



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Filogenia y evolución del género *Cosmos*
(Asteraceae, Coreopsidaeae)**

**Tesis
que para obtener el grado de**

**Doctor en Ciencias en Biosistemática,
Ecología y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

**Presenta
Arturo Castro Castro**

Zapopan, Jalisco

19 de noviembre de 2015



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Filogenia y evolución del género *Cosmos*
(Asteraceae, Coreopsidaeae)**

Tesis

que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias en Biosistemática,
Ecología y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

Presenta

Arturo Castro Castro

Director

Aarón Rodríguez Contreras

Zapopan, Jalisco

19 de noviembre de 2015



Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Filogenia y evolución del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae)

Por

Arturo Castro Castro

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de:

Doctor en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dr. Aarón Rodríguez Contreras
Director de Tesis e integrante del Jurado

oct. 2, 2015

Fecha

Dra. Laura Guzmán Dávalos
Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado

2 octubre 2015

Fecha

Dra. Ofelia Vargas Ponce
Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado

2 octubre 2015

Fecha

Dr. José Luis Villaseñor Ríos
Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado

2 octubre 2015

Fecha

Dr. José Arturo de Nova Vázquez
Integrante del Jurado

1 de octubre 2015

Fecha

Dr. Eduardo Salcedo Pérez
Coordinador de la Orientación

02 OCTUBRE 2015

Fecha

Contenido

Agradecimientos	1
Resumen	5
Abstract	6
Capítulo 1. Introducción	7
1. Diversidad, distribución y estado de conservación del género <i>Cosmos</i>	8
2. Historia taxonómica	12
3. Polinización y reproducción	15
4. Cariotipos e importancia de alteraciones cromosómicas en Coreopsideae y <i>Cosmos</i>	17
5. Relaciones filogenéticas	18
6. Potencial ornamental y usos tradicionales del género <i>Cosmos</i>	19
7. Problemática actual en la taxonomía del género <i>Cosmos</i>	20
8. Propósitos y relevancia del presente estudio	23
9. Objetivo general	23
10. Objetivos particulares	23
11. Hipótesis	24
12. Reseña de capítulos	24
13. Literatura citada	25
Capítulo 2. Análisis macromorfológico y citogenético del género <i>Cosmos</i> (Asteraceae, Coreopsideae), con una clave para su identificación	52
Capítulo 3. Taxonomía y nomenclatura	79
1. Two new species of <i>Cosmos</i> section <i>Discopoda</i> (Coreopsideae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico	80
2. New insights on morphology, chromosomic number, and geographic distribution of <i>Bidens herzogii</i> (Coreopsideae, Asteraceae)	96
Capítulo 4. Números cromosómicos para tres especies de <i>Cosmos</i> sección <i>Discopoda</i> (Asteraceae, Coreopsideae), con notas citogeográficas	113
Capítulo 5. A dated phylogeny of <i>Cosmos</i> (Coreopsideae: Asteraceae), inferred from morphological and DNA sequence data reflecting biogeographic history and evolution	135
Capítulo 6. Diversidad y valor ornamental del género <i>Cosmos</i> (Asteraceae: Coreopsideae)	187
Capítulo 7. Discusión general, perspectivas y conclusiones	199

Agradecimientos

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento (80200) y las becas concedidas (229039, 335340). Agradezco a la Universidad de Guadalajara por el apoyo financiero (V/2010/316) y a la organización Idea Wild por el equipamiento. Asimismo, gracias a los curadores y al personal de los herbarios ANSM, B, BAA, BOLV, CAS, CHAP, CHAPA, CHIP, CIIDIR, CIMI, COCH, CREG, ENCB, FCME, FEZA, G, GBH, GUADA, HCIB, HEM, HUAP, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MO, MOL, NY, OAX, QMEX, SERO, SI, SLPM, TEX, UAGC, UAMIZ, UAN (Nayarit), UAT, UNL, USON, USZ, WIS, XAL, XALU y ZEA por las facilidades cedidas durante la revisión de ejemplares.

Para mi fortuna, por muchos años he contado con la amistad, el consejo sabio, los dichos de viejo, los regaños necesarios y el apoyo absoluto de Aarón Rodríguez Contreras, a él le debo mi formación académica y gran parte de los logros modestos que he alcanzado durante este largo tiempo, gracias. Allá donde se encuentre, como él lo creía, agradezco a Raymundo Ramírez Delgadillo su enseñanza, amistad y consejo de vida. Aquí sigo con la biofilia heredada que estos dos personajes han transmitido a muchos de nosotros.

A Mollie Harker le agradezco sus lecciones y amonestaciones, por mantener mis pies en la tierra durante varias de mis grandes confusiones, alucinaciones y frustraciones, pero también por esos empujones, codazos y preguntas que me mantuvieron en movimiento e imaginando. Gracias por los viajes, invitaciones y festejos, su disposición de ayuda en todo momento, las oportunidades otorgadas y la confianza.

A Lesslie Martínez Rubí, mi fuerte compañera y consejera de vida quien sin duda es coautora de este trabajo, le agradezco por bajarme de las nubes y luego empujarme para seguir caminando, ayudarme a tomar decisiones importantes, compartir las penas y las alegrías y apoyarme en mí aparente andar ególatra. También agradezco a nuestros charicos y dueños de nuestras mentes, inspiraciones, sentimientos y motivaciones, Emilio y Matías. Sin ellos tres, ahora no me imagino y no concibo alcances y logros. Les debo mucho por mis constantes ausencias. Este trío es en realidad el cosmos que siempre busque.

A mi madre la señora Josefina Castro Castro le doy gracias por sus desvelos, buenos ejemplos, su fuerza incalculable para impulsarnos y su tenacidad al forjar cimientos sólidos en mí y mis

hermanos Elder, Karina y Alejandro. Gracias por todo lo compartido a Doña Chuy y Don Abelino (Viejo Roble). A todos ellos les agradezco el apoyo, sus preocupaciones, conocimientos, buenos deseos e ilusiones compartidas. Gracias a Teresa, Verónica, Yesenia, Chalo, Cleto, David, Fredy, Pepe y Porres, que sin saber bien que hago, siempre me han ayudado a adquirir literatura y apoyado en la logística para obtener materiales y equipos de trabajo. A Susana Alicia de Santiago Moreno y Pablo Cesar Lugo González les agradezco su comprensión y el trabajo fotográfico.

Gracias a mis suegros Susana Rubí Camacho y Enrique Martínez Casillas. Con ellos siempre tendré cualquier apoyo que alguien puede imaginar o necesitar. Les agradezco su confianza, seguridad y cariño en todo momento y todo lo que han compartido a mi familia.

La realización de una tesis es producto del trabajo de un equipo, más que de un solitario. Agradezco a mis asesores y receptores, Laura Guzmán Dávalos, Ofelia Vargas Ponce, Eduardo Ruiz Sánchez y José Luis Villaseñor Ríos. Sus lecciones y correcciones durante el desarrollo de la investigación fueron claves, permitieron un desarrollo sustancioso. Jesús Jacqueline Reynoso Dueñas, Leticia Hernández López, Jorge Alberto Pérez de la Rosa y Roberto González Tamayo, merecen un reconocimiento de mi parte por la motivación y el impulso. Aquí mismo, agradezco a Hermila Álvarez Medina y Silvia Canales Mayorga por todo su apoyo y por su ayuda en la preparación y el montaje de todos los ejemplares de herbario y todas las cuestiones administrativas.

Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de todos mis hermanos de leche, amigos y colegas, con los que he compartido de todo, y de quienes he necesitado y tomado algo de sus conocimientos y personalidades. A ellos les agradezco todas sus recomendaciones, la inspiración, las alucinaciones, las discusiones, los recordatorios (por aquello de las cabras que se me van al monte), el apoyo y ayuda en el trabajo de laboratorio y el trabajo de campo en busca de los mirasoles y otras yerbas, las coautorías y las revisiones. Todo lo anterior fue logrado en compañía de Ana Sofía Monroy Sais, Anna Paizanii Guillen, Georgina Vargas Amado, Guadalupe Munguía Lino, Luz María González Villarreal, Jessica Félix Salcedo, María Elvira Fors, Leticia Hernández López, Judith Morales Saavedra, Lizeth I. Félix Valdez, Mollie Harker, Pilar Zamora Tavares, Virginia Ramírez Cruz, Alan Heinze, Alejandro Castro Castro, Alfredo Frías Castro, Eduardo Ruiz Sánchez, Eloy Padilla Velarde, Erick Peñaloza Padilla, Ernesto De Castro Arce, Esteban Alberto Suárez Muro, Francisco Javier Rendón Sandoval, Francisco Javier Santana

Michel, Héctor David Juárez Gutiérrez, Hugo Orlando Covarrubias Legaspi, Irving Rosas Ruiz, Isaac Sandoval Padilla, Jesús Guadalupe González Gallegos, Jesús Padilla Lepe, José Luis Villa Vázquez, Luis Felipe Bugarín Navarro, Luis Fernando Colín Nolasco, Luis Fernando Pérez Álvarez, Luis Toro Vaca, Marco Antonio Carrasco Ortiz, Osvaldo Zuno Delgadillo, Pablo Carrillo Reyes, Pablo Lugo González, Ricardo Guerrero Hernández, Ricardo Ramírez Maciel, Rodolfo Muñiz Mendoza y Víctor Quintero Fuentes.

Un agradecimiento especial a Ana Lilia Villegas, Judith Ochoa, Fernando Santacruz Rubalcaba, Carlos Serrano y Liberato Portillo Martínez por su ayuda y consejo durante las distintas travesías en busca de los mirasoles y el trabajo de laboratorio. Agradezco a Georgina Vargas Amado, Virginia Ramírez Cruz, Aarón Rodríguez Contreras, Francisco Javier Santana Michel y Pablo Carrillo Reyes la autorización para el uso de sus fotografías. También agradezco a Karina Castro Castro, Daniel Barba López y Osvaldo Zuno Delgadillo por su apoyo constante en la edición de imágenes y elaboración de ilustraciones.

Por último, una pieza clave para la construcción de la investigación fue la hospitalidad concedida durante el trabajo de campo y la disposición de numerosas personas y comunidades en distintos sitios de México y Sudamérica, que con frecuencia fueron remotos, otras veces resultaron de difícil acceso y en ocasiones implicaron peligros necesarios y hasta innecesarios. De este modo, agradezco a Tereso, Rosalío Sánchez “Chalio” y las comunidades Cora-Wixárika de El Mezquital, San Andrés Cohamiata, San Juan Capistrano, San Juan Peyotán, San Martín de Bolaños, El Nayar, Jesús María, Mezquitic, Monte Escobedo, San Pedro Ixcatán y Valparaiso, en Durango, Jalisco, Nayarit y Zacatecas. A Don Santos y al pueblo de San Juan de Míchis, Súchil, Durango. Al Sr. Víctor Rivera y a los pueblos de Coyuca de Catalán, Guayameo, Las Guacamayas, Placeres del Oro, San Rafael y Zirándaro, Guerrero. A Bladimira Nepomuceno Cantú, Roselia Sánchez Reyna, Sulibeth Nava Rizo, Adalberto Navarrete Arreola, Alfonso Mariano Emigdio, Daniel Cervantes Román, Diego Benito Basulto y Francisco Salvador Maradiaga Ceceña del Ejido El Molote y de los municipios de Atoyac de Álvarez, Chilpancingo, Heliodoro Castillo, Eduardo Neri, Leonardo Bravo y Tlacotepec, en Guerrero. A Ezio Bonomi Márquez por su apoyo y consejo en Ahualulco, Charcas, San Nicolás Tolentino, Valle de la Visitación de María Santísima a Santa Isabel de Los Armadillos y Villa de Zaragoza, en San Luis Potosí. A los habitantes de los pueblos de Cimarrón Chico, Navidad y Juanacatlán, Mascota, en Jalisco. A Blanca Rocío Martínez Moreno, Vicente (Chénte) y Manuel Jacobo (Máne) de la

comunidad Coca de Mezcala, Poncitlán, en Jalisco. A la comunidad de Dos Aguas, Aguililla y La Huacana, Michoacán. Al pueblo El Cuale, El Tuito y Zimapan en Talpa de Allende, Jalisco. A las comunidades y a los guardaparques de áreas naturales protegidas en Cuatrociénegas, Monclova y Ramos Arizpe, Coahuila. Por su ayuda agradezco a Don Pedro de Pácula, Hidalgo. Gracias por la cena explosiva y dolorosa y el hospedaje a los habitantes de El Izote y Sayulapan en el Nevado de Colima, Jalisco. A Don Alfonso agradezco su ayuda para la localización de los mirasoles en El Rosario y San Miguel de La Sierra, Ayutla, Jalisco. A Don José de San Juan del Mosco y Cerro El Cabro en Mascota Jalisco. Al Prof. Juárez del rancho Las Ánimas en la Sierra del Halo, Tecalitlán, Jalisco, y a los amigos Jorge, Toño e Israel del pueblo de Alotitlán en Pihuamo, Jalisco.

En Sudamérica, agradezco a Romina, Cristian, Javier y Lucca por sus consejos sobre el viaje en Argentina y la buena y gruesa alimentación con todo y dulce de leche. A Laura Iahrlegi, Mónica Aguilar y Elián Guerrero del Museo de Historia Natural de La Plata. En Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, agradezco a Adriana Ahuso por su asistencia médica a 17000 pies de altura. Por el majadito, la chicha, el moco-chichi, el tamal humeado y la excelente compañía en campo doy gracias a Denisse Fernández, Roxana Ledezma Vargas, Thamara Chuviru Castro, Yurinka, Osvaldo y Stephen, en la Chiquitania Boliviana de Roboré, Soledad y Santiago de Chiquitos. Por el falso conejo, chicharrón de pollo, el agua de ajonjolí y su asesoría sobre el viaje, gracias a Martha Morales, las dos Claudias, Josefina y Modesto Zárate del herbario BOLV en Cochabamba, Bolivia. También reconozco la ayuda proporcionada por Mónica Noraes, Alfredo Zenteno y Stephan Beck en el herbario LPB en La Paz, Bolivia. Por la confianza, hospitalidad y asesoría conferida, agradezco de manera especial a Estrella Urtubey, Mónica Ihasz, Susana Freire y Fernando Zuloaga del Instituto de Botánica Darwinion, Elián Guerrero del Museo de La Plata, Marilú Parrado, Nora Muruaga y Luis Moreno de la Fundación Miguel Lillo, Thamara Chuviru y Roxana Ledezma del Museo de Historia Natural Noel Kempff, y Olga Martínez y Janet Chambi de la Universidad Nacional de Salta.

Ofrezco una disculpa y un sincero agradecimiento a todos aquellos de quienes recibí algún apoyo y que por mi memoria de gallo viejo haya omitido.

Resumen

El presente estudio analiza la diversidad, distribución geográfica, filogenia, especiación, evolución morfológica y sistemática del género *Cosmos* (Coreoideae, Asteraceae). Se revisaron 3,650 ejemplares botánicos depositados en 52 herbarios. Todas las especies fueron recolectadas en campo, incluidas sus localidades tipo. *Cosmos* incluye a 35 especies, distribuidas de forma natural en América desde los 38.1° N en EUA, hasta los 36.5° S en Argentina. México es el centro de diversificación de *Cosmos*. Treinta y cuatro especies crecen en el país y 28 se restringen a él. El occidente mexicano representa la zona de mayor riqueza y endemismos. La clasificación infragenérica de *Cosmos* incluye tres secciones: *Cosmos* sección *Cosmos* integra cinco taxa herbáceas anuales; *Cosmos* sección *Discopoda* incluye 24 especies herbáceas perennes; y *Cosmos* sección *Mesinenia* agrupa seis sufrutices. El análisis filogenético de secuencias de ADN de los ITS y ETS, más atributos morfológicos, soporta la monofilia de *Cosmos*. El género se reconoce por la pubescencia de los filamentos del androceo como carácter sinapomórfico. Además, confirma la relación de grupos hermanos con *Coreocarpus congregatus* y apoya la transferencia de especies descritas en *Cosmos* al género *Bidens*. Sin embargo, la hipótesis filogenética no soporta en todos los casos la clasificación infragenérica aceptada basada en hábitos de crecimiento. En *Cosmos* sección *Cosmos*, el hábito anual surgió en dos eventos evolutivos independientes. Por otro lado, la reconstrucción de áreas ancestrales, sugiere que *Cosmos* tuvo su origen hace 3 Ma durante el Plioceno Tardío en la Región Neotropical. La Zona de Transición Mexicana es el centro de radiación de *Cosmos* y la amplia distribución del grupo se explica por 24 eventos de dispersión. Los análisis filogenéticos de *Cosmos* permiten observar que la poliploidía, la aneuploidía y la diversificación en estrategias reproductivas han sido mecanismos que permitieron su radiación. Los eventos geológicos recientes en la Zona de Transición Mexicana, durante la glaciación del Pleistoceno-Holoceno, tuvieron efectos significativos en la especiación de *Cosmos* resultando en refugios insulares en distintos pisos de elevación de esta zona. Por último, es posible que las hipótesis evolutivas generadas en el presente estudio de *Cosmos* puedan iluminar procesos similares en otros grupos de Asteraceae.

Abstract

This work presents an analysis of the diversity, geographical distribution, phylogeny, speciation, morphological evolution, and systematics of the genus *Cosmos* (Coreopsideae, Asteraceae). A total of 3,650 botanical specimens deposited in 52 herbaria were reviewed. All species were collected in the field, including the type locations. *Cosmos* includes 35 species which occur naturally in the Americas, between 38.1° N in the USA, to 36.5° S in Argentina. México is the center of diversification of *Cosmos*. Thirty four species are found there and 28 of these are exclusive to this country. Western Mexico is the center of greatest richness and local endemisms. The infrageneric sections of *Cosmos* are: *Cosmos* section *Cosmos* with five annual herbs; *Cosmos* section *Discopoda* with 24 perennial herbs; and *Cosmos* section *Mesinenia* with six suffrutex species. The phylogenetic analyses of DNA sequences from ITS and ETS spacers and morphological characters support the monophyly of *Cosmos*. The pubescence of the filaments is the synapomorphy evident in all species of *Cosmos*. This confirms the sister relationship with *Coreocarpus congregatus*, and reinforces the transferral of some species from *Cosmos* to the genus *Bidens*. However, the phylogenetic hypotheses do not support the accepted infrageneric classification based on growth habit. In *Cosmos* section *Cosmos*, the annual habit emerged in two independent evolutionary events. Ancestral area reconstructions, suggest that *Cosmos* appeared 3 Mya during the Late Pliocene, in the Neotropical Region. Furthermore, the Mexican Transition Zone has been the center of radiation of *Cosmos* while the wide distribution of the group is explained by 24 dispersal events. The phylogenetic hypotheses support polyploidy, aneuploidy, and reproductive adaptations as the mechanisms that allowed for its radiation. The recent geological events in the Mexican Transition Zone and during the Pleistocene-Holocene glaciation had significant effects on the speciation of *Cosmos* resulting in its actual distribution in insular refuges at different elevations there. Finally, perhaps the evolutionary hypotheses in this study of *Cosmos* could illustrate similar processes in others groups of Asteraceae.

Capítulo 1. Introducción.

Capítulo 1. Introducción

1. Diversidad, distribución y estado de conservación del género *Cosmos*

Cosmos Cavanilles [1791: 9–10; = *Cosmea* Willdenow (1803: 2250)] es un género que concentra 35 especies, conocidas de forma coloquial como mirasoles, margaritas, san franciscos o amapolas (Castro-Castro *et al.*, 2013, 2014; Apéndice 1). Su morfología es muy variable y se distinguen tres hábitos de crecimiento (Castro-Castro *et al.*, 2014). Cinco especies son herbáceas anuales, que alcanzan entre 0.5 y 2.5 m de altura. En ellas, las flores liguladas pueden ser anaranjadas, amarillas, rosadas o blancas; sus aquenios son tetragonales, glabros, no tienen alas, rostrados o errostrados, aristados (aunque con frecuencia las aristas son caedizas) y las aristas son retrorso barbadas. Por otro lado, 24 especies son hierbas perennes que llegan a medir entre 0.3 y 1.5 m de altura. La perennidad la logran a través de un rizoma corto y raíces tuberosas. Una excepción en este grupo es *Cosmos mcvaughii* Sherff (1964: 68–69), ya que debido a la adaptación a medios acuáticos, su rizoma es largo y no desarrolla raíces tuberosas, sino fibrosas. En este grupo se encuentran plantas escaposas, subescaposas o con hojas caulinares, que desarrollan flores liguladas blancas, rosadas, violadas, lilas, púrpuras o atropurpúreas. Los aquenios presentan un rostro corto, son aristados o exaristados, con las aristas retrorso barbadas. Un tercer grupo está integrado por seis especies sufrútices que desarrollan un xilopodio engrosado y miden de 0.6 a 1.3 m de altura. Aquí las flores liguladas pueden ser blancas, amarillas, rosadas o violadas. Los aquenios son tetragonales, de rostro atenuado y con aristas retrorso barbadas (Castro-Castro *et al.*, 2014).

La distribución natural de *Cosmos* es en América (Apéndice 1; Figura 1). Se desarrolla desde los 38.1° N el centro del estado de Colorado, EUA, hasta los -26.7° S en las provincias de Catamarca y Tucumán en el noroeste de Argentina, por la vertiente del Pacífico y los 36.5° S, en el centro de Argentina, por la vertiente del Atlántico. Su distribución inicia en el centro de la cordillera de las Rocky Mountains, EUA, cruza México a través de las sierras Madre Occidental, Oriental y del Sur y termina en el sur de la cordillera de Los Andes y en la planicie costera de Argentina (Vargas-Amado *et al.*, 2013). *Cosmos parviflorus* (Jacquin 1798: 65) Persoon (1807: 477) tiene la distribución más boreal, mientras que *C. caudatus* Kunth (1820: 240) y *C. peucedanifolius* Weddell (1856:

70) crecen en las regiones más australes. *Cosmos peucedanifolius* se distingue por ser endémica de Sudamérica. Por su parte, *C. caudatus*, *C. pacificus* Melchert (1990: 213–214) y *C. sulphureus* Cavanilles (1791: 56) se encuentran en las islas del Caribe y planicies costeras de México, Centroamérica y Sudamérica. Además, *C. atrosanguineus* (Hooker 1861: t. 5227) Voss (1894: 485–486), *C. bipinnatus* Cavanilles (1791: 10), *C. caudatus* y *C. sulphureus* se cultivan y se han naturalizado en el trópico y subtrópico (van Kleunen *et al.*, 2015).

México representa el centro de diversificación de *Cosmos*. En su territorio crecen 34 especies (94%), de las cuales, 30 (86%) son endémicas (Castro-Castro *et al.*, 2014; Apéndice 1). Vargas-Amado *et al.* (2013) identificaron tres zonas de alta riqueza en el país, que corresponden a los estados de Durango, Jalisco y los límites entre el Estado de México y Guerrero; allí además se concentra la mayor cantidad de endemismos. Jalisco, con 21 taxa, es el estado con la mayor riqueza y endemismo seguido de Durango con 12 y el Estado de México y Guerrero con 11 cada uno (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Apéndice 1; Figura 1).

De acuerdo con Vargas-Amado *et al.* (2013), *Cosmos* crece en 66 de las 257 provincias geológicas de América. Por su parte, en México las provincias fisiográficas más ricas en especies son el Eje Neovolcánico (21 spp.), seguida por la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Occidental, con 20 y 17 taxa, respectivamente (Figura 1). El género ha diversificado y colonizado una gran variedad de ambientes; es más diverso en tierras altas y montañas, aunque se desarrolla desde el nivel del mar hasta los 4,700 m de elevación y constituye un elemento dominante y conspicuo del paisaje de algunas formaciones vegetales en México y Sudamérica (Rodríguez *et al.*, 2006, Castro-Castro *et al.*, 2012). Como ejemplo, *C. bipinnatus* cubre extensiones considerables en valles y forma un paisaje muy singular y característico de los sistemas montañosos y templados de México, aunque también se le encuentra como un elemento arvense. Otro caso son los panoramas llamativos formados en por *C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. sulphureus*, zonas cálidas de las vertientes pacífica y atlántica, especies que también son frecuentes como elementos ruderales y arvenses. Por otra parte, en regiones semiáridas del Altiplano Mexicano son notables las comunidades dominadas en el sotobosque por poblaciones de *C. parviflorus*. En Sudamérica destaca la

colorida frecuencia de *C. peucedanifolius* en las laderas y valles de las estribaciones de la cordillera andina.

En *Cosmos* la repartición geográfica es interesante y contrastante entre sus especies (Apéndice 1). *Cosmos bipinnatus*, *C. caudatus*, *C. crithmifolius* Kunth (1820: 242), *C. parviflorus*, *C. peucedanifolius* y *C. sulphureus* tienen una amplia distribución y han sido intensamente recolectadas, mientras que *C. deficiens* (Sherff 1964: 65) Melchert (1990a: 190–196), *C. juxtlahuacensis* Panero & Villaseñor (1996: 79–81), *C. longipetiolatus* Melchert (1967: 173–174), *C. mattfeldii* Sherff (1934: 148), *C. nelsonii* Robinson & Fernald (1909: 622), *C. pseudoperfoliatus* Castro, Harker & Rodríguez (2013: 38–40), *C. ramirezianus* Castro, Harker & Rodríguez (2013: 40–45), *C. sessilis* Sherff (1964: 71–72), *C. schaffneri* Sherff (1932: 445) y *C. sherffii* Melchert (1967: 172–173), debido a su estrecho endemismo o por su distribución irregular y localizada, casi no se han recolectado, sino hasta tiempos recientes (Vargas-Amado *et al.*, 2013). Este fenómeno es tan marcado que se puede suponer la existencia de especies aun no descubiertas.

A pesar de la distribución restringida de numerosas especies de *Cosmos*, ninguna de ellas está incluida en la lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010 (SEMARNAT, 2010). Tampoco se ha evaluado su inclusión en la lista roja de las especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2010). Algunas de las que deberían considerarse como candidatas a ser protegidas son *C. deficiens*, *C. jaliscensis* Sherff (1964: 66), *C. juxtlahuacensis*, *C. longipetiolatus*, *C. mattfeldii*, *C. nelsonii*, *C. nitidus* Paray (1958: 10), *C. pseudoperfoliatus*, *C. ramirezianus* y *C. sherffii*, pues tienen un área de ocupación aproximada entre 10 y 200 km² y varias de ellas solo se conocen de sus localidades tipo (Vargas-Amado *et al.*, 2013). Un caso aparte es *C. atrosanguineus*, apreciada por asiáticos y europeos (sus lígulas son negras y las flores expiden un aroma a chocolate) y que por su distribución natural restringida y demanda alta de semillas debería ser considerada para su protección.

México representa el área de diversificación de *Cosmos* y con base en los cuatro nodos prioritarios para la conservación identificados en el país por Torres y Luna (2006), el género apoya que el occidente de México es un sitio prioritario para su conservación y de la biodiversidad que lo acompaña.

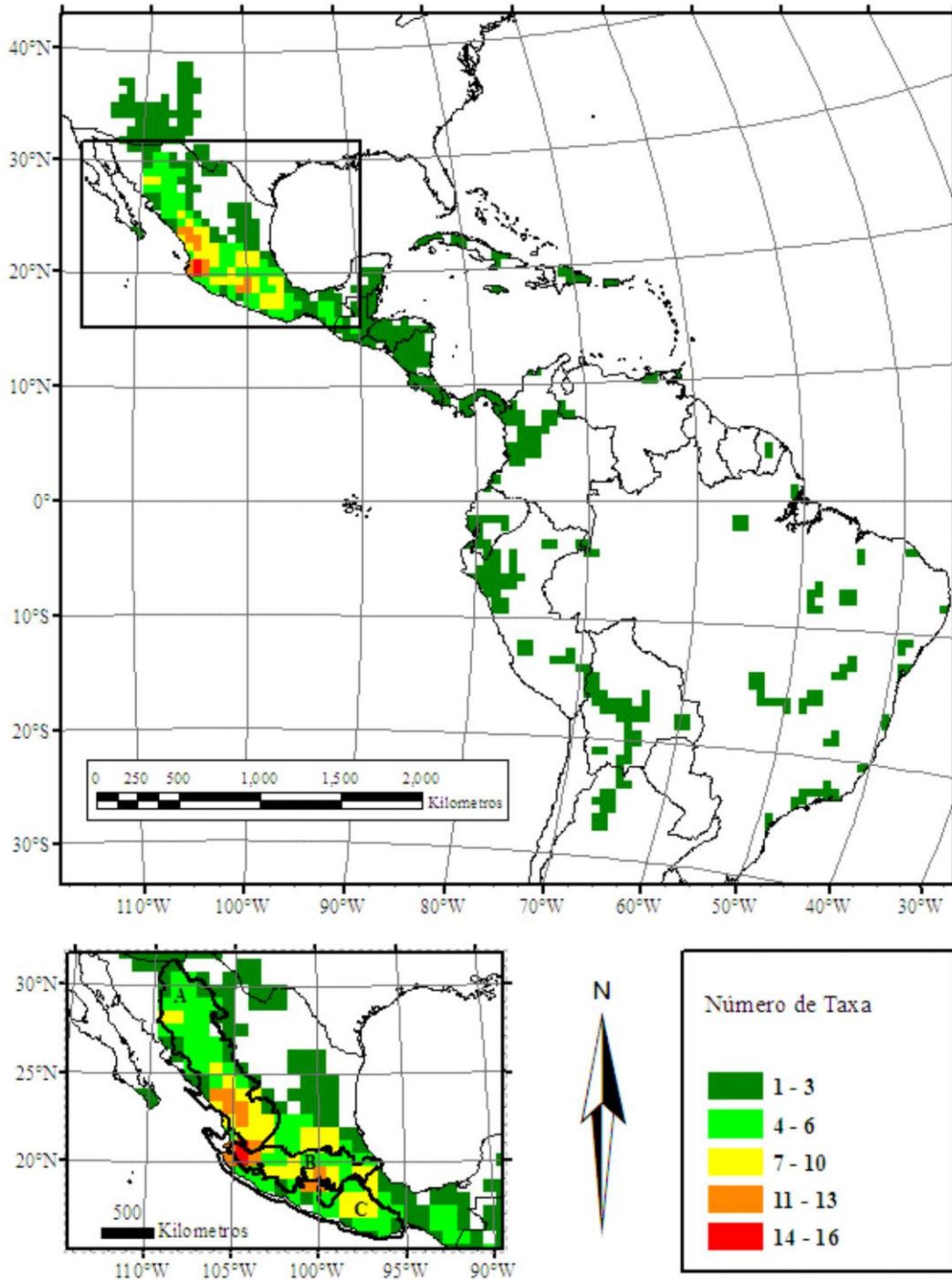


Figura 1. Riqueza de especies del género *Cosmos* por cuadrícula de 80 x 80 km en el Continente Americano. Destacan los sitios y provincias geológicas de mayor riqueza en México. A) Meseta Volcánica de la Sierra Madre Occidental, B) Eje Neovolcánico Transmexicano, y C) Plataforma de Jalisco-Oaxaca. Tomado de Vargas-Amado *et al.* (2013).

Cosmos deficiens, *C. jaliscensis*, *C. landii*, *C. longipetiolatus*, *C. mcvaughii*, *C. pseudoperfoliatus*, *C. ramirezianus* y *C. sessilis* crecen solo en cuatro municipios del estado de Jalisco. En un contexto similar, se localizaron varios grupos de celdas de alta diversidad en el sur de Durango, en donde se desarrollan algunos taxa endémicos (*C. concolor*, *C. linearifolius* var. *linearifolius*, *C. linearifolius* var. *magnifolius* y *C. linearifolius* var. *maysilessi*). Otros sitios de riqueza elevada en especies de *Cosmos* se encuentran entre el Estado de México y Guerrero, por lo que se ha sugerido que ésta parte de México podría considerarse como otro centro de su diversificación (Vargas-Amado *et al.*, 2013), ya que además de la diversidad elevada, abarca las principales zonas montañosas, con climas templados y secos, ya consideradas por Rzedowski (1972) como los ecosistemas más ricos en Asteraceae (Figura 1).

En otro análisis, Vargas-Amado (2013) identificó dos nodos biogeográficos que podrían considerarse como sitios prioritarios para la conservación de *Cosmos*. Uno de ellos se localizó en el occidente de México, en el Área de Protección de Flora y Fauna La Primavera. Este sitio tiene una compleja historia geológica que involucra actividad vulcano-tectónica continua y la formación de una caldera hace 144,000 a 30,000 años (Maciel *et al.*, 2011). Además, aquí concurren los trazos individuales de *C. bipinnatus*, *C. crithmifolius*, *C. landii* var. *achalconensis*, *C. landii* var. *landii*, *C. montanus*, *C. parviflorus*, *C. scabiosoides* y *C. sulphureus*. Un segundo nodo biogeográfico se sitúa en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, justo en la confluencia de las provincias Sierra Madre del Sur y Eje Neovolcánico. Este lugar ha sido señalado como la zona volcánica más activa del país (Cabrera-Gutiérrez y Espíndola, 2010) y es una de las Regiones Terrestres Prioritarias de México (Arriaga *et al.*, 2000). Aquí convergen los trazos individuales de *C. bipinnatus*, *C. crithmifolius*, *C. mattfeldii*, *C. pacificus*, *C. scabiosoides* y *C. sulphureus*.

2. Historia taxonómica

Cosmos pertenece a la familia Asteraceae Berchtold & Presl (1820: 73) y forma parte de la tribu Coreopsidae Lindley (1829: 1074). Coreopsidae es un grupo monofilético (Panero y Funk, 2002; Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008), aunque su circunscripción ha sido propuesta en múltiples formas (Panero, 2008; Crawford *et al.*, 2009). Crawford y Stuessy (1981), Robinson (1981), Ryding y Bremer (1992) y Panero (2008) incluyeron en

Coreopsideae a un conjunto de hierbas anuales o perennes, arbustos y en ocasiones árboles pequeños. En la tribu las hojas son alternas u opuestas, pecioladas o sésiles, las láminas ovadas o truladas, lobadas, pinnatisectas o 1–3-pinnadas, y con segmentos lanceolados, lineares o filiformes. Con mayor frecuencia, los capítulos son terminales, solitarios o en un arreglo paniculiforme, corimbiforme o cimoso. Cada capítulo puede ser radiado o dioscoide. Sus integrantes se caracterizan por la presencia de (1–) 2 (–6) series de filarias, con frecuencia dimórficas, graduadas y distintas en color y consistencia, libres o en ocasiones fusionadas en su base. Las series externas suelen ser herbáceas, verdes y reflejas, mientras que las series internas son membranáceas, translúcidas, escariosas en sus márgenes y presentan canales resiníferos conspicuos. El receptáculo es plano o convexo. Las flores del margen pueden ser liguladas, pistiladas o estériles y variables en color y forma, o ausentes. Las flores del disco son estaminadas o bisexuales, de corolas tetrámeras o pentámeras y amarillas, blancas o púrpuras. Las anteras presentan apéndices lanceolados o redondeados, son glabras, en ocasiones tienen glándulas y canales resiníferos conspicuos y los filamentos son glabros o pubescentes. Las ramas del estilo son deltadas, acuminadas o subuladas, peniciladas, papilosas y vascularizadas. Los aquenios son dimórficos o isomórficos, presentan canales resiníferos, de superficie estriada, paredes carbonizadas, con vestigios corchosos, ocasionalmente alados y con vilano de 1–10 aristas, exaristados o con 4–6 escamas lanceoladas, redondeadas u obovadas. Las aristas pueden ser lisas o con barbas antrorsas o retrorsas. Un carácter adicional es la presencia de pigmentos flavonoides.

De acuerdo con Panero y Funk (2002) y Crawford *et al.* (2009), Coreopsideae integra a 24 géneros y cerca de 600 especies. Como alternativa, Panero (2008) reconoce 30 géneros y alrededor de 550 especies. Aunque la tribu es cosmopolita, 85% de su riqueza se concentra en América. México representa un área importante de diversificación y en él crecen los géneros *Bidens*, *Chrysanthellum* Richard (1807: 471), *Coreocarpus* Bentham (1845: 28), *Coreopsis*, *Cosmos*, *Dahlia* Cavanilles (1791: 56–57), *Dicranocarpus* Gray (1854: 322), *Goldmanella* Greenman (1908: 198), *Henricksonia* Turner (1977: 78), *Heterosperma* Cavanilles (1794: 34), *Hidalgoa* La Llave (1824: 15) y *Thelesperma* Lessing (1831: 511–512). En México crecen 50% de las especies de Coreopsideae.

Cosmos se distingue del resto de los miembros de Coreopsideae por la pubescencia en los filamentos del androceo y por sus aquenios tetragulares con uno o dos surcos

longitudinales en cada una de sus caras (Crawford *et al.*, 2009; Castro-Castro *et al.*, 2014). Además se ha señalado que la presencia de aquenios rostrados es un carácter diagnóstico (Sherff, 1932; Melchert, 2010); sin embargo, esta característica no es constante (Castro-Castro *et al.*, 2014, 2015).

Sherff (1932) realizó la primera revisión taxonómica de *Cosmos*. Con base en los hábitos de crecimiento, color de las flores liguladas y la morfología de los aquenios, estableció tres secciones y transfirió de *Bidens* a *Cosmos* a una sección más: *Cosmos* secc. *Cosmos*, *Cosmos* secc. *Discopoda* (Candolle) Sherff (1932: 430), *Cosmos* secc. *Klibea* Sherff (1932: 423) y *Cosmos* secc. *Mesinenia* Sherff (1932: 424; Apéndice 1). En suma, en su trabajo reconoció 26 especies. En *Cosmos* secc. *Cosmos* incluyó a ocho especies “herbáceas, anuales y con flores liguladas anaranjadas, amarillas, rosadas, blancas, etc., aquenios por lo común más o menos tetragonales, rostrados o errostrados, aristados, aristas retrorso barbadas, glabros y no alados”. *Cosmos calvus* (Schultz ex Miquel 1847: 375) Sherff (1932: 405), *C. gracilis* Sherff (1929: 304), *C. microcephalus* Sherff (1923: 89) y *C. ocellatus* Greenman (1905: 265) fueron especies incluidas por Sherff (1932) en la sección; sin embargo, posteriormente fueron transferidas a *Bidens* o sinonimizadas dentro de *Cosmos* (Melchert, 1990a; Castro-Castro *et al.*, 2014, 2015).

En *Cosmos* secc. *Discopoda*, Sherff (1932) circunscribió 13 especies “herbáceas perennes, de raíces tuberoso fasciculadas, ascendentes o erectas. Hojas caulinares o basales. Flores liguladas rara vez blanco rosadas, en su mayoría rosadas, violadas, lilas, púrpuras o atropurpúreas. Aquenios de base atenuada, irregular, areolada, rostro elongado, aristas retrorso barbadas”. En un hallazgo posterior, Sherff (1934: 148) describió a *C. herzogii* y sin incluir a la especie en alguna sección, de forma dubitativa la relacionó con las secciones *Discopoda* y *Mesinenia*. No obstante, la especie fue transferida a *Bidens herzogii* (Sherff) D.J.N. Hind (2013: 506) (Castro-Castro *et al.*, 2015).

En *Cosmos* secc. *Mesinenia* limitó a cinco “hierbas perennes, erectas, base leñosa y en consecuencia más o menos engrosada. Flores liguladas blancas, rosadas, violadas, etc. Aquenios por lo general tetragonales, nunca alados, rostro atenuado a elongado, aristados, retrorso barbados”. *Cosmos langlassei* (Sherff 1917: 24) Sherff (1932: 425) fue descrita como *Bidens*, luego fue incluida de forma dubitativa por el mismo autor en *Cosmos* secc.

Mesinenia. El análisis morfológico de esta especie rechaza su permanencia en *Cosmos*, pues en *B. langlassei* la serie externa de filarias es pubescente y excede el número común presente en *Cosmos*, los tallos son tetragonales, los aquenios desarrollan tres surcos longitudinales en cada una de sus caras, y los filamentos del androceo son glabros (Melchert y Turner, 1990; Castro-Castro *et al.*, 2014, 2015).

En contraste, Sherff (1932) integró a *Cosmos blakei* Sherff (1926: 334), *C. exiguus* A. Gray (1887: 429) y *C. steyermarkii* Sherff (1941: 438) en *Cosmos* secc. *Klibea* por ser “herbáceas probablemente anuales. Flores liguladas, rosadas o blancas. Aquenios fuertemente aplanados, alados o no alados, rostrados, aristados, aristas por completo hispidas”. Sin embargo, con base en la presencia de lígulas amarillas, bicoloras, con máculas rojizas en su base, filamentos del androceo glabros, aquenios con tres surcos longitudinales en cada una de sus caras y la presencia de flavonoides tipo chalconas y auronas, los miembros de *Cosmos* sección *Klibea* fueron transferidos a *Bidens* (Melchert, 1975, 1990a; Melchert y Turner, 1990).

La labilidad de distintas estructuras vegetativas y reproductivas ha generado alrededor de 60 sinonimias entre *Bidens*, *Coreopsis*, *Cosmos* y *Dahlia* (Apéndice 1). Además, la variabilidad morfológica de *Cosmos* ha dado lugar a inconsistencias en la circunscripción de las especies de acuerdo con las descripciones de los grupos infragenéricos propuestos por Sherff (1932). Aún más, la revisión de *Cosmos* realizada por Sherff (1932) ha sido rebasada en el tiempo actual. El número de taxones reconocido por el autor ha cambiado y un acercamiento actual permite el reconocimiento de 35 especies y tres secciones (Castro-Castro *et al.*, 2014). Ante el escenario anterior, es evidente la necesidad de un trabajo monográfico reformado para *Cosmos*, en donde se establezcan los límites morfológicos interespecíficos, su demarcación intergenérica, y se revise la monofilia de los grupos infragenéricos.

3. Polinización y reproducción

Por los mecanismos de polinización, *Cosmos* es considerado generalista. Sus flores son polinizadas por insectos de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera. Estos organismos buscan el néctar que se produce por un anillo de nectarios que rodean la base del estilo y el tubo de la corola. Otros insectos, son herbívoros, se alimentan de las

corolas de las flores liguladas y no funcionan como polinizadores. Colburn-Bridwell (1931) descubrió una relación de especificidad entre *C. bipinnatus* y *C. sulphureus* con coleópteros de la familia Chrysomelidae Latreille (1802: 192). Los insectos fueron identificados como miembros de un género nuevo y monotípico, *Cosmobruchus* Coulburn (1931: 41) y *C. russelli* Coulburn (1931: 41), respectivamente. Al parecer, estos brúquidos visitan las flores de *Cosmos* en su estado adulto en busca de néctar; en el proceso llevan polen de flor en flor y ovipositan en los ovarios, sitio en el que crecen y alcanzan estadios inmaduros. El tamaño de estos escarabajos juveniles se limita al desarrollo del ovario y por esta razón adoptan un perfil aqueniforme. Es posible que ante tal especificidad, existan especies de este grupo de escarabajos aun sin descubrir.

Los estudios sobre la biología reproductiva en especies de *Cosmos* son escasos. Los existentes se han concentrado en *C. bipinnatus* y *C. sulphureus* (Miyaque *et al.*, 1926, 1927; Little *et al.*, 1940; Crowe, 1954; Samata, 1956, 1958a, 1958b, 1959, 1961, 1962, 1964, 1977; Inazu y Mato, 1992). En *Cosmos*, las flores liguladas son neutras y ocasionalmente pistiladas (en *C. crithmifolius*). Las flores del disco son hermafroditas, su antesis es centripeta y el capítulo requiere en promedio de una semana para completar su desarrollo y funcionalidad. En *C. bipinnatus*, Little *et al.* (1940) y Crowe (1954) describieron un fenómeno de autoincompatibilidad único en Asteraceae. El proceso combina las características genéticas propias de la incompatibilidad heteromórfica y homomórfica. En el primero, el mecanismo genético para la fecundación cruzada consta de uno o dos genes, cada uno con dos alelos. Existe dominancia entre los alelos en el polen y en el estilo. El comportamiento del polen se determina por el genotipo del esporofito. En contraste, en la incompatibilidad homomórfica existe un gen de incompatibilidad con numerosos alelos que actúan cada uno de manera individual en el polen y en el estilo. Entonces, el gametofito determina el comportamiento del polen. Este hecho se refleja en diferencias del entrecruzamiento, la incompatibilidad entre algunas plantas F1 y uno o ambos padres e incompatibilidad entre plantas con el mismo genotipo.

En *Cosmos*, la hibridación es común y se ha sugerido como mecanismo importante en la especiación del grupo. Con frecuencia, se observan individuos que representan híbridos naturales, por ejemplo entre *C. carvifolius* y *C. linearifolius* (Schultz) Hemsley (1881: 200) (Melchert, 1968; Castro-Castro *et al.*, 2014]. Estos individuos resultan interesantes en un

contexto biogeográfico, puesto que se encuentran justo en las zonas de contacto de la distribución natural de los progenitores (Vargas-Amado *et al.*, 2013). La hibridación entre estas especies fue comprobada por Melchert (1968) y se puede inferir cuando se analizan distintos caracteres morfológicos. Los individuos híbridos presentan hojas simples y capítulos con ocho flores liguladas, como en *C. linearifolius*, pero los segmentos de las hojas son membranáceos y filiformes, como en *C. carvifolius*. Además, las flores del disco son translúcidas y similares a *C. carvifolius* pero su cantidad en cada capítulo es semejante a *C. linearifolius*. Un escenario similar fue señalado por Castro-Castro *et al.* (2014) entre poblaciones simpátricas de *C. carvifolius*, *C. crithmifolius* y *C. intercedens*. Aquí, las plantas con morfología intermedia son comunes. Otro caso fue documentado por Melchert (1968) entre *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus*.

El aislamiento reproductivo entre especies de *Cosmos* secc. *Cosmos* es incompleto. La hibridación natural entre *C. pacificus* y *C. sulphureus* es frecuente y es común localizar poblaciones en simpatria con individuos de morfología intermedia (Castro-Castro *et al.*, 2014). Híbridos artificiales entre *C. caudatus* y *C. sulphureus* han sido documentados por Samata *et al.* (1977); sin embargo, la descendencia obtenida de esta cruce fue estéril. No obstante, al aplicar un tratamiento especial con colchicina, los autores lograron obtener una F1 parcialmente fértil. Los híbridos mostraron una morfología vegetativa del tipo de *C. caudatus*, pero los capítulos obtenidos desarrollaron flores liguladas anaranjadas. Tras seis generaciones, la progenie presentó una morfología vegetativa decadente y entre los individuos comenzaron a aparecer capítulos con lígulas violadas, típicas de *C. caudatus*.

4. Cariotipos e importancia de alteraciones cromosómicas en Coreopsideae y *Cosmos*

Se ha sugerido que reducciones y duplicaciones cromosómicas favorecen la diversificación de Coreopsideae (Robinson *et al.*, 1981; Crawford *et al.*, 2009; Semple y Watanabe, 2009). De acuerdo con Smith (1975) y Robinson *et al.* (1981), los números cromosómicos básicos más comunes en la tribu son $x = 12$ o 14 . Sin embargo, Crawford *et al.* (2009) determinaron el valor de $x = 16$ como número básico, argumentando distintos eventos de aneuploidía en algunos géneros. Un escenario similar ocurre en *Cosmos*, en donde distintos eventos de aneuploidía y poliploidía se han asociado con su evolución. Como muestra, el 42% de los taxa reconocidos y de los cuales se conocen sus números cromosómicos son

poliploides. Aunque el escenario entre *C.* sección *Cosmos*, *C.* sección *Discopoda* y *C.* sección *Mesinenia* es contrastante. Dentro de las hierbas anuales, solo *C. caudatus* es poliploide; en las hierbas perennes 50% de las especies presentan números cromosómicos duplicados, y dentro de las especies sufrútices, 7 de 9 taxa (78%) presentan alteraciones de su número cromosómico básico (Castro-Castro *et al.*, 2014, 2015b; Apéndice 1).

Melchert (1968) correlacionó las variaciones cromosómicas con la morfología de *Cosmos* y sugirió la existencia de dos complejos. La primera dicotomía evolutiva originó a las secciones *Cosmos* y *Discopoda* por un lado, y a *Mesinenia* por el otro. En las especies sufrútices de la sección *Mesinenia* el número cromosómico base es $x = 11$ ($n = 11, 22, 33$). En contraste, en las hierbas perennes de la sección *Discopoda* y las anuales de la sección *Cosmos* es $x = 12$ ($n = 12, 24, 36, 48$). En resumen, en *Cosmos*, $x = 11$ y 12 y existe una serie gamética amplia, donde $n = 11, 12, 13, 22, 24$ y 48 (Castro-Castro *et al.*, 2014, 2015b; Apéndice 1). Un caso particular es *C. juxtlahuacensis*, en donde $n = 13$. Este número cromosómico puede ser explicado como el resultado de eventos de aneuploidía y quizás seguidos por autopoliploidía o aloploidía; o por otra parte, que este sea un conteo anómalo para la especie (Strother y Panero, 2001).

5. Relaciones filogenéticas

Los análisis filogenéticos de *Cosmos* son incompletos y sus resultados son contrastantes. Evidencia morfológica (Ryding y Bremer, 1992) y molecular (Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Muñiz, 2008) sugieren la monofilia del género. Los filamentos pubescentes y los aquenios tetraangulares con uno o dos surcos longitudinales son las sinapomorfias que soportan esta condición. Sin embargo, con distintas fuentes de evidencia las relaciones entre grupos hermanos difieren.

Ryding y Bremer (1992) sugirieron una relación de grupos hermanos entre *Cosmos* y *Heterosperma*, pero el análisis cladístico de caracteres morfológicos encontró a *Bidens* como grupo hermano de *Cosmos* (Tadesse *et al.*, 2001). En contraste, el análisis combinado de secuencias de los espaciadores internos (ITS) y externos (ETS) transcritos del ácido desoxiribonucleico nuclear ribosomal (nrADN) y secuencias del cloroplasto (intron *rpl16*, espaciadores *trnL-trnF* y región *matK*) ha sugerido a *Coreocarpus* como el grupo más cercano a *Cosmos* (Kimball *et al.*, 2003; Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008;

Muñiz-Mendoza, 2008). Sin embargo, estas hipótesis deben ser consideradas con mesura, debido a la representación taxonómica incompleta y el soporte débil de algunas de las hipótesis filogenéticas planteadas.

6. Potencial ornamental y usos tradicionales del género *Cosmos*

Cosmos tiene potencial ornamental (Rodríguez *et al.*, 2006, Castro-Castro *et al.*, 2012). Numerosos miembros de Coreopsideae han sido utilizados exitosamente en floricultura. Sin embargo, *Cosmos* es un recurso subaprovechado, aun y cuando su potencial ha sido equiparado con el del género *Dahlia*, en donde se reconocen hasta 50,000 variedades de cultivo (Castro-Castro *et al.*, 2012a, 2015a). El valor ornamental de *Cosmos* radica en la diversidad de formas de vida, de follaje, de colores de sus capítulos y elevada producción de capítulos por planta. *Cosmos* tiene un valor agregado, requiere cuidados mínimos para su mantenimiento, no necesita agua, poda o fertilización adicional y tiene resistencia natural a los insectos y enfermedades más comunes de su hábitat (Rodríguez *et al.*, 2006; Castro-Castro *et al.*, 2012).

La inducción de mutaciones somáticas mediante rayos X, rayos gamma y fósforo radioactivo ha sido probada en *Cosmos* (Gupta y Samata, 1964; Gupta y Matsuo, 1969). Los ensayos buscaban obtener variaciones favorables en el color, forma y número de series de las flores liguladas. Desde el punto de vista de la floricultura, los resultados fueron mixtos. Se comprobó el efecto de los genes controladores del desarrollo de la planta. Sus dimensiones decrecieron en función del tiempo de exposición. Lograron variaciones en color de las flores liguladas éstas pero presentaron una disección profunda y de poco valor ornamental. La obtención de capítulos con modificación de series de flores liguladas fue reducida.

Pocas especies en el género se han usado con fines hortícolas. *Cosmos atrosanguineus*, *C. bipinnatus*, *C. caudatus* y *C. sulphureus* son populares y sus frutos se comercializan con éxito en todo el mundo. Aunque las especies tienen su origen en México, la mayoría de los productores y comercializadores de aquenios son asiáticos y europeos, más aun, estas especies son más valoradas fuera del país.

Algunas especies de *Cosmos* son apreciadas por su eficiencia en el tratamiento de distintos padecimientos. Un caso es el uso medicinal tradicional de *C. pringlei* Robinson &

Fernald (1909: 623–624) en las comunidades Pima y Rarámuri en el noroeste de México. La especie es conocida con el nombre de *ripul'iki*, *ripuriki*, *t'pole* o *bavisa* y se utiliza el cocimiento de sus raíces para el tratamiento del empacho, fiebre, resfriado, tos y diarrea (Olivas-Sánchez, 1999). González-Elizondo *et al.* (2002) registraron el uso medicinal de *C. concolor* Sherff (1932: 434), *C. linearifolius*, *C. montanus* Sherff (1932: 433), *C. palmeri* Robinson (1909: 623) y *C. sulphureus*, por las comunidades indígenas O'dam y Wixárika del sur del estado de Durango. Por su parte, en el norte de Jalisco, las comunidades Wixárikas utilizan a *C. montanus* y *C. palmeri* como alimento o medicamento (Bauml, 1994). Monroy-Ortiz y Castillo-España (2007) documentaron el uso medicinal de *C. scabiosoides* en Morelos, en donde la especie es conocida como *cocopite* o *tlacopite*. El cocimiento de las raíces junto con otras hierbas es utilizado para combatir el cólico biliar, diarrea, hemorroides y en la recuperación postparto. Martínez (1959) mencionó el uso medicinal de *C. sulphureus* en el sureste mexicano, en donde se conoce como *xochipali* o *flor que pinta* y su cocimiento es útil contra el piquete del alacrán y las aftas bucales. En Argentina, Bolivia y Perú, Herrera y Garmendia (1940) y Novara y Gutiérrez (2010) reportaron el uso medicinal de *C. bipinnatus* y *C. peucedanifolius* por distintos grupos indígenas, quienes las nombran como *panti* y utilizan los capítulos como diaforéticos y las raíces en casos de pleuresía.

7. Problemática actual en la taxonomía del género *Cosmos*

Cosmos es morfológicamente muy diverso y citológicamente muy complejo. Existen grupos de especies en donde los límites morfológicos no son claros. Un caso es la delimitación entre *C. jaliscensis*, *C. mattfeldii* y *C. scabiosoides* Kunth (1820: 190). La morfología vegetativa de estas tres especies representa una variación clinal a lo largo de una amplia área geográfica.

Otro caso es *C. sessilis* y *C. stellatus* Sherff (1964: 70). Ambas especies tienen una distribución restringida al occidente de México, en la zona de transición entre la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur. De acuerdo con Sherff (1964), *C. sessilis* produce un solo tallo mientras que *C. stellatus* ramifica en 2 o 3 tallos. En *C. sessilis* las hojas son 3–7 lobadas y de lóbulos lanceolados y enteros, mientras que en *C. stellatus* las hojas son 5–7 lobadas, con los lóbulos lineares y pinnatisectos. Sherff (1964)

también señaló que *C. sessilis* posee capítulos discoides y aquenios exaristados; por otra parte, en *C. stellatus* los capítulos son radiados y los aquenios biaristados. Sin embargo, estas diferencias son aparentes y dependen del estado fenológico en que se recolectan. Ambas especies producen capítulos radiados pero las flores liguladas son caedizas. Además, las formas descritas por Sherff (1964) pueden ser localizadas creciendo en simpatría.

Así mismo, el par integrado por *Cosmos palmeri* y *C. pringlei* representa otro caso de variación clinal. Robinson (1901) señaló en los protólogos de ambas especies una serie de caracteres que cuantitativos que se traslapan o son continuos. *Cosmos nitidus* y *C. purpureus* (Candolle 1836: 604) Bentham & Hooker ex Hemsley (1881: 200) constituyen un par más de especies difíciles de distinguir. No es posible diferenciarlas morfológicamente si se tienen en cuenta las hojas, filarias y flores liguladas y difieren solo en la longitud de los internodos, la segmentación y pubescencia de las hojas y la dimensión y márgenes de los folíolos. Además, ambas crecen en simpatría en el sur del Estado de México.

Un último complejo dentro de *Cosmos* sección *Discopoda* es el formado por *C. diversifolius* Otto ex Knowles & Westcott (1838: 47) y *C. peucedanifolius*. Entre ambas especies, la labilidad de los caracteres foliares es similar. Los capítulos son también similares, aunque la forma, color y tamaño de las filarias es distinta. En cuanto a su distribución, *C. diversifolius* crece del noreste de México a Guatemala, mientras que *C. peucedanifolius* se restringe al norte de Argentina, oeste de Bolivia y sur de Perú (Vargas-Amado *et al.*, 2013).

Dentro de *Cosmos* secc. *Mesinenia*, los límites entre *C. crithmifolius*, *C. intercedens* Sherff (1964: 69) y *C. landii* Sherff (1917: 29) son difíciles de establecer. Sherff (1964) separó a *C. intercedens* de *C. crithmifolius* por poseer segmentos de las hojas falcados y de 1.5–3.5 cm de longitud y pecíolos alados de 1.0 cm de longitud. McVaugh (1984) consideró a *C. intercedens* y *C. landii* como variantes geográficas de *C. crithmifolius*.

Un ejemplo más de la problemática en *Cosmos* es la dificultad en la generación de una clave dicotómica para la determinación de los taxones. Sherff (1932, 1955) generó una para de 20 especies; Melchert (2010b) propuso otra, pero además de no incluir a todas las

especies, tiene problemas en algunas dicotomías. Por ejemplo, se omiten o no siguen un mismo orden los caracteres entre los pares 6, 7, 8, 11, 17 y 19; el número del par 22 está duplicado, y los caracteres de la copla 3 se encuentran repetidos. Existen inconsistencias en el uso del color de las flores del disco entre las dicotomías 22, 25, 26, 28 y 29. Otro caso es el conjunto de coplas para separar a las especies de *Cosmos* secc. *Mesinenia*, en el que se incluye a *C. juxtlahuacensis* (*Cosmos* secc. *Discopoda*: 15, 15'). Aun más, en los pares 8, 22 y 27 el redireccionamiento hacia el par correspondiente, es equívoco. En conclusión, es necesaria una revisión taxonómica del género, para establecer sus límites intergenéricos, infragenéricos, interespecíficos e infraespecíficos.

Por otro lado, la filogenia de *Cosmos* es desconocida. El análisis cladístico de la variación morfológica ofrece respuestas útiles a preguntas sobre el proceso evolutivo. También permite la evaluación de características morfológicas tradicionalmente utilizadas en la formación de grupos de especies. Enfatiza la influencia que los síndromes adaptativos producen en las hipótesis filogenéticas y, por último, revela la dirección que estudios posteriores, sobre el mismo grupo de plantas, deben seguir. Para la obtención de una hipótesis filogenética de *Cosmos*, en la presente investigación se utilizaron datos morfológicos y secuencias de ITS y ETS. Ambas regiones del ADN han sido empleadas a niveles taxonómicos infragenéricos en distintos grupos vegetales (Baldwin *et al.*, 1995, 1998; Small *et al.*, 1998; Graham y Olmstead, 2000; Linder *et al.*, 2000; Álvarez y Wendel, 2003; Samuel *et al.*, 2003; Saar *et al.*, 2003; Kress *et al.*, 2005; Shaw *et al.*, 2005, 2007; Rodríguez y Sytsma 2006; Timme *et al.*, 2007; Lahaye *et al.*, 2008).

Como antecedente a esta propuesta, Muñoz-Mendoza (2008) mostró la utilidad de los ITS para establecer relaciones filogenéticas en *Cosmos* con 11 especies. Sus resultados mostraron que los ITS contienen suficiente variación para establecer relaciones filogenéticas entre *Cosmos*. Su utilidad se ha demostrado en géneros cercanos a *Cosmos* (Bremer, 1992; Kimball *et al.*, 2003; Saar *et al.*, 2003; Crawford y Mort, 2005; Mort *et al.*, 2008).

Por último, distintos eventos de poliploidía y aneuploidía se han asociado con la evolución de *Cosmos*. Ante este contexto, es necesario un análisis de la variabilidad

cromosómica en *Cosmos*, que en combinación con la filogenia puede mejorar el entendimiento de los procesos evolutivos ocurridos.

8. Propósitos y relevancia del presente estudio

La mayor diversidad de Coreopsideae se concentra en México, en donde se desarrollan más del 50% de sus especies. Un escenario similar ocurre en *Cosmos*, en donde 95% de sus especies se desarrollan en México y de ellas 60% de su diversidad (21 spp.) se encuentran en Jalisco. De este modo, es factible recolectar de forma rápida a la mayoría de los taxa e incluir en un análisis filogenético a todas las especies de *Cosmos* como grupo interno y varias especies de los géneros cercanos como grupo externo. La riqueza de especies en *Cosmos* también incluye diversidad en morfología, en estrategias de sobrevivencia, en alteraciones cromosómicas y en preferencias ecológicas, lo convierte a este grupo de plantas en un modelo ideal para el estudio de procesos evolutivos y biogeográficos.

Los estudios filogenéticos sobre angiospermas cuyo centro de origen y diversificación es México, son escasos. La mayoría han sido elaborados por investigadores norteamericanos y europeos (Bogler y Sympson, 1996; Clarke *et al.*, 2000; Miller y Bayer, 2003; Patterson y Givnish, 2003; Saar *et al.*, 2003; Bogler *et al.*, 2006; Seigler *et al.*, 2006; Zomlefer *et al.*, 2006) o bien por botánicos mexicanos que se instruyeron en universidades del extranjero (p.ej. Magallón y Sanderson, 2002; Lara-Cabrera y Spooner, 2004, 2005; Rodríguez y Sytsma, 2006). En Asteraceae la situación es similar (Jansen *et al.*, 1991; Ryding y Bremer, 1992; Kim *et al.*, 1999; Linder *et al.*, 2000; Saar *et al.*, 2003). *Cosmos* ofrece la oportunidad de romper con la tendencia anterior. Es un grupo nativo y diverso, en el que no se han resuelto sus relaciones de parentesco. Además, por su diversidad en estrategias de sobrevivencia, también se convierte en un modelo ideal para el estudio de la evolución morfológica y cromosómica. La diversificación de *Cosmos* ha ocurrido en México y su análisis permite reconocer patrones de distribución geográfica y procesos de especiación.

9. Objetivo general

Analizar la diversidad y estimar las relaciones filogenéticas de *Cosmos*.

10. Objetivos particulares

- i. Analizar la diversidad morfológica y citogenética de *Cosmos*.

- ii. Evaluar la utilidad de la información morfológica y secuencias de ADN en la estimación de una filogenia de *Cosmos*.
- iii. Describir los procesos evolutivos responsables en la diversificación de *Cosmos*.

11. Hipótesis

El trabajo abordó diferentes fuentes de evidencia para el entendimiento de las relaciones evolutivas de *Cosmos* a partir de tres hipótesis centrales:

- a) *Cosmos* es un grupo monofilético;
- b) La clasificación de *Cosmos* que da énfasis a los hábitos de crecimiento, no es natural ya que dicha característica es homoplásica, y oculta procesos de convergencia evolutiva;
- c) La poliploidía es un proceso evolutivo frecuente e importante en la diversificación de *Cosmos*.

12. Reseña de capítulos

La tesis se compone por siete capítulos. El primero, que corresponde a este, incluye antecedentes sobre la diversidad, distribución geográfica y estado de conservación, historia taxonómica, biología de la reproducción, citología, hipótesis filogenéticas, potencial ornamental, usos tradicionales y problemas actuales en la taxonomía de *Cosmos*. Además, se plantean la relevancia, los objetivos y la hipótesis del estudio.

El Capítulo 2 aporta datos sobre la variabilidad macromorfológica de *Cosmos*. Mejora el entendimiento de los límites intergenéricos en Coreopsidaeae, de los grupos infragenéricos y las relaciones interespecificas. También se analiza la variabilidad en los niveles de ploidía entre especies y entre poblaciones de una misma especie, y se aportan datos novedosos sobre la distribución geográfica del género. Esta tarea comprendió la recolección de todas las especies y la revisión de 3,650 ejemplares botánicos depositados en 52 herbarios: ANSM, B, BAA, BOLV, CAS, CHAP, CHAPA, CHIP, CIIDIR, CIMI, COCH, CREG, ENCB, FCME, FEZA, G, GBH, GUADA, HCIB, HEM, HUAP, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MO, MOL, NY, OAX, QMEX, SERO, SI, SLPM, TEX, UAGC, UAMIZ, UAN (Nayarit), UAT, UNL, USON, USZ, WIS, XAL, XALU y ZEA. Asimismo, se consultaron especímenes tipo por medio de los sitios virtuales de los herbarios B, F, G, GH, IA, K, MICH, NY, P, TEX y US (lista de acrónimos según

Thiers, 2013) y a través de JStor Plant Science. Un resultado importante de este capítulo fue la elaboración una clave dicotómica para la identificación de las especies de *Cosmos*.

En el Capítulo 3 se describen dos especies nuevas de *Cosmos*, se amplía la descripción morfológica de *Bidens herzogii* (= *C. herzogii*) y se apoya la transferencia de ésta especie de *Cosmos* a *Bidens* con base en datos de su morfología, biogeografía y el número cromosómico.

En el Capítulo 4 se reporta, por vez primera, el número cromosómico de tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda*. Al mismo tiempo, discute la relación entre los niveles de ploidía y la distribución geográfica de las especies de esta sección. Por último, describe a la poliploidía como un mecanismo de especiación en *Cosmos*.

En el Capítulo 5 se presenta una hipótesis filogenética datada de *Cosmos*, con base en el análisis de caracteres morfológicos y secuencias de ADN. La filogenia soporta la monofilia de Coreopsidae, afirma la relación de grupos hermanos entre *Cosmos* y *Coreocarpus congregatus*, apoya la transferencia de especies de *Cosmos* a *Bidens* y muestra la problemática de los grupos infragenéricos descritos previamente. La hipótesis generada también permite reconocer a *Cosmos* como un grupo que tuvo su origen en la Región Neotropical. Apunta a la Zona de Transición Mexicana (ZTM) como el área que favoreció su radiación. Señala 25 eventos de dispersión desde la Región Neotropical hacia la ZTM y la Zona de Transición Sudamericana. Por otro lado, evidencia que agrupar especies con base en hábitos de crecimiento genera grupos artificiales. Por último, señala que la poliploidía, la aneuploidía y la diversidad en formas de vida son mecanismos importantes para generar variación, y a su vez que la variación es y ha sido necesaria para la adaptación y especiación en *Cosmos*.

El Capítulo 6 incluye una aproximación a la diversidad de estructuras vegetativas y reproductivas como elementos del valor ornamental en *Cosmos*. Además, ofrece datos sobre el cultivo de sus especies. Al final, el Capítulo 7 incluye discusiones, perspectivas y conclusiones generales.

13. Literatura citada

Álvarez, I. y J.F. Wendel. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetics inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 417–434.

- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (Coords.). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. En: <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/terrestres.html>
- Baldwin, B.G., M.J. Sanderson, J.M. Porter, M.F. Wojciechowski, C.S. Campbell y M.J. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247–277.
- Baldwin, B.G., M.J. Sanderson, J.M. Porter, M.F. Wojciechowski, C.S. Campbell y M.J. Donoghue. 1998. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) PF 18S–26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10: 449–463.
- Bauml, J.A. 1994. *Ethnobotany of the Huichol people of Mexico*. Ph.D. Thesis. The Claremont Graduate School, Claremont. 265 pp.
- Bentham, G. 1839. *Plantas Hartwegianas imprimis Mexicanas Adjectis Nonnullis Grahamianis, Enumerat Novasque Describit*. Linnean Society of London, Londres. 393 pp.
- Bentham, G. 1845. *Coreocarpus and Cosmos*. En: Hinds, R.B. (ed.) *The Botany of the voyage of H.M.S. Sulphur, under the command of captain Sir Edward Belcher, R.N., C.B., F.R.G.S., etc. during the years 1836–42*. Smith, Elder & Co., London. 119 pp.
- Berchtold, F.G. y J.S. Presl. 1820. *O přirozenosti rostlin*. Prir. Rostlin, Prague. 324 pp.
- Blake, S.F. y E.E. Sherff. 1923. Two new genera related to *Narvalina*. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 13: 102–105.
- Bogler, D.J. y B.B. Simpson. 1996. Phylogeny of Agavaceae based on its rDNA sequence variation. *American Journal of Botany* 83: 1225–1235.
- Bogler, D.J., J.C. Pires y J. Francisco-Ortega. 2006. Phylogeny of Agavaceae based on *ndhF*, *rbcL*, and ITS sequences: implications of molecular data for classification. *Aliso* 22: 313–328.

- Bonato, G.A. 1793. *Pisaura automorpha* e *Coreopsis formosa*, piante nuove. Nabu Press, Padua. 34 pp.
- Cabrera-Gutiérrez, R. y J.M. Espíndola. 2010. The 1998–1999 eruption of Volcán de Colima, Mexico: an application of Maeda's viscoelastic model. *Geofísica Internacional* 49: 83–96.
- Candolle, A.P. de. 1836. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum, huc usque cognitarum, juxta methodi naturalis normas digesta. Pars Quinta. Sistens Calycereas et Compositarum tribus priores*. Treuttel & Würtz, Paris. 709 pp.
- Carr, G.D., R.M. King, A.M. Powell y H. Robinson. 1999. Chromosome numbers in Compositae. XVIII. *American Journal of Botany* 86: 1003–1013.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2012. *Diversidad y valor ornamental del género Cosmos Cav. (Asteraceae)*. En: Claudio-García, L.E. y R. Novelo-González (eds.). *Memorias del III Congreso de Ciencia y Arte del Paisaje*. Academia Mexicana del Paisaje, A.C., Guadalajara. Pp. 40–55.
- Castro-Castro, A., A. Rodríguez, G. Vargas-Amado y M. Harker. 2012a. Diversidad del género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Jalisco, México y descripción de una especie nueva. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 347–358.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsideae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35–49.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2014. Análisis macromorfológico y citogenético del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsideae), con una clave para su identificación. *Botanical Sciences* 92: 363–388.
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J.J. Castañeda-Nava, M. Harker, F. Santacruz-Ruvalcaba y A. Rodríguez. 2015. New insights on morphology, chromosome number, and geographic distribution of *Bidens herzogii* (Coreopsideae, Asteraceae). *Phytoneuron* (en preparación).

- Castro-Castro, A., O. Zuno-Delgadillo, M.A. Carrasco-Ortiz, M. Harker y A. Rodríguez. 2015a. Novedades en el género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsidae) en Nueva Galicia, México. *Botanical Sciences* 93: 41–51.
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J.J. Castañeda-Nava, M. Harker, F. Santacruz-Ruvalcaba y A. Rodríguez. 2015b. Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreopsidae), con notas citogeográficas. *Acta Botanica Mexicana*.
- Cavanilles, J.S. 1791. *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt* 1. Lazaro Gayguer, Madrid. 67 pp.
- Cavanilles, J.S. 1794. *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt* 3. Lazaro Gayguer, Madrid. 169 pp.
- Clarke, H.D., S.R. Downie y D.S. Seigler. 2000. Implications of chloroplast DNA restriction site variation for systematics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae). *Systematic Botany* 25: 618–632.
- Colburn-Bridwell, J. 1931. Bruchidaeinfesting seeds of Compositae, with description of new genera and species (Coleoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 33: 37–42.
- Crawford, D.J. y M.E. Mort. 2005. Phylogeny of eastern North American *Coreopsis* (Asteraceae-Coreopsidae): insights from nuclear and plastid sequences, and comments on character evolution. *American Journal of Botany* 92: 330–336.
- Crawford, D.J. y T.F. Stuessy. 1981. The taxonomic significance of anthochlors in the subtribe Coreopsidinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* 68: 107–117.
- Crawford, D.J., M. Tadesse, M.E. Mort, R.T. Kimball y C.P. Randle. 2009. *Coreopsidae*. En: Funk, V.A., A. Susanna, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds). *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, International Association for Plant Taxonomy, Viena. Pp. 713–730.
- Crowe, L.K. 1954. Incompatibility in *Cosmos bipinnatus*. *Heredity* 8: 1–11.

- González-Elizondo, M., I.L. López-Enríquez, M.S. González-Elizondo y J.A. Tena Flores. 2002. *Plantas medicinales del estado de Durango y zonas aledañas*. CIIDIR-IPN, Durango. 185 pp.
- Graham, S.W. y R.G. Olmstead. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. *American Journal of Botany* 87: 1712–1730.
- Gray, A. 1853. *Plantae Wrightianae texano-neomexicanae* 2. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 5: 1–119.
- Gray, A. 1854. *Plantae Novae Thurberianae*: the characters of some new genera and species of plants in a collection made by George Thurber, Esq., of the late Mexican boundary commission, chiefly in New Mexico and Sonora. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences, New Series* 5: 297–328.
- Gray, A. 1883. Contributions to North American botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 19: 1–96.
- Greenman, J.M. 1905. Descriptions of spermatophytes from the southwestern United States, Mexico and Central America. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 41: 265. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/8835495#page/245/mode/1up>
- Greenman, J.M. 1908. The generic name *Goldmania*. *Botanical Gazette* 45: 198.
- Grisebach, A.H.R. 1861. *Flora of the British West Indian islands*. Lovell Reeve & Co., Londres. 798 pp. En: <http://www.botanicus.org/page/379593>
- Gupta, M.N. y T. Matsuo. 1969. Induction of somatic mutations in *Cosmos bipinnatus* by internal beta irradiation from incorporated radiophosphorus. *Radioisotopes* 18: 56–59.
- Gupta, M.N. e Y. Samata. 1964. Effects of X-irradiations on *Cosmos bipinnatus* with particular reference to induction of somatic mutations (preliminary report). *Journal of Japanese Breeding* 14: 17–26.
- Hemsley, W.B. 1881. *Botany* 2. En: Godman, F.D. y O. Salvin (eds.). *Biologia Centrali-Americana; or, contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and*

- Central America* R.H. Porter, Londres. Pp. 200. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/597952#page/1/mode/1up>
- Herrera y Gardmendis, F.L. 1940. Plantas que curan y plantas que matan de la flora del Cuzco. *Revista del Museo Nacional de Lima* 9: 73–127
- Heynhold, G. 1840. *Nomenclator botanicus hortensis, oder alphabetische und synonymische aufzählung der in den gärten Europa's cultivirten gewächse, nebst angabe ihres autors, ihres vaterlandes, ihrer dauer und cultur, bearb.* Dresden, Leipzig. 783 pp. En: <http://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=hvd.32044106312119;view=1up;seq=1>
- Hind, D.J.N. 2013. The identity of *Cosmos herzogii* (Compositae: Heliantheae: Coreopsidinae) from Eastern Bolivia. *Kew Bulletin* 68: 505–510.
- Hooker, J.D. 1861. *Cosmos diversifolius*; var. *atro-sanguineus*. *Curtis Botanical Magazine* (3rd ser.) 87: ad tab. 5227.
- Inazu, A. y M. Mato. 1992. Expression of color-controlling gene *C* in *Cosmos bipinnatus* Cav. in relation to the anthocyanin biosynthetic pathway. *Japanese Journal of Breeding* 42: 605–613.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2013. Abreviaturas de las entidades federativas, México. En: <http://www.inegi.org.mx/>
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2010. *IUCN red list categories and criteria, ver. 7*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, Reino Unido. En: <http://www.iucnredlist.org/>
- Jacquin, N.J. 1786–1793. *Icones plantarum rariorum* 3. Vindobonae, Londres. 24 pp. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/271300#page/21/mode/1up>
- Jacquin, N.J. 1798. *Plantarum Rariorum Horti Caesarei Schoenbrunnensis* 3. J. White, Londres. 80 pp. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/272456#page/6/mode/1up>
- Jansen, R.K., H.J. Michaels y J.D. Palmer. 1991. Phylogeny and character evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. *Systematic Botany* 16: 98–115.

- Jose J.C. y P.M. Mathew. 1995. Chromosome numbers in the South Indian Heliantheae (Compositae). *Compositae Newsletter* 27: 7–10.
- Kaltd, F.W. 1881. Neue Compositen, in dem Herbar des Herrn Francaville Entedckt und Beschreiben. *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle* 15: 321–334.
- Kaltd, F.W. 1889. Beiträge zur Kenntniss der Compositen. *Leopoldina* 25: 104–109.
- Keil D.J. y T.F. Stuessy. 1975. Chromosome counts of Compositae from the United States, Mexico and Guatemala. *Rhodora* 77: 171–195.
- Kim, S.C., D.J. Crawford, M. Tadesse, M. Berbee, F.R. Ganders, M. Pirseyedi y E.J. Esselman. 1999. ITS sequences and phylogenetic relationships in *Bidens* and *Coreopsis* (Asteraceae). *Systematic Botany* 24: 480–493.
- Kimball, R.T. y D.J. Crawford. 2004. Phylogeny of Coreopsideae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 127–139.
- Kimball, R.T., D.J. Crawford y E.B. Smith. 2003. Evolutionary processes in the genus *Coreocarpus*: insinghts from molecular phylogenetics. *Evolution* 57: 52–61.
- Knowles. G.B. y F. Westcott. 1838. *Floral cabinet, magazine of exotic botany* 2: 3–4 (t. 47).
- Kress, J.W., K.J. Wurdack, E.A. Zimmer, L.A. Weigt y D.H. Janzen. 2005. Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 8369–8374.
- Kunth, C.S. 1820. *Nova genera et species plantarum*. N. Maze, París, 412 pp.
- Kuntze, C.E.O. 1898. *Revisio Generum Plantarum* 3. A. Felix, Leipzig. 576 pp.
- La Llave, P. de. 1824. *Hidalgoa*. En: La Llave, P. de y Martínez de Lexarza, J. (eds.) *Novorum vegetabilium descriptiones*. Martinum Riveram, México, D.F. Pp. 15.
- Lahaye, R., M. van der Bank, D. Bogarin, J. Warner, F. Pupulin, G. Gigot, O. Maurin, S. Duthoit, T.G. Barraclough y V. Savolainen. 2008. DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots. *Proccedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 2923–2928.

- Lara-Cabrera, S.I. y D.M. Spooner. 2004. Taxonomy of North and Central American diploid wild potato (*Solanum* sect. *Petota*) species: AFLP data. *Plant Systematics and Evolution* 248: 129–142.
- Lara-Cabrera, S.I. y D.M. Spooner. 2005. Taxonomy of Mexican diploid wild potatoes (*Solanum* sect. *Petota*): morphological and microsatellite data. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 104: 199–225.
- Latreille, P.A. 1802. *Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et insectes*. F. Dufart, París. 906 pp. En: <http://www.archive.org/stream/histoirenaturell34latr#page/n7/mode/2up>
- Lawrence, W.J.C. 1929. The genetic and cytology of *Dahlia* species. *Journal of Genetics* 2: 125–159.
- Lessing, C.F. 1831. De plantis in expeditione romanzoffiana observatis disserere pergitur. Synathereae addendae. *Linnaea* 6: 501–526.
- Linder, R.C., L.J. Goertzen, B.V. Heuvel, J. Francisco-Ortega y R.K. Jansen. 2000. The complete external transcribed spacer of 18S-26S rDNA: amplification and phylogenetic utility at low taxonomic levels in Asteraceae and closely allied families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 285–302.
- Lindley, J. 1829. *Natural arrangement*. Part II. En: Loudon, J.C. *An encyclopedia of plants: comprising the specific character, description, culture, history, application in the arts, and every other desirable particular respecting all the plants indigenous, cultivated in, or introduced to Britain*. Londres. Pp. 1334.
- Lindley, J. 1830. Report upon the new or rare plants which flowered in the garden of the Horticultural Society at Chiswick, between March, 1825, and March, 1826. Part I. Tender plants. *Transactions of the Horticultural Society of London* 7: 46–75.
- Lindley, J. 1837. Ornamental flower-garden and shrubbery: consisting of coloured figures of plants and shrubs cultivated in British Gardens; accompanied by their history, best method of treatment in cultivation, propagation, & c. *Edwards's Botanical Register* 23: 1–185.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. Salvius, Estocolmo, 1200 pp.

- Little, T.H., J.H. Kantor y B.A. Robinson. 1940. Incompatibility studies in *Cosmos bipinnatus*. *Genetics* 25: 150–156.
- Maciel, R., J.R. Elguera, L.E. Peña-García y J.A. Pérez de la Rosa. 2011. Evolución biogeológica durante el Pleistoceno, en la Sierra La Primavera, Jalisco, México. *Scientia-CUCBA* 13: 53–71.
- Magallón, S. y M.J. Sanderson. 2002. Relationships among seed plants according to highly conserved genes: sorting conflicting phylogenetic signals among ancient lineages. *American Journal of Botany* 89: 1991–2006.
- Martínez, M. 1959. Las plantas medicinales de México. Editorial Botas, México, D.F. 656 pp.
- McVaugh, R. 1984. Flora Novo-Galiciana XII (Compositae). A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico. *University of Michigan Press* 12: 262–281.
- Melchert, T.E. 1967. Systematic studies in the Coreopsidinae (Compositae): new *Cosmos* from Mexico. *Sida* 3: 170–176.
- Melchert, T.E. 1968. Systematic studies in the Coreopsidinae: cytotaxonomy of Mexican and Guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* 53: 345–353.
- Melchert, T.E. 1990a. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsideae). *Phytologia* 69: 189–199.
- Melchert, T.E. 1990b. *Cosmos caudatus* (Asteraceae: Coreopsideae) in Mexico: a cytotaxonomic reappraisal. *Phytologia* 69: 200–215.
- Melchert, T.E. 2010. Chromosome counts of *Bidens*, *Cosmos* and *Thelesperma* species (Asteraceae, Coreopsidinae). *Phytologia* 92: 312–333.
- Melchert, T.E. y B.L. Turner. 1990. New species, names, and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsideae). *Phytologia* 68: 20–31.
- Miller, J.T. y R.J. Bayer. 2003. Molecular phylogenetics of *Acacia* subgenera *Acacia* and *Aculeiferum* (Fabaceae: Mimosoidea), based on the chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. *Australian Systematic Botany* 16: 27–33.

- Miyake, K., Y. Imai y K. Tabuchi. 1926. On the inheritance of *Cosmos*. *The Botanical Magazine* 479: 592–598.
- Miyake, K., Y. Imai y K. Tabuchi. 1927. Genetic experiments with *Cosmos*. *Journal of the College of Agriculture, Imperial University of Tokyo* 9: 33–36.
- Monroy-Ortiz, C. y P. Castillo-España. 2007. *Plantas medicinales utilizadas en el estado de Morelos*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca. 405 pp.
- Mort, E.M., C.P. Randle, R.T. Kimball, M. Tadesse y D.J. Crawford. 2008. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Taxon* 57: 109–120.
- Muñiz-Mendoza, R. 2008. Análisis filogenético preliminar del género *Cosmos* (Asteraceae) con base en secuencias del ADN ribosomal (ITS). Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, 38 pp.
- Novara, L.J. y D.G. Gutiérrez. 2010. Asteraceae Bercht. & J. Presl, Tr. V. Heliantheae Cass, Flora del valle de Lerma. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora* 9: 1–201.
- Olivas-Sánchez, M.P. 1999. *Plantas medicinales del estado de Chihuahua. Vol. I*. Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Ciudad Juárez. 132 pp. En: http://books.google.com.mx/books/about/Plantas_medicinales_del_estado_de_Chihuahua.html?id=rIteOo_CNIAC&redir_esc=y
- Ortigies, K.E. 1861. *Bidens atrosanguinea* Ortigies. Compositae: Senecionideae. *Gartenflora* 10: 406–409. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/40080905#page/446/mode/1up>
- Panero, J.L. 2008. *Tribe Coreopsidae*. En: Kubitzki, K., J.W. Kaderit y C. Jeffrey (eds.). *The families and genera of vascular plants VIII. Flowering plants, Eudicots, Asterales*, Springer-Verlag, Berlin. Pp. 406–417.
- Panero, J.L. y J.L. Villaseñor. 1996. Novelties in Asteraceae from southern Mexico. *Brittonia* 48: 79–90.

- Panero J.L. y V.A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909–922.
- Paray, L. 1958. Nuevas compuestas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 22: 1–11.
- Patterson, T.B. y T.J. Givnish. 2003. Geographical cohesion, chromosomal evolution, parallel adaptive radiations, and consequent floral adaptations in *Calochortus* (Calochortaceae): evidence from a cpDNA phylogeny. *New Phytologist* 161: 253–264.
- Persoon, C.H. 1807. *Synopsis Plantarum seu enchiridium botanicum* 2. J.G. Cottam, París. 656 pp. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/235811#page/659/mode/1up>
- Poepping, E.F. y S.F.L. Endlicher. 1843. Nova genera ac species plantarum quas in Regno Chilensi Peruviano et in terra amazonica. *Nova Genera ac Species Plantarum* 3: 1–300.
- Powell, A.M. y B.L. Turner. 1963. Chromosome numbers in the Compositae. VII. Additional species from the southwestern United States and Mexico. *Madroño* 17: 128–139.
- Richard, P.C. 1807. *Chrysantellum*. En: Persoon, C.H. (ed.) *Synopsis plantarum* 2. J.G. Cottam, París. Pp. 471.
- Robinson, B.L. 1909. Diagnoses and transfers of the Tropical American phanerogams. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 44: 613–626.
- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1–102.
- Robinson, H., A.M. Powell, R.M. King y J.F. Weedin. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1–28.
- Rodríguez, A. y K.J. Sytsma. 2006. Phylogenetics of the “tiger-flower” group (Tigridieae: Iridaceae): molecular and morphological evidence. *Aliso* 22: 412–424.
- Rodríguez, A., M. Harker, A. Quezada-Solís y S. Casillas-Gaeta. 2006. *Diversidad y potencial ornamental del género Cosmos Cav. (Asteraceae) en Jalisco*. En: Carvajal,

- S. (ed.). *Avances en la Investigación Científica en el CUCBA*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara. Pp. 610–619.
- Ryding, O. y K. Bremer. 1992. Phylogeny, distribution, and classification of the Coreopsidaeae (Asteraceae). *Systematic Botany* 17: 649–659.
- Rzedowski, J. 1972. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México III. Algunas tendencias de la distribución geográfica y ecológica de las Compositae mexicanas. *Ciencia* 27: 123–132.
- Samuel, R., T.F. Stuessy, K. Tremetsberger, C.M. Baeza y S. Silvacl-Yakovlev. 2003. Phylogenetic relationships among species of *Hypochaeris* (Asteraceae: Cichorieae) based on ITS, plastid *trnL* intron, *trnL-F* spacer, and *matK* sequences. *American Journal of Botany* 90: 496–507.
- Saar, D.E., N. Polans y P.D. Sorensen. 2003. A phylogenetic analysis of the genus *Dahlia* (Asteraceae) based on internal and external transcribed regions of nuclear ribosomal DNA. *Systematic Botany* 28: 627–639.
- Samata, Y. 1956. Studies on the inheritance of the flower types in *Cosmos bipinnatus* Cav. (preliminary report). *Japanese Journal of Breeding* 6: 142–146.
- Samata, Y. 1958a. Genetic studies on *Cosmos bipinnatus*. I. On the classification and inheritance of flower types. *Japanese Journal of Breeding* 8: 131–136.
- Samata, Y. 1958b. Genetic studies on *Cosmos bipinnatus*. II. Further studies on the inheritance of flower types. *Japanese Journal of Breeding* 8: 261–268.
- Samata, Y. 1959. Genetic studies in *Cosmos bipinnatus*. III. Environmental modification on flower types. *Japanese Journal of Breeding* 9: 179–186.
- Samata, Y. 1961. Genetic studies in *Cosmos bipinnatus*. IV. Determination of the sensitive period to the cumulative effect of temperature on the phenotypic expression of the flower-type. *Japanese Journal of Breeding* 11: 300–306.
- Samata, Y. 1962. Genetic studies in *Cosmos bipinnatus*. V. Morphological development of flower-heads by the action of the flower-type genes. (1) In single type, malformed types, and sub-petaled types. *Japanese Journal of Breeding* 12: 33–40.

- Samata, Y. 1964. Genetic studies in *Cosmos bipinnatus*. VI. Morphological development of flower-heads by the action of the flower-type genes. (2) In doubled types. *Japanese Journal of Breeding* 14: 40–46.
- Samata, Y., K. Inazu y K. Takahashi. 1977. Studies on the interspecific hybrid between *Cosmos sulphureus* and *C. bipinnatus* with special reference to flower color and pigments. *Japanese Journal of Breeding* 27: 223–236.
- Schultz, C.H.B. 1847. Schreiben an Herrn Hohenacker in Esslingen, die Bestimmung einiger ostindischen Compositen betr. *Flora* 23: 374–375. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/42488#page/374/mode/1up>
- Schultz, C.H.B. 1856. *Flora of north western Mexico*. En: Seemann, B. *The Botany of the voyage of H.M.S. Herald under the command of captain Henry Kellett, R.N., C.B., during the years 1845–51*. John Edward Taylor, Londres. 484 pp. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/519243#page/485/mode/1up>
- Schultz, C.H.B. 1865. Premiere liste des plantes des Andes Boliviennes recueillies et distribueés. *Bulletin de la Société Botanique de France* 12: 79–83.
- Seigler, D.S., J.E. Ebinger y J.T. Miller. 2006. The genus *Senegalia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the new world. *Phytologia* 88: 38–93.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México, D.F.
- Semple, J.C. y K. Watanabe. 2009. *A review of chromosome numbers in Asteraceae with hypotheses on chromosomal base number evolution*. En: Funk, V.A., A. Susanna, T. Stuessy y R. Bayer (eds.). *Systematics, evolution and biogeography of the Compositae*. International Association of Plant Taxonomy, Viena. Pp. 61–72.
- Seseé, L.M y J.M. Mociño. 1887. *Plantas de Nueva España coleccionadas por mandato y bajo los auspicios del benignísimo Rey Carlos IV, y ordenadas conforme al sistema de*

Linneo. I. Escalante, México, D.F. 184 pp. En:
<http://www.biodiversitylibrary.org/page/38902245#page/5/mode/1up>

Shaw, J., E.B. Lickey, E.E. Schilling y R.L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275–288.

Sherff, E.E. 1917. Studies in the genus *Bidens* IV. *Botanical Gazette* 64: 21–41.

Sherff, E.E. 1923. New or otherwise noteworthy Compositae. *Botanical Gazette* 76: 78–94.

Sherff, E.E. 1929. New or otherwise noteworthy Compositae. III. *Botanical Gazette* 88: 285–309.

Sherff, E.E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8: 401–447.

Sherff, E.E. 1934. Some new or otherwise noteworthy members of the families Labiatae and Compositae. *Botanical Gazette* 96: 136–153.

Sherff, E.E. 1936. Additions to the genus *Euphorbia* L. and to certain genera of the Compositae. *Botanical Gazette* 97: 580–609.

Sherff, E.E. 1937. Certain new plants from Hawaii and Mexico. *American Journal of Botany* 24: 88–90.

Sherff, E.E. 1948. A name for the "alpha" variety or forma of miscellaneous dicotyledonous plants. *Brittonia* 6:332–342.

Sherff, E.E. 1955. *Cosmos*. En: Sherff, E.E. y E.J. Alexander (eds.) *North American Flora* 2. The New York Botanical Garden, Nueva York. Pp. 149.

Sherff, E.E. 1959. Notes on Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* 11: 188–190.

Sherff, E.E. 1962. New Coreopsidae from Mexico and the United States. *Brittonia* 14: 172–173.

Sherff, E.E. 1964. Some new or otherwise noteworthy Coreopsidinae (Compositae) from Mexico. *Brittonia* 16: 58–73.

- Small, R.L., J.A. Ryburn, R.C. Cronn, T. Seelanan y J.F. Wendel. 1998. The tortoise and the hare: choosing between noncoding plastome and nuclear *Adh* sequences for phylogenetic reconstruction in a recently diverged plant group. *American Journal of Botany* 85: 1301–1315.
- Smith, E.B. 1975. The chromosome numbers of North American *Coreopsis* with phyletic interpretations. *Botanical Gazette* 136: 78–86.
- Sprenkel, C.P.J. 1818. *Anleitung zur Kenntniss der Gewächse, Uebersicht des Gewächsreichs nach natürlichen Verwandtschaften* 2. Halle Kümmel, Berlín. 597 pp.
- Sprenkel, C.P.J. 1826. *Systema Vegetabilium*. Sumptibus Librariae Dieterichianae, Gottingen, 936 pp. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/792963#page/933/mode/1up>
- Strother, J.L. y J.L. Panero. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. *American Journal of Botany* 88: 499–502.
- Tadesse M., D.J. Crawford y S.C. Kim. 2001. *A cladistic analysis of morphological features in Bidens L. and Coreopsis L. (Asteraceae-Heliantheae) with notes on generic delimitation and systematics*. En: Friis I. y O. Ryding (eds.). *Biodiversity research in the Horn of Africa region*. Biologiske Skrifter. The Royal Danish Academy of Sciences and Letters, Copenague. Pp. 85–102.
- Thiers, B. 2013. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. En: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Timme, R.E., B.B. Simpson y R. Linder. 2007. High-resolution phylogeny for *Helianthus* (Asteraceae) using the 18S-26S ribosomal DNA external transcribed spacer. *American Journal of Botany* 94: 1837–1852.
- Torres, M.A. e I. Luna. 2006. Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia* 31: 849–855.
- Turner, B.L. 1977. *Henricksonia* (Asteraceae: Coreopsidinae), a newly discovered genus with a palaceous pappus from North Central Mexico. *American Journal of Botany* 64: 78–80.

- Turner, B.L., J.H. Beaman y F.L. Rock. 1961. Chromosome numbers in the Compositae. V. Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* 63: 121–129.
- Turner B.L., A.M. Powel y R.M. King. 1962. Chromosome number in the Compositae. VI. Additional Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* 64: 251–271.
- van Kleunen, M., W. Dawson, F. Essl, J. Pergl, M. Winter, E. Weber, H. Kreft, P. Weigelt, J. Kartesz, M. Nishino, L.A. Antonova, J.F. Barcelona, F.J. Cabezas, D. Cárdenas, J. Cárdenas-Toro, N. Castaño, E. Chacón, C. Chatelain, A.L. Ebel, E. Figueiredo, N. Fuentes, Q.J. Groom, L. Henderson, Inderjit, A. Kupriyanov, S. Masciadri, J. Meerman, O. Morozova, D. Moser, D.L. Nickrent, A. Patzelt, P.B. Pelsler, M.P. Baptiste, M. Poopath, M. Schulze, H. Seebens, W. Shu, J. Thomas, M. Velayos, J.J. Wieringa y P. Pysek. 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525: 100–106.
- Vargas-Amado, G. 2013. Biogeografía del género *Cosmos* (Coreopside, Asteraceae). Tesis de doctorado. Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.
- Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J.L. Villaseñor, E. Ortiz y A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 122–155.
- Voss, A. 1894. *Vilmorin's Blumengärtnerei. Beschreibung, Kultur und Verwendung des gesamten Pflanzenmaterial für Deutsche Garten* 1. Parey, Berlín. 450 pp.
- Watson, S. 1891. Contributions to North American botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 26: 124–163.
- Wedell, H.A. 1856. *Chloris Andina* 1(3). P. Bertrand, París. Pp. 57–80.
- Willdenow, C.L. 1803. *Species Plantarum* 3. Pars III. Berolini, Berlín. 2409 pp.
- Wulff, A.F., J.H. Hunziker y A. Escobar. 1996. Estudios cariológicos en Compositae. VII. *Darwiniana* 34: 213–231.

Zomlefer, W.B., W.M. Whitten, N.H. Williams y W.S. Judd. 2006. Infrageneric phylogeny of *Schoenocaulon* (Liliales: Melanthiaceae) with clarification of cryptic species based on ITS sequence data and geographical distribution. *American Journal of Botany* 93: 1178–119.

Apéndice 1. Nombres válidos, sinónimos y basónimos en especies del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreoideae). Secciones de acuerdo a la propuesta de Sherff (1932). x = número cromosómico básico. n = número cromosómico en condición haploide. Abreviaciones de los estados en México de acuerdo a INEGI (2013).

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América
<i>Cosmos</i> sección <i>Cosmos</i> $x = 12$		
1	<i>C. bipinnatus</i> Cavanilles (1791: 10)	México (Ags, Chih, Chis, n = 11, 12)
	<i>Bidens formosa</i> (Bonato) Schultz (1856: 307)	Coah, Col, DF, Dgo, Gto, (Melchert,
	<i>B. lindleyi</i> Schultz (1856: 307)	Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, 1968, 2010;
	<i>Coreopsis formosa</i> Bonato (1793: 22)	Mor, Oax, Nay, NL, Pue, Carr <i>et al.</i> ,
	<i>Cosmea bipinnata</i> (Cavanilles) Willdenow (1803: 2250)	Qro, Sin, SLP, Son, 1999)
	<i>C. tenuifolia</i> Lindley (1830: 51) ex. Heynhold (1840: 223)	Tamps, Tlax, Ver, Zac)
	<i>Cosmos bipinnatus</i> var. <i>exaristatus</i> Candolle (1836: 606)	
	<i>C. bipinnatus</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 341)	
	<i>C. tenuifolius</i> (Lindley ex Candolle) Lindley (1837: t. 2007)	
	<i>Georgia bipinnata</i> (Cavanilles 1791: 10) Sprengel (1826: 611).	
2	<i>C. caudatus</i> Kunth (1820: 188)	Presente en todos los $n = 24$
	<i>Bidens berteriana</i> Sprengel (1826: 611)	países de la vertiente (Melchert,
	<i>B. caudata</i> (Kunth 1820: 188) Schultz (1856: 308)	

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América
3	<i>C. pacificus</i> Melchert (1990b: 213)	<p><i>Cosmea caudata</i> (Kunth 1820: 188) Sprengel (1826: 615)</p> <p><i>Cosmos caudatus</i> var. <i>exaristatus</i> Sherff (1964: 66)</p> <p><i>C. pacificus</i> var. <i>chiapensis</i> Melchert (1990b: 214)</p> <p>atlántica de América, 1990, 2010; desde el SE de los EUA, el Jose y Mathew, Archipiélago de las 1995) Antillas y E de México (Chis, Tab, Ver) hasta el NE de Argentina</p> <p>Col, Jal, Méx, Mich, Sin n = 12 (Melchert, 1990, 2010)</p>
4	<i>C. parviflorus</i> Coreopsis parviflora Jacquin (1798: 65) (Jacquin 1798: 65) <i>Cosmos bipinnatus</i> var. <i>parviflorus</i> Gray (1853: 90) Persoon (1807: 477)	<p>Centro sur de EUA y n = 12 México (Ags, BC, DF, (Melchert 1968, Dgo, Chih, Gto, Hgo, Jal, 2010; Keil y Méx, Mich, Oax, Pue, Sin, Stuessy, 1975; SLP, Son, Tamps, Zac) Carr <i>et al.</i>, 1999)</p>
5	<i>C. sulphureus</i> Bidens artemisiifolia Poepping & Endlicher (1843: 49) Cavanilles (1791: 56) <i>B. microcephalus</i> Sherff (1923: 89) <i>B. sulphurea</i> (Cavanille 1791: 56) Schultz (1856: 308) <i>Coreopsis artemisifolia</i> Jacquin (1786–1793: 16)	<p>Amplia distribución en n = 12 México (Ags, Chis, Col, (Melchert, Dgo, Gro, Jal, Méx, Mich, 1968, 2010) Nay, NL, Mor, Oax, Sin,</p>

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América
	<p><i>Cosmos calvus</i> (Schultz ex Miquel 1847: 375) Sherff (1932: 405)</p> <p><i>Cosmea sulphurea</i> (Cavanille 1791: 56) Wilddenow (1803: 2250)</p> <p><i>C. aurantiacus</i> Klatt (1889: 105)</p> <p><i>C. gracilis</i> Sherff (1929: 304)</p> <p><i>C. sulphureus</i> var. <i>exaristatus</i> Sherff (1932: 411)</p> <p><i>C. sulphureus</i> var. <i>hirsuticualis</i> Sherff (1937: 90)</p> <p><i>C. sulphureus</i> var. <i>leihynchus</i> Grisebach (1861: 374)</p> <p><i>C. sulphureus</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 341)</p>	<p>Son) y el resto de los países de América, incluidas las Antillas.</p>
	<i>Cosmos</i> sección <i>Discopoda</i> (Candolle) Sherff (1932: 430) <i>x</i> = 12	
6	<p><i>C. atrosanguineus</i> <i>Bidens atrosanguinea</i> Ortgies (1861: t. 347) (Hooker 1861: t. 5227) Voss (1894: t. 485–486)</p> <p><i>Dahlia zimapani</i> Roezli ex Ortgies (1861: t. 347)</p>	<p>México (Gto, Hgo, Qro, n = 24 (Lawrence, 1929)</p>
7	<p><i>C. concolor</i> Sherff (1932: 434)</p>	<p>México (Dgo, Zac) n = 36 (Melchert, 1968)</p>
8	<p><i>C. deficiens</i> (Sherff <i>Cosmos diversifolius</i> var. <i>deficiens</i> Sherff (1964: 65)</p>	<p>México (Jal) n = 12</p>

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América	
1964: 65) Melchert (1990a: 190–196)			(Melchert, 2010)
9	<i>C. diversifolius</i> Otto & Knowles & Westcott (1838: 47) <i>Bidens dahliodes</i> Watson (1891: 142) <i>B. diversifolia</i> (Otto ex Knowles & Westcott 1838: 3–4, t. 47) Schultz (1856: 308) <i>B. reptans</i> (Bentham 1839: 40) Schultz (1856: 308) <i>Cosmea diversifolia</i> hort. ex Heynhold (1840: 222) <i>Cosmos reptans</i> Bentham (1839: 40) <i>C. diversifolius</i> var. <i>dahlioides</i> (Watson) Melchert (1990a: 189) <i>C. diversifolius</i> var. <i>pumilus</i> Sherff (1929: 305) <i>C. diversifolius</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 342) <i>Dahlia reptans</i> Hartweg ex Bentham (1839: 40)	México (Chis, Hgo, Méx, Mich, Oax, Qro, SLP), Guatemala	n = 12, 24 (Turner <i>et al.</i> , 1961, 1962; Melchert, 1968, 2010)
10	<i>C. jaliscensis</i> Sherff (1964: 66)	México (Jal)	n = 24, 36 (Melchert 1968, 2010)
11	<i>C. juxtlahuacensis</i> Panero & Villaseñor (1996: 79–81)	México (Oax)	n = 13 (Strother y Panero, 2001)

Especies		Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América	
12	<i>C. longipetiolatus</i> Melchert (1967: 173–174)		México (Jal)	Sin dato
13	<i>C. mattfeldii</i> Sherff (1934: 148)		México (Gro)	Sin dato
14	<i>C. mcvaughii</i> Sherff (1964: 68–69)		México (Jal)	n = 12 (Melchert, 1968)
15	<i>C. modestus</i> Sherff (1937: 89)	<i>Cosmos purpureus</i> var. <i>flavidiscus</i> Sherff (1962: 173)	México (Méx)	n = 12 (Melchert, 2010)
16	<i>C. montanus</i> Sherff (1932: 433)	<i>Cosmos montanus</i> var. <i>pinnatus</i> Sherff (1932: 433) <i>C. montanus</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 342)	México (Dgo, Jal, Zac)	n = 12, 24 (Melchert, 1968)
17	<i>C. nelsonii</i> Robinson & Fernald (1909: 622)		México (Oax)	Sin dato
18	<i>C. nitidus</i> Paray (1958: 10)		México (Méx)	n = 12 (Castro-Castro <i>et al.</i> ,

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América
19	<i>C. palmeri</i> Robinson (1909: 623) <i>Cosmos palmeri</i> var. <i>odontophyllus</i> Sherff (1932: 432) <i>C. palmeri</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 342)	México (Ags, Dgo, Jal, n = 24 SLP, Zac) (Melchert, 1968, 2010)
20	<i>C. peucedanifolius</i> Weddell (1856: 70) <i>Bidens peucedanifolia</i> (Weddell) Kuntze (1898: 136–137) <i>B. peucedanifolia</i> var. <i>cochabambensis</i> Kuntze (1898: 137) <i>B. peucedanifolia</i> var. <i>soratensis</i> Kuntze (1898: 137) <i>B. peucedanifolia</i> var. <i>tiraquensis</i> Kuntze (1898: 137) <i>Cosmos integrifolius</i> Weddell (1856: 70) <i>C. marginatus</i> Klatt (1881: 328) <i>C. peucedanifolius</i> var. <i>bipinnatisectus</i> (Kuntze) Sherff (1948: 342) <i>C. peucedanifolius</i> var. <i>cochabambensis</i> (Kuntze) Sherff (1929: 307) <i>C. peucedanifolius</i> var. <i>tiraquensis</i> (Kuntze) Sherff (1929: 307) <i>C. pulcherrimus</i> Schultz (1865: 79)	Norte de Argentina, oeste n = 12 de Bolivia y región andina (Robinson <i>et al.</i> , 1981; Wulff <i>et al.</i> , 1996) de Perú

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente)	
		México y América	
21	<i>C. pringlei</i> Robinson & Fernald (1909: 623–624)	México (Chih, Dgo, Gto, Nay)	n = 48 (Melchert, 2010)
22	<i>C. pseudoperfoliatus</i> Castro, Harker & Rodríguez (2013: 38–40)	México (Jal)	n = 24 (Castro-Castro <i>et al.</i> , 2015b)
23	<i>C. purpureus</i> Bidens <i>purpurea</i> Candolle (1836: 604) (Candolle 1836: 604) <i>Cosmos purpureus</i> var. <i>bicolor</i> Sherff (1937: 90) Bentham & Hooker <i>C. purpureus</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 342) ex Hemsley (1881: 200) <i>Cosmos uhdeanus</i> Kunth (1846: 12)	México (Méx, Mor, Ver)	n = 12, 24 (Melchert, 1968, 2010)
24	<i>C. ramirezianus</i> Castro, Harker & Rodríguez (2013: 40–45)	México (Jal)	n = 12 (Castro-Castro <i>et al.</i> , 2015b)
25	<i>C. scabiosoides</i> Bidens <i>purpurea</i> Candolle var. <i>glabriuscula</i> Candolle Kunth (1820: 190) (1836: 604) <i>B. scabiosoides</i> (Kunth) Schultz (1856: 308)	México (Chis, DF, Jal, Méx, Mich, Mor, Pue, Ver, Zac)	n = 12, 24 (Melchert, 1968, 2010)

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América	
	<i>Cosmos scabiosoides</i> fo. <i>indivisus</i> Robinson (1909: 624)		
	<i>C. scabiosoides</i> var. <i>oblongus</i> Sherff (1932: 436–437)		
	<i>C. scabiosoides</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1932: 436)		
	<i>C. scabiosoides</i> var. <i>typicus</i> f. <i>typicus</i> Sherff (1948: 342)		
26	<i>C. schaffneri</i> Sherff (1932: 445)	México (DF, Gro)	n = 12 (Melchert, 1968)
27	<i>C. sessilis</i> Sherff (1964: 71–72)	México (Jal)	Sin dato
28	<i>C. sherffii</i> Melchert (1967: 172–173)	México (Oax)	n = 12 (Melchert, 1967)
29	<i>C. stellatus</i> Sherff (1964: 70)	<i>Cosmos sessilis</i> var. <i>stellata</i> (Sherff) Melchert (1990a: 197)	México (Jal, Mich) n = 12 (Melchert, 1990a, 2010)
<i>Cosmos</i> sección <i>Mesinenia</i> Sherff (1932: 424) x = 11			
30	<i>C. carvifolius</i> Bentham (1845: 117)	<i>Bidens carvifolia</i> (Bentham) Schultz (1856: 308)	México (Dgo, Jal, Mich, n = 11 (Powell y Turner, 1963;
	<i>B. seemanii</i> Schultz (1856: 307)	<i>Cosmos seemanii</i> (Schultz) Gray (1883: 16)	Nay, Sin) Melchert, 1968,

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América
31	<i>C. crithmifolius</i> Kunth (1820: 242) <i>Bidens sartorii</i> Schultz (1856: 307) <i>B. valladolidensis</i> Schultz (1856: 308) <i>Coreopsis verticellata</i> Sessé & Mociño (1887: 147) <i>Cosmea crithmifolia</i> (Kunth) Sprengel (1826: 615)	Guatemala y México n = 33 (Chis, DF, Gro, Gto, Jal, (Melchert, Mich, Nay, Oax, Sin, SLP) 1968, 2010a)
32	<i>C. intercedens</i> Sherff (1964: 69)	México (Jal, Nay) n = 11 (Melchert, 1968, 2010a)
33	<i>C. landii</i> Sherff (1917: 29) var. <i>landii</i>	México (Jal) n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)
	<i>C. landii</i> Sherff var. <i>achalconensis</i> Melchert (1990a: 187)	México (Jal) n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)
34	<i>C. linearifolius</i> (Schultz) Hemsley (1881: 200) <i>Bidens linearifolia</i> Schultz (1856: 307) <i>Cosmos linearifolius</i> var. <i>magnifolius</i> Sherff (1936: 609) <i>C. linearifolius</i> var. <i>maysilesii</i> Sherff (1959: 189) <i>C. linearifolius</i> var. <i>typicus</i> Sherff (1948: 341)	México (Chih, Dgo, Jal, n = 22 Nay) (Melchert, 1968)

Especies	Sinonimias y homonimias	Distribución natural en n (fuente) México y América		
35	<i>C. ochroleucoflorus</i> Melchert (1967: 170– 172)	Dgo	n = 22 (Melchert, 1968)	

Capítulo 2. Análisis macromorfológico y citogenético del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae), con una clave para su identificación.

ANÁLISIS MACROMORFOLÓGICO Y CITOGENÉTICO DEL GÉNERO *COSMOS* (ASTERACEAE, COREOPSIDEAE), CON UNA CLAVE PARA SU IDENTIFICACIÓN

ARTURO CASTRO-CASTRO¹, GEORGINA VARGAS-AMADO², MOLLIE HARKER² Y AARÓN RODRÍGUEZ^{2, 3}

¹Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

²Herbario Luz María Villarreal de Puga del Instituto de Botánica (IBUG), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

³Autor para la correspondencia: rca08742@cucba.udg.mx

Resumen: *Cosmos* es un género que tiene sus límites de distribución natural en América, y México representa su centro de diversificación. Su repartición geográfica es interesante, pues algunas especies tienen una amplia distribución y han sido intensamente recolectadas, mientras que otras, debido a su distribución restringida, son poco conocidas. Este hecho ha generado incompreensión sobre su variabilidad morfológica y sus límites infragenéricos, interespecíficos, e incluso, intergenéricos en la tribu Coreopsi-deae. En *Cosmos*, la variabilidad en los niveles de ploidía entre especies y entre poblaciones de una misma especie, sugiere que la poliploidía y aneuploidía han jugado un papel importante en la especiación del grupo. Ante este escenario, se aportan datos macromorfológicos para el entendimiento de los límites intergenéricos, de los grupos infragenéricos y de las especies. Además, se incluye información acerca de la variabilidad cromosómica y distribución geográfica de *Cosmos*. Por último, se brinda una clave para la identificación de todas las especies.

Palabras clave: endemismo, México, poliploidía, xilopodio.

Abstract: The genus *Cosmos* is restricted to the Americas, and Mexico represents its center of diversification. Some species have a wide distribution and have been intensively collected, whereas others, due to their narrow distribution, are poorly known. This has generated a poor understanding of its morphological variability and infrageneric and interspecific limits, as well as confusion at the intergeneric level within tribe Coreopsi-deae. Polyploidy and aneuploidy have played an important role in the speciation of the group. The ploidy level variation can be seen between species, as well as in populations of the same species. Macromorphological data are used to support recognition of intergeneric limits, infrageneric groups, and species. Evidence of chromosome number variability and geographic distribution information for *Cosmos* is also included. These data are fundamental for the taxonomic understanding of the genus. A key for the identification of all species of *Cosmos* is provided.

Keywords: endemism, Mexico, polyploidy, xylopodium.

La circunscripción de la tribu Coreopsi-deae Lindl. (Asteraceae) ha sido propuesta en múltiples formas (Panero y Funk, 2002; Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Panero, 2007; Crawford *et al.*, 2009). Crawford y Stuessy (1981), Robinson (1981) y Ryding y Bremer (1992) la reconocieron por la presencia de dos series de filarias distintas, con canales resiníferos conspicuos en la serie interna y la presencia de pigmentos flavonoides. De acuerdo con Panero y Funk (2002) y Crawford *et al.* (2009), la tribu integra a 24 géneros y cerca de 600 especies. Como alternativa, Panero (2007) reconoce 30 géneros y alrededor de 550 especies.

Aunque es cosmopolita, su mayor diversidad se encuentra en América, donde los géneros *Bidens* L., *Coreopsis* L., *Cosmos* Cav. y *Dahlia* Cav. representan el 85% de su diversidad. México es diverso en Coreopsi-deae y concentra el 50% de su riqueza en los géneros *Bidens*, *Chrysanthellum* Rich., *Coreocarpus* Benth., *Coreopsis*, *Cosmos*, *Dahlia*, *Dicranocarpus* A.Gray, *Goldmanella* (Greenm.) Greenm., *Henricksonia* B.L.Turner, *Heterosperma* Cav., *Hidalgoa* La Llave & Lex. y *Thelesperma* Less.

Un caso particular de la diversidad de Coreopsi-deae en América y en México es *Cosmos*, grupo que concentra a

35 especies (Castro-Castro *et al.*, 2013; Cuadro 1). El género tiene sus límites de distribución natural en América. Se desarrolla desde los 38.1° N, en el centro del estado de Colorado, en E.U.A., hasta los 26.7° S, en las provincias de Catamarca y Tucumán en el noroeste de Argentina (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). El género ha diversificado y colonizado una gran variedad de ambientes y constituye un elemento importante en el paisaje de numerosas formaciones vegetales. *Cosmos parviflorus* (Jacq.) Pers. tiene la distribución más boreal, mientras que *C. caudatus* Kunth y *C. peucedanifolius* Wedd. crecen en las regiones más australes. En un contexto biogeográfico y evolutivo, *C. peucedanifolius* se distingue por ser endémica a Sudamérica (Cuadro 1). Por su parte *C. caudatus*, *C. pacificus* Melchert y *C. sulphureus* Cav. se encuentran en las islas del Caribe y planicies costeras de México, Centroamérica y Sudamérica. Además, *C. atrosanguineus* (Hook.) A.Voss, *C. bipinnatus* Cav., *C. caudatus* y *C. sulphureus* se cultivan y han naturalizado en el trópico y subtropico.

México representa el centro de diversificación de *Cosmos*. En su territorio crecen 34 especies (94% de la diversidad), de las cuales, 32 (86%) son endémicas (Cuadro 1). Los estados de Durango, Guerrero, Jalisco y México son las entidades con mayor diversidad y endemismos (Vargas-Amado *et al.*, 2013). Jalisco es el estado con la mayor riqueza, con 19 taxa, seguido de Durango con 12 y el Estado de México y Guerrero con 11 cada uno (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). Su repartición geográfica es interesante, *Cosmos bipinnatus*, *C. caudatus*, *C. crithmifolius* Kunth, *C. parviflorus*, *C. peucedanifolius* y *C. sulphureus* tienen una amplia distribución y han sido intensamente recolectadas, mientras que *C. deficiens* (Sherff) Melchert, *C. juxtlahuacensis* Panero & J.L. Villaseñor, *C. longipetiolatus* Melchert, *C. mattfeldii* Sherff, *C. schaffneri* Sherff y *C. sherffii* Melchert, debido a su estrecho endemismo o por su distribución irregular y localizada, casi no se han colectado, sino en tiempos recientes (Vargas-Amado *et al.*, 2013). Este fenómeno es tan marcado que se puede suponer la existencia de especies aún no descritas.

Sherff (1932, 1955) estudió la taxonomía de *Cosmos*. Con base en los hábitos de crecimiento, color de las flores liguladas y la morfología de los aquenios, él estableció a *C.* sección *Cosmos*, *C.* sección *Discopoda* (DC.) Sherff, *C.* sección *Klibea* Sherff y *C.* sección *Mesinenia* Sherff. En la sección *Cosmos* incluyó a ocho especies: “hierbas, anuales y con flores liguladas anaranjadas, amarillas, rosadas, blancas, etc., aquenios por lo común más o menos tetragonales, rostrados o errostrados, aristados, aristas retrorso barbadas, glabros y no alados”. Por otro lado, en la sección *Discopoda* circunscribió 13 especies: “hierbas perennes, de raíces tuberoso fasciculadas, ascendentes o erectas. Hojas caulinares o basales. Flores liguladas rara vez blanco rosadas, en su mayoría rosadas, violadas, lilas, púrpuras o atropurpúreas. Aquenios de base atenuada, irregular, areolada, rostro elon-

gado, aristas retrorso barbadas”. En la sección *Mesinenia* limitó a cinco: “hierbas perennes, erectas, base leñosa y en consecuencia más o menos engrosada. Flores liguladas blancas, rosadas, violadas, etc. Aquenios por lo general tetragonales, nunca alados, rostro atenuado a elongado, aristados, retrorso barbados”. En contraste, integró en la sección *Klibea* a tres especies [*C. blakei* (Sherff) Melchert, *C. exiguus* A.Gray y *C. steyermarkii* Sherff] por ser: “hierbas probablemente anuales. Flores liguladas, rosadas o blancas. Aquenios fuertemente aplanados, alados o no alados, rostrados, aristados, aristas por completo hispidas”. Sin embargo, con base en la presencia de flavonoides tipo chalconas y auronas en sus hojas, lígulas amarillas, bicolors, con máculas rojizas en su base, filamentos glabros y aquenios con tres surcos longitudinales en cada una de sus caras, los miembros de *Cosmos* sección *Klibea* fueron transferidos a *Bidens* (Melchert, 1975).

La filogenia de *Cosmos* no ha sido resuelta. Evidencia morfológica (Ryding y Bremer, 1992) y molecular (Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Muñiz-Mendoza, 2008) apoyan la monofilia del género. Los filamentos pubescentes y los aquenios tetragonales con uno o dos surcos longitudinales por cara son caracteres sinapomórficos. Además, con distintas fuentes de evidencia se reconocen a *Bidens* (Tadesse *et al.*, 2001), *Coreocarpus* (Kimball y Crawford, 2004; Mort *et al.*, 2008; Muñiz-Mendoza, 2008) y *Heterosperma* (Ryding y Bremer, 1992) como su grupo hermano. Sin embargo, estas hipótesis deben ser consideradas con mesura, debido al incompleto número de géneros incluidos, el reducido número de especies de *Cosmos* analizadas y el soporte débil de las relaciones filogenéticas identificadas.

Se ha sugerido que reducciones y duplicaciones cromosómicas han favorecido la diversificación de Coreopsidae (Robinson *et al.*, 1981; Crawford *et al.*, 2009; Semple y Watanabe, 2009). De acuerdo con Robinson *et al.* (1981) y Smith (1975), los números cromosómicos básicos (x) más comunes en la tribu son $x = 12$ ó 14 . Sin embargo, Crawford *et al.* (2009) determinaron el valor de $x = 16$ como número básico, argumentando distintos eventos de aneuploidía. Un escenario similar ocurre en *Cosmos*, en donde distintos eventos de poliploidía y aneuploidía se han asociado con su evolución. Melchert (1968) correlacionó la morfología con los datos cromosómicos y sugirió la existencia de dos complejos. La primera dicotomía evolutiva originó a las secciones *Cosmos* y *Discopoda* por un lado y a *Mesinenia* por el otro. Las especies sufrutices de la sección *Mesinenia* poseen un número cromosómico básico $x = 11$ ($n = 11, 22, 33$). En contraste, las hierbas perennes de la sección *Discopoda* y las anuales de la sección *Cosmos* poseen un número base de $x = 12$ ($n = 12, 24, 36, 48$).

La morfología de *Cosmos* es muy variable y no ha sido analizada. La labilidad de distintas estructuras vegetativas y reproductivas ha generado alrededor de 80 sinonimias entre *Cosmos*, *Bidens*, *Coreopsis* y *Dahlia*. De la misma forma,

la variabilidad morfológica de *Cosmos* ha dado lugar a inconsistencias en la definición de los grupos infragenéricos propuestos por Sherff (1932). Ante este contexto, el objetivo del presente trabajo fue analizar la variabilidad macromorfológica y cromosómica en *Cosmos*, como punto de partida para el entendimiento preciso de sus límites intergenéricos, infragenéricos e interespecíficos.

Una clave dicotómica es útil para la identificación de los taxa. Sherff (1932, 1955) generó una para la identificación de 20 especies. Por su parte, Melchert (2010b) propuso otra, pero además de no incluir a todas las especies, tiene problemas en algunos dilemas. Por ejemplo, se omiten o no siguen un mismo orden los caracteres entre los pares 6, 7, 8, 11, 17, 19. El número del par 22 está duplicado. Los caracteres de la copla 3 se encuentran repetidos. Existen inconsistencias en el uso del color de las flores del disco entre los dilemas 22, 25, 26, 28 y 29. Otro caso es el conjunto de coplas para separar a las especies de *Cosmos* sección *Mesinenia*, en el que se incluye a *C. juxtlahuacensis* (*Cosmos* sección *Discopoda*: 15, 15'). Aún más, en los pares 8, 22 y 27 el redireccionamiento hacia otro par es incorrecto. Por tal razón, aquí se presenta una clave enmendada y que incluye a todas las especies ahora conocidas.

Materiales y métodos

Los datos morfológicos y geográficos fueron obtenidos de ejemplares de herbario depositados en BAA, CIIDIR, ENCB, GUADA, HCIB, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MO, MOL, NY, TEX, UAGC, USZ, XAL y ZEA (acrónimos según Thiers, 2013). Asimismo, especímenes tipo fueron consultados por medio de los sitios virtuales de los herbarios B, F, G, GH, IA, K, MICH, NY, P, TEX y US (acrónimos según Thiers, 2013). Además, de 2009 a 2013 fueron recolectadas todas las especies en sus localidades tipo y otros sitios de presencia esperada. La colección principal ha sido depositada en el herbario IBUG y los duplicados fueron enviados a CIIDIR, ENCB, IEB, MEXU, XAL y ZEA.

Por otro lado, fueron revisados los protólogos y otras descripciones de las especies incluidas en monografías y trabajos florísticos (De Candolle, 1836; Greenman, 1904; Robinson, 1909; Sherff, 1917, 1923, 1925, 1926 1929, 1930, 1932, 1936, 1937, 1955, 1959, 1962, 1964; Melchert, 1967, 1968, 1975, 1976, 1990a, b, c, 2010b; McVaugh, 1984; Melchert y Turner, 1990; Panero y Villaseñor, 1996; Strother, 1999; Hind y Fay, 2003; Hind, 2005; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2008; Novara y Gutiérrez, 2010). También, se hicieron ilustraciones y se tomaron fotografías de las estructuras que demuestran la variabilidad morfológica. Las definiciones sobre los distintos caracteres morfológicos siguen los conceptos de Font Quer (1953), Moreno (1984) y Harris y Harris (1994).

La información cromosómica de *Cosmos* fue obtenida de

Melchert (1968, 1990a, b, 2010a), Keil y Stuessy (1975), Robinson *et al.* (1981), Crawford (1982), Strother (1983), Sundberg *et al.* (1986), Carr *et al.* (1999), Strother y Panero (2001) y Castro-Castro *et al.* (datos sin publicar). También se utilizó la base de datos *Index to Chromosome Numbers in Asteraceae* (Watanabe, 2013).

Resultados

A partir del análisis de la variabilidad morfológica y distribución geográfica de 3,400 ejemplares de herbario, y la recolección y estudio de todas las especies en campo, se coincidió con Sherff (1932) en la definición de los grupos infragenéricos en *Cosmos*.

***Cosmos* sección *Cosmos*.** Hierbas anuales, 0.5-2.5 m de altura. **Raíz** axonomorfa (Figura 1A). **Tallos** pubescentes (*Cosmos bipinnatus*, *C. parviflorus* y *C. sulphureus*), glabros (*C. pacificus*) o variables (*C. caudatus*), hexangonales o teretes (*C. parviflorus*). **Pecíolos** de 2-12 cm de longitud, alados y pericládicos. **Hojas** caulinares, membranáceas, 1-2 pinnatisectas (*C. bipinnatus*, *C. caudatus* y *C. parviflorus*) o 3 pinnatisectas (*C. pacificus* y *C. sulphureus*), pubescentes (*C. bipinnatus* y *C. sulphureus*) o glabras (*C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. parviflorus*). **Segmentos** de las hojas enteros o lobados, lineares a filiformes (*C. bipinnatus* y *C. parviflorus*) u oblongos a elíptico-ovados o lineares (*C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. sulphureus*) y de margen escabruísculo. **Capítulos** reunidos en un multi-dicasio (cima compuesta) folioso y ramificado por arriba de la mitad del eje principal. **Pedúnculos** 15-30 cm de longitud (Figura 2A). **Involucro** campanulado a subhemisférico. **Filarias** externas ocho, lanceoladas, triangulares, ovadas o subuladas, agudas a acuminado-caudadas, de color verdes, glabrescentes o glabras (*C. parviflorus*), con nervaduras oscuras en su cara dorsal, adpresas a las filarias internas o ligeramente extendidas (Figura 3P, O, U, V); internas ocho, oblongas a elípticas u obovadas, agudas, erectas, translúcidas o del mismo color que las lígulas pero con el margen hialino, glabras (Figura 3P, Q, U, V). **Pálea**s lanceoladas, translúcidas, glabras. **Flores liguladas** ocho (ocasionalmente 10-12 en *C. bipinnatus*), ágamas; lígulas ovadas, obovadas a oblanceoladas, de color blanco-violáceo (*C. bipinnatus*, *C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. parviflorus*) o anaranjado (*C. sulphureus*), con 3-5 nervaduras pilosas en su cara dorsal (Figura 4). **Flores del disco** (5-)10 (*C. pacificus* y *C. sulphureus*) a 120 (*C. bipinnatus*), infundibuliformes a hipocrateriformes, 5-lobadas, glabras o puberulentas en el tubo y la garganta, de color amarillo (Figuras 5, 6). **Androceo** fanerostémono, de color café oscuro; anteras sagitadas o redondeadas, apéndices lanceolados a ovados, caudados a redondeados y con una prolongación evidente del conectivo (Figura 5). **Polen** de color amarillo. **Estigma** bifurcado, ramas seríceas en su porción media a terminal, provistas de apéndices caudados o cirrosos (Figura



Figura 1. Raíces y mecanismos de perennidad desarrollados en el género *Cosmos*. A) raíz axonomorfa típica de especies anuales (*Cosmos* sección *Cosmos*); B, C, F) rizoma corto con raíces tuberosas en *Cosmos* sección *Discopoda*; D) rizoma horizontal con raíces adventicias (*Cosmos* sección *Discopoda*); E, G, H) rizoma vertical con raíces adventicias crasas y fibrosas a manera de un xilopodio en *Cosmos* sección *Mesinenia*. A) *C. caudatus*; B) *C. nitidus*; C) *C. ramirezianus*; D) *C. mcvaughii*; E) *C. intercedens*; F) *C. scabiosoides*; G) *C. lineari-folius*; H) *C. ochroleucoflorus*. Créditos: Georgina Vargas-Amado (A, B); Arturo Castro-Castro (C-H).

5A-D). **Aquenios** lineares a fusiformes, tetragonales, con un surco longitudinal en cada lado o ligeramente aplanados y entonces 4-costillados, de color café oscuro a negro, glabros o setulosos, con rostro de 0.5-6(-10) mm de longitud. **Vilano** de 2-6 aristas retrorso barbeladas, 3-5 mm de longitud, a veces caedizas o ausentes. **Carpóforo** discoide (Figura 6). **Receptáculo** plano o ligeramente convexo. El número cromosómico básico es $x = 12$, con cuatro especies diploides y una tetraploide (Cuadro 1).

***Cosmos* sección *Discopoda*.** Hierbas perennes, 0.3-1.5 m de altura. **Rizomas** cortos con raíces tuberosas, rizomas largos que producen plantas en apariencia independientes (*Cosmos diversifolius* Otto ex Knowles & Westc.) o rizoma largo y

con raíces fibrosas (*C. mcvaughii* Sherff; Figura 1B, C, D, F). **Tallos** glabros o ligeramente pubescentes, lisos, teretes o hexagonales (*C. ramirezianus* Art.Castro, M.Harker & Aaron Rodr.). La variación foliar en *Cosmos* sección *Discopoda* se resume en el Apéndice 2. **Capítulos** solitarios a manera de un escapo o reunidos en dicasios corimbiformes que ramifican por debajo o arriba de la mitad del eje principal. **Pedúnculos** 10-80 cm de longitud (Figura 2B, D-G). **Involucro** campanulado o subhemisférico. **Filarias** externas, por lo común (6-)8-10, aunque llegan a 12 en *C. mcvaughii* y *C. nelsonii* Rob. & Fern., oblongas o triangulares, lanceoladas, ensiformes, obovadas o truladas y acuminadas o redondeadas, de color verde oscuro, amarillento o pardo, con nervaduras múltiples, oscuras y conspicuas en su cara dorsal, gla-

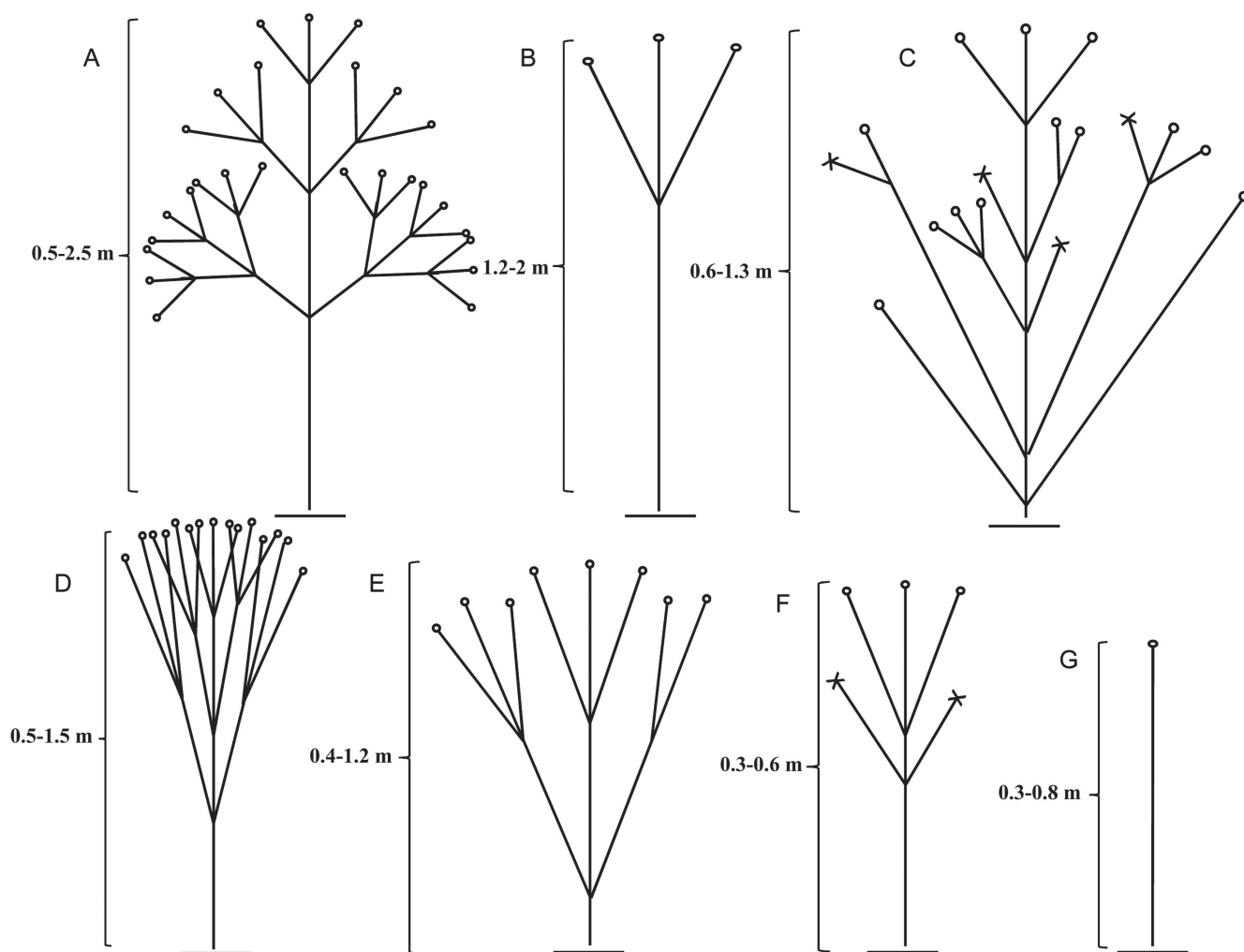


Figura 2. Arreglo de capitulescencias en el género *Cosmos*. A) multi-dicasio (cima compuesta) folioso ramificado a la mitad del eje principal; B) dicasio ramificado por arriba de la mitad del eje principal; C) cima compuesta asimétrica ramificada cerca de la base; D) cima compuesta foliosa corimbiforme ramificada por abajo de la mitad del eje principal; E) dicasio corimbiforme ramificado cerca de la base; F) dicasio corimbiforme ramificado cerca de la mitad del eje principal; G) escapo. Alturas para la planta completa. X = capítulos abortivos.

bras, adpresas, deflexas, imbricadas o libres (Figura 3A-O); filarias internas ocho, aunque siete en *C. peucedanifolius* o diez en *C. concolor* Sherff y *C. diversifolius*, glabras pero algunas especies tienen un mechón de pelos multicelulares en el ápice, oblongas a oblanceoladas, obovadas u ovadas, a menudo acrescentes, endurecidas en el ápice en la madurez de los capítulos, de color gris, amarillo, verde, púrpura o bien pueden ser translúcidas, con múltiples nervaduras conspicuas, hialinas (Figura 3A-O). **Páleas** linear-oblongas, con nervaduras oscuras o por completo translúcidas y glabras, semejando a las filarias internas. Un resumen de la variabilidad de las filarias externas e internas en *Cosmos* sección *Disco-poda* se muestra en el Apéndice 2. **Flores liguladas** ocho, aunque pueden ser diez en *C. concolor*, *C. diversifolius* y *C.*

nelsonii, ágamas; ligulas ovadas, obovadas a oblanceoladas, de color blanco (Figura 4A-F), violado (Figura 4G-X), púrpura o atropurpúreo (Figura 4AA, BB, EE, GG-MM), 3-5 nervadas y pilosas en su cara dorsal, ápice entero o tridentado. **Flores del disco** 21-50, aunque pueden ser 80 o más, pero en *C. mcvaughii*, *C. nelsonii*, *C. pringlei* B.L. Rob. y *C. pseudoperfoliatus*, corolas infundibuliformes o tubulares (*C. nelsonii*), 5-lobadas o 4-lobadas (*C. pseudoperfoliatus*), glabras o puberulentas en el tubo y en la garganta, de color amarillo, amarillo con lóbulos púrpura o blanco con lóbulos púrpura (Apéndice 2; Figura 4). **Androceo** fanerostémono, de color café o negro; anteras sagitadas, con lóbulos agudos a redondeados, apéndices ovados, caudados a redondeados, con o sin prolongación evidente del conectivo (Figura 5). **Po-**

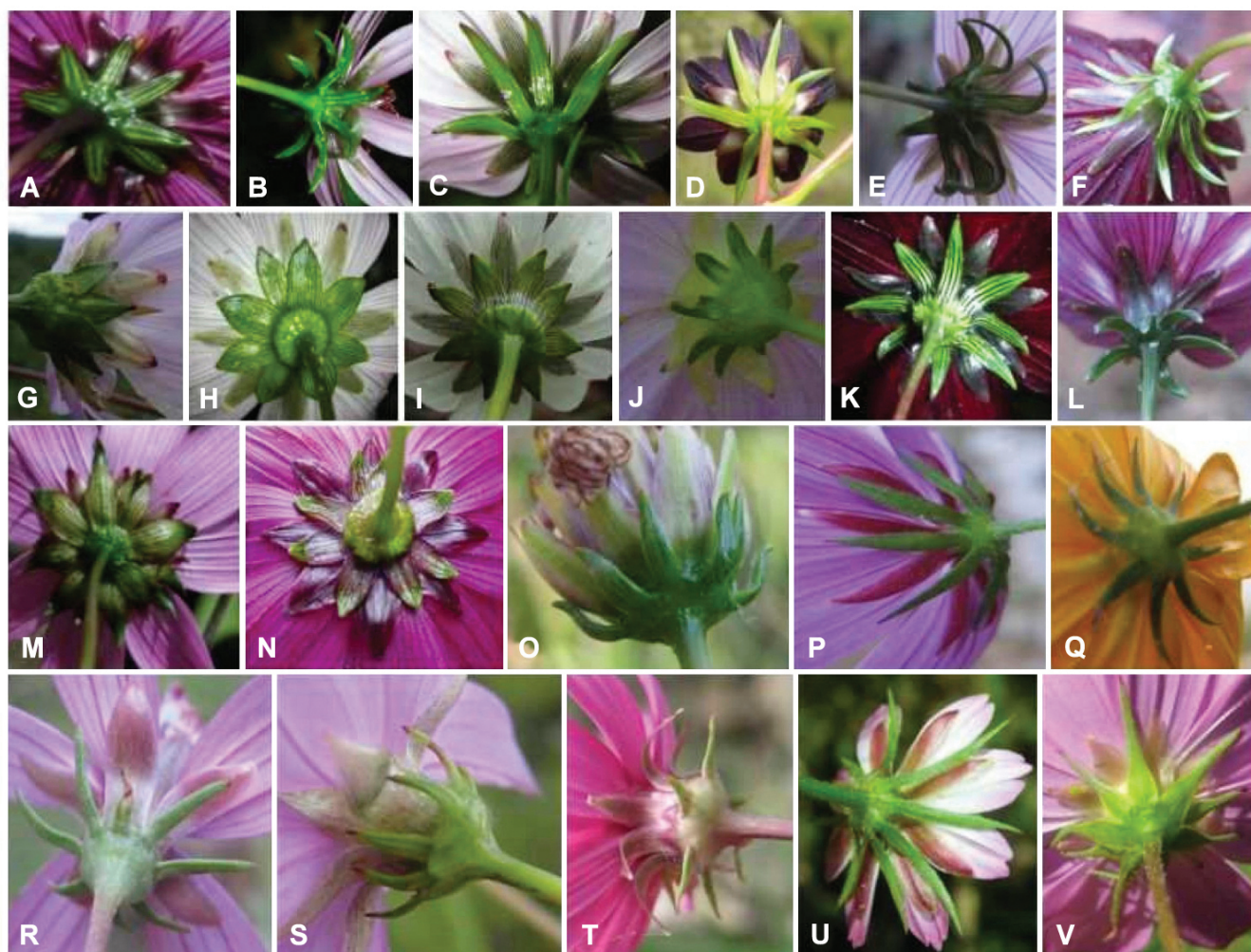


Figura 3. Variabilidad de filarias internas y externas en el género *Cosmos*. A) *C. montanus*; B) *C. nitidus*; C) *C. schaffneri*; D) *C. jaliscensis*; E) *C. sessilis*; F) *C. stellatus*; G) *C. pringlei*; H) *C. diversifolius*; I) *C. palmeri*; J) *C. modestus*; K) *C. juxtlahuacensis*; L) *C. scabiosoides*; M) *C. peucedanifolius*; N) *C. concolor*; O) *C. ramirezianus*; P) *C. pacificus*; Q) *C. sulphureus*; R) *C. carvifolius*; S) *C. ochroleucoflorus*; T) *C. linearifolius*; U) *C. caudatus*; V) *C. bipinnatus*. Créditos: Arturo Castro-Castro (A, D-T, V); Georgina Vargas-Amado (B, C, U).

len de color amarillo. **Estigma** bifurcado, sus ramas seríceas en su porción media a terminal (Figura 5E-Z). La morfología de los aquenios en *Cosmos* sección *Discopoda* es útil para el reconocimiento de las especies. **Aquenios** lineares a fusiformes, tetragonales, erostrados y con un surco longitudinal en cada una de sus caras, rectos o falcados (*C. mattfeldii* y *C. peucedanifolius*; Figura 7H), de color café claro, café oscuro o negro, glabros, escábridos en la parte distal, glabriúsculos en la porción basal o tuberculados (*C. longipetiolatus*, *C. pseudoperfoliatus*, *C. sessilis* y *C. stellatus*; Figura 7G, P, V, W). **Vilano** de 2-4 aristas, hasta seis (*C. nelsonii*, *C. palmeri* y *C. pringlei*) o exaristados (*C. deficiens* y *C. mcvaughii*), aristas peniciladas, retrorsamente barbeladas. **Carpóforo** discoide, romboide o poligonal (Figura 7). **Receptáculo** convexo. El número cromosómico básico en la sección es $x = 12$, en su mayoría las especies son diploides, pero existen especies

tetraploides, hexaploides y octoploides. Además, extremos de variación cromosómica se presentan en *C. juxtlahuacensis* ($n = 13$) y *C. pringlei* ($n = 46$; Cuadro 1).

***Cosmos* sección *Mesinenia*.** Sufrútices, 0.6-1.3 m de altura. **Rizomas** con raíces adventicias robustas a manera de un xilopodio (Figura 1E, G, H). **Tallos** glabros o pubescentes (*Cosmos carvifolius* Benth.), estriados, hexagonales o teretes (*C. carvifolius* y *C. intercedens* Sherff). **Pecíolos** alados y pericládicos (*C. carvifolius*, *C. crithmifolius* Kunth, *C. intercedens* y *C. landii* Sherff) o sésiles y casi perfoliados [*C. linearifolius* (Sch. Bip.) Hemsl. y *C. ochroleucoflorus* Melchert]. **Hojas** caulinares, coriáceas o membranáceas (*C. carvifolius*), enteras, lobadas o pinnatisectas, glabras o pubescentes (*C. carvifolius* y *C. intercedens*), márgenes involutos, con frecuencia con pelos rígidos y retrorsos.



Figura 4. Variabilidad morfológica y de colores en las flores liguladas y del disco en el género *Cosmos*. A) *C. deficiens*; B) *C. mcvaughii*; C) *C. schaffneri*; D y K) *C. pacificus*; E) *C. palmeri*; F) *C. parviflorus*; G) *C. landii* var. *achalconensis*; H y NN) *C. sessilis*; I) *C. carvifolius*; J) *C. caudatus*; L) *C. diversifolius*; M) *C. peucedanifolius*; N) *C. bipinnatus*; O) *C. ochroleucoflorus*; P) *C. montanus*; Q) *C. pseudoperfoliatus*; R) *C. crithmifolius*; S) *C. intercedens*; T y II) *C. stellatus*; U) *C. sherffii*; V) *C. linearifolius*; W) *C. montanus*; X) *C. nitidus*; Y) *C. purpureus*; Z) *ramirezianus*; AA y GG) *C. sulphureus*; BB) *C. scabiosoides*; CC) *C. juxtlahuacensis*; DD y EE) *C. landii* var. *landii*; FF) *C. longipetiolatus*; HH) *C. mattfeldii*; JJ) *C. atrosanguineus*; KK) *C. jaliscensis*; LL) *C. concolor*; MM) *C. nelsonii*. Créditos: Aarón Rodríguez (B, F, G, K, L, P, R, S, Y, DD, EE, JJ, NN); Arturo Castro-Castro (A, D, E, H, I, N, O-Q, V, Z, AA, BB, GG, II, KK, LL, TT); Francisco J. Santana-Michel (FF); Georgina Vargas-Amado (C, J, X, CC); Jesús G. González-Gallegos (HH); Pablo Carrillo-Reyes (Q); Pilar Zamora-Tavares (U, MM).

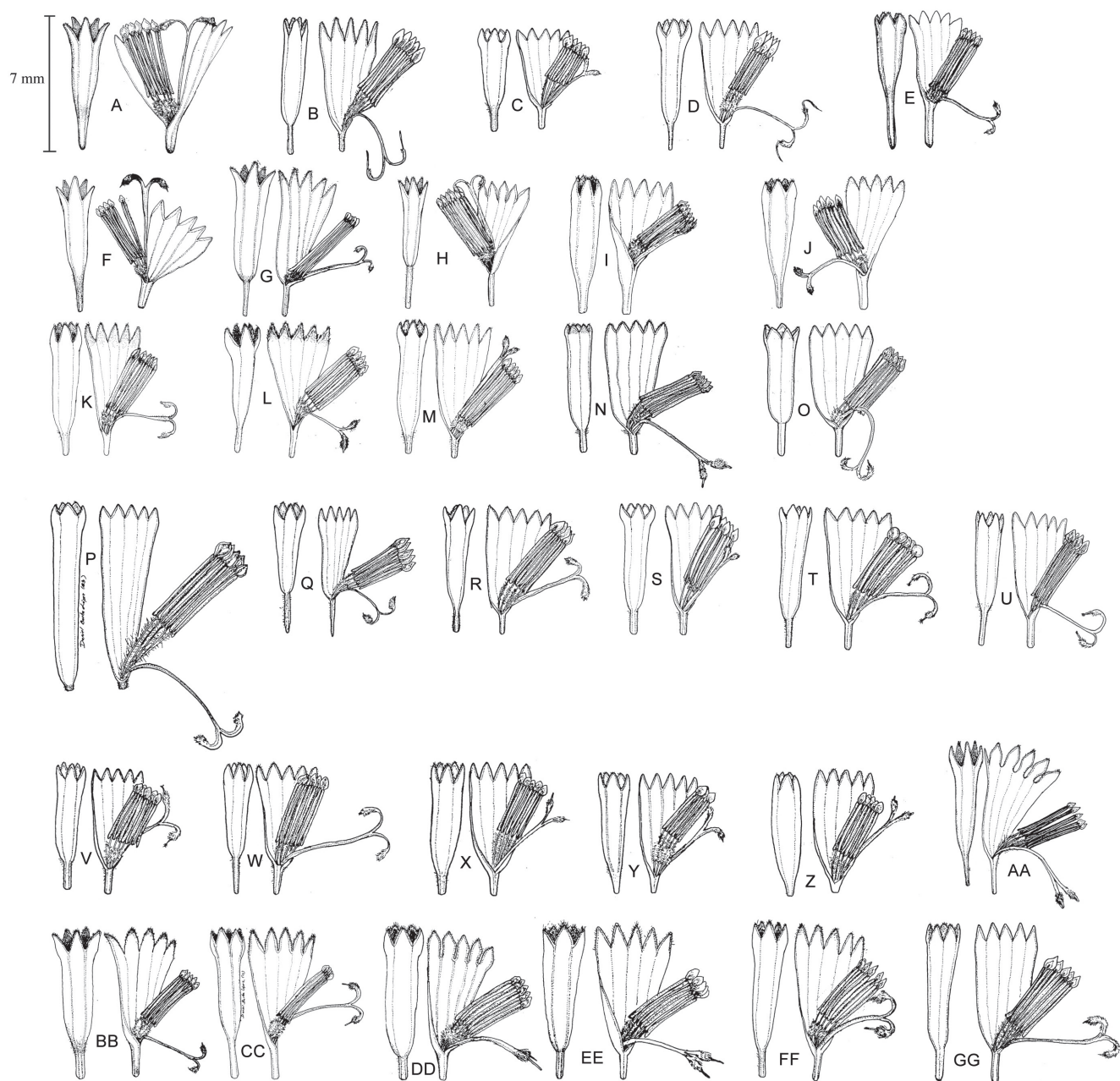


Figura 5. Variabilidad morfológica en flores del disco, androceo y gineceo en especies del género *Cosmos*. A-D) *Cosmos* sección *Cosmos*; E-Z) *Cosmos* sección *Discopoda*; AA-GG) *Cosmos* sección *Mesinenia*. A) *C. bipinnatus* (A. Rodríguez et al. 6002); B) *C. pacificus* (A. Rodríguez et al. 5607); C) *C. parviflorus* (M. Harker & P. Carrillo-Reyes 1307); D) *C. sulphureus* (A. Rodríguez et al. 5652); E) *C. atrosanguineus* (M. Harker et al. 3881); F) *C. concolor* (M. Harker et al. 3976); G) *C. deficiens* (A. Castro-Castro et al. 2415); H) *C. diversifolius* (A. Rodríguez et al. 6450); I) *C. jaliscensis* (A. Rodríguez et al. 5913); J) *C. juxtlahuacensis* (A. Rodríguez et al. 5954); K) *C. longipetiolatus* (A. Castro-Castro & J.L. Villa-Vázquez 2296); L) *C. mattfeldii* (J.G. González-Gallegos 434a); M) *C. mcvaughii* (M. Harker & F.J. Rendón-Sandoval 3833); N) *C. modestus* (A. Rodríguez et al. 5240); O) *C. montanus* (A. Castro-Castro et al. 1965); P) *C. nelsonii* (A. Rodríguez et al. 6525); Q) *C. nitidus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6009); R) *C. palmeri* (M. Harker & A. Castro-Castro 4031); S) *C. peucedanifolius* (P. Carrillo-Reyes & A. Cosacov 5941); T) *C. pringlei* (M. Harker et al. 3963); U) *C. purpureus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6035); V) *C. scabiosoides* (A. Rodríguez et al. 5662); W) *C. schaffneri* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6030); X) *C. sessilis* (A. Castro-Castro & L.F. Pérez-Álvarez 1859); Y) *C. sherffii* (A. Rodríguez et al. 6511); Z) *C. stellatus* (A. Castro-Castro et al. 2222); AA) *C. carvifolius* (M. Harker et al. 3131); BB) *C. crithmifolius* (M. Harker et al. 3348); CC) *C. intercedens* (A. Castro-Castro et al. 2281); DD) *C. landii* var. *achalconensis* (M. Harker et al. 3912); EE) *C. landii* var. *landii* (J.A. Lomelí & E. Sahagún 3133); FF) *C. linearifolius* (M. Harker & A. Castro-Castro 4023); GG) *C. ochroleucoflorus* (A. Castro-Castro et al. 1975). Ilustraciones y edición: Daniel Barba-López y Karina Castro-Castro.



Figura 6. Variabilidad morfológica, pubescencia y vilano en aquenios del género *Cosmos* sección *Cosmos*. A) *C. bipinnatus* (A. Rodríguez et al. 6002); B) *C. caudatus* (Cabrera-Rodríguez 102); C) *C. pacificus* (A. Rodríguez et al. 5607); D) *C. parviflorus* (M. Harker & P. Carrillo-Reyes 1307); E) *C. sulphureus* (A. Rodríguez et al. 5652). Ejemplares depositados en el herbario IBUG. Fotografías y edición: Susana A. de Santiago-Moreno y Karina Castro-Castro.

Segmentos y sus lóbulos lineares, filiformes o ensiformes, ápices rígidos o suavemente acuminados, con frecuencia falcados. **Capítulos** ordenados en un multi-dicasio folioso asimétrico que ramifica cerca de la base del eje principal (Figura 2C). El involucreo es campanulado a subhemisférico. **Filarias** externas 4-8 (*C. carvifolius*), cinco (*C. intercedens* y *C. landii*) o 6-12 (*C. crithmifolius*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus*), lineares o deltoides, rígido-acuminadas, deflexas o extendidas, no adpresas a las filarias internas, libres, de color verde, glabras (Figura 3R-T); filarias internas ocho (*C. intercedens*, *C. landii*, *C. ochroleucoflorus*), cinco (*C. carvifolius* y *C. crithmifolius*) u 8-10 (*C. linearifolius*), de color translúcido-grisáceo a violado, con nervaduras oscuras inconspicuas, oblongas a elípticas, agudas, naviculares, glabras pero con un mechón de pelos simples en el ápice, sus bases forman un tubo que envuelve y separa a todas las flores y páleas de las filarias externas (Figura 3R-T). **Flores liguladas** cinco (*C. crithmifolius*, *C. intercedens*, *C. landii* y *C. ochroleucoflorus*), 5-8 (*C. carvifolius*) u 8-10 (*C. crithmifolius* y *C. linearifolius*), ágamas o neutras (*C. crithmifolius*), lígulas circulares, elípticas, lanceoladas, ovadas u oblanceoladas, de color rosado a violado (*C. carvifolius*, *C. crithmifolius*, *C. intercedens*, *C. ochroleucoflorus* y *C. linearifolius*), amarillo (*C. landii* var. *landii*) o amarillo pálidas (*C. landii* var. *achalconensis* Melchert), con 3-5 nervaduras pilosas en su cara dorsal (Figura 4G, I, O, R, S, V, DD, EE). **Flores del disco** 10-30(-60), *C. crithmifolius* presenta la más amplia variación, que va desde 10 hasta 60 flores, corolas tubulosas, 5-lobadas, puberulentas en el tubo y la garganta, de color amarillo (*C. crithmifolius*, *C. intercedens* y *C. landii*), blanco-translúcido (*C. carvifolius* y *C. ochroleucoflorus*) o violado (*C. linearifolius*; Figura 4G, I, O, R, S, V, DD, EE). **Androceo** de color café (*C. crithmifolius*, *C. intercedens*, *C. landii* y *C. linearifolius*) o negro (*C. carvifolius* y *C. ochroleucoflorus*; Figura 5), anteras sagitadas, con lóbulos agudos a redondeados, apéndices deltoides, con prolongación evidente del conectivo (Figura 5AA-GG). **Polen**

de color amarillo en las especies con flores del disco de color amarillo, y blanco en las especies con flores del disco de color blanco o violado. **Estigma** bifurcado, ramas seríceas en su porción media a terminal (Figura 5AA-GG). **Aquenios** lineares a penicilados, erostrados, tetragonales, con 1 o 2 surcos longitudinales en cada una de sus caras, de color café claro u oscuro, escábridos en su porción distal o glabros (*C. carvifolius*), lisos (*C. carvifolius*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus*), muricados (*C. landii* var. *achalconensis*) o tuberculados (*C. crithmifolius* y *C. intercedens*). **Vilano** de 2-6 aristas lineares o deltoides, retrorsamente barbeladas. **Carpóforo** discoide (*C. carvifolius*, *C. crithmifolius* y *C. linearifolius*), romboide (*C. landii* y *C. ochroleucoflorus*) o deltoide (*C. intercedens*; Figura 8). **Receptáculo** convexo. El número cromosómico básico en *Cosmos* sección *Mesinenia* es $x = 11$, condición autapomórfica para la sección. *Cosmos carvifolius* y *C. intercedens* son diploides; *C. landii*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus* son tetraploides y *C. crithmifolius* es hexaploide (Cuadro 1).

Discusión

Límites morfológicos entre *Cosmos* y *Bidens*. El límite entre *Cosmos* y *Bidens* no ha sido claro, por lo que esta situación ha asimilado abundante sinonimia (p. ej. Hemsley, 1881; Sherff, 1929, 1932; Melchert, 1975, 1990a, c). Sin embargo, existen caracteres morfológicos que permiten distinguirlos. Por ejemplo, *Cosmos* agrupa a hierbas erectas pero algunas especies de *Bidens* son rastreras o trepadoras. En corte transversal, los tallos de *Cosmos* son teretes o hexagonales, mientras que en *Bidens* pueden ser teretes, tetragonales o hexagonales. En *Cosmos*, las hojas son opuestas. Por el contrario, en *Bidens* algunas especies producen hojas alternas. En *Cosmos*, el número de filarias oscila entre 5-8 (-10) por serie, en general son glabras y con canales resiníferos bien marcados. En contraste, en *Bidens* el número de filarias varía entre 4 y 22, con frecuencia son pubescentes y

Cuadro 1. Diversidad del género *Cosmos*, distribución geográfica natural y números cromosómicos. Secciones propuestas por Sherff (1932, 1955). x = número cromosómico básico. n = número cromosómico en condición haploide. Abreviaciones de los estados de México de acuerdo a INEGI (2013).

Especies	Distribución geográfica	Distribución en México	n
Sección <i>Cosmos</i> Sherff ($x = 12$)			
<i>C. bipinnatus</i> Cav.	EUA, México y Guatemala	Ags, Chih, Chis, Coah, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tlax, Ver, Zac	$n = 12$ (Melchert, 1968, 2010a; Carr <i>et al.</i> , 1999)
<i>C. caudatus</i> Kunth	México, América Central, Antillas y Sudamérica	Chis, Oax, QRoo, SLP, Tab, Tamps, Ver	$n = 24$ (Melchert, 1990b, 2010a; Jose y Mathew, 1995)
<i>C. pacificus</i> Melchert	México	Col, Gro, Jal, Méx, Mich, Sin	$n = 12$ (Melchert, 1990b, 2010a)
<i>C. parviflorus</i> (Jacq.) Pers.	EUA y México	Ags, BC, Chih, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tamps, Ver, Zac	$n = 12$ (Melchert 1968, 2010a; Keil y Stuessy, 1975; Carr <i>et al.</i> , 1999)
<i>C. sulphureus</i> Cav.	México, América Central	Ags, BC, Chis, Col, Dgo, Gro, Gto, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, QRoo, Sin, SLP, Son, Ver, Yuc, Zac	$n = 12$ (Melchert, 1968, 2010a)
Sección <i>Discopoda</i> (DC.) Sherff ($x = 12$)			
<i>C. atrosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	México	Gto, Hgo, Qro, SLP	$n = 24$ (Lawrence, 1929; Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. concolor</i> Sherff	México	Dgo, Zac	$n = 36$ (Melchert, 1968)
<i>C. deficiens</i> Melchert	México	Jal	$n = 12$ (Melchert, 2010a)
<i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc.	México y Guatemala	Chis, DF, Gto, Hgo, Méx, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, SLP, Tamps, Tlax, Ver	$n = 12, 24$ (Melchert, 1968, 2010a; Turner <i>et al.</i> , 1961, 1962)
<i>C. jaliscensis</i> Sherff	México	Jal	$n = 24, 36$ (Melchert 1968, 2010a)
<i>C. juxtahuacensis</i> Panero & Villaseñor	México	Oax	$n = 13$ (Strother y Panero, 2001)
<i>C. longipetiolatus</i> Melchert	México	Jal	Sin dato
<i>C. mattfeldii</i> Sherff	México	Gro	Sin dato
<i>C. mcvaughii</i> Sherff	México	Jal	$n = 12$ (Melchert, 1968)
<i>C. modestus</i> Sherff	México	Méx	$n = 12$ (Melchert, 2010a)
<i>C. montanus</i> Sherff	México	Dgo, Jal, Nay, Zac	$n = 24$ (Melchert, 1968)
<i>C. nelsonii</i> Rob. & Fern.	México	Oax	$n = 24$ (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. nitidus</i> Paray	México	Méx	$n = 12$ (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. palmeri</i> B. L. Rob.	México	Ags, Chih, Dgo, Gto, Jal, SLP, Zac	$n = 24$ (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. peucedanifolius</i> Wedd.	Argentina, Bolivia y Perú		$n = 12$ (Robinson <i>et al.</i> , 1981)
<i>C. pringlei</i> B. L. Rob.	México	Chih, Dgo, Gto, Nay	$n = 46, 48$ (Melchert, 2010a)
<i>C. pseudoperfoliatus</i> Art. Castro, Harker & Aaron Rodr.	México	Jal	$n = 24$ (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. purpureus</i> (DC.) Benth & Hook.f. ex Hemsl.	México	Gro, Méx, Mor, Oax	$n = 12, 24$ (Melchert, 1968, 2010a)

Cuadro 1. Continuación

Especies	Distribución geográfica	Distribución en México	n
<i>C. ramirezianus</i> Art. Castro, Harker & Aaron Rodr.	México	Jal	n = 12 (Castro-Castro <i>et al.</i> , datos sin publicar)
<i>C. scabiosoides</i> Kunth	México	Chis, DF, Dgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Pue, Tlax, Ver, Zac	n = 12, 24 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. schaffneri</i> Sherff	México	Gro, Méx	n = 12 (Melchert, 1968)
<i>C. sessilis</i> Sherff	México	Jal	n = 12 (Melchert, 1967)
<i>C. sherffii</i> Melchert	México	Oax	n = 12 (Melchert, 1967)
<i>C. stellatus</i> Sherff	México	Jal, Mich	n = 12 (Melchert, 1990a, 2010a)
Sección Mesinenia Sherff ($\alpha = 11$)			
<i>C. carvifolius</i> Benth.	México	Dgo, Jal, Mich, Nay, Sin	n = 11 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. crithmifolius</i> Kunth	México y América Central	Ags, Chis, DF, Dgo, Gro, Gto, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Tamps, Ver, Zac	n = 33 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. intercedens</i> Sherff	México	Jal, Nay	n = 11 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. landii</i> Sherff var. <i>landii</i>	México	Jal	n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. landii</i> Sherff var. <i>achalconensis</i> Melchert	México	Jal	n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl.	México	Chih, Dgo, Jal, Mich, Nay	n = 22 (Melchert, 1968)
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>maysilesii</i> Sherff	México	Dgo	n = 22 (Melchert, 1968)
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>magnifolius</i> Sherff	México	Chih	n = 22 (Melchert, 1968)
<i>C. ochroleucoflorus</i> Melchert	México	Dgo, Jal, Nay	n = 22 (Melchert, 1968, 2010a)

los canales resiníferos están ausentes o son inconspicuos. En *Cosmos* los capítulos son heterógamos, y con frecuencia son homógamos en *Bidens*. Las flores liguladas son ágamas o neutras en *Cosmos* y fértiles en algunas especies de *Bidens*. En *Cosmos* los filamentos son pubescentes en sus partes medias pero glabros en el resto de las Coreopsidae, incluido *Bidens*. Por otro lado, los aquenios en *Cosmos* son tetragonales, con uno o dos surcos longitudinales en cada una de sus caras y con vilano de aristas retrorso barbeladas. En cambio, en *Bidens*, los aquenios son 3 o 4-gonales o dorsalmente aplanados, con 2-4 surcos por cara y con vilano de aristas antrorso o retrorso barbeladas. Aún más, a diferencia de *Cosmos*, en algunas especies de *Bidens* se desarrollan aquenios alados.

Complejos de especies en Cosmos sección Discopoda. *Cosmos* es morfológicamente muy diverso y citológicamente complejo. Para su identificación se requiere el análisis de tantos caracteres como sea posible, incluida la distribución

geográfica. A partir de la experiencia obtenida de este análisis, es pertinente hacer recomendaciones sobre la recolección de ejemplares botánicos, con el fin de que el proceso de identificación sea lo más fácil posible. En primer lugar y en la medida de lo posible, se debe recolectar toda la planta; de lo contrario, se sugiere hacer observaciones sobre el hábito de crecimiento y tipo de raíz. También es importante indicar el número de filarias por serie y el color de las flores del disco. Es muy recomendable incluir aquenios y capítulos adicionales que permitan examinar todos sus lados y preparar disecciones.

Existen complejos de especies en donde los límites morfológicos no son claros. Un caso es la delimitación entre *Cosmos scabiosoides*, *C. mattfeldii* y *C. jaliscensis*. La morfología vegetativa de estas tres especies es confusa y parece representar una variación clinal a lo largo de una amplia área geográfica (Cuadro 1). Caracteres útiles en su delimitación son las dimensiones, pubescencia y segmentación de las hojas, forma y tamaño de las dos series de filarias y la



Figura 7. Variabilidad morfológica, pubescencia y vilano en aquenios del género *Cosmos* sección *Discopoda*. A) *C. atrosanguineus* (M. Harker et al. 3881); B) *C. concolor* (M. Harker et al. 3976); C) *C. deficiens* (A. Castro-Castro et al. 2415); D) *C. diversifolius* (A. Rodríguez et al. 6450); E) *C. jaliscensis* (A. Rodríguez et al. 5913); F) *C. juxtlahuacensis* (A. Rodríguez et al. 5954); G) *C. longipetiolatus* (A. Castro-Castro & J.L. Villa-Vázquez 2296); H) *C. matfeldii* (J.G. González-Gallegos 434a); I) *C. mcvaughii* (M. Harker & F.J. Rendón-Sandoval 3833); J) *C. modestus* (A. Rodríguez 5240); K) *C. montanus* (A. Castro-Castro et al. 1965); L) *C. nelsonii* (A. Rodríguez et al. 6525); M) *C. nitidus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6009); N) *C. palmeri* (M. Harker & A. Castro-Castro 4031); O) *C. pringlei* (M. Harker et al. 3963); P) *C. pseudoperfoliatus* (A. Castro-Castro & A. Rodríguez 1979); Q) *C. purpureus* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6035); R) *C. peucedanifolius* (L.J. Novara 8607, SI); S) *C. ramirezianus* (A. Castro-Castro & L.M. González-Villarreal 2295); T) *C. scabiosoides* (A. Rodríguez et al. 5662); U) *C. schaffneri* (A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6030); V) *C. sessilis* (A. Castro-Castro & L.F. Pérez-Álvarez 1859); W) *C. stellatus* (A. Castro-Castro et al. 2222). Ejemplares depositados en el herbario IBUG, excepto *C. peucedanifolius*. Fotografías y edición: Susana A. de Santiago-Moreno y Karina Castro-Castro.



Figura 8. Variabilidad morfológica, pubescencia y vilano en aquenios del género *Cosmos* sección *Mesinenia*. A) *C. carvifolius* (M. Harker et al. 3131); B) *C. crithmifolius* (M. Harker et al. 3348); C) *C. intercedens* (A. Castro-Castro et al. 2281); D) *C. landii* var. *achalconensis* (M. Harker et al. 3912); E) *C. linearifolius* (M. Harker & A. Castro-Castro 4023); F) *C. ochroleucoflorus* (A. Castro-Castro et al. 1944). Ejemplares depositados en el herbario IBUG. Fotografías y edición: Susana A. de Santiago-Moreno y Karina Castro-Castro.

morfología de los aquenios (Apéndice 2; Figuras 2, 3, 4, 7). Otro aspecto que resulta de utilidad en el reconocimiento de estos taxa es su distribución geográfica. *Cosmos jaliscensis* sólo se conoce del oeste de Jalisco en la Faja Volcánica Transmexicana, *C. mattfeldii* crece en una porción estrecha de la Sierra Madre del Sur, en Guerrero, y *C. scabiosoides* se distribuye en el sur de la Sierra Madre Occidental y a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana (Vargas-Amado et al., 2013; Cuadro 1).

Otro caso es el complejo *Cosmos sessilis* y *C. stellatus*. Ambas especies tienen una distribución restringida al occidente de México, en la zona de transición entre la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur. De acuerdo a Sherff (1964), *C. sessilis* produce un sólo tallo mientras que *C. stellatus* ramifica en 2 o 3 tallos. En *C. sessilis* las hojas son 3-7 lobadas y de lóbulos lanceolados y enteros, mientras que en *C. stellatus* las hojas son 5-7 lobadas y de lóbulos lineares y pinnatisectos. Sherff (1964) también

señaló que *C. sessilis* tiene capítulos discoides y aquenios exaristados. Mientras que en *C. stellatus* los capítulos son radiados y los aquenios biaristados. Sin embargo, estas diferencias son aparentes y dependen del estado fenológico en que se colectan. Ambas especies producen capítulos radiados pero las flores liguladas son caedizas. Aún más, las formas descritas por Sherff (1964) pueden ser localizadas en simpatria en las sierras de Juanacatlán, Quila y San Sebastián del Oeste, Jalisco, México (A. Castro-Castro y L.F. Pérez 1859; A. Rodríguez et al. 5916, 5922; J.A. Pérez de la Rosa 2031; J.G. González-Gallegos y R. Guerrero 1100; M. Harker et al. 3122, 3155, 3362, 4005; R. Ramírez-Delgadillo y A. Langle 6207; R. Ramírez-Delgadillo et al. 7689; ejemplares depositados en IBUG).

En esta misma sección, es posible que el par integrado por *Cosmos palmeri* y *C. pringlei* represente otro caso de variación clinal de una sola especie. Robinson (1909) señaló, en los protólogos de ambas especies, una serie de caracteres que cuantitativamente se traslapan o son continuos. Los individuos analizados en el presente estudio muestran esta misma situación, observándose una diferenciación local, correlacionada con las condiciones edáficas, de altitud y de clima. Esta correlación también existe cuando se analiza la distribución geográfica y los niveles de ploidía de las especies. De acuerdo a Vargas-Amado et al. (2013), *C. pringlei* se desarrolla con mayor frecuencia en la porción norte de la Sierra Madre Occidental, en donde las poblaciones analizadas por Melchert (2010a) son octoploides (Cuadro 1). Mientras que *C. palmeri* mantiene una distribución más amplia, compartiendo espacios con *C. pringlei*, pero extendiéndose hacia el sur del mismo sistema de montañas y con poblaciones tetraploides (Cuadro 1).

Cosmos nitidus y *C. purpureus* constituyen otro par de especies difíciles de distinguir. No es posible diferenciarlas morfológicamente si se tiene en cuenta las hojas, filarias y flores liguladas (Cuadro 1). Sólo se pueden distinguir si se tienen en cuenta la longitud de los internodos, la segmentación y pubescencia de las hojas y, la dimensión y márgenes de los folíolos (ver clave dicotómica). Ambas crecen en simpatria en el sur de México. *Cosmos nitidus* se restringe al municipio de Sultepec en el Estado de México y *C. purpureus* se extiende además, a los estados de Guerrero y Morelos (Vargas-Amado et al., 2013; Cuadro 1)

Un último complejo dentro *Cosmos* sección *Discopoda* es el formado por *C. diversifolius* y *C. peucedanifolius*. Entre ambas especies, la labilidad de los caracteres foliares es similar y amplia (Apéndice 2). Los capítulos son también similares, aunque la forma, color y tamaño de las filarias es distinta (Apéndice 2). Los aquenios en *C. diversifolius* son fusiformes, tetragonales, de color café claro y 2-6 aristados, mientras que en *C. peucedanifolius* son fusiformes, ligeramente aplanados, falcados, de color café oscuro y 2-3 aristados (Figura 7). En cuanto a su distribución, *C. diversifolius* es una especie distribuida del noreste de México a

Guatemala, mientras que *C. peucedanifolius* se restringe al norte de Argentina, oeste de Bolivia y sur de Perú (Vargas-Amado et al., 2013).

Complejos de especies en Cosmos sección Mesinenia. Dentro de *Cosmos* sección *Mesinenia*, los límites entre *C. crithmifolius*, *C. intercedens* y *C. landii* son difíciles de establecer. Sherff (1964) separó a *C. intercedens* de *C. crithmifolius* por tener segmentos de las hojas falcados y de 1.5-3.5 cm de longitud, y pecíolos alados de 1.0 cm de longitud. McVaugh (1984) consideró a *C. intercedens* y *C. landii* tan sólo como variantes geográficas de *C. crithmifolius*, restringidas a las barrancas de las cuencas de los ríos Santiago y Ameca en el centro de Jalisco y sur de Nayarit, México. Por su lado, Melchert (2010a, b) reconoció a *C. landii* y *C. crithmifolius*, con base en los niveles de ploidía, como variantes tetraploide y hexaploide del diploide *C. intercedens*, respectivamente. Aunque los límites morfológicos entre estos taxa son complejos, caracteres como las dimensiones y formas foliares, el número y color de las flores liguladas y del disco, morfología de los aquenios y la distribución geográfica, son útiles en su reconocimiento (Cuadro 1; Figuras 5, 6, 9; ver clave dicotómica).

Correlación entre morfología y números cromosómicos en Cosmos. En Angiospermas, la aneuploidía y la poliploidía son frecuentes y han jugado un papel importante en su diversificación (Jiao et al., 2011). Los diferentes niveles de ploidía observados en *Cosmos* se han explicado como eventos de aneuploidía y poliploidía (Melchert, 1968). Como muestra, 42% de los taxa reconocidos y de los cuales se conocen sus números cromosómicos son poliploides. El número básico de cromosomas es $x = 11, 12$ y 13 , con una serie gamética amplia ($n = 11, 22, 33; n = 12, 24, 48$, Cuadro 1).

En *Cosmos* sección *Cosmos*, *C. bipinnatus*, *C. pacificus*, *C. parviflorus* y *C. sulphureus* son diploides ($2n = 2x = 24$). En cambio, *C. caudatus* es tetraploide ($2n = 4x = 48$). Por su morfología general, *C. bipinnatus* y *C. parviflorus* representan un subconjunto distinto al grupo conformado por *C. caudatus*, *C. pacificus* y *C. sulphureus*, y no existe una correlación entre niveles cromosómicos y la morfología de las especies. Por su parte, en *Cosmos* sección *Mesinenia*, *C. carvifolius* y *C. intercedens* son diploides; *C. landii*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus* son tetraploides y, *C. crithmifolius* es hexaploide. *Cosmos carvifolius* ($n = 11$), *C. intercedens* ($n = 11$) y *C. landii* ($n = 22$) representan una serie morfológicamente distinta al complejo poliploide integrado por *C. crithmifolius* ($n = 33$), *C. linearifolius* ($n = 22$) y *C. ochroleucoflorus* ($n = 22$). Aunque Melchert (2010a) encontró poblaciones diploides de *C. linearifolius* ($n = 11$), en ambas secciones la poliploidía explica la diversidad cromosómica.

En contraste, la variación cromosómica en *Cosmos* sección *Discopoda* implica otros procesos. En esta sección se

distinguen dos grupos de especies morfológicamente similares y poliploides. El primer grupo está representado por los tetraploides *C. atrosanguineus*, *C. concolor*, *C. montanus*, *C. nelsonii* y *C. palmeri* ($2n = 4x = 48$). En este mismo complejo, en *C. jaliscensis* hay poblaciones tetraploides y hexaploides ($2n = 4x = 48$; $2n = 6x = 72$). De forma análoga, *C. purpureus* y *C. scabiosoides* producen poblaciones diploides y tetraploides ($2n = 2x = 24$; $2n = 4x = 48$). Así mismo, *C. pringlei* representa un caso donde la poliploidía y la aneuploidía explican su variación cromosómica. En esta especie se han registrado dos tipos de poblaciones octoploides. En la primera $2n = 8x = 96$. La segunda requiere además una modificación a la serie poliploide, pues $2n = 8x = 92$, fenómeno denominado por Darlington (1956) y Grant (1989) como reducción de la poliploidía (Cuadro 1). En apariencia morfológica, este primer grupo es diferente a un segundo complejo de especies en su mayoría diploides y formado por *C. deficiens*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. peucedanifolius*, *C. ramirezianus*, *C. schaffnerii*, *C. sessilis*, *C. sherffii* y *C. stellatus* ($2n = 2x = 24$; Cuadro 1). En este grupo, una excepción es *C. diversifolius*, que tiene poblaciones diploides y tetraploides ($2n = 2x = 24$; $2n = 4x = 48$). Otra excepción es el aneuploide *C. juxtlahuacensis* ($2n = 2x = 26$). Estos hechos resultan de interés en un contexto filogenético, bajo el cual se podría plantear la hipótesis de un origen común de las especies con niveles de ploidía compartido; o por el contrario, la repetición de distintas series de ploidía por eventos independientes.

En *Cosmos*, la hibridación es otro fenómeno común. Con frecuencia se encuentran individuos que representan híbridos naturales. Por ejemplo, en *Cosmos* sección *Mesinenia* han sido identificados híbridos entre *C. carvifolius* y *C. linearifolius* (Melchert, 1968), y otros examinados durante la revisión de herbarios del presente trabajo (*N. Carman et al. 65b*, MEXU, tres ejemplares). Estos individuos resultan interesantes en un contexto biogeográfico, puesto que se encuentran justo en las zonas de contacto de la distribución natural de estas dos especies (Vargas-Amado *et al.*, 2013). La hibridación entre estas especies se puede inferir cuando se analizan distintos caracteres morfológicos. Los individuos híbridos presentan hojas simples y capítulos con ocho flores liguladas como en *C. linearifolius*, pero los segmentos de las hojas son membranáceos y filiformes como en *C. carvifolius*. Además, las flores del disco son translúcidas y similares a *C. carvifolius*, pero su cantidad en cada capítulo es semejante a *C. linearifolius*.

Un escenario similar ocurre entre *Cosmos crithmifolius*, *C. intercedens* y *C. carvifolius*. Durante el trabajo de campo del presente estudio, se encontraron poblaciones simpátricas de estos tres taxa en el municipio de Ayutla, Jalisco, México. Allí, las formas de morfología intermedia son comunes (*M. Harker & A. Castro-Castro 4199, 4200*, IBUG.). Otro caso fue documentado por Melchert (1968), entre *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus* (*D.E. Breedlove 4251*, TEX). Asimismo,

el aislamiento reproductivo entre especies de *Cosmos* sección *Cosmos* no es completo. La hibridación entre *C. pacificus* y *C. sulphureus* es frecuente en la vertiente del Pacífico de Jalisco, México, en donde es común localizar poblaciones en simpatria con individuos de morfología intermedia (*J.G. González-Gallegos y D. Juárez 1143*, IBUG, IEB, MEXU).

Por último, en *Cosmos* existe una correlación entre hábitos de crecimiento y números cromosómicos. Las especies perennes tienen con mayor frecuencia niveles de ploidía más elevados que las anuales (Cuadro 1). Por ejemplo, el 78% de las especies sufrútices de *Cosmos* sección *Mesinenia* son poliploides. Aún más, cuando se comparan las hierbas perennes y anuales, la tendencia a la poliploidía es mayor en las perennes (Cuadro 1). Este hecho concuerda con lo observado por Müntzing (1936) en los géneros *Helianthus*, *Zea* y *Sorghum* y, por Stebbins (1938) en 220 géneros de dicotiledóneas.

Correlación entre números cromosómicos y distribución geográfica en Cosmos. La poliploidía es un proceso evolutivo importante (Soltis y Soltis, 1999; Wood *et al.*, 2009). Produce variación genética y facilita la colonización de nuevos y diferentes hábitats (Soltis *et al.*, 2009). Como consecuencia, se espera que los poliploides tengan una distribución geográfica más amplia en comparación con sus congéneres diploides (Grant, 1989). En *Cosmos*, las observaciones en este sentido son contradictorias.

En el grupo de las hierbas anuales, *Cosmos caudatus* es tetraploide y tiene la distribución geográfica más amplia. Con una distribución similar, pero menor, se encuentra *C. sulphureus*, un diploide. Las otras especies diploides del grupo, *C. bipinnatus*, *C. pacificus* y *C. parviflorus*, tienen rangos de distribución menores (Vargas *et al.*, 2013).

De forma similar, en las especies sufrútices, el hexaploide *C. crithmifolius* está ampliamente distribuido en México y se extiende hasta Guatemala, Honduras, Nicaragua y Costa Rica (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). A su vez, los tetraploides *C. landii*, *C. linearifolius* y *C. ochroleucoflorus* tienen una distribución geográfica restringida en la Sierra Madre Occidental en México. Sin embargo, la distribución geográfica del diploide *C. carvifolius* es más amplia que la de sus congéneres tetraploides y se extiende en la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana.

Cosmos sección *Discopoda* requiere un análisis por sí sólo. La sección agrupa a 24 especies, diez son diploides y cuentan con una distribución geográfica restringida las siguientes especies: *C. deficiens*, *C. juxtlahuacensis*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. ramirezianus*, *C. schaffnerii*, *C. sessilis*, *C. sherffii* y *C. stellatus*. La excepción entre los diploides es *C. peucedanifolius*, cuya distribución se extiende a través de Los Andes en Perú, Bolivia y Argentina. *Cosmos diversifolius* y *C. scabiosoides* tienen poblaciones diploides y tetraploides con una distribución

geográfica muy grande en México (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). Ambos taxa ocupan rangos elevacionales amplios sobre hábitats diversos, comportamiento que confirma el fenómeno denominado por Grant (1989) como homeostasis fisiológica aumentada y que apoyan el principio de heterosis. En contraste, *C. purpureus* tiene la misma condición de ploidía, pero su rango geográfico es reducido. *Cosmos atrosanguineus*, *C. montanus*, *C. nelsonii*, *C. palmeri* y *C. pseudoperfoliatus* son tetraploides y microendémicos con rangos elevacionales estrechos y con requerimientos de hábitat particulares. *Cosmos jaliscensis* agrupa poblaciones tetraploides y hexaploides; sin embargo, es una especie endémica de la parte oeste de Jalisco, México. Otro caso interesante es *C. concolor*, un hexaploide endémico del sur de la Sierra Madre Occidental. Por último, se tiene el caso de *C. pringlei*, un octoploide restringido al norte de la Sierra Madre Occidental (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). En conclusión, las hierbas perennes no muestran una relación directa entre los niveles de ploidía y la distribución geográfica. Inferencias acerca de la evolución cromosómica podrían ser abordadas a la luz del conocimiento de la genética de poblaciones, las relaciones filogenéticas y el análisis de procesos de hibridación e introgresión en *Cosmos*.

Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento otorgado al proyecto 80200 y las becas concedidas a GVA (228901) y ACC (229039). Gracias a la Universidad de Guadalajara por el apoyo financiero otorgado a ACC (V/2010/316) y a la organización Idea Wild por el equipamiento concedido a ACC. Asimismo, se agradece al personal de los herbarios B, BAA, CIIDIR, ENCB, G, GUADA, HCIB, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MO, MOL, NY, TEX, UAGC, USZ, XAL y ZEA por las facilidades cedidas. Un agradecimiento especial a Tom Wendt de la Universidad de Texas por la digitalización de ejemplares de herbario. ACC agradece de manera especial a Estrella Urtubey, Mónica Ihasz y Susana Freire del Instituto de Botánica Darwinion; a Marilú Parrado, Nora Muruaga y Luis Moreno de la Fundación Miguel Lillo; a Thamara Chuviru y Roxana Ledezma del Museo de Historia Natural Noel Kempff y; a Olga Martínez y Janet Chambi de la Universidad Nacional de Salta, por la confianza, hospitalidad y asesoría conferida. Gracias a Ana Villegas, Guadalupe Munguía Lino, Judith Ochoa, Luz María González Villarreal, Pilar Zamora Tavares, Virginia Ramírez Cruz, Alfredo Frías Castro, Elián Guerrero, Ernesto De Castro Arce, Jesús González Gallegos, José Luis Villa Vázquez y Pablo Carrillo Reyes por su asistencia durante el trabajo de campo y la autorización para el uso de fotografías. Los atinados comentarios y sugerencias de tres revisores mejoraron el manuscrito sustancialmente. Por último, agradecemos a Susana A. de Santiago Moreno

por la fotografía y a Daniel Barba López por su apoyo en la elaboración de ilustraciones.

Literatura citada

- Carr G.D., King R.M., Powell A.M. y Robinson H. 1999. Chromosome numbers in Compositae. XVIII. *American Journal of Botany* **86**:1003-1013.
- Castro-Castro A., Harker M., Vargas-Amado G. y Rodríguez A. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* **146**:35-49.
- Crawford D.J. 1982. Chromosome numbers and taxonomic notes for Mexican *Coreopsis*, sections *Electra* and *Pseudoagarista* (Compositae: Heliantheae). *Brittonia* **34**:384-387.
- Crawford D.J. y Stuessy T.F. 1981. The taxonomic significance of anthochlors in the subtribe Coreopsidinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* **68**:107-117.
- Crawford D.J., Tadesse M., Mort M.E., Kimball R.T. y Randle C.P. 2009. Coreopsidae. En: Funk V.A., Susanna A., Stuessy T.F. y Bayer R.J. Eds. *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, pp. 713-730, International Association for Plant Taxonomy, Universidad de Viena, Viena.
- Darlington C.D. 1956. Natural populations and the breakdown of classical genetics. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **920**:350-364.
- De Candolle A.P. 1836. *Prodromus Sistematice Naturalis Regni Vegetabilis*. Pars Quinta. Paris.
- Font Quer P. 1953. *Diccionario de Botánica*. 2ª ed. Península. Barcelona.
- Grant V. 1989. *Especiación Vegetal*. Limusa. México, D.F.
- Greenman J. M. 1904. Diagnoses and synonymy of Mexican and Central American Spermatophytes. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **40**:28-52.
- Harris J.G. y Harris M.W. 1994. *Plant Identification Terminology. An Illustrated Glossary*. Springer Lake Publishing, Payson.
- Hemsley W.B. 1881. Botanica. En: Godman F.D. y Salvin O. Eds. *Biologia Centrali-Americana; or Contributions to the Knowledge of the Fauna and Flora of Mexico and Central America*, pp. 198-199, R.H Porter y Dulao & CO., Londres.
- Hind N. 2005. *Cosmos peucedanifolius*: Compositae. *Curtis's Botanical Magazine* **22**:161-168.
- Hind N. y Fay M.F. 2003. *Cosmos atrosanguineus*: Compositae. *Curtis's Botanical Magazine* **20**:40-48.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2013. Abreviaturas de las entidades federativas, México. <<http://www.inegi.org.mx/>> (consultado 8 abril 2013).
- Jiao Y., Wickett N.J., Ayyampalayam S., Chanderbali A.S., Landherr L., Ralph P.E., Tomsho L.P., Hu Y., Liang H., Soltis P.S., Soltis D.E., Clifton S.W., Schlarbaum S.E., Schuster S.C., Ma H., Leebens-Mack J., de Pamphilis C.W. 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* **473**:97-100.
- Jose J.C. y Mathew P.M. 1995. Chromosome numbers in the South Indian Heliantheae (Compositae). *Compositae Newsletter* **27**:7-10.
- Keil D.J. y Stuessy T.F. 1975. Chromosome counts of Compositae from the United States, Mexico and Guatemala. *Rhodora* **77**:171-195.
- Kimball R.T. y Crawford D.J. 2004. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**:127-139.

- Lawrence W.J.C. 1929. The genetic and cytology of *Dahlia* species. *Journal of Genetics* **2**:125-159.
- McVaugh R. 1984. Compositae. En: Anderson W. Ed. *Flora Novogaliciana XII. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico*, pp. 262-281, University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Melchert T.E. 1967. Systematic studies in the Coreopsidinae (Compositae): new *Cosmos* from Mexico. *Sida* **3**:170-176.
- Melchert T.E. 1968. Systematic studies in the Coreopsidinae: cytology of Mexican and Guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* **55**:345-353.
- Melchert T.E. 1975. New combinations in the Coreopsidinae. *Phytologia* **32**:291-298.
- Melchert T.E. 1976. *Cosmos*. En: Nash D.L. y Williams L.O. Eds. *Flora de Guatemala. Fieldiana: Botany* **24**:229-234.
- Melchert T.E. 1990a. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Phytologia* **68**:189-199.
- Melchert T.E. 1990b. *Cosmos caudatus* (Asteraceae: Coreopsidae) in México: a cytotoxic reappraisal. *Phytologia* **69**:200-215.
- Melchert T.E. 1990c. *Cosmos ocellatus*, a *Bidens* (Asteraceae, Coreopsidae). *Phytologia* **69**:436-444.
- Melchert T.E. 2010a. Chromosome counts of *Bidens*, *Cosmos* and *Thelesperma* species (Asteraceae, Coreopsidinae). *Phytologia* **92**:312-333.
- Melchert T.E. 2010b. *Cosmos*. En: Turner B.L. Ed. *The Comps of Mexico A Systematic Account of the Family Asteraceae (Chapter 10: subfamily Coreopsidae)*, Phytologia Memoirs Vol. 15, pp. 82-105, Texensis Publishing, Gruver.
- Melchert T.E. y Turner B.L. 1990. New species, names and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsidae). *Phytologia* **69**:20-31.
- Moreno N.P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.
- Mort M.E., Randle C.P., Kimball R.T., Tadesse M. y Crawford D.J. 2008. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Taxon* **57**:109-120.
- Müntzing A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* **21**:263-378.
- Muñiz-Mendoza R. 2008. Análisis filogenético preliminar del género *Cosmos* (Asteraceae) con base en secuencias del ADN ribosomal (ITS). Tesis de licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, 38 pp. <http://biblioteca.cucba.udg.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/5042/Muniz_Mendoza_Rodolfo.pdf?sequence=1> (consultado 6 julio 2013).
- Novara L.J. y Gutiérrez D.G. 2010. Asteraceae Bercht. & Presl, Tr. V. Heliantheae Cass. *Flora del Valle de Lerma* **9**:1-201.
- Panero J.L. 2007. Tribe Coreopsidae. En: Kubitzki K., Kaderit J.W. y Jeffrey C. Eds. *The Families and Genera of Vascular Plants Vol. VIII. Flowering Plants, Eudicots, Asterales*, pp. 406-417, Springer-Verlag, Berlín.
- Panero J.L. y Funk V.A. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **115**:909-922.
- Panero J.L. y Villaseñor J.L. 1996. Novelty in Asteraceae from southern Mexico. *Brittonia* **48**:79-90.
- Robinson B.L. 1909. Diagnoses and transfers of the Tropical American phanerogams. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **44**:613-626.
- Robinson H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* **51**:1-102.
- Robinson H., Powell A.M., King R.M. y Weedin J.F. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* **52**:1-28.
- Ryding O. y Bremer K. 1992. Phylogeny, distribution and classification of the Coreopsidae (Asteraceae). *Systematic Botany* **17**:649-659.
- Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G. 2008. Compositae. Tribu Heliantheae I (géneros *Acmella* – *Jefea*). *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* **157**:1-344.
- Semple J.C. y Watanabe K. 2009. A review of chromosome numbers in Asteraceae with hypotheses on chromosomal base number evolution. En: Funk V.A., Susanna A., Stuessy T. y Bayer R.J. Eds. *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*, pp. 61-72, International Association of Plant Taxonomy, Universidad de Viena, Viena.
- Sherff E.E. 1917. Studies in the genus *Bidens*. IV. *Botanical Gazette* **64**:21-41.
- Sherff E.E. 1923. New or otherwise noteworthy Compositae. *Botanical Gazette* **76**:78-94.
- Sherff E.E. 1925. New or otherwise noteworthy Compositae. II. *Botanical Gazette* **80**:367-389.
- Sherff E.E. 1926. *Cosmos blakei*, a new species from Guatemala. *Botanical Gazette* **82**:333-335.
- Sherff E.E. 1929. New or otherwise noteworthy Compositae. III. *Botanical Gazette* **88**:285-309.
- Sherff E.E. 1930. New or otherwise noteworthy Compositae. IV. *Botanical Gazette* **89**:362-373.
- Sherff E.E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* **8**:401-447.
- Sherff E.E. 1936. Additions to the genus *Euphorbia* L. and to certain genera of the Compositae. *Botanical Gazette* **97**:580-609.
- Sherff E.E. 1937. Certain new plants from Hawaii and Mexico. *American Journal of Botany* **24**:88-90.
- Sherff E.E. 1955. *Cosmos*. En: Sherff E.E. y Alexander E.J. Eds. *North America Flora, Compositae-Heliantheae-Coreopsidinae*, pp. 130-146, The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Sherff E.E. 1959. Notes on Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* **11**:188-190.
- Sherff E.E. 1962. New Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* **14**:172-173.
- Sherff E.E. 1964. Some new or otherwise noteworthy Coreopsidinae (Compositae) from Mexico. *Brittonia* **16**:58-73.
- Smith E.B. 1975. The chromosome numbers of North American *Coreopsis* with phyletic interpretations. *Botanical Gazette* **136**:78-86.
- Soltis D.E. y Soltis P.S. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:348-352.
- Soltis D.E., Albert V.A., Leebens-Mack J., Bell C.D., Paterson A.H., Zheng C., Sankoff D., dePamphilis C.W., Wall P.K. y Soltis P.S. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* **96**:336-348.
- Stebbins G.L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany* **25**:189-198.
- Strother J.L. 1983. More chromosome studies in Compositae. *American Journal of Botany* **70**:1217-1224.

- Strother J.L. 1999. Compositae-Heliantheae s.l. En: Daniel T.F. Ed. *Flora de Chiapas Vol. 5*, pp. 1-232. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Strother J.L. y Panero J.L. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. *American Journal of Botany* **88**:499-502.
- Sundberg S., Cowan C.P. y Turner B.L. 1986. Chromosome counts of Latin American Compositae. *American Journal of Botany* **73**:33-38.
- Tadesse M., Crawford D.J. y Kim S.C. 2001. A cladistic analysis of morphological features in *Bidens* L. and *Coreopsis* L. (Asteraceae-Heliantheae) with notes on generic delimitation and systematics. En: Friis I. y Ryding O. Eds. *Biodiversity Research in the Horn of Africa Region*, pp. 85-102, Biologiske Skrifter, The Royal Danish Academy of Sciences and Letters, Copenhagen.
- Thiers B. 2013. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>> (consultado 9 mayo 2014).
- Turner B.L., Beaman J.H. y Rock H.F.L. 1961. Chromosome numbers in the Compositae. V. Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* **63**:121-129.
- Turner B.L., Powel A.M. y King R.M. 1962. Chromosome numbers in the Compositae. VI. Additional Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* **64**:251-271.
- Vargas-Amado G., Castro-Castro A., Harker M., Villaseñor J.L., Ortiz E. y Rodríguez A. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**:536-555.
- Watanabe K. 2013. Index to Chromosome Numbers in Asteraceae <http://www.lib.kobe-u.ac.jp/infolib/meta_pub/G0000003asteraceae_e> (consultado 11 junio 2013).
- Wood T.E., Takebayashi N., Barker M.S., Mayrose I., Greenspoon P.B. y Rieseberg L.H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:13875-13879.

Recibido: 23 de agosto de 2013

Aceptado: 26 de octubre de 2013

Apéndice 1. Clave para la identificación de las especies de *Cosmos*.

-
1. Plantas anuales; tallo ramificado por arriba de la mitad del eje principal; rizoma ausente; raíz axonomorfa con múltiples ramificaciones laterales (*Cosmos* sección *Cosmos*).
2. Hojas bipinnatisectas; segmentos linear-filiformes, 0.1-2 mm de ancho; filarias externas lanceolado-subuladas; flores liguladas de color blanco, violeta o purpúreo claro.
3. Capítulos de 4-9 cm de diám. (incluidas las lígulas extendidas); flores liguladas 8(10-12); lígulas 3-5 cm long., más largas que las filarias externas; amplia distribución en América *C. bipinnatus*
3. Capítulos de 0.5-2.5 cm diám. (incluidas las lígulas extendidas); flores liguladas 5-8; lígulas 0.3-1.5 cm long., más cortas que las filarias externas; desde el SSO de E.U.A. hasta el NO y el Altiplano Central de México *C. parviflorus*
2. Hojas 2-3 pinnatisectas; segmentos lanceolados, 2-11 mm de ancho; filarias externas lineares a lanceoladas; flores liguladas de color violeta o anaranjado.
4. Flores liguladas de color anaranjado *C. sulphureus*
4. Flores liguladas de color blanco a violeta.
5. Capítulos de 4-8 cm diám. (incluidas las lígulas extendidas); lígulas más largas que las filarias externas; filarias externas pubescentes; de la vertiente del Pacífico en México *C. pacificus*
5. Capítulos de 2-4 cm diám. (incluidas las lígulas extendidas); lígulas con frecuencia más cortas que las filarias externas; filarias externas glabrescentes; de la vertiente Atlántica desde México a Brasil y por la Pacífica desde México hasta Perú *C. caudatus*
1. Plantas perennes, leñosas o herbáceas; tallos ramificados desde la base o por debajo de la mitad del eje principal; rizoma presente; raíces adventicias robustas o tuberosas.
6. Rizomas con raíces adventicias robustas a manera de un xilopodio; hábito sufrútice; tallo 4-6 angulado o terete, leñoso hacia la base; hojas en su mayoría coriáceas, profundamente pinnatisectas o linear-enteras; segmentos lineares, 1.5-10 cm long., 1-5 mm lat.; filarias externas e internas 5-8; flores liguladas 5 u 8(10), de color amarillo, purpúreo claro, violeta o blanco; aquenios en su mayoría hispídos (*Cosmos* sección *Mesinenia*).
7. Flores del disco de color blanco, rosa pálido, translúcidas u ocreleucas; polen de color blanco.
8. Hojas membranáceas, todas 1-3 pinnatisectas; segmentos de las hojas lineares, 0.2-0.7 mm lat.; flores del disco translúcidas o de color blanco; filarias internas 5; del oeste de la Faja Volcánica Transmexicana, sur de la Sierra Madre Occidental y noroeste de la Sierra Madre del Sur (Jalisco, Michoacán, Nayarit, Durango, Zacatecas, Sinaloa), México *C. carvifolius*
8. Hojas rígidas, las caulinares simples, a veces las basales pinnatisectas, 1-5 mm de ancho; flores del disco de color rosa pálido, ocreleuco o rara vez blanco; filarias internas 5-8; de la Sierra Madre Occidental (Chihuahua, Durango, Nayarit, Sinaloa y Sonora), México.
9. Hojas 2-5 mm lat.; filarias externas 8-10 y las internas 8; flores liguladas 8-10, de color rosa; flores del disco 25-35, de color rosa pálido; ramas del estigma de color purpúreo *C. linearifolius*
9. Hojas 0.5-2 mm lat.; filarias externas 5(8-9) y las internas 5(-8); flores liguladas 5, de color violeta; flores del disco 10-20, de color ocreleuco a blanco; ramas del estigma de color rojizo *C. ochroleucoflorus*
7. Flores del disco y polen de color amarillo.
10. Hojas 5-15 cm long.; flores liguladas 5-8(-10), de color violeta a purpúreo intenso; amplia distribución en México, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Costa Rica *C. crithmifolius*
10. Hojas 2-7.5 cm long.; flores liguladas 5, de color blanco, violeta claro o amarillo; distribución restringida a Jalisco y Nayarit, México.
11. Lígulas de color violeta, rara vez blanco; hojas 2-6.5 cm long., 2-5.5 cm ancho, con segmentos marcadamente falciformes; del occidente Jalisco y sur de Nayarit *C. intercedens*
11. Lígulas de color amarillo, blanco o rosa pálido; hojas 2-7.5 cm long., 1.5-6.5 cm ancho, con segmentos lineares a ligeramente falciformes; del centro de Jalisco *C. landii*
6. Rizoma corto con raíces tuberosas o rizoma largo con raíces adventicias de apariencia fibrosa; hábito herbáceo; tallos teretes; hojas membranáceas, simples, lobadas, pinnatífidas, pinnatisectas o pinnadas; segmentos de las hojas variables; filarias externas e internas 8-10; flores liguladas 8(10-12), de color purpúreo claro a intenso, violeta o blanco; aquenios hispídos o glabros (*Cosmos* sección *Discopoda*).
12. Plantas semiacuáticas; rizoma largo con raíces adventicias de apariencia fibrosa; filarias externas elíptico-obovadas, obtusas; flores liguladas de color blanco; aquenios exaristados; del occidente de Jalisco, México *C. mcvaughii*
12. Plantas terrestres; rizoma corto con raíces tuberosas; filarias externas triangular estrechas, lanceoladas,
-

Apéndice 1. Continuación

ensiformes o truladas, acuminadas; flores liguladas de color purpúreo, violeta o blanco; aquenios en su mayoría aristados; amplia distribución desde México hasta Argentina.

13. Plantas escaposas a subescaposas; capítulos 1(3-5); pedúnculos 10-45 cm long.; pecíolos 1.5-9(15) cm long., con frecuencia más largos que las hojas.

14. Filarias externas 1.0-2.5 cm long., 0.3-0.6 cm ancho; de Argentina, Bolivia y Perú *C. peucedanifolius*

14. Filarias externas 0.5-1.0 cm long., 0.1-0.3 cm ancho; de México y Guatemala.

15. Flores del disco de color atropurpúreo; de Guanajuato, Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, México *C. atosanguineus*

15. Flores del disco de color amarillo; amplia distribución.

16. Hojas bipinnadas, rara vez tripinnadas, raquis no alado, folíolos folíolos 1.5-5 mm ancho; pecíolos 1.5-7(-9) cm long., tan largos como las láminas; filarias externas 6-8, linear lanceoladas; aquenios exaristados; del oeste de Jalisco, México *C. deficiens*

16. Hojas simples, pinnatífidas o pinnadas, raquis parcialmente alado; folíolos 0.5-2.5 cm ancho; pecíolos 3-15 cm long., más cortos que las láminas (cuando son más largos que las láminas, el folíolo terminal es dentado y dos veces más largo que los folíolos laterales); filarias externas 8-10, oblongo-lanceoladas a oblanceoladas o lineares; aquenios 2-4(-6) aristados; del centro y sur de México hasta Guatemala.

17. Hojas simples, pinnatífidas o pinnadas; folíolos iguales, margen entero; filarias externas oblongo-lanceoladas a oblanceoladas; desde el oriente, centro y sur de México hasta Guatemala *C. diversifolius*

17. Hojas pinnadas; folíolo terminal más largo que los laterales, margen denticulado; filarias externas linear-lanceoladas; de Taxco, Guerrero, México *C. schaffnerii*

13. Plantas caulescentes; capítulos 3-6(-9); pedúnculos 10-20(-40) long.; pecíolos 0.5-2(-4) cm long., más cortos que las hojas o sésiles.

18. Flores del disco de color amarillo.

19. Capítulos con lígulas deflexas, en ocasiones ligeramente extendidas; hojas pinnatisectas; de Oaxaca, México.

20. Pecíolo 0.7-2 cm long., no alado; capítulos 3-18, 2-4 cm diám. incluidas las lígulas; filarias externas 5-9 mm long., 1-2 mm ancho; flores liguladas de color atropurpúreo, glabras; lígulas 1.2-1.6 cm long.; flores del disco 18-32; aquenios 1-1.3 long., 1-2 mm ancho; de Juxtlahuaca, Oaxaca, México *C. juxtlahuacensis*

20. Pecíolo 1.5-2.5 cm long., alado; capítulos solitarios, 4.5-7.5 cm diám. incluidas las lígulas; filarias externas 1-2.5 cm long., 5-7 mm ancho; flores liguladas de color rojo intenso, aterciopeladas; lígulas 2-2.5 cm long.; flores del disco 51-80; aquenios 1.5-2.5 cm long., 2-3 mm ancho; de Zimatlán, Oaxaca, México *C. nelsonii*

19. Capítulos con lígulas extendidas; hojas simples, lobadas, pinnatífidas o pinnatisectas; amplia distribución en México.

21. Hojas sésiles o con pecíolos de 3 mm long.

22. Flores liguladas de color violeta; flores del disco 50-80; filarias externas 3-4 mm ancho, con 5 canales resiníferos conspicuos en la cara abaxial; de Guachinango, Jalisco, México *C. pseudoperfoliatus*

22. Flores liguladas de color violeta o atropurpúreo; flores del disco 10-30; filarias externas 1-1.5 mm ancho, con 3 canales resiníferos conspicuos en la cara abaxial; de Jalisco y Michoacán, México.

23. Hojas con lóbulos enteros; lóbulos 5-8 mm ancho *C. sessilis*

23. Hojas con lóbulos 1-divididos; lóbulos 1-3 mm ancho *C. stellatus*

21. Hojas con pecíolos de 1-4(-9) cm long.

24. Hojas simples o pinnatisectas; segmentos lineares.

25. Pedúnculos 15-30 cm long.; flores del disco 25-30 *C. palmeri*

25. Pedúnculos 30-40 cm long.; flores del disco 35-50 *C. pringlei*

Apéndice 1. Continuación

24. Hojas bipinnatisectas a tripinnatisectas; segmentos linear-lanceolados a lanceolado-estrechos u oblanceolados.
26. Aquenios tuberculados; aristas caedizas.
27. Hojas de 10-23 cm long.; pecíolos 3-9 cm long.; segmentos terminales de 0.3-1 cm lat.; flores liguladas de color atropurpúreo a purpúreo rojizo; de Ayutla, Jalisco, México *C. longipetiolatus*
27. Hojas de 5-7(10) cm long.; pecíolos 1.5-3 cm long.; segmentos terminales de 1-2 mm lat.; flores liguladas de color violeta; de Santiago Tenango, Oaxaca, México *C. sherffii*
26. Aquenios lisos; aristas persistentes.
28. Tallos grisáceo-puberulentos; hojas con envés de color ferrugíneo y haz de color verde claro; del sur del Estado de México, México *C. modestus*
28. Tallos glabros; hojas de color verde concoloras; de Durango, Jalisco, Nayarit y Zacatecas, México *C. montanus*
18. Flores del disco de color purpúreo o amarillo con lóbulos de color purpúreo.
29. Serie de páleas externas formando un tubo que envuelve y aísla a las flores del disco.
30. Plantas acaulescentes, escaposas a subscaposas; pedúnculos de 30-60 cm long.; aquenios fusiformes; de la Sierra Madre Oriental en Guanajuato, Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, México *C. atosanguineus*
30. Plantas caulescentes; pedúnculos 15-27 cm de long.; aquenios fusiforme-falcados; de la Sierra Madre del Sur en Coahuayutla, Guerrero, México ...
..... *C. mattfeldii*
29. Serie de páleas externas sin envolver a las flores del disco.
31. Lígulas de color violeta; aquenios lisos.
32. Hojas bipinnadas; folíolos ovado romboides a ovado deltoides, glabrescentes en ambas caras, folíolo terminal más grande que los laterales, márgenes con 4-5 dientes concentrados hacia la base; de Sultepec, Estado de México, México *C. nitidus*
32. Hojas pinnadas; folíolos ovado lanceolados, hirsutos en ambas caras, folíolos semejantes, enteros o con 1-4 dientes concentrados hacia el ápice; del Estado de México, Guerrero y Morelos, México
..... *C. purpureus*
31. Lígulas de color purpúreo claro o atropurpúreo; aquenios muriculados.
33. Filarias externas ovadas a deltoides; de la Sierra Madre Occidental en Durango y Zacatecas, México *C. concolor*
33. Filarias externas linear-lanceoladas; de la Faja Volcánica Transmexicana.
34. Hojas simples, lobadas o pinnadas; pecíolo 3-5 mm long.; de Chiapas, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Puebla, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas, México *C. scabiosooides*
34. Hojas simples, lobadas, pinnadas, pinnatisectas o ternadas; pecíolo 0.8-3.0 cm long. o ausente; de Jalisco, México.
35. Hojas ternadas, pubescentes, membranáceas, 2-4 cm long.; pecíolo 0.8-2.5 cm long.; de Atenguillo y Mascota, Jalisco, México.
..... *C. jaliscensis*
35. Hojas pinnatisectas, glabras, coriáceas, 4-14 cm long.; pecíolo 2.0-3.0 cm long.; de Zapopan, Jalisco, México
..... *C. ramirezianus*

Apéndice 2. Variación morfológica en hojas, filarias y flores del disco en *Cosmos* sección *Discopoda*.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. atrosanguineus</i>	Basales o caulinares; pecíolo 5.0-8.0 mm, alado; lámina 3.0-7.0 cm, ovada a elíptica, aguda, cuneado-decurrente, simple, lobulada en la base, pinnada o trifoliolada, membranacea; folíolos 3-7, ovado-romboides, cuneados, el terminal a menudo trilobado, 2.0-5.0 cm × 1.5-4.5 cm, verde oscuros en el haz, pálidos en el envés, pubescentes o glabros.	Externas 8, 7.0-10.0 mm, oblongas a oblanceoladas, 7-15 nervadas, verdes o púrpura; internas 8, 10-13 mm, lanceolado-ovadas, púrpura sobre todo hacia la porción distal, ápice glabro.	30-50, tubulares, 7.0-8.0 mm, amarillas con lóbulos púrpuras; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados, glabras; tubo glabro.
<i>C. concolor</i>	Caulinares; pecíolo 3.0-7.0 mm, alado; lámina 3.0-7.0 cm, ovada a elíptica, aguda, cuneado-decurrente, simple, pinnada o bipinnatisecta, membranacea; folíolos 3-5, ovado-romboides, cuneados, a veces dentados en la mitad superior, 1.5-3.0 cm × 1.5-4.5 cm, verdes oscuros en el haz, pálidos en el envés, pubescentes o glabros.	Externas 7-8, 6.0-7.0 mm, ovadas a oblanceoladas, 7-10 nervadas, verdes; internas 8, 8-9 mm, ovadas, púrpura, ápice glabro.	20-30, infundibuliformes, 7.0-8.0 mm, púrpuras; lóbulos glabros; tubo piloso.
<i>C. deficiens</i>	Basales; pecíolo 1.5-3.5 cm; lámina 2.0-5.0 cm, ovada a romboide, aguda, obtusa, 2-3-pinnada, membranacea; folíolos 3-7, ovados, obtusos, 2-5 cm × 0.5-1.5 cm; foliolulos 3-5, lanceolados, agudos, cuneados, 0.5-1.0 cm × 0.2-0.5 cm, verdes, pubescentes en ambas caras.	Externas 6-8, 4.0-7.5 mm, lanceoladas a lineares, sin nervaduras, verdes; las internas 5-8, 7-9 mm, elípticas, translúcidas, pero los ápices púrpura y con un mechón de pelos.	30-40, infundibuliformes, 5.0-7.0 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo glabro.
<i>C. diversifolius</i>	Basales o caulinares; pecíolo 2.0-9.0 cm, alado; lámina 2.0-8.0 cm, espatulada o elíptica, aguda o redondeada, cuneada, simple o pinnatisecta, membranacea; folíolos 3-7(-9), ovados a lineares, 0.5-3.5 cm × 0.2-1.5 cm, enteros o a veces alguno provisto de uno o dos lóbulos, verdes en el haz, pálidos en el envés, glabros o glabriúsculos.	Externas 6-10, 7.0-12.5 mm, lanceoladas u ovadas, 5-7 nervadas, verdes pero amarillentas hacia la base; internas 8, 9.0-13.0 mm, elípticas, translúcidas, pero los ápices púrpura, 8-13 nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	35-50, infundibuliformes, 7.0-10 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo glabriúsculo.
<i>C. jaliscensis</i>	Caulinares; pecíolo 0.8-2.5 cm; lámina 2.0-4.5 cm, ovado-deltoides, aguda, cuneada, pinnada, membranacea; folíolos 3, ovados, cuneados, dentados en la mitad superior, 1.0-4.5 cm × 1.0-2.5 cm, verdes oscuros en el haz, pálidos en el envés, pubescentes.	Externas 8, 4.5-10.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 5.0-10.0 mm, elípticas u ovadas, translúcidas, 8-15 finamente nervadas, ápices con un mechón de pelos.	15-35, tubulares, 6.0-8.0 mm, amarillas con lóbulos púrpuras; lóbulos ciliados; tubo glabro.
<i>C. juxtahuacensis</i>	Caulinares; pecíolo 0.7-2.0 cm; lámina 2.5-7.5 cm, ovada a deltoides, aguda, bipinnada o tripinnada, membranacea; folíolos 5-7, ovados; foliolulos lanceolados, agudos, cuneados, lobados, 0.5-3.5 cm × 0.5-2.5 cm, verdes, ciliados, glabriúsculos.	Externas 6-8, 5.0-9.0 mm, lanceoladas, 5 nervadas, verdes; internas 8, 8.0-11.0 mm, elípticas u ovadas, translúcido grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice glabro.	18-32, tubulares, 6.0-7.0 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. longipetiolatus</i>	Caulinares; pecíolo (3.0-)6.0-9.0 cm, alado; lámina 2.0-16.0 cm, ovada, aguda a redondeada, bipinnada o tripinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovados, cuneados, lobados, 1.0-7.5 cm × 0.5-1.5 cm, segmentos terminales de 0.3-1 cm de ancho, verdes, ciliados, glabriúsculos.	Externas 8, 8.0-11.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 7.0-14.0 mm, elípticas a lanceoladas, translúcido amarillentas, 20-25 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	40-50, tubulares, 5.0-6.5 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. mattfeldii</i>	Caulinares; pecíolo 2.5-4.0 cm; lámina 5.0-8.5 cm, lanceolada a ovada, aguda, pinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovado, cuneados, dentados, 2.0-3.0 cm × 0.8-1.5 cm, verde oscuros en el haz y verde pálidas y ferrugíneas en el envés, ciliados, glabros.	Externas 8-9, 8.0-11.0 mm, lanceoladas, 5 nervadas, verdes; internas 8, 8.0-14.0 mm, elípticas a lanceoladas, translúcido purpúreas, 10-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	30-40, infundibuliformes, 7.0-8.5 mm, amarillas en su tubo y purpúras en la porción distal; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo glabro.
<i>C. mcvaughii</i>	Caulinares; pecíolo 1.5-3.5 cm; lámina 5.0-10.0 cm, ovada, aguda, obtusa, pinnada, membranácea; folíolos 3-11, elípticos a lanceolados, 1.0-5.0 cm × 0.2-0.7 cm, verdes, ciliados, glabros.	Externas 8-12, 5.0-8.0 mm, elípticas a obovadas, verdes; internas 8, 8.0-10.0 mm, elípticas, translúcido grisáceas, 10-12 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos blancos.	50-65, tubulares, 7.0-8.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. modestus</i>	Caulinares; pecíolo 0.7-1.5 cm; lámina 5.0-6.5 cm, ovada, aguda o redondeada, cuneada, pinnada, membranácea; folíolos 3-7, lanceolados o romboides, dentados, 1.0-4.0 cm × 0.5-1.5 cm, verdes y glabriúsculos en el haz y pilosos y ferrugíneos en el envés, ciliados.	Externas 6-8, lanceoladas, 5.0-7.0 mm, verdes, 3-5 nervadas; internas 8, 8.0-10.0 mm, lanceolado-ovadas, translúcido amarillentas, 12-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-35, infundibuliformes, 5.0-6.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. montanus</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-2.5 cm; lámina 4.0-9.0 cm, ovada o deltoide, aguda, cuneada, simple o pinnada, membranácea; folíolos 5-10, lanceolados o lineares, lobados o dentados, 1.0-5.0 cm × 0.3-0.6 cm, verdes glabros, ciliados.	Externas 8, 4.5-7.0 mm, lineares o lanceoladas, verdes o púrpuras, 3-5 nervadas; internas 8, 8.0-12.0 mm, elípticas, translúcidas o púrpuras, 10-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-45, infundibuliformes, 6.0-7.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo glabro.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. nelsonii</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-2.0 cm; lámina 4.5-8.0 cm, deltoide, aguda, decurrente, pinnada o bipinnada, membranácea; folíolos 3-5, deltoides; foliolúlos lanceolados, cuneados, lobados, 1.0-2.0 cm × 0.3-0.8 cm, verdes pálidos y glabriúsculos en el haz y verde ferrugíneos en el envés, ciliados.	Externas 8, 7.5-10.0 mm, linear-oblongas, verdes, 5-7 nervadas; internas 8, 8.0-12.0 mm, ovado-oblongas, translucido grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice glabro.	45-80, tubulares, 10.0-12.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. nitidus</i>	Caulinares; pecíolo 2.0-14.0 cm; lámina 4.5-12.0 cm, romboide, acuminada, cuneada, pinnada, membranácea; folíolos 3-5, deltoides o romboides, acuminados, cuneados, 2.0-3.5 cm × 0.5-1.8 cm, dentados, verdes, ciliados.	Externas 8, 5.0-6.0 mm, lanceoladas, verdes, 5-9 nervadas; internas 8, 6.0-7.0 mm, lanceolado-ovadas, translúcido grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	20-30, infundibuliformes, 5.0-6.5 mm, purpuras; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. palmeri</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-1.5 cm, alado; lámina 3.0-6.0 cm, ovada, rómbica o lanceolada, aguda, cuneada, simple, trifoliada, pinnada o bipinnada, membranácea; folíolos lineares u oblongos, 3.0-5.0 cm × 1.0-7.0 mm, dentados, agudos, verde oscuros en el haz, verde pálidos en el envés, pilosas en ambas caras o al menos sobre las nervaduras.	Externas 8, 3.0-6.0 mm, obovadas a deltoides, verdes, 3-5 inconspicuamente nervadas; internas 8, 6.0-8.0 mm, lanceoladas, translúcidas, 8-15 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	35-45, infundibuliformes, 7.0-8.0 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. peucedanifolius</i>	Caulinares o basales; pecíolo 1.5-6.0 cm, alado; lámina 5.0-14.0 cm, ovada, rómbica o lanceolada, aguda, simple, pinnada o bipinnada, membranácea; folíolos 9, lineares o lanceolados, 3.0-5.0 cm × 4.0-7.0 mm, verdes, enteros, glabros.	Externas 7-10, 7.0-29.0 mm, lanceoladas u ovadas, 9-11 nervadas, verdes; internas 7-8, 5.0-12.0 mm, elípticas, translúcido violadas, 8-13 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	35-65, infundibuliformes, 6.0-8.5 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. pringlei</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-2.5 cm, alado; lámina 3.0-19.0 cm, ovada, rómbica o lanceolada, aguda o redondeada, simple, lobada o pinnada, membranácea; folíolos lineares, enteros, agudos, 3.0-5.0 cm × 4.0-7.0 mm, verdes, glabros.	Externas 6-8, 7.0-11.0 mm, lanceoladas, 5-8 nervadas, verdes; internas 7-8, 7.0-12.0 mm, lanceoladas, translúcidas, 8-11 finamente nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	45-55, infundibuliformes, 8.0-9.5 mm, amarillas; lóbulos pubescentes en su cara interna y ciliados; tubo piloso.
<i>C. pseudoperfoliatus</i>	Caulinares; sésiles; lámina 4.5-7.5 cm, ovada o deltoide, aguda o redondeada, obtusa, simple, 3 lobada o pinnatifida, membranácea; lóbulos lanceolados, enteros, redondeados o agudos, 3.5-7.0 cm × 2.0-2.5 mm, verdes, pilosos y ciliados.	Externas 7-8, 6.0-7.5 mm, lanceoladas, inconspicuamente 3 nervadas, verdes; internas 8, 6.5-9.0 mm, lanceoladas, translúcidas, no nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	50-80, tubulares, 6.0-7.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. purpureus</i>	Caulinares; pecíolo 0.5-1.5 cm; lámina 4.5-9.5 cm, deltoide, aguda, bipinnada o trifoliada, membranácea; folíolos ovados, enteros o lobados, 1.0-2.0 cm × 5.0-14.0 mm, verdes, pilosos.	Externas 7-8, 6.0-8.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 6.5-9.0 mm, lineares, translúcidas, 6-13 nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-30, infundibuliformes, 6.0-7.5 mm, púrpuras o tubo blanquecino con lóbulos púrpura; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. ramirezianus</i>	Caulinares; pecíolo 2.0-3.0 cm; lámina 10.0-20.0 cm, deltoide, aguda, pinnatisecta, coriácea; segmentos 3-7, lineares, 4.0-10.0 cm × 2.0-5.0 cm, verdes, glabros, rígido ciliados.	Externas 6-10, 4.0-9.0 mm, lanceoladas, verdes, 4-5 nervadas; internas 8-11, 6.5-12.0 mm, oblongo-ovadas, translúcidas o a penas violadas, no nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	45-50, infundibuliformes, 7.0-7.5 mm, amarillas con lóbulos púrpura; lóbulos glabros; tubo piloso.
<i>C. scabiosoides</i>	Caulinares; sésiles o con pecíolo de 3-5 mm y alado; lámina 4.0-10.0 cm, lanceolada o obovada, aguda u obtusa, simple, lobada o pinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovados, lineares, lanceolados, oblongos o rómbicos, 2.0-3.5 cm × 1.0-2.5 cm, dentados, redondeados o agudos, verdes, glabros o glabríusculos en el haz, pilosos en el envés, ciliados.	Externas 8, 3.0-8.0 mm, triangulares a lanceoladas, verdes, 1-3 nervadas; internas 8, 6.0-8.0 mm, elípticas a oblanceoladas, púrpura, 12-18 nervadas, ápice con un mechón de pelos púrpura.	25-55, infundibuliformes, 6.0-8.0 mm, amarillas con los lóbulos púrpura; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. schaffneri</i>	Basales o caulinares; pecíolo 3.0-7.0 cm, alado; lámina 5.5-9.5 cm, ovada a elíptica, acuminada, simple, lobada, pinnada o bipinnada, membranácea; folíolos 3-5, obovados o lanceolados, acuminados, cuneados, 2.0-3.5 cm × 0.-2.0 cm, dentados, verdes, ciliados.	Externas 7-9, 5.0-6.5 mm, lineares, verdes con ápice púrpura, 5-7 nervadas; internas 8, 6.0-7.5 mm, lanceoladas, translucido grisáceas, 10-12 finamente nervadas, ápice glabro.	40-60, infundibuliformes, 6.0-6.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. sessilis</i>	Caulinares; sésiles; lámina 1.5-4.5 cm, ovada, redondeada, obtusa, 3-7 lobada, membranácea; lóbulos lanceolados, enteros, redondeados o agudos, 2.0-2.5 cm × 5.0-8.5 mm, verdes, ciliados.	Externas 8, 4.0-6.5 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, lanceoladas, 7.5-8.5 mm, translucido grisáceas, 10-15 nervadas, ápice glabro.	15-30, tubulares, 5.0-5.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.
<i>C. sherffii</i>	Caulinares; pecíolo 1.0-3.0 cm; lámina 5.0-10.0 cm, ovada a romboide, agudas, bipinnada o tripinnada, membranácea; folíolos 3-5, ovados, agudos, cuneados, 3-5 lobados, 2.5-4.5 cm × 1.0-2.5 cm, segmentos terminales de 1-2 mm de ancho, verdes, lisos, glabros.	Externas 8, 5.0-8.0 mm, lineares, 3-5 nervadas, verdes; internas 8, 9.0-11.5 mm, lanceoladas, translucido amarillentas o grisáceas, 10-15 finamente nervadas, ápice glabro.	20-30, tubulares, 5.5-7.5 mm, amarillas; lóbulos ciliados; tubo piloso.

Apéndice 2. Continuación.

Especie	Hojas	Filarias	Flores del disco
<i>C. stellatus</i>	Caulinares; sésiles; lámina 1.5-4.5 cm, ovada, aguda, obtusa, 5-7 lobada, membranácea; lóbulos lineares, agudos, pinnatisectos, 0.5-2.5 cm × 2.0-4.5 mm, verdes, ciliados.	Externas 7-9, 5.0-9.5 mm, lineares, 3-7 nervadas, verdes; internas 8, 6.5-9.5 mm, lanceoladas, translúcido grisáceas o amarillentas, 6-12 nervadas, ápice glabro.	20-30, tubulares, 5.0-5.5 mm, amarillas; lóbulos pilosos en cara interna y ciliados; tubo glabro.

Capítulo 3. Taxonomía y nomenclatura

El estudio taxonómico de cualquier grupo de organismos afines requiere de un conocimiento claro de sus límites morfológicos. Este conocimiento permite realizar inferencias sobre las series de transformación ocurridas a través del tiempo. En Coreopsideae y con seguridad en otros grupos, existen problemas taxonómicos. Como resultado, han surgido numerosas transferencias, homonímias y sinonímias. Producto de la misma confusión, en la revisión de herbarios durante la presente investigación, fue frecuente el encontrar problemas en la asignación de nombres a los ejemplares, con reiteración los ejemplares de *Cosmos* se encontraron dispersos entre otros géneros. Esta situación implicó un trabajo más extenso que demandó un conocimiento preciso de los límites morfológicos entre *Cosmos* y los integrantes de Coreopsideae, aunque con mayor detalle entre *Cosmos* y los géneros propuestos como hermanos (*Bidens*, *Coreocarpus*, *Coreopsis*, *Dahlia* y *Thelesperma*). Este trabajo resultó en el descubrimiento de dos especies nuevas de *Dahlia* (Castro-Castro et al., 2012, 2015a) y en la identificación y propuesta de dos especies nuevas de *Cosmos* (Castro-Castro et al., 2013). De igual forma, permitió analizar y apoyar la transferencia de *Bidens herzogii* (Castro-Castro et al., 2015b). Dos de estos trabajos son presentados a continuación, tres de ellos fueron publicados y uno se encuentra en proceso.

Literatura citada

- Castro-Castro, A., A. Rodríguez, G. Vargas-Amado y M. Harker. 2012. Diversidad del género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Jalisco, México y descripción de una especie nueva. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 347–358.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsideae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35–49.
- Castro-Castro, A., O. Zuno-Delgadillo, M.A. Carrasco-Ortiz, M. Harker y A. Rodríguez. 2015a. Novedades en el género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Nueva Galicia, México. *Botanical Sciences* 93: 41–51.
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J.J. Castañeda-Nava, M. Harker, F. Santacruz-Ruvalcaba & A. Rodríguez. 2015b. New insights on morphology, chromosome number, and geographic distribution of *Bidens herzogii* (Coreopsideae, Asteraceae). *Phytoneuron*.

3.1. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsideae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico.



Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico

ARTURO CASTRO-CASTRO¹, MOLLIE HARKER², GEORGINA VARGAS-AMADO¹ & AARÓN RODRÍGUEZ^{2,3}

¹Doctorado en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BEMARENA). Universidad de Guadalajara. Apartado postal 1–139, Zapopan 45101, Jalisco, México. ²Herbario Luz María Villarreal de Puga del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Apartado postal 1–139, Zapopan 45101, Jalisco, México. ³Author for correspondence: rca08742@cucba.udg.mx

Abstract

Recent botanical explorations in western Mexico, as part of a taxonomic revision and a phylogenetic analysis of the genus *Cosmos*, have resulted in the discovery of two new species. The novelties belong to *Cosmos* section *Discopoda* and are described and illustrated. Morphologically, *Cosmos pseudoperfoliatus* resembles *C. jaliscensis*, *C. peucedanifolius*, *C. palmeri* and *C. scabiosoides*, but differs from them in having 4–7 leaf pairs on the stem, leaves tomentose on both faces, trullate external phyllaries, yellow disk florets with 4–5 lobes, and corky-tuberculate achenes. On the other hand, *Cosmos ramirezianus* is morphologically similar to *C. montanus*, but differs by its coriaceous and pinnatisect leaves, yellow internal phyllaries, yellow disk florets with light purple lobes, and by the persistence of paleae during fruiting. Phenology, distribution and habitat are provided as well as a key for the identification of the species in *Cosmos* section *Discopoda*.

Resumen

Exploraciones botánicas recientes en el occidente de México, como parte del estudio taxonómico y filogenético del género *Cosmos*, han resultado en el descubrimiento de dos especies nuevas. Las novedades pertenecen a *Cosmos* sección *Discopoda* y son descritas e ilustradas. Morfológicamente, *Cosmos pseudoperfoliatus* se asemeja a *C. jaliscensis*, *C. palmeri*, *C. peucedanifolius* y *C. scabiosoides*, pero difiere de ellas por poseer 4–7 pares de hojas en el tallo, sus hojas tomentosas en ambas caras, filarias externas truladas, flores del disco amarillas con 4–5 lóbulos, y aquenios tuberculado-suberosos. Por otro lado, *Cosmos ramirezianus* es similar a *C. montanus* pero se distingue por sus hojas coriáceas y pinnatisectas, filarias internas amarillas, flores del disco amarillas con lóbulos ligeramente púrpuras y por la persistencia de las páleas durante la fructificación. Por último, se incluyen observaciones sobre fenología, distribución y hábitat, además de una clave dicotómica para la identificación de las especies en *Cosmos* sección *Discopoda*.

Key words: Compositae, endemism, Heliantheae, Nueva Galicia

Introduction

The circumscription of the tribe Coreopsidae Lindley (1829: 1074), Asteraceae Berchtold & Presl (1820: 73), has been modified by various authors (Panero & Funk 2002, Kimball & Crawford 2004, Mort *et al.* 2008, and Crawford *et al.* 2009). However, the distinct series of phyllaries, the conspicuous resiniferous ducts in the internal phyllaries and the presence of flavonoid pigments were recognized as diagnostic characters for Coreopsidae (Crawford & Stuessy 1981, Robinson 1981, Ryding & Bremer 1992). Based on Panero & Funk (2002) and Crawford *et al.* (2009), Coreopsidae includes 24 genera and more than 590 species. Although the tribe is cosmopolitan, the greatest diversity is concentrated in the New World. In Mexico, there are 12 genera of Coreopsidae: *Bidens* Linnaeus (1753: 831), *Chrysanthellum* Richard (1807: 471), *Coreocarpus* Benth

(1844: 28), *Coreopsis* Linnaeus (1753: 907), *Cosmos* Cavanilles (1791: 9–10), *Dahlia* Cavanilles (1791: 56–57), *Dicranocarpus* Gray (1854: 322), *Goldmanella* Greenman (1908: 198), *Henricksonia* Turner (1977: 78), *Heterosperma* Cavanilles (1794: 34), *Hidalgoa* La Llave (1824: 15) and *Thelesperma* Lessing (1831: 511–512). Together, their Mexican species represent about 50% of all Coreopsideae.

The diversity of the Mexican Coreopsideae is reflected in *Cosmos*. It includes 35 species (Table 1) in three sections based on the growth habit, involucre characters and the achene morphology (Sherff 1932, 1955). *Cosmos* section *Cosmos* includes five species of annuals which have hexagonal to terete stems, 8 internal and external phyllaries, violet, white or orange ray florets, and hispid or glabrous achenes, with beaks 30–50% of the achene length or absent. In *Cosmos* section *Discopoda* (Candolle 1836: 606–607) Sherff (1932: 430), there are 24 species of perennial herbs with terete stems, rhizomes, tuberous roots, 8 to 10 internal and external phyllaries, dark purple, purple, violaceous or white ray florets, and hispid or glabrous, smooth or tuberculate achenes without well-defined beaks. On the other hand, *Cosmos* section *Mesinenia* Sherff (1932: 424–425) forms a distinct evolutionary series of eight taxa with hexagonal to terete stems, rhizomes with woody tap roots (xylopodium), suffrutescent habit, 5 to 8 internal and external phyllaries, yellow, light purple, violaceous or white ray florets and pubescent or glabrous, unbeaked achenes.

Morphologically, *Cosmos* section *Discopoda* is extremely variable. Frequently, vegetative and reproductive characters overlap and make it difficult to define the boundaries of each species. Also, a phylogenetic analysis based on morphological characters (unpublished data) has proved the homoplasy of many of them. Moreover, this variability has resulted in taxonomic problems within Coreopsideae, including *Cosmos*, *Bidens* and *Dahlia*. As a consequence, for the time being, the only way to set the species limits is by using a combination of various characteristics and geographical distribution.

Cosmos is native to the Americas. Its geographical distribution extends from southeastern United States of America, through Mexico, into South America along the Andes to northern Argentina. The majority of the species grow in pine and oak forest (Vargas-Amado *et al.* 2013). *Cosmos atrosanguineus* (Hooker 1861: t. 5227) Voss (1894: 485–486), *C. bipinnatus* Cavanilles (1791: 10), *C. caudatus* Kunth (1820: 240), and *C. sulphureus* Cavanilles (1791: 56) are either cultivated or occasionally naturalized in the tropics. The center of diversification of the genus is Mexico, where 34 species (94%) are found and 32 (86%) are endemic (Vargas-Amado *et al.* 2013). Particularly, the state of Jalisco is a region of high diversity and endemism for *Cosmos*. McVaugh (1984), Hernández-López (1995), Rodríguez *et al.* (2006) and Vargas-Amado *et al.* (2013) registered the presence of eighteen species, six of which are endemic (Table 1). Recently, botanical explorations in Jalisco, as part of a revision of *Cosmos*, have resulted in the discovery of two new taxa. These are perennial herbs with rhizomes and tuberous roots, purple to violaceous ray florets and hispid, attenuate achenes. Both species belong to *Cosmos* section *Discopoda*, and as far as we know, they are endemic to two distinct geographical locations of different watersheds in central Jalisco. Morphological descriptions and illustrations for these two species are presented with a key for *Cosmos* section *Discopoda*.

TABLE 1. Diversity and geographic distribution of *Cosmos*. Section classification based on Sherff (1932). In Mexico, the state abbreviations follow the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, 2013).

Taxa	Geographic distribution	Distribution in Mexico by state
<i>Cosmos</i> section <i>Cosmos</i>		
1 <i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	USA, Mexico & Guatemala	Ags, Chih, Chis, Coah, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tlax, Ver, Zac
2 <i>C. caudatus</i> Kunth	Mexico, Central America, Antilles & South America	Chis, Oax, QRoo, SLP, Tab, Tamps, Ver
3 <i>C. pacificus</i> Melchert	Mexico	Col, Gro, Jal, Méx, Mich, Sin

..... continued on the next page

TABLE 1 (Continued)

Taxa	Geographic distribution	Distribution in Mexico by state
4 <i>C. parviflorus</i> (Jacq.) Pers.	USA & Mexico	Ags, BCS., Chih, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tamps, Ver, Zac
5 <i>C. sulphureus</i> Cav.	Mexico, Central America	Ags, BCS, Chih, Chis, Col, DF, Dgo, Gto, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, QRoo, Sin, SLP, Son, Ver, Yuc, Zac
<i>Cosmos</i> section <i>Discopoda</i> (DC.) Sherff		
6 <i>C. atosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	Mexico	Gto, Hgo, Qro, SLP
7 <i>C. concolor</i> Sherff	Mexico	Dgo, Zac
8 <i>C. deficiens</i> Melchert	Mexico	Jal
9 <i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc. var. <i>diversifolius</i>	Mexico & Guatemala	Chis, DF, Gto, Hgo, Méx, Mich, Oax, Pue, SLP, Tamps, Tlax, Ver
<i>C. diversifolius</i> Otto. ex. Knowles & Westc. var. <i>pumilus</i> Sherff	Mexico	Ver
10 <i>C. jaliscensis</i> Sherff	Mexico	Jal
11 <i>C. juxtlahuacensis</i> Panero & Villaseñor	Mexico	Oax
12 <i>C. longipetiolatus</i> Melchert	Mexico	Jal
13 <i>C. mattfeldii</i> Sherff	Mexico	Gro, Mich
14 <i>C. mcvaughii</i> Sherff	Mexico	Jal
15 <i>C. modestus</i> Sherff	Mexico	Méx
16 <i>C. montanus</i> Sherff	Mexico	Dgo, Jal, Nay, Zac
17 <i>C. nelsonii</i> B.L. Rob. & Fernald	Mexico	Oax
18 <i>C. nitidus</i> Paray	Mexico	Méx
19 <i>C. palmeri</i> B.L. Rob.	Mexico	Ags, Dgo, Gto, Jal, SLP, Zac
20 <i>C. peucedanifolius</i> Wedd.	Argentina, Bolivia & Peru	
21 <i>C. pringlei</i> B.L. Rob.	Mexico	Chih, Dgo, Gto, Nay
22 <i>C. pseudoperfoliatus</i> Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr.	Mexico	Jal
23 <i>C. purpureus</i> (DC.) Benth & Hook.f. ex Hemsl.	Mexico	Gue, Méx, Mor, Ver
24 <i>C. ramirezianus</i> Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr.	Mexico	Jal
25 <i>C. scabiosoides</i> Kunth	Mexico	Chis, DF, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Pue, Ver, Zac
26 <i>C. schaffneri</i> Sherff	Mexico	DF, Gro
27 <i>C. sessilis</i> Sherff	Mexico	Jal
28 <i>C. sherffii</i> Melchert	Mexico	Oax
29 <i>C. stellatus</i> Sherff	Mexico	Jal, Mich
<i>Cosmos</i> section <i>Mesinenia</i> Sherff		
30 <i>C. carvifolius</i> Benth.	Mexico	Dgo, Jal, Mich, Nay, Sin
31 <i>C. crithmifolius</i> Kunth	Mexico, Central America	Ags, Chis, DF, Dgo, Gro, Gto, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Sin, SLP, Tamps, Ver, Zac
32 <i>C. intercedens</i> Sherff	Mexico	Jal, Nay
33 <i>C. landii</i> Sherff var. <i>landii</i>	Mexico	Jal
<i>C. landii</i> Sherff var. <i>achalconensis</i> Melchert	Mexico	Jal
34 <i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>linearifolius</i>	Mexico	Chih, Dgo, Nay, Sin, Son
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>maysilesii</i> Sherff	Mexico	Dgo
<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>magnifolius</i> Sherff	Mexico	Chih
35 <i>C. ochroleucoflorus</i> Melchert	Mexico	Dgo, Jal, Nay

Taxonomic treatment

Cosmos pseudoperfoliatus Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr. *sp. nov.* (Figures 1, 2B, E, G, H)

Species nova Cosmo jaliscensi et C. scabiosoide affinis sed foliorum paribus 4–7 per caulem, foliis sessilibus utrinque dense pubescentibus, pedunculis elongatis 13–25(–30) cm longis, involucri phyllis exterioribus 7–8 praecipue trulliformibus vel ovatis obscure 3-striatis, floribus ligulatis violaceis, floribus tubulosis 51–80 omnino flavis 4–5-lobatis, acheniis 2-aristatis tuberculatis glabris differt.

Type:—MEXICO. Jalisco: Guachinango, Puerto Santa Cruz del Roble, 3.5 km al oeste de Guachinango, carretera Ameca-Mascota, 1580 m, 20° 30' 13.5"N, 104° 21' 16.8" W, 28 July 2011 (fl, fr), *M. Harker, A. Castro-Castro, J.G. González-Gallegos & E.A. Suárez-Muro 4189* (holotype IBUG!; isotypes, IEB!, MEXU!, XAL!).

Perennial herbs, 60–80 cm, with rhizome and rootstock, tubers 3.0–10.0 cm long. Stems erect or rarely decumbent, simple, 30–50 cm, terete, sulcate, tomentose, hairs multicellular. Leaves 4–7 per stem, opposite, almost perfoliate, membranaceous, ovate to deltate in outline, 4.5–7.5 cm long, 3.5–4.5 cm wide, simple, irregularly lobed or occasionally pinnatifid, when lobed the two lateral lobes lanceolate, tomentose, 3.5–4.5 cm long, 0.5–1.0 cm wide, the central lobe elliptic, 4.5–7.5 cm long, 2.0–2.5 cm wide, entire or with one short lateral acuminate lobe, leaf base and apex variable, margin slightly revolute, antrorse and scabrous, lamina pubescent on both faces with multicellular hairs, lighter green below. Synflorescence corymbiform, 1–3 terminal heads, peduncles 13.0–25.0(–30.0) cm, slender, glabrescent. Heads radiate, heterogamous, hemispheric, 3.7–6.5 cm wide across the extended rays. Involucre 1.4–1.7 cm wide, 0.8–1.0 cm high, cup-shaped. Phyllaries biseriate; outer series 7–8, green, 6.0–7.5 mm long, 2.0–4.0 mm wide, trulliform to obovate, adpressed to sigmoid, glabrous, shiny, with 3 inconspicuous resiniferous ducts on the abaxial face, apices acute; inner series 8, scarious, translucent, pale yellow to light pink, faintly striped, 6.5–9.0 mm long, 2.6–3.7 mm wide, oblong-ovate, apices acute with a tuft of purple multicellular hairs. Receptacle convex, paleaceous, 4.0–5.0 mm in diameter. Paleae translucent yellow, 9.0–10.0 mm long, 8.0–9.0 mm wide, persistent and resembling the inner phyllaries. Ray florets 8, uniseriate, sterile, violet, limb obovate, apices obtuse, trilobulate, 1.8–3.0 cm long, 1.3–1.5 cm wide, 3–5 ribbed outside, ribs glabrescent above, pubescence increasing in density towards the base, with simple and multicellular hairs. Disk florets 50–80, hermaphrodite, 6.0–7.5 mm long, yellow; tube 2.0–2.8 mm long, 0.5 mm wide, glabrescent and pubescence increasing in density towards the base, hairs simple; throat 4.2–5.0 mm long, 1.0–1.2 mm diameter, glabrous; lobes 4–5, 0.7 mm long, erect, triangular, acute, margins sparsely papillate and slightly revolute, 0.8–1.0 mm diameter of extended lobes. Anthers 4–5, cylinder brown, 2.5–3.0 mm long, apical appendages ovate; pollen yellow. Style 3.0–5.0 mm long; stigma lobes yellow, 3.0 mm long, apices acute, penicillate, papillate beneath and along margins. Achenes 1.0–1.6 cm long, 1.6–1.8 mm wide, light brown, fusiform, tetrangular, with deep furrows between angles, glabrous, tuberculate, attenuate, carpopodium annular, pappus awns 2, 2.0–2.2 mm long, each with 8–10 retrorse barbs.

Distribution, habitat and phenology:—*Cosmos pseudoperfoliatus* has been collected in the Atenguillo River basin, in western Jalisco. As far as we know, it is endemic to a limestone mountain system in that region. It grows in open oak, juniper and pine woods, with grasses and few other herbaceous perennials. It is associated with *Pinus oocarpa*, *Juniperus flaccida*, *Quercus resinosa*, *Acacia pennatula*, *Bejaria mexicana*, *Prochnyanthes mexicana*, *Salvia angustiarum*, *S. heterotricha*, *S. pugana*, *Ageratina* spp., and *Verbesina* spp. The plants are found in areas with thin and eroded calcareous soils at the elevation of 1580–1650 m, flowering from late July to mid August and fruiting in August and September.

Etymology:—The epithet of the species refers to the almost perfoliate leaves, a unique character of the species.

Taxonomic relationships:—*Cosmos pseudoperfoliatus* is a perennial herb growing from a short rhizome with tuberous roots and therefore, it pertains to *Cosmos* section *Discopoda*. It is characterized by a combination of characters which include: frequently decumbent habit, tomentose stems, sessile and almost perfoliate leaves, tomentose on both faces, entire to deeply lobed, with 4–7 pairs of leaves below the synflorescence, peduncle 13.0–25.0(–30.0) cm long, external phyllaries 7–8(–10) trulliform to obovate, with 3

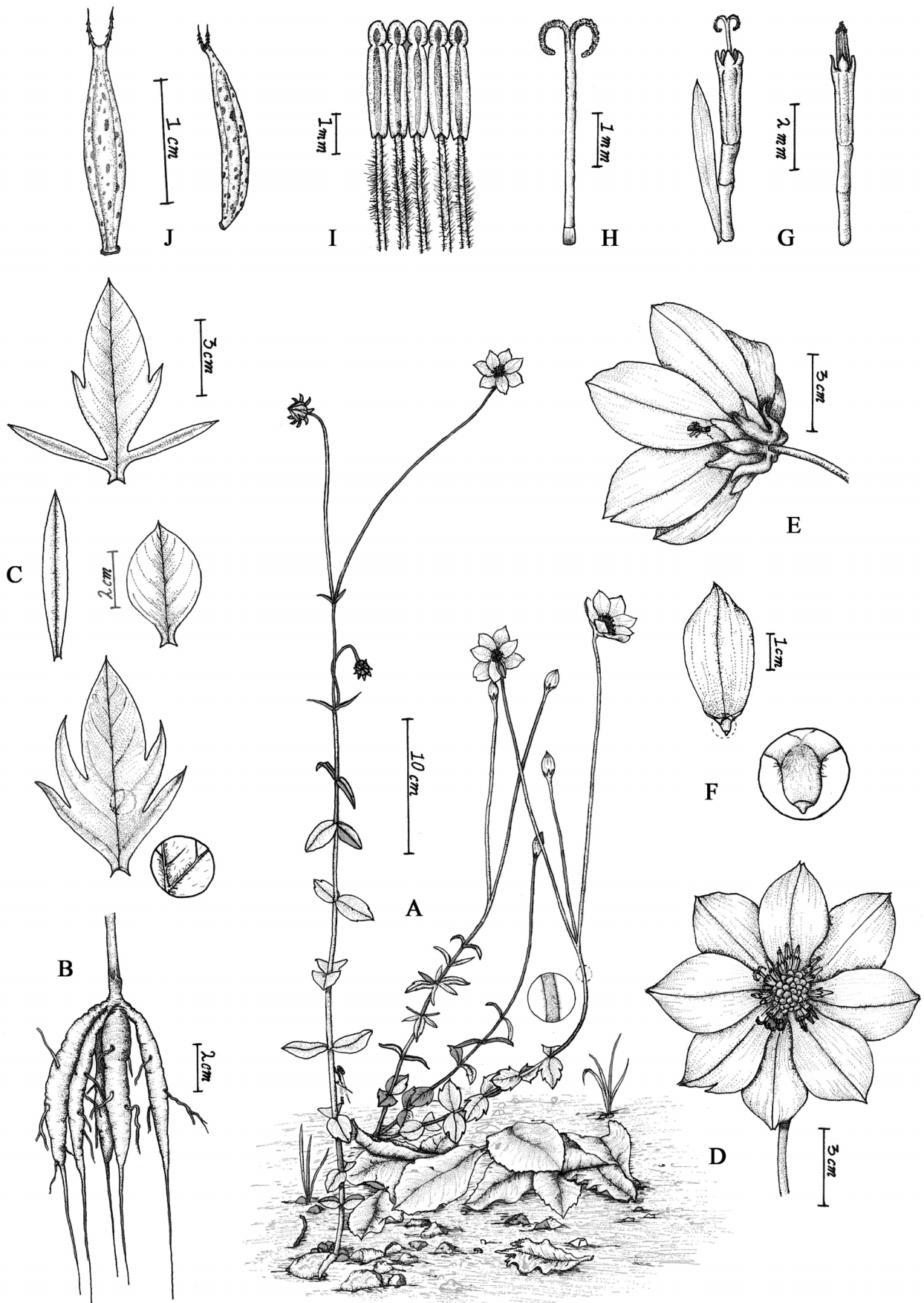


FIGURE 1. *Cosmos pseudoperfoliatus* Art. Castro, M. Harker et Aaron Rodr. **A.** Habit with a detail of stem pubescence. **B.** Rhizome and tuberous roots. **C.** Leaf shape variation. **D.** Head, front view. **E.** Head, lateral view with phyllaries. **F.** Ray floret with tube details. **G.** Disk florets and palea. **H.** Style and stigma details. **I.** Anthers and pubescent filaments. **J.** Tuberculate achenes, dorsal and lateral view. Illustrated by Oswaldo Zuno Delgadillo based on *M. Harker et al. 4189* (IBUG holotype).

inconspicuous resiniferous ducts on the abaxial face, heads 3.7–6.5 cm wide across the extended rays, ray florets violet, disk florets 50–80, completely yellow, 4–5-lobed, achenes tuberculate and glabrous, and pappus awns 2 (Figures 1 and 2). Morphologically, *C. pseudoperfoliatus* shares similarities with *C. jaliscensis* Sherff (1964: 66–68), *C. palmeri* Robinson (1909: 623), *C. peucedanifolius* Weddell (1856: 70) and *C. scabiosoides* Kunth (1820: 242–243). Table 2 shows a morphological comparison of these species.

Cosmos jaliscensis, *C. scabiosoides* and *C. pseudoperfoliatus* have been collected in the same area, although we have never found sympatric populations. *Cosmos jaliscensis* is found at the elevation of 1800–2000 m in pine-oak forest with acidic soils. Likewise, *C. scabiosoides* has an ample elevation range from 1400 m to 3300 m in oak, oak-pine or pine forest with acidic soils, while *C. pseudoperfoliatus* is only known from about 1600 m elevation in oak-juniper-pine forest with basic calcareous soils. Lastly, *C. palmeri* grows at elevations between 1800–2750 m in pine-oak forest with acidic soils.

Conservation assessment:—One population with about forty individuals has been found. Based on this knowledge, *Cosmos pseudoperfoliatus* should be classified as critically endangered (CR, criterion D), according to the International Union for the Conservation of Nature (IUCN 2008).

Additional material examined (paratypes):—MEXICO. Jalisco: Guachinango, km 41.5 carretera Ameca-Mascota, 3.5 km al oeste de Guachinango, paraje Santa Cruz del Roble, 1597 m, 20°30'2.1"N, 104°21'15.8"W, 20 October 2009 (fr), A. Castro-Castro & A. Rodríguez 1979 (IBUG!, MEXU!); km 41 carretera Ameca-Mascota, 1597 m, 20°30'2.1"N, 104°21'15.8"W, 4 September 2009 (fr), A. Rodríguez, M. Guerritsen & R. Parsons 5908 (IBUG!, MEXU!).

Cosmos ramirezianus Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr. *sp. nov.* (Figures 2A, C, D, F and 3)

Herba perennis rhizomatosa et radicibus tuberiferis Cosmo montano affinis, a quo foliis coriaceis semper pinnatisectis, synflorescentiis capitulis 3–10, floribus ligulatis et tubulosis, subpurpureis, nec non paleis persistentibus distincta est.

Type:—MEXICO. Jalisco: Zapopan, Cerro Los Bailadores, 1780 m, 20° 47' N, 103° 37' W, 28 August 2012 (fl), A. Castro-Castro, J.G. González-Gallegos & E.A. Suárez-Muro 2916 (holotype IBUG!; isotypes, IEB!, MEXU!, XAL!).

Perennial herbs, 90–120 cm, with rhizome and rootstock, tubers 5–8 cm long. Stems erect, simple, 70–80(–90) cm, sulcate, terete to hexangular, pubescent, hairs multicellular. Leaves opposite, coriaceous, deltate in outline, 10.0–18.0(–20.0) cm long, 12.0–16.0(–18.0) cm wide, pinnatisect, lamina glabrous and dull steel-green above, paler beneath, midrib grooved above and prominent beneath. Petioles 2.0–3.0 cm long, amplexicaule at base, winged, wings flat, 1.0–1.5 mm wide. Leaf segments (3–)5(–7), opposite, 4.0–10.0(–14.0) cm long, 2.0–5.0 mm wide, linear, single-veined, lower surface glabrescent, apices acute; margin entire, slightly revolute, with short rigid and antrorse hairs. Synflorescence corymbiform, 3–7 heads, peduncles (3.0–)15.0–25.0(–35.0) cm, slender, elongate and glabrescent. Heads radiate, heterogamous, 3.5 cm wide across the extended rays. Involucre 0.8–1.3 cm wide, 1.0–1.3 cm high, cup-shaped. Phyllaries biseriate; outer series (6–)8(–10), green, 4.0–7.0(–9.0) mm long, 1.0–2.0 mm wide, lanceolate, adpressed to sigmoid, glabrous, shiny, with 4–5 light brown resiniferous ducts, acute; inner series 8–11, scarious, yellow below and purple above, faintly 2–3 green-striped, 6.5–12.0 mm long, 2.5–4.0 mm wide, oblong–ovate, apices acute with a tuft of multicellular hairs. Receptacle convex, paleaceous, 5.0–6.0 mm in diameter. Paleae translucent, 7.0–9.0(–12.0) mm long, 1.0–2.5 mm wide, persistent and resembling the inner phyllaries. Ray florets 8, uniseriate, sterile, light purple, limb obovate, apices obtuse, entire or trilobulate, 1.5–2.0 cm long, 8.0–15.0 mm wide, 3–7 ribbed outside, ribs glabrescent above, pubescence increasing in density towards the base, with uniseriate and multicellular hairs. Disk florets 45–50, hermaphrodite, 4.5–4.8 mm long; corolla tube yellow, 2.2–2.4 mm long, 0.5 mm wide, glabrescent and pubescence increasing in density towards the base; throat 2.0 mm long, 1.5 mm diameter, glabrous; lobes 5, 0.7 mm long, purple, erect, deltate, acute, margins sparsely papillate and slightly involute, 1.5 mm wide across the extended lobes. Anthers 5, cylinder light brown, 2.5 mm long, apical appendages deltate; pollen yellow. Style 6.5–8.5 mm long; stigma lobes yellow, 1.5 mm long, acute, penicillate, long papillate beneath and along the margins. Achenes 9.0–12.0 mm long, 1.2–1.3 mm wide, dark brown, fusiform, tetragonal, deeply furrowed, glabrous to scabrous on the rounded angles, attenuate, carpodium annular, pappus awns 2, 2.0–2.2 mm long, each with 8–16 retrorse, decussate barbs.



FIGURE 2. *Cosmos ramirezianus* Art. Castro, M. Harker et Aaron Rodr. **A.** Head, front view. **C.** Leaves. **D.** Phyllaries. **F.** Achenes and persistent paleae. **A** and **D** based on *A. Frías & L. M. González-Villarreal 1864* (IBUG); **C** and **F** based on *A. Castro-Castro & L. M. González-Villarreal 2295* (IBUG). *Cosmos pseudoperfoliatus* Art. Castro, M. Harker et Aaron Rodr. **B.** Head, front view. **E.** Head, lateral view. **G.** Leaves. **H.** Head, dorsal view [based on *M. Harker et al. 4189* (IBUG holotype)].

TABLE 2. Morphological comparison among *Cosmos pseudoperfoliatus* and similar species. In Mexico, the state abbreviations follow the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, 2013).

Character	<i>C. pseudoperfoliatus</i>	<i>C. jaliscensis</i>	<i>C. peucedanifolius</i>	<i>C. palmeri</i>	<i>C. scabiosoides</i>
Height	60–80 cm	60–90 cm	15–50(–65) cm	50–80 cm	60–100(–150) cm
Stems	Erect or decumbent, sulcate, terete, tomentose	Erect, sulcate below, terete, smooth, tomentose or glabrous above	Erect, sulcate, terete or sometimes slightly angled, glabrate	Erect, sulcate, terete, pubescent	Erect, sulcate below, terete, smooth, tomentose or glabrous above
Leaves	4.5–7.5 cm long × 3.5–4.5 cm wide, simple or deeply lobed	(2.0–)3.5–8.5 cm long × (3.5–)4.5–8.0 cm wide, simple or pinnately tripartite	5.0–14.0 cm long × 5.0–12.0 cm wide, simple or bipinnatisect	5.0–10.0(–14.0 when pinnatisect) cm long × 2.0–5.5(–13.0 when pinnatisect) cm wide, simple or pinnatisect	4.0–10.0 cm long × 2.0–4.0 cm wide, simple, pinnately tripartite or lobed
Leaf margin	Entire	Dentate	Entire	Entire or dentate	Entire or dentate
Petioles	Absent, blades almost perfoliate	1.0–3.0 cm long	1.5–5.0 cm long	1.0–3.0 cm long	0.2–0.3 cm long or absent (blade not perfoliate)
Inflorescences	Solitary terminal head or corymbiform with 1–3 heads	Corymbiform with 10–12 heads	Solitary terminal head	Solitary terminal head or peduncles with 1–3 heads	Corymbiform with 3–12 heads
Peduncles	25.0(–30.0) cm	7.0–20.0 cm	10.0–35.0 cm	15.0–35.0 cm	10.0–20.0(–30.0) cm
Involucres	1.4–1.7 cm wide × 0.8–1.0 cm high	1.0–1.5 cm wide × 1.0–1.5 cm high	1.5–2.0 cm wide × 1.0–1.2 cm high	1.0–1.5 cm wide × 1.3–1.8 cm high	1.0–1.5 cm wide × 1.0–1.5 cm high
Outer phyllaries	7–8, 6.0–7.5 mm long × 2.0–4.0 mm wide, trulliform to obovate, adpressed to sigmoid, with 3 inconspicuous resiniferous ducts	8, 7.0–10.0 mm long × 1.5–2.0 mm wide, linear to penicilliform, adpressed or spreading, with 3–5 dark resiniferous ducts	7–8, 11.0–13.0 mm long × 4.5–5.5 mm wide, lanceolate or obovate-oblong, adpressed, with 8–14 dark resiniferous ducts	(6–)8(–10), (4.5–)7.0–11.0 mm long × 1.5–3.0 mm wide, oblong-lanceolate, spreading to reflexed, with 6–10 dark resiniferous ducts	(6–)8(–10), (3.0–)5.0–8.0 mm long × 1.5–2.5 mm wide, oblong-lanceolate, penicilliform, spreading to reflexed, with 6–10 dark resiniferous ducts
Inner phyllaries	8, 6.5–9.0 mm long × 2.6–3.7 mm wide, scarious translucent to pale yellow or light pink, penicillate with purple multicellular hairs	8, 7.5–11.0 mm long × 2.0–3.2 mm wide, translucent below and purple above, penicillate with purple multicellular hairs	7–8, 11.0–13.0 mm long × 5.0–5.5 mm wide, yellow, apices glabrous	8, 10.0–15.0 mm long × 4.0–5.0 mm wide, yellow, apices glabrous	8, 6.0–8.0 mm long × 1.5–3.0 mm wide, purple, penicillate with purple multicellular hairs
Heads (including extended rays)	3.7–6.5 cm	3.0–3.5 cm	4.5–6.0 cm	3.5–8.0 cm	2.5–5.0 cm
Ray florets	8, limb 1.8–3.0 cm long × 1.3–1.5 cm wide, violet	7–8, limb 1.2–1.8 cm long × 0.5–1.0 cm wide, dark purple	8, limb 20.0–40.0 mm long × 10.0–20.0 mm wide, pink to light purple or magenta (rarely white)	(6–)8, limb (15.0–)25.0–35.0 mm long × 6.0–20.0 mm wide, white to violet	8, limb 1.5–3.0 cm long × 1.0–1.5 cm wide, reddish to dark purple

..... continued on the next page

TABLE 2 (Continued).

Character	<i>C. pseudoperfoliatus</i>	<i>C. jaliscensis</i>	<i>C. peucedanifolius</i>	<i>C. palmeri</i>	<i>C. scabiosoides</i>
Disk florets	50–80, 6.0–7.5 mm long, yellow	25–35, 5.5–6.5 mm long, the tube yellow and the lobes purple	40–60, 8.0–9.0 mm long, yellow	45–50, 8.0–9.0 mm long, yellow	25–55, 6.0–8.0 mm long, the tube yellow and the lobes purple
Corolla lobes of disk florets in anthesis	4–5, 0.7 mm long, erect	5, 0.5 mm long, erect	5, 0.5–1.0 mm long, spreading	5, 1.0 mm long, spreading	5, 1.0 mm long, erect
Achenes	1.0–1.6 cm long × 1.6–1.8 mm wide, corky tuberculate	0.7–1.2 cm long × 1.0–1.3 mm wide, smooth	17.0–20.0 mm long × 0.7–1.0 mm wide, smooth	13.0–25.0 mm long × 1.5 mm wide, smooth	1.2–2.0 cm long × 1.0–2.0 mm wide, smooth
Awns	2 (frequently deciduous), 2.0–2.2 mm	2, 2.0–2.5 mm	2–3, 0.5–1.5 mm	2, 2.0–3.0 mm	2, 0.5–2.0(–3.5) mm
Receptacle diameter	4.5–5.0 mm	3.5–4.0 mm	3.0–5.0 mm	6.0–8.0 mm	3.0–5.0 mm
Geographical distribution	MEXICO. Jal	MEXICO. Jal	ARGENTINA, BOLIVIA & PERU	MEXICO. Ags, Chih, Dgo, Gto, Nay, Zac	MEXICO. Chis, DF, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Pue, Ver, Zac
Elevation range	1580–1650 m	1800–2000 m	1000–4500 m	1800–2750 m	1400–3500 m

Distribution, habitat and phenology:—*Cosmos ramirezianus* is known from central Jalisco, in the vicinity of La Primavera Nature Reserve, west of Guadalajara. The region drains to the upper basin of the Ameca River on the south and to the Santiago River basin on the north. The Guadalajara metropolitan area limits the region on the east and the Valley of Tala on the west. It grows on deep, acidic soils in open pine and oak woods, in association with *Pinus oocarpa*, *Quercus praineana*, *Q. resinosa*, *Acacia pennatula*, *Calliandra hirsuta*, *Manfreda scabra*, *Iostephane heterophylla*, *Salvia angustiarum*, *S. heterotricha*, *Schizachyrium sanguineum*, and *Tigridia dugesii*. It flowers from late June to September and fruits in October and November.

Etymology:—The specific epithet honors Raymundo Ramírez Delgadillo (1963–2011), an outstanding botanist and expert on the flora of western Mexico. His collections contributed significantly to the development of the herbarium *Luz María Villarreal de Puga* of the Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara (IBUG). Also, he was responsible for the formation of a new generation of young botanists.

Taxonomic relationships:—*Cosmos ramirezianus* is a perennial herb that grows from a short rhizome with tuberous roots, and therefore it pertains to *Cosmos* section *Discopoda*. It shares leaf features with *Cosmos crithmifolius* Kunth (1820: 242). In fact, all specimens were erroneously identified as such in all herbaria vouchers consulted. However, *C. crithmifolius* is a suffrutex plant with a rhizome and a woody axonomorphic root (xylopodium) and belongs to *Cosmos* section *Mesinenia*.

Morphologically, *Cosmos ramirezianus* shares similarities with *C. montanus* Sherff (1932: 433). It has coriaceous and pinnatisect leaves, as opposed to the membranaceous and simple, pinnatisect or bipinnatisect leaves of *C. montanus*. They also differ in the colour of the ray florets and the paleae. *Cosmos ramirezianus* has reddish to light purple ray florets and persistent paleae, while *C. montanus* has dark to light purple ray florets and deciduous paleae. In addition, the corolla lobes of the disk florets in *C. montanus* are yellow, as opposed to light purple in *C. ramirezianus* (Figures 1–2). Additional differences can be found in general habit, pubescence, leaf size, involucre parts and floral characters as shown in Table 3. Finally, *C. ramirezianus* has a chromosome number of $n=12$ in contrast to $n=12$ or 24 in *C. montanus* (unpublished data).

TABLE 3. Morphological comparison between *Cosmos ramirezianus* and *C. montanus*. In Mexico, the state abbreviations follow the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, 2013).

Character	<i>Cosmos ramirezianus</i>	<i>Cosmos montanus</i>
Plant height	90–120 cm	60–90 cm
Stems	Sulcate, terete to hexangular, pubescent	Sulcate, terete to subangular, glabrous
Leaves	10.0–18.0(–20.0) cm long × 12.0–16.0(–18.0) cm wide, (3–)5(–7) pinnatisect, entire, coriaceous	(4.5–)7.5–11.5(–14.0) cm long × (0.8–)2.5–3.5(–7.5) cm wide, simple or 3 pinnatisect, entire or dentate, membranaceous
Inflorescences	Corymbiform with 3–10 heads	Corymbiform with 1–5 heads
Peduncles	(10.0–)15.0–25.0(–35.0) cm	10.0–20.0 cm
Involucres	0.8–1.3 cm wide × 10.0–13.0 mm high	10.0–15.0 mm wide × 12.0–14.0 mm high
Outer phyllaries	(6–)8(–10), 4.0–7.0(–9.0) mm long × 1.0–2.0 mm wide, lanceolate, with 4–5 light brown resiniferous ducts	(7–)8(–9), (4–)7.0–10.0 mm long × 0.5–2.0 mm wide, lanceolate, with 5 patently purple resiniferous ducts
Inner phyllaries	8–11, 6.5–12.0 mm long × 2.5–4.0 mm wide, yellow, apices with a tuft of multicellular hairs	8, 8.0–10.0 mm long × 2.5–3.5 mm wide, purple, apices glabrous
Ray florets	8, limb 15.0–20.0 mm long × 8.0–15.0 mm wide, light purple	8, limb 15.0–30.0 mm long × 10.0–15.0 mm wide, violet to purple
Disk florets	45–50, 6.0–7.0 mm long, yellow with light purple lobes	30–50, 8.0–13.0 mm long, yellow
Corolla lobes	0.7 mm long, erect	1.0–1.2 mm long, spreading
Paleae	Persistent	Deciduous
Achenes	9.0–12.0 mm long × 1.2–1.3 mm wide	10.0–15.0 mm long × 1.3–1.5 mm wide
Pappus awns	2.0–2.2 mm	1.5–1.8 mm
Geographic distribution	MEXICO. Jal	MEXICO. Dgo, Jal, Nay, Zac
Elevation range	1540–1600 m	1800–2560 m

Conservation assessment:—*Cosmos ramirezianus* appears to be in danger of extinction, based on its rarity and limited geographic range. It should be classified as critically endangered [CR, criteria C2a(i)] according to the IUCN (2008). Changes in land use are the greatest threat to this species. New housing developments are being built in the vicinity, so efforts to discover additional populations are needed.

Additional material examined (paratypes):—MEXICO. Jalisco: Zapopan, Villa Primavera, La Herradura, 1550 m, 20°43'N, 103°33'W, 10 July 1988 (fl), *L.M. Villarreal de Puga 13414* (IEB!); Fraccionamiento La Herradura, anexo al Club de la Universidad de Guadalajara, Villa Primavera, 1560 m, 9 September 1996 (fl), *L.M. Villarreal de Puga 17207* (IBUG!); Villa Primavera, 1540 m, 10 July 1988 (fl), *L.M. Villarreal de Puga 13451* (HUMO!, IBUG!); Villa Primavera, Fraccionamiento La Herradura, 30 km al NO de Guadalajara, 1550 m, 25 June 1986 (fr), *L.M. Villarreal de Puga 13448* (IBUG!); Calle Encino del Fraccionamiento La Herradura, 25 km al oeste de Guadalajara, 1570 m, 21 October 2010 (fl), *A. Frías-Castro & L.M. González-Villarreal 1864* (IBUG!); Fraccionamiento La Herradura al oeste de Guadalajara, 20°46'N, 103°36'W, 1570 m, 20 July 2011 (fr), *A. Castro-Castro & L.M. González-Villarreal 2295* (IBUG!); Cerro Los Bailadores, camino ascenso a partir del Fraccionamiento La Herradura, 1780 m, 20°47'N, 103°37'W, 26 August 2012 (fl), *M. Leyva & A. Frías-Castro 86* (IBUG!, MEXU!).

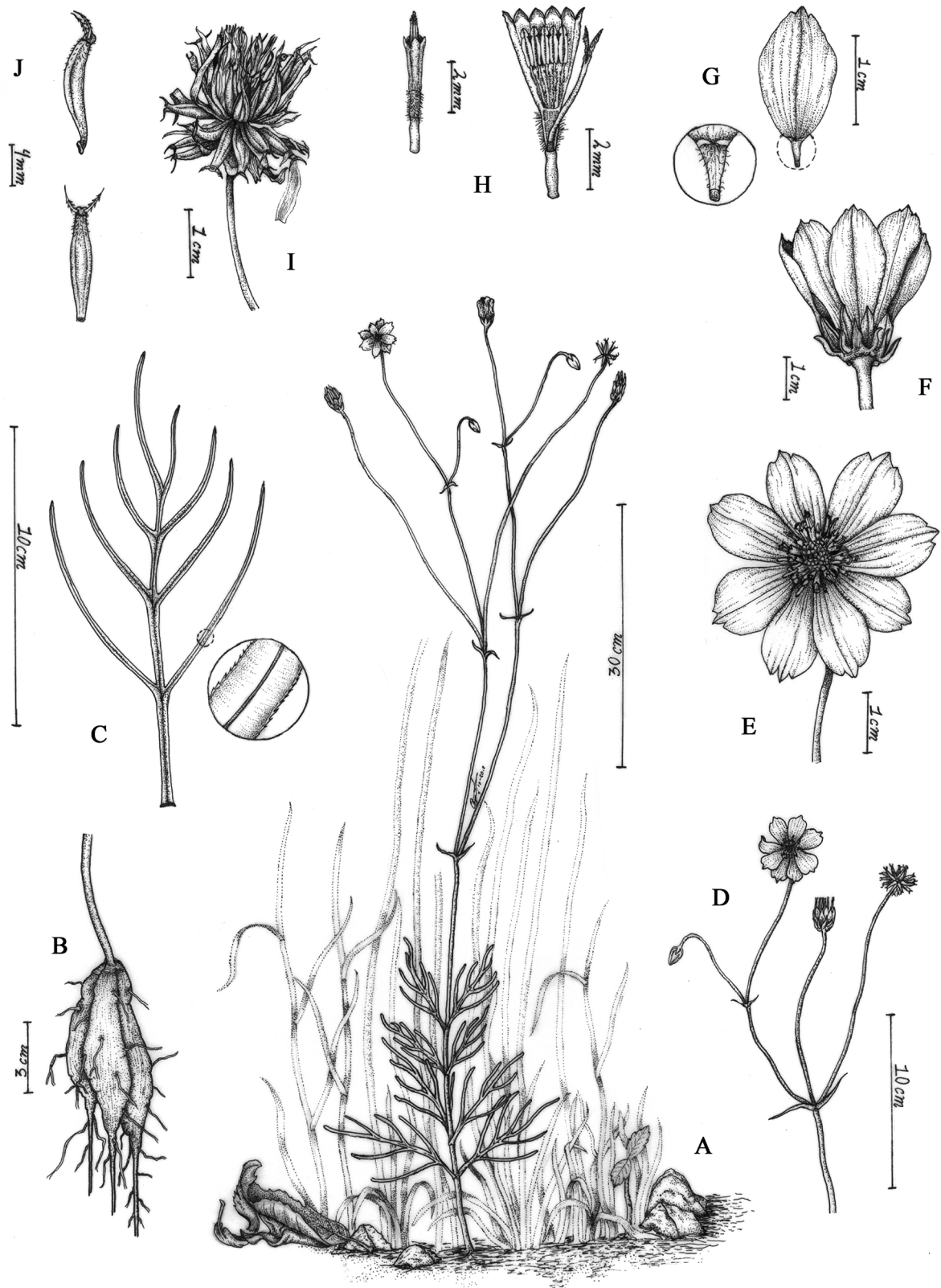


FIGURE 3. *Cosmos ramirezianus* Art. Castro, M. Harker et Aaron Rodr. **A.** Habit. **B.** Rhizome and tuberous roots. **C.** Leaf and margin details. **D.** Synflorescence. **E.** Head, front view. **F.** Head, lateral view. **G.** Ray floret and tube details. **H.** Disk florets, anthers, style and stigma details. **I.** Heads in fruit with persistent paleae. **J.** Achenes, lateral and dorsal views. A–C, I and J from *A. Castro-Castro et al.* 2916 (IBUG); D–H from *A. Frías & L. M. González-Villarreal* 1864 (IBUG). Illustrated by Oswaldo Zuno Delgado.

Key to the species of *Cosmos* section *Discopoda*

1. Plants semiaquatic, from a long rhizome with fibrous roots; leaves pinnatisect, segments simple or elliptic-lobed; outer phyllaries elliptic-obovate, obtuse; ray florets white; achenes exaristate; from central Jalisco, Mexico *C. mcvaughii*
1. Plants of upland habitats, from a short woody rhizome with tuberous roots; leaves various; outer phyllaries deltoid, lanceolate, ensiform, trullate or penicilliform, acuminate; ray florets purple, violet or white; achenes usually awned; ample distribution 2
2. Plants often scapose to subscapose; heads 1(3–5); peduncles 10–45 cm; petioles 1.5–9 (15) cm, frequently longer than leaves 3
2. Plants leafy caulescent; heads 3–6(–9), peduncles 10–20(–40) cm; petioles 0.5–2(–4) cm, shorter than the leaves or completely sessile 7
3. External phyllaries 1.0–2.5 × 0.3–0.6 cm; from South America (Argentina, Bolivia and Peru) *C. peucedanifolius*
3. External phyllaries 0.5–1.0 × 0.1–0.3 cm; from Mexico 4
4. Disk and ray florets dark purple; from Guanajuato, Hidalgo, Querétaro and San Luis Potosí *C. atrosanguineus*
4. Disk florets yellow, ray florets white, violet to light purple 5
5. Leaves mostly bipinnate (rarely tripinnate); primary leaflets 3–5(–7), on unwinged rachis, the larger ones petiolulate and again divided; secondary leaflets 1.5–5 mm wide; petioles 1.5–7(–9) cm, often as long as the blade; heads prevailingly solitary (rarely 2–3) on terminal peduncles 15–35(–45) cm; external phyllaries 6–8, linear-lanceolate; ray florets 5–8, white; pappus awns lacking; from central western Jalisco, Mexico *C. deficiens*
5. Leaves simple, pinnatifid or pinnate; leaflets 3–5, on partially winged rachis, 0.5–2.5 cm wide; petioles 3–5 cm, generally shorter than the blades (when longer, the terminal leaflet is dentate and twice as large as the lateral leaflets); heads 1–5 on terminal peduncles 10–45 cm; external phyllaries 8–10, linear-oblongate; ray florets 8, violet to purple (sometimes nearly white); pappus awns 2–4(–6); central and southern Mexico 6
6. Leaves simple, pinnatifid or pinnate; all leaflets similar, entire; heads 3–7 cm wide across the extended rays; external phyllaries 8, oblong-lanceolate to oblanceolate; ample distribution in Mexico to Guatemala *C. diversifolius*
6. Leaves pinnate; terminal leaflet larger than the laterals, denticulate; heads 2.5–4 cm wide across the extended rays; external phyllaries 8–10, linear-lanceolate; from Taxco, Guerrero, Mexico *C. schaffnerii*
7. Disk florets yellow (rarely with purple lobes) 8
7. Disk florets dark purple, occasionally yellow with purple lobes 18
8. Ray florets reflexed to reclinate; leaves pinnatisect; from Oaxaca, Mexico 9
8. Ray florets spreading; leaves simple, lobed, pinnatifid or pinnatisect; from Mexico 10
9. Leaves 2.5–7.5 cm long, 1.5–5 cm wide, 2–3 pinnatisect; petioles 0.7–2 cm; synflorescence 3–18 heads; heads 2–4 cm wide across the reflexed rays; external phyllaries 8, 5–9 mm long, 1–2 mm wide; ray florets 7–10, dark purple to reddish; ligules 1.2–1.6 cm long; disk florets 18–32; achenes 1–1.3 cm long, 1–2 mm wide; from Juxtlahuaca, Oaxaca, Mexico *C. juxtlahuacensis*
9. Leaves 4–11 cm long, 4–9 cm wide, bipinnatisect, sessile or with winged petioles 1.5–2.5 cm; heads solitary, 4.5–7.5 cm wide across the reflexed to reclinate rays; external phyllaries 6–8, 1–2.5 cm long, 5–7 mm wide; ray florets 8–10, dark red; ligules 2–2.5 cm long; disk florets 51–80; achenes 1.5–2.5 cm long, 2–3 mm wide; from San María Lachixio, Oaxaca; Mexico *C. nelsonii*
10. Leaves sessile or with petioles 3 mm; ray florets light to dark purple or violet; disk florets yellow 11
10. Leaves petiolate; petioles 1–4(–9) cm; ray florets white, violet or dark purple; disk florets various 13
11. Leaves tomentose on both faces; ray florets violet; disk florets 50–80; external phyllaries (5–)7–8, 5–9 mm long, 3–4 mm wide, with 5 conspicuous resiniferous ducts on the abaxial face; from Guachinango, Jalisco, Mexico *C. pseudoperfoliatus*
11. Leaves glabrous or only pubescent on the central vein of the adaxial face; ray florets violet or dark purple; disk florets 10–30; external phyllaries 8, 5–7 mm long, 1–1.5 mm wide, with 3 conspicuous resiniferous ducts on the abaxial face 12
12. Lobes of the cauline leaves usually undivided, oblong to lanceolate, 5–8 mm wide; ray florets white, violet or dark purple *C. sessilis*
12. Lobes of the cauline leaves often divided, linear to lanceolate, 1–3 mm wide; ray florets light to dark purple *C. stellatus*
13. Petioles 0.3–1.5(–2) cm; leaves simple, pinnatisect or bipinnatisect; segments linear, 0.4–3.5 cm long, 1–3(–5) mm wide; ray florets white or violet; from northwestern Mexico 14
13. Petioles (1–)2–6(–9) cm; leaves bipinnatisect to tripinnatisect; segments linear-lanceolate to lanceolate or oblanceolate, 0.3–1.5 cm long, 3–6 mm wide; ray florets white, dark purple; from Central Jalisco, Mexico 15
14. Heads 3–6 cm wide across extended rays; peduncles 15–30 cm; disk florets 25–30 *C. palmeri*

14. Heads 5–7.5 cm wide across extended rays; peduncles 30–40 cm; disk florets 35–50..... *C. pringlei*
15. Leaves pinnate or bipinnate; petioles slender, 1.5–9 cm 16
15. Leaves simple or pinnate, decurrent; sessile or with petioles up to 2.5 cm..... 17
16. Leaves 10–23 cm long; petioles 3–9 cm; terminal segments 0.3–1 cm wide; heads 3–6, peduncles 7–16(–27) cm; from Ayutla, Jalisco, Mexico *C. longipetiolatus*
16. Leaves 5–7(–10) cm long; petioles 1.5–3 cm; terminal segments, 1–2 mm wide; heads 1–2; peduncles 15–25 cm; from Santiago Tenango, Oaxaca, Mexico *C. sherffii*
17. Stems puberulent; ray florets violet; leaves ferruginous below, light green above; external phyllaries 6–8; disk florets 21–30, yellow; from southern Estado de México, Mexico..... *C. modestus*
17. Stems glabrous; ray florets violet, light or dark purple; leaves concolour; external phyllaries 8; disk florets 25–45, yellow or with purple lobes; from Durango, Jalisco, Nayarit and Zacatecas, Mexico *C. montanus*
18. External paleae tubular enveloping and isolating disk florets 19
18. External paleae not tubular nor enveloping disk florets 20
19. Plants scapose to subscapose; leaves simple or bipinnate; leaflets ovate to lanceolate, entire, rounded; peduncle 30–60 cm; achenes glabrous to strigillose above, pappus awns 2–4; from Sierra Madre Oriental in Guanajuato, Hidalgo, Querétaro and San Luis Potosí, Mexico..... *C. atrosanguineus*
19. Plants leafy caulescent; leaves pinnate; leaflets lanceolate, dentate, cuneate; peduncles 15–27 cm; achenes glabrous, pappus awns 2; from Sierra Madre del Sur in Coahuayutla, Guerrero, Mexico..... *C. matfeldii*
20. Ray florets violet..... 21
20. Ray florets purple to dark purple 22
21. Internodes (2–)5–15 cm; leaves bipinnate; leaflets rhomboid-ovate or deltoid-ovate, glabrescent on both faces, terminal leaflets frequently exceeding the laterals; leaflet margins 4–5 dentate below; from Sultepec, Estado de México, Mexico *C. nitidus*
21. Internodes 2.5–6.5(–11) cm; leaves pinnate; leaflets ovate-lanceolate, hirsute on both faces, terminal leaflets almost equal to the laterals; leaflet margins entire or 1–4 dentate above; from Estado de México, Guerrero and Morelos, Mexico *C. purpureus*
22. External phyllaries ovate to deltoid; from Durango, Mexico *C. concolor*
22. External phyllaries linear-lanceolate; ample distribution in Mexico..... 23
23. Leaves pinnatisect; segments (3–)5(–7), linear, glabrous, 4–14 cm long, 2–5 mm wide; petioles 2–3 cm; external phyllaries 7–8(–10); from Zapopan, Jalisco, Mexico *C. ramirezianus*
23. Leaves simple, lobed, pinnate or ternate; leaflets 3–5, ovate to lanceolate, pubescent, 2–4 cm long, 1.5–3 cm wide; petioles 0.3–2.5 cm; external phyllaries 8; ample distribution 24
24. Leaves simple, lobed or pinnate; leaflets 3–5; petioles 3–5 mm; internal phyllaries purple; ray florets light to dark purple; disk florets 20–50, yellow with purple lobes; ample distribution in Mexico *C. scabiosoides*
24. Leaves ternate; petioles 0.8–2.5 cm; internal phyllaries translucent with a purple apex; ray florets dark purple; disk florets 20–35, yellow with purple lobes or sometimes purple; from Atenguillo and Mascota, Jalisco, Mexico..... *C. jaliscensis*

Acknowledgements

We are grateful to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the research grant # 80200 and doctoral scholarships for GVA and ACC. Also, the Universidad de Guadalajara offered financial aid to ACC. Thanks to the Idea Wild organization for the equipment provided for ACC. Likewise, our thanks to curators and staff of the following herbaria: CIIDIR-Dgo, CIMI, CREG, GUADA, HEM, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPB, MCNS, MEXU, SI, USON, USZ, XAL, XALU, and ZEA. Special thanks go to Laurent Gautier and Venera Fonjallaz of the Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, to Debora Lewis of the University of Iowa and Tom Wendt of the University of Texas in Austin for the specimen information provided. We thank Alexander Sennikov and Paul Sorensen for their suggestions and improvements to the manuscript. This study depended greatly upon the generosity of several plant collectors and friends, including Guadalupe Munguía-Lino, Luz María González-Villarreal, Mónica Leyva, Pilar Zamora, Alfredo Frías-Castro, Ernesto De Castro-Arce, Esteban A. Suárez-Muro, Jesús G. González-Gallegos, José Luis Villa-Vázquez, Luis Felipe Bugarín-Navarro, Pablo Carrillo-Reyes and Ricardo Guerrero-Hernández. Finally, thanks to Jesús G. González-Gallegos for the Latin diagnoses and to Oswaldo Zuno Delgado for the illustrations.

References

- Berchtold, F.G. & Presl, J.S. (1820) *O přirozenosti rostlin*. Prague, Czechoslovakia, 324 pp.
- Bentham, G. (1844) *Coreocarpus*. In: Hinds, R.B. (ed.) *The Botany of the voyage of H.M.S. Sulphur, under the command of captain Sir Edward Belcher, R.N., C.B., F.R.G.S., etc. during the years 1836–42*. Smith, Elder & Co., London, pp. 28.
- Candolle, A.P. de (1836) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 5. Treuttel & Würtz, Paris, 706 pp.
- Cavanilles, J.S. (1791) *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt* 1. Lazaro Gayguer, Madrid, 67 pp.
- Cavanilles, J.S. (1794) *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt* 3. Lazaro Gayguer, Madrid, 169 pp.
- Crawford, D.J. & Stuessy, T.F. (1981) The taxonomic significance of anthochlors in the subtribe Coreopsidinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* 68: 107–117.
<http://dx.doi.org/10.2307/2442998>
- Crawford, D.J., Tadesse, M., Mort, M.E., Kimball, R.T. & Randle, C.P. (2009) *Coreopsidaeae*. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds.) *Systematics, evolution and biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, pp. 713–730.
- Gray, A. (1854) *Plantae Novae Thurberianae: the characters of some new genera and species of plants in a collection made by George Thurber, Esq., of the late Mexican boundary commission, chiefly in New Mexico and Sonora*. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences, New Series* 5: 297–328.
<http://dx.doi.org/10.2307/25058183>
- Greenman, J.M. (1908) The generic name *Goldmania*. *Botanical Gazette* 45: 198.
- Hernández-López, L. (1995) *The endemic flora of Jalisco, Mexico, centers of endemism and implications for conservation*. MS Thesis. University of Wisconsin, Madison, 76 pp.
- Hooker, J.D. (1861) *Cosmos diversifolius*; var. *atro-sanguineus*. *Curtis Botanical Magazine* (3rd ser.) 87: ad tab. 5227.
- IUCN (2008) *IUCN red list categories and criteria*, ver. 7. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U. K.
<http://www.iucnredlist.org/>
- Jeffrey, C. (1977) *Corolla forms in Compositae – some evolutionary and taxonomic speculations*. In: Heywood, V.H., Harborne, J.B. & Turner, B.L. (eds.) *The biology and chemistry of the Compositae*. Academic Press, London, pp. 111–118.
- Kimball, R.T. & Crawford, D.J. (2004) Phylogeny of Coreopsidaeae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:127–139.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2004.04.022>
- Kunth, C.S. (1820) *Nova genera et species plantarum*. N. Maze, Paris, 412 pp.
- La Llave, P. de (1824) *Hidalgoa*. In: La Llave, P. de & Martínez de Lexarza, J. (eds.) *Novorum vegetabilium descriptiones*. Martinum Riveram, Mexico, pp. 15.
- Lessing, C.F. (1831) De plantis in expeditione romanzoffiana observatis disserere pergitur. Synthereae addendae. *Linnaea* 6: 501–526.
- Lindley, J. (1841) Natural Arrangement. Part II. In: Loudon, J.C. *An encyclopedia of plants: comprising the specific character, description, culture, history, application in the arts, and every other desirable particular respecting all the plants indigenous, cultivated in, or introduced to Britain*. London, 1334 pp.
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. Salvius, Stockholm, 1200 pp.
- McVaugh, R. (1984) *Compositae*. In: Anderson, W.R. (ed.) *Flora Novo-Galiciana, a descriptive account of the vascular plants of Western Mexico* 12. The University of Michigan Press, Michigan, 1157 pp.
- Melchert, T.E. (1975) New combinations in the Coreopsidinae. *Phytologia* 32: 291–298.
- Mort, E.M., Randle, C.P., Kimball, R.T., Tadesse M. & Crawford, D.J. (2008) Phylogeny of Coreopsidaeae (Asteraceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Taxon* 57: 109–120.
- Panero, J.L. & Funk, V.A. (2002) Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909–922.
- Richard, P.C. (1807) *Chrysantellum*. In: Persoon, C.H. (ed.) *Synopsis plantarum* 2. J.G. Cottam, Paris, pp. 471.
- Robinson, B.L. (1909) Diagnoses and transfers of the Tropical American phanerogams. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 44: 613–626.
- Robinson, H. (1981) A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1–102.
- Rodríguez, A., Harker, M., Quezada-Solís, A. & Casillas-Gaeta, S. (2006) *Diversidad y potencial ornamental del género Cosmos Cav. (Asteraceae) en Jalisco*. In: Carvajal, S. (ed.) *Avances en la investigación Científica en el CUCBA: XVII Semana de la Investigación Científica*. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Jalisco, México. 610–619 pp.

- Ryding, O. & Bremer, K. (1992) Phylogeny, distribution and classification of the Coreopsidae (Asteraceae). *Systematic Botany* 17: 649–659.
- SEMARNAT (2013) Base de datos estadísticos. Abreviaturas y símbolos. Entidades federativas. Mode of access: <http://www.semarnat.gob.mx/informacionambiental/documents/sniarn/estadistica/abreviaturas.html>
- Sherff, E.E. (1932) Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8: 401–447.
- Sherff, E.E. (1955) *Cosmos*. In: Sherff, E.E. & Alexander, E.J. (eds.) *North American Flora* 2. The New York Botanical Garden, New York, pp. 149.
- Sherff, E.E. (1964) Some new or otherwise noteworthy Coreopsidinae (Compositae) from Mexico. *Brittonia* 16: 58–73.
- Turner, B.L. (1977) *Henricksonia* (Asteraceae: Coreopsidinae), a newly discovered genus with a palaceous pappus from North Central Mexico. *American Journal of Botany* 64: 78–80.
- Vargas-Amado, G., Castro-Castro, A., Harker, M., Villaseñor, J.L., Ortiz, E. & Rodríguez, A. (2013) Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 122–155.
- Voss, A. (1894) *Vilmorin's Blumengärtnerei. Beschreibung, Kultur und Verwendung des gesamten Pflanzenmaterial für Deutsche Garten* 1. Parey, Berlin, 450 pp.
- Wedell, H.A. (1856) *Chloris Andina* 1(3). P. Bertrand, Paris, pp. 57–80.

3.2. New insights on morphology, chromosomic number, and geographic distribution of *Bidens herzogii* (Coreopsideae, Asteraceae).

New insights on morphology, chromosomic number, and geographic distribution of *Bidens herzogii* (Coreopsideae, Asteraceae)*

Arturo Castro-Castro¹, Georgina Vargas-Amado², José J. Castañeda-Nava¹, Mollie Harker¹, Fernando Santacruz-Ruvalcaba³ & Aarón Rodríguez^{2,4}

¹ Doctorado en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BEMARENA), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 1-139, Zapopan 45101, Jalisco, México; ⁴ email: arca68@hotmail.com.

² Herbario Luz María Villarreal de Puga (IBUG), Instituto de Botánica, Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 1-139, Zapopan 45101, Jalisco, México; author for correspondence: rca08742@cucba.udg.mx

³ Laboratorio de Cultivo de Tejidos, Departamento de Producción Agrícola, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 1-139, Zapopan 45101, Jalisco, México.

Abstract. *Bidens herzogii* is endemic to Eastern Bolivia. It was first described as *Cosmos herzogii*, and was recently transferred to the genus *Bidens*. Based on recently collected specimens and revisions of available morphological descriptions for the species, we detected some omissions that it is necessary to make known. Also, for the first time chromosome counts for *B. herzogii*, a tetraploid, are reported, where $x = 12$, $2n = 48$. Lastly, we provide data on geographic distribution and niche modeling of *B. herzogii* to predict areas of endemism in Eastern Bolivia. This area is already known for this pattern, and the evidence generated here can be used to direct conservation efforts.

Key words: Chiquitanía Boliviana; Coreopsideae; niche modeling; tetraploide.

Resumen. *Bidens herzogii* es endémica del este de Bolivia. Inicialmente fue descrita como *Cosmos herzogii*, pero recientemente fue transferida al género *Bidens*. Con base en colecciones nuevas y la revisión de descripciones morfológicas existentes para la especie detectamos algunas omisiones que consideramos necesario dar a conocer. También, se reporta por primera vez el número cromosómico de *B. herzogii*, un tetraploide, con $x = 12$, $2n = 48$. Por último, datos sobre su distribución geográfica y un modelo de su nicho ecológico permitieron la identificación de áreas con una alta concentración de endemismos

*Trabajo sometido para su publicación en la revista Ecología en Bolivia del Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.

en el este de Bolivia. La zona es reconocida por este patrón y la evidencia aquí generada puede ser útil para dirigir esfuerzos de conservación.

Palabras clave: Chiquitanía Boliviana; Coreoideae; modelo de nicho ecológico; tetraploide.

Introduction

The tribe Coreoideae, Asteraceae, is a monophyletic lineage with 24 genera and 600 species (Panero & Funk, 2002; Panero, 2007; Crawford et al., 2009). The tribe has a cosmopolitan distribution, although its greatest diversity is found in the Americas. Two diverse genera of Coreoideae are *Bidens* L. and *Cosmos* Cav. which are frequently confused. As a consequence, synonymies exist for many species (e.g. Hemsley, 1881; Sherff, 1929, 1932; Melchert, 1975, 1990, 2010a, b; Melchert & Turner, 1990).

Likewise, in a recent morphological and biogeographical study of *Cosmos* (Castro-Castro et al., 2013, 2014; Vargas-Amado et al., 2013), we detect that *Cosmos herzogii* Sherff in reality belongs to *Bidens*, as recently proposed Hind (2013). We also note that the original *Bidens herzogii* protologue not provides data on stems, roots and achenes, besides providing a meager description of leaf variation, perhaps as a result of the lack of sufficient material for review. Hind (2013) provided a detailed description to complete these omissions. However, based on a recent field work, we notice variations on stem, root, inflorescence, heads, florets, and achene numbers and measures ranges, which we believe advisable to inform.

As far as is known, *Bidens herzogii* is an endemic species from Campos Rupestres, Eastern Bolivia. This area is distinguished by its unique flora, singular abiotic characteristics, and several biological endemism (Suárez, 2000; Wood et al., 2011; Pozo et al., 2013). Is possible that the potential geographical distribution of *B. herzogii*, could predict key areas for potential conservation and reveal patterns of endemism and species richness. Therefore, the objectives of this communication are: 1) provide new data on the morphology of *B. herzogii* based on recent field work, 2) contribute to the morphological boundaries between *Bidens* and *Cosmos*, 3) make known a first chromosome count of *B. herzogii*, and 4) analyze its present and potential geographical distribution as a way for its conservation.

Materials and methods

Bidens herzogii was collected in the type locality and the surrounding area. Extensive sampling captured much of its morphological, ecological, and geographic variation. Vouchers were deposited at USZ, IBUG and MEXU. The morphological data was complemented with the revision of specimens at BOLV, G, IBUG, MEXU, and USZ (acronyms as Thiers, 2015).

Geographic information attached to herbarium specimens was used for niche modeling, implemented in MaxEnt (Phillips *et al.* 2006) and following the protocols described by Cruz-Cárdenas *et al.* (2012). We used 19 climatic variables from WorldClim dataset (Hijmans *et al.* 2005), and the Chaco biogeographic province as a mask (Morrone 2004). In order to define the potential range of *B. herzogii*, we employed the maximum sensitivity test plus specificity suggested by Liu *et al.* (2005). According to this criterion, greater probability values represent the potential area of the species. Lastly, the area obtained was divided into three categories, based on areas of potential distribution with medium, high and very high occurrence probabilities. This procedure was achieved dividing by three the range of probability values of the species (Villaseñor-Riós, pers. com.).

For chromosome counts, mitotic metaphase cells from root tips were used. Root tips were pretreated with 0.002 M 8-hydroxyquinoline for 5 h at 5-10 °C. Then, the material was hydrolyzed in 5 N HCl at room temperature for 25 min and washed in distilled water. The root-tips were squashed and stored at -20 °C for 3 days. The slides were subsequently dried at room temperature and then stained with 1% acetorcin. Mitotic metaphase figures were photographed with a Zeiss Axiostar microscope and AxioCam ICc1 digital camera equipped with Axiovision 4.8 software.

Results

Bidens herzogii (Sherff) D.J.N. Hind, Kew Bulletin: 68. 2013. TYPE: Bolivia, Santa Cruz de la Sierra: Roboré: Häufiger wildern halbstrauch in karrenfeld (sandslein) des Cerro San Miserate die Santiago de Chiquitos, Elev. ca. 900 m, V 1907, *Th. Herzog 496* (holotype: B†; isoelectotype G! 77258 (selected by Hind, Kew Bulletin 68: 506. 2013). Fig. 1.

Suffrutescent herb, (30-)50-130 cm (Fig. 1B), xylopodium 7.5-15 cm long, 3.5-7 cm wide, with rhizome extending horizontally and connecting nearby subterranean branches. Stems erect, terete, glabrous, 0.3-2 cm wide, with marked nodes on more mature branches,

internodes 1.0-2 cm. Petiole 2-5.5 cm long. Leaves opposite, membranaceous, light green, concolorous, glabrous, ovate to deltoid in general outline, (4-)7.5-13.5 cm long, (3.5-)5-7.5 cm wide, 1-2 pinnate. Primary segments opposite, entire, deeply and irregularly lobate or serrate, lanceolate to ovate, attenuate, acuminate, (0.7-)1-5.5 cm long, 0.3-1.8 cm wide; margins entire or 1-9 dentate, teeth 1-2 mm (Fig. 1C). Inflorescence corymbiform, (1-)2-5(-9) heads. Peduncles thin, glabrous, 2.5-8(-12.5) cm long. Involucre campanulate, 0.3-0.6 mm wide. Phyllaries biseriate; outer series (8-)14-22, green, foliaceous, (4-)5-7.5 mm long, 0.5-0.8 mm wide, linear, sigmoid, extended or reflexed, glabrous, lustrous, with 1(-3) inconspicuous resiniferous ducts on abaxial face, obtuse; inner series 12-22, scarious, membranaceous, translucent, pale yellow, hyaline margins, with 5-8 fine resiniferous and conspicuous ducts on abaxial face, 8-10 mm long, 2-2.2 mm wide, lanceolate, acute (Fig. 1E). Receptacle flat, convex when dry, palaceous, 2-4 mm diameter. Paleae translucent yellow, 8-10 mm long, 1-2 mm wide, persistent, resembling inner phyllaries. Heads radiate, (2.5-)3-4.5 cm wide across extended rays (Fig. 1D). Ray florets 6-12 (frequently deciduous), uniseriate, sterile, yellow (brown when dry), lanceolate limb, obtuse, entire or 2-lobulate, 2.3-2.8 cm long, 2-5 cm wide, with 3-8 conspicuous ribs, glabrous, tube 3 mm long, 0.5 mm wide, glabrous. Disk florets (16-)26-32, hermaphrodite, yellow; corollas tubular, occasionally urceolate in peripheral florets, 0.8-1.1 mm long, 1.5-2 mm wide, glabrous, 5-lobed; lobes triangular, erect, acute, glabrous, 1.5 mm long, 1 mm wide. Frequently, outer disk florets tend to a ray form, anthers are reduced or absent and gynoecium is normal. Anthers 5, yellow-brownish, 2.5-3 mm, sagittate, appendices acute; filaments laminar, glabrous. Pollen orange. Style 1.2-1.5 cm. Style bilobate, 1.8-2.1 mm, papillose, penicillate. Achenes tetragonal to flattened, fusiform, falcate, 4 thick ribs alternating with 4 thin ribs, (9-)1.2-1.8 cm long, 1.6-1.8 mm wide, greenish brown to black, glabrous, muricate; carpodium annular; pappus awns 2-3, 2-2.2 mm, each with 6-8 retrorse barbs, persistent (Fig. 1F).

Distribution, habitat and phenology. *Bidens herzogii* is endemic to Eastern Bolivia. Its geographic range is restricted to the central part of Santa Cruz de la Sierra Department. It grows on rocky fields with thin alluvial soils accumulated in the rock crevices. The area is dominated by xeric scrubs with *Astrocaryum campestre* Mart., *Cleistocactus samaipatanus* (Cárdenas) D.R. Hunt, *Deuterocohnia longipetala* (Baker) Mez, *Echinopsis calochlora* K.

Schum., *Hippeastrum* spp., *Mimosa auriculata* Benth., *Paepalanthus chiquitensis* Herzog, *Pitcairnia chiquitana* R. Vásquez & Ibish, *Smilax campestris* Griseb., *Vellozia variabilis* Mart. ex Schult. f., and various grasses (Fig. 1A). It flowers and fruits from December to June. The common local names for the species are ceitilla and mirasol.

Herbarium vouchers were recorded from the Chiquitos and Cordilleras provinces. But the modeling analysis extended its potential distribution to the José Miguel de Velasco and Nulfo de Chávez provinces. The area comprises 2,805 km² (figure 2) with an occurrence values of 44.8-62.5%, 62.6-80.2% and 80.3-100%, for median, high and very high probabilities, respectively. The median probability area included 1,693 km², of which 60% located at Puerto Suárez and a significant part of San Matías municipalities (figure 2B). Meanwhile, the high probability area extends across 882 km², with 32% of its area in the Roboré municipality. This area harbored the majority of herbarium records (figure 2B). Finally, the very high probability covers 229 km² and 8% of them belonged to the Concepción and San Matías municipalities (Fig. 2).

Seven climatic variables predicted the presence of *Bidens herzogii*: isothermality, seasonal temperature, annual range temperature, annual precipitation, precipitation of wettest month, precipitation of wettest quarter, and precipitation of warmest quarter.

Usually, *Bidens herzogii* grows on sites with a marked seasonal temperature (Fig. 3A), media isothermality (67 and 68%, Fig. 3B) and relatively lower temperatures than the rest of eastern Bolivia (18.5°C and 19.4°C, Fig. 3C). In addition, annual precipitation varies between 1069-1201 mm (Fig. 3D-G). According to Navarro (2011), these climatic conditions persist throughout La Chiquitanía, where the climate is markedly seasonal, with a time of intense rainfall, and mostly humid the rest of the year.

Conservation assessment. Based on its limited geographic range, *Bidens herzogii* is in danger of extinction. According to the IUCN (2013), it should be classified as endangered [EN, criteria B1a]. Somewhat encouraging is that *B. herzogii* grows in the Tucabaca Natural Protected Area, in Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (SERNAP 2013, Robinson *et al.* 2002).

Chromosome counts. Around 60% *Bidens* species for which the chromosomal numbers are known, have $x = 12$ or multiples, and exist reductions and increases of this number ($x =$

10, 11, 12, 17, 18), thus confirming $x=12$ as the basic number for the genus (Watanabe 2014). Also exist an ample gametic series $n = 20, 22, 24, 34, 36, 48, 96$ (Panero, 2007; Watanabe, 2014). *Bidens herzogii* is a tetraploid, due the somatic chromosomes number was $2n=48$ (Fig. 4). The chromosomal counts agreed with other data for *Bidens* species from South America (Solbrig *et al.* 1972, Powell *et al.* 1974, Turner *et al.* 1979, Keil *et al.* 1988, Grombone-Guaratini *et al.* 2006, Crawford *et al.* 2009, Watanabe 2014). Given this scenario, is possible that alterations in chromosome numbers of *Bidens* caused by frequent polyploidy, aneuploidy and interspecific hybridation events, have influenced in an extraordinary way the speciation of *Bidens*, and today at least 300 species have been described (Panero, 2007).

Specimens examined

BOLIVIA. **Santa Bárbara.** Prov. Roboré, NO de Roboré, 18°14'14"S, 59°42'18"W, 1053 m s. m., 3-V-2008 (fl, fr), Wood *et al.* 24685 (K, USZ!). **Santa Cruz de la Sierra.** Prov. Santiago de Chiquitos, Chochis, zone of pass across Chochis range climbing up from Chochis-Matacuzal trail, 18°03'S, 59°34'48"W, 18-III-2005 (fl, fr), Wood *et al.* 21908 (BOLV!, K, LPB!, USZ!); Cerro Chochis, on the meseta at the summit, 18°07'S, 60°00'W, 1200 m s. m., 22-II-2006 (fl, fr), Wood 22243 (K, USZ!); Cerca de La Antena, 3-4 km de Santiago de Chiquitos, arriba de San Juanama, 18°20'5"S, 59°07'42"W, 697 m s. m., 9-IV-2008 (fl, fr), Wood *et al.* 24315 (K, USZ!); Camino de Santiago de Chiquitos a Soledad-Aguas Calientes, poco antes de llegar a Soledad, 18°21'S, 59°36'W, 3-XII-2003 (fl, fr), Wood *et al.* 20152 (BOLV!, K, LPB!, USZ!); Serranía de Santiago, camino a La Cueva y a la altura de El Arco, 18°40'S, 59°15'W, 800 m s. m., 13-XI-1997 (fl, fr), Mamani & Jardim 1288 (USZ!); Sendero El Arco-Las Cuevas de Juan Miserandino, Cerro San Miserato, 18°20'54.9"S, 59°33'30"W, 820 m s. m., 12-V- 2013 (fl, fr), Castro-Castro *et al.* 3701 (USZ!, IBUG!, MEXU!); Sendero Soledad, camino entre El Arco de Soledad y el Río Soledad, alrededores de las rocas El Búho y La Tortuga, 18°22'11'S, 59°35'16.8"W, 574 m s. m., 13-V-2013 (fl, fr), Castro-Castro *et al.* 3702 (USZ!, IBUG!, MEXU!).

Discussion and conclusions

Morphological boundaries between *Cosmos* and *Bidens*. The morphological and taxonomic limits among Coreopsidae are complex. In particular, the boundaries between

Bidens and *Cosmos* are frequently confusing and have resulted in synonymy. *Cosmos* can be recognized as upright herbs as opposed to erect, trailing or climbing herbs in *Bidens*. Furthermore, *Cosmos* has terete stems but in *Bidens* are frequently tetragonal. In *Cosmos*, the leaves are opposite while in *Bidens* some species have alternate leaves. Moreover, in *Cosmos*, the phyllaries are glabrous, vary from 5-8(-10) per series, and have conspicuous resiniferous ducts on the abaxial face. In contrast, the phyllaries in *Bidens* are frequently pubescent, ranging from 4-22 per series, and may or may not have inconspicuous resiniferous ducts. The heads are heterogamous in *Cosmos* but sometimes homogamous in *Bidens*. In addition, the ray florets are sterile in *Cosmos* and fertile in some species of *Bidens*. The filaments are pubescent in *Cosmos* but glabrous in *Bidens*. Also, the achenes in *Cosmos* are tetragonal with a single longitudinal groove on each face but the fruits in *Bidens* are 3-4-angled or dorsally flattened and with 2-4 grooves. All pappus awns in *Cosmos* are retrorsely barbed whereas the awns in *Bidens* can be either antorsely or retrorsely barbed (Castro-Castro *et al.* 2013, 2014).

Infrageneric taxonomic relationship of *Bidens herzogii*. Based on infrageneric classification proposed by De Candolle (1836) and Sherff (1937), *Bidens herzogii* can be included in *Bidens* section *Psilocarpaea* De Candolle (1836: 596). It is the largest section of *Bidens* and includes annual and perennial herbs or shrubs, with simple or segmented leaves, discoid or radiate heads, tetragonal and aristate achenes. Sherff (1937) and Kim *et al.* (1999) argued that this section does not represent a natural lineage and therefore it should be fragmented into several smaller groups.

Potential distribution of *Bidens herzogii* and its implications for the conservation. The herbarium records and potential projected distribution coincided in La Chiquitanía region, in the plains identified as Cerradense Occidental by Navarro & Ferreira (2009), or as Chaco and Pantanal biogeographic provinces proposed by Morrone (2004). Navarro (2011), remarked that La Chiquitanía constitutes a natural region in Southeastern Bolivia, and extends into northern Paraguay and Western Brazil at the boundaries of the Amazon River and La Plata River basins. The region is part of the Escudo Precambrico Brasileño, also known as Cratón de Guaporé (Suarez 2000, Montes de Oca 2001) and it is distinguished by its unique flora, singular abiotic characteristics, and several biological endemism (Suárez 2000, Wood *et al.* 2011, Pozo *et al.* 2013). We propose that the potential geographical

distribution of *B. herzogii* (Fig. 2, 3), could predict key areas for others restricted plants and indicate potential areas for conservation. For example, the Noel Kempff National Park and the Tucabaca Natural Protected Area, in Santa Cruz de la Sierra (SERNAP 2013, Robinson *et al.* 2002), could direct their efforts in order to protect new areas or extend their geographic limits, considering the potential distribution of *B. herzogii* and by modeling the distribution of other associated species restricted to the region based on methods used in our work. This proposal coincides with the work of Pozo *et al.* (2013) in the identification of conservation hotspots areas in Eastern Bolivia, containing high environmental heterogeneity, high plant diversity and endemism, and where mining is threatening biodiversity. In conclusion, we recommend its application for defining conservation priorities in Bolivia.

Acknowledgments. We are grateful to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the research grant # 80200 and doctoral scholarships for GVA and ACC. Also, the Universidad de Guadalajara offered financial aid to ACC. Thanks to the Idea Wild organization for the equipment provided for ACC. Likewise, our thanks to curators and staff of the following herbaria: B, G, IBUG, JUA, LIL, LP, LPB, MCNS, MEXU, and USZ. The authors thank Laurent Gautier and Venera Fonjallaz, of the Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, for providing the type material image. We thank Roxana Ledezma-Vargas, Thamara Chuvirú-Castro, Tatiana Martínez e Iván Linneo-Foronda from the USZ Herbarium for their help during field work of ACC in Bolivia. To Denice Azunta Fernández-Cabello y Osvaldo Palacios-Torrico, from the Tucavaca Natural Protected Area in Santiago de Chiquitos, Roboré, Bolivia, they are great young field guides; for their support, enthusiasm and discipline, thank you. Lastly, we thank Guadalupe Munguía Lino and Ernesto De Castro Arce for the remarks and recommendations made on an earlier version of the manuscript.

Bibliography

Castro-Castro, A.; M. Harker, G. Vargas-Amado & A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35-49.

- Castro-Castro, A.; M. Harker, G. Vargas-Amado & A. Rodríguez. 2014. Análisis macromorfológico y citogenético del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreoideae), con una clave para su identificación. *Botanical Sciences* 92: 363-388.
- Crawford, D. J.; M. Tadesse, M. E. Mort, R. T. Kimball & C. P. Randle. 2009. *Coreoideae*. In: Funk, V.A.; A. Susanna, T. F. Stuessy & R. J. Bayer (eds.). *Systematics, evolution and biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, pp. 713-730.
- Cruz-Cárdenas, G.; J. L. Villaseñor, L. López-Mata & E. Ortíz. 2012. Potential distribution of humid mountain forest in Mexico. *Botanical Sciences* 90: 331-340.
- De Candolle, A. P. 1836. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis Pars V*. Paris, 706 pp.
- Grombone-Guaratini, M. A.; M. Esteves-Mansanares, J. Semir & V. Nisaka-Solferini. 2006. Chromosomal studies of three species of *Bidens* (L.) (Asteraceae). *Caryologia* 59: 14-18.
- Hemsley, W. B. 1881. Compositae. In: Godman, F. D. & O. Salvin (eds), *Biologia Centrali-Americana; or Contributions to the Knowledge of the Fauna and Flora of Mexico and Central America*. Porter and Dulau & Co., London. Vol. II: 69-263.
- Hijmans, R. J.; S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hind, D.J.N. (2013) The identity of *Cosmos herzogii* (Compositae: Heliantheae: Coreoideae) from Santa Cruz, Eastern Bolivia. *Kew Bulletin* 68: 505-510.
- IUCN (2013) IUCN red list categories and criteria, ver. 7. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U. K. <http://www.iucnredlist.org/>
- Keil, D. J.; M. A. Luckow & D. J. Pinkava. 1988. Chromosome studies in Asteraceae from the United States, Mexico, the West Indies, and South America. *American Journal of Botany* 75: 652-668.

- Kim, S.; D. J. Crawford, M. Tadesse, M. Berbee, F. R. Ganders, M. Pirsedeyi & E. J. Esselman .1999. ITS sequences and phylogenetic relationships in *Bidens* and *Coreopsis* (Asteraceae). *Systematic Botany* 24: 480-493.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas cumdifferentis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus*. Salvii, Stockholm, 1200 pp.
- Liu, C.; P. M. Berry, T. P. Dawson & R. G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385-393.
- Melchert, T. E. 1975. New combinations in the Coreopsidinae. *Phytologia* 32: 291-298.
- Melchert, T. E. 1990. *Cosmos ocellatus* a *Bidens* (Asteraceae, Coreopsideae). *Phytologia* 69: 436-444.
- Melchert, T. E. 2010a. *Bidens*. In: Turner, B.L. (ed.) *The Comps of Mexico, a systematic account of the family Asteraceae (Chapter 10: subfamily Coreopsideae)*. *Phytologia Memoirs* 15: 3-56.
- Melchert, T. E. 2010b. *Cosmos*. In: Turner, B.L. (ed.) *The Comps of Mexico, a systematic account of the family Asteraceae (Chapter 10: subfamily Coreopsideae)*. *Phytologia Memoirs* 15: 82-105.
- Melchert, T. E. & B. L. Turner. 1990. New species, names, and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsideae). *Phytologia* 68: 20-31.
- Montes de Oca, I. 2001. *Enciclopedia geográfica de Bolivia*. La Paz. 872 pp.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149-162.
- Navarro, G. 2011. *Clasificación de la vegetación de Bolivia*. Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra. 713 pp.
- Navarro, G. & W. Ferreira. 2009. *Biogeografía de Bolivia*. In: VMABCC-BIOVERSITY. *Libro Rojo de Parientes Silvestres de Cultivos de Bolivia*. Plural editores. La Paz, pp. 23-39.

- Panero, J. L. 2007. *Tribe Coreopsidae*. In: Kubitzki, K. (ser. ed.), J. W. Kaderit & C. Jeffrey (vol. eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants Vol. VIII. Flowering Plants, Eudicots, Asterales*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 406-417.
- Panero, J. L. & V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909-922.
- Phillips, S. J.; R. P. Anderson & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Powell, A. M.; W. Kyhos & P. H. Raven. 1974. Chromosome numbers in Compositae. X. *American Journal of Botany* 61: 909-913.
- Pozo, P.; J. Wood, D. Soto & S. Beck. 2013. Plantas endémicas de afloramientos rocosos en las serranías de Roboré y Concepción: implicaciones para su conservación. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 7: 73-81.
- Robinson, D.; H. Salas, K. Linzer., R. Sucedo & K. Balcazar. 2002. *Plan de Manejo de la Reserva Municipal del Valle de Tucabaca*. FAN. Santa Cruz de la Sierra. 128 pp. Available from: <http://www.santacruz.gob.bo/accion/pdf/noticia.php?IdNoticia=10001>
- SERNAP (Servicio Nacional de Áreas Protegidas, Bolivia) (2013) Parque Nacional Noel Kempff Mercado. Available from: <http://www.sernap.gob.bo/images/descargas/areas/parque%20nacional%20noel%20kempff%20mercado.pdf>
- Sherff, E. E. 1929. New or otherwise noteworthy Compositae, III. *Botanical Gazette* 88: 285-309.
- Sherff, E. E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8: 401-447.
- Sherff, E. E. 1934. Some new or otherwise noteworthy members of the families Labiatae and Compositae. *Botanical Gazette* 96: 136-153.
- Sherff, E. E. 1937. The genus *Bidens*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 16: 1-709.

- Solbrig, O.T; D. W. Kyhos, M. Powell & P. H. Raven. 1972. Chromosome numbers in Compositae VIII: Heliantheae. *American Journal of Botany* 59: 869-878.
- Suárez, R. 2000. Compendio de geología de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 18: 214.
- Thiers, B. 2013. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Turner, B. L.; J. Bacon, L. Urbatsch & B. Simpson. 1979. Chromosome numbers in South American Compositae. *American Journal of Botany* 66: 173-178.
- Vargas-Amado, G.; A. Castro-Castro, M. Harker, J. L. Villaseñor, E. Ortiz & A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 122-155.
- Watanabe, K. 2014. Index to Chromosome Numbers in Asteraceae. http://www.lib.kobe-u.ac.jp/infolib/meta_pub/G0000003asteraceae
- Wood, J. R. I.; F. Mamani, P. Pozo, D. Soto & D. Villarroel. 2011. *Guía Darwin de las plantas de los cerrados de La Chiquitania*. Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Santa Cruz de la Sierra. 212 pp.



FIGURE 1. *Bidens herzogii*. A) Habitat. B) Habit. C) Leaf variation. D) Capitulum, from above. E) Capitulum, lateral view. F) Fruiting capitulum. Based on Castro-Castro *et al.*, 3701 and 3702 (IBUG, USZ, MEXU).

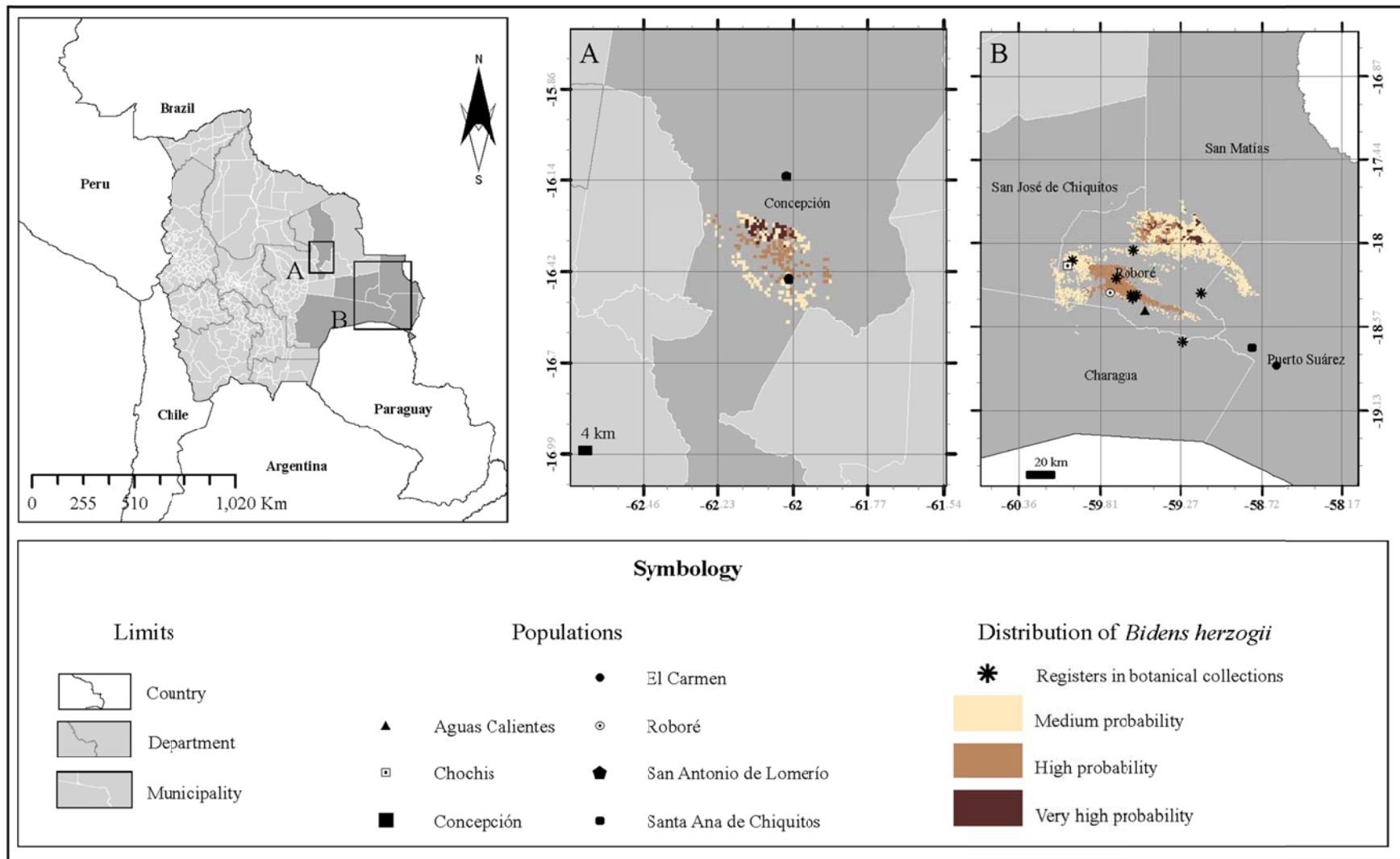


FIGURE 2. Potential and known geographic distribution of *Bidens herzogii* in Eastern Bolivia

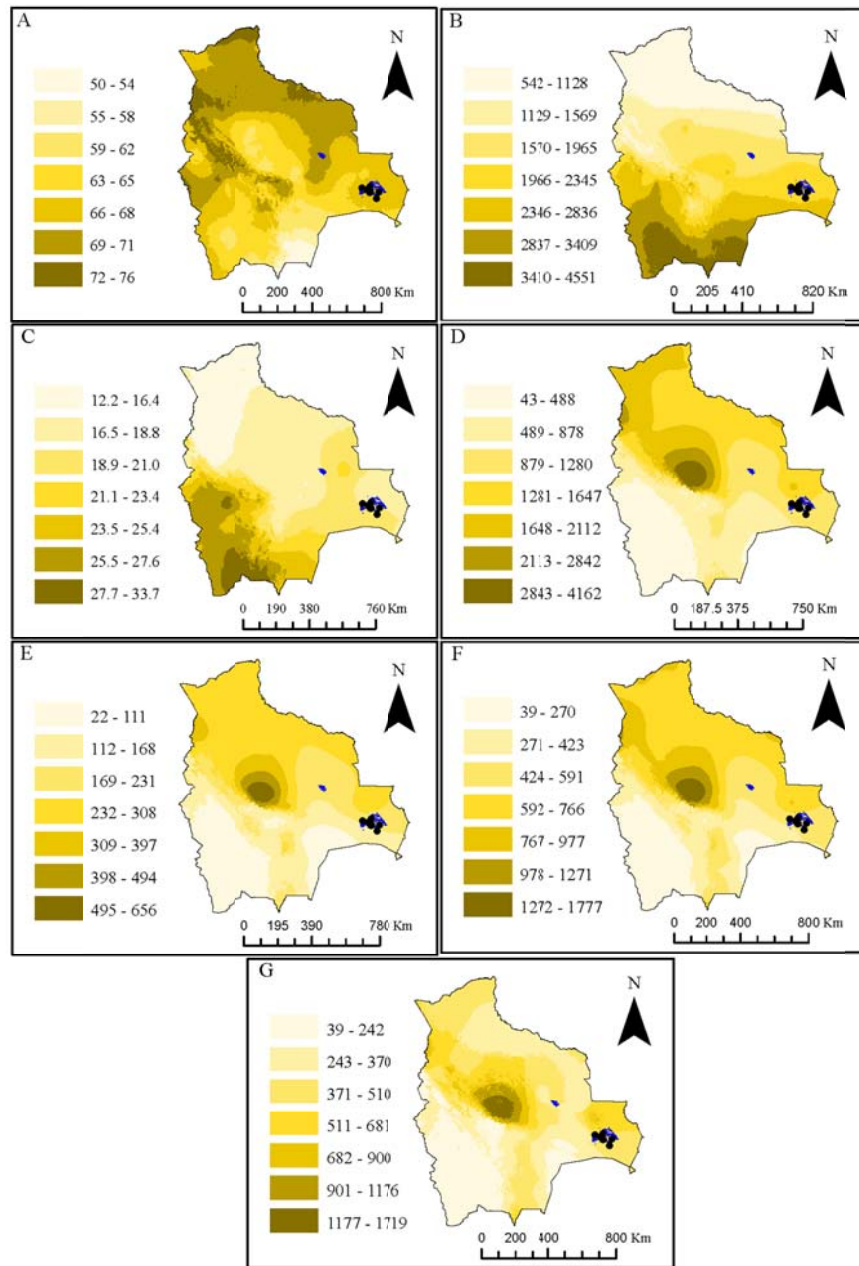


FIGURE 3. Relevant climatic variables predicting the potential distribution of *Bidens herzogii* in Eastern Bolivia. A) Isothermality (in percent). B) Temperature seasonality. C) Temperature annual range (in °C). D) Annual precipitation (in mm). E) Precipitation of wettest month (in mm). F) Precipitation of wettest quarter (in mm). G) Precipitation of warmest quarter (in mm). The area of potential distribution is shown in blue and herbarium records as black dots.

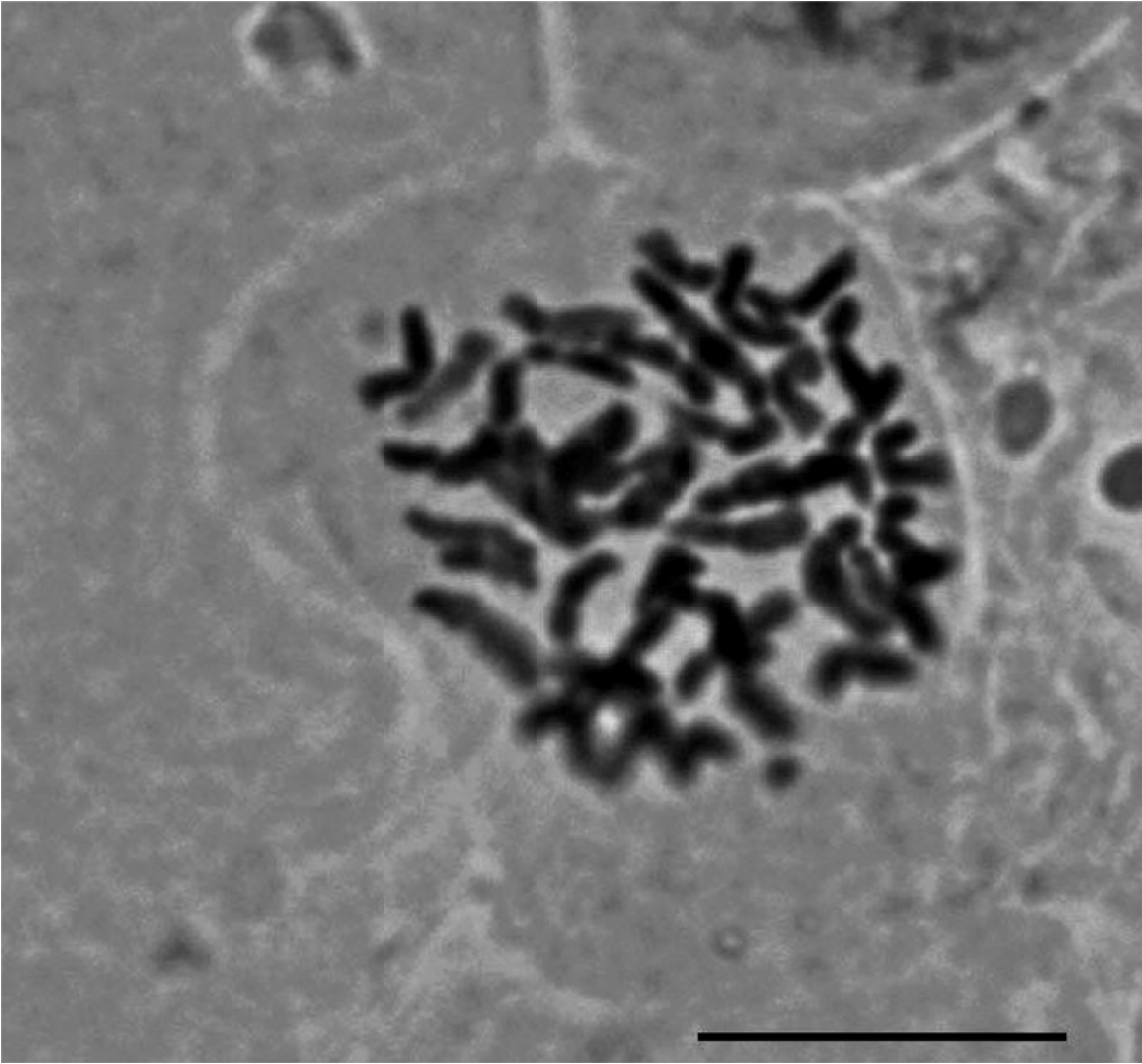


FIGURE 4. Chromosomes counts of *Bidens herzogii*, based on Castro-Castro *et al.*, 3701 (IBUG, USZ, MEXU). A) $x = 12$, $2n = 48$. Bar = 10 μm .

Capítulo 4. Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreopsideae), con notas citogeográficas.

Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreopsideae), con notas citogeográficas*

Arturo Castro-Castro¹, Georgina Vargas-Amado², José Juvencio Castañeda-Nava¹, Guadalupe Munguía-Lino¹, Fernando Santacruz-Rubalcaba³ y Aarón Rodríguez²

¹Doctorado en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BEMARENA). Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 1-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México.

²Herbario *Luz María Villarreal de Puga* del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Apartado postal 1-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México.

³Departamento de Producción Agrícola. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA). Universidad de Guadalajara. Apartado postal 1-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México.

Resumen. Se dan a conocer conteos cromosómicos nuevos para tres especies de *Cosmos* secc. *Discopoda* y se discute sobre la citogeografía del grupo. *Cosmos nitidus* y *C. ramirezianus* son diploides ($2n = 2x = 24$) y *C. pseudoperfoliatus* es un tetraploide ($2n = 4x = 48$). La sección es monofilética y agrupa a 24 especies herbáceas perennes. El nivel de ploidía ancestral es $x = 12$, 13 taxa son diploides y 11 son poliploides. La poliploidía es un proceso evolutivo que produce variación genética y facilita la colonización de nuevos y diferentes hábitats. Como consecuencia, se espera que los poliploides tengan una distribución geográfica más amplia en comparación con sus congéneres diploides. En *Cosmos* secc. *Discopoda*, las observaciones en este sentido son contradictorias. *Cosmos diversifolius* y *C. scabiosoides* tienen poblaciones diploides y tetraploides con una distribución geográfica amplia en México, ocupando rangos elevacionales amplios sobre hábitats diversos; en contraste, *C. purpureus* tiene la misma condición de ploidía, pero su rango geográfico es reducido. *Cosmos atosanguineus*, *C. concolor*, *C. jaliscensis*, *C. montanus*, *C. nelsonii*, *C. palmeri* y *C. pseudoperfoliatus* son tetraploides y hexaploides microendémicos con rangos de elevación estrechos y con requerimientos de hábitat particulares. Por último, *C. pringlei* es un octoploide restringido al norte de la Sierra Madre Occidental. En conclusión, las especies de *Cosmos* secc. *Discopoda* no muestran una correlación entre los niveles de ploidía y sus rangos de distribución geográfica, pero existe un aumento del nivel de

*Trabajo sometido para su publicación en la revista Acta Botanica Mexicana del Instituto de Ecología A.C. (INECOL).

ploidía de sur a norte. La máxima concentración de poliploides se localiza en el norte de la Sierra Madre Occidental.

Palabras clave: citogeografía, Heliantheae, poliploidía, Zona de Transición Mexicana

Introducción

Aunque el número cromosómico es importante en sistemática vegetal (Stace, 2000), el conocimiento al respecto es limitado. De acuerdo con Benenet (1998), se conoce el número cromosómico del 25% de las angiospermas. En contraste, ha sido ampliamente evidenciado que la poliploidia juega un papel significativo en la evolución de las angiospermas (Soltis *et al.*, 2009; Levin, 2013), y una estimación reciente, sugiere que todos sus linajes han experimentado uno o más eventos de poliploidización (Wood *et al.*, 2009). La evolución cromosómica en la familia Asteraceae Bercht. & J. Presl ha sido estudiada y se han señalado distintos eventos de poliploidía y reducciones cromosómicas. Estos fenómenos también han sido documentados en la tribu Coreopsidae (Less.) Turner & Powell (Robinson *et al.*, 1981; Crawford *et al.*, 2009; Semple y Watanabe, 2009). El número cromosómico gametofítico más frecuente en Coreopsidae es $n = 12-14$ y algunos autores han sugerido a estos valores como el número básico, con aneuploidías marcadas en algunos linajes (Robinson *et al.*, 1981; Smith, 1975). Sin embargo, a partir de una hipótesis filogenética, Crawford *et al.* (2009) consideraron como número básico para Coreopsidae $x = 16$ y una serie de tres clados aneuploides: Clado A (*Chrysanthellum* Rich., *Coreopsis* L. 1-2, *Glossocardia* Cass., *Isostigma* Less., *Henricksonia* B.L. Turner, *Heterosperma* Cav.); Clado B (*Fitchia* Hook, *Narvalina* Cass., *Oparanthus* Sherff, *Petrobium* R. Br., *Selleophytum* Urb.); y Clado C (*Bidens* L., *Coreocarpus* Benth., *Coreopsis* 3-7, *Cosmos* Cav., *Thelesperma* Less.).

De acuerdo a Panero y Funk (2002) y Crawford *et al.* (2009), Coreopsidae incluye 24 géneros y cerca de 600 especies. Su mayor diversidad se encuentra en México, donde crecen el 50% de los géneros y las especies (Castro-Castro *et al.*, 2013). Las Coreopsidae mexicanas concentran 85% de su diversidad en los géneros *Bidens*, *Cosmos*, *Coreopsis* y *Dahlia* Cav. *Cosmos* es un grupo monofilético y concentra 35 especies incluidas en las secciones *Cosmos*, *Discopoda* (DC.) Sherff y *Mesinenia* Sherff (Sherff 1932, Castro-Castro *et al.* 2014). Con excepción de *C. peucedanifolius* Wedd., 34 especies crecen en México (Castro-Castro *et al.*, 2013, 2014, Vargas-Amado *et al.* 2013).

Cosmos ha sido sujeto de escasos estudios citogenéticos y citogeográficos (Melchert 1990, 1990a, 2010). El análisis citogeográfico de Melchert (1968) destacó distintos eventos de poliploidía y reducciones cromosómicas. Como resultado, se ha hipotetizado que las alteraciones cromosómicas han sido significativas en la evolución y especiación de *Cosmos* (Vargas-Amado, 2013; Castro-Castro *et al.*, 2014). *Cosmos* secc. *Discopoda* es el grupo más diverso del género, agrupa 24 especies y es monofilético (Castro-Castro 2015; Cuadro 1). La citogeografía del grupo no ha sido estudiada. Melchert (1968) analizó 12 especies, pero no consideró algunos conteos previos a su obra. En tiempos recientes, conteos cromosómicos para 18 especies de la sección han sido publicados (Cuadro 1). Con este marco, el propósito de la presente comunicación es dar a conocer nuevos conteos cromosómicos para *C. nitidus* Paray, *C. pseudoperfoliatus* Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr. y *C. ramirezianus* Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr. Además, se discute sobre el nivel de ploidía ancestral y se aportan datos sobre la distribución geográfica de niveles de ploidía de la sección.

Materiales y métodos

Colección de material vegetal. Comprendió la recolección de semillas y plantas vivas, para realizar los conteos cromosómicos, durante los años 2011-2013. Ejemplares de herbario de respaldo fueron preparados siguiendo los métodos propuestos por Sánchez-González y González (2007). El juego principal de la colección fue depositado en el herbario IBUG y duplicados fueron distribuidos a los herbarios CIIDIR, IEB y MEXU (acrónimos Thiers 2011; Cuadro 1).

Conteos cromosómicos. El conteo de los números cromosómicos en estado mitótico se obtuvo a partir de las estructuras vegetativas y reproductivas recolectadas en campo. Diez aquenios por especie fueron colocados sobre papeles húmedos en cajas petri a 37°C, durante 3-5 días. En promedio, las semillas germinaron después de una semana. Por separado, plantas vivas fueron mantenidas en cultivo en condiciones de invernadero, con temperatura y humedad controladas y con un riego de hormonas promotoras del enraizamiento. En ambos casos, puntas de los primordios radiculares fueron recolectadas a las 5:00, 12:00 y 17:00 horas y fijadas en 5 ml de 8-hidroxiquinoleína al 2mM, durante siete horas y a temperatura ambiente. Después, las muestras fueron fijadas en 5 ml de alcohol acético, hidrolizadas con enzimas peptídicas a 37°C durante 1.5 horas y suspendidas en 5 ml de ácido clorhídrico. En seguida, las puntas de raíz fueron teñidas

con acetorceina y preparadas las placas mediante aplastamiento y calor. Por último, se realizaron los conteos y se obtuvieron fotomicrografías (Castañeda-Nava, 2013).

Trabajo de gabinete. La información cromosómica de las especies de *Cosmos* secc. *Discopoda* obtenida en el presente trabajo, fue complementada con los conteos compendiados por Castro-Castro *et al.* (2014) y citados en el Cuadro 1; y a partir de la consulta de las bases de datos de Watanabe (2013) y Tropicos.org (2015).

Análisis citogeográfico. Para el análisis de la distribución geográfica de niveles de ploidía en *Cosmos* secc. *Discopoda*, se utilizó la base de datos geográficos generada por Vargas-Amado *et al.* (2013) y se asignó un nivel de ploidía a cada especie. Para utilizar la información, la base de datos fue convertida a un formato compatible con un SIG mediante el programa de cómputo ArcView 3.3 (ESRI, 1992-2002). ArcView 3.3 verificó la proyección de los puntos mediante su superposición con los mapas de límites administrativos de los países del continente americano y las provincias fisiográficas de México (INEGI, 2001). Por último, se realizó una reconstrucción del nivel de ploidía ancestral utilizando el resultado del análisis filogenético de *Cosmos* generado por Castro-Castro (2015). La reconstrucción del estado ancestral y los cálculos de los valores de máxima verosimilitud (VML) se llevaron a cabo en el programa Mesquite v.2.75 (Maddison y Maddison, 2011), empleando el modelo Mk1 (Markov k-state one-parameter) el cual asume tasas de cambio similares entre cualquiera de los estados del carácter analizados.

Resultados y discusión

Los conteos cromosómicos, obtenidos para *Cosmos* secc. *Discopoda* y los registrados con anterioridad, aparecen en el Cuadro 1. *Cosmos nitidus* y *C. ramirezianus* son diploides ($2n = 2x = 24$) y *C. pseudoperfoliatus* es tetraploide ($2n = 4x = 48$) (Fig. 1).

Citogeografía. *Cosmos* secc. *Discopoda* es citológicamente complejo y es evidente que distintos eventos de aneuploidía y poliploidía han facilitado su diversificación. Como muestra, el 42% de los taxa son poliploides. Trece especies son diploides ($2n = 2x = 24$), ocho taxa son tetraploides ($2n = 4x = 48$), dos son hexaploides ($2n = 6x = 72$) y uno es octoploide ($2n = 8x = 96$) (Cuadro 1). Son evidentes dos eventos independientes de aneuploidía en poblaciones de *C. pringlei* B.L. Rob & Fernald y *C. juxtlahuacensis*. En el primero, su condición normal es $2n = 8x = 96$, pero existen poblaciones donde $2n = 8x = 92$. En cambio, en *C. juxtlahuacensis* $2n = 2x = 26$.

Las especies de la sección también son diversas en su morfología. Los límites específicos no son claros y en ocasiones existe una variación clinal. Esta observación también existe cuando se analiza la distribución geográfica y los niveles de ploidía. Un ejemplo, es el complejo de especies integrado por *C. palmeri* B.L. Rob. y *C. pringlei* (Castro-Castro *et al.* 2013). *Cosmos pringlei* se desarrolla con mayor frecuencia en el norte de la Sierra Madre Occidental, ahí las poblaciones analizadas por Melchert (2010) son octoploides (Cuadro 1; Figura 1). Por su parte, *C. palmeri* mantiene una distribución más amplia, comparte espacios con *C. pringlei*, se extiende hacia el sur del mismo sistema de montañas y sus poblaciones son tetraploides (Cuadro 1; Figura 1).

La poliploidía es un proceso evolutivo importante (Soltis y Soltis, 1999; Wood *et al.*, 2009). Produce variación genética y facilita la colonización de nuevos y diferentes hábitats (Soltis *et al.*, 2004). Como consecuencia, se espera que los poliploides tengan una distribución geográfica más amplia en comparación con sus congéneres diploides (Grant, 1989). En *Cosmos* sección *Discopoda*, las observaciones en este sentido son contrastantes. En la sección, diez especies son diploides y tienen una distribución geográfica restringida (*C. deficiens*, *C. juxtlahuacensis*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. ramirezianus*, *C. schaffneri*, *C. sessilis*, *C. sherffii* y *C. stellatus*). Entre los diploides, *C. peucedanifolius* es una excepción, su distribución se extiende a través de Los Andes en Argentina, Bolivia y Perú. *Cosmos diversifolius* y *C. scabiosoides* tienen poblaciones diploides y tetraploides con una distribución geográfica amplia en México y Guatemala (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). Ambas taxones ocupan rangos elevacionales amplios sobre hábitats diversos.

Por el contrario, *Cosmos purpureus* tiene un rango geográfico reducido aunque sus poblaciones pueden ser diploides y tetraploides. *Cosmos atrosanguineus*, *C. montanus*, *C. nelsonii* B.L. Rob. & Fernald y *C. pseudoperfoliatus* son tetraploides y microendémicos con rangos elevacionales estrechos y con requerimientos de hábitat particulares. *Cosmos jaliscensis* agrupa poblaciones tetraploides y hexaploides. Sin embargo, es una especie endémica del oeste de Jalisco. Otro caso interesante es *C. concolor*, un hexaploide endémico del sur de la Sierra Madre Occidental. Por último, se tiene el caso de *C. pringlei*, un octoploide restringido a la Sierra Madre Occidental (Vargas-Amado *et al.*, 2013; Cuadro 1). En conclusión, en *Cosmos* secc. *Discopoda* no existe relación entre los niveles de ploidía y sus rangos de distribución geográfica. En *Cosmos* secc. *Discopoda*, el estudio de la evolución cromosómica requiere de más conteos y

su asociación a una hipótesis filogenética. También es necesario analizar el proceso de hibridación.

La variación cromosómica en *Cosmos* secc. *Discopoda* implica distintos procesos. En ésta sección se distinguen dos grupos de especies morfológicamente similares y poliploides. El primer grupo está representado por los tetraploides *Cosmos atrosanguineus* (Hook.) A. Voss, *C. concolor* Sherff, *C. montanus* Sherff y *C. palmeri* ($2n = 4x = 48$). En este mismo complejo, en *C. jaliscensis* Sherff hay poblaciones tetraploides y hexaploides ($2n = 4x = 48$; $2n = 6x = 72$). De forma análoga, *C. purpureus* y *C. scabiosoides* Kunth tienen poblaciones diploides y tetraploides ($2n = 2x = 24$; $2n = 4x = 48$). Así mismo, en *C. pringlei* la poliploidía y la aneuploidía explican su variación cromosómica. En esta especie se han registrado dos tipos de poblaciones octoploides. En la primera $2n = 8x = 96$ pero la segunda requiere una modificación a la serie poliploide pues $2n = 8x = 92$, fenómeno denominado como reducción de la poliploidía (Grant, 1989; Cuadro 1). En morfología, este primer grupo es diferente a un segundo complejo de especies, en su mayoría diploides y formado por *C. deficiens* Melchert, *C. mcvaughii* Sherff, *C. modestus* Sherff, *C. nitidus*, *C. peucedanifolius* Wedd., *C. ramirezianus*, *C. schaffnerii* Sherff, *C. sessilis* Sherff, *C. sherffii* Melchert y *C. stellatus* Sherff ($2n = 2x = 24$; Cuadro 1). En este grupo, una excepción es *C. diversifolius* Otto ex Knowles & Westc. que tiene poblaciones diploides y tetraploides.

Lo antes discutido se puede evaluar en un contexto filogenético. El origen común de las especies con igual nivel de ploidía constituye una hipótesis. Por el contrario, la poliploidía puede ser el resultado de eventos independientes. Los resultados de la reconstrucción del nivel de ploidía ancestral en *Cosmos* secc. *Discopoda* muestran que $n = 12$ (VML= 0.87) y los taxa poliploides no se agrupan en un solo clado (Figura 3). En consecuencia, el análisis sugiere un origen independiente de los taxa poliploides. Esta hipótesis se apoya con los hallazgos de Reberning *et al.* (2010), Artyukova *et al.* (2011) y Peirson *et al.* (2013) para las series poliploides no monofiléticas de los géneros *Melanpodium*, *Oxytropis* y *Solidago*, respectivamente. Las series de duplicación cromosómica han ocurrido en cinco eventos distintos, que representan clados diferentes en la filogenia de *Cosmos* secc. *Discopoda*. Por otro lado, en *Cosmos* secc. *Discopoda* existe una variación clinal en los niveles de ploidía a lo largo de su amplitud geográfica. Los valores aumentan de sur a norte y es notable la concentración de poliploides a lo largo de la Sierra Madre Occidental (Figura 2).

Por último, en *Cosmos* existe una correlación entre hábitos de crecimiento y números cromosómicos. Las especies perennes tienen niveles de ploidía más elevados que las anuales (Cuadro 1; Figura 3). Por ejemplo, el 78% de las especies sufrútices de *Cosmos* sección *Mesinenia* son poliploides. Aún más, cuando se comparan las herbáceas perennes y las anuales, la tendencia a la poliploidía es mayor en las perennes (Cuadro 1). Este hecho concuerda con lo observado en los géneros *Helianthus*, *Zea* y *Sorghum* (Müntzing, 1936) y en 220 géneros de dicotiledóneas (Stebbins, 1938).

Agradecimientos. La investigación fue financiada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) mediante los proyectos 229039 y 80200. Se agradece al Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales (BEMARENA) y a la Universidad de Guadalajara (V/2010/316) por los financiamientos otorgados a ACC. Gracias a la organización Idea Wild por el equipamiento entregado a ACC. Este estudio también fue posible gracias a la generosidad de los colectores botánicos que laboran en los herbarios CIIDIR, IBUG e IEB.

Literatura citada

- Artyukova, E.V., M. M. Kozyrenko, A. B. Kholina y Y. N. Zhuravlev. 2011. High chloroplast haplotype diversity in the endemic legume *Oxytropis chankaensis* may result from independent polyploidization events. *Genetica* 139: 221–232.
- Benenet, M.D. 1998. Plant genome values: how much do we know? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 2011-2016.
- Catañeda-Nava, J.J. 2012. *Análisis citogenético y estomático para determinar los niveles de ploidía en camote de cerro (Dioscorea spp.)*. Tesis de maestría, Universidad de Guadalajara, Guadalajara. 70 pp.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35-49.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2014. Análisis macromorfológico y citogenético del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae), con una clave para su identificación. *Botanical Sciences* 92: 363-388.

- Castro-Castro, A. 2015. Filogenia y evolución del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreopsidae). Tesis de doctorado. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Guadalajara. 261 pp.
- Crawford, D.J., M. Tadesse, M.E. Mort, R.T. Kimball y C.P. Randle. 2009. *Coreopsidae*. En: *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*. Funk, V.A., A. Susanna, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). International Association for Plant Taxonomy, Vienna. p. 713-730.
- ESRI. 1992-2002. ArcView 3.3. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California.
- Grant, V. 1989. *Especiación vegetal*. Limusa. México, DF. 511 pp.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2001. Conjunto de Datos Vectoriales Fisiográficos. Continuo Nacional. Escala 1:1'000,000. Serie I. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Aguascalientes.
- Levin, D.A. 2013. The timetable for allopolyploidy in flowering plants. *Annals of Botany* 112: 1201-1208.
- Maddison, W.P. y D. R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 2.75.
- Melchert, T. E. 1968. Systematic studies in the Coropsidinae: citotaxonomy of mexican and guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* 53: 345-353.
- Melchert, T. E. 1990. New species, names and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsidae). *Phytologia* 68: 20-31.
- Melchert, T. E. 1990a. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Phytologia* 69: 189-199.
- Melchert, T. E. 2010. Chromosome counts of *Bidens*, *Cosmos* and *Thelesperma* species (Asteraceae, Coreopsidinae). *Phytologia* 92: 312-333.
- Müntzing, A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263-378.
- Panero, J.L. y V.A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909-922.

- Peirson, J. A., C. W. Dick y A. A. Reznicek. 2013. Phylogeography and polyploid evolution of North American goldenrods (*Solidago* subsect. *Humiles*, Asteraceae). *Journal of Biogeography* 40: 1887–1898.
- Rebernik, C.A., H. Weiss-Schneeweiss, G. M. Schneeweiss, P. Schonswetter, R. Obermayer, J. L. Villaseñor y T. F. Stuessy. 2010. Quaternary range dynamics and polyploid evolution in an arid brushland plant species (*Melampodium cinereum*, Asteraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 594–606.
- Robinson, H., A. M. Powell, R. M. King y J. F. Weedin. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1-28.
- Rozenblum, E., C. E. Waisman y J. H. Hunziker. 1985. Estudios cariológicos en Compositae. II. *Darwiniana* 26: 15-25.
- Sánchez-González A. y González L.M. 2007. *Técnicas de recolecta de plantas y herborización*. En: Contreras-Ramos A., C. Cuevas-Cardona, I. Goyenechea y U. Iturbide U. (eds.) *La Sistemática, Base del Conocimiento de la Biodiversidad*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca.
- Semple, J. C. y K. Watanabe. 2009. *A review of chromosome numbers in Asteraceae with hypotheses on chromosomal base number evolution*. En: Funk, V.A., A. Susanna, T. Stuessy y R. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT, Viena, Austria. 61-72 pp.
- Sherff, E. E. 1932. Revision of genus *Cosmos*. *Publications of the Field Museum of Natural History. Botanical series* 8:401-447.
- Smith, E. B. 1975. The Chromosome numbers of North American *Coreopsis* with phyletic interpretations. *Botanical Gazette* 136: 78-86.
- Soltis, D.E., V.A. Albert, J. Leebens-Mack, C. Bell, A.H. Paterson, C. Zheng, D. Sankoff, C.W. DePamphilis, P. Kerr Wall y P.Soltis. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96: 336-348.
- Stace, C.A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon* 49: 451-477.

- Stebbins, G. L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany* 25: 189-198.
- Thiers, B. 2013. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>>
- Tropicos.org. 2015. Missouri Botanical Garden. <<http://www.tropicos.org>>
- Vargas-Amado, G. 2013. *Biogeografía del género Cosmos (Asteraceae, Coreoideae)*. Tesis de doctorado. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Guadalajara. 161 pp.
- Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J.L. Villaseñor, E. Ortiz y A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 536-555.
- Watanabe, K. 2013. Index to Chromosome Numbers in Asteraceae. <http://www.lib.kobe-u.ac.jp/infolib/meta_pub/G0000003asteraceae_e>
- Wood, T.E., N. Takebayashi, M.S. Barker, I. Mayrose, P.B. Greenspoon y L.H. Rieseberg. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 13875-13879.
- Wulff, A. F., J. H. Hunziker y A. Escobar. 1996. Estudios cariológicos en Compositae. VII. *Darwiniana* 34: 213-231.

Cuadro 1. Conteos cromosómicos y frecuencia de poliploides en *Cosmos* sección *Discopoda*.

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
1. <i>C. atrosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	X				México. Guanajuato. Victoria: km 26-27 de la carr. Cañada de Moreno a Xichú, entre Milpillas del Pito y Puerto del Aire, A. Castro-Castro <i>et al.</i> 1265 (IBUG)	Lawrence (1929)
2. <i>C. concolor</i> Sherff			X		México. Durango. Durango: 0.5 mi W of Hacienda Coyotes, route 40, T. E. Melchert & P. D. Sorensen 6038D, 6038F-G, 6038G, 6038K (IA)	(1968)
3. <i>C. deficiens</i> Melchert	X				México. Jalisco. Cuautla: road from Volcanes to Mascota, 9 mi NW of Los Volcanes, N. J. Carman & D. E. Giannasi 68-114 (IA, TEX)	Melchert (2010)
4. <i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc.	X				México. Oaxaca. Oaxaca: 13 mi N of Nochixtlán, route 190, T. E. Melchert & P. D. Sorensen 6195 (IA); 20 mi S of Nochixtlan, Turner <i>et al.</i> route 190, T. E. Melchert & P. D. Sorensen	(1968, 2010);

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
					<p>6161 (IA); just N of La Carbonera, ca. 28 mi N (1961, 1962) of Ciudad Oaxaca, route 190, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen</i> 6177 (IA); 1.5 mi N of La Carbonera, route 190, <i>T. E. Melchert</i> 6180 & <i>P. D. Sorensen</i> (IA); 17 mi NE of Ciudad Oaxaca, road to Ixtlán de Juárez, <i>T. E. Melchert</i> 6182 (IA); 15.5 mi NE of Ixtlán de Juárez near Llano de las Flores, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen</i> 6195 (IA); 26 mi S of Nochixtlan, route 190, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen</i> 6164 (IA); <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-93 (TEX); <i>N. J. Carman</i> 68-44 (TEX)</p>	
		X			<p>México. Hidalgo. <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-43 (TEX). Mexico. Distrito Federal: 6.5 mi N of Tres Marías, route 95, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen</i> 6113 (IA). San Luis Potosí. <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-19 A-D (TEX)</p>	Melchert (1968, 2010)
5. <i>C. jaliscensis</i> Sherff		X			México. Jalisco. Cuautla: <i>N. J. Carman</i> 68-16	Melchert

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
					(TEX)	(2010)
			X		México. Jalisco. Cuautla: 5.5-6 mi W of Los Volcanes, road to Mascota, <i>T. E. Melchert et al.</i> 6381 (IA).	Melchert (1968, 2010)
6.	<i>C. juxtlahuacensis</i>	X			México. Oaxaca. Juxtlahuaca: 27 km al E de Juxtlahuaca a lo largo de la carretera a San Martín Peras, <i>J. L. Panero et al.</i> 3506 (TEX)	Strother & Panero (2001)
7.	<i>C. longipetiolatus</i>	Sin datos				Melchert
8.	<i>C. mattfeldii</i> Sherff	Sin datos				
9.	<i>C. mcvaughii</i> Sherff	X			México. Jalisco. Cuautla: ca. 8 mi W of Los Volcanes, road to Mascota, <i>T. E. Melchert et al.</i> 6388, 6388C, 6388D (IA).	Melchert (1968)
10.	<i>C. modestus</i> Sherff	X			México. Estado de México. <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-139A, 67-139B, 67-140 (TEX)	Melchert (2010)

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
11. <i>C. montanus</i> Sherff	X				México. Jalisco. Cuautla: 3 mi W of Cuautla, Melchert road to Los Volcanes, <i>T. E. Melchert et al. 6368</i> (1968) (IA)	
		X			México. Jalisco. <i>N. J. Carman & D. E. Melchert Giannasi 68-119</i> (TEX)	(2010)
12. <i>C. nelsonii</i> B.L. Rob. & Fernald					Sin datos	
13. <i>C. nitidus</i> Paray	X				México. Estado de México. Sultepec: 1 km al SE de Sultepec, por la carretera estatal México 10 rumbo a Totolmaloya, <i>A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6009</i> (IBUG, IEB, MEXU)	
14. <i>C. palmeri</i> B.L. Rob.		X			México. Durango. Durango: 4 mi N of route 90, Melchert road from El Soldado to Otinapa, <i>T. E. Melchert</i> (1968, 2010) & <i>P. D. Sorensen 6021</i> (IA); 4 mi W of El Soldado, route 40, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen 6023</i> (IA); 6 mi W of El Soldado,	

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
					route 40, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen 6026</i> (IA); 9.5 mi W of El Soldado, intersection local road and route 40, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen 6028</i> (IA); <i>N. J. Carman 68-19</i> (GH), <i>N. J. Carman & D. E. Giannasi 68-67</i> (GH); <i>T. E. Melchert et al. 6293</i> (GH)	
15. <i>C. peucedanifolius</i> X Wedd.					Argentina. Jujuy: Dpto. Capital, 0.5 km arriba de Yala, en Quebrada Río Yala, <i>J.H. Hunzinker et al. 10262</i> (SI)	<i>Robinson et al.</i> (1981); <i>Rozenblum et al.</i> (1985); <i>Wulff et al.</i> (1996)
16. <i>C. pringlei</i> B.L. Rob. & Fernald				X	México. Chihuahua. <i>T. E. Melchert et al. 6265</i> (GH). Durango. <i>N. J. Carman & D. E. Giannasi 68-68</i> (TEX)	<i>Melchert</i> (2010)
17. <i>C. pseudoperfoliatus</i> Art. Castro, M. Harker		X			Jalisco. Guachinango: km 41.5 carr. Ameca- Mascota, 3.5 km al O de Guachinango, en el	Este trabajo

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
& Aaron Rodr.					paraje Santa Cruz del Roble, A. <i>Castro-Castro</i> & A. <i>Rodríguez</i> 1979 (IBUG, IEB, MEXU)	
18. <i>C. purpureus</i> (DC.) X Benth & Hook.f. ex Hemsl.					México. Estado de México: 34 mi SW of Melchert Toluca, ca. 10 kms NE of Temascaltepec, route 130, <i>T. E. Melchert</i> & <i>P. D. Sorensen</i> 6223 A-B, 6223 D-F (IA).	
		X			México. Estado de México: 7 mi S of Tenancingo, route 55, <i>T. E. Melchert</i> & <i>P. D. Sorensen</i> 6126 (IA); <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-149 A-B; <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-50 A-B (TEX)	
19. <i>C. ramirezianus</i> Art. X Castro, M. Harker & Aaron Rodr.					México. Jalisco. Zapopan: Calle Encino del Este trabajo Fraccionamiento La Herradura, 25 km al W de Guadalajara, A. <i>Castro-Castro</i> & L. M. <i>Villarreal de Puga</i> 2295 (IBUG, MEXU, IEB)	
20. <i>C. scabiosoides</i> Kunth X					México. Estado de México: Ca. 18 mi E of Melchert Mexico City, route 190 (K 28), <i>T. E. Melchert</i> (1968, 2010) <i>et al.</i> 6147A, 6147B, 6147C, 6147D, 6147E,	

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
					6147F (IA); 27 mi SW of Toluca, route 130 to Temascaltepec, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen</i> 6219 (IA). Michoacán: 6 mi W of Quiroga, route 15, <i>T. E. Melchert et al.</i> 6411 (IA). Morelos. <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-129 (TEX). Veracruz. <i>T. E. Melchert et al.</i> 67-113 (TEX)	
		X			México. Estado de México: Highway N of Valle de Bravo, junction with access road to reservoir power plant, <i>T. E. Melchert et al.</i> 6430 (IA). Michoacán: route 15, 2 mi E of junction with road to Uruapan, <i>T. E. Melchert et al.</i> 6405 (IA); 9 mi W of Ciudad Hidalgo, route 15, <i>T. E. Melchert et al.</i> 6425 (IA); 22 mi W of Ciudad Hidalgo, route 15, <i>T. E. Melchert & P. D. Sorensen</i> 6099 (IA)	
21. <i>C. schaffneri</i> Sherff	X				México. Estado de México: 5 mi S of Melchert Texcaltitlán, road to Sultepec, <i>T. E. Melchert et</i> (1968)	

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	4x	6x	8x		
					<i>al. 6496, 6496A-B (IA); Cerro de Cualtepec, ca. 4 km SE of Sultepec, T. E. Melchert et al. 6499 (IA)</i>	
22. <i>C. sessilis</i> Sherff		Sin datos				Melchert, 1967
23. <i>C. sherffii</i> Melchert	X				México. Oaxaca. Oaxaca: 30 mi S of Melchert Nochixtlán, route 190, <i>T. E. Melchert & P. D. (1967) Sorensen 6166 (IA); 3-3.5 mi N of La Carbonera, route 190 (ca. 29 mi N of Ciudad Oaxaca), T. E. Melchert et al. 6476 (IA)</i>	
24. <i>C. stellatus</i> Sherff	X				México. Michoacán. Aguililla: road from Melchert Apatzingan to Dos Aguas, ca. 2 mi E of Dos Aguas. <i>N. J. Carman & D. E. Giannasi 68-123 (IA, TEX)</i>	

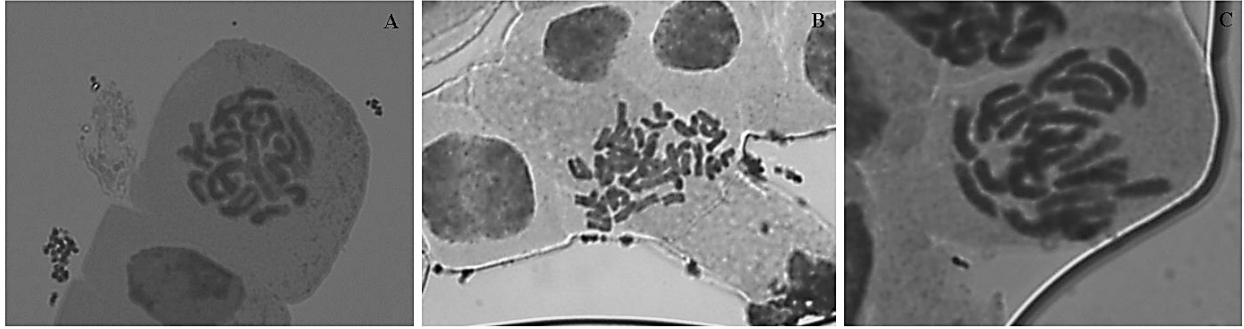


Fig. 1. Fotomicrografías de cromosomas en metafase mitótica para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda*. Escala = 5 μ m. A) *C. nitidus* ($2n = 2x = 24$); B) *C. pseudoperfoliatus* ($2n = 4x = 48$); C) *C. ramirezianus* ($2n = 2x = 24$).

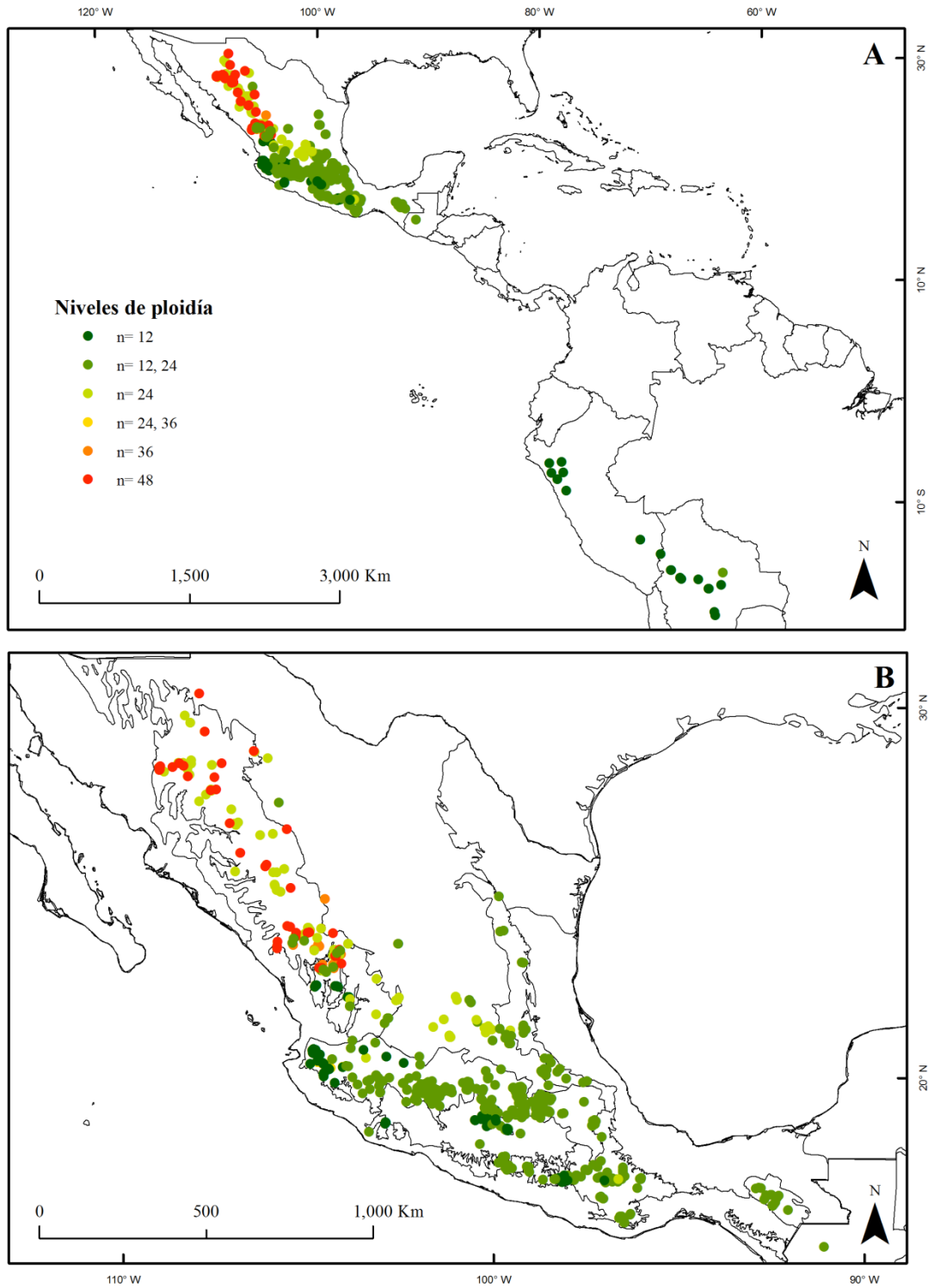


Fig. 2. Distribución geográfica de niveles de ploidía para las especies de *Cosmos* sección *Discopoda*.

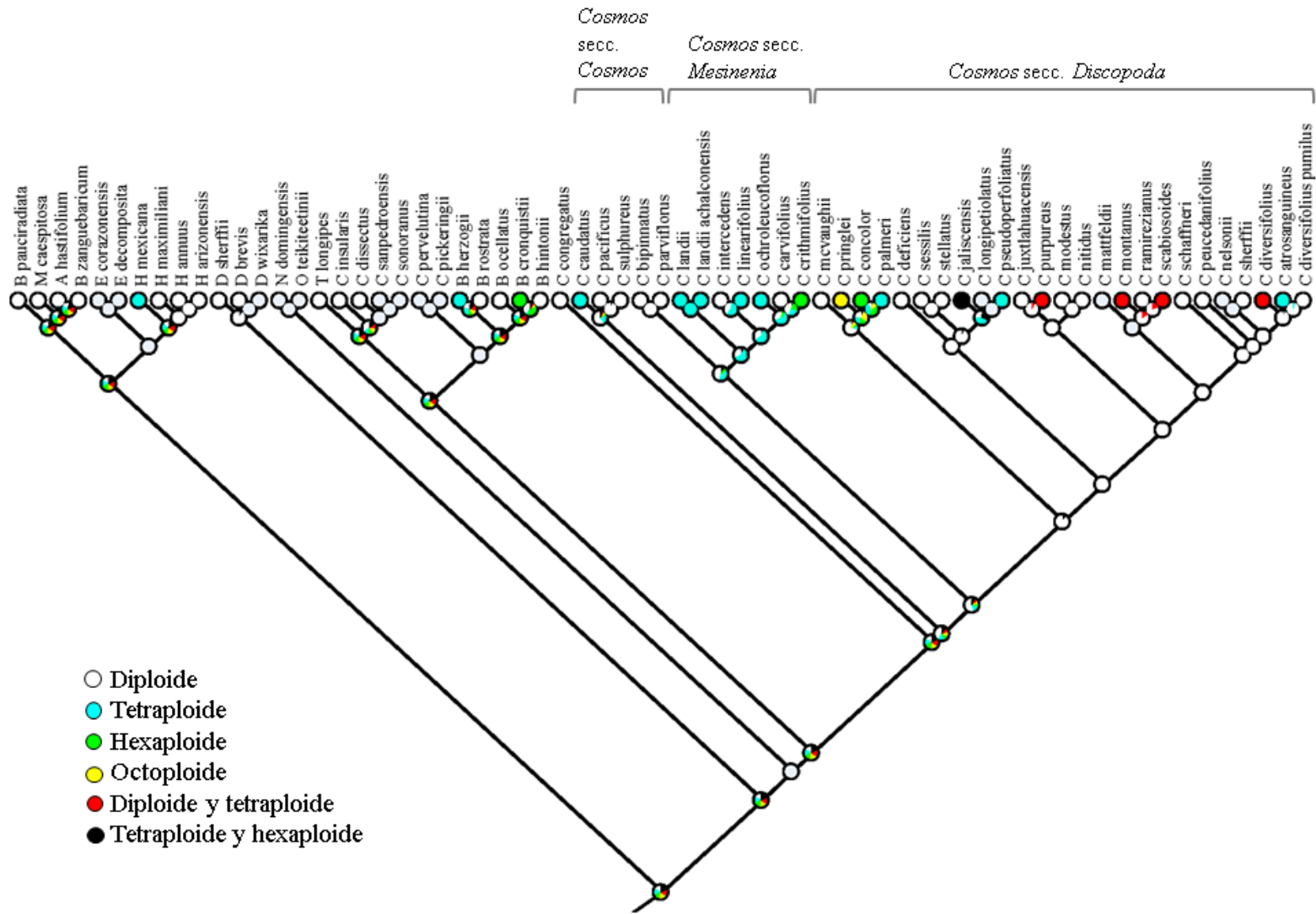


Fig. 3. Reconstrucción del nivel de ploidía ancestral en *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). Los colores contenidos en los círculos de cada nodo representan proporciones de los valores de verosimilitud para cada nivel de ploidía.

Capítulo 5. A dated phylogeny of *Cosmos* (Coreoideae: Asteraceae), inferred from morphological and DNA sequence data reflecting biogeographic history and evolution.

A dated phylogeny of *Cosmos* (Coreopsideae: Asteraceae) inferred from morphological and DNA sequence data reflecting biogeographic history and evolution*

Arturo Castro-Castro,² Georgina Vargas-Amado,³ Mollie Harker,³ Laura Guzmán-Dávalos,³ & Aarón Rodríguez,³

²Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Apartado postal 1–139, 45101 Zapopan, Jalisco, Mexico

³Herbario *Luz María Villarreal de Puga* del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Apartado postal 1–139, 45101 Zapopan, Jalisco, Mexico

Premise of the study: A complete phylogeny of the genus *Cosmos* has never been performed and the species relationships within the tribe Coreopsideae (Asteraceae) are still ambiguous. *Cosmos* displays ample morphological, chromosomal, and ecological variation, making it a useful subject for studying evolutionary and ecological processes. Here, we present a robust *Cosmos* phylogeny, laying the foundation for future studies.

Methods: We constructed a *Cosmos* phylogeny based on two DNA nuclear regions and morphological data. Maximum likelihood and Bayesian inference analyses were performed on 65 terminals from members of the Coreopsideae tribe. Phylogenetic divergence was dated using a relaxed molecular clock approach; ancestral distributions were obtained from the dispersal-extinction-cladogenesis model and ancestral character was displayed using equally weighted maximum likelihood reconstructions.

Key results: *Cosmos* is a monophyletic group and *Coreocarpus congregatus* is its sister species. A tropical lineage of annual *Cosmos* dispersed from the Neotropical Region, reached the Mexican Transition Zone and experienced an extensive diversification between the Later Pliocene and Early Pleistocene. Ancestral state reconstruction supported at least two separate origins of the annual habit and a single origin for the suffrutices and perennial herbs. In *Cosmos*, the rise of the xylopodium and the rhizome with tuberous roots, as well as the transitions from annual to perennial life form may have been responses to climate

*Trabajo sometido para su publicación en la revista American Journal of Botany, Botanical Society of America.

oscillations during the last glaciation events. Polyploidy has occurred independently at least 13 times and it is likely to be the main radiation mechanism.

Conclusions: In plants, unpredictable environments represent a challenge for reproduction and survival. It is possible that species avoided extinction, expanding and retreating within their geographical limits as a result of environmental changes during the Pleistocene. A simple evolutionary consequence is that range contractions of widespread species left isolated populations in marginal areas, leading to peripheral speciation of regional endemics. In this case, the population size of endemics would be much smaller than those of their ancestral and sister species, and a lack of migration would be presented after speciation. *Cosmos* exhibits a similar pattern to this just described and the origin and transformation of the Mexican Transition Zone set the stage for its speciation. A better understanding of the evolutionary history of regional endemics is likely to be provided by novel insights into the evolutionary dynamics of these species during climatic oscillations.

Key words: Coreopsideae, Geographic disjunction, Mexican Transition Zone, Neotropical Region, Pleistocene climatic oscillations, poliploidy

The circumscription of the tribe Coreopsideae (Less.) Turner & Powell (Asteraceae) was proposed in many different ways (Panero and Funk, 2002; Kimball and Crawford, 2004; Mort et al., 2008; Crawford et al., 2009). According to Crawford and Stuessy (1981), Robinson (1981), and Ryding and Bremer (1992) the diagnostic characters of Coreopsideae are the distinct series of phyllaries, conspicuous resiniferous ducts in the internal series and the presence of flavonoid pigments. Coreopsideae includes 30 genera and approximately 550 species (Panero, 2007). It is a cosmopolitan group, but the greatest diversity is concentrated in the Americas. Twelve genera [*Bidens* L., *Chrysanthellum* Rich., *Coreocarpus* Benth., *Coreopsis* L., *Cosmos* Cav., *Dahlia* Cav., *Dicranocarpus* A. Gray, *Goldmanella* (Greenm.) Greenm., *Henricksonia* B. L. Turner, *Heterosperma* Cav., *Hidalgoa* La Llave & Lex., and *Thelesperma* Less.] grow in Mexico and include about 50% of the species.

Cosmos, with 35 species, is the fourth most diverse genus of Coreopsideae (Crawford et al., 2009; Castro-Castro et al., 2013, 2014; Appendix 1). The systematics of the genus was addressed by Sherff (1932, 1955), and was based on growth habit, involucre characteristics

and achene morphology. He proposed four sections: *Cosmos* sect. *Cosmos*, *Cosmos* sect. *Discopoda* (DC.) Sherff, *Cosmos* sect. *Klibea* Sherff, and *Cosmos* sect. *Mesinenia* Sherff. Later, all species of *Cosmos* sect. *Klibea* [*Cosmos blakei* (Sherff) Melchert, *C. exigus* A. Gray and *C. steyermarkii* Sherff], were transferred to *Bidens* (Melchert, 1975). Recently amplified descriptions of the sections and species delimitations have been published (Castro-Castro et al. , 2014). As a result, *Cosmos* sect. *Cosmos* includes 5 annuals, *Cosmos* sect. *Discopoda* 24 perennial herbs, and *Cosmos* sect. *Mesinenia* 8 suffrutescent plants taxa (Appendix 1).

Cosmos has a natural geographic distribution in the Americas. It extends from the southeastern United States to the Andes in northern Argentina. In addition, *C. atrosanguineus* (Hook. f.) Voss, *C. bipinnatus* Cav., *C. caudatus* Kunth and *C. sulphureus* Cav. are either cultivated, escaped, or occasionally naturalized in the Tropics. Thirty four species (94%) grow in Mexico and 30 of them (86%) are endemics (Vargas-Amado et al., 2013). Western Mexico, and particularly the state of Jalisco, is a region of high diversity and endemism for the group. Hernández-López (1995), Rodríguez et al. (2006), Vargas-Amado et al. (2013), and Castro-Castro et al. (2013, 2014) registered the presence of twenty taxa, eight of which are endemic to Jalisco (Appendix 1). A particular biogeographic disjunction occurs in *Cosmos* sect. *Discopoda*, where all species are known from Mexico to Guatemala except *C. peucedanifolius* Weed. which is restricted to the Andes along the border of Argentina, Bolivia, and Peru.

The phylogenetic relationships of *Cosmos* are not resolved. Morphological (Ryding and Bremer, 1992; Tadesse et al., 2001) and molecular evidence (Kimball and Crawford, 2004; Mort et al., 2008) suggest the monophyly of *Cosmos*, but the sister group relation change among *Bidens*, *Heterosperma*, and *Coreocarpus*. However, these conclusions are tentative due to the taxa sampling included in those analyses. Overall, they identified as a synapomorphic character states the sterile ray florets, anther filament pubescence, and the rostrate, tetragonal achenes, with a single or double longitudinal lateral groove. In another attempt, Muñiz (2008) analyzed the phylogenetic relationships of eleven species based on sequences of the internal transcribed spacer (ITS) of nuclear ribosomal DNA and concluded that an evolutionary pattern in the habit did not exist. He felt that grouping the species, based on different survival mechanisms, could result in artificial groups due to

morphological convergence. In other words, Sherff's sectional classification could be artificial.

Ploidy and dysploidy are common evolutionary processes in Coreopsidae (Crawford et al., 2009; Robinson, 1981; Semple and Watanabe, 2009). The basic chromosome number in the tribe is $x = 12-14$ and some authors have described separate dysploidy reductions in some groups (Robinson, 1981; Smith, 1987). In contrast, Crawford et al. (2009) considered $x = 16$ with an important chromosome reduction to $x = 12$ in three clades. Clade A groups *Chrysanthellum*, two lineages of *Coreopsis*, *Glossocardia*, *Isostigma*, *Henricksonia*, and *Heterosperma*; meanwhile Clade B includes the genera *Fitchia* Hook, *Narvalina* Cass., *Oparanthus* Sherff, *Petrobium* R. Br., and *Selleophyllum* Urb.); lastly, Clade C comprises *Bidens*, *Coreocarpus*, another two lineages of *Coreopsis*, *Cosmos*, and *Thelesperma*. A similar scenario occurred in *Cosmos*, in which both dysploidy and polyploidy has been associated with its evolution and diversification. Melchert (1968) found a correlation between morphological and chromosomal data and identified three main species complexes within the genus. A major evolutionary dichotomy occurred with the ancestor that gave rise to the two perennial complexes. In the suffruticose species of *Cosmos* sect. *Mesinenia*, $x = 11$ ($n = 11, 22, 33$). In contrast, all other perennials in *Cosmos* sect. *Discopoda*, except *C. juxtlahuacensis* Panero & Villaseñor in which $x = 13$ (Strother and Panero, 2001), have a base chromosome number of $x = 12$ ($n = 12, 24, 36$). Also, in the annual species of *Cosmos* sect. *Cosmos* the value of x equals 12 ($n = 12, 24$) and according to Melchert (1968) and Castro-Castro et al. (2013) it is not clear if these five species belong to a single evolutionary line, since they show significant morphological differences.

Our aim is multipurpose. We executed a phylogenetic analysis, using molecular and morphological evidence, to evaluate the monophyly of *Cosmos* and its infrageneric groups. Then, we test the sister group relationship of *Cosmos* with other genera of Coreopsidae. We analyzed the relationships among *Cosmos* species and the evolution of some morphological characters and the changes in chromosomal number as a possible speciation mechanism. Furthermore, the ancestral distribution areas for the genus were determined. Finally, the analyses supported the transference of some *Cosmos* and *Coreocarpus* species to *Bidens*.

Materials and methods

Plant materials, DNA extractions, PCR amplifications, and sequencing—Plants were obtained through extensive collecting trips between 2008 and 2013. All species of *Cosmos* and some of related genera were collected in their type localities and other sites. Sampling was designed to capture as much as possible the morphological, ecological, and geographic variation for each species. The principal voucher collection was deposited at IBUG (acronym as Thiers, 2015) and duplicates will be distributed to other herbaria. Sixty five taxa were sampled, 37 of which belonged to the ingroup, 21 to the outgroup, and seven were used as the functional group. Outgroup taxa, which were recovered by Mort et al. (2008) and Crawford et al. (2009), were selected to represent the major lineages within Coreopsideae. The functional group selection was based on Jansen et al. (1991) and Crawford et al (2009) proposals for the phylogenetic affinities of Coreopsideae. Special attention was given to taxa transferred from *Cosmos* to *Bidens* (*B. blakei*, *B. herzogii*, *B. ocellatus*, and *B. rostrata*; Appendix 2).

Total DNA was extracted from field-collected leaves preserved in silica gel. In few cases, we obtained leaves from herbarium specimens. All DNA extractions were made with the cetyltrimethylammonium bromide (CTAB) method (Doyle and Doyle, 1987). Two nuclear ribosomal loci were PCR amplified: internal transcribed spacer (ITS, including 5.8s) and external transcribed spacer (ETS) (Baldwin et al., 1995). Amplification reactions for the ITS were performed in 20 μl volume containing 14.0 μl ultrapure water, 0.25 μl of Taq polymerase, 0.5 μl 2.5 mM dNTP mix, 0.5 μl of each 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ primer, 1.0 μl dimethylsulfoxide, 1.0 μl bovine serum albumin, 1.25 μl magnesium chloride and 1 μl (ca. 200-400 ng) of DNA template. The thermal cycling program was 3 min at 95°C, followed by 24 cycles for 1 min at 95°C, 45 sec at 52°C, and 2 min at 72°C; trailed by 24 cycles for 1 min at 95°C, 45 sec at 52°C, and 2 min at 72°C; and completed with 1 min at 95°C, 45 sec at 52°C and 12 min at 72°C. Amplified products were separated by electrophoresis in 1% agarose gels using 1x TBE and detected by GelRed fluorescence on a UV transilluminator. PCR products were purified with Illustra GFX columns (GE Healthcare, Little Chalfont, UK), or in some cases with the enzymatic method USB Exo-sap-IT (Affymetrix, Santa Clara, Calif., USA). The sequencing reaction was carried out in 20 μl final volume following methods described by Muñiz (2008).

The amplification for the ETS region followed the same procedure as for ITS, with primers developed for other members of Asteraceae (Linder et al., 2000). The amplification required 5 min at 95°C, 7 min at 74°C; followed by 30 cycles of 45 sec at 94°C, 45 sec at 50°C, and 40 sec at 72°C; and completed with 7 min at 72°C. The ITS region was sequenced in both directions on an ABI-Prism 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) at the Institute of Botany, University of Guadalajara, and ETS amplification products were sent to High Throughput Genomics Center (Seattle, WA) to be sequenced in both directions.

Examination of specimens and selection of morphological and chromosomal characters—In order to obtain and code morphological characters, 225 herbarium specimens of *Cosmos* deposited in the herbaria BAA, CIIDIR, ENCB, GUADA, HCIB, HUMO, IBUG, IEB, JUA, LIL, LP, LPAG, LPB, LPC, MCNS, MEXU, MICH, MO, MOL, UAGC, USZ, XAL, and ZEA were examined (acronyms as Thiers, 2011). Furthermore, type specimens were consulted through virtual herbaria sites from F, G, GH, IA, K, NY, P, TEX and US (acronyms as Thiers, 2015). Data were complemented by protologs and previous morphological descriptions (Candolle, 1836; Greenman, 1908; McVaugh, 1984; Melchert, 1967, 1968, 1975, 1990, 1990a, 1991; Panero and Villaseñor, 1996; Robinson, 1909; Sherff, 1917, 1923, 1925, 1926 1929, 1930, 1932, 1936, 1937, 1955, 1959, 1962, 1964).

For each morphological character, homology hypotheses were elaborated based on de Pinna (1991), Pleijel (1995), Brower and Schawaroch (1996), Hawkins et al. (1997), and Sereno (2007), employing similarity, congruence, independence, variability, and heritability criteria. The data matrix included 40 macromorphological vegetative and reproductive characters commonly used to distinguish species. Twenty two characters are binary and 18 are coded as unordered multistate (Appendixes 3 and 4). Characters that were unknown or could not be scored with certainty for some taxa were treated as missing data. The data matrix was recorded and coded into WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 2002).

Also, in order to assess a comparative chromosomal analysis in a geographic context, chromosome counts and distributional data were obtained from the works cited in Appendix 1. Moreover, the database in Watanabe's Index to Chromosome Numbers of

Asteraceae (Watanabe, 2012) was consulted for relevant literature. Chromosomal data was not codified for the phylogenetic analysis.

Sequence edition, alignments, and phylogenetic analysis—The forward and reverse sequences were assembled and edited using Chromas Pro 1.41 (McCarthy, 1996-1998). Mismatches were checked against electropherograms and resolved. Sequences were aligned with Clustal X software (Silicon Graphics, Inc., Mountain View, CA, USA).

Prior to the phylogenetic analyses, the nucleotide substitution model GTR + G was estimated for both partitions using jModeltest v.0.1.1 (Posada, 2008). Phylogenetic relationships were reconstructed using Bayesian inference (BI) and Maximum Likelihood (ML) criteria. The Bayesian analysis was executed using MrBayes 3.1 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003), for 20 million generations, with trees sampled every 1000 generations. Twenty five percent of each analysis was eliminated as burn-in and the runs were combined. The posterior distributions (PP) were estimated using Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Then, we used MrBayes to summarize trees sampled from post burn-in generations in a majority rule consensus tree that included PP as branch support estimates. Stationarity of the Markov chains was ascertained by plotting likelihood values in Tracer v.1.5 (Rambaut and Drummond, 2015).

In the ML analysis, 1000 rapid bootstrap inferences were performed with all free model parameters estimated by RAxML and empirical base frequencies (Stamatakis, 2006). Searches were performed in the CIPRES Science Gateway v.3.3 (http://www.phylo.org/sub_sections/portal/; Miller et al., 2010). The trees were visualized and partially edited in FigTree v.1.3.1 (Rambaut and Drummond, 2010). Two sets of analyses were executed. In the first one, the combined molecular data set (ITS and ETS) for all 65 taxa was analyzed. In the second one, molecular and morphological data were combined, but the functional group was excluded.

Molecular clock—Divergence time estimation was obtained using the program BEAST v.2.0 (Bouckaert et al., 2014). The analyses were run on the combined ITS and ETS dataset. We used GTR + G optimum model of sequence evolution based on the result of AIC from jModeltest v.0.1.1. To estimate divergence times, a Yule process speciation prior and an uncorrelated lognormal (UCLN) model of rate change with a relaxed clock (Drummond et al., 2006) were used and the analyses were run three times for 20 million

generations with parameters sampled every 1000 generations. Files were loaded into Tracer v.1.5 (Bouckaert et al., 2014) to look for an Effective Sampling Size (ESS) greater than 200 for all parameters sampled from the MCMC, and to examine the posterior distributions of all parameters and their associated statistics including 95% highest posterior density (HPD) intervals. The programs LogCombiner v.2.3.0 (Bouckaert et al., 2014) and TreeAnnotator v.2.3.0 (Bouckaert et al., 2014) summarized the set of post burn-in trees and their parameters, generating a maximum clade credibility (MCC) chronogram which indicated mean divergence time estimates with 95% of HPD intervals. Two calibration points were used to determine specific nodes prior. The divergence time between *Helianthus* and *Tagetes* was estimated in 17.4 Ma, with a confidence interval of 15.1-22.3 Ma (Tremetsberger et al., 2005; Torices, 2010). Likewise, time divergence between Athroismeae tribe and Helianthoid group *sensu* Funk et al. (2009), occurred 19 Ma, with a confidence interval of 17-21 Ma (Kim et al., 2005; Torices, 2010). The program FigTree v.1.3.1 (Rambaut and Drummond, 2010) was used for visualization and partial edition of the resulting divergence times.

Ancestral area reconstruction—To infer ancestral areas, the Bayesian Binary MCMC (BBM) analysis approach was followed as implemented in RASP v.2.0 (Reconstruct Ancestral States in Phylogenies; Yu et al., 2015). The RASP input file consisted of the 50% majority rule consensus tree from the BI analysis. The possible ancestral ranges at each node on a selected tree were estimated. The model dispersal-extinction-cladogenesis (DEC) was used for BBM analysis with a null root distribution. Distribution range was divided into four areas based on Morrone (2006) regionalization of Latin America and the Caribbean Islands: (A) Nearctic Region; (B) Mexican Transition Zone; (C) Neotropical Region; and (D) South American Transition Zone. In addition, the African species were coded separately (E).

Ancestral states reconstruction—Ancestral state reconstructions and calculation of ML scores were executed using the program Mesquite v.2.75 (Maddison and Maddison, 2011). We mapped each character separately onto the tree, and evaluated ancestral states using equally weighted ML reconstructions and the Markov k-state one-parameter model (Mk1). The Mk1 model assumes equal rates of change between any of the character states.

Results

Data matrices—The concatenated data matrix consisted of 65 taxa and 2093 characters (Appendix 2; Table 1). The morphological variation was represented by 38 characters. The ITS alignment consisted of 594 sites, and the ETS alignment 1461 sites. Of these, 714 (34.1%) were parsimony informative characters. In the ETS alignment, a large 102 bp insertion was found in *Cosmos carvifolius* Benth., *C. crithmifolius* Kunth, *C. pacificus* Melchert and *C. sulphureus*.

Phylogenetic relationships—BI majority-rule consensus and the ML analyses of the independent and concatenated matrices retrieved topologies with some incongruences (Figs. 1S–4S). The best-supported topology was generated from the dated phylogeny using BEAST (Fig. 1). Posterior probability >0.95 (PP) values from the BI analysis, ML bootstrap percentages >50% (MLB), and remarks on clade inconsistencies are shown in Fig. 1. Excluding the functional group, BI and ML analyses recovered Coreopsideae as a monophyletic lineage following the circumscription of Panero (2007; Figs. 1S–4S). However, the inclusion of the functional group removed *Henricksonia mexicana* B.L. Turner from Coreopsideae in the BI analysis. Similarly and based on the ML results, the genus *Ericentrodea* was most closely related to Heliantheae. Within Coreopsideae, all genera but *Coreocarpus* were monophyletic. Another inconsistency was the position of *Cosmos mcvaughii* Sherff and a grade of perennial herbs in *Cosmos* sect. *Discopoda* (Figs. 3S–4S).

The best-supported topology was recovered from the time-calibrated BI of molecular data (Fig. 1). First of all, Coreopsideae was a paraphyletic group since *Henricksonia mexicana* was grouped with *Helianthus*. The deepest divergence was between the clade containing the South American genus *Ericentrodea* [*E. corazonensis* (Hieron.) S.F. Blake & Sherff and *E. decomposita* S.F. Blake & Sherff] and an ensemble of mostly North American Coreopsideae (NAC) (*Bidens*, *Coreocarpus*, *Coreopsis*, *Cosmos*, *Dahlia*, *Henricksonia*, *Narvalina*, *Oparanthus*, and *Thelesperma*). Within the NAC clade, the first divergence involved *Dahlia*, followed by the insular genera *Narvalina* and *Oparanthus*. Further out the most diverse genera in Coreopsideae came: *Bidens*, *Coreopsis*, *Coreocarpus*, and *Cosmos*. Three transferred from *Cosmos* to *Bidens* [*B. herzogii* (Sherff) D.J.N. Hind, *B. ocellatus* (Greenm.) Melchert, and *B. rostrata* Melchert], coupled with *B. cronquistii* (Sherff) Melchert and *B. hintonii* (Sherff) Melchert (both removed from *Coreocarpus*), were

supported as a monophyletic clade (MLB= 94). In turn, this clade showed a sister group relationship with *Coreopsis*.

Coreocarpus was recovered as a paraphyletic genus. One clade, comprising *C. dissectus*, *C. insularis* (Brandege) E.B. Sm., *C. sonoranus* Sherff, and *C. sanpedroensis* E.B. Sm. (PP= 0.95; MLB= 98), had a sister group relationship with *Thelesperma longipes* A. Gray. Meanwhile, *C. congregatus* (S.F. Blake) E.B. Sm. had a supported sister relationship with *Cosmos* (PP= 0.99; MLB= 88; Fig. 1).

Time-calibrated BI hypotheses recognized *Cosmos* as a monophyletic lineage (PP=0.99; MLB= 95; Fig. 1). The single synapomorphic morphological character defining the genus was the pubescence on the stamen filaments. In contrast, *Cosmos* sect. *Cosmos* was recovered as a paraphyletic group, with two different monophyletic annual lineages. The first one included the tropical species *C. caudatus* Kunth, *C. pacificus*, and *C. sulphureus* (PP= 1; MLB= 100), and the second comprised the temperate to xerophytic *C. bipinnatus* Cav. and *C. parviflorus* (Jacq.) Pers. (PP= 1; MLB= 100). Additionally, the last two species constituted the sister group of *Cosmos* sect. *Mesinenia* (PP= 0.99; MLB= 81). *Cosmos* sect. *Mesinenia* formed a monophyletic lineage but with minimal support, joined together by the presence of hexangular stems, deltoid leaves in outline and linear leaves segments.

The BI inference supported the monophyly of *Cosmos* sect. *Discopoda* (PP= 0.98; Fig. 1). A basal dichotomy separated four species from northwestern Mexico (*C. concolor* Sherff, *C. mcvaughii*, *C. palmeri* B.L. Rob., *C. pringlei* B.L. Rob & Fernald) and the rest of the species. Within this large clade, four subgroups were recovered. The first group was integrated by *C. deficiens* Melchert, *C. jaliscensis* Sherff, *C. longipetiolatus* Melchert, *C. pseudoperfoliatus* Art. Castro, Harker & Aaron Rodr., *C. sessilis* Sherff, and *C. stellatus* Sherff. A second clade included *C. juxtlahuacensis*, *C. modestus* Sherff, *C. nitidus* Paray, and *C. purpureus* (DC.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl. Another group was made by *C. mattfeldii* Sherff, *C. montanus* Sherff, *C. ramirezianus* Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr., and *C. scabiosoides* Kunth (PP= 1; MLB= 92). A last and also well-supported group (PP= 0.98; MLB= 73) was composed by *C. atosanguineus*, *C. diversifolius* Otto ex Knowles & Westc., *C. nelsonii* B.L. Rob. & Fernald, *C. peucedanifolius*, *C. schaffnerii* Sherff, and *C. sherffii* Melchert (Fig. 1).

Divergence time estimations—The chronogram obtained from the molecular data matrix yielded a root age dated at 25 (18–45) Mya (Fig. 2). It represented the split between Athroismeae and Helianthoid during the Late Oligocene (95% highest posterior density intervals). In turn, the crown age of the Helianthoid clade was estimated at 20 (18–21) Mya, during the Early Miocene. The most recent common ancestor of *Helianthus* and *Henricksonia* appeared during the Middle Miocene at 14 (7–18) Mya. Lastly, the root age for the divergence between the Athroismeae/Helianthoid groups and Coreopsideae (excluding *Henricksonia*) occurred in the Early Miocene at 16 (15–18) Mya.

The crown age calculated for Coreopsideae (excluding *Henricksonia*) is 16 (15–18) Mya at the Early Miocene (Fig. 2). After that, the first divergent was the South American *Ericentrodea* at 14 (15–18) Mya, in the Early Miocene. *Dahlia* came out second, ca. 14 (11–16) Mya, followed by the split of *Narvalina* and *Opharanthus* 12 (15–18) Mya, in the Middle Miocene. A subsequent deep divergence occurred in the NAC ensemble 9 (7–13) Ma, in the Late Miocene, which led to two groups. *Bidens*, *Coreocarpus*, *Coreopsis*, and *Thelesperma* integrated the first one and the other included *Coreocarpus congregatus* and *Cosmos*.

The crown age for *Cosmos* was estimated in 2.9 (1.7–4.6) Mya in the Late Pliocene (Fig. 2). Then, the first divergent was the *C. caudatus*–*C. pacificus*–*C. sulphureus* annual group. A second split occurred 2.4 (1.5–3.6) Mya in the Pleistocene. It led to a second lineage of annual species (*C. bipinnatus*–*C. parviflorus*) and *Cosmos* sect. *Mesinenia* on the one hand and *Cosmos* sect. *Discopoda*, on the other. The crown age for *Cosmos* sect. *Mesinenia* and *Cosmos* sect. *Discopoda* was similar, 1.4 (0.7–2.6) Mya in the Pleistocene (Fig. 2).

Ancestral area reconstruction—Results of the biogeographic reconstruction suggested a complex biogeographic history of Coreopsideae. To explain their current geographical distribution, it is necessary to assume 34 dispersal and five vicariance events. Figure 3 shows the relative frequencies of ancestral area optimization across the entire ancestral area reconstruction chronogram.

The common ancestor of the Athroismeae and Helianthoid/Coreopsideae alliance was distributed in Africa and dispersed to South America ca. 25 Ma in the Neotropical Region in the Middle Oligocene. Coreopsideae initially diversified in the Neotropical Region (0.56%), followed by a southward migration of the first divergent group (*Ericentrodea*

spp.) to the South American Transition Zone. Then, the NAC ensemble first migrated north to the Mexican Transition Zone (*Bidens-Coreopsis-Cosmos-Dahlia-Narvalina-Oparanthus-Thelesperma*) and later to the Nearctic Region at Late Oligocene/Early Miocene (*Thelesperma-Coreocarpus*; 57%; Fig. 3).

The most likely ancestral range of the *Coreocarpus congregatus-Cosmos* spp. clade was the Neotropical Region (0.78%). A single dispersion event explained the ancestral area distribution of *Cosmos* and its expansion to the Mexican Transition Zone (0.41%). The first divergent clade in the genus comprised three mostly Neotropical annual species (*C. caudatus*, *C. pacificus*, and *C. sulphureus*), that reached a large geographic range long time ago. The most probable ancestral range for the second divergent clade was the Mexican Transition Zone (0.65%), with three subsequent dispersion events during the Early Pleistocene. One of them directed itself to the Nearctic Region (*C. parviflorus*), and two other expansion events occurred along the Mexican Transition Zone for *Cosmos* sect. *Mesinenia* (0.53%) and *Cosmos* sect. *Discopoda* (0.83%). Lastly, a long-distance dispersion can be an explanation to the disjunct distribution of *C. peucedanifolius* in the South American Transition Zone, probably across the new and completely forming Central American Isthmus (Fig. 3).

Character evolution—Optimizing plant life histories onto the Coreoideae phylogeny revealed transitions between perenniality and annuality (0.81%; Fig. 4A). In *Cosmos*, the annuality arose twice from perennial ancestors. *Cosmos caudatus*, *C. pacificus*, and *C. sulphureus* represented the first Neotropical and annual lineage. A similar transition gave rise to *C. bipinnatus* and *C. parviflorus*, a Nearctic+Mexican Transition Zone annual lineage. Likewise, habit reconstruction in Coreoideae uncovered the herbaceous state as ancestral (0.86%), with an early change to shrubby habit in *Narvalina* and *Oparanthus*. Multiple and subsequent reversals to herbaceous and shrubby habits in *Bidens*, *Coreocarpus*, and *Cosmos* sect. *Mesinenia* occurred (Fig. 4B).

The chromosome character evolution in Coreoideae is a complex matter. The likelihood reconstruction about base chromosome number was ambiguous. Multiple duplications and reductions in the chromosome content have occurred (Fig. 5). In *Cosmos*, there was a correlation between morphology and chromosomal data that allowed the recognition of two species complexes. A major evolutionary dichotomy happened between a diploid ($x = 12$)

ancestors, which gave rise to the annual lineages and the perennial herbs complexes. In all five annual species, the base chromosome number is conserved ($x = 12$), but a polyploidization event occurred in *C. caudatus* ($x = 12$, $2n = 24$, 48). It was evident that annual species do not belong to a single evolutionary line. By contrast, the nine sufruticose and rhizomatous taxa of *Cosmos* sect. *Mesinenia* had a similar basic chromosome number ($x = 11$; 0.99%), and polyploidy has occurred in 78% of the taxa ($2n = 4x = 44$; $2n = 6x = 66$; Fig. 5B). Furthermore, all members of *Cosmos* sect. *Discopoda* had the same base chromosome number ($x = 12$), all have a short rhizome with tuberous roots (except in *C. mcvaughii*, the unique semi-aquatic species), and the ample polyploidization series ($2n = 24$, 26 , 48 , 72 , 92 , 96 ; Fig. 5B) was striking.

Discussion

Phylogenetic relationships—Our phylogenetic hypothesis failed to support Coreopsideae as a monophyletic group. Although not well supported, *Henricksonia mexicana* groups with Heliantheae rather than Coreopsideae. Kimball and Crawford (2004) and Crawford et al. (2009) analyze the relationships of 20 genera of Coreopsideae; however they do not address the monophyly of the group. Although Panero (2007) find that the current circumscription of Coreopsideae could not be monophyletic, Mort et al. (2008) also looked at the phylogeny of the group and again take for granted its monophyly. Moreover, Panero (2007) notes that the current circumscription of Coreopsideae could not be monophyletic.

The results support six transferences from *Coreocarpus* and *Cosmos* to *Bidens* (Melchert, 1975, 1990; Smith, 1983; Melchert and Turner, 1990; Hind, 2013). Sherff (1932) propose *Cosmos* sect. *Klibea* to include the *C. blakei*-*C. exiguus* complex, based on the life form, achene morphology, and achene ornamentation. Supporting this proposal, based on our phylogenetic inference, we identified diagnostic characters that permit separate both genera. The tetragonal stems of *Bidens* are not present in *Cosmos*, the range number variation in internal involucral bracts is different between *Cosmos* and *Bidens*, stamen filaments are glabrous in *Bidens* but pubescent in *Cosmos*, and the number of grooves on each achene faces are one in *Cosmos*, but two to four in *Bidens*.

The monophyly of *Cosmos* was supported by the results. It has a sister group relationship with *Coreocarpus congregatus*. Previous analyses have pointed out this relationship (Kimball et al., 2003; Kimball and Crawford, 2004; Mort et al., 2008; Muñiz, 2008;

Crawford et al., 2009). Additionally, the paraphyly of *Coreocarpus* was well supported and the affiliation of *C. congregatus* should be reconsidered. Smith (1983) transfers *C. congregatus* from the genus *Coreopsis*. Further, Smith (1989), Melchert and Turner (1990), and Turner (1991) comment on the discordance of *C. congregates* in *Coreocarpus* but have reservations as to where it should be placed. *Coreocarpus congregatus* and almost all *Cosmos* species have neutral ray florets as contrasted with the pistillate ray florets in the core *Coreocarpus* (Kimball et al. 2003).

Within *Cosmos*, the molecular phylogeny partially supported the sectional classification propose by Sherff (1932). *Cosmos* sect. *Discopoda* and *Cosmos* sect. *Mesinenia* are two well-supported monophyletic lineages. However, we show that evolutionary shifts between perenniality and annuality are common transitions in *Cosmos*, and that grouping species based on reproductive strategies can generate artificial assemblages. *Cosmos* sect. *Cosmos* was recovered as a paraphyletic group and two distinct and monophyletic lineages were recovered from the molecular phylogeny. Morphologically, these lineages are difficult to recognize and the liability of many characters is marked. Overall, the five species in *Cosmos* sect. *Cosmos*, have an annual life cycle and herbaceous habit, but pubescent (glabrous in *C. pacificus* and sometimes in *C. caudatus*), smooth, and hexangular (at times terete in *C. parviflorus*) stems. The leaves are 1–2-pinnatisect or 3-pinnatisect in *C. pacificus* and *C. sulphureus*. Their leaves are pubescent in *C. bipinnatus* and *C. sulphureus* but glabrous in *C. caudatus*, *C. pacificus*, and *C. parviflorus*. The external involucre bracts are pubescent on dorsal face, but glabrous in *C. parviflorus*. The ray florets vary from white to violet but *C. sulphureus* has yellow or orange ones. Two morphological characters separate the two lineages of annual herbs in *Cosmos* sect. *Cosmos*. *Cosmos bipinnatus* and *C. parviflorus* produce linear segments in the leaves and short and conspicuously rostrate achenes. On the contrary, *C. caudatus*, *C. pacificus*, and *C. sulphureus* have lanceolate segments and long and attenuate rostrate achenes. Apart from these, other characters used in phylogenetic reconstruction were homoplastic.

Even though the molecular phylogeny strongly supported the monophyly of *Cosmos* sect. *Discopoda*, morphological liability was common. Homoplasy was frequent in character utilized in the phylogenetic reconstruction. As a consequence, their utility was limited. For example, the stems are commonly terete but hexangular in *C. ramirezianus*. The roots are

tuberous but in *C. mcvaughii* they are fibrous. The leaves are membranaceous although coriaceous in *C. ramirezianus* and usually their distribution is cauline with the exception of basal leaves in *C. atrosanguineus*, *C. deficiens*, and *C. diversifolius*. Although petioles are present in most species the leaves are sessile in *C. jaliscensis*, *C. pseudoperfoliatus*, *C. sessilis*, and *C. stellatus*. There are usually 8 internal involucre bracts, but *C. concolor*, *C. diversifolius*, and *C. peucedanifolius* can have 7–10. Similarly, most species present 8 external involucre bracts, however *C. nelsonii* has 6, *C. diversifolius*, *C. ramirezianus*, and *C. shaffneri* have 10, and *C. mcvaughii* has 6–12. In the majority of the species 8 ray florets are present, yet in *C. concolor*, *C. diversifolius*, and *C. nelsonii* there are 10. Variation in ray floret color can be from white to violet, light and deep purple, with ample variations within a species. Predominantly, disk florets range from 21–50; nevertheless, this number could be amplified up to 80 in *C. mcvaughii*, *C. nelsonii*, *C. pringlei*, and *C. pseudoperfoliatus*. The yellow color is the predominant in the disk florets but are purple in *C. atrosanguineus*, *C. nitidus*, *C. pseudoperfoliatus*, *C. purpureus*, *C. ramirezianus*, and *C. scabiosoides*. The cypselas are 2–4 awned, with the exception of 6 in *C. nelsonii*, *C. palmeri*, and *C. pringlei*. In the other hand, *C. mcvaughii* is exaristate. In summary, three sinapomorphies support *Cosmos* sect. *Discopoda*: perenniality, a short rhizome, and tuberous roots.

DNA sequence variation supports the monophyly of *Cosmos* sect. *Mesinenia*. A suffrutescent habit, the striate stems surfaces, and a chromosome basic number $x = 11$ define the group. Morphologically, this assemblage is the most cohesive one. All members of the section are perennial suffrutex plants which develop a xylopodia. The stems are predominantly glabrous although pubescent in *C. carvifolius*. They are characteristically hexangular in cross section but terete in *C. carvifolius* and *C. intercedens* Sherff. All species have leaves with petioles except *C. linearifolius* (Sch. Bip.) Hemsl. and *C. ochroleucoflorus* Melchert. Leaves are glabrous in most species but in *C. carvifolius* and *C. intercedens* they are pubescent. The most frequent state is coriaceous leaves, but in *C. carvifolius* they are membranaceous. *Cosmos intercedens*, *C. landii*, and *C. ochroleucoflorus* develop 8 internal involucre bracts, but *C. carvifolius* and *C. crithmifolius* have 5, and in *C. linearifolius* they range from 8 to 10. The number of external involucre bracts is also variable: *C. carvifolius* has 4, *C. intercedens* and *C. landii*

develop 5, while *C. crithmifolius* and *C. linearifolius* show 6–12. Regularly, the ray florets are 5, sometimes 8 in *C. carvifolius* and 8–10 in *C. linearifolius*. All of the species have violet ray florets, except in *C. landii* var. *landii* they are yellow.

Divergence time estimation and ancestral area reconstruction—The molecular-based estimates yielded an age for the crown of Coreopsideae at 16 (15–18) Mya in the Early Miocene. Meanwhile, age estimates for the origin of *Cosmos* point to 2.9 (1.7–4.6) Mya in the Late Pliocene. The divergence times and ancestral area reconstructions of *Cosmos* can be explained by the recent volcanism and climate oscillations of the currently inhabited areas. After the mid-Miocene climatic optimum ca. 15 Mya, global climate began a cooling trend that was followed by the establishment of a major ice-sheet in Antarctica (ca. 10 Mya) and later the onset of the Northern Hemisphere glaciation (ca. 3.2 Mya; Zachos et al., 2001). Despite this cooling trend, global temperature was still 2–3 °C higher than today by the end of the Pliocene in some areas of northwestern Mexico (3.6–2.5 Mya; Salzmann et al., 2011). It has been suggested that during the Pliocene, a warm-temperate mixed forest with broadleaved trees and conifers covered the highland regions of southern Mexico (Graham, 1999). The Pliocene was followed by the high magnitude glacial-interglacial climate oscillations of the Pleistocene. According to Porter (2000), during the glacial periods of this epoch, polar ice sheets advanced southwards across North America (without entering to Mexico), the temperatures still decreased considerably (eg., around 6 °C lower than today in some parts of northwestern Mexico), and precipitation patterns and seasonality changed (Metcalf et al., 2000). Also, ice caps formed on some mountains in the Mexican Transition Zone (currently unglaciated), and reducing the vegetation line by ca. 900–1100 m (Lachniet and Vázquez-Selem, 2005). As a consequence of the Pleistocene climate fluctuations, the distribution of temperate to cold-affinity taxa underwent elevational changes. Fossil records show that temperate-cold affinity taxa extended to lower elevations during the Last Glacial Maximum and contracted to higher elevations as conditions got warmer during the Holocene (Mastretta-Yanes et al., 2015). The *Cosmos* radiation, in the Mexican Transition Zone, occurred during the Pleistocene (Figs. 2–3) and restrictions on habitat availability could explain the restricted distribution of many species in the genus.

The greater diversity of *Cosmos* is concentrated along the Mexican Transition Zone highlands. It has been suggested that this area had low-climate change velocity, meaning that biodiversity could persist in situ through global climate fluctuations by undertaking short elevational shifts instead of long latitudinal movements (Sandel et al., 2011). Considering these dynamics, species of the Mexican Transition Zone highlands persisted in elevational refuges throughout interglacial periods, during which the probability of divergence would be enhanced by reduced gene flow. In contrast, genetic admixture would be promoted at lower elevations during the glacial periods. This scenario has been termed as sky-island dynamics (Mastretta-Yanes et al., 2015). Vargas-Amado et al. (2013) discussed species refuges on different elevational levels along the Mexican highlands in *Cosmos* sections *Discopoda* and *Mesinenia*.

According to Mastretta-Yanes et al. (2015), the extent and rates of population differentiation and speciation through sky-island dynamics will be a function of the time since the taxon established in the area, the geographical scale of the area the taxon inhabits, its environmental preferences, and its dispersal capacity. Evidence from several *Cosmos* species of the Mexican highlands suggests that sky-island dynamics explains divergence events that extend back at least three millions years within a single taxon or recent speciation events. In a geographical scale, the sky-island dynamic occur both within and between mountain ranges. For example, populations of some species may have survived in situ through several glacial-interglacial fluctuations by undertaking down-upslope movements on different elevation levels. Alternatively, some populations may have extended their distributions from a mountain range to lower elevations, facilitating the colonization of a new mountain range. Based on the current distribution, *Cosmos* sections *Discopoda* and *Mesinenia* had these dynamics. Whether species remained within a single mountain range or extended across the Mexican highlands was influenced by their dispersal ability and their environmental preferences. Species with temperature affinities tend to be distributed at lower elevations, so connectivity during glacial periods and gene flow among different mountain ranges was likely. This could be the dynamics followed by the annual species and tropical lineages of *Cosmos* sect. *Cosmos*.

Cosmos peucedanifolius represents an interesting biogeographic case in *Cosmos* sect. *Discopoda*. The group comprises 24 species and 23 of them grow in Mexico. *Cosmos*

diversifolius extends its range south to Guatemala, but *C. peucedanifolius* is a disjunct taxa in South America. It is found at the boundaries of Peru, Bolivia, and Argentina at the South American Transition Zone. The species is part of a well-supported clade integrated by *C. atrosanguineus*, *C. diversifolius*, *C. nelsonii*, *C. schaffneri*, and *C. sherffii*. Two hypotheses could explain the pattern. Perhaps long-distance dispersal took the common ancestor from North to South America, or, the common ancestor for this clade had a wide geographical distribution, became extinct in the middle and *C. peucedanifolius* is a remnant of this clade in South America. The analysis indicates the ancestral area for the clade is the Mexican Transition Zone, and offers support for the first hypothesis. But Simon et al. (2009) described a disjunct example in *Solanum* sect. *Petota* Dumort, supporting the second one. Both scenarios need further evaluation.

Character evolution—Ancestral states reconstruction have found annuals to be derived from perennial ancestors, including several origins of annuals within a genus (Friedman and Rubin, 2015). Conversely, in some genera, a switch back to perennial behavior might have occurred. The pattern also happens in *Cosmos*. Annual lineages evolved from perennial ancestors in Coreopsideae, but a new transition to the perennality has occurred in *Cosmos* sections *Discopoda* and *Mesinenia* (Fig. 4).

Some phylogenetic studies predict that annuality evolves as an adaptive response to unpredictable environments, hot and dry conditions, and disturbed habitats (Friedman and Rubin, 2015). Thus, selection favors the association of annual life strategies in particular environments. In the two annual lineages of *Cosmos* this pattern has two ways. The lineages diverged with a time frame difference of 1.5 Mya (Fig. 2) from different ancestral areas (Fig. 3). A first divergent and monophyletic lineage of annual species is associated with tropical and humid environment at low elevations (*C. caudatus*, *C. pacificus*, and *C. sulphureus*). Then, *C. bipinnatus* and *C. parviflorus* form another monophyletic clade and grow in dry and sub-humid environments at higher elevations. If the Neotropical Region is the ancestral area for *Cosmos*, it is possible that dispersal took place from there to the Mexican Transition Zone and the Nearctic Region in North America. In other words, migration went from warm and wet to temperate and sub-humid or xeric environments (Fig. 2).

In plants, the suffrutescent habit and the underground organs are adaptations to permit survival in harsh conditions (Davy, 1922; Lamont et al., 2011). The underground system of *Cosmos* sect. *Mesinenia* consists of a large xylopodium and many adventitious roots. The xylopodium is a woody organ formed by a vertically oriented axis in the soil. It produces several buds distributed along the axis that might develop into aerial stems. The origin of the xylopodium has been associated with dry environments (Lamont et al., 2011; Pausas and Schwilk, 2011). Based on the dated phylogeny, *Cosmos* sect. *Mesinenia* arose in the Pleistocene at 1 Mya in the Mexican Transition Zone. It is possible that the Pleistocene-Holocene climatic fluctuations of the last 2.5 Mya, associated with drought stages as well as glacial advances and retreats at higher latitudes, have forced the plants to develop survival structures such as the xylopodium and therefore shaped the actual distribution of this group. Pleistocene climatic fluctuations have also been proposed to explain genetic divergences, polyploidy events, morphological adaptations and biogeographic patterns in the genera *Cousinia* Cass. (Djamali et al., 2012), *Chorthippus* Fieber (Hewitt, 1996), and *Leucanthemum* Mill. (Oberprieler et al., 2014).

Alternatively, the origin of the xylopodium could be explained as an adaptation to biomes with a high frequency of fires (Simon et al., 2009). Species of *Cosmos* sect. *Mesinenia* are distributed mainly within a range of elevation between 1000 and 2500 m, and restricted to seasonal and open oak or oak-pine forest (Vargas-Amado et al., 2013). Paleoeological studies indicate that oak domination of the North American forests occurred during warmer and drier climatic periods at the Late Pleistocene and Early Holocene. These conditions increased the fire incidence (Abrams, 1992; Graham, 1999; Ryan et al., 2013). The estimated origin of *Cosmos* sect. *Mesinenia* coincides with the expansion of oak forest in North American and the increased incidence of fires. It is possible that this same setting has been presented along the Mexican Transition Zone, where oak forests are a dominant type of vegetation, where with corresponding threats to survival stimulating the development of the xylopodium.

In contrast the species in *Cosmos* sect. *Discopoda* produce a short rhizome with 1 to 8 adventitious and tuberous roots. This has been described as a highly efficient mechanism for the storage of energy. In addition, it serves as a vegetative propagule to endure harsh conditions and survive dormancy periods (Davy, 1922). Similar to the xylopodium, the

rhizome and tuberous roots could have originated as a response to climate oscillations during the Late Pliocene and Early Pleistocene.

Polyploidy has been a major consequence of *Cosmos* evolution. An important and often encountered mode of karyotypic alteration results from the doubling of a single genome (autopolyploidy) or by the combination of two or more, distinct, yet related, genomes (allopolyploidy). Angiosperms have experienced at least one episode of polyploidy in their evolutionary history (Jiao et al., 2011). Similarly, *Cosmos* has experienced allopolyploidy and autopolyploidy, generating differences in chromosome basic number. A ploidy level comparison, among closely related species, reveals that polyploid series have developed independently on several occasions in both perennial lineages (Castro-Castro et al., 2015; Fig. 5). In *Cosmos* sect. *Discopoda*, polyploidy and aneuploidy could explain the higher diversity. Forty two percent of the species are polyploids. Thirteen species are diploid ($2n = 2x = 24$), eight are tetraploid ($2n = 4x = 48$), two are hexaploids ($2n = 6x = 72$) and one is octoploid ($2n = 8x = 96$) (Appendix 1). Moreover, there are two independent aneuploidy events in populations of *C. pringlei* and *C. juxtlahuacensis*. In the first, normal condition is $2n = 8x = 96$, but individuals with $2n = 8x = 92$ exist. Meanwhile, *C. juxtlahuacensis* ($2n = 2x = 26$) differs from the basic chromosome number in the section.

According to Vamosi and Dickinson (2006), polyploidization promotes sympatric speciation and lower extinction rates, because of novel physiological and life history characteristics. It also widens the geographic distribution and ecological preferences relative to those of their nearest diploid progenitors (Grant, 1989). In *Cosmos* sect. *Discopoda*, observations in this sense are contrasting. Ten species are diploid and have a restricted geographical distribution (*Cosmos deficiens*, *C. juxtlahuacensis*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. ramirezianus*, *C. schaffneri*, *C. sessilis*, *C. sherffii*, and *C. stellatus*). Among the diploids, *C. peucedanifolius* is an exception, because its distribution extends across the Andes in Argentina, Bolivia, and Peru. *Cosmos diversifolius* and *C. scabiosoides* have diploid and tetraploid populations with a wide geographical distribution in Mexico and Guatemala. Both taxa occupy a wide elevational range of different habitats. Conversely, *C. purpureus* has a limited geographic range although their populations can be diploid or tetraploid. Similarly, *C. atrosanguineus*, *C. montanus*, *C. nelsonii*, and *C. pseudoperfoliatus* are tetraploid with narrow elevational ranges and specific habitat

requirements. *Cosmos concolor*, *C. jaliscensis*, and *C. pringlei* contain tetraploid, hexaploid, and octoploid populations, but they are restricted to an average area of 120 km² (Vargas-Amado et al., 2013). In conclusion, there is not an association between ploidy levels and geographical distribution ranges. Castro-Castro et al. (2015) found a similar situation in *Cosmos* sect. *Mesinenia*.

In *Cosmos* sect. *Mesinenia*, hybridization is frequent. Melchert (1968) described morphological intermediates between *C. carvifolius* and *C. linearifolius*. We also found some intermediate vouchers from Concordia, Sinaloa, Mexico (*N. Carman et al. 65b*, MEXU, three sheets). According to Melchert (1968) and Vargas-Amado et al. (2013), the geographic range of the intermediates between *C. carvifolius* and *C. linearifolius* is restricted to the overlapping zone. In other words, the only area where *C. linearifolius* and *C. carvifolius* are known to be sympatric is also the only area where these intermediates have been found. A similar scenario was observed among *C. crithmifolius*, *C. carvifolius*, and *C. intercedens* from Ayutla, Jalisco, Mexico (*M. Harker & A. Castro-Castro 4199, 4200*, IBUG.). Finally in *Cosmos*, Melchert (1968) documented hybrids between *C. linearifolius* and *C. ochroleucoflorus* (D.E. Breedlove 4251, TEX). Similarly, these cases were reported by Sanderson (1999), noted hybrid zones and polyploidization in the genus *Artemisia* L.

Lastly, in *Cosmos* the association between the habit, habitat, and ploidy levels is contrasting. Suffrutex and perennial herbs have proportionally higher ploidy levels than the annual taxa (Appendix 1). However, within the perennial herbs, 58% of species have a conserved chromosome number ($2n = 2x = 24$). When perennial and annual herbs are compared, the trend to polyploidy is higher in perennials than in annuals. These remarks are consistent with studies in *Helianthus* L., *Zea* L., and *Sorghum* Moench (Müntzing, 1936), and with Stebbins (1938) analyses of 220 angiosperms. Moreover, the analysis of all sections of *Cosmos*, allows us to recognize a greater concentration of polyploids in colder climates, at high latitudes, and at high elevations. These observations are supported by the results of Castro-Castro et al. (2015) for *Cosmos* sect. *Discopoda* and by the studies of Brochmann et al. (2004) in arctic plants.

Conclusions

Our study suggests that the climate fluctuations of the last 3 My played a major role in driving diversification and limiting range distributions in *Cosmos*. Notable environmental changes occurred during and then between periods of glaciation. These seem to have influenced genetic differentiation, life strategies diversification, and cytogenetic modifications due to multiple hybridization and autopolyploidy events. Unpredictable environments confronted *Cosmos* species with the challenging task of reproducing and surviving under variable conditions. Species avoided extinction, expanding or reducing their territorial limits as a result of environmental changes during the Pleistocene, resulting in their current distributions. A simple evolutionary consequence is that range contractions of widespread species have left isolated populations in marginal areas, leading to peripheral speciation of regional endemics. In this case, the population sizes of endemics would be much smaller than those of their ancestral and sister species, and a lack of migration was presented after speciation. This radiation pattern developed in *Cosmos*, allowed to radiate along the Mexican Transition Zone through the sky-island dynamics. Based on the biogeographic pattern and the endemism of many species, the presence of undiscovered *Cosmos* species is still possible in the Mexican highlands.

In this work, the most complete taxon sampling to date was carried out. However, more morphological and molecular data are required to increase the support for some clades. A better historical understanding of regional endemics is likely to provide novel insights into the evolutionary dynamics of species during climatic oscillations.

Literature cited

- Abrams, M. D. 1992. Fire and the development of oak forests. *BioScience* 42: 346–353.
- Baldwin, B. G., J. S. Michael, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski, C. S. Campbell, and M. J. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on Angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247–277.
- Bouckaert, R., J. Heled, D. Kühnert, T. Vaughan, C.-H. Wu, D. Xie, M. A. Suchard, A. Rambaut, and A. J. Drummond. 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology* 10: e1003537.

- Brochmann, C., A. K. Brysting, I. G. Alsos, L. Borgen, H. H. Grundt, A. C. Scheen, and R. Elven. 2004. Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 521–536.
- Brower, A. V. and V. Schawaroch. 1996. Three steps in homology assessment. *Cladistics* 12: 265–272.
- Candolle, A. P. de. 1836. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 5. Treuttel & Würtz, Paris.
- Carr, G. D., R. M. King, A. M. Powell, and H. Robinson. 1999. Chromosome numbers in Compositae. XVIII. *American Journal of Botany* 86: 1003–1013.
- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado, and A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35–49.
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, M. Harker and A. Rodríguez. 2014. Análisis macromorfológico y citogenético del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae), con una clave para su identificación. *Botanical Sciences* 92: 363–388.
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J. J. Castañeda-Nava, G. Munguía-Lino, F. Santacruz-Rubalcaba, and A. Rodríguez. 2015. Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreopsidae), con notas citogeográficas. *Acta Botanica Mexicana* (in revision).
- Crawford, D. J., and T. F. Stuessy. 1981. The taxonomic significance of anthochlors in the subtribe Coreopsidinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* 68: 107–117.
- Crawford, D. J., M. Tadesse, M. E. Mort, R. T. Kimball, and C. P. Randle. 2009. Coreopsidae. In Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy, and R. J. Bayer [eds.], *Systematics, evolution and biogeography of Compositae*, 713–730, International Association for Plant Taxonomy, University of Vienna, Vienna.
- Davy, J. B. 1922. The suffrutescent habit as an adaptation to environment. *Journal of Ecology* 10: 211–219.
- Djamali, M., A. Baumela, S. Brewer, S. T. Jackson, J. W. Kadereit, S. López-Vinyallonga, I. Mehregan, E. Shabanian, and A. Simakova. 2012. Ecological implications of *Cousinia* Cass. (Asteraceae) persistence through the last two glacial–

- interglacial cycles in the continental Middle East for the Irano-Turanian flora. *Review of Palaeobotany and Palynology* 172: 10–20.
- Doyle, J. J. and J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf material. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Drummond, A. J., S. Y. W. Ho, M. J. Phillips, and A. Rambaut. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: e88.
- Friedman, J. and M. J. Rubin. 2015. All in good time: Understanding annual and perennial strategies in plants. *American Journal of Botany* 102: 497–499.
- Funk, V. A., A. A. Anderberg, B. G. Baldwin, R. J. Bayer, J. M. Bonifacino, I. Breitwieser, L. Brouillet, R. Carbajal, R. Chan, A. X. P. Coutinho, D. J. Crawford, J. V. Crisci, M. O. Dillon, S. E. Freire, M. Galbany-Casals, N. Garcia-Jacas, B. Gemeinholzer, M. Gruenstaedl, H. V. Hansen, S. Himmelreich, J. W. Kadereit, M. Källersjö, V. Karaman-Castro, P. Ola Karis, L. Katinas, S. C. Keeley, N. Kilian, R. T. Kimball, T. K. Lowrey, J. Lundberg, R. J. McKenzie, M. Tadesse, M. E. Mort, B. Nordenstam, C. Oberprieler, S. Ortiz, P. B. Pelser, C. P. Randle, H. Robinson, N. Roque, G. Sancho, J. C. Semple, M. Serrano, T. F. Stuessy, A. Susanna, M. Unwin, L. Urbatsch, E. Urtubey, J. Vallès, R. Vogt, S. Wagstaff, J. Ward, and L. E. Watson. 2009. Compositae metatrees: the next generation. In Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy, and R. J. Bayer [eds.], *Systematics, evolution and biogeography of Compositae*, 747–777, International Association for Plant Taxonomy, University of Vienna, Vienna.
- Graham, A. 1999. The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *American Journal of Botany* 86: 32–38.
- Grant, V. 1989. *Especiación vegetal*. Ed. Limusa. México, D.F.
- Greenman, J. M. 1908. The generic name *Goldmania*. *Botanical Gazette* 45: 198.
- Hawkins, J. A, C. E. Hughes, and R. W. Scotland. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics* 13: 275–283.
- Hernández-López, L. 1995. The endemic flora of Jalisco, Mexico, centers of endemism and implications for conservation. M. S. thesis. Madison, Wisconsin: University of Wisconsin.
- Hewitt, G. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.

- Jansen, R. K., H. J. Michaels, and J. D. Palmer. 1991. Phylogeny and character evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. *Systematic Botany* 16: 98–115.
- Jiao, Y, N. J. Wickett, S. Ayyampalayam, A. S. Chanderbali, L. Landherr, P. E. Ralph, L. P. Tomsho, Y. Hu, H. Liang, P. S. Soltis, D. E. Soltis, S. W. Clifton, S. E. Schlarbaum, S. C. Schuster, H. Ma, J. Leebens-Mack, and C. W. de Pamphilis. 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473: 97–100.
- Jose, J. C. and P. M. Mathew. 1995. Chromosome numbers in the south Indian Heliantheae (Compositae). *Compositae Newslett* 27: 7–10.
- Keil, D. J. and T. F. Stuessy. 1975. Chromosome counts of Compositae from the United States, Mexico and Guatemala. *Rhodora* 77: 171–195.
- Kim, K.J., K. S. Choi, and R. K. Jansen. 2005. Two chloroplast DNA inversions originated simultaneously during the early evolution of the Sunflower Family (Asteraceae). *Molecular Biology and Evolution* 22: 1783–1792.
- Kimball, R. T. and D. J. Crawford. 2004. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 127–139.
- Kimball, R. T., D. J. Crawford, and E. B. Smith. 2003. Evolutionary processes in the genus *Coreocarpus*: insights from molecular phylogenetics. *Evolution* 57: 52–61.
- Lachniet, M. S. and L. Vázquez-Selem. 2005. Last glacial maximum equilibrium line altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela). *Quaternary International* 138–139: 129–144.
- Lamont, B. B., N. J. Enright, and T. He. 2011. Fitness and evolution of resprouters in relation to fire. *Plant Ecology* 212: 1945–1957.
- Lawrence, W. J. C. 1929. The genetic and cytology of *Dahlia* species. *Journal of Genetics* 2: 125–159.
- Linder, C., L. Goertzen, B. Heuvel, J. Francisco-Ortega, and R. Jansen. 2000. The complete external transcribed spacer of 18S–26S rDNA: amplification and phylogenetic utility at low taxonomic levels in Asteraceae and closely allied families. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 285–303.

- Maddison, W.P. and D. R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. Available from: <http://mesquiteproject.org>,
- Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Piñero, T. H. Jorgensen, and B. C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* 42: 1586–1600.
- McArthur, E. D. and S. C. Sanderson. 1999. Cytogeography and chromosome evolution of subgenus *Tridentatae* of *Artemisia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 86: 1754–1775.
- McCarthy, C. 1996-1998. Chromas vs. 1.45 (32 bit). Queensland.
- McVaugh, R. 1984. Compositae. In Anderson, W. R. [ed.], *Flora Novo-Galiciana*, a descriptive account of the vascular plants of Western Mexico 12, 1–1157, The University of Michigan Press, Michigan.
- Melchert, T. E. 1967. Systematic studies in the Coreopsidinae (Compositae): new *Cosmos* from Mexico. *Sida* 3: 170–176.
- Melchert, T. E. 1968. Systematic studies in the Coreopsidinae: citotaxonomy of Mexican and Guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* 53: 345–353.
- Melchert, T. E. 1975. New combinations in the Coreopsidinae. *Phytologia* 32: 291–298.
- Melchert, T. E. 1990. New species, names and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsideae). *Phytologia* 68: 20–31.
- Melchert, T. E. 1990a. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsideae). *Phytologia* 69: 189–199.
- Melchert, T. E. 1991. *Cosmos ocellatus*, a *Bidens* (Asteraceae, Coreopsideae). *Phytologia* 69: 436–444.
- Melchert, T. E. 2010. Chromosome counts of *Bidens*, *Cosmos* and *Thelesperma* species (Asteraceae, Coreopsidinae). *Phytologia* 92: 312–333.
- Melchert, T. E. and B. L. Turner. 1990. New species, names, and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsideae). *Phytologia* 68: 20–31.
- Metcalf, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero, and S. J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico – a review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699–721.

- Miller, M.A., W. Pfeiffer, and T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *In* Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 1–8, New Orleans, LA.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistics analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467–94
- Mort M. E., C. P. Randle, R. T. Kimball, M. Tadesse, and D. J. Crawford. 2008. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Taxon* 57: 109–120.
- Muñiz, M. R. 2008. Análisis filogenético preliminar del genero *Cosmos* (Asteraceae) con base en secuencias del ADN ribosomal (ITS). Bachelor thesis. Jalisco, Mexico. Universidad de Guadalajara.
- Müntzing, A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263–378.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada ver 1.00.08 Published by the author, Ithaca, NY.
- Oberprieler, C., R. Greiner, K. Konowalik, and R. Vogt. 2014. The reticulate evolutionary history of the polyploid NW Iberian *Leucanthemum pluriflorum* clan (Compositae, Anthemideae) as inferred from nrDNA ETS sequence diversity and eco-climatological niche-modelling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 70: 478–491.
- Panero, J. L. 2007. Tribe Coreopsidae. *In* Kubitzki, K., J. W. Kaderit, and C. Jeffrey [eds.], The families and genera of vascular plants Vol. VIII. Flowering plants, Eudicots, Asterales, 406–417, Springer-Verlag, Berlin.
- Panero, J. L. and V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909–922.
- Panero, J. L. and J. L. Villaseñor. 1996. Novelties in Asteraceae from southern Mexico. *Brittonia* 48: 79–90.
- Pausas, J. G. and D. Schwilk. 2011. Fire and plant evolution. *New Phytologist* 193: 301–303.
- Pinna, M. G. G. de. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.

- Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogenetic reconstruction. *Cladistics* 11: 309–315.
- Porter, S. C. 2000. Snowline depression in the tropics during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* 20: 1067–1091.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253–1256.
- Powell, A. M. and B. L. Turner. 1963. Chromosome numbers in the Compositae. VII. Additional species from the southwestern United States and Mexico. *Madroño* 17: 128–139.
- Rambaut, A., and A. J. Drummond. 2010. FigTree v.1.3.1. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, UK.
- Rambaut, A. and A. J. Drummond. 2015. Tracer v1.5: a program for analyzing results from Bayesian MCMC programs such as BEAST & MrBayes. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, UK.
- Robinson, B. L. 1909. Diagnoses and transfers of the Tropical American phanerogams. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 44: 613–626.
- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1–102.
- Rodríguez, A., M. Harker, A. Quezada-Solís, and S. Casillas-Gaeta. 2006. Diversidad y potencial ornamental del género *Cosmos* Cav. (Asteraceae) en Jalisco. In Carvajal, S. [ed.], Avances en la investigación Científica en el CUCBA: XVII Semana de la Investigación Científica, 610–619, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Jalisco, México.
- Ronquist, F. and J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Ryan, K. C., E. E. Knap, and J. M. Varner. 2013. Prescribed fire in North American forests and woodlands: history, current practice, and challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: e15–e24.
- Ryding, O. and K. Bremer. 1992. Phylogeny, distribution and classification of the Coreopsideae (Asteraceae). *Systematic Botany* 17: 649–659.

- Salzmann, U., M. Williams, A. M. Haywood, A. L. A. Johnson, S. Kender, and J. Zalasiewicz. 2011. Climate and environment of a Pliocene warm world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 309: 1–8.
- Sandel, B., L. Arge, B. Dalsgaard, R. G. Davies, K. J. Gaston, W. J. Sutherland, and J. C. Svenning. 2011. The influence of late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science* 334: 660–664.
- Semple, J. C. and K. Watanabe. 2009. A review of chromosome numbers in Asteraceae with hypotheses on chromosomal base number evolution. In Funk, V.A., A. Susanna, T. Stuessy, and R. Bayer [eds.], *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*, 61–72, IAPT, Viena, Austria.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23: 565–587.
- Sherff, E. E. 1917. Studies in the genus *Bidens*. IV. *Botanical Gazette* 64: 21–41.
- Sherff, E. E. 1923. New or otherwise noteworthy Compositae I. *Botanical Gazette* 76: 78–94.
- Sherff, E. E. 1925. New or otherwise noteworthy Compositae II. *Botanical Gazette* 80: 367–389.
- Sherff, E. E. 1926. *Cosmos blakei*, a new species from Guatemala. *Botanical Gazette* 82: 333–335.
- Sherff, E. E. 1929. New or otherwise noteworthy Compositae III. *Botanical Gazette* 88: 285–309.
- Sherff, E. E. 1930. New or otherwise noteworthy Compositae IV. *Botanical Gazette* 89: 362–373.
- Sherff, E. E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8: 401–447.
- Sherff, E. E. 1936. Additions to the genus *Euphorbia* L. and to certain genera of the Compositae. *Botanical Gazette* 97: 580–609.
- Sherff, E. E. 1937. Certain new plants from Hawaii and Mexico. *American Journal of Botany* 24: 88–90.
- Sherff, E. E. 1955. *Cosmos*. In Sherff, E. E. and E. J. Alexander [eds.], *Compositae-Heliantheae-Coreopsidinae*, 130–146, North America Flora II.

- Sherff, E. E. 1959. Notes on Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* 11: 188–190.
- Sherff, E. E. 1962. New Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* 14: 172–173.
- Sherff, E. E. 1964. Some new or otherwise noteworthy Coreopsidinae (Compositae) from Mexico. *Brittonia* 16: 58–73.
- Simon, M. F., R. Grether, L. P. de Queiroz, C. Skema, R. T. Pennington, and C. E. Hughes. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359–20364.
- Smith, E. B. 1983. Transfer of *Coreopsis congregata* (Compositae: Heliantheae) to *Coreocarpus*. *Brittonia* 35: 147–149.
- Smith, E. B. 1987. Chromosome number reports 96. *Taxon* 36: 660.
- Smith, E. B. 1989. A biosystematic study and revision of the genus *Coreocarpus* (Compositae). *Systematic Botany* 14: 448–472.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.
- Stebbins, G. L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany* 25: 189–198.
- Strother, J. L. and J. L. Panero. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. *American Journal of Botany* 88: 499–502.
- Tadesse, M., D. J. Crawford, and S. C. Kim. 2001. A cladistics analysis of morphological features in *Bidens* L. and *Coreopsis* L. (Asteraceae, Heliantheae) with notes on generic delimitation and systematics. In Friis, I. and O. Ryding [eds.], Biodiversity research in the horn of Africa region, 85–102, Copenhagen: Biologiske Skrifter 54. Royal Danish Academy of Sciences and Letters.
- Thiers, B. 2015. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Torices, R. 2010. Adding time-calibrated branch lengths to the Asteraceae supertree. *Journal of Systematics and Evolution* 48 : 271–278.

- Tremetsberger, K., H. Weiss-Schneeweiss, T. Stuessy, R. Samuel, G. Kadlec, M. A. Ortiz, and S. Talavera. 2005. Nuclear ribosomal DNA and karyotypes indicate a NW African origin of South American *Hypochaeris* (Asteraceae, Cichorieae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 102–116.
- Turner, B. L. 1991. A new species of *Coreocarpus* (Asteraceae-Coreopsideae) from the State of México, Mexico. *Phytologia* 70: 42–43.
- Turner, B. L., J. H. Beaman, and F. L. Rock. 1961. Chromosome numbers in the Compositae. V. Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* 63: 121–129.
- Turner B. L., A. M. Powel, and R. M. King. 1962. Chromosome number in the Compositae. VI. Additional Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* 64: 251–271.
- Vamosi, J. C. and T. A. Dickinson. 2006. Polyploidy and diversification: a phylogenetic investigation in Rosaceae. *International Journal of Plant Sciences* 167: 349–358.
- Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J. L. Villaseñor, E. Ortiz, and A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreopsideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 536–555.
- Walker, J. D. and J. W. Geissman (compilers). 2009. Geologic time scale. *Geological Society of America Today* 19: 60–61.
- Watanabe, K. 2012. Index to chromosome numbers in Asteraceae. http://www.lib.kobe-u.ac.jp/infolib/meta_pub/G0000003asteraceae
- Wulff, A. F., J. H. Hunziker, and A. Escobar. 1996. Estudios cariológicos en Compositae. VII. *Darwiniana* 34: 213–231.
- Yu, Y, A. J. Harris, C. Blair, X. J. He. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 87: 46–49.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.

Table 1. Summary description of the various datasets and parsimony tree statistics.

	ITS	ETS	Morphology	All
Number of taxa	63	28	61	63
Number of characters/aligned length	595	1460	40	2095
Variable sites	344	653	40	1037
Informative characters	259	417	40	716
% informative characters	43	29	100	34
Best fitting model	GTR + G	GTR + G		

Appendix 1. Species, geographic distribution, and chromosome numbers in the genus *Cosmos*. x = basic chromosome number; n = gametophytic chromosome number.

	Species	Geographic distribution	n (source)
<i>Cosmos</i> section <i>Cosmos</i> Sherff ($x = 12$)			
1	<i>C. bipinnatus</i> Cav.	USA, Mexico, Guatemala	$n = 11, 12$ (Melchert, 1968, 2010; Carr et al., 1999)
2	<i>C. caudatus</i> Kunth	Mexico, Central America, Antilles, South America	$n = 24$ (Melchert, 1990, 2010; Jose and Mathew, 1995)
3	<i>C. pacificus</i> Melchert	Mexico	$n = 12$ (Melchert, 1990, 2010)
4	<i>C. parviflorus</i> (Jacq.) Pers.	USA, Mexico	$n = 12$ (Melchert 1968, 2010; Keil and Stuessy, 1975; Carr et al., 1999)
5	<i>C. sulphureus</i> Cav.	Mexico, Central America	$n = 12$ (Melchert, 1968, 2010)
<i>Cosmos</i> section <i>Discopoda</i> (DC.) Sherff ($x = 12$)			
6	<i>C. atosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	Mexico	$n = 24$ (Lawrence, 1929)
7	<i>C. concolor</i> Sherff	Mexico	$n = 36$ (Melchert, 1968)
8	<i>C. deficiens</i> Melchert	Mexico	$n = 12$ (Melchert, 2010)
9	<i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc.	Mexico, Guatemala	$n = 12, 24$ (Turner et al., 1961, 1962; Melchert, 1968, 2010)
10	<i>C. jaliscensis</i> Sherff	Mexico	$n = 24, 36$ (Melchert 1968, 2010)
11	<i>C. juxtlahuacensis</i> Panero & Villaseñor	Mexico	$n = 13$ (Strhoother y Panero, 2001)
12	<i>C. longipetiolatus</i> Melchert	Mexico	No data

13	<i>C. mattfeldii</i> Sherff	Mexico	No data
14	<i>C. mcvaughii</i> Sherff	Mexico	n= 12 (Melchert, 1968)
15	<i>C. modestus</i> Sherff	Mexico	n= 12 (Melchert, 2010)
16	<i>C. montanus</i> Sherff	Mexico	n= 24 (Melchert, 1968)
17	<i>C. nelsonii</i> Rob. & Fern.	Mexico	No data
18	<i>C. nitidus</i> Paray	Mexico	n= 12 (Castro-Castro et al., 2015)
19	<i>C. palmeri</i> B. L. Rob.	Mexico	n= 24 (Melchert, 1968, 2010)
20	<i>C. peucedanifolius</i> Wedd.	Argentina, Bolivia, Peru	n= 12 (Robinson et al., 1981; Wulff et al., 1996)
21	<i>C. pringlei</i> B. L. Rob. & Fernald	Mexico	n= 46, 48 (Melchert, 2010)
22	<i>C. pseudoperfoliatus</i> Art. Castro, Harker & Aaron Rodr.	Mexico	n= 24 (Castro-Castro et al., 2015)
23	<i>C. purpureus</i> (DC.) Benth & Hook. f. ex Hemsl.	Mexico	n= 12, 24 (Melchert, 1968, 2010)
24	<i>C. ramirezianus</i> Art. Castro, Harker & Aaron Rodr.	Mexico	n= 12 (Castro-Castro et al., 2015)
25	<i>C. scabiosoides</i> Kunth	Mexico	n= 12, 24 (Melchert, 1968, 2010)
26	<i>C. schaffnerii</i> Sherff	Mexico	n= 12 (Melchert, 1968)
27	<i>C. sessilis</i> Sherff	Mexico	No data
28	<i>C. sherffii</i> Melchert	Mexico	n= 12 (Melchert, 1967)
29	<i>C. stellatus</i> Sherff	Mexico	n= 12 (Melchert, 1990, 2010)

***Cosmos* section *Mesinenia* Sherff (x = 11)**

30	<i>C. carvifolius</i> Benth.	Mexico	n= 11 (Powell and Turner, 1963; Melchert, 1968, 2010)
31	<i>C. crithmifolius</i> Kunth	Mexico, Central America	n= 33 (Melchert, 1968, 2010)
32	<i>C. intercedens</i> Sherff	Mexico	n= 11 (Melchert, 1968, 2010)
33	<i>C. landii</i> Sherff var. <i>landii</i>	Mexico	n= 22 (Melchert, 1968, 2010)
34	<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl.	Mexico	n= 22 (Melchert, 1968)
35	<i>C. ochroleucoflorus</i>	Mexico	n= 22 (Melchert, 1968, Melchert 2010)

Appendix 2. Specimens examined, accession numbers, and GenBank identification code (ITS, ETS respectively) for the materials included in the molecular analysis. All ingroup vouchers deposited at IBUG (herbarium acronyms as Thiers, 2015).

Ingroup. *Cosmos atosanguineus* (Hook.) Ort. A. Castro-Castro et al. 1265 (AC847530; AC847530). *C. bipinnatus* Cav. A. Rodríguez et al. 6007 (AC847530; AC847530). *C. carvifolius* Benth. A. Rodríguez & A. Castro-Castro 5805 (AC847530; AC847530). *C. caudatus* Kunth. G. Vargas-Amado & J.A. Pérez de la Rosa s.n. (AC847530; AC847530). *C. concolor* Sherff. M. Harker & A. Castro-Castro 3997 (AC847530; AC847530). *C. crithmifolius* Kunth. A. Rodríguez et al. 6417 (AC847530; AC847530). *C. deficiens* Sherff. A. Castro-Castro et al. 3240 (AC847530; AC847530). *C. diversifolius* Otto ex Knowles & Westc. A. Rodríguez & L. F. Pérez-Álvarez 5510 (AC847530; AC847530). *C. diversifolius* var. *pumilus* Sherff. A. Rodríguez et al. 5982 (AC847530; AC847530). *C. intercedens* Sherff. Rodríguez et al. 5363 (AC847530; AC847530). *C. jaliscensis* Sherff. A. Rodríguez 4894 (AC847530; AC847530). *C. juxtlahuacensis* Panero & Villaseñor. A. Rodríguez et al. 5949 (AC847530; AC847530). *C. landii* Sherff var. *landii*. A. Rodríguez & A. Castro-Castro 5131 (AC847530; AC847530). *C. landii* Sherff var. *achalconensis* Melchert. A. Rodríguez et al. 4976 (AC847530; AC847530). *C. linearifolius* (Sch. Bip.) Hemsl. M. Harker & A. Castro-Castro 4023 (AC847530; AC847530). *C. longipetiolatus* Melchert. A. Castro-Castro & J. L. Villa-Vázquez 2296 (AC847530; AC847530). *C. mattfeldii* Sherff. J. González & A. Vázquez-García 708 (AC847530; AC847530). *C. mcvaughii* Sherff. A. Rodríguez & A. Quezada-Solís 5006 (AC847530; AC847530). *C. modestus* Sherff. A. Rodríguez et al. 5625 (AC847530; AC847530). *C. montanus* Sherff. A. Castro-Castro et al. 1949 (AC847530; AC847530). *C. nelsonii* Rob. & Fern. A. Rodríguez et al. 6525 (AC847530; AC847530). *C. nitidus* Paray. A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6009 (AC847530; AC847530). *C. ochroleucoflorus* Melchert. M. Harker et al. 3964 (AC847530; AC847530). *C. pacificus* Melchert. A. Castro-Castro et al. 1991 (AC847530; AC847530). *C. palmeri* B. L. Rob. A. Rodríguez et al. 6122 (AC847530; AC847530). *C. parviflorus* (Jacq.) Pers. A. Castro-Castro et al. 1868 (AC847530; AC847530). *C. peucedanifolius* Wedd. P. Carrillo-Reyes & A. Cosacov 5941 (AC847530; AC847530). *C. pringlei* B. L. Rob. M. Harker et al. 3994 (AC847530; AC847530). *C. pseudoperfoliatus* Art. Castro, Harker & Aaron Rodr. A. Castro-Castro & A. Rodríguez 1979 (AC847530; AC847530). *C.*

purpureus (DC.) Benth & Hook. f. ex Hemsl. A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6035 (AC847530; AC847530). *C. ramirezianus* Art. Castro, Harker & Aaron Rodr. A. Castro-Castro & L. M. González-Villarreal 2295 (AC847530; AC847530). *C. scabiosoides* Kunth. A. Rodríguez et al. 4004a (AC847530; AC847530). *C. schaffnerii* Sherff. A. Rodríguez & G. Vargas-Amado 6034 (AC847530; AC847530). *C. sessilis* Sherff. A. Rodríguez et al. 5922 (AC847530; AC847530). *C. sherffii* Melchert. A. Rodríguez et al. 6511 (AC847530; AC847530). *C. stellatus* Sherff. A. Castro-Castro et al. 2222 (AC847530; AC847530). *C. sulphureus* Cav. A. Rodríguez et al. 5998 (AC847530; AC847530).

Outgroup. *Helianthus annuus* L. (AF047924; DQ486533). *H. arizonensis*. R.C. Jacks (AF047931; DQ486542). *H. maximiliani* H. Schrad. (AF047949; DQ486591). *Bidens cronquistii* (Sherff) Melchert (AF330102;–). *B. herzogii* (Sherff) D.J.N. Hind (AC847530; AC847530). *B. hintonii* (Sherff) Melchert (AF330101;–). *B. ocellatus* (Greenm.) Melchert (AC847530; AC847530). *B. rostrata* Melchert (AC847530; AC847530). *Coreocarpus congregatus* (S.F. Blake) E.B. Sm. (AF330089; AC847530). *C. dissectus* (Benth.) S.F. Blake (AF330099;–). *C. insularis* (Brandege) E.B. Sm. (AF330100;–). *C. sanpedroensis* E.B. Sm. (AF330098;–). *C. sonoranus* Sherff (AF330097;–). *Coreopsis pervelutina* Sagást. (AY429083;–). *C. pickeringii* A. Gray (AY429084;–). *Dahlia brevis* P.D. Sorensen (AC847530; AY117524). *D. sherffii* P.D. Sorensen (AF165834; AY117483). *D. wixarika* Art. Castro, M. Carrasco-Ortiz & Aaron Rodr. (AC847530; AC847530). *Ericentrodea corazonensis* (Hieron.) S.F. Blake & Sherff (AY429088;–). *E. decomposita* S.F. Blake & Sherff (AY429089;–). *Henricksonia mexicana* B.L. Turner (AY429092; AC847530). *Narvalina domingensis* (Cass.) Less. (AY429097;–). *Oparanthus teikiteetini* (Florence & Stuessy) R.K. Shannon & W.L. Wagner (AY429098;–). *Thelesperma longipes* A. Gray (AC847530; AC847530).

Functional group. *Athroisma hastifolium* Mattf. (AF229258;–). *Blepharispermum zanguebaricum* Oliv. & Hiern. (AF229260; GU818123). *Marshallia cespitosa* Nutt. ex DC. (KP715512;–). *Baileya pauciradiata* Harv. & A. Gray. (AF229275;–).

Appendix 3. Description of morphological and chromosomal characters states.

1. Duration: perennial (0), annual (1). **2. Habit:** shrub (0), herbaceous (1). **3. Leaf distribution:** basal (0), cauline (1). **4. Stem indumentum:** pubescent (0), glabrous (1). **5. Stem surface:** striate (0), smooth (1). **6. Stem form:** tetragonal (0), hexagonal (1), terete (2). **7. Stem modification type:** rhizome with axonomorph root (0), rhizome with tuberous root (1), rhizome with tuberous-fasciculate root. **8. Root type:** axonomorph (0), tuberous (1). **9. Leaf support:** sessile (0), petiolate (1). **10. Petiole modification:** winged (0), solid (1). **11. Leaf blade:** whole (0), segmented (1). **12. Segmented leaf types:** pinnatisect (0), bipinnatisect (1), tripinnatisect (2). **13. Leaf form in a general outline:** linear (0), ovate (1), deltoid (2), lanceolate (3). **14. Leaf segments:** linear (0), ovate (1), deltoid (2), lanceolate (3). **15. Leaf surface:** pubescent (0), glabrous (1). **16. Leaf margin:** ciliate (0), smooth (1). **17. Leaf texture:** coriaceous (0), membranaceous (1). **18. Receptacle form:** flat (0), convex (1). **19. Ray florets apex:** whole (0), bilobate (1), trilobate (2). **20. Ray florets color:** white (0), pink (1), yellow (2), purple (3), orange (4). **21. Ray florets number:** five (0), eight (1), ten (2), twelve (3). **22. Sexual condition of ray florets:** fertile (0), sterile (1). **23. Disc florets colour:** white (0), pink (1), yellow (2), purple (3). **24. Disc florets number:** 10/20 (0), 21/30 (1), 31/50 (2), 51/80 (3), 200 or more (4). **25. Internal involucre bracts number:** 4 (0), 5 (1), 6 (2), 8 (3), 10 (4), 12 (5), 25 or more (6). **26. External involucre bracts number:** 4 (0), 5 (1), 6 (2), 7 (3), 8(4), 10 (5), 25 or more (6). **27. External involucre bracts surface:** glabrous (0), pubescent (1). **28. External involucre bracts length:** shorter than the ray flowers (0), longer than ray flowers (1). **29. Achenes sides:** 2 (0), 4 (1). **30. Achene grooves:** 0 (0), 1 (1), 2 (2), 4 (3). **31. Achene grooves amplitude:** 0.1–0.5 mm (0), 0.6–1.2 mm (1). **32. Achene grooves ornamentation:** with a longitudinal crest (0), without a longitudinal crest (1). **33. Pappus nature:** rudimentary (0), awn (1), scale (2). **34. Awn surface:** with retrorse hairs (0), with antrorse hairs (1), glabrous (2). **35. Achene shape:** linear (0), fusiform (1), ovate (2). **36. Achene accessories:** winged (0), wingless (1). **37. Achene awn number:** 2 (0), 4 (1), 6 (2), 8 (3). **38. Anther filament surface:** glabrous (0), pubescent (1). **39. Anther color:** black (0), brown (1). **40. Pollen color:** yellow (0), white (1). **41. Chromosome basic number:** 9 (0), 10 (1), 11 (2), 12 (3), 13 (4), 14 (5), 16 (6), 17 (7), 18 (8). **42. Ploidy level:** diploid (0),

tetraploid (1), hexaploid (2), octoploid (3), diploid + tetraploid (4), tetraploid + hexaploid (5).

Appendix 3. Morphological data matrix. For character description see Appendix 2.

Abbreviations: *B*= *Bidens*, *C*= *Cosmos*, *Co*= *Coreocarpus*, *Cs*= *Coreopsis*, *D*= *Dahlia*, *E*= *Ericentrodea*, *H*= *Helianthus*, *He*= *Henricksonia*, *O*= *Oparanthus*. Polymorphism: A= 0/1; B= 0/1/2; C=0/2; D=1/2; E= 1/2/3; F=1/3; G=0/2; H=2/3; I=2/4; J=0/1/3; K=4/5; L=3/4; M=1/2/3/4/5; N=2/3/5; P=2/9. Symbols: (?) unknown, (-) inapplicable.

1.	Taxa	1–10	11–20	21–30	31–40
2.	<i>H. annuus</i>	101002-010	0-F-01002I	E124661000	--2-21-010
3.	<i>H. arizonensis</i>	101002-010	0-F-01002I	E124661000	--2-21-010
4.	<i>H. maximiliani</i>	101002-010	0-F-01002I	E124661000	--2-21-010
5.	<i>B. cronquistii</i>	101112-00-	0-0-1010D1	0110GA100H	0111--0011
6.	<i>B. herzogii</i>	101112-00-	0-0-1010D1	0110GA100H	0111010011
7.	<i>B. hintonii</i>	101112-00-	0-0-1010D1	0110GA100H	011--10011
8.	<i>B. ocellatus</i>	101112-00-	0-0-1010D1	0110GA100H	0111010011
9.	<i>B. rostrata</i>	101112-00-	0-0-1010D1	0110GA100H	01--010011
10.	<i>Co. congregatus</i>	101012-0A1	1A11001?0I	1120340000	-10202000
11.	<i>Co. dissectus</i>	101012-0A1	1A11001?0I	1120340000	-10202000
12.	<i>Co. insularis</i>	101012-0A1	1A11001?0I	1120340000	-10202000
13.	<i>Co. sanpedroensis</i>	101012-0A1	1A11001?0I	1120340000	-10202000
14.	<i>Co. sonoranus</i>	101012-0A1	1A11001?0I	1120340000	-10202000
15.	<i>Cs. pervelutina</i>	001012000-	0-F-010022	0020200000	--0-20-010
16.	<i>Cs. pickerengii</i>	001012000-	0-F-010022	0020200000	--0-20-010
17.	<i>D. brevis</i>	001102111A	1B1EA0100M	112E310000	--0-01-010
18.	<i>D. sherffii</i>	001102111A	1B1EA0100M	112E310000	--0-01-010
19.	<i>D. wixarika</i>	001102111A	1B1EA0100M	112E310000	--0-01-010
20.	<i>E. corazonensis</i>	0111120010	1111111212	E02H4310A0	--D2GA0010
21.	<i>E. decomposita</i>	0111120010	1111111212	E02H4310A0	--D2GA0010
22.	<i>He. mexicana</i>	0111120010	1111111212	E02H4310A0	--D2GA0010
23.	<i>N. domingensis</i>	0111120010	1111111212	E02H4310A0	--D2GA0010
24.	<i>O. teikiteetini</i>	0111120010	1111111212	E02H4310A0	--D2GA0010
25.	<i>T. longipes</i>	0111120010	1111111212	E02H4310A0	--D2GA0010
26.	<i>C. atrosanguineus</i>	0010121111	AAFF0011G3	11H2340011	111011A110

1.	Taxa	1-10	11-20	21-30	31-40
27.	<i>C. bipinnatus</i>	101011-010	1D1000112A	1123111011	011011G110
28.	<i>C. carvifolius</i>	0110020011	1020001021	A10101001D	1010112101
29.	<i>C. caudatus</i>	101A11-010	1D13101121	1120111A11	0110110110
30.	<i>C. concolor</i>	0010121111	A013001023	2131210011	1110110100
31.	<i>C. crithmifolius</i>	0111010010	A0A0100A21	002BF40011	1010112110
32.	<i>C. deficiens</i>	0000121110	1111001020	112D110011	1110112110
33.	<i>C. diversifolius</i>	00AA121110	AA110010GA	D1223K0011	111011B110
34.	<i>C. diversifolius</i> var. <i>pumilus</i>	0001121110	10110010G1	D1213K0011	101011B110
35.	<i>C. intercedens</i>	0111020010	1A20000A21	0120140011	1110112110
36.	<i>C. jaliscensis</i>	0010121110	A011001003	112D330011	1010110110
37.	<i>C. juxtlahuacensis</i>	0010121111	1111001023	1122340011	1010110110
38.	<i>C. landii</i>	0111010010	1020100A22	0120140011	111011A110
39.	<i>C. landii</i> var. <i>achalconensis</i>	0111010010	1020100A2B	0120140011	111011A110
40.	<i>C. linearifolius</i>	011101000-	A0G0100A21	11112K0011	1110110111
41.	<i>C. longipetiolatus</i>	0011121110	1011001003	1122340011	1010110110
42.	<i>C. mattfeldii</i>	0010121110	10130010G3	113H340011	1110110100
43.	<i>C. mcvaughii</i>	0011122011	10130010G0	1123N40011	1110112110
44.	<i>C. modestus</i>	0010121110	1021001001	1121340011	1010110100
45.	<i>C. montanus</i>	0010121110	A01F0010G3	D12D340011	1110110110
46.	<i>C. nelsonii</i>	0010121110	1111001001	D123340011	1110111110
47.	<i>C. nitidus</i>	0010121110	10110010G1	1132340011	1110110110
48.	<i>C. ochroleucoflorus</i>	011101000-	0-0-100A21	0100340011	101011D111
49.	<i>C. pacificus</i>	101111-010	1A13101101	1122341011	1110110110
50.	<i>C. palmeri</i>	0010121110	A01F0010GA	D121340011	1110111110
51.	<i>C. parviflorus</i>	101012-010	101010111A	112D340111	0110111110
52.	<i>C. peucedanifolius</i>	001012110-	101F0110GA	112H3L0011	101011A110
53.	<i>C. pringlei</i>	0010121110	A01F0010G1	1123350011	1110111110
54.	<i>C. pseudoperfoliatus</i>	001111110-	10D0110123	112H450011	1010110110

1.	Taxa	1-10	11-20	21-30	31-40
55.	<i>C. purpureus</i>	0010121110	1021001003	11H1340011	1110110110
56.	<i>C. ramirezianus</i>	0011111110-	10D0110123	112H450011	1010110110
57.	<i>C. scabiosoides</i>	0010121110	A01F0010G3	11HH340011	1110110100
58.	<i>C. schaffneri</i>	0000121110	1013301021	1122320011	1110110110
59.	<i>C. sessilis</i>	00101211A0	102F10102J	112A340011	1110110100
60.	<i>C. sherffii</i>	0000121111	1D13111?21	A12?3F0011	??10?101??
61.	<i>C. stellatus</i>	0010121110	1023101023	1121340011	1110110100
62.	<i>C. sulphureus</i>	101011-010	1111001124	112D341011	0110110110

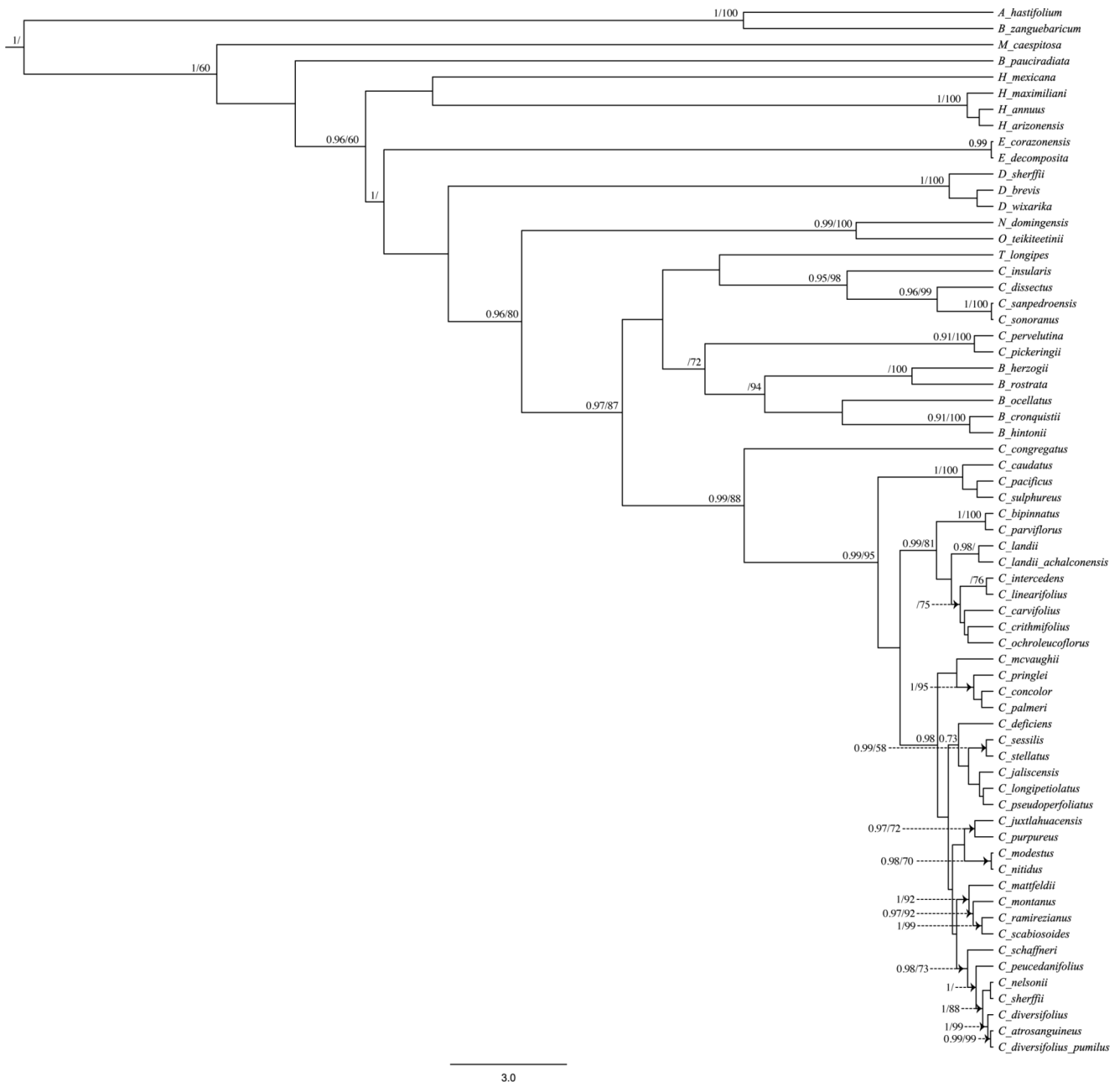


Fig. 1. Majority rule consensus tree from ITS and ETS sequence data, obtained using four Bayesian Inference analyses with 20,000,000 generations each one. Model used GTR + G, sample size 2,055 bp. Posterior probability/Likelihood bootstrap values are indicated at the nodes.

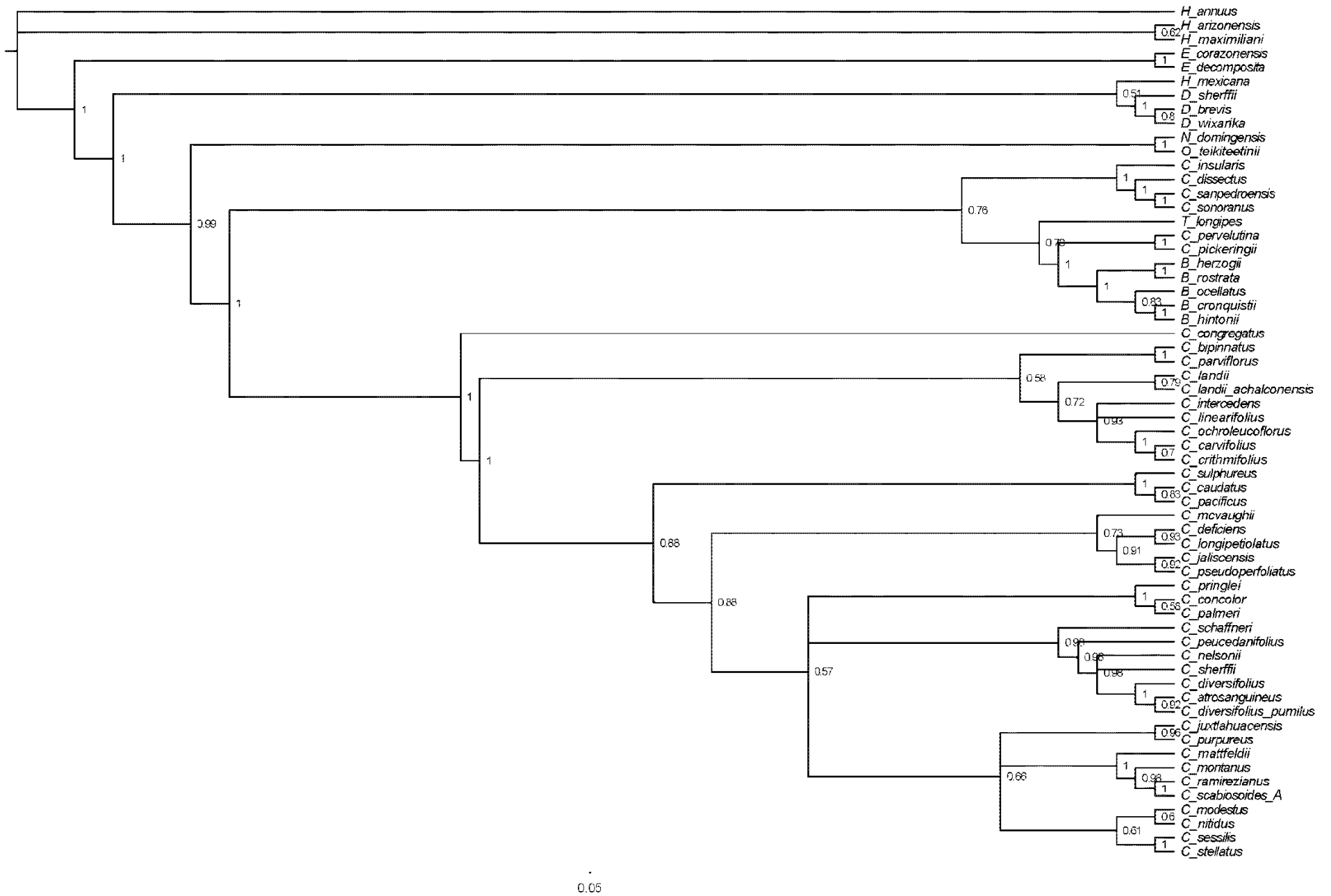


Fig. 1S. Majority rule consensus tree from ITS and ETS sequence data, obtained using Bayesian Inference analysis with 20,000,000 generations. Model used GTR + G, sample size 2,055 bp. Probability values are indicated at the nodes.

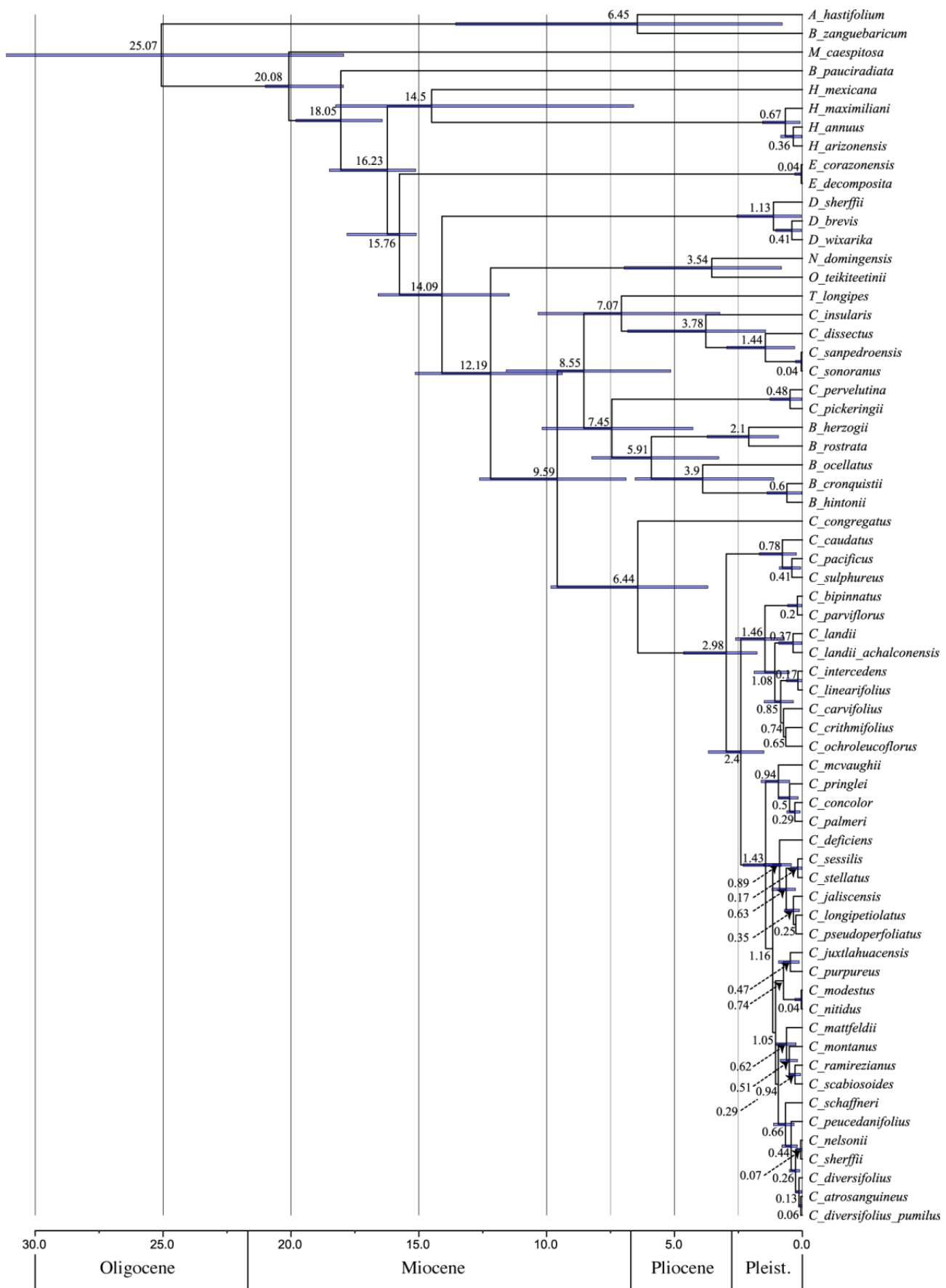


Fig. 2. A chronogram for Athroismeae tribe, Helianthoid group, and Coreopsideae tribe (Asteraceae) obtained under a relaxed clock model applied to ITS and ETS. The node bars indicate 95% posterior probability density intervals. The geological time scale is in millions of years and follows Walker and Geissman (2009).

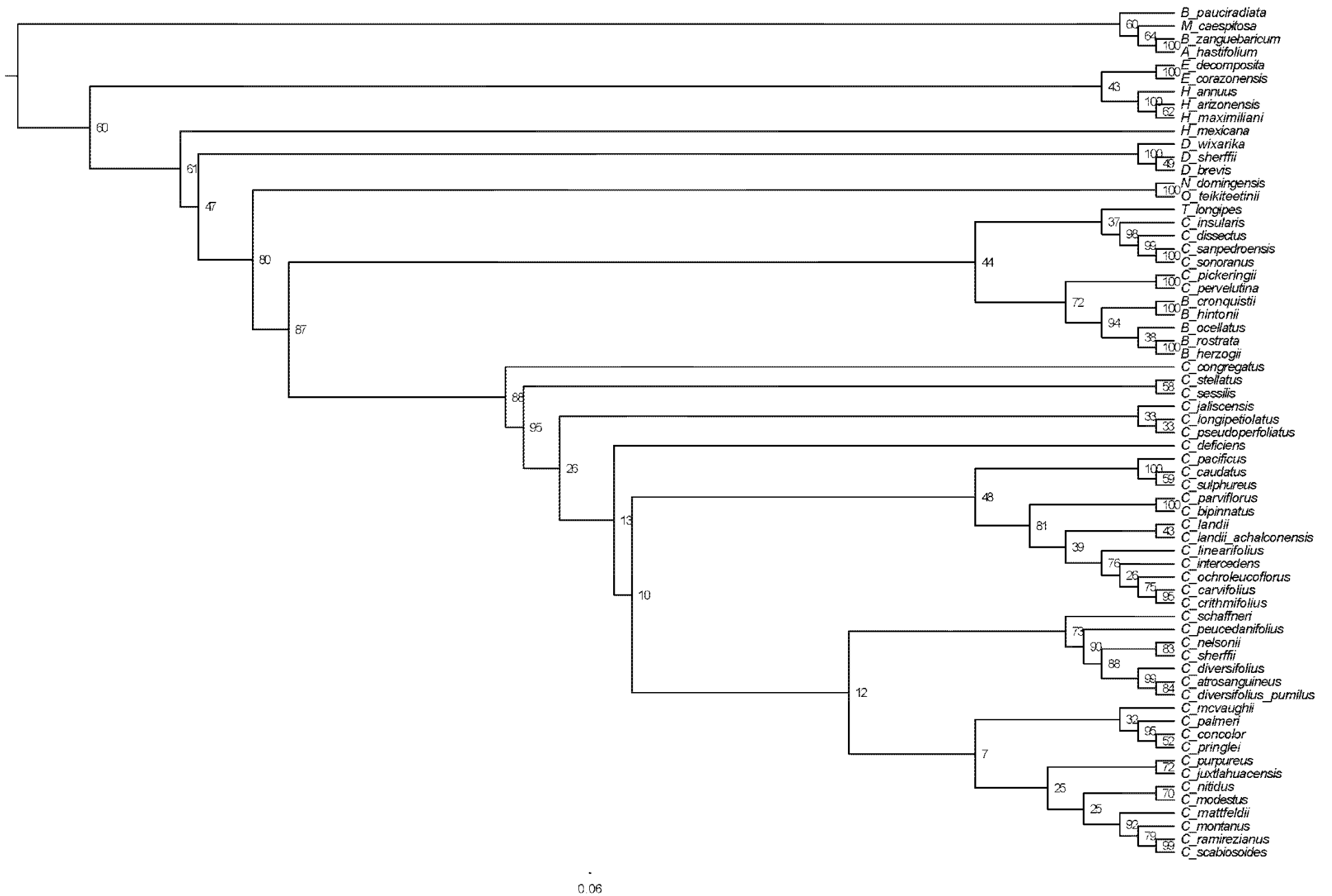


Fig. 2S. The best ML phylogram from the combined analysis of ITS and ETS sequence data. Model used GTR + G, sample size 2,055 bp. Maximum likelihood bootstrap values are indicated at nodes.

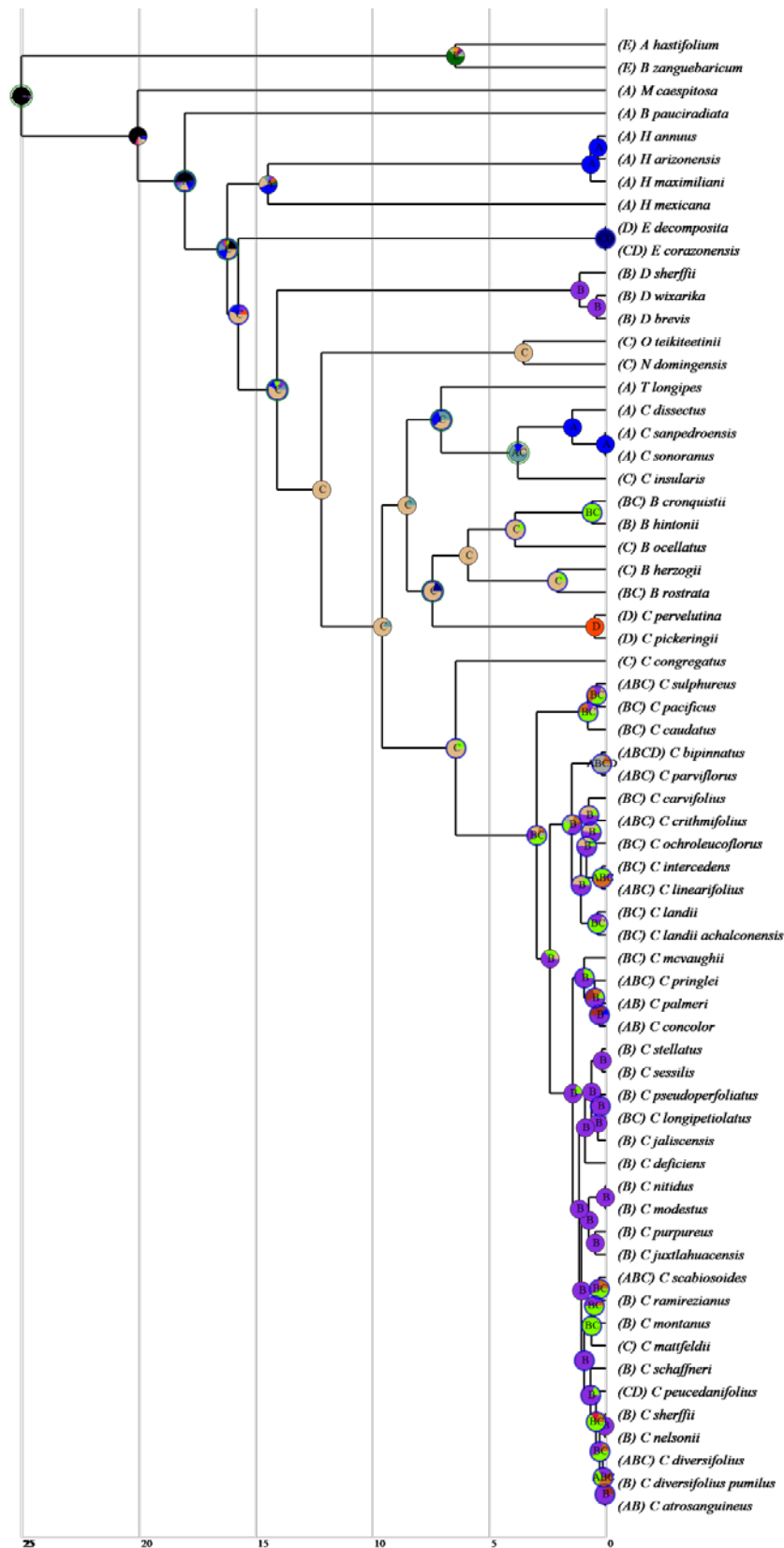


Fig. 3. Ancestral area reconstruction for the genus *Cosmos* and related genera of tribe Coreopsideae. Pie charts at nodes represent 95% confidence intervals of the relative frequencies of ancestral area optimizations across the entire Bayesian phylogeny. Time of origin for *Cosmos* and outgroups based on the relaxed clock model are indicated below. A= Nearctic Region; B= Mexican Transition Zone; C= Neotropical Region; D= South America Transition Zone; E= Africa. The geological time scale is in millions of years and follows Walker and Geissman (2009).

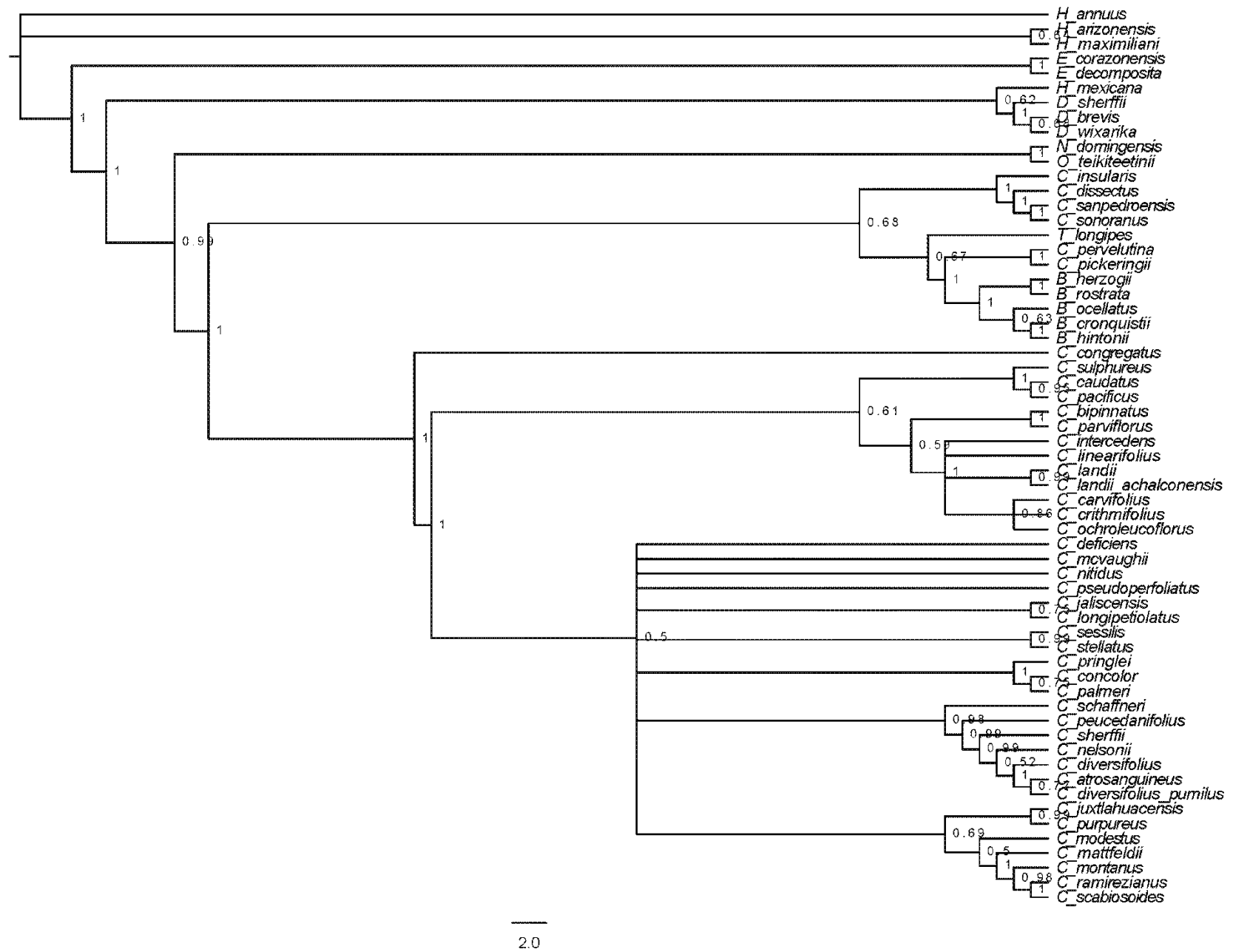
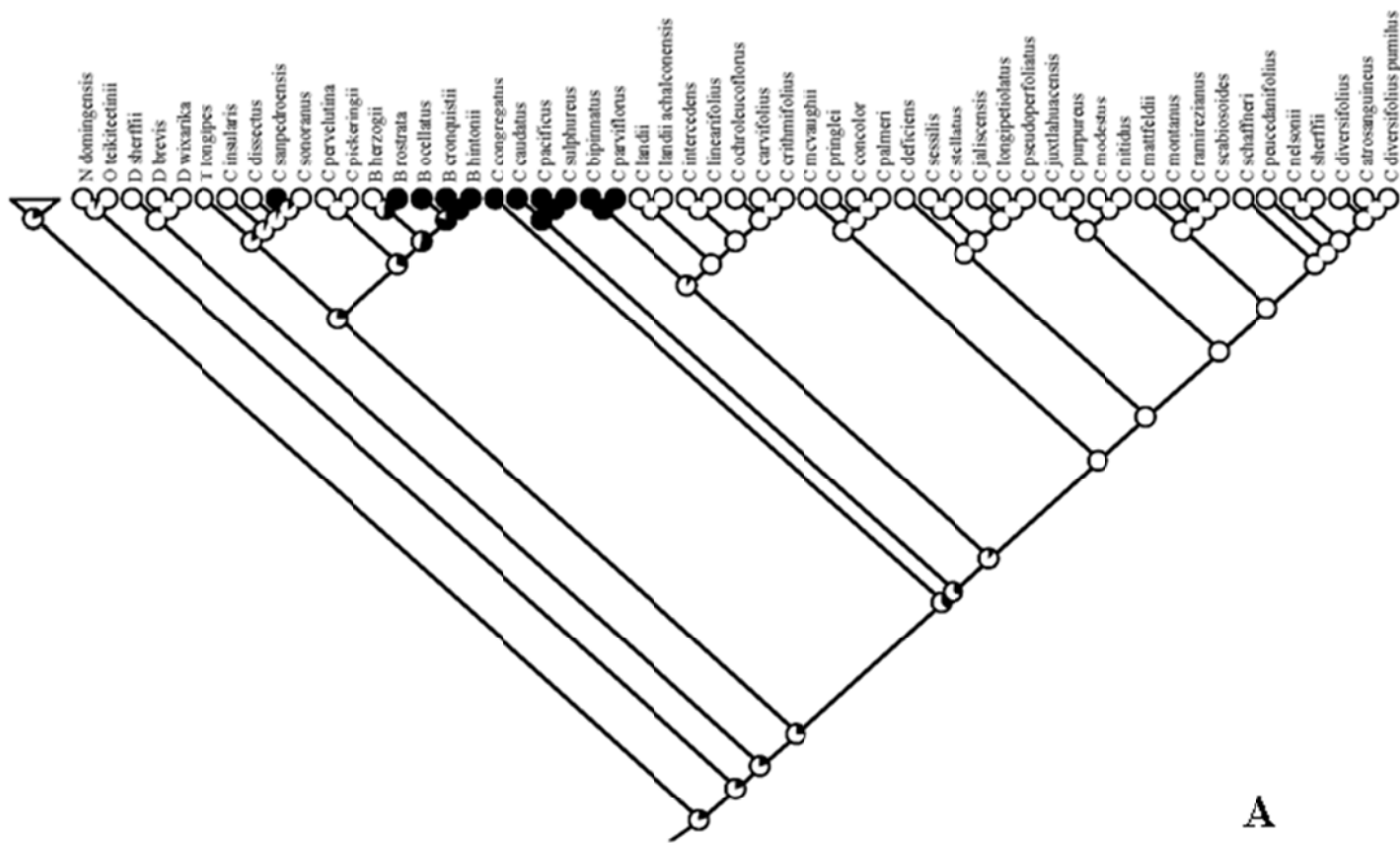
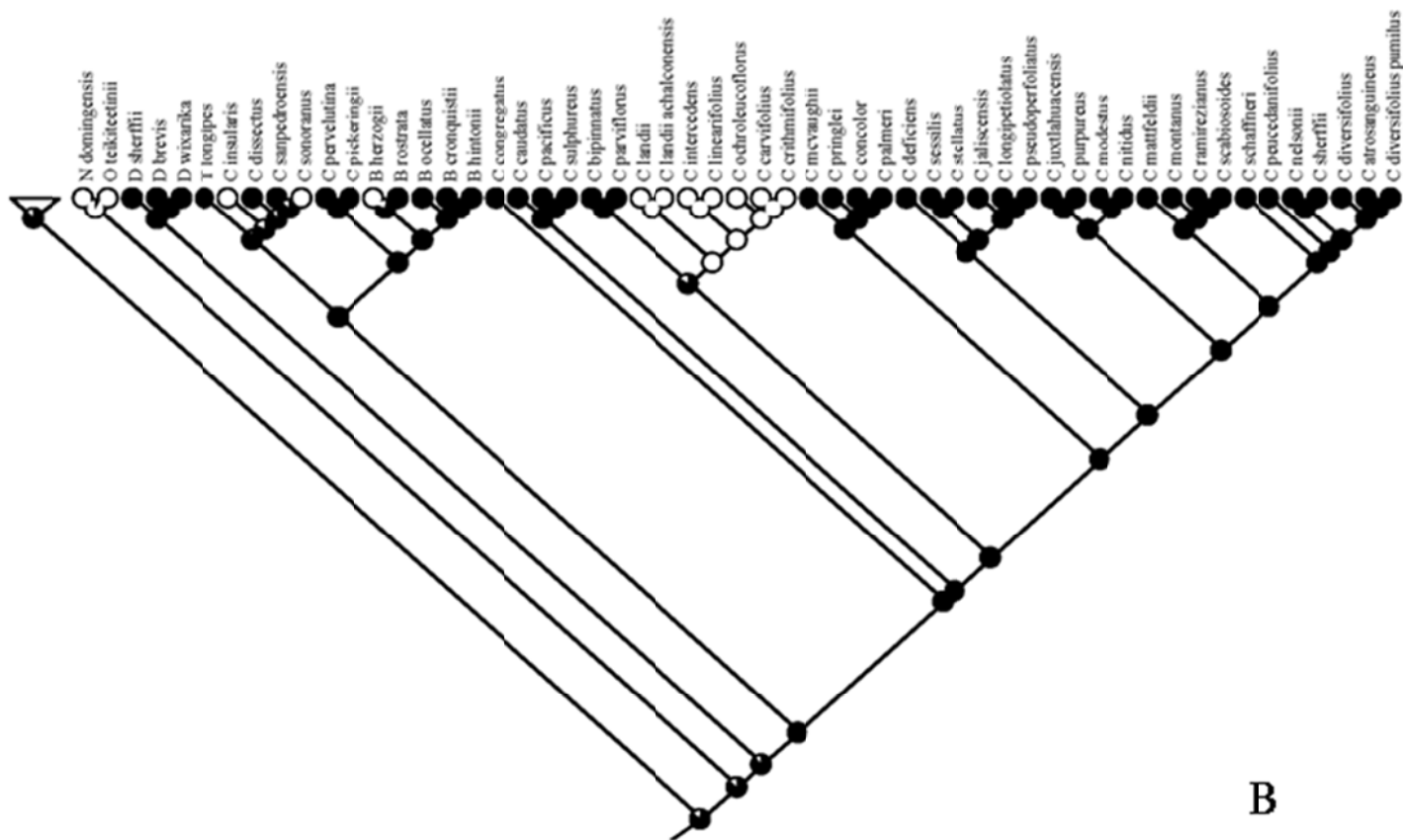


Fig. 3S. Majority rule consensus tree based on the combined ITS and ETS sequence and morphological data, obtained using Bayesian Inference analysis with 20,000,000 generations. Sample size 2,095 characters. Probability values are indicated at the nodes.



A



B

Fig. 4. Likelihood character reconstruction of survival strategy and habit in the genus *Cosmos* and related genera. **A.** Color pies represent survival strategy: perennial (white) and annual (black). **B.** Color pies represent habit diversity: herbs (white), and suffrutex (black).

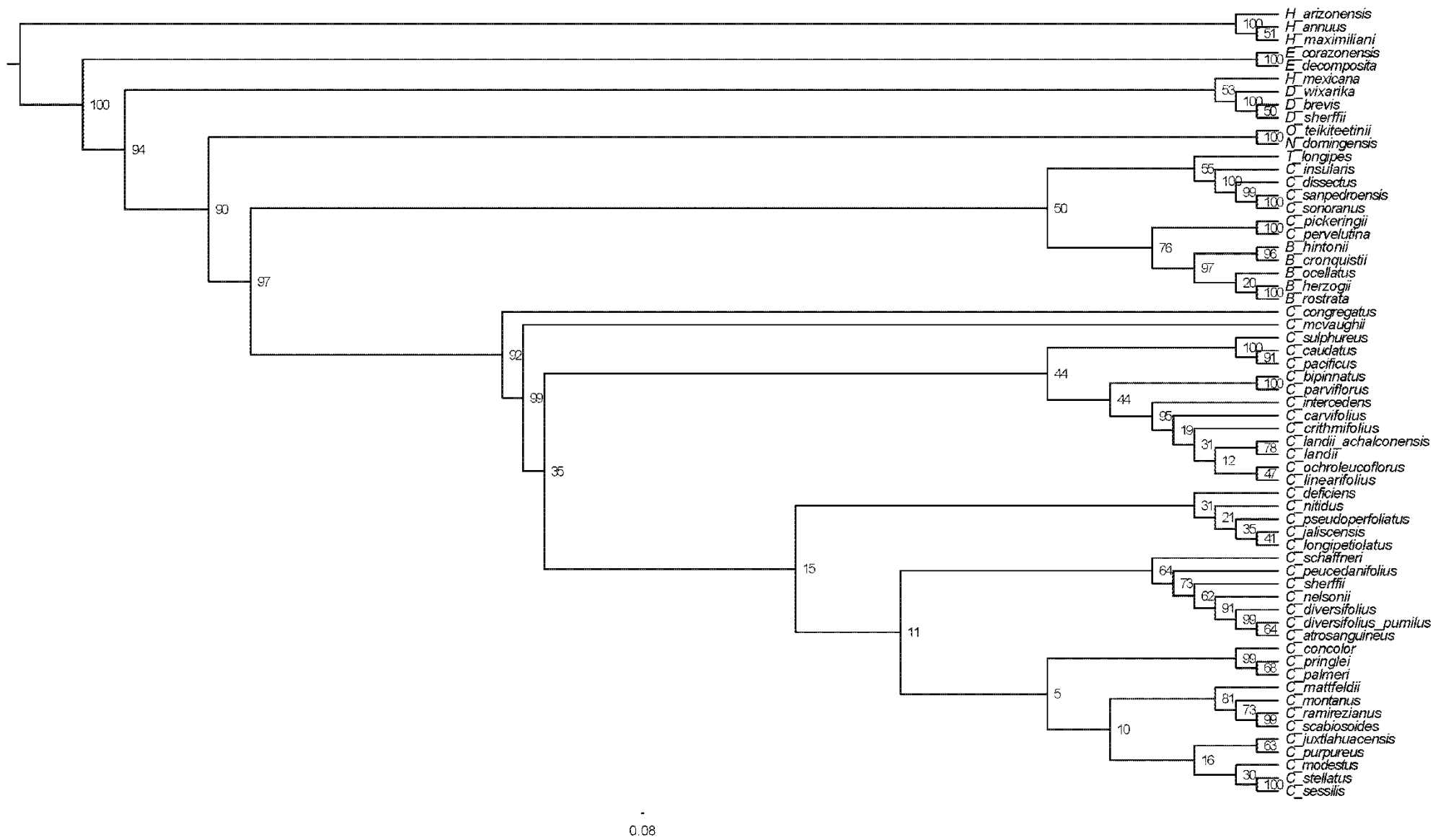
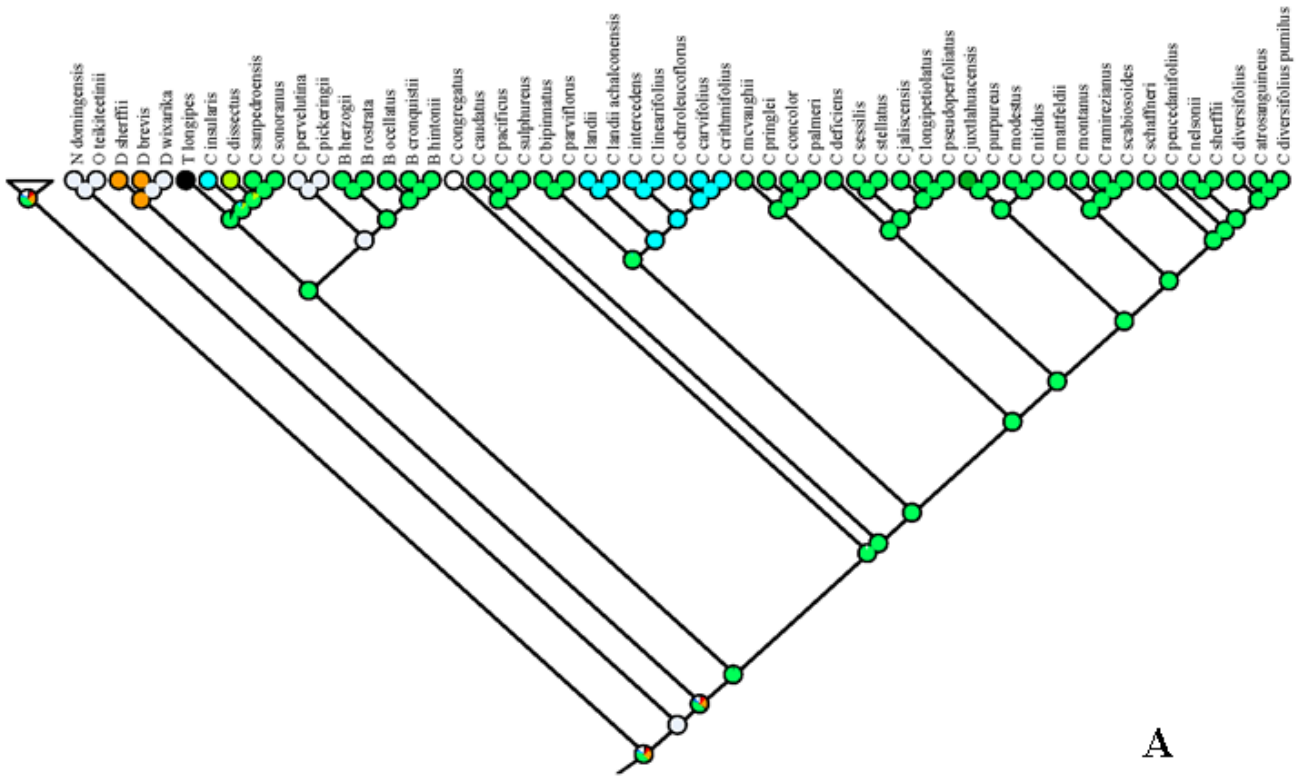
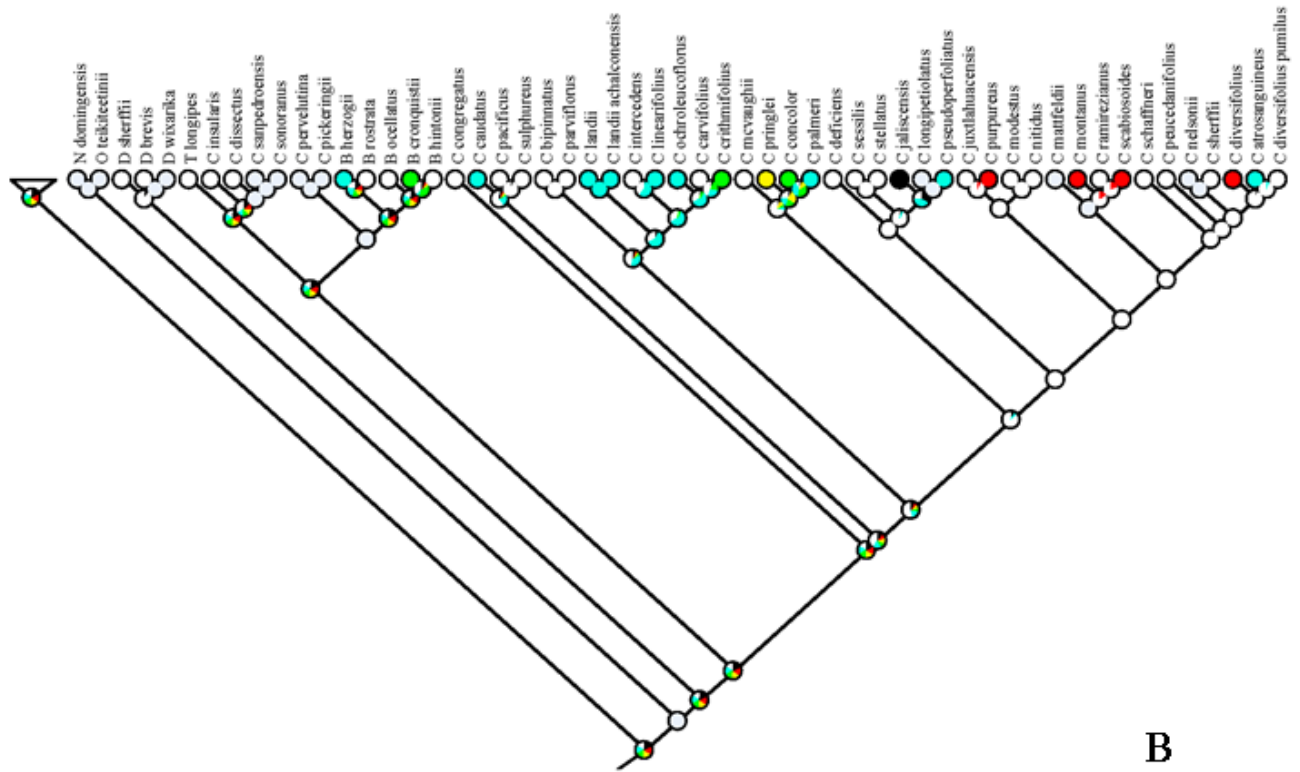


Fig. 4S. The best ML phylogram based on the combined analysis of ITS and ETS sequence and morphological data. Model used GTR + G, sample size 2,095 characters. ML bootstrap values are indicated at the nodes.



A



B

Fig. 5. Likelihood character reconstruction of basic chromosome number and ploidy level in the genus *Cosmos* and related genera. **A.** Color pies represent the chromosome basic number evolution: white ($x = 9$), light blue ($x = 11$), green ($x = 12$), yellow ($x = 14$), orange ($x = 16$), red ($x = 17$), black ($x = 18$). **B.** Color pies represent the ploidy level: diploid (white), tetraploid (light blue), hexaploid (green), octoploid (yellow), diploid+tetraploid (red), tetraploid+hexaploid (black).

Capítulo 6. Diversidad y valor ornamental del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreoideae).

DIVERSIDAD Y VALOR ORNAMENTAL DEL GÉNERO *Cosmos* Cav. (ASTERACEAE)

Arturo Castro Castro¹, Mollie Harker Shumway¹, Georgina Vargas Amado¹, Aarón Rodríguez Contreras¹

RESUMEN

El género Cosmos Cav., concentra 34 especies y es exclusivo de América. México representa su centro de origen y diversificación y en el estado de Jalisco se concentra la mayor diversidad. Cosmos comprende tres secciones. Cosmos sección Discopoda comprende 22 especies de hierbas perennes, con raíces tuberosas que crecen a partir de un rizoma corto y cabezuelas con 8-12 flores liguladas de color blanco, rosa, morado ó púrpura. Cosmos sección Cosmos, incluye cinco especies de hierbas anuales con cabezuelas de ocho flores liguladas de color blanco, rosa, violeta o anaranjado. Mientras que Cosmos sección Mesinenia agrupa nueve especies sufrútices con raíces axonomorfas y cabezuelas con 5-8 (10) flores liguladas de color blanco, rosa, violeta o amarillo. El presente trabajo incluyó la consulta de las principales colecciones botánicas nacionales, la recolección en campo de las especies y materiales para su propagación y el cultivo y mantenimiento de los materiales. Se obtuvieron materiales de 33 especies y 30 de ellas se mantienen en cultivo en el Jardín Botánico de la Universidad de Guadalajara. Todas las especies florecen durante el periodo de lluvias. Las cabezuelas son muy atractivas y de potencial ornamental elevado. La sección Discopoda es difícil de cultivar en condiciones de jardín, mientras que las especies de las secciones Cosmos y Mesinenia suelen ser más resistentes y viables para su cultivo a través de materiales vegetativos y reproductivos. Por último, son necesarios estudios que documenten la latencia y germinación de semillas, el mantenimiento de plántulas y la hibridación interespecífica.

¹ Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara.
arca68@hotmail.com; mharker@cucba.udg.mx; gvargasamado@yahoo.com.mx; rca08742@cucba.udg.mx

INTRODUCCIÓN

En el territorio mexicano crecen 22,351 (Rzedowski 1991, Villaseñor 2003) de las cerca de 250,000 especies de Magnoliophyta hasta ahora conocidas, es decir, el 9%. Una muestra de tal diversidad, es la familia Asteraceae. A nivel mundial, Asteraceae está integrada por 1,535 géneros y 23,000 especies (Bremer 1994). Para México, Rzedowski (1991) estimó la presencia de 314 géneros y 2,400 especies, Turner & Nesom (1993) calcularon la presencia de 323 géneros y 2,700 especies, mientras que Villaseñor (1993) registró la existencia de 2,861 especies agrupadas en 387 géneros. De cualquier forma, Asteraceae es el grupo de plantas con flores más diverso en México y cerca del 63% de sus especies son endémicas (Villaseñor 1993, Turner & Nesom 1993). Un ejemplo al caso es la tribu Coreoptideae (Less.) Turner y Powell, la cual concentra 50% de su diversidad en México, esto es, 590 especies incluidas en 24 géneros (Crawford et al. 2009).

El género *Cosmos* Cav. pertenece a Coreoptideae (Ryding & Bremer 1992) y también es un buen ejemplo de la diversidad y endemidad de las asteráceas mexicanas. *Cosmos* está agrupado junto a los géneros *Coreopsis* L., *Coreocarpus* Benth., *Dahlia* Cav., *Heterosperma* Cav., *Henricksonia* B.L. Turner, *Thelesperma* Less., *Cyathomone* S. F. Blake, *Ericentrodea* S.F. Blake & Sherff y *Narvalina* Cass. *Henricksonia* es endémico de México. *Cosmos* y *Dahlia* son géneros casi exclusivos de este país. Mientras que *Coreopsis*, *Coreocarpus* y *Heterosperma* tienen algunos representantes en el país. Por último, *Cyathomone*, *Ericentrodea*, *Narvalia* y *Thelesperma* no ocurren en México (Bremer 1994).

Cosmos es uno de los grupos monofilético mas diversos de Coreoptideae, agrupando a 34 especies y cuatro variedades (cuadro 1). Su distribución geográfica se extiende desde los Estados Unidos de Norteamérica hasta Perú, Bolivia y Argentina. En México crecen 32 especies (94% de los taxa) y veintiocho especies de ellas son endémicas de México (82% de los taxa). La sistemática del género ha sido abordada (Sherff 1932) y se ha propuesto una

clasificación infragenérica que comprende tres secciones: i) sección *Cosmos* Sherff; ii) sección *Mesinenia* Sherff; y iii) sección *Discopoda* (DC.) Sherff.

Desde el punto de vista de la floricultura, numerosos miembros de Coreopsideae han sido explotados exitosamente. Un ejemplo al caso es el género *Dahlia*, descrito en 1791 con base en materiales enviados de México al Jardín Botánico de Madrid, España (Hansen y Hjerting 1996). De acuerdo a Sorensen (1970), 143 años después de su introducción ya existía una lista de variedades que contenía más de 14,000 nombres. Este número representa un promedio sorprendente de 100 cultivares nombrados durante cada uno de los años transcurridos desde 1789, cuando las dalias fueron llevadas por primera para su cultivo desde México a los jardines de España (Gatt et al. 1998). En la actualidad estas cifras siguen en aumento y como muestra en la actualidad se conocen alrededor de 20,000 cultivares, posicionando a las dalias como una de las plantas ornamentales más conocidas, manejadas y apreciadas en todo el mundo.

La mayoría de las especies de *Cosmos* también tiene alto potencial como plantas de ornato nativas. Sin embargo, aún y cuando su diversidad se concentra en México, es más frecuente su cultivo en otras partes del mundo. Como muestra, en la actualidad se comercializan semillas de *C. atrosanguineus* (Hook.) A. Voss, *C. bipinnatus* y *C. sulphureus* en casi todo el mundo. Con mayor demanda en los Estados Unidos de Norteamérica y otros países asiáticos y europeos.

El potencial ornamental de las Coreopsideae es elevado. Desde el punto de vista de la horticultura *Cosmos* puede ser considerado un recurso subexplotado y con una viabilidad en la floricultura similar a la de *Dahlia* y otras Coreopsideae. En este sentido, los objetivos del presente trabajo se concentraron en aportar conocimientos sobre la diversidad, distribución, potencial ornamental y el cultivo y mantenimiento de las especies de *Cosmos*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con el fin de obtener información sobre la diversidad y distribución de *Cosmos*, desde el 2008 se inicio con la construcción de una base de datos, obtenidos a partir de la información disponible en las etiquetas de ejemplares de distintos herbarios (datos taxonómicos, geográficos, ecológicos y curatoriales). Se revisaron ejemplares de 22 herbarios [CIIDIR, CIMI, ENCB, F, GH, GUADA, HUMO, IA, IBUG, IEB, INEGI, K, MEXU, NY, P, QMEX, TEX, USON, XAL, XALU y ZEA (acrónimos, Thiers 2011)].

Con la información obtenida, durante el periodo de los años 2008 al 2011 fueron realizadas recolecciones en campo de todas las especies que crecen en México. Durante la recolección se obtuvieron materiales vegetativos y reproductivos para su cultivo en el Jardín Botánico de la Universidad de Guadalajara (JABUG). Además, se prepararon ejemplares de herbario de respaldo siguiendo métodos propuestos por Sánchez-González y González (2007), la colección principal fue depositada en el herbario IBUG y duplicados serán enviados a principales colecciones nacionales.

Los materiales vegetativos recolectados fueron mantenidos bajo condiciones de invernadero con temperatura y humedad controladas, pero también en las condiciones ambientales naturales del JABUG. Mientras que los materiales reproductivos se almacenaron para pruebas posteriores de germinación, tiempos de latencia y viabilidad.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se obtuvo y analizó una base de datos sobre la distribución de *Cosmos* que contiene 3,034 registros, representando 39 taxa. El análisis de los datos indica que *Cosmos* tiene sus límites naturales de distribución en América. Crece desde los 38.1°N, en el centro del estado de Colorado en los Estados Unidos de Norteamérica (EUA), hasta los 26.7°S, en la provincia de Tucumán, en el norte de Argentina por la vertiente pacífica y los 25.5°S, en el estado de Paraná, en el sur de Brasil, por la vertiente atlántica. A lo largo de su

distribución, recorre el continente por los principales sistemas montañosos, desde la cordillera Rocky Mountains, en los EUA, cruza México a través de las Sierras Madre Occidental, Sierras Madre Oriental, Sierras Madre del Sur y el Eje Neovalcánico, finalizando en el sur de los Andes (Vargas-Amado et al. 2012).

Cosmos parviflorus es la especie de distribución más boreal, mientras que *C. caudatus*, *C. herzogii* Sherff y *C. peucedanifolius* Wedd. son las especies encontradas en las regiones más australes. Por su parte, las especies con preferencias tropicales como *C. caudatus*, *C. pacificus* Melchert y *C. sulphureus* se encuentran además en las islas del Caribe y planicies costeras de México, Centroamérica y Sudamérica (cuadro 1).

Cosmos deficiens (Sherff) Melchert, *C. diversifolius* Otto. ex. Knowles & Westc. var. *pumilus* Sherff, *C. herzogii*, *C. jaliscensis* Sherff, *C. juxtlahuacensis* Panero & Villasellor, *C. landii* Sherff var. *landii*, *C. landii* var. *achalconensis* Melchert, *C. longipetiolatus* Melchert, *C. mattfeldii* Sherff, *C. mcvaughii* Sherff, *C. nelsonii* Rob. & Fern., *C. nitidus* Paray, *C. schaffneri* Sherff, *C. sherffii* Melchert y *C. stellatus* Sherff se conocen de una o dos localidades. En cambio, *C. bipinnatus*, *C. caudatus*, *C. crithmifolius* Kunth, *C. parviflorus*, *C. peucedanifolius* y *C. sulphureus*, tienen la mayor área de distribución (cuadro 1).

Cuadro 1. Diversidad y distribución del género *Cosmos* Cav. Clasificación infragenérica de acuerdo a Sherff (1932).

Taxa	Distribución geográfica	Distribución en México
Sección <i>Cosmos</i> Sherff		
1 <i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	USA, México & Guatemala	Ags, Chis, DF, Dgo, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Nay, Pue, Sin, Zac
2 <i>C. caudatus</i> Kunth	México, Central America, Antillans & South América	Tab, Ver
3 <i>C. pacificus</i> Melchert	México	Col, Jal, Méx, Mich, Sin,
4 <i>C. parviflorus</i> (Jacq.) Pers.	USA & México	Ags, BC, DF, Dgo, Chih, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Oax, Pue, Sin, SLP, Son, Tamps, Zac
5 <i>C. sulphureus</i> Cav.	México, Central América	Ags, Chis, Col, Dgo, Gro, Jal, Méx, Mich, Nay, NL, Mor, Oax, Sin, Son
Sección <i>Discopoda</i> (DC.) Sherff		

6	<i>C. atrosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	México	Gto, Hgo, SLP
7	<i>C. concolor</i> Sherff	México	Dgo, Zac
8	<i>C. deficiens</i> Melchert	México	Jal
9	<i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc.	México & Guatemala	Chis, Méx, Mich, Oax, SLP
	<i>C. diversifolius</i> Otto. ex. Knowles & Westc. var. <i>pumilus</i> Sherff	México	Ver
10	<i>C. herzogii</i> Sherff	Bolivia	
11	<i>C. jaliscensis</i> Sherff	México	Jal
12	<i>C. juxtahuacensis</i> Panero & Villaseñor	México	Oax
13	<i>C. longipetiolatus</i> Melchert	México	Jal
14	<i>C. mattfeldii</i> Sherff	México	Gro, Mich
15	<i>C. mcvaughii</i> Sherff	México	Jal
16	<i>C. modestus</i> Sherff	México	Méx
17	<i>C. montanus</i> Sherff	México	Dgo, Jal, Nay, Zac
18	<i>C. nelsonii</i> Rob. & Fern.	México	Oax
19	<i>C. nitidus</i> Paray	México	Méx
20	<i>C. palmeri</i> B. L. Rob.	México	Ags, Dgo, Jal, SLP, Zac
21	<i>C. peucedanifolius</i> Wedd.	Argentina, Bolivia & Peru	
22	<i>C. pringlei</i> B. L. Rob.	México	Chih, Dgo, Gto, Nay
23	<i>C. purpureus</i> (DC.) Benth & Hook.f. ex Hemsl.	México	Méx, Mor, Ver
24	<i>C. scabiosoides</i> Kunth	México	Chis, DF, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Pue, Ver, Zac, DF, Gro
25	<i>C. schaffneri</i> Sherff	México	
26	<i>C. sessilis</i> Sherff	México	Jal
27	<i>C. sherffii</i> Melchert	México	Oax
28	<i>C. stellatus</i> Sherff	México	Jal, Mich
Sección Mesinenia Sherff			
29	<i>C. carvifolius</i> Benth.	México	Dgo, Jal, Mich, Nay, Sin
30	<i>C. crithmifolius</i> Kunth	México, Central América	Chis, DF, Gro, Gto, Jal, Mich, Nay, Oax, Sin, SLP,
31	<i>C. intercedens</i> Sherff	México	Jal, Nay
32	<i>C. landii</i> Sherff var. <i>landii</i>	México	Jal
	<i>C. landii</i> Sherff var. <i>achalconensis</i> Melchert	México	Jal
33	<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl.	México	Chih, Dgo, Jal, Mich, Nay
	<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>maysilesii</i> Sherff	México	Dgo
	<i>C. linearifolius</i> (Sch. Bip.) Hemsl. var. <i>magnifolius</i> Sherff	México	Chih
34	<i>C. ochroleucoflorus</i> Melchert	México	Dgo, Jal, Nay

Con base en las referencias bibliográficas, revisión de herbarios y el trabajo de campo, se identificó que la mayoría de las especies de *Cosmos* crecen en los estados de Durango, Estado de México, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas. Algunas otras especies crecen en el centro del país en los estados de Guanajuato, Hidalgo y Distrito Federal. Jalisco concentra el mayor número de especies, con 17 taxa (49%), de los cuales el 44% son endémicos (cuadro 1).

Desde el punto de vista ornamental, *Cosmos* es muy atractivo. Como muestra, la sección *Cosmos* que agrupa cinco especies anuales de 1-2 m de altura y que emergen durante el periodo de lluvias, desarrollan cabezuelas llamativas de 8 flores liguladas de color blanco, violeta o anaranjado y aquenios pubescentes de rostro largo (figura 1 A-E).

La sección *Mesinenia* incluye nueve taxa y se distingue por su hábito sufruticoso, las plantas retoñan durante el periodo de lluvias y desarrollando un follaje denso, alcanzan 0.5 a 1.5 m de altura y producen cabezuelas conspicuas con 5-8 flores liguladas de color blanco, violeta o amarillo y aquenios pubescentes o glabros de rostro corto (figura 1 F-K).

Por último, en la sección *Discopoda*, representada por 23 especies, se agrupan hierbas perennes que emergen durante el periodo de lluvias y que pierden sus partes aéreas durante el estiaje pero permaneciendo gracias al desarrollo de raíces tuberosas, alcanzan alturas de 0.3-1 m y desarrollan cabezuelas muy atractivas con 8-10 flores liguladas blancas, violáceas, púrpuras claro a púrpura intenso (cercano al color negro en *C. atrosanguineus*) y aquenios pubescentes o glabros de rostro exiguo (figura 1 L-U).



Figura 1. Diversidad del género *Cosmos* y variedad de colores de sus cabezuelas. A) *C. bipinnatus*; B) *C. caudatus*; C) *C. pacificus*; D) *C. parviflorus*; E) *C. sulphureus*; F) *C. carvifolius*; G) *C. crithmifolius*; H) *C. intercedens*; I) *C. landii* var. *landii*; J) *C. landii* var. *achalconensis*; K) *C. atrosanguineus*; M) *C. concolor*; N) *C. deficiens*; O) *C. diversifolius*; P) *C. juxtlahuacensis*; Q) *C. modestus*; R) *C. montanus*; S) *C. nitidus*; T) *C. nelsonii*; y U) *C. sessilis*. Fotografías: Arturo Castro-Castro (E-G, H-K, M-O, R), Aarón Rodríguez (A, C, D, L, O, Q, U), Georgina Vargas-Amado (B, P, S) y Pilar Zamora-Tavares (T).



Figura 2. Paisaje dominado por *Cosmos bipinnatus* Cav. en el centro del estado de Oaxaca, México (Fotografía: Guadalupe Munguía-Lino).

CONCLUSIONES

La flora nativa de México posee atributos vistosos y novedosos, que le confiere un importante valor paisajístico en la naturaleza y un potencial ornamental elevado. Desde el punto de vista ornamental, los elementos nativos de la flora presentan dos grandes ventajas: i) requerir mínimos cuidados para su mantenimiento, ya que se encuentran bien adaptadas a su ambiente y no requieren agua o fertilización adicional; y ii) haber evolucionado con inmunidad natural a los insectos y enfermedades más comunes de su hábitat. En este sentido, desde el punto de vista de la conservación, el uso de plantas nativas reduce el riesgo de introducción de especies ornamentales, que con frecuencia, pueden volverse invasoras.

Cosmos es un elemento importante, dominante, conspicuo y nativo de los paisajes naturales de México. Como ejemplo, *C. bipinnatus* Cav., que crece en bosques templados, cubre extensiones considerables en valles como arvense,

formando un paisaje muy singular y característico de los sistemas montañosos de México (Figura 2). Otro caso, son los llamativos panoramas formados en zonas cálidas de la vertiente pacífica por *C. sulphureus* Cav. y *C. caudatus* Kunth en la vertiente del golfo, especies que también son frecuentes como ruderales. Mientras que en regiones semiáridas del Altiplano Mexicano, son notables las comunidades dominadas por poblaciones de *C. parviflorus* (Jacq.) Pers.

El cultivo de las especies de *Cosmos* tanto en condiciones controladas como a la intemperie es simple y exitoso, en términos de sobrevivencia, en las secciones *Cosmos* y *Mesinenia*. Caso contrario ocurre con los miembros de la sección *Discopoda*. En ésta, las plantas parecen no ser tolerantes a cambios en el régimen natural de lluvias, las condiciones del suelo y temperatura, cuando son cultivados en jardines exteriores. Sin embargo, mejores resultados para ésta sección se han obtenido bajo condiciones de invernadero con temperaturas que oscilan entre 32 y 37°C y humedad relativa elevada durante todo el año.

Cultivar especies de *Cosmos* es sencillo. Una ventaja agregada es que las plantas no requieren riego adicional al del periodo de lluvias y no son necesarias podas. Además, cuando el cultivo de *Cosmos* es exitoso, es posible obtener frutos o aquenios de la temporada que pueden ser utilizados en ciclos posteriores. Sin embargo, son necesarios estudios que documenten la latencia y germinación de semillas, el mantenimiento de plántulas y la hibridación interespecífica.

Por último, la flora nativa de México ofrece recursos que pueden representar una posible alternativa económica sustentable para la comunidad y un valioso recurso científico y educativo, que puede ser aprovechado sin alterar de forma significativa las poblaciones naturales. Además, los esfuerzos conducentes a preservar las especies nativas y el estudio de los requerimientos de cultivo de especies nativas contribuyen a su uso sustentable y a su conservación ex situ, en algunos casos.

BIBLIOGRAFÍA

Bremer, K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Portland, Oregon. Timber Press. p. 752.

Crawford, D. J., M. Tadesse, M. E. Mort, R. T. Kimball y C. P. Randle. 2009. Coreopsidae. En: V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, evolution, and biogeography of Compositae, International Association for Plant Taxonomy, Vienna. p. 713-730.

Gatt, M., H. Ding, K. Hammett y B. Murray. 1998. Polyploidy and evolution in wild and cultivated *Dahlia* species. *Annals of Botany* 81:647-656.

Hansen, H.V. y J.P. Hjerting. 2000. The early history of the domestication of *Dahlia* (Asteraceae, Heliantheae) with emphasis on the period 1791–1836 including observations on taxonomy, chromosome numbers, biochemistry, biosystematics, ray colour inheritance, and ray colour designation within the genus. The Botanical Garden. University of Copenhagen, Denmark.

Ryding, O. y K. Bremer. 1992. Phylogeny, distribution and classification of the Coreopsidae (Asteraceae). *Systematic Botany* 17:649-659.

Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15:47-64.

Sánchez-González A. y González L.M. 2007. Técnicas de recolecta de plantas y herborización. En: Contreras-Ramos A., Cuevas-Cardona C., Goyenechea I. e Iturbide U. Eds. La Sistemática, Base del Conocimiento de la Biodiversidad. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. p. 123-133.

Sherff, E. E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8(6): 401-447.

Sorensen, P.D. 1970. *Dahlia*: an early history. *Arnoldia* 30:121-138.

Thiers, B. 2011. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>

Turner, B. L. y G. L. Nesom. 1993. Biogeography, diversity, and endangered or threatened status of the Mexican Asteraceae. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. p. 559-575.

Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J. L. Villaseñor, E. Ortiz y A. Rodríguez. 2012. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* (aceptado).

Villaseñor, J. L. 1991. Las Heliantheae endémicas a México: una guía hacia la conservación. *Acta Botánica Mexicana* 15:29-46.

Villaseñor, J. L. 1993. La familia Asteraceae en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 117-124.

Capítulo 7. Discusión general, perspectivas y conclusiones.

Capítulo 7. Discusión general, perspectivas y conclusiones

En este trabajo se empleó al género *Cosmos* (Coreopsidaeae, Asteraceae) como un modelo de estudio. Se analizó la diversidad, taxonomía, distribución geográfica, filogenia, especiación, morfología, citología y el potencial ornamental de *Cosmos*. Las hipótesis generadas a lo largo del documento podrían sentar las bases para futuros estudios en *Cosmos* e iluminar procesos similares en otros grupos de Asteraceae y familias afines.

El trabajo incluyó tres grandes tareas. La primera comprendió la revisión de 3,650 ejemplares de herbario depositados 52 colecciones. Durante esta actividad, se identificaron sitios para la recolección en campo de todas las especies, incluidas sus localidades tipo. La recolección se realizó durante los veranos de tres años consecutivos y alcanzó cerca de 300 días de trabajo de campo y una acumulación de 535 números de colecta. Al final, se logró una base de datos con 4,150 registros, que incluyó datos taxonómicos, geográficos, ecológicos y curatoriales.

En la revisión de herbarios fue frecuente el encontrar problemas en la asignación de nombres a los ejemplares de *Cosmos*. De modo que, con reiteración los ejemplares de *Cosmos* se encontraron dispersos entre otros géneros. Esta situación implicó un trabajo más extenso y que demandó un conocimiento preciso de los límites intergenéricos en Coreopsidaeae, con mayor detalle entre *Cosmos* y los géneros *Bidens*, *Coreocarpus*, *Coreopsis*, *Dahlia* y *Thelesperma*. Como resultado, se descubrieron y describieron dos especies nuevas de *Dahlia* (Castro-Castro *et al.*, 2012, 2015a) y dos especies nuevas de *Cosmos* (Castro-Castro *et al.*, 2013). También permitió analizar y apoyar la transferencia de *Cosmos* a *Bidens*, de *B. herzogii* (Sherff) Hind (2013: 506) (Castro-Castro *et al.*, 2015b).

Reconocimiento de secciones y especies en Cosmos. A partir del análisis macromorfológico, se decidió reconocer en *Cosmos* a 35 especies y una variedad. En los capítulos 2, 3 y 4 se señalaron los límites entre taxones afines y se discutieron los problemas entre ellos. En este caso, se decidió no reconocer las variedades descritas en *C. diversifolius* Otto ex Knowles & Westcott (1838: t. 47), es decir *C. diversifolius* var. *dahlioides* (S. Watson) Melchert (1990b: 189) y *C. diversifolius* var. *pumilus* Sherff (1929: 305). Existe una clina en la variación morfológica de la especie a lo largo de su distribución geográfica que no permite una diferenciación clara entre ellas. Las variaciones

morfológicas y en niveles de ploidía entre individuos, señaladas por los autores para separarlas, fueron encontradas en ambas cuando habitan en simpatria.

Tampoco se reconoció a la variedad descrita bajo *C. montanus* Sherff (1932: 433): *C. montanus* var. *pinnatus* Sherff (1932: 433). La diferenciación en la segmentación de las hojas es un carácter muy lábil y no permite su separación. Individuos con hojas indivisas y segmentadas coexisten en múltiples poblaciones. Un caso similar ocurre en *C. palmeri* Robinson (1909: 623). La variedad *C. palmeri* var. *odontophyllus* Sherff (1932: 432) no se reconoció, debido a inconsistencias encontradas en los caracteres diagnósticos entre los taxa. Aquí, la presencia de hojas segmentadas o enteras, ocurre en individuos de una misma población, e incluso en un mismo individuo.

Por su parte, las variedades descritas en *Cosmos peucedanifolius* Weddell (1856: 70) tampoco se reconocieron. *Cosmos peucedanifolius* var. *bipinnatisectus* (Kuntze) Sherff (1948: 342), *C. peucedanifolius* var. *cochabambensis* (Kuntze) Sherff (1929: 307) y *C. peucedanifolius* var. *tiraquensis* (Kuntze) Sherff (1929: 307), fueron diferenciadas con base en el grado de segmentación de las hojas y la forma y tamaño de los segmentos. Sin embargo, estos caracteres son muy plásticos en el género. Las poblaciones observadas en campo en Argentina y Bolivia y 285 ejemplares consultados en las colecciones sudamericanas, muestran una amplia variación de estos caracteres y no fue posible el reconocimiento de grupos discretos.

Otro caso es *Cosmos purpureus* var. *bicolor* Sherff (1937: 90). Esta variedad fue diferenciada por la presencia de corolas bicoloras en las flores del disco. Sin embargo, durante el trabajo de campo se localizaron individuos tanto de una misma como de distintas poblaciones con variaciones graduales de este carácter.

Una especie con amplia distribución geográfica es *Cosmos scabiosoides* Kunth (1820: 190); en ella se han reconocido a *C. scabiosoides* f. *indivisus* Robinson (1909: 624) y *C. scabiosoides* var. *oblongus* Sherff (1932: 436–437). De nuevo, los taxa se diferenciaron en el grado de variación de las hojas. Quizás esta situación tenía justificación cuando se conocían pocos ejemplares de la especie y de localidades distantes. Pero en la actualidad, con la observación de cerca de 300 ejemplares bien distribuidos en su rango de ocupación, no es posible discernir en categorías infraespecíficas en la especie.

Un caso más ocurre en *Cosmos linearifolius* (Schultz) Hemsley (1881: 200) y sus variedades *C. linearifolius* var. *magnifolius* Sherff (1936: 609) y *C. linearifolius* var. *maysilesii* Sherff (1959: 189). Ambos taxa infraespecíficos se diferenciaron con base en las dimensiones y forma de las hojas y por su distribución geográfica. Sin embargo, la revisión de 105 ejemplares provenientes de Chihuahua, Durango, Sinaloa y Nayarit, permitió observar que existe una variación gradual de norte a sur en los caracteres foliares.

Un último caso se da en las variedades *Cosmos bipinnatus* Cavanilles (1791: 10) var. *exaristatus* Candolle (1836: 606), *C. caudatus* Kunth (1820: 188) var. *exaristatus* Sherff (1964: 66) y *C. sulphureus* Cavanilles (1791: 56) var. *exaristatus* Sherff (1932: 411). Estos taxa fueron reconocidos por desarrollar aquenios exaristados. Sin embargo, con base en la experiencia de campo y en herbarios, fue posible determinar por un lado, que con frecuencia las aristas son caedizas. Por otra parte, los aquenios inmaduros exaristados son frecuentes en numerosos individuos a lo largo de las distribuciones de las tres especies.

Las categorías infragenéricas propuestas en *Cosmos* se conservan. Aunque a partir del análisis filogenético de secuencias del ADN y caracteres morfológicos, la monofilia de *Cosmos* sección *Cosmos* está en duda. Las hipótesis filogenéticas obtenidas recuperan dos linajes independientes de especies anuales en la sección. *Cosmos caudatus*, *C. pacificus* Melchert (1990c: 213) y *C. sulphureus* forman un grupo (Linaje Sulphureus) que se diferencia del par integrado por *C. bipinnatus* y *C. parviflorus* (Jacquin) Persoon (1807: 477) (Linaje Bipinnatus). Por su morfología, los linajes Sulphureus y Bipinnatus también son diferenciables. Las desigualdades ocurren en el patrón de segmentación de las hojas, la forma y dimensión de los segmentos y las filarias externas, color de las flores liguladas y la morfología de los aquenios (Apéndice 1). Sin embargo, decisiones al respecto deberían de ser tomadas considerando mayores fuentes de información. Aun más, si se consideran las discrepancias entre los resultados de los análisis filogenéticos a partir de inferencias bayesianas y estimaciones por máxima verosimilitud.

Por su parte, *Cosmos* sección *Discopoda* (Candolle) Sherff (1932: 430) y *Cosmos* sección *Mesinenia* Sherff (1932: 424) se recuperaron con buenos soportes como linajes naturales. Estos resultados también fueron apoyados mediante el análisis macromorfológico (Castro-Castro et al., 2013). En el caso de *Cosmos* sección *Mesinenia* su monofilia también se

sostiene con base en el número cromosómico básico y los niveles de ploidía de sus integrantes.

Filogenia y evolución—Los resultados de los análisis filogenéticos son contrastantes en el reconocimiento de la tribu Coreopsidaeae. *Ericentrodea corazonensis* (Hieron.) Blake & Sherff (1923: 104) y *E. decomposita* Blake & Sherff (1931: 207–208) se relacionaron a la tribu Heliantheae cuando se incorporaron a los miembros de la tribu Athroismeae en los análisis por máxima verosimilitud. Por otro lado, *Henricksonia mexicana* Turner (1977: 78–80) rompe la monofilia del grupo cuando se incluyeron en los análisis de inferencia bayesiana a miembros de la tribu Athroismeae. En ambos casos, *Ericentrodea* y *Henricksonia* se relacionan mejor con la tribu Heliantheae, pero los soportes para estas correspondencias son débiles.

El análisis filogenético de secuencias de ADN en ITS y ETS más la variación morfológica de *Cosmos* soportan la monofilia del grupo. *Cosmos* se reconoció por la pubescencia de los filamentos del androceo, como carácter sinapomórfico. En todos los casos, los resultados afirmaron la relación de grupos hermanos entre *Cosmos* y *Coreocarpus congregatus*. Además, apoyan la transferencia de cinco especies descritas en *Cosmos* y *Coreocarpus*: *Bidens cronquistii* (Sherff) Melchert (1990a: 24–25), *B. herzogii*, *B. hintonii* (Sherff) Melchert (1990a: 25–26), *B. ocellatus* (Greenman) Melchert (1991: 443) y *B. rostrata* Melchert (1975: 291–292).

Con base en la datación molecular y la reconstrucción de áreas ancestrales, se sugiere que la dispersión de Coreopsidaeae en América ocurrió de sur a norte. *Cosmos* es uno de los linajes más derivados en Coreopsidaeae y que tuvo su origen durante el Plioceno Tardío hace cerca de 3 Ma en la Región Neotropical. A esta zona de origen le siguió una radiación relativamente rápida y reciente, favorecida por una parte, por la heterogeneidad de Zona de Transición Mexicana y por otra por la complejidad de la Zona de Transición Sudamericana. En suma, la amplia distribución del grupo se explica por al menos 24 eventos de dispersión. Además, se reconoce que los eventos volcánicos recientes de la Faja Volcánica Transmexicana y los últimos pulsos de glaciación del Pleistoceno-Holoceno tuvieron efectos significativos en la especiación del género. Una consecuencia adicional de estos eventos es la distribución geográfica tipo refugios insulares sobre un piso altitudinal

estrecho de la Zona de Transición Mexicana. Esta última observación coincide con lo observado por Mastretta-Yanes *et al.* (2015) para explicar la alta biodiversidad y la concentración de endemismos en las tierras altas de México.

Por otro lado, la hipótesis filogenética comprueba que agrupar especies con base en sus hábitos de crecimiento puede generar grupos artificiales. En este caso se encuentra *Cosmos* sección *Cosmos*, en donde la anualidad surgió en dos eventos evolutivos independientes a partir de un ancestro perenne. Las transiciones y orígenes independientes entre los estados de anualidad y perennidad han sido frecuentes en Coreoideae. Lo mismo ocurre en los hábitos de crecimiento. Lo mismo ocurre entre los cambios de herbáceo, arbustivo y sufrútice, en donde las transiciones han sido numerosas en Coreoideae. El estado herbáceo es ancestral en la tribu y los cambios a arbustivo y sufrútice son numerosos. El estado ancestral en *Cosmos* es herbáceo y un cambio a sufrútice ocurrió en *Cosmos* sección *Mesinenia*. Se reconoce que estas transiciones han sido respuestas adaptativas a ambientes secos, calientes y con perturbación frecuente. Abrams (1992) y Mastretta-Yanes *et al.* (2015) han señalado que estas condiciones fueron frecuentes durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno-Holoceno, hace 2.5 Ma en bosques de Norteamérica y de la Zona de Transición Mexicana.

El análisis filogenético de *Cosmos* apoya que la poliploidía, la aneuploidía y la diversificación en estrategias reproductivas han sido mecanismos que permitieron su radiación. Existe una correlación entre hábitos de crecimiento y números cromosómicos. Las especies perennes tienen niveles de ploidía más elevados que las anuales. Por ejemplo, el 78% de las especies sufrútices en *Cosmos* sección *Mesinenia* son poliploides. Así mismo, cuando se comparan las herbáceas perennes y las anuales, la tendencia a la poliploidía es mayor en las primeras. El nivel de ploidía ancestral en *Cosmos* es $x = 12$; y resultaron 13 taxa diploides y 11 poliploides. La poliploidía es un proceso evolutivo que produce variación genética y facilita la colonización de nuevos y diferentes hábitats. Como consecuencia, se espera que los poliploides tengan una distribución geográfica más amplia en comparación con sus congéneres diploides. En *Cosmos* las observaciones en este sentido son contradictorias. Existen especies que tienen poblaciones diploides y tetraploides con una distribución geográfica amplia en México, ya que ocupan rangos elevacionales amplios sobre hábitats diversos. Pero otros taxa con la misma condición de ploidía o mayor, son

considerados microendémicos, con rangos de elevación estrechos y con requerimientos de hábitat particulares. En conclusión, las especies de *Cosmos* no muestran una correlación entre los niveles de ploidía y su distribución geográfica. En contraste, Castro-Castro *et al.* (2015c) señalaron un aumento del nivel de ploidía de sur a norte y la máxima concentración de poliploides se localiza en el norte de la Sierra Madre Occidental, en México.

Perspectivas—En los trabajos futuros, es recomendable que se incremente la muestra de taxa de Coreopsidae, se incluyan más secuencias de ADN del núcleo, y se incorporen secuencias del ADN del cloroplasto, o se generen secuencias de genomas completos. Es probable que el contar con un mayor número de datos y taxa permita obtener filogenias mejor soportadas o hipótesis más robustas. Además, podría aclarar la relación de *Henricksonia mexicana* con Coreopsidae o afirmar su relación con Heliantheae. Del mismo modo, aportaría luz en la propuesta de una nueva circunscripción de Coreopsidae, de *Cosmos* sección *Cosmos* o para la resolución de distintos complejos de especies.

La distribución tipo insular de muchas especies de *Cosmos* y el descubrimiento reciente de especies nuevas de distribución restringida, es una muestra de la necesidad de mayor exploración botánica y el desarrollo de trabajos florísticos regionales. Las áreas de concentración de riqueza de *Cosmos* identificadas por Vargas-Amado *et al.* (2013), podrían ser prioritarias en este sentido (sistemas montañosos de los estados de Durango, Jalisco y límites entre el Estado de México y Guerrero).

A partir de los análisis morfológicos y filogenéticos se ha remarcado la atención sobre *Coreocarpus congregatus*. Su circunscripción ha sido controversial. La especie fue descrita como miembro del género *Coreopsis* (Blake, 1929). Smith (1983) transfirió la especie a *Coreocarpus*. Sin embargo, Smith (1989), Melchert y Turner (1990) y Turner (1991) han señalado que es un elemento discrepante en *Coreocarpus*, pero se han reservado comentarios sobre donde debería de ser reubicado. Una posibilidad, es considerar a *C. congregatus* como un elemento basal de *Cosmos*. Kimball *et al.* (2003), señalaron un argumento a favor, *C. congregatus* y todas las especies de *Cosmos* tienen flores liguladas neutras, contrario a las flores pistiladas de *Coreocarpus*. Otra opción, es considerar a *C. congregatus* como parte de un género distinto.

Otra cuestión que llama la atención es la disyunción de *Cosmos peucedanifolius*. Aquí, es recomendable intentar localizar poblaciones intermedias. Los herbarios de Colombia y Ecuador no fueron revisados. Es probable que existan poblaciones de la especie todavía no descubiertas en los Andes del norte. Ese trabajo podría generar nuevos datos sobre los procesos de dispersión en *Cosmos* y confirmar o rechazar las hipótesis planteadas en esta tesis.

La hibridación natural ha sido señalada con frecuencia en *Cosmos*, pero no comprobada. Esta situación resulta en un área de oportunidad y su demostración podría ser abordada de varias formas. Una opción es completar la caracterización cromosómica de las especies, con recuentos definitivos y cariotipos, incluyendo numerosos individuos y de poblaciones distantes. Los tamaños de genomas y su distribución geográfica, también han demostrado utilidad en la resolución de la hibridación. Por su parte, la técnica citogenética de marcaje fluorescente de cromosomas (FISH, por sus siglas en inglés), permite visualizar y distinguir aneuploidías, microdeleciones, duplicaciones o inversiones en los cromosomas. Estas tareas arrojarían información útil para el campo del mejoramiento y selección de cultivares y la floricultura.

Literatura citada

- Abrams, M.D. 1992. Fire and the development of oak forests. *BioScience* 42: 346–353.
- Blake, S.F. 1929. New Asteraceae from the United States, Mexico, and Honduras. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 19: 268–281.
- Blake, S.F. y E.E. Sherff. 1923. Two new genera related to *Narvalina*. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 13: 102–105.
- Blake, S.F. y E.E. Sherff. 1931. *Ericentrodea decomposita*. *Botanical Gazette* 92: 207–208
- Candolle, A.P. de. 1836. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 5. Treuttel & Würtz, París. 706 pp.
- Castro-Castro, A., A. Rodríguez, G. Vargas-Amado y M. Harker. 2012. Diversidad del género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Jalisco, México y descripción de una especie nueva. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 347–358.

- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsideae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35–49.
- Castro-Castro, A., O. Zuno-Delgadillo, M.A. Carrasco-Ortiz, M. Harker y A. Rodríguez. 2015a. Novedades en el género *Dahlia* (Asteraceae: Coreopsideae) en Nueva Galicia, México. *Botanical Sciences* 93: 1–11.
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J.J. Castañeda-Nava, M. Harker, F. Santacruz-Ruvalcaba & A. Rodríguez. 2015b. New insights on morphology, chromosomic number, and geographic distribution of *Bidens herzogii* (Coreopsideae, Asteraceae). *Darwiniana* (enviado).
- Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J.J. Castañeda-Nava, G. Munguía-Lino, F. Santacruz-Ruvalcaba y A. Rodríguez. 2015c. Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreopsideae), con notas citogeográficas. *Acta Botanica Mexicana* (enviado).
- Cavanilles, J.S. 1791. *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt* 1. Lazaro Gayguer, Madrid. 67 pp.
- Hemsley, W.B. 1881. *Botany* 2. En: Godman, F.D. y O. Salvin (eds.). *Biologia Centrali-Americana; or, Contributions to the Knowledge of the Fauna and Flora of Mexico and Central America* R.H. Porter, Londres. Pp. 200.
- Hind, D.J.N. 2013. The identity of *Cosmos herzogii* (Compositae: Heliantheae: Coreopsideae) from Eastern Bolivia. *Kew Bulletin* 68: 505–510.
- Kimball, R.T., D.J. Crawford y E.B. Smith. 2003. Evolutionary processes in the genus *Coreocarpus*: insights from molecular phylogenetics. *Evolution* 57: 52–61.
- Knowles, G.B. y F. Westcott. 1838. *Cosmos diversifolius*. *Floral Cabinet, Magazine of Exotic Botany* 2: 3–4 (t. 47).
- Kunth, C.S. 1820. *Nova genera et species plantarum*. N. Maze, París. 412 pp.
- Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Piñero, T.H. Jorgensen y B.C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and

- climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* 42: 1586–1600.
- Melchert, T.E. 1975. New combinations in the Coreopsideae. *Phytologia* 32: 291–298.
- Melchert, T.E. 1990a. New species, names, and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsideae). *Phytologia* 69: 20–31.
- Melchert, T.E. 1990b. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsideae). *Phytologia* 69: 189–199.
- Melchert, T.E. 1990c. *Cosmos caudatus* (Asteraceae: Coreopsideae) in Mexico: a citotaxonomic reappraisal. *Phytologia* 69: 200–215.
- Melchert, T.E. 1991. *Cosmos ocellatus*, a *Bidens* (Asteraceae, Coreopsideae). *Phytologia* 69: 436–444.
- Melchert, T.E. y B.L. Turner. 1990. New species, names, and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsideae). *Phytologia* 68: 20–31.
- Persoon, C.H. 1807. *Synopsis Plantarum seu enchiridium botanicum* 2. J.G. Cottam, París. 656 pp. En: <http://www.biodiversitylibrary.org/page/235811#page/659/mode/1up>
- Robinson, B.L. 1909. Diagnoses and transfers of the Tropical American phanerogams. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 44: 613–626.
- Sherff, E.E. 1929. New or otherwise noteworthy Compositae. III. *Botanical Gazette* 88: 285–309.
- Sherff, E.E. 1932. Revision of the genus *Cosmos*. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8: 401–447.
- Sherff, E.E. 1936. Additions to the genus *Euphorbia* L. and to certain genera of the Compositae. *Botanical Gazette* 97: 580–609.
- Sherff, E.E. 1937. Certain new plants from Hawaii and Mexico. *American Journal of Botany* 24: 88–90.
- Sherff, E.E. 1948. A name for the "alpha" variety or forma of miscellaneous dicotyledonous plants. *Brittonia* 6: 332–342.

- Sherff, E.E. 1959. Notes on Coreopsidinae from Mexico and the United States. *Brittonia* 11: 188–190.
- Sherff, E.E. 1964. Some new or otherwise noteworthy Coreopsidinae (Compositae) from Mexico. *Brittonia* 16: 58–73.
- Smith, E.B. 1983. Transfer of *Coreopsis congregata* (Compositae: Heliantheae) to *Coreocarpus*. *Brittonia* 35: 147–149.
- Smith, E.B. 1989. A biosystematic study and revision of the genus *Coreocarpus* (Compositae). *Systematic Botany* 14: 448–472.
- Turner, B.L. 1977. *Henricksonia* (Asteraceae: Coreopsidinae), a newly discovered genus with a palaceous pappus from North Central Mexico. *American Journal of Botany* 64: 78–80.
- Turner, B.L. 1991. A new species of *Coreocarpus* (Asteraceae-Coreopsideae) from the State of Mexico, Mexico. *Phytologia* 70: 42–43.
- Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J.L. Villaseñor, E. Ortiz y A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreopsideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 536–555.
- Wedell, H.A. 1856. *Chloris Andina* 1(3). P. Bertrand, París. Pp. 57–80.

Apéndice 1. Diferencias morfológicas encontradas en dos linajes naturales de especies anuales en el género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsideae).

Carácter	Linaje Bipinnatus	Linaje Sulphureus
Segmentación de las hojas	Bipinnatisectas	2–3 pinnatisectas
Forma y amplitud de los segmentos	Linear-filiformes, 0.1–2 mm de ancho	Lanceolados, 2–11 mm de ancho
Forma y pubescencia de las filarias externas	Lanceoladas o subuladas; glabras o glabrescentes	Lineares a lanceoladas; pubescentes
Color de las flores liguladas	Blanco, violeta o purpura claro	Violeta o anaranjado
Forma de los aquenios	Fusiformes	Lineares
Longitud del rostro	0.5–4 mm	5–10 mm
Vilano	Aristas aciculares, erectas	Aristas ensiformes, extendidas o reflejas