

BOTÁNICA

FLORÍSTICA Y SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA INNECESARIAMENTE DISYUNTAS: EL CASO DE *ARISTOLOCHIA*, *EUGLYPHA* Y *HOLOSTYLIS* (ARISTOLOCHIACEAE)

Favio González*

RESUMEN

González, F.: Florística y sistemática filogenética innecesariamente disyuntas: El caso de *Aristolochia*, *Euglypha* y *Holostylis* (Aristolochiaceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (139): 193-202, 2012. ISSN 0370-3908.

En la reciente monografía de Aristolochiaceae para la Flora del Paraguay, se retomó la delimitación tradicional de *Aristolochia* con respecto a los géneros monotípicos *Euglypha* y *Holostylis*. La presencia de sinapomorfías morfológicas y moleculares de *Aristolochia* en *Euglypha* y *Holostylis*, así como la reevaluación de los rasgos diagnósticos y diferenciales de *Euglypha* y *Holostylis*, que resultan ser ambiguos, homoplásicos, clinales o propios de semaforontes florales tardíos, aportan evidencia concluyente para subordinar a *E. rojasiana* y *H. reniformis* en *Aristolochia*. El reconocimiento de *Aristolochia*, tal como el seguido en la monografía mencionada, implica la parafilia de este taxón, lo cual va en contra de los principios lógicos de la sistemática filogenética. Los análisis filogenéticos de las Aristolochiaceae basados en caracteres morfológicos y moleculares aportan evidencia suficiente para incluir a *Euglypha* y *Holostylis* dentro de *Aristolochia*, ya que resultan anidados en el clado formado por los subgéneros *Aristolochia* + *Pararistolochia*, y dentro de éste, en el subgénero *Aristolochia*, y más exactamente en la sección americana *Gymnolobus*.

Palabras clave: *Aristolochia*, clasificaciones filogenéticas, clasificaciones lineanas, *Euglypha*, *Holostylis*, florística en Sur América, sistemática filogenética.

ABSTRACT

The recently published monograph of Aristolochiaceae for the Flora of Paraguay revives the traditional delimitation of *Aristolochia* with respect to the monotypic genera *Euglypha* and *Holostylis*. The presence of both morphological and molecular synapomorphies of *Aristolochia* in *Euglypha* and *Holostylis*, as well as the reevaluation of the diagnostic and differential traits of *Euglypha* and *Holostylis*, which are shown to be ambiguous, homoplastic, clinal or present only in late floral semaphoronts, provide conclusive evidence to subordinate *E. rojasiana* and *H. reniformis* in *Aristolochia*. The recognition of *Aristolochia*, such as that followed in the mentioned monograph, implies the paraphyly of this taxon, which stands against the logic principles of the phylogenetic systematics. The morphological and molecular-based phylogenetic analyses of the Aristolochiaceae, which provide sufficient evidence to merge *Euglypha* and *Holostylis* within *Aristolochia*, as the first two

* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, AA 7495, Bogotá, Colombia.

are nested in the clade formed by the subgenera *Aristolochia* + *Pararistolochia*, and more precisely within the New World subgenus *Aristolochia* sect. *Gymnolobus*.

Key words. *Aristolochia*, *Euglypha*, *Holostylis*, phylogenetic classifications, phylogenetic systematics, Linnean classifications, South American floristics.

Introducción

“As a scientific discipline, taxonomy makes progress by eliminating its errors. In most, if not all cases, the elimination is of paraphyletic (or polyphyletic) assemblages of taxa (e.g. Insectivora, Invertebrata, Reptilia, Green algae, Gymnosperms, Protists, etc.).

(Williams *et al.* 2005:858).

Con cerca de 550 especies, el género *Aristolochia sensu lato* (i. e. incluidos los géneros monotípicos suramericanos *Euglypha* y *Holostylis*) es el más grande de los cuatro géneros monofiléticos de la familia Aristolochiaceae. La monofilia de *Aristolochia s. l.* está sustentada por evidencia morfológica y molecular, examinada tanto en análisis separados como combinados (González, 1997, 1999a; González & Stevenson, 2002; González *et al.*, 2005, 2012; Kelly & González, 2003; Murata *et al.*, 2001; Ohi-Toma *et al.*, 2006; Wanke *et al.*, 2006). No obstante, en la monografía de Aristolochiaceae recientemente publicada para la Flora del Paraguay (Ahumada, 2010; Ramella *et al.*, 2010) se retomó la delimitación tradicional de *Aristolochia* (i. e. *Aristolochia sensu stricto*), y el reconocimiento de los géneros *Euglypha* y *Holostylis*, lo cual implica la parafilia de *Aristolochia* con respecto a los otros dos géneros (Fig. 1), e ignora por completo los resultados de los análisis filogenéticos mencionados.

El presente trabajo reevalúa en detalle los rasgos morfológicos diagnósticos y diferenciales empleados en las descripciones de *Euglypha* y *Holostylis*, con respecto a los de *Aristolochia*, discute este caso como un ejemplo más en el que se ignora la evidencia biológica al mantener grupos parafiléticos, y ratifica la necesidad de incorporar *Euglypha* y *Holostylis* dentro de *Aristolochia*, a fin de redefinir este último como un taxón monofilético.

Materiales y métodos

Se examinaron numerosos ejemplares de herbario de *Euglypha* y *Holostylis* (véase lista de ejemplares examinados) y plantas vivas de *H. reniformis* cultivadas en los invernaderos de las universidades de Viena (Austria) y Bonn (Alemania). Las descripciones de las flores de *Aristolochia* (Fig. 2 A-E) siguen la terminología empleada por Hoehne (1927, 1942), Pfeifer (1966), Ahumada (1967) y González (1990, 1994).

El cladograma de la Fig. 1 es un árbol resumen de los análisis realizados por González (1997, 1999a), Murata *et al.* (2001), González & Stevenson (2002), Kelly & González (2003), González *et al.* (2005, 2012), Ohi-Toma *et al.* (2006) y Wanke *et al.* (2006).

Resultados y discusión

Euglypha

Este taxón monoespecífico fue descrito por Chodat & Hassler (1906) como género diferente de *Aristolochia*, con base en la presencia de una constricción en la base del utrículo (Fig. 2F), y de cápsulas oblatas y aparentemente indehiscentes (Fig. 2J). Estos rasgos fueron descritos en el protólogo como “Genus novum *Aristolochiæ* affinis, a quo differt stylo subperigoneali, fructu 6 partito in coccus excrescens, haud capsulari, coccis centro tantum adfixis ceterum liberis obcordatis indehiscentibus” (Chodat & Hassler, 1906:138). *Euglypha* fue reconocido como género por Hauman (1923), Hoehne (1927, 1942), Ahumada (1967, 2010), Toursarkissian (1973) y Huber (1960, 1985, 1993), entre otros. En el tratamiento taxonómico de Schmidt (1935, seguido por Hoehne, 1942), el género fue incluso segregado en su propia tribu (*Euglypheeae*).

La primera evidencia de que *Euglypha* es parte de *Aristolochia* se presentó en un análisis filogenético preliminar basado en evidencia morfológica (González, 1997). Desde entonces, se ha propuesto incorporar a esta especie como parte de *Aristolochia*, debido a que posee todas las sinapomorfías de este género (Fig. 1, nodo 1): (1) Perianto fuertemente bilateral; (2) perianto diferenciado en utrículo, tubo y limbo; (3) perianto curvado (González & Stevenson, 2000b, 2002); y (4) fusión congénita de los estambres y los lóbulos estigmáticos en una estructura denominada ginostemo (González & Stevenson, 2000a, 2002). Adicionalmente, posee las sinapomorfías del clado formado por los subgéneros hermanos *Aristolochia* + *Pararistolochia* (perianto abaxialmente cóncavo y tricomas cónicos en la superficie interna del tubo y del limbo del perianto; Fig. 1, nodo 2; González & Stevenson, 2000a, 2000b, 2002), del subgénero *Aristolochia* en particular (limbo monosimétrico, fusión congénita casi completa de los tres lóbulos del perianto en uno o dos la-

bios, y seis lóbulos estigmáticos; Fig. 1, nodo 3; **González & Stevenson, 2000a, 2000b, 2002**), y de la sección *Gymnolobus* (lóbulos estigmáticos sin reborde supraestaminal; Fig. 1, nodo 4; **González & Stevenson, 2000a, 2002**), en donde *E. rojasiana* Chodat & Hassl. queda anidada.

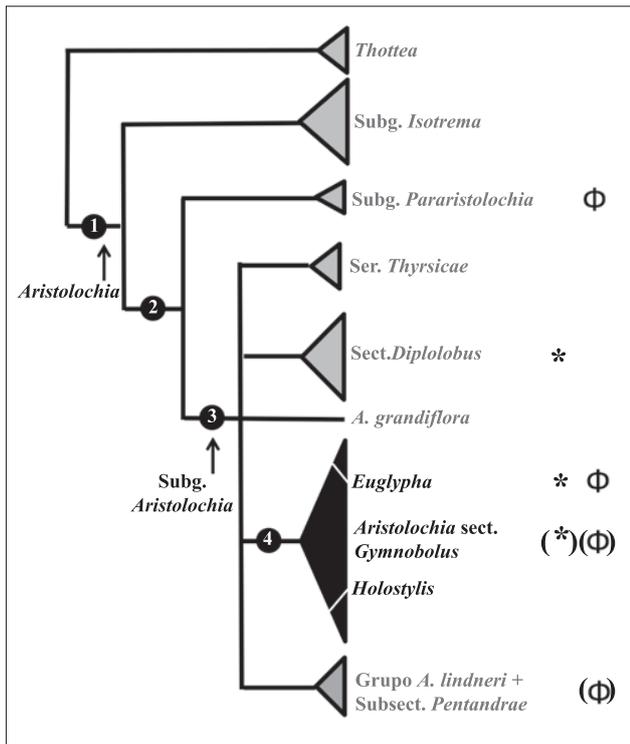


Figura 1. Cladograma resumen de *Aristolochia* s. l. (i. e. incluidos los géneros monotípicos *Euglypha* y *Holostylis*). Los números indican los clados en los cuales resultan anidados *Euglypha* y *Holostylis*: (1) *Aristolochia*; (2) subgéneros *Aristolochia* + *Pararistolochia*; (3) subgénero *Aristolochia*; (4) *A.* sect. *Gymnolobus* s. str. Las sinapomorfías respectivas están explicadas en el texto. Nótese la evolución independiente de una constricción elongada de la base del utrículo (asteriscos) en *Euglypha*, en aproximadamente la mitad de las especies de la sect. *Diplolobus* y en algunas especies de la sect. *Gymnolobus*, en tanto que cápsulas oligospermas o indehiscentes se han derivado de manera independiente (Φ) en *Euglypha*, en todas las especies del subgénero *Pararistolochia*, y en algunas especies de la sect. *Gymnolobus* y del clado formado por el Grupo *A. lindneri* y la subsect. *Pentandrae*.

Un análisis detallado del primer rasgo diferencial de *Euglypha*, la constricción en la base del utrículo (Fig. 2F), indica que dicho rasgo también se presenta en muchas de las aproximadamente 40 especies de la sección *Diplolobus* (Fig. 2E) del Viejo Mundo y en por lo menos dos especies mexi-

canas (*A. styglossa* Pfeif. y *A. rostrata* Pfeif.; véase **Pfeifer, 1970**) de la sección americana *Gymnolobus*. Además, una comparación de este rasgo en especies de *Aristolochia* pone en duda que se trate de un estado discreto, ya que se observa una variación interespecífica clinal, desde utrículos no constrictos basalmente (Fig. 2A), incipientemente constrictos (Fig. 2B), cortamente constrictos (Fig. 2C) o aún reflexos y con procesos digitiformes basiscópicos (Fig. 2D).

En cuanto a las cápsulas oblatas y aparentemente indehiscentes de *Euglypha* (Fig. 2J), se aprecia que estos dos rasgos se

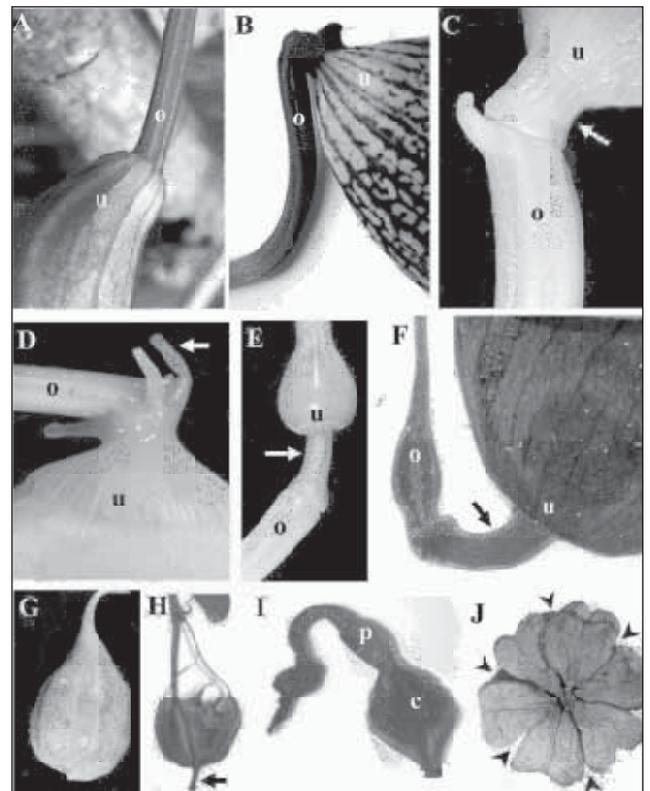


Figura 2. Características diagnósticas de '*Euglypha*' comparadas con las de especies de *Aristolochia*. **A-F.** Base del utrículo: **A**, no constricta en *A. maxima* Jacq. (**González 4322**); **B**, asimétrica y levemente constricta en *A. ringens* Vahl (**González 3575**); **C**, moderadamente constricta (flecha) en *A. fimbriata* Cham. (**González 3624**); **D**, con seis extensiones digitiformes basiscópicas (flecha) en *A. trilobata* L. (**González 3625**); **E**, fuertemente constricta (flecha) en *A. zollingeriana* Miq. (**Tsou 1178**); **F**, fuertemente constricta (flecha) en *A. rojasiana* (syn: *E. rojasiana*; **Hassler & Rojas 2351**, tipo). **G-J.** Cápsulas. **G**, de *A. nummularifolia* Kunth (**González 4175**); **H**, de *A. clementis* (Clemente 6446), con esterilización del tercio distal (flecha); **I**, de *A. watsoni* (Holmgren et al. 15605), en la cual el perianto persistente (p) retrasa la apertura de la cápsula (c); **J**, de *A. rojasiana* (**Arenas 314**), con los seis carpelos separados (flechas). o, ovario; u, utrículo.

deben a la reducción extrema de la longitud de la cápsula y del número de semillas. Usualmente se forma solo una sola semilla en cada uno de los seis carpelos de *E. rojasiana*, y es frecuente que se desarrollen por completo solamente 4 ó 5 de los 6 carpelos (véase, p. ej. la Fig. 2 en **Chodat & Hassler**, 1906).

La dehiscencia de las cápsulas en la mayoría de especies de *Aristolochia* ocurre en dos fases secuenciales (**González**, 1990, 1999a; **González & Stevenson**, 2002): (1) Separación de los carpelos; (2) separación de las márgenes de cada carpelo (si la cápsula es septicida), o ruptura de los septos intercarpelares (si la cápsula es septifraga). La aparente indehiscencia en *Euglypha rojasiana* ocurre por constreñimiento mecánico causado por el acortamiento extremo del ovario; no obstante, claramente ocurre la primera fase de dehiscencia de la cápsula (Fig. 2J). Casos similares de oligospermia y cápsulas cortas con dehiscencia reducida, ocurren en algunas especies de *Aristolochia* (Fig. 2 G-I), rasgos asociados con la esterilización de la región distal del ovario, por ejemplo en *A. clementis* Alain (Fig. 2H) o con el retardo en la dehiscencia causado por la persistencia del perianto, por ejemplo en *A. watsoni* Wooton & Standley (Fig. 2I).

Los análisis filogenéticos mencionados en la introducción y en el examen de los caracteres diagnósticos de *Euglypha*, aportan evidencia suficiente (sinapomorfías) para reiterar la inclusión de la única especie de este género dentro de *Aristolochia*, y para cuestionar como caracteres filogenéticos, los rasgos diferenciales de dicho género monotípico. Por lo tanto, en seguida se presenta la descripción detallada de la especie, bajo el binomio *A. rojasiana*. Este binomio fue empleado por primera vez, de manera incidental y no formal, por **Hosseus** (1921); a la vez, se anotan todos los ejemplares hasta la fecha examinados por el autor, los cuales deben llevar esta nueva combinación.

Aristolochia rojasiana (Chodat & Hassl.) Hosseus, Bol. Acad. Nac. Ci. 26:43. 1921. *Euglypha rojasiana* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 6: 138. 1906. **Tipo:** Paraguay. Gran Chaco: Loma Clavel, 23°20'Sur, nov 1903 (fl, fr), *E. Hassler & T. Rojas 2351* (Holótipo G; isotipos BM, CORD, G, GH, K, LIL, MO, P, UC, US). = ***Aristolochia rojasiana*** (Chodat & Hassl.) F. González, *Caldasia* 19 (1-2): 123. 1997.

Bejucos glabrescentes. Pecíolo (0.5-)1-2 cm largo, esparcidamente pubérulo. Lámina ovada a angosto-ovada, 3.3-9(-11) x 2.2-6(-7) cm, cartácea a membranácea, base cordada, no peltada, seno triangular a oblongo, 1-1.8 cm profundo, ápice agudo a obtuso, haz glabra a esparcidamente pubérula, envés glabro, venas primarias basales 5, palmeadas, venas de orden mayor poco conspicuas y formando areolas lisas por el

envés. Pseudostípulas ausentes. Ramas floríferas frondosas o a veces con las hojas tectrices reducidas. Pedúnculo más ovario 1.5-2.5 cm largo, glabrescente, grácil, ovario engrosado y corto con respecto al pedúnculo, hasta de 4 mm largo, pubérulo entre los surcos intercarpelares, no rostrado, el tercio apical angostado por cerca de 1 mm largo, no seminífero. Perianto glabrescente exteriormente, fuertemente reflexo entre el utrículo y el tubo; utrículo subgloboso, con una constricción basal hasta de 3.5 mm largo, la región inflada 6-10 mm largo, 4-5 mm diámetro, tubo subinfundibular, 7-10 mm largo, ca. 2 mm diámetro proximal y 4 mm diámetro distal, reflexo y formando un ángulo de ca. 90-120° con respecto al utrículo, limbo angosto-ovado, 1-1.7 x 0.6-0.8 cm, en ángulo de ca. 150-180° con respecto al tubo, ápice acuminado, largamente decurrente. Cápsula oblata, ca. 0.6-0.8 largo x 1.5-2 cm ancho, estriada, formada por seis mericarpos cordiformes que se separan casi totalmente durante la dehiscencia, a veces asimétrica debido al atrofiamiento de uno o dos carpelos, rostro corto. Semillas por lo general una por carpelo, cordiformes, no aladas, ca. 10 x 6 mm, rafe prominula.

Distribución: Santa Cruz (Bolivia), Mato Grosso do Sul (Brasil), Alto Paraguay, Boquerón, Central, Concepción, Olimpo y Presidente Hayes (Paraguay), y Chaco y Formosa (Argentina). Crece en suelos secos y arcillosos, bajos pantanosos, chacos, bordes de campos y "caapoes".

Ejemplares examinados. BOLIVIA. Santa Cruz: Nuflo de Chávez Province, estancia San Miguelito, 200 km NE de la ciudad de Santa Cruz, puesto San Miguelito, al SO del Puesto, 17°01'S, 61°52'W, 280 m, 28-29 jun 1995 (fl, fr), *A. Fuentes 773* (MO); Cordillera, Bañados del Izozog, estancia Cacharí, 450 m, 16 ene 1993 (fl), *G. Navarro 1799* (MO); prov. Cordillera, Bañados del Izozog, 360 m, 19°06'S, 62°20'W, 5-15 ene 1993 (fl, fr), *I. Vargas et al. 1905* (NY).

BRASIL. Mato Grosso do Sul: Porto Murtinho, 18 mar 1985 (fl, fr), *G. Hatschbach & J. M. Silva 49258* (HBG, MO, NY, UC, UEC).

PARAGUAY. Alto Paraguay: Puerto Casado (Chaco), Puerto La Victoria, 22°20'S, 57°55'W, ene 1917 (fl, fr), *T. Rojas 2401* (MO); Olimpo, Pto. Diana, 7 ene 1974 (fl, fr), *P. Arenas 314* (CTES, MO); Pte. Olimpo, 11 ene 1974 (fl, fr), *P. Arenas 337* (CTES, MO); Bahía Negra, Chaco paraguayo, 15 nov 1946 (fl), *T. Rojas 13763* (L, MO). **Alto Paraná:** Reserva Tatí Yupí, 4 mar 1980 (fl, fr), *Itaipú Binacional 626* (MO). **Boquerón:** Mayor Pedro Lagerenza, 5 abr 1978 (st), *A. Schinini & E. Bordas 14905* (CTES). **Central:** Emboscada, dic 1971 (fl, fr), *A. Schinini 4187* (CTES, G, GH, LP). **Concepción:** Concepción, próximo al aeródromo, 25 feb 1968 (fl), *L. Z. Ahumada 3497* (MO, S); 11 feb 1972 (fl), *L. Z. Ahumada 4619* (UC); Colonia San Lázaro, 22°10'S,

57°55'W, dic 1930 (fl), *T. Rojas 5465* (MO). **Presidente Hayes:** Fu. General Bruguez, 7 ene 1980 (fl, fr), *P. Arenas 1647* (CTES); Pozo Colorado, 93 km antes de Concepción, 4 mar 1980 (fl, fr), *Bernardi 20154* (MO); estancia Santa Asunción, km 200 ruta Transchaco, detrás de la casa, 23°53'49"S, 58°35' 22"W, 13 feb 2004 (fl, fr), *M. Peña-Chocarro et al. 1691* (MO); ruta Trans-Chaco, km 245, 18 dic 1987 (fl), *A. Schinini & R. Palacios 25820* (CTES, MO). **Sin localidad precisa:** "Gran Chaco", sin fecha (fl), *A. Pride s.n.* (K).

ARGENTINA. Chaco: Primero de Mayo, camino Colonia Benítez a Resistencia, feb 1930, *T. Meyer 155* (SI); depto. Resistencia, Barranqueras, 23 dic 1950 (fl), *T. Meyer 16252* (W); Primero de Mayo, Colonia Benítez, 1 mar 1931 (fl, fr), *A. G. Schulz 167* (CTES, MO, P); Primero de Mayo, Colonia Benítez, 3 jul 1941 (st), *A. G. Schulz 2991* (CTES); Colonia Benítez, 17 sep 1946 (fr), *A. G. Schulz 6467* (CTES); Primero de Mayo, entre Colonia Benítez y Antequera, 31 jul 1967 (fr), *A. G. Schulz 15992* (CTES); Primero de Mayo, Colonia Benítez, camino a Antequera, 30 dic 1973 (fl), *A. G. Schulz 18728* (CTES). **Formosa:** Dept. Pilcomayo, Parque Nacional Pilcomayo, alrededores de Puesto Algarrobo, Estero Poí, 10 nov 1991 (fl), *R. Fortunato et al. 2175* (MO); dept. Pilcomayo, Parque Nacional Pilcomayo, La Alegría, 11 nov 1991 (fl), *R. Fortunato et al. 2248* (MO); dept. Pilcomayo, Parque Nacional Pilcomayo, Estero Poí, alrededores de Puesto Algarrobo, 18 mar 1992 (fl), *R. Fortunato et al. 2893* (MO); jun 1919 (fr), *Jørgensen 2772* (GH, SI); Pilcomayo, Loma Pará, 20 dic 1946 (fl), *Morel 1879* (CTES).

Holostylis

Este género monoespecífico fue descrito como diferente de *Aristolochia* por **Duchartre** (1854), con base en la forma campanulada del perianto (Fig. 3A-D) y la aparente ausencia de lóbulos estigmáticos en el ginostemo. Estos rasgos fueron descritos en el protólogo como "Hoc genus differt an *Aristolochia* calyce basi non in utriculo inflato nec superius in tubum contracto sed campanulato, styloque tantum apice crenato non in lobos diviso" (**Duchartre**, 1854:33). *Holostylis* fue reconocido por **Duchartre** (1864), **Masters** (1875), **Hoehne** (1927, 1942), **Huber** (1960, 1985, 1993), y **Ahumada** (2010), entre otros. **Baldacci** (1894) empleó la aparente forma campanulada del perianto como una forma transicional que permitiría asociar a *Aristolochia* y *Asarum*, este último un género de cerca de 120 especies del hemisferio Norte, que posee flores actinomorfas y en muchos casos campanuladas. En el tratamiento taxonómico de **Schmidt** (1935, seguido por **Hoehne**, 1942), fue incluido, junto con *Aristolochia*, en la tribu *Aristolochieae*.

Los caracteres diferenciales de *Holostylis* mencionados en el protólogo corresponden a flores completamente desarro-

lladas y en antesis, en las cuales el perianto adquiere una forma campanulada (Fig. 3 B-D) y el ginostemo parece entero en su región apical. No obstante, los estudios de desarrollo floral en este género (**González & Stevenson**, 2000a, 2000b) muestran, en primer lugar, que el perianto en flores jóvenes es monosimétrico y diferenciado en utrículo, tubo y limbo (Fig. 3A); incluso, existe una siringe entre el utrículo y el tubo (Fig. 3E), homóloga a la que se forma en muchas especies de *Aristolochia* y que reduce el ingreso al utrículo. En fases posteriores de crecimiento del perianto, la diferenciación entre el tubo y el limbo se hace incipiente durante preantesis y antesis (Fig. 3A-E). La superficie interna de la porción correspondiente al tubo y a limbo (indiferenciados en flores antéticas) posee tricomas cónicos cortos, blanquecinos (Fig. 3C, D). Estos tricomas son una sinapomorfia del clado formado por los subgéneros *Aristolochia* + *Pararistolochia* (Fig. 1, nodo 2). En cuanto al ápice del ginostemo, durante antesis y post-antesis éste parece ser entero (Fig. 3E); no obstante, en estados tempranos de desarrollo se aprecia claramente la presencia de seis lóbulos estigmáticos (Fig. 26D en **González & Stevenson**, 2000a), característica sinapomórfica del subgénero *Aristolochia* (Fig. 1, nodo 3).

Análisis filogenéticos mencionados basados en evidencia morfológica (e.g. **González**, 1997, 1999a; **González & Stevenson**, 2002; **Kelly & González**, 2003) y molecular (**González et al.**, 2005, 2012.; **Wanke et al.**, 2006) y la reevaluación de los caracteres diagnósticos de *Holostylis* examinados tanto en flores maduras como durante el desarrollo floral temprano, presentan evidencia contundente a favor de incluir la única especie de este género dentro de *Aristolochia*. A continuación se presenta la descripción detallada de la especie y se anotan todos los ejemplares hasta la fecha examinados por el autor, los cuales deben llevar la combinación propuesta por **González** (1999b).

Aristolochia holostylis F. González, Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact. 23(8): 338-339. 1999. *Holostylis reniformis* Duchartre, Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 4, 2:33-35. 1854. *Duchartrella reniformis* (Duchartre) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 563-564. 1891. *Aristolochia reniformis* (Duchartre) F. González, Caldasia 19(1-2): 124. 1997, non Willd. Sp. Pl. (1805), nec Vell. Fl. Flum. (1827). Tipo: **Brasil**. Goiás: 1836-1841 (fl, fr), *Gardner 3970* (lectótipo, G; isolectótipos: BM, G, K, NY, P, FI-WEB).

H. reniformis Duchartre f. *minor* Chodat in Bull. Herb. Boiss. Ser. 2, 3:787. 1903. Tipo: Paraguay. Amambay: "In dumetis pr. Bellavista in regione cursus superioris fluminis Apa", Dec 1901-1902, *E. Hassler 8061a* (Holótipo: G; isótipos: A, BM, G, K, MO, NY, RB, S, UC).



Figura 3. Características diagnósticas de *Aristolochia holostylis* (syn.: *Holostylis reniformis* (González 3899). **A.** Rama florífera, con tres botones florales en desarrollo (de derecha a izquierda) y una flor en antesis. **B.** Flor en antesis, vista frontal, y cápsula. **C, D.** Perianto durante antesis temprana (**C**) y tardía (**D**). **E.** Sección longitudinal de una flor en antesis. c, cápsula; g, ginostemo; l, limbo; o, ovario; s, siringe; t, tubo; t-l, porción tubo-limbo indiferenciada en antesis; u, utrículo.

Aristolochia campanulata Duchartre, *nomen nudum* in Gardner 3970 (FI-WEBB No. 159368).

Hierbas o subarbustos con raíces fasciculadas, homorrhizas, rizoma muy corto, y ramas glabrescentes, ascendentes o a veces postradas, usualmente fistulosas, hasta de 50 cm largo, con entrenudos cortos. Hojas basales por lo general reducidas y subsésiles. Hojas distales con peciolo de 2-3.5 cm largo y lámina reniforme, ancha- a muy anchamente ovada, 7-15(-28) x 12-20(-35) cm, cartácea, base cordada, cuneada, no peltada, seno 2.5-5 cm profundo, más ancho que profundo, ápice redondeado, haz glabra, micropunteada, envés glabrescente, micropunteado, glauco, venación actinódroma, venas primarias 5(7), prominentes por el envés, venas de orden mayor prominulas por ambas caras formando un retículo denso. Pseudoestípulas ausentes. Ramas floríferas usualmente basales, elongadas, laxas, hasta de 20 cm largo, con ca. 5-10 hojas reducidas (bracteiformes), subsésiles, una

flor en la axila de cada hoja. Pedúnculo floral y ovario 1.5-3 cm largo, esparcidamente pubérulo, con un rostro distal de ca. 0.5 mm. Perianto en flores en desarrollo monosimétrico y diferenciado en utrículo, tubo y limbo, en flores antécicas aparentemente campanulado y ligeramente monosimétrico, craso, glabro por fuera; utrículo obovoide, 6-12 mm largo, ca. 5 mm diámetro, ampliado en una porción inflada correspondiente al tubo y a un corto limbo, 1.5-2.5 x 1.5-3 cm, en ángulo de ca. 180° con respecto al utrículo, con tricomas cónicos cortos, blanquecinos en la superficie interna; anteras seis, extrorsas, ditecas, lineariformes, formando un ginostemo casi tan largo como el utrículo; ginostemo con ápice oblicuo y aparentemente entero, pero con seis lóbulos estigmáticos rudimentarios y diferenciados en estados tempranos de desarrollo, densamente pilosos, con tricomas uncinados; ovario hexacarpelar y hexalocular. Cápsula cilíndrica, 3-5 cm largo, cortamente rostrada, con frecuencia ligeramente curvada. Semillas ovoides, 5-7 x 4-6 mm, 2-3 mm grosor,

cara adaxial cóncava, opaca, casi completamente cubierta por la rafe prominente y ensanchada, cara abaxial convexa, lustrosa, lisa, marrón clara, margen amarillenta.

Distribución. *Aristolochia holostylis* ha sido recolectada en Bolivia (Beni y Santa Cruz), Brasil (Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul y Tocantins) y Paraguay (Amambay). Crece en “capoeiras”, “cerrados” y bosques de galería adyacentes a “cerrados” y “chapadas”, en suelos arenosos y pedregosos, en alturas que oscilan entre 200-750 m.

Ejemplares examinados. BOLIVIA. Beni: Huacaraje, 63°45'W 13°31'S, 11 abr 1979 (fl, fr), A. Krapovickas & A. Schinini 34825 (CTES, MO). **Santa Cruz:** Prov. Velasco, afuera de San José de Campamento, 60°59'29"W, 15°09'20"S, 230 m, 25 ene 1997 (fl), J. Guillén et al. 314 (COL, MO); Nufflo de Chávez, 250 m, 15°43'S, 63°06'W, 27 abr 1977 (fl, fr), A. Krapovickas & A. Schinini 31886 (CTES, SI).

BRASIL. Goiás: Goiás Velha, 22 Jan 1967 (fl), A. P. Duarte 10240 (RB); Vale do Paraná, Rio dos Macacos, 5 feb 1967 (fl), A. P. Duarte 10307 (RB); Gurupi, 27 dic 1969 (fl), G. Eiten & L. E. Eiten 10034 (K, MO, NY); Serra da Cangalha, 8°05'S, 46° 02'W, 19 mar 1978 (fr), W. Fonseca 125 (RB); Barra do Rio Paranaíba, 1894-1895 (fl, fr), A. Glaziou 22034 (G, K, RB); Goiás Velho, 7 feb 1978 (fl, fr), R. M. Harley 20440, (K); between Posse and Alvorada, 600 m, 17 Apr 1966 (fl, fr), H. S. Irwin et al. 14954 (COL, CONN, NY); ca. 15 km S of S of Niquelândia, ca. 750 m, 22 Jan 1972 (fl, fr), H. S. Irwin et al. 34746 (COL, CONN, NY); ca. 15 km S of Niquelândia, ca. 750 m, 22 Jan 1972 (fl, fr), H. S. Irwin et al. 34776, 34776 A (COL, CONN, NY); ene 1893 (fl), E. Ule 489 (CORD, HBG); 18 km from Alto Paraíso de Goiás on the road to Nova Roma, c. 14°07'S 47°20'W, 14 jun 1994 (st), J.A. Ratter et al. 7352V (K). **Maranhão:** Loreto, Ilha de Balsas region, Fazenda Aldeia on trail to Faz. Morros, 200-300 m, 12 Apr 1962 (fl), G. Eiten & L. T. Eiten 4288 (K, MO, NY); Imperatriz, behind Rodobrás, station on south side of city of Imperatriz, 5°33'S, 47°28'W, 6 Jan 1970 (fl), G. Eiten & L.T. Eiten 10196 (MO); rodovía Grajau-Barro do Corda, c 5 km da cidade de Grajau, 23 abr 1983 (fl, fr), M. F. F. Silva et al. 1191 (NY); Imperatriz, Bananal, 15 km S of Imperatriz along Belém-Brasília highway (BR 010), approx. 5°40'S, 47°26'W, 290 m, 29 feb 1980 (fl, fr), T. Plowman et al. 9369 (COL, NY); Tuntum, lugar Palmerinha, a 74 km de Tuntum, 27 feb 1983 (fl, fr), J. U. Santos et al. 710 (COL, NY); Barra da Corda, Cocal Grande, 34 km NE of Barra do Corda along the Río Mearim, 5°24'S, 45°06'W, 7 mar 1983 (fl), G. E. Schatz et al. 880 (COL, NY); Grajaú, Rodovia Grajaú-Barra do Corda, 23 abr 1983 (fl, fr), M. F. F. Silva et al. 1191, (COL, HBG, NY). **Mato Grosso:** Sto. Antonio de Leverger, 18 ene 1979 (fl), A. Maciel 30 (BM); Coxipro, pr.

Cuiabá, 12 jun 1902 (fl, fr), G. Malme 2704 (S); Cuiabá, nov 1903 (st), G. Malme s.n., (S); Sto. Antonio de Leverger, 31 Jan 1989 (fl), L. Mantone et al. s.n. (RB); “in arenosis humidusculis pr. Matto Grosso”, Jan 1828 (fl, fr), Riedel 1255, (LE); Cuiabá, dstr. N. Senhora, da Guia, 26 abr 1981 (fl, fr), M. Sazima & C. Nunes da Cunha 12644, (K, UEC). **Mato Grosso do Sul:** Bela Vista, 11 ene 1972 (fl, fr), L. Z. Ahumada 4565 (GH, UC); idem, (fl), L. Z. Ahumada 4567 (MO) (fl), L. Z. Ahumada 4570 (NY); Río Verde, Serra da Pimenteira, 12 nov 1973 (fl), G. Hatschbach & C. Koczicki 33142 (CTES, HBG, NY, UC). **Tocantins:** Arraias, Rodovia Campos Belos a Taguatinga, 11 feb 1994 (fl), G. Hatschbach et al. 60350 (CTES). **Sin localidad precisa:** (fl), Burchell 6499 (K, P), 21 feb 1828? (fr), Burchell 6720 (K), (fr) Burchell 8854 (K); (fl), Pohl s.n. (BM); 6 nov 1943 (fl), A. Macedo 365 (MO). “Brazil (fr), Riedel s.n. (BM).

PARAGUAY. Amambay: Bella Vista, afueras de Bella Vista, 12 feb 1982 (fl, fr), J. Fernández-Casas 6281 (MA, MO, NY); Bella Vista, “cursus superioris fluminis Apa”, Dec 1901-1902 (fl, fr), E. Hassler 8061 (A, G, K, MO, NY, RB, S, UC); Bella Vista, cercanías del Río Apa, ene 1972 (fl), A. Schinini 4243 (G); Bella Vista, Río Apa, 20 ene 1971 (fl), A. Schinini 12188 (CTES); Bella Vista, Río Apa, 25 ago 1980 (fl), A. Schinini & E. Bordas 20630 (CTES); Bella Vista, Río Apa, 28 mar 1951 (fl, fr), G. J. Schwarz 12223 (CTES, MO); Bella Vista, Río Apa, 15 dic 1983 (fl), R. Vanni et al. 313 (TEX).

Nombre vernáculo y usos. “Flor de sapo” (Ituitaba, Macedo 365). “Taken as a tea to help in the rapid healing of wounds” (Ratter et al. 7352).

Monofilia, parafilia y monografías

Las clasificaciones lineanas y los nombres formales de los taxones son, por sí mismos, conceptos constitutivos de hipótesis susceptibles a evaluación por parte de la sistemática contemporánea (véase Schuh, 2003). La sistemática filogenética ha sido considerada útil y necesaria al momento de reevaluar las clasificaciones precladísticas, entre otras razones porque ofrece principios lógicos y aspectos metodológicos para poner a prueba las hipótesis de parentesco. En efecto, la hipótesis inicial en todo análisis filogenético se fundamenta en el *Hilfsprinzip* o principio de auxiliaridad, definido por Hennig (1982:121) como “das Vorhandensein apomorpher Merkmale bei verschiedenen Arten “stets den Verdacht (!) auf Verwandtschaft” (d.h. den Verdacht auf Zugehörigkeit der betreffenden Arten zu einer monophyletischen Gruppe)” (“la presencia de caracteres apomórficos en varias/diferentes especies es indicio de parentesco (i. e. el indicio de la pertenencia de dichas especies a un grupo monofilético)).

Recientemente, varios autores han defendido la aceptación de grupos parafiléticos en las clasificaciones contemporáneas (e. g. **Sosef**, 1997, **Brummitt**, 2003, 2006, 2008; **Brummitt & Sosef**, 1998; **Nordal & Stedje**, 2005; **Hörandl**, 2006, 2007, 2010). Aunque muchas de estas propuestas se fundamentan en aspectos teóricos, otras invocan las aparentes ventajas prácticas al momento de reconocer tales grupos (véase, p. ej. **Van Wyk**, 2007 para el caso de taxonomía de plantas en regiones megadiversas). Tales propuestas han sido detallada-, amplia- y contundentemente refutadas por numerosos autores (e. g. **Dias et al.**, 2005; **Potter & Freudenstein**, 2005; **Williams et al.**, 2005; **Ebach et al.** 2006), quienes demostraron que las clasificaciones jerárquicas lineanas son totalmente compatibles con la aplicación del concepto de monofilia, que no requieren el reconocimiento de taxones parafiléticos, y que, por lo tanto, el taxónomo no tiene razones lógicas para ignorar los análisis filogenéticos.

El balance logrado entre el conocimiento taxonómico y el filogenético de nuestras biotas genera nuevo conocimiento y esquemas alternativos de la clasificación; por lo tanto, estas dos disciplinas deben ser complementarias más que disyuntas. Las categorías lineanas dan los nombres taxonómicos a ser evaluados; es decir, los nombres formales son conceptos (**Schuh**, 2003) y están fundamentalmente ligados a una hipótesis biológica (la existencia de un taxón natural reconocible por caracteres intrínsecos), no a una arbitrariedad nominal. La perpetuación del uso de nombres tradicionalmente reconocidos a lo largo de la taxonomía lineana pretende, erróneamente, aplicar la propiedad de estabilidad que un sistema de clasificación debe proporcionar. No obstante, este supuesto confunde la estabilidad absoluta con la estabilidad nomenclatural requerida durante la refutación de hipótesis filogenéticas (véase **Schuh**, 2003). En vez de eliminar o corregir un error taxonómico a partir de un análisis filogenético, ejemplos como el de *Aristolochia* como taxón parafilético perpetúa la individualidad de géneros inaceptables a la luz de copiosa evidencia actual. Los análisis filogenéticos poseen el valor agregado de ser la base explícita al momento de evaluar las clasificaciones lineanas precladísticas, de detectar parafilia, y de rectificar o redefinir los taxones para la sistemática del Siglo XXI. **Kubitzki** (2000:65) comentó al respecto, “[m]ost botanists, irrespective of their adherence to special schools of thinking, would agree that the units of classification should be monophyletic... Nearly 200 years ago, this latter aspect had been anticipated by Goethe when he said: Gliederung ohne Steigerung gibt uns kein Interesse” (“Grouping without refinement does not interest us”).

Conclusiones

El primero de los rasgos diferenciales de *Euglypha* como género diferente de *Aristolochia* (utrículo con una constricción

basal) ocurre en otras especies de *Aristolochia*, y es de variación clinal (continua, no discreta) a nivel interespecífico (Fig. 2 A-F); el segundo rasgo (cápsula oligosperma y aparentemente indehiscente) ocurre como resultado del acortamiento extremo del ovario, que no altera la primera fase de la dehiscencia de las cápsulas típicas en *Aristolochia* (separación de los carpelos; Fig. 2G-J), aunque impide la segunda fase (separación de los márgenes de cada carpelo). En cuanto a los rasgos diferenciales de *Holostylis* (perianto campanulado y ginostemo entero), éstos resultan ser solamente manifestaciones ontogenéticas tardías, ya que en estados tempranos de desarrollo floral se detectan claramente las sinapomorfías de las aproximadamente 550 especies del género *Aristolochia*, esto es, el perianto monosimétrico diferenciado en utrículo, tubo y limbo, y el ginostemo apicalmente lobulado.

La presencia de las sinapomorfías de *Aristolochia* en *Euglypha* y *Holostylis*, y la falla de criterios de homología primaria de los rasgos diferenciales en estos dos últimos, evidencian contundentemente la subordinación de *E. rojasiana* y *H. reniformis* en *Aristolochia*. En caso contrario, el reconocimiento tradicional de *Aristolochia* en su sentido estricto invoca de manera innecesaria la parafilia de este taxón, lo cual va en contra de los principios lógicos de la sistemática filogenética y de los análisis basados en datos morfológicos, moleculares, o combinados, que en ningún caso aportan evidencia a favor de aceptar *Euglypha* y *Holostylis* como diferentes de *Aristolochia*. El reconocimiento de *E. rojasiana* y *H. reniformis* conllevaría a un caos nomenclatural innecesario dentro de la clasificación interna de *Aristolochia* basada en monofilia, debido a que estas dos especies se encuentran anidadas en los subclados más diversos del género, subordinados de la siguiente manera (Fig. 1): (a) el clado formado por los subgéneros *Aristolochia* + *Pararistolochia*, conformado por cerca de 400 especies; (b) el subgénero *Aristolochia*, conformado por cerca de 370 especies; (c) la sección *Gymnolobus*, con cerca de 200 especies.

Agradecimientos

A S. Vogel (Universidad de Viena) y C. Neinhuis (Technische Universität Dresden) por permitir acceso a las colecciones vivas de *Aristolochia holostylis*. A N. L. Pabón-Mora (Instituto de Biología, Universidad de Antioquia), por su colaboración en la preparación de las figuras del presente artículo. A los curadores de los distintos herbarios que facilitaron en préstamo los ejemplares examinados durante el presente estudio.

Bibliografía

Ahumada, L. Z. 1967. Revision de las Aristolochiaceae argentinas. Op. Lill. 16: 1-148.

- _____. 2010. Aristolochiaceae. In: L. Ramella & P. Perret (eds.), Flora del Paraguay **41**: 1-74. Conservatoire et Jardin botaniques, Ville de Genève, Suiza.
- Baldacci, A.** 1894. Affinità delle Aristolochiacee e dei generi Aristolochiacei. Boll. Soc. Bot. Ital. **1894**: 49-54.
- Brummitt, R. K.** 2003. Further dogged defense of paraphyletic taxa. Taxon **52**: 803-804.
- _____. 2006. Am I a bony fish? Taxon **55**: 268-269.
- _____. 2008. Evolution in taxonomic perspective. Taxon **57**: 1049-1050.
- _____. & **M. S. M. Sosef.** 1998. Paraphyletic taxa are inherent in Linnaean classification – A reply to Freudenstein. Taxon **47**: 411-412.
- Chodat, R. & E. Hassler.** 1906. Novitates Paraguarienses. Bull. Herb. Boiss., ser. 2, **6**: 138-141.
- Dias, P., L. C. S. Assis & R. G. Udulutsch.** 2005. Monophyly vs. paraphyly in plant systematics. Taxon **54**: 1039-1040.
- Duchartre, P.** 1854. Tentamen methodicae divisionis generis *Aristolochia*. Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 4, **2**: 29-76.
- _____. 1864. Aristolochiaceae. In: A. P. de Candolle (ed.), Prodrômus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Paris, **15(1)**: 421-498.
- Ebach, M. C., D. M. Williams & J. J. Morrone.** 2006. Paraphyly is bad taxonomy. Taxon **55**: 831-832.
- González, F.** 1990. Aristolochiaceae. Flora de Colombia. Monografía No. 12. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 184 pp.
- _____. 1994. Aristolochiaceae. Flora of Ecuador. Monograph No. 51. Council for Nordic Publications in Botany, Copenhagen, Denmark.
- _____. 1997. Hacia una filogenia de *Aristolochia* y sus congéneres neotropicales. Caldasia **19 (1-2)**: 93-108.
- _____. 1999a. A phylogenetic analysis of the Aristolochioideae (Aristolochiaceae). Ph D. Dissertation. City University of New York, New York.
- _____. 1999b. Un nuevo nombre para *Holostylis reniformis* (Aristolochiaceae). Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact. **23 (88)**: 337-339.
- _____. & **D. W. Stevenson.** 2000a. Gynostemium development in *Aristolochia* (Aristolochiaceae). Bot. Jahrb. Syst. **122**: 249-291
- _____. & _____. 2000b. Perianth development and systematics of *Aristolochia*. Flora **195**: 370-391.
- _____. & _____. 2002. A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact. **26 (98)**: 25-60.
- _____. **C. Neinhuis & S. Wanke.** 2005. Phylogenetic relationships of Aristolochiaceae subfamily Aristolochioideae based on molecular and morphological data. Abstracts, XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria, p. 202.
- _____. **S. Wagner, L. Symmank, K. Salomo, M. S. Samain, S. Isnard, N. Rowe, C. Neinhuis & S. Wanke.** 2012. Multiple vicariance events explain complex trans-Pacific disjunct lineages within *Aristolochia* subgenus *Isotrema* (Aristolochiaceae). J. Biogeogr. (submitted).
- Hauman, L.** 1923. Les Aristolochiacées de L'Argentine et de L'Uruguay. An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires **32**: 315-338.
- Hennig, W.** 1982. Phylogenetische Systematik. Verlag Paul Parey, Berlin.
- Hoehne, F. C.** 1927. Monographia illustrada das aristolochiaceas brasileiras. Mem. Inst. Oswaldo Cruz **20(1)**: 67-175, t. 16-103.
- _____. 1942. Aristolochiaceas. Fl. Brasílica **15(2)**: 3-141, t. 1-123.
- Hörandl, E.** 2006. Paraphyletic versus monophyletic taxa – Evolutionary versus cladistic classifications. Taxon **55**: 564-570.
- _____. 2007. Neglecting evolution is bad taxonomy. Taxon **55**: 1-5.
- _____. 2010. Beyond cladistics: Extending evolutionary classifications into deeper time levels. Taxon **59**: 345-350.
- Hosseus, C. C.** 1921. Estudios comparativos sobre la vegetación de las provincias de La Rioja y de San Juan. Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba, Argentina **26**: 43.
- Huber, H.** 1960. Zur Abgrenzung der Gattung *Aristolochia* L. Mitt. Bot. Staatssamml. München **3**: 531-553.
- _____. 1985. Samenmerkmale und Gliederung der Aristolochiaceen. Bot. Jahrb. Syst. **107**: 277-320.
- _____. 1993. Aristolochiaceae. In: K. Kubitzki (ed.), The families and genera of vascular plants, **2**: 129-137. Springer, Berlin.
- Kelly, L. M. & F. González.** 2003. Phylogenetic relationships in Aristolochiaceae. Syst. Bot. **28**: 236-249.
- Kubitzki, K.** 2000. Plant systematics at the end of a century. Pp. 65-74 in B. Nordenstam, G. El-Ghazaly & M. Kassas (eds.), Plant Systematics for the 21st Century. Wenner-Gren International Series, Vol. 77. Portland Press, London.
- Masters, M. T.** 1875. Aristolochiaceae. In: C. F. P. von Martius (ed.), Flora Brasiliensis **4(2)**: 76-114, t. 17-26. Frid. Fleischer, Leipzig.
- Murata, J., T. Ohi-Toma, S. Wu, D. Darnaedi, T. Sugawara, T. Nakanishi & H. Murata.** 2001. Molecular phylogeny of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) inferred from *matK* sequences. Acta Phytotax. Geobot. **52**: 75-83.
- Nordal, I. & B. Stedje.** 2005. Paraphyletic taxa should be accepted. Taxon **54**: 5-6.
- Ohi-Toma, T., T. Sugawara, H. Murata, S. Wanke, C. Neinhuis & J. Murata.** 2006. Molecular phylogeny of *Aristolochia* sensu lato (Aristolochiaceae) based on sequences of *rbcL*, *matK*, and *phyA* genes, with special reference to differentiation of chromosome numbers. Syst. Bot. **31**: 481-492.
- Pfeifer, H. Wm.** 1966. Revision of the North and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. **53**: 115-196.
- _____. 1970. Two new hexandrous Mexican *Aristolochias*. Univ. Connecticut Occas. Papers **1**: 291-297.
- Potter, D. & J. V. Freudenstein.** 2005. Character-based phylogenetic Linnaean classification: taxa should be both ranked and monophyletic. Taxon **54**: 1033-1035.
- Ramella, L., P. Perret & L. Z. Ahumada.** 2010. Sinónimos nuevos y tipificaciones en la familia Aristolochiaceae de la Flora del Paraguay. Candollea **65**: 113-116.
- Schmidt, O. C.** 1935. Aristolochiaceae. In: A. Engler & K. Prantl (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2, **16b**: 204-242.
- Schuh, R. T.** 2003. The Linnaean system and its 250-year persistence. Bot. Rev. **69**: 59-78.
- Sosef, M. S. M.** 1997. Hierarchical models, reticulate evolution and the inevitability of paraphyletic supraspecific taxa. Taxon **46**: 75-85.
- Toursarkissian, M.** 1973. Las Aristolochiáceas chaqueñas. Notas Preliminares para la Flora Chaqueña. Secretaría de Agricultura y Gan. de la Nación **5**: 14-29.
- Van Wyk, A. E.** 2007. The end justifies the means. Taxon **56**: 645-648.
- Wanke, S., F. González & C. Neinhuis.** 2006. Systematics of pipevines: Combining morphological and fast-evolving molecular characters to investigate the relationships within subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). Int. J. Pl. Sci. **167**: 1215-1227.
- Williams, D. M., M. C. Ebach & Q. Wheeler.** 2005. 150 reasons for paraphyly: a response. Taxon **54**: 858.

Recibido: 2 de mayo de 2012

Aceptado para publicación: 4 de junio de 2012

