

ANÁLISIS MORFOLÓGICOS Y MOLECULARES RESPALDAN LA IDENTIDAD DE *ARENARIA PYCNOPHYLLOIDES* (CARYOPHYLLACEAE, ARENARIEAE) Y LA EXCLUSIÓN DEL GÉNERO *SABULINA* PARA LA FLORA ARGENTINA

Christian A. Zanotti¹ , Franco E. Chiarini² , Sabine von Mering³  & Juan M. Acosta¹ 

¹Instituto de Botánica Darwinion, Labardén 200, Casilla de Correo 22, B1642HYD, San Isidro, Buenos Aires, Argentina; czanotti1979@gmail.com (autor corresponsal).

²Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC) C.C. 495, 5000, Córdoba, Argentina.

³Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Straße 6-8, 14195 Berlin, Alemania. Filiación institucional actual: Museum für Naturkunde-Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Invalidenstr. 43, 10115 Berlin, Alemania.

Abstract. Zanotti, C. A.; F. E. Chiarini, S. von Mering & J. M. Acosta. 2022. Morphological and molecular analysis support the identity of *Arenaria pycnophylloides* (Caryophyllaceae, Arenarieae), and the exclusion of the genera *Sabulina* from the Argentinian flora. *Darwiniana*, nueva serie 10(2): 435-450.

Minuartia altoandina has been described as an endemic species for northwestern Argentina, and later transferred to the genus *Sabulina*. In this contribution and based on morphological observations and molecular data, *Sabulina altoandina* is proposed here as a heterotypic synonym of *Arenaria pycnophylloides*, a native species to the high Andean regions of Bolivia and northwestern Argentina; as a consequence, the genus *Sabulina* is excluded from the Argentinian Flora. On the other hand, *A. pycnophylloides* var. *compacta* is synonymized under *A. pycnophylloides*, and in addition, the name of this variety is lectotypified. A morphological description of *A. pycnophylloides* and a photographic plate of the taxon are provided to facilitate identification of the species. Additionally, a distribution map of the species is provided and is excluded from the Peruvian Flora.

Keywords. Endemic; High Andean; *Minuartia*; *Sabulina*.

Resumen. Zanotti, C. A.; F. E. Chiarini, S. von Mering & J. M. Acosta. 2022. Análisis morfológicos y moleculares respaldan la identidad de *Arenaria pycnophylloides* (Caryophyllaceae, Arenarieae) y la exclusión del género *Sabulina* para la Flora Argentina. *Darwiniana*, nueva serie 10(2): 435-450.

Minuartia altoandina ha sido descrita como una especie endémica para el noroeste argentino, y posteriormente, transferida al género *Sabulina*. En la presente contribución, sobre la base de observaciones morfológicas y datos moleculares, se propone aquí a *Sabulina altoandina* como un sinónimo heterotípico de *Arenaria pycnophylloides*, especie nativa de las regiones altoandinas de Bolivia y del noroeste argentino; y como consecuencia, se excluye al género *Sabulina* de la Flora Argentina. Por otro lado, se sinonimiza a *A. pycnophylloides* var. *compacta* bajo *A. pycnophylloides*, y, además, el nombre de esta variedad se lectotipifica. Se brinda una descripción morfológica de *A. pycnophylloides* y se aporta una lámina fotográfica del taxón para facilitar la identificación de la especie. Adicionalmente, se presenta un mapa de distribución de la especie, y se excluye de la Flora de Perú.

Palabras clave. Altoandino; endémico; *Minuartia*; *Sabulina*.

INTRODUCCIÓN

Arenaria L. (Caryophyllaceae Juss., Alsinoideae Fenzl., Arenarieae Kitt.) incluye unas 150-300

especies según los diferentes criterios genéricos adoptados por los autores que lo han tratado taxonómicamente (Sadeghian et al., 2015). Los representantes de este género se distribuyen en

regiones templadas de América, Eurasia y norte de África, pero también algunas especies crecen en el Ártico (Williams, 1898; Bittrich, 1993; Zhou, 1996; Hartman et al., 2005; Hernández-Ledesma et al., 2015). El género comprende plantas anuales o perennes con una marcada variabilidad en cuanto a su hábito, que oscila desde hierbas profusamente ramificadas a cespitosas hasta formadoras de cojines más o menos densos (McNeill, 1962; Volponi, 1985; Bittrich, 1993); las flores se agrupan en cimas, pero a veces son solitarias y tienen (4-)5 sépalos, 5 pétalos desarrollados o a veces reducidos o ausentes; 5-10 estambres; (2-)3 estilos; y el fruto es una cápsula dehiscente por 6 valvas (McNeill, 1962; Volponi, 1985; Hartman et al., 2005). El género ha sido tratado taxonómicamente a nivel mundial por Williams (1898), y particularmente para la Argentina, Volponi (1985) publica una sinopsis taxonómica de ocho especies, de las cuales una, *Arenaria achalensis* Griseb., es citada como endémica para la Argentina (Documenta Florae Australis, 2022).

Los límites genéricos dentro de la subfamilia Alsinoideae, a la cual pertenece *Arenaria*, han sido históricamente complejos (Maguire, 1951; McNeill, 1962). La variabilidad en los caracteres morfológicos utilizados para diferenciar a los taxones, aparentemente debido a la evolución convergente (Bittrich, 1993), ha impedido la elaboración de tratamientos taxonómicos robustos y globales, y es por este motivo que algunas de las especies descritas originalmente bajo *Arenaria* han sido posteriormente circunscritas y/o fundadas bajo otros géneros (Sadeghian et al., 2015). En concordancia con la homoplasia observada en los caracteres taxonómicos utilizados para la delimitación genérica, el uso de datos moleculares ha demostrado que *Arenaria* es polifilético, y como resultado de ello, muchas de las especies fundadas bajo este género han sido transferidas a otros, e.g. *Eremogone* Fenzl, *Honckenya* Ehrh., *Minuartia* L., *Moheringia* L., *Odontostemma* Benth ex G. Don, *Sabulina* Rchb., *Solitaria* (McNeill) Sadeghian & Zarre y *Spergularia* (Pers.) J. Presl. & C. Presl. (Fior et al., 2006; Fior & Karis, 2007; Harbaugh et al., 2010; Greenberg & Donogue, 2011; Sadeghian et al., 2015). De la misma manera, los límites morfológicos propuestos para delimitar a los taxones infragenéricos dentro de *Arenaria* han sido

confusos (McNeill, 1962; Sadeghian et al., 2015). Inclusive algunos de los taxones infragenéricos aún no han sido evaluados a nivel molecular y carecen de una revisión taxonómica moderna como ocurre con el subgénero *Dicranilla* (Fenzl) Williams (Hernández-Ledesma et al., 2015). Este subgénero presenta una distribución restringida a las zonas altoandinas desde México hasta la Argentina (McNeill, 1962). Una de las especies que lo integra es *Arenaria pycnophylloides* Pax, originalmente descrita sobre la base de materiales de herbario provenientes de regiones altoandinas del noroeste argentino (Pax, 1893). La especie morfológicamente más afín a esta última es *Arenaria bisulca* Fenzl ex Rohrb., originalmente descrita para Perú y citada por primera vez para la Argentina por Volponi (1985), y que se diferencia de *A. pycnophylloides* principalmente por presentar los márgenes de las láminas engrosados formando dos surcos paralelos al nervio medio (Macbride, 1937; Volponi, 1985). Sin embargo, esta característica ha resultado ser confusa para diferenciar a estos dos taxones (Pax, 1893; Williams, 1898).

Nicola & Pozner (2013) describen una nueva especie endémica de *Minuartia* L. sobre la base de un material proveniente de los altos Andes del noroeste argentino (i.e., *M. altoandina* Nicola & Pozner). Estos autores discuten que esta especie presenta una cierta afinidad morfológica con la europea *M. sedoides* Hiern. por la ausencia de pétalos y por presentar el margen de la hoja ciliado y, por otra parte, postulan que probablemente *M. altoandina* se relacione biogeográfica y morfológicamente con el complejo *Minuartia rossii* (R. Br. ex Richardson) Graebn. perteneciente a la sección *Alsinanthe* (Fenzl) Graebn. Dillenberger & Kadereit (2014), sobre la base de filogenias moleculares, establecen que *Minuartia* s.l. sería polifilético, y a consecuencia de ello, rehabilitan al género *Sabulina* transfiriendo a todas las especies pertenecientes de la secc. *Alsinanthe* bajo el género *Sabulina*, entre otras secciones. Por este motivo, Dillenberger & Kadereit (2014), realizan la nueva combinación de *M. altoandina* bajo el género *Sabulina* sobre la base de la hipótesis propuesta por Nicola & Pozner (2013) de la probable pertenencia de *M. altoandina* a la secc. *Alsinanthe*. Cabe destacar que Dillenberger & Kadereit (2014), no examinaron el material original de *M. altoandina* y,

además, no contaron con muestras de ADN para incluir a este taxón en el análisis filogenético. Hasta la actualidad, el nombre *Sabulina altoandina*, se ha mantenido como el nombre correcto para referirse al taxón originalmente descrito como *M. altoandina* para la Flora Argentina (Zuloaga et al., 2019; Documenta Florae Australis, 2022).

Durante la revisión de los materiales originales de los nombres ligados a las Caryophyllaceae para el tratamiento taxonómico de la familia para la Flora Argentina, se observó una gran afinidad morfológica del holotipo ligado al nombre de *Minuartia altoandina* (\equiv *Sabulina altoandina*) con los materiales originales ligados a *Arenaria pycnophylloides*. Por este motivo, el objetivo principal de este trabajo fue el de realizar observaciones morfológicas y análisis moleculares para estas dos entidades con el fin de establecer formalmente la sinonimia de *M. altoandina* bajo *A. pycnophylloides*. Se llegó a la conclusión de que la descripción original y el holotipo de *M. altoandina* pertenecen al género *Arenaria*, y que, dentro de las especies citadas para este género para la Flora Argentina, se ajusta con lo descrito en el protólogo de *A. pycnophylloides*. Sobre la base de este resultado, y con el apoyo de análisis moleculares, se considera aquí a *Minuartia altoandina* como un sinónimo heterotípico de *A. pycnophylloides* y, por consiguiente, se excluye al género *Sabulina* (i.e., *Sabulina altoandina*) de la Flora Argentina. Por otro lado, se sinonimiza a *A. pycnophylloides* var. *compacta* Pax bajo *A. pycnophylloides*, una variedad tratada hasta el momento como un taxón dudoso para la Flora Argentina (Volponi, 1985); además este nombre varietal es aquí lectotipificado. Por último, se provee una descripción morfológica para *A. pycnophylloides* y, además, se brinda una lámina fotográfica completa del taxón para facilitar su identificación. Adicionalmente, se presenta un mapa de distribución de la especie sobre la base de todos los ejemplares examinados y se discute su exclusión para la Flora de Perú.

MATERIALES Y MÉTODOS

Identificación morfológica

Tanto los materiales originales como los ejemplares de herbario examinados e identificados

bajo *Arenaria pycnophylloides*, *A. pycnophylloides* var. *compacta* y *Sabulina altoandina* fueron observados in situ en los herbarios CORD, LP, SI y WRSL (acrónimos según Thiers, 2022). También se analizaron ejemplares y fotografías de ejemplares determinados bajo *Sabulina altoandina* durante varios viajes de colección realizados por los autores de esta contribución a regiones altoandinas del noroeste argentino en los años 2012, 2013, 2016, 2017 y 2022. Se consultaron los protólogos de los taxones mencionados anteriormente, y también de la especie afín *Arenaria bisulca*, junto con la imagen digital del material original depositado en HAL y GOET, disponible en JSTOR Global Plants (<http://plants.jstor.org>) y, además, se estudiaron ejemplares determinados bajo este taxón y depositados en LP y SI. Se sigue la morfología descriptiva tradicional para tratar a las partes florales según lo expuesto en Zanotti et al. (2022).

Extracción de ADN, amplificación y análisis filogenéticos

A fin de dilucidar la posición filogenética de *Arenaria pycnophylloides* y *Sabulina altoandina*, se extrajo ADN a partir de muestras de hojas removidas en el campo de los ejemplares *Acosta & von Mering 620* (SI) y *Acosta et al. 1116* (SI) y conservadas en sílica gel, identificados respectivamente bajo estos nombres. Posteriormente se siguió el protocolo de extracción “total CTAB” (Doyle & Doyle, 1987) y se amplificaron las secuencias correspondientes al marcador nuclear *ITS* y a los marcadores cloroplastidiales *matK*, *rbcL* y *trnL-F*, siguiendo a Greenberg & Donoghue (2011) y Bena et al. (2017, 2020). La reconstrucción filogenética se realizó con base en las secuencias de ADN amplificadas e incluidas en la matriz de Caryophyllaceae recientemente publicada en Zanotti et al. (2022) (Apéndice).

Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo tanto para los marcadores individuales como para el conjunto concatenado y se emplearon las metodologías de Máxima Parsimonia (MP) y Máxima Verosimilitud (MV). En todos los casos los gaps fueron tratados como datos faltantes. El análisis de MP se realizó utilizando el programa TNT v. 1.1 (Goloboff et al., 2008) y el análisis de MV se llevó a cabo utilizando el programa RAxML v. 8.0.0 (Stamatakis, 2014).

Las búsquedas de topologías óptimas para MP y MV se realizaron siguiendo la metodología expuesta en Zanotti et al. (2022). Las matrices de cada marcador alineadas, así como también los árboles resultantes de los análisis de MP y MV con los marcadores concatenados, se encuentran disponibles para su descarga en el Repositorio Institucional CONICET Digital (cita): <http://hdl.handle.net/11336/172648>.

RESULTADOS

Tratamiento taxonómico

Arenaria pycnophylloides Pax, Bot. Jahrb. Syst. 18(1-2): 29. 1893. TIPO. ARGENTINA. La Rioja. Dpto. Famatina: Cueva de Pérez, Sierra de Famatina, 26/28-I-1879, *G. H. E. W. Hieronymus & G. Niederlein* 373 (lectotipo, CORD 00002513!, designado por C. R. Volponi, Darwiniana 26: 335. 1985; isolectotipo, WRS� 0066326!). Imagen del lectotipo disponible en: <http://hdl.handle.net/11086/20992> (Fig. 1).

Arenaria pycnophylloides var. *compacta* Pax, Bot. Jahrb. Syst. 18(1-2): 29. 1893, **syn. nov.** TIPO. ARGENTINA. La Rioja. Dpto. Famatina: “entre la Mina Jareta y la altura del Espíritu Santo”, 25-I-1879, *G. H. E. W. Hieronymus & G. Niederlein* 796 (lectotipo, CORD 00002514!, aquí designado; isolectotipo, WRS� 0066325!). Imagen del lectotipo disponible en: <http://hdl.handle.net/11086/20991>

Minuartia altoandina Nicola & Pozner, Phytotaxa 111(1): 53. 2013, **syn. nov.** *Sabulina altoandina* (Nicola & Pozner) Dillenb. & Kadereit, Taxon 63(1): 85. 2014. TIPO. ARGENTINA. Jujuy. Dpto. Dr. Manuel Belgrano: del Refugio Militar al Chañi Chico, 24°02'13" S, 65°42'58" W, 4740 m s.m., 27-I-2012, *C. A. Zanotti & M. A. Suescún* 269 (holotipo, SI 085009!). Imagen del lectotipo disponible en: <http://buscador.floraargentina.edu.ar/species/details/194525/67321>

Hierbas perennes, cespitosas. Tallos cilíndricos rastreros, de 30-60 × 0,5-1 mm; entrenudos de 1-7 mm, nudos radicantes. Ramas cilíndricas erectas, de 0,5-8(-10) cm × 0,5-1 mm; entrenudos de largo variable, generalmente de igual largo o de menor

longitud que las hojas. Hojas de los tallos rastreros opuestas, sésiles, connadas en la base, cubriendo parcialmente al entrenudo; láminas lanceoladas, de 1,5-3 × 1 mm, agudo-acuminadas, 1-nervadas, papiráceas, secas, ambas superficies glabras, ciliadas con tricomas 1-seriados de 2-5 células, tricomas generalmente con una mayor longitud hacia la base de la lámina. Hojas de las ramas erectas, opuestas, sésiles, connadas en la base formando una vaina que cubre totalmente a los entrenudos; láminas ovado-lanceoladas, de 1,5-4,5 × 0,5-1,2 mm, curvadas o rectas, agudas o brevemente mucronadas, a veces obtusas, algo carnosas, ambas superficies glabras, superficie abaxial 1-nervada, el nervio generalmente carinado y con algunas prominencias epidérmicas irregulares sobre el mismo, márgenes lisos hasta engrosados formando dos surcos paralelos al nervio medio, ciliadas con tricomas 1-seriados de 2-5 células, tricomas generalmente con una mayor longitud hacia la base de la lámina. Flores solitarias, terminales, a veces axilares, subsésiles o con pedicelos de 0,5-3 mm; hipanto de 0,25 × 1,5 mm; sépalos 5, verdoso-amarillentos, lanceolados, de 1,5-4 × 0,5-1,2 mm, ápice agudo o brevemente mucronado, a veces obtuso, generalmente carinados en el dorso, ambas superficies glabras, cara dorsal con prominencias epidérmicas irregulares, en general sobre el nervio medio, ciliados al igual que las láminas de las hojas o lisos, coriáceos cuando secos; pétalos ausentes o raramente 5, oblongos de igual tamaño que los sépalos (pétalos observados solamente en un pliego del material original), y ocasionalmente reducidos (observado solo en una flor de un ejemplar en etapas tempranas del desarrollo). Estambres 10, casi del mismo largo que los sépalos o un poco más largos; 5 opositisépalos y con un par de nectarios en la base del filamento, y 5 alternisépalos sin glándulas; filamentos filiformes, blancos; anteras globosas, de 0,25-0,5 × 0,25-0,5 mm, dorsifijas, blancas. Gineceo 3-carpelar, apicalmente deprimido, de 0,5-1 × 0,7-1 mm, 1-locular con óvulos campilótrofos; estilos 3, libres, de 0,5-1,5 mm, superficie estigmática papilosa a lo largo del lado interno de los estilos. Fruto una cápsula piriforme, ca. 2 × 2 mm, a veces con un carpóforo de corta longitud según el estado madurativo del fruto; dehiscencia 6-valvar hasta cerca de la base, con paredes membranáceas, generalmente con 3 estilos persistentes en el ápice de las valvas.

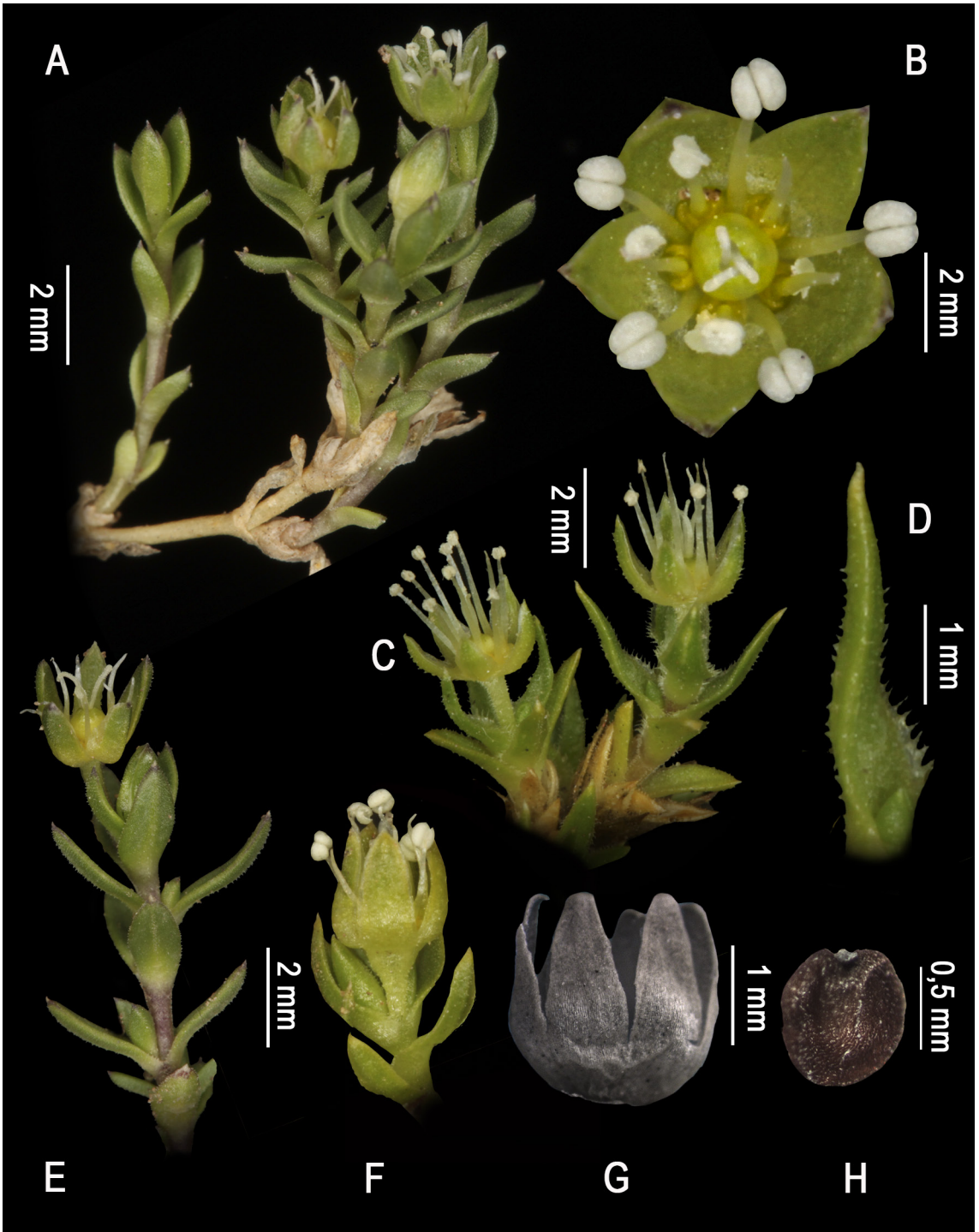


Fig. 1. *Arenaria pycnophylloides*. **A**, planta, **B**, flor, **C**, planta con flores terminales, **D**, detalle de hoja, **E**, planta con flor axilar, **F**, rama florífera con entrenudos breves, **G**, cápsula 6-valvar, **H**, semilla; **A**, **B**, **E**, **G** y **H**, de *Zanotti et al.* 744 (SI); **C** y **D**, de *Zuloaga et al.* 14372 (SI); **F**, de *Acosta et al.* 1116 (SI). Fotos: **A-F**, C.A. Zanotti; **G** y **H**, J.M. Acosta. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/1081/1270>

Semillas 5-8, lenticulares, más o menos irregulares, de ca. 0,8 mm de largo, rojizas a castaña-oscuras, y de superficie levemente rugosa.

Distribución geográfica y hábitat. Especie citada para la Puna de Bolivia en el departamento de La Paz, entre los 4000-5000 m s.m. (Beck et al, 2014). En la Argentina, se la ha coleccionado en regiones altoandinas de Catamarca, Jujuy, Salta, Tucumán y La Rioja, entre los 3600 hasta los 4750 m s.m., creciendo en suelos desnudos, pedregosos y sobre laderas rocosas; generalmente se la encuentra al reparo entre rocas y grietas (Figs. 2 y 3).

Material examinado

ARGENTINA. **Catamarca.** Dpto. Ambato: Sierra de Ambato (falda este): Subiendo desde El Rodeo hacia El Cerro Manchado, 3600 m s.m., 22-II-1971, *Hunziker 20939* (CORD); Subiendo

desde El Rodeo hacia la Pampa del Manchado, cerca de Las Minas, 3600 m s.m., 21-II-1971, *Hunziker 20940* (CORD); Pampa de Las Minas, 3800 m s.m., 14-I-1973, *Hunziker & Subils 22227* (CORD); el Crestón del Cerro Manchado, en los alrededores de La Mancha, 4100 m s.m., III-1968, *Hunziker & Cocucci 20028* (CORD); ídem loc., rumbo a Casa de Cubas, 3400 m s.m., I-1968, *Hunziker & Di Fulvio 19789* (CORD); Pampa del Manchado, 3900 m s.m., 21-II-1971, *Hunziker 20831* (CORD); ídem loc., rumbo a el Crestón del Cerro Manchado, 3900 m s.m., III-1968, *Hunziker & Cocucci 20002* (CORD); frente a el Rodeo, Pampa de Las Minas, 3800 m s.m., 14-I-1973, *Hunziker & Subils 22229* (CORD). Dpto. Andalgalá: Capillitas, alrededores del globo meteorológico, 4005 m s.m., 14-I-2017, *Acosta & von Mering 620* (SI)*. **Jujuy.** Dpto. Humahuaca: RP 73 de Abra de Zenta a Santa Ana, 4585 m s.m.,

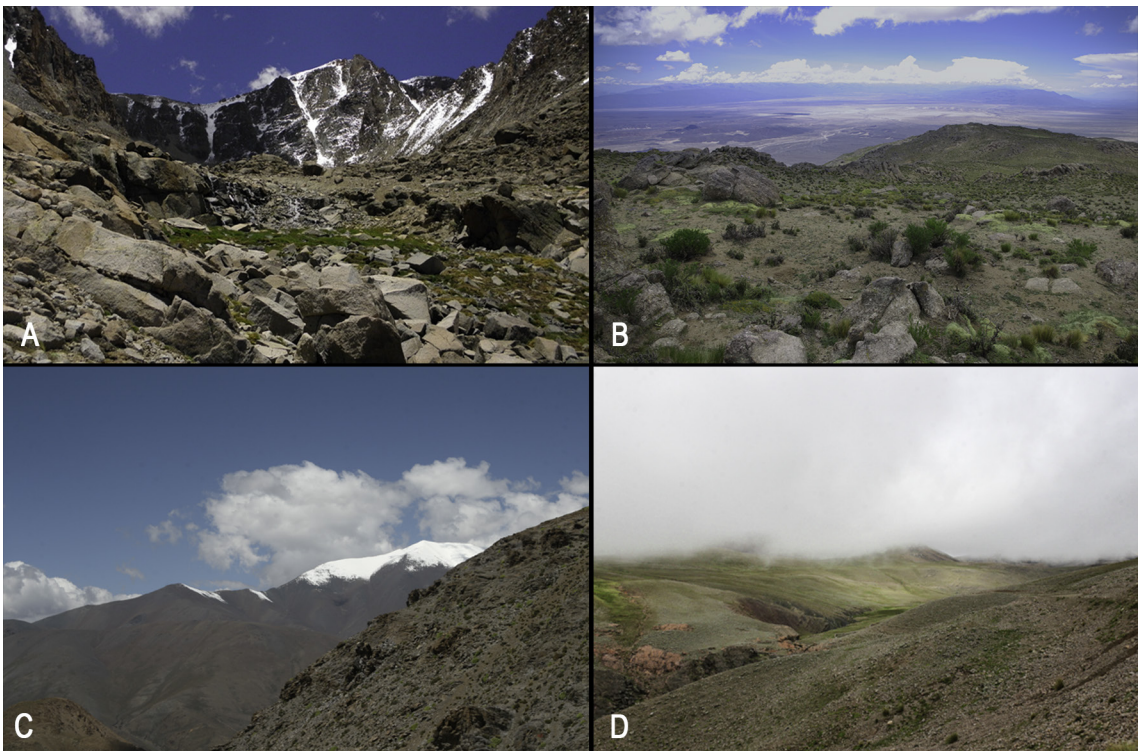


Fig. 2. Ambientes altoandinos de la Argentina en donde ha sido coleccionada *Arenaria pycnophylloides*. **A**, Jujuy, de *Zanotti & Suescún 269* (SI). **B**, Catamarca, de *Acosta & von Mering 620* (SI). **C**, Salta, de *Zanotti et al. 744* (SI). **D**, Jujuy, de *Acosta et al. 1116* (SI). Fotos: A y C, C. A. Zanotti; B y D, J. M. Acosta. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/1081/1270>



Fig. 3. Mapa de distribución de *Arenaria pycnophylloides* en Sudamérica.

15-III-2013, *Zuloaga et al. 14337* (SI, MU); Dpto. Valle Grande: RP 73 de Santa Ana a Humahuaca, 4270 m s.m., 16-III-2013, *Zuloaga et al. 14372* (SI, MU). Dpto. Santa Victoria: Abra Fundición, 4580 m s.m., 20-II-2022, *Acosta et al. 1116* (SI)*. **Salta.** Dpto. La Poma: RN 40, entre Abra del Acay y Mesada, 4709 m s.m., 9-II-2016, *Zanotti et al. 744* (SI). **Tucumán.** Valles calchaquíes. Quebrada del Matadero, ca. 4600 m s.m., I-1963, *de la Sota 2713* (LP). **BOLIVIA. La Paz.** Prov. Murillo: ca. 15 km al NNE de La Paz, pie del nevado Chacaltaya, 4500 m s.m. 27-III-1983, *Beck 9134* (LPB).

Los ejemplares utilizados para el análisis filogenético se encuentran marcados con *.

Notas nomenclaturales y morfológicas

En el protólogo de *Arenaria pycnophylloides*, Pax cita cinco sintipos provenientes del noroeste argentino: “Rioja, Sierra Famatina: in der Umgebung des Bergwerks “El Oro”, 23/25-I-1879, *Hieronymus & Niederlein*; an der Altura del Espíritu Santo del Cerro Negro, 26-I-1879, *Hieronymus & Niederlein*; an der Cueva de Perez, 26/28-I-1897, *Hieronymus & Niederlein*

372 & 373. Salta, Nevado del Castillo, 19/23-III-1873, *Hieronymus & Lorentz*”. Los materiales tipo examinados por Pax, y relacionados con los trabajos en colaboración con H. G. A. Engler, fueron depositados en B, pero algunos se han depositado en WRS (Stafleu & Cowan, 1983). Los sintipos sobre los cuales Pax realizó la descripción de este taxón se hallaban depositados en B (Pax, 1893: 1), pero lamentablemente, fueron destruidos durante la Segunda Guerra Mundial (Hiepko, 1978; 1987). Se encontró un pliego depositado en WRS correspondiente al ejemplar coleccionado por *Hieronymus & Lorentz s.n.* en el Nevado del Castillo (Salta), y que lleva la etiqueta impresa “Ex Museo botanico Berolinensi”; este mismo pliego, además, lleva un sello en el que se observa que dicho ejemplar pertenecía al herbario personal de Pax y que fue ingresado al herbario WRS en 1908, fecha posterior a la publicación de la especie, y es por este motivo que este pliego se considera como un isosintipo. Otro de los isosintipos que se pudo localizar fue el pliego CORD 00002512, que pertenece a una colección de la misma localidad, fecha y colectores que el lectotipo designado por Volponi (1985) pero bajo el número de colección 372 (imagen disponible en: <http://hdl.handle.net/11086/20993>).

Pax (1893) diferencia a *A. pycnophylloides* var. *compacta* de la especie típica por presentar los entrenudos de las ramas muy cortas, otorgándole a la planta un aspecto cespitoso más denso. En todos los ejemplares examinados de *A. pycnophylloides* se observó una marcada variabilidad en cuanto a la longitud de los entrenudos, ya sea dentro de un ejemplar o en diferentes ejemplares, con lo cual, dicho carácter se considera insuficiente para mantener de manera independiente a estos dos taxones y, por ende, se subordina aquí a la variedad *compacta* con la especie típica. Para dicha variedad, Pax cita en el protólogo la colección “Prov. Rioja, Sierra Famatina; zwischen dem Bergwerk Jareta und dem Berge, Altura del Espíritu Santo”, 25-I-1879, *Hieronymus & Niederlein 796*. Se localizaron dos isosintipos, uno depositado en CORD y otro en WRS. Se designa aquí como lectotipo de la var. *compacta* al ejemplar depositado en CORD, ya que se observan las cápsulas 6-valvares características a lo descrito para el género *Arenaria*, y porque la planta se ajusta a lo descrito en el protólogo.

Las descripciones originales de *Minuartia altoandina* y *Arenaria pycnophylloides* son coincidentes entre sí, ya que ambos taxones se describen principalmente por ser plantas con tallos reptantes de entrenudos alargados del cual emergen ramas erectas de entrenudos reducidos en longitud y densamente cubiertas por hojas lanceoladas de ápice acuminado, 1-nervadas y con el margen ciliado; las flores son solitarias, en general apétalas y con nectarios en la base de los filamentos estaminales. Los materiales originales examinados para estos dos taxones son similares morfológicamente entre sí, y coinciden con las descripciones brindadas en sus respectivos protólogos. Por estos motivos, se subordina aquí a *M. altoandina* bajo *A. pycnophylloides*.

Análisis filogenéticos

La matriz combinada constó de 235 terminales y 6152 caracteres alineados con un 49 % de las posiciones nucleotídicas informativas. Los análisis individuales de los cuatro marcadores moleculares y la matriz de datos combinados revelaron una estructura filogenética sólida. Tanto el análisis de MP como MV resultaron ser congruentes entre sí, ubicando a la muestra del ejemplar identificado como *Sabulina altoandina* (i.e., *Acosta et al. 1116*) dentro un clado bien soportado (BS=100) que conforma la tribu Arenarieae. Cabe destacar que la muestra no se ubica junto a los representantes de la tribu Sagineae Tanf. a la cual pertenece el género *Sabulina*, entre otros (Fig. 4). Además, esta muestra, se ubica en un subclado altamente soportado (BS=89) junto a la muestra identificada como *Arenaria pycnophylloides* (i.e., *Acosta & von Mering 620*). Este resultado, apoya lo sugerido por las observaciones morfológicas.

DISCUSIÓN

Consideraciones morfológicas

En Caryophyllaceae la observación del fruto es necesaria para la correcta identificación genérica, y sobre todo para los géneros morfológicamente afines (Bittrich, 1993; Dillenberger & Kadereit, 2014). En particular, *Minuartia*, se diferencia principalmente de otros géneros afines por presentar una cápsula 3-valvar con un mismo número de valvas que de estilos (McNeill, 1962;

Bittrich, 1993; Dillenberger & Kadereit, 2014). Sin embargo, en el protólogo de *Minuartia altoandina*, Nicola & Pozner (2013) no describen la cápsula debido a la ausencia de la misma en el material original. No obstante, colecciones posteriores de ejemplares determinados bajo *Minuartia altoandina* (\equiv *Sabulina altoandina*), permitieron observar que el fruto se corresponde con una cápsula 6-valvar, lo cual se condice con lo descrito para el género *Arenaria* (McNeill, 1962; Volponi, 1985; Bittrich, 1993; Hartman et al., 2005).

Es importante mencionar la falta de la descripción del fruto y generalmente de la semilla para *Arenaria pycnophylloides*, tanto en la descripción original (Pax, 1893) como en tratamientos taxonómicos florísticos (Macbride, 1937; Volponi, 1985). A pesar de que el fruto no ha sido observado en ninguno de los isosintipos de *A. pycnophylloides*, en el material original de la var. *compacta*, esta estructura se presenta como una cápsula de dehiscencia 6-valvar, confirmándose así la posición genérica asignada por Pax al describir a la especie típica. Sobre la base de la comparación de los frutos observados en los ejemplares de herbario determinados bajo *A. pycnophylloides* y *Sabulina altoandina* (\equiv *Minuartia altoandina*), se confirmó que los frutos se corresponden, en ambos materiales, con cápsulas 6-valvares, apoyando la sinonimia aquí propuesta.

Un aspecto para remarcar, sobre la base de nuestras observaciones y en comparación con las descripciones publicadas y sobre algunos ejemplares examinados e identificados bajo *Arenaria pycnophylloides*, es la ausencia o presencia de pétalos para este taxón. Por un lado, Volponi (1985) afirma que la única especie apétala de *Arenaria* que crece en la Argentina es la endémica *A. achalensis*. Sin embargo, cuatro años más tarde de su publicación, esta autora, determina un ejemplar de *A. pycnophylloides* totalmente apétalo [i.e., *de la Sota 2713* (LP)], cuando en su sinopsis describe a la flor de este último taxón con cinco pétalos del mismo tamaño que los sépalos. Por otro lado, tanto Williams (1898) como Macbride (1937), postulan que *A. pycnophylloides* presenta los pétalos ausentes o reducidos. Según nuestras observaciones, las flores de *A. pycnophylloides* generalmente son apétalas, y en el único ejemplar en donde se observó corola fue en el pliego CORD 00002512, el cual es parte del material original.

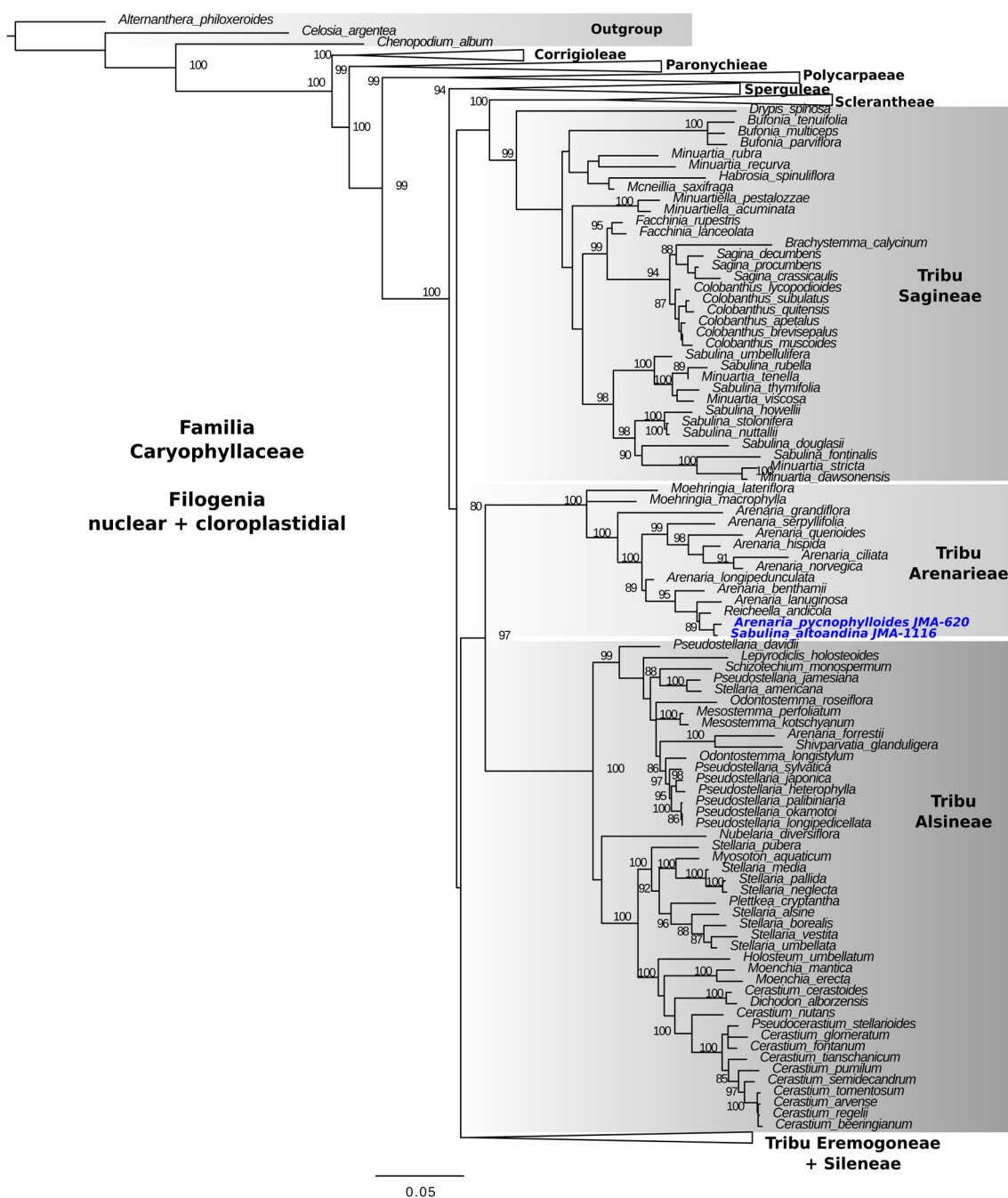


Fig. 4. Ubicación filogenética de *Arenaria pycnophylloides*/*Sabulina altoandina*. Árbol de Máxima Verosimilitud (MV) obtenido mediante el análisis de la matriz combinada del marcador nuclear *ITS* y de los marcadores cloroplastidiales *matK*, *rbcL* y *trnL-F*. Valores de soportes bootstrap superiores a 80 son mostrados sobre las ramas del árbol. Los ejemplares utilizados para este análisis se encuentran marcados con (*) en el apartado de material examinado. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/1081/1270>

Entre las colecciones modernas estudiadas, sólo el ejemplar *Acosta & von Mering 620* (SI) presentó una flor en etapas tempranas del desarrollo con un solo pétalo reducido, mientras que las restantes flores carecían completamente de corola. Todas estas observaciones son coincidentes con lo descrito en el protólogo de *Arenaria pycnophylloides* y con lo postulado por Williams (1898) y Macbride (1937), sin embargo, en el protólogo de la especie, Pax no hace alusión sobre la presencia de pétalos desarrollados que ha sido observado en el material original que se encuentra depositado en CORD.

Cabe destacar que Volponi (1985), al afirmar que *A. pycnophylloides* presenta pétalos, excluye a la var. *compacta* del género *Arenaria*, ya que postula que este taxón es apétalo, y que podría tratarse de algún representante del género *Pycnophyllum* J. Remy, tratando a dicha variedad como un taxón dudoso para la Flora Argentina. Sin embargo, las cápsulas que presenta el material original de dicha variedad son 6-valvares con 3 estilos persistentes, lo que se corresponde con una de las características morfológicas descritas para *Arenaria*, y no es coincidente con lo descrito para *Pycnophyllum*. Por ende, la morfología de la cápsula, sumada a la variabilidad morfológica que presenta la planta, apoya la sinonimia propuesta de *A. pycnophylloides* var. *compacta*, bajo la especie típica.

Arenaria bisulca (\equiv *Cherleria bisulca* Bartl.) es una especie morfológicamente afín a *A. pycnophylloides*, y originalmente descrita para Perú (Macbride, 1937), la cual Volponi (1985) postula como una nueva cita para la Flora Argentina sobre la base de tres colecciones provenientes del noroeste. La presencia o ausencia de pétalos para este taxón es aparentemente una característica variable o dudosa, ya que, en el protólogo de esta especie se describe a la corola con el doble del largo que el cáliz, característica que no ha sido observada a simple vista ni en los materiales originales (i.e., GOET 000563! y HAL 0117886!) ni en el ejemplar proveniente de Tucumán determinado bajo este nombre por Volponi en 1979 [i.e., *Venturi 4789* (SI)]. Por último, es importante mencionar que Williams (1898) ubica taxonómicamente tanto a *A. bisulca* como a *A. pycnophylloides* dentro de la sección *Pycnophyllae* Williams por presentar la flor con 10 estambres y con los pétalos reducidos o ausentes, pero no hace mención al desarrollo de pétalos en ninguna de las dos especies.

El engrosamiento de los márgenes de la lámina, característica principal que diferenciaría a *Arenaria bisulca* de *A. pycnophylloides* (Macbride, 1937; Volponi, 1985), demostró ser variable dentro de los dudosos ejemplares determinados bajo *A. bisulca*, e inclusive se han observado materiales de herbario identificados bajo *A. pycnophylloides* con una gradación del engrosamiento de los márgenes de la lámina hasta presentarlas completamente lisas, dificultado así la delimitación específica entre estos dos taxones. Todas estas observaciones sugieren que es altamente probable que *A. pycnophylloides* sea un sinónimo heterotípico de *A. bisulca*, lo cual debe ser estudiado en futuros trabajos taxonómicos y/o evaluados mediante análisis filogenéticos moleculares.

Consideraciones sobre la distribución geográfica

Arenaria pycnophylloides ha sido citada para Perú sobre la base de un ejemplar coleccionado en el departamento de Pasco por Ruiz & Pavón (MA 811525!; imagen disponible en: <https://www.gbif.org/occurrence/1936221593>), y dudosamente determinado por J. Mattfeld bajo *A. pycnophylloides* (Macbride, 1937). Este ejemplar presenta un labelo con la designación “*Anagallis lycopodidea* sp. nov.”, designación que se halla inscrita en el catálogo inédito del herbario de las plantas que se iban a publicar en un suplemento de la Flora Peruviana et Chilensis por Ruiz y Pavón en el año 1816 (Álvarez López, 1953).

El ejemplar depositado en MA se halla estéril y sin frutos, y presenta una alta afinidad morfológica con *Pycnophyllopsis laevis* (Bartl.) Timaná, especie endémica de Perú (POWO, 2022). Cabe destacar que Macbride (1937: 609), bajo *Stellaria laevis* (Bartl.) Rohrb. [\equiv *Pycnophyllopsis laevis* (Bartl.) Timaná], menciona que existe una colección de J. A. Pavón en el Herbario Delessert, aparentemente estéril, la cual se encuentra labelada por Fenzl como “*Stellaria lycopodioides* Fenzl”, una designación que según Rohrbach (1872) corresponde a *Stellaria laevis* (Bartl.) Rohrb. [\equiv *Pycnophyllopsis laevis* (Bartl.) Timaná].

Debido a la alta coincidencia del estado reproductivo, de los colectores, y de las designaciones “*Anagallis lycopodidea*/*Stellaria lycopodioides*”, entre el ejemplar depositado en MA

y por lo descrito por Macbride (1937), es altamente probable que el ejemplar del Herbario Delessert citado por este último autor, sea un duplicado del material depositado en MA, con lo cual, sería un indicio adicional de que este material se trataría de *Pycnophyllopsis laevis* (Bartl.) Timaná. Por este motivo, y al no conocerse otras colecciones para Perú, se excluye a *A. pycnophylloides* para este país.

Análisis filogenético

La muestra identificada como *Sabulina altoandina* se ubica dentro del clado que agrupa a especies de los géneros *Arenaria*, *Moehringia* L. y *Reicheella* Pax, los cuales pertenecen a la tribu Arenarieae (Fig. 4). Este clado se encuentra altamente soportado, y constituye un linaje evolutivo independiente del resto de las tribus reconocidas para las Caryophyllaceae (Dillenberger & Kadereit, 2014). Por otro lado, tanto las especies del género *Minuartia* s. str. como las especies pertenecientes al género *Sabulina*, se ubican en un clado altamente soportado que agrupa a especies de géneros tradicionalmente circunscriptos en la tribu Sagineae Tanf. (Fig. 4). Estos resultados son congruentes con lo reportado en filogenias previamente publicadas (Greenberg & Donoghue, 2011; Dillenberger & Kadereit, 2014), en donde el clado que agrupa a las especies de *Minuartia* y *Sabulina* muestra ser un linaje evolutivo diferente respecto al clado que reúne a integrantes de la tribu Arenarieae. Teniendo en cuenta los resultados filogenéticos obtenidos, se apoya la inclusión del taxón *Sabulina altoandina* bajo el género *Arenaria*. Por otro lado, respecto a la sinonimia propuesta de *S. altoandina* bajo *A. pycnophylloides*, nuestros resultados exhiben que ambos taxones se agrupan en un subclado altamente soportado. Es importante mencionar que, aunque el resultado filogenético no se contradice con las observaciones morfológicas, no es concluyente, ya que el análisis molecular incluye solo una secuencia de *A. pycnophylloides* y no incluye a *A. bisulca*, la cual presenta una diferenciación morfológica dudosa respecto de *A. pycnophylloides*.

En línea con lo expuesto, sería necesario realizar estudios para determinar si existen diferencias que justifiquen como unidades evolutivas independientes a *A. pycnophylloides* y *A. bisulca*. Estudios integrados con base en datos moleculares,

morfológicos, ecológicos y de distribución geográfica (i.e. Salariato et al., 2019; Salariato & Zuloaga, 2021), son de gran utilidad para delimitar unidades evolutivas independientes en complejos de especies con una baja diferenciación morfológico-evolutiva.

CONCLUSIONES

Las observaciones morfológicas respaldadas por los análisis moleculares llevados a cabo en este trabajo mostraron que ejemplares determinados bajo *Sabulina altoandina* se ubican taxonómicamente bajo el género *Arenaria* y, como consecuencia, se excluye al género *Sabulina* de la Flora Argentina. Sobre la base de descripciones y observaciones morfológicas de ejemplares herborizados, se subordina a *Sabulina altoandina* como un nuevo sinónimo de *Arenaria pycnophylloides*. Por último, es importante remarcar la dificultad para diferenciar morfológicamente a *A. pycnophylloides* de *A. bisulca*, lo cual requiere llevar a cabo futuros estudios integrados para la correcta delimitación de ambos taxones o, eventualmente, proponer su sinonimia. Por otro lado, se discute la exclusión de *A. pycnophylloides* para la Flora de Perú.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado con fondos provenientes del subsidio National Geographic Society Grant #9841-16 (Investigador Responsable Dr. Fernando O. Zuloaga) y con fondos provenientes del Proyecto PUE 0029/20 CONICET (Directora Ing. Agr. Dra. Renée H. Fortunato - Responsable Técnica Dra. Lone Aagesen). El viaje de colección y la estadía para revisar materiales de herbario de la Dra. S. von Mering en Bolivia y Perú (2016) y en la Argentina (2017), fue financiado con fondos de la “Sociedad de Amigos del Jardín Botánico de Berlín” (Verein der Freunde des Botanischen Gartens und Botanischen Museums Berlin-Dahlem e.v.). Queremos agradecer a los curadores de los herbarios LPB y WRSL quienes muy amablemente nos enviaron ejemplares digitalizados. Por último, agradecemos a los dos revisores anónimos, los cuales, mediante sus correcciones y sugerencias, aportaron a la mejora del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez López, E. 1953. Algunos aspectos de la obra de Ruiz y Pavón. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles* 12: 1-113.
- Beck, S. J.; P. Rojas, C. Romero & M. E. Timaná. 2014. Caryophyllaceae, en P. M. Jørgensen, M. H. Nee & S. G. Beck. (eds.). Catálogo de las Plantas Vasculares de Bolivia. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 127: 490-497.
- Bena, M. J.; J. M. Acosta & L. Aagesen. 2017. Macroclimatic niche limits and the evolution of C4 photosynthesis in Gomphrenoideae (Amaranthaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 184(3): 283-297. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box031>
- Bena, M. J.; T. Ortuño & J. M. Acosta. 2020. Disentangling the Taxonomic Variations within the High-Andean Complex *Gomphrena meyeniana* (Gomphrenoideae, Amaranthaceae). *Systematic Botany* 45(2): 294-305. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364420X15862837791195>
- Bittrich, V. 1993. Caryophyllaceae, en K. Kubitzki, J. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The Families and Genera of Vascular Plants. 2: 206-230. Springer, Berlin. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_21
- Documenta Florae Australis. 2022 (continuamente actualizado). Flora del Cono Sur. <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm> [Acceso Agosto 2022].
- Doyle, J. & J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities offresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19(1):11-15.
- Dillenberger, M. S. & J. W. Kadereit. 2014. Maximum polyphyly: multiple origins and delimitation with plesiomorphic characters require a new circumscription of *Minuartia* (Caryophyllaceae). *Taxon* 63: 64-88. DOI: <https://doi.org/10.12705/631.5>
- Fior, S. & P. O. Karis. 2007. Phylogeny, evolution and systematics of *Moehringia* (Caryophyllaceae) as inferred from molecular and morphological data: a case of homology reassessment. *Cladistics* 23: 362-372. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00150.x>
- Fior, S.; P. O. Karis, G. Casazza, L. Minuto & F. Sala. 2006. Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences. *American Journal of Botany* 93: 399-411. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.93.3.399>
- Greenberg, A. K. & M. J. Donoghue. 2011. Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae. *Taxon* 60: 1637-1652. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.606009>
- Goloboff, P.; J. Farris & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Harbaugh, D. T.; M. Nepokroeff, R. K. Rabeler, J. McNeill, E. A. Zimmer & W. L. Wagner. 2010. A new lineage-based tribal classification of the family Caryophyllaceae. *International Journal of Plant Sciences* 171: 185-198. DOI: <https://doi.org/10.1086/648993>
- Hartman, R. L.; R. K. Rabeler & F. H. Utech. 2005. *Arenaria* L. Flora of North America Editorial Committee (Ed.) Flora of North America north of Mexico 5: 51-56. New York and Oxford
- Hernández-Ledesma, P.; W. G. Berendsohn, T. Borsch, S. von Mering, H. Akhani, S. Arias, I. Castañeda-Noa, U. Eggli, R. Eriksson, H. Flores-Olvera, S. Fuentes-Bazán, G. Kadereit, C. Klak, N. Korotkova, R. Nyffeler, G. Ocampo, H. Ochoterena, B. Oxelman, R. K. Rabeler, A. Sanchez, B. O. Schlumpberger & P. Uotila. 2015. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales. *Willdenowia* 45: 281-383. DOI: <https://doi.org/10.3372/wi.45.45301>
- Hiepko, P. 1978. Die erhaltenen Teile der Sammlungen des Botanischen Museums Berlin-Dahlem (B) aus der Zeit vor 1943. *Willdenowia* 8: 389-400. DOI: <https://doi.org/10.1080/02549948.1943.11745182>
- Hiepko, P. 1987. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history. *Englera* 7: 219-252. DOI: <https://doi.org/10.2307/3776724>
- Macbride, J. F. 1937. Caryophyllaceae. Flora of Peru. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 13(2/2): 578-638.
- Maguire, B. 1951. Studies in the Caryophyllaceae. V. *Arenaria* in America north of Mexico. *American Midland Naturalist* 46: 493-511. DOI: <https://doi.org/10.2307/2421991>
- McNeill, J. 1962. Taxonomic studies in the Alsinoideae. I. Generic and infra-generic groups. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* 24: 79-155.
- Nicola, M. V. & R. E. Pozner. 2013. A new species of *Minuartia* (Caryophyllaceae) restricted to the high Andes of South America. *Phytotaxa* 111(1): 53-56. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.111.1.4>
- Pax, F. 1893. Über die Verbreitung der südamerikanischen Caryophyllaceae und die Arten der República Argentina. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 18(1): 1-35. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/202987>
- POWO. 2022. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Acceso 23 Setiembre 2022).

- Rohrbach, P. 1872. Beiträge zur Systematik der Caryophyllinen III. *Linnaea* 36: 183-312.
- Sadeghian, S.; S. Zarre, R. K. Rabeler & G. Heubl. 2015. Molecular phylogenetic analysis of *Arenaria* (Caryophyllaceae: tribe Arenarieae) and its allies inferred from nuclear DNA internal transcribed spacer and plastid DNA rps16 sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 648-669. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12293>
- Salariato, D. L.; J. M. Acosta & A. M. Cialdella. 2019. Ecological and Spatial Patterns Associated with Diversification of the Shrub Genus *Tetraglochin* along Southern-Central Andes (Rosaceae). *Evolutionary Biology* 46: 145-163. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11692-019-09472-y>
- Salariato, D. L. & F. O. Zuloaga. 2021. Ecological and spatial patterns associated with diversification of South American *Physaria* (Brassicaceae) through the general concept of species. *Organism, Diversity and Evolution* 21: 161-188. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00486-z>
- Stafleu, F. A. & R. S. Cowan. 1983. Taxonomic literature: a selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types, 2nd ed., vol. 4. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312-1313. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta 2022] Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Volponi, C. R. 1985. Sinopsis de las especies argentinas de *Arenaria* (Caryophyllaceae). *Darwiniana* 24(1-4): 331-351.
- Williams, F. N. 1898. A revision of the genus *Arenaria*. *The Journal of the Linnean Society* 33: 326-437.
- Zhou, L. H. 1996. On the geographical distribution of *Arenaria* L. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 34: 229-241.
- Zanotti, C. A.; P. Moroni & J. M. Acosta. 2022. Estudios morfológicos y moleculares respaldan la presencia del género *Microphyes* en la Argentina y su posición en la tribu Polycarpeae (Caryophyllaceae). *Darwiniana, nueva serie* 10(2): 388-405.
- Zuloaga, F. O.; M. J. Belgrano & C. A. Zanotti. 2019. Actualización del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. *Darwiniana, nueva serie* 7(2): 208-278. DOI: <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.861>

Apéndice. Taxones incluidos y números de acceso disponibles en Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) de las secuencias correspondientes a los marcadores utilizados en el análisis filogenético (taxón, ITS, matK, rbcL, trnL respectivamente). Secuencias nuevas generadas para el presente trabajo se encuentran en negrita y subrayadas, indicándose también el voucher de los ejemplares correspondientes depositados en el herbario SI.

Acanthophyllum paniculatum, JN589016.1, JN589209.1, ----, JN589663.1; *Acanthophyllum sordidum*, KF924644.1, AY936324.1, ----, ----; *Achyronychia cooperi*, MF964174.1, MF963523.1, MF963090.1, JN589680.1; *Agrostemma githago*, X86895.1, Plastoma, Plastoma, JN589684.1; *Allochrysa gypsophiloides*, MN310914.1, ----, ----, ----; *Allochrysa lutea*, MN310915.1, ----, ----, ----; *Alternanthera philoxeroides*, KY968872.1, NC-042798.1, NC-042798.1, ----; *Arenaria benthamii*, AY286524.1, ----, ----, ----; *Arenaria ciliata*, KF737483.1, ----, KF997441.1, ----; *Arenaria densissima*, MK341345.1, MK341364.1, KX158410.1, FJ404964.1; *Arenaria forrestii*, MK341340.1, MK341374.1, MH293263.1, ----; *Arenaria grandiflora*, AY691556.1, GU732829.1, ----, AY692369.1; *Arenaria hispida*, KP148873.1, ----, ----, KC524731.1; *Arenaria lanuginosa*, MZ388084.1, FJ404821.1, MH028838.1, FJ404968.1; *Arenaria longipedunculata*, MG237114.1, KC474090.1, MG249053.1, ----; *Arenaria norvegica*, KP148887.1, MK925942.1, MK925354.1, ----; ***Arenaria pycnophylloides* JMA-620(SI), OP243214, OP244811, OP244813, OP244815**; *Arenaria quereioides*, AY691607.1, MW927283.1, MW927225.1, AY692395.1; *Arenaria serpyllifolia*, MH808288.1, KX158357.1, KM360648.1, FJ404972.1; *Atocion lerchenfeldianum*, FJ384033.1, FJ589504.1, ----, ----; *Atocion rupestre*, FJ384040.1, EF547242.1, HG417049.1, EF407914.1; *Balkana spergulifolia*, MF401126.1, ----, ----, ----; *Bolanthus mevlanae*, KY406145.1, ----, ----, KY421717.1; *Bolanthus stenopetalus*, KY406147.1, ----, ----, KY421719.1; *Bolanthus turcicus*, KY406146.1, ----, ----, KY421718.1; *Brachystemma calycinum*, ----, ----, JQ933244.1, ----; *Bufonia multiceps*, ----, KX758457.1, KX709610.1, ----; *Bufonia parviflora*, JN589044.1,

JN589301.1, ---, JN589676.1; *Bufonia tenuifolia*, MT624555.1, AY936289.1, ---, ---; *Cardionema ramosissimum*, MF964012.1, MF963760.1, MF963141.1, JN589639.1; *Celosia argentea*, KY968928.1, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Cerastium arvense*, MH478020.1, FJ404828.1, JX848446.1, FJ404976.1; *Cerastium beeringianum*, MK802381.1, KC474448.1, MK749320.1, AY521365.1; *Cerastium cerastoides*, MH219813.1, MK926075.1, MZ359311.1, AY521388.1; *Cerastium fontanum*, MH478056.1, MK341377.1, MN204805.1, FJ404977.1; *Cerastium glomeratum*, MH478049.1, JN895359.1, HM849882.1, FJ490783.1; *Cerastium nutans*, MT624569.1, MK519892.1, MG248477.1, AY521387.1; *Cerastium pumilum*, MH478043.1, JN894932.1, MG246629.1, AY521372.1; *Cerastium regelii*, MG236500.1, KC474455.1, KC482430.1, AY521364.1; *Cerastium semidecandrum*, KX167026.1, JN895252.1, MG247732.1, AY521371.1; *Cerastium tianschanicum*, MH478057.1, MF158692.1, MF158782.1, AY521368.1; *Cerastium tomentosum*, MH478036.1, JN589244.1, KF997321.1, JN589666.1; *Cordia virescens*, ---, MH037651.1, MH028837.1, ---; *Chenopodium album*, MH711165.1, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Cherleria arctica*, KC958791.1, JN589236.1, MG247439.1, AB219584.1; *Cherleria obtusiloba*, KC958853.1, FJ404848.1, MK749322.1, JN589644.1; *Colobanthus apetalus*, ---, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Colobanthus brevisepalus*, MT415570.1, ---, ---, ---; *Colobanthus lycopodioides*, ---, NC-053721.1, NC-053721.1, ---; *Colobanthus muscoides*, MT415591.1, FJ404830.1, ---, FJ404978.1; *Colobanthus quitensis*, MT415606.1, NC-028080.1, NC-028080.1, JN589705.1; *Colobanthus subulatus*, ---, NC-053723.1, NC-053723.1, ---; *Corrigiola andina*, JN589136.1, JN589253.1, ---, JN589707.1; *Corrigiola litoralis*, AJ310980.1, FN825767.1, FN868311.1, FJ404979.1; *Cyathophylla viscosa*, KX184009.1, KX183924.1, ---, ---; *Dianthus barbatus*, GU440782.1, OU877745.1, MK525687.1, JN589640.1; *Dianthus caryophyllus*, KU722881.1, Plastoma, Plastoma, MT312520.1; *Dianthus monspessulanus*, AY594314.1, KC291299.1, HE963447.1, JN589670.1; *Dianthus repens*, JN589124.1, JN589229.1, MG247233.1, JN589721.1; *Dianthus superbus*, MH711516.1, KC291310.1, KU722861.1, JN589668.1; *Dianthus sylvestris*, AY594317.1, OU877864.1, HE963450.1, EF407923.1; *Dianthus turkestanicus*, KU722890.1, OU877781.1, KX158397.1, ---; *Diaphanoptera ekbergii*, KF924631.1, ---, ---, ---; *Diaphanoptera transhyrcana*, MN310919.1, ---, ---, ---; *Dichranthus plocamoides*, AJ310976.1, FJ404834.1, ---, FJ404982.1; *Dichodon alborzensis*, MH219810.1, ---, ---, ---; *Drymaria cordata*, FJ980408.1, MH551956.1, KJ773466.1, ---; *Drymaria glandulosa*, OP243422, ---, OP244807, OP244810; *Drymaria laxiflora*, AY286528.1, ---, ---, ---; *Drymaria molluginea*, ---, ---, ---, JN589738.1; *Drypis spinosa*, KF737482.1, AY936293.1, ---, ---; *Eremogone aculeata*, JN589018.1, FJ404813.1, ---, JN589716.1; *Eremogone capillaris*, KP148910.1, KC474712.1, MG249852.1, ---; *Eremogone congesta*, MK802409.1, FJ404817.1, MK749338.1, FJ404963.1; *Facchinia lanceolata*, KY817661.1, AY936292.1, ---, ---; *Facchinia rupestris*, KY817663.1, KF737556.1, ---, FJ404999.1; *Gymnocarpos decander*, KF815496.1, FJ404837.1, MT645209.1, FJ404985.1; *Gymnocarpos przewalskii*, MH917979.1, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Gymnocarpos sclerocephalus*, AJ310968.1, OM039347.1, KX283024.1, ---; *Gypsophila capituliflora*, MF401111.1, JN589211.1, MK534809.1, JN589673.1; *Gypsophila elegans*, MF401081.1, JN589277.1, MG247561.1, JN589699.1; *Gypsophila oldhamiana*, MH808294.1, MK435787.1, ---, MF073672.1; *Gypsophila repens*, MF401101.1, KX183907.1, JQ933351.1, JN589741.1; *Gypsophila scorzonrifolia*, JN589100.1, JN589195.1, MG249020.1, JN589752.1; *Gypsophila vaccaria*, X83847.1, Plastoma, Plastoma, JN589661.1; *Habrosia spinuliflora*, AY286523.1, ---, ---, ---; *Heliosperma alpestre*, LC424047.1, ---, ---, ---; *Heliosperma macranthum*, LC424048.1, FJ376825.1, ---, ---; *Heliosperma pudibundum*, JN589042.1, JN589250.1, ---, JN589653.1; *Heliosperma pusillum*, LC424046.1, FJ589506.1, ---, ---; *Herniaria glabra*, AJ310965.1, MK926048.1, AF132091.1, KY616124.1; *Herniaria hemistemon*, AJ310966.1, MH211035.1, KX282796.1, KY616125.1; *Herniaria hirsuta*, JN589052.1, JN589270.1, KX282797.1, JN589681.1; *Heterochroa desertorum*, MF401118.1, JN589275.1, ---, JN589709.1; *Heterochroa violacea*, JN589068.1, JN589294.1, ---, JN589636.1; *Holosteum umbellatum*, MH477936.1, FJ404839.1, MG246517.1, FJ404987.1; *Honckenya peploides*, MT101684.1, MN646173.1, KM360822.1, FJ404988.1; *Illecebrum verticillatum*, AJ310977.1, AY514849.1,

HM850071.1, JN589667.1; *Lepyrodiclis holosteoides*, MH808296.1, FJ404840.1, JQ933385.1, FJ404989.1; *Loeflingia hispanica*, KX282251.1, AY936288.1, KX282857.1, ---; *Loeflingia squarrosa*, MF964138.1, ---, MF963375.1, JN589659.1; *Mcneillia graminifolia*, AY857970.1, AY936316.1, ---, ---; *Mcneillia saxifraga*, KF737473.1, KF737636.1, ---, ---; *Mesostemma kotschyianum*, MT624582.1, ---, ---, ---; *Mesostemma perfoliatum*, MT624583.1, ---, ---, ---; *Microphyes litoralis*, ---, ---, KY047660.1, KY009706.1; *Microphyes minima*, OP243423, OP244805, OP244808, OP244809; *Minuartia dawsoneensis*, JN589059.1, JN589240.1, MG249063.1, ---; *Minuartia recurva*, KF737428.1, KF737562.1, ---, ---; *Minuartia rubra*, KF737438.1, KF737596.1, ---, ---; *Minuartia stricta*, KY700772.1, MK926026.1, ---, ---; *Minuartia tenella*, MG234811.1, ---, MG246203.1, ---; *Minuartia viscosa*, KF737464.1, KF737565.1, ---, ---; *Minuartiella acuminata*, KF737436.1, ---, ---, ---; *Minuartiella pestalozzae*, MK089562.1, ---, ---, ---; *Moehringia lateriflora*, JX274536.1, FJ404851.1, MN623791.1, FJ405000.1; *Moehringia macrophylla*, MF964022.1, KY952464.1, MF963280.1, FJ405001.1; *Moenchia erecta*, MT624585.1, FJ404853.1, MG248975.1, FJ405002.1; *Moenchia mantica*, MH477935.1, JN589245.1, ---, JN589726.1; *Mononeuria cumberlandensis*, MZ388088.1, HQ235326.1, HQ235609.1, AY727240.1; *Mononeuria glabra*, MZ388087.1, HQ235325.1, HQ235608.1, AY727239.1; *Mononeuria minima*, AY517648.1, FJ404836.1, ---, FJ404984.1; *Mononeuria uniflora*, MZ388082.1, HQ235327.1, HQ235607.1, AY727241.1; *Myosoton aquaticum*, MH219819.1, FJ404855.1, KM360890.1, FJ405004.1; *Nubelaria diversiflora*, MT624587.1, JN589235.1, ---, ---; *Odontostemma longistylum*, MH293123.1, MH293196.1, MH293264.1, ---; *Odontostemma roseiflora*, AY936244.1, FJ404825.1, ---, FJ404971.1; *Ortegia hispanica*, ---, AY936286.1, ---, ---; *Paronychia americana*, MG584233.1, MG584398.1, KJ773717.1, MG584292.1; *Paronychia baldwinii*, MG584242.1, MG584406.1, KJ773718.1, MG584301.1; *Paronychia canadensis*, MG584250.1, JN589279.1, DQ006082.1, KY616127.1; *Paronychia drummondii*, MG584257.1, MG584410.1, ---, MG584308.1; *Paronychia herniarioides*, MG584268.1, MG584416.1, KJ773719.1, MG584322.1; *Paronychia hieronimi*, OP243424, ---, ---, ---; *Paronychia patula*, MG584279.1, MG584428.1, KY626799.1, MG584335.1; *Petroana montserratii*, MF401120.1, JN589280.1, ---, JN589722.1; *Petrocoptis glaucifolia*, KF274510.1, ---, ---, ---; *Petrocoptis pyrenaica*, KX184014.1, FJ589508.1, ---, ---; *Petrorhagia nanteuillii*, KX165484.1, MK925686.1, MG249913.1, ---; *Petrorhagia prolifera*, KX184015.1, KX183926.1, KF997492.1, ---; *Petrorhagia saxifraga*, KX184019.1, FJ404857.1, KF724220.1, FJ405006.1; *Philippiella patagonica*, AJ310978.1, ---, ---, ---; *Plettkea cryptantha*, ---, FJ404859.1, ---, FJ405008.1; *Pollichia campestris*, KR734156.1, ---, KR736875.1, ---; *Polycarpaea corymbosa*, MG730076.1, ---, ---, KY616133.1; *Polycarpaea divaricata*, ---, KJ747794.1, KJ595753.1, KY616134.1; *Polycarpaea pulvinata*, ---, ---, ---, KY616138.1; *Polycarpaea repens*, KJ004321.1, ---, KX282954.1, KY616139.1; *Polycarpon depressum*, MF964170.1, MF963781.1, MF963418.1, ---; *Polycarpon tetraphyllum*, MF963825.1, FJ404860.1, HM850271.1, FJ405009.1; *Psammophiliella muralis*, MF401127.1, JN589218.1, MK525935.1, JN589718.1; *Psammosilene tunioides*, MH880982.1, JN589222.1, KP768994.1, ---; *Pseudocerastium stellarioides*, MT791125.1, ---, ---, ---; *Pseudostellaria davidii*, MH712628.1, KX158339.1, KX158376.1, KX958308.1; *Pseudostellaria heterophylla*, EF197886.1, *Plastoma*, *Plastoma*, *Plastoma*; *Pseudostellaria jamesiana*, MF963914.1, FJ404861.1, KX158380.1, FJ405010.1; *Pseudostellaria japonica*, KX158307.1, KX158344.1, KX158381.1, KX958375.1; *Pseudostellaria longipedicellata*, ---, *Plastoma*, *Plastoma*, *Plastoma*; *Pseudostellaria okamotoi*, ---, *Plastoma*, *Plastoma*, *Plastoma*; *Pseudostellaria palibiniana*, ---, *Plastoma*, *Plastoma*, *Plastoma*; *Pseudostellaria sylvatica*, MH808300.1, KX158352.1, KX158390.1, KX958314.1; *Pteranthus dichotomus*, AY936250.1, ---, ---, ---; *Pycnophyllum bryoides*, JN589108.1, JN589296.1, ---, JN589729.1; *Pycnophyllum convexum*, ---, OP244806, ---, ---; *Pycnophyllum molle*, ---, FJ460219.1, ---, FJ405011.1; *Reicheella andicola*, ---, ---, ---, KY009708.1; *Rhodalsine geniculata*, KF737455.1, AY936307.1, ---, FJ404993.1; ***Sabulina altoandina* (= *Arenaria pycnophylloides*) JMA-1116(SI), OP243448, OP244812, OP244814, OP244816**; *Sabulina douglasii*, KF737459.1, FJ404842.1, ---, FJ404992.1; *Sabulina fontinalis*, MT415620.1, JN589274.1, ---, JN589635.1; *Sabulina howellii*, MT415621.1, FJ404844.1, ---, FJ404994.1;

Sabulina_nuttallii, MT415625.1, FJ404847.1, ----, FJ404996.1; *Sabulina_rossii*, KY700770.1, FJ404849.1, ----, FJ404998.1; *Sabulina_rubella*, KF737481.1, FJ404850.1, ----, ----; *Sabulina_stolonifera*, KF737447.1, KF737622.1, ----, ----; *Sabulina_thymifolia*, KF737545.1, KF737570.1, ----, ----; *Sabulina_umbellulifera*, KF737550.1, KF737652.1, ----, ----; *Sagina_crassicaulis*, MT415645.1, JN589201.1, ----, JN589700.1; *Sagina_decumbens*, MT415633.1, FJ404862.1, ----, FJ405012.1; *Sagina_procumbens*, MT415660.1, KF737608.1, HM850329.1, KF591285.1; *Saponaria_ocymoides*, KX183982.1, KX183886.1, MG249009.1, FJ405013.1; *Saponaria_officinalis*, ON685409.1, KX183903.1, KM360968.1, KX183954.1; *Schiedea_adamantis*, AY517659.1, DQ907802.1, DQ907748.1, DQ907883.1; *Schiedea_helleri*, AY517668.1, DQ907806.1, DQ907752.1, DQ907887.1; *Schiedea_kauaiensis*, AY517660.1, DQ907810.1, DQ907756.1, DQ907891.1; *Schiedea_ligustrina*, AY517670.1, DQ907813.1, DQ907759.1, DQ907894.1; *Schiedea_nuttallii*, AY517661.1, DQ907818.1, DQ907764.1, DQ907899.1; *Schizotechium_monospermum*, MT624596.1, MT384591.1, ----, ----; *Scleranthus_annuus*, JX274538.1, FJ404869.1, AY270145.1, FJ405017.1; *Scleranthus_biflorus*, AY517651.1, FJ404870.1, ----, FJ405018.1; *Scleranthus_perennis*, KC958862.1, AY514847.1, MG248725.1, FJ405019.1; *Scopulophila_rixfordii*, MF963915.1, MF963714.1, MF963181.1, JN589712.1; *Shivparvatia_glanduligera*, MK341341.1, MK341375.1, ----, ----; *Silene_aacaulis*, KX757550.1, EF547235.1, MZ359309.1, KT455357.1; *Silene_antirrhina*, KX757575.1, FJ589512.1, KT178141.1, ----; *Silene_aprica*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Silene_capitata*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Silene_chalcedonica*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Silene_conica*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Silene_conoidea*, FN821101.1, Plastoma, Plastoma, FN821324.1; *Silene_latifolia*, MT610955.1, Plastoma, Plastoma, FN821352.1; *Silene_noctiflora*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Silene_nutans*, MT735331.1, EF547241.1, KJ746296.1, MH065669.1; *Silene_paradoxa*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Silene_uniflora*, KX167130.1, FJ589565.1, HM850355.1, ----; *Silene_vulgaris*, MT153603.1, Plastoma, Plastoma, FN821374.1; *Silene_wilfordii*, ----, Plastoma, Plastoma, Plastoma; *Spergula_arvensis*, JX274532.1, Plastoma, Plastoma, KY616142.1; *Spergula_fallax*, KF850562.1, ----, ----, KY616155.1; *Spergula_morisonii*, MN662972.1, MW927317.1, MW927275.1, KY616145.1; *Spergularia_bocconeii*, MW218903.1, HM850776.1, HM850380.1, KY616149.1; *Spergularia_diandra*, KX282436.1, MF614928.1, MG248182.1, KY616154.1; *Spergularia_marina*, MH808307.1, KY952512.1, HM850381.1, KY616160.1; *Spergularia_rubra*, AJ310981.1, JN589223.1, MK526735.1, KY616167.1; *Spergularia_rupicola*, KX166733.1, JN894504.1, JN892196.1, KY616147.1; *Sphaerocoma_aucheri*, AJ310979.1, ----, ----, ----; *Stellaria_alsine*, MT624598.1, MN892515.1, HM850385.1, MN892510.1; *Stellaria_americana*, JN589090.1, JN589202.1, KX158409.1, JN589675.1; *Stellaria_borealis*, MT624599.1, JN589285.1, MG247728.1, JN589713.1; *Stellaria_media*, MN180180.1, JQ844147.1, MK044298.1, EU785989.1; *Stellaria_neglecta*, MN180178.1, JN589259.1, JN892188.1, JN589630.1; *Stellaria_pallida*, MT624620.1, JN893858.1, MG249443.1, JN589686.1; *Stellaria_pubera*, MT624623.1, FJ404878.1, KP643834.1, FJ405027.1; *Stellaria_umbellata*, JN589109.1, JN589254.1, MG248634.1, JN589737.1; *Stellaria_vestita*, MT624629.1, JN589196.1, GQ436663.1, EU785988.1; *Stipulicida_setacea*, ----, MH552028.1, KJ773933.1, ----; *Telephium_imperati*, JN589092.1, FN825768.1, FN868312.1, FJ405028.1; *Telephium_oligospermum*, ----, AY042664.1, ----, ----; *Thylacospermum_caespitosum*, MK341359.1, MK341373.1, JQ933502.1, FJ405029.1; *Triplateia_moehringiodes*, AY517650.1, FJ404846.1, ----, FJ404995.1; *Viscaria_alpina*, FJ384049.1, FJ589569.1, KT960034.1, ----; *Viscaria_vulgaris*, FJ384058.1, FJ589570.1, HE574614.1, ----; *Wilhelmsia_physodes*, AY517652.1, FJ404881.1, MG249541.1, FJ405030.1; *Xerotia_arabica*, ----, ----, ----, KY616170.1; *Yazdana_shirkuhensis*, MN381233.1, ----, ----, ----.