* and *Plicati* into series *Galanthus*, and divided series *Latifolii* into two subseries: *Glaucæfolii* (Kem.-Nath.) A. P. Davis and *Viridifolii* (Kem.-Nath.) A.P. Davis. Molecular phylogenetic studies (Lledó *et al.*, 2004; Larsen *et al.*, 2010; Rønsted *et al.*, 2013) indicate that the two subseries are not monophyletic.

Leucojum s.l. originally contained 10 species (Stern, 1956), mostly occurring in the western Mediterranean area, from the Atlantic coast of Portugal and Morocco to the northern Balkans and Crimea, but today the genus comprises only two: *L. vernum* L. and *L. aestivum* L. (Lledó *et al.*, 2004; Meerow *et al.*, 2006; Larsen *et al.*, 2010), both broadly distributed in central and northern Europe, Turkey and the Caucasus. *Leucojum* is characterized by hollow scapes, broad leaves and clavate styles. Both species have a base chromosome number of $x = 11$. *L. vernum*, the type of the genus, is widespread in central and northern Europe. Its seeds have a pale outer testa and elaiosomes. *L. aestivum* is found throughout the Mediterranean and central Europe

to Turkey and eastern Caucasus. It differs from *L. vernum* by its water-dispersed seed with a dark testa and lack of elaiosomes.

The remaining *Leucojum* species are now classified in the genus *Acis*, divided into subgenus *Acis* or *Ruminia* Parl. (Lledó *et al.*, 2004; Meerow *et al.*, 2006, Larsen *et al.*, 2010), characterized by solid scapes, narrow leaves and filiform styles. The subgenera *Acis* and *Ruminia* are differentiated by the morphology of the epigynous staminal disc, six-lobed in *A.* subgenus *Ruminia*, and unlobed in *A.* subgenus *Acis*. *Acis* subg. *Acis* is the larger of the two subgenera with five species.

The American clade

In the American clade, the relationships of the endemic American genera (the entry of *Crinum* onto the continent is considered a separate event) were well resolved using the spacer regions of nuclear ribosomal DNA (Meerow *et al.*, 2000a), and the major relationships have also been supported by plastid genes and introns (Meerow *et al.*, 1999; 2000b; Meerow & Snijman, 2006; Meerow, 2010). The American genera of the family form two major subclades (Fig. 1). The first, or hippeastroid clade, are diploid ($2n = 22$), primarily the extra-Andean element of the family (though several of the genera do have Andean representatives), comprising the Brazilian endemic tribe Griffinieae Ravenna (*Cearanthes* Ravenna, *Griffinia* Ker Gawl. and *Worsleya* (Watson ex Traub) Traub) sister to genera treated as tribe Hippeastreae Herb. ex Sweet in most recent classifications (Dahlgren *et al.* 1985; Muller-Doblies & Muller-Doblies, 1996; Meerow & Snijman, 1998; García *et al.*, 2019). ITS resolved monotypic *Worsleya* as the first branch in the tribe, and monotypic *Cearanthes* and *Griffinia* (16 species) as sister genera (Campos-Rocha *et al.*, 2022b). A monograph of the tribe is underway (Campos-Rocha *et al.*, 2018, 2019a, b).

Several genera within the hippeastroid clade resolved as polyphyletic (*Rhodophiala* C. Presl., *Zephyranthes* Herb.) and the possibility of reticulate evolution (i.e., early hybridization) in these lineages was hypothesized (Meerow *et al.*, 2000; Meerow, 2010). This was confirmed with further analyses of plastome and multiple nuclear gene sequences (García *et al.*, 2014, 2017). Hippeastreae constitutes two main clades, the subtribe Hippeastrinae Walp. and the mostly Chilean

endemic subtribe Traubiinae D. Müll.-Doblies & U. Müll.-Doblies (García *et al.*, 2014, 2017). In contrast to the Hippeastrinae, the Traubiinae exhibit a mostly tree-like pattern of evolution (García *et al.*, 2017). García *et al.* (2019) presented a new classification scheme for Hippeastreae that reflects its reticulate phylogeny. Within Hippeastriinae, only two genera are recognized, *Hippeastrum* Herb. (two subgenera, *H.* subg. *Hippeastrum* and *H.* subg. *Tocantinia* (Ravenna) Nic.García) and *Zephyranthes* (five subgenera, *Z.* subg. *Eithea* (Ravenna) Nic.García, *Z.* subg. *Habranthus* (Herb.) Nic.García, *Z.* subg. *Myostemma* (Salisb.) Nic. García (= core *Rhodophiala* clade), *Z.* subg. *Neorhodophiala* Nic.García & Meerow subg. nov., and *Z.* subg. *Zephyranthes*). One species, *Z. pedunculosa* (Herb.) Nic.García & S.C.Arroyo, was designated as *incertae sedis*.

In the second subtribe, Traubiinae, García *et al.* (2019) and García & Meerow (2020) recognized four genera, the first two monotypic *Traubia* Moldenke and *Paposoia* Nic.García, *Phycella* Lindl. (including *Placea* Miers), 12 or more species all but one endemic to Chile, and the alpine *Rhodolirium* Phil. with two spp., both found in Chile and adjacent Argentina. There has been a great deal of cytogenetic work for the subtribe (Baeza & Macaya, 2020; Baeza *et al.*, 2009a, 2009b, 2012, 2017).

The economically most important genus of American Amaryllidaceae subfam. Amaryllidoideae, *Hippeastrum*, is still not very well understood taxonomically. *Hippeastrum* consists of 70-100 entirely New World species, though one species, *H. reginae* Herb. appears to have been introduced to Africa. No modern revision of the genus has appeared since that of Traub & Moldenke (1949). The species are concentrated in two main areas of diversity, one in eastern Brazil, and the other in the central southern Andes of Peru, Bolivia, and Argentina, on the eastern slopes and adjacent foothills. A few species extend north to Mexico and the West Indies. Meerow *et al.* (2000a) included seven species in their molecular phylogenetic analysis of the American genera of subfam. Amaryllidoideae, representative of the biogeographic range of the genus. Their results suggested that the genus is robustly monophyletic and originated in Brazil. Campos-Rocha *et al.* (2022b), using 20 spp., further supported these results. García *et al.* (2014;

2017), using whole plastomes and multiple nuclear genes on a larger sampling of species, confirmed this. *Hippeastrum reticulatum* Herb., with unusual fruit and seed morphology was sister to all other species of subg. *Hippeastrum*, recently displaced by the morphologically unusual *H. velloziflorum* Campos-Rocha & Meerow (Campos-Rocha *et al.*, 2022b). The low rates of base substitution in both plastid and nrDNA sequences, and the consistent interfertility of species -well-mined by bulb breeders (Meerow, 2009)- suggest that the genus underwent a relatively recent radiation (Oliveira, 2012). Many of the species seem to intergrade with one another. Traub & Moldenke (1949) attempted a formal subgeneric classification of the genus (as *Amaryllis*) based on floral morphology, but most of their infrageneric taxa do not appear to be monophyletic (Meerow & Snijman, 1998). The newly described *H. velloziflorum* resolves with ITS as sister to the rest of subgenus *Hippeastrum*. Lara *et al.* (2021) presented a revision of the Bolivian species, recognizing 34 native to that country, but there was no attempt to place the taxa into a phylogenetic context. Oliveira (2012) recognized 27 species (now 35) as occurring in Brazil and documented with sequence data and network analysis significant reticulation. New Brazilian species continue to be described (Oliveira *et al.*, 2013, 2017; Campos-Rocha *et al.*, 2022a, 2022b).

The second clade of the American Amaryllidoideae constitutes the tetraploid-derived ($x = 23$) Andean-centered tribes (Fig. 1). All, or at least some, members of each tribe have $2n = 46$ chromosomes. The Andean clade is characterized by three consistent deletions, two in the ITS1 and one in the ITS2 regions (Meerow *et al.*, 2000a), with the exception of Eustephieae Hutch. which lacks the indel in ITS2. The first branch of the clade is the tribe Eustephieae. The tribes Hymenocallideae Small and its sister tribe Clinantheae Meerow were recognized. A petiolate-leaved Andean subclade, containing elements of both Eucharideae Hutch. and Stenomesseae Traub (tribe Eucharideae) was also resolved. Interestingly, in both of the American subclades there is a small but diverse tribe that is sister to the rest of the group, the Eustephieae in the Andean clade, and the Griffinieae in the hippeastroid clade (Fig. 1). These two small tribes likely represent very isolated elements of their respective clades. Meerow (2010)

concluded that the genus *Pyrolirion* Herb. was the first branch of the Eustephieae, rather than allied with *Zephyranthes*. Most recently, Meerow *et al.* (2020) performed a phylogenomic analysis of the clade and applied a curated suite of 524 nuclear genes and a partial plastome, which yielded well-supported, fully resolved trees, with much improved species resolution. All of Meerow *et al.* (2000)'s tribes were robustly supported as were most genera, and their generic composition is as follows: Clinantheae: *Clinanthus* Herb., *Pamianthe* Stapf, *Paramongaia* Velarde); Eucharideae: *Eucrosia* Ker Gawl., *Phaedranassa* Herb., *Plagiolirion* Baker, *Rauhia* Traub, *Stenomesson* Herb. and *Urceolina* Reichb. (including *Eucharis* Planch. & Lind., *Caliphruria* Herb. and *Eucrosia dodsonii* Meerow & Dehgan); Eustephieae: *Chlidanthus* Herb., *Eustephia* Cav., *Hieronymiella* Pax, *Pyrolirion*); and Hymenocallideae (*Hymenocallis* Salisb., *Ismene* Salisb., *Leptochiton* Sealy).

The Eustephieae, with a southerly bias in distribution, is always resolved as sister to the rest of the clade. The monotypic genus *Androstephanos* Fern.Casas, placed under synonymy of *Hieronymiella argentina* (Pax) Hunz. & S.C.Arroyo, appears more closely related to *Eustephia* with ITS sequences (unpubl. data). *Clinantheae* and *Hymenocallideae* are sister tribes, in turn sister to the *Eucharideae* (Fig. 1).

Unlike the Hippeastreae, the Andean clade does not appear to have experienced much reticulate evolution at the generic level (Meerow *et al.*, 2020), but interspecific hybridization was evident within *Hymenocallis* especially, and within the rain forest understory subclade of the pseudo-petiolate leafed tribe Eucharideae. As a result, Traub's (1971) transfer of *Eucharis* and *Caliphruria* into *Urceolina* was accepted (Meerow *et al.*, 2020). *Stenomesson* is its sister genus. The Peruvian endemic *Caliphruria korsakoffii* was transferred into *Stenomesson*, and *Eucrosia dodsonii* to *Urceolina* (Meerow *et al.*, 2023).

The Road Ahead

The past quarter century has resulted in the most resolute and accurate understanding of phylogenetic relationships in Amaryllidaceae to date. However, despite such progress, there are still many questions that remain to be answered. Surprisingly, outside of García *et al.* (2017) and Meerow *et al.* (2020), there

has been no other application of next generation DNA technology such as sequence capture using anchored hybrid enrichment, also known as Hyb-Seq (Cronn *et al.*, 2012; Lemmon *et al.*, 2012; Lemmon & Lemmon, 2013; Weitemier *et al.*, 2014) applied to the family. Sassone *et al.* (2021) did apply genotyping by sequencing (GBS) to study the diversification of genus *Iphieion* in the Pampean region as well as to investigate the domestication history of *Iphieion uniflorum* (Graham) Raf. (Sassone *et al.*, 2022). Hyb-Seq is clearly the future for developing more robust phylogenetic data sets at the species and generic levels.

There has been interest in whole plastome data recently (Cheng *et al.*, 2022; Dennehy *et al.*, 2021; Jimenez *et al.*, 2020; Xie *et al.*, 2020). Whole plastome sequence data has been applied to recognize new species and estimate phylogeny in *Lycoris* (Lou *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2022) without any nuclear sequence data for tree comparison. There is frequently sizable cytonuclear discordance between phylogeny estimates from plastome versus nuclear data in the family (Marques *et al.*, 2017; García *et al.*, 2017; Meerow *et al.*, 2020), which can at times signify reticulation. To that end, one must exercise some caution in formalizing taxonomic inferences from plastomes alone, without corresponding trees from the nuclear genome, especially in genera where hybridization has been documented.

Evolutionary development (evo-devo) compares the developmental processes of different organisms to infer how such evolved, using molecular data generally of candidate genes that are integral to developmental pathways (Goodman & Coughlin, 2000) or via transcriptome data (Roux *et al.*, 2015). Very few evo-devo studies have been conducted in Amaryllidaceae (see Waters *et al.*, 2013). Given the degree of canalized and convergent morphological characters in the family (Meerow, 2010), it is an approach that will hopefully see greater application in the future.

A final classification for the genera of tribes Gilliesiae and Leucocoryneae seems within reach, and just requires acceptance of only monophyletic genera, which will then require either taxonomic lumping or splitting.

The large genera *Hippeastrum* and *Zephyranthes* would benefit from a next generation sequencing approach combined with whole plastome sequences

to unwind the obvious history of hybridization, aneuploidy and polyploidy. In the Andean clade, wider sampling within Eustephieae would be helpful. Among the Eurasian genera, the broadly distributed *Pancratium* is badly in need of a comprehensive revision as well as a well-sampled molecular phylogeny. New species have recently

been described from India (Sasikala & Kumari, 2013; Sadasivaiah, 2018).

Many amaryllids are relatively rare in nature and may not flower every year. New exploration will undoubtedly continue to uncover new species. I look forward to seeing the next generation of systematists working on the family.

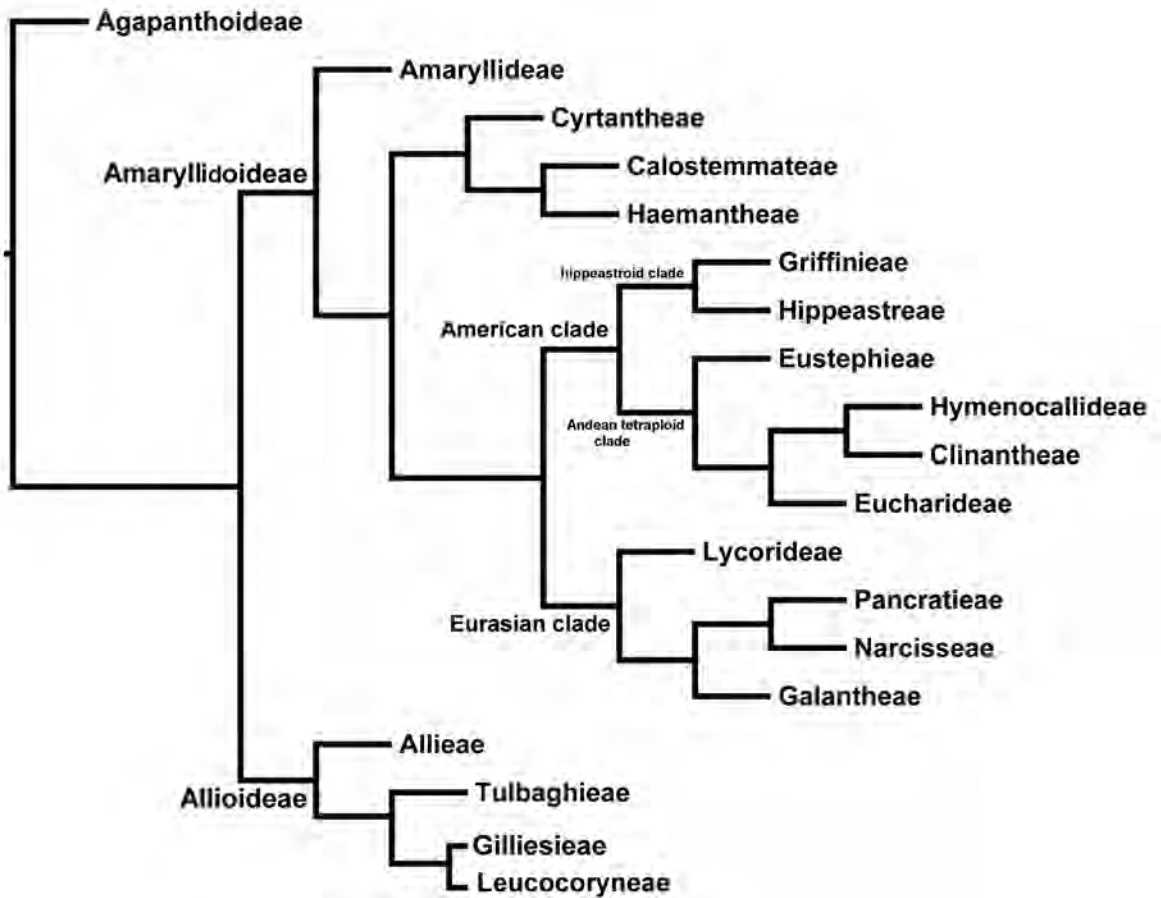


Fig. 1. Subfamilial and tribal level phylogeny of the Amaryllidaceae, based on García *et al.* 2014, 2017, 2019, 2022a), Meerow (2010), Meerow & Snijman (2006), Meerow *et al.* (1999, 2000a, b, 2006, 2020), and Sassone & Giussani (2018).

ACKNOWLEDGEMENTS

Fieldwork in South America was supported by USDA, and various National Science Foundation

grants to the author. Antonio Campos-Rocha, Asunción Cano, Norton Cuba, Julie Dutilh, Boris Esquerre, Nicolás García, Segundo Leiva, Blanca León, Nora Oleas, Agostina Sassone and

Deirdre Snijman at various times stimulated useful discussions on Amaryllidaceae. I am also grateful to the two reviewers of the manuscript, both of whom helped improve it.

BIBLIOGRAPHY

- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105-121.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- BAEZA, C. & J. MACAYA. 2020. Karyotypic analysis of *Famatina andina* (Phil.) Ravenna (Amaryllidaceae): first record of South American Hippeastreae with secondary centromeric constrictions. *Gayana Bot.* 77: 59-61.
- BAEZA, C. M., C. MARIANGEL, E. RUIZ & M. NEGRITTO. 2009a. El cariotipo fundamental en *Rhodolirium speciosum* (Herb.) Ravenna y *R. andicola* (Poepp.) Ravenna (Amaryllidaceae). *Gayana Bot.* 66: 99-102.
- BAEZA, C. M., P. NOVOA, E. RUIZ & M. A. NEGRITTO. 2009b. The fundamental karyotype in *Traubia modesta* (Phil.) Ravenna (Amaryllidaceae). *Gayana Bot.* 66: 297-300.
- BAEZA, C., E. RUIZ, F. ALMENDRAS & P. PENAILILLO. 2012. Comparative karyotype studies in species of *Miltinea* Ravenna, *Phycella* Lindl. and *Rhodophiala* C. Presl (Amaryllidaceae) from Chile. *Rev. Facul. Ciencias Agrarias* 44: 193-205.
- BAEZA, C. M., N. GARCÍA, F. HERRERA, E. RUIZ & M. ROSAS. 2017. Caracterización cromosómica de *Rhodolirium laetum* (Phil.) Ravenna (Amaryllidaceae) a través de cariotipificación e hibridación in-situ de ADN ribosómico. *Gayana Bot.* 74: 240-244.
- BAKER, W. J., P. BAILEY, V. BARBER, A. BARKER, ... & F. FOREST. 2022. A comprehensive phylogenomic platform for exploring the Angiosperm Tree of Life. *Syst. Biol.* 71: 301-319.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syab035>
- BARRETT, S. C. H. & L. D. HARDER. 2005. The evolution of polymorphic sexual systems in daffodils (*Narcissus*). *New Phytol.* 165: 45-53.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01183.x>
- BAY-SMIDT, M. G. K., A. K. JÄGER, K. KRYDSFELDT, A. W. MEEROW, ... & N. RØNSTED. 2011. Phylogenetic selection of target species in Amaryllidaceae tribe Haemantheae for acetylcholinesterase inhibition and affinity to the serotonin reuptake transport protein. *South Afr. J. Bot.* 77: 175-183.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.07.016>
- BEAUMONT, M. A. 2010. Approximate Bayesian computation in evolution and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 379-406. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144621>
- BLANCHARD, J. W. 1990. *Narcissus: a guide to wild daffodils*. Alpine Garden Society, Surrey.
- BLATTNER, F. R. & N. FRIESEN. 2006. Relationship between Chinese chive (*Allium tuberosum*) and its putative progenitor *A. ramosum* as assessed by random amplified polymorphic DNA (RAPD). In: ZEDER, M. A. *et al.* (eds.), *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*, pp. 134-142. California University Press, Berkeley.
- CAMPOS-ROCHA, A., A. DA SILVA MEDEIROS, A. W. MEEROW, P. ANDRE SANZ-VEGA & J. H. A. DUTILH. 2022a. A remarkable new species of *Hippeastrum* (Amaryllidaceae) from the Serra da Mantiqueira, Southeastern Brazil. *Phytotaxa* 571: 197-208. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.571.2.6>
- CAMPOS-ROCHA, A., A. W. MEEROW & D. A. LIMA. 2019a. The rediscovery of *Griffinia alba* (Amaryllidaceae), a poorly known and endangered species. *Brittonia* 71: 134-143. <https://doi.org/10.1007/s12228-018-9561-1>
- CAMPOS-ROCHA, A., A. W. MEEROW, E. F. M. LOPES, J. SEMIR, J. L. S. MAYER & J. H. A. DUTILH. 2019b. New and reassessed species of *Griffinia* (Amaryllidaceae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Syst. Bot.* 44: 310-318.
<https://doi.org/10.1600/036364419X15562052252199>
- CAMPOS-ROCHA, A., A. W. MEEROW, R. M. MACHADO, J. L. MAYER, ... & J. H. DUTILH. 2022b. Out of the mud: two new species of *Hippeastrum* (Amaryllidaceae) from the Doce and Jequitinhonha River basins, Brazil. *Pl. Syst. Evol.* 308: 1-25.
<https://doi.org/10.1007/s00606-022-01805-3>
- CAMPOS-ROCHA, A., J. SEMIR, M. PEIXOTO & J. H. A. DUTILH. 2018. *Griffinia meerowiana*, a remarkable new species of Amaryllidaceae from

- Espírito Santo state, Brazil. *Phytotaxa* 344: 228-238. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.344.3.3>
- CHASE, M. W., M. R. DUVALL, H. G. HILLS, J. G. CONRAN, ... & S. HOOT. 1995a. Molecular phylogenetics of *Liliana*. In: RUDALL, P. J. *et al.* (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, vol. 1, pp. 109-137. Royal Botanic Gardens, Kew.
- CHASE, M. W., M. F. FAY, D. S. DEVEY, O. MAURIN, ... & H. S. RAI. 2006. Multi-gene analyses of monocot relationships: a summary. In: COLUMBUS, J. T. *et al.* (eds.), *Monocots: comparative biology and evolution* (vol. 1, excluding Poales), pp. 63-75. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont.
- CHASE, M. W., J. L. REVEAL & M. F. FAY. 2009. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 132-136. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x>
- CHASE, M. W., D. W. STEVENSON, P. WILKIN & P. J. RUDALL. 1995b. Monocot systematics: a combined analysis. In: RUDALL, P. J. *et al.* (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, vol. 1, pp. 685-730. Royal Botanic Gardens, Kew.
- CHENG, R.-Y., D.-F. XIE, X.-Y. ZHANG, X. FU, ... & S.-D. ZHOU. 2022. Comparative plastome analysis of three Amaryllidaceae subfamilies: insights into variation of genome characteristics, phylogeny, and adaptive evolution. *BioMed Res. Int.* 3909596: 1-20. <https://doi.org/10.1155/2022/3909596>
- COSTA, L., H. JIMENEZ, R. CARVALHO, J. CARVALHO-SOBRINHO, ... & G. SOUZA. 2020. Divide to conquer: evolutionary history of Alliioideae tribes (Amaryllidaceae) is linked to distinct trends of karyotype evolution. *Front. Pl. Sci.* 11: 320. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00320>
- CRONN, R., B. J. KNAUS, A. LISTON, P. J. MAUGHAN, ... & J. UDALL. 2012. Targeted enrichment strategies for next-generation plant biology. *Am. J. Bot.* 99: 291-311. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100356>
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD & P. F. YEO. 1985. *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer, Berlin.
- DAVIS, A. P. 1999. The genus *Galanthus*: a botanical magazine monograph. Timber Press Portland, Oregon.
- DAVIS, A. P. 2001. The genus *Galanthus* - snowdrops in the wild. In: BISHOP, M. *et al.* (eds.), *A monograph of cultivated Galanthus*. pp. 9-63. Griffin Press, Cheltenham.
- DENNEHY, Z., J. BILSBORROW, A. CULHAM, J. DAVID & K. KÖNYVES. 2021. The complete plastome of the South African species, *Amaryllis belladonna* L. (Amaryllidaceae). *Mitochondrial DNA Part B* 6: 3393-3395. <https://doi.org/10.1080/23802359.2021.1997121>
- DUBOUZET, J. G. & K. SHINODA. 1998. Phylogeny of *Allium* L. subgenus *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy based on DNA sequence analysis of the internal transcribed spacer region of nrDNA. *Theor. Appl. Genet.* 97: 541-549. <https://doi.org/10.1007/s001220050929>
- DUBOUZET, J. G., K. SHINODA & N. MURATA. 1997. Phylogeny of *Allium* L. subgenus *Rhizirideum* (G. Don ex Koch) Wendelbo according to dot blot hybridization with randomly amplified DNA probes. *Theor. Appl. Genet.* 95: 1223-1228. <https://doi.org/10.1007/s001220050685>
- DYER, R. A. 1939 (published 1940). Description, classification and phylogeny. A review of the genus *Cyrtanthus*. *Herbertia* 6: 65-103.
- ESCOBAR, I., E. RUIZ-PONCE, P. J. RUDALL, M. F. FAY, ... & C. M. BAEZA. 2020. Phylogenetic relationships based on nuclear and plastid DNA sequences reveal recent diversification and discordant patterns of morphological evolution of the Chilean genera of Gilliesieae (Amaryllidaceae: Alliioideae). *Bot. J. Linn. Soc.* 97: 541-549. <https://doi.org/10.1007/s001220050929>
- FAY, M. F. & M. W. CHASE. 1996. Resurrection of Themidaceae for the *Brodiaea* alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae. *Taxon* 45: 441-451. <https://doi.org/10.2307/1224136>
- FAY, M. F., P. J. RUDALL & M. W. CHASE. 2006. Molecular studies of subfamily Gilliesioideae (Alliaceae). In: COLUMBUS, J. T. *et al.* (eds.), *Monocots: comparative biology and evolution* (vol. 1, excluding Poales), pp. 365-375. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont. <https://doi.org/10.5642/aliso.20062201.30>
- FAY, M. F., P. J. RUDALL, S. SULLIVAN, K. L. STOBART, ... & M. W. CHASE. 2000. Phylogenetic studies of Asparagales based on four plastid DNA loci. In: WILSON, K. L. & D. A. MORRISON (eds.), *Monocots-systematics and evolution*, vol. 1, pp. 360-371. CSIRO Publishing, Collingwood.
- FELSENSTEIN, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Sutherland.
- FERNANDES, A. 1967. Contribution à la connaissance de la biosystématique de quelques espèces du genre *Narcissus* L. *Portugaliae Acta Biol., ser. B. Sistem., Ecol., Biog. Paleontol.* 9: 1-44.

- FERNANDES, A. 1968a. Keys to the identification of native and naturalized taxa of the genus *Narcissus* L. *Daffodil Tulip Year Book* 1968: 37-66.
- FERNANDES, A. 1968b. Improvements in the classification of the genus *Narcissus* L. *Pl. Life* 24: 51-57.
- FERNANDES A. 1975. L'évolution chez le genre *Narcissus* L. *Anales Inst. Bot. A. J. Cavanilles* 32: 843-872.
- FRIESEN, N. 2022. Introduction to edible alliums: evolution, classification and domestication. In: RABINOWITCH, H. & B. THOMAS (eds.), *Edible alliums: botany, production and uses*, pp. 1-19. CABI, GB. <https://doi.org/10.1079/9781789249996.0001>
- FRIESEN, N., R. M. FRITSCH, S. POLLNER & F. R. BLATTNER. 2000. Molecular and morphological evidence for an origin of the aberrant genus *Milula* within Himalayan species of *Allium* (Alliaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 17: 209-218. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0844>
- FRIESEN, N., R. M. FRITSCH & F. R. BLATTNER. 2006. Phylogeny and new intrageneric classification of *Allium* (Alliaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences. In: COLUMBUS, J. T. *et al.* (eds.), *Monocots: comparative biology and evolution* (vol. 1, excluding Poales), pp. 372-395. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont.
- FRIESEN, N. & M. KLAAS. 1998. Origin of some minor vegetatively propagated *Allium* crops studied with RAPD and GISH. *Genet. Res. Crop Evol.* 45: 511-523. <https://doi.org/10.1023/A:1008647700251>
- FRIESEN, N., S. POLLNER, K. BACHMANN & F. R. BLATTNER. 1999. RAPDs and noncoding chloroplast DNA reveal a single origin of the cultivated *Allium fistulosum* from *A. altaicum* (Alliaceae). *Am. J. Bot.* 86: 554-562. <https://doi.org/10.2307/2656817>
- FRITSCH, R. M. 2001. Taxonomy of the genus *Allium*: contribution from IPK Gatersleben. *Herbertia* 56: 19-50.
- FRITSCH, R. M., F. R. BLATTNER & M. GURUSHIDZE. 2010. New classification of *Allium* L. subg. *Melanocrommyum* (Webb & Berthel) Rouy (Alliaceae) based on molecular and morphological characters. *Phyton* 49: 145-220.
- FRITSCH, R. M. & N. FRIESEN. 2002. Evolution, domestication, and taxonomy. In: RABINOWITCH, H. D. & L. CURRAH (eds.), *Allium crop science: recent advances*, pp. 5-30. CABI Publishing, Wallingford.
- GAGE, E., P. WILKIN, M. W. CHASE & J. HAWKINS. 2011. Phylogenetic systematics of *Sternbergia* (Amaryllidaceae) based on plastid and ITS sequence data. *Bot. J. Linn. Soc.* 166: 149-162. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01138.x>
- GARCÍA, N., C. CUEVAS, J. E. SEPÚLVEDA, A. CÁDIZ-VÉLIZ & M. J. ROMÁN. 2022a. Two new species of *Miersia* and their phylogenetic placements alongside the recently described *M. putaendensis* (Gilliesieae, Allioideae, Amaryllidaceae). *PhytoKeys* 211: 107-124. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.211.87842>
- GARCÍA, N., R. A. FOLK., A. W. MEEROW, S. CHAMALA, ... & P. S. SOLTIS. 2017. Deep reticulation and incomplete lineage sorting obscure the diploid phylogeny of rain-lilies and allies (Amaryllidaceae tribe Hippeastreae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 111: 231-247. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.003>
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA, ... & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481-498. <https://doi.org/10.1002/tax.12062>
- GARCÍA, N. & A. W. MEEROW. 2020. Corrigendum to: GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA, ... & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae [in *Taxon* 68: 481-498]. *Taxon* 69: 208-209. <https://doi.org/10.1002/tax.12208>
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, D. E. SOLTIS & P. S. SOLTIS. 2014. Testing deep reticulate evolution in Amaryllidaceae tribe Hippeastreae (Asparagales) with ITS and chloroplast sequence data. *Syst. Bot.* 39: 75-89. <https://doi.org/10.1600/036364414X678099>
- GARCÍA N., A. B. SASSONE, R. PINTO & M. J. ROMÁN. 2022b. *Atacamallium minutiflorum* (Amaryllidaceae, Allioideae), new genus and species from the coastal desert of northern Chile. *Taxon* 71: 552-562. <https://doi.org/10.1002/tax.12684>
- GOODMAN, C. S. & B. C. COUGHLIN, B. C. 2000. Special feature: The evolution of evo-devo biology. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 97: 4424-4456. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4424>
- GRAHAM, S. W. & S. C. H. BARRETT. 2004. Phylogenetic reconstruction of the evolution of stylar polymorphisms in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *Am. J. Bot.* 91: 1007-1021. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.7.1007>

- GRAHAM, S. W., J. M. ZGURSKI, M. A. MCPHERSON, D. M. CHERNIAWSKY, ... & H. S. RAI. 2006. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set. In: COLUMBUS, J. T. *et al.* (eds.), *Monocots: comparative biology and evolution* (vol. 1, excluding Poales), pp. 3-21. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont.
- GURUSHIDZE, M., R. M. FRITSCH & F. R. BLATTNER. 2008. Phylogenetic analysis of *Allium* subgen. *Melanocrommyum* infers cryptic species and demands a new sectional classification. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49: 997-1007. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.09.003>
- GURUSHIDZE, M., R. M. FRITSCH & F. R. BLATTNER. 2010. Species level phylogeny of *Allium* subgenus *Melanocrommyum*-incomplete lineage sorting, hybridization and *trnF* gene duplication. *Taxon* 59: 829-840. <https://doi.org/10.1002/tax.593012>
- GURUSHIDZE, M., S. MASHAYEKHI, F. R. BLATTNER, N. FRIESEN & R. M. FRITSCH. 2007. Phylogenetic relationships of wild and cultivated species of *Allium* section *Cepa* inferred by nuclear rDNA ITS sequence analysis. *Plant Syst. Evol.* 269: 259-269. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0596-0>
- HE, M., C. QU, O. GAO, X. HU & X. HONG. 2015. Biological and pharmacological activities of amaryllidaceae alkaloids. *RSC Adv.* 5: 16562. <https://doi.org/10.1039/C4RA14666B>
- HE, X. J., S. GE, J. M. XU & D. Y. HONG. 2000. Phylogeny of Chinese *Allium* (Liliaceae) using PCR-RFLP analysis. *Science in China (series C)* 43:454-463.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogentic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HERDEN, T., P. HANELT & N. FRIESEN. 2016. Phylogeny of *Allium* L. subgenus *Anguinum* (G. Don. ex W.D.J. Koch) N. Friesen (Amaryllidaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 95:79-93. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.11.004>
- HIRSCHEGGER, P., J. JAKŠE, P. TRONTELJ & B. BOHANEK. 2010. Origins of *Allium ampeloprasum* horticultural groups and a molecular phylogeny of the section *Allium* (*Allium*: Alliaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 54:488-497. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.030>
- HUELSENBECK, J. P. & K. A. CRANDALL. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 437-466.
- ISING, G. 1970. Evolution of karyotypes in *Cyrtanthus*. *Hereditas* 65: 1-28. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1970.tb02305.x>
- ITO, M., A. KAWAMOTO, Y. KITA, T. YUKAWA & S. KURITA. 1999. Phylogenetic relationships of Amaryllidaceae based on *matK* sequence data. *J. Plant Res.* 112: 207-216. <https://doi.org/10.1007/PL00013874>
- JANSSEN, T. & K. BREMER. 2004. The age of major monocot groups inferred from 800+ rbcL sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 146: 385-398. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00345.x>
- JIMENEZ, H. J., A. D. F. DA SILVA, L. S. S. MARTINS, R. DE CARVALHO & R. M. DE MORAES FILHO. 2020. Comparative genomics plastomes of the Amaryllidaceae family species. *Scientia Plena* 16: 060202. <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2020.060202>
- JUDD, W. S., C. S. CAMPBELL, E. A. KELLOGG, P. F. STEVENS & D. M. J. DONOGHUE. 2015. *Plant systematics: a phylogenetic approach*, 4th ed. Sinauer Associates, Sutherland.
- KITCHING, I. J., P. FOREY, C. HUMPHRIES & D. WILLIAMS. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis (No. 11)*. Oxford University Press, Oxford.
- KÖNYVES, K., J. DAVID & A. CULHAM. 2019. Jumping through the hoops: the challenges of daffodil (*Narcissus*) classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 190: 389-404. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz032>
- KOSHIMIZU, T. 1930. Carpbiological studies of *Crinum asiaticum* L. var. *japonicum* Bak. *Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., Ser. B., Biology* 5: 183-227.
- KWEMBEYA, E. G., C. S. BJORÅ, B. STEDJE & I. NORDAL. 2007. Phylogenetic relationships in the genus *Crinum* (Amaryllidaceae) with emphasis on tropical African species: evidence from *trnL-F* and nuclear ITS DNA sequence data. *Taxon* 56: 801-810. <https://doi.org/10.2307/25065862>
- LARA RICO, R. F., R. VÁSQUEZ CHÁVEZ & M. A. BURGOS. 2021. *The genus Hippeastrum (Amaryllidaceae) in Bolivia*. Pacific Bulb Society, Leonia.
- LARSEN, M. M., A. ADSERSEN, A. P. DAVIS, M. D. LLEDÓ, ... & N. RØNSTED. 2010. Using a phylogenetic approach to selection of target plants in drug discovery of acetylcholinesterase inhibiting alkaloids in Amaryllidaceae tribe Galantheae. *Biochem. Syst. Ecol.* 38: 1026-1034. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2010.10.005>

- LEMMON, A. R., S. A. EMME & E. M. LEMMON. 2012. Anchored hybrid enrichment for massively high-throughput phylogenomics. *Syst. Biol.* 61: 727-744. <http://doi.org/10.1093/sysbio/sys049>.
- LEMMON, E. M. & A. R. LEMMON. 2013. High-throughput genomic data in systematics and phylogenetics. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44: 99-121. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135822>
- LI, M. J., J. B. TAN, D. F. XIE, D. Q. HUANG, ... & X. J. HE. 2016a. Revisiting the evolutionary events in *Allium* subgenus *Cyathophora* (Amaryllidaceae): insights into the effect of the Hengduan Mountains Region (HMR) uplift and quaternary climatic fluctuations to the environmental changes in the Qinghai-Tibet Plateau. *Mol. Phylogenet. Evol.* 94: 802-813. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.002>
- LI, Q.-Q., S.-D. ZHOU, X.-J. HE, Y. YU, ... & X.-Q. WEI. 2010. Phylogeny and biogeography of *Allium* (Amaryllidaceae: Alliaceae) based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast rps16 sequences, focusing on the inclusion of species endemic to China. *Ann. Bot.* 106: 709-733. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq177>
- LI, Q.-Q., S. D. ZHOU, D. Q. HUANG, X. J. HE & X. Q. WEI. 2016b. Molecular phylogeny, divergence time estimates and historical biogeography within one of the world's largest monocot genera. *AoB Plants* 8: plw041. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw041>.
- LLEDÓ, M. D., A. P. DAVIS, M. B. CRESPO, M. W. CHASE & M. F. FAY. 2004. Phylogenetic analysis of *Leucojum* and *Galanthus* (Amaryllidaceae) based on plastid matK and nuclear ribosomal spacer (ITS) DNA sequences and morphology. *Plant Syst. Evol.* 246: 223-243. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0152-0>
- LOU, Y.-L., D.-K. MA, Z.-T. JIN, H. WANG, ... & B.-B. LIU. 2022. Phylogenomic and morphological evidence reveal a new species of spider lily, *Lycoris longifolia* (Amaryllidaceae) from China. *Phytokeys* 210: 79-92. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.210.90391>
- MARQUES, I. C. 2010. Evolutionary outcomes of natural hybridization in *Narcissus* (Amaryllidaceae): the case of *N. × perezlarae* s.l. Doctoral dissertation. University of Lisbon, Portugal.
- MARQUES, I., J. FUERTES AGUILAR, M. A. MARTINS-LOUÇAO, F. MOHARREK & H. N. FELINER. 2017. A three-genome five-gene comprehensive phylogeny of the bulbous genus *Narcissus* (Amaryllidaceae) challenges current classifications and reveals multiple hybridization events. *Taxon* 66: 832-854. <https://doi.org/10.12705/664.3>
- MATHEW, B. 1983. A review of the genus *Sternbergia*. *The Plantsman* 5: 1-16.
- MATHEW, B. 2002. Classification of the genus *Narcissus*. In: HANKS, G. R. (ed.), *Narcissus and daffodil*, pp. 30-52. Taylor and Francis, London.
- MEEROW, A. W. 2009. Tilting at windmills: 20 years of *Hippeastrum* breeding. *Israel J. Pl. Sci.* 57: 303-313. <http://doi.org/10.1560/IJPS.57.4.303>
- MEEROW, A. W. 2010. Convergence or reticulation? Mosaic evolution in the canalized American Amaryllidaceae. In: SEBERG, O. *et al.* (eds.), *Diversity, phylogeny and evolution in the monocotyledons*, pp. 145-168. Aarhus University Press, Aarhus.
- MEEROW, A. W. & J. R. CLAYTON. 2004. Generic relationships among the baccate-fruited Amaryllidaceae (tribe Haemantheae) inferred from plastid and nuclear non-coding DNA sequences. *Plant Syst. Evol.* 244: 141-155. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0085-z>
- MEEROW, A. W., M. FAY, M. W. CHASE, C. L. GUY, ... & S.-L. YANG. 2000. Phylogeny of the Amaryllidaceae: molecules and morphology. In: WILSON, K. L. & D. A. MORRISON (eds.), *Monocots: systematics and evolution*, pp. 368-382. CSIRO Publishing, Collingwood.
- MEEROW, A. W., M. F. FAY, C. L. GUY, Q.-B. LI, ... & M. W. CHASE. 1999. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid *rbcL* and *trnL-F* sequence data. *Am. J. Bot.* 86: 1325-1345. <https://doi.org/10.2307/2656780>
- MEEROW, A. W., J. FRANCISCO-ORTEGA, D. N. KUHN & R. J. SCHNELL. 2006. Phylogenetic relationships and biogeography within the Eurasian clade of Amaryllidaceae based on plastid *ndhF* and nrDNA ITS sequences: lineage sorting in a reticulate area? *Syst. Bot.* 31: 42-60. <https://doi.org/10.1600/036364406775971787>
- MEEROW, A.W., E. M. GARDNER & K. NAKAMURA. 2020. Phylogenomics of the Andean tetraploid clade of the American Amaryllidaceae (subfamily Amaryllidoideae): Unlocking a polyploid generic radiation abetted by continental geodynamics. *Front. Plant Sci.* 11: 582422. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.582422>
- MEEROW, A. W., E. M. GARDNER & K. NAKAMURA. 2023. Corrigendum: Phylogenomics of the Andean

- tetraploid clade of the American Amaryllidaceae (subfamily Amaryllidoideae): Unlocking a polyploid generic radiation abetted by continental geodynamics. *Front. Plant Sci.* 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1151864>
- MEEROW, A. W., C. L. GUY, Q.-B. LI & J. R. CLAYTON. 2002. Phylogeny of the tribe Hymenocallideae (Amaryllidaceae) based on morphology and molecular characters. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 400-413. <https://doi.org/10.2307/3298600>
- MEEROW, A. W., C. L. GUY, Q.-B. LI & S.-Y. YANG. 2000. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* 25: 708-726. <https://doi.org/10.2307/2666729>
- MEEROW, A. W., D. J. LEHMILLER & J. R. CLAYTON. 2003. Phylogeny and biogeography of *Crinum* L. (Amaryllidaceae) inferred from nuclear and limited plastid non-coding DNA sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 349-363. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00142.x>
- MEEROW, A. W., J. L. REVEAL, D. A. SNIJMAN & J. H. DUTILH. 2007. (1793) Proposal to conserve the name Amaryllidaceae against Alliaceae, a “superconservation” proposal. *Taxon* 56: 1299-1300.
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 1998. Amaryllidaceae. In: KUBITZKI, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants III. Flowering plants, monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae)*, pp. 83-110. Springer, Berlin.
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 2001. Phylogeny of Amaryllidaceae tribe Amaryllideae based on nrDNA ITS sequences and morphology. *Am. J. Bot.* 88: 2321-2330. <https://doi.org/10.2307/3558392>
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 2006. The never-ending story: multigene approaches to the phylogeny of Amaryllidaceae, and assessing its familial limits. In: COLUMBUS, J. T. *et al.* (eds.), *Monocots: comparative biology and evolution*, vol. 1, pp. 365-375. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont. <https://doi.org/10.5642/aliso.20062201.29>
- MEEROW, A. W., J. VAN SCHEEPEN & J. H. A. DUTILH. 1997. Transfers from *Amaryllis* to *Hippeastrum*. (Amaryllidaceae). *Taxon* 46: 15-19. <https://doi.org/10.2307/1224287>
- MES, T. H. M., N. FRIESEN, R. M. FRITSCH, M. KLAAS & K. BACHMANN. 1997. Criteria for sampling in *Allium* based on chloroplast DNA PCR-RFLPs. *Syst. Bot.* 22: 701-712. <https://doi.org/10.2307/2419436>
- MES, T. H. M., R. M. FRITSCH, S. POLLNER & K. BACHMANN. 1999. Evolution of the chloroplast genome and polymorphic ITS regions in *Allium* subgenus *Melanocrommyum*. *Genome* 42: 237-247. <https://doi.org/10.1139/g98-123>
- MÜLLER-DOBLIES, D. & U. MÜLLER-DOBLIES. 1978a. Zum Bauplan von *Ungernia*, der einzigen endemischen Amaryllidaceen - Gattung Zentralasiens. *Bot. Jahrb.* 99: 249-263.
- MÜLLER-DOBLIES, D. & U. MÜLLER-DOBLIES. 1978b. Studies on tribal systematics of Amaryllidoideae 1. The systematic position of *Lapiedra* Lag. *Lagascalia* 8: 13-23.
- NGUYEN, N. H., H. E. DRISCOLL & C. D. SPECHT. 2008. A molecular phylogeny of the wild onions (*Allium*; Alliaceae) with a focus on the western North American center of diversity. *Mol. Phylogenet. Evol.* 47: 1157-1172. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.006>
- OLIVEIRA, R. 2012. O gênero *Hippeastrum* Herb. (Amaryllidaceae) no Brasil: evidência de evolução reticulada e análise de caracteres florais. PhD Thesis. Universidade Estadual de Campinas, Brazil.
- OLIVEIRA, R. S., J. SEMIR & J. H. A. DUTILH. 2013. Four new endemic species of *Hippeastrum* (Amaryllidaceae) from Serra da Canastra, Minas Gerais State, Brazil. *Phytotaxa* 145: 38-46. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.145.1.4>
- OLIVEIRA, R. S., J. D. URDAMPILLETA & J. H. DUTILH. 2017. A new *Hippeastrum* (Amaryllidaceae) species from Brazil. *Phytotaxa* 307: 147-152. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.307.2.6>
- PELLICER, J., O. HIDALGO, J. WALKER, M. W. CHASE, ... & M. F. FAY. 2017. Genome size dynamics in tribe Gilliesieae (Amaryllidaceae, subfamily Allioideae) in the context of polyploidy and unusual incidence of Robertsonian translocations. *Bot. J. Linn. Soc.* 184: 16-31. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box016>
- PÉREZ-BARRALES, R., P. VARGAS & J. ARROYO. 2003. Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* L. (Amaryllidaceae). *New Phytol.* 161: 235-252. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00955.x>
- PIGG, K. B., F. A. BRYAN & M. L. DEVORE. 2018. *Paleoallium billgenseli* gen. et sp. nov.: Fossil Monocot Remains from the Latest Early Eocene Republic Flora, Northeastern Washington State, USA. *Int. J. Plant Sci.* 179: 477-486. <https://doi.org/10.1086/697898>





- QIN, W. H., W. Q. MENG, D. ZHANG, Y. WANG, ... & K. LIU. 2021. A new Amaryllidaceae genus, *Shoubiaonia*, from Yunnan Province, China. *Nord. J. Bot.* 39: e02703. <https://doi.org/10.1111/njb.02703>
- RAHN, K. 1998. Alliaceae, Themidaceae. In: KUBITZKI, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants III. Flowering plants, monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae)*, pp. 70-78. Springer, Berlin.
- RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673. <https://doi.org/10.2307/2395021>
- REID, C. & R. A. DYER. 1984. *A Review of the southern African species of Cyrtanthus*. American Plant Life Society, La Jolla.
- RENDLE, A. B. 1901. The bulbiform seeds of certain Amaryllidaceae. *J. Roy. Hort. Soc.* 26: 89-96.
- RØNSTED, N., D. ZUBOV, S. BRUUN-LUND & A. P. DAVIS. 2013. Snowdrops falling slowly into place: An improved phylogeny for *Galanthus* (Amaryllidaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 69: 205-217. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.05.019>
- ROUX, J., M. ROSIKIEWICZ & M. ROBINSON-RECHAVI. 2015. What to compare and how: comparative transcriptomics for evo-devo. *J. Exp. Zool. Part B: Mol. & Develop. Evol.* 324: 372-382. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22618>
- RUDALL, P. J., R. M. BATEMAN, M. F. FAY & A. EASTMAN. 2002. Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers. *Am. J. Bot.* 89: 1867-1883. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.12.1867>
- SAIKI, R. K., D. H. GELFAND, S. STOFFEL, S. J. SCHARF, ... & H. A. ERLICH. 1988. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487-491. <https://doi.org/10.1126/science.2448875>
- SAMOYLOV, A., N. FRIESEN, S. POLLNER & P. HANELT. 1999. Use of chloroplast DNA polymorphisms for the phylogenetic study of *Allium* subgenus *Amerallium* and subgenus *Bromatorrhiza* (Alliaceae) II. *Fed. Rep.* 110: 103-109. <https://doi.org/10.1002/fedr.19991100118>
- SAMOYLOV, A., M. KLAAS & P. HANELT. 1995. Use of chloroplast polymorphisms for the phylogenetic study of subgenera *Amerallium* and *Bromatorrhiza* (genus *Allium*). *Fed. Rep.* 106: 161-167. <https://doi.org/10.1002/fedr.19951060306>
- SADASIVAIAH, B. K. & S. KARUPPUSAMY. 2018. Two new species of *Pancratium* (Amaryllidaceae) from India. *Species* 19: 132-139.
- SASIKALA, K. & M. KUMARI. 2013. *Pancratium nairii* (Amaryllidaceae)-a new species from Kerala, India. *Indian J. For.* 36: 543-544.
- SARKER, D. DE, M. A. T. JOHNSON, A. REYNOLDS & P. E. BRANDHAM. 1997. Cytology of the highly polyploid disjunct species, *Allium dregeanum* (Alliaceae), and of some Eurasian relatives. *Bot. J. Linn. Soc.* 124: 361-373. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1997.tb02002.x>
- SASSONE, A. B. & S. C. ARROYO-LEUENBERGER. 2018. Revisión taxonómica de las especies del género sudamericano *Tristagma* (Amaryllidaceae, Allioideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 103: 163-174. <https://doi.org/10.3417/2018069>
- SASSONE, A. B., F. R. BLATTNER, L. M. GIUSSANI & D. H. HOJSGAARD. 2022. First glimpse on spring starflower domestication. *Genes* 13: 243. <https://doi.org/10.1111/mec.16009>
- SASSONE, A. B. & L. M. GIUSSANI. 2018. Reconstructing the phylogenetic history of the tribe Leucocoryneae (Allioideae): Reticulate evolution and diversification in South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 127: 437-448. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.034>
- SASSONE, A. B., L. M. GIUSSANI & E. R. GUAGLIANONE. 2013. Multivariate studies of *Ipheion* (Amaryllidaceae, Allioideae) and related genera. *Plant Syst. Evol.* 299: 1561-1575. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0819-5>
- SASSONE, A. B., D. H. HOJSGAARD, L. GIUSSANI, J. BRASSAC & F. R. BLATTNER. 2021. Genomic, karyological and morphological changes of South American garlics (*Ipheion*) provide insights into mechanisms of speciation in the Pampean region. *Mol. Ecol.* 30: 3716-3729. <https://doi.org/10.1111/mec.16009>
- SASSONE, A. B., A. LÓPEZ, D. H. HOJSGAARD & L. M. GIUSSANI. 2018. A novel indicator of karyotype evolution in the tribe Leucocoryneae (Allioideae, Amaryllidaceae). *J. Plant Res.* 131: 211-223. <https://doi.org/10.1007/s10265-017-0987-4>
- SNIJMAN, D. A. & R. H. ARCHER. 2003. Amaryllidaceae. In: GERMISHUIZEN, G. & N. L. MEYER (eds.), *Plants of southern Africa: an annotated checklist (Strelitzia 14)*, pp. 957-967. National Botanical Institute, Pretoria.

- SNIJMAN, D. A. & H. P. LINDER. 1996. Phylogenetic relationships, seed characters, and dispersal system evolution in Amaryllidaceae (Amaryllidaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 362-386.
<https://doi.org/10.2307/2399866>
- SNIJMAN, D. A. & A. W. MEEROW. 2010. Floral and macroecological evolution within *Cyrtanthus* (Amaryllidaceae): inferences from combined analyses of plastid *ndhF* and nrDNA ITS sequences. *S. Afr. J. Bot.* 76: 217-238.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2009.10.010>
- SNIJMAN, D. A. & G. WILLIAMSON. 1994. A taxonomic re-assessment of *Ammocharis herrei* and *Cybistetes longifolia* (Amaryllidaceae: Amaryllidaceae). *Bothalia* 24: 127-132.
- SNOEIJER, W. 2004. *Agapanthus: a revision of the genus*. Timber Press, Portland.
- STAFFORD, G. I., M. J. WIKKELSØ, L. NANCKE, A. K. JÄGER, ... & N. RØNSTED. 2016. The first phylogenetic hypothesis for the southern African endemic genus *Tulbaghia* (Amaryllidaceae, Alliioideae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 181: 156-170.
<https://doi.org/10.1111/boj.12417>
- STERN, F. C. 1956. *Snowdrops and snowflakes. A study of the genera Galanthus and Leucojum*. The Royal Horticultural Society, London.
- STRYDOM, A., R. KLEYNHANS & J. J. SPIES. 2007. Chromosome studies on African plants. 20. Karyotypes of some *Cyrtanthus* species. *Bothalia* 37: 103-108.
- TRAUB, H. P. 1963. *Genera of the Amaryllidaceae*. American Plant Life Society, La Jolla.
- TRAUB, H. P. & H. N. MOLDENKE. 1949. *Amaryllidaceae: tribe Amaryllieae*. American Amaryllis Society, Stanford.
- VOSA, C. 2007. *Prototulbaghia* (Alliaceae), a new genus of the Alliaceae family from the Leolo mountains in Sekhukhuneland, South Africa. *Caryologia* 60: 273-278. <https://doi.org/10.1080/00087114.2007.10797948>
- VOSA, C. G. 2009. An updated and illustrated taxonomic synopsis of the genus *Tulbaghia* (Alliaceae). *Herbertia* 63: 208-219.
- WATERS, M. T., A. M. M. TILEY, E. M. KRAMER, A. W. MEEROW, ... & R. W. SCOTLAND. 2013. The corona of the daffodil *Narcissus bulbocodium* shares stamen-like identity and is distinct from the orthodox floral whorls. *Plant J.* 74: 615-625.
<https://doi.org/10.1111/tpj.12150>
- WEBB, D. A. 1980. *Narcissus* L. In: TUTIN, T. G. *et al.* (eds.), *Flora Europaea* 5, pp. 78-84. Cambridge University Press, Cambridge.
- WEICHHARDT-KULESSA, K., T. BÖRNER, J. SCHMITZ, U. MÜLLER-DOBLIES & D. MÜLLER-DOBLIES. 2000. Controversial taxonomy of Strumariinae (Amaryllidaceae) investigated by nuclear rDNA (ITS) sequences. *Plant Syst. Evol.* 223: 1-13.
<https://doi.org/10.1007/BF00985323>
- WEITEMIER, K., S. C. K. STRAUB, R. C. CRONN, M. FISHBEIN, ... & A. LISTON. 2014. Hyb-Seq: combining target enrichment and genome skimming for plant phylogenomics. *Appl. Plant Sci.* 2: 1400042.
<http://doi.org/10.3732/apps.1400042>
- WILDE DUYFJES, B. E. E. DE. 1976. *A revision of the genus Allium L. (Liliaceae) in Africa*. H. Veenman and Zonen B.V., Wageningen.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, New York.
- WILSENACH, R. 1963. A cytotoxic study of the genus *Cyrtanthus*. *Cytologia* 28: 170-180.
<https://doi.org/10.1508/cytologia.28.170>
- WING, S. L., F. HERRERA, C. A. JARAMILLO, C. GÓMEZ-NAVARRO, ... & C. C. LABANDEIRA, 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 106: 18627-18632. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905130106>
- XIE, D. F., J. B. TAN, Y. YU, L. J. GUI, ... & X. J. HE. 2020. Insights into phylogeny, age and evolution of *Allium* (Amaryllidaceae) based on the whole plastome sequences. *Ann. Bot.* 125: 1039-1055.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcaa024>
- ZHANG, F., N. WANG, G. CHENG, X. SHU, ... & Z. WANG. 2021. Comparative chloroplast genomes of four *Lycoris* species (Amaryllidaceae) provides new insight into interspecific relationship and phylogeny. *Biology* 10: 715.
<https://doi.org/10.3390/biology10080715>
- ZHANG, S. Y., H. T. WANG, Y. F. HU, W. ZHANG, ... & J. W. SHAO. 2022. *Lycoris insularis* (Amaryllidaceae), a new species from eastern China revealed by morphological and molecular evidence. *Phytokeys* 206: 153-165.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.206.90720>
- ZÖLLNER, O. & L. ARRIAGADA. 1998. The tribe Gilliesieae (Alliaceae) in Chile. *Herbertia* 53: 104-107.



ESTUDIOS CITOGENÉTICOS EN EL COMPLEJO POLIPLÓIDE *ZEPHYRANTHES MESOCHLOA* (AMARYLLIDACEAE)

CYTOGENETIC STUDIES IN THE POLYPLOID COMPLEX *ZEPHYRANTHES MESOCHLOA* (AMARYLLIDACEAE)

Analía C. Gianini Aquino¹ , Orlando A. Rodríguez Mata^{1,2} , Ana I. Honfi¹ 
& Julio R. Daviña^{1*} 


1. Programa de Estudios Florísticos y Genética Vegetal, Instituto de Biología Subtropical (CONICET-UNaM), nodo Posadas, Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales, Posadas, Misiones, Argentina



2. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria EEA-Rafaela, Rafaela, Santa Fe, Argentina

*juljordavina@gmail.com

Citar este artículo

GIANINI AQUINO, A. C., O. A. RODRÍGUEZ MATA, A. I. HONFI & J. R. DAVIÑA. 2023. Estudios citogenéticos en el complejo poliplóide *Zephyranthes mesochloa* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 375-387.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40181>

Recibido: 10 Feb 2023
Aceptado: 5 Jun 2023
Publicado en línea: 30 Ago 2023
Publicado impreso: 30 Sep 2023
Editores: Agostina B. Sassone 
& Nicolás García Berguecio 

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: *Zephyranthes mesochloa*, is a bulbous species with white flowers that inhabits the subtropical region of South America and presents different chromosome numbers. The aim of this work is to carry out the chromosome analysis of *Z. mesochloa* from northern Argentina, to contribute to the cytogenetic knowledge of the genus.

M&M: Ploidy levels and somatic chromosome numbers were determined in individuals from 8 populations in northern Argentina using conventional staining. In addition, meiotic preparations with acetic carmine were performed on individuals from one population.

Results: Seventy-five percent of the populations were diploid, with $2n = 2x = 12$ and presented a karyotypic formula of $4m + 4sm + 4st$. In two of the diploid populations, individuals with $2n = 13$ were observed, with the presence of an additional metacentric chromosome, possibly a B chromosome. Microsporogenesis analysis, in diakinesis and metaphase I, of aneuploid cytotype ($2n = 13$), showed six bivalents and one univalent in all pollen mother cells analyzed. The remaining populations (25%) were tetraploids with $2n = 4x = 24$ and karyotypic formula $8m + 8sm + 8st$. Geographically, the distribution of cytotypes in *Z. mesochloa* is discontinuous.

Conclusions: The duplicate karyotype formula in tetraploids regarding its con-specific diploids may indicate the origin of an autopolyploid cytotype. The available data allows us to consider the group of cytotypes as part of a polyploid complex with a basic number of $x = 6$.

KEY WORDS

Autopolyploidy, B chromosome, chromosomes, karyotype, meiosis, ornamental bulb plant.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Zephyranthes mesochloa* es una especie bulbosa de flores blancas que habita en la región subtropical del sur de Sudamérica y registra distintos números cromosómicos. El objetivo del presente trabajo es analizar cromosómicamente individuos de la especie *Z. mesochloa* del norte de Argentina, con el objeto de contribuir al conocimiento citogenético del género.

M&M: El nivel de ploidía y el número cromosómico somático se determinó en individuos procedentes de 8 poblaciones del norte de Argentina a partir de tinción convencional. Además, se realizaron preparaciones meióticas con carmin acético en individuos de una de las poblaciones.

Resultados: El 75% de las poblaciones resultaron diploides, con $2n = 2x = 12$ y fórmula cariotípica $4m + 4sm + 4st$. En dos de las poblaciones diploides se observaron individuos con $2n = 13$, con presencia de un cromosoma metacéntrico adicional, que posiblemente se trate de un cromosoma B. El análisis de la microsporogénesis, en diacinesis y metafase I, del citotipo aneuploide ($2n = 13$), mostró 6 bivalentes y 1 univalente en todas las células madre del polen analizadas. Las poblaciones restantes (25%), resultaron tetraploides con $2n = 4x = 24$ y fórmula cariotípica $8m + 8sm + 8st$. Geográficamente, la distribución de los citotipos de *Z. mesochloa* es discontinua.

Conclusiones: La fórmula cariotípica duplicada en los tetraploides con respecto a los diploides conoespecíficos indicarían un origen autopoliploide de este citotipo. El conjunto de datos disponibles permite considerar al conjunto de citotipos como un complejo poliplóide con número básico $x = 6$.

PALABRAS CLAVE

Autopoliploidía, cromosomas, cromosoma B, cariotipo, meiosis, plantas bulbosas ornamentales.

INTRODUCCIÓN

Actualmente, dentro de la familia Amaryllidaceae, la subfamilia Amaryllidoideae se caracteriza por presentar bulbos tunicados perennes, escapo que remata en inflorescencia pseudo-umbelar, flores hermafroditas con seis tépalos y seis estambres, ovario ínfero, alcaloides específicos y ausencia de sapogeninas (Meerow & Snijman, 1998; Hurrell, 2009). La subfamilia posee una amplia distribución, principalmente tropical con centros de diversidad en Sudamérica y sur de África, e incluye al menos 800 especies agrupadas en 59 géneros (Meerow & Snijman, 1998). Circunscripta dentro del grupo de Amaryllidaceae americanas se encuentra la tribu Hippeastreae Herb. ex Sweet, de taxonomía compleja debido a las posibles hibridaciones entre taxones (García *et al.*, 2014, 2019). Uno de los géneros representativos en el cono sur de Sudamérica es *Zephyranthes* Herb., que reúne a plantas comúnmente conocidas como lirios de lluvia (*rain lilies*) o azucenitas de campo (Hurrell, 2009; García *et al.*, 2019). Debido a las controversias taxonómicas del género, el número de especies puede variar entre los autores, registrándose en Argentina, endemismos y especies nativas, entre ellas, *Z. mesochloa* Herb. (Ulloa *et al.*, 2017; Zuloaga *et al.*, 2019). Las especies de *Zephyranthes* se caracterizan por ocupar un amplio nicho ecológico, desde condiciones xerófitas a temporalmente anegadas, y poseen muchas características de interés ornamental, razón por la cual algunas especies son naturalizadas y comercializadas en diversos países (Tapia-Campos *et al.*, 2012; Katoch & Singh, 2015). A su vez, diferentes órganos de estas plantas han sido utilizadas como medicina tradicional en algunos países, tratando enfermedades desde resfriados hasta tuberculosis y cáncer de mamas (Katoch & Singh, 2015).

Numerosos estudios cromosómicos han sido realizados en el género *Zephyranthes*, que cuenta con algunas especies diploides, una gran cantidad de especies poliploides y una importante proporción de taxones con individuos aneuploides (Naranjo, 1969, 1974; Raina & Khoshoo, 1971; Bhattacharyya, 1972; Greizerstein & Naranjo, 1987; Daviña & Fernández, 1989; Daviña, 2001; Felix *et al.*, 2011; Daviña *et al.*, 2019). Tradicionalmente, dentro de este género se han propuesto cuatro números básicos de cromosomas, $x = 5, 6, 7$ y 9 (Naranjo, 1969, 1974; Daviña & Fernández, 1989; Daviña, 2001; Daviña

et al., 2019; García *et al.* 2019). En esta familia, en general, los estudios de cromosomas meióticos y su comportamiento son escasos (Daviña, 2001), en parte, debido a que la microsporogénesis transcurre cuando los botones florales aún se encuentran dentro del bulbo. Como consecuencia, para poder estudiar el comportamiento meiótico, los bulbos deben ser sacrificados sin garantía de hallar los estadios de la microsporogénesis. Sin embargo, este germoplasma se podría recuperar a partir de la propagación vegetativa utilizando la técnica de regeneración de bulbos propuesta por Rodríguez Mata *et al.* (2018), sin dejar de tener en cuenta que se debe esperar el crecimiento de al menos un año para que vuelva a florecer.

Zephyranthes mesochloa, de flores campanuladas blancas, habita principalmente en el subtrópico de Sudamérica, incluyendo norte de Argentina y sur de Bolivia, sur de Brasil, Paraguay y Uruguay (Arroyo-Leuenberger, 1996; Mamani *et al.*, 2011). Esta especie fue descrita por Herbert en 1830 a partir de ejemplares recolectados en los alrededores de Buenos Aires (Lindley, 1837; Baker, 1888). Se caracteriza por poseer bulbos ovalados, negruzcos; hojas lineares de *ca.* 6 mm de ancho, canaliculadas; escapo de 10-23 cm de largo; pedúnculo de 1,2-5 cm, bráctea de 2,5-3 cm de largo; corola de 2,5-5 cm de largo, la mitad inferior verdosa, la mitad superior blanca manchada con rojo; estilo 2,5 cm más corto que el borde superior de la corola; estigma trifido; filamentos externos casi tan largos como el estilo, los internos más cortos (Lindley, 1837; Baker, 1888).

Citológicamente, esta especie cuenta con varios registros de números cromosómicos. El primer reporte conocido fue $2n = 48$ cromosomas, publicado por Sharma & Gosh (1954). Posteriormente, Flory (1968) obtuvo un recuento de $2n = 39$ y Bhattacharyya (1972) reportó una gran variedad de números cromosómicos somáticos, todos pertenecientes a accesiones cultivadas. Greizerstein & Naranjo (1987) estudiando distintas procedencias cultivadas y de poblaciones naturales, encontraron citotipos diploides $2n = 2x = 12$ y aneuploides $2n = 13, 26$. Además, identificaron cuatro fórmulas cariotípicas para las diferentes accesiones e informaron la presencia de un cromosoma supernumerario (B) en una de ellas. En contraposición, en los trabajos de Daviña & Fernández (1989) y Daviña (2001) hallaron únicamente diploides $2n = 2x = 12$ para todas las

procedencias naturales analizadas y determinaron una única fórmula cariotípica constituida por $4m + 4sm + 4st$ cromosomas. También se reportó la presencia de seis bivalentes en todas las CMP (células madre del polen) analizadas (Daviña & Fernández, 1989).

Debido a la variedad de números cromosómicos reportados para la especie, el objetivo del presente estudio es caracterizar cromosómicamente ejemplares de *Z. mesochloa* del norte de Argentina, para contribuir al conocimiento citogenético del género.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Las accesiones de *Z. mesochloa* fueron coleccionadas en 8 localidades del norte argentino (Fig. 1; Tabla 1). Los ejemplares testigo están depositados en el Herbario de la Universidad Nacional de Misiones (MNES). Las plantas vivas se mantuvieron en cultivo en el banco de germoplasma del Programa de Estudios Florísticos y Genética Vegetal (PEFyGV) del Instituto de Biología Subtropical, nodo Posadas (IBS-CONICET-UNaM), Argentina.

Mitosis

Se determinó el número cromosómico somático utilizando ápices radiculares previamente tratados con 8-hidroxiquinoleína 0,002 M durante 8 hs, fijados en etanol absoluto: ácido acético glacial en proporción 3:1 y conservados en el mismo fijador a 4 °C hasta su utilización en al menos cinco individuos por población. Para elaborar las

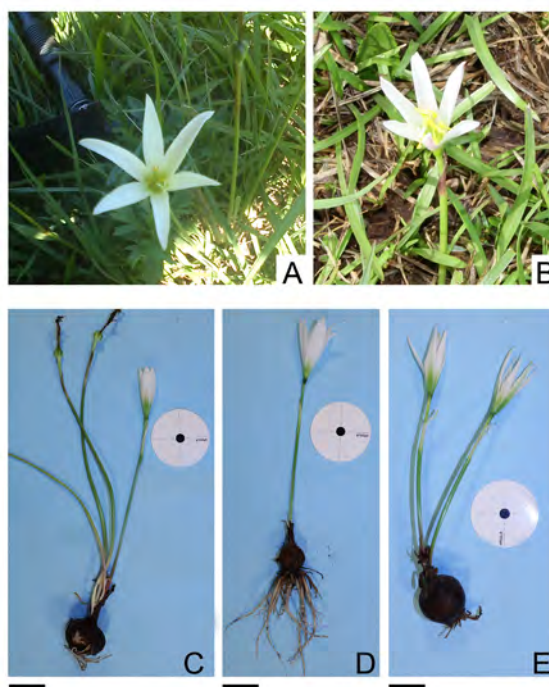


Fig. 1. Fotografías de *Z. mesochloa*. **A:** Individuo a campo (Gianini Aquino 72, MNES). **B:** Individuo a campo (Daviña & Honfi 664, MNES) **C:** Ejemplar completo con flor y frutos en formación. **D:** Individuo con un escapo. **E:** Individuo con dos escapos. Escala= 3 cm.

preparaciones se aplicó la técnica convencional de Feulgen siguiendo los protocolos de Daviña (2001) y para ello, las raíces fueron hidrolizadas con HCl 1N por 10 minutos a 60 °C, se colorearon con

Tabla 1. Materiales estudiados de *Zephyranthes mesochloa*.

Procedencia y fecha	Recolectores y Herbario	2n
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. Esquina, Esquina, noviembre 2012	Daviña & Honfi 649 (MNES)	12, 13
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. General Paz, Itá Ibaté, octubre 2013	Daviña & Honfi 668 (MNES)	12
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. Itatí, Itatí, octubre 2013	Daviña & Honfi 667 (MNES)	12
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. Santo Tomé, Santo Tomé, marzo 2000	Daviña & Honfi 435 (MNES)	24
ARGENTINA Prov. Misiones, Dpto. Capital, Fachinal, Parada Leis, Ruta Prov. N° 105 Km 17, marzo 2013	Daviña & Honfi 664 (MNES)	24
ARGENTINA Prov. Misiones, Dpto. Capital, Posadas, Miguel Lanús, Ruta Nac. 12, Km 7, noviembre 2012	Gianini Aquino 72 (MNES)	12, 13
ARGENTINA Prov. Misiones, Dpto. Capital, Posadas. Soldado Argentino N° 9550, marzo 2013	Gianini Aquino 73 (MNES)	12
ARGENTINA Prov. Salta, Dpto. Rosario de Lerma, Campo Quijano, octubre 2013	Daviña & Honfi 667 (MNES)	12

reactivo de Schiff y se maceraron en orceína acética 2%. Las fotomicrografías fueron obtenidas con un microscopio óptico binocular Olympus CX31 y cámara Moticam 1000.

Cariotipos

A partir de un mínimo de 10 metafases óptimas se realizó un análisis morfométrico de los cromosomas para cada accesión, de acuerdo con la nomenclatura propuesta por Levan *et al.* (1964), utilizando el Micromeasure 3.3 (Reeves, 2001). Además, se estimaron los índices de asimetría intracromosómica (A_1) e intercromosómica (A_2) establecidos por Romero Zarco (1986).

Microsporogénesis

Se utilizaron botones florales obtenidos a partir de bulbos cortados, fijados en etanol absoluto: ácido acético glacial en proporción 3:1 v/v y conservados en el mismo fijador a 4 °C hasta su utilización. Se realizó una incisión transversal de la antera y se maceró suavemente en una gota de carmín acético al 2% para extraer las células madre del polen (CMP). Los preparados permanentes se realizaron usando solución de Terpentina de Venecia. Se estimó la viabilidad polínica en anthesis colocando sobre la muestra de polen una gota de carmín glicerina por 24 hs. Se contaron al menos 1000 granos de polen considerando como viables a los granos coloreados.

Citogeografía

El análisis citogeográfico se llevó a cabo siguiendo la rutina de Pozzobon & Valls (1997) y Urbani *et al.* (2002), la cual consiste en georreferenciar los registros citogenéticos sobre un mapa de distribución geográfica de la especie. Se confeccionó una lista con los ejemplares estudiados cromosómicamente en trabajos precedentes y los datos obtenidos en el presente trabajo (Tabla 2). Los datos fueron procesados utilizando el software de mapeo y análisis de datos geográficos Diva-GIS versión 4 (Hijmans, 2004)

RESULTADOS

En cuatro de las accesiones (Daviña & Honfi 665, Daviña & Honfi 667, Daviña & Honfi 668 y Gianini Aquino 73) todos los individuos

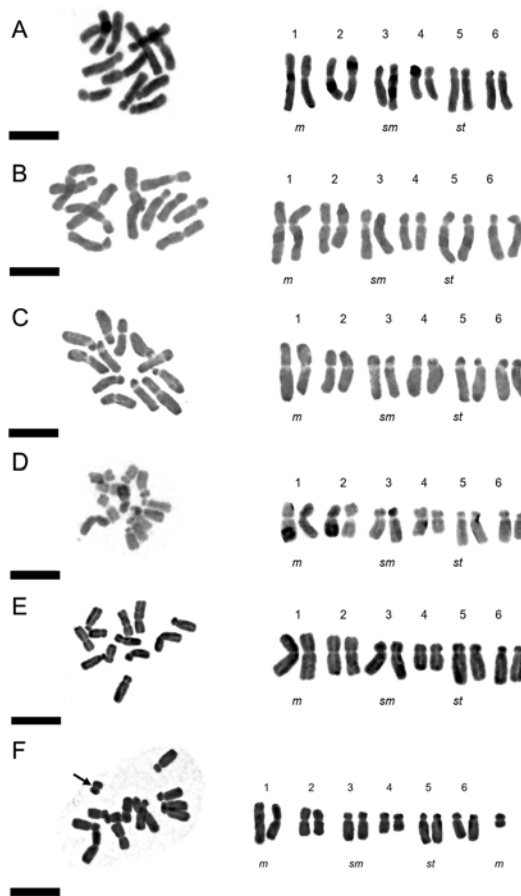


Fig. 2. Metafases mitóticas y cariogramas de *Z. mesochloa* diploides. **A-E:** Citotipo con $2n = 12$ cromosomas y una fórmula cariotípica diploide conservada estándar con $4m + 4sm + 4st$. **A:** Gianini Aquino 72; **B:** Gianini Aquino 73; **C:** Daviña & Honfi 665; **D:** Daviña & Honfi 667; **E:** Daviña & Honfi 668. **F:** Citotipo con $2n = 13$ cromosomas (Gianini Aquino 72). El cromosoma adicional se representa por separado debido a que no forma par homólogo con ningún cromosoma del complemento normal. Escala= 10 μ m.

estudiados resultaron diploides con $2n = 2x = 12$ (Figs. 2A-E; 4A; Tabla 1). Por otra parte, dos de las poblaciones analizadas (Daviña & Honfi 649; Gianini Aquino 72) resultaron polimórficas, presentando además del citotipo diploide, individuos aneuploides con $2n = 13$ cromosomas (Figs. 2F; 4B). Mientras que, las dos poblaciones restantes (Daviña & Honfi 664

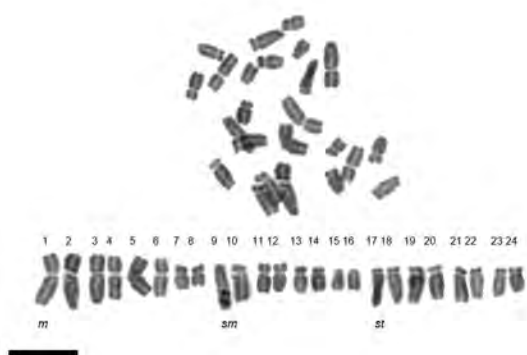


Fig. 3. Metáfase mitótica y cariograma de *Z. mesochloa* tetraploide $4x$ (Daviña & Honfi 664). Se observa la fórmula cromosómica de $8m + 8sm + 8st$, los cromosomas se disponen en cuartetos debido al probable origen autotetraploide del mismo. Escala= 10 μ m.

y Daviña & Honfi 435) presentaron $2n = 4x = 24$ cromosomas (Figs. 3; 4C) en todos los individuos analizados. La distribución de los citotipos diploides, tetraploides y aneuploides puede observarse en la Fig. 6.

En las poblaciones diploides se observó la fórmula cromosómica $4m + 4sm + 4st$ (Tablas 3 y 4), cuya longitud total del complemento (LTC) varió en un rango de 72,6 μ m a 125,5 μ m, con una media de 96,13 μ m. Los valores de las poblaciones diploides fueron unificados mediante un valor promedio y considerado como una única entidad referida al citotipo diploide estándar (Tabla 3).

Los individuos del citotipo $2n = 13$ cromosomas (Gianini Aquino 72) presentaron un cariotipo compuesto por $4m + 4sm + 4st + 1m$, donde el cromosoma adicional es metacéntrico y el de menor longitud cromosómica del complemento (2,8 μ m) (Figs. 2F; 4B; Tabla 4).

La población tetraploide analizada (Daviña & Honfi 664) presentó la fórmula cromosómica $8m + 8sm + 8st$, y posee una LTC de 118,77 μ m (Tabla 2). El cariotipo del citotipo tetraploide se representa con el complemento cromosómico completo en el idiograma representativo (Figs. 3; 4C).

En todas las CMP estudiadas del citotipo diploide, los cromosomas del complemento

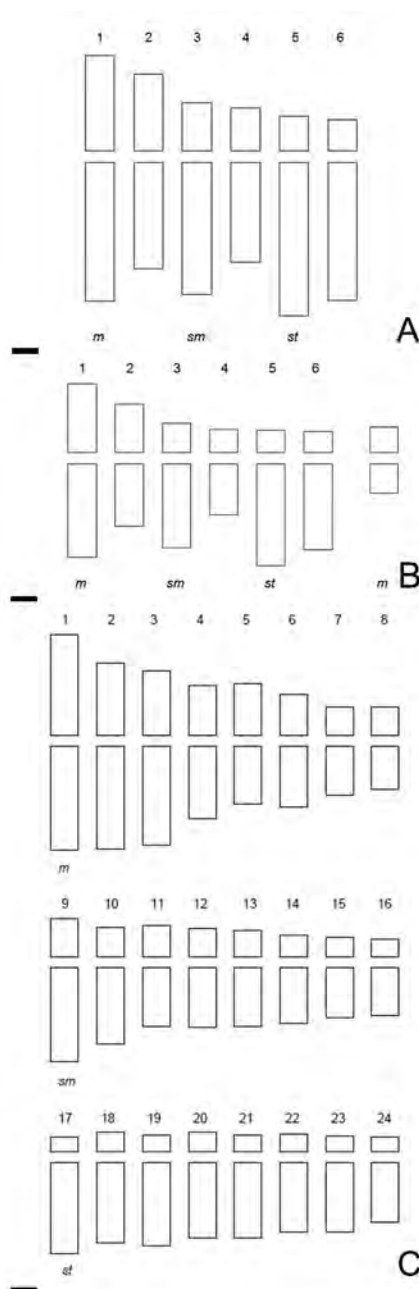


Fig. 4. Idiogramas de *Z. mesochloa*. **A:** Idiograma del citotipo diploides $2n = 2x = 12$, con $4m + 4sm + 4st$. **B:** Idiograma del citotipo $2n = 13$ con fórmula $4m + 4sm + 4st + 1m$. El cromosoma adicional se representa por separado debido a que no presenta homología con ninguno del complemento normal. **C:** Idiograma del citotipo tetraploide $2n = 2x = 24$ (Daviña & Honfi 664), con fórmula cromosómica $8m + 8sm + 8st$, donde se representa el complemento cromosómico completo. Escala= 10 μ m.

estándar se aparean formando 6 II, ya sea abierto (25%) o cerrados (75%) (Tabla 5). En los cromosomas apareados se observaron tanto quiasmas distales e intersticiales, y ausencia de quiasmas proximales. En el citotipo aneuploide, el cromosoma adicional se comportó como un univalente, separado del resto de los cromosomas del complemento (Fig. 5). Durante la segregación meiótica en anafase I, los bivalentes segregaron regularmente hacia cada polo y no se observaron puentes en anafase I y telofase I temprana ni migración rezagada de cromosomas. El comportamiento del univalente es aleatorio y errático, aunque generalmente se integra de modo intacto a uno de los núcleos telofásicos. Ocasionalmente se observó segregación de cromátides hermanas en telofase I. La microsporogénesis concluye con la formación del 47% de granos de polen viables.

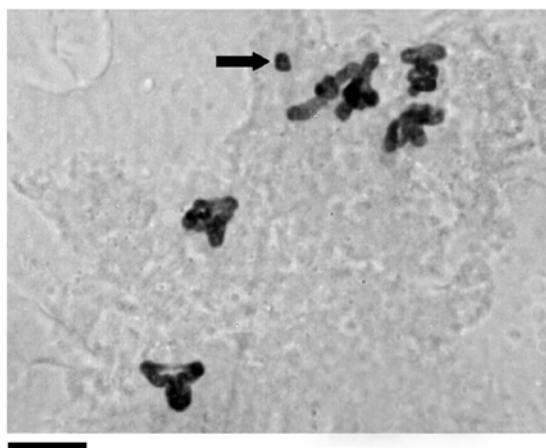


Fig. 5. Meiosis. Metafase I de *Z. mesochloa* (Daviña & Honfi 649). Se observan seis bivalentes (II) (uno II abierto y cinco II cerrados) y un univalente (señalado con la flecha). Escala= 10 μ m.

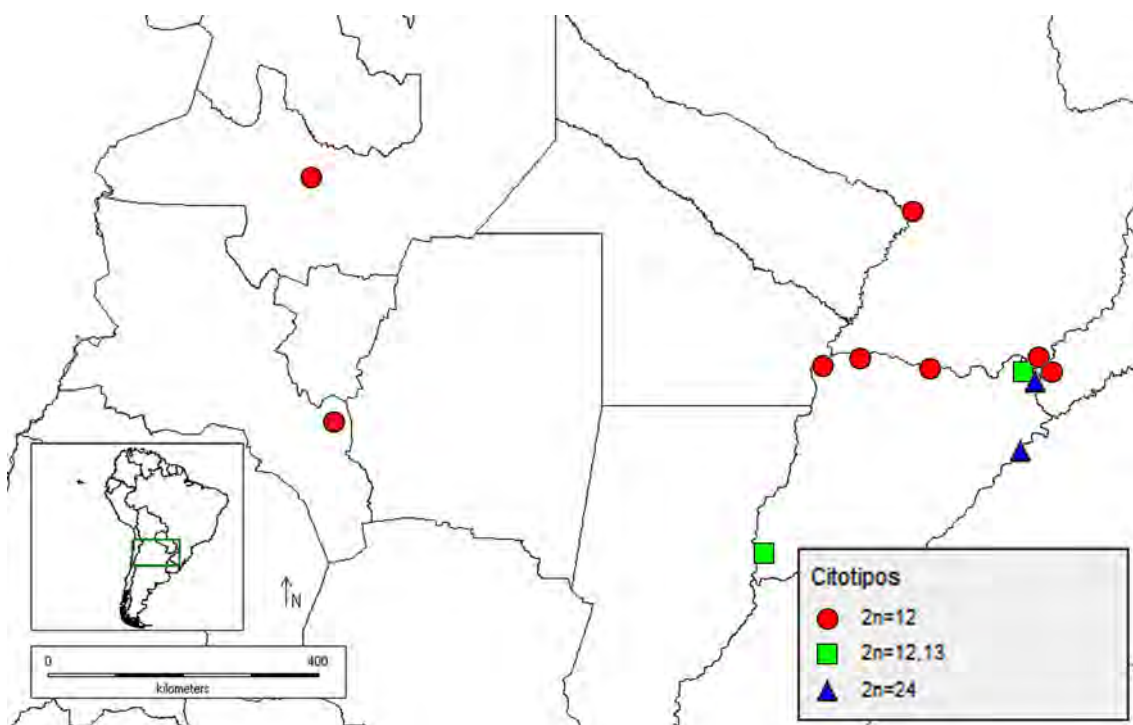


Fig. 6. Mapa de distribución geográfica de los citotipos de *Z. mesochloa* en el norte de Argentina. En círculo los citotipos diploides $2n = 12$; en cuadrado las accesiones polimórficas $2n = 12, 13$; en triángulo el citotipo tetraploide $2n = 4x = 24$. Nótese la diversidad de citotipos en el sur de Misiones, Argentina. Escala: 400km.

Tabla 2. Antecedentes cromosómicos de *Z. mesochloa*. Abreviaturas de los coleccionistas= Hunz: A. Hunziker; Sch: A. Schinini; D: J. Daviña; H: A. Honfi; R: M. Rodriguez; S: J. Seijo. (a): coordenadas estimadas a partir de los datos de la tarjeta de campo.

2n	n	Fórmula cariotípica	Procedencia	Autor
48	-	-	Cultivada. Sin datos	Sharma & Gosh, 1954
39	-	-	Cultivada. Sin datos	Flory, 1968
24	-	-	Cultivada. Sin datos	Bhattacharyya, 1972
12	-	4m + 2sm + 6st	Hunz. 20160. Argentina, Catamarca, Sierra de Ancasti. Entre El Alto y Las Cañas por RN 64 (28,24S; 65,32W). (a)	Greizerstein & Naranjo, 1987
12	-	4m + 2sm + 6st	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
12	-	2m + 10sm	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
13	-	4m + 2sm + 6st + 1B(m)	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
26	-	4m + 10sm + 12st	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
12	6	4m + 4sm + 4st	Sch&D 24630. Argentina, Corrientes, Depto. Capital, Corrientes, Molina Punta (27,44S; 58,78W). (a)	Daviña & Fernández, 1989
12	-	4m + 4sm + 4st	D,H&R 338. Argentina, Misiones, Depto. Capital, Posadas. RN12 y Av. Lavalle (27,403 S; 55,910W).	Daviña, 2001
12	-	4m + 4sm + 4st	D&S 403. Argentina, Corrientes, Depto Capital, Cambá Punta (27,45S; 58,76W) (a)	Daviña, 2001
12	-	4m + 4sm + 4st	D&S 412. Argentina, Misiones, Depto. Candelaria, Profundidad (27,56S; 55,71W) (a)	Daviña, 2001
12	-	4m + 4sm + 4st	H&D 1115. Paraguay, Dpto. Central, San Lorenzo, Campus Universitario, FACEN (25,34S; 57,52W). (a)	Daviña et al., 2001

Tabla 3. Detalle del análisis morfométrico de los cromosomas de las accesiones de *Z. mesochloa*. * se calcularon sin tomar en cuenta el cromosoma adicional.

Accesión	2n	Ploidía	Fórmula	A ₁	A ₂
Gianini Aquino 72	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,516	0,142
	13	2x	4m + 4sm + 4st + 1m	0,502*	0,227*
Gianini Aquino 73	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,519	0,178
Daviña & Honfi 665	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,549	0,130
Daviña & Honfi 667	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,500	0,134
Daviña & Honfi 668	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,535	0,180
Daviña & Honfi 664	24	4x	8m + 8sm + 8st	0,508	0,284

Tabla 4. Resumen de los parámetros morfométricos para los tres citotipos de *Z. mesochloa*.

Abreviaturas= LTC: Longitud total del complemento; c: lóngritud media cromosómica promedio; \bar{l} : índice cromosómico promedio; A₁: Índice de asimetría intracromosómico de Romero Zarco (1970); A₂: Índice de asimetría intercromosómico de Romero Zarco (1970). * se calcularon sin tomar en cuenta el cromosoma adicional.

2n	LTC ± ES (µm)	c (µm)	\bar{l}	A ₁	A ₂
2x = 12*	96,13 ± 9,85	8,01 ± 0,82	30,73 ± 0,3 (sm)	0,53	0,155
2x = 13	67,21 ± 7,31	5,37 ± 0,28	31,97 ± 0,45 (sm)	0,502	0,227
4x = 24	118, 77 ± 7,87	4,95 ± 0,33	31,86 ± 1,45 (sm)	0,508	0,284

Tabla 5. Análisis del comportamiento meiótico durante la microsporogénesis de *Z. mesochloa* (Daviña & Honfi 649). Abreviaturas= ES: error estándar, P: proximal, I: intersticial, D: distal, Qx: quiasma, VP: viabilidad polínica, p: proporción.

2n	Frec. de II/ CMP ± ES		Proporción de quiasmas según posición (p ± ES)			Frec. Qx/ CMP ± ES	Frec. Qx/ II ± ES	CMP	VP
	Abiertos	Cerrados	P	I	D				
13	1,5 ± 0,2	4,5 ± 0,2	0	0,54 ± 0,03	0,46 ± 0,03	11,64 ± 2,8	1,94 ± 0,06	14	47%

DISCUSIÓN

El citotipo diploide de Z. mesochloa y la presencia de un cromosoma B

El 75% de las accesiones estudiadas resultaron diploides con $2n = 2x = 12$, en concordancia con otros recuentos previos para la especie (Greizerstein & Naranjo, 1987; Daviña & Fernández, 1989; Daviña, 2001). Además de las observaciones en este trabajo, se ha reportado la existencia de un citotipo aneuploide ($2n = 13$) para una procedencia cultivada de esta especie (Greizerstein & Naranjo, 1987). Es la primera vez que se encuentra la condición aneuploide en poblaciones naturales, coexistiendo con el citotipo diploide estándar. Los resultados obtenidos sobre morfología cromosómica para las accesiones diploides son coincidentes con los publicados por Daviña & Fernández (1989), cuya fórmula cariotípica está constituida por $4m + 4sm + 4st$ cromosomas. Por otro lado, dicha fórmula no concuerda con los datos encontrados por Greizerstein & Naranjo (1987, sub *Z. bakeriana* Morong, sub *Z. kurtzii* Hunz. & Coccuci). En el citotipo aneuploide hallado en este trabajo, la fórmula cromosómica concuerda con la observada en los diploides, a la que se adiciona un cromosoma metacéntrico y mucho más pequeño que los del complemento A. Al considerar el cromosoma adicional de las accesiones aneuploides (Daviña & Honfi 649; Gianini Aquino 72), se pueden plantear dos hipótesis para explicar su origen y estado polimórfico en las poblaciones naturales del norte de Argentina. La primera de ellas consiste en considerar al cromosoma adicional como un cromosoma B, y la segunda, considerar que se trata de una variación numérica aneuploide derivada del complemento normal, específicamente una trisomía. Las evidencias encontradas sugieren mayor apoyo a la primera hipótesis. Entre ellas: *i*

se trata de un cromosoma metafásico, adicional, que es el más pequeño del complemento y carece de su correlato homólogo en el set A de cromosomas, *ii*) se comporta invariablemente como un univalente en diacinesis y metafase I, no aparea en meiosis con ningún otro cromosoma e incluso, en algunas oportunidades, se ubica por fuera de la placa metafásica; *iii*) se presenta en algunos de los individuos de la población en coexistencia con otros individuos diploides estándar que carecen del mismo. Estas evidencias encontradas concuerdan con algunas de las características comunes que fueron postuladas para los cromosomas B (Battaglia, 1964; Camacho *et al.*, 2000; Jones & Houben, 2003). En *Zephyranthes* y géneros allegados, los cromosomas B son frecuentes (por ejemplo, Dutilh, 1987, Ising & Wide-Andersson, 1991; Daviña, 2001; Felix *et al.*, 2011; Nascimento *et al.*, 2022) y también se registran variaciones aneusómicas en algunas especies del grupo (Mookerjea, 1955; Sharma, 1956; Bhathacharyya 1972). De acuerdo con Dutilh (1987), en *Hippeastrum* Herb., la aneuploidía y la presencia de cromosomas B son fenómenos de difícil distinción, dado que se encuentran desde cromosomas accesorios indistintos hasta claramente diferentes en tamaño y morfología de los autosomas normales del complemento. Por toda la evidencia citada, la presencia variable de un cromosoma adicional al complemento diploide y el tamaño extremadamente inferior respecto de los demás cromosomas del complemento estándar de *Z. mesochloa*, indican que se trataría de un cromosoma B en condición polimórfica.

El análisis del comportamiento de la meiosis en Amaryllidaceae en general es poco frecuente. Se analizó por primera vez la meiosis de un citotipo aneuploide en la especie y el cromosoma adicional se comporta segregando regularmente hacia alguno de los polos. En términos fenotípicos, los individuos

aneuploides son morfológicamente indistinguibles de los diploides, y ambos citotipos coexisten en una misma población. El comportamiento del cromosoma adicional en meiosis I como un univalente y la separación de las cromátidas hermanas en meiosis II es frecuente en cromosomas B, por ej. fue reportado en *Hippeastrum* (Dutilh, 1987) y observado en este trabajo.

El hallazgo del citotipo tetraploide de Z. mesochloa

La poliploidía es un proceso muy dinámico que juega un papel importante en la evolución y especiación de las angiospermas, y tiene un rol significativo en la historia evolutiva de otros eucariotas (Grant, 1981). Estudios genómicos recientes sugieren que quizás todos los eucariotas poseen genomas con redundancia genética, en parte, resultado de duplicaciones del genoma en el pasado (Soltis *et al.*, 2004). Estimaciones del número de taxones de angiospermas que son de origen poliploide varían de 30% a 70% (Soltis *et al.*, 2004). La poliploidía en Amaryllidaceae ha tenido un rol diversificador en varios géneros y se han registrado desde especies poliploides hasta series poliploides intraespecíficas constituyendo un complejo poliploide (Daviña, 2001; García *et al.*, 2014). En *Zephyranthes*, la existencia de un complejo poliploide fue descrito en *Z. seubertii* H.H. Hume por Daviña (2001) y Daviña *et al.* (2019). En *Z. mesochloa* se presenta por primera vez la existencia de un complejo poliploide, con citotipos $2x$ y $4x$, en base a un número básico $x = 6$ con equivalente fórmula cariotípica haploide. Un citotipo $8x$ fue reportado por Sharma & Gosh (1954), sin embargo, no se ha vuelto a encontrar en la naturaleza hasta el momento, y se desconoce la procedencia de la accesión analizada.

El tamaño genómico (estimado en LTC) en *Z. mesochloa* varía entre los citotipos a causa de su condición de aneuploidía y nivel de ploidía. Al comparar la LTC del citotipo tetraploide con la del diploide, observamos que no existe relación lineal entre la longitud total del complemento y el nivel de ploidía, puesto que la LTC del tetraploide es menor al doble del valor del $2x$ (Tabla 4). Se ha reportado una tendencia hacia la reducción del tamaño genómico debido a la pérdida de ADN posterior a la poliploidización (Leitch & Bennett, 2004; Vu *et al.*, 2015). Existen diversas hipótesis de los mecanismos subyacentes que podrían estar implicados en la

reducción del genoma (Bennetzen, 2002; Longhui *et al.*, 2018). Por ejemplo, la reducción del tamaño del genoma posterior a eventos de poliploidía conlleva a una extensa eliminación de una parte del material genómico redundante (Adams & Wendel, 2005). En maíz se ha demostrado que alrededor de la mitad de todos los genes duplicados se han perdido en los aproximadamente 11 millones de años desde el evento de poliploidización que dio origen al progenitor del mismo (Lai *et al.*, 2004). Otros mecanismos involucrados en la evolución genómica luego de la poliploidización incluyen el silenciamiento génico, la diversificación funcional y la subfuncionalización de genes (Adams & Wendel, 2005), sin embargo, éstos no necesariamente estarían relacionados con una disminución del tamaño genómico. Las diferencias de longitudes cromosómicas intra-cuartetos del citotipo tetraploide puede sugerir cambios tendientes hacia la diploidización del genoma tetraploide (Reutemann *et al.*, 2021). El proceso de diploidización que sigue a un evento de poliploidización puede provocar reordenamientos cromosómicos y silenciamiento de genes, pudiendo influir tanto en la regulación como en la función del genomio y su apareamiento (Soltis *et al.*, 2015; Van de Peer *et al.*, 2017). Estos procesos de diploidización pueden estar ligados a reducción del tamaño del genoma, pérdida de genes duplicados y disploidía descendente (Dodsworth *et al.*, 2015; Mandáková & Lysak, 2018; Wendel, 2015).

Por otro lado, la fórmula cariotípica conservada -y duplicada- entre todas las accesiones de la especie permite sugerir que el origen del citotipo tetraploide sería un autopoliploide reciente. Hasta hace poco tiempo, las plantas autopoliploides fueron consideradas como extremadamente raras en la naturaleza (Stebbins, 1950; Grant, 1981), pero ahora son reconocidas como más comunes (Soltis *et al.*, 2004; Parisod *et al.* 2010). Varios mecanismos pueden ser responsables de la formación de poliploides, como duplicación somática o polispermia (Ramsey & Schemske, 1998), pero la producción y unión de gametas diploides no reducidas es considerado el mecanismo principal de formación de autotetraploides (Bretagnolle & Thompson, 1995).

La distribución geográfica de los citotipos en un complejo poliploide puede ofrecer una idea de la magnitud del aislamiento reproductivo entre

los mismos y sobre los mecanismos y procesos responsables de su separación espacial. Estos datos pueden servir de base para responder preguntas acerca del origen de los poliploides y explorar la historia de los patrones de distribución contemporánea (Duchoslav *et al.*, 2010). La distribución geográfica de los citotipos $2x$ y $4x$ de *Z. mesochloa* es discontinua, con poblaciones discretas que abarcan desde pocos m^2 hasta extensiones de centenas de metros, muy probablemente asociadas a requerimientos edáficos y estrategias de dispersión de semillas (Fig. 6). Hasta el momento no se han encontrado combinaciones simpátricas o adyacentes de los diferentes niveles de ploidía. Tampoco se hallaron citotipos con ploidía impar como podría esperarse en los sitios cercanos a la contigüidad entre poblaciones $2x$ y $4x$. El citotipo $2x$ sería predominante, ocupando la mayor parte del área de distribución latitudinal desde su extremo oeste (Salta y Catamarca) hasta el nordeste argentino (NEA). El citotipo $4x$ se encontraría restringido a dos poblaciones del norte argentino, una en el sur de Misiones y la otra en el centro-este de la provincia de Corrientes. Además, en dos poblaciones diploides se encontró al citotipo $2n = 13$ en condición polimórfica. El aislamiento geográfico entre las poblaciones y la reproducción asexual facilitarían el establecimiento de las variantes cromosómicas en especies del género *Zephyranthes* y en particular de *Z. mesochloa*.

CONCLUSIONES

Las poblaciones diploides de *Z. mesochloa* poseen un número cromosómico $2n = 2x = 12$ con fórmula cariotípica $4m + 4sm + 4st$, y algunas poblaciones diploides son polimórficas con $2n = 12, 13$, debido a la presencia de un cromosoma metacéntrico pequeño adicional, tipo cromosoma B. Las poblaciones poliploides encontradas son tetraploides, con cariomorfometría duplicada (respecto al $2x$) fundamentan proponer un origen autotetraploide. Citogeográficamente, el citotipo diploide se distribuye ampliamente, mientras que el citotipo tetraploide se hallaría restringido a áreas marginales al este del área geográfica estudiada. El conjunto de citotipos de *Z. mesochloa* son constituyentes de un complejo poliploide con número básico $x = 6$, conformado por diploides, aneuploides y tetraploides conespecíficos.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

AIH & JRD realizaron el diseño y conducción de la investigación; ACGA & OARM la obtención y el análisis de los datos, todos los autores participaron en la redacción y revisaron la versión final del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional de Misiones (SGCyT - UNaM, 16Q1758-PI, 16Q1240-PI y 16Q1082-PDTS; Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) PICT-2017 #4203 y PICT 2020 # 3783, Préstamo BID/OC-AR. ACGA es becaria doctoral y AIH investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, K. L. & J. F. WENDEL. 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 135-141. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.001>
- ARROYO-LEUENBERGER, S. C. 1996. Amaryllidaceae. En: ZULOAGA, F. O. & O. MORRONE (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. I. Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledonae)*, 60: 90-100. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- BAKER, J. G. 1888. *Handbook of the Amaryllidaceae, including the Alstroemerieae and Agaveae*. G. Andesite Press, London.
- BATTAGLIA, E. 1964. Cytogenetics of B-chromosomes. *Caryologia* 17: 245-299. <https://doi.org/10.1080/00087114.1964.10796127>
- BENNETZEN, J. L. 2002. Mechanisms and rates of genome expansion and contraction in flowering plants. *Genetica* 115: 29-36. <https://doi.org/10.1023/A:1016015913350>
- BHATTACHARYYA, N. K. 1972. Chromosome inconstancy in *Zephyranthes mesochloa* Baker. *Cytologia* 37: 423-433. <https://doi.org/10.1508/cytologia.37.423>
- BRETAGNOLLE, F. & J. D. THOMPSON. 1995. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the

- evolution of autopolyploid plants. *New Phytol.* 129: 1-22.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03005.x>
- CAMACHO, J. P. M., T. F. SHARBEL & L. W. BEUKEBOOM. 2000. B-chromosome evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355: 163-178.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0556>
- DAVIÑA, J. R. 2001. *Estudios citogenéticos en algunos géneros argentinos de Amaryllidaceae*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DAVIÑA, J. R. & A. FERNÁNDEZ. 1989. Karyotype and meiotic behaviour in *Zephyranthes* (Amaryllidaceae) from South America. *Cytologia* 54: 269-274.
<https://doi.org/10.1508/cytologia.54.269>
- DAVIÑA, J. R., A. FERNÁNDEZ & A. I. HONFI. 2019. Amaryllidaceae. En: MARHOLD, K., J. KUČERA, C. AGUIAR-MELO, E. M. DE ALMEIDA... & E. ZYKOVA. IAPT chromosome data 31. *Taxon* 68: 1374-1380. <https://doi.org/10.1002/tax.12176>
- DODSWORTH, S., A. R. LEITCH & I. J. LEITCH. 2015. Genome size diversity in angiosperms and its influence on gene space. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 35: 73-78. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.10.006>
- DUCHOSLAY, M., L. ŠAFAROVÁ & F. KRAHULEC. 2010. Complex distribution patterns, ecology and coexistence of ploidy levels of *Allium oleraceum* (Alliaceae) in the Czech Republic. *Ann. Bot.* 105: 719-735. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq035>
- DUTILH, J. H. A. 1987. *Investigações citotaxonomicas em populações brasileiras de Hippeastrum Herb.* Tesis de Maestría. Universidade Estadual de Campinas, San Pablo, Brasil.
- FELIX, W. J. P., L. P. FELIX, N. F. MELO, M. B. M. OLIVEIRA ... & R. CARVALHO. 2011. Karyotype variability in species of the genus *Zephyranthes* Herb. (Amaryllidaceae-Hippeastreae). *Plant Syst. Evol.* 294: 263-271.
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0467-6>
- FLORY, W. S. 1968. Chromosome diversity in species, and in hybrids, of tribe Zephyrantheae. *Nucleus* 11: 79-95.
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, D. E. SOLTIS & P. S. SOLTIS. 2014. Testing deep reticulate evolution in Amaryllidaceae tribe Hippeastreae (Asparagales) with ITS and chloroplast sequence data. *Syst. Bot.* 39: 75-89. <https://doi.org/10.1600/036364414X678099>
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA ... & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481-498. <https://doi.org/10.1002/tax.12062>
- GRANT, V. 1981. *Plant speciation*. 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- GREIZERSTEIN, E. J. & C. A. NARANJO. 1987. Estudios cromosómicos en especies de *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Darwiniana* 28: 169-186.
- HIJMANS, R. J., L. GUARINO, C. BUSSINK, P. MATHUR ... & E. ROJAS. 2004. DIVA-GIS. Versión 4. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Disponible en: <http://www.diva-gis.org>
- HURRELL, J. A. 2009. *Flora Rioplatense. Sistemática, ecología y etnobotánica de las plantas vasculares rioplatenses. Parte 3. Monocotiledóneas*, vol. 4: *Asparagales, Dioscoreales, Liliales*. LOLA-Literature of Latin America, Buenos Aires.
- ISING, G. & K. WIDE-ANDERSSON 1991. *Hippeastrum pardinum* crossed to a white *H. hybridum* I. Segregation of the B chromosome. *Herbertia* 47: 11 - 32.
- JONES, N. & A. HOUBEN. 2003. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome. *Trends Plant Sci.* 8: 417-423.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00187-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00187-0)
- KATOCH, D. & B. SINGH. 2015. Phytochemistry and pharmacology of genus *Zephyranthes*. *Med. Aromat. Plants* 4: 2167-0412.
- LAI, J. M., A. J. SWIGONOVÁ, Z. RAMAKRISHNA, W. LINTON, ... & J. MESSING. 2004. Gene loss and movement in the maize genome. *Genome Res.* 14: 1924-31. <https://doi.org/10.1101/gr.2701104>
- LEITCH, I. J. & M. D. BENNETT. 2004. Genome downsizing in polyploid plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 651-663.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00349.x>
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- LINDLEY, J. 1837. *Edwards's Botanical Register; or, ornamental flower-garden and shrubbery*. Vol. 23. Ridgway, London.
- MANDÁKOVÁ, T. & M. A. LYSAK. 2018. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 42: 55-65. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.001>
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 1998. Amaryllidaceae. En: KUBITSKI, K. (ed.), *Flowering plants: monocotyledons*, 3: 83-110. Springer, Berlin.

- MEEROW, A. W., C. L. GUY, Q. B. LI & S. L. YANG. 2000. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* 25: 708-726. <https://doi.org/10.2307/2666729>
- MOOKERJEA, A. 1955. Cytology of Amaryllids as an aid to the understanding of evolution. *Caryologia* 7: 1-71. <https://doi.org/10.1080/00087114.1955.10797483>
- NARANJO, C. A. 1969. Cariotipos de nueve especies argentinas de *Rhodophiala*, *Hippeastrum*, *Zephyranthes* y *Habranthus* (Amaryllidaceae). *Kurtziana* 5: 67-87.
- NARANJO, C. A. 1974. Karyotypes of four Argentine species of *Habranthus* and *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Phyton* 32: 61-71.
- NASCIMENTO, T. R., S. GONÇALVES, M. BÁEZ, G. SEIJO & M. GUERRA. 2022. Molecular cytogenetics reveals an uncommon structural and numerical chromosomal heteromorphism in *Zephyranthes brachyandra* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 39-49. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34304>
- PARISOD, C., R. HOLDEREGGER & C. BROCHMANN. 2010. Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytol.* 186: 5-17. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x>
- POZZOBON, M. T. & J. F. M. VALLS. 1997. Chromosome number in germplasm accessions of *Paspalum notatum* (Gramineae). *Braz. J. Genet.* 20: 29-34. <https://doi.org/10.1590/S0100-84551997000100006>
- RAINA, S. N. & T. N. KHOSHOO. 1972. Cytogenetics of tropical bulbous ornamentals VII. Male meiosis in some cultivated taxa of *Zephyranthes*. *Cytologia* 37: 217-224. <https://doi.org/10.1508/cytologia.37.217>
- RAMSEY, J. & D. W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 29: 467-501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>
- REEVES, A. 2001. MicroMeasure: A new computer program for the collection and analysis of cytogenetic data. *Genome* 44: 439-443. <https://doi.org/10.1139/g01-037>
- REUTEMANN, A.V., E. J. MARTÍNEZ, J. R. DAVIÑA, D. H. HOJSGAARD & A. I. HONFI. 2021. El cariotipo de *Paspalum cromyorrhizon* diploide y tetraploide (Poaceae, Panicoideae, Paspaleae). *Darwiniana*, N. S. 9: 375-386. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2021.92.987>
- RODRÍGUEZ MATA, O. A., A. I. HONFI & J. R. DAVIÑA. 2018. Regeneración de bulbos de *Hippeastrum striatum* y *Habranthus brachyandrus* (Amaryllidaceae) sometidos a corte longitudinal. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 53: 609-618. <http://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n4.21983>
- ROMERO ZARCO, C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35: 526-530. <https://doi.org/10.2307/1221906>
- SHARMA, A. K. A. 1956. New concept of a means of speciation in plants. *Caryologia* 9: 93-130. <https://doi.org/10.1080/00087114.1956.10797584>
- SHARMA, A. K. & C. GHOSH. 1954. Further investigation on the cytology of the family Amaryllidaceae and its bearing on the interpretation of its phylogeny. *Genet. Iber.* 6: 71-100.
- SOLTIS, D. E., P. S. D. SOLTIS & J. A. TATE. 2004. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytol.* 161: 173-191. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00948.x>
- SOLTIS, P. S. D., B. MARCHANT, Y. VAN DE PEER & D. E. SOLTIS. 2015. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 35: 119-125. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.11.003>
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. West Sussex: Columbia University Press, New York.
- TAPIA-CAMPOS, E., J. M. RODRIGUEZ-DOMINGUEZ, M. M. REVUELTA-ARREOLA, J. M. VAN TUYL & R. BARBA-GONZALEZ. 2012. Mexican Geophytes II. The Genera *Hymenocallis*, *Sprekelia* and *Zephyranthes*. *Floriculture and Ornamental Biotechnology* 6: 129-139.
- ULLOA ULLOA, C., P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ, S. BECK, M. J. BELGRANO, ... & P. M. JÖRGENSEN. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617. <http://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- URBANI, M. H., C. L. QUARIN, F. ESPINOZA, M. I. O. PENTEADO & I. F. RODRIGUES. 2002. Cyto geography and reproduction of the *Paspalum simplex* polyploid complex. *Plant Syst. Evol.* 236: 99-105. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0237-6>
- VAN DE PEER, Y., E. MIZRACHI, & K. MARCHAL. 2017. The evolutionary significance of polyploidy. *Nat. Rev. Genet.* 18: 411-424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- VU, G. T., T. SCHMUTZER, F. BULL, H. X. CAO, ... & I. SCHUBERT. 2015. Comparative genome analysis reveals divergent genome size evolution

- in a carnivorous plant genus. *Plant Genome* 8; 1-14.
<https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.04.0021>
- WENDEL, J. F. 2015. The wondrous cycles of polyploidy in plants. *Am. J. Bot.* 102: 1753-6.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500320>
- MAMANI, F., P. POZO, D. SOTO, D. VILLARROEL & J. R. I. WOOD. 2011. *Guía Darwin de las plantas de los cerrados de la Chiquitania*. Darwin Inactive, Santa Cruz.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & C. A. ZANOTTI. 2019. Actualización del catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Darwiniana, N. S.* 7: 208-278.



REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE *ALLIUM SATIVUM* (AMARYLLIDACEAE) COMO IMPORTANTE INHIBIDOR DEL DESARROLLO MICROBIANO Y FÚNGICO

BIBLIOGRAPHIC REVIEW OF *ALLIUM SATIVUM* (AMARYLLIDACEAE) AS AN IMPORTANT INHIBITOR OF MICROBIAL AND FUNGAL DEVELOPMENT

Élida C. Alcaraz¹, Andrea C. Mallo^{1,2} & Daniela S. Nitíu^{1,3*}

1. Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina
2. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CICPBA), La Plata, Argentina
3. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

*danielanitíu@yahoo.com.ar

Citar este artículo

ALCARAZ, É. C., A. C. MALLO & D. S. NITÍU. 2023. Revisión bibliográfica de *Allium sativum* (Amaryllidaceae) como importante inhibidor del desarrollo microbiano y fúngico. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 389-398.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40191>

Recibido: 14 Feb 2023
Aceptado: 15 May 2023
Publicado en línea: 30 Ago 2023
Publicado impreso: 30 Sep 2023
Editores: Agostina B. Sassone & Nicolás García Berguecio

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

RESUMEN

Introducción y objetivos: Amaryllidaceae es una familia de monocotiledóneas pertenecientes al orden Asparagales. Algunas especies poseen amplias propiedades farmacológicas ya que producen alcaloides, los cuales tienen actividad antiviral y antimicrobiana. Dentro de dicha familia, en la subfamilia Alliioideae, se encuentra el ajo (*Allium sativum* L.). Se han realizado investigaciones sobre los compuestos fitoquímicos, tanto de los componentes aislados de sus bulbos como de diversas formulaciones. El objetivo del presente trabajo fue hacer una revisión bibliográfica de investigaciones realizadas al respecto, con énfasis en las referidas a control fúngico.

M&M: La metodología utilizada consistió en la búsqueda online y posterior revisión de trabajos especializados. Se utilizaron los buscadores Google y Google Académico. Ha sido consultado un total de 31 revistas científicas, 1 página web, 6 tesis, 1 trabajo de fin de grado y 1 acta de congreso. Dichas investigaciones datan desde fines del siglo XX hasta la actualidad. Se utilizaron las siguientes guías de búsqueda: Ajo, componentes del ajo y ajo como agente antifúngico. Se han sintetizado en una tabla los trabajos consultados y sitios de búsqueda.

Resultados: Las investigaciones relevadas en esta revisión, confirman el alto potencial del ajo como agente antimicrobiano y antifúngico, tanto en componentes aislados de los bulbos como en distintas formulaciones. Se presenta una síntesis con los resultados obtenidos en investigaciones recientes aplicadas a prevención y control fúngico.

Conclusiones: Esta revisión aporta al conocimiento actualizado de las propiedades antimicrobianas y antifúngicas del ajo que se hallan relacionadas con la variedad de compuestos aislados, producidos en la planta.

PALABRAS CLAVE

Ajo, ajoene, alicina, Alliioideae, antifúngico, propiedades fitoquímicas.

SUMMARY

Background and aims: Amaryllidaceae is a family of monocotyledons belonging to the order Asparagales. Some species have extensive pharmacological properties as they produce alkaloids, with antiviral and antimicrobial activity. Within this family, in the Alliioideae subfamily, it's found garlic (*Allium sativum* L.). Investigations have been carried out on the phytochemical compounds, both of the isolated components of their bulbs and of various formulations. The objective of the present work was to carry out a bibliographical review of investigations made in this regard, with emphasis on those referred to fungal control.

M&M: The methodology used consisted of an online search and subsequent review of specialized papers. The search engines Google and Google Scholar were used. A total of 31 scientific journals, 1 web page, 6 theses, 1 final degree project and 1 conference proceedings have been consulted. These investigations date from the end of the 20th century to the present. The following search guides were used: Garlic, garlic components, and garlic as an antifungal agent. The works consulted and search sites have been synthesized in a table.

Results: The investigations surveyed in this review confirm the high potential of garlic as an antimicrobial and antifungal agent, both in isolated components of the bulbs and in different formulations. A synthesis with the results obtained in recent investigations applied to prevention and fungal control is presented.

Conclusions: This review contributes to the updated knowledge of the antimicrobial and antifungal properties of garlic that are related to the variety of isolated compounds produced in the plant.

KEY WORDS

Ajoene, alicin, Alliioideae, antifungal, garlic, phytochemical properties.

INTRODUCCIÓN

La familia Amaryllidaceae es un grupo de monocotiledóneas pertenecientes al orden Asparagales, que comprende alrededor de 1.100 especies agrupadas en 75 géneros. Actualmente, incluye a las subfamilias Amaryllidoideae, Agapanthoideae y Allioideae (Stevens, 2001; Chase *et al.*, 2009). Las especies de esta familia han adquirido importancia por ser utilizadas como plantas ornamentales, además de sus amplias propiedades farmacológicas, ya que producen alcaloides que presentan como precursores primarios la L-fenilalanina y L-tirosina. Estos precursores dan origen al principal esqueleto carbonado denominado norbelladina que, a través de la oxidación del acoplamiento del fenol, genera estructuras con posiciones de tipo orto-para', para-orto' y para-para', agrupando los tipos de alcaloides isoquinólicos, tales como licorina, homolicorina, crinina, haemantamina, tazetina, narciclasina, montanina y galantamina. Estos alcaloides tienen actividad antiviral y antimicrobiana; son citotóxicos, anticonvulsivos, antitumorales, hipotensivos y antiinflamatorios (Gonzalez Chavarro *et al.*, 2020). Éstos son compuestos heterocíclicos nitrogenados derivados principalmente de aminoácidos, y en la naturaleza se pueden encontrar como sales con el ácido acético, láctico, málico, tartárico, cítrico y oxálico. Aunque sus estructuras difieran mucho entre unas y otras, recientes estudios fitoquímicos han demostrado la diversidad de sus actividades farmacológicas (Gonzalez Chavarro *et al.*, 2020). En las plantas, dichos metabolitos cumplen un papel de almacenamiento de nitrógeno, sirven como sustancias protectoras de los frutos, semillas, corteza del tallo, raíz y epidermis de las hojas (Vélez Terranova *et al.*, 2014). Otras investigaciones demuestran que, además es posible utilizar los alcaloides de Amaryllidaceae como herramienta quimiotaxonómica para diferenciar géneros y especies de dicha familia (Lizama Bizama, 2018).

El objetivo del presente trabajo fue realizar una revisión bibliográfica acerca de las investigaciones fitoquímicas y farmacológicas que se han desarrollado para identificar y aislar las sustancias contenidas en distintos órganos de *Allium sativum* L., además de una descripción general acerca de las potenciales aplicaciones de

las distintas formulaciones en diversos campos de investigación, haciendo énfasis principalmente en referencia a prevención y control fúngico.

MATERIALES Y MÉTODOS

La metodología utilizada consistió en la búsqueda online y posterior revisión de trabajos especializados. Se utilizaron los buscadores Google y Google Académico. Ha sido consultado un total de 31 revistas científicas, una página web, seis tesis, un trabajo de fin de grado y un acta de congreso. Dichas investigaciones datan desde fines del siglo XX hasta la actualidad. A modo de guía y para una mayor eficiencia en la búsqueda de datos, se utilizaron los siguientes términos: ajo, componentes del ajo y ajo como agente antifúngico. Se han sintetizado en una tabla los trabajos consultados, autores, año de publicación y sitios web (Tabla 1).

RESULTADOS

El interés científico por los componentes del ajo se remonta a 1844 con los trabajos de Werthein, que condujeron a la identificación del disulfuro de alilo como responsable de su olor característico (Corrales Reyes *et al.*, 2014). Di Santo (2010) describe la generación de la alicina mediante la acción de la enzima alinasa (Corrales Reyes *et al.*, 2014). La alicina es uno de los compuestos biológicamente activos más importantes del ajo. Es producto de la conversión de la aliina, por intermedio de la catálisis de la enzima alinasa, se trata de un compuesto azufrado que posee diversas actividades farmacológicas de interés. Se encuentra en cantidades que oscilan entre el 0.22-0.24% del peso del ajo (Block, 1985). A la alicina se le atribuyen efectos antimicrobianos y antimicóticos *in vitro*, contra *Candida albicans* (C. P. Robin) Berkhout; algunos hongos principalmente dermatofitos y levaduras patógenas para el hombre (Juárez-Segovia *et al.*, 2019). Este compuesto no llega a circular en el torrente sanguíneo, pero puede ejercer efectos positivos en el tracto gastrointestinal, y dentro del cuerpo a través de sus metabolitos (Torres Palazzolo, 2020). Arif (2009) plantea que los extractos alcohólicos del ajo presentan una nueva molécula, poseedora de una potente actividad antiplaquetaria,

la cual fue sintetizada y se conoció con el nombre de ajoene (Corrales Reyes *et al.*, 2014). Lemus *et al.* (2004), en su trabajo acerca de la susceptibilidad *in vitro* al ajoene de aislados de *Candida albicans*, *C. parapsilosis* (Ashford) Langeron & Talice y *C. krusei* (Castellani) Berkhout, describen que el mecanismo de acción del ajoene como agente antimicótico está asociado a perturbaciones que se originan en la integridad de la membrana plasmática, las cuales provocan deformaciones en la estructura del hongo, alterando las hifas y blastoconidias. Los efectos nocivos de la mayoría de los antifúngicos, principalmente de los polienos, y el poco equilibrio enzimático que regula a los derivados azólicos, las alilaminas y los tiocarbamatos, así como su estrecho rango de acción, han estimulado el desarrollo de nuevas líneas de investigación basadas en el uso de algunas toxinas fúngicas y del ajo (Moctezuma Zárate *et al.*, 2016). Alayo-Muñoz (2019) ha estudiado el efecto antimicótico *in vitro* del extracto acuoso del bulbo de ajo, obtenido por procesamiento y centrifugación de los bulbos con solvente acuoso, a partir de la medida de los halos de inhibición del crecimiento micótico alrededor de los pocillos conteniendo el extracto. Por otro lado, se han realizado estudios *in vivo* en animales de experimentación y en pacientes humanos que padecen una infección fúngica. En estos estudios se evalúa la eficacia del fármaco en la eliminación del hongo y la respuesta clínica del paciente. Además, se puede cuantificar la concentración del fármaco en los fluidos corporales del paciente (como la sangre o el líquido cefalorraquídeo) para definir la dosis óptima del medicamento. Otros estudios *in vitro* e *in vivo* en animales evidenciaron actividad inhibitoria de extractos de ajo sobre *Hystoplasma capsulatum* Darling, *Cryptococcus neoformans* (San Felice) Vuill. y *Aspergillus parasiticus* Speare. También se ha citado el efecto de inhibición de crecimiento *in vitro* en casos de esporotricosis (González Cuellar Taboada, 2019). El mecanismo de acción como agente antimicótico parece estar asociado a perturbaciones que se originan en la integridad de la membrana plasmática, al inducir cambios en su composición lipídica, incrementando el contenido relativo de los esteroides e induciendo fuertes cambios en la composición fosfolipídica (Ledezma & Apitz, 1998).

Otros componentes que han sido aislados en el ajo son: agua, carbohidratos tales como la fructosa, compuestos azufrados: alixina, aliina, adenosina, alil metano tiosulfonato, alil metil trisulfonato, dialil

disulfuro, dialil trisulfuro, S-alil mercaptocisteína, 2-vinil-4H-1,2-ditiina y 5-alilcisteína., fermentos, colina, ácido hidrorodánico y yodo (Moctezuma Zárate *et al.*, 2016). Además, se ha aislado fibra, altos niveles de vitamina A y C, bajos niveles de vitaminas del complejo B, y hasta 17 aminoácidos, entre los cuales se encuentran: ácido aspártico, asparagina, alanina, arginina, fenilalanina, histidina, leucina, metionina, prolina, serina, treonina, triptófano y valina. Asimismo, se han reportado altos contenidos de compuestos fenólicos, polifenoles y fitoesteroides (Ganado Olmedo, 2010). En cuanto a los minerales, presenta niveles importantes de potasio, fósforo, magnesio, sodio, hierro y calcio, contenido moderado de selenio y germanio. La concentración de estos minerales dependerá del suelo donde crecen los bulbos (Ramírez Concepción *et al.*, 2016).

El ajo puede ser usado como un agente antidermatófito en géneros como *Epidermophyton* Sabour, *Microsporum* Gruby y *Trichophyton* Malmsten, siendo tan efectivo como las drogas antifúngicas estándares (Sánchez Domínguez *et al.*, 2016). El ECFA (Extracto crudo de ajo) muestra un buen efecto antifúngico contra una gran variedad de especies de hongos, tales como *Aspergillus niger* Tiegh y *A. parasiticus*, dos hongos productores de micotoxinas: aflatoxinas y ocratoxinas respectivamente. Estas toxinas son causantes de enfermedades en seres humanos y animales, además de generar cuantiosas pérdidas económicas al contaminar cultivos (Juárez-Segovia *et al.*, 2019). Esto hace posible su aplicación en terapia médica y agricultura, además de que es económico, fácil de obtener y no provoca efectos secundarios en concentraciones adecuadas. No obstante, se requieren más estudios para su aplicación terapéutica (Moctezuma Zárate *et al.*, 2016). En cuanto a aplicaciones en agricultura y control biológico, Salas (2001) en su investigación acerca del potencial de un repelente formulado a base de ajo contra la mosca blanca *Bemisia tabaci* Gennadius, concluye que el producto actúa como disuasivo o supresor de la ovoposición. Los extractos de ajo presentan actividad repelente de insectos, en especial el extracto acuoso de ajo, con efectos tóxicos en huevos de *Aedes aegypti* L. (González Cuellar Taboada, 2019). Souza *et al.* (2007), demostraron que el extracto hidroalcohólico de ajo, a partir de la concentración al 2,5%, posee mayor eficiencia para inhibir el desarrollo de *Fusarium proliferatum* (Matsush.) Nirenberg *ex Gerlach* & Nirenberg en

relación con otros tratamientos. Asimismo, se redujo la tasa de crecimiento micelial y la germinación de esporas, así como la incidencia del ataque fúngico en los granos. Además, se potenció el poder germinativo de semillas y también controló el marchitamiento y la pudrición del tallo de las plántulas de maíz. Los extractos acuosos e hidroalcohólicos de ajo, así como discos de ajo fresco, tienen un efecto inhibitorio sobre el crecimiento de bacterias y hongos (Sousa Nascimento *et al.*, 2022). La actividad antimicrobiana del ajo fue corroborada por Gómez de Saravia *et al.* (2012) frente a cepas de bacterias tales como *Bacillus thuringiensis* Berliner, *Paenibacillus polymyxa* (Prazmowski) Ash *et al.* y el género *Streptomyces* Waksman & Henrici. y de hongos como *Aspergillus clavatus* Desm., *A. niger* y géneros *Penicillium* Link y *Fusarium* Link ex Grey, e infieren que se debe a la acción de la alicina y el ajoeno, que son sustancias que inhiben la actividad de las enzimas, tales como colinesterasa y ureasa. El mecanismo de acción antimicrobiana de extractos de ajo está también relacionado con una actividad inmunomoduladora por estimulación fagocitaria de macrófagos, estimulación linfocitaria e inhibición de la síntesis del ARN (González Cuellar Taboada, 2019). En este sentido, se ha probado el efecto antioxidante del extracto de ajo, en estudios *in vitro* realizados con células madre amnióticas humanas, donde se observó la disminución de la producción de radicales libres. De la misma manera, existen trabajos que mencionan que el ajo puede aumentar los niveles de glutatión (GSH) en las células y al mismo tiempo disminuye los niveles de la forma oxidada del glutatión (GSSG). Además, el ajo también aumenta la actividad de otra enzima antioxidante llamada superóxido dismutasa en las células (Ramírez Concepción *et al.*, 2016).

Por otra parte, Olivas Méndez *et al.* (2022) analizaron el potencial del aceite esencial de *Allium sativum*, como protector y conservante de productos cárneos, concluyendo que reduce la oxidación de lípidos sin afectar la composición química, el pH o el color de los alimentos. Además, se observó una reducción de bacterias, mohos y levaduras en los productos cárneos, en los que fue aplicado sólo o combinado con otros aceites esenciales.

Otros trabajos indican que el ajo en sus diversas formulaciones puede promover la normalización de los líquidos plasmáticos, frenar la peroxidación lipídica, estimular la actividad fibrinolítica, inhibir la agregación plaquetaria y reducir la tensión arterial

(García Gómez, 2000). Torres Palazzolo (2020) demostró que 2-vinilditiina, un agente bioactivo de las preparaciones de ajo, impacta positivamente en el funcionamiento de las células cardiovasculares. El aceite macerado con ajo demostró gran potencial como alimento funcional para el manejo integral de enfermedades cardiovasculares como la arterioesclerosis. Gómez Martínez (2010) investigó compuestos con propiedades antioxidantes como el extracto de ajo envejecido (EAE) y la S-alilcisteína (SAC), concluyendo que podrían regular la expresión de genes que codifican para proteínas con actividad antioxidante e inducen la expresión de los transportadores GLUT-1, GLUT-3 y GCLC en isquemia cerebral. El envejecimiento del extracto provoca que los componentes antioxidantes y organosulfurados como la S-alilcisteína (SAC) y la mercaptocisteína se concentren, siendo más estables y con mayor efecto antioxidante (Colin-González *et al.*, 2012). Katsuki *et al.* (2006) investigaron el efecto quimiopreventivo del extracto de ajo envejecido. Comprobaron que el S-alil cisteína se encuentra en mayor concentración. El estudio dio como resultado la inhibición de las células cancerígenas del colon mediante la inhibición de la mitosis de estas células (Ramírez Concepción *et al.*, 2016). Asimismo, se han constatado propiedades antioxidantes que podrían desempeñar un papel importante en los efectos protectores frente al estrés oxidativo en células y órganos en neuroprotección, hepatoprotección y cáncer (Gonzalez Cuellar Taboada, 2019). Finalmente, la inmunodetección con anticuerpos de origen humano demostró la existencia de receptores para los péptidos natriuréticos en plantas (PNPs) en ajo. En investigaciones realizadas por Valle Rodríguez *et al.* (2017), se identificó un fragmento de un gen que codifica para PNP en ajo. Los péptidos natriuréticos (PN) son hormonas de vertebrados involucradas en la regulación de la homeostasis de iones y agua en la célula. Los PNP tienen funciones similares a los PN, ya que median el transporte de iones a través de la célula.

En la Tabla 2 se presenta un resumen de los resultados obtenidos experimentalmente en investigaciones aplicadas a prevención y control fúngico, a partir de componentes aislados de los bulbos, zumo de bulbos, extracto crudo, extracto acuoso, extracto hidroalcohólico, extracto concentrado fresco, aceite esencial, alicina pura, ajoeno, extracto envejecido y forma liofilizada.

Tabla 1. Publicaciones electrónicas consultadas. Se detalla Publicación y Página Web.

Publicación	Página Web
Adirano-Anaya <i>et al.</i> (2018)	https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61257782002
Alayo Muñoz (2019)	http://repositorio.uladech.edu.pe/handle/20.500.13032/14690
Ameh <i>et al.</i> (2013)	https://doi.org/10.5897/AJB12.842
Block (1985)	https://doi.org/10.1038/scientificamerican0385-114
Colín-González <i>et al.</i> (2012)	https://doi.org/10.1155/2012/907162
Corrales Reyes & Reyes Pérez (2014)	https://www.medigraphic.com/pdfs/abril/abr-2014/abr14254h.pdf
Ganado Olmedo (2010)	https://eprints.ucm.es/id/eprint/4828/1/T25548.pdf
García Gómez (2000)	https://www.alanrevista.org/ediciones/2000/3/art-2/
Gómez de Saravia <i>et al.</i> (2012)	http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/26893
Gómez Martínez (2010)	http://ri.uagro.mx/bitstream/handle/uagro/242/OK07285987_TM2007.pdf?sequence=1&isAllowed=y
Gonzalez Cuellar Taboada (2019)	http://147.96.70.122/Web/TFG/TFG/Memoria/MARIA%20DEL%20PILAR%20GONZALEZ-CUELLAR%20TABOADA.pdf
Gonzalez Chavarro <i>et al.</i> (2020)	https://doi.org/10.19053/01228420.v17.n3.2020.11379
Harris <i>et al.</i> (2001)	https://doi.org/10.1007/s002530100722
Hosseini <i>et al.</i> (2020)	https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01855
Juárez-Segovia <i>et al.</i> (2019)	https://doi.org/10.18387/polibotanica.47.8
Lanzotti <i>et al.</i> (2012)	https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.03.009
Ledezma & Apitz (1998)	-
Lemus <i>et al.</i> (2004)	http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1315-25562004000100006
Lizama Bizama (2018)	https://fdocuments.ec/document/quimiotaxonoma-de-amaryllidaceae-chilenas-alcaloides-.html?page=1
Lora Cahuas <i>et al.</i> (2010)	https://revistas.ucv.edu.pe/index.php/ucv-scientia/article/view/877/844
Mestanza Carrasco <i>et al.</i> (2017)	https://repositorio.unprg.edu.pe/handle/20.500.12893/3023
Moctezuma Zárate <i>et al.</i> (2016)	https://www.eumed.net/rev/tlatemoani/22/ajo.html
Munayco Pantoja (2011)	https://hdl.handle.net/20.500.12672/2829
Muy-Rangel <i>et al.</i> (2018)	https://doi.org/10.18781/R.Mex.Fit.1708-3
Nicolodi Camera <i>et al.</i> (2018)	https://dx.doi.org/10.20435/multi.v23i54.1723
Núñez-Torres <i>et al.</i> (2022)	https://doi.org/10.36610/j.jsaas.2022.090100003
Oder Akullo <i>et al.</i> (2022)	https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e10457
Olivas Méndez <i>et al.</i> (2022)	https://doi.org/10.3390/foods11142018
Oliveira <i>et al.</i> (2019)	https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2018.12.014
Portella <i>et al.</i> (2021)	https://doi.org/10.15536/thema.V19.2021.615-622.2367
Ramírez Concepción <i>et al.</i> (2016)	https://www.unsis.edu.mx/revista/doc/vol3num8/A4_Efectos_Terapeuticos_Ajo.pdf
Salas (2001)	-
Sánchez Domínguez <i>et al.</i> (2016)	https://revzoolmarinello.sld.cu/index.php/zmv/article/view/631/pdf
Sousa Nascimento <i>et al.</i> (2022)	https://doi.org/10.34117/bjdv8n2-331
Souza <i>et al.</i> (2007)	http://dx.doi.org/10.1590/S0100-41582007000600003
Torres Palazzolo (2020)	-
Valle Rodríguez <i>et al.</i> (2017)	http://www.revistaphyton.fund-romuloraggio.org.ar/vol86/Valle-Rodriguez.pdf
Vélez-Terranova <i>et al.</i> (2014)	http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=93935728004
Yassin <i>et al.</i> (2013)	-

Tabla 2. Compilación de resultados obtenidos experimentalmente en investigaciones aplicadas a prevención y control fúngico, a partir de componentes aislados en distintas formulaciones del ajo. Se detallan Procedimiento experimental, Resultados, Taxones afectados y Publicación.

Formulaciones	Procedimiento experimental	Resultados	Taxones afectados	Publicación
Bulbos	Resonancia magnética nuclear, espectrometría de masas y análisis químicos combinados.	Aislamiento de saponinas de bulbos de ajo y dos diglucósidos de eugenol.	<i>Botrytis cinerea</i> Pers. y <i>Trichoderma harzianum</i> Rifai.	Lanzotti et al. (2012)
Zumo de ajo	Evaluación del potencial del jugo de ajo para controlar hongos patógenos del sorgo <i>in vitro</i> .	<i>Aspergillus terreus</i> Thom fue el hongo más sensible, seguido de <i>Fusarium thapsinum</i> Klittich, J. F. Leslie, P. E. Nelson & Marasas y <i>Penicillium funiculosum</i> . Los aislados de <i>Penicillium</i> Link fueron los más sensibles a la concentración más baja de jugo de ajo. Se observa actividad antifúngica.	<i>Aspergillus</i> P. Micheli ex Haller, <i>Fusarium</i> Link y <i>Penicillium</i> Link.	Yassin et al. (2013)
	Experimentación <i>in vivo</i> : aplicado por vía externa a conejos.		<i>Microsporium canis</i> (E. Bodin) E. Bodin, <i>Rhodotorula</i> F. C. Harrison, <i>Torulopsis</i> Berl. y <i>Trichosporon</i> Behrend. <i>Saprolegnia</i> Nees	Harris et al. (2001)
Extracto crudo	Experimentación <i>in vivo</i> . Aplicación en los peces por vía externa	Se concluyó que el macerado fresco de ajo actúa como un antifúngico natural.		Núñez-Torres et al. (2022)
	Desarrollo <i>in vitro</i> de micelios con distintas diluciones de extracto crudo de ajo.	Inhibición del desarrollo micelial de los hongos en la dilución 1:32. Reducción significativa de la cantidad de esporas.	<i>Aspergillus parasiticus</i> Speare y <i>A. niger</i> Tiegh.	Juárez-Segovia et al. (2019)
Extracto acuoso	Análisis del efecto antimicótico <i>in vitro</i> utilizando diferentes concentraciones de extracto. Evaluación <i>in vitro</i> .	Se concluyó que el extracto acuoso de <i>Allium sativum</i> a dosis 28,3% y 56,6% tuvo efecto similar al medicamento estándar fluconazol. Acentuada acción antifúngica con un 100% de inhibición del crecimiento micelial.	<i>Epidermophyton floccosum</i> (Hartz) Langeron & Miloch. <i>Fusarium graminearum</i> Schwabe.	Alayo Muñoz (2019)
	Experimentación <i>in vitro</i> .	Alto mecanismo de acción antifúngica en los metabolitos del extracto acuoso del ajo.	<i>Candida albicans</i> (C. P. Robin) Berkhout	Nicolodi Camera et al. (2018)
			<i>Mestanza Carrasco & Vásquez Pachamango</i> (2017)	
Extracto hidroalcohólico	Aislamiento y cultivo de <i>M. fijiensis</i> en medios agar-dextrosa-papa (ADP) adicionados con diferentes concentraciones de los extractos etanólicos. Análisis <i>in vitro</i> de las propiedades fitoquímicas y antimicrobianas del extracto metanólico del bulbo de ajo.	Se observó sensibilidad a los componentes de los extractos etanólicos del ajo.	<i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet.	Adirano-Anaya et al. (2018)
		Se observaron propiedades antibacterianas y antifúngicas.	<i>Candida</i> Berkhout	Ameh et al. (2013)

Formulaciones	Procedimiento experimental	Resultados	Taxones afectados	Publicación
Extracto hidroalcohólico	Se utilizó el método de difusión mediante discos: ciprofloxacino y el fluconazol como control positivo de las bacterias y hongo, respectivamente y el alcohol de 70° como control negativo. Experimentación <i>in vitro</i> .	El extracto hidroalcohólico de ajo presentó efecto antimicrobiano frente a la cepa ATCC de <i>Streptococcus mutans</i> Clarke, <i>Capnocytophaga sputigena</i> , y <i>Candida albicans</i> , a excepción de <i>Lactobacillus casei</i> (Orla-Jensen) Zheng et al. que presentó resistencia. Se observó inhibición parcial contra el "moho blanco", patógeno de cultivos agrícolas, especialmente soja.	<i>Capnocytophaga</i> (Leadbetter, Holt & Socransky), <i>Candida albicans</i> , <i>Streptococcus mutans</i> y <i>Lactobacillus casei</i> .	Munayco Pantoja et al. (2011)
Aceite esencial	Experimentación <i>in vitro</i> . Experimentación <i>in vitro</i> . Experimentación <i>in vitro</i> . Experimentación <i>in vitro</i> .	Inhibición del crecimiento micelial. En algunos casos: alteraciones morfológicas, colapso celular y pérdida de citoplasma. Inhibición del crecimiento micelial. En algunos casos, alteraciones morfológicas, colapso celular y pérdida de citoplasma. Capacidad antifúngica, inhibiendo la germinación de esporas, el crecimiento radial y la producción de biomasa. Susceptibilidad en todas las especies analizadas.	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary. <i>Rhizopus stolonifer</i> y <i>Colletotrichum nymphaeae</i> . <i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill. y <i>Colletotrichum nymphaeae</i> (Pass.) Aa. <i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire.	Portella et al. (2021) Hosseini et al. (2020) Oliveira et al. (2019) Muy-Rangel et al. (2018)
Extracto concentrado fresco (ECFA)	Experimentación <i>in vitro</i> .	Susceptibilidad en todas las especies analizadas.	<i>Candida albicans</i> , <i>Coccidioides immitis</i> Rixford & Gilchrist, <i>Cryptococcus neoformans</i> (San Felice) Vuill., <i>Exophiala dermatitidis</i> (Kano) de Hoog, <i>Histoplasma capsulatum</i> Darling, <i>Paracoccidioides brasiliensis</i> (Splend.) F. Almeida, <i>Aspergillus</i> sp.	Moctezuma Zárate et al. (2016)
Alicina pura	Experimentación <i>in vitro</i> .	Frena el rendimiento de algunas enzimas importantes para el crecimiento y la actividad fúngica.	<i>Staphylococcus aureus</i> Rosenbach, <i>Escherichia coli</i> Escheirich, <i>Streptococcus Rosenbach</i> , <i>Candida albicans</i> .	Oder Akullo et al. (2022)
Ajoene	Revisión bibliográfica	Amplio potencial en el campo de la dermatología: cromomycosis y onicomycosis.	<i>Staphylococcus aureus</i> , <i>Escherichia coli</i> , <i>Aspergillus niger</i> , entre otros. Numerosos géneros de bacterias y levaduras.	Sánchez Domínguez et al. (2016)
Extracto envejecido (AGE)	Revisión de experimentaciones <i>in vitro</i> e <i>in vivo</i> .	Amplio poder bactericida, fungicida y nematocida.	<i>Escherichia coli</i> , <i>Shigella Shigo</i> , <i>Proteus Hauser</i> , <i>Candida albicans</i> , <i>Helicobacter pylori</i> (Marshall et al.) Goodwin et al., <i>Malassezia furfur</i> (C. P. Robin) Balli.	González-Cuellar Taboada (2019)
Forma liofilizada		Los resultados indicaron acción fungicida.	<i>Candida albicans</i> , <i>Trichophyton mentagrophytes</i> (C. P. Robin) R. Blanch., <i>T. Rubrum</i> (Castell.) Sabour. y <i>Microsporium canis</i> .	Lora Cahuas et al. (2010)

CONCLUSIONES

En las últimas décadas se han llevado a cabo numerosas investigaciones que confirman las propiedades fitoquímicas y farmacológicas del ajo, las cuales tienen gran potencial para un amplio espectro de usos en diferentes áreas: medicina, microbiología, farmacia, agricultura, control biológico, control bacteriológico y fúngico. En particular, el uso de fungicidas de síntesis química provoca consecuencias negativas a corto y a largo plazo, tanto en el desarrollo agronómico como en medicina, veterinaria y alimentación. Entre las consecuencias negativas de fungicidas sintéticos se destacan su toxicidad residual, contaminación ambiental del suelo, aire y agua (que conllevan a alteraciones ecosistémicas), efectos carcinógenos y resistencia por parte de los agentes contaminantes. Por este motivo, los resultados obtenidos en esta revisión resaltan las propiedades fitoquímicas y farmacológicas del ajo en sus diversas formulaciones, y lo convierten en una auspiciosa opción económica y sustentable para un amplio espectro de usos como agente natural antimicrobiano y antifúngico, y potencian sus aplicaciones como control biológico amigable con el medio ambiente.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todas las autoras han realizado conjuntamente y a partes iguales la revisión bibliográfica, su interpretación y redacción del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Al apoyo financiero concedido por la Universidad Nacional de La Plata a través del Proyecto de Incentivos a la Investigación (N11/897, FCNyM), al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. (CICPBA).

BIBLIOGRAFÍA

ADIRANO-ANAYA, M. L., J. MEJÍA-ORTIZ, I. OVANDO-MEDINA, V. ALBORES-FLORES &

M. SALVADOR-FIGUEROA. 2018. Efecto de extractos alcohólicos de ajo (*Allium sativum*) y clavo (*Syzygium aromaticum*) en el desarrollo de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet. *R. Mex. Fitopatol.* 36: 379-393.

<https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1805-2>

ALAYO MUÑOZ, E. R. 2019. *Efecto antimicótico in vitro del extracto acuoso del bulbo de Allium sativum L. (ajo) sobre cepas de Epidermophyton floccosum*. Tesis de grado. Universidad Católica Los Ángeles Chimbote, Perú.

AMEH, G. I., S. C. EZE & F. U. OMEJE. 2013. Phytochemical screening and antimicrobial studies on the methanolic bulb extract of *Allium sativum* L. *Afr. J. Biotechnol.* 12: 1665-1668.

<https://doi.org/10.5897/AJB12.842>

ARIF, T., J. D. BHOSALE, N. KUMAR, T. K. MANDAL, ... & R. DABUR. 2009. Natural products-antifungal agents derived from plants. *J. Asian Nat. Prod. Res.* 11:621-38.

<https://doi.org/10.1080/10286020902942350> PMID:20183299

BLOCK, E. 1985. The chemistry of garlic and onions. *Sci Am.* 252: 114-119.

<https://doi.org/10.1038/scientificamerican0385-114>

COLÍN-GONZALEZ, A. L., R. A. SANTANA, C. A. SILVA-ISLAS, M. E. CHANEZ-CARDENAS, ... & P. D. MALDONADO. 2012. The Antioxidant mechanisms underlying the aged garlic extract and S-Allylcysteine-induced protection. *Oxid. Med. Cell. Longev.* 2012: 1-16.

<https://doi.org/10.1155/2012/907162>

CORRALES REYES, I. E. & J. J. REYES PÉREZ. 2014. Actividad antimicrobiana y antifúngica de *Allium sativum* en estomatología. *Rev. 16 de abril* 254: 59-68.

<https://www.medigraphic.com/pdfs/abril/abr-2014/abr14254h.pdf>

CHASE, M. W., J. L. REVEAL & M. F. FAY. 2009. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 132-136.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x>

DI SANTO, R. 2010. Natural products as antifungal agents against clinically relevant pathogens. *Nat. Prod. Rep.* 27: 1084-98.

<https://doi.org/10.1039/B914961A>

GANADO OLMEDO, P. 2001. Estudio de diferentes fracciones y extractos de *Allium sativum* sobre la reactividad vascular, niveles de colesterol y cultivos celulares. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. España.





- GARCÍA-GÓMEZ, L. J. & F. J. SÁNCHEZ-MUNIZ. 2000. Efectos cardiovasculares del ajo (*Allium sativum*). *ALAN* 50: 219-229. <https://www.alanrevista.org/ediciones/2000/3/art-2/>
- GÓMEZ DE SARAIVA, S., S. BORREGO, P. LAVIN, O. VALDÉS, ... & P. GUIAMET. 2012. Productos ambientalmente amigables de origen vegetal empleados en el control de microorganismos intervinientes en el biodeterioro del Patrimonio Cultural. En: *Actas 7º Congreso del Medio Ambiente (AUGM)*, pp 1-24. Asociación de Universidades Grupo Montevideo, La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/26893>
- GÓMEZ MARTÍNEZ, C. D. 2010. *El extracto de ajo envejecido y la S-alilcisteína inducen la expresión de los transportadores GLUT-1, GLUT-3 y GCLC en isquemia cerebral*. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Guerrero, México.
- GONZÁLEZ-CHAVARRO, C. F., M. CABEZAS GUTIÉRREZ., V. C. PULIDO BLANCO & X. M. CELIS RUIZ. 2020. Amaryllidaceae: fuente potencial de alcaloides. *Actividades biológicas y farmacológicas. Ciencia y Agricultura* 17: 78-94. <https://doi.org/10.19053/01228420.v17.n3.2020.11379>
- GONZÁLEZ-CUÉLLAR TABOADA, M. P. 2019. *Interés farmacológico y terapéutico del extracto de ajo envejecido (AGE)*. Trabajo fin de grado. Universidad Complutense de Madrid, España.
- HARRIS, J. C., S. COTTRELL, S. PLUMMER & D. LLOYD. 2001. Antimicrobial properties of *Allium sativum* (garlic). *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 57: 282-286. <https://doi.org/10.1007/s002530100722>
- HOSSEINI, S., J. AMINI, M. KOUSHESH SABA, K. KARIMI & I. PERTOT. 2020. Preharvest and postharvest application of garlic and rosemary essential oils for controlling anthracnose and quality assessment of strawberry fruit during cold storage. *Front. Microbiol.* 11: 1-15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01855>
- JUÁREZ-SEGOVIA, K. G., E. J. DÍAZ-DARCÍA, M. D. MÉNDEZ-LÓPEZ, M. S. PINA-CANSECO, ... & M. A. SÁNCHEZ-MEDINA. 2019. Efecto de extractos crudos de ajo (*Allium sativum*) sobre el desarrollo in vitro de *Aspergillus parasiticus* y *Aspergillus niger*. *Polibotánica* 47: 99-111. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.47.8>
- KATSUKI, T., K. HIRATA, H. ISHIKAWA, N. MATSUURA, S. SUMI & H. ITOH. 2006. Aged garlic extract has chemopreventative effects on 1,2-dimethylhydrazine-induced colon tumors in rats. *J. Nutr.* 136: 847S-851S. <https://doi.org/10.1093/jn/136.3.847S>
- LANZOTTI, V., E. BARILE, V. ANTIGNANI, G. BONANOMI & F. SCALA. 2012. Antifungal saponins from bulbs of garlic, *Allium sativum* L. var. Voghiera. *Phytochem.* 78: 126-134. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.03.009>
- LEDEZMA, E. & R. APITZ-CASTRO. 1998. Del folklore al mecanismo molecular: el ejemplo del ajoene. *Interciencia* 23: 227-231.
- LEMUS, D., M. T. MANISCALCHI, E. LEDEZMA, J. SÁNCHEZ, J. VIVAS & R. APITZ-CASTRO. 2004. Susceptibilidad in vitro al Ajoene de aislados de *Candida albicans*, *C. parapsilosis* y *C. krusei* obtenidos de pacientes con onicomicosis y su relación con el tratamiento tópico. *Rev. Soc. Ven. Microbiol.* 24: 1-2. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1315-25562004000100006
- LIZAMA BIZAMA, I. del R. 2017. *Quimiotaxonomía de Amaryllidaceae chilenas: alcaloides como marcadores taxonómicos*. Tesis Doctoral. Universidad de Concepción, Chile.
- LORA CAHUAS, C., M. LUJÁN VELÁSQUEZ, H. ROBLES CASTILLO, V. SARAIVA CUEVA & J. CABEZA RODRIGUEZ. 2010. Efecto in vitro de diferentes concentraciones de *Allium sativum* "ajo" frente a dermatofitos y *Candida albicans*. *UCV Scientia* 2: 23-33. <https://doi.org/10.18050/revucv-scientia.v2i2.877>
- MESTANZA CARRASCO, K. E. & E. J. M. VÁSQUEZ PACHAMANGO. 2018. *Efecto inhibitorio in vitro del extracto acuoso de Allium sativum L. (ajo) frente a cepas de Candida albicans resistente a la nistatina obtenidas del Hospital Regional Docente Las Mercedes, Lambayeque, marzo-septiembre 2017*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional "Pedro Ruiz Gallo", Perú.
- MOCTEZUMA ZÁRATE, M. de G., M. PEDRAZA RAMOS, J. F. CÁRDENAS GONZÁLEZ, V. M. MARTÍNEZ JUÁREZ & J. I. ACOSTA RODRÍGUEZ. 2016. Efecto del ajo (*Allium sativum*) sobre el crecimiento de algunas especies de hongos. *Tlatemoani Rev. Acad. Investig.* 22: 120-136.
- MUNAYCO PANTOJA, E. del R. 2011. *Efecto antimicrobiano del extracto hidroalcohólico de Allium sativum sobre cepas estándares de la cavidad bucal*. Tesis de grado. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
- MUY-RANGEL, M. D., J. R. OSUNA-VALLE, R. S. GARCÍA-ESTRADA, C. SAN MARTÍN-

- HERNÁNDEZ & E. A. QUINTANA-OBREGÓN. 2018. Actividad antifúngica in vitro del aceite esencial de ajo (*Allium sativum* L.) contra *Alternaria tenuissima*. *Rev. Mex. Fitopatol.* 36: 162-171. <https://doi.org/10.18781/R.Mex.Fit.1708-3>
- NICOLODI CAMERA, J., J. KOEFENDER, Â. M. FERREIRA FERNANDES & E. M. WAGNER SODER. 2018. Atividade antifúngica de extratos aquosos de plantas medicinais no crescimento micelial de *Fusarium graminearum* Schwabe. *Multitemas* 23: 141-152. <http://dx.doi.org/10.20435/multi.v23i54.1723>
- NÚÑEZ-TORRES, O. P., J. C. PAREDES-SANDOVAL, J. R. ARTIEDA-ROJAS & M. S. MUÑOZ-ESPINOZA. 2022. Aprovechamiento del extracto crudo de ajo (*Allium sativum*) como alternativa en la prevención de saprolegniosis en trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Selva Andina Anim. Sci.* 9: 3-14. <https://doi.org/10.36610/j.jsaas.2022.090100003>
- ODER AKULLO, J., B. KIAGE, D. NAKIMBUGWE & J. KINYURU. 2022. Effect of aqueous and organic solvent extraction on *in-vitro* antimicrobial activity of two varieties of fresh ginger (*Zingiber officinale*) and garlic (*Allium sativum*). *Heliyon* 8: 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e10457>
- OLIVAS-MÉNDEZ, P., A. CHÁVEZ-MARTÍNEZ, E. SANTELLANO-ESTRADA, L. GUERRERO-ASOREY, ... & G. MÉNDEZ-ZAMORA. 2022. Antioxidant and antimicrobial activity of rosemary (*Rosmarinus officinalis*) and garlic (*Allium sativum*) essential oils and chipotle pepper oleoresin (*Capsicum annum*) on beef hamburgers. *Foods* 11: 1-15. <https://doi.org/10.3390/foods11142018>
- OLIVEIRA, J., M. C. M. PARISI, J. C. BAGGIO, P. P. M. SILVA, B. PAVIANI, M. H. F. SPOTO & E. M. GLORIA. 2019. Control of *Rhizopus stolonifer* in strawberries by the combination of essential oil with carboxymethylcellulose. *Int. J. Food Microbiol.* 292: 150-158. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2018.12.014>
- PORTELLA, J., R. CORBELLINI ORLANDI, J. ALMEIDA, J. KOEFENDER, ... & J. NICOLLODI CAMERA. 2021. Óleos essenciais no controle in vitro de *Sclerotinia sclerotiorum*. *Revista Thema* 19: 615-622. <http://dx.doi.org/10.15536/thema>
- RAMÍREZ-CONCEPCIÓN, H. R., L. N. CASTRO-VELAZCO & E. MARTÍNEZ-SANTIAGO. 2016. Efectos terapéuticos del ajo (*Allium sativum*). *Salud y Administración* 3: 39-47.
- SALAS, J. 2001. Eficacia de un repelente basado en ajo para la reducción poblacional de la mosca blanca *Bemisia tabaci*. *Agronomía Tropical* 51: 163-174.
- SÁNCHEZ DOMÍNGUEZ, E. M., S. ROJAS PÉREZ & N. N. AGÜERO BATISTA. 2016. Investigaciones actuales del empleo de *Allium sativum* en medicina. *Revista Electrónica Dr. Zoilo E. Marinello Vidaurreta.* 41: 1-9.
- SOUZA, A. E. F., E. ARAUJO & L. C. NASCIMENTO. 2007. Atividade antifúngica de extratos de alho e capim-santo sobre o desenvolvimento de *Fusarium proliferatum* isolado de grãos de milho. *Fitopatologia Brasileira* 32: 465-471. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-41582007000600003>
- SOUZA NASCIMENTO, P. A., R. C. CARVALHO DE BRITO LISBOA, U. T. SILVA DE LIMA, M. J. RIBEIRO SAMPAIO SILVA, ... & C. A. DA SILVA GOUVEIA. 2022. Utilização do *Allium sativum* na atenção primária a saúde na perspectiva da comunidade. *Braz. J. of Dev.* 8: 13437-13453. <https://doi.org/10.34117/bjdv8n2-331>
- STEVENS, P. F. 2001. *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 14 [online]. Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> [Acceso 2 junio 2023].
- TORRES PALAZZOLO, C. A. 2020. *Bioaccesibilidad y bioactividad de los compuestos organoazufrados presentes en Allium sativum L. y sus preparaciones*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo, Argentina.
- VALLE-RODRÍGUEZ, C. M., S. VALDÉS-RODRÍGUEZ, N. L. VASCO-MÉNDEZ, C. GARCIDUEÑAS-PIÑA, ... & J. F. MORALES-DOMÍNGUEZ. 2017. Evidencias bioquímicas y moleculares de la presencia de un péptido natriurético de plantas en ajo (*Allium sativum* L.). *PHYTON* 86: 143-150.
- VÉLEZ-TERRANOVA, M., R. CAMPOS-GAONA & H. SÁNCHEZ-GUERRERO. 2014. Uso de metabolitos secundarios de las plantas para reducir la metanogénesis ruminal. *Trop. Subtrop. Agroecosystems* 17: 489- 499. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=93935728004>
- YASSIN, M., M. MOSLEM, A. E. R. EL-SAMAWATY & M. ELSHIKH. 2013. Effectiveness of *Allium sativum* in controlling *Sorghum* grain molding fungi. *J. Pure Appl. Microbiol.* 7: 101-107.



APORTES AL CONOCIMIENTO MORFOLÓGICO Y FISIOLÓGICO DE LA REPRODUCCIÓN POR SEMILLAS DE *ZEPHYRANTHES TUBISPATHA* (AMARYLLIDACEAE)

CONTRIBUTIONS TO THE MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL KNOWLEDGE OF REPRODUCTION BY SEEDS OF *ZEPHYRANTHES TUBISPATHA* (AMARYLLIDACEAE)

M. Cecilia Acosta^{1*} , M. Luciana Alcaraz¹ , H. Fabio Causin² 
& Vilma T. Manfreda¹ 

1. Núcleo de Estudios Vegetacionales y Agroecológicos de Azul (NUCEVA), Facultad de Agronomía, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Azul, Buenos Aires, Argentina



2. Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental (IBBEA), CONICET-UBA, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental (DBBE), F.C.E.N., Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, C.A.B.A., Argentina

*cacosta@azul.faa.unicen.edu.ar

Citar este artículo

ACOSTA, M. C., M. L. ALCARAZ, H. F. CAUSIN & V. T. MANFREDA. 2023. Aportes al conocimiento morfológico y fisiológico de la reproducción por semillas de *Zephyranthes tubispatha* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 399-419.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40185>

Recibido: 15 Feb 2023
Aceptado: 5 Jun 2023
Publicado en línea: 30 Ago 2023
Publicado impreso: 30 Sep 2023
Editores: Agostina B. Sassone 
& Nicolás García Berguecio 

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: *Zephyranthes tubispatha* is a South American species with ornamental and pharmacological potential. We aimed to study: 1) attributes of fruits, seeds, seed-seedling transition substages, normal and abnormal seedlings; 2) germination due to the effect of different storage periods, seeding times, and exposure to supra-optimal temperatures; and 3) plant vigor.

M&M: Samples harvested between 2018 and 2022 (Buenos Aires, Argentina) were used. Fruits and seeds were characterized morphometrically and seminal reserves histochemically. Substages during the seed-seedling transition were defined, and normal and abnormal seedlings were morphologically described. The germination of seeds from different storage periods, seeding times, and thermal conditions was evaluated. Changes in seed viability, electrolyte loss, and plant vigor were studied.

Results: In the seeds, lipids and proteins were detected as reserves. Normal and abnormal seedlings and the seed-seedling transition with five substages were described. Seeds of up to 10 months of storage, different seeding times and thermal conditions presented high germination percentages. High temperatures thermoinhibited germination, but did not affect subsequent plant survival.

Conclusions: Storage for more than one year showed increased seed mortality and seedling anomalies. The seeding moment conditioned the germination response to the heat treatments, and thermoinhibition did not affect the vigor of the plants produced.

KEY WORDS

Germination, seeding, seedlings, substages, storage, thermoinhibition, vigor.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Zephyranthes tubispatha* es una especie sudamericana con potencial ornamental y farmacológico. Se planteó estudiar: 1) atributos de frutos, semillas, subestadios de transición semilla-plántula, plántulas normales y anormales; 2) la germinación por efecto de diferentes periodos de almacenamiento, momentos de semillazón y exposición a temperaturas supraóptimas; y 3) el vigor de plantas.

M&M: Se utilizaron muestras cosechadas entre 2018 y 2022 (Buenos Aires, Argentina). Se caracterizaron morfométricamente frutos y semillas, e histoquímicamente las reservas seminales. Se definieron subestadios durante la transición semilla-plántula, y describieron morfológicamente plántulas normales y anormales. Se evaluó la germinación de semillas provenientes de diferentes periodos de almacenamientos, momentos de semillazón y condiciones térmicas. Se estudiaron cambios en la viabilidad de semillas, pérdida de electrolitos, y el vigor de plantas.

Resultados: En las semillas se detectó como reserva lípidos y proteínas. Se describió plántulas normales y anormales, y la transición semilla-plántulas con cinco subestadios. Semillas de hasta 10 meses de almacenamiento, diferentes momentos de semillazón y condiciones térmicas presentaron altos porcentajes de germinación. Las altas temperaturas termoinhibieron la germinación, pero no afectaron la posterior supervivencia de plantas.

Conclusiones: El almacenamiento por más de un año evidenció aumento en la mortalidad de semillas y anomalías en plántulas. El momento de semillazón condicionó la respuesta germinativa a los tratamientos térmicos y la termoinhibición no afectó el vigor de plantas producidas.

PALABRAS CLAVE

Almacenamiento, germinación, plántulas, semillazón, subestadios, termoinhibición, vigor.

INTRODUCCIÓN

Zephyranthes tubispatha (L'Hér.) Herb. es una especie nativa (familia Amaryllidaceae), que se circunscribe al subgénero *Zephyranthes* Herb., el más diverso y complejo del género (García *et al.*, 2019). Es herbácea, perenne, con hojas de láminas lineales, bulbosa y presenta una única flor por escapo con tépalos de colores diversos (anaranjada, amarilla, rosa o blanca) que da un único fruto (cápsula) que contiene numerosas semillas (Roitman & Hurrell, 2009). Se distribuye por el sur de Estados Unidos y México, y en Sudamérica en el centro y sur de Chile, Brasil austral, Paraguay, Uruguay y Argentina. Dentro de Argentina, se encuentra principalmente en las provincias de Corrientes, Santa Fe, Entre Ríos y Buenos Aires (Arroyo, 1990; Roitman & Hurrell, 2009). En esta última provincia se halla ampliamente distribuida tanto en los cordones serranos del centro como en áreas de llanura (Antón & Zuloaga, 2022). En particular en el centro y sudeste de la Provincia de Buenos Aires se encuentra en el Sistema de Tandilia y en la Pampa Deprimida (Erize & Haene, 2008; Sabatino *et al.*, 2017; Vercelli, 2018), tanto en ambientes rurales como urbanos y periurbanos (M. C. Acosta, obs. pers.). En líneas generales los estadios vegetativos se dan durante el otoño-invierno y la floración durante la primavera y el verano (Streher, 2016; Fernández, 2020). En el Sistema de Tandilia se observan las primeras floraciones a mediados de noviembre luego de abundantes lluvias, y las últimas a fines de marzo.

Esta especie presenta, por un lado, interés farmacológico ya que sus bulbos contienen tazetina al igual que otras especies vegetales de la familia Amaryllidaceae (Vergara Zurita, 2020). La tazetina es un alcaloide considerado un hipotensor débil que posee además actividad antiinflamatoria, antitumoral, antimalárico y antibacterial (Cabezas *et al.*, 2007). Cavallaro (2015) también evidenció la presencia de tres alcaloides (hippeastidina, licorina y 3-O-demetilhippeastidina) importantes en la paliación del Alzheimer. Por otro lado, ha cobrado interés como potencial ornamental debido a sus atractivas flores coloridas, su gran adaptabilidad a la zona semiárida y por los servicios ecosistémicos que brinda (Maza *et al.*, 2004; Rossello *et al.*, 2006; Sanhueza *et al.*, 2014; Streher, 2016; Afroz *et al.*, 2018; Moreira *et al.*, 2018; Fernández, 2020).

En líneas generales las geófitas tienen capacidad de sobrevivir debajo de la superficie del suelo durante un período prolongado ya que poseen un sistema autónomo y altamente desarrollado donde almacenan agua y nutrientes. Este conjunto de características han despertado el interés de productores tanto para la industria de flores de corte, como para ampliar la oferta de plantas con flores para macetas u ornamentales para jardines (Moreira *et al.*, 2018; Fernández, 2020).

En Argentina, la producción y comercialización de plantas con flores (floricultura) se concentra principalmente en las zonas periurbanas de Buenos Aires (Morisigue *et al.*, 2012; Aguilar-Avendaño, 2016; Noguera Serrano *et al.*, 2017) y actualmente se está incursionando en la colecta, reproducción y producción de flores de los recursos genéticos nativos ornamentales (Facciuto *et al.*, 2019; Eynard *et al.*, 2020). Dentro de las especies que se comercializan, la familia Amaryllidaceae posee importancia mundial en paisajismo contemporáneo (Fernández, 2020). La producción de plantas con flores ha forjado demandas de cadenas productivas para desarrollar y vender material de siembra como semillas, plántulas y esquejes (Aguilar-Avendaño, 2016; Noguera Serrano *et al.*, 2017). Promover la utilización de la flora nativa potencia los recursos genéticos vegetales de la Argentina, su aprovechamiento racional y sostenible, junto con la necesidad de conservarlos y preservarlos (Fernández, 2020). Puntualmente, para *Z. tubispatha* se ha profundizado el conocimiento en cuanto a formas y técnicas de reproducción por cultivo *in vitro* y por micropropagación de bulbos (Rossello *et al.*, 2006; Fernández *et al.*, 2011; Fernández, 2020). No obstante, la reproducción por semillas es generalmente más simple y económica, permite la posibilidad de conservar y seleccionar por variabilidad dentro de las poblaciones. Si bien las semillas de esta especie se comercializan en diferentes partes del mundo, es escasa la información disponible respecto a la conservación, longevidad y efectividad de la reproducción por este medio, como así también la referente a las particularidades de la transición semilla-plántula y el efecto de factores ambientales y de las condiciones de almacenamiento sobre el vigor. Este último concepto hace referencia al desempeño de las semillas para producir plántulas normales en diversas condiciones ambientales de cultivo

(Besnier Romero, 1989; Peretti, 1994; Geneve, 2005; ISTA, 2006), por lo que es considerado como un atributo de la calidad de las semillas importante al momento de utilizarlas para su siembra en condiciones ambientales no favorables. Los procesos que median desde la germinación hasta el establecimiento de plántulas son claves dentro del ciclo de vida de las plantas (Benech-Arnold & Sanchez, 2004; Marcos-Filho, 2015) y requieren de información básica, tales como las características de las semillas, los requerimientos de germinación y la descripción de una plántula normal para la especie. En cuanto a las características de las semillas de *Z. tubispatha* se han descrito comúnmente como negras, planas y deltoides (Roitman & Hurrell, 2009). En cuanto a los requerimientos para la germinación, *Z. tubispatha* alcanza máximos porcentajes entre los 15 y 25 °C (Maza *et al.*, 2004; Manfreda *et al.*, 2017; Acosta *et al.*, 2022), decayendo marcadamente por encima de estas temperaturas. Las semillas cuando son incubadas a alta temperatura (supraóptimas) no germinan, sin embargo cuando son posteriormente transferidas a 20 °C, recobran plenamente la germinación, sugiriendo que el fenómeno subyacente es el de termoinhibición (Manfreda *et al.*, 2019; Acosta *et al.*, 2022 y referencias allí citadas). Cabe señalar que si bien la exposición a alta temperatura no modifica significativamente la mortalidad seminal, puede alterar considerablemente tanto el tiempo de inicio como la velocidad de la germinación a temperaturas óptimas (Manfreda *et al.*, 2019; Acosta *et al.*, 2022). Si bien la presencia de termoinhibición se considera de valor adaptativo en especies que ajustan su actividad a la época invernal, propio de los ambientes mediterráneos con veranos secos e inviernos húmedos (Huo & Bradford, 2015; Derakhshan *et al.*, 2018), el registro de su presencia en el género *Zephyranthes*, y en particular en *Z. tubispatha* ha sido muy reciente y poco investigado. Considerando que la producción de semillas en esta especie abarca todo el período estival, pudiendo eventualmente permanecer termoinhibidas por la presencia de altas temperaturas en condiciones favorables para la germinación (por ejemplo precipitaciones), resulta necesario indagar si el momento de semillazón (inicios o fines de verano, por ejemplo) condiciona a su vez la respuesta germinativa y el vigor de las plantas producidas cuando se dan las condiciones térmicas similares al período otoñal.

En relación a la longevidad de las semillas de esta especie, los estudios son escasos y con resultados no siempre coincidentes. Por ejemplo, Maza *et al.* (2004) registraron que las semillas de esta especie mantiene un 60% de éxito en la germinación luego de un año de conservación a 23 °C, mientras que Afroz *et al.* (2018) señalan que pierden rápidamente la viabilidad. La confirmación de esta información resulta importante para prever disponibilidad y ofertas de semillas a lo largo de un año. Respecto a las plántulas, si bien la morfología no ha sido particularmente detallada en esta especie, se cuenta con descripciones morfológicas preliminares (Acosta *et al.*, 2021) que permiten reconocer y extrapolar macroscópicamente estructuras similares a las descritas por Tillich (2007) en monocotiledóneas. Por su parte Goyenette *et al.* (2022) profundizó en la caracterización morfológica y anatómica de *Z. bifida* (Herb.) Nic. García & Meerow (taxonómicamente cercana a *Z. tubispatha*) y propuso estados de desarrollo de la transición semilla-plántula. Respecto a esto último, el sistema de escalas universales BBHC (Meier, 2018) propone estados de desarrollo fenológicos para especies monocotiledóneas en general, que ha sido utilizado para generar escalas de algunas Amaryllidaceae de importancia económica como hortalizas (bulbosas del género *Allium*: puerro, ajo, cebolla y chalote), pero que aún no han sido adecuadas para otras especies de esta familia como *Z. tubispatha*.

La importancia de contar con información relevante que permita contribuir al manejo, conservación y reproducción por semillas de *Z. tubispatha*, requiere completarla y ampliarla. En este sentido se definieron los siguientes objetivos: 1) describir los principales atributos de frutos y semillas; 2) reconocer estructuras que permiten discernir macroscópicamente diferentes subestadios de desarrollo en la transición semilla-plántula y detectar las anomalías más frecuentes; 3) evaluar el efecto de diferentes períodos de almacenamiento de las semillas sobre el comportamiento germinativo y el deterioro seminal; 4) analizar el efecto del momento de producción de semillas (fines de primavera o mediados de verano) y de diferentes períodos de exposición a altas temperaturas sobre la germinación; y 5) analizar en semillas producidas a mediados de verano el efecto de diferentes períodos de exposición a altas temperaturas sobre el vigor de las plantas obtenidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colección de semillas y condiciones generales de germinación

Frutos y semillas de *Z. tubispatha* fueron recolectados en las Sierras de Azul (S 37° 8.254' O 59° 46. 386') y en las Sierras Bayas (S 36° 56.369' O 60° 09.315'), ambas pertenecientes al Sistema de Tandilia, ubicadas en el centro de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Las recolecciones se realizaron a fines de primavera durante diciembre y a mediados de verano durante enero, entre 2018-2022. Las plantas en flor, de ambas localidades, se hacen visibles luego de lluvias intensas con alta densidad y concentradas en áreas reducidas, por lo que la recolección de frutos se realizó al azar y de forma manual dentro de cada sector, asegurando que los frutos estuvieran en madurez fisiológica (próximos a la dehiscencia) y que fueran de similar coloración y tamaño. La recolección se realizó en sobres de papel madera indicando fecha y lugar de procedencia. En el laboratorio, los frutos se trillaron a mano, descartando aquellos que estuvieran dañados, y las semillas se colocaron sobre papel madera para su secado a temperatura ambiente (aproximadamente durante 20 días). Una vez secas, se almacenaron en igual condición por diferentes períodos (meses), dependiendo del tratamiento. Dado que los frutos se recolectaron en ambientes serranos cercanos y que las pruebas preliminares de germinación no evidenciaron respuestas diferenciales de los diferentes sitios (datos no mostrados), las semillas se utilizaron de manera indistinta para todos los ensayos. Los ejemplares de *Z. tubispatha* fueron identificados por el personal responsable del Herbario FAA (Thiers, permanentemente actualizado) y depositados según los registros: ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Pdo. Azul, Azul, S 37° 8.254' O 59° 46. 386', 6-XII-2018, Scaramuzzino *et al.* s.n. (FAA 8850). Pdo. Olavarría, Sierras Bayas, S 36° 56.369' O 60° 09.315', 20-XII-2018, Acosta & Scaramuzzino s.n. (FAA 9598).

Todos los ensayos de germinación se realizaron en cajas de Petri con 50 semillas cada una, sembradas sobre una capa de papel de filtro más cuatro de papel toalla y 5 ml de agua destilada, por cuadruplicado. Con el fin de evitar la desecación, las cajas fueron colocadas en contenedores plásticos negros sobre goma espuma embebida

con agua, e incubadas en recipientes a baño maría, cubiertas con fundas plásticas negras y llevadas a cámaras de cultivo a 20 °C o 33 °C, dependiendo del tratamiento (ver más abajo).

Evaluación de frutos, semillas, transición semilla-plántula, plántulas normales y anormales

La estimación del número de semillas por fruto se realizó sobre 10 frutos maduros (aún cerrados al momento del trillado). Los mismos fueron seleccionados al azar de una muestra de aproximadamente 100 frutos cosechados de la población de las Sierras de Azul en diciembre de 2021. Las semillas se describieron a simple vista según aspectos distinguibles de su forma, textura y coloración, y finalmente se tomaron registros fotográficos tanto de los frutos como de las semillas para realizar mediciones de largo y ancho utilizando el procesador de imágenes público Image J versión 1.53e (Schneider *et al.*, 2012). Se pesaron semillas en una balanza analítica de precisión (Sartorius M-Power AZ-214) para estimar el peso de 1000, siguiendo el criterio general del ISTA (2003). Se realizó la determinación de las reservas seminales mediante pruebas histoquímicas tomando cinco semillas al azar de cada población (Sierras de Azul y de Sierras Bayas). Para ello, semillas categorizadas exomorfológicamente como normales se hidrataron durante 2 horas para facilitar su manipulación y se realizaron cortes delgados a mano alzada de la región del endosperma. Las muestras se tiñeron con soluciones acuosas al 0,01% de azul de nilo (7-dietilamino-3,4-benzofenoxazina-2-ona), como sonda fluorescente para lípidos (Fulcher, 1982) y amido black al 0,5% en ácido acético al 7% o una solución comercial de lugol, para la determinación de proteínas y almidón, respectivamente (Harris & Oparka, 1994). Los preparados se observaron en un microscopio Axioskope 2 (Zeiss) provisto con un equipo de epifluorescencia HBO100.

La descripción e identificación de estructuras, de la transición semilla-plántula (Estadio 0 en la escala general para monocotiledóneas BBCH, 2018) se realizó utilizando las descripciones morfológicas preliminares realizadas en *Z. tubispatha* (Acosta *et al.*, 2021), la terminología de estructuras descritas para monocotiledóneas (Tillich, 2007) y las empleadas para *Z. bifida* (Goyenette *et al.*, 2022). Se utilizaron semillas categorizadas como

normales, cosechadas en diciembre de 2020 y 2021, las mismas fueron conservadas a temperatura ambiente y al momento de su uso contaban con 22 y 10 meses de almacenamiento, respectivamente. Ambos lotes de semillas fueron puestos a germinar a 20 °C con fotoperíodo de 12 h. Adicionalmente se agregó un tratamiento de oscuridad total para las semillas de 10 meses de almacenamiento, para confirmar estructuras fotosintéticas (comparativamente con las de luz) y describir fenotípicamente el efecto de la ausencia de luz. Cada unidad experimental fue en número y conducción, de igual manera que lo ya descrito en condiciones generales. Durante la imbibición se registró el peso fresco de semillas cada 12 h hasta el inicio de germinación, utilizando una balanza analítica. Luego desde el inicio de la germinación se separaron diariamente las semillas germinadas y fueron colocadas en recipientes individuales (previamente rotulados por día) sobre sustrato de papel, agua y respetando la condición lumínica de germinación. A los 11 días de iniciada la germinación, se realizaron observaciones de la morfología de las plántulas y se tomaron fotos. Finalmente se identificaron características visibles de plántulas normales y anormales por comparación de presencia/ausencia, coloración y tamaño de estructuras. Estas últimas se midieron utilizando el procesador de imágenes público Image J versión 1.53e (Schneider *et al.*, 2012).

Efecto del período de almacenamiento de semillas sobre el comportamiento germinativo y el deterioro seminal

La evaluación del comportamiento germinativo se realizó con semillas recolectadas durante los meses de diciembre del 2018 al 2021, las que permanecieron a temperatura ambiente por diferentes periodos hasta su uso: 10, 12, 22, 34 y 46 meses de almacenamiento. Se utilizó para el tratamiento control semillas cosechadas en 2021 y secadas al aire durante 20 días (0 meses de almacenamiento). Las unidades experimentales fueron colocadas en condiciones de germinación a 20 °C y en oscuridad, siguiendo el procedimiento general ya descrito. Se tomaron registros diarios hasta el inicio de la germinación (10% de semillas germinadas), intensificándose los mismos desde ese momento cada 10-12 horas aproximadamente. Los seguimientos se dieron por finalizados cuando no se registró ningún evento de germinación por al menos 120 h seguidas. Las

semillas no germinadas se clasificaron siguiendo los criterios generales del ISTA (2006) en: firmes a la presión (F), vacías (V) o muertas (M). Con estos datos y el de semillas germinadas (G), se calculó el porcentaje de la germinación acumulada en el tiempo (%Gt), y los porcentajes de cada estado final seminal (%G, %F y %M), descontando del total las semillas V. Las semillas se consideraron germinadas cuando se observó al menos 1 mm de longitud del embrión emergido (Fig. 1A).

La evaluación del grado de deterioro de las semillas almacenadas por diferentes periodos se realizó mediante un análisis de pérdida de electrolitos como indicador de daño en biomembranas (Pandey, 1988; Bajji *et al.*, 2002; Ouyang *et al.*, 2002). Se utilizaron muestras de 100 mg de semillas de 4 y 18 meses de almacenamiento a temperatura ambiente, que fueron recolectadas en diciembre de 2021 y 2020, respectivamente. Se colocaron las semillas en 15 ml de agua destilada y se dejaron a temperatura ambiente durante 3 h con agitación constante (50 rev/min). Transcurrido este tiempo, se retiraron las semillas y se registró la conductividad eléctrica de la solución con un conductímetro portátil AD230 (Adwa). El porcentaje de la proporción de pérdida de electrolitos se estimó como el cociente entre la medición realizada a las 3 h, sobre la conductividad obtenida luego de hervir cada muestra a 85 °C y luego multiplicada por 100.

Por otro lado, también se analizó el efecto del período de almacenamiento sobre la viabilidad de las semillas mediante la prueba de tinción con trifenil tetrazolio. Para ello, se utilizaron semillas de 6, 10 y 18 meses de almacenamiento a temperatura ambiente (15 por condición, las primeras cosechadas en diciembre de 2021 y las dos últimas en 2020). Las semillas se hidrataron por 12 h, y luego se extrajeron los embriones, se colocaron en tubos plásticos con 1,5 ml de una solución de cloruro de trifenil tetrazolio al 0,1%. Tras 2 h de incubación en baño maría, a 33 °C y en oscuridad, los embriones se enjuagaron y se mantuvieron en agua destilada hasta su observación con microscopio estereoscópico, registrándose fotográficamente los resultados. Se empleó la terminología utilizada por Goyenche *et al.* (2022) en *Z. bifida* para indicar las 3 estructuras del embrión de *Z. tubispatha* que resultaron o no coloreadas luego de la prueba: hiperfilo del cotiledón, anillo del hipofilo del cotiledón e hipofilo del cotiledón (Fig. 1B).

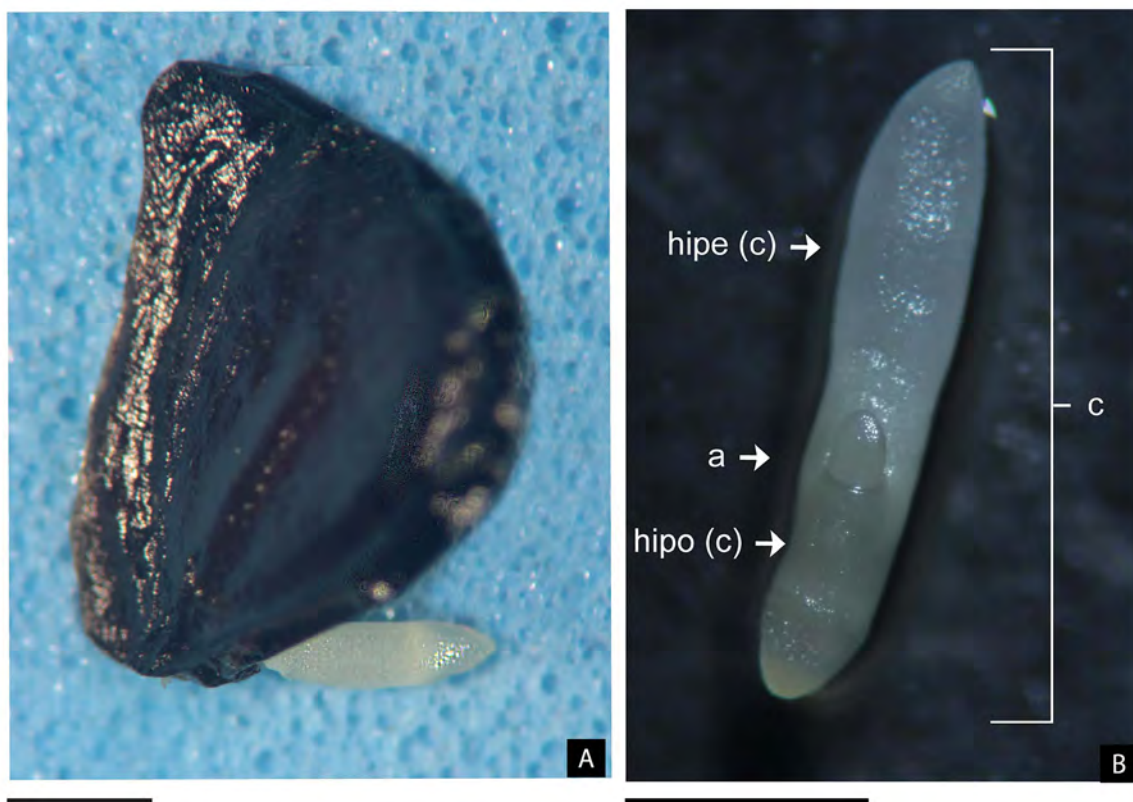


Fig. 1. Semilla y embrión aislado de *Zephyranthes tubispatha*. **A.** Semilla en inicio de germinación. **B.** Embrión aislado de semilla hidratada. Abreviaturas= a: anillo del hipofilo cotiledonar; c: cotiledón; hipe(c): hiperfilo cotiledonar; hipo(c): hipofilo cotiledonar. Escalas= 1 mm.

Efecto de la alta temperatura sobre la germinación de semillas producidas a mediados de verano y fin de primavera.

Se utilizaron semillas provenientes de dos momentos de semillazón: a mediados de verano durante el mes de enero y otras a fines de primavera durante el mes de diciembre de 2021 (E21 y D21, respectivamente). Las semillas se colocaron en condiciones de germinación, tal como ya fue descrito en la sección de condiciones generales, y se incubaron a 33 °C (HT) durante 9 o 30 días (tratamientos 9dHT y 30dHT, respectivamente), en oscuridad. Transcurridos estos tiempos de incubación, se traspasaron a 20 °C y se evaluó la germinación tal como se describió para los otros ensayos. Se utilizó como control la germinación de semillas a 20 °C sin exposición previa a HT (tratamiento 0dHT). Todos los tratamientos se realizaron por cuadruplicado.

Efecto de diferentes períodos de exposición de semillas a altas temperaturas, sobre el vigor de las plantas obtenidas.

Se utilizaron plántulas provenientes de las semillas germinadas de los tratamientos 0dHT, 9dHT y 30dHT del lote E21, las que fueron trasplantadas en macetas para su posterior seguimiento. Se utilizaron macetas de 4 L de capacidad conteniendo 3/4 de tierra abonada, 1/8 de arena y 1/8 de perlita, regadas con agua de red hasta capacidad de campo. Se trasplantaron entre 25 y 40 plántulas por repetición (cuatro) y tratamiento (dependientes del éxito germinativo). Se mantuvieron en cámaras de cultivo por 5 semanas a 20 °C y fotoperíodo de 12 h con riego permanente. Luego de este período se calculó el porcentaje de supervivencia (%S) como la cantidad de plantas cosechadas respecto a las totales trasplantadas, multiplicadas por 100. Al momento de la cosecha las plantas

fueron individualmente fotografiadas y, debido a la heterogeneidad de tamaños dentro de cada unidad experimental, las plantas fueron categorizadas por tamaño (altura total) en chicas, medianas y grandes. Para cada tratamiento se cuantificó el número de plantas de cada categoría y se calculó su frecuencia relativa (%Fr). Como variables del crecimiento se registraron el largo total (Lt) en cm de la parte aérea y los pesos secos de la fracción aérea (PSa) y de la fracción subterránea (PSs). El Lt de cada planta se obtuvo utilizando el procesador de imágenes Image J versión 1.53e (Schneider *et al.*, 2012). sobre cada registro fotográfico. Al momento de la cosecha cada planta fue fraccionada en parte aérea y subterránea, y las fracciones fueron llevadas a estufa (72 h, 70 °C) para la determinación del peso seco, registrado con balanza analítica. De aquí se obtuvo el PSa (mg) y PSs (mg) promedio por planta, dividiendo el peso seco del conjunto de plantas dentro de cada categoría de tamaño por la cantidad de plantas de esa categoría. Complementariamente para evaluar el efecto de los tratamientos sobre el desarrollo (independientemente de las categorías de tamaño), se contabilizó en cada planta fotografiada, el número de hojas visibles y se calculó la frecuencia relativa (%FrH) de plantas con una, dos, tres o cuatro hojas (%FrH₁, %FrH₂, %FrH₃, %FrH₄, respectivamente).

Análisis de datos

Tanto los datos morfométricos de semillas y frutos, como las longitudes de algunas estructuras de las plántulas se analizaron de manera descriptiva comparando medias y desvíos. El comportamiento germinativo sobre cada unidad experimental inicialmente se evaluó por medio de un ajuste no lineal de los porcentajes acumulados de germinación (%Gt) en función del tiempo (t) con la siguiente función: $\%Gt = A * (1 - 1 / (1 + (t/B)^k))$ (Geshnizjani *et al.*, 2018; Manfreda *et al.*, 2020). De la misma se obtuvieron los siguientes parámetros: Porcentaje Máximo de Germinación (parámetro A); Tiempo Medio de Germinación (parámetro B) y el valor adimensional de la Uniformidad en la Germinación (parámetro k). Además con esta ecuación se estimó el tiempo de inicio de germinación (T₁₀). Para analizar tanto el efecto del período de almacenamiento de semillas como el periodo de exposición a HT de semillas E21 y D21 (y su interacción) sobre cada parámetro y el

T₁₀ se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis ($\alpha \leq 0,05$), dado que los mismos carecieron de normalidad y/o homecedasticidad (Sokal & Rohlf, 1986).

El análisis del efecto de diferentes períodos de exposición de semillas a HT sobre el vigor de las plantas producidas, por un lado se llevó adelante con un ANOVA de dos factores: tratamientos (0dHT, 9dHT y 30dHT) y categoría de tamaño (chicas, medianas y grandes) para las variables %Fr, Lt, PSa y PSs, una vez comprobada la normalidad y/o homecedasticidad y transformación de ser necesario. Por otro lado, se realizó un ANOVA de un solo factor (tratamiento) para las variables %FrH1, %FrH2, %FrH3 y % FrH4. Los contrastes se realizaron con la prueba de Tukey ($\alpha \leq 0,05$).

Todos los procedimientos estadísticos descritos en este apartado se realizaron con el programa InfoStat versión 2018 (Di Rienzo *et al.*, 2018).

RESULTADOS

Frutos, semillas, transición semilla-plántula, plántulas normales y anormales

Las cápsulas aún cerradas colectadas en su ambiente natural, presentaron dimensiones de 0,9 cm ($\pm 0,2$) de largo y 0,7 ($\pm 0,1$) cm de diámetro (Fig. 2A). La cantidad de semillas promedio por fruto fue de 90 ($\pm 9,6$). Dentro de la escasa variabilidad de formas encontradas, en su mayoría correspondieron a semillas planas y deltoideas, con tegumento externo de textura lisa y color negro brillante. Las pocas anomalías detectadas consistieron en alteraciones en el grosor, sea por su irregularidad o por su escaso espesor, en este último caso acompañada por una superficie reducida (semillas vanas) (Fig. 2B). Respecto a las dimensiones, las semillas categorizadas como normales presentaron valores entre 0,5 ($\pm 0,05$) y 0,4 ($\pm 0,06$) cm de largo y ancho, respectivamente. El peso de 1000 semillas fue de 1,38 g ($\pm 0,03$). Las pruebas histoquímicas en semillas hidratadas evidenciaron que el endosperma de esta especie contiene abundantes lípidos y proteínas (Fig. 3), mientras que no se detectó la presencia de almidón (datos no mostrados).

En la descripción morfológica y macroscópica de los subestadios de la transición semilla-plántula proveniente de semillas de 10 meses de

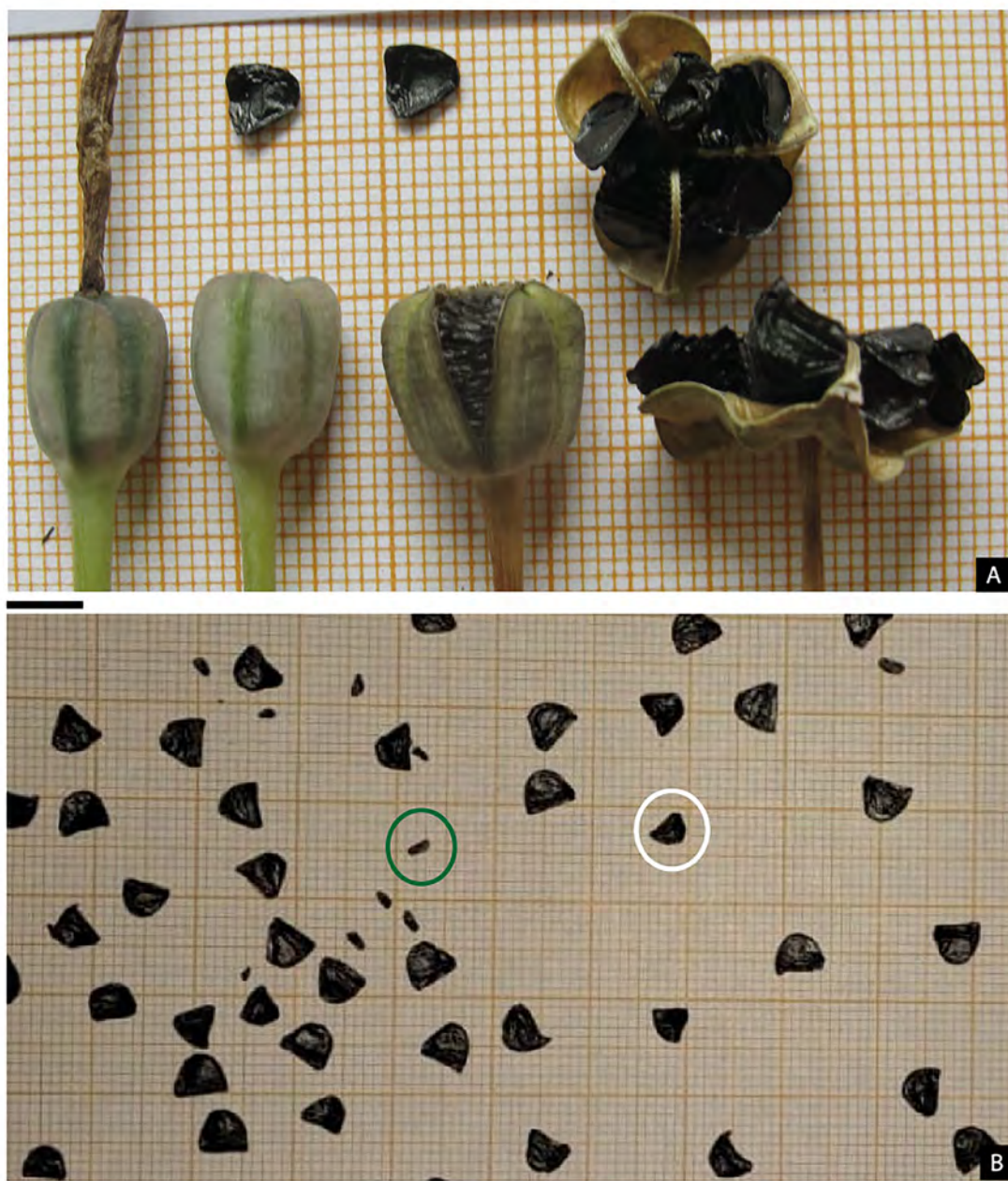


Fig. 2. Cápsulas y semillas de *Z. tubispatha*. **A.** Cápsulas cerradas, abiertas y con semillas a la vista. **B.** Detalle de variabilidad en tamaño y forma de semillas. Círculo blanco indica semilla irregular, círculo verde semilla vana. Escalas= 5 mm.

almacenamiento y germinada bajo luz, se logró registrar un primer subestadio que comprendió desde la siembra (imbibición) hasta el momento previo de la germinación. En este primer subestadio las semillas incrementaron cuatro veces su peso

fresco inicial por hidratación (de 0,04 a 0,16 g \pm 0,03) (Fig. 4A). Un segundo subestadio se correspondió con la germinación, en el que se observó la emergencia (crecimiento) del hipofilo del cotiledón de coloración inicial blanquecina y

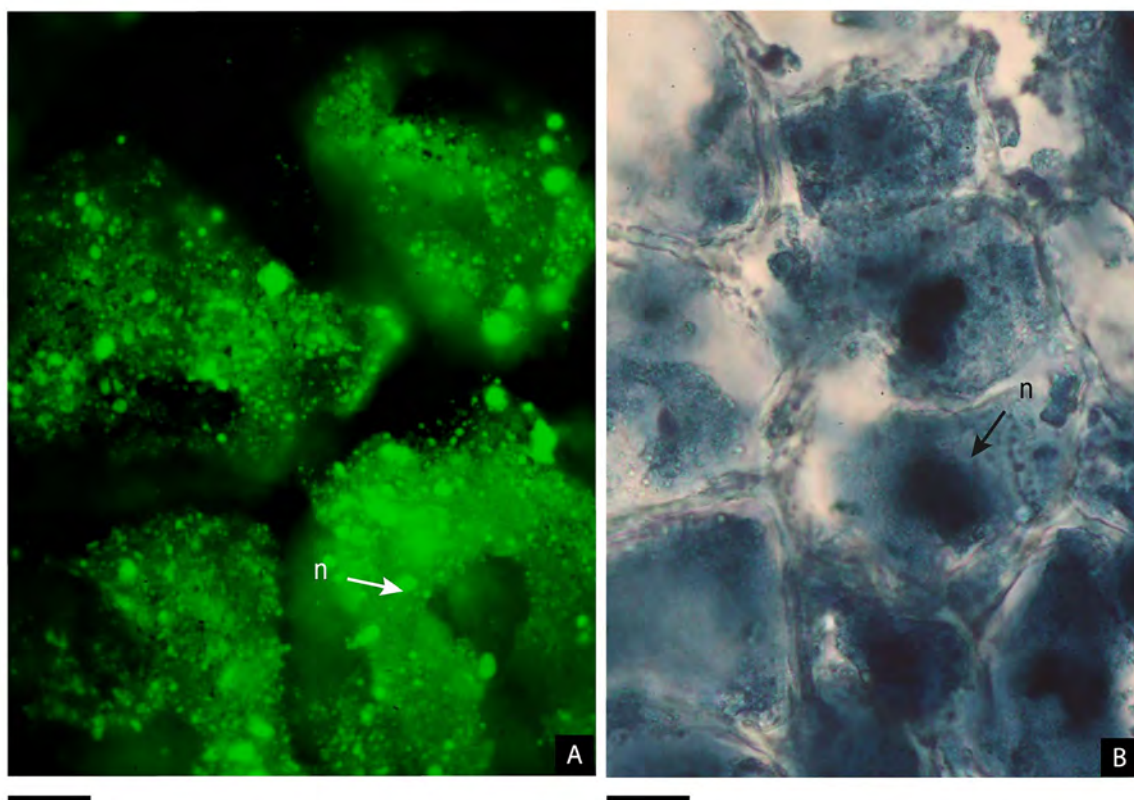


Fig. 3. Prueba histoquímica en endosperma de *Z. tubispatha*. **A.** Reacción positiva para lípidos con azul de nilo. **B.** Reacción positiva para proteínas con amido black. Abreviatura= n: núcleo. Escalas= 20 μ m.

de aproximadamente 2 mm de longitud (Fig. 4B). Cabe destacar que el eje embrionario, que se ubica en el extremo inferior de dicha estructura, es de un tamaño muy reducido y en este subestadio aún no ha iniciado su crecimiento. El hiperfilo del cotiledón en este subestadio es blanquecino (Fig. 4C) y aún permanece en el interior de la semilla. Este segundo subestadio fue el empleado para determinar la germinación, y en estas condiciones, se alcanzó a las 40 h aproximadamente desde la siembra (ver comportamiento germinativo en la próxima sección). En un tercer subestadio se observó un marcado crecimiento del hiperfilo del cotiledón, el cual alcanzó una longitud final promedio de 4 mm (Fig. 4D) y adquirió paulatinamente una coloración verde pálida. El cuarto subestadio se caracterizó por el desarrollo de estructuras propias del sistema radical (elongación de la radícula y la aparición de rizoides del cuello), como consecuencia del

crecimiento del eje embrionario (Fig. 4E). Un quinto subestadio se estableció a partir de la visualización del primer eófilo (hoja verdadera), el cual emerge a través del anillo del hiperfilo del cotiledón. La zona proximal del hiperfilo del cotiledón adquirió coloración verde y se extendió por fuera de la semilla alcanzando una longitud máxima de aproximadamente 2 mm, mientras que el hiperfilo se engrosó paulatinamente, tomando primero una coloración rojiza y finalmente verde, sin modificar su longitud (Fig. 4F). A medida que progresó esta última etapa se observó un continuo crecimiento del eófilo y de la raíz primaria, mientras que la zona distal del hiperfilo (haustorio) permaneció en el interior de la semilla.

Más avanzado en el subestadio 5, el haustorio mostró claros síntomas de inicio de senescencia y el endosperma en estas instancias fue muy escaso. Tanto la parte emergida del eófilo como la raíz

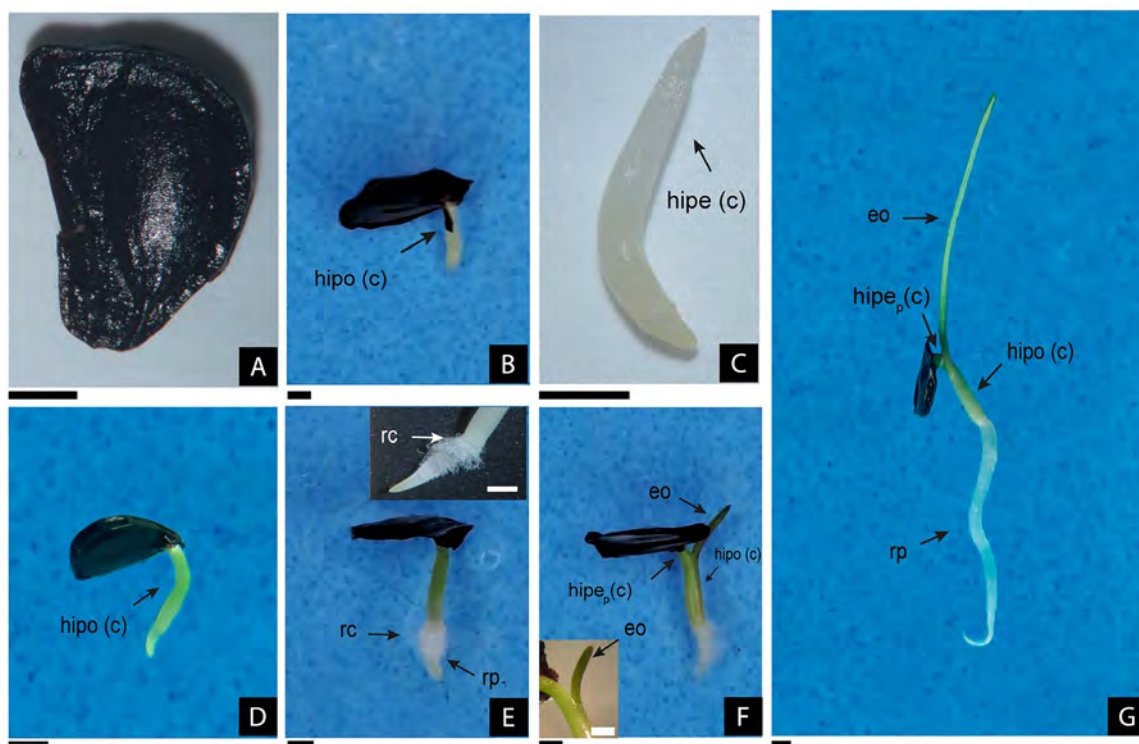


Fig. 4. Subestadios en la transición semilla-plántula de *Z. tubispatha*. **A.** Semilla completamente hidratada. **B.** Semilla germinada. **C.** Embrión aislado de semilla germinada. **D.** Hipofilo del cotiledón totalmente expandido. **E.** Aparición de estructuras del sistema radical, con detalle en extremo superior derecho. **F.** Eófilo emergido con detalle en extremo inferior izquierdo. **G.** Plántula completa y normal a 11 días desde la siembra, y cubierta seminal (derecha). Abreviaturas= eo: eófilo; hipe(c): hiperfilo cotiledonar; hipe_p(c): segmento proximal del hiperfilo cotiledonar; hipo(c): hipofilo cotiledonar; rc: rizoides del cuello; rp: raíz primaria. Escalas= 1mm.

superaron 1 cm de longitud. La coloración adquirida y el tamaño alcanzado, permitieron identificarlas como plántulas completas y por lo tanto normales (Fig. 4G). La etapa de desarrollo de plántula se dio por finalizada dado el agotamiento de las reservas y la presencia de órganos fotosintéticos completos que sustentan el metabolismo y crecimiento de la planta.

Las semillas sembradas en oscuridad total produjeron plántulas totalmente etioladas al cabo de los 11 días. Estas presentaron las mismas estructuras y secuencias que en la descripción anterior, aunque se observaron algunas alteraciones en cuanto al tamaño, coloración y tiempo de aparición, en relación con síntomas típicos de etiolación. Por ejemplo, desde momentos previos a la emergencia del eófilo, la translucidez del cotiledón permitió

observar que el extremo superior del eófilo presentó coloración amarillo-pálido y mantuvo esta coloración a medida que se elongó, mientras que el resto del eófilo permaneció sin evidencia de pigmentos fotosintéticos (Fig. 5A). El hipofilo alcanzó una longitud máxima de 0,7 cm, mientras que la longitud de la zona proximal del hiperfilo no se vio afectada por la ausencia de luz. Otro efecto de la oscuridad fue que ambas estructuras presentaron una coloración blanquecina-translúcida (Fig. 5B). Se observó una mayor elongación del eófilo y un retraso en su emergencia de aproximadamente 48 h, respecto de las semillas germinadas en presencia de luz.

En las semillas de 22 meses de almacenamiento no se lograron identificar estructuras que evidenciaran una transición de semilla-plántula

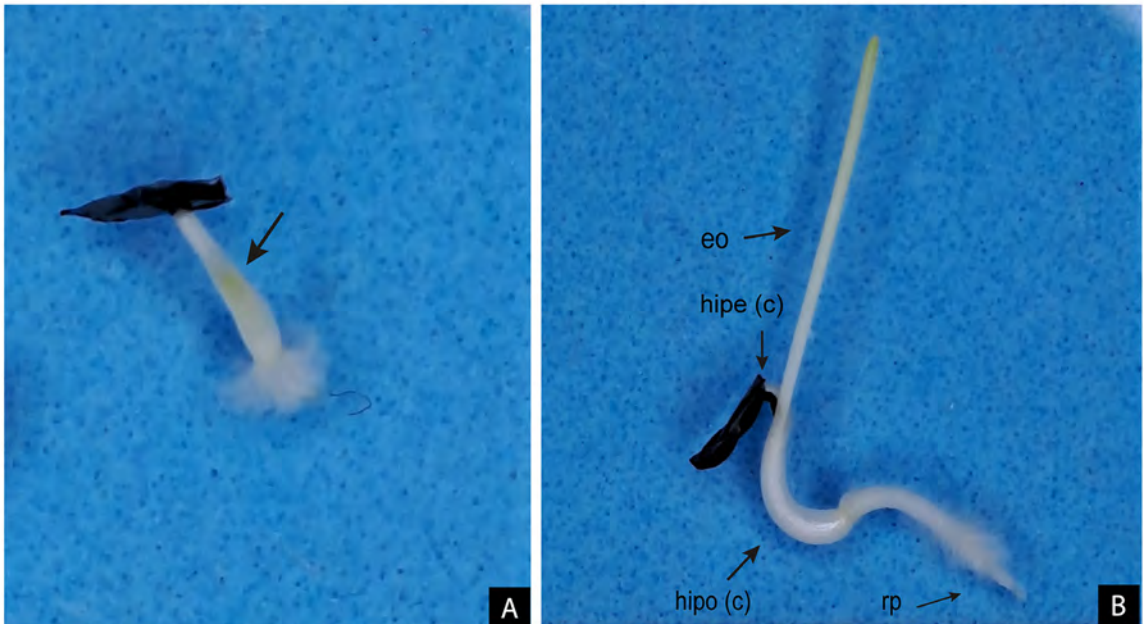


Fig. 5. Plántula de *Z. tubispatha* cultivada en oscuridad. **A.** Hipofilo del cotiledón translúcido, que permite observar el eófilo (indicado con flecha). **B.** Plántula a 8 días desde la siembra. Abreviaturas= eo: primer eófilo; hipe_p (c): segmento proximal del hiperfilo cotiledonar; hipo(c): hipofilo cotiledonar; rp: raíz primaria. Escalas= 1 mm.

completa durante los 11 días de seguimiento, tal como fue descrita para semillas de 10 meses de almacenamiento. Algunas de las semillas de 22 meses de almacenamiento que lograron germinar (ver comportamiento germinativo en la próxima sección) presentaron ausencia de algunas estructuras y/o presencia de atrofias. Respecto a las estructuras, si bien se observó el crecimiento completo del hipofilo del cotiledón, hubo ausencia de desarrollo de los rizoides en el cuello y de crecimiento del eje embrionario, no registrándose alargamiento de la raíz primaria ni formación de eófilo. Acerca de las estructuras atrofiadas, se observó durante la germinación una coloración castaña en el extremo del embrión emergente en el que se ubica el eje embrionario, indicando un posible daño (Fig. 6A, B). En algunas plántulas también se evidenció que el hipofilo del cotiledón presentó una coloración verde-violácea, de mayor grosor y abierto en todo su largo (Fig. 6C). Este registro de estructuras ausentes y/o presentes pero atrofiadas permitió su clasificación como plántulas anormales.

Efecto del periodo de almacenamiento de semillas sobre el comportamiento germinativo y el deterioro seminal

Tanto las semillas con 0 meses de almacenamiento como las de 10 meses, presentaron un T_{10} cercano a las 40 h, y alcanzaron valores de %G alrededor del 100% al cabo de 150 y 200 h, respectivamente (Fig. 7A). El valor de B, (tiempo en el que se produce el 50% de semillas germinadas) fue de 68,74 h para las semillas con 0 meses de almacenamiento, mientras que para las de 10 meses fue de 97,14 h, sin diferencias significativas ($\alpha \geq 0,05$). Las semillas con 12 meses de almacenamiento presentaron un T_{10} de 128 h (Fig. 7A), un valor de B de 203,34 h (mayor que las de 0 meses de almacenamiento, $\alpha \leq 0,05$) y recién a las 900 h se registró un 70% de semillas G (dato no mostrado). Las restantes semillas no germinadas se identificaron como M y F con valores de 9 y 21%, respectivamente. Las semillas con 22 meses de almacenamiento alcanzaron un T_{10} a

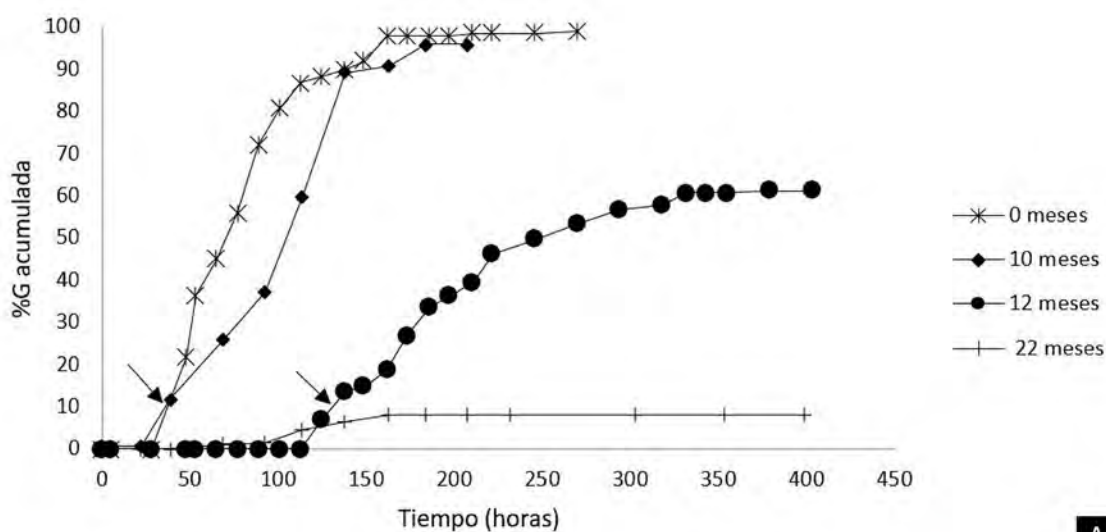


Fig. 6. Anormalidades en *Z. tubispatha*. **A-B.** Semilla germinada. **C.** Hipofilo del cotiledón atrofiado. Abreviaturas= hipe_d(c): segmento distal del hiperfilo cotiledonar (haustorio); hipo(c): hipofilo cotiledonar. Escalas= 1 mm.

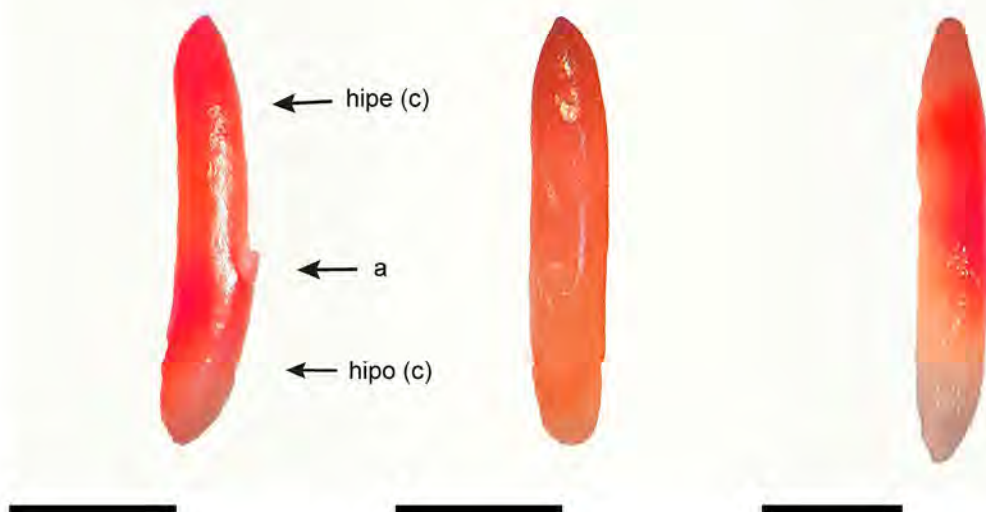
las 400 h (Fig. 7A) y el 50% de germinación se registró alrededor de las 900 h (datos no mostrados). De las semillas no germinadas se obtuvieron valores de 3 para %F, mientras que el resto se correspondió a %M. Las semillas con 34 y 46 meses de almacenamiento alcanzaron valores 100 para %M. Por su parte, el valor de k osciló entre 2 y 5, sin que las diferencias resultaran estadísticamente significativas ($\alpha \geq 0,05$).

La prueba de conductividad eléctrica mostró que las semillas de 4 meses de almacenamiento presentaron una menor pérdida relativa de electrolitos que las de 18 meses. Los valores porcentuales de pérdida de electrolitos fueron, del orden del 15% ($\pm 0,8$) y del 24% ($\pm 0,8$), respectivamente.

La tinción con trifetil tetrazolio realizada a embriones de semillas de 6 meses de almacenamiento mostró coloraciones intensas y uniformes tanto



A



B

Fig. 7. A: Porcentaje de germinación acumulada de *Z. tubispatha*, de semillas de 0, 10, 12 y 22 meses de almacenamiento a temperatura ambiente. La flecha indica el inicio de la germinación. **B:** Embriones de *Z. tubispatha* teñidos con TZA procedentes de semillas de 6, 10 y 18 meses de almacenamiento a temperatura ambiente (de izquierda a derecha). Abreviaturas= a: anillo del hipófilo cotiledonar; hipe(c): hipófilo cotiledonar; hipo(c): hipófilo cotiledonar. Escalas= 1mm

en el hiperfilo como en el anillo y el hipófilo del cotiledón, predominando las tonalidades rosada, rojiza y ocasionalmente anaranjada. En algunos casos la región haustorial del hiperfilo se tiñó más pálido (Fig. 7B). Los embriones provenientes de semillas de 10 meses de almacenamiento, también mostraron una coloración uniforme en todo el cotiledón que varió entre rosa y rojo. Solo

ocasionalmente se registró ausencia de coloración en la región haustorial (Fig. 7B). Por el contrario, los embriones provenientes de semillas de 18 meses de almacenamiento, presentaron mayoritariamente una coloración rosa tenue a blanquecina en el anillo e hipófilo del cotiledón, persistiendo sólo la tinción del hiperfilo, con tonalidades rojizas a anaranjadas (Fig. 7B).

Efecto de la alta temperatura sobre la germinación de semillas producidas a fin de primavera y mediados de verano

La presencia de HT inhibió completamente la germinación en ambos grupos de semillas, resultando en un 100% de semillas F. Una vez transferidas a 20 °C, se registraron valores de %G que superaron el 75%, aunque la dinámica de la germinación varió dependiendo tanto de la longitud del pretratamiento a HT, como del momento en que se cosecharon las semillas (Fig. 8).

En líneas generales, las semillas cosechadas en enero (lote E21) presentaron menores valores de A que las de diciembre (lote D21), independientemente del tratamiento térmico (Tabla 1). El pretratamiento a HT aceleró la dinámica de la germinación en las semillas E21, siendo más marcado el efecto en aquellas expuestas durante un período prolongado (v.g. tratamiento 30dHT) (Fig. 8; Tabla 1). Por el contrario, en las semillas D21, si bien el pretratamiento 30dHT también aceleró tanto el

inicio como la velocidad de la germinación, en las semillas expuestas durante 9dHT se observó una tendencia opuesta (ej. Fig. 8), aunque sin diferencias significativas respecto del control (0dHT) en los parámetros de la función analizada (Tabla 1).

Efecto de diferentes períodos de exposición de semillas a altas temperaturas, sobre el vigor de las plantas obtenida

Las plántulas obtenidas de los tratamientos 0dHT, 9dHT y 30dHT al momento del trasplante presentaron similar aspecto entre sí y coincidente con lo ya descrito para plántulas normales. Luego de las 5 semanas de cultivo en todos los tratamientos se alcanzaron altos valores de supervivencia que variaron entre un 85 y 90%, independientemente del tratamiento. Las mismas también se identificaron como normales, ya que presentaron todos los órganos completos, sin deformidades y similar morfología (coloración verde de la porción aérea, hojas lineales, presencia de bulbo y raíces blanquecinas).

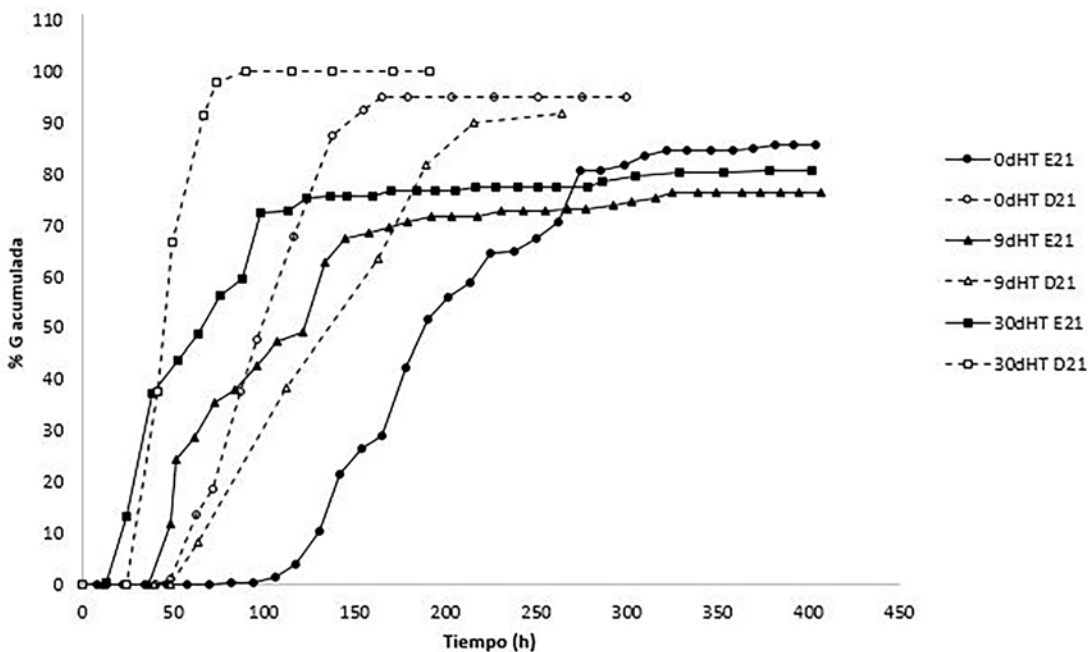


Fig. 8. Porcentaje de germinación acumulada a 20 °C de *Z. tubispatha* para semillas provenientes de diferentes momentos de semillazón y de diferentes períodos de exposición a 33 °C. Abreviaturas= E21 y D21: semillas cosechadas en diciembre y enero 2021 respectivamente; 0dHT, 9dHT y 30dHT: indican el período de exposición de semillas incubadas a HT (33 °C).

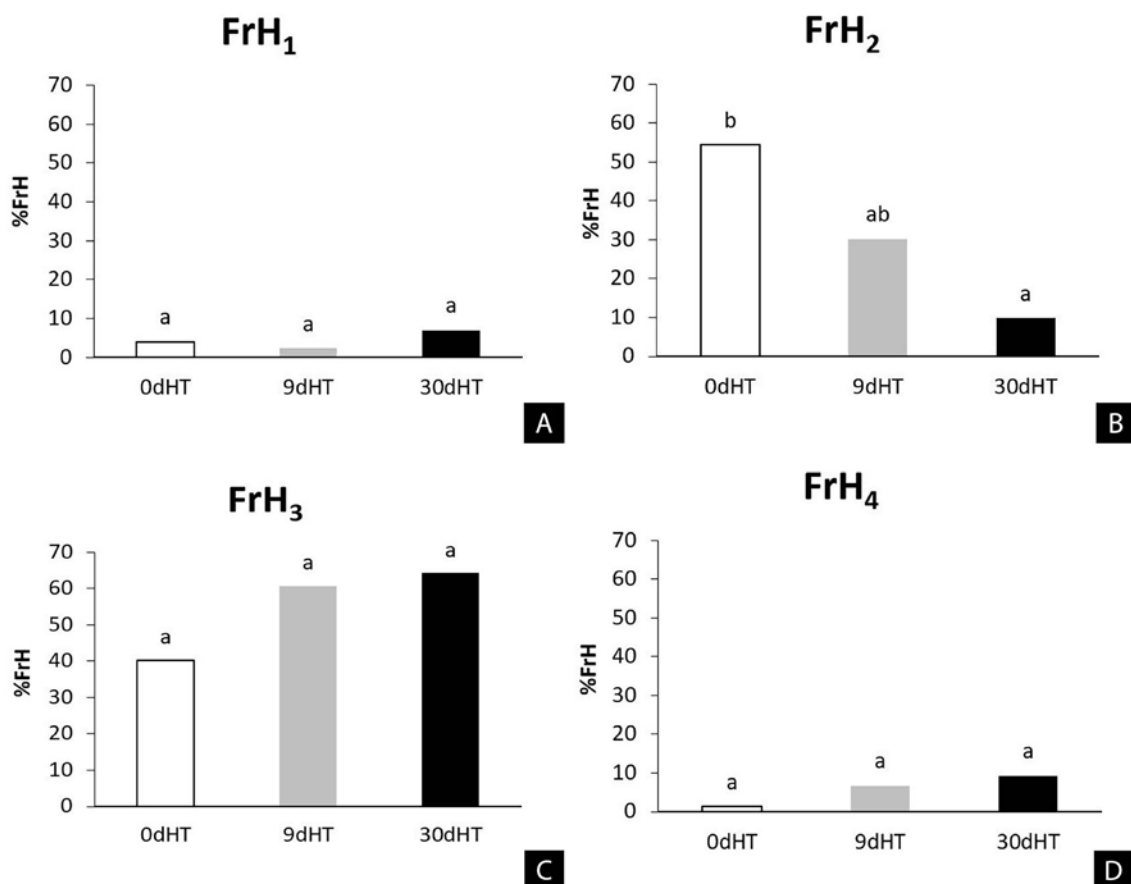


Fig. 9. Porcentaje de frecuencia relativa promedio (%FrH) de plantas de *Z. tubispatha* con 1, 2, 3 y 4 hojas (A, B, C y D, respectivamente) por cada tratamiento. Las letras diferentes dentro de cada cuadrante indican diferencias significativas ($\alpha \leq 0,05$).

Se observaron diferencias significativas por categorías de tamaño para la mayoría de las variables del crecimiento analizadas, siendo los valores más altos para las plantas categorizadas como grandes y medianas (Tabla 2). Sin embargo, no se detectaron variaciones significativas debidas a la interacción tamaño x tratamiento ni tampoco por efecto del tratamiento térmico ($\alpha \geq 0,05$). Los mayores valores de %Fr lo alcanzaron las plantas categorizadas como medianas y grandes, con porcentajes promedio cercanos al 80% ($\pm 4,5\%$) entre ambas. Respecto al Lt las plantas grandes presentaron valores entre 6 y 7 cm, duplicando los alcanzados por las plantas chicas (Tabla 2). Similarmente los valores registrados de PSa

y PSs para plantas grandes (entre 3 y 4 mg, y 0,2 y 0,3 mg, respectivamente) triplicaron lo alcanzado por las chicas. Las diferencias que se observan entre los pesos de PSa y PSs se deben principalmente a la formación de bulbos.

Respecto al desarrollo, para todos los tratamientos se observaron plantas con 1, 2, 3 o 4 hojas, siendo la abundancia de plantas con 1 y 4 hojas marginal (%FrH menor al 10%, Fig. 9A, D). Para %FrH₂ el tratamiento 0dHT obtuvo el mayor valor (60%, barras blancas Fig.9B); mientras que para %FrH₃, si bien parecen ser valores mayores en los tratamientos 9dHT y 30dHT, lo que sugeriría un desarrollo más avanzado, no se diferenciaron estadísticamente de 0dHT (Fig. 9C).

Tabla 1. Valores promedio de B, A, K y del T_{10} , para semillas de *Z. tubispatha* provenientes de diferentes momentos de semillazón y de diferentes periodos de exposición a alta temperatura. Los desvíos estándar están entre paréntesis. Letras diferentes dentro de cada columna indican diferencias significativas ($\alpha \leq 0,05$). Abreviaturas= E21 y D21: semillas cosechadas en diciembre y enero 2021 respectivamente; 0dHT, 9dHT y 30dHT: indican el periodo de exposición de semillas incubadas a HT (33 °C).

Momento de semillazón	Periodo (días) de exposición a HT	B (h)	A (%)	K	T_{10} (h)
E21	0	185,37 (9,9) c	87,72 (6,2)ab	5,80 (1,7) bc	125,47 (10,8) c
	9	85,53 (24,7) ab	75,83 (6,8) a	3,66 (0,7) ab	52,12 (20,5) ab
	30	48,26 (8,8) a	80,88 (4,5) a	2,41 (0,5) a	21,27 (7) a
D21	0	95,27 (2,7) ab	96,90 (6,3) b	5,47 (0,9) bc	63,69 (6,7)bc
	9	133,65 (1,5) bc	102,38 (12,9) b	4,09 (1,7) abc	72,73 (16,6) bc
	30	44,1 (3,5) a	99,40 (1,3) b	7,08 (0,7) c	32,33 (3,2) ab

Tabla 2. Valores promedio de porcentaje de frecuencias relativa de plantas (%Fr) de *Z. tubispatha* y de las variables de crecimiento para cada tratamiento y categoría de tamaño. Los desvíos estándar están entre paréntesis. Letras diferentes dentro de cada columna indican diferencias significativas ($\alpha \leq 0,05$). Abreviaturas= 0dHT, 9dHT y 30dHT: indican el periodo de exposición de semillas incubadas a HT (33 °C). Lt: largo total de la parte aérea; Pss: peso seco subterráneo, y Psa: peso seco aéreo.

Tamaño	Fr (%)			Lt (cm)			Pss (mg)			Psa (mg)		
	0dHT	9dHT	30dHT	0dHT	9dHT	30dHT	0dHT	9dHT	30dHT	0dHT	9dHT	30dHT
Grandes	30,7 (4,5)a	37,9 (9,3)a	35,0 (6,3)a	5,8 (0,4)a	6,1 (1,2)a	6,97 (1,8)a	3,89 (0,2)a	3,99 (0,2)a	3,16 (0,2)a	0,23 (0,1)a	0,27 (0,1)a	0,32 (0,1)a
Medianas	42,3 (4,0)a	41,3 (8,1)a	49,2 (11,4)a	4,5 (0,6)b	4,6 (1,1)b	5,3 (1,3)b	3,08 (0,2)b	2,88 (0,2)b	2,21 (0,2)b	0,17 (0,1)b	0,18 (0,1)b	0,23 (0,1)b
Chicas	26,9 (8,1)b	20,8 (11,5)b	15,7 (11,6)b	3,18 (0,6)c	3,21 (1,6)c	3,6 (0,4)c	1,84 (0,2)c	1,14 (0,2)c	1,02 (0,2)c	0,09 (0,1)c	0,10 (0,1)c	0,10 (0,1)c

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las dimensiones aquí registradas sobre las cápsulas de *Z. tubispatha* (0,7 cm \pm 0,1) fueron menores en diámetro que las informadas para ésta y otras especies del mismo género: por ejemplo, para *Z. tubispatha* se mencionan valores de 1 cm de diámetro, para *Z. gracilifolia* (Herb.) G.Nicholson de 1,5 a 1,8 cm, en *Z. pedunculosa* (Herb.) Nic. García & S.C.Arroyo 1-1,5 cm y en *Z. martiniezii* (Ravenna) Nic.García 1-1,2 cm (Roitman & Hurrell, 2009). Cualitativamente las cápsulas presentaron forma alargada u oblonga, con semillas de escasa variabilidad en textura y color. La forma de las cápsulas difiere a la mencionada por dichos

autores, que las describen con forma redondeada u orbicular, aunque sí hay coincidencia en cuanto a la descripción exomorfológica de las semillas (lisas y negras brillantes). La coloración de las semillas ha sido relacionada con la presencia de fitomelanina, pigmento característico del tegumento seminal de numerosas familias dentro del orden Asparagales (Meerow & Snijman, 1998; Simpson, 2006), aspecto aún a investigar para este género. En relación a la cantidad de semillas por fruto, aquí se registraron valores de aproximadamente el doble o triple en comparación con lo registrado por otros autores. Afroz *et al.* (2018) mencionan un valor promedio de 30 semillas por fruto, en plantas cultivadas de forma *ex situ*, mientras que

Fernández *et al.* (2011) indicaron un promedio de 54,4 semillas por fruto provenientes de flores autopolinizadas y de 51,1 semillas provenientes de frutos de polinización cruzada. Cabe señalar que en estos últimos casos las plantas fueron cultivadas en condiciones de invernadero. Los altos valores aquí registrados de semillas por fruto, en parte podrían deberse a que estos fueron colectados directamente de ambientes naturales, donde la floración ocurre en presencia de sus agentes polinizadores habituales y por lo tanto podría inferirse una mayor eficiencia en dicho proceso.

El endosperma de semillas de *Z. tubispatha* presentó la misma reacción que *Z. bifida* (Goyenette *et al.*, 2022) frente a las pruebas histoquímicas realizadas. El peso de mil semillas fue menor que el registrado para especies emparentadas, tales como *Z. bifida* y *Z. gracilifolia* (Echeverría & Alonso, 2010). Si bien no se hallaron trabajos donde se abordara éste último aspecto en *Z. tubispatha*, y podría ser considerado como propio de cada especie, es ampliamente conocida la influencia del ambiente sobre el número, tamaño y peso de semilla como así también en el tamaño de los frutos (ej. Delouche, 1980; Parciak, 2002; Jacobs & Lesmeister, 2012; Liu *et al.*, 2017). La influencia del factor genético merecería ser testeada más profundamente en un amplio rango de condiciones ambientales y en particular para el tamaño y peso de semilla, ya que son características importantes utilizadas para determinar la calidad de simientes de plantas con flores (ISTA, 2010).

La descripción macroscópica de la transición semilla-plántula se pudo concretar satisfactoriamente aplicando tanto la terminología general que emplea Tillich (2007) para indicar estructuras en monocotiledóneas, como la particular para embriones y plántulas de *Z. bifida* empleada por Goyenette *et al.* (2022). En *Z. tubispatha*, se lograron establecer cinco subestadios según eventos secuenciales: 1) imbibición, 2) emergencia del cotiledón, 3) crecimiento de la raíz primaria, 4) emergencia del eófilo y 5) senescencia del haustorio y establecimiento de plántula. Para *Z. bifida* los eventos 3 y 4 fueron reportados como simultáneos (Goyenette *et al.*, 2022). Queda por investigar, ampliando el número de especies, si ésta diferencia se relaciona con el hecho de que pertenezcan a subgéneros distintos, *Z. bifida* se circunscribe al subgénero *Neorhodophiala* Nic. García & Meerow

y *Z. tubispatha* al subgénero *Zephyranthes*. Por lo tanto, las estructuras identificadas, aunque se consideraron como similares macroscópicamente, deben ser analizadas más profundamente a fin de confirmar la extrapolación de la terminología empleada. Por su parte, los subestadios, del estado de desarrollo 0 de la escala BBCH extendida para monocotiledóneas comerciales (Meier, 2018) no resultaría adaptable en el presente estudio, ya que, por un lado, la sucesión de eventos se plantea de manera diferente y por otro, señalan subestadios que aquí no se registraron. Ilustrando lo anterior, luego de la imbibición, ubican la emergencia y crecimiento de la radícula seguido del crecimiento/emergencia de cotiledones; mientras que en *Z. tubispatha* se registró primero la emergencia del cotiledón, en relación con su crecimiento, y luego el de la radícula. Respecto a la emergencia de las hojas la establecen en conjunto con la senescencia del cotiledón, mientras que aquí se registra solo la senescencia del haustorio en subestadios avanzados de la plántula y en conjunto con el crecimiento del primer eófilo. Estos resultados destacan la importancia, por un lado, de desarrollar estudios específicos de desarrollo morfológico/anatómico, ya que su desconocimiento puede llevar a cometer errores en la determinación de poder germinativo y otras valoraciones de la calidad de semillas. Por otro lado, ahondar en procesos tales como el crecimiento del eje embrionario, podrían contribuir a vislumbrar mecanismos conservados y específicos de especies (Steinbrecher & Leubner-Metzger, 2018).

Las plántulas cultivadas en luz, y categorizadas aquí como normales en subestadios avanzados de *Z. tubispatha*, difieren visualmente con las de *Z. bifida* (Steinbrecher & Leubner-Metzger, 2018) aparentemente por la pérdida de rizoides en su cuello (tanto en presencia como ausencia de luz) y por la longitud alcanzada tanto por el hipófilo como por la zona proximal del hiperfilo del cotiledón. Estas observaciones necesitan de mayores estudios para ser confirmadas, dada su dependencia a las condiciones ambientales como la persistencia del collar de rizoides según la humedad ambiental y la longitud de estructuras por la condición lumínica. Las plántulas cultivadas en ausencia de luz presentaron un fenotipo etiolado típico, que se caracterizó por falta de coloración verde y elongación de estructuras fotosintéticas, a excepción de la longitud de la zona proximal de hiperfilo que no presentó variación.

Las plántulas de semillas almacenadas por más de un año y medio revelaron ausencia de ciertas estructuras y/o presencia de las mismas pero atrofiadas. Esto sugiere que las semillas que germinaron, según criterio de emergencia del hipofilo del cotiledón, no desarrollaron el eje embrionario y presentaron engrosamiento del hipofilo del cotiledón, llevando a una ausencia tanto de órganos fotosintéticos como del sistema radicular. En este sentido, la germinación no condujo a la producción de plántulas normales, aspecto a evaluar por los test de calidad de semillas como el del poder germinativo, con lo que el seguimiento de los test en *Z. tubispatha* debería extenderse hasta alcanzar el subestadio de desarrollo 5.

El almacenamiento de semillas de *Z. tubispatha* a temperatura ambiente mantuvo altos porcentajes de germinación con bajos valores de B (tiempo medio de germinación) dentro del primer año de cosecha, en coincidencia con lo informado por Maza *et al.* (2004), pero contradictorios a los planteados por Afroz *et al.* (2018) donde señalan que las semillas pierden la viabilidad al cabo de tres meses. En este último caso, si bien no se especifica cómo se conservaron las semillas durante ese período, es probable que la diferencia se deba a que el experimento se realizó sobre mezcla de suelo y compost, sin control de fotoperiodo y temperatura, lo que podría afectar la sobrevivencia, o bien debido a la procedencia de las semillas (variación ambiental y/o genética). A diferencia del seguimiento aquí realizado, ninguno de estos autores reporta la aparición de plántulas anormales. La aparición de plántulas anormales en semillas de más de un año y medio podría estar asociada con un envejecimiento natural de las semillas, reforzando esta idea con la disminución del porcentaje de germinación y retraso en el inicio y tiempo medio de germinación, que coinciden con los eventos señalados por Bewley *et al.* (2013) para explicar la pérdida de viabilidad como producto del deterioro seminal por la edad. Por otro lado, los tests de trifenil tetrazolio y de conductividad eléctrica, también mostraron que, a partir de los 18 meses de almacenamiento, las semillas están deterioradas. En este sentido, resulta interesante la posibilidad de utilizar estos tests para anticipar la pérdida en la capacidad de producir plántulas normales.

En relación a las respuestas obtenidas luego de la exposición a la HT, se interpreta que la presencia de

termoinhibición en esta especie sería, en términos adaptativos, ventajosa para el establecimiento de plántulas en las condiciones en que naturalmente se encuentran sus poblaciones (Huo & Bradford, 2015; Derakhshan *et al.*, 2018). Dicha adaptación se refiere a que el momento de producción de semillas coincide con temperaturas altas (primavera-verano) y con copiosas lluvias ocasionales, previniéndose o retrasándose la germinación por la presencia de termoinhibición, mientras que la disminución de la temperatura hacia el otoño y el aumento de las precipitaciones crearían condiciones favorables para la germinación, crecimiento y desarrollo vegetativo de las plántulas (Yoong *et al.*, 2016). La efectividad de este mecanismo adaptativo se evidenciaría para *Z. tubispatha* en la inhibición de la germinación por temperaturas correspondientes a las estivales (como la alta temperatura aquí empleada), por su desinhibición cuando las temperaturas descienden en otoño (próximas a los 20 °C) y por el mantenimiento del vigor y de una alta supervivencia de las plántulas en época de otoño-invierno, luego de períodos largos (30 días) de permanecer termoinhibidas. Es así que este mecanismo aplicado a programas de reproducción daría la flexibilidad para elegir el momento de siembra, ya que, aun disponiendo de agua, la germinación sólo se daría cuando las temperaturas estén por debajo de las temperaturas supraóptimas y sin pérdida de plantas ni de su vigor.

Se espera que la información aquí recabada pueda, por un lado, ampliar el conocimiento de los factores a tener en cuenta para optimizar la conservación y propagación mediante semillas de esta especie y, por otro lado, contribuir con herramientas complementarias, como las descripciones morfológicas de semillas y de las primeras etapas del desarrollo, a discriminar entre la diversidad de especies que se circunscriben en el subgénero *Zephyranthes* (García *et al.*, 2019).

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

AMC, MVT y CFH realizaron la conceptualización general del manuscrito. MVT realizó las primeras descripciones de embriones y plántulas de *Z. tubispatha*. AMC y AML realizaron ensayos experimentales y toma de datos. AMC, AML, MVT y CFH realizaron registro fotográfico

de embriones y plántulas, AMC y CFH de pruebas histoquímicas. AMC realizó el análisis de datos y estructura general del trabajo. MVT y CFH realizaron supervisión general. Todos los autores participaron en la interpretación de datos, elaboración, redacción y revisión crítica del trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del Herbario de la FAA por la identificación de la especie. A Rosa Scaramuzzino por los aportes bibliográficos y orientaciones para realizar las primeras descripciones de embriones y plántulas de *Z. tubispatha*. A Juan Manuel Goyenche por la orientación y corrección de la nomenclatura botánica de las especies aquí mencionadas. A Marcos Pavón por la colaboración en la cosecha de plantas durante el ensayo experimental de vigor y a Patricia Acosta por la edición de imágenes. Este trabajo fue financiado con fondos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires y de la Universidad de Buenos Aires (Proyecto UBACyT Mod. I 20020170100331BA).

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, M. C., J. M. GOYENECHE, M. L. ALCARAZ, R. L. SCARAMUZZINO & V. T. MANFREDA. 2021. Morfología de plántulas de *Zephyranthes tubispatha* (L'Hér.) Herb. (Amaryllidaceae) del centro de la provincia de Buenos Aires. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56(Supl.): 112-113.
- ACOSTA, M. C., V. T. MANFREDA, M. L. ALCARAZ, S. ALEMANO & H. F. CAUSIN. 2022. Germination responses in *Zephyranthes tubispatha* seeds exposed to different thermal conditions and the role antioxidant metabolism and several phytohormones in their control. *Seed Sci. Res.* 32: 230-245. <https://doi.org/10.1017/S0960258522000228>
- AFROZ, S., M. RAHMAN & M. HASSAN. 2018. Taxonomy and reproductive biology of the genus *Zephyranthes* Herb. (Liliaceae) in Bangladesh. *Bangladesh J. Pl. Taxon.* 25: 57-69. <http://dx.doi.org/10.3329/bjpt.v25i1.37181>
- AGUILAR-AVENDAÑO, O. E. 2016. La conformación de un nuevo instituto de investigaciones orientado a la floricultura en Argentina. En: *Actas resúmenes 9º Jornadas de Sociología de la Universidad Nacional de La Plata*. Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación, UNLP, La Plata.
- ANTÓN, A. M. & F. O. ZULOAGA. Flora Argentina [online]. Disponible en: <http://www.floraargentina.edu.ar/>[Acceso: 2 diciembre 2022].
- ARROYO, S. C. 1990. *Habranthus* (Amaryllidaceae) en Argentina y Uruguay. *Parodiana* 6: 11-30.
- BAJJI, M., J. M. KINET & S. LUTTS. 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul.* 36: 61-70. <https://doi.org/10.1023/A:1014732714549>
- BENECH-ARNOLD, R. L. & R. A. SÁNCHEZ. 2004. *Handbook of seed physiology. Applications to Agriculture*. Food Products Press and The Haworth Reference Press, New York.
- BESNIER ROMERO, F. 1989. *Semillas. Biología y tecnología*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- BEWLEY, J. D., K. J. BRADFORD, H. W. HILHORST & H. NONOGAKI. 2013. *Seeds Physiology of Development, Germination and Dormancy*. 3rd ed. Springer, New York.
- CABEZAS, F., J. ARGOTI., S. MARTINEZ., C. CODINA., J. BASTIDA & F. VILADOMANT. 2007. Alcaloides y actividad biológica en *Eucharis amazónica*, *E. grandiflora*, *Caliphuria subdentata* y *Crinum kunthianum*, especies colombianas de Amaryllidaceae. *Sci. Tech.* 13: 237-241.
- CAVALLARO, V. 2015. *Plantas de la región como fuente potencial de metabolitos secundarios inhibidores de colinesterasa*. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Argentina.
- DELOUCHE, J. C. 1980. Environmental effects on seed development and seed quality. *HortScience.* 15: 13-18. <http://dx.doi.org/10.21273/HORTSCI.15.6.775>
- DERAKHSHAN, A., A. BAKHSHANDEH, S. A. A. SIADAT, M. R. MORADI-TELAVAT & S. B. ANDARZIAN. 2018. Quantifying the germination response of spring canola (*Brassica napus* L.) to temperature. *Ind. Crops Prods.* 122: 195-201. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.05.075>
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, ... & C. W. ROBLEDO. 2018. InfoStat versión 2018. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en: <http://www.infostat.com.ar>

- ECHEVERRÍA, M. L. & S. I. ALONSO. 2010. Germinación y crecimiento inicial de *Habranthus gracilifolius* y *Rhodophiala bifida*, amarilidáceas nativas con potencial ornamental. *Rev. Fac. Cienc. Agrar.* 42: 23-37.
- ERIZE, F. & E. HAENE. 2008. *Relevamiento biológico rápido y plan inicial de manejo de la Reserva Natural Privada El Bonete. Loberia, Buenos Aires.* Bellamar estancias.
- EYNARD, C., A. CALVIÑO & L. ASHWORTH. 2020. *Cultivo de plantas nativas. Propagación y viverismo de especies de Argentina central.* 2da ed. Ecoval Editorial, Córdoba.
- FACCIUTO, G. R., P. BOLOGNA, V. L. BUGALLO & M. C. RIVERA. 2019. Recursos genéticos ornamentales nativos de Argentina: de la colecta a la producción. *Revista RG news*, 5: 13-17
- FERNÁNDEZ, A. C. 2020. *Domesticación y pre-mejoramiento de Amarilidáceas nativas con potencial ornamental.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, Argentina.
- FERNÁNDEZ, A. C., P. MARINANGELI, N. CURVETTO & G. FACCIUTO. 2013. Reproductive biology of *Habranthus tubispathus*. En: *Actas resúmenes 7° International Symposium on New Floricultural Crops.* Horticulturæ 1000. 183-188.
<http://dx.doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.1000.23>
- FULCHER, R. 1982. Fluorescence microscopy of cereals. *Food Struct.* 1:167-175.
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA, J. H. DUTILH, P. S. SOLTIS & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481-498. <http://dx.doi.org/10.1002/tax.12062>
- GENEVE, R. L. 2005. Vigour testing in flower seeds. En: MCDONALD, M. B & F. Y. KWONG (eds.), *Flower seeds: Biology and technology*, pp. 311-332. CABI Publishing, Wallingford.
<http://dx.doi.org/10.1079/9780851999067.0311>
- GOYENETCHE, J. M., M. C. ACOSTA, M. L. ALCARAZ, V. T. MANFREDA & R. L. SCARAMUZZINO. 2022. Caracterización de semillas y plántulas de *Zephyranthes bifida* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 1-15.
<http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n4.37812>
- HARRIS, N. & K. J. OPARKA. 1994. *Plant cell biology: a practical approach.* IRL Press at Oxford University Press, Oxford-New York-Tokyo.
- HUO, H. & K. J. BRADFORD. 2015. Molecular and hormonal regulation of thermoinhibition of seed germination. En: ANDERSON, J. (ed.), *Advances in Plant Dormancy*, pp. 3-33. Springer, Cham.
http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-14451-1_1
- INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION. 2003. *International rules for seed testing. Rules.* ISTA, Bassersdorf.
- INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION. 2006. *International rules for seed testing.* ISTA, Bassersdorf.
- INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION. 2010. *Handbook on Flower seed testing.* ISTA, Bassersdorf.
- JACOBS, B. S. & S. A. LESMEISTER. 2012. Maternal environmental effects on fitness, fruit morphology and ballistic seed dispersal distance in an annual forb. *Fun. Ecol.* 26: 0588-597.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01964.x>
- LIU, Y., J. L. WALCK, & Y. A. EL-KASSABY. 2017. Roles of the environment in plant life-history trade-offs. En: JIMENEZ-LOPEZ, J.C. (ed.), *Advances in Seed Biology*, pp. 1-22. IntechOpen, London.
<http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.70312>
- MANFREDA, V. T., M. C. ACOSTA & M. L. ALCARAZ. 2019. Germinación de *Habranthus tubispathus* a altas temperaturas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 54(Supl.): 197-197.
- MANFREDA, V. T., M. C. ACOSTA & R. L. SCARAMUZZINO. 2017. Características básicas de la germinación de *Habranthus tubispathus* (L'Hér.) Herb. (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52(Supl.): 203-204.
- MARCOS-FILHO, J. 2015. Seed vigor testing: an overview of the past, present and future perspective. *Sci. Agric.* 72: 363-374.
<http://dx.doi.org/10.1590/0103-9016-2015-0007>
- MAZA, I. M., R. URÍA & G. G. ROITMAN. 2004. Propagación sexual de diferentes especies nativas del género *Habranthus*. En: *Actas resúmenes 2° Congreso Argentino de Floricultura y Plantas Ornamentales, 6° Jornadas Nacionales de Floricultura y 1° Encuentro Latinoamericano de Floricultura.* pp. 43-45. INTA.
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 1998. Amaryllidaceae. En: KUBITZKI, K. (ed.), *Flowering Plants · Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 3: 83-110. Springer, Berlin, Heidelberg.
http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_11
- MEIER, U. 2018. *Growth stages of mono- and dicotyledonous plants: BBCH Monograph.* Julius

- Quedlinburg, Kühn-Institut (JKI).
<https://doi.org/10.5073/20180906-074619>
- MOREIRA, B., S. LOPES, A. O. DEBLE & L. DEBLE. 2018. Espécies nativas com potencial ornamental ocorrentes na bacia do rio Taquarembó, rs. *RS. Congrega Urcamp*. 579-591.
- MORISIGUE, D. E., D. MATA, G. FACCIUTO & L. BULLRICH. 2012. *Floricultura. Pasado y presente de la Floricultura Argentina*. INTA, Buenos Aires.
- NOGUERA SERRANO, S. P., J. D. ZARAGOZA & G. E. FERESIN. 2017. Estudio para la propagación (agámica y sexual) de *Rhodophiala mendocina* (Phil.) Ravenna. *Rev. Horticultura Argentina* 36: 6-18.
- OUYANG, X., T. VAN VOORTHUYSEN, P. E. TOOROP & H. W. M. HILHORST. 2002. Seed vigor, aging, and osmopriming affect anion and sugar leakage during imbibition of maize (*Zea mays L.*) caryopses. *Int. J. Plant Sci.* 163: 107-112. <http://dx.doi.org/10.1086/324550>
- PANDEY, D. K. 1988. A rapid method for the prediction of germinability of French beans. *Ann. Appl. Biol.* 113: 443-446. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.1988.tb03321.x>
- PARCIAK, W. 2002. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. *Ecology* 83: 780-93. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083%5B0780:EVISNS%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083%5B0780:EVISNS%5D2.0.CO;2)
- PERETTI, A. 1994. *Manual para análisis de semillas*. Hemisferio Sur, INTA, Buenos Aires.
- ROITMAN, G. & J. A. HURRELL. 2009. *Habranthus*. En: HURRELL, J. A. (ed.), *Flora rioplatense: sistemática, ecología y etnobotánica de las plantas vasculares rioplatenses*, pp.115-127. Lola, Buenos Aires.
- ROSSELLÓ, F., P. MARINANGELI, J. RODRIGO & N. CURVETTO. 2006. Propagación vegetativa de *Habranthus tubispathus* Herb. (Amarilidaceae). En: *Actas resúmenes 3º Congreso Argentino de Floricultura*, pp. 424-427. INTA.
- SABATINO, M., J. FARINA & N. MACEIRA. 2017. *Flores de las Sierras de Tandilia. Guía para el reconocimiento de las plantas y sus visitantes florales*. Ediciones INTA, Balcarce.
- SANHUEZA, C. D. C., P. GERMAIN, G. M. ZAPPERI, Y. A. CUEVAS, ... & A. LOYDI. 2014. *Plantas nativas de Bahía Blanca y sus alrededores. Descubriendo su historia, belleza y magia*. Los autores, Bahía Blanca.
- SCHNEIDER, C. A., W. S. RASBAND & K. W. ELICEIRI. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods*. 9: 671-675. <http://dx.doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- SIMPSON, M. G. 2006. *Plant Systematics*. Academic press, Cambridge. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-374380-0.50001-4>
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1986. *Introducción a la Bioestadística*. Reverté, Barcelona.
- SOLTANI, E., F. GHADERI-FAR, C. C. BASKIN & J. M. BASKIN. 2015. Problems with using mean germination time to calculate rate of seed germination. *Aus. J. Bot.* 63: 631-635. <http://dx.doi.org/10.1071/BT15133>
- STEINBRECHER, T. & G. LEUBNER-METZGER. 2018. Tissue and cellular mechanics of seeds. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 51: 1-10. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gde.2018.03.001>
- STREHER, N. S. 2016. *Fenologia da floração e biologia reprodutiva em geófitas subtropicais: estudos de caso com espécies simpátricas de amaryllidaceae*. Tesis Doctoral. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biología, Campinas, Brasil.
- TILLICH, H. J. 2007. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons). *Ann. Bot.* 100: 1413-1429. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm238>
- VERCELLI, N. 2018. *Heterogeneidad del paisaje en la cuenca inferior del arroyo del Azul, provincia de Buenos Aires*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Argentina.
- VERGARA ZURITA, E. M. 2020. *Determinación de la actividad inhibitoria de la fracción alcaloidal de Hymenocallis sp. sobre las enzimas acetilcolinesterasa y butirilcolinesterasa*. Trabajo de Licenciatura. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Ecuador.
- YOONG, F. Y., L. K. O'BRIEN, M. J. TRUCO, H. HUO, ... & K. J. BRADFORD. 2016. Genetic variation for thermotolerance in lettuce seed germination is associated with temperature-sensitive regulation of ethylene response factor1 (ERF1). *Plant Physiol.* 170: 472-488. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.15.01251>



HISTORIA TAXONÓMICA DE *ZEPHYRANTHES BIFIDA* (*NEORHODOPHIALA*, AMARYLLIDACEAE)

TAXONOMIC HISTORY OF *ZEPHYRANTHES BIFIDA* (*NEORHODOPHIALA*, AMARYLLIDACEAE)


Juan M. Goyenette^{1,2*} , Rosa L. Scaramuzzino¹  &
Silvia C. Arroyo-Leuenberger³ 

1. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Núcleo de Estudios Vegetacionales y Agroecológicos de Azul (NUCEVA), Azul, Buenos Aires, Argentina
2. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, Argentina
3. Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Buenos Aires, Argentina

*juang@azul.faa.unicen.edu.ar

Citar este artículo

GOYENETCHE, J. M., R. L. SCARAMUZZINO & S. C. ARROYO-LEUENBERGER. 2023. Historia taxonómica de *Zephyranthes bifida* (*Neorhodophiala*, Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 421-438.



 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40276>

Recibido: 25 Feb 2023

Aceptado: 15 May 2023

Publicado en línea: 30 Jul 2023

Publicado impreso: 30 Sep 2023

Editores: Nicolás García Berguecio  & Agostina B. Sassone 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: *Zephyranthes bifida* (Amaryllidaceae) was recently included as the only polymorphic species of the subgenus *Neorhodophiala*. Its taxonomic history has not been reviewed, and it is a valuable contribution to elucidate the putative species complex that suggests the considerable morphological variation observed in its wide range of distribution. The present study aims to present the taxonomic history of *Z. bifida* with the complete list of synonyms, together with some morphological observations.

M&M: Original publications, floras and digital databases were consulted. A table was prepared with the complete list of synonyms in which the scientific name, year and reference of the publication, type of taxonomic event and its synonyms were included. Within the framework of morphometric studies carried out with adult individuals from eight populations in the province of Buenos Aires, certain character measurements were found to be novel compared to the descriptions of *Z. bifida*.

Results and conclusions: Forty-nine taxonomic events were recorded. Based on our study, we propose to include two new synonyms for *Z. bifida* and recognize one name as illegitimate; thereby, it currently is associated to 43 legitimate synonyms, three illegitimate names, and two isonyms without nomenclatural status. Monitoring of cultivated specimens allowed us to observe that the same bulb can generate inflorescences with both spathe types, ruling out the hypothesis that this morphological variation could correspond to different taxa.

KEY WORDS

Nomenclature, *Rhodophiala bifida*, spathe, synonyms, taxonomy.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Zephyranthes bifida* (Amaryllidaceae) fue incluida recientemente como única especie polimórfica del subgénero *Neorhodophiala*. Su historia taxonómica no ha sido reseñada, pudiendo tratarse de un aporte valioso para dilucidar el posible complejo de especies que sugiere la gran variación morfológica observada en su amplio rango de distribución. El presente trabajo tiene como objetivo presentar la historia taxonómica de *Z. bifida* con la lista completa de sinónimos, junto con algunas observaciones morfológicas.

M&M: Se consultaron publicaciones originales, floras y bases de datos digitales. Se elaboró una tabla con la lista completa de sinónimos en la que se incluyó para cada uno, el nombre científico, año y referencia de la publicación, tipo de evento taxonómico y sus sinónimos. En el marco de estudios morfométricos realizados con individuos adultos de ocho poblaciones de la provincia de Buenos Aires, se encontraron ciertas medidas de caracteres que resultaron novedosas al compararlas con las descripciones de *Z. bifida*.

Resultados y conclusiones: Se registraron 49 eventos taxonómicos. A partir del estudio realizado, se propone incluir dos sinónimos nuevos para *Z. bifida* y reconocer un nombre como ilegítimo, de modo que actualmente se asocia con 43 sinónimos legítimos, tres nombres ilegítimos y dos isónimos sin estatus nomenclatural. El seguimiento de ejemplares cultivados permitió observar que un mismo bulbo puede generar inflorescencias con los dos tipos de espata, descartándose la hipótesis de que esta variación morfológica podría corresponder a taxones diferentes.

PALABRAS CLAVE

Espata, nomenclatura, *Rhodophiala bifida*, sinónimos, taxonomía.

INTRODUCCIÓN

Amaryllidaceae es una familia de hierbas bulbosas perennes o bienales que incluye actualmente 73 géneros y cerca de 1650 especies (Strydom, 2005; APG IV, 2016; Alzate *et al.*, 2019). Sus principales centros de diversidad se encuentran en América del Sur y África, seguido por el Mediterráneo y algunas regiones templadas de Asia (Meerow & Snijman, 1998; Strydom, 2005). Incluye tribus y géneros con complejas e intrincadas historias taxonómicas y evolutivas (Arroyo, 1990; Arroyo-Leuenberger & Leuenberger, 2009; Sassone *et al.*, 2017; Flagg *et al.*, 2018; Sassone & Arroyo-Leuenberger, 2018; Sassone & Giussani, 2018; García *et al.*, 2019; Cuba-Melly & Meerow, 2021), donde algunas veces, las descripciones de nuevas especies con escasos caracteres diagnósticos y falta de claves para diferenciarlas, han contribuido al caos nomenclatural y taxonómico (Sassone & Arroyo-Leuenberger, 2018).

En Argentina, el Catálogo de Plantas Vasculares reporta 10 géneros y 62 especies de Amaryllidaceae (Arroyo-Leuenberger, 1996), mientras que la actualización online del Instituto de Botánica Darwinion incluye 18 géneros, siendo *Zephyranthes* Herb. uno de los más diversos, representado por 49 especies (Anton & Zuloaga, 2023a). García *et al.* (2019) transfirieron varias especies a este género, en el marco de una reclasificación de la tribu Hippeastreae. Una de estas especies es *Zephyranthes bifida* (Herb.) Nic.García & Meerow, que fue transferida desde el género *Rhodophiala* C.Presl e incluida en *Zephyranthes* subg. *Neorhodophiala* Nic.García & Meerow. El subgénero consiste en esta única especie polimórfica con una amplia distribución geográfica que abarca el noreste de Argentina (Buenos Aires, Corrientes, Entre Ríos, Misiones), Uruguay, sur de Brasil y Paraguay, habitando diversos ambientes de la ecorregión pampeana como pastizales, sabanas y roquedales.

La designación de “*Neorhodophiala*” (nueva *Rhodophiala*), pretende ser una forma de documentar la historia taxonómica del actual subgénero, tradicionalmente considerado parte de *Rhodophiala*, por su similitud con las especies chilenas de este género, actualmente incluidas en *Zephyranthes* subg. *Myostemma* (Salisb.) Nic.García (García *et al.*, 2019).

Se han descrito las historias taxonómicas de algunas especies de la tribu Hippeastreae, *Rhodolirium montanum* Phil. (como *Rhodophiala rhodolirion* (Baker) Traub; Arroyo-Leuenberger & Leuenberger, 1991), *Zephyranthes andina* (R.E.Fr.) Traub (Arroyo-Leuenberger & Leuenberger, 2009), *Z. concolor* (Lindl.) G.Nicholson y *Z. pseudoconcolor* Flagg, G.Lom.Sm. & García-Mend. (Flagg *et al.*, 2018). Incluso se ha recopilado la historia taxonómica de algunos géneros de la tribu (Arroyo, 1990; Ravenna, 2003b). Sin embargo, la historia taxonómica de *Z. bifida* no ha sido reseñada, cuando podría tratarse de un aporte valioso para dilucidar el posible complejo de especies que sugiere la gran variación morfológica del subgénero *Neorhodophiala* en su amplio rango de distribución (García *et al.*, 2019). En este sentido, el presente trabajo tiene como objetivo presentar la historia taxonómica de *Zephyranthes bifida* con la lista completa de sinónimos, junto con algunas observaciones morfológicas relacionadas con la misma, realizadas en poblaciones de la provincia de Buenos Aires.

MATERIALES Y MÉTODOS

Historia taxonómica

Se consultaron listas de sinónimos en floras regionales (Fabris, 1969; Hurrell & Roitman, 2009), Flora Argentina online (Anton & Zuloaga, 2023a), Flora del Cono Sur online (Anton & Zuloaga, 2023b), Tropicos (2023), POWO (2023) y WFO Plant List (2023). Los nombres, autores y referencias de las publicaciones fueron contrastados con los presentes en IPNI (2023) y con las descripciones originales. Para determinar la legitimidad de algunos nombres dudosos, se consultó el Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (CINB, Turland *et al.*, 2018).

Se elaboró una tabla con la lista completa de sinónimos (Tabla 1) en la que se incluyó, para cada uno de ellos, el nombre científico, año y referencia de la publicación, tipo de evento taxonómico (descripción de especie, transferencia de género, cambio de rango, etc.) y sus sinónimos (en caso de corresponder a una transferencia de género o cambio de rango). Los eventos taxonómicos fueron deducidos a partir del análisis de las publicaciones originales, algunas consultadas en “Biodiversity Heritage Library” (BHL, 2023) y otras proporcionadas por diferentes bibliotecas.

Tabla 1. Sinopsis de la historia taxonómica de *Zephyranthes bifida*.

N°	Nombre Científico	Año	Evento Taxonómico	Sinónimos	Referencia
1	<i>Habranthus bifidus</i> Herb. (basónimo)	1825	Descripción de especie	-	Bot. Mag. 52: tab. 2597
2	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb.	1825	Descripción de especie	-	Bot. Mag. 52: tab. 2597
3	<i>Habranthus angustus</i> Herb.	1826	Descripción de especie	-	Bot. Mag. 53: tab. 2639
4	<i>Amaryllis bifida</i> (Herb.) Spreng.	1827	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus bifidus</i> Herb.	Syst. Veg. (ed. 16) 4(2): 133
5	<i>Amaryllis intermedia</i> Lindl. (nom. illeg.)	1828	Descripción de especie	-	Bot. Reg. 14: tab. 1148
6	<i>Amaryllis angusta</i> (Herb.) Schult. & Schult.f.	1830	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus angustus</i> Herb.	Syst. Veg. (ed. 15 bis) 7(2): 807
7	<i>Amaryllis spathacea</i> (Herb.) Schult. & Schult.f. (nom. illeg.)	1830	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb.	Syst. Veg. (ed. 15 bis) 7(2): 808
8	<i>Amaryllis kermesina</i> Lindl. (a veces "kermesiana")	1833	Descripción de especie	-	Edwards's Bot. Reg. 19: tab. 1638
9	<i>Habranthus kermesinus</i> (Lindl.) Herb. (a veces "kermesianus")	1837	Transferencia de género y descripción	<i>Amaryllis kermesina</i> Lindl.	Amaryllidaceae: 159
10	<i>Habranthus nemoralis</i> Herb.	1837	Descripción de especie	-	Amaryllidaceae: 159
11	<i>Habranthus bifidus</i> var. <i>litoralis</i> Herb.	1837	Descripción de variedad	-	Amaryllidaceae: 160
12	<i>Habranthus intermedius</i> (Lindl.) Herb.	1837	Transferencia de género y descripción	<i>Amaryllis intermedia</i> Lindl.	Amaryllidaceae: 160
13	<i>Habranthus lorifolius</i> Herb. (nom. nud.)	1837	Propuesta de especie	-	Amaryllidaceae: 160 (in obs.)
14	<i>Habranthus spathaceus</i> var. <i>angustus</i> (Herb.) Herb.	1837	Descenso a rango de variedad y descripción	<i>Habranthus angustus</i> Herb.	Amaryllidaceae: 160
15	<i>Habranthus pulcher</i> Herb.	1837	Descripción de especie	-	Amaryllidaceae: 161
16	<i>Amaryllis lorifolia</i> (Herb.) Steud.	1840	Transferencia de género	<i>Habranthus lorifolius</i> Herb.	Nomencl. Bot. (ed. 2) 1: 71
17	<i>Habranthus nobilis</i> Herb.	1844	Descripción de especie	-	Edwards's Bot. Reg. 30: 88
18	<i>Amaryllis kermesina</i> var. <i>nemoralis</i> (Herb.) Seub.	1847	Transferencia de género, descenso a rango de variedad y descripción	<i>Habranthus nemoralis</i> Herb.	Fl. Bras. 3(1): 147
19	<i>Habranthus litoralis</i> (Herb.) M.Roem.	1847	Elevación a rango de especie y descripción	<i>Habranthus bifidus</i> var. <i>litoralis</i> Herb.	Fam. Nat. Syn. Monogr. 4: 96
20	<i>Hippeastrum bifidum</i> (Herb.) Baker	1878	Transferencia de género	<i>Habranthus bifidus</i> Herb.	J. Bot. 16: 83
21	<i>Hippeastrum bonariense</i> Kuntze	1898	Descripción de especie	-	Revis. Gen. Pl. 3(2): 311
22	<i>Hippeastrum granatiflorum</i> E.Holmb.	1903	Descripción de especie	-	Ann. Mus. Nac. Buenos Aires, III, 2: 79

N°	Nombre Científico	Año	Evento Taxonómico	Sinónimos	Referencia
23	<i>Hippeastrum pulchrum</i> (Herb.) E.Holmb.	1905	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus pulcher</i> Herb.	Ann. Mus. Nac. Buenos Aires, III, 5: 145
24	<i>Hippeastrum platense</i> (Herb.) E.Holmb.	1905	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus spathaceus</i> E.Holmb	Ann. Mus. Nac. Buenos Aires, III, 5: 155
25	<i>Hippeastrum platense</i> var. <i>angustum</i> (Herb.) E.Holmb.	1905	Transferencia de género, descenso a rango de variedad y descripción	<i>Habranthus angustus</i> Herb., <i>Amaryllis angusta</i> (Herb.) Schult.f.	Ann. Mus. Nac. Buenos Aires, III, 5: 155
26	<i>Amaryllis bonariensis</i> (Kuntze) Traub & Uphof	1938	Transferencia de género y descripción	<i>Hippeastrum bonariense</i> Kuntze	Herbertia 5: 120
27	<i>Amaryllis bifida</i> (Herb.) Traub & Uphof (isónimo)	1938	Transferencia de género	<i>Habranthus bifidus</i> Herb., <i>Hippeastrum bifidum</i> (Herb.) Baker	Herbertia 5: 122
28	<i>Amaryllis granatiflora</i> (E.Holmb.) Traub & Uphof	1938	Transferencia de género y descripción	<i>Hippeastrum granatiflorum</i> E.Holmb.	Herbertia 5: 120
29	<i>Amaryllis pulchra</i> (Herb.) Traub & Uphof (nom. illeg.)	1938	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus pulcher</i> Herb., <i>Hippeastrum pulchrum</i> (Herb.) E.Holmb.	Herbertia 5: 122
30	<i>Amaryllis platensis</i> (E.Holmb.) Traub & Uphof	1938	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb., <i>Hippeastrum platense</i> E.Holmb.	Herbertia 5: 129
31	<i>Hippeastrum nemorale</i> (Herb.) Herter	1943	Transferencia de género	<i>Habranthus nemoralis</i> Herb.	Revista Sudamer. Bot. 7: 201
32	<i>Amaryllis bifida</i> var. <i>pulchra</i> (Herb.) Traub & Moldenke	1949	Descenso a rango de variedad y descripción	<i>Habranthus pulcher</i> Herb., <i>Hippeastrum pulchrum</i> (Herb.) E.Holmb., <i>Amaryllis pulchra</i> (Herb.) Traub & Uphof	<i>Amaryllis</i> Manual: 93
33	<i>Amaryllis bifida</i> var. <i>spathacea</i> (Herb.) Traub & Moldenke	1949	Descenso a rango de variedad y descripción	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb., <i>Amaryllis spathacea</i> (Herb.) Schult., <i>Hippeastrum platense</i> E.Holmb., <i>Amaryllis platensis</i> (E.Holmb.) Traub & Uphof	<i>Amaryllis</i> Manual: 93
34	<i>Phycella bonariensis</i> (Kuntze) Traub	1953	Transferencia de género	<i>Hippeastrum bonariense</i> Kuntze	Pl. Life 9: 60
35	<i>Phycella granatiflora</i> (E.Holmb.) Traub	1953	Transferencia de género	<i>Hippeastrum granatiflorum</i> E.Holmb.	Pl. Life 9: 62
36	<i>Rhodophiala bifida</i> (Herb.) Traub	1953	Transferencia de género	<i>Habranthus bifidus</i> Herb., <i>Habranthus angustus</i> Herb., <i>Amaryllis bifida</i> (Herb.) Spreng., <i>Amaryllis bifida</i> Traub & Uphof, <i>A. intermedia</i> Lindl., <i>A. kermesina</i> Lindl., <i>Habranthus kermesinus</i> (Lindl.) Herb., <i>H. intermedius</i> (Lindl.) Herb., <i>H. lorifolius</i> Herb., <i>H. nemoralis</i> Herb., <i>H. pedunculatus</i> Herb., <i>Amaryllis lorifolia</i> (Herb.) Steud., <i>Habranthus nobilis</i> Herb., <i>Amaryllis angusta</i> (Herb.) Schult. & Schult.f., <i>Hippeastrum bifidum</i> (Herb.) Baker, <i>H. pedunculatum</i> (Herb.) Holmb. (extraídos de Traub, 1956)	Euclides 13(146): 157

N°	Nombre Científico	Año	Evento Taxonómico	Sinónimos	Referencia
37	<i>Rhodophiala bifida</i> (Herb.) Cabrera (isónimo)	1953	Transferencia de género y descripción	<i>Habranthus bifidus</i> Herb.	Man. Fl. Alrededores Bs. As.: 148
38	<i>Hippeastrum kermesianum</i> (Lindl.) Herter	1956	Transferencia de género	<i>Amaryllis kermesina</i> Lindl.	Estud. Bot. Reg. Uruguay 24: 226
39	<i>Hippeastrum intermedium</i> (Lindl.) Herter	1956	Transferencia de género	<i>Amaryllis intermedia</i> Lindl.	Estud. Bot. Reg. Uruguay 24: 226
40	<i>Rhodophiala bifida</i> var. <i>spathacea</i> (Herb.) Traub	1956	Transferencia de género	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb., <i>Amaryllis spathacea</i> (Herb.) Schult.f. <i>Hippeastrum platense</i> E.Holmb., <i>Amaryllis platensis</i> (E.Holmb.) Traub & Uphof, <i>A. bifida</i> var. <i>spathacea</i> (Herb.) Traub & Moldenke	Pl. Life 12: 71
41	<i>Rhodophiala bifida</i> var. <i>pulchra</i> (Herb.) Traub	1956	Transferencia de género	<i>Habranthus pulcher</i> Herb., <i>Hippeastrum pulchrum</i> (Herb.) E.Holmb., <i>Amaryllis pulchra</i> (Herb.) Traub & Uphof, <i>A. bifida</i> var. <i>pulchra</i> (Herb.) Traub & Moldenke	Pl. Life 12: 72
42	<i>Rhodophiala spathacea</i> (Herb.) Traub	1961	Elevación a rango de especie	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb., <i>¿Rhodophiala bifida</i> var. <i>spathacea</i> ?	Pl. Life 17: 55
43	<i>Hippeastrum bifidum</i> var. <i>spathaceum</i> (Herb.) H.E.Moore	1963	Transferencia de género	<i>Habranthus spathaceus</i> Herb., <i>Amaryllis bifida</i> var. <i>spathacea</i> (Herb.) Traub & Moldenke	Baileya 11: 16
44	<i>Rhodophiala bifida</i> subsp. <i>aemantha</i> Ravenna	1967	Descripción de subespecie	-	Sellowia 19: 32
45	<i>Rhodophiala bifida</i> subsp. <i>granatiflora</i> (E.Holmb.) Ravenna	1970	Transferencia de género, descenso a rango de subespecie y descripción	<i>Hippeastrum granatiflorum</i> E.Holmb., <i>Habranthus nemoralis</i> Herb., <i>Amaryllis granatiflora</i> (E.Holmb.) Traub & Uphof, <i>Phycella granatiflora</i> (E.Holmb.) Traub, <i>Habranthus intermedius</i> (Lindl.) Herb.	Pl. Life 26(1): 89
46	<i>Rhodophiala bifida</i> subsp. <i>purpurea</i> Ravenna	1970	Descripción de subespecie	-	Pl. Life 26(1): 90
47	<i>Myostemma bifida</i> (Herb.) Ravenna	2003	Transferencia de género	<i>Habranthus bifidus</i> Herb., <i>Habranthus angustus</i> Herb., <i>Amaryllis angusta</i> (Herb.) Schult. & Schult.f., <i>Hippeastrum bifidum</i> (Herb.) Baker, <i>Amaryllis bifida</i> (Herb.) Spreng., <i>Hippeastrum bonariense</i> Kuntze, <i>Hippeastrum pulchrum</i> (Herb.) E.Holmb., <i>Hippeastrum platense</i> E.Holmb., <i>Amaryllis bonariensis</i> (Kuntze) Traub & Uphof, <i>Rhodohiala bifida</i> (Herb.) Traub (extraídos de Ravenna, 2003b)	Bot. Australis 2: 14
48	<i>Myostemma bifida</i> f. <i>granatiflora</i> (E. Holmb.) Ravenna	2003	Descenso a rango de forma	<i>Hippeastrum granatiflorum</i> E.Holmb., <i>Amaryllis kermesina</i> Lindl., <i>Habranthus kermesinus</i> (Lindl.) Herb., <i>Habranthus nemoralis</i> Herb., <i>Habranthus nobilis</i> Herb., <i>Amaryllis granatiflora</i> (E.Holmb.) Traub & Uphof, <i>Rhodophiala bifida</i> ssp. <i>granatiflora</i> (E.Holmb.) Ravenna	Onira Bot. Leafl. 9(2): 19
49	<i>Zephyranthes bifida</i> (Herb.) Nic.García & Meerow (aceptado)	2019	Transferencia de género, creación del subgénero <i>Neorhodophiala</i> y descripción	<i>Habranthus bifidus</i> Herb.	Taxon 68(3): 492

Observaciones morfológicas en poblaciones de la provincia de Buenos Aires

En el marco de estudios morfométricos (Goyenette *et al.*, 2021) realizados con individuos adultos de cinco poblaciones de la provincia de Buenos Aires (en Azul, Saladillo y Tandil), junto con algunas observaciones adicionales en otras poblaciones de la misma provincia, en el partido de Cañuelas (Fig. 1); se encontraron ciertos caracteres que resultaron novedosos al compararlos con las descripciones más recientes de *Z. bifida* (Fabris, 1969; Hurrell & Roitman, 2009; García *et al.*, 2019) y con las diferentes diagnosis realizadas a lo largo de la historia sobre las entidades taxonómicas hoy sinonimizadas con *Z. bifida*. Para estas comparaciones también se estudiaron ejemplares cultivados en el Jardín Botánico “E. Orfila” de la Facultad de Agronomía (UNCPBA), a partir de bulbos procedentes de las poblaciones de Azul y Saladillo.

Por un lado, durante los muestreos, se realizaron observaciones cualitativas de la presencia de hojas contemporáneamente a la floración, el tipo de espata y el color de las flores en los individuos de las diferentes poblaciones. Por otro lado, a partir de los datos obtenidos por Goyenette *et al.* (2021), junto con mediciones adicionales en ejemplares de Cañuelas y en otros cultivados, se seleccionaron cuatro caracteres cuantitativos que, en individuos de algunas poblaciones, presentaron valores máximos superiores a los consignados en la bibliografía: longitud de la lámina de la primera hoja, longitud del escapo floral, longitud del pedicelo de la primera flor, longitud de la espata. Los valores novedosos de estos caracteres fueron incorporados en una tabla comparativa (Tabla 2).

Los ejemplares herborizados representativos de cada población se encuentran depositados en el herbario FAA (Thiers, permanentemente actualizado):

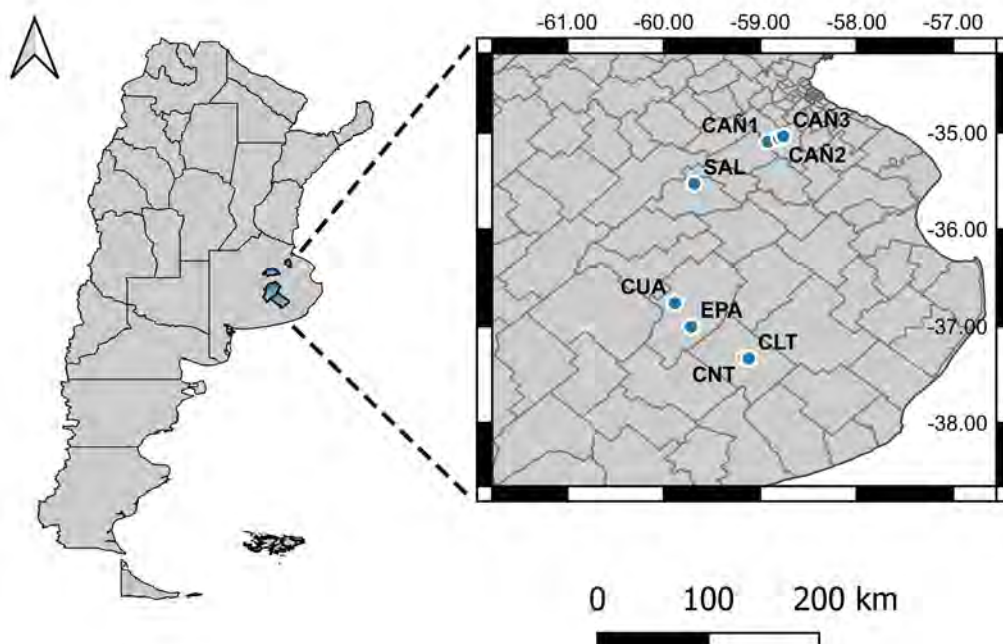


Fig. 1. Poblaciones de *Zephyranthes bifida* estudiadas en el área sur de su distribución. Referencias= CAÑ1: Ruta N°205 km 65, Cañuelas; CAÑ2: Ruta N°205 km 70, Cañuelas; CAÑ3: Ruta N°205 km 80, Cañuelas; CLT: Cerro del Libertador, Tandil; CNT: Cerro Los Nogales, Tandil; CUA: Campo colindante al Campus Universitario de Azul, Azul; EPA: Estancia “El Potrillo”, Azul; SAL: Ruta N°205 km 168, Saladillo.

Tabla 2. Valores máximos de cuatro caracteres morfológicos cuantitativos que superan los señalados en las descripciones de la especie según la literatura botánica.

Carácter	Valor Máximo Descripto	Valor Máximo Observado	Población
Longitud de la lámina	30 cm	60,5 cm	Ejemplar cultivado de SAL
Longitud del escapo floral	40 cm	65,8 cm	SAL
Longitud del pedicelo	8,25 cm	11,1 cm	SAL
Longitud de la espata	8 cm	8,5 cm	SAL

Material estudiado. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. Azul*, Azul, -36.766 -59.884, 28-III-2022, Goyenetche 13 (FAA 11682); ídem, Goyenetche 14 (FAA 11681). -37,005 -59,716, 27-II-2021, Scaramuzzino et al. s.n. (FAA 11407). *Pdo. Saladillo*, Cañón, -35.528 -59.683, 25-II-2022, Manfreda s.n. (FAA 12271). *Pdo. Tandil*, Tandil, -37,333 -59,119, 3-III-2021, Scaramuzzino s.n. (FAA 11245); ídem, -37,328 -59,160, 21-III-2021, Scaramuzzino s.n. (FAA 11246). *Pdo. Cañuelas*, Cañuelas, -35,059 -58,803, 25-II-2022, Manfreda s.n. (FAA 12272).

RESULTADOS

Historia taxonómica

En la Tabla 1 se presenta una sinopsis de la historia taxonómica de *Zephyranthes bifida*.

Habranthus bifidus Herb. fue descrita originalmente por Herbert (1825; Fig. 2), hoy aceptada bajo el nombre *Zephyranthes bifida* (García et al., 2019). Entre los principales caracteres descriptos en la publicación original, se pueden mencionar: bulbo redondo negro, hojas estrechas, escapo verde que sostiene a la inflorescencia 4-flora, bractéolas filiformes verdosas, espata largamente hendida (bífida), lóculos con 24 semillas, tubo floral verde, tépalos rosados con líneas verdes en la parte exterior y líneas blancas en la parte basal interior, anteras cortas amarillas, estigma trifido. La espata largamente hendida, formada por dos valvas casi libres (Fig. 3A), permite explicar el epíteto específico “*bifidus*”, del latín *bi* = “dos” y *-fi-dum* = “hendido”.

En la misma publicación, Herbert (1825) menciona que esta especie fue importada por

Lord Carnarvon desde Buenos Aires (Argentina), junto con otra especie similar, a la cual llamó *Habranthus spathaceus* Herb., también 4-flora, pero con la espata muy ancha abierta en un solo lado (Fig. 3B-C) y grandes flores violáceas.

Al año siguiente, el mismo Herbert (1826) describió una nueva especie: *H. angustus* Herb.; también importada de Buenos Aires. La distinguió de *H. bifidus* porque las hojas y tépalos eran más estrechos, el escapo bifloro, menos robusto y más rojo en la parte inferior; la espata estaba abierta en un solo lado casi hasta el fondo, de color carne; y los filamentos estaminales eran rosados pero blanquecinos en la parte inferior.

Sprengel (1827) transfirió *H. bifidus* al género *Amaryllis*: *A. bifida* (Herb.) Spreng. Lindley (1828) describió la especie *A. intermedia* Lindl., proveniente de Brasil, con inflorescencia 3-flora y tépalos color rojo oscuro, a diferencia de las descritas por Herbert (1825), 4-floras. Además, Lindley (1828) las diferenció de *A. rutila* Ker Gawl. y *A. advena* Ker Gawl. por el tamaño de las flores. Sin embargo, *A. intermedia* Lindl. es ilegítimo, dado que ya existía la combinación *A. intermedia* (Lindl.) Spreng. (1827), basada en *Griffinia intermedia* Lindl. (1826).

Joseph August Schultes (Schultes & Schultes, 1830) transfirió *H. spathaceus* y *H. angustus* al género *Amaryllis*: *A. spathacea* (Herb.) Schult. & Schult.f. y *A. angusta* (Herb.) Schult. & Schult.f. No obstante, ya existía el homónimo *A. spathacea* (Sims) Sweet (1826), basado en *Hippeastrum spathaceum* Sims (1822).

Posteriormente, Herbert (1837) presentó una nueva y breve descripción para *Habranthus bifidus* con las siguientes características: espata con dos valvas de 5,7 cm de largo, verdes; escapo verde;



Fig. 2. Descripción original de *Zephyranthes bifida* como *Habranthus bifidus* Herb. (Herbert, 1825: tab. 2597). Fuente: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/487607#page/208/mode/1up>.

inflorescencia 4-flora con flores de 5 cm de largo, de color rojo violáceo, más oscuro y con una línea verde debajo; membrana anular. En la misma publicación, describió la variedad *H. bifidus* var. *litoralis* Herb., traída por Tweedie desde Montevideo, similar a la variedad típica con inflorescencias 4-5-floras; *H. spathaceus* Herb., con similares caracteres a los ya mencionados: espata con una valva, con hendidura de un solo lado, flores púrpuras más grandes; y redujo *H. angustus* a variedad de *H. spathaceus*. De esta forma, quedaron dos variedades: *H. spathaceus* var. *spathaceus* y *H. spathaceus* var. *angustus*

(Herb.) Herb., diferenciables por el ancho de las hojas y el tamaño de las flores.

En la misma obra, Herbert (1837) describió *H. nemoralis* Herb., con flores rojo carmesí y espata bífida; *H. pulcher* Herb., de flores blancas o rosadas (descrita a partir de un ejemplar del herbario de Tweedie, también del Río de la Plata, Buenos Aires), con la espata bífida, pero con el ápice unido; y *H. lorifolius* Herb., sin inflorescencia conocida, transferida luego al género *Amaryllis* L. por Steudel (1840). Asimismo, Herbert (1837) transfirió al género *Habranthus* Herb. las especies descritas por Lindley (1828, 1833), ubicadas en

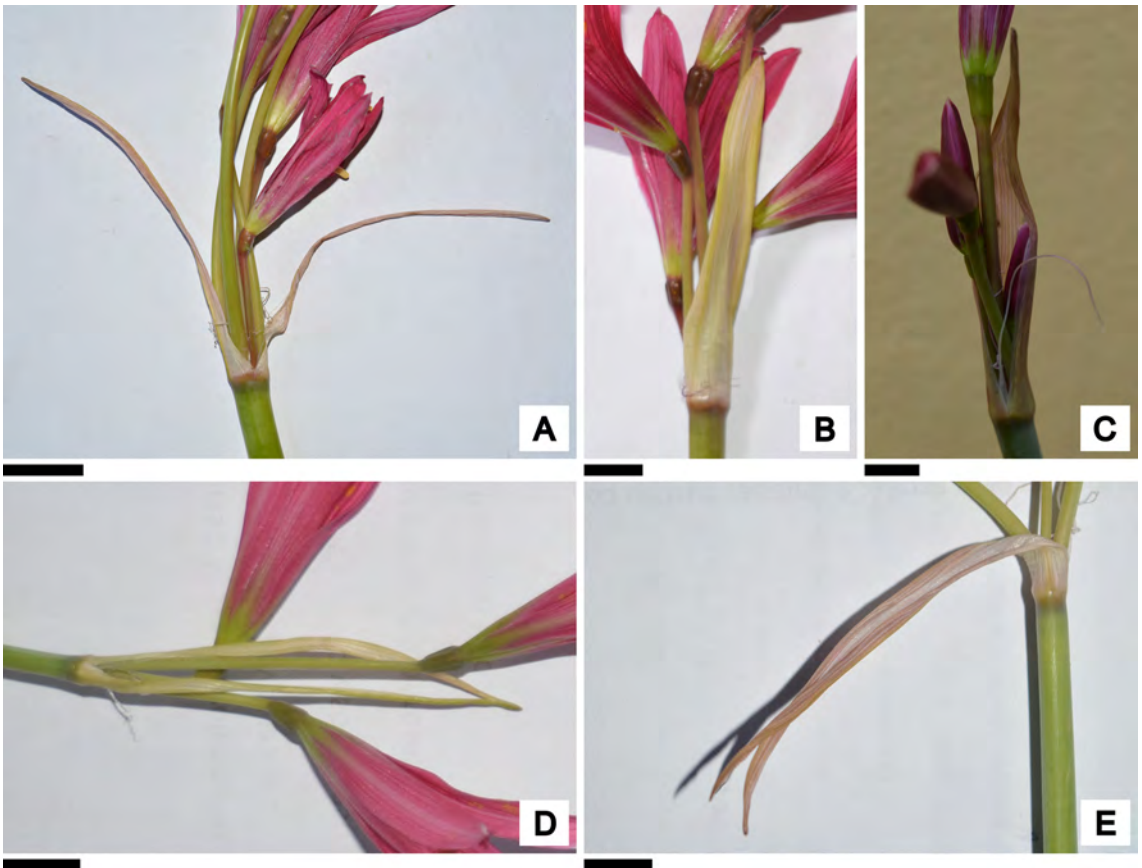


Fig. 3. Espata de *Zephyranthes bifida*. **A:** Espata abierta en ambos lados (bífida). **B-C:** Espata abierta en un solo lado. **D:** Espata bífida con breve soldadura en el ápice. **E:** Espata abierta en un solo lado con porción apical bífida. Escalas: A-E= 1 cm.

Amaryllis (*A. intermedia* Lindl. y *A. kermesina* Lindl.).

La última contribución de Herbert para el actual subgénero *Neorhodophiala* fue la diagnosis de *H. nobilis* Herb. (Herbert, 1844), de flores rojas y espata bífida, de la cual opinó que podría ser una variedad de *H. kermesinus* (Lindl.) Herb.

Seubert (1847) transfirió *H. nemoralis* a *Amaryllis* y la trató como una variedad de *A. kermesina*. En otra publicación, Roemer (1847) elevó *H. bifidus* var. *litoralis* a rango de especie: *H. litoralis* (Herb.) M.Roem.

Baker (1878) transfirió *H. bifidus* al género *Hippeastrum* Herb. (*H. bifidum* (Herb.) Baker),

considerando a este género en sentido amplio. Posteriormente, en un extensivo estudio de las Amaryllidaceae (Baker, 1888), la describió con flores de color rojo brillante e inflorescencias 3-6 floras, sin indicar si la espata era bífida o no, y afirmó no poder separarla de *Habranthus intermedius*, *H. nemoralis*, *H. nobilis*, *H. spathaceous*, *H. kermesinus*, *H. angustus*, *H. pulcher* y *H. pedunculatus* Herb. Dos nuevas especies fueron descritas dentro de *Hippeastrum*: *H. bonariense* Kuntze, a partir de un espécimen procedente de Buenos Aires (Kuntze, 1898), e *H. granatiflorum* E.Holmb., de Maldonado (Uruguay), por el argentino Holmberg (1903).

Dos años más tarde, Holmberg (1905) transfirió *Habranthus spathaceus* al género *Hippeastrum*, llamándola *Hippeastrum platense* E.Holmb., dado el homónimo *Hippeastrum spathaceum* Sims (1822) basado en un tipo diferente. Holmberg (1905) también transfirió *Amaryllis angusta* a *Hippeastrum*, tratándola como una variedad de *H. platense*: *Hippeastrum platense* var. *angustum* (Herb.) E.Holmb., de hojas más angostas y flores de menor tamaño.

Traub & Uphof (1938) transfirieron cinco especies de *Hippeastrum* al género *Amaryllis*: *Amaryllis bonariensis* (Kuntze) Traub & Uphof (= *H. bonariense*), *Amaryllis bifida* (Herb.) Traub & Uphof (= *H. bifidum*), *Amaryllis granatiflora* (E.Holmb.) Traub & Uphof (= *H. granatiflorum*), *Amaryllis pulchra* (Herb.) Traub & Uphof (= *Hippeastrum pulchrum* E.Holmb.) y *Amaryllis platensis* (E.Holmb.) Traub & Uphof (= *H. platense*). *Amaryllis bifida* (Herb.) Traub & Uphof es un isónimo, ya que este nombre había sido publicado por Sprengel (1827). Por otro lado, *Amaryllis pulchra* (Herb.) Traub & Uphof es otro caso de sinónimo ilegítimo, debido a que Salisbury (1796) había utilizado este nombre para citar una nueva especie, cuyo nombre aceptado actualmente es *Nerine sarniensis* Herb., originaria de Sudáfrica.

Luego, Herter (1943) transfirió *Habranthus nemoralis* a *Hippeastrum*: *Hippeastrum nemorale* (Herb.) Herter, ignorando la transferencia de género y el descenso de rango propuestos por Seubert (1847), como variedad de *Amaryllis kermesina*.

Traub & Moldenke (1949) sinonimizaron las especies de Lindley (1828, 1833) y la mayoría de las especies de Herbert (1825, 1826, 1837, 1844) con la variedad típica de *Amaryllis bifida*, excepto *H. pulcher* y *H. spathaceus* que las descendieron de rango específico a variedad, siguiendo el criterio de Baker (1888), quién aclaró que no fue capaz de diferenciar varias de las especies de *Habranthus* propuestas por Herbert (1825, 1826, 1837, 1844). La primera, *A. bifida* var. *pulchra* (Herb.) Traub & Moldenke, se diferenciaba por sus flores más pequeñas y el escape de menor longitud. La otra variedad, *A. bifida* var. *spathacea* (Herb.) Traub & Moldenke, fue descrita con una inflorescencia 2-6 flora, con la espata abierta de un solo lado, pero con la línea de unión de las valvas marcada; unión que, según los autores, es de origen genético (Traub & Moldenke, 1949). Algunos años más tarde,

Traub (1953a) propuso una nueva combinación (*Rhodophiala bifida* = *Habranthus bifidus*) dentro de un trabajo no taxonómico. Poco tiempo después, publicó a *Rhodophiala bifida* (Herb.) Traub en un trabajo taxonómico, pero sin especificar sinónimos a excepción del basónimo (Traub, 1953b). En este mismo trabajo, incluyó en *Phycella* Lindl. otras dos especies, *Hippeastrum granatiflorum* y *H. bonariense* (Traub, 1953b). Meses más tarde, Cabrera (1953) transfirió también *Habranthus bifidus* al género *Rhodophiala*, originándose un isónimo posterior.

Tres años después, Traub (1956a) propuso sinónimos para *Rhodophiala bifida*, unificando varias especies; entre los sinónimos presentados, incorporó a *Habranthus pedunculatus* e *Hippeastrum pedunculatum* (Herb.) E.Holmb., que actualmente son considerados sinónimos de *Zephyranthes pedunculata* (Herb.) Nic.García & S.C.Arroyo, dado que presenta caracteres foliares muy diferentes (García *et al.*, 2019). En la misma publicación, Traub (1956a) transfirió las variedades *A. bifida* var. *spathacea* y *A. bifida* var. *pulchra* al género *Rhodophiala*. De esta forma, los individuos con ambos tipos de espata quedaron incluidos en la misma especie, *Rhodophiala bifida*, aunque como variedades distintas. No obstante, años más tarde elevó a rango de especie *Rhodophiala bifida* var. *spathacea*: *Rhodophiala spathacea* (Herb.) Traub (Traub, 1961), quedando nuevamente separados en especies diferentes los individuos con espata bifida y los de espata abierta en un solo lado.

El mismo año, Herter (1956) transfirió las especies de Lindley (1828, 1833), *A. intermedia* y *A. kermesina*, al género *Hippeastrum*: *Hippeastrum intermedium* (Lindl.) Herter e *Hippeastrum kermesianum* (Lindl.) Herter, desconociendo los trabajos de Traub (1953, 1956). En el segundo caso, Herter consideró “*kermesiana*” y no “*kermesina*”, trasladando este error a *H. kermesianum*. Asimismo, Moore (1963) también pareció ignorar a Traub (1956a, 1961) al transferir *Amaryllis bifida* var. *spathacea* a *Hippeastrum*: *Hippeastrum bifidum* var. *spathaceum* (Herb.) H.E.Moore.

Ravenna (1967, 1970) describió subespecies de *Rhodophiala bifida* basándose en el color de las flores. En 1967, publicó *Rhodophiala bifida* subsp. *aemantha* Ravenna, que la diferenció de la subespecie típica por el menor tamaño de la planta y por tener inflorescencias 2-3 floras con tépalos

color rojo sangre (nunca rosados-purpúreos). Tres años después, publicó dos subespecies más y presentó una clave en la que diferenció las cuatro subespecies según el tamaño de la planta, junto con el color y tamaño de sus flores: *R. bifida* subsp. *bifida* con flores carmín pálido, *R. bifida* subsp. *aemantha* con tépalos rojo sangre oscuro, *Rhodophiala bifida* subsp. *purpurea* Ravenna distinguible por el color rojo carmín a vino de sus tépalos y con tamaño similar a *Rhodophiala bifida* subsp. *aemantha* Ravenna, y *Rhodophiala bifida* subsp. *granatiflora* (E.Holmb.) Ravenna, de tamaño intermedio entre la subespecie típica y las dos restantes, con flores color bermellón a rojo granate (Ravenna, 1970). Esta última subespecie representó una transferencia de género de *Phycella granatiflora* (E.Holmb.) Traub a *Rhodophiala* y, además, implicó un descenso de rango.

Tiempo después, Arroyo-Leuenberger (1996) sinonimizó las subespecies de Ravenna (1970) y las variedades de Traub (1956a) con *Rhodophiala bifida*.

A principios del siglo XXI, Ravenna (2003a) transfirió *Rhodophiala bifida* al género *Myostemma*: *Myostemma bifida* (Herb.) Ravenna. En la misma publicación propuso la forma *granatiflora*, que se diferenciaba de la forma *bifida* por el color del perigonio: *M. bifida* f. *bifida*, de tépalos rosa a violeta-rosado; y *Myostemma bifida* f. *granatiflora* (E.Holmb.) Ravenna de tépalos bermellón. Esta última forma implicó un descenso de rango de *R. bifida* subsp. *granatiflora* (Ravenna, 1970).

En 2008, en el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur, Arroyo & Dutilh (2008) aceptaron *Rhodophiala bifida* (1956a) y consideraron sinónimos a *Myostemma bifida* y *M. bifida* f. *granatiflora*.

Finalmente, García et al. (2019) propusieron una nueva clasificación genérica dentro de la tribu Hippeastreae, basada en estudios filogenéticos moleculares, variación morfológica y citogenética. Como resultado, transfirieron varias especies al género *Zephyranthes*, entre ellas, *Rhodophiala bifida*. Estos autores crearon el subgénero *Neorhodophiala* en donde incluyeron como única especie a *Zephyranthes bifida*, sugiriendo un estudio centrado de su polimorfismo en todo su rango de distribución geográfica, ya que podría representar un complejo de especies. En esta publicación solo se mencionó el basónimo, sin incluir la lista completa de sinónimos.

Observaciones morfológicas en poblaciones de la provincia de Buenos Aires

En los cuatro caracteres cuantitativos seleccionados (longitud de la lámina de la primera hoja, longitud del escapo floral, longitud del pedicelo de la primera flor, longitud de la espata), los siguientes valores máximos superaron a los señalados en la bibliografía (Tabla 2).

Se determinó que no siempre los individuos son histerantes, ya que se observó que en poblaciones naturales de Tandil y en ejemplares cultivados procedentes de otras poblaciones de la provincia de Buenos Aires, la floración es simultánea a la aparición de las hojas.

Se halló en cultivo un ejemplar que en floraciones sucesivas originó un escapo floral con la espata abierta en ambos lados (bífida) y otro con la espata abierta en un solo lado (Fig. 4A). En este mismo ejemplar se pudo confirmar la presencia de bulbillos (Fig. 4B), carácter frecuente en el género.

Además, en ejemplares procedentes de Cañuelas, se observaron otras variaciones menos frecuentes de la espata: (1) espata bífida con breve soldadura en el ápice; (2) espata abierta en un solo lado con porción apical bífida (Fig. 3D-E).

Los colores mencionados en la bibliografía (Hurrell & Roitman, 2009; García et al., 2019) se han hallado en el área sur de su distribución (provincia de Buenos Aires), pero generalmente en diferentes poblaciones. Algunos individuos presentaban tépalos de color rosa claro, otros, rosa oscuro o rojo; excepcionalmente se han observado individuos con tépalos blancos y otros muy oscuros, casi bordó, en poblaciones donde predominaba el color rosa fuerte.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Desde su descripción original en 1825 hasta hoy, *Z. bifida* estuvo incluida en siete géneros: *Habranthus*, *Amaryllis*, *Hippeastrum*, *Phycella*, *Rhodophiala*, *Myostemma* y *Zephyranthes*.

Zephyranthes bifida es considerado como nombre aceptado en las bases de datos online de Flora Argentina (Anton & Zuloaga, 2023a), Flora del Cono Sur (Anton & Zuloaga, 2023b), Tropicos (2023) y POWO (2023). En el caso de WFO Plant List (2023), si bien *Z. bifida* está registrado, *Rhodophiala bifida* aún figura como nombre



Fig. 4. Ejemplar de herbario FAA 11682. **A:** Bulbo, escapos con ambos tipos de espata, flores y frutos. **B:** Bulbillos. Abreviaturas= e: espata abierta en un solo lado; eb: espata bifida. Escalas= A-B: 4 cm.

aceptado. Por otro lado, en GBIF (2023) también figura como aceptado *R. bifida*, mientras que *Z. bifida* es considerado sinónimo del mismo.

En este trabajo, se siguió el criterio de García *et al.* (2019), por lo tanto, se considera a la especie incluida en el género *Zephyranthes*, subgénero *Neorhodophiala*. Sin embargo, se debe tener en cuenta que los géneros y subgéneros de la tribu Hippeastreae, propuestos por estos autores, no pueden diagnosticarse fácilmente por un solo carácter, sino por una combinación de caracteres morfológicos, citológicos y moleculares. En particular, *Zephyranthes* subg. *Neorhodophiala* es difícil de diferenciar de *Z.* subg. *Myostemma*, otro subgénero que comprende especies anteriormente incluidas en *Rhodophiala*, debiendo recurrirse al número cromosómico y marcadores moleculares específicos (García *et al.*, 2019).

Según el estudio realizado, se registraron 49 eventos taxonómicos (Tabla 1), de los cuales 11 corresponden a descripciones (o propuestas) de nuevas especies bajo los géneros *Habranthus*, *Amaryllis* e *Hippeastrum* y tres son descripciones de nuevos taxones infraespecíficos. Otros 26 eventos implican transferencias de género, seis más corresponden a cambios de rango, y tres combinan transferencias de género con cambios de rango. *Zephyranthes bifida*, nombre aceptado actualmente, cuenta con 43 sinónimos legítimos, tres sinónimos considerados nombres ilegítimos y dos isónimos sin estatus nomenclatural. Se ha reconocido como nombre ilegítimo a *Amaryllis spathacea* Schult & Schult.f. (1830) y así se sugiere considerarlo en las bases de datos nomenclaturales, dado que se trata de un homónimo posterior de *A. spathacea* (Sims) Sweet (1826), basado en un tipo diferente (Art. 53.1. del CINB: Turland *et al.*, 2018).

Teniendo en cuenta los resultados de este trabajo, y en base a las listas de sinónimos consultadas, se propone incluir dos nuevos sinónimos para *Zephyranthes bifida*. Por un lado, *Amaryllis bifida* (Herb.) Traub & Uphof está ausente en las bases de datos consultadas (Anton & Zuloaga, 2023a; Anton & Zuloaga, 2023b; POWO, 2023; Tropicos, 2023; WFO Plant List, 2023). Asimismo, *Hippeastrum intermedium* (Lindl.) Herter está erróneamente incluido como sinónimo de *Griffinia intermedia* Lindl. de 1826 (Campos-Rocha *et al.*, 2019; POWO, 2023; Tropicos, 2023; WFO Plant List, 2023), ya que Herter (1956) lo basó en *Amaryllis intermedia* Lindl. (1928), que es sinónimo de *Z. bifida*, y no en *A. intermedia* (Lindl.) Spreng. (1827), que sí es sinónimo de *G. intermedia*. Dado que se trata de una transferencia de género efectuada sobre un nombre ilegítimo (*Amaryllis intermedia* Lindl.), el nombre correcto sería *Hippeastrum intermedium* Herter (Art. 58.1., Ej. 1 del CINB: Turland *et al.*, 2018).

En Flora e Funga do Brasil (2023) se incluye como sinónimo de *Z. bifida* a *Hippeastrum multiflorum* Büneker, K. Soares & L.C. Assis. Consideramos que deberían realizarse mayores estudios para dilucidar si se trata de un sinónimo, dadas sus notables diferencias morfológicas, como el número de flores por inflorescencia y el tamaño de sus hojas (Büneker *et al.*, 2018).

Estudiar la intrincada historia taxonómica de *Z. bifida* permitió resaltar su polimorfismo (García *et al.*, 2019). En particular, la consulta de las publicaciones y descripciones originales ayudó a comprender los motivos de los numerosos sinónimos que presenta, así como de las transferencias de género y la creación de taxones infraespecíficos. Las diferencias morfológicas con las que los diferentes autores argumentaron los distintos eventos taxonómicos, mostraron ciertos caracteres de relevancia, como el tamaño de las flores o el tipo de espata, que fueron los tenidos en cuenta para la elaboración de matrices morfológicas en otras especies de la familia (Sassone *et al.*, 2013).

En *Zephyranthes bifida*, el tipo de espata tiene particular importancia, ya que los individuos con espata bífida y abierta en un solo lado constituyeron especies diferentes durante gran parte de su historia taxonómica. En este sentido, Traub & Moldenke (1949) propusieron experimentar con la acción de un gen (o varios) sobre la unión de las valvas de

la espata. El seguimiento de ejemplares cultivados realizado en este trabajo, permitió observar que un mismo bulbo puede generar inflorescencias con ambos tipos de espata, descartándose la hipótesis de que esta variable morfológica podría corresponder a taxones diferentes y sugiriendo que es un carácter plástico.

Con respecto a la observación de un ejemplar cultivado con espata bífida con breve soldadura en el ápice (Fig. 3D), se trata del tipo de espata que mencionó e ilustró Herbert (1837) al describir *Habranthus pulcher*. Si bien Holmberg (1905) también incluyó esta característica en la descripción, no la mencionó para diferenciar esta especie de otras. En ninguno de los trabajos de Traub sobre este taxón, se hizo referencia a esta particularidad de la espata (Traub & Uphof, 1938; Traub & Moldenke, 1949; Traub, 1956a). Como podría tratarse de un estado durante la maduración de la espata, debería corroborarse mediante el seguimiento de ejemplares a campo o en cultivo.

Dentro de la historia taxonómica del subgénero *Neorhodophiala*, la altura de las plantas o del escape floral fue un carácter utilizado en las claves para diferenciar especies y subespecies (Traub & Moldenke, 1949; Ravenna, 1970) y ha sido incluido en numerosas descripciones (Lindley, 1833; Herbert, 1837; Baker, 1888; Holmberg, 1903, 1905; Traub & Uphof, 1938; Cabrera, 1953; Ravenna, 2003a; Hurrell & Roitman, 2009; García *et al.*, 2019). La altura máxima reportada entre todas estas descripciones ha sido 40 cm, mucho menor a la registrada para este trabajo en algunos ejemplares de Saladillo.

La longitud de las valvas de la espata también ha sido un carácter incluido en claves (Traub & Moldenke, 1949) y descripciones, con una longitud de 3-6 cm (García *et al.*, 2019), máxima de 8 cm (Fabris, 1969; Hurrell & Roitman, 2009); por lo que los valores hallados en el presente trabajo son superiores. Para los pedicelos, dado que son desiguales, se han consignado valores entre 1 y 7 cm (García *et al.*, 2019), para algunos taxones hasta 8,3 cm (Holmberg, 1905; Traub & Moldenke, 1949), mientras que los valores máximos alcanzados en los ejemplares analizados en este trabajo llegaron a los 11 cm. En cuanto a las hojas, su longitud máxima asignada ha sido 30 cm (Baker, 1888; Traub & Moldenke, 1949; Fabris, 1969; Hurrell & Roitman, 2009; García *et al.*, 2019), duplicándose

esta medida en algunos ejemplares del área sur de su distribución, donde también se han observado individuos con hojas completamente desarrolladas y flores contemporáneamente.

Otro de los atributos por los cuales se han circunscripto nuevas especies y taxones infraespecíficos, ha sido el color y número de flores. Ravenna (1967, 1970), por ejemplo, diferenció tres subespecies de *Rhodophiala bifida* según el color de los tépalos, pero esta diferenciación resulta difícil de interpretar, especialmente si se carece de ilustraciones coloreadas fidedignas o fotografías. Años antes, Traub & Moldenke (1949) proporcionaron características más objetivas al describir *Amaryllis platensis*, indicando el color de los tépalos según la carta de colores de la Royal Horticultural Society, correspondiendo a 024/1 (color rosa china).

En el caso de la descripción del color de los tépalos de *Hippeastrum granatiflorum*, “escarlata oscuro o granatino, más oscuro que *Sprekelia formosissima* o Flor de Lis (como sangre de toro)” (Holmberg, 1903, 1905), parecerían corresponderse con el tono más oscuro (casi bordó) de los tépalos de algunos individuos observados. Sin embargo, Ravenna (1970, 2003a) interpretó un color similar a *H. kermesinus* (carmín profundo), *H. nemoralis* (escarlata o carmesí brillante) y a *H. intermedius* (de color rojo), las sinonimizó y creó otras subespecies para los individuos de tépalos más oscuros (*R. bifida* subsp. *aemantha* y *R. bifida* subsp. *purpurea*) (Ravenna 1967; 1970).

Holmberg (1905), basándose en Baker (1888), separó las especies según el ancho de las hojas y características del perigonio (estrecho o abierto, tamaño, longitud del tubo, posición de los tépalos), lo que le permitió ubicar a las especies en varios subgéneros de *Hippeastrum* (*Habranthus*, *Phycella*, *Omphalissa* Salisb.). Aunque Holmberg (1905) mencionó los colores de los tépalos, no es la característica por la cual diferenció a las especies, tampoco por la espata bifida o abierta en un solo lado. Como ya se mencionó, con otros criterios, Ravenna (1967, 1970) distinguió cuatro subespecies según color y debilidad/robustez de las plantas. De modo que, según los autores, los criterios para diferenciar las entidades taxonómicas fueron diferentes, y aún los mismos autores (por ejemplo, Traub y Ravenna) propusieron transferencias de género, o elevaciones o descensos de rango, en sucesivas publicaciones.

La abundancia de entidades taxonómicas, varias dudosas desde su descripción, ha contribuido a la confusión. Sólo Herbert (1825, 1826, 1837, 1844) describió ocho especies nuevas y dos variedades, todas de la zona del Río de la Plata y sus alrededores, además de transferir una especie al género *Habranthus*. De tres especies, el mismo autor dudaba que en realidad fueran diferentes. Al describir *H. lorifolius*, mencionó que no pudo cerciorarse de que fuera otra especie, ya que no poseía flores. Así también, *H. nemoralis* y *H. nobilis* le parecieron variedades de *H. kermesinus*.

En la Argentina, en particular para la provincia de Buenos Aires, Hicken (1910) consideró sinónimos de *Hippeastrum bifidum* a algunas especies de Herbert (*H. spathaceus*, *H. pedunculatus* y *H. pulcher*) y a los correspondientes sinónimos establecidos por Holmberg (1905). Este criterio fue mantenido por Fabris (1969), quien también incluyó a *Rhodophiala bifida* en la sinonimia de *H. bifidum*. Aunque Cabrera (1953) había ubicado esta especie en el género *Rhodophiala*, en la segunda edición del Manual de la Flora de los Alrededores de Buenos Aires (Cabrera & Zardini, 1978), también consideró válido a *Hippeastrum bifidum*. Fabris (1969) describió un único color para las flores (carmín), inflorescencias 3-7 floras y espata bifida o abierta en un solo lado (“dos espatas, a veces una sola”). Recién en 2009 se detalló la variedad de colores que presenta el perigonio de esta especie (o complejo de especies) en una flora regional (Hurrell & Roitman, 2009). Estos colores concuerdan con los hallados en las poblaciones de la provincia de Buenos Aires.

La complejidad de la historia taxonómica también se debe al contexto en el que fueron descritas las especies. La mayoría de los protólogos se basan en uno o dos bulbos cultivados en jardines europeos, importados de Sudamérica (Herbert, 1825, 1826; Rix, 2014), y en muy pocos casos se hace mención a la planta en su hábito natural, por lo que los ejemplares se estudiaron sin conocer la variabilidad ni los ambientes de las poblaciones naturales. Esta es una de las causas más comunes de los conflictos nomenclaturales.

Incluso cuando las descripciones y transferencias de género fueron realizadas por un botánico argentino, como E. Holmberg (1905), aparentemente éste sólo había visto dos especies (*Hippeastrum bifidum* e *H. granatiflorum*)

cultivadas en el Jardín Botánico Municipal de Buenos Aires. Por ejemplo, con respecto al estigma de *H. platense* enuncia “deduzco que debe tenerlo trifido”, por lo tanto, no la conocía (Holmberg, 1905).

Otros botánicos residentes en Sudamérica, como Herter y Ravenna, parecían desconocer la distribución geográfica o conocerla parcialmente. Herter (1956) colocó “a buscar” al transferir de género a *A. kermesina*, y Ravenna (1970) señaló áreas geográficas más pequeñas que las consideradas actualmente.

Traub, por su parte, conocía las especies cultivadas, comercializadas y naturalizadas en Norteamérica, y realizó cruzamientos de *Z. bifida* con otras especies en ese momento incluidas en *Rhodophiala*, *Habranthus* y *Zephyranthes* (Traub, 1953a, 1956b). A partir de estos resultados, restauró el género *Rhodophiala* y mencionó su afinidad con los géneros *Habranthus* y *Zephyranthes*, no así con *Amaryllis*, lo cual luego fue corroborado por análisis moleculares (Meerow *et al.*, 1999; Meerow, 2010).

De esta forma, el contexto histórico en el que fueron descritas las diferentes entidades taxonómicas, que incluye desconocimiento de poblaciones, herbarios, trabajos taxonómicos, así como la descripción de nuevas especies sobre la base de un único ejemplar, y las transferencias de género y cambios de rango a partir únicamente de diagnosis; permiten explicar la intrincada historia taxonómica y nomenclatural de *Zephyranthes bifida* a lo largo de casi doscientos años desde su descripción original. Se suman también las dificultades propias de las monocotiledóneas bulbosas, que son difíciles de coleccionar y procesar como especímenes de herbario, debido a la presencia de bulbos, la fragilidad de las hojas e inflorescencias, y porque carecen de todas las estructuras en el momento de la recolección o porque durante el secado se pierden muchas características de valor sistemático (Arroyo-Leuenberger & Leuenberger, 2009; Pandey *et al.*, 2016; Sassone & Arroyo-Leuenberger, 2018).

Es necesario continuar con estudios exhaustivos de poblaciones de *Z. bifida* en todo su rango de distribución, para dilucidar si estamos en presencia de una especie polimórfica o de un complejo de especies, tal como sugieren García *et al.* (2019).

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores contribuyeron en el análisis e interpretación de los datos, así como en la redacción del manuscrito. JMG confeccionó las figuras y tablas.

AGRADECIMIENTOS

A Daniela Tirinato (Biblioteca UNICEN-Sede Azul), Agostina Sassone (IPK Gatersleben) y a la Biblioteca del Instituto de Botánica Darwinion por facilitar algunas de las obras consultadas. También a M. Cecilia Acosta, Vilma T. Manfreda, M. Luciana Alcaraz, Marcelo L. Gandini y Marcos R. Pavón (Facultad de Agronomía, UNICEN) por su colaboración en los viajes de estudio, aporte de material herborizado y fotografías. A Rosa Rankin y Werner Greuter por ayudarnos en dilemas nomenclaturales.

DATOS PRIMARIOS DE INVESTIGACIÓN

El material suplementario relacionado con este artículo puede encontrarse en: <https://rdu.unc.edu.ar/handle/11086/547429>

BIBLIOGRAFÍA

- ALZATE F., M. LESMES, N. CORTÉS, S. VARELA & E. OSORIO. 2019. Sinopsis de la familia Amaryllidaceae en Colombia. *Biota Colomb.* 20: 2-20. <https://doi.org/10.21068/c2019.v20n01a01>
- ANTON A. M. & F. O. ZULOAGA (dir.). 2023a. Flora Argentina. Instituto de Botánica Darwinion [online]. Disponible en: <http://buscador.floraargentina.edu.ar/> [Acceso: 16 enero 2023].
- ANTON A. M. & F. O. ZULOAGA (dir.). 2023b. Flora del Cono Sur. Instituto de Botánica Darwinion [online]. Disponible en: <http://conosur.floraargentina.edu.ar/> [Acceso: 16 enero 2023].
- APG (Angiosperm Phylogeny Group). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181: 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

- ARROYO, S. 1990. *Habranthus* (Amaryllidaceae) en Argentina y Uruguay. *Parodiana* 6: 11-30.
- ARROYO-LEUENBERGER, S. C. 1996. Amaryllidaceae. En: ZULOAGA, F. O. & O. MORRONE (eds.), *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina I*, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard., vol. 60, pp. 90-100. Missouri Botanical Garden, Saint Louis.
- ARROYO-LEUENBERGER, S. C. & J. H. DUTILH. 2008. Amaryllidaceae. En: ZULOAGA, F. O., O. MORRONE & M. J. BELGRANO (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur I*, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard., vol. 107, pp. 203-226. Missouri Botanical Garden, Saint Louis.
- ARROYO-LEUENBERGER, S. C. & B. E. LEUENBERGER. 1991. Notes on *Rhodophiala rhodolirion* (Amaryllidaceae) from the Andes of Mendoza, Argentina. *Herbertia* 47: 80-87.
- ARROYO-LEUENBERGER, S. C. & B. E. LEUENBERGER. 2009. Revision of *Zephyranthes andina* (Amaryllidaceae) including five new synonyms. *Willdenowia* 39: 145-159. <https://doi.org/10.3372/wi.39.39116>
- BAKER, J. 1878. An enumeration and classification of the species of *Hippeastrum*. *J. Bot.* 16: 79-85.
- BAKER, J. 1888. *Handbook of the Amaryllideae, including the Alstroemerieae and Agaveae*. George Bell & Sons, Londres.
- BHL (Biodiversity Heritage Library), [online]. Disponible en: <https://www.biodiversitylibrary.org/> [Acceso: 1 febrero 2023].
- BÜNEKER, H. M., K. P. SOARES, L. C. DE ASSIS & L. WITECK-NETO. 2018. Taxonomic novelties in Southern Brazilian Amaryllidaceae-III: *Hippeastrum multiflorum*, a new species from Rio Grande do Sul. *Balduinia* 64: 34-41.
- CABRERA, A. L. 1953. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME, Buenos Aires.
- CABRERA, A. L. & E. ZARDINI. 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME, Buenos Aires.
- CAMPOS-ROCHA, A., A. W. MEEROW, E. F. MENEZES LOPES, J. SEMIR, ... & J. H. A. DUTILH. 2019. New and reassessed species of *Griffinia* (Amaryllidaceae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Syst. Bot.* 44: 310-318. <https://doi.org/10.1600/036364419X15562052252199>
- CUBA-MELLY, N. & A. W. MEEROW. 2021. Proposal to conserve the name *Pancratium flavum* (*Stenomesson flavum*) against *P. croceum* (*S. croceum*, *Clinanthus croceus*) (Amaryllidaceae). *Taxon* 70: 1136-1137. <https://doi.org/10.1002/tax.12581>
- FABRIS, H. A. 1969. Amaryllidaceae. En: CABRERA, A. L. (ed.), *Flora de la Provincia de Buenos Aires*, pp. 520-538. Colección Científica INTA, Argentina.
- FLAGG, R. O., G. L. SMITH & A. J. GARCÍA-MENDOZA. 2018. *Zephyranthes pseudoconcolor* (Amaryllidaceae: Amaryllidoideae), a new species from Mexico, and clarification of *Z. concolor*. *Novon* 26: 290-297. <https://doi.org/10.3417/2018170>
- FLORA E FUNGA DO BRASIL. 2023. Jardim Botânico do Rio de Janeiro [online]. Disponible en: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> [Acceso: 6 marzo 2023].
- GARCÍA N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA, ... & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481-498. <https://doi.org/10.1002/tax.12062>
- GBIF. 2023. Global Biodiversity Information Facility [online]. Disponible en: <https://www.gbif.org> [Acceso: 20 enero 2023].
- GOYENETCHE, J. M., M. C. ACOSTA, A. B. SASSONE, S. C. ARROYO-LEUENBERGER, ... & V. T. MANFREDA. 2021. Variaciones morfológicas intraespecíficas de *Zephyranthes bifida* del centro de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: XXXVIII Jornadas Argentinas de Botánica. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56: 137.
- HERBERT, W. 1825. *Habranthus bifidus*. *Bot. Mag.* 52: tab. 2597.
- HERBERT, W. 1826. *Habranthus angustus*. *Bot. Mag.* 53: tab. 2639.
- HERBERT, W. 1837. *Amaryllidaceae: preceded by an attempt to arrange the monocotyledonous orders, and followed by a treatise on cross-bred vegetables, and supplement*. James Ridgway and Sons, Londres.
- HERBERT, W. 1844. *Habranthus nobilis*. *Edwards's Bot. Reg.* 30: 88.
- HERTER, W. 1943. Plantae uruguayenses novae vel criticae. *Revista Sudamer. Bot.* 7: 201.
- HERTER, W. 1956. Estudios Botánicos Regionales Uruguayos XXIV (Fl. Urug. VII-VIII). *Revista Sudamer. Bot.* 9: 226.
- HICKEN, C. 1910. *Chloris platensis* Argentina. *Ap. Hist. Nat* 2: 1-292.
- HOLMBERG, E. 1903. Amaryllidaceae platenses nonnullae. *Anales Mus. Nac. Buenos Aires* (ser. 3) 2: 77-80.








- HOLMBERG, E. 1905. Amarilidaceas argentinas indígenas y exóticas cultivadas. *Anales Mus. Nac. Buenos Aires* (ser. 3) 5: 75-192.
- HURRELL, J. A. & G. ROITMAN. 2009. *Rhodophiala*. En: HURRELL, J. A. (ed.), *Flora Rioplatense*, vol. 3, pp. 132-136. LOLA, Buenos Aires.
- IPNI. 2023. International Plant Names Index [online]. Disponible en: <http://www.ipni.org> [Acceso: 20 enero 2023].
- KUNTZE, C. E. O. 1898. Amaryllidaceae. *Revis. Gen. Pl.* 3: 309-311.
- LINDLEY, J. 1826. *Griffinia intermedia*. *Edwards's Bot. Reg.* 12: tab. 990.
- LINDLEY, J. 1828. *Amaryllis intermedia*. *Edwards's Bot. Reg.* 14: tab. 1148.
- LINDLEY, J. 1833. *Amaryllis kermesina*. *Edwards's Bot. Reg.* 19: tab. 1638
- MEEROW, A. W. 2010. Convergence or reticulation? Mosaic evolution in the canalized American Amaryllidaceae. En: SEBERG, O., G. PETERSEN, A. S. BARFOD & J. DAVIS (eds.), *Diversity, phylogeny and evolution in the monocotyledons*, pp. 145-168. Aarhus University Press, Aarhus.
- MEEROW, A. W., M. F. FAY, C. L. GUY, Q. B. LI, ... & M. W. CHASE. 1999. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid sequence data. *Amer. J. Bot.* 86: 1325-1345.
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 1998. Amaryllidaceae. En: KUBITZKI, K. (ed.), *Flowering Plants-Monocotyledons*, The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 3, pp. 83-110. Springer, Berlin, Alemania.
- MOORE, H. E. 1963. *Amaryllis* and *Hippeastrum*. *Baileya* 11: 15-16.
- PANDEY, A., K. PRADHEEP & R. GUPTA. 2016. Methodology for collecting and preparing herbarium specimen of *Allium*. *IJPGR* 29: 32-39.
- POWO. 2023. Plants of the World Online. Royal Botanic Gardens, Kew [online]. Disponible en <http://www.plantsoftheworldonline.org/> [Acceso: 23 enero 2023].
- RAVENNA, P. 1967. Contribuições ao estudo das Amaryllidaceae da América do Sul. *Sellowia* 19: 25-36.
- RAVENNA, P. 1970. *Rhodophiala* notes. The Amaryllis year book. *Pl. Life* 26: 86-93.
- RAVENNA, P. 2003a. Decisive proof on the validity of *Amaryllis* over *Hippeastrum* as mainly a South American genus including new species and new records of Amaryllidaceae from Argentina, Brazil and Paraguay. *Onira* 9: 9-22.
- RAVENNA, P. 2003b. Elucidation and systematics of the Chilean genera of Amaryllidaceae. *Bot. Australis* 2: 1-20.
- RIX, A. 2014. William Herbert (1778-1847) scientist and polymath, and his contributions to Curtis's Botanical Magazine. *Bot. Mag.* 31: 280-298.
- ROEMER, M. J. 1847. *Habranthus*. *Fam. Nat. Syn. Monogr.* 4: 95-102.
- SALISBURY, R. 1796. *Prodromus Stirpium in Horto ad Chapel Allerton vigentium*. Londres.
- SASSONE, A. B. & S. C. ARROYO-LEUENBERGER. 2018. Revisión taxonómica de las especies del género sudamericano *Tristagma* (Amaryllidaceae, Allioideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 103: 163-174. <https://doi.org/10.3417/2018069>
- SASSONE, A. B. & L. M. GIUSSANI. 2018. Reconstructing the phylogenetic history of the tribe Leucocoryneae (Allioideae): Reticulate evolution and diversification in South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 127: 437-448. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.034>
- SASSONE, A. B., L. M. GIUSSANI & S. ARROYO-LEUENBERGER. 2017. Lectotypification and correct author citation of *Ipheion uniflorum* (Amaryllidaceae), with a new synonym. *Ann. Bot. Fenn.* 54: 99-103. <https://doi.org/10.5735/085.054.0315>
- SASSONE, A. B., L. M. GIUSSANI & E. R. GUAGLIANONE. 2013. Multivariate studies of *Ipheion* (Amaryllidaceae, Allioideae) and related genera. *Pl. Syst. Evol.* 299: 1561-1575. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0819-5>
- SCHULTES, J. A. & J. H. SCHULTES. 1830. *Systema vegetabilium: secundum classes, ordines, genera, species. Cum characteribus, differentiis et synonymiis* 7(2). Sumtibus J.G. Cottae, Stuttgartiae. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.825>
- SEUBERT, M. 1847. Amaryllideae. En: MARTIUS, C. (ed.), *Flora Brasiliensis*, vol. 3, pp. 142-162. R. Oldenbourg Verlag, Múnich y Leipzig.
- SIMS, J. 1822. *Hippeastrum spathaceum* hybridum. Long spathed, hybrid Knight's-star-lily. *Bot. Mag.* 49: tab. 2315.
- SPRENGEL, C. 1827. *Systema vegetabilium* 4(2). Sumtibus Librariae Dieterichianae, Göttingae.
- STEUDEL, E. T. 1840. *Amaryllis*. *Nomencl. Bot.* 1: 70-74.
- STRYDOM, A. 2005. *Phylogenetic relationships in the family Amaryllidaceae*. Doctoral dissertation. University of the Free State, South Africa.

- THIERS, B., permanentemente actualizado. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium [online]. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Acceso: 1 febrero 2023].
- TRAUB, H. P. 1953a. Arabinic acid, a new non-precipitating ingredient in combined staining and mounting media. *Euclides* 13: 103-114, 149-160.
- TRAUB, H. P. 1953b. The genera *Rhodophiala* Presl, *Phycella* Lindl, and *Amaryllis* L *PI. Life* 9: 59-63.
- TRAUB, H. P. 1956a. The genera *Rhodophiala* Presl and *Phycella* Lindl.: key and synonymy. *PI. Life* 12: 67-76.
- TRAUB, H. P. 1956b. Small-Flowering Chilean and Argentinian Amaryllids. *Bull. Louisiana Soc. Hort. Res.* 1: 15-19.
- TRAUB, H. P. 1961. The *Amaryllis* year book. *PI. Life* 17: 1-176.
- TRAUB, H. P. & H. N. MOLDENKE 1949. *Amaryllidaceae: Tribe Amaryllaeae*. The American Plant Life Society, Stanford.
- TRAUB, H. P. & J. UPHOF. 1938. *Amaryllis. Herbertia* 5: 120-129.
- TROPICOS.ORG. 2023. Missouri Botanical Garden [online]. Disponible en: <https://tropicos.org> [Acceso: 1 febrero 2023].
- TURLAND, N. J., J. H. WIERSEMA, F. R. BARRIE, W. GREUTER, ... & G. F. SMITH. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)*. *Regnum Veg.* 159. Koeltz Botanical Books, Glashütten.
- WFO (World Flora Online). 2023. WFO Plant List. Snapshots of the taxonomy [online]. Disponible en: <https://wfoplantlist.org/plant-list> [Acceso: 20 enero 2023].



ACORDANDO DE UM SONO DE CEM ANOS: UMA NOVA ESPÉCIE DE *NOTHOSCORDUM* (AMARYLLIDACEAE, ALLIOIDEAE) DA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA

WOKEN UP FROM A HUNDRED-YEAR SLEEP: A NEW SPECIES OF *NOTHOSCORDUM* (AMARYLLIDACEAE, ALLIOIDEAE) FROM THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST

Antonio Campos-Rocha^{1*}, Agostina B. Sassone^{2,3}, Juan D. Urdampilleta⁴, Vinicius G. De Zorzi⁵, Mateus Queiroz⁵, Ricardo M. Goffi⁶ & Julie H. A. Dutilh⁷


1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil
2. Darwinion Institute of Botany (IBODA, CONICET-ANCEFN), San Isidro, Buenos Aires, Argentina
3. Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Gatersleben, Germany
4. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)-Universidad Nacional de Córdoba (UNC), Córdoba, Argentina
5. OSCIP SIMBIOSE, Atibaia, São Paulo, Brasil
6. Pesquisador independente, Valinhos, São Paulo, Brasil
7. Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil

*camposrocha@hotmail.com

Citar este artículo

CAMPOS-ROCHA, A., A. B. SASSONE, J. D. URDAMPILLETA, V. G. DE ZORZI, M. QUEIROZ, R. M. GOFFI & J. H. A. DUTILH. 2023. Acordando de um sono de cem anos: uma nova espécie de *Nothoscordum* (Amaryllidaceae, Alliioideae) da Floresta Atlântica brasileira. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 439-460.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40225>

Recibido: 28 Feb 2023
Aceptado: 11 Jul 2023
Publicado en línea: 30 Ago 2023
Publicado impreso: 30 Sep 2023
Editor: Nicolás García Berguecio 

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: Serra do Itapetinga houses one of the most important remnants of Atlantic Forest in the macrometropolis of São Paulo, the most populous region of Brazil. In the context of monographic works on Brazilian *Nothoscordum* species, a new species with current distribution restricted to Serra do Itapetinga was identified, and is described and illustrated here.

M&M: Recognition of the new species is based on morphological, molecular and cytological data. Descriptions and morphological comparisons were obtained from examination of herbarium collections or living plants. Based on nuclear (ITS) and plastid (*ndhF* and *matK*) DNA markers, a molecular phylogeny including the described species is presented. Its conservation status was assessed using the IUCN Red List Categories and Criteria.

Results: *Nothoscordum itapetinga* bears free staminal filaments, a typical morphological character of sect. *Nothoscordum*. Its placement in sect. *Nothoscordum* is also supported by molecular data and base chromosome number. We provide its chromosome count along with karyotype formula and DNA content. Comments on its distribution, habitat and conservation are furnished.

Conclusions: With the data available the new species is considered Critically Endangered (CR). The localities of occurrence suffered decades of impacts resulting from intensive and uncontrolled use, in addition to human-induced fires, which modified the vegetation structure and floristic composition. Urgent measures are required to ensure the survival of the remaining populations of *N. itapetinga*.

KEY WORDS

Conservation, cytogenetics, Leucocoryneae, molecular phylogeny, rocky outcrops, Serra do Itapetinga, threatened species.

RESUMO

Introdução e objetivos: A Serra do Itapetinga abriga um dos mais importantes remanescentes de Floresta Atlântica da Macrometrópole Paulista, a região mais populosa do Brasil. No contexto do tratamento monográfico de *Nothoscordum* para o país, uma nova espécie com distribuição atual restrita à Serra do Itapetinga foi identificada e é aqui descrita e ilustrada.

M&M: O reconhecimento da nova espécie está baseado tanto em dados morfológicos como moleculares e citogenéticos. As descrições e comparações morfológicas foram feitas a partir da análise de materiais vivos ou depositados nas coleções dos herbários consultados. Com base em marcadores nuclear (ITS) e plastidiais (*ndhF* e *matK*) uma filogenia molecular incluindo a espécie descrita é apresentada. O seu estado de conservação foi avaliado de acordo com diretrizes e critérios da IUCN.

Resultados: *Nothoscordum itapetinga* apresenta filamentos estaminais livres, uma característica típica da seção *Nothoscordum*. Seu posicionamento nesta seção também é suportado por dados moleculares e número cromossômico básico. São fornecidos seu número cromossômico, fórmula cariotípica e conteúdo total de DNA. Comentários sobre sua distribuição, hábitat e conservação são apresentados.

Conclusões: Com base nos dados disponíveis, a nova espécie é considerada Criticamente em Perigo de extinção. As localidades de ocorrência sofreram décadas de impactos do uso intensivo e não ordenado, além de incêndios florestais, e que alteraram parte de sua estrutura e composição florística. Ações urgentes são consideradas fundamentais para garantir a sobrevivência das populações remanescentes de *N. itapetinga*.

PALAVRAS-CHAVE

Afloramentos rochosos, citogenética, conservação, espécies ameaçadas, filogenia molecular, Leucocoryneae, Serra do Itapetinga.

INTRODUÇÃO

A luta pela conservação da Serra do Itapetinga é uma das mais emblemáticas da história do movimento ambientalista no Brasil (Scifoni, 2018, 2020). No início dos anos 1980, ainda sob a ditadura militar no país, diante das crescentes denúncias de extração de granito e da autorização de loteamento nas proximidades do seu cume, o afloramento da Pedra Grande, articulou-se um grande movimento popular em sua defesa e de sua biodiversidade (Ab'Saber, 2005; Choma & Costa, 2009). Em 1983, como resultado dessa mobilização, a Serra do Itapetinga seria tombada pelo Conselho de Defesa do Patrimônio Histórico Arqueológico, Artístico e Turístico (Condephaat), em um processo considerado pioneiro no tombamento de áreas naturais no Brasil (Crispim, 2018; Scifoni, 2020). Nos anos seguintes, várias outras categorias de áreas especialmente protegidas seriam criadas na região, envolvendo diferentes níveis da administração pública, além de reservas privadas de preservação (Zorzi, 2016; São Paulo, 2018a). No entanto, somente em 2010, através do programa Biotafapesp e a consolidação dos estudos sobre biodiversidade e conectividade no estado de São Paulo (destacadamente Rodrigues *et al.*, 2008), seriam estabelecidas duas unidades de conservação de proteção integral na Serra do Itapetinga, o Parque Estadual de Itapetinga (PEI) e o Monumento Natural Estadual da Pedra Grande (Mona Pedra Grande), integrando o chamado Contínuo Cantareira, que ainda abrange outras duas unidades de conservação localizadas na Serra de Itaberaba e na Serra da Cantareira (São Paulo, 2010). Além de ser considerada como uma área prioritária para o estabelecimento de corredores ecológicos na Floresta Atlântica, a Serra do Itapetinga é também apontada como região de importante contribuição para o abastecimento de água de milhões de pessoas residentes nas bacias hidrográficas dos rios Piracicaba, Capivari e Jundiá (PCJ) e Alto Tietê, as quais incluem parte da Macrometrópole Paulista, a mais populosa da América Latina (São Paulo, 2018a).

Nothoscordum Kunth pertence à subfamília Allioideae (Amaryllidaceae), a mesma de plantas de grande interesse econômico, como o alho, a cebola e muitas espécies ornamentais

(Rahn, 1998). O gênero está incluído na tribo Leucocoryneae, que apresenta distribuição restrita à América do Sul, com exceção de *Nothoscordum bivalve* (L.) Britton a atingir a América do Norte (Sassone & Giussani, 2018). *Nothoscordum* encontra-se dividido em duas seções com importantes diferenças morfológicas, citológicas e moleculares: *Inodorum* e *Nothoscordum* (Guaglianone, 1972; Sassone & Blattner, 2020). A seção *Inodorum* possui caracteres mais estáveis e que facilitam o seu reconhecimento; suas espécies são caracterizadas por apresentar filamentos estaminais fundidos na base, inflorescências sempre multifloras, perigônio branco e número cromossômico básico $x = 5$ (A. Sassone *et al.*, obs. próp.). A seção *Nothoscordum* reúne maior diversidade tanto morfológica como genética; compreende plantas glabras ou com tricomas, folhas estreitas e não liguladas, inflorescências unifloras (anteriormente tratadas como pertencentes à *Beauverdia* Herter), bi- ou plurifloras, perigônio branco, amarelo e creme. A maioria das espécies possui flores com filetes livres (Sassone & Blattner, 2020), embora algumas espécies unifloras apresentem filetes fundidos (Sassone *et al.*, 2014). A citologia da seção *Nothoscordum* é também bastante complexa; acredita-se que o número cromossômico básico para as espécies incluídas nesta seção seja $x = 4$ e $x = 5$. A circunscrição das espécies de *Nothoscordum* é bastante dificultada pelo reduzido número de caracteres morfológicos diagnósticos, polimorfismos intraespecíficos e hibridizações interespecíficas, além de fenômenos de evolução convergente (Guerra, 2008; Souza *et al.*, 2016; Sassone & Giussani, 2018). Foram propostos como centro de diversidade do gênero o Uruguai e a região mesopotâmica da Argentina (Guaglianone, 1972). Para o Brasil, são atualmente reconhecidas 34 espécies de *Nothoscordum*, em sua grande maioria restritas à região Sul do país (Sassone *et al.*, 2023). Somente três espécies são mencionadas para o estado de São Paulo, das quais duas são consideradas invasoras cosmopolitas, provavelmente naturalizadas na região (Sassone *et al.*, 2023). Estudos em andamento com o gênero sugerem que a diversidade de *Nothoscordum* no Brasil seja ainda bastante subestimada.

Neste artigo descrevemos uma nova espécie de *Nothoscordum* cuja distribuição conhecida

encontra-se restrita à Serra do Itapetinga, onde foi coletada pela primeira vez há mais de cem anos. Além de comparações com as espécies morfológicamente similares, comentários sobre sua distribuição, hábitat e ecologia são fornecidos. Apresentamos um mapa de distribuição geográfica, ilustrações detalhadas e fotografias *in situ* da nova espécie. Com base em sequências de DNA, avaliamos o seu posicionamento filogenético dentro do gênero *Nothoscordum*. Propomos uma avaliação provisória do seu estado de conservação, além de examinar em detalhes as principais ameaças aos seus acessos remanescentes e sugerir medidas para a sua conservação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Estudos morfológicos e taxonômicos

Este artigo está baseado na revisão da literatura e análise das coleções dos herbários com as coleções mais representativas para as Amaryllidaceae sul-americanas (B, BA, BAA, BAB, BAF, BM, BR, CORD, ESA, HAL, HUH, LP, MBM, P, RB, SI, SP, SPF, SPSF, UEC e US, acrônimos de acordo com Thiers, atualizado permanentemente). Adicionalmente, atividades de coleta e observação de espécies de *Nothoscordum* foram realizadas em diferentes regiões do Brasil ao longo das últimas duas décadas. Na Serra do Itapetinga, atividades de campo foram realizadas desde o início da década de 1980, no contexto do desenvolvimento da dissertação de mestrado e tese de doutorado de JHAD (Dutilh, 1987, 1996, respectivamente) e como parte da dissertação de mestrado de VGZ (Zorzi, 2016). O último autor mapeou e levantou a vegetação de dez afloramentos rochosos situados a partir de 950 m de altitude e com área superior a um hectare na Serra da Itapetinga (Zorzi, 2016). A terminologia utilizada para as descrições morfológicas segue o proposto por Radford (1974), com algumas adaptações, enquanto os caracteres diagnósticos para distinguir a nova espécie estão de acordo com Sassone *et al.* (2023). Para os espécimes citados cujo coletor não possui número próprio de coleta, identificados pela utilização da abreviatura “s.n.” (sem número), fornecemos o número de registro do herbário depositário após o seu acrônimo. A avaliação

provisória do estado de conservação da nova espécie está de acordo com os critérios da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, 2012, 2022). Os cálculos da Extensão de Ocorrência (EOO) e Área de Ocupação (AOO) foram feitos utilizando a ferramenta GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011) com base na célula padrão de 2 x 2 km recomendada pela IUCN. O mapa de distribuição foi elaborado utilizando o software ArcGIS Pro 3.0.3, um produto da Environmental Systems Research Institute (Esri, Redlands, Califórnia). Foi obtido um ponto de ocorrência para cada ilha de vegetação onde *N. itapetinga* foi observado no afloramento da Pedra Grande ou indivíduo isolado em fresta. As coordenadas geográficas (latitude/longitude) foram coletadas com aparelho localizador geográfico Garmin GPSMAP 64x nos dias 17 de novembro 2022 e 23 de junho de 2023, e disponibilizadas como material suplementar por meio de planilha eletrônica em formato “xlsx” (Tabela S1).

Estudos moleculares filogenéticos

O DNA genômico foi extraído de dois exemplares da nova espécie e outras espécies do gênero *Nothoscordum* utilizando o protocolo CTAB (Doyle & Doyle, 1987) com modificações descritas em Giussani *et al.* (2001). Com base na resolução obtida por estudos anteriores e em sequências disponíveis, amplificamos o espaçador interno transcrito do DNA ribossomal nuclear (ITS) e os genes plastidiais, *matK* e *ndhF*, que juntos formaram nossa matriz de DNA de cloroplasto (cpDNA). A amplificação dos fragmentos seguiu os protocolos descritos em Sassone & Giussani (2018). O sequenciamento foi realizado por Macrogen (Coréia do Sul). Foram geradas seis sequências da nova espécie; as demais sequências foram geradas em estudos anteriores (Souza *et al.*, 2016; Pellicer *et al.*, 2017; Sassone & Giussani, 2018) e obtidas do GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>, Tabela S2). Foram incluídos representantes das tribos Gilliesieae e Leucocoryneae como grupos externos.

A edição e montagem das sequências, e a visualização das árvores filogenéticas foram realizadas no programa Geneious Prime® 2022 v.2.2. O alinhamento das sequências foi realizado com MAFFT v. 7.490 (Katoh & Standley, 2013),

implementado no Geneious Prime® utilizando as opções: “auto” e a penalidade de *gap* de 1.5. Foram realizadas análises de inferência Bayesiana para ambos os conjuntos de dados com o programa MrBayes v.3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). O modelo de substituição de nucleotídeos mais adequado foi selecionado como GTR+I+ Γ para ITS e GTR+ Γ para *matK* e *ndhF*, de acordo com Sassone & Giussani (2018). Duas corridas independentes foram realizadas para garantir que as análises correspondessem ao conjunto ideal de árvores. Cada análise implementou quatro cadeias simultâneas com 1×10^{10} de gerações. As árvores foram amostradas a cada 100 gerações. A convergência de toda as buscas de saída foi verificada com o programa Tracer v.1.71 (Rambaut *et al.*, 2018) e foram descartados os primeiros 25% das árvores como *burn-in*. As matrizes alinhadas foram depositadas no Figshare com o doi: <http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.23309675>.

Estudos citogenéticos

Para a elaboração das lâminas com preparações cromossômicas utilizou-se meristemas radiculares pré-tratados com 8-hidroxiquinoleína 2 mM durante 4-6 horas a 14 °C e fixados em etanol/ácido acético (3:1, v:v), provenientes de raízes de 8-10 bulbos coletados em 2010. Para analisar o número e estrutura cromossômica foi utilizada a técnica de HCl/Giemsa (Guerra, 1983). As raízes foram hidrolisadas com HCL 1N durante 10 minutos a 60 °C e esmagadas em ácido acético 45%. As lâminas foram congeladas em nitrogênio líquido para remoção das lamínulas, secas ao ar e coradas com Giemsa 2%. O número e distribuição de sítios de rDNA 18-5.8-26S foram obtidos a partir da técnica FISH descrita por Schwarzacher & Heslop-Harrison (2000), com pequenas modificações (utilizando 15 μ L por preparado de uma mistura de hibridização composta por 2x SSC, 50% de formamida, 20% de dextran sulfato, 0,1% de SDS, 4-6 ng/ μ L de sonda). Um conjunto de raízes previamente pré-tratadas e fixadas foram digeridas com Pectinex (Novozimes) e esmagadas em ácido acético 45%. Sequências de rDNA pTa71 (Gerlach & Bedbrook, 1979) marcadas com Biotina (Bionick, Invitrogen) foram utilizadas como sonda. Sinais de hibridação foram detectados utilizando Avidina-FITC (Sigma) e as lâminas montadas com Vectashield-DAPI (Vector

Labs). As observações cromossômicas foram feitas com microscópio Olympus BX61 equipado com sistema digital de captura de imagem com câmera monocromática e software Cytovision (Leica Biosystems). Os cromossomos de 10 metáfases com condensação cromossômica adequada foram analisados utilizando MicroMeasure v3.3 (Reeves, 2001) e classificados segundo Guerra (Guerra, 1988). O conteúdo de DNA foi estimado por citometria de fluxo usando folhas frescas de dois espécimes da nova espécie, seguindo o protocolo descrito em Sassone *et al.* (2018). O padrão utilizado foi o *Ipheion uniflorum* (Graham) Raf. (2C = 19.3 pg, Zonneveld *et al.*, 2005) analisado utilizando um citômetro de fluxo Partec PA II (Sysmex Partec GmbH, Münster, Alemanha) localizado no Instituto Floriculture (INTA Castelar, Buenos Aires, Argentina).

RESULTADOS

Tratamento taxonômico

Nothoscordum itapetinga Campos-Rocha & Sassone, *sp. nov.* TIPO: BRASIL. São Paulo, Atibaia, Serra do Itapetinga, Grota Funda, em ilhas de solo sobre afloramento rochoso, 23°10'57.7"S, 46°31'16,4"W, 1290 m, 5-VII-2016, A. Campos-Rocha *et al.* 1594 (*Holotypus*: UEC; *isotypi*: RB, SPF). Figs. 1; 2.

Diagnosis: *Nothoscordum itapetinga* can be considered morphologically similar to *N. aparadense* Ravenna, a species described from high-altitude damp lawns of Aparados da Serra, in Southern Brazil. They can be distinguished by scape length and leaf thickness (scape of similar length to or longer than the leaves, which are not thickened in *N. itapetinga* vs. scape shorter than the leaves, which are thickened in *N. aparadense*), in addition to individual plant size, usually taller in *N. itapetinga*.

Furthermore, *N. itapetinga* is a species that occurs in vegetation islands on granite outcrops of Southeastern Brazil, possibly endemic to Serra do Itapetinga whereas *N. aparadense* grows in damp lawns on the top of Aparados da Serra (São Joaquim, Santa Catarina; Ravenna, 2001).

Plantas com até cerca de 40 cm de altura. Bulbo subgloboso, simples, subterrâneo, 1,8-2,2



Fig. 1. *Nothoscordum itapetinga*. **A:** Hábito. **B:** Detalhe da inflorescência. **C:** Flor, vista superior. **D:** Flor aberta exibindo os filamentos estaminais. **E:** Gineceu. **F:** Estigma. **G:** Gineceu com cortes do ovário em secções longitudinal e transversal. **H:** Frutos. **I:** Sementes. Ilustração: Klei Souza (Campos-Rocha *et al.* 1594, UEC).

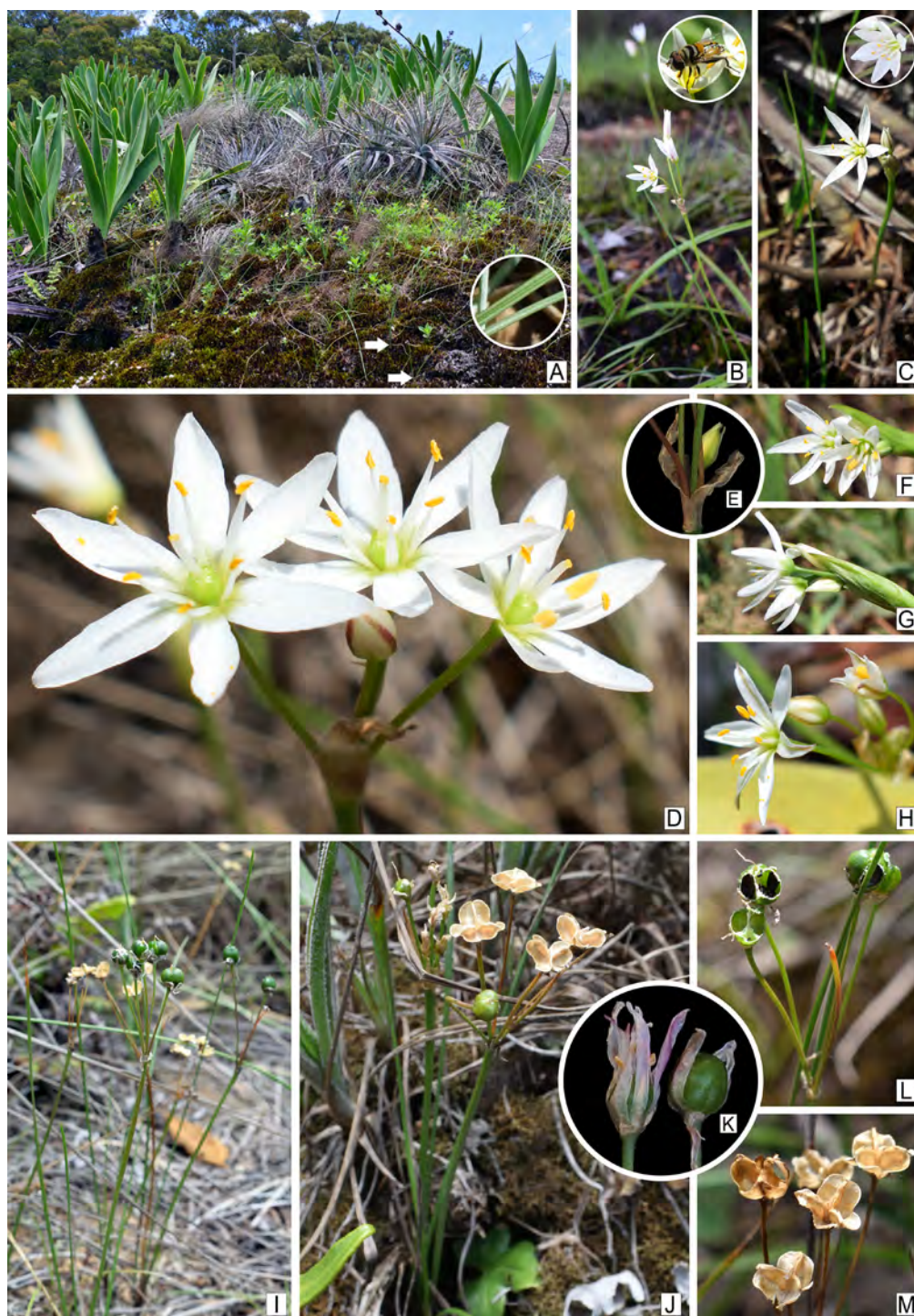


Fig. 2. *Nothoscordum itapetinga*. **A:** Ilha de vegetação com indivíduos de *N. itapetinga*, setas indicam indivíduos no primeiro plano. **B-C:** Indivíduos em flor (B-detahle; mosca visitando flores). **D, F-H:** Detahle da inflorescência. **E:** Detahle das brácteas espatáceas. **I-J:** Indivíduos em diferentes fases de frutificação. **K:** Frutos imaturos. **L-M:** Detahle da infrutescência. Fotos: A. Campos-Rocha (B-detahle: J. Dutilh).

cm compr., 0,8-1,2 cm diam., sem odor aliáceo. Colo do bulbo com até 4,5 cm compr. Folhas 1-5 contemporâneas, sem lígulas, glabras, ligeiramente canaliculadas na face adaxial, 9-38,5 cm × 1-2 mm. Escapo geralmente mais longo ou com comprimento similar ao das folhas, com até 40 cm comprimento. Inflorescência 3-9 flora. Pedicelos 1,3-3,8 cm compr., geralmente dispostos em alturas distintas. Brácteas espatáceas fundidas na base 0,15-0,4 cm, 0,9-1,2 cm compr. Flores alvas, infundibuliformes, tépalas lanceoladas, eventualmente estreitamente elípticas, fundidas na base ca. 0,5-1 mm, 6-7 × 1,5-2,5 mm. Estames livres, com filamentos fundidos às tépalas na base, levemente subulados, geralmente em uma série, em algumas flores em duas séries, 2-4,5 × 1 mm, anteras 2 × 1 mm. Estilete igual a levemente mais alto que os estames, até 3,5-3,7 mm compr., estigma capitado. Ovário oblongo 1 × 2 mm diam., óvulos 2-4 por lóculo.

Distribuição e hábitat: Os acessos remanescentes conhecidos de *Nothoscordum itapetinga* estão restritos a quatro afloramentos graníticos localizados na Serra do Itapetinga, situada na mesorregião Macrometropolitana de São Paulo, entre a Serra da Cantareira e o limite oeste da Mantiqueira (Fig. 3). Com cotas altitudinais variando de aproximadamente 750 a 1.450 m, a Serra do Itapetinga abrange uma área de cerca de 20 mil hectares, distribuídos entre quatro municípios, em sua maior parte situados nos municípios de Atibaia e Bom Jesus dos Perdões (Zorzi, 2016). O principal acesso remanescente encontra-se no afloramento da Pedra Grande, localizado na porção norte da Serra do Itapetinga e o seu ponto mais alto (São Paulo, 2018b). Com mais de 37 hectares, o afloramento da Pedra Grande é também o maior de toda a Serra do Itapetinga, assim como considerado o mais rico em termos de diversidade e ocorrência de espécies restritas ou de baixa frequência (Zorzi, 2016). O afloramento da Pedra Grande possui próximo de metade de sua área ocupada por campos rupestres, como são denominadas as formações de vegetação campestre sobre ilhas de solo isoladas por matriz de rocha (Zorzi, 2016). Neste local, *N. itapetinga* foi observado em ilhas de vegetação entre aproximadamente 1.300 a 1.370 m de altitude, nas faces norte, noroeste, nordeste, leste, oeste e sul do afloramento. Pontos de ocorrência da espécie no afloramento da Pedra

Grande, tanto como ilha de vegetação ou indivíduo isolado em fresta, foram coletados e podem ser acessados como material suplementar (Tabela S1). Recentemente, em levantamento florístico realizado em 60 ilhas de vegetação localizadas em distintas orientações no afloramento da Pedra Grande, Queiroz *et al.* (in prep.) haviam registrado a presença de *N. itapetinga* em quinze ilhas, com área variando de 1 a 28 m², declividade de 5° a 30°, e profundidade no centro de 8 a 24 cm. A primeira coleta da espécie neste local, contudo, data de outubro de 1910 e foi feita pelo botânico Carlos Duarte, que coletou ativamente naquele período em Atibaia e região. O plano de manejo do Mona Pedra Grande (São Paulo, 2018b) menciona a ocorrência de duas espécies de *Nothoscordum* em sua área, possivelmente em referência também a provável presença de *N. gracile* (Aiton) Stearn em áreas antropizadas da região.

Nothoscordum itapetinga seria coletado novamente na Serra do Itapetinga somente ao final dos anos 1980, em um afloramento conhecido como Três Marias, situado cerca de 1,5 km a sudeste da Pedra Grande, na divisa entre o então denominado Parque Natural Municipal da Grota Funda de Atibaia e o Sítio Pacaembu. Localizado a cerca de 1.300 m de altitude, o afloramento Três Marias possui uma área total de 3.600 m² com orientação sul, sendo cerca de 2.150 m² cobertos por campos rupestres (Zorzi, 2016). Posteriormente, a espécie seria também observada no afloramento do Lajeado da Grota Funda, situado próximo à entrada principal do parque e à sudoeste da Pedra Grande, a cerca de 1.100 m de altitude, onde não foi encontrada em visitas recentes. Este afloramento apresenta uma área total de 7.500 m² com orientação noroeste, dos quais 1.520 m² com campo rupestre (Zorzi, 2016). Um acesso em afloramento rochoso localizado no município de Bom Jesus dos Perdões seria registrado por VGZ no contexto das atividades de campo de sua dissertação (Zorzi, 2016). O afloramento, denominado como Pedra das Estrelas, encontra-se entre cerca de 1.100 a 1.200 m de altitude e possui 40.390 m² de área com orientações norte e nordeste, sendo aproximadamente 13.000 m² com campo rupestre (Zorzi, 2016). Mais recentemente, alguns indivíduos de *N. itapetinga* foram fotografados em afloramento rochoso localmente conhecido como Pedra da Águia, situado na porção sul da Serra do Itapetinga, próximo aos limites da expansão



Fig. 3. Localização e distribuição de *N. itapetinga* na Serra do Itapetinga. **A:** Pontos remanescentes de ocorrência de *N. itapetinga*. **B:** Serra do Itapetinga e afloramentos rochosos com registros de *N. itapetinga*. **C-D:** Afloramento da Pedra Grande, visão panorâmica. **E:** Afloramento da Pedra das Estrelas, visão panorâmica. **F:** Afloramento Lajeado da Grota Funda, visão panorâmica. **G:** Ilha de vegetação no Lajeado da Grota Funda. **H-K:** Ilhas de vegetação no afloramento da Pedra Grande. Abreviações= A: Pedra da Água; E: Pedra das Estrelas; G: Grota Funda; P: Pedra Grande; T: Três Marias. Fotos C: D. Carvalho. D: Acervo SIMBiOSE. E: V. Zorzi. F-K: A. Campos-Rocha.

urbana do município de Atibaia. Localizado entre condomínio residencial e a Reserva Ecológica do Vuna, uma área particular de preservação, este afloramento possui mais de 65.000 m² de área orientada a noroeste, com altitude variando de aproximadamente 1.100 a 1.250 m. Ainda não existem registros conhecidos em herbário para os acessos da Pedra das Estrelas e Pedra da Águia. Estudos de genética de população seriam necessários para afirmar se os acessos remanescentes representam populações ou subpopulações distintas de *N. itapetinga*.

Nothoscordum itapetinga é uma espécie rupícola e heliófila, que ocorre em ilhas de vegetação sobre solos rasos e cercadas por matriz rochosa. Foram observados indivíduos isolados ou formando pequenos agrupamentos na borda das ilhas de vegetação, usualmente nas zonas de formação campestre, algumas vezes em ou associados a locais que funcionam como microcanais de drenagem. No afloramento da Pedra Grande, entre as espécies mais frequentes nas ilhas de vegetação onde *N. itapetinga* foi encontrado estão muitas monocotiledôneas como gramíneas (e.g., *Axonopus* sp., *Imperata brasiliensis* Trin., *Trichantheicum cyanescens* (Nees ex Trin.) Zuloaga & Morrone, *Sporobolus indicus* (L.) R. Br.), bromélias (e.g., *Aechmea distichantha* Lem., *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer, *Pitcairnia flammea* Lindl. var. *floccosa* L. B. Sm., *Tillandsia streptocarpa* Baker) e orquídeas (e.g., *Bifrenaria harrissoniae* (Hook.) Rchb. f., *Bulbophyllum exaltatum* Lindl., *Epidendrum secundum* Jacq., *Gomesa ramosa* (Lindl.) M. W. Chase & N. H. Williams, *Maxillaria picta* Hook., *Prescottia stachyodes* (Sw.) Lindl.), além de *Hippeastrum morelianum* Lem. (Amaryllidaceae), *Alstroemeria plantaginea* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Alstroemeriaceae), *Anthurium crassipes* Engl. (Araceae) e *Rhynchospora* sp. (Cyperaceae). Monilófitas como *Doryopteris* sp. (Pteridaceae) e *Anemia villosa* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Anemiaceae) podem ser frequentes, enquanto licófitas como *Phlegmariurus* sp. (Lycopodiaceae) são ocasionais. Podem ser observados também muitos arbustos e subarbustos como *Cuphea ingrata* Cham. & Schldtl. e *C. glutinosa* Cham. & Schldtl. (Lythraceae), *Pleroma* spp. (Melastomataceae), *Stevia* spp. e *Vernonanthura* spp. (Asteraceae); mais eventualmente, *Chamaecrista desvauxii* (Collad.) Killip (Fabaceae), *Mandevilla tenuifolia*

(J. C. Mikan) Woodson, *Oxypetalum tomentosum* Wight ex Hook. & Arn. (Apocynaceae) e *Rhipsalis dissimilis* (G. Lindb.) K. Schum. (Cactaceae). Em muitas ilhas de vegetação, espécies exóticas invasoras são particularmente abundantes, sobretudo gramíneas, como o capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) e a braquiária (*Urochloa* sp.). *Nothoscordum itapetinga* também foi observado nas áreas de campo permanentemente úmidos da Pedra Grande, associados à presença de nascentes e apontados por Zorzi (2016) como o microhabitat mais raro dos afloramentos rochosos da Serra do Itapetinga. Esses ambientes abrigam uma flora bastante singular, com um grande número de espécies localmente raras, com destaque para *Epidendrum dendrobioides* Thunb. (Orchidaceae) e *Xyris* spp. (Xyridaceae). *Nothoscordum itapetinga* pode ser ocasionalmente encontrado na borda de ilhas de vegetação maiores e sobre solos de maior profundidade, que permitem o estabelecimento de arvoretas e pequenas árvores, como *Clusia criuva* Cambess. (Clusiaceae), *Vitex polygama* Cham. (Lamiaceae) e *Alchornea* sp. (Euphorbiaceae), e diferentes espécies de mirtáceas, muitas vezes arbustivas (*Eugenia* spp., *Myrcia* spp. e *Myrciaria* spp.). A nova espécie também foi observada na vegetação de transição entre o afloramento rochoso e a matriz florestal em seu entorno. Os agrupamentos mais densos de indivíduos encontram-se usualmente em locais de declividade menos acentuada e que permite maior retenção de água, onde *N. itapetinga* está comumente associado a briófitas (destacadamente *Sphagnum* sp. (Sphagnaceae) e *Campylopus savannarum* (Müll. Hal.) Mitt. (Dicranaceae), além de monocotiledôneas como *Tripogon spicatus* (Nees) Ekman (Poaceae) e *Hypoxis decumbens* L. (Hypoxidaceae). Indivíduos isolados de *N. itapetinga* foram ocasionalmente encontrados em frestas na matriz rochosa com pequeno acúmulo de solo.

Nothoscordum itapetinga é a sexta espécie de Amaryllidaceae encontrada na Serra do Itapetinga; também são encontradas cinco espécies do gênero *Hippeastrum* Herb., três delas sobre ou no entorno dos afloramentos: *H. morelianum*, *H. psittacinum* Herb. e *H. glaucescens* (Mart.) Herb. Nas áreas florestadas mais altas e úmidas também foi encontrado *H. aulicum* (Ker Gawl.) Herb. e nas áreas de mata um pouco mais secas *H. striatum* (Lam.) Moore.

A Serra do Itapetinga está inserida em uma região do estado de São Paulo caracterizada predominantemente como Floresta Ombrófila Densa (IBGE, 2012). Os afloramentos rochosos com registros de *N. itapetinga* estão situados entre remanescentes de Floresta Ombrófila Densa Montana (IBGE, 2012), denominada de floresta semidecídua de altitude em estudos locais (Meira Neto *et al.*, 1989; Grombone *et al.*, 1990); em estágio secundário inicial no entorno do afloramento da Pedra Grande, onde existem áreas de plantio de *Eucalyptus* sp. e *Pinus* sp. abandonadas (Zorzi, 2016), condição semelhante a reportada para a Reserva Ecológica do Vuna (Guaraldo, 2009); e avançado de regeneração no Parque da Grota Funda (Grombone *et al.*, 1990; Zorzi, 2016). O clima regional é classificado como Clima Tropical alternadamente seco e úmido, controlado pela massa Tropical Atlântica (São Paulo, 2018a). A temperatura média anual é de 20,7 °C, sendo fevereiro o mês mais quente (23,8 °C) e julho o mais frio (17,2 °C); a precipitação média anual é de 1.525 mm, com o trimestre mais chuvoso entre os meses de dezembro e fevereiro, e a deficiência hídrica atingindo o seu máximo no mês de agosto (São Paulo 2018a). Os locais de maior altitude encontram-se sujeitos a frequentes eventos de chuvas e neblinas orográficas.

Fenologia: *Nothoscordum itapetinga* pode ser observado em flor ao longo de todo o ano, com períodos de maior intensidade possivelmente relacionados a variações nas condições microclimáticas locais. Na Pedra Grande, foram observadas diferenças fenológicas sutis entre indivíduos situados em diferentes faces do afloramento, aparentemente relacionada à predominância de canais de microdrenagem e correntes de ar orientados a noroeste do afloramento.

As espécies de Leucocoryneae são caracterizadas por apresentar florescimento precoce, sendo usualmente uma das primeiras plantas a florescer em suas regiões de ocorrência (Guaglianone, 1972; Sassone & Giussani, 2018). Dois períodos de florescimento anuais são reportados para algumas espécies de *Nothoscordum* (Sassone & Giussani, 2018). O período de florescimento pode ser ocasionalmente utilizado como característica distintiva para espécies similares do gênero (Guaglianone, 1972).

Ainda não foram identificados os polinizadores de *N. itapetinga*, embora tenham sido observadas pequenas moscas visitando as suas flores (Fig. 2B-detalle). As espécies previamente investigadas do gênero revelaram sistemas generalistas de polinização (Fernández *et al.*, 2009; Oleques *et al.*, 2021).

Etimologia: O epíteto específico é uma referência à Serra do Itapetinga, localidade onde se encontram os acessos conhecidos da espécie. Itapetinga pode ser traduzido como “laje de pedra branca” ou “laje branca”, sendo uma referência às rochas graníticas da região; *itapé* em tupi teria significado “laje de pedra”, enquanto *tinga* significaria “branco” ou “claro” (Sampaio, 1901; Tibiriçá, 1985). O epíteto específico é aqui utilizado como um substantivo em aposição, de acordo com o Artigo 23.1 do Código Internacional de Nomenclatura (Turland *et al.*, 2018).

Material estudado (Parátipos). BRASIL. São Paulo: Atibaia, Grota Funda, X-1999, Dutilh s.n. (UEC 170608); Parque Municipal Grota Funda, 13-VI-1989, Dutilh s.n. (UEC 170603); *Parque Municipal da Grota Funda*, mata mesófila de altitude com afloramentos rochosos no interior ou expostos, 900 a 1400 m de altura, s.d., Bernacci *et al.* 28422 (ESA, UEC); *Pedra Grande*, 28-XI-1999, Dutilh s.n. (UEC 170606); *Pedra Grande*, Serra de Itapetinga, X-1910, Duarte 218 (SP); *Pedra Grande*, Serra do Itapetinga, face nordeste, no afloramento rochoso, em ilhas de solo, Campos-Rocha *et al.* 1895 (ESA, UEC); *Bom Jesus dos Perdões*, Serra do Itapetinga, afloramento da Pedra Grande, face nordeste, borda de ilhas de solo, locais de drenagem de água, 1360 m, Campos-Rocha *et al.* 1899 (SI).

Estado de conservação

Com estimados AOO de 16 km² e EOO de 13,1 km², *Nothoscordum itapetinga* deve ser considerado Criticamente em Perigo (CR-C2aii) baseado no tamanho (<250 indivíduos maduros) e declínio populacional observado (C2), com mais de 90% dos indivíduos maduros restritos a uma única subpopulação (aii). As localidades conhecidas de ocorrência da espécie registram décadas de uso intensivo e não ordenado (Fig. 4), que impactaram de maneira direta os seus acessos remanescentes. O acesso do afloramento da Pedra Grande é o mais

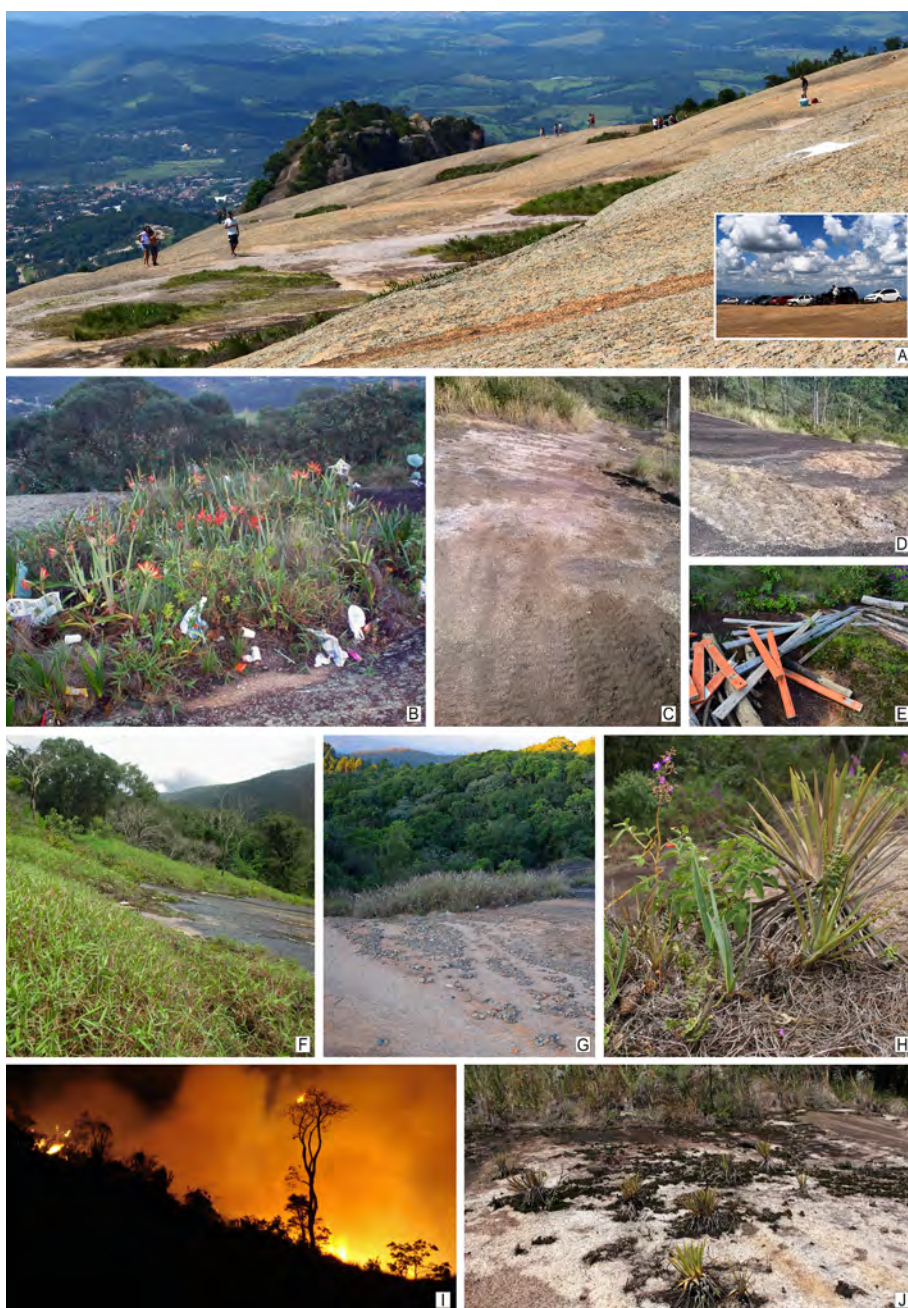


Fig. 4. Vetores de pressão e ameaças à vegetação dos afloramentos rochosos da Serra do Itapetinga. **A:** Presença de visitantes no afloramento da Pedra Grande. **B:** Descarte de resíduos nas ilhas de vegetação da Pedra Grande por ocasião das festividades de 1 de Maio. **C-D:** Impacto causado pela passagem de motocicletas sobre ilhas de vegetação no afloramento da Pedra do Coração. **E:** Descarte de sobra de materiais de construção no afloramento da Pedra Grande. **F:** Área invadida por *Melinis minutiflora* no Lajeado da Grota Funda. **G:** Carreamento de solo e rochas da estrada para as ilhas de vegetação na Pedra Grande. **H:** Deposição de acículas e estróbilos de *Pinus* sp. sobre ilha de vegetação na Pedra Rolada. **I:** Incêndio florestal no afloramento da Pedra Pequena. **J:** Ilhas de vegetação do Lajeado da Pedra Grande após a ocorrência de incêndio. Fotos A, A-detelhe, E, G: A. Campos-Rocha. B-D, F, H-J: V. Zorzi.

importante tanto em número total de indivíduos como em área ocupada. Neste afloramento, a espécie foi observada em próximo de cem ilhas de vegetação, distribuídas por uma área total de pouco mais de três hectares. O afloramento da Pedra Grande possui um histórico de intenso uso e ocupação, sobretudo a partir da abertura da estrada de acesso em 1962, quando passou a enfrentar um processo de retirada massiva de plantas nativas para comercialização em Atibaia e municípios vizinhos (Zorzi, 2016). A partir dos anos 1980, com início da prática de voo livre na Pedra Grande, o afloramento iria tornar-se o principal destino turístico da região (Zorzi, 2016; Fundação Florestal, 2020). Tornaram-se também abundantes os relatos de práticas danosas à flora local, incluindo o estabelecimento de fogueiras e a passagem de veículos sobre as ilhas de vegetação, além da coleta de espécies de apelo ornamental (Zorzi & Meirelles, 2012; Zorzi, 2016; São Paulo, 2018b; Fundação Florestal, 2020). Estimativas apontam para uma redução de cerca de 40% na área de campos com vegetação rupestre do afloramento da Pedra Grande entre os anos de 1962 e 2012 (Zorzi & Meirelles, 2012). Zorzi (2016) demonstrou que as ilhas com menor riqueza e ocorrência de espécies raras são sobretudo aquelas situadas mais próximas dos locais acessados pelos visitantes. Atualmente, mais de 120 mil turistas passam a cada ano pelo afloramento da Pedra Grande (dados da SIMBiOSE para o ano de 2021).

A criação do Mona Pedra Grande em 2010 é considerada uma importante mudança nas políticas de conservação da biodiversidade em escala regional. No entanto, o ordenamento do afloramento da Pedra Grande começou a desenhar-se efetivamente somente a partir do envolvimento entre sociedade civil e poderes público municipal e estadual. Entre principais os avanços resultantes desse esforço colaborativo destacamos a elaboração e aprovação dos Planos de Manejo do Mona Pedra Grande e PEI em 2018, a execução de termos de parceria entre a prefeitura de Atibaia e a Organização da Sociedade Civil de Interesse Público (OSCIP) SIMBiOSE para o ordenamento de uso do afloramento da Pedra Grande, monitoramento de impactos sobre sua vegetação xerófila, prevenção e combate a incêndios florestais na Serra do Itapetinga e entorno, dentre outras ações. De acordo com o zoneamento aprovado para o Mona Pedra Grande, o acesso de *N. itapetinga* do afloramento

da Pedra Grande encontra-se distribuído por quatro zonas internas distintas da unidade de conservação, com a maior densidade de indivíduos observados situada na Zona de Uso Intensivo. Esta zona é considerada aquela onde os ambientes naturais apresentam maiores efeitos de intervenção humana, compreendendo apenas 0,15% da área total do Mona Pedra Grande, que corresponderia a porção de maior uso consolidado do afloramento da Pedra Grande (São Paulo, 2018b). Tem como principal objetivo oferecer infraestrutura de gestão e suporte às atividades desenvolvidas no local, incluindo visitação pública com médio impacto sobre os recursos ambientais (São Paulo, 2018b). A Zona de Uso Intensivo absorve a maior parte do fluxo de visitantes da unidade de conservação, assim como a grande parte dos impactos decorrentes do mau uso, como coleta de indivíduos vegetais, pisoteio, descarte de resíduos, erosão e abertura de trilhas nas ilhas de vegetação (Fundação Florestal, 2020).

O afloramento Lajeado da Grota Funda está inserido em uma área de preservação do município de Atibaia denominada Parque Natural Municipal da Grota Funda (PNMGF), convertida no ano de 2017 em uma unidade de conservação do grupo de proteção integral (Atibaia, 2017). O plano de manejo do PNMGF é datado do ano de 2015 e foi realizado pelo Instituto de Pesquisas Tecnológicas (IPT), embora nunca tenha sido publicado através de decreto oficial. De acordo com o zoneamento da unidade de conservação, o Lajeado da Grota Funda está incluído em sua Zona de Recuperação, que compreende locais com alterações antrópicas ou resquícios da ocupação humana anterior (Atibaia, 2017). A ocorrência de incêndios florestais representa uma das principais ameaças à biota do PNMGF (Giaretta *et al.*, 1999; Zorzi, 2016), e à vegetação de afloramentos rochosos em todo o mundo, resultando em alterações permanentes na sua estrutura e composição (Burke, 2003; Fitzsimons & Michael, 2016). Entre os anos 1985 e início de 2022, segundo informações da SIMBiOSE e da plataforma MapBiomias, o Lajeado da Grota Funda registrou ao menos onze incêndios florestais, com origem tanto nas áreas antropizadas próximas como no próprio afloramento rochoso (Zorzi, 2016). O último incêndio de grande proporção a atingir o Lajeado da Grota Funda, em outubro de 2012, alterou de maneira significativa a sua composição florística (Zorzi, 2016). É possível que

N. itapetinga tenha sido extinto localmente neste afloramento, onde a espécie não foi observada em anos recentes.

Entre os anos de 2017 a 2022, o trabalho colaborativo entre as gestões das unidades de conservação e a SIMBiOSE reduziu a área impactada anualmente por incêndios florestais na Serra do Itapetinga de aproximadamente 900 para 200 hectares. Neste período, incêndios ocorridos em áreas florestadas do PNMGF foram controlados antes de atingirem os afloramentos rochosos. O afloramento da Pedra Grande não registra a ocorrência de grandes incêndios nas últimas duas décadas, embora queimadas pontuais tenham acontecido em decorrência de acampamentos noturnos irregulares, inclusive com uso de vegetação nativa rupícola como material combustível para fogueiras. Com o surgimento de áreas abertas, os incêndios propiciam o aparecimento de espécies exóticas invasoras, outra grave ameaça à flora nativa de afloramentos rochosos (Pigott, 2000; Porembski, 2000). O Lajeado da Grota Funda apresentou a maior riqueza de espécies ruderais entre os afloramentos rochosos levantados por Zorzi (2016). *Melinis minutiflora* P. Beauv., gramínea africana de rápida propagação, grande cobertura e alta flamabilidade (Rossi *et al.*, 2014; Damasceno *et al.*, 2018), foi registrada em todos os afloramentos (Zorzi, 2016). Estima-se que 20% dos campos rupestres do afloramento da Pedra Grande estejam atualmente cobertos por *M. minutiflora* (Zorzi, 2016). A formação de maciços da espécie em áreas invadidas pode resultar em alterações no microclima do solo, ciclagem de nutrientes e disponibilidade de luz (Barger *et al.*, 2003; Zenni *et al.*, 2019), com gradual substituição das espécies do estrato herbáceo (Martins *et al.*, 2009, 2011).

O afloramento Três Marias pertencia a propriedade privada recentemente desapropriada pelo governo estadual para fins de regularização do PEI, estando incluído na Zona de Conservação do Mona Pedra Grande. Os afloramentos da Pedra da Águia e Pedra das Estrelas encontram-se situados em propriedades privadas, porém inseridos nos limites do PEI. Ambos os afloramentos fazem parte da Zona de Conservação da unidade de conservação. O afloramento da Pedra das Estrelas também está inserido em sua Área de Ocupação Humana, que tem como propósito circunscrever a ocorrência de ocupações humanas até a efetiva desapropriação ou regularização fundiária (São Paulo, 2018a). Algumas atividades

agropecuárias podem ser permitidas nas Áreas de Ocupação Humana, sob condições previamente estabelecidas (São Paulo, 2018a). O afloramento da Pedra das Estrelas possui um longo histórico de uso direto, que inclui a criação de rebanhos bovinos e equinos, e o corte de vegetação para carvoaria (Zorzi, 2016). Este afloramento é considerado também bastante vulnerável à ocorrência de incêndios florestais, observados com grande regularidade nos campos antrópicos próximos e nas áreas de acampamento de afloramento vizinho, denominado de Pedra do Coração (Zorzi, 2016).

Espécies vegetais nativas de afloramentos rochosos são caracterizadas por sua fragilidade e baixa capacidade de regeneração, sendo geralmente plantas de crescimento lento e capacidade limitada de dispersão e sobrevivência (Hopper, 2009; Hunter, 2016). Nos acessos remanescentes de *N. itapetinga* acompanhados por maior período de tempo foi observada uma tendência de declínio constante no número de indivíduos maduros, mesmo em um cenário de maior proteção à vegetação dos afloramentos em que a espécie ocorre. *Nothoscordum itapetinga* revelou-se bastante vulnerável à competição com espécies invasoras, sobretudo gramíneas exóticas oportunistas, que possivelmente dificultam a germinação de suas sementes e o desenvolvimento de plântulas. Além disso, a sua preferência ambiental pelas zonas de borda das ilhas de vegetação torna *N. itapetinga* mais suscetível às pressões representadas pela continuidade das atividades turísticas nestes afloramentos. É provável que a espécie não suporte o pisoteio direto dos visitantes, que pode resultar em redução na cobertura e diversidade das ilhas de vegetação, facilitando a sua invasão por espécies exóticas (Pickering & Hill, 2007; Mason *et al.*, 2015). Estudo baseado em dez anos de investigações sobre comunidades vegetais em afloramentos rochosos sugere ainda que as mudanças climáticas podem estar diretamente associadas ao declínio na riqueza de espécies, afetando particularmente os seus estágios juvenis (Fonty *et al.*, 2009). Populações pequenas e isoladas tornam-se cada vez mais sujeitas aos efeitos da endogamia e deriva genética, que podem ocasionar em perda de variabilidade genética, diminuindo também a capacidade de adaptação às mudanças ambientais (Oakley & Winn, 2012; Cheptou *et al.*, 2017).

Filogenia molecular

As matrizes foram analisadas separadamente. O alinhamento do marcador nrITS incluiu 28 acessos (dois espécimes de *N. itapetinga*) e consistiu em 533 caracteres, dos quais 184 resultaram informativos para parcimônia. Enquanto isso, a matriz plastidial (*matK* + *ndhF*) incluiu uma amostra menor de 23 acessos e resultou em 3154 caracteres, dos quais 148 foram informativos para parcimônia. Os

resultados das duas inferências filogenéticas foram congruentes entre si e com resultados precedentes. Ambas as fontes de dados recuperaram as seções de *Nothoscordum* como monofiléticas e *N. itapetinga* foi recuperado dentro da seção *Nothoscordum* (Figs. 5; S1). Nesta reconstrução filogenética não foi possível resolver a politomia na seção *Nothoscordum*, portanto não houve certeza sobre a espécie irmã de *N. itapetinga*.

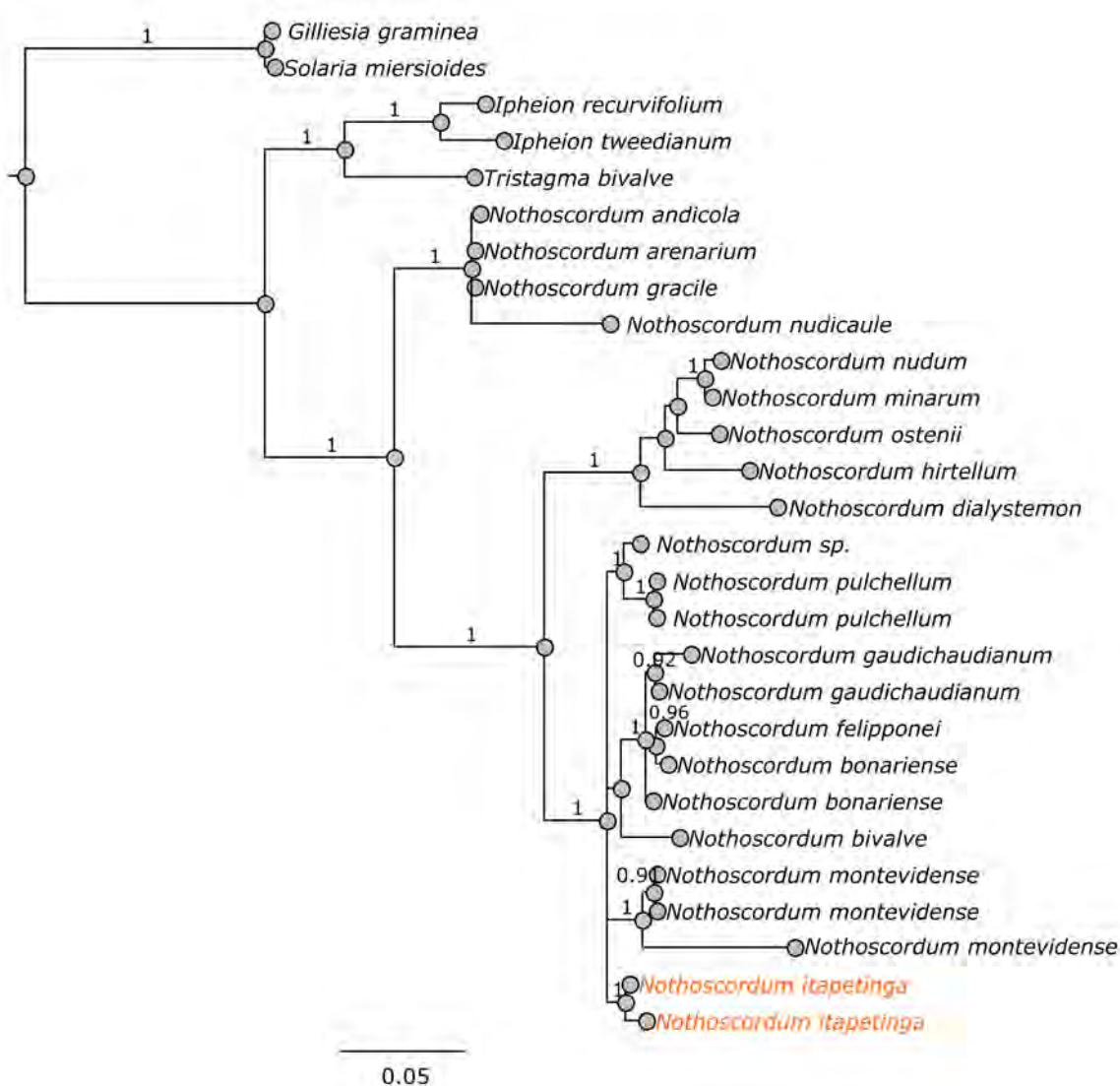


Fig. 5. Árvore de inferência Bayesiana de representantes da tribo Leucocoryneae baseada no marcador nuclear ITS. Os valores de probabilidade posterior > 0,9 estão indicados acima dos ramos.

Citogenética

As análises cromossômicas permitem apontar que *Nothoscordum itapetinga* possui $2n = 16$, com uma predominância de cromossomos metacêntricos grandes, que variam de 20 a 30 μm de comprimento (Fig. 6). Tanto o número como a morfologia cromossômica sugerem que *N. itapetinga* seja um tetraploide ($2n = 4x = 16$) do grupo das espécies de *Nothoscordum* com $x = 4$. As regiões centroméricas mostram evidentes regiões de cromatina descondensada (Fig. 6A). As análises

de distribuição de DNAr revelaram de 8 a 9 sinais de hibridação de rDNA 45S exclusivamente nas regiões centroméricas (Fig. 6B). Esta distribuição de rDNA 45S pode ser considerada atípica em relação às espécies de *Nothoscordum* estudadas. A maioria das espécies investigadas, inclusive aquelas que apresentam $2n = 16$ com cromossomos metacêntricos, apresentam sítios de rDNA 45S subterminais (Souza *et al.*, 2019; Báez *et al.*, 2020). O conteúdo de DNA 2C mensurado para *N. itapetinga* foi de $2C = 37,22$ pg.

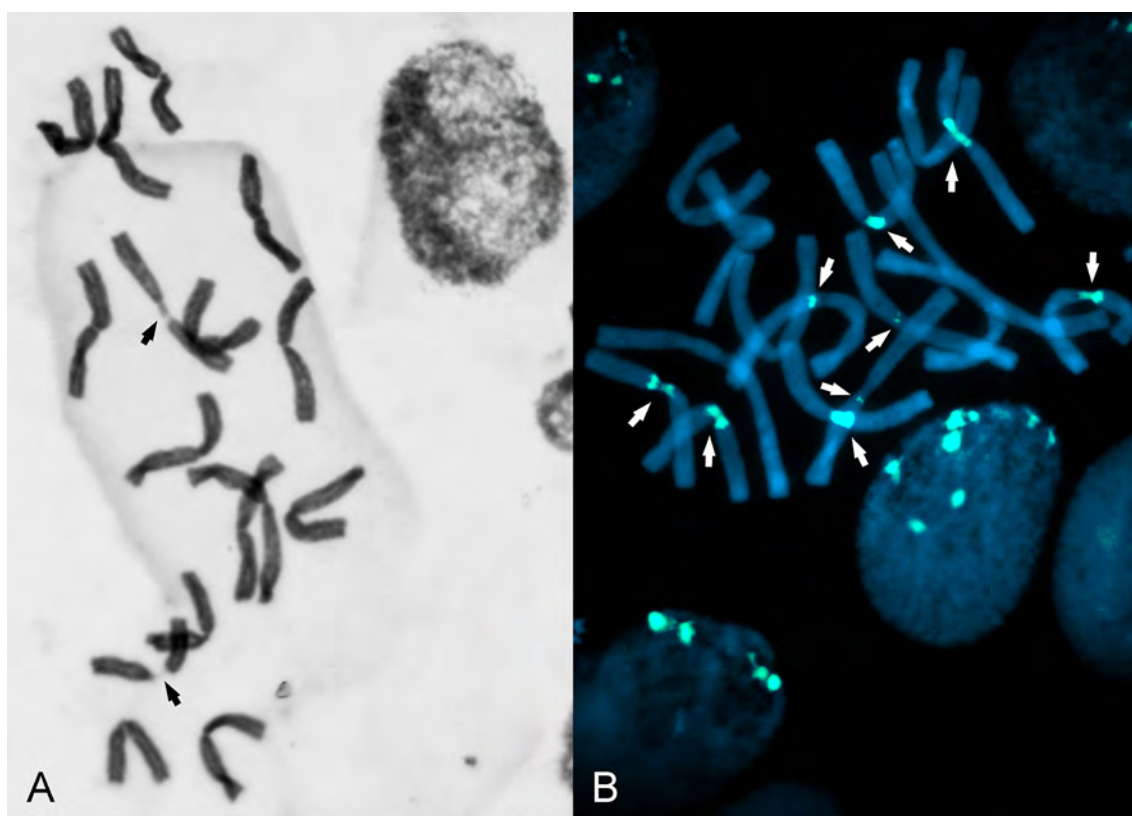


Fig. 6. Cromossomos metafásicos de *Nothoscordum itapetinga* ($2n = 16$). **A:** Coloração com HCl/Giemsa, as setas indicam regiões cromossômicas descondensadas. **B:** Distribuição de rDNA 45 S por FISH, as setas indicam os sinais de hibridação (verde). Escala= B: 10 μm .

DISCUSSÃO

Nossos resultados descrevem uma espécie nova para o gênero *Nothoscordum*, sendo que tanto a sua morfologia externa (ausência de

fusão nos filamentos estaminais) como número cromossômico, padrão de distribuição de rDNA, conteúdo de DNA e as inferências filogenéticas realizadas sugerem a sua inclusão na seção *Nothoscordum*, além de distingui-la das demais

espécies investigadas. Morfologicamente, *N. itapetinga* pode ser considerado particularmente similar a *N. aparadense*, descrito a partir de material supostamente coletado por seu autor em Aparados da Serra, no estado de Santa Catarina, região Sul do Brasil. *Nothoscordum itapetinga* pode ser distinto de *N. aparadense* (de acordo com a sua descrição original; até o momento não existem outros materiais disponíveis para estudo; Sassone *et al.*, 2023) pelo comprimento do escapo e espessura da folha, além de características da flor (estilete de comprimento semelhante aos estames e 2-4 óvulos por lóculo em *N. itapetinga* vs. estilete mais longo que os estames e dois óvulos por lóculo em *N. aparadense*). Além disso, *N. aparadense* é uma espécie que aparentemente ocorre em áreas úmidas dos campos de altitude (descritas em seu protólogo como “damp lawns on the top of the mountain ridge”), que são geralmente caracterizados pela formação de um estrato herbáceo contínuo com predomínio de gramíneas, sendo particularmente abundantes nos Aparados da Serra (Gomes, 2009; Dalmolim, 2013), uma das regiões mais ricas em endemismos do Sul do país (Iganci *et al.*, 2011; Külkamp *et al.*, 2018). Por sua vez, *N. itapetinga* é uma espécie com ocorrência confirmada apenas para a Serra do Itapetinga, que ocorre exclusivamente em afloramentos graníticos, preferencialmente na borda de ilhas de vegetação sobre a matriz rochosa.

Nothoscordum itapetinga pode também ser comparado a *N. goianum* Ravenna, *N. jaibanum* Ravenna e *N. pulchellum* Kunth, outras espécies publicadas a partir de descrições bastante limitadas e com base exclusivamente em material herborizado (não disponível para estudo), provenientes de zonas mais secas do Brasil. Todas possuem folhas estreitas e flores alvas com filamentos estaminais livres, tendo sido provisoriamente incluídas na seção *Nothoscordum*, embora os posicionamentos filogenéticos nunca tenham sido testados. O tipo de *N. goianum* foi coletado no estado de Goiás, em afloramento calcário a cerca de 120 quilômetros do município de Formosa, numa região predominantemente de Cerrado, sem maiores informações sobre a localidade; o tipo de *N. jaibanum* é proveniente do município de Jaíba, ao norte do estado de Minas Gerais, em região de Caatinga e transição para a floresta decídua. As duas espécies podem ser distintas pelo escapo usualmente mais curto que as folhas, que podem

medir até 4 mm de largura, além de formação de bulbilhos laterais (*vs.* escapo de altura similar ou maior que as folhas, que medem 1-2 mm de largura, sem a formação de bulbilhos laterais observada em *N. itapetinga*). Também de acordo com a descrição original, *N. jaibanum* apresenta ovário procumbente e tem uma curta vida útil de quatro semanas. Algumas plantas de populações destas regiões, identificadas como *N. pulchellum* e que apresentam folhas liguladas, foram analisadas citogeneticamente mostrando serem diploides com $x = 5$, sendo três cromossomos metacêntricos, um acrocêntrico e um telocêntrico (Guerra & Felix, 2000) ou diploides e tetraploides com três cromossomos metacêntricos e dois acrocêntricos.

O único representante da seção *Nothoscordum* com ocorrência confirmada para o estado de São Paulo é *N. bonariense* (Pers.) Beauverd, coletado próximo à divisa com o Paraná (Dutilh, 2005) e que pode ser facilmente reconhecido por apresentar rizoma junto ao bulbo, folhas geralmente mais largas (1-5 mm larg.), além de tricomas nas folhas e escapo (Guaglianone, 1972). Duas espécies da seção *Inodorum* também são registradas para São Paulo; *N. gracile* e *N. nudicaule* (Lehm.) Guagl., consideradas invasoras cosmopolitas, cuja distribuição geográfica original é desconhecida. Em relação ao número cromossômico e conteúdo de DNA, entre as espécies até o momento investigadas (por exemplo em Souza *et al.*, 2012; Pellicer *et al.*, 2017; Sassone *et al.*, 2018), *N. itapetinga* revelou maiores semelhanças com *N. montevidense* tetraploide, também posicionado na sect. *Nothoscordum* e apresentando um número cromossômico similar (que pode ser prontamente distinto pela coloração das flores e distribuição geográfica; amarelas e de ocorrência mais ao sul, restrita ao estado do Rio Grande do Sul no Brasil, além de Argentina e Uruguai), porém o padrão de distribuição de rDNA significativamente diferente sugere uma importante diferenciação genômica. A seção *Nothoscordum* demonstrou-se a mais variável tanto morfológica como geneticamente, sendo a sua circunscrição e de suas espécies um enorme desafio. A maioria das espécies ocorrentes no Brasil foi descrita a partir de uma única coleta, e muitas vezes as descrições e materiais originais não são suficientes para sua identificação (Sassone *et al.*, 2023). O gênero é objeto de estudos sistemáticos em andamento, sendo aguardada a

inclusão de uma maior amostragem de espécies da seção *Nothoscordum* na filogenia molecular para reconstruir a origem de *N. itapetinga* e reconhecer as suas espécies irmãs.

Espécime coletado no ano de 1939 (*Gehrt s.n.*, SP 41682) pode representar registro de ocorrência pretérita de *N. itapetinga* no município de São Paulo, o mais populoso e um dos mais densamente povoados do Brasil (IBGE, 2022). A etiqueta do material menciona como local de sua coleta áreas de campos naturais do Parque Jabaquara, na zona centro-sul de São Paulo, a pouco mais de cinquenta quilômetros ao sul dos acessos remanescentes da Serra do Itapetinga. A ocupação e urbanização da região ocorreram de maneira tardia na história do município de São Paulo, acontecendo efetivamente somente a partir da década de 1930 (Blanes, 2006). No atual bairro do Jabaquara, a altitude média é de aproximadamente 790 m, podendo atingir 850 m nas áreas mais altas. O único remanescente de vegetação natural local é representado pelo Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, que conserva cerca de 300 ha de área florestada em estágio secundário de sucessão (São Paulo, 2008). Não foram encontrados registros posteriores da espécie para a região ou município de São Paulo. O exame deste espécime não foi considerado conclusivo em relação à sua identidade, razão pela qual não está sendo considerado como representativo de *N. itapetinga*.

CONCLUSÃO

A Floresta Atlântica é considerada o domínio fitogeográfico com a flora mais conhecida e bem amostrada do Brasil (Galindo-Leal & Câmara, 2003; Sobral & Stehmann, 2009; Oliveira *et al.*, 2019), embora ainda responda por próximo de metade das espécies descritas anualmente no país (Sobral & Stehmann, 2009). A descrição de uma nova espécie possivelmente endêmica da Macrometrópole Paulista, a mais populosa do Brasil e que concentra a maioria de suas principais universidades e instituições científicas, evidencia a importância de investimentos contínuos nessas áreas, em um contexto de contingenciamento de recursos para pesquisa (Thomé & Haddad, 2019; Oliveira *et al.*, 2020; Silva Junior *et al.*, 2021) e conservação da biodiversidade (Thomaz *et al.*,

2020; Silva *et al.*, 2021), além de desestímulo na formação de pesquisadores taxonomistas (Santos & Carbayo, 2021; Beal-Neves *et al.*, 2022). A descrição de *N. itapetinga* também reforça a importância de áreas especialmente protegidas na conservação de espécies raras, endêmicas e ameaçadas, assim como expõe algumas de suas fragilidades. Portanto, sugerimos algumas medidas adicionais de proteção que consideramos necessárias para garantir a sobrevivência dos seus acessos remanescentes a curto e médio prazo: 1) mudança de zoneamento dos locais de ocorrência da espécie incluídos na Zona de Uso Intensivo do Mona Pedra Grande para zonas de maior restrição de uso, com intensificação no controle e fiscalização de acesso a essas zonas, além de educação para geração de valor pela sociedade; 2) monitoramento contínuo de evidências de impacto e diversidade de comunidades vegetais típicas no afloramento da Pedra Grande; 3) integração de esforços entre a prefeitura de Atibaia, a Fundação Florestal e a sociedade civil organizada para maior controle e fiscalização da região alta do PNMGF e do sítio Pacaembu, o que inclui a proteção do afloramento Três Marias na Zona de Conservação do PEI; 4) promoção de ações educativas e de sensibilização para a conservação da espécie e seu hábitat junto aos proprietários dos afloramentos Pedra da Águia e Pedra das Estrelas; 5) limitação do acesso de visitantes à Pedra da Águia, com delimitação de áreas especiais de proteção no afloramento; 6) estabelecimento de programas de restauração e manejo de espécies invasoras nos afloramentos com registros conhecidos de *N. itapetinga*, além de coleções *ex situ* da espécie com o propósito de reintroduzi-la nas áreas onde foi comprovadamente extinta. Ações de conservação em escala local são apontadas como uma das estratégias mais eficientes para a proteção de espécies raras em regiões ambientalmente complexas (Crain *et al.*, 2015). Da mesma forma, entendemos ser de grande importância a continuidade das atividades de campo nos afloramentos rochosos da Serra do Itapetinga e regiões próximas, com o objetivo de encontrar possíveis acessos adicionais de *N. itapetinga*. Na área do Contínuo da Cantareira, foram mapeados mais de cem afloramentos graníticos com área superior a um hectare (Zorzi, 2016), cuja flora permanece praticamente desconhecida. Esperamos

ainda que a descrição da nova espécie estimule futuros estudos com objetivo de investigar a sua biologia reprodutiva e ecologia, assim como a estrutura e diversidade genética de seus acessos remanescentes, de maneira a prover subsídios para melhor fundamentar a definição de ações prioritárias e políticas públicas para a sua conservação.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

Todos os autores contribuíram na concepção e delineamento do estudo. O primeiro rascunho do manuscrito foi elaborado por ACR e os demais autores comentaram em versões posteriores. ACR, ABS, JHAD, MQ, RMG e VGZ realizaram as atividades de campo. ACR, JHAD, MQ, RMG e VGZ discutiram os dados de distribuição, hábitat e estado de conservação. ABS, ACR e JHAD realizaram os estudos morfológicos comparativos. ABS realizou as análises filogenéticas e discutiu os dados. ABS e JDU desenvolveram os experimentos e análises citogenéticas; ABS, ACR, JDU e JHAD discutiram os dados. ACR, ABS e JDU prepararam as figuras e tabelas. ACR e ABS organizaram as últimas versões do manuscrito. Todos os autores leram e aprovaram a sua versão final.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos curadores e equipe técnica das coleções consultadas, especialmente herbários MBM e SP pelas doações de duplicatas de *Nothoscordum*. Somos gratos também a Fátima Otavina Buturi pelo auxílio com espécimes do SP; a Klei Sousa pela ilustração botânica; a Douglas Carvalho pela autorização de uso da Fig. 4D; à Prefeitura da Estância de Atibaia pela autorização de pesquisa no PNMGF; a Daniel Abicair pelas informações sobre o acesso da Reserva Ecológica do Vuna; a Márcio Marques e Roberta Santos da Pousada Águas do Vale, pela atenção e apoio; e Luís Antônio de Souza pelo suporte às atividades de campo durante a finalização do manuscrito. ACR agradece a Patrícia Messias pelos comentários e revisão das versões finais do manuscrito. ABS é grata ao Instituto de Floricultura (INTA Castelar, Buenos Aires, Argentina), especialmente ao MS

Soto, MA Coviella. Este trabalho foi em parte apoiado pela “Agência Nacional de Promoção Científica e Técnica”, Argentina (ANPCyT), subvenção PICT 2017 #375 (à ABS). Somos também gratos aos revisores pelas correções e sugestões.

BIBLIOGRAFIA

- AB’SABER, A. 2005. Refletindo sobre questões ambientais: ecologia, psicologia e outras ciências. *Psicol. USP* 16: 19-34.
<https://doi.org/10.1590/S0103-65642005000100003>
- ATIBAIA, 2017. Lei complementar nº 740/17, de 28 de março de 2017. Disponível em: <http://leismunicipa.is/jcfwl> [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- BACHMAN, S., J. MOAT, A. W. HILL, J. TORRE & B. SCOTT. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *Zookeys* 150: 117-126.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109>
- BÁEZ, M., G. SOUZA & M. GUERRA. 2020. Does the chromosomal position of 35S rDNA sites influence their transcription? A survey on *Nothoscordum* species (Amaryllidaceae). *Genet. Mol. Biol.* 43: e20180194.
<https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2018-0194>
- BARGER, N. N., C. M. D’ANTONIO, T. GHNEIM & E. CUEVAS. 2003. Constraints to colonization and growth of the African grass, *Melinis minutiflora*, in a Venezuelan savanna. *Plant Ecol.* 167: 31-43.
<https://doi.org/10.1023/A:1023903901286>
- BEAL-NEVES, M., A. MIELKE, S. D. GAMARRA, C. BEIER & C. S. FONTANA. 2022. A students’ opinion on the importance of natural history collections and taxonomy in Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 39: e21045.
<https://doi.org/10.1590/S1984-4689.v39.e21045>
- BLANES, L. 2006. Análise dos biótopos da bacia hidrográfica do Córrego Águas Espraiadas. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Brasil.
- BRASIL. 2000. Lei nº 9.985, de 18 de julho de 2000. Disponível em: http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/LEIS/L9985.htm [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- BURKE, A. 2003. Inselbergs in a changing world-global trends. *Divers. Distrib.* 9: 375-383.
<https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00035.x>

- CHEPTOU, P. O., A. L. HARGREAVES, D. BONTE & H. JACQUEMYN. 2017. Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Phil. Trans. R. Soc. B* 372: 20160037. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0037>
- CHOMA, D. & T. COSTA. 2009. Pedra Grande Doc. Instituto Câmara Clara. Disponível em: <http://camaraclara.org.br/acervo/mosaico/mosaico/pedra-grande-doc/>
- CRAIN, B. J., A. M. SÁNCHEZ-CUERVO, J. W. WHITE & S. J. STEINBERG. 2015. Conservation ecology of rare plants within complex local habitat networks. *Oryx* 49: 696-703. <https://doi.org/10.1017/S0030605313001245>
- CRISPIM, F. B. 2018. Patrimônio, história e meio ambiente: notas sobre o tombamento de áreas naturais pelo Condephaat (1976-1989). Em: CARVALHO, A. V., B. O. ESPEJEL & T. JULIANO (eds.), *Perspectivas patrimoniais: natureza e cultura em foco*, pp. 59-76. Editora Prismas, Curitiba.
- DALMOLIM, E. B. 2013. *Poaceae dos campos de altitude do Parque Nacional de São Joaquim, Santa Catarina, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.
- DAMASCENO, G., L. SOUZA, V. R. PIVELLO, E. GORGONE-BARBOSA, ... & A. FIDELIS. 2018. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biol. Invasions* 20: 3621-3629. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1800-6>
- DOYLE, J. J. & J. L. DOYLE. 1987. A Rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissues. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- DUTILH, J. H. A. 1987. Investigações citotaxonômicas em populações brasileiras de *Hippeastrum* Herb. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- DUTILH, J. H. A. 1996. *Biossistemática de quatro espécies de Hippeastrum Herb. (Amaryllidaceae)*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- DUTILH, J. H. A. 2005. Amaryllidaceae. Em: WANDERLEY, M. G. L., G. J. SHEPHERD, T. S. A. MELHEM, S. E. MARTINS, M. KIRIZAWA & A. M. GIULIETTI (eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, vol. 4, pp. 244-255. FAPESP & RiMa, São Paulo.
- FERNÁNDEZ, V. A., L. GALETTO & J. ASTEGIANO. 2009. Influence of flower functionality and pollination system on the pollen size-pistil length relationship. *Org. Divers. Evol.* 9: 75-82. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2009.02.001>
- FITZSIMONS, J. A. & D. R. MICHAEL. 2016. Rocky outcrops: a hard road in the conservation of critical habitats. *Biol. Conserv.* 211: 36-44. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.019>
- FONTY, E., C. SARTHOU, D. LARPIN & J. F. PONGE. 2009. A 10-year decrease in plant species richness on a neotropical inselberg: detrimental effects of global warming? *Global Change Biol.* 15: 2360-2374. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01923.x>
- FUNDAÇÃO FLORESTAL. 2020. Plano de Uso Público. Parque Estadual do Itapetinga e Monumento Natural Estadual da Pedra Grande. Disponível em: https://smastr16.blob.core.windows.net/fundacaoflorestal/sites/243/2020/10/mona-pedra-grande-plano_uso_publico_versao_cons_consultivo-final2.pdf [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- GALINDO-LEAL, C. & I. G. CÂMARA. 2003. *Atlantic Forest hotspot status: an overview*. Em: GALINDO-LEAL, C. & I. G. CÂMARA (eds.), *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats, and outlook*, pp. 3-11. Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington.
- GERLACH, W. L. & J. R. BEDBROOK. 1979. Cloning and characterization of ribosomal RNA genes from wheat and barley. *Nucleic Acids Res.* 7: 1869-1885. <https://doi.org/10.1093/nar/7.7.1869>
- GIARETTA, A. A., K. G. FACURE, R. J. SAWAYA, J. D. MEYER & N. CHEMIN. 1999. Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of Southeastern Brazil: seasonal and altitudinal changes. *Biotropica* 31: 669-674. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00416.x>
- GIUSSANI, L. M., J. H. COTA-SÁNCHEZ, F. O. ZULOAGA & E. A. KELLOGG. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C4 photosynthesis. *Am. J. Bot.* 88: 1993-2012.
- GOMES, M. A. M. 2009. *Caracterização da vegetação de campos de altitude em unidades de paisagem na região do Campo dos Padres, Bom Retiro/Urucibi, SC*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.
- GROMBONE, M. T., L. C. BERNACCI, J. A. A. MEIRA NETO, J. Y. TAMASHIRO & H. D. F. LEITÃO FILHO. 1990. Estrutura fitossociológica da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia-estado de São Paulo). *Acta Bot. Bras.* 4: 47-64. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061990000200004>

- GUAGLIANONE, E. R. 1972. Sinopsis de las especies de *Ipheion* Raf. y *Nothoscordum* Kunth (Liliáceas) de Entre Ríos y regiones vecinas. *Darwiniana* 17: 159-240.
- GUARALDO, A. C. 2009. *Fenologia reprodutiva, distribuição espacial e frugivoria em Rhipsalis (Cactaceae)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- GUERRA, M. 1983. O uso do Giemsa em Citogenética Vegetal: comparação entre a coloração simples e o bandeamento. *Ciê. Cult.* 35: 190-193.
- GUERRA M. 1988. *Introdução à Citogenética Geral*. Guanabara, Rio de Janeiro.
- GUERRA, M. 2008. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. *Cytogenet. Genome Res.* 120: 339-350. <https://doi.org/10.1159/000121083>
- GUERRA, M. & L. P. FELIX. 2000. O cariótipo de *Nothoscordum pulchellum* (Alliaceae), com ênfase na heterocromatina e nos sítios de DNAr. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 35: 283-89.
- HOPPER, S. D. 2009. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Pl. Soil* 322: 49-86. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0068-0>
- HUNTER, J. T. 2016. Differences in functional trait distribution between inselberg and adjacent matrix floras. *Int. J. Ecol.* 2016: 6417913. <https://doi.org/10.1155/2016/64179>
- HUELSENBECK, J. P. & F. RONQUIST. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
- IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. 2.º ed. IBGE, Rio de Janeiro.
- IBGE-Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2022. São Paulo. Disponível em: <https://cidades.ibge.gov.br/brasil/sp/sao-paulo/panorama> [Acesso: 12 novembro 2022].
- IGANCI, J. R., G. HEIDEN, S. T. MIOTTO & R. T. PENNINGTON. 2011. Campos de Cima da Serra: The Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Bot. J. Linn. Soc.* 167: 378-93. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01182.x>
- IUCN. 2012. IUCN Red list Categories and Criteria: version 3.1. 2nd ed. IUCN, Gland and Cambridge. Disponível em: <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-2001-001-2nd.pdf> [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- IUCN. 2022. Diretrizes para o Uso das Categorias e Critérios da Lista Vermelha da UICN. Versão 15.1. Preparada pelo Comitê de Padrões e Petições da Comissão de Sobrevivência de Espécies da UICN. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines> [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- KATOH, K. & D. M. STANDLEY. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30: 772-780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- KÜLKAMP, J., G. HEIDEN & J. R. IGANCI. 2018. Endemic plants from the southern Brazilian Highland grasslands. *Rodriguésia* 69: 429-440. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869214>
- MARTINS, C. R., J. D. V. HAY & R. CARMONA. 2009. Potencial invasor de duas cultivares de *Melinis minutiflora* no Cerrado brasileiro - características de sementes e estabelecimento de plântulas. *Rev. Árvore* 33: 713-722. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622009000400014>
- MARTINS, C. R., J. D. V. HAY, B. M. T. WALTER, C. E. B. PROENÇA & L. J. VIVALDI. 2011. Impacto da invasão e do manejo do capim-gordura (*Melinis minutiflora*) sobre a riqueza e biomassa da flora nativa do Cerrado sentido restrito. *Braz. J. Bot.* 34: 73-90. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000100008>
- MASON, S., D. NEWSOME, S. MOORE & R. ADMIRAAL. 2015. Recreational trampling negatively impacts vegetation structure of an Australian biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* 24: 2685-707. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0957-x>
- MEIRA NETO, J. A., L. C. BERNACCI, M. T. GROMBONE, J. Y. TAMASHIRO & H. D. LEITÃO-FILHO. 1989. Composição florística da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia-Estado de São Paulo). *Acta Bot. Bras.* 3: 51-74. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061989000200006>
- OAKLEY, C. G. & A. A. WINN. 2012. Effects of population size and isolation on heterosis, mean fitness, and inbreeding depression in a perennial plant. *New Phytol.* 196: 261-270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04240.x>
- OLEQUES, S. S., T. T. SOUZA-CHIES & R. S. AVILA JR. 2021. Elucidating plant-pollinator interactions in

- South Brazilian grasslands: what do we know and where are we going? *Acta Bot. Bras.* 35: 323-338. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0225>
- OLIVEIRA, E. A., H. MARTELLI JUNIOR, A. C. S. SILVA, D. R. B. MARTELLI & M. C. L. OLIVEIRA. 2020. Science funding crisis in Brazil and COVID-19: deleterious impact on scientific output. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 92: e20200700. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020200700>
- OLIVEIRA, U., B. S. SOARES-FILHO, A. J. SANTOS, A. P. PAGLIA, ... & V. G. FERRO. 2019. Modelling highly biodiverse areas in Brazil. *Sci. Rep.* 9: a6355. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42881-9>
- PELLICER, J., O. HIDALGO, J. WALKER, M. CHASE, ... & M. F. FAY. 2017. Genome size dynamics in tribe Gilliesieae (Amaryllidaceae, subfamily Allioideae) in the context of polyploidy and unusual incidence of Robertsonian translocations. *Bot. J. Linn. Soc.* 184: 16-31. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box016>
- PICKERING, C. M. & W. HILL. 2007. Impacts of recreation and tourism on plant biodiversity and vegetation in protected areas in Australia. *J. Environ. Manage.* 85: 791-800. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2006.11.021>
- PIGOTT, J. P. 2000. Environmental weeds and granite outcrops: possible solutions in the “too hard basket”? *J. R. Soc. West. Aust.* 83: 135-137.
- POREMBSKI, S. 2000. The invasibility of tropical granite outcrops (‘inselbergs’) by exotic weeds. *J. R. Soc. West. Aust.* 83: 131-134.
- RADFORD, A. E., W. C. DICKISON, J. R. MASSEY & C. R. BELL. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- RAHN, K. 1998. Alliaceae. Em: Kubitzki, K. (ed.), *Flowering Plants. Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 3. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_9
- RAMBAUT, A., A. J. DRUMMOND, D. XIE, G. BAELE & M. A. SUCHARD. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst. Biol.* 67: 901-904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- RAVENNA, P. F. 2001. New species of *Nothoscordum* (Alliaceae)-XVI. *Onira* 5: 36-37.
- REEVES, A. 2001. MicroMeasure: a new computer program for the collection and analysis of cytogenetic data. *Genome* 44: 439-443.
- RODRIGUES, R. R., C. A. JOLY, M. C. W. BRITO, A. PAESE, ... & V. L. R. BONONI. 2008. *Diretrizes para a conservação da biodiversidade no estado de São Paulo*. Instituto de Botânica-FAPESP, São Paulo.
- ROSSI, R. D., C. R. MARTINS, P. L. VIANA, E. L. RODRIGUES & J. E. FIGUEIRA. 2014. Impact of invasion by molasses grass (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) on native species and on fires in areas of campo-cerrado in Brazil. *Acta Bot. Bras.* 28: 631-637. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3390>
- SAMPAIO, T. 1901. O tupi na geografia nacional. O Pensamento, São Paulo.
- SANTOS, C. M. D. & F. CARBAYO. 2021. Taxonomy as a political statement: the Brazilian case. *Zootaxa* 5047: 92-94. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5047.1.8>
- SÃO PAULO. 2008. Plano de Manejo do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga. Disponível em: https://www.infraestruturameioambiente.sp.gov.br/institutodebotanica/wp-content/uploads/sites/235/2019/03/PLANO_DE_MANEJO_PEFI.pdf [Acesso: 10 Fevereiro 2023].
- SÃO PAULO. 2010. Criação de Sistema de Áreas Protegidas do Contínuo da Cantareira: Serras do Itaberaba e Itapetinga. Relatório Final. Secretaria do Meio Ambiente e Fundação Florestal, São Paulo.
- SÃO PAULO. 2018a. Plano de Manejo do Parque Estadual do Itapetinga. Disponível em: http://s.ambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/planos-manejo/concluidos/pe_itapetinga/Plano_Manejo_PE_Itapetinga_CONSEMA.pdf [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- SÃO PAULO. 2018b. Plano de Manejo do Monumento Natural Estadual Pedra Grande. Disponível em: http://s.ambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/planos-manejo/concluidos/mona_pedra_grande/Plano_Manejo_Mona_Pedra_Grande.pdf [Acesso: 10 fevereiro 2023].
- SASSONE, A. B., A. CAMPOS-ROCHA, J. H. A. DUTILH, L.M. GIUSSANI & S. ARROYO-LEUENBERGER. 2023. *Nothoscordum* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB15395> [Acesso: 12 fevereiro 2023].
- SASSONE, A. B., A. LÓPEZ, D. H. HOJSGAARD & L. M. GIUSSANI. 2018. A novel indicator of karyotype evolution in the tribe Leucocoryneae (Allioideae, Amaryllidaceae). *J. Plant. Res.* 131: 211-223. <https://doi.org/10.1007/s10265-017-0987-4>

- SASSONE, A. B. & F. R. BLATTNER. 2020. Phylogenomics in South American garlics: preliminary results on diversification within *Nothoscordum* (Amaryllidaceae). En Virtual Botany Conference. The Botanical Society of America, USA. Resumen disponible en: <http://2020.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=242>
- SASSONE, A. B. & L. M. GIUSSANI. 2018. Reconstructing the phylogenetic history of the tribe Leucocoryneae (Allioideae): reticulate evolution and diversification in South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 127: 437-448. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.034>
- SASSONE, A. B., L. M. GIUSSANI & E. R. GUAGLIANONE. 2014. *Beauverdia*, a resurrected genus of Amaryllidaceae (Allioideae, Gilliesieae). *Syst. Bot.* 39: 767-775. <https://doi.org/10.1600/036364414X681527>
- SCHWARZACHER, T. & P. HESLOP-HARRISON. 2000. *Practical in situ Hybridization*. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- SCIFONI, S. 2018. *Patrimonialização da natureza no Brasil: atualizando o debate*. Em: CARVALHO, A. V., B. O. ESPEJEL & T. JULIANO (eds.), *Perspectivas patrimoniais: natureza e cultura em foco*, pp. 35-58. Editora Prismas, Curitiba.
- SCIFONI, S. 2020. A natureza na preservação do patrimônio cultural paulista: a contribuição de Aziz Nacib Ab'Saber. *An. Mus. Paul.* 28: 1-30. <https://doi.org/10.1590/1982-02672020v28d2e26>
- SILVA, J. M. C., T. C. A. C. DIAS, A. C. CUNHA & H. F. A. CUNHA. 2021. Funding deficits of protected areas in Brazil. *Land Use Policy* 100: 104926. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104926>
- SILVA JUNIOR, C. H. L., Y. M. MOURA, A. C. M. PESSÔA, D. P. TREVISAN, ... & T. N. KUCK. 2021. Surviving as a young scientist in Brazil. *Science* 374: 948. <https://doi.org/10.1126/science.abm8160>
- SOBRAL M. & J. R. STEHMANN. 2009. An analysis of new angiosperm species discoveries in Brazil (1990-2006). *Taxon* 58: 227-232. <https://doi.org/10.1002/tax.581021>
- SOUZA, G., O. CROSA, P. SPERANZA, & M. GUERRA. 2016. Phylogenetic relations in tribe Leucocoryneae (Amaryllidaceae, Allioideae) and the validation of *Zoellnerallium* based on DNA sequences and cytomolecular data. *Bot. J. Linn. Soc.* 182: 811-824. <https://doi.org/10.1111/boj.12484>
- SOUZA, G., A. MARQUES, T. RIBEIRO, L. G. DANTAS, ... & O. CROSA. 2019. Allopolyploidy and extensive rDNA site variation underlie rapid karyotype evolution in *Nothoscordum* section *Nothoscordum* (Amaryllidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 190: 215-228. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz008>
- SOUZA, L. G. R., O. CROSA, P. SPERANZA & M. GUERRA. 2012. Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). *Ann. Bot.* 109: 987-999. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs020>
- TIBIRIÇÁ, L. C. 1985. Dicionário de topônimos brasileiros de origem tupi. Significado dos nomes geográficos de origem tupi. Traço, São Paulo.
- 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/>.
- THOMAZ, S. M., L. G. BARBOSA, M. C. S. DUARTE & R. PANOSSO. 2020. The future of nature conservation in Brazil. *Inland Waters* 10: 295-303. <https://doi.org/10.1080/20442041.2020.1750255>
- THOMÉ M. T. & C. F. HADDAD. 2019. Brazil's biodiversity researchers need help. *Science* 364: 1144-1145. <https://doi.org/10.1126/science.aax9478>
- TURLAND, N. J., J. H. WIERSEMA, F. R. BARRIE, W. GREUTER, ... & G. F. SMITH (eds.) 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159*. Koeltz Botanical Books, Glashütten. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- ZENNI, R. D., A. B. SAMPAIO, Y. P. LIMA, M. PESSOA-FILHO, ... & C. DAEHLER. 2019. Invasive *Melinis minutiflora* outperforms native species, but the magnitude of the effect is context-dependent. *Biol. Invasions* 21: 657-667. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1854-5>
- ZONNEVELD B. J. M., I. J. LEITCH & M. D. BENNETT. 2005. First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms. *Ann. Bot.* 96: 229-24. <https://doi.org/10.1093/aob/mci170>
- ZORZI, V. G. 2016. Endemismo e conservação de refúgios xéricos pleistocênicos da Serra do Itapetinga. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Brasil.
- ZORZI, V. G. & S. MEIRELLES. 2012. Effects of disturbance on the structure and composition of vegetation in the Natural Monument of Pedra Grande-Atibaia-São Paulo-Brazil-Conservation and Recovery of the Soil Islands Vegetation. II Congresso Brasileiro de Ecologia da Paisagem, Salvador.



RECURSOS FLORALES DE AMARYLLIDACEAE USADOS POR ABEJAS SILVESTRES EN TRES ECORREGIONES DE ARGENTINA

FLORAL RESOURCES OF AMARYLLIDACEAE USED BY WILD BEES IN THREE ECO-REGIONS OF ARGENTINA


Favio G. Vossler^{1*} 



1. Laboratorio de Actuopalinología, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. CICYTTP (CONICET-Prov. ER-UADER), Diamante, Entre Ríos, Argentina

*favossler@yahoo.com.ar

Citar este artículo

VOSSLER, F. G. 2023. Recursos florales de Amaryllidaceae usados por abejas silvestres en tres ecorregiones de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 461-476.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40471>

Recibido: 6 Abr 2023
Aceptado: 22 May 2023
Publicado en línea: 30 Jul 2023
Publicado impreso: 30 Sep 2023
Editores: Agostina B. Sassone 
& Nicolás García Berguecio 

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: To detect floral interactions between species of family Amaryllidaceae and bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila), the presence of pollen from wild and cultivated Amaryllidaceae in the nests of wild non-*Apis* bees collected in three Argentine eco-regions (Pampa, Pampa-Espinal and Chaco) was investigated.

M&M: A total of 500 microscopic slides of pollen and honey from 369 nests of 25 bee species were analyzed. The identification was made by comparing the pollen from nests with the reference pollen obtained from the flowers collected in the studied areas. The flower phenology of the wild species and floral visitation with catching of bee individuals were also recorded.

Results: A total of six pollen types belonging to Amaryllidaceae were identified in the pollen diet of only five of the 25 bee species analyzed. Among wild Amaryllidaceae, two different flowering patterns were observed: 1) in the wet periods of winter-spring and/or summer-autumn, and 2) very synchronous and ephemeral, triggered by the rains in summer-autumn.

Conclusions: The five bee species presenting Amaryllidaceae pollen in their nests and most bees collected on flowers were polylectic (generalized pollen usage) from Apidae and Halictidae families. More research is needed to deeply study the floral associations between bees and Amaryllidaceae in Argentina, and it is expected that there will be a higher number of bee species with pollen specialization (oligolecty) towards particular clades of this lineage of monocots.

KEY WORDS

Ephemeral blooming, floral preference, floral reward, flower visitation, oligolectic bee, pollen diet, polylectic bee

RESUMEN

Introducción y objetivos: A fin de detectar patrones de asociaciones entre Amaryllidaceae y abejas (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila), se investigó la presencia de polen de Amaryllidaceae silvestres y cultivadas en nidos de abejas silvestres no *Apis* colectados en tres ecorregiones de Argentina (Pampa, Pampa-Espinal y Chaco).

M&M: Se analizaron un total de 500 preparados microscópicos de polen y miel de 369 nidos de 25 especies. La identificación fue realizada por comparación con polen de referencia de flores recolectadas en los sitios estudiados. También se registraron la fenología floral de las especies silvestres y visitas florales con captura de individuos de abejas.

Resultados: Se identificaron seis tipos polínicos de Amaryllidaceae en la dieta polínica de sólo cinco de 25 especies de abejas. Entre las Amaryllidaceae silvestres se observaron dos patrones de floración marcadamente diferentes: 1) en épocas húmedas invierno-primaverales y/o estivo-otoñales, y 2) sincronizadas y efímeras, desencadenadas por las lluvias estivo-otoñales.

Conclusiones: Las cinco especies de abejas con polen de Amaryllidaceae en sus nidos y la gran mayoría de las recolectadas en las flores fueron polilécticas (uso de polen generalizado) de las familias Apidae y Halictidae. Existe mucho por investigar en cuanto a las asociaciones florales entre abejas y Amaryllidaceae en Argentina, y se espera que hayan más especies de abejas con especialización por polen (oligolectia) hacia clados particulares de este linaje de monocotiledóneas.

PALABRAS CLAVES

Abeja oligoléctica, abeja poliléctica, dieta polínica, floración efímera, preferencia floral, recompensa floral, visita floral

INTRODUCCIÓN

La familia Amaryllidaceae *sensu* Meerow (2007) y Chase *et al.* (2009) incluye actualmente tres subfamilias: Allioideae, Amaryllidoideae y Agapanthoideae. En la flora del Cono Sur, está representada por alrededor de 295 especies en 33 géneros, tanto silvestres (nativas y naturalizadas), como cultivadas (Cabrera, 1949; Cabrera & Zardini, 1979; Dimitri, 1987a; Dimitri, 1987b; Delucchi, 1996; Delucchi, 2003; Hurrell & Delucchi, 2007; Zuloaga *et al.*, 2008, 2019; Sassone *et al.*, 2014).

La palinología ha sido utilizada como herramienta para abordar estudios de interacciones entre plantas y visitantes florales, sea mediante el análisis de su dieta polínica en mieles, polen almacenado en nidos o polen adherido al cuerpo (Cane & Sipes, 2006; Müller & Kuhlmann, 2008; Müller, 2018). Sin embargo, la identificación de granos de polen de Monocotiledóneas en dichas muestras requiere de la elaboración de una colección lo suficientemente completa de granos de polen de referencia para determinada área de estudio ya que en la gran mayoría de los casos son monosulcados, característica compartida con algunas Magnólidas y Gimnospermas no Coníferas (Doyle, 2005). Incluso dentro de Amaryllidaceae, que además fue cambiando de circunscripción a lo largo de la historia de las clasificaciones (Meerow, 2007; APG III, 2009; Chase *et al.*, 2009), la morfología polínica es variable y no existen caracteres únicos que permitan su reconocimiento a nivel familia ni distinción marcada con algunos otros clados de Monocotiledóneas monosulcadas.

Estudios de interacciones bióticas entre especies de la familia Amaryllidaceae y sus visitantes florales no han sido realizados en profundidad en Argentina. Escasos estudios detectaron la presencia de granos de polen de esta familia en las reservas alimentarias de abejas silvestres, indicando cierta importancia en su alimentación y potencial rol polinizador (Tellería, 1999, 2000; Lucia *et al.*, 2017; Vossler, 2018a). En ambientes naturales de Europa, existen reportes de asociaciones entre abejas de los géneros *Osmia* Panzer y *Megachile* Latreille (Megachilidae) y polen de *Allium* L. (Haider *et al.*, 2014; Müller, 2018). En pastizales de la región pampeana del sur de Brasil, se hallaron asociaciones entre abejas y otros polinizadores con especies de Amaryllidaceae nativas (Pinheiro *et*

al., 2008; Streher *et al.*, 2018; Oleques *et al.*, 2019; 2021).

Otros registros de asociaciones entre abejas y especies de Amaryllidaceae provienen de estudios sobre la entomofauna visitante de cultivos, como en el caso de la “cebolla”, *Allium cepa* L. (Sajjad *et al.*, 2008; Devi *et al.*, 2014; Georges *et al.*, 2021).

En el presente estudio se investigó la presencia y abundancia de granos de polen de especies de Amaryllidaceae en nidos de diversas especies de abejas no *Apis* L. recolectados por el autor y por el Dr. J. P. Torretta en *Megachile* sp. B en tres ecorregiones de Argentina. Además, se identificaron abejas en las flores de especies silvestres. Este estudio permitirá profundizar el conocimiento de las interacciones ecológicas entre Amaryllidaceae y abejas (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila), a fin de aportar información útil para promover proyectos de conservación de ambas contrapartes en el país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron un total de 500 preparados microscópicos de polen y miel de 369 nidos de 25 especies de abejas no *Apis* (Tabla 1). Se analizó el polen de las provisiones de celdas de crías y/o heces polínicas en la mayoría de las abejas (excepto en Meliponini) y las reservas de miel y de polen de los potes de almacenamiento en abejas de la tribu Meliponini. En laboratorio, las muestras fueron hidratadas, agitadas, filtradas y centrifugadas a fin de obtener el sedimento polínico. Posteriormente se procedió a la realización de la técnica de acetólisis de Erdtman (1960) y se realizó el montaje en preparados microscópicos permanentes. Como medio de montaje se utilizó gelatina-glicerina fenolada, en tanto que para el sellado se utilizó parafina. La identificación y el conteo de los granos de polen se realizaron con un microscopio óptico digital Leica DM 5000B y Leica Laborlux S en 400x y 1000x. Se contaron entre 450 y 500 granos en las muestras de miel, y entre 300 y 500 granos en las muestras de polen según la diversidad polínica de los preparados microscópicos (Vergeron, 1964). Los valores de abundancia se expresaron en cuatro categorías (Tabla 1).

La identificación de los granos de polen de las muestras de nidos de abejas fue realizada

Tabla 1. Presencia y abundancia relativa de polen de Amaryllidaceae en nidos de 25 especies de abejas, ordenadas por orden alfabético de familias y tribus. * tipo polínico perteneciente a especies cultivadas y/o naturalizadas.

Familia de abeja	Tribu	Especie	Nidos con Amaryllidaceae (vs. nidos analizados)			Abundancia de tipos polínicos de Amaryllidaceae			Tipo polínico presente
			Ausente	< 5%	5-45 %	> 45%			
Andrenidae	Calliopsini	<i>Calliopsis laeta</i> (Vachal)	X						
Andrenidae	Calliopsini	<i>Calliopsis mendocina</i> (Jørgensen)	X						
Apidae	Ancyloscelidini	<i>Eremapis parvula</i> Ogloblin	X						
Apidae	Bombini	<i>Bombus pauloensis</i> Friese	X						
Apidae	Meliponini	<i>Geotrigona argentina</i> Camargo & Moure	X						
Apidae	Meliponini	<i>Melipona orbigny</i> (Guérin)	X						
Apidae	Meliponini	<i>Plebeia catamarcensis</i> (Holmberg)	X						
Apidae	Meliponini	<i>Scaptotrigona jujuyensis</i> (Schrottky)	X						
Apidae	Meliponini	<i>Tetragonisca fiebrigi</i> (Schwarz)	X						
Apidae	Xylocopini	<i>Ceratina rupestris</i> Holmberg		X				Nothoscordum gracile	
Apidae	Xylocopini	<i>Ceratina</i> sp 2	X						
Apidae	Xylocopini	<i>Ceratina</i> sp 3	X						
Apidae	Xylocopini	<i>Ceratina</i> sp 4	X						
Apidae	Xylocopini	<i>Xylocopa artifex</i> Smith			X			Hippeastrum tipo 1 *	
Apidae	Xylocopini	<i>Xylocopa artifex</i> Smith			X			Hippeastrum tipo 2 *	
Apidae	Xylocopini	<i>Xylocopa artifex</i> Smith			X			Crinum *	
Apidae	Xylocopini	<i>Xylocopa augusti</i> Lepelletier			X			Crinum *	
Apidae	Xylocopini	<i>Xylocopa ciliata</i> Burmeister			X			Zephyranthes minima	
Colletidae	Hylaeini	<i>Hylaeus</i> sp.	X						
Colletidae	Neopasiphaeini	<i>Sarocolletes duplex</i> (Michener)	X						
Halictidae	Augochlorini	<i>Augochlora daphnis</i> Smith	X						
Halictidae	Augochlorini	<i>Augochlora phoemonoe</i> (Schrottky)	X						
Megachilidae	Megachilini	<i>Megachile infima</i> Vachal	X						
Megachilidae	Megachilini	<i>Megachile</i> sp. B			X			Zephyranthes minima	
Megachilidae	Megachilini	<i>Megachile</i> sp. B			X			Allium triquetrum *	
Megachilidae	Megachilini	<i>Megachile pusilla</i> Pérez	X						
Megachilidae	Megachilini	<i>Megachile susurrans</i> Haliday	X						
Megachilidae	Lithurgini	<i>Microthorge</i> sp.	X						
		25 especies de abejas	X						
		32 (369)							

por comparación con polen de referencia de flores recolectadas en los sitios estudiados. La palinoteca de referencia personal consistió de más de 500 especies pertenecientes a 105 familias de Angiospermas, 18 de ellas Monocotiledóneas, dos Magnólidas y 85 Eudicotiledóneas. La palinoteca de referencia de los taxones monosulcados (aquellos con granos de polen con presencia de un sulco, asociados a la gran mayoría de Monocotiledóneas y Magnólidas) consistió de 54 especies pertenecientes a 14 familias, incluyendo 17 especies de Amaryllidaceae, tanto nativas silvestres (diez especies) como cultivadas (siete especies), varias de las cuales se hallan naturalizadas. En la misma estuvieron representados miembros de las tres subfamilias presentes en la cercanía de los nidos de abejas estudiados. En la subfamilia Agapanthoideae se incluyó a *Agapanthus africanus* (L.) Hoffmanns, en Alliioideae a *Allium triquetrum* L., *Nothoscordum bonariense* (Pers.) Beauverd, *N. gracile* (Dryand. ex Aiton) Stearn, *N. montevidense* Beauverd, *N. nudicaule* (Lehm.) Guagl. y *Tulbaghia violacea* Harv., y en Amaryllidoideae a *Crinum asiaticum* L., *C. x powellii* Hort., *Hippeastrum* sp., *Narcissus tazetta* L., *Zephyranthes bifida* (Herb.) Nic. García & Meerow, *Z. candida* (Herb. ex Lindl.) Herb., *Z. gracilifolia* (Herb.) G. Nicholson, *Z. jamesonii* (Baker) Nic. García & S.C. Arroyo, *Ze. minima* Herb. y *Z. tubispatha* (L'Hér.) Herb. Los especímenes que respaldan a dicha colección se depositaron en los siguientes Herbarios: CTES, DTE, LP y SI (ver Anexo).

Los nombres científicos de plantas fueron actualizados de acuerdo al Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2005+) y los nombres de abejas según el Catálogo de abejas Moure (Moure *et al.*, 2022). La recolección de abejas para su identificación se realizó a partir de las entradas de los nidos o en su interior (Tabla 1), mientras que las abejas visitando las flores fueron atrapadas a mano (Tabla 2). Los individuos fueron montados en alfileres entomológicos, identificados por Arturo Roig Alsina (abejas de los nidos) y el autor (abejas en las flores) y guardados en cajas entomológicas y finalmente depositados en la colección entomológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN).

La fenología floral de las especies silvestres fue observada a campo del siguiente modo: en la ecorregión pampeana, a lo largo de ciclos anuales entre los años 2006 y 2010 en los alrededores de la ciudad de La Plata (La Plata, Los Hornos, Hernández) y en el Parque Ecológico Municipal de La Plata (34° 51'-52' S, 58° 03'-05' O), un parche de 200 ha de pastizal pampeano invadido por leñosas (Vossler *et al.*, 2011) en la ciudad de Villa Elisa, Buenos Aires (Tabla 3); en la ecorregión pampeana-espinal, durante los años 2018-2023 en las localidades de Diamante, Aldea Valle María y Paraná, Entre Ríos; y en la ecorregión chaqueña durante algunos años entre 2003 y 2017, principalmente en los alrededores de las localidades de J.J. Castelli, Villa Río Bermejito y El Sauzalito, Chaco (Vossler, 2013a) (Tabla 3).

RESULTADOS

Estudios palinológicos de reservas alimentarias en abejas

El análisis microscópico del polen de 32 nidos de cinco especies de abejas reveló la presencia de seis tipos polínicos de Amaryllidaceae (Tabla 1, Fig. 1). La mayor riqueza de tipos polínicos y abundancia de esta familia se registró en especies de *Xylocopa* Latreille, seguido por *Megachile* y *Ceratina* Latreille. Nidos de *Xylocopa artifex* presentaron polen de *Hippeastrum* tipos 1 y 2 y *Crinum* en sitios urbanos (Fig. 1E-F), aquellos de *X. augusti* de *Crinum* en un ambiente urbano, y nidos de *X. ciliata* mostraron escasa representación de polen de *Z. minima* en ambientes naturales. *Megachile* sp. B mostró la presencia de mónades y díades de *Allium triquetrum* y de *Zephyranthes minima* (Fig. 1A-D). En un único nido de *Ceratina rupestris* se halló escasa representatividad de *Nothoscordum gracile* (Tabla 1).

Las restantes 20 especies de abejas estudiadas no presentaron polen de esta familia en sus nidos (Tabla 1), a pesar de que los mismos fueron muestreados en las regiones pampeanas y pampeana-espinal donde hay diversas especies de Amaryllidaceae y sus floraciones fueron abundantes en ciertos períodos del año (Tabla 3). Los nidos estudiados en estas regiones pertenecieron a *Bombus pauloensis*, cuatro especies del género *Megachile*, dos de

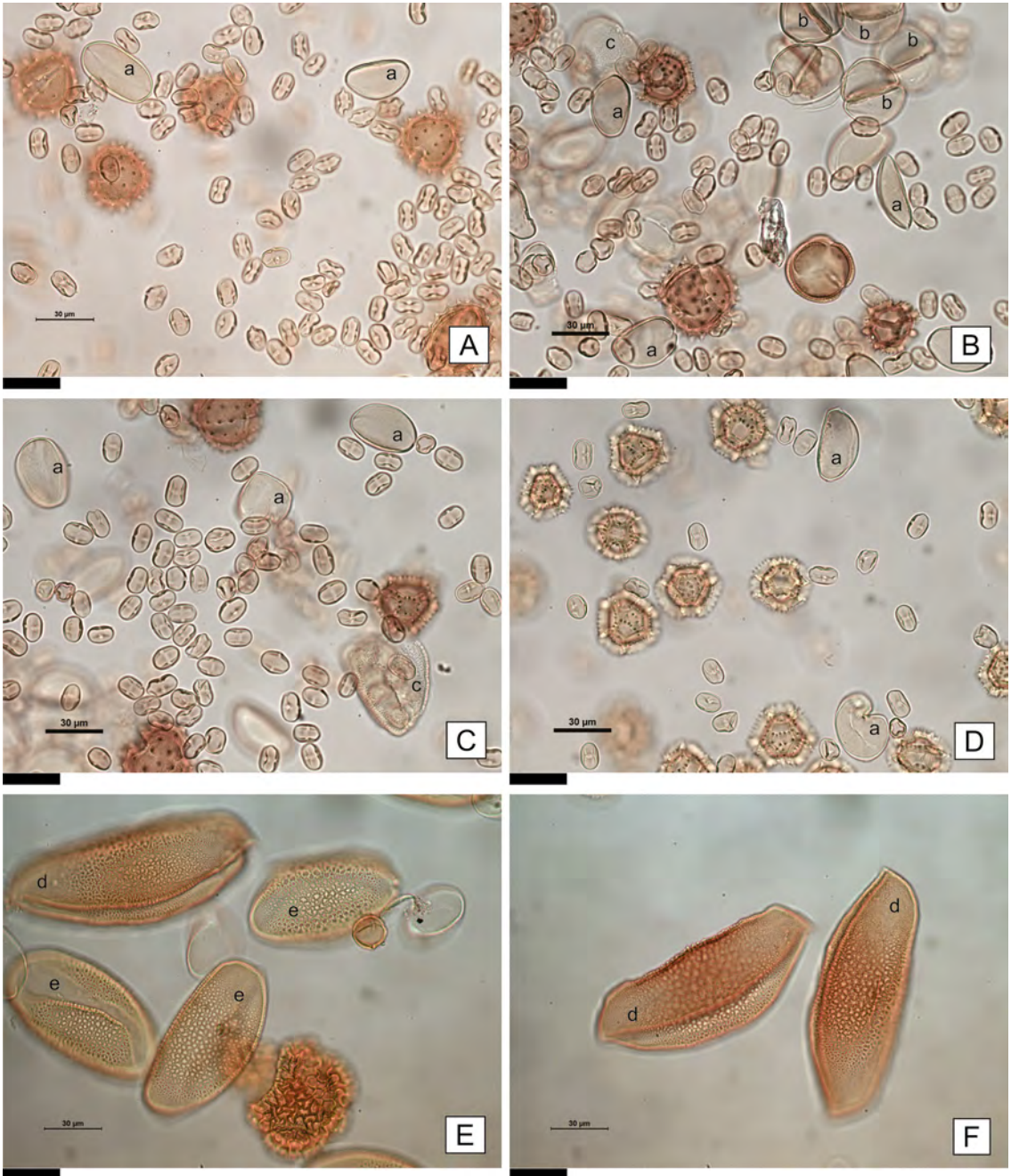


Fig. 1. Granos de polen de Amaryllidaceae en provisiones de polen hallados en nidos de abejas. **A-D:** *Megachile* sp. **E-F:** *Xylocopa artifex*. Abreviaturas= a: mónades de *Allium triquetrum*; b: díades de *A. triquetrum*; c: *Zephyranthes minima*; d: *Hippeastrum* tipo 1; e: *Hippeastrum* tipo 2.

Augochlora Smith y dos de Colletidae (Tabla 1). Las Amaryllidaceae tampoco estuvieron representadas en los nidos analizados de abejas

de la región chaqueña: *Eremapis parvula*, dos especies de *Calliopsis* Smith, dos de *Megachile*, tres de *Ceratina* y cinco de la tribu Meliponini

de los géneros *Plebeia* Schwarz, *Tetragonisca* Moure, *Scaptotrigona* Moure, *Melipona* Illiger y *Geotrigona* Moure (Tabla 1).

Actividad de abejas en las flores

Se estudiaron dos especies nativas pertenecientes a la tribu Hippeastreae (Amaryllidoideae), *Z. gracilifolia* y *Z. tubispatha*, de la ecorregión pampeana-espinal en Paraná, durante dos jornadas consecutivas posterior a lluvias (16 y 17-II-2023), a pesar de encontrarse en plena floración, llamativamente no se detectaron visitantes florales (Fig. 2A-F). Sin embargo, dentro de flores de estas especies en La Plata, se observaron abejas de la especie *C. rupestris* (Tabla 2). En otro sitio de Paraná, a 2 km de distancia del primero, tres días después abrieron las flores de *Z. jamesonii* y *Z. bifida* (Fig. 2G-I, L-N) y las dos especies anteriores estaban fructificando. Sólo en las flores de *Z. jamesonii*, se atraparon abejas nativas recolectando polen directamente de las anteras y tomando néctar dentro de las flores cerca de la base de los tépalos (Fig. 2G; Tabla 2). Las abejas se dirigían volando directamente al interior de la flor o se posaban sobre los tépalos (externa o apicalmente) para luego ingresar caminando hacia el interior de la flor. Dentro de flores de *Z. bifida* de las ecorregiones pampeana-espinal y pampeana también se observaron abejas (Tabla 2). En el interior de flores de *Zephyranthes* sp. (Fig. 2J-K) de la ecorregión chaqueña, se identificaron otras abejas (Tabla 2).

Por otro lado, en poblaciones nativas de *N. montevidense* y *N. bonariense* (subfamilia Allioideae, tribu Leucocoryneae) creciendo en pastizales prístinos de los alrededores de La Plata (Buenos Aires) (Fig. 2), se recolectaron abejas durante el otoño (Tabla 2). Algunas de estas especies también fueron atraídas a flores de individuos femeninos (y por ende sólo con néctar) de *Baccharis spicata* (Lam.) Baill. (Asteraceae) junto con *Augochloropsis* sp. y *Temnosoma* sp. (Tabla 2).

Fenología floral de Amaryllidaceae

Las observaciones de fenología floral en las regiones pampeana, pampeana-espinal y chaqueña de Argentina registraron que las especies nativas de Amaryllidaceae poseen dos patrones de floración contrastantes: 1) en épocas húmedas

invierno-primaverales y/o estivo-otoñales (bimodal en algunas especies de *Nothoscordum*), y 2) sincronizadas y efímeras, desencadenadas por las lluvias estivo-otoñales (acentuado en la mayoría de las especies de *Zephyranthes*) (Figs. 2 y 3). Durante los picos de floración se observó un importante atractivo visual, que en el caso de las abejas silvestres pueden utilizar estas flores como recursos de néctar, polen y sitios de cópula, dependiendo de las especies de ambas contrapartes.

Entre las especies silvestres en la región pampeana, en *Nothoscordum* (*N. bonariense*, *N. gracile*, *N. montevidense* y *N. nudicaule*) se reportó floración bimodal (dos picos al año, el primero de septiembre a noviembre y el segundo de marzo a mayo) en los momentos con mayor humedad del suelo (Fig. 3, Tabla 3). La floración de *Z. minima* coincidió con la floración otoñal de *N. bonariense* y *N. montevidense* en épocas con suelo húmedo (Fig. 3). En las otras cuatro especies de *Zephyranthes* de las regiones pampeana y pampeana-espinal, sin embargo, la floración se observó en días posteriores a las lluvias y con una duración de entre dos días a una semana (efímera) y sincronizada entre los individuos, observándose desde fines de primavera (diciembre), principalmente en verano (enero a marzo, según los años y sitios) y hasta otoño (abril) (Fig. 2; Tabla 3). La floración de estas especies fue escalonada, primeramente, con *Z. gracilifolia* y *Z. tubispatha*, y posteriormente *Z. bifida* en La Plata (Buenos Aires) o las dos primeras, a veces junto a *Z. jamesonii* y luego *Z. bifida* en Paraná (Entre Ríos) (Fig. 2). En *Beauverdia dialystemon* (Guagl.) Sassone & Guagl., las floraciones ocurrieron de manera efímera y sincronizada pero sólo a fines de invierno (durante agosto) (Tabla 3). Y entre las especies naturalizadas *Narcissus tazetta* y *Allium triquetrum*, sus floraciones se observaron durante julio-agosto en el primer caso, y entre agosto y octubre en el segundo, ambas en meses con elevada humedad del suelo (Tabla 3). En la región chaqueña sólo se registró una especie de *Zephyranthes* con el mismo comportamiento de floración que las *Zephyranthes* de la región pampeana (posterior a lluvias y/o incendios, efímeras y sincronizadas), y desde noviembre a febrero (Vossler, 2013a) (Tabla 3; Fig. 2J-K).

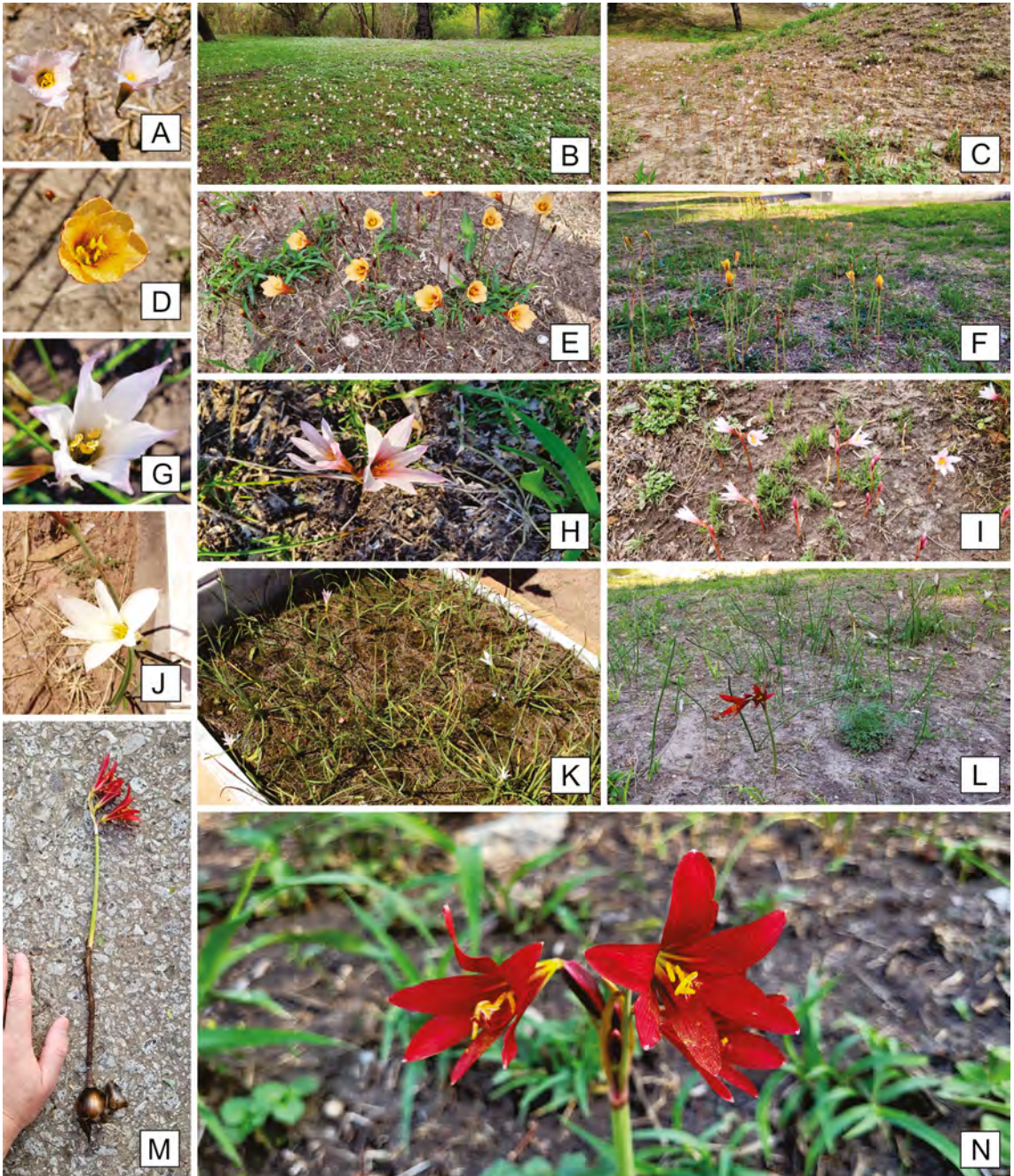


Fig. 2. Floraciones sincronizadas, efímeras y estivo-otoñales post-lluvias de especies de la tribu Hippeastreae. **A-C:** *Zephyranthes gracilifolia*. **D-F:** *Z. tubispatha*. **G-I:** *Z. jamesonii*. **J-K:** *Zephyranthes* sp. **L-N:** *Z. bifida*. **A-I, L-N:** Paraná, Entre Ríos; **J-K:** Juan José Castelli, Chaco.

Tabla 2. Insectos atrapados en flores de Amaryllidaceae silvestres.

Especie de planta	Taxón del visitante	N° individuos y sexo	Recurso floral recolectado	Localidad de observación	Fecha y horario de observación
<i>Nothoscordum bonariense</i>	<i>Augochlora iphigenia</i> (Halictidae: Augochlorini)	1 hembra	no observado	La Plata	05-IV-2008
<i>N. bonariense</i>	<i>Dialictus</i> sp. (Halictidae: Halictini)	1 hembra	no observado	La Plata	05-IV-2008
<i>N. bonariense</i>	Diptera sp.1		no observado	La Plata	05-IV-2008
<i>N. bonariense</i>	Diptera sp.2		no observado	La Plata	05-IV-2008
<i>N. bonariense</i>	Halictinae sp. (Halictidae)		no observado	La Plata	05-IV-2008
<i>N. montevidense</i>	<i>Dialictus</i> sp. (Halictidae: Halictini)	2 hembras + 1 macho	no observado	La Plata	05-IV-2008
<i>Zephyranthes bifida</i>	<i>Ceratina rupestris</i> (Apidae: Xylocopini)	1 hembra	polen	La Plata	09-III-2008
<i>Z. bifida</i>	<i>Dialictus</i> sp. (Halictidae: Halictini)	1 hembra	néctar	Paraná	23-II-2023, 18 hs
<i>Z. bifida</i>	<i>Plebeia droryana</i> (Apidae: Meliponini)	1 hembra	néctar	Paraná	23-II-2023, 18 hs
<i>Z. gracilifolia</i>	<i>Ceratina rupestris</i> (Apidae: Xylocopini)	1 hembra	polen y néctar	La Plata	09-III-2008
<i>Z. jamesonii</i>	<i>Augochlora iphigenia</i> (Halictidae: Augochlorini)	2 hembras	néctar	Paraná	20-II-2023, 18:00-18:40 hs
<i>Z. jamesonii</i>	<i>Dialictus</i> sp. (Halictidae: Halictini)	1 hembra	néctar	Paraná	20-II-2023, 18:00-18:40 hs
<i>Z. jamesonii</i>	<i>Plebeia droryana</i> (Apidae: Meliponini)	2 hembras	polen	Paraná	20-II-2023, 18:00-18:40 hs
<i>Z. jamesonii</i>	<i>Pseudagapostemon</i> sp. (Halictidae: Caenohalictini)	3 machos	néctar	Paraná	20-II-2023, 18:00-18:40 hs
<i>Z. tubispatha</i>	<i>Ceratina rupestris</i> (Apidae: Xylocopini)	1 hembra	no observado	La Plata	09-III-2008
<i>Zephyranthes</i> sp.	<i>Callonychium</i> sp. (Andrenidae: Calliopsini)	1 hembra	no observado	J.J. Castelli	26-XI-2010
<i>Zephyranthes</i> sp.	<i>Diadasia</i> sp. (Apidae: Emphorini)	1 macho	no observado	J.J. Castelli	26-XI-2010

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El polen hallado en las muestras de provisiones de nidos de abejas silvestres no *Apis* permitió detectar interacciones entre flores de Amaryllidaceae y abejas en las regiones pampeana y pampeana-espinal en ecosistemas nativos y urbanizados. El mismo indica claramente que estas abejas pueden alimentar a sus crías con polen de esta familia en combinación con el de otras, y puede sugerir eventual polinización por parte de estos insectos. Las especies de abejas que almacenaron polen de esta familia fueron poliléticas y pertenecientes a tres géneros y dos tribus en las familias Apidae

y Megachilidae pero en el futuro puede que se detecten especies oligoléticas en Amaryllidaceae, para lo cual sería necesario hallar nidos con provisiones de polen. Sería interesante estudiar a campo la posible sincronización entre nidificación y floración de especies de Amaryllidaceae nativas durante el escaso período posterior a las lluvias (en particular en las floraciones efímeras, sincronizadas y desencadenadas por lluvias de muchas especies de *Zephyranthes*). Su intensiva floración puede estar sincronizada con la emergencia de abejas solitarias especialistas que nidifican en el suelo y que requieren de lluvias para iniciar su nidificación. En algunos casos conocidos, la sincronización entre

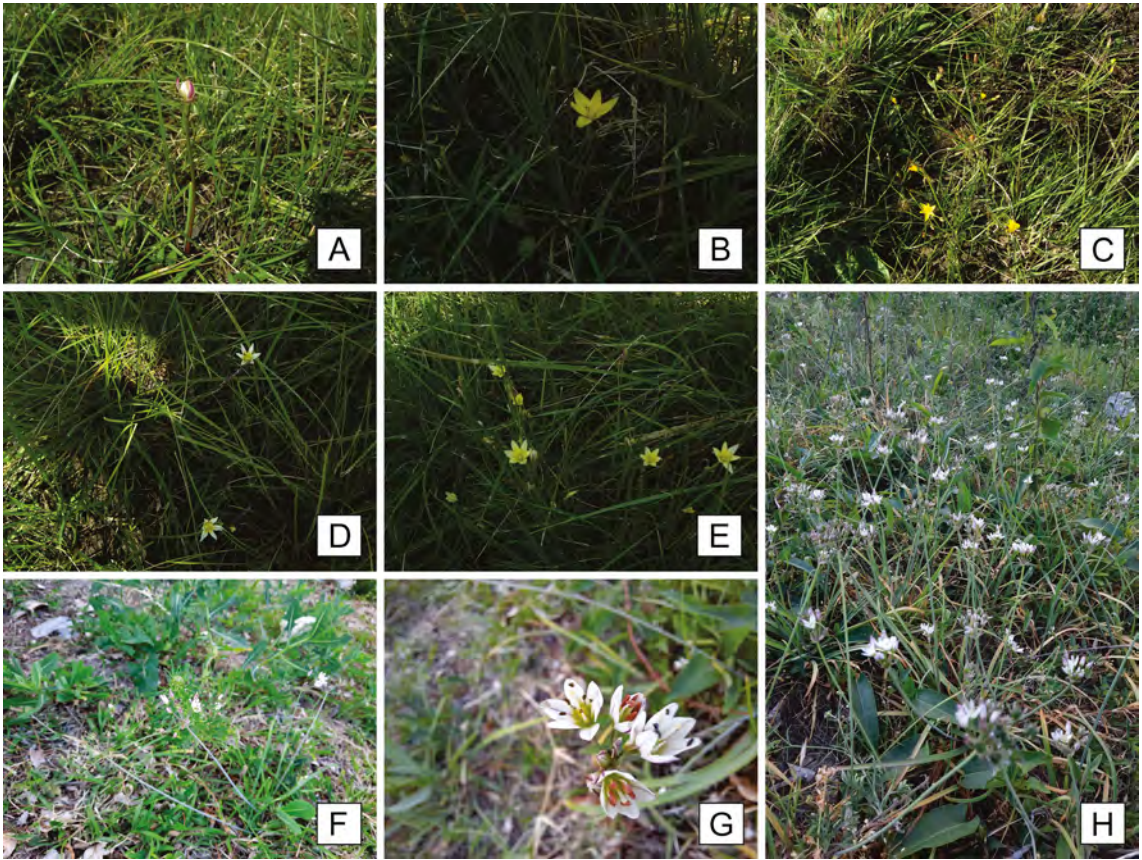


Fig. 3. Floraciones invierno-primaverales de épocas húmedas de **A:** *Zephyranthes minima*; y de especies de la tribu Leucocoryneae (**B-H**). **B-C:** *Nothoscordum montevidense*. **D-E:** *N. bonariense*. **F-H:** *N. nudicaule*. **A-E:** La Plata, Buenos Aires; **F-H:** Paraná, Entre Ríos.

floración y nidificación suele ser efímera (pocos días o semanas) dependiendo de la distribución espacial y continuidad de las lluvias y humedad del suelo, por lo que puede pasar desapercibida a campo (Vossler, 2013b; 2014). Por otro lado, en las estaciones invernales-primaverales y otoñales donde florecen *Nothoscordum* y algunas otras especies de Leucocoryneae, serían útiles estudios para conocer sus patrones de interacción con abejas u otros polinizadores, y también permitiría conocer la identidad de polinizadores de especies invasoras como *Allium triquetrum* (Allieae) y *Narcissus tazetta* (Narcisseae). Al respecto, es interesante destacar que entre las especies ornamentales invasoras en Argentina como *N. tazetta*, las abejas capturadas en su área de origen son poliléticas:

Xylocopa olivieri Lepeletier (Apidae: Xylocopini), *Apis mellifera* (Apidae: Apini) y *Anthophora* sp. (Apidae: Anthophorini) (Arroyo & Dafni, 1995). Estas abejas son, en parte, taxonómicamente similares a las aquí halladas en asociación con Amaryllidaceae cultivadas y nativas (Tabla 2).

Los presentes registros de polen en nidos de 25 especies de abejas de tres ecorregiones de la Argentina muestran una aparente escasez de asociaciones con especies de Amaryllidaceae. Sin embargo, muchos de estos nidos fueron encontrados en la ecorregión chaqueña (Vossler *et al.*, 2010; Vossler, 2013a; 2015; 2018b; 2019a; 2019b; 2019c; 2021) donde sólo se hallaron floraciones efímeras de *Zephyranthes* posteriores a lluvias y/o incendios, que pudieron pasar desapercibidas para las abejas

Tabla 3. Fenología de floración de especies de Amaryllidaceae estudiadas a campo. Se observan 4 períodos de floración: invernal (2), invierno-primaveral (1), primavera-otoñal (bimodal) (3) y estivo-otoñal (4). * especie naturalizada.

Especie	Sitio	Flor (color predominante)	Meses													
			AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MZO	ABR	MAY				
<i>Allium triquetrum</i> *	City Bell	blanca	1		1											
<i>Beauverdia dialystemon</i>	Gonnet	amarilla	2													
<i>Narcissus tazetta</i> *	Diamante y Strobel	blanca y amarilla	2													
<i>N. tazetta</i> *	La Plata	blanca y amarilla	2													
<i>Nothoscordum bonariense</i>	La Plata	blanca, blanca y amarilla			3	3	3						3	3		
<i>N. gracile</i>	La Plata y Diamante	blanca			3	3	3						3	3	3	3
<i>N. montevidense</i>	La Plata y Villa Elisa	amarilla			3								3	3		
<i>N. nudicaule</i>	Paraná y Strobel	blanca			3	3	3						3	3	3	3
<i>Zephyranthes bifida</i>	La Plata	rosa intenso											4	4		
<i>Z. bifida</i>	Paraná	rojo intenso											4			
<i>Z. candida</i>	Santa Fe	blanca												4	4	4
<i>Z. gracilifolia</i>	La Plata	rosa pálido o blanca												4		
<i>Z. gracilifolia</i>	Paraná	rosa moderado								4	4	4	4	4	4	4
<i>Z. jamesonii</i>	Paraná	rosa muy pálido												4		
<i>Z. minima</i>	La Plata	blanca y rosa muy pálido												4	4	4
<i>Z. tubispatha</i>	La Plata	naranja cobrizo						4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Z. tubispatha</i>	Paraná	naranja cobrizo								4				4		4

poliléticas analizadas o no haber sido preferidas por ellas, entre otros aspectos. El hallazgo ocasional de dos géneros de abejas oligoléticas en *Zephyranthes* en esta región sugiere la necesidad de incrementar los esfuerzos por conocer estas interacciones, y la posible sincronización ya que especies del género *Callonychium* Brèthes (obs. pers.) y aparentemente algunas especies de *Diadasia* Patton nidifican en el suelo posteriormente a lluvias (Neff & Simpson, 1992). A pesar de que cinco de las 25 especies estudiadas en la región chaqueña fueron “abejas sin aguijón” (tribu Meliponini), ampliamente poliléticas y con elevado número de forrajeras, no se halló polen de esta familia en sus reservas alimentarias; sin embargo, en regiones tropicales se halló recolección de polen y visitas florales por parte de estas abejas en *Hippeastrum* y *Amaryllis* (Imperatriz-Fonseca *et al.*, 2011; Jongjitvimol & Poolprasert, 2014), y en el presente estudio se observó recolección de néctar por una especie (*Plebeia droryana* (Friese) Friese) en dos especies silvestres de *Zephyranthes*.

En ambientes naturales de la región pampeana fue donde se hallaron más asociaciones entre abejas y Amaryllidaceae nativas. Para detectar más asociaciones, es necesario realizar estudios profundos en los ambientes silvestres donde estas plantas son más abundantes y en sus períodos específicos de floración, así como estudios de la melitofauna visitante de estas flores, como aquellos realizados en pastizales pampeanos del sur de Brasil (Pinheiro *et al.*, 2008; Streher *et al.*, 2018; Oleques *et al.*, 2019, 2021). Tales autores identificaron las abejas *Dialictus* spp., *Ceratina asunciana* Strand, *Augochlorodes* sp., *Augochloropsis* sp., *Pseudaugochlora* sp., *A. mellifera* L. y *X. augusti* recolectando polen y/o néctar de *N. montevidense*, *N. bonariense*, *N. gracile*, *Z. gracilifolia*, *Zephyranthes* sp. y *Z. pedunculosa* (Herb.) Nic. García & S.C. Arroyo (Pinheiro *et al.*, 2008; Streher *et al.*, 2018; Oleques *et al.*, 2021). Es de destacar que gran parte de los géneros de abejas y de las especies de Amaryllidaceae registrados en Brasil fueron similares a los aquí hallados, siendo todas las abejas poliléticas.

Es necesario resaltar que los estudios palinológicos de nidos en los que se detectó la mayor representación de tipos polínicos fueron en ambientes urbanos; esto es debido a que existen muchas especies ornamentales cultivadas por sus

flores atractivas, como *Hippeastrum*, *Crinum*, *Amaryllis*, *Zephyranthes*, que aparecieron en las muestras aquí estudiadas y también en estudios previos como los de Tellería (1999, 2000) y Lucia *et al.* (2017).

En el presente estudio, los resultados obtenidos durante el reducido tiempo de muestreo en el que se recolectaron abejas visitando flores de *Zephyranthes* y *Nothoscordum* indican el potencial para investigar en profundidad las interacciones abejas-Amaryllidaceae. Las especies que fueron atrapadas directamente en las flores o cuya dieta polínica en los nidos fueron analizadas (*Xylocopa* spp., *Megachile* sp. B, *C. rupestris*, *Dialictus* sp., *A. iphigenia* Holmberg y *P. droryana*) son poliléticas, que recolectan polen de las flores que oportunamente hallan en su área de forrajeo, pero especies de los géneros *Diadasia*, *Callonychium* y, posiblemente, *Pseudagapostemon* Schrottky son especialistas por polen (oligoléticas) (Sipes & Tepedino, 2005; Roig Alsina, 2008; Ruz *et al.*, 2008) y probablemente se hallen íntimamente asociadas a las especies de *Zephyranthes*.

La presencia de polen de Amaryllidaceae ornamentales asociados a nidos de *Xylocopa* puede deberse a su preferencia floral hacia flores vistosas, con anteras y estigmas dispuestos de tal manera de contactar el dorso o el vientre del cuerpo del visitante floral, y al gran tamaño corporal de estas abejas capaz de contactar con el polen de estas flores, entre otras características (Solomon Raju & Purnachandra Rao, 2006).

Si bien la mayoría de las abejas registradas en el interior de las flores fueron hembras, es llamativa la presencia de machos de diversas especies, lo que puede sugerir que son utilizadas como sitios de cópula, patrullaje, pernocte y alimentación con néctar (los machos no pueden recolectar polen activamente). Los machos hallados fueron de las familias Halictidae (*Pseudagapostemon* y *Dialictus* Robertson) y Apidae (*Diadasia*) junto al del halictido *A. iphigenia* en flores de *Baccharis* cuya floración se superpuso con la floración otoñal de dos especies de *Nothoscordum* nativas. Estos registros otoñales indican que estas abejas se hallaban en necesidad de obtención de recursos alimentarios (néctar y/o polen) de las flores disponibles en ese momento del año, que se caracteriza por la culminación de las floraciones e inicio de los días fríos menos favorables para la

actividad de forrajeo de las abejas. Los Halictidae poseen una elevada variedad de comportamientos sociales (desde solitarios con varias generaciones a eusociales) y culminan su ciclo de nidificación hacia el verano e inicios de otoño, con una gran producción de machos y hembras que abandonan sus nidos natales y buscan copular, de modo que las hembras fecundadas y bien alimentadas atraviesan el invierno en diapausa e inician un nuevo nido la siguiente temporada en primavera (Michener & Lange, 1958; Packer *et al.*, 1989; Coelho, 2002; Dalmazzo *et al.*, 2008); esto coincide con los picos de floración de los *Zephyranthes* estudiados y con el segundo pico de floración de los *Nothoscordum*, lo que explicaría la abundancia de esta familia de abejas.

Sería importante abordar estudios más profundos del elenco de visitantes florales en Amaryllidaceae nativas de Argentina, su comportamiento de transferencia de polen, recursos florales utilizados, el uso de flores como sitios de cópula, entre otros aspectos. Estas investigaciones permitirán aportar información útil para desarrollar estrategias de conservación de ambas contrapartes en ecosistemas nativos.

AGRADECIMIENTOS

A la Mg. Lic. Paola Soñez por la asistencia técnica en el procesamiento de las muestras palinológicas de algunos de los nidos de las abejas, al Dr. Arturo Roig Alsina por la identificación de la mayoría de las abejas de los nidos estudiados y al Dr. Juan P. Torretta por las muestras de *Megachile* sp. B. A los revisores y editores, quienes aportaron comentarios que enriquecieron el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- ARROYO, J. & A. DAFNI. 1995. Variations in habitat, season, flower traits and pollinators in dimorphic *Narcissus tazetta* L. (Amaryllidaceae) in Israel. *New Phytol.* 129: 135-145. <http://www.jstor.org/stable/2558622>.
- CABRERA, A. L. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (provincia de Buenos Aires, Rep. Argentina). *Lilloa* 20: 269-376.
- CABRERA, A. L. & E. M. ZARDINI. 1979. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Acme, Buenos Aires.
- CANE, J. H. & S. SIPES. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. En: WASER, N. M. & J. OLLERTON (eds.), *Plant-Pollinator Interactions. From specialization to generalization*, pp. 99-122. Chicago Press, Chicago.
- CHASE, M. W., J. L. REVEAL & F. M. FAY. 2009. A subfamilial classification for the expanded Asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 132-136. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x>
- COELHO, B. 2002. The biology of the primitively eusocial *Augochloropsis iris* (Schrottky, 1902) (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Soc.* 49: 181-190. <https://doi.org/10.1007/s00040-002-8299-6>
- DALMAZZO, M., R. A. GONZÁLEZ VAQUERO, A. ROIG ALSINA & G. DEBANDI. 2008. Halictidae. En: ROIG-JUÑENT, S., L. E. CLAPS & G. DEBANDI (dirs.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, vol. 4: 133-150. Sociedad Entomológica Argentina ediciones, Tucumán.
- DELUCCHI, G. 1996. Especies adventicias nuevas o críticas en la Argentina I. *Parodiana* 9: 115-124.
- DELUCCHI, G. 2003. Las especies adventicias del género *Allium* (Alliaceae) en la Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38: 329-335.
- DEVI, L., R. GULATI & K. TEHRI. 2014. Diversity and abundance of insect pollinators on *Allium cepa*. *J. Entomol. Zool. Stud.* 2: 34-38.
- DIMITRI, M. J. 1987a. *Allium*. En: DIMITRI, M. J. (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 1: 225-226. 3ra. ed. Acme, Buenos Aires.
- DIMITRI, M. J. 1987b. Amarilidáceas. En: DIMITRI, M. J. (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 1: 245-260. 3ra. ed. Acme, Buenos Aires.
- DOYLE, J. A. 2005. Early evolution of angiosperm pollen as inferred from molecular and morphological phylogenetic analyses. *Grana* 44: 227-251. <https://doi.org/10.1080/00173130500424557>
- ERDTMAN, G. 1960. The acetolysis method, a revised description. *Sven. Bot. Tidskr.* 54: 561-564.

- GEORGES, T., F. DANIEL, D. DOUNIA, D. CHANTAL, ... & F. TCHUENGUEM FOHOOU. 2021. Diversity of insect pollinators of *Allium cepa* L. (Liliaceae) and assessment of its impact on yields at Gazawa (Cameroon). *J. Appl. Biol. Biotechnol.* 9: 85-92. <https://doi.org/10.7324/JABB.2021.9208>
- HAIDER, M., S. DORN, C. SEDIVY & A. MÜLLER. 2014. Phylogeny and floral hosts of a predominantly pollen generalist group of mason bees (Megachilidae: Osmiini). *Biol. J. Linn. Soc.* 111: 78-91. <https://doi.org/10.1111/bij.12186>
- HURRELL, J. A. & G. DELUCCHI. 2007. Amaryllidaceae adventicias en la Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 42: 313-319.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L., I. ALVES-DOS-SANTOS, P. S. SANTOS FILHO, W. ENGELS, M. RAMALHO, ... & A. M. P. KLEINERT. 2011. Checklist of bees and honey plants from São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrop.* 11: 631-655. <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1a/en/abstract?inventory+bn0321101a2011>
- JONGJITVIMOL, T. & P. POOLPRASERT. 2014. Pollen sources of stingless bees (Hymenoptera: Meliponinae) in Nam Nao National Park, Thailand. *NU. Int. J. Sci.* 11: 1-10.
- LUCIA, M., M. C. TELLERIA, P. J. RAMELLO & A. H. ABRAHAMOVICH. 2017. Nesting ecology and floral resource of *Xylocopa augusti* Lepeletier de Saint Fargeau (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. *Agr. Forest Entomol.* 19: 281-293. <https://doi.org/10.1111/afe.12207>
- MEEROW, A. W., J. L., REVEAL, D. A SNIJMAN & J. H. DUTILH. 2007. Proposal to conserve the name *Amaryllidaceae* against *Alliaceae*, a “superconservation” proposal. *Taxon* 56: 1299-1300. <https://doi.org/10.2307/25065925>
- MICHENER, C. D. & R. B. LANGE, 1958. Observations on the behavior of Brazilian halictid bees, III. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 39: 473-505. https://digitalcommons.usu.edu/bee_lab_mi/3
- MOURE, J. S., D. URBAN & G. A. R. MELO (Orgs). 2022. Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region. [online]. Disponible en: <http://www.moure.cria.org.br/catalogue> [Acceso: 9 febrero 2023].
- MÜLLER, A. 2018. Pollen host selection by predominantly alpine bee species of the genera *Andrena*, *Panurginus*, *Dufourea*, *Megachile*, *Hoplitis* and *Osmia* (Hymenoptera, Apoidea). *Alpine Entomol.* 2: 101-113. <https://doi.org/10.3897/alpento.2.29250>
- MÜLLER, A. & M. KUHLMANN. 2008. Pollen hosts of western palaearctic bees of the genus *Colletes* (Colletidae)-the Asteraceae paradox. *Biol. J. Linn. Soc.* 95: 719-733. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01113.x>
- NEFF, J. L. & B. B. SIMPSON. 1992. Partial bivoltinism in a ground-nesting bee: the biology of *Diadasia rinconis* in Texas (Hymenoptera, Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 65: 377-392.
- OLEQUES, S. S., J. VIZENTIN-BUGONI & G. E. OVERBECK. 2019. Influence of grazing intensity on patterns and structuring processes in plant-pollinator networks in a subtropical grassland. *Arthropod-Plant Interact.* 13: 757-770. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09699-8>
- OLEQUES, S. S., T. T. SOUZA-CHIES & R. S. AVILA Jr. 2021. Elucidating plant-pollinator interactions in South Brazilian grasslands: What do we know and where are we going? *Acta Bot. Bras.* 35: 323-338. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0225>
- PACKER, L., V. JESSOME, C. LOCKERBIE & B. SAMPSON. 1989. The phenology and social biology of four sweat bees in a marginal environment: Cape Breton Island. *Can. J. Zool.* 67: 2871-2877. <https://doi.org/10.1139/z89-407>
- PINHEIRO, M., B. E. ABRÃO, B. HARTER-MARQUES & S. T. S. MIOTTO. 2008. Floral resources used by insects in a grassland community in Southern Brazil. *Braz. J. Bot.* 31: 469-489. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300011>
- ROIG ALSINA, A. 2008. Apidae. En: CLAPS, L. E., G. DEBANDI & S. ROIG-JUÑENT (dirs.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, vol. 2: 391-406. Sociedad Entomológica Argentina ediciones, Tucumán.
- RUZ, L., L. COMPAGNUCCI & A. ROIG ALSINA. 2008. Andrenidae. En: CLAPS, L. E., G. DEBANDI & S. ROIG-JUÑENT (dirs.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, vol. 2: 407-420. Sociedad Entomológica Argentina ediciones, Tucumán.
- SAJJAD, A., S. SAEED & A. MASOOD. 2008. Pollinator community of onion (*Allium cepa* L.) and its role in crop reproductive success. *Pakistan J. Zool.* 40: 451-456.
- SASSONE, A. B., L. M. GIUSSANI & E. R. GUAGLIANONE. 2014. *Beauverdia*, a resurrected genus of Amaryllidaceae (Allioideae, Gilliesiae). *Syst. Bot.* 39: 767-775. <https://doi.org/10.1600/036364414X681527>

- SIPES, S. D. & V. J. TEPEDINO. 2005. Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees. *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 487-505.
- SOLOMON RAJU, J. A. & S. PURNACHANDRA RAO. 2006. Nesting habits, floral resources and foraging ecology of large carpenter bees (*Xylocopa latipes* and *Xylocopa pubescens*) in India. *Curr. Sci.* 90: 1210-1217.
- STREHER, N., E. GUERRA, R. LÜDTKE, J. SEMIR & J. H. A. DUTLH. 2018. Self-incompatibility in *Habranthus gracilifolius* (Amaryllidaceae): pre- and post-pollination barriers. *Braz. J. Bot.* 41: 375-384. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0463-y>
- TELLERÍA, M. C. 1999. Polen recolectado por *Xylocopa augusti* (Hymenoptera, Apidae) en el noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana, N. S.* 37: 253-258. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.373-4.356>
- TELLERÍA, M. C. 2000. Exploitation of pollen resources by *Xylocopa splendidula* in the Argentine pampas. *J. Apicult. Res.* 39: 55-60.
- VERGERON, P. 1964. Interprétation statistique des résultats en matière d'analyse pollinique des miels. *Ann. Abeille* 7: 349-364.
- VOSSLER, F. G., M. C. TELLERÍA & M. CUNNINGHAM. 2010. Floral resources foraged by *Geotrigona argentina* (Apidae, Meliponini) in the Argentine dry Chaco forest. *Grana* 49: 142-153. <https://doi.org/10.1080/00173131003694274>
- VOSSLER, F. G., M. L. HIRIART, I. S. TAPIA & M. S. C. HENNINGER. 2011. Relevamiento de plantas vasculares del Parque Ecológico Municipal de La Plata a lo largo del año: resultados preliminares. En: *IV Jornadas de Jóvenes Investigadores y I Jornadas de Jóvenes Extensionistas*, pp. 54.. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.
- VOSSLER, F. G. 2013a. *Estudio palinológico de las reservas alimentarias (miel y masas de polen) de "abejas nativas sin aguijón" (Hymenoptera, Apidae, Meliponini): un aporte al conocimiento de la interacción abeja-planta en el Chaco seco de Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. <http://hdl.handle.net/10915/32478>.
- VOSSLER, F. G. 2013b. The oligolecty status of a specialist bee of South American *Prosopis* (Fabaceae) supported by pollen analysis and floral visitation methods. *Org. Divers. Evol.* 13: 513-519. <https://doi.org/10.1007/s13127-013-0134-6>
- VOSSLER, F. G. 2014. A tight relationship between the solitary bee *Calliopsis (Ceroliopoeum) laeta* (Andrenidae, Panurginae) and *Prosopis* pollen hosts (Fabaceae, Mimosoideae) in xeric South American woodlands. *J. Poll. Ecol.* 14: 270-277. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2014\)24](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2014)24)
- VOSSLER, F. G. 2015. Small pollen grain volumes and sizes dominate the diet composition of three South American subtropical stingless bees. *Grana* 54: 68-81. <https://doi.org/10.1080/00173134.2014.932838>
- VOSSLER, F. G. 2018a. Pollen resources stored in nests of wild bees *Xylocopa ciliata* Burmeister and *Megachile pusilla* Pérez (Hymenoptera: Anthophila) in a temperate grassland-forest matrix. *Sociobiology* 65: 784-788. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3470>
- VOSSLER, F. G. 2018b. Are stingless bees a broadly polylectic group? An empirical study of the adjustments required for an improved assessment of pollen diet in bees. En: VIT, P., S. R. M. PEDRO & D. W. ROUBIK (eds.), *Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology*, pp. 17-28. Springer, Cham.
- VOSSLER, F. G. 2019a. Pollen diet assessment and flower association in *Melipona orbignyi* and recommendations on management and conservation of stingless bees in the Chaco dry forest of South America. *Apidologie* 50: 391-413. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00653-4>
- VOSSLER, F. G. 2019b. Native and ornamental exotic resources in pollen loads and garbage pellets of four stingless bees (Apidae, Meliponini) in an urban environment with riparian native forest. *Anais Acad. Brasil. Ci.* 91: e20190360. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190360>
- VOSSLER, F. G. 2019c. Foraging behaviour of the stingless bee *Melipona orbignyi* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a dry forest assessed by multivariate analysis from palynological data. *Grana* 58: 383-392. <https://doi.org/10.1080/00173134.2019.1615984>
- VOSSLER, F. G. 2021. Assessment of pollen and honey diet of *Tetragonisca angustula fiebrigi* Schwarz in the Chaco dry forest by using pollen analysis. *Grana* 60: 287-309. <https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1825793>
- ZULOAGA, F. O., M. BELGRANO & C. A. ZANOTTI (comp.). 2005+. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Disponible en: <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm> [Acceso: 6 febrero 2023].

- ZULOAGA, F. O., O. MORRONE & M. BELGRANO. 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 Press., St. Louis, USA.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & C. A. ZANOTTI. 2019. An update of the catalogue of the vascular plants of the Southern Cone. *Darwiniana*, N. S. 7: 208-278.
<https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.861>

ANEXO

Nothoscordum bonariense (Pers.) Beauverd. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, José Hernández, 28-X-2007, Vossler 1227 (SI); ídem, 16-III-2008, Vossler 1297, Vossler 1329 (SI); ídem, Vossler 1346 (DTE, SI); *La Plata*, 10-III-2008, Vossler 1352 (SI); *Villa Elisa*, Parque Ecológico Municipal de *La Plata*, 15-XI-2008, Vossler *et al.* 849 (DTE).

Nothoscordum gracile (Dryand. ex Aiton) Stearn. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, *La Plata*, alrededores de la ciudad, 13-X-2007, Vossler 1147 (DTE); *Pdo. San Isidro*, Refugio Natural Educativo “*Ribera Norte*”, 27-X-2009, Vossler & Dalmazzo 4 (LP). Prov. Entre Ríos: *Dpto. Diamante*, *Diamante*, 12-V-2023, Vossler 1100 (DTE); ídem, Vossler 1101, 1102 (SI).

Nothoscordum montevidense Beauverd. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, *La Plata*, 13-X-2007, Vossler 1103 (DTE); ídem, 10-III-2008, Vossler 1353 (SI).

Nothoscordum nudicaule (Lehm.) Guagl. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Entre Ríos: *Dpto. Diamante*, *Strobel*, veredas, 7-X-2018, Vossler 552 (DTE); ídem, jardín hogareño, 23-XI-2021, Vossler 598 (DTE). *Dpto. Paraná*, *Paraná*, barranca Parque Urquiza, 3-X-2022, Vossler 675 (DTE); ídem, vereda calle Güemes, 30-IX-2022, Vossler 689 (CTES, SI); ídem, baldío calle Güemes, 10-V-2023, Vossler 1099 (SI); ídem, cantero Paseo Jardín “*Marcelino Román*” y calle Güemes, 11-X-2022, Vossler 695 (SI).

Zephyranthes bifida (Herb.) Nic. García & Meerow. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, José Hernández, 16-III-2008, Vossler 1326 (DTE, SI). Prov. Entre Ríos: *Dpto. Diamante*, *Aldea Valle María*, camino al balneario, 17-II-2019, Vossler 583 (DTE). *Dpto. Paraná*, *Paraná*, barranca Parque Urquiza frente a *Puerto Viejo*, 20-II-2023, Vossler 741 (SI); ídem, barranca Parque Urquiza frente a *Puerto Viejo*, 23-II-2023, Vossler 743 (SI); ídem, barranca Parque Urquiza frente a *Puerto Viejo*, 23-II-2023, Vossler 745 (DTE).

Zephyranthes candida (Herb. ex Lindl.) Herb. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Santa Fe: *Dpto. La Capital*, *Santa Fe*, canteros de terminal de ómnibus, 6-IV-2022, Vossler 622 (CTES).

Zephyranthes gracilifolia (Herb.) G. Nicholson. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, José Hernández, 16-III-2008, Vossler 1341 (DTE); *La Plata*, vereda, 10-III-2008, Vossler 1355 (SI). Prov. Entre Ríos: *Dpto. Paraná*, *Paraná*, Parque Urquiza, 27-I-2022, Vossler 612 (DTE); ídem, barranca Parque Urquiza entre senderos, 28-I-2023, Vossler 731 (SI); ídem, 8-II-2023, Vossler 736 (SI); Parque Urquiza, borde canal, 16-II-2023, Vossler 740 (DTE, SI).

Zephyranthes jamesonii (Baker) Nic. García & S.C. Arroyo. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Entre Ríos: *Dpto. Paraná*, *Paraná*, Parque Urquiza, 19-II-2023, Vossler 738 (SI); ídem, barranca Parque Urquiza frente a *Puerto Viejo*, 23-II-2023, Vossler 742 (SI); ídem, 23-II-2023, Vossler 744 (DTE, SI).





Zephyranthes minima Herb. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, José Hernández, 16-III-2008, Vossler 1298 (DTE, SI); ídem, 16-III-2008, Vossler 1299 (DTE); ídem, 16-III-2008, Vossler 1330 (CTES, SI); ídem, 16-III-2008, Vossler 1342 (SI).

Zephyranthes tubispatha (L'Hér.) Herb. *Material estudiado*. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. La Plata*, José Hernández, 16-III-2008, Vossler 1311 (DTE, SI); ídem, Vossler 1312 (CTES); ídem, 16-III-2008, Vossler 1315 (DTE); *La Plata*, 10-III-2008, Vossler 1350 (DTE, SI); ídem, Vossler 1354 (SI); *Villa Elisa*, Parque Ecológico Municipal de *La Plata*, 6-XII-2008, Vossler *et al.* 894 (DTE). Prov. Entre Ríos: *Dpto. Paraná*, *Paraná*, cementerio municipal, 31-I-2023, Vossler 732 (SI); ídem, cementerio municipal, 10-II-2023, Vossler 737 (SI); Parque Urquiza, borde canal, 16-II-2023, Vossler 739 (SI).



FLORAL NECTARY STRUCTURE, NECTAR PRESENTATION AND MORPHO-ANATOMICAL ANALYSIS OF MALE-FERTILE AND MALE-STERILE ANTERS IN ONION (*ALLIUM CEPA*, AMARYLLIDACEAE)

ESTRUCTURA DEL NECTARIO FLORAL, PRESENTACIÓN DEL NÉCTAR Y ANÁLISIS MORFO-ANATÓMICO DE ANTERAS DE LÍNEAS ANDROFÉRTILES Y ANDROESTÉRILES EN CEBOLLA (*ALLIUM CEPA*, AMARYLLIDACEAE)


Ana M. Gonzalez^{1*} , Irma B. Maldonado² , Claudio R. Galmarini³  & Iris E. Peralta⁴ 

1. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste; IBONE (UNNE-CONICET). Corrientes, Argentina
2. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, AER Formosa, Argentina
3. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA La Consulta; Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo; CONICET. Mendoza, Argentina
4. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, IADIZA (CONICET). Mendoza, Argentina

*anagonzalez.ibone@gmail.com

Citar este artículo

GONZALEZ, A. M., I. B. MALDONADO, C. R. GALMARINI & I. E. PERALTA. 2023. Floral nectary structure, nectar presentation and morpho-anatomical analysis of male-fertile and male-sterile anthers in onion (*Allium cepa*, Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 477-489.


 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.38251>


Recibido: 11 Abr 2023

Aceptado: 16 Mar 2023

Publicado en línea: 1 Jun 2023

Publicado impreso: 30 Sep 2023

Editores: Nicolás García Berguecio 

& Agostina Sassone 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: The onion (*Allium cepa* var. *cepa*) is an allogamous species in which male-sterile lines have been developed. However, the structure of the flower and floral nectaries have only been briefly described. The objective of this study is to update the floral anatomy data, comparing the gynoecium and androecium of male-fertile and male-sterile lines, and to analyze the three-dimensional structure of the floral nectary.

M&M: Conventional optical and scanning electron microscopy techniques were used.

Results: Fertile and sterile male flowers have the same structural organization. The septal or gynopleural nectary is organized in three zones: 1) production area formed by the glandular tissue arranged radially in the septa of the ovary, 2) discharge zone: a small channel at the apex connects the nectariferous tissue with the pocket formed between the ovary wall and the overlying ridge, and 3) presentation and harvest zone, where the excreted nectar accumulates, formed between the widened base of the inner staminal filaments opposite the ovary.

Conclusions: The only anatomical differences in the flowers sterile male lines are the lack of pollen production and the absence of dehiscence, despite having a normal stomium and anther wall. The floral nectaries of onion are a clear example of secondary presentation of nectar.

KEY WORDS

Anther, dehiscence, gynopleural nectary, nectary pocket, onion, septal nectary.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La cebolla (*Allium cepa* var. *cepa*) es una especie alógama, donde se han desarrollado líneas androestériles. La estructura floral y la de sus nectarios florales ha sido descrita de manera somera e incompleta. El objetivo del presente trabajo es actualizar los datos de la anatomía floral comparando líneas fértiles y androestériles y analizar la estructura tridimensional del nectario floral.

M&M: Se utilizaron técnicas convencionales de microscopía óptica y electrónica de barrido.

Resultados: Las flores fértiles y androestériles presentan la misma organización estructural. El nectario septal o ginopleural se organiza en tres zonas: 1) área productora formada por el tejido glandular dispuesto radialmente en los septos del ovario, 2) zona de descarga: un pequeño canal en el ápice conecta el tejido nectarífero con el bolsillo formado entre la pared del ovario y la cresta que los cubre, y 3) zona de presentación y cosecha, donde el néctar excretado se acumula, formada entre la base ensanchada de los filamentos estaminales internos y la base del ovario.

Conclusiones: Las únicas diferencias anatómicas en las flores de las líneas androestériles y las fértiles radican en la falta de producción de granos de polen y la ausencia de dehiscencia, pese a presentar estomio y pared de anteras normales. Los nectarios florales de la cebolla son un claro ejemplo de presentación secundaria del néctar.

PALABRAS CLAVE

Antera, bolsillo nectarífero, cebolla, dehiscencia, nectario ginopleural, nectario septal.

INTRODUCTION

The onion (*Allium cepa* L. var. *cepa*) is one of the most cultivated horticultural species to produce bulbs (Galmarini, 2018). According to FAO, world production in 2021 was 151 million tons, covering approximately 6 million ha; in Argentina, 16,000 ha of onions were cultivated in 2021 with a production of 600,000 tons (FAOSTAT, 2021). The implantation of the crop can be done by sowing seed or planting bulbs. Argentina not only stands out for the production of bulbs but also for seed production, the most important areas are located in central-western provinces of San Juan and Mendoza. Fertile or open-pollinated cultivars and also first-generation hybrids (F1), produced by crossing pure or partially homozygous lines with a male-sterile line (MSL), are used for seed production. Male sterility was discovered in onion in 1925 (Saini & Davis, 1969) and since then it has been a valuable resource for hybrid seed production (Havey, 2000; Kamenetsky & Rabinowitch, 2002; Kik, 2002; Engelke *et al.*, 2002, 2003). Onion hybrid seeds have been extensively produced all over the world using cytoplasmic-genic male sterility (CGMS) based systems. There are two main sources of cytoplasmic male-sterility identified as S and T, which have been genetically characterized. S type results from the interaction of a cytoplasmic factor S and a single nuclear restorer gene Ms (Colombo & Galmarini, 2017, and references therein). The system of CGMS is defined as the inability to produce viable pollen grain in plants. The lower average seed yield in F1 hybrids may be the result of deficient pollination and factors related to flower morphology or nectar composition of the MSL (Parker, 1982; Céspedes *et al.*, 2004; Soto *et al.*, 2013, 2015; Gatica Hernández *et al.*, 2019).

Onion flowers are grouped in umbels, which have between 50 and 2,000 flowers (Fig 1A-B; Brewster, 2001; Kavitha & Reddy, 2018). Flowers are protandric: in the fertile variety the anthers mature normally and pollen is released before the stigma becomes receptive (Currah & Ockendon, 1978). The flower bears a perigonium consisting of two whorls of three tepals; the androecium is composed of two whorls of three stamens, and the gynoecium is composed of three carpels fused in a superior ovary, with axillary placentation and two ovules per locule (Gaviola, 2007). In plants that are good seed producers, there are usually three to four mature seeds in each fruit. In male-sterile plants, dehiscence of the

anthers fails, and the pollen production is aborted (Holford *et al.*, 1991).

Offering rewards such as nectar is one of the plant's resources for attracting pollinators (Fahn, 1979; Bernardello, 2007; Pacini & Nepi, 2007; Nepi *et al.*, 2012). There are numerous studies on various species that show that the size, shape or color of different floral parts are related to pollinator visits (López & Galetto, 2002; Pernal & Currie, 2002; Silva *et al.*, 2003; Abrol, 2005; Poveda *et al.*, 2005; Ford & Johnson, 2008; Human & Nicolson, 2008; Steenhuisen *et al.*, 2010). The flowers of many monocotyledons present gynopleural floral nectaries (GN), also called septal nectaries (Van Heel, 1988; Smets *et al.*, 2000). The GN are nectar-secreting cavities consisting of the incomplete fusion of the carpel walls in the septal region (Smets & Cresens, 1988; Pacini & Nepi, 2007; Odintsova *et al.*, 2013; Fishchuk & Odintsova, 2020). Fritsch (1992) compared the position of the GN of 160 species of *Allium*, including *A. cepa*, highlighting the importance of this characteristic in the confusing taxonomy of the genus *Allium* (Gurushidze *et al.*, 2007). Contrary to the scant recognition of structural studies on floral nectaries of onion, there is a profuse bibliography of nectar chemistry and the relationship with pollinators (Syamasundar & Panchaksharappa, 1976; Kumar & Gupta, 1993; Silva *et al.*, 2000, 2004; Soto *et al.*, 2015; Gillespie *et al.*, 2015, Divija *et al.*, 2022).

In many cases, the structure of the flowers is organized in such a way that the place of nectar production is different from the place of its presentation, i.e., where the nectar accumulates and is offered to the visitors, which is called *secondary presentation* (Fahn, 1979; Vogel, 1998; Pacini & Nepi, 2007). Kavitha & Reddy (2018) described *Allium* flowers as bowl-shaped with the nectary hidden in the lower part of the ovary. The nectar produced accumulates in the cup located between the base of the ovary and the inner whorl of stamens, which have staminal filaments with a widened base (Fig. 1B). According to Brewster (2001), this area is easily accessible to many types of pollinating insects. It has been demonstrated that there is variability between the fertile and male-sterile onion lines regarding the preference of bees to visit their flowers (Soto *et al.*, 2013, 2015, 2021).

The aim of the present study is to extend the morpho-anatomical descriptions of *Allium cepa* flowers, to re-evaluate the three-dimensional structure of the gynopleural nectary in relation to the floral parts and to explain the phenomenon of secondary nectar



Fig. 1. *Allium cepa*. **A:** Inflorescence of fertile variety. **B:** Flowers, the red arrow indicates the inner stamen with a broad base and the blue arrow to the outer stamen with a thin staminal filament. Scales= A: 0.5 cm, B: 0.1 cm.

presentation. It is also intended to determine whether there are differences in the structure of the nectary in fertile cultivars and male-sterile lines. In addition, the floral anatomy will be studied in depth with emphasis on the anthers of the fertile and male-sterile lines to understand the availability of pollen in the varieties cultivated in Argentina.

MATERIALS AND METHODS

Four onion accessions were used, one male-fertile variety (FV, Valcatorce INTA; Galmarini, 2000) provided by INTA EEA La Consulta and three male-sterile lines (MSL, ON.192A, ON.013A, and ON.108A) provided by the Enza Zaden Seed Company. Vouchers (fixed material) were deposited at CTES herbarium, voucher number: Valcatorce INTA AMG N° 528, ON.192A AMG N° 529, ON.013A AMG N° 530, and ON.108A AMG N° 530.

Flowers of *A. cepa* were fixed in FAA (formaldehyde, alcohol 70%, acetic acid, 90:5:5). The material was dehydrated through a tertiary butanol series and embedded in paraffin (Gonzalez & Cristóbal, 1997; Ruzin, 1999), microtomed using a Microm HM350 rotary microtome in 12 μ m transversal (TS) and longitudinal sections (LS), and finally stained in safranin and astra blue combinations (Luque *et al.*, 1996). A Leica MZ6 light microscope (LM) with a digital imaging system was used for the observations.

For scanning electron microscopy (SEM), FAA-fixed material was dehydrated in an increasing acetone

series, critical-point dried using liquid CO₂ and sputter coated with gold-palladium. The gold-coated samples were photographed with a SEM Jeol LV5800 (JEOL Ltd., Tokyo, Japan), at 20 Kv in the Service of Electron Microscopy facility at Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina).

RESULTS

Floral morphology and anatomy

The morphological structure of fertile flowers and male-sterile lines is the same, the difference lies in the pollen production. The flowers of *A. cepa* have two whorls of free tepals, three outer and three inner, white with a green central line on both sides (Fig. 1B).

The androecium consists of two whorls of three stamens each, those of the outer whorl have slender staminal filaments. The three inner stamens have tricuspidate staminal filaments, with basally widened tepaloid expansions finishing in two free ends and a third that lengthens and supports the anther (Figs. 1B; 2A-C). The widened bases of the inner staminal filaments form a cup-shaped area where the floral nectar accumulates. The anthers are bithecal, versatile, and dorsifixed (Fig. 2A-C). In both FV and MSL flowers, a dehiscence line is visible externally on the anthers, but thecae of the MSL do not open or release pollen grains (Fig. 2B-C).

Both FV and MSL present the same anatomy in the anther wall and the stomium zone, the differences between them are due to the process of microgametogenesis (Fig. 2D-M).

In mature anthers of FV, the wall of the thecae is only composed of an exothecium and endothecium (Fig. 2 D-F). The exothecium bears cells with thickened cellulosic walls which are covered with a finely reticulated cuticle, which lacks stomata (Fig. 2G). The endothecium is composed of a single layer of thin-walled cells with U-shaped lignified thickenings; the bars of these thickenings are free, covering the inner tangential wall and the side walls without reaching the outer tangential wall (Fig. 2H). The stomium zone in FV has small epidermal and endothelial cells and longitudinal dehiscence occurs through these cells (Fig. 2F). In the ripe anther of FV, orbicules are observed covering the inner walls of the pollen sacs. Pollen is monosulcate and oblate in shape, with a rugulate sculpture (Fig. 2I).

The anthers of FV have the same organization in the anther wall and stomium zone (Fig. 2J-L). Despite having an endothecium with well-developed thickenings, there is no dehiscence. The stomium also has small-sized cells. The difference with fertile anthers lies in the volume of the pollen sacs. The sacs have collapsed and there is cellular debris inside. In MSL the anthers do not produce pollen; the remains of sporogenous cells or aborted microspores can be observed, agglutinated by tapetal cellular residues (Fig. 2M). In the anthers of MSL, the cells of the stomium zone, endothecium, and epidermis are not affected, they have the same cellular conformation as in FV; however, no dehiscence occurs in these anthers.

The tepals and tepaloid bases of the staminal filaments (in both FV and MSL) have the same anatomical structure: a compact parenchyma, covered by a unistratified epidermis, without stomata (Fig. 2J). The filiform portion of all the staminal filaments is thin; the colorless and compact parenchyma is covered by a unistratified epidermis of cells arranged in palisade, without stomata, covered with a finely striated cuticle (Fig. 2D, J).

Gynoecium and Nectary

There is no difference in the structural or vascular organization between FV and MSL flowers. The ovary is superior, tricarpeal, trigonous, and slightly flattened. The carpels are organized in an axillary placentation with two ovules per locule (Figs. 3C, 4). The style is single and gynobasic, it is located in an invagination of the apical portion of the ovary; the stigma is an inconspicuous knob that completes its elongation after the dehiscence of the anthers occurs (only in FV).

The complex organization of the nectary can only be understood by analyzing the exomorphology of the gynoecium and its anatomy through a sequence of transversal and longitudinal serial sections of the ovary (Figs. 3-4).

Externally the ovary has three grooves that protrude at the edges, which accompany the dorsal bundle of each carpel along its path (Figs. 3A-F, 4J-L). The carpel wall in the dorsal bundle area presents an external groove, which is the only area of the epidermis with stomata that lack a substomatal chamber.

The lateral sides of the ovary are flat and are constituted by two adjacent carpels, without delimitation of the suture line (Fig. 3B-D). By removing the ovary and observing it from the base, three elongated and pocket-shaped openings are visible; they consist of crests of carpellary tissue that cover the ovary laterally, delimiting three cavities or *nectar pockets* (Fig. 3C-E). Each crest corresponds to two contiguous carpels (Fig. 3C).

In cross-sections of the ovary it is observed that the portion of two adjacent carpels folds inwards forming the septum and delimiting the axillary placentation (Figs. 3D-E; J-L). In the septum, the suture between the walls of the carpels is incomplete and forms three grooves, each corresponding to GN or septal nectaries (Figs. 3D-E; H-K). In this area, the epidermal cells are arranged in a palisade (Fig. 3F-G). The epidermis and 1-2 layers of subepidermal parenchyma of the carpel are differentiated into nectar-secreting tissue, characterized by a very dense cytoplasm with a central nucleus and no perceptible vacuoles; the walls are cellulosic and thin (Fig. 3F-G).

The rest of the septum, as well as the carpel wall, is formed by a compact fundamental parenchyma. Inside the pocket, the crest has an inner longitudinal groove (Fig. 3E). Each crest over the GN consists of 3-4 layers of ground parenchyma, covered by a unistratified epidermis, without stomata; there are no secretory cells and they lack vascularization (Fig. 3H-J).

In a radial longitudinal section passing through the septum and nectary, it can be seen how the apical portion of GN is connected to the nectariferous pocket (Fig. 3H-J). The nectar produced and excreted into the septum area thus finds a place to exit into the nectariferous pocket and accumulates between the ovary and the tepaloid base of the staminal filaments.

Each locule bears two ovules, inserted in the axils of the carpels, in its basal portion (Fig. 3A, D, H, K). The ovules are campylotropous with curved nucellus (Fig.

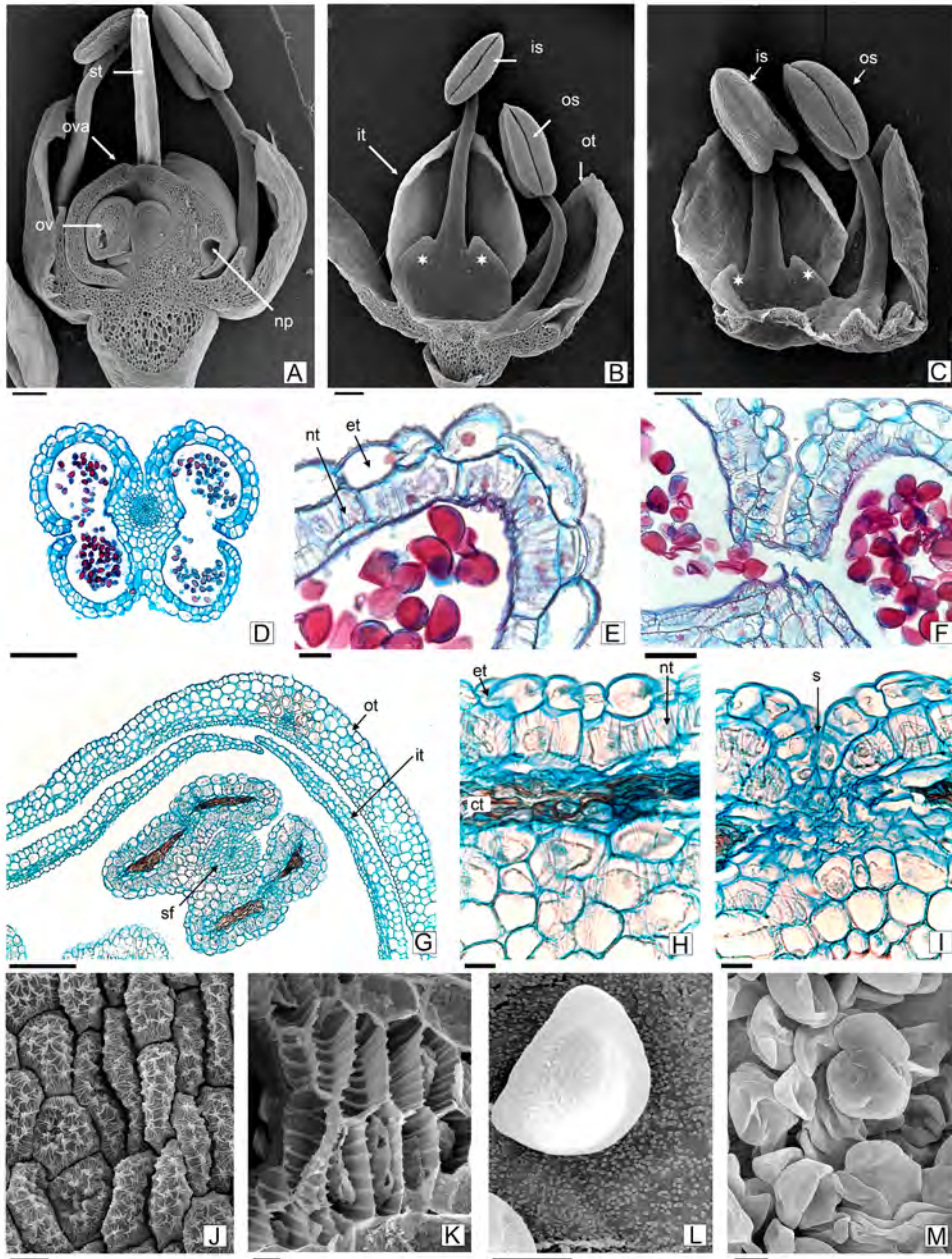


Fig. 2. Flowers of *Allium cepa*. **A-C, J-M:** SEM; **D-I:** LM. **A-B:** Longitudinal section of fertile variety (FV) flower. **C:** Androecium and tepals in male-sterile line (MSL) flowers; asterisks in **B-C** indicate tricuspidate tepaloid expansions of staminal filaments. **D-I:** FV anther. **D:** Transversal section of almost dehiscent anther. **E:** Detail of anther wall showing endothelial cells with fibrous thickenings and pollen grains. **F:** Stomium zone. **G:** Superficial view of anther epidermis. **H:** Paradermal section showing endothecium with fibrous thickenings. **I:** Pollen and inner face of tapetal membranes. **J-M:** MSL anther. **J:** Tepals and anther with collapsed pollen sacs. **K:** Detail of anther and collapsed pollen sac. **L:** Indehiscent stomium zone. **M:** Abortive microspores inside MSL anther. Abbreviations: ct: collapsed tissue, et: exothecium, is: inner stamen, it: inner tepal, np: nectary pocket, nt: endothecium, os: outer stamen, ot: outer tepal, ov: ovule, ova: ovary, s: stomium, sf: staminal filament, st: style. Scales= A-C: 500 μ m; D, J: 200 μ m; E-F, K-L: 50 μ m; G-H: 20 μ m; I, M: 10 μ m.

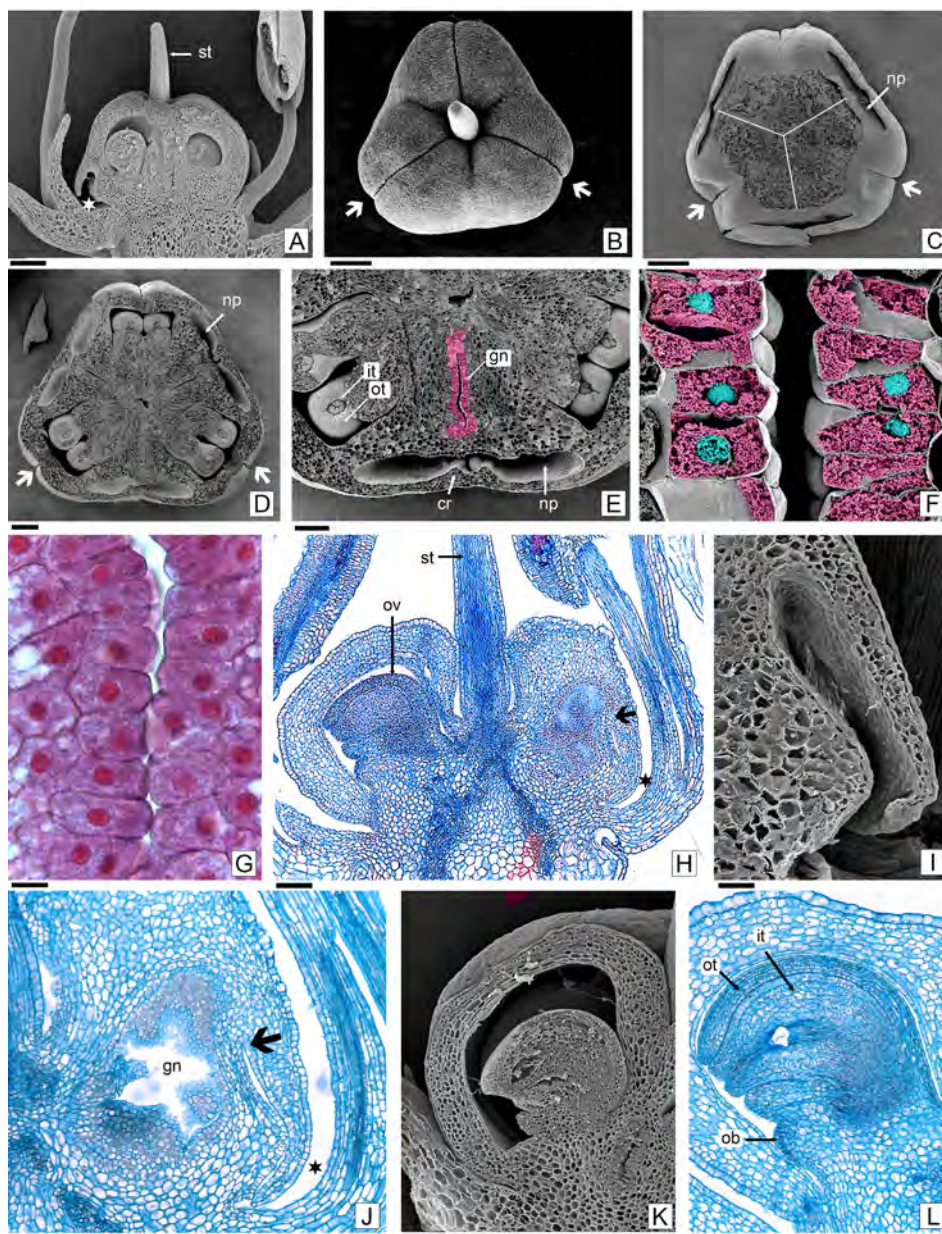


Fig. 3. Gynoecium and gynopleural nectary of *Allium cepa*. **A-F, I, K:** SEM; **G, H, J, L:** LM. **A:** Longitudinal section of fertile variety (FV) flower; the asterisk shows the aperture for nectar exit. **B:** Apical view of ovary. **C:** Basal view of ovary showing the nectary pocket apertures; white lines indicate the limits between carpels, white arrowpoint indicate dorsal slots (in B-D). **D:** Transversal section (TS) of ovary. **E-F:** False color in SEM images: pink = cytoplasm, blue = nucleus. **E:** Detail of the ovary in TS showing the gynopleural nectary (GN: pink cells) and nectary pocket covered by flat crest. **F-G:** Glandular epidermis of GN. **H:** Longitudinal section of male-sterile line (MSL) flower indicating an ovule in the left lobe and the nectary to the right, covered by a crest (arrow), the nectar accumulation area between ovary and anther is indicated by an asterisk. **I:** Nectary pocket and crest in detail. **J:** Detail of H showing GN; arrow indicates the apical opening for nectar exit to the nectary pocket (asterisk). **K-L:** Ovule. Abbreviations: cr: crest, gn: gynopleural nectary, it: inner integument, np: nectary pocket, ob: obturator, ot: outer integument, ov: ovule, st: style. Scales= A-D: 500 µm; E, H, J: 200 µm; I, K-L: 100 µm; F-G: 20 µm.

3K-L). Both integuments have between 6-8 layers of thickness, which are multiplied in the micropyle. The external epidermis of the inner integument presents cells arranged in a short palisade. The nucellus is inconspicuous, only one layer of cells separates the embryo sac from the endostome. The chalaza has small cells of dense cytoplasm, with the appearance of hypostasis; this tissue even reaches the vascular bundle. The epidermis of the placenta is differentiated in secretory tissue, constituting a placental obturator (Fig. 3L).

In the longitudinal section of the gynoecium, the style is inserted in the center of the ovary, almost at the base, due to the invagination of the carpellary wall (Fig. 3A, H). The style is hollow, the central channel is covered with cells whose radial walls are loosely arranged; the entire inner part of this epithelium and the spaces between the walls are filled with mucilage. The stigma is lined by cells with convex outer walls and, consequently, has a papillose surface.

Floral vascularization (Fig. 4): the flower peduncle is innervated by 6-9 vascular bundles, which are united

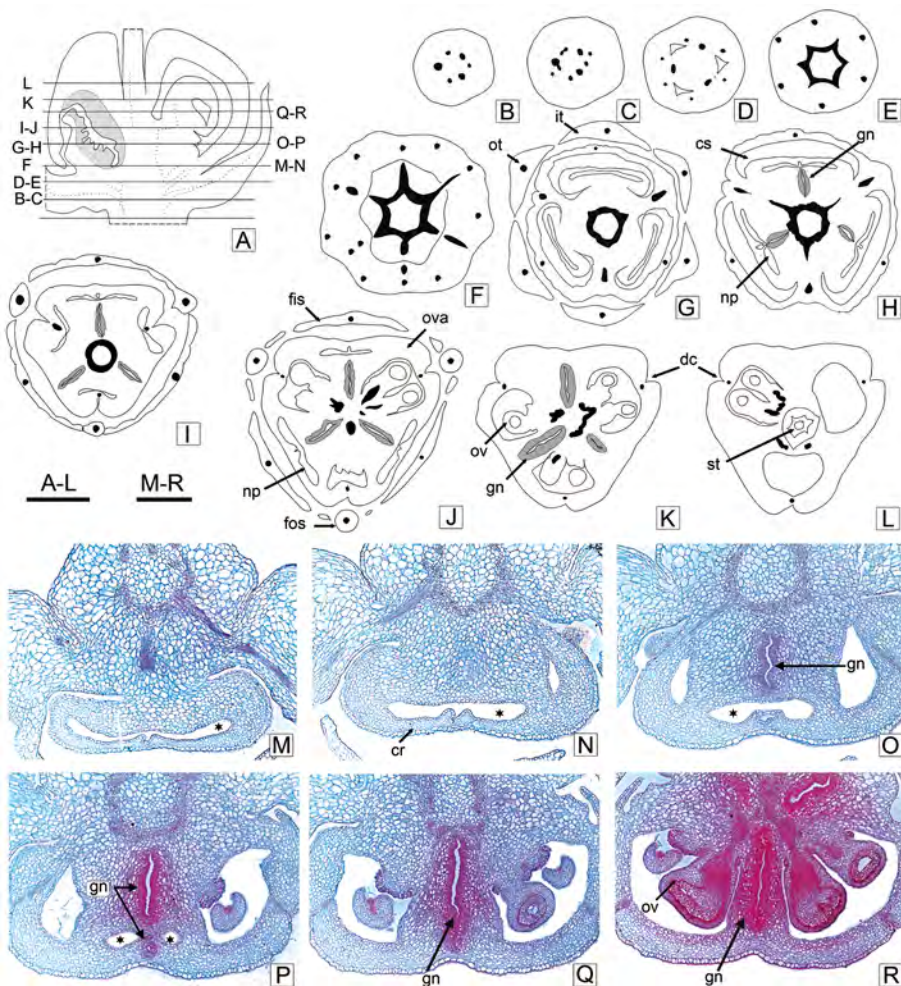


Fig. 4. *Allium cepa* floral vascularization and gynopleural nectary (GN) position. **A:** Longitudinal section of ovary showing different levels of transverse sections in diagrams **B-L:** (glandular tissue shaded, vascular bundle in black) and transversal sections (M-R). **A-D:** Peduncle region. **E-F:** Receptacle. **G-J:** Ovary and staminal filaments, tepals were not drawn. **K-L:** Ovary. **M-R:** LM of gynopleural nectary transsection; nectary pocket is indicated with asterisk. Abbreviations: cr: crest, cs: nectar accumulation area, dc: dorsal carpellary vascular bundle, fis: broad base of inner staminal filament, fos: thin outer staminal filament, gn: gynopleural nectary, it: inner tepal, ot: outer tepal, np: nectary pocket, ov: ovule, ova: ovary, st: style. Scales= A-L: 1 mm; M-R: 0.5 mm.

forming a hexagonal ring in the receptacle (Fig. 4A-D). Six traces are detached towards the periphery, each one is divided periclinally, the six external traces vascularize the tepals and the six internal ones innervate the short staminal tube (Fig. 4E-F). Each stamen remains vascularized by a small bundle that runs through the staminal filament to the connective tissue between the anthers. The tepaloid projections of the staminal filaments of the inner stamens lack vascularization other than that of the filaments (Fig. 4G). From the central vascular ring, three traces separate and become the dorsal bundles of each carpel (Fig. 4F-H). The vascular remnant adopts a triangular shape dividing into ventral and placental bundles that will innervate the ovules (Fig. 4G-L). The style lacks a vascular supply.

In the series of sections in Fig. 4A, M-R, the relative positions of the gynopleural nectary and the nectariferous pocket can be observed.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The anatomical study of the flower showed that there are no differences between the male-fertile and male-sterile lines involving the floral structure in general or the gynoecium or nectary structure in particular. The fundamental difference between FV and MSL lines is the interruption of male gametogenesis and the process of anther dehiscence. The timing of abortion is concentrated in the late stages of microsporogenesis when the callose dissolves and microspores are released into the anther locules. In the present study, the presence of collapsed microspores was observed among cellular remains presumably of tapetal origin. This is consistent with previous embryological and anatomical studies in which it was observed that, although meiosis occurred normally, male sterility is produced by hypertrophy of the tapetal cells and/or pollen degeneration (in onion: Monosmith, 1928; Saini & Davis, 1969; Tchórzewska *et al.*, 2017; in garlic: Shemesh-Mayer *et al.*, 2015; in chives: Engelke *et al.*, 2002). The wall structure of fertile and sterile anthers was not analyzed in the aforementioned studies. In onion, the programmed cell death of the sexual cells does not affect the development of the anther wall, septum and stomium zone, which present a normal structure. With respect to anther dehiscence, the MSLs show anthers in

which a dehiscence line is recognized externally; anatomically, this region is the stomium, structurally typical with smaller cells. The endothecium of the anthers in MSL forms thickenings identical to that of the FV. However, despite this normal anther wall, dehiscence of the locules does not occur.

Anther dehiscence is a process that involves changes in the sterile tissues (endothecium and development of ligno-cellulosic thickening, septum, and stomium defined as weakened regions susceptible to lysis and rupture, general dehydration of the anther) and sexual cells (mature pollen swelling). This process has been widely studied by several authors (Keijzer, 1987, 1999; Bonner & Dickinson, 1989; Scott *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2011). In *Allium cepa* a great effort has been put into genetic and molecular studies to understand the process of cytoplasmic male sterility and its contributions to future breeding programs (Ahmad *et al.*, 2020; Manjunathagowda *et al.*, 2021; Yu & Kim, 2021). However, none of these studies took into account the development of the exothecium or the cells of the stomium zone. Only García *et al.* (2006) studied the mechanism of anther opening, but in *Allium triquetrum* L., and they associated it with the variation in moisture content and consequent dehydration, considering that dehiscence is a phenomenon temporarily independent of the opening of the stomium. Our study, which included fertile and male-sterile lines, shows that, as both types of flowers have the same anther wall and stomium structures, it is the swelling of pollen in the later stages of maturation and the pressure exerted on the thecal walls that contribute to the dehiscence of fertile anthers. The absence of mature pollen in the MSL prevents dehiscence of the anthers, despite having a structurally normal stomium and endothecium. This anther opening mechanism is the same as that described for rice by Matsui *et al.* (1999).

Studies carried out on floral exomorphology that influence seed production of hybrid onions, showed that there was a high and consistent correlation among some floral morphometric characters, bee visits and seed production; the most interesting being the surface of the external anther and the length of the style (Soto *et al.*, 2018). The length of the style is the morphometric character that allows differentiation among open-pollinated and male-sterile plants, as well as between different MSLs in

their ability to attract bees. The length of the inner tepals presented a negative and highly significant correlation with the length of the style; the former floral character is easier to measure than the length of the style and could facilitate the selection of lines with greater potential for seed production (Maldonado, 2014; Soto *et al.*, 2018).

Gynopleural nectaries

Unfortunately, nectaries have not received much attention in studies of onions. Jones & Emsweller (1936) studied the ontogenetic development of flowers, focusing on the macrogametophyte, but they did not pay attention to the nectaries, despite their excellent drawings showing the ovary and the position of the ovules in three dimensions.

Septal nectaries, correctly called gynopleurals (Smets & Cresens, 1988), are present in most monocotyledon orders (except Liliales) and thus in many families, such as Amaryllidaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae, and Iridaceae, among others (Weberling, 1992; Vogel, 1998; Smets *et al.*, 2000; Rudall, 2002; Bernardello, 2007; Odintsova *et al.*, 2013; Fishchuk & Odintsova, 2020, 2021).

In the genus *Allium*, there is variation in the form of the gynoecium and also in the presence or lack of appendages or ovarian processes (Fritsch, 2001; Choi *et al.*, 2011, 2012). These processes may be either absent (naked ovary) or present, in which case they can be of two types: apical crest-like (characteristic of northern North American species) or basal hood-like processes (in northeastern Asian species, subgenus *Cepa*, in which *A. cepa* is included). Choi *et al.* (2011, 2012) stated that the septal nectary opening and development of ovarian processes have taxonomic importance; however, despite the importance of this feature it has not received attention in other structural and anatomical studies.

In particular, in *A. cepa* the structure of GN was first analyzed by Syamasundar & Panchaksharappa (1976). Based on nectary histochemistry, these authors only mentioned the existence of three septa with nectariferous tissue. Heel (1988) analyzed the ontogeny of the pistil in several monocotyledons with septal nectaries, including *Allium fistulosum* L. In this species, the GN opening is narrow and only covered by a small ovarian process (called an epidermal flap), which formed late in the ontogeny

of the gynoecium. *Allium fistulosum* does not develop a crest and pocket like *A. cepa*.

Fritsch (1992) analyzed the shape, position, and excretory canals of GN in 160 species of *Allium*, highlighting the importance of this character in taxonomic research. This author mentioned that in sect. *Cepa* (in which *A. cepa* is included) “the canal consists of an inner, tube-like part, which opens from the radial outer side into a pocket-like, tangentially widened outer part ending in the lower third of the ovary”, this being a unique feature in the genus *Allium*. Unfortunately, he showed this in a diagram of the longitudinal section of the ovary, in which it is difficult to understand the actual three-dimensional structure of this description. The same type of descriptions and drawings can be found in Di Fulvio (1973). Recently, Fishchuk (2022) published the vascularization of the flowers of *A. cepa* and established three vertical zones in the gynoecium: 1) a synasciade zone at the locule base, 2) a symplicate structural zone, which contains the ovules, and 3) a hemisymplicate zone, which occupies the upper part of the locule; our results agree with these observations in both FV and MSL.

The onion flower has a complex organization and the production, secretion, and presentation of nectar are organized in three well-defined regions:

Nectar-producing zone: located in the three interlocular septa, radially arranged and separating the locules of the ovary. The glandular tissue is composed of the epidermis and subdermal parenchyma, in the area formed by the incomplete suture line between carpels. This area is the site of nectar secretion and the septal (GN) nectary itself. The nectar outlet is in the apical zone and is hidden by the flat crest.

Nectar-discharge zone: constituted by the three nectary pockets, covered by a flat crest consisting of the walls of adjacent carpels that cover the lateral walls of the ovary. The interior of this pocket - both the ridge tissue and the walls of the ovary - lack nectar-secreting tissue. Each pocket connects to the production area in a short section located at the top of the secretory area. This second zone opens to the outside at the base of the ovary, through three large openings or pockets.

Accumulation and harvest zone: nectar produced in the GN and expelled through the apical opening passes through pockets and accumulates in a third collecting zone. These areas are composed by the

widened base of the three inner stamens, opposed to the aperture of the nectaries. In this area, the excreted nectar can be collected by insects that visit the flower.

The vertical zoning of the GN was described in the flowers of *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E. Br. and *S. trifasciata* Prain (Asparagaceae) by Odintsova *et al.* (2013). These authors also recognize three zones: 1) the distinct nectary formed by three cavities at the base of the ovary, 2) the zone of common nectary in the ovary center where the cavities join, and 3) the external nectary zone, that corresponds to the upper part of the ovary where the septal grooves fuse with the nectariferous cavities and nectary splits opened to the exterior. Unlike *A. cepa*, in these species there is no accumulation area and harvest zone, since the GN of *Dracaena* and *Sansevieria* species lack crests and pockets. Onion floral nectaries are a clear example of secondary presentation of nectar, it is produced in one place (in the ovarian septa) and offered in a different place (cavities between broad staminal filaments and the ovary). In the onion, there is also another area dedicated to the transport between the place of production and the accumulation and harvesting area. A point that would be interesting for further research, by means of an ontogenetic study, is the origin of the crests that cover the nectary pockets. The correlation found in some floral and chemical traits with onion seed yield reported in other studies may be a great contribution for onion breeders, who could select lines that have promising traits for pollinator attraction and, consequently, seed yields. Further studies are also required concerning the heritability of floral traits.

ACKNOWLEDGMENTS

To INTA EEA La Consulta (Mendoza, Argentina) and Enza Zaden Seed Company for supplying us with the botanical material. This research was partly supported by the Universidad Nacional del Nordeste to AMG (Grants N° 16A003 and 20P001, SGCyT-UNNE).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

AMG: performed the slides, interpreted the anatomic analysis, made up the figures and wrote the

manuscript. IM, CG & IP: collected field material and reviewed the text.

PRIMARY DATA AVAILABILITY

The primary research data are available in CONICET's institutional repository: <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/193050>.

BIBLIOGRAPHY

- ABROL, D. 2005. Pollination Energetics. *J. Asia Pac. Entomol.* 8: 3-14.
[https://doi.org/10.1016/S1226-8615\(08\)60066-7](https://doi.org/10.1016/S1226-8615(08)60066-7)
- AHMAD, R., M. U. HASSAN, G. B. AKHTAR, S., SAEED, S. A. KHAN, M. K. N. SHAH & N. KHAN. 2020. Identification and characterization of important sterile and maintainer lines from various genotypes for advanced breeding programmes of onion (*Allium cepa*). *Plant Breed.* 139: 988-995.
<https://doi.org/10.1111/pbr.12844>
- BERNARDELLO, G. 2007. A systematic survey of floral nectaries. In: NICOLSON, S. W., M. NEPI & E. PACINI (eds.), *Nectaries and nectar*, pp. 19-128. Springer, Dordrecht.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_2
- BONNER, L. & H. DICKINSON. 1989. Anther dehiscence in *Lycopersicon esculentum* Mill. *New Phytol.* 113: 97-115.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb02399.x>
- BREWSTER, J. L. 2001. *Las cebollas y otros alliums*. Editorial Acribia, Zaragoza.
- CESPEDES, M., I. PERALTA & C. R. GALMARINI. 2004. Relación entre la morfología de la flor de cebolla y la frecuencia de visitas de abejas polinizadoras. *Horticultura Argentina* 23: 65.
- CHOI, H. J., A. R. DAVIS & J. H. COTA-SÁNCHEZ. 2011. Comparative floral structure of four new world *Allium* (Amaryllidaceae) species. *Syst. Bot.* 36: 870-882.
<https://doi.org/10.1600/036364411X604895>
- CHOI, H. J., L. M. GIUSSANI, C. G. JANG, B. U. OH & J. H. COTA-SÁNCHEZ. 2012. Systematics of disjunct northeastern Asian and northern North American *Allium* (Amaryllidaceae). *Botany* 90: 491-508. <https://doi.org/10.1139/b2012-031>
- COLOMBO, N. & C. R. GALMARINI. 2017. The use of genetic, manual and chemical methods to control

- pollination in vegetable hybrid seed production: a review. *Plant Breed.* 136: 87-299.
<https://doi.org/10.1111/pbr.12473>
- CURRAH, L. & D. J. OCKENDON. 1978. Protandry and the sequence of lower opening in the onion (*Allium cepa* L.). *New Phytol.* 81: 419-428.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb02647.x>
- DI FULVIO, T. E. 1973. Sobre el gineceo de *Allium y Nothoscordum*. *Kurtziana* 7: 241-253.
- DIVIJA, S. D. & P. D. KAMALA JAYANTHI. 2022. Pollination efficiency and foraging behaviour of honey bees and flies to onion *Allium cepa* L. *J. Apicult. Res.* 61: 688-694.
<https://doi.org/10.1080/00218839.2022.2096305>
- ENGELKE, T., S. HÜLSMANN & T. TATLIOGLU. 2002. A comparative study of microsporogenesis and anther wall development in different types of genic and cytoplasmic male sterilities in chives. *Plant Breed.* 121: 254-258.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2002.00704.x>
- ENGELKE, T., D. TEREFE & T. TATLIOGLU. 2003. A PCR-based marker system monitoring CMS-(S), CMS-(T) and (N)-cytoplasm in the onion (*Allium cepa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 107: 162-167.
<https://doi.org/10.1007/s00122-003-1230-3>
- FAHN, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London.
- FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations [on line]. Available from: <http://www.fao.org/faostat>. [Accessed: December 2022].
- FISHCHUK, O. 2022. Comparative flower morphology in *Allium cepa* L. (Amaryllidaceae J.St.-Hil.). *Notes in Current Biology* 1: 36-41.
<https://doi.org/10.29038/2617-4723-2022-1-1-6>
- FISHCHUK, O. S. & A. V. ODINTSOVA, 2020. Micromorphology and anatomy of the flowers of *Galanthus nivalis* and *Leucojum vernalis* (Amaryllidaceae). *Regul. Mech. Biosyst.* 11: 463-468.
<https://doi.org/10.15421/022071>
- FISHCHUK, O. & A. ODINTSOVA, 2021. Micromorphology and anatomy of the flowers in *Clivia* spp. and *Scadoxus multiflorus* (Haemanthaceae, Amaryllidaceae). *Acta Agrobotanica* 74: 7417. <https://doi.org/10.5586/aa.7417>
- FORD, C. & S. JOHNSON. 2008. Floral traits, pollinators and breeding systems in *Syncolostemon* (Lamiaceae). *Plant Syst. Evol.* 275: 257-264.
<https://doi.org/10.1007/s00606-008-0016-0>
- FRITSCH, R. M. 1992. Septal nectaries in the genus *Allium*. In: HANELT, P., K. HAMMER & H. KNUPFFER (eds.), *The genus Allium-taxonomic problems and genetic resources*, pp. 77-85. Proceedings of an International Symposium, Held at Gatersleben, Germany, June 11-13. 1991. Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung, Gatersleben.
- FRITSCH, R. M. 2001. Taxonomy of the genus *Allium*: contribution from IPK Gatersleben. *Herbertia* 56: 19-50.
- GALMARINI, C. R. 2000. Onion cultivars released by La Consulta Experiment Station, INTA, Argentina. *HortScience* 35: 1360-1362.
- GALMARINI, C. R. 2018. Economic and academic importance. In: SHIGYO, M., A. KHAR & M. ABDELRAHMAN (eds.), *The Allium Genomes. Compendium of Plant Genomes*, pp.1-9. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-95825-5_1
- GARCÍA, C. C., M. NEPI & E. PACINI. 2006. Structural aspects and ecophysiology of anther opening in *Allium triquetrum*. *Ann. Bot.* 97: 521-527.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl015>
- GATICA HERNÁNDEZ, I., F. PALOTTINI, I. MACRI, C. R. GALMARINI & W. M. FARINA. 2019. Appetitive behavior of the honey bee *Apis mellifera* in response to phenolic compounds naturally found in nectars. *J. Exp. Biol.* 222: jeb189910.
<https://doi.org/10.1242/jeb.189910>
- GAVIOLA, J. 2007. Ficha técnica, producción de semilla de cebolla (*Allium cepa* L.). INTA-EEA La Consulta, 1-18.
- GILLESPIE, S., R. LONG & N. WILLIAMS. 2015. Indirect effects of field management on pollination service and seed set in hybrid onion seed production. *J. Econ. Entomol.* 108: 2511-2517.
<https://doi.org/10.1093/jee/fov225>
- GONZALEZ, A. M. & C. L. CRISTOBAL. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287-294. <https://doi.org/10.30972/bon.93-41497>
- GURUSHIDZE, M., S. MASHAYEKHI, F. R. BLATTNER, N. FRIESEN & R. M. FRITSCH. 2007. Phylogenetic relationships of wild and cultivated species of *Allium* section *Cepa* inferred by nuclear rDNA ITS sequence analysis. *Plant Systemat. Evol.* 269: 259-269.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0596-0>
- HAVEY, M. J. 2000. Diversity among male-sterility-inducing and male-fertile cytoplasm of onion. *Theor. Appl. Genet.* 101: 778-782.
<https://doi.org/10.1007/s001220051543>
- HEEL, W. A. VAN. 1988. On the development of some gynoecea with septal nectaries. *Blumea* 33: 477-504.

- HOLFORD, P., J. CROFT & H. J. NEWBURY. 1991. Structural studies of microsporogenesis in fertile and male-sterile onions (*Allium cepa* L.) containing the cms-S cytoplasm. *Theor. Appl. Genet.* 82: 745. <https://doi.org/10.1007/BF00227320>
- HUMAN, H. & S. NICOLSON. 2008. Flower structure and nectar availability in *Aloe greatheadii* var. *davyana*: an evaluation of a winter nectar source for honeybees. *Int. J. Plant Sci.* 169: 263-269. <https://doi.org/10.1086/524113>
- JONES, H. A. & S. L. EMSWELLER. 1936. Development of the flower and macrogametophyte of *Allium cepa*. *Hilgardia* 10: 415-428. <https://doi.org/10.3733/hilg.v10n11p415>
- KAMENETSKY, R. & H. D. RABINOWITCH. 2002. Florogenesis. In: RABINOWITCH, H. D. & L. CURRAH (eds.), *Allium crop sciences: recent advances*, pp 31-57. CABI, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9780851995106.0031>
- KAVITHA, S. J. & P. R. REDDY. 2018. Floral biology and pollination ecology of onion (*Allium cepa* L.). *J. Pharmacogn. Phytochem.* 7: 2081-2084.
- KEIJZER, C. 1987. The processes of anther dehiscence and pollen dispersal. I. The opening mechanism of longitudinally dehiscing anthers. *New Phytol.* 105: 487-489. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb00886.x>
- KEIJZER, C. J. 1999. Mechanisms of Angiosperm anther dehiscence, a historical review. In: CLEMENT, C., E. PACINI & J. C. AUDRAN (eds.), *Anther and pollen: from biology to biotechnology*, pp. 55-68. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-59985-9_6
- KIK, C. 2002. Exploitation of wild relatives for the breeding of cultivated *Allium* species. In: RABINOWITCH, H. D. & L. CURRAH (eds.), *Allium crop sciences: recent advances*, pp. 81-100. CABI, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9780851995106.0081>
- KUMAR, J. & J. K. GUPTA. 1993. Nectar sugar production and honeybee foraging activity in 3 species of onion (*Allium* species). *Apidologie* 24: 391-396. <https://doi.org/10.1051/apido:19930405>
- LÓPEZ, H. & L. GALETTO. 2002. Flower structure and reproductive biology of *Bougainvillea stipitata* (Nyctaginaceae). *Plant Biol.* 4: 508-514. <https://doi.org/10.1055/s-2002-34134>
- LUQUE, R., H. C. SOUSA & J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972)-modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. *Acta Bot. Bras.* 10: 199-212. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061996000200001>
- MALDONADO, I. B. 2014. *Influencia de caracteres florales y factores ambientales sobre la atracción de las abejas y la producción de semilla híbrida de cebolla*. Tesis Magister. Universidad Nacional de Cuyo, Argentina. <https://orcid.org/0000-0001-6830-2927>
- MANJUNATHAGOWDA, D. C., P. MUTHUKUMAR, J. GOPAL, M. PRAKASH, ... & M. ANJANAPPA. 2021. Male sterility in onion (*Allium cepa* L.): origin, evolutionary status, and their prospectus. *Genet. Resour. Crop. Evol.* 68: 421-439. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-01077-1>
- MATSUI, T., K. OMASA & T. HORIE. 1999. Mechanism of anther dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 84: 501-506. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0943>
- MONOSMITH, H. R. 1928. Male sterility in *Allium cepa*. Ph.D. Thesis. University of California. United States.
- NEPI, M., P. VON ADERKAS & E. PACINI. 2012. Sugary exudates in plant pollination. In: BALUŠKA, F. & J. VIVANCO (eds.), *Secretions and Exudates in Biological Systems*, pp. 155-186. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-23047-9_8
- ODINTSOVA, A., O. FISHCHUK & A. SULBORSKA. 2013. The gynoeceum structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E. Brown and *S. trifasciata* Prain (Asparagaceae) with special emphasis on the structure of the septal nectary. *Acta Agrobotanica* 66: 55-64. <https://doi.org/10.5586/aa.2013.051>
- PACINI, E., M. NEPI & J. L. VESPRINI. 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Syst. Evol.* 238: 7-21. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0277-y>
- PACINI, E. & M. NEPI. 2007. Nectar production and presentation. In: NICOLSON, S. W., M. NEPI & E. PACINI (eds.), *Nectaries and nectar*, pp. 167-214. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_4
- PARKER, F. D. 1982. Efficiency of bees in pollinating onion flowers. *Kans. Entomol. Soc.* 55: 171-176.
- PERNAL, S. & R. CURRIE. 2002. Discrimination and preferences for pollen based cues by foraging honeybees, *Apis mellifera* L. *Anim. Behav.* 63: 369-390. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1904>
- POVEDA, K., I. STEFFAN-DEWENTERA, S. SCHEUB & T. TSCHARNTKE. 2005. Floral trait expression and

- plant fitness in response to below- and aboveground plant-animal interactions. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7: 77-83.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.02.002>
- RUDALL, P. J. 2002. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. *Int. J. Plant Sci.* 163: 261-276. <https://doi.org/10.1086/338323>
- RUZIN, S. E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, Oxford.
- SAINI, S. S. & G. N. DAVIS. 1969. Male sterility in *Allium cepa* and some species hybrids. *Econ. Bot.* 23:37-49. <https://doi.org/10.1007/BF02862970>
- SCOTT, R. J., M. SPIELMAN & H. G. DICKINSON. 2004. Stamen structure and function. *The Plant Cell* 16: S46-S60. <https://doi.org/10.1105/tpc.017012>
- SHEMESH-MAYER, E., T. BEN-MICHAEL, N. ROTEM, H. D. RABINOWITCH, A. DORON-FAIGENBOIM, ... & R. KAMENETSKY. 2015. Garlic (*Allium sativum* L.) fertility: transcriptome and proteome analyses provide insight into flower and pollen development. *Front. Plant Sci.* 6: 271. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00271>
- SILVA, E. M. & B. DEAN. 2000. Effect of nectar composition and nectar concentration on honey bee (Hymenoptera: Apidae) visitation to hybrid onion flowers. *J. Econ. Entomol.* 93: 1216-1221.
<https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.4.1216>
- SILVA, E., B. DEAN & L. HILLER. 2003. Honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging in response to preconditioning with onion flower scent compounds. *J. Econ. Entomol.* 96: 1510-1513.
<https://doi.org/10.1093/jee/96.5.1510>
- SILVA, E. M., B. B. DEAN & L. HILLER. 2004. Patterns of floral nectar production of onion (*Allium cepa* L.) and the effects of environmental conditions. *J. Am. Soc. Hortic.* 129: 299-302.
<https://doi.org/10.21273/JASHS.129.3.0299>
- SMETS, E. F. & E. M. CRESENS. 1988. Types of floral nectaries and the concepts 'character' and 'character-state' - A reconsideration. *Acta Bot. Neerl.* 37: 121-128.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1988.tb01586.x>
- SMETS, E. F., L. P. RONSE DE CRAENE, P. CARIS & P. J. RUDALL. 2000. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution. In: WILSON, K. L. & D. A. MORRISON (eds.), *Monocots: Systematics and Evolution*, pp. 230-239. CSIRO, Melbourne.
- SOTO, V. C., I. J. G. GATICA & C. R. GALMARINI. 2021. Onion (*Allium cepa* L.) hybrid seed production: Sugar content variation during the flowering period. *Crop Sci.* 61: 3529-3537.
<https://doi.org/10.1002/csc2.20597>
- SOTO, V. C., I. B. MALDONADO, R. A. GIL, I. E. PERALTA, M. F. SILVA & C. R. GALMARINI. 2013. Nectar and flower traits of different onion male sterile lines related to pollination efficiency and seed yield of F1 hybrids. *J. Econ. Entomol.* 106: 1386-1394. <https://doi.org/10.1603/EC13096>
- SOTO, V. C., I. B. MALDONADO, V. P. JOFRÉ, C. R. GALMARINI & M. F. SILVA. 2015. Direct analysis of nectar and floral volatile organic compounds in hybrid onions by HS-SPME/GC-MS: Relationship with pollination and seed production. *Microchem. J.* 122: 110-118. <https://doi.org/10.1016/j.microc.2015.04.017>
- STEENHUISEN, S., R. R. AGUSO, A. JÜRGENS & S. JOHNSON. 2010. Variation in scent emission among floral parts and inflorescence developmental stages in beetle-pollinated *Protea* species (Proteaceae). *S. Afr. J. Bot.* 76: 779-787.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.08.008>
- SYAMASUNDAR, J. & M. G. PANCHAKSHARAPPA. 1976. A histochemical study of floral nectaries in *Dipcadi montanum* Dalz. and *Allium cepa* L. *Cytologia* 41: 453-457.
<https://doi.org/10.1508/cytologia.41.453>
- TCHÓRZEWSKA, D., K. L. DERYŁO & K. WINIARCZYK. 2017. Cytological and biophysical comparative analysis of cell structures at the microsporogenesis stage in sterile and fertile *Allium* species. *Planta* 245: 137-150.
<https://doi.org/10.1007/s00425-016-2597-0>
- VAN HEEL, W. A. 1988. On the development of some gynoecea with septal nectaries. *Blumea* 33: 477-504.
- VOGEL, S. 1998. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives III. Nectarioles. *Flora* 193: 113-131.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30812-5](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30812-5)
- WEBERLING, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILSON, Z. A., J. SONG, B. TAYLOR & C. YANG. 2011. The final split: the regulation of anther dehiscence. *J. Exp. Bot.* 62: 1633-1649.
<https://doi.org/10.1093/jxb/err014>
- YU, N. & S. KIM. 2021. Identification of Ms2, a novel locus controlling male-fertility restoration of cytoplasmic male-sterility in onion (*Allium cepa* L.), and development of tightly linked molecular markers. *Euphytica* 217: 191.
<https://doi.org/10.1007/s10681-021-02927-4>

SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

Comisión Directiva

Presidenta: Mariana Andrea GROSSI
Vice-Presidenta: Carmen Adriana BARTOLI
Secretaria: Agustina YAÑEZ
Secretario de Actas: Pedro Cayetano BERRUETA
Tesorera: Josefina BODNAR
Protesorera: Carmen Cecilia MACLUF

Vocales titulares

Alicia LÓPEZ, Vanina Gabriela SALGADO, Marisa Gabriela BONASORA, Diego Germán GUTIÉRREZ, Juan Facundo RODRÍGUEZ-CRAVERO, Federico Omar ROBBIATI.

Vocales suplente

Renato Andrés GARCÍA, Jessica Noelia VIERA BARRETO, María Belén DOUMECQ, Natalia Evelyn DELBÓN

Revisores de cuentas

Agostina Belén SASSONE, Elián Leandro GUERRERO

Para asociarse, puede contactarse con la sede central de la sociedad, o bien consultar en www.botanicaargentina.org.ar las direcciones de los representantes locales distribuidos en todo el país.

Categorías de asociados:

Protectores: aquellos que abonan una cuota anual doble a la de un socio activo.

Benefactores: los que donan una suma equivalente o mayor a cien cuotas anuales de socio activo, o bien que pagan una cuota anual equivalente a diez veces la de socio activo.

Vitalicios: los que pagan de una sola vez el equivalente a 30 cuotas de socio activo.

Activos: los que pagan la cuota societaria que se establece cada año.

Institucionales: personas jurídicas que pagan una cuota anual no menor a la de socio activo.

Adherentes: estudiantes de nivel terciario que pagan una cuota societaria equivalente al 50% de la cuota anual de socio activo.

El diseño del isotipo de la S.A.B. pertenece a Nidia Flury.

La composición y el armado del presente volumen fueron hechos por María Cecilia Puigbó (IBONE).

La Sociedad Argentina de Botánica es una asociación civil sin fines de lucro, cuyos propósitos son:

- a) agrupar a los profesionales y aficionados a la Botánica
- b) fomentar el progreso de todas las ramas de esta ciencia
- c) editar trabajos de investigación botánica
- d) propender al mejoramiento de la enseñanza de la Botánica, en todos los niveles
- e) estimular la protección de la vegetación natural
- f) organizar y auspiciar reuniones científicas
- g) llevar a cabo excursiones botánicas
- h) contribuir a una mayor precisión de la terminología botánica.



Sede Central

SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

Museo de Ciencias Naturales de La Plata

Paseo del Bosque s/n, B1900 La Plata,

Provincia de Buenos Aires, Argentin

E-mail: sabotanica@gmail.com

Domicilio legal: Av. Angel Gallardo 470. CP (C1405DJR)

Ciudad Autónoma de Buenos Aires - Argentina

Página WEB: www.botanicaargentina.org.ar

En venta en la Argentina y en el exterior:

LIBRERÍA L.G.C

Pasaje Gallego 3570

CP (C1240ACD)

Ciudad Autónoma de Buenos Aires - Argentina

Teléfono: (011) 49241140.