

***Heliotropium geissei* (Heliotropiaceae): nuevos registros, tipificación, posición sistemática y estado de conservación**

***Heliotropium geissei* (Heliotropiaceae): new records, typification, systematic placement and conservation status**

FEDERICO LUEBERT^{1,2,3*} & MÉLICA MUÑOZ-SCHICK⁴

¹Freie Universität Berlin, Institut für Biologie – Botanik, Altensteinstr. 6, D-14195 Berlín, Alemania.

²Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

³Dirección actual: Universität Bonn, Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen, Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn, Alemania.

⁴Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile.

*f.luebert@uni-bonn.de

RESUMEN

Se reportan nuevos registros de *Heliotropium geissei*, una especie rara de Chile central. La nomenclatura de la especie es revisada y se refina su lectotipificación. Análisis filogenéticos moleculares confirman su posición sistemática como miembro de la sección *Plagiomeris*. Se proporciona una clave de identificación de las especies de la sección *Plagiomeris*. Se evalúa su estado de conservación y se sugiere la categoría UICN de En Peligro (EN).

PALABRAS CLAVE: Boraginaceae, Boraginales, Flora de Chile, Filogenia, *Plagiomeris*.

ABSTRACT

New records of the rare species *Heliotropium geissei* are reported for central Chile. Nomenclature of the species was reviewed and the lectotypification was refined. Molecular phylogenetic analyses confirm its systematic placement as a member of section *Plagiomeris*. An identification key to the species of section *Plagiomeris* is provided. The conservation status of the species was evaluated and the IUCN category endangered (EN) is suggested.

KEYWORDS: Boraginaceae, Boraginales, Flora of Chile, Phylogeny, *Plagiomeris*.

INTRODUCCIÓN

Heliotropium geissei F.Phil. (Heliotropiaceae) es una de las especies menos conocidas de este género y con el rango de distribución más reducido en Chile (Johnston 1928, Navas 1979). Sólo es conocida para unas pocas localidades en los alrededores de Santiago y en la provincia de San Felipe de Aconcagua. Hasta mediados de los años 90 ya habían pasado cerca de 40 años sin conocerse registros de la especie, lo que debido a la fuerte presión de actividades antrópicas en el área de ocurrencia la hubiese ameritado como candidata a considerarse como especie extinta. En 1997 se recolectó material en los alrededores de Colina (Teillier 3907, SGO), cerca de una de las localidades sintípicas. Posteriormente Di Fulvio & Ariza-Espinar (2000) reportan la presencia

de esta especie en Argentina, ofreciendo una clave para diferenciarla de *Heliotropium paronychioides* A.DC., que es la especie morfológicamente más cercana, ambas incluidas dentro de la sección *Plagiomeris* I.M.Johnst. (Johnston 1928). Marticorena (1968) tiende a confirmar dichas afinidades mediante comparación de la morfología del polen. Sin embargo, la afirmación de Reiche (1907) de que esta especie podría ser introducida y estar por lo tanto más relacionada al complejo de especies del viejo mundo no es descartable a priori. La ausencia de material no permitió incluir esta especie en los análisis filogenéticos realizados en los últimos años en *Heliotropium* (Hilger & Diane 2003, Luebert *et al.* 2011a), por lo que su posición sistemática no ha podido ser confirmada. En este trabajo se reportan dos nuevos registros de la especie en el área norte

de Santiago, se analiza su posición sistemática basándose en datos moleculares y análisis filogenéticos, se esclarece la nomenclatura y se discute el origen del material tipo. Además, se proporciona una clave para diferenciarla de las especies más relacionadas dentro de la sección a la que pertenece y se efectúa una evaluación de su estado de conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecciones de terreno fueron efectuadas en los alrededores de Santiago en el verano de 2011-2012, donde se recolectó material de herbario, el que fue depositado en SGO y BSB. Material para extraer ADN fue también recolectado en gel de sílice. El análisis de la nomenclatura contempló el examen crítico de ejemplares tipo y material de herbario en BM, BONN, BSB, CONC, G, GH, K, M, NY, P, SGO, W, así como la revisión de las publicaciones originales y los tratamientos taxonómicos, y su consideración de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura de Algas, Hongos y Plantas (McNeill *et al.* 2012).

Para evaluar la posición sistemática de *Heliotropium geissei* se efectuaron análisis filogenéticos utilizando 3 marcadores moleculares plastidiales (*rps16*, *trnL-trnF*, *trnG-trnS*; Luebert *et al.* 2011a,b). Los métodos empleados para la extracción, amplificación y secuenciación de ADN están detallados en Luebert *et al.* (2011a). Las secuencias obtenidas de *Heliotropium geissei* (GenBank Nrs. KC684472-KC684476, correspondientes a las colecciones de Moreira & Muñoz 1797 y Muñoz & Morales 5330) fueron incluidas en la misma matriz de datos utilizada por Luebert *et al.* (2011a), la que fue reanalizada utilizando los métodos de máxima verosimilitud con RAxML (Stamatakis *et al.* 2008) e inferencia Bayesiana con MrBayes v.3.1 (Ronquist & Huelsenbeck 2003). En ambos casos los modelos de sustitución que mejor se ajustan a los datos fueron previamente evaluados usando Modeltest v.3.7 (Posada & Crandall 1998) para cada marcador por separado con el criterio de información Akaike (AIC), los que fueron posteriormente utilizados en los análisis. El análisis bayesiano en MrBayes se dejó correr en el cluster computacional de la Freie Universität Berlin por 2.000.000 de generaciones en 4 corridas independientes y muestreando cada 1.000 generaciones, lo que fue suficiente para alcanzar convergencia, descartando como burnin un 10% de los árboles. Los soportes de los clados fueron calculados con el método de bootstrap (1.000 réplicas) para máxima verosimilitud, y con la probabilidad posterior de los clados en el árbol bayesiano de consenso (“Majority Rule”).

El estado de conservación fue evaluado de acuerdo al criterio B2 de área de ocupación (IUCN 2001). Este es el criterio más apropiado dadas las características de la información disponible y la naturaleza de su distribución

geográfica, con pocas localidades aisladas, pero repartidas en un amplio rango geográfico, lo que haría que el criterio de extensión de la presencia (B1) sobreestime la dimensión de su rango geográfico en relación con la distribución real de la especie, incluyéndola en una categoría de menos riesgo que sería descartada frente a la categoría derivada de la evidencia para la aplicación del criterio B2 (IUCN 2001).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

NUEVOS REGISTROS

Los nuevos registros corresponden a material recolectado en Hacienda Santa Filomena (Fig. 1), donde la especie no había sido previamente reportada, y en la Laguna Batuco, donde la especie no se registraba desde 1954 (véase Material estudiado). Ambos registros fueron recolectados en el verano de 2011-2012, cuando las plantas se encontraban en plena floración. Esto indica que la especie es de floración estival. En efecto, la mayoría de los ejemplares de herbario revisados (véase Material estudiado) fueron recolectados durante los meses de verano (diciembre-marzo). El material recolectado en la Hacienda Santa Filomena fue encontrado en un matorral arborescente dominado por *Quillaja saponaria* Molina, *Retanilla trinervia* (Gillies & Hook.) Hook. & Arn., *Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera y *Solanum crispum* Ruiz & Pav., donde también se encuentran *Helenium aromaticum* (Hook.) L.H.Bailey, *Alstroemeria* sp., *Astragalus* sp. y *Centaurea melitensis* L. La población de *Heliotropium geissei* forma un manchón en ladera y está compuesta de ca. 50 individuos, que tienen una cobertura de ca. 20%. El material recolectado en la Laguna de Batuco fue hallado en el medio del lecho completamente seco de la laguna, donde coexiste con *Heliotropium curassavicum* L., hechos que también habían sido consignados en algunas etiquetas de los ejemplares de herbario examinados.

NOMENCLATURA Y TIPIFICACIÓN

Heliotropium geissei F.Phil., in Phil., Anales Univ. Chile 90: 352. 1895. TIPO: Chile. Aconcagua, San Lorenzo, 1889-90, G.Geisse (lectotipo designado por Johnston 1928: 17 y refinado aquí, SGO 42247!).

En el protólogo se mencionan dos recolecciones provenientes de distintas localidades: una de F. Philippi en El Alba, cerca de Colina, y una de G. Geisse en San Lorenzo en la antigua provincia de Aconcagua. En concordancia con lo planteado por Förther (1998: 196), el material lectotipificado por Johnston (1928: 17), si bien excluye los materiales sintípicos recolectados por Philippi en El Alba, aún incluye cuatro materiales de Geisse depositados en SGO, que no necesariamente corresponden a la misma recolección: SGO 54415, “1889/1890” [foto: GH, M, NY]; SGO 42247, s.f. [foto: M]; SGO 72734, “XI.1890” [foto: M]; SGO 72735,

“XI.1889” [foto: M].

Förther (1998) sugiere que hay que restringir la lectotipificación de Johnston (1928), pero su referencia es ambigua¹. El material SGO 54415 aunque posee todos los datos, no pertenece al Herbario de F. Philippi; los SGO 72734 y SGO 72735 son materiales provenientes del herbario personal de Geisse, adquirido por el Museo Nacional de Historia Natural en 1942, y por lo tanto no forman parte del material original. Aquí se propone refinar la lectotipificación de Johnston a SGO 42247, que aunque no posee año, proviene del herbario de F. Philippi, y está inequívocamente determinado como *Heliotropium geissei*.

Icon.: Di Fulvio (2000: 277, fig. 1); Marticorena (1968: 41, fig. 14B [polen]); Navas (1979: 351, lám. 10A-D).

MATERIAL ADICIONAL ESTUDIADO: CHILE, Prov. Chacabuco, Colina, Tranque Las Tórtolas, I-1997, S. Teillier 3907 (SGO); Hacienda Santa Filomena, 33°11'14"S, 71°18'00"W, 1780 m, 22-I-2012, M. Muñoz & V. Morales 5307 (SGO, BSB); 1-II-2012, A. Moreira & M. Muñoz 1797 (SGO, BSB); El Alba cerca de Colina, XII-1891, F. Philippi s.n. (SGO 54414, 42260, GH [fragm.], sintipos, BM, posible isosintipo); Batuco, XI-1913, V. Baeza s.n. (CONC 46434, 121914, GH); 480 m, 10-I-1950, H. Gunckel 20565 (CONC); 4-IV-1954, M. Arriagada s.n. (CONC 121910); 480 m, 6-XI-1954, H. Gunckel 26795 (CONC); 6-XI-1954, B. Sparre 10982 (CONC); Laguna seca de Batuco, I-1909, K. Reiche (SGO 61317); 33°12'56.3"S, 70°49'24.3"W, 490 m, 4-II-2012, M. Muñoz & V. Morales 5330 (SGO, BSB).



FIGURA 1. Hábito (A) y detalle de la inflorescencia (B) de *Heliotropium geissei* en el área de la Hacienda Santa Filomena. Se observa su hábito rastrero y sus hojas orbiculares. Fotos: Sergio Moreira E.

FIGURE 1. Habit (A) and detail of the inflorescence (B) of *Heliotropium geissei* in the area of Hacienda Santa Filomena. Its prostrate habit and orbicular leaves can be observed. Photos: Sergio Moreira E.

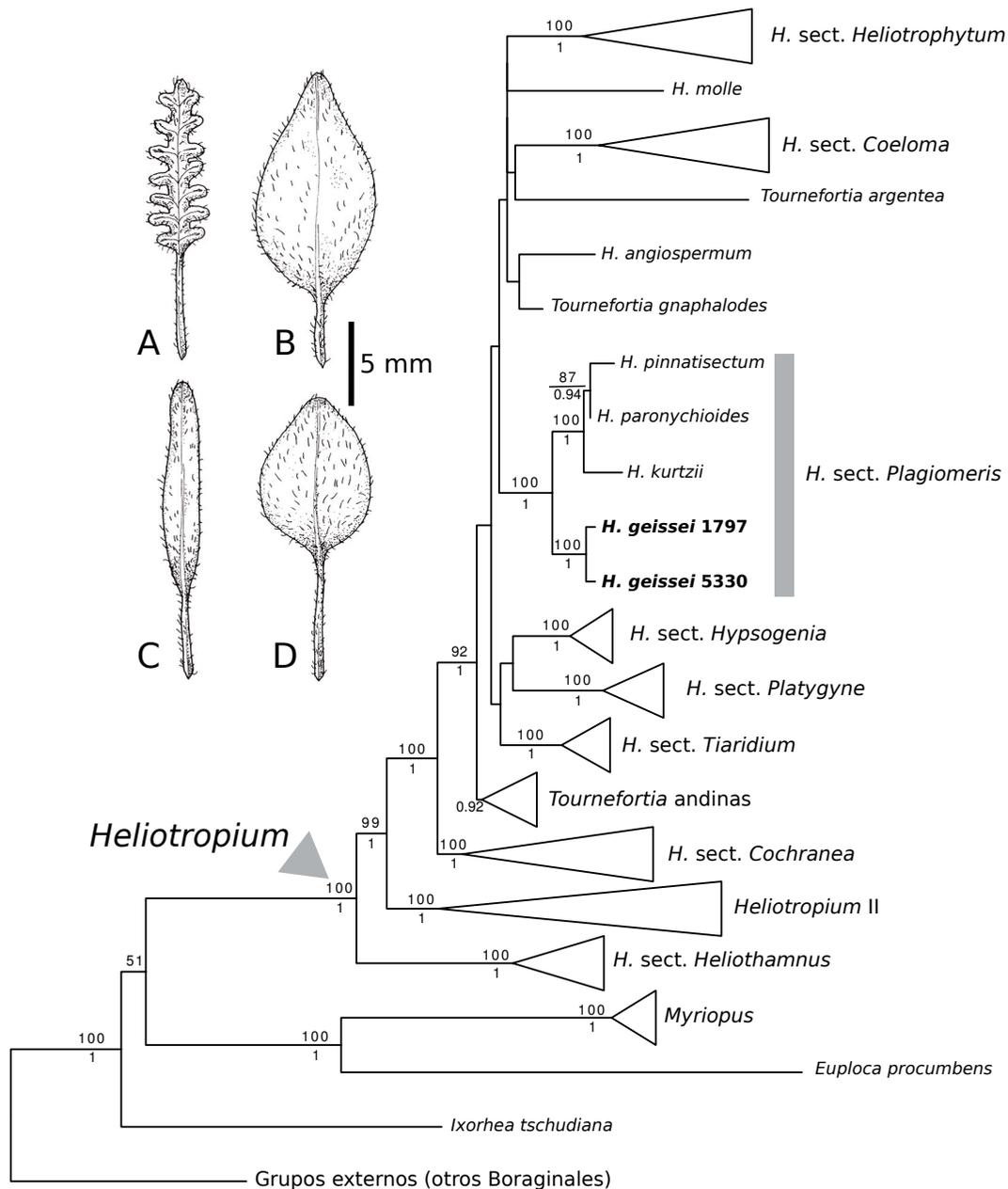


FIGURA 2. Análisis filogenético de *Heliotropium* indicando la posición sistemática de *H. geissei* en la sección *Plagiomeris*. El árbol está basado en el análisis de máxima verosimilitud. Los números sobre las ramas corresponden a valores de bootstrap de máxima verosimilitud, mientras que los números bajo las ramas corresponden a la probabilidad posterior bayesiana. Los nombres de secciones y clados están de acuerdo con Luebert *et al.* (2011a). Los números de las muestras de *H. geissei* corresponden a los números de recolección del material respectivo (Moreira & Muñoz 1797 y Muñoz & Morales 5330). A-D: Dibujos de hojas de las especies de *Heliotropium* sect. *Plagiomeris*, *H. pinnatisectum* (A), basado en Weigend *et al.* 5901 (BSB); *H. paronychioides* (B), basado en Hilger *et al.* ARG 95/90 (BSB); *H. kurtzii* (C), basado en Weigend *et al.* 5914 (BSB); *H. geissei* (D), basado en Moreira & Muñoz 1797 (BSB). Dibujos por Stefanie Werner.

FIGURE 2. Phylogenetic analysis of *Heliotropium* indicating the systematic position of *H. geissei* in section *Plagiomeris*. The tree is based on the Maximum Likelihood (ML) analysis. Numbers above branches correspond to ML bootstrap values, while numbers below branches are Bayesian posterior probabilities. Sections and clade names are according to Luebert *et al.* (2011a). Numbers after samples of *H. geissei* correspond to the respective collection numbers (Moreira & Muñoz 1797 and Muñoz & Morales 5330). A-D: Drawing of leaves of the species of *Heliotropium* sect. *Plagiomeris*, *H. pinnatisectum* (A), based on Weigend *et al.* 5901 (BSB); *H. paronychioides* (B), based on Hilger *et al.* ARG 95/90 (BSB); *H. kurtzii* (C), based on Weigend *et al.* 5914 (BSB); *H. geissei* (D), based on Moreira & Muñoz 1797 (BSB). Drawn by Stefanie Werner.

POSICIÓN SISTEMÁTICA

Los resultados de los análisis filogenéticos (Fig. 2) sugieren, con alto nivel de soporte estadístico, que *H. geissei* es hermana al resto de las especies de la sección *Plagiomeris*, confirman las afinidades propuestas por Johnston (1928) y rechazan la afirmación de Reiche (1907) que la especie sería introducida. El origen de *H. geissei* está claramente asociado con los Andes Mediterráneos, donde ocurren las otras especies de la sección.

Parece claro, sobre la base de su morfología, que *Heliotropium paronychioides* es la especie más relacionada con *H. geissei*, tal como ha sido propuesto en la literatura (Johnston 1928, Navas 1979, Di Fulvio & Ariza-Espinar 2000), aunque los análisis con datos moleculares aquí presentados no lo confirman. Morfológicamente es muy difícil establecer una línea clara para diferenciar ambas

especies. Estudios morfométricos parecen necesarios para ello. La presencia de papilas digitiformes en hileras en el dorso de las clusas de *Heliotropium geissei* (Di Fulvio & Ariza-Espinar 2000: 277) no aparece en los materiales examinados de las otras especies de la sección *Plagiomeris* y es un carácter distintivo (Fig. 3).

En términos de su distribución, *H. geissei* ha sido reportada para zonas bajas de ambas vertientes de la Cordillera de los Andes, mientras que *H. paronychioides* tiende a encontrarse en zonas más frías de las altas montañas de los Andes Mediterráneos (Johnston 1928, Gangui 1955) y en la Cordillera de la Costa de Chile central (García 2010), aunque alcanzando las zonas más bajas de la Patagonia en la porción más austral de su rango geográfico, donde también se distribuyen las otras dos especies de la sección (Gangui 1955, Pérez-Moreau 1963, Correa 1999).

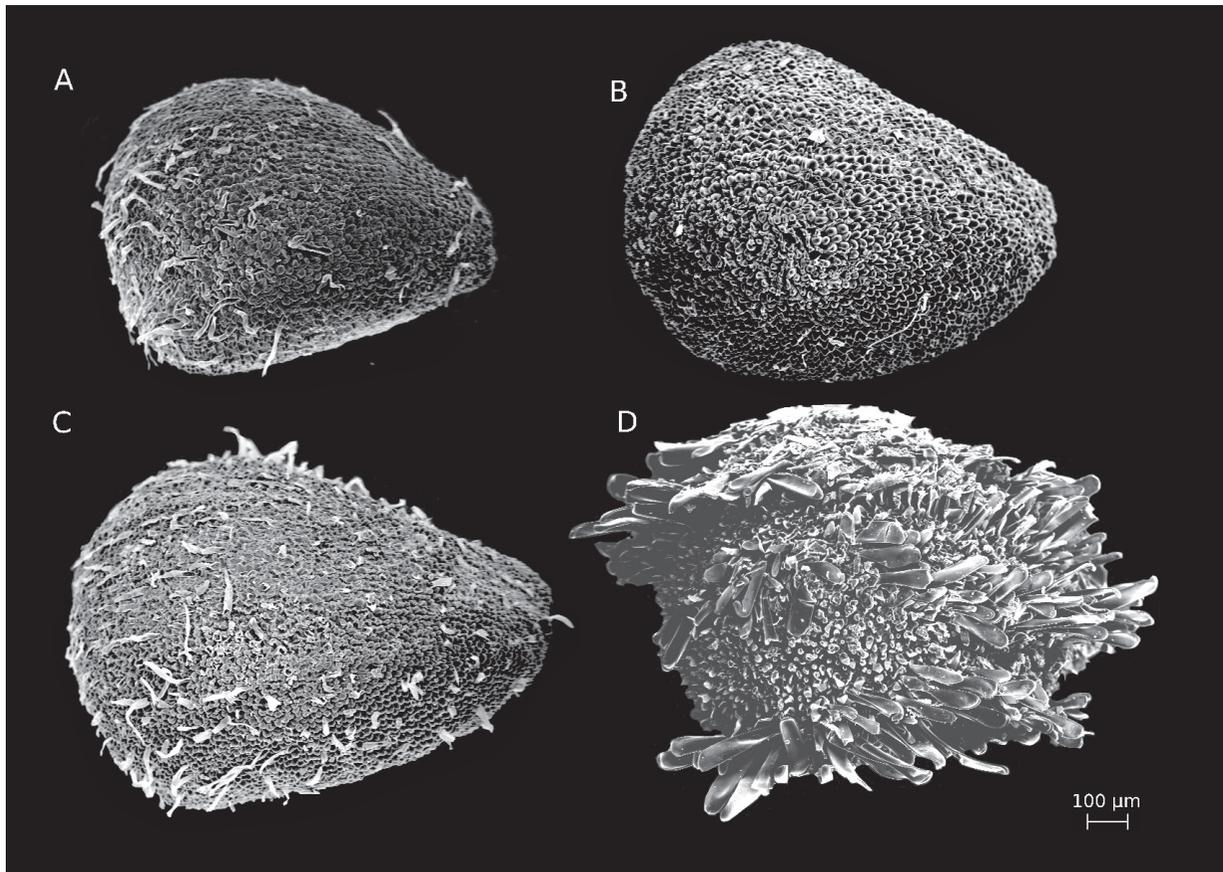


FIGURA 3. Vista dorsal de clusas de especies de *Heliotropium* sect. *Plagiomeris* obtenidas de fotografías en microscopio electrónico de barrido. Se observan las papillae digitiformes en hileras en *H. geissei* (D). A, *H. pinnatisectum*, basado en Weigend *et al.* 5901 (BSB); B, *H. kurtzii*, basado en Weigend *et al.* 5914 (BSB); C, *H. paronychioides*, basado en Weigend *et al.* 5873 (BONN); D, *H. geissei*, basado en Moreira & Muñoz 1797 (BSB).

FIGURE 3. Dorsal view of the nutlets of the species of *Heliotropium* sect. *Plagiomeris* obtained from scanning electron microscope photographs. Digitiform papillae in rows of *H. geissei* (D) can be observed. A, *H. pinnatisectum*, based on Weigend *et al.* 5901 (BSB); B, *H. kurtzii*, based on Weigend *et al.* 5914 (BSB); C, *H. paronychioides*, based on Weigend *et al.* 5873 (BONN); D, *H. geissei*, based on Moreira & Muñoz 1797 (BSB).

CLAVE PARA DETERMINAR LAS ESPECIES DE *HELIOTROPIUM* SECT. *PLAGIOMERIS*

Basada en Reiche (1907), Johnston (1928), Gangui (1955), Correa (1999), Di Fulvio & Ariza-Espinar (2000).

- 1. Hojas pinnatisectas *H. pinnatisectum*
- 1'. Hojas enteras 2
- 2. Hojas lineares. Estigma elongado en una columna cilíndrica *H. kurtzii*
- 2'. Hojas de lámina orbicular o elíptica. Estigma no elongado 3
- 3. Lámina elíptica, con sólo la nervadura media prominente en la cara abaxial. Indumento casi sin pelos glandulares. Flores 1.5-2 mm largo. Tubo corolar glabro. Clusas con pubescencia estrigosa en el dorso, no papilosa *H. paronychioides*
- 3'. Lámina orbicular, con nervadura media y secundarias prominentes en la cara abaxial. Indumento con abundantes tricomas glandulares. Flores 3-3.5 mm largo. Tubo corolar pubescente afuera. Clusas con papilas digitiformes en hileras en el dorso *H. geissei*

ESTADO DE CONSERVACIÓN

La distribución geográfica de *Heliotropium geissei*, concentrada en la depresión intermedia de la Región Metropolitana de Santiago, coincide con una de las zonas de mayor alteración de Chile, lo que significa que su hábitat natural se encuentra severamente fragmentado por la presencia de asentamientos humanos y actividades agrícolas y mineras. El examen de los ejemplares de herbario disponibles indica que la especie ha sido menos recolectada en la última década que hace 50 años. Esto permite suponer una tendencia a la reducción de las poblaciones, lo que es concordante con su área de distribución en zonas de creciente alteración. De hecho, la Hacienda Santa Filomena, dedicada a la ganadería, permite el ingreso de personal e instalaciones de la Minera Disputada de Las Condes, unidad Los Bronces, mientras que la Laguna de Batuco está en permanente riesgo de desaparición. De la aplicación del criterio B2 (IUCN 2001), asignando a cada una de las localidades de ocurrencia de la especie un área de 4 km², se estima un área de ocupación de 24 km² (existen 6 localidades conocidas). Ello, sumado a los anteriores elementos, permite proponer la inclusión de *Heliotropium geissei* en la categoría IUCN En Peligro (EN). Para que su categoría cambie a Vulnerable (VU) se requeriría encontrar cerca de 500 localidades adicionales (IUCN 2001), lo que, dadas las características del área de distribución de la especie y las tendencias en las recolecciones botánicas, es muy poco probable. Más aún la especie está más cercana a ser clasificada, de acuerdo al criterio de área de ocupación, en la categoría de En Peligro Crítico (CR).

CONCLUSIÓN

Este estudio reporta el hallazgo de una nueva localidad (Hacienda Santa Filomena) para *Heliotropium geissei* y confirma su presencia en el área de Laguna Batuco, donde la especie no se había recolectado desde hace más de 50

años. Se confirma y refina el tipo de la especie, proveniente de la localidad San Lorenzo en la Provincia de Petorca (Región de Valparaíso). En este trabajo se confirma su posición sistemática en *Heliotropium* sect. *Plagiomeris*, un grupo compuesto por cuatro especies de distribución andino-patagónica. Dentro de esta sección, *Heliotropium geissei* es resuelto como grupo hermano al resto de las especies, de las que se diferencia morfológicamente por sus hojas orbiculares y por la presencia de papilas digitiformes en el dorso de las clusas. Por su distribución restringida, la aplicación del criterio de área de ocupación (IUCN 2001) permite sugerir que esta especie debiese ser considerada en peligro de extinción.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de los herbarios BM, BONN, BSB, CONC, G, GH, K, M, NY, P, SGO, W por facilitar el acceso a las colecciones. Esta investigación recibió apoyo del proyecto SYNTHESYS <http://www.synthesys.info/> que es financiado por la European Community Research Infrastructure Action bajo los programas FP6 “Structuring the European Research Area” (grant GB-TAF-4514) y FP7 “Capacities” (grants ES-TAF-136, AC-TAF-2001, FR-TAF 1977). El trabajo en terreno fue financiado por el proyecto Fondecyt 1120448, 2012-2014. Agradecemos a Nicolás García por información y sugerencias, a Emil Di Fulvio por el envío de sus publicaciones, a Andrés Moreira-Muñoz por poner material vegetal a disposición, a Hartmut H. Hilger por facilitar los recursos y espacio en su grupo de trabajo de la Freie Universität Berlin, a Sergio Moreira por las fotografías y a Stefanie Werner por la preparación de los dibujos de las hojas de la Figura 2.

BIBLIOGRAFÍA

CORREA, M.N. 1999. Boraginaceae. En: M.N. Correa (ed.), Flora Patagónica, Parte VI, 116-145. Colección Científica del

- INTA, Buenos Aires.
- FÖRTHNER, H. 1998. Die infragenerische Gliederung der Gattung *Heliotropium* L. und ihre Stellung innerhalb der Subfam. Heliotropioideae (Schrad.) Arn. (Boraginaceae). *Sendtnera* 5: 35-241.
- DI FULVIO, T.E. & L. ARIZA-ESPINAR. 2000. *Heliotropium geissei* (Boraginaceae) en Argentina. *Kurtziana* 28: 275-278.
- GANGUI, N. 1955. Las especies silvestres de *Heliotropium* de la República Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 17: 481-560.
- GARCÍA, N. 2010. Caracterización de la flora vascular de Altos de Chicauma, Chile (33° S). *Gayana Botánica* 67: 65-112.
- HILGER, H.H. & N. DIANE. 2003. A systematic analysis of Heliotropiaceae (Boraginales) based on trnL and ITS1 sequence data. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 125: 19-51.
- IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission, Gland and Cambridge. 30 pp.
- JOHNSTON, I.M. 1928. Studies in the Boraginaceae VII. The South American species of *Heliotropium*. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 81: 3-73.
- LUEBERT, F., G. BROKAMP, J. WEN, M. WEIGEND & H.H. HILGER. 2011a. Phylogenetic relationships and morphological diversity in Neotropical *Heliotropium* (Heliotropiaceae). *Taxon* 60: 663-680.
- LUEBERT, F., H.H. HILGER & M. WEIGEND. 2011b. Diversification in the Andes: Age and origins of South American *Heliotropium* lineages (Heliotropiaceae, Boraginales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 90-102.
- MARTICORENA, C. 1968. Granos de polen de plantas chilenas. I. *Gayana Botánica* 17: 3-66.
- MCNEILL, J., F.R. BARRIE, W.R. BUCK, V. DEMOULIN, W. GREUTER, D.L. HAWKSWORTH, P.S. HERENDEEN, S. KNAPP, K. MARHOLD, J. PRADO, W.F. PRUD'HOMME VAN REINE, G.F. SMITH, J.H. WIERSEMA & N.J. TURLAND (eds.). 2012. International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code): Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile* 154. Koeltz Scientific Books, Königstein. 240 pp.
- NAVAS, L.E. 1979. Flora de la cuenca de Santiago de Chile. Vol. 3. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. 509 pp.
- PÉREZ-MOREAU, R.L. 1963. Una nueva especie de *Heliotropium* de Neuquén (Boraginaceae). *Darwiniana* 12: 629-632.
- POSADA, D., & K.A. CRANDALL. 1998. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- REICHE, K. 1907. Estudios críticos sobre la flora de Chile. Boraginaceae. *Anales de la Universidad de Chile* 121: 227-282.
- RONQUIST, F. & J.P. HUELSENBECK. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- STAMATAKIS, A., P. HOOVER & J. ROUGEMONT. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology* 57: 758-771.

Recibido: 27.03.13
Aceptado: 30.09.13