



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía del género *Stomatanthes* R.M.King and H.Robinson [Asteraceae, Eupatorieae]

Grossi, Mariana Andrea

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Katinas, Liliana

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2011

Acceso en:
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126001046>



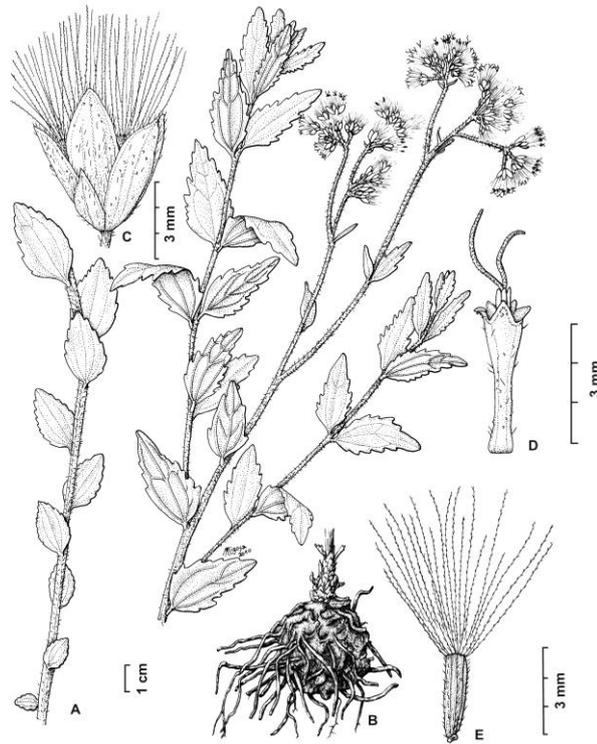
Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

**Revisión sistemática, análisis cladístico y
biogeografía del género *Stomatanthes* R.M. King
& H. Robinson (Asteraceae, Eupatorieae)**



Tesista: Mariana Andrea Grossi

Directora: Dra. Liliana Katinas

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Naturales
de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata
ARGENTINA

2010

Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía del género *Stomatanthes* R.M. King & H. Robinson (Asteraceae, Eupatorieae)

Por Mariana A. Grossi

RESUMEN

REVISION SISTEMÁTICA

El género *Stomatanthes* pertenece a la familia Asteraceae, tribu Eupatorieae. Fue descrito en el año 1970 por King y Robinson como una segregación de *Eupatorium sensu lato*, el cual contiene cerca de 1000 especies. Originalmente fue definido para acomodar una especie de *Eupatorium* (*Eupatorium africanum*) de África, y posteriormente se agregaron 12 especies sudamericanas y dos más fueron reconocidas para África.

Stomatanthes comprende 17 especies que se distribuyen en dos áreas disyuntas: Sureste de América del Sur (Brasil, Paraguay, Uruguay, Bolivia, Argentina) y África (centro y este). La mayor parte de sus especies (13) son sudamericanas.

Como resultado de la revisión sistemática, todas las especies de *Stomatanthes*, fueron por primera vez correctamente descritas e ilustradas, aportándose mapas de distribución, datos ecológicos, fenológicos y clave para la identificación de las distintas especies del género. Se describe una nueva especie: *S. reticulatus*. Se define un nombre nuevo para *S. pernambucensis* (*S. bracteatus* nov. nom). Se seleccionan 5 lectotipos y 1 neotipo. Se reconocen como sinónimos por primera vez los siguientes nombres: *Kuhnia glabrata* var. α , *Kuhnia glabrata* var. β , *Eupatorium oblongifolium* f. *odoratissima*, *E. polycephalum* var. *pinnatifidum*. Se resuelven problemas nomenclaturales complejos en la especie *Stomatanthes polycephalus*, y se enmienda su descripción original. Se excluyen de *Stomatanthes* por primera vez: *Eupatorium*

bracteatum var. *reticulatum* (= *Bejaranoa balansae*) y *Eupatorium oblongifolium* var. *paraguariensis*.

ANÁLISIS CLADÍSTICO

Para corroborar la monofilia de *Stomatanthes* y establecer las relaciones entre sus especies se realizó un análisis cladístico considerando las 17 especies del género. Se utilizaron 43 caracteres cualitativos y 8 cuantitativos. Como grupo externo se usaron especies pertenecientes a los géneros *Eupatorium* s.s., *Hastchbachiella*, *Austroeupatorium*, *Gyptis* y *Campuloclinium*.

Se comprobó que el género *Stomatanthes* es parafilético y estaría conformado por sólo 3 de las 4 especies africanas (*S. africanus*, *S. meyeri* y *S. helenae*). Este clado se encuentra definido por las sinapomorfías 37.2 (células del carpopodio oblongas y subcuadradas), 38.3 (pelos gemelos y ramificados y algunos glandulares en la cipsela) y 42.2 (paredes de las células externas del carpopodio engrosadas y las internas no engrosadas) y por el carácter 26.1 (presencia de estomas en la corola). *S. zambiensis*, la cuarta especie africana, se excluye del género *Stomatanthes*, y estaría relacionada con *Eupatorium sensu stricto*. Las restantes especies, todas sudamericanas, del género constituyeron un clado separado relacionado con el actual género *Hastbachiella*, de distribución restringida al este de Sudamérica, sustentado por la sinapomorfía capitulescencia en cima paniculiforme piramidal. En esta tesis se propone la transferencia de las especies sudamericanas de *Stomatanthes* al género *Hastbachiella*, quedando entonces *Stomatanthes* conformado únicamente por las especies africanas: *S. africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri*.

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Se realizó un análisis biogeográfico utilizando el método DIVA y Áreas Ancestrales.

Dado que el género *Stomatanthes* no resultó monofilético, las interpretaciones fueron realizadas de manera separada para los diferentes clados:

Stomatanthes sensu stricto se habría originado en África en los tiempos del Pleistoceno, posiblemente debido a una migración hacia el sur en el comienzo de los primeros ciclos glaciares que caracterizan este período. *Stomatanthes sensu stricto* posiblemente esté relacionado con las especies euroasiáticas de *Eupatorium s.s.*

El área ancestral para las especies de América del Sur de *Stomatanthes s.l.-Hastbachiella* y las especies muestreadas de *Eupatorium s.s.* y *Austroeupatorium* sería América y Eurasia. Los ancestros de *Eupatorium s.s.* y *Austroeupatorium* habrían estado distribuidos en América y Eurasia. Las especies de América del Sur de *Stomatanthes s.l.-Hastbachiella* poseen su ancestro en América del Sur. Dentro de este clado, se distinguen dos grandes grupos (*Stomatanthes oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus*, *Hastbachiella polyclada*, *H. tweediana* y las restantes especies de *Stomatanthes s.l.*). La divergencia entre los clados mencionados podría deberse a fragmentación del hábitat durante las oscilaciones climáticas del Pleistoceno.

ABSTRACT

SYSTEMATIC REVISION

The genus *Stomatanthes* belongs to the Asteraceae family, Eupatorieae tribe. It was described by King and Robinson in 1970, as a segregation of *Eupatorium sensu lato*, to which belong nearly 1000 species. It was originally defined to place a species of *Eupatorium* (*Eupatorium africanum*) from Africa and after 12 South American species were added and two more were recognized for Africa.

Stomatanthes comprises 17 species which are distributed in two disjunctive areas: Southeast of South America (Brazil, Paraguay, Uruguay, Bolivia, Argentina) and Africa (centre and east). Most of its species (13) are South American.

As a result of the systematic review, all the species of *Stomatathes* are, for the first time, correctly described and illustrated, giving distribution maps, ecological and phenological data and a key for the identification of the different species of the genus. A new species is described: *S. reticulatus*. A new name is defined for *S. pernambucensis* (*S. bracteatus* nov. nom). Five lectotypes and one neotype are selected. The following names are recognized as synonyms for the first time: *Kuhnia glabrata* var. α , *Kuhnia glabrata* var. β , *Eupatorium oblongifolium* f. *odoratissima*, *E. polycephalum* var. *pinnatifidum*. Complex nomenclature problems are resolved in the species *Stomatanthes polycephalus* and is amended his original description. The following names are excluded from *Stomatanthes* for the first time: *Eupatorium bracteatum* var. *reticulatum* (= *Bejaranoa balansae*) and *Eupatorium oblongifolium* var. *paraguariensis*.

CLADISTIC ANALYSIS

To corroborate the monophyly of *Stomatanthes* and to establish the relationships among its species, a cladistic analysis was made, considering the 17 species of the genus. For the analysis, 43 qualitative and 8 quantitative characters were used. Were used as outgroup species belonging to the genus *Eupatorium* s.s., *Hastchbachiella*, *Austroeupatorium*, *Gyptis* and *Campuloclinium*.

It was found that the genus *Stomatanthes* is paraphyletic and that it would be formed by only three of the four African species (*S. africanus*, *S. meyeri* and *S. helenae*). This clade is defined by the synapomorphies 37.2 (oblong, subquadrate carpopodium cells), 38.3 (twin hairs and ramified hairs and some glandular in the cypsela) and 42.2 (walls of the external cells of the carpopodium thickened and the internal ones not thickened), and by the characters 26.1 (presence of stomata in the corolla). *S. zambiensis*, the fourth African species, is excluded from *Stomatanthes* and it would be related with *Eupatorium sensu stricto*. The rest of the species of the genus, all South American, formed a separated clade related with the actual genus *Hastbachiella* of distribution restricted to the east of South America, this is sustained by the synapomorphy capitulescence in paniculiforme pyramidal cyme. In this thesis it is proposed to transfer the *Stomatanthes* South American species to the genus *Hastbachiella*; only the African species: *S. africanus*, *S. helenae* and *S. meyeri* would belong to the genus *Stomatanthes*.

BIOGEOGRAPHICAL ANALYSIS

A biogeographical analysis was performed using DIVA and Ancestral Areas methods.

Since the genus *Stomatanthes* was not monophyletic, the interpretations were made separately for the different clades:

Stomatanthes sensu stricto it would have originated in Africa in the Pleistocene times possibly because of migration towards South at the beginning of the first glacial cycles that characterize this period. *Stomatanthes sensu stricto* could possibly be related with the Euroasian species of *Eupatorium s.s.*

The ancestral area for the South American species of *Stomatanthes s.l.* - *Hastbachiella* and the sampled species of *Eupatorium s.s.* and *Austroeupatorium* would be America and Eurasia. The ancestors of *Eupatorium s.s.* and *Austroeupatorium* would have been distributed in America and Eurasia. The *Stomatanthes s.l.*- *Hastbachiella* South American species have their ancestors in South America. Within this clade, two major groups are distinguished (*Stomatanthes oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus*, *Hastbachiella polyclada*, *H. tweediana* and the remaining species of *Stomatanthes s.l.*). The divergency among the mentioned clades may be due to a fragmentation of the habitat during the climatic oscillations of the Pleistocene.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi familia, quienes siempre me apoyaron en todas mis decisiones, me contuvieron, me estimularon, me dieron fuerza, me alentaron y permitieron que hoy pueda estar donde estoy. A mis padres, mis hermanos, mi hermano del corazón, mi cuñado, Pablo, mi adorado ahijado Agustín que fue la luz de mi vida estos últimos años... GRACIAS!

A la Dra. Liliana Katinas, por sugerir el tema de mi tesis, dirigir mi trabajo, por confiar en mí casi sin conocerme, por estimularme permanentemente en mi formación académica.

Al Dr. Jorge V. Crisci por brindarme un lugar para desarrollar mi tesis, y brindarme todo el apoyo necesario para llevar a cabo este estudio.

A los Jurados por su buena predisposición para la lectura crítica de esta tesis.

A mis amigos, todos ellos, que son tantos, con quienes compartí diferentes etapas de mi vida, mis amigos cordobeses, Willy, Ange, Mily, Luci, Juanjo, Vale, Ade, Dani, mis amigos platenses, Gugu, Pe, Rena, Lu, Maira, Paula, Edgardo, Luján, Chule, Ceci, Chino, mis amigos de todos lados, que siempre están, siempre estuvieron en cada momento importante de mi vida, quisiera nombrarlos a todos...

A Cosme, por haber estado siempre a mi lado, de cualquier manera.

A mis maestros de Córdoba de las cátedras de Biogeografía y Genética de Poblaciones: Gato Funes, Norma Julio, Noemi Gardenal, Marcelo Cabido, Natalia Pérez-Harguindegui, por haber influido en mi formación mucho más de lo que piensan...

A Diego Gutiérrez, un especial agradecimiento, compañero, amigo, casi hermano, gracias por todo el apoyo, la ayuda, todo lo que me enseñaste, no

sólo de sistemática sino de la vida y gracias por el sostén que fuiste para mí todos estos años.

A mis compañeros y amigos del Herbario: Laura, Gisela, Diego, Anabela, Hugo, Cristina, Fabio, Maira, Gustavo, por tantos momentos hermosos compartidos, por haberme recibido y aceptado entre ustedes, por haberme enseñado, de cada uno de ustedes aprendí, y a cada uno de ustedes les debo parte de esta tesis. GRACIAS!

A mis compañeros también del LASBE, Mariano Donato, gracias por toda la ayuda que me brindaste, Paula, Edgardo, Piero, GRACIAS por estar siempre cuando los necesité.

A Lucy Gómez de Mainer por la ayuda en la confección del resumen en inglés.

A Alejandra Migoya, por sus magníficas ilustraciones, por su dedicación, su empeño, su profesionalismo y su disposición constante.

A Hugo Calvetti por la confección de los mapas.

Al Dr. Mauricio Bonifacino por las fotografías de *Stomatanthes oblongifolius* de Uruguay.

A los curadores de todos los herbarios que me facilitaron el material sin el cual no podría haber realizado esta tesis.

A Eric Hattori, Jimi Naoki Nakajima y Roberto Esteves, colegas brasileros que también pusieron su granito de arena en la confección de esta tesis.

A mis amigos de Morfología Vegetal, María Luján Luna, por toda la ayuda con mis primeros cortes anatómicos, Juan Pablo, Gabriela, Cecilia.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET),
Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Myndel Botanical
Foundation por haber financiado la realización de esta tesis.

GRACIAS A TODOS !!!

A Agustín...

“A veces podemos pasarnos años sin vivir en absoluto, y de pronto toda nuestra vida se concentra en un solo instante.”

Oscar Wilde

INDICE DE CONTENIDOS

I-	Introducción.....	1
II-	Materiales y métodos.....	5
III-	Historia taxonómica y relaciones genéricas.....	8
IV-	Aspectos morfológicos y anatómicos.....	12
	1- Hábito.....	12
	2- Tallo.....	12
	a- Pubescencia.....	12
	b- Anatomía.....	12
	3- Hoja.....	15
	a- Morfología externa.....	15
	b- Pubescencia.....	16
	c- Nerviación.....	20
	d- Anatomía.....	20
	4- Capitulescencias.....	25
	5- Capítulo.....	26
	6- Involucro.....	26
	7- Receptáculo.....	26
	8- Flores.....	26
	9- Cipsela.....	33
	10- Pappus.....	34
V-	Número cromosómico.....	35
VI-	Polen.....	37
VII-	Distribución geográfica y hábitat.....	42
VIII-	Tratamiento taxonómico.....	48

	1- Descripción de <i>Stomatanthes</i>	48
	2- Clave de las especies.....	49
	3- Descripción de las especies.....	51
	4- Especies excluidas.....	146
IX-	Análisis cladístico.....	147
	1- Introducción.....	147
	2- Antecedentes.....	147
	3- Metodología.....	149
	a- Elección del grupo externo.....	149
	b- Grupo interno.....	150
	c- Codificación y análisis.....	151
	4- Resultados.....	152
	5- Análisis de la evolución de los caracteres.....	154
	a- Caracteres cualitativos.....	154
	b- Caracteres cuantitativos.....	166
	6- Discusión.....	168
	a- Condición parafilética en <i>Stomatanthes</i>	168
	b- Situación de <i>Stomatanthes zambiensis</i>	169
	c- Comentarios acerca de la validez de la subtribu Eupatoriinae.....	169
X-	Análisis Fenético.....	177
XI-	Análisis biogeográfico.....	181
	1- Introducción.....	181
	2- Metodología.....	183
	3- Resultados.....	186

4- Discusión.....	188
XII- Conclusiones.....	191
XIII- Literatura citada.....	195
APÉNDICE I. Índice de colectores.....	209
APÉNDICE II. Índice de nombre científicos.....	216

I- INTRODUCCION

La tribu Eupatorieae está compuesta por 18 subtribus supuestamente monofiléticas (Hofmeisteriinae, Oxylobinae, Mikaniinae, Trichocoroninae, Adenostemmatinae, Ageratinae, Fleischmanniinae, Praxelinae, Gyptidinae, Liatrinae, Eupatoriinae, Disynaphiinae, Ayapaninae, Alomiinae, Critoniinae, Hebeciniinae, Neomirandeiinae, Oaxacaniinae) que reúnen 180 géneros y aproximadamente 2500 especies (King & Robinson, 1987). Bremer *et al.* (1994) considera a la subtribu Neomirandeiinae sinónimo de Hebeciniinae, mientras que Robinson *et al.* (2009) agregan una subtribu más (Piqueriinae) como una segregación de Ageratinae. Las relaciones entre las subtribus y su supuesta monofilia no están resueltas, debido a que el muestreo tanto en los análisis morfológicos como moleculares de los géneros de la Tribu Eupatorieae es sumamente escaso (Robinson *et al.*, 2009). Esta tribu presenta una distribución predominantemente Neotropical. La mayoría de los géneros y especies de esta tribu están concentrados en México, América Central y América del Sur, hay algunos representantes en América del Norte y muy pocos en el Viejo Mundo (King & Robinson, 1987). Los miembros de la tribu son usualmente reconocidos por su capítulos discoides con flores blancas o azul-rojizas; flores con estilos largos y frecuentemente coloreados, con apéndices estériles más largos que las áreas estigmáticas. Las áreas estigmáticas de los estilos están bien separadas ventralmente en dos cortas bandas marginales, localizadas en la base de cada rama estilar. La ocurrencia de glándulas entre las bandas estigmáticas es otro carácter de muchas Eupatorieae. El polen es usualmente más pequeño que en otras tribus. Casi todas las cipselas son negras, con una capa carbonizada en su pared, como en las Heliantheae y muchas Helenieae (Bremer *et al.*, 1994).

La subtribu Eupatoriinae comprende los géneros *Stomatanthus*, *Eupatorium*, *Austroeupatorium* y *Hatschbachiella* (King & Robinson, 1987). Estos géneros agrupan aproximadamente 78 especies. Los miembros de esta subtribu se caracterizan por presentar capítulos con pocas flores y la base estilar pubescente. La subtribu es también caracterizada por la presencia de estomas en los lóbulos de la corola. Sus géneros se distribuyen en América del Norte y

América del Sur, principalmente en la parte este, en el este y sudeste de Asia (*Eupatorium*) extendiéndose a través de Asia hacia Europa y en el norte de África (*Eupatorium cannabinum* L.), África tropical y sur (algunas especies de *Stomatanthes*) (King & Robinson, 1987; Bremer *et al.*, 1994).

El género *Stomatanthes* fue descrito en el año 1970 por King y Robinson como una segregación de *Eupatorium* (King & Robinson, 1970). Originalmente, el género estaba constituido por cerca de 15 especies distribuidas en Brasil, Uruguay, Bolivia, Paraguay, Argentina, África tropical y África del Sur (Robinson, 1970; Bremer *et al.*, 1994; King & Robinson, 1987; Cabrera & Freire, 1997; Cabrera *et al.*, 1996). King y Robinson consideran a *Stomatanthes* más cercano a *Eupatorium* dentro de la subtribu, diferenciándolos por caracteres de la corola y la cipsela, como los numerosos pelos en la superficie externa de los lóbulos de la corola y la cipsela de *Stomatanthes* con un conspicuo carpodio. *Stomatanthes* comprende hierbas o subarborescentes perennes con capítulos agrupados en inflorescencias de tipo panícula piramidales. Las brácteas involucrales, angostamente oblongas o lanceoladas, se presentan en dos a tres series; el receptáculo es desnudo, plano o débilmente convexo, glabro. Las flores tienen corola blanca, infundibuliforme o apenas tubular, glabra o glandulífera, con lóbulos triangulares que a veces presentan estomas en su superficie externa. Las especies de este género se caracterizan por sus gruesos filamentos anterales, base estilar pubescente y apéndices de las ramas estigmáticas con puntas conspicuamente clavadas (Robinson, 1970; King & Robinson, 1987).

El género *Stomatanthes* fue originalmente definido para acomodar una especie de *Eupatorium* (*Eupatorium africanum*) de África. Posteriormente se agregaron 12 especies sudamericanas, la mayoría de las cuales fueron transferidas desde *Eupatorium* a *Stomatanthes* (King & Robinson, 1987) y dos más fueron reconocidas para África (King & Robinson, 1975, 1987). No existe hasta el momento un análisis de conjunto de todo el género que incluya la morfología de cada una de sus especies, las ilustraciones son incompletas y no se cuenta con mapas de distribución de las especies. Recientemente se han agregado posibles nuevas especies para el género: *Stomatanthes* sp. nov.,

endémica de Serra de Canastra, Brasil (Nakajima & Semir, 2001), y *S. helenae* de África (Lisowski, 1991), para las cuales no existe una descripción ni tampoco ilustraciones. También se desconoce si estas dos especies son realmente nuevas o si se trata de sinonimias o transferencias de otro género. Por otra parte, King y Robinson crean en el año 1987 el subgénero *Verticifolium* para una de las especies africanas (King & Robinson, 1987), con lo cual *Stomatanthes* quedaría dividido en dos subgéneros: *Verticifolium* y *Stomatanthes*. Es decir que, hasta el momento no se ha logrado un conocimiento global del género por lo cual resulta necesaria una revisión global como así también un análisis de sus diferencias con géneros afines para su completa delimitación.

En cuanto a las relaciones filogenéticas de *Stomatanthes*, Bremer *et al.* (1994) presentaron un análisis cladístico a nivel genérico de la tribu *Eupatorieae* sobre la base de caracteres morfológicos, donde *Stomatanthes* aparece como grupo hermano de *Eupatorium*. Un análisis filogenético molecular, también a nivel genérico, realizado por Schmidt y Schilling (2000) utilizando el marcador nuclear ITS, ubica a *Stomatanthes* como hermano de *Chromolaena* (subtribu Praxelinae), lejos de *Eupatorium* y de la subtribu *Eupatoriinae*. En ambos estudios fue muestreada sólo una especie de *Stomatanthes*. Es necesario realizar un análisis cladístico que incluya a todas las especies de *Stomatanthes*, junto con otros géneros de la tribu para establecer con mayor precisión su posición taxonómica dentro de las Eupatorieae. De esta forma, también se establecerían las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Stomatanthes* y se comprobaría la monofilia del género y sus subgéneros.

Desde el punto de vista biogeográfico, *Stomatanthes* posee una distribución disyunta poco común en la familia Asteraceae: América del Sur – África. Sólo unos pocos géneros muestran el mismo patrón de distribución, por ejemplo los géneros hermanos *Chaptalia* y *Gerbera*, y las especies de los géneros *Achyrocline*, *Acmella* y *Flaveria* (Bremer, 1993). En el caso de que en esta tesis se compruebe que la taxonomía actual del género es correcta, un análisis de biogeografía histórica de dispersión – vicarianza (DIVA) conjuntamente con un

análisis de Áreas Ancestrales permitirá dilucidar los procesos que dieron origen a este patrón de distribución y acercarnos a la comprensión de la evolución de este género.

El presente trabajo de tesis tiene como objetivos:

1- Delimitar el género *Stomatanthes* y sus especies, ampliar las descripciones, resolver problemas nomenclaturales, proporcionar mapas de distribución y claves de determinación de las especies del género. Ampliar el conocimiento actual sobre aspectos anatómicos y morfológicos del género.

2- Comprobar la monofilia del género *Stomatanthes* y de sus subgéneros. Establecer las relaciones filogenéticas entre sus especies.

3- Realizar un estudio de biogeografía histórica del género *Stomatanthes*.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio fue realizado sobre la base de ejemplares de herbario depositados en las siguientes instituciones:

B: Herbarium, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Berlín, Alemania.

BM: Herbarium, Botany Department, The Natural History Museum, Londres, Inglaterra.

CORD: Herbario, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

G: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Chambèsy, Suiza.

GH: Harvard University Herbaria. Cambridge, Massachusetts, U.S.A.

HUFU: Herbarium Uberlandense. Instituto de Biologia. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

ICN: Herbário ICN. Departamento de Botânica. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Brasil.

K: Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Inglaterra.

LP: Herbario, División Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

NY: Herbarium, New York Botanical Garden, Bronx, New York, U.S.A.

P: Muséum National d' Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, París, Francia.

RB: Herbário Instituto de Pesquisas. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

S: Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Suecia.

SI: Herbario, Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Buenos Aires, Argentina.

US: United States National Herbarium, Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.

BHCB: Herbário Departamento de Botânica. Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

Macrocaracteres morfológicos: los ejemplares fueron analizados a simple vista o mediante una lupa binocular. Las mediciones efectuadas de caracteres macroscópicos, fueron realizadas con una regla.

Microcaracteres morfológicos: se recuperó el material tanto vegetativo como reproductivo colocándolo en agua con detergente o agua con glicerina durante 24 horas. En los casos en que fue necesario se aclararon con hipoclorito de sodio al 50% y se tiñeron luego con safranina diluida. El material fue montado en gelatina-glicerina. Los cortes anatómicos fueron realizados a mano alzada utilizando una gillete, fueron aclarados con hipoclorito de sodio al 50%, teñidos con safranina y finalmente montados en gelatina-glicerina. Las fotografías tomadas tanto de los corte anatómicos como de los microcaracteres fueron realizadas utilizando un microscopio marca Nikon con cámara digital incorporada.

Para la observación de microcaracteres al Microscopio electrónico de Barrido (MEB), el material fue sometido a la técnica de punto crítico que consiste en la hidratación, fijación en FAA, deshidratación a través del pasaje por sucesivas series de alcohol y finalmente el relleno de las estructuras con sustancias gaseosas. Este método se aplica para estructuras delicadas, fácilmente

colapsables, donde el agua debe ser rápidamente reemplazada por gases debido a que las fuerzas de tensión superficial asociadas a la salida del agua pueden provocar daños estructurales.

Sólo se transcribieron las etiquetas del material tipo; la información correspondiente al material adicional examinado se encuentra ordenada por país y subdivisión política en orden alfabético; se cita localidad, fecha, colector, número e institución en que se encuentra depositado el material.

Los datos de color de flor, hábitat, fenología y usos se obtuvieron de las etiquetas de herbario.

La identificación de los HOLOTIPOS se realizó a partir de los datos de colector y localidad citados por los autores en las descripciones originales. En los casos en que se citan dos o más localidades y/o colectores en la descripción original, y ninguno de ellos fue designado como HOLOTIPO por el autor del nombre o autores de combinaciones posteriores, se procedió a la designación de LECTOTIPOS. En aquellos casos en que los ejemplares TIPO resultaron destruidos, se procedió a la designación de NEOTIPOS. Se confeccionaron láminas con las imágenes de los especímenes seleccionados como NEOTIPOS o LECTOTIPOS en las especies correspondientes, así como también el HOLOTIPO de la nueva especie descrita en esta tesis.

Cuando no se ha podido determinar la ubicación del material tipo se ha seguido la obra *Taxonomic Literature* (Stafleu & Cowan, 1976-1988) y sus suplementos (Stafleu & Mennega, 1992-2000). Para todos los taxa en los casos en que no se menciona en el protólogo la institución donde la colección original está depositada se presume que el holotipo o sintipo es un ejemplar que se encuentra donde el autor ha trabajado o donde se encuentran depositadas las mayores colecciones del colector del ejemplar, en el caso de que no sea el mismo que el autor del nombre, de acuerdo a la recomendación 9A.4 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill *et al.*, 2006).

III- HISTORIA TAXONÓMICA

La tribu Eupatorieae presenta series dificultades en la separación de muchos de sus géneros sobre la base de macrocaracteres.

Los conceptos genéricos previos en la tribu (Bentham, 1873; Hoffmann, 1890-1894; B.L. Robinson, 1913) estuvieron basados principalmente en las variaciones del papus, la presencia o ausencia de páleas y la forma del apéndice anteral (Robinson & King, 1985).

La mayoría de las especies de la tribu Eupatorieae alguna vez fueron clasificadas en el amplio género *Eupatorium sensu lato*, pero en la actualidad se encuentran reasignadas a otros géneros.

Entre los años 1966 y 1986 R.M. King y H. Robinson publicaron cientos de trabajos sobre la clasificación de la tribu. Toda esta información fue compilada en su obra, *The Genera of the Eupatorieae (Asteraceae)* (King & Robinson, 1987). En esta monografía de las Eupatorieas, King y Robinson describieron cerca de 100 géneros nuevos, principalmente sobre la base de microcaracteres. King y Robinson son considerados los mayores “splitters” (creadores de nuevos géneros a partir de especies incluidas en géneros mayores) dentro de la sistemática de Asteraceae. Su reclasificación de *Eupatorium s.l.* en numerosos géneros pequeños no ha sido aceptada por todos los especialistas en la familia y sus esquemas de clasificación han sido mirados con cierto escepticismo (Grashoff & Turner, 1970). Las críticas están basadas principalmente en el número de nuevos géneros propuestos y en el tipo de caracteres utilizados. De acuerdo a King y Robinson, si bien la resistencia a estos cambios era esperada, las críticas provienen de sistemáticos que desconocen la complejidad de la tribu y realizan un tratamiento defectuoso de la misma (Robinson & King, 1985). Sin embargo, si el polifilético *Eupatorium s.l.* es reclasificado en supuestos géneros monofiléticos con menor número de especies, el esquema propuesto por estos autores provee un marco de referencia útil para futuras investigaciones y mejora la clasificación genérica antes que un vasto e incomprensible

Eupatorium s.l. (Bremer *et al.* 1994). Por otro lado, análisis filogenéticos moleculares en base al gen nuclear ITS avalan la propuesta de King y Robinson de la existencia de un *Eupatorium sensu stricto*, monofilético (Schmidt y Schillín, 2000).

Stomatanthes fue uno de los tantos géneros creados por King y Robinson a partir de especies de *Eupatorium s.l.* (1970). Originalmente este género incluyó una única especie africana transferida desde *Eupatorium s.l.*: *Stomatanthes africanus* (Oliv. y Hieron.) R.M. King y H. Rob. El género fue caracterizado por la presencia de numerosos estomas y tricomas en los lóbulos de la corola, células del collar anteral con engrosamientos, abundantes pelos gemelos en las cipselas, y un carpopodio muy distintivo. También por sus hojas primariamente alternas, un bajo número de flores y filarias y las células apicales de las cerdas del papus subagudas. Posteriormente, en el mismo año, Robinson transfiere al género *Stomatanthes* once especies sudamericanas de *Eupatorium* y describe la especie nueva *Stomatanthes hirsutus* para la misma área geográfica, incorporando entonces al género nuevos caracteres tales como la base de la presencia de tricomas en la base del estilo, ápices de las ramas estigmáticas a menudo dilatados, filamentos de los estambres cortos y gruesos y la presencia a veces de estomas en la corola (Robinson, 1970). A partir de este trabajo, el género *Stomatanthes* adquiere una distribución anfiatlántica.

En el año 1975, King & Robinson describen dos especies más para África: *Stomatanthes meyeri* y *S. zambiensis*. En este mismo trabajo se crea el subgénero *Verticifolium* para *S. zambiensis*, caracterizado por la presencia de hojas inferiores en verticilos de tres y la presencia de cipselas con escasos o nulos pelos gemelos.

En el año 1991, Lisowski, en su tratamiento de la familia Asteraceae para la Flora de África central, agrega una especie más de *Stomatanthes* para África a través de la transferencia de *Eupatorium helenae* (Lisowski, 1991). Esta especie presentaba complejos problemas nomenclaturales y de tipificación (Grossi, enviado) (ver Obs. en *S. helenae*).

Finalmente, Grossi y Nakajima (2009) describen la especie nueva, *S. reticulatus* para Brasil (Grossi & Nakajima, 2009).



Relaciones genéricas

Originalmente, King & Robinson (1970) relacionaron morfológicamente a *Stomatanthus* con los géneros *Austroeupatorium* y *Eupatoriadelphus* (actualmente sinónimo de *Eupatorium* s.s., Robinson, 1987). Según estos autores, *Stomatanthus* se relaciona con *Austroeupatorium* por las células del collar anteral con engrosamientos en sus paredes y un conspicuo carpopodio y con *Eupatoriadelphus* por la presencia de estomas en los lóbulos de la corola. De acuerdo a este trabajo *Stomatanthus* estaría relacionado con el género *Eupatorium* s.s. sólo por su proximidad geográfica, sin mencionar caracteres morfológicos compartidos. Sin embargo, King & Robinson (1970) mencionaron la dificultad de establecer relaciones de parentesco entre *Stomatanthus* y sus probables géneros afines.

Como fuera mencionado anteriormente Robinson (1970) extendió el concepto de *Stomatanthus* a través de la inclusión de especies de América del Sur. En este trabajo, Robinson relaciona a una especie sudamericana de *Stomatanthus* (*S. hirsutus*) con *Austroeupatorium* y *Eupatorium* s.s por la presencia de cerdas del papus con ápices romos.

King & Robinson (1975) relacionan a *Stomatanthus zambiensis* con *Eupatoriadelphus* por la presencia de hojas verticiladas y con *Austroeupatorium* por los escasos pelos gemelos en las cipselas. Sin embargo, los autores establecen en este trabajo que *Austroeupatorium* no estaría cercanamente relacionado con *Stomatanthus*.

En 1987, en su monografía de las Eupatorieae, King & Robinson, ubican a *Stomatanthes* dentro de la subtribu Eupatoriinae junto con los géneros *Austroeupatorium*, *Eupatorium* s.s. y *Hatschbachiella* por la presencia de tricomas en la base del estilo y capítulos con pocas flores. En clave, el género *Stomatanthes* es asociado morfológicamente con *Hatschbachiella* por la presencia de numerosos pelos gemelos en las cipselas.

En los sucesivos análisis filogenéticos no queda definida claramente la posición de *Stomatanthes* en relación al resto de las subtribus de Eupatorieae. *Stomatanthes* aparece como grupo hermano de *Eupatorium* (subtribu Eupatoriinae) en un análisis cladístico morfológico (Bremer *et al.* 1994) y asociado a *Chromolaena* (subtribu Praxeliinae) en un análisis cladístico basado en el gen nuclear ITS (Schmidt & Schilling, 2000).

Finalmente, Robinson *et al.* (2009) presentaron un árbol filogenético de la tribu Eupatorieae basado sobre datos moleculares combinados (ITS y cpDNA RFLP) en el cual el género *Stomatanthes* (1 especie muestreada) aparece como grupo hermano de *Austroeupatorium* (subtribu Eupatoriinae) y éstos, a su vez, hermanos de tres géneros correspondientes a la subtribu Gyptidinae (*Campuloclinium*, *Acritopappus* y *Trichogonia*). En este cladograma la subtribu Eupatoriinae queda fragmentada, con *Eupatorium* s.s. ubicado en un clado aparte, hermano de dos géneros de la subtribu Praxeliinae (*Chromolaena* y *Praxelis*).

IV- ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS

1- HÁBITO

La mayor parte de las especies de *Stomatanthus* son subarbustos perennes de bajo porte, alcanzando 1-1,5 metros de altura. *S. africanus*, *S. helenae*, *S. subcapitatus* y *S. trigonus* pueden presentar aspecto herbáceo o subarbuscivo de acuerdo al ambiente en donde habitan y su estado de desarrollo.

Algunas especies, como *S. africanus*, *S. helenae*, *S. zambiensis*, *S. trigonus*, *S. reticulatus* y *S. oblongifolius*, presentan un xilopodio globoso o alargado del cual surgen ramificaciones secundarias desde la base de las plantas. La presencia de xilopodio se encuentra asociada a ambientes xerofíticos, donde crecen muchas de las especies del género.

2- TALLO

El tallo de las especies de *Stomatanthus* siempre es erecto, cilíndrico y estriado.

a- Pubescencia

La mayor parte de las especies de *Stomatanthus* presentan distintos grados de pubescencia en el tallo. Los tricomas presentes en el tallo generalmente son no glandulares, filiformes simples. En algunas especies, como *S. africanus* y *S. meyeri* pueden presentarse en el tallo algunos pelos glandulares biseriados, vesiculares subtipo β . El grado de pubescencia en el tallo varía según las especies. *S. dyctiophyllus*, por ejemplo, presenta una cubierta bastante continua de largos pelos a lo largo de todo el tallo, mientras que *S. helenae*, sólo posee pubescencia en las partes más jóvenes del mismo.

b- Anatomía

Los tallos de la mayoría de las especies de *Stomatanthus* presentan en sección transversal un cilindro vascular de crecimiento primario (a veces se

observan estados intermedios de desarrollo, debido a que los tallos son herbáceos, subleñosos) caracterizado por una médula compuesta por células parenquimáticas de paredes engrosadas y la ocurrencia de casquetes de esclerénquima constituidos por fibras floemáticas. Estos casquetes se encuentran muy desarrollados formando casi un cilindro continuo alrededor del floema. En las especies donde los tallos presentan costillas más conspicuas superficialmente esta zona se corresponde con un mayor desarrollo de las fibras floemáticas. La epidermis está constituida por una sola capa de células con cutícula muy desarrollada. Por debajo de la epidermis pueden observarse varias capas de colénquima (Fig. 1).

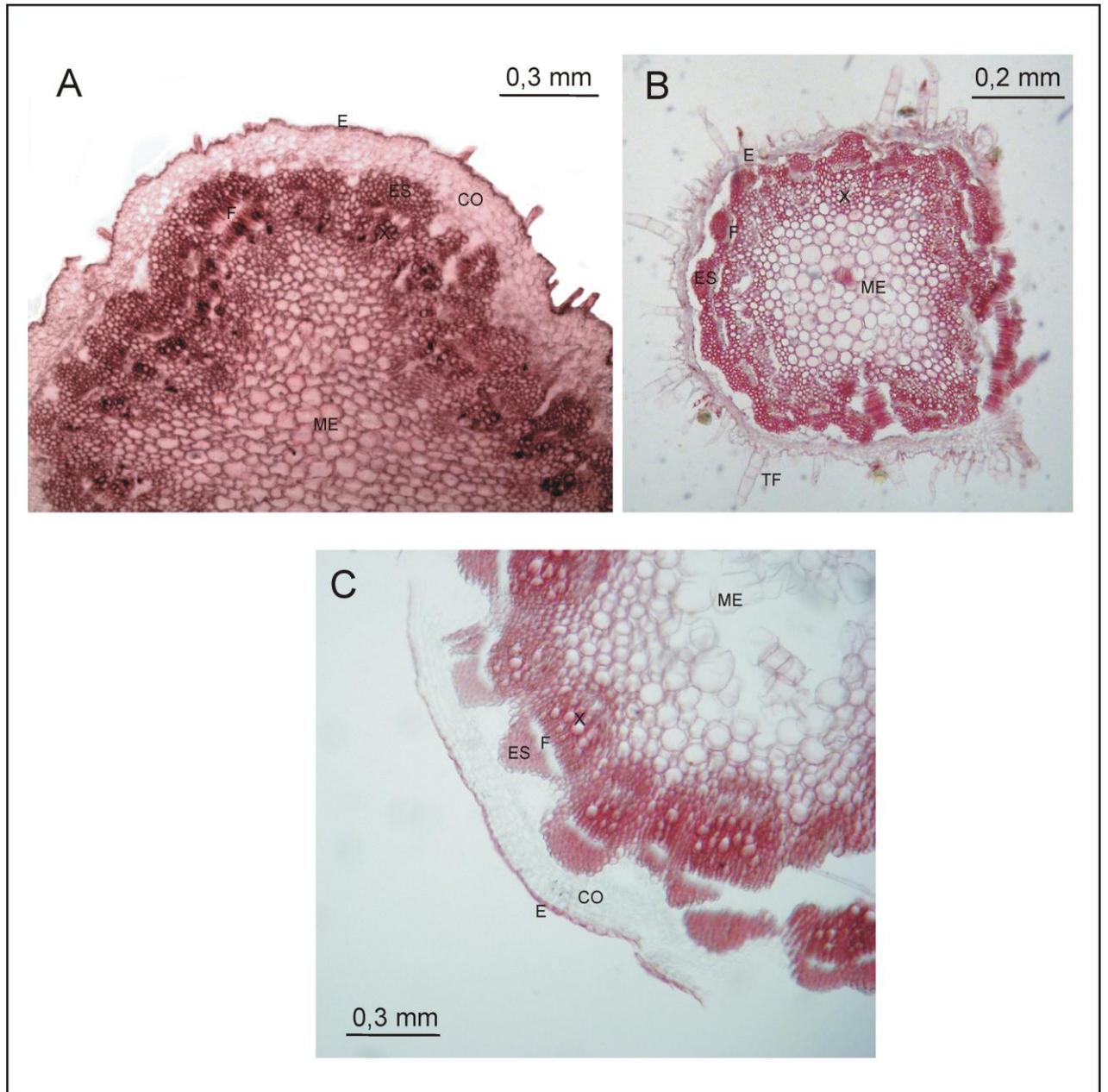


Figura 1. Anatomía caulinar en *Stomatanthus*. A. sección transversal del tallo de *Stomatanthus helenae*. B. sección transversal del tallo de *Stomatanthus loefgrenii*. C. sección transversal del tallo de *Stomatanthus oblongifolius*. (ME: médula; E: epidermis; CO: colénquima; ES: esclerénquima; X: xilema; F: floema; TF: tricoma filiforme simple) (A: *Duvigneaud 4503*, BRLU; B: *Löfgren, A. 120*, S; C: *Bonifacino, M. 2247*, SI).

3- HOJA

a- Morfología externa

Filotaxis

La mayoría de las especies de *Stomatanthes* poseen las hojas alternas o subopuestas. *S. corumbensis*, *S. hirsutus* y *S. bracteatus*, presentan las hojas opuestas, mientras que una sola especie, *S. zambiensis*, muestra hojas dispuestas en verticilos de tres por nudo.

Forma de la lámina

La lámina foliar en *Stomatanthes* es siempre simple, de consistencia herbácea o coriácea y la mayor parte de las especies del género poseen hojas ovadas u obovadas. Estos patrones básicos pueden variar en su ancho, encontrándose hojas angosta o anchamente ovadas u obovadas. Algunas especies presentan láminas elípticas, como *S. dictyophyllus*, *S. trigonus* y *S. loefgrenii*, mientras que *S. helenae* y *S. dentatus* poseen hojas oblongas o lineares. Esta última especie también puede presentar hojas angostamente obovadas. *S. trigonus* y *S. dictyophyllus* pueden presentar hojas elípticas, como ya se mencionó, o también anchamente ovadas. Todas las especies de *Stomatanthes* son sésiles o brevemente pecioladas, con excepción de *S. corumbensis* que presenta hojas pecioladas.

Tamaño

El tamaño de la hoja varía dentro del género *Stomatanthes*. Las hojas de menor tamaño (0,5-2 cm de longitud) se observan en *S. pinnatipartitus*, mientras que las de mayor tamaño se observan en *S. trigonus* (5-9,5 cm de longitud), *S. loefgrenii* y *S. dictyophyllus* (6,5-8 cm de longitud) y en *S. corumbensis* (5-8,50 cm de longitud). Algunas especies de amplia distribución geográfica, como *S. africanus*, presentan una gran variación en el tamaño foliar (0,8-6,20 cm de longitud).

Base

La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen la base de la hoja cuneada. En el grupo conformado por *S. oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus* la base de la hoja es atenuada, al igual que en *S. dentatus* y *S. reticulatus*. Finalmente, *S. meyeri* es la única especie del grupo en estudio con la base foliar cordada. *S. dyctiophyllus* posee la base foliar decurrente.

Ápice

Las cuatro especies africanas (*S. africanus*, *S. meyeri*, *S. helenae* y *S. zambiensis*) poseen el ápice de la hoja agudo o acuminado, al igual que las especies sudamericanas *S. oblongifolius*, *S. bracteatus*, *S. reticulatus*, *S. pinnatipartitus*, *S. hirsutus* y *S. dyctiophyllus*. *S. dentatus*, *S. polycephalus* y *S. loefgrenii* presentan el ápice foliar obtuso o redondeado. *S. subcapitatus*, *S. corumbensis*, *S. trigonus* y *S. warmingii* poseen el ápice foliar a veces agudo, y a veces redondeado.

Margen

S. africanus presenta el margen foliar a veces entero, a veces dentado-aserrado, de igual manera que *S. oblongifolius*, *S. trigonus*, *S. polycephalus* y *S. subcapitatus*. Las especies africanas restantes, *S. helenae*, *S. meyeri* y *S. zambiensis*, presentan el margen de la hoja crenado o dentado-aserrado, al igual que *S. dentatus*, *S. warmingii*, *S. bracteatus*, *S. corumbensis*, *S. reticulatus*, *S. hirsutus*, *S. loefgrenii* y *S. dyctiophyllus*. *S. pinnatipartitus* posee el margen foliar entero (lámina lobulada o pinatifida).

b- Pubescencia

Las hojas de la mayoría de las especies de *Stomatanthes* presentan algún grado de pubescencia, tanto en la cara adaxial como abaxial, pero ésta no llega a ser muy densa, con excepción de *S. dyctiophyllus*, que posee hojas con un tomento continuo y denso. Otras especies, como *S. bracteatus*, *S. dentatus*, *S.*

hirsutus, *S. corumbensis*, *S. polycephalus* presentan una pubescencia intermedia, hirsuta o tomentulosa, mientras que *S. oblongifolius*, *S. helenae* y *S. zambiensis* presentan las hojas glabras o glabrescentes.

Tipos de tricomas (Rammaya, 1962a, b).

Los tricomas, cuando están presentes, son de tres tipos: Tricomas filiformes simples (Fig. 2 A), Tricomas capitados (Fig. 2 B) y Tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β (Fig. 2 C):

- *Tricomas filiformes simples*: El pie puede estar formado por 1 o varias células epidérmicas. El cuerpo es uniseriado, entero, con 5 a varias células, a menudo cilíndricas, estrechas en sus paredes transversales, de ápice agudo o redondeado. Las células pueden ser de variada longitud, pero la basal es 1 o 2 veces más ancha que larga o isodiamétrica y la célula terminal alargada. El contenido puede ser translúcido o denso, usualmente opaco. Las paredes transversales de las células suelen ser delgadas, mientras que las laterales, delgadas o engrosadas, rectas o levemente convexas, lisas o estriadas (*S. reticulatus*). Estos tricomas son los más comunes en las partes vegetativas; se localizan generalmente en el tallo principal, pedúnculos y filarias; también pueden presentarse en la corola. En algunas especies, como *S. hirsutus*, son de menor tamaño y se disponen verticales al eje foliar por lo que confieren a las hojas su textura hirsuta, mientras que en otras especies, como *S. dentatus* y *S. corumbensis* son más alargados y son responsables de una pubescencia más tomentulosa.

- *Tricomas capitados*: El pie puede estar formado por 1 o varias células. El cuerpo es uniseriado, diferenciado en pedúnculo y cabezuela. El pedúnculo está formado por 1-4 células, cilíndricas, estrechadas en las paredes transversales. Las células son más largas que anchas, las paredes transversales son delgadas o ligeramente engrosadas, las paredes laterales son rectas, engrosadas, levemente estriadas. La cabezuela es unicelular, esférica o semiesférica, con paredes usualmente engrosadas, granuladas.

Estos tricomas se presentan en las hojas de *S. helenae*, *S. zambiensis* y *S. africanus*, en muy bajo número y esparcidos en la lámina foliar, generalmente hundidos en cavidades de la epidermis (Fig. 3 E).

- *Tricomas glandulares biseriados vesiculares, subtipo β* : El pie puede estar constituido por 1 o varias células. El cuerpo es biseriado, entero, con 2 a 10 células en cada fila, de forma oblonga. Las células correspondientes a dos filas usualmente son subopuestas, de variadas longitudes, o todas de la misma longitud. El contenido es denso, comúnmente persistente. Las paredes internas son delgadas, las externas levemente convexas, lisas, engrosadas. Presentan una vesícula cuticular que eclosiona a nivel de cualquier fila de células o se restringe al ápice. Estos tricomas son más comunes en las partes reproductivas, pero se presentan en las hojas de *S. subcapitatus*, *S. reticulatus*, *S. africanus* y *S. dyctiophyllus*. Particularmente en *S. africanus*, estos tricomas se encuentran asociados con tricomas capitados en nidos hundidos en la epidermis (Fig. 4 C). *S. reticulatus* y *S. subcapitatus* también poseen estos tricomas hundidos en la epidermis (Fig. 5 D), mientras que *S. dyctiophyllus* los posee por encima de la misma (Fig. 4 E).

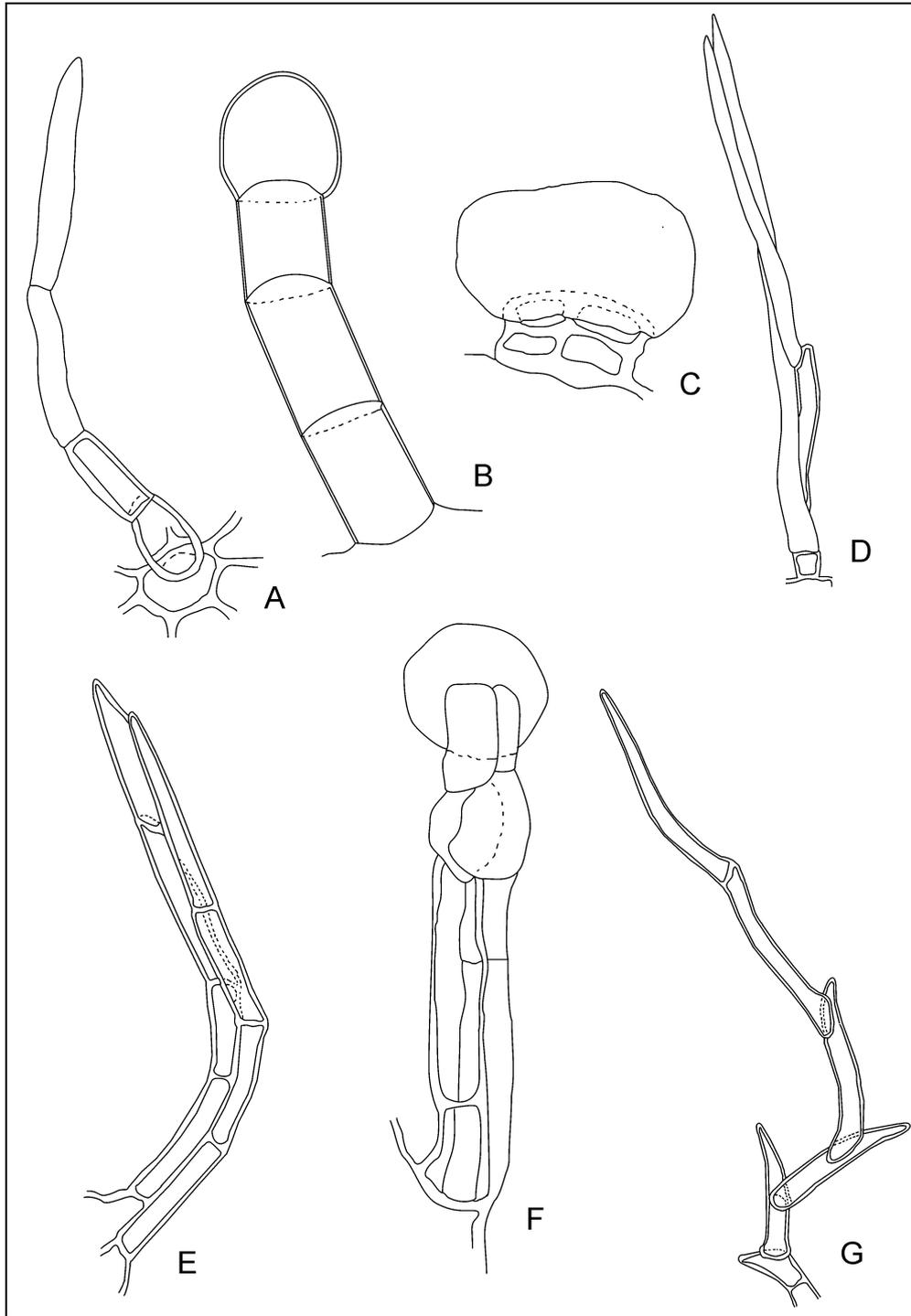


Figura 2. Tipos de tricomas en *Stomatanthus*. A. Tricoma filiforme simple, presente en tallos, hojas, corolas y base del estilo. B. Tricoma capitado, presente en las hojas de *S. helenae*, *S. zambiensis* y *S. africanus*. C. Tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β , presente en tallo de *S. africanus* y *S. meyeri*, en hojas, corolas y cipselas. D. Pelo gemelo típico, presente en cipselas y corola de *S. dictyophyllus*. E. Pelo gemelo anómalo, presente en la cipsela de *S. zambiensis* y en la corola de *S. dictyophyllus*. F. Tricoma glandular biseriado vesicular subtipo α , presente en la corola de *S. dictyophyllus*. G. Tricoma ramificado, presente en las cipselas de *S. africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri*.

c- Nerviación

La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen las hojas trinervadas, desde cerca de la base de la lámina, a veces con otras venas laterales basales de menor importancia, el patrón de venación general de la hoja suele formar un retículo, más o menos prominente según las especies. Las venas laterales principales pueden ser paralelas al margen foliar o no y varían su longitud en relación a la longitud de la lámina. Algunas especies, como *S. corumbensis*, presenta hojas pinnatinervadas. De acuerdo a la clasificación de Hickey (1973), las hojas son pinnadas camptódromas o trinervadas acródromas perfectas o imperfectas.

d- Anatomía

La epidermis es uniestrata, con células isodiamétricas o rectangulares en sección transversal; las paredes periclinales de las células epidérmicas se encuentran cutinizadas (Fig. 3 D). Los haces vasculares primarios son colaterales y usualmente presentan casquetes de fibras esclerenquimáticas; los haces vasculares secundarios están dispuestos en una fila, aproximadamente equidistantes desde las capas epidérmicas abaxial y adaxial (Figs. 3, 4, 5). La mayoría de las especies presentan dos o más capas de colénquima en posición subepidérmica asociadas principalmente a la vena media. *S. africanus* y *S. oblongifolius* poseen en la hoja canales secretores, generalmente vinculados al floema (Figs. 4 D; 5 B) Las hojas son anfiestomáticas y los estomas son de tipo anomocítico (Fig. 5 E). Algunas especies presentan una cavidad estomática de gran tamaño (*S. helenae*, *S. meyeri* y *S. warmingii*) (Fig. 3 F), mientras que en otras, la cavidad es de pequeño tamaño (*S. subcapitatus*) (Fig. 5 C). La lámina en sección transversal muestra una anatomía de tipo isolateral (*S. africanus*, *S. dentatus*, *S. pinnatipartitus*, *S. bracteatus*, *S. trigonus*, *S. corumbensis*, *S. hirsutus*, *S. warmingii* y *S. reticulatus* y *S. loefgrenii*) (Fig. 4 A, C); dorsiventral (*S. meyeri*, *S. zambiensis*, *S. oblongifolius* y *S. subcapitatus*) (Fig. 5 A, C, D) u homogénea (*S. dyctiophyllus* y *S. polycephalus*) (Fig. 4 E). *S. helenae* posee una anatomía foliar isolateral pero

presenta entre las dos capas de parénquima en empalizada un parénquima esclerificado, además de una capa de colénquima subepidérmico (Fig. 3).

Por otro lado, en cuanto a la forma de la vena media en sección transversal, las especies de *Stomatanthus* pueden presentar una sección plana (*S. helenae*) (Figs. 3 A) , vena media prominente y marcada tanto en el haz como en el envés (*S. africanus*, *S. zambiensis*, *S. bracteatus*, y *S. dyctiophyllus*) (Fig. 4 C, D, E) o mostrar en sección la vena media sólo prominente en el envés (*S. dentatus*, *S. meyeri*, *S. subcapitatus*, *S. corumbensis*, *S. hirsutus*, *S. pinnatipartitus*, *S. polycephalus*, *S. warmingii*, *S. trigonus*, *S. reticulatus* y *S. loefgrenii*) (Figs. 4 A, B; 5 C).

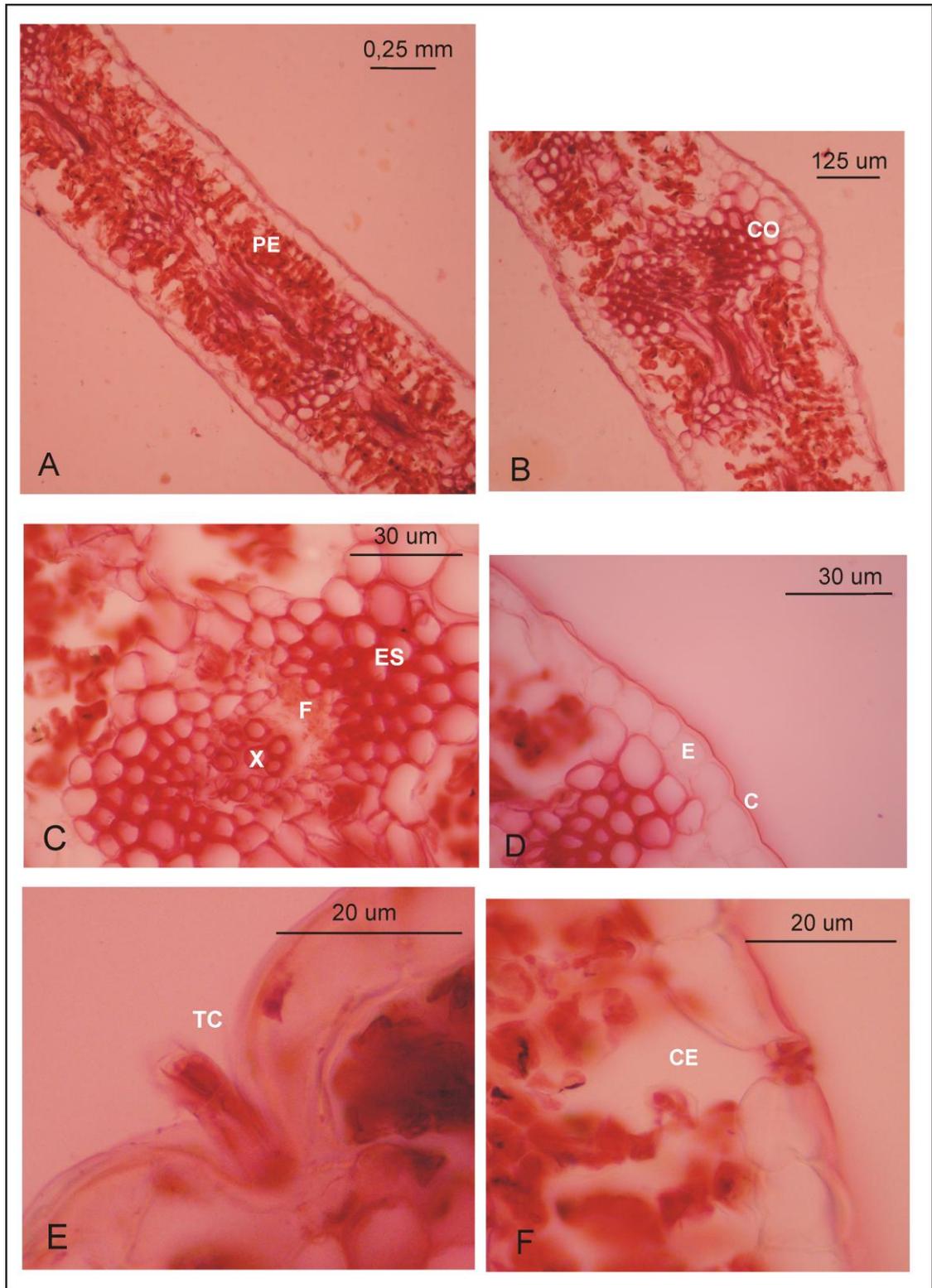


Figura 3. Anatomía foliar en *Stomatanthes*. A-F: sección transversal de la hoja de *Stomatanthes helenae*. (PE: parénquima en empalizada; CO: colénquima; ES: esclerénquima; X: xilema; F: floema; E: epidermis; C: cutícula; TC: tricoma capitado; CE: cavidad estomática) (A-F: *Duvigneaud 4503*, BRLU).

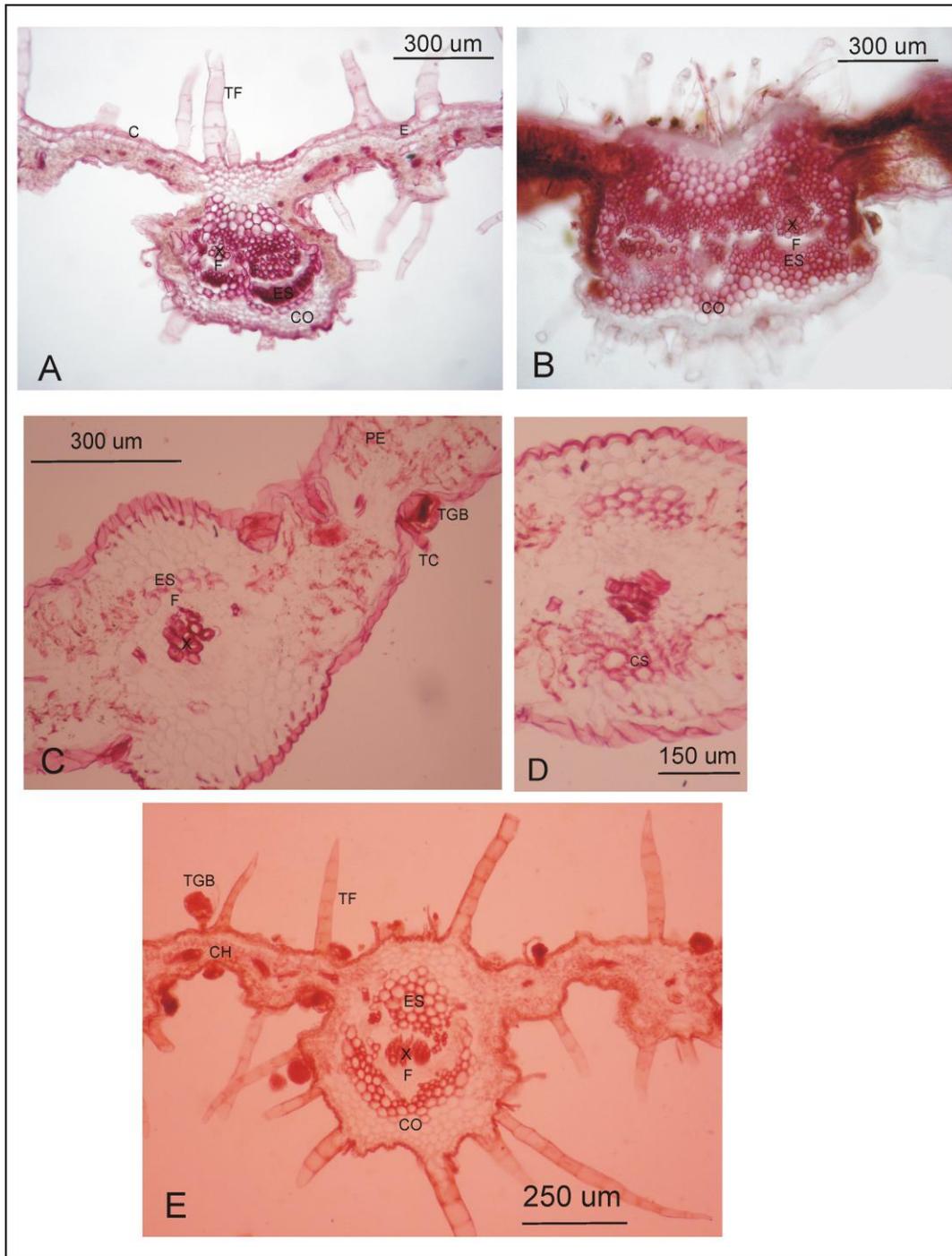


Figura 4. Anatomía foliar en *Stomatanthes*. A. sección transversal de la lámina foliar de *Stomatanthes dentatus*. B. sección transversal de la lámina foliar de *Stomatanthes loefgrenii*. C-D. sección transversal de la lámina foliar de *Stomatanthes africanus*. E. sección transversal de la lámina foliar de *Stomatanthes dictyophyllus*. (PE: parénquima en empalizada; E: epidermis; C: cutícula; CO: colénquima; ES: esclerénquima; X: xilema; F: floema; TF: tricoma filiforme simple; TGB: tricoma glandular biseriado vesicular subtipo β ; CS: canal secretor) (A: Hatschbach, G. 34671, US; B: Löfgren, A. 120, S; C-D: Biholong, M. 441, P; E: Da Silva, M.A. 2735, RB).

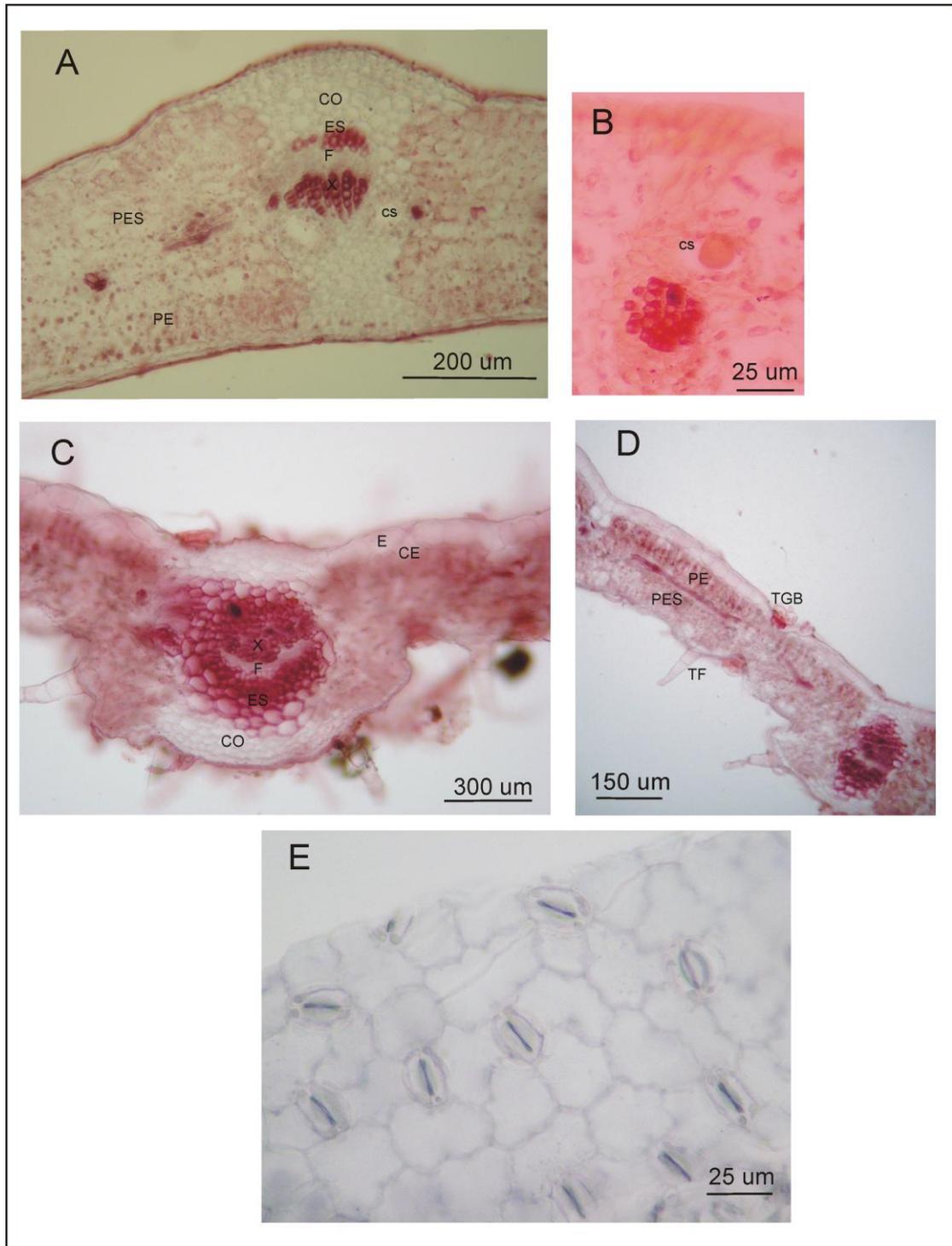


Figura 5. Anatomía foliar en *Stomatanthes*. A-B. sección transversal de la lámina foliar de *Stomatanthes oblongifolius*. C-D. sección transversal de la lámina foliar de *Stomatanthes subcapitatus*. E. *Stomatanthes africanus*, estomas en vista superficial. (PES: parénquima esponjoso; PE: parénquima en empalizada; ES: esclerénquima; CO: colénquima; X: xilema; F: floema; CS: canal secretor; TF: tricoma filiforme simple; TGB: tricoma glandular biseriado vesicular subtipo β) (A-B: Bonifacino, M. 2247, SI; C-D: Hatschbach, G. 5067, RB; E: Biholong, M. 441, P).

4- CAPITULESCENCIAS

Las capitulescencias en *Stomatanthes* pueden agruparse en dos tipos principales: cimas paniculiformes piramidales (Fig. 6 A) y cimas corimbiformes (Fig. 6 B). La mayoría de las especies sudamericanas presentan cimas paniculiformes piramidales, cuyas ramificaciones generalmente están acompañadas por brácteas foliáceas de pequeño tamaño. *S. oblongifolius*, particularmente, se caracteriza por presentar un escapo floral por encima del cual comienza a desarrollarse la capitulescencia.

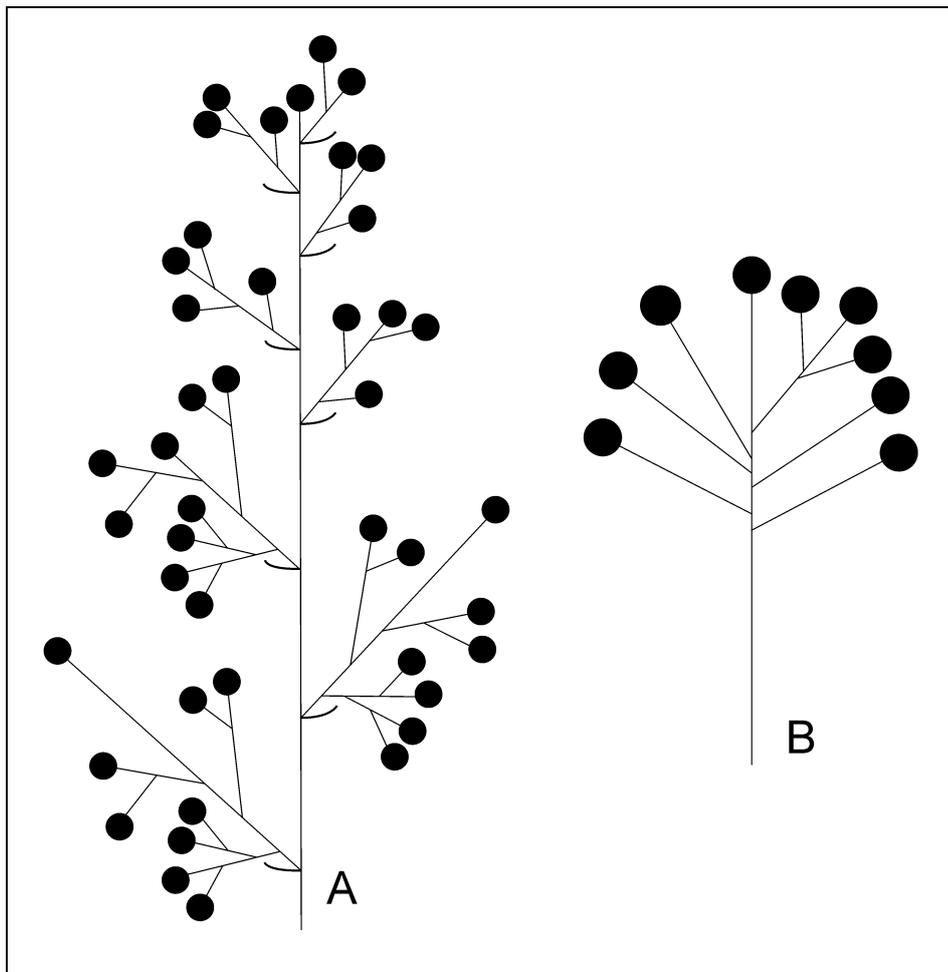


Figura 6. Tipos de capitulescencias en *Stomatanthes*. A. cima paniculiforme piramidal. B. cima corimbiforme.

5- CAPÍTULO

Los capítulos son siempre homógamos, numerosos y se agrupan siempre en capitulescencias mayores, laxas o densas. Presentan siempre pedúnculo, el cual generalmente es pubescente.

6- INVOLUCRO

El involucro es generalmente acampanado, a veces hemiesférico. El número de filarias es relativamente bajo (4-12) y se agrupan en pocas series (2-4), generalmente desiguales, imbricadas o subimbricadas.

Filarias: Las filarias son herbáceas y comúnmente presentan 2-3 venas en su cara adaxial que pueden estar coloreadas. Generalmente presentan distintos grados de pubescencia. Los tipos de tricomas presentes en las filarias son iguales a aquellos encontrados en las hojas. En cuanto a su forma, son oblongas, ovadas o lanceoladas, de ápice obtuso, acumulado o agudo.

7- RECEPTÁCULO

El receptáculo en *Stomatanthes* es siempre desnudo y glabro, variando su forma desde plano a levemente convexo.

8- FLORES

Las flores son hermafroditas, fértiles, de color blanco o blanquecino. Presentan por lo general corolas infundibuliformes, a veces tubulares, 1-3 nervadas, 5-lobadas; los lóbulos de la corola son triangulares y usualmente poseen los bordes engrosados (Fig. 8 A, B). El número de flores por capítulo varía de 4 a 12, con excepción de *S. reticulatus* que presenta de 20-25 flores por capítulo. Las especies africanas de *Stomatanthes* (excepto *S. zambiensis*)

y algunas sudamericanas presentan estomas en los lóbulos de la corola (Fig. 8 D).

Estilo: Es bífido con las ramas estigmáticas largas, filiformes, con ápice linear, espatulado o engrosado (ramas estigmáticas clavadas o espatuladas en el ápice) (Fig. 9 A). La superficie externa de las ramas estigmáticas es papilosa, excepto en la zona receptiva donde es casi glabra. La superficie interna de las ramas estigmáticas es también papilosa, excepto en la zona receptiva donde las papilas se modifican y forman dos bandas paralelas; la zona interna comprendida entre estas bandas es glabra y lisa (Fig. 9 B). Las especies de *Stomatanthes* presentan tricomas en la base del estilo. Estos tricomas varían desde pelos largos multicelulares hasta papilas alargadas unicelulares (Figs. 7 A; 9 E).

Estambres: Los estambres son siempre cinco. Las anteras son lineares, calcaradas, de base generalmente redondeada u obtusa, a veces sagitada. El apéndice conectival generalmente está bien desarrollado y es ovado u oblongo de ápice redondeado, a veces más ancho que largo, con el ápice truncado (Fig. 7 B). El collar anteral se encuentra bien desarrollado, es generalmente oblongo y a menudo posee engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células (Fig. 7 C).

Pubescencia: Es muy común en *Stomatanthes* la presencia de tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β concentrados en los lóbulos de la corola, aunque también pueden hallarse en el tubo (Fig. 8 A, B, C). En algunas especies como *S. africanus*, *S. oblongifolius* y *S. dyctiophyllus* se presentan en la corola tricomas no glandulares filiformes simples (Fig. 8 E). La especie *S. dyctiophyllus* presenta, a su vez, tricomas gemelos típicos y anómalos y tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo α . (Fig. 2 D, E, F).

Tipos de Tricomas (Rammaya, 1962a,b)

- *Pelo gemelo típico o "Zwillinghaare"* (Hess, 1938) (Fig. 2 D): Este tipo de tricoma es característico de la familia Asteraceae. Generalmente se presentan

en los frutos, pero a veces suelen observarse en la corola (Sancho & Katinas, 2002). Está formado por 4 células, dos basales y dos células del pelo. Éstas últimas son más o menos cilíndricas, de extremos agudos y con paredes gruesas. Pueden presentar variaciones en relación a la longitud de las células del pelo (simétricamente iguales o una de las células notablemente más larga que la otra) y en relación a la unión celular (totalmente concrecentes, separarse en los extremos o divergir desde la base). Este tricoma sólo está presente, en bajo número, en el tubo de las corolas de *S. dyctiophyllus*.

- *Pelo gemelo atípico* (Fig. 2 E): Tricoma formado por 1-8 células, terminando en 1-2 células de ápice agudo y con paredes gruesas. Presenta gran variación morfológica y sólo está presente en algunas corolas de *S. dyctiophyllus*. Si bien este tipo de tricoma también es característico de la cipsela de Asteraceae, ha sido citado para corolas (Sancho & Katinas, 2002).

- *Tricoma filiforme simple* (Fig. 2 A): El pie puede estar formado por 1 o varias células epidérmicas. El cuerpo es uniseriado, entero, con 5 a varias células, a menudo cilíndricas, estrechas en sus paredes transversales, de ápice agudo o redondeado. Las células pueden ser de variada longitud, pero la basal es 1 o 2 veces más ancha que larga o isodiamétrica y la célula terminal alargada. El contenido puede ser translúcido o denso, usualmente opaco. Las paredes transversales de las células suelen ser delgadas, mientras que las laterales, delgadas o engrosadas, rectas o levemente convexas, lisas o estriadas. Estos tricomas suelen estar presentes en el tubo de la corola, rara vez en el limbo.

- *Tricoma glandular biseriado vesicular, subtipo β* (Fig. 2 C): El pie puede estar constituido por 1 o varias células. El cuerpo es biseriado, entero, con 2 a 10 células en cada fila, de forma oblonga. Las células correspondientes a dos filas usualmente son subpuestas, de variadas longitudes, o todas de la misma longitud. El contenido es denso, comúnmente persistente. Las paredes internas son delgadas, las externas levemente convexas, lisas, engrosadas. Presentan una vesícula cuticular que eclosiona a nivel de cualquier fila de células o se restringe al ápice. Es muy frecuente observar este tipo de tricoma en los lóbulos de la corola, aunque también pueden presentarse en el limbo y el tubo.

- *Tricoma glandular biseriado vesicular, subtipo α* (Fig. 2 F):

El pie puede estar formado por 1 o varias células. El cuerpo es biseriado, diferenciado en pedúnculo y cabezuela. El pedúnculo está formado por 2-5 células en cada fila, uniformes en ancho o disminuyendo hacia arriba. Las células de dos filas pueden disponerse de manera alterna o subopuesta, y ser de diferentes tamaños. El contenido es translúcido. Las paredes internas son delgadas, mientras que las externas están engrosadas y son rectas o ligeramente convexas, lisas. La cabezuela está formada por 4-8 células en cada fila, de variadas formas, bruscamente demarcadas con las del pedúnculo o continuas con aquellas. Las células de dos filas son subopuestas u opuestas, de longitud variable pero aquellas de la fila terminal son relativamente largas. Contenido denso, persistente o evanescente. Paredes externas rectas o ligeramente convexas, delgadas o a veces engrosadas, lisas. Presentan una vesícula cuticular que eclosiona a nivel de las tres primeras filas de células o se restringe al ápice. Este tipo de tricoma sólo está presente en las corolas de *S. dyctiophyllus*, principalmente en la zona del tubo.

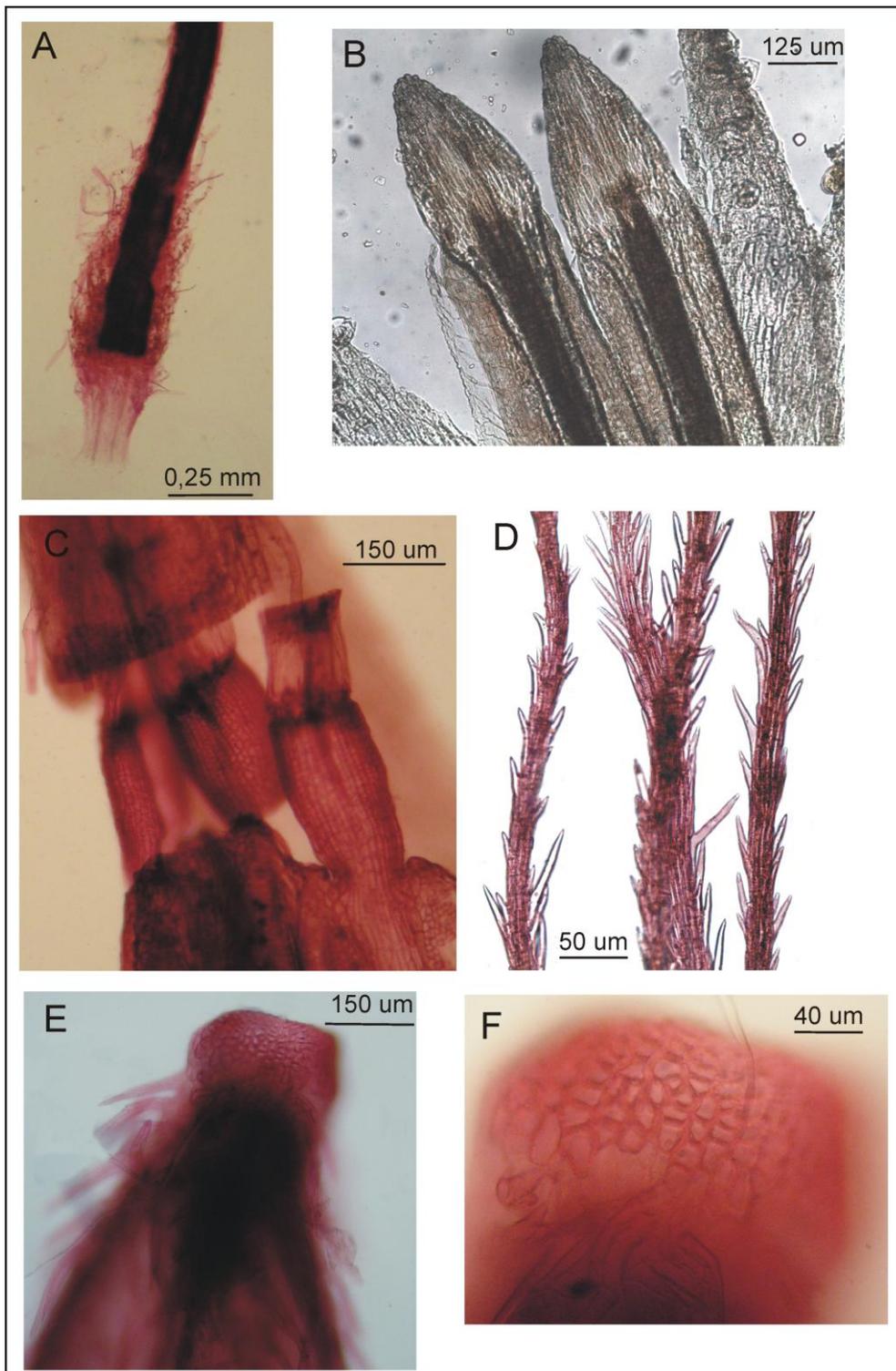


Figura 7. Aspectos morfológico-reproductivos en *Stomatanthes*. A. base del estilo con tricomas (*S. pinnatipartitus*). B. porción superior de antera mostrando apéndice conectival desarrollado (*S. zambiensis*). C. collar anteral mostrando engrosamientos en las paredes celulares (*S. dentatus*) D. cerdas del papus (*S. dentatus*) E. carpopodio (*S. dentatus*) F. detalle del carpopodio mostrando células subcuadradas con paredes engrosadas (*S. dentatus*) (A: Romero, R & Nakajima, J.N. 1087, HUFU; B: Richards 18908, US; C-F: Mimura, I. 520, US).

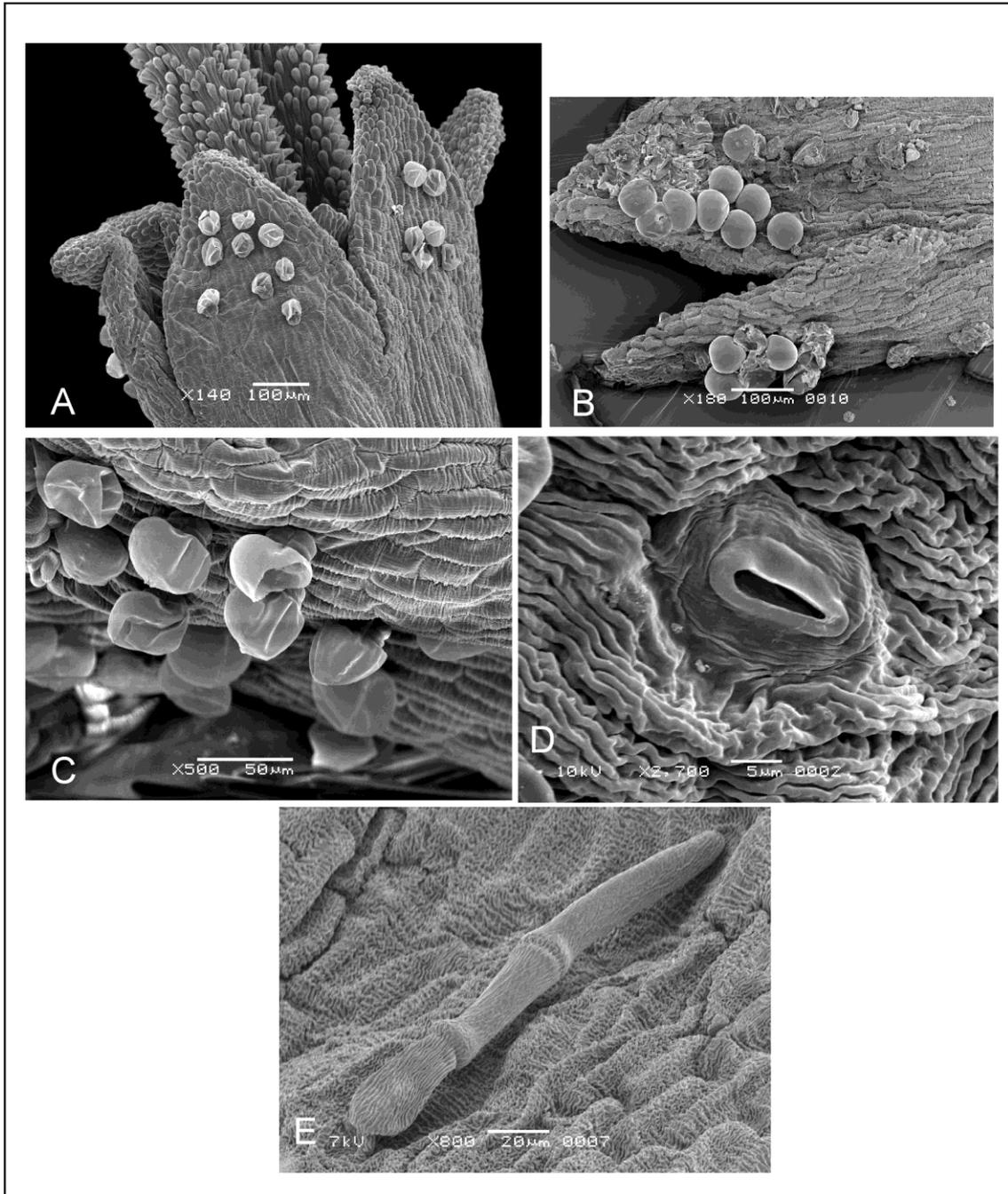


Figura 8. Aspectos morfológico-reproductivos en *Stomatanthus*. A. corola mostrando lóbulos triangulares con tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β (*S. trigonus*). B. Detalle de tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β en los lóbulos de la corola (*S. trigonus*). C. Detalle de tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β (*S. trigonus*). D. Estoma en los lóbulos de la corola (*S. africanus*) E. Tricoma filiforme simple en corola (*S. africanus*) (A-C: Rodríguez, A. & Surubí, J. 497, US; D-E: Schlieben, H.J. 1233, P).

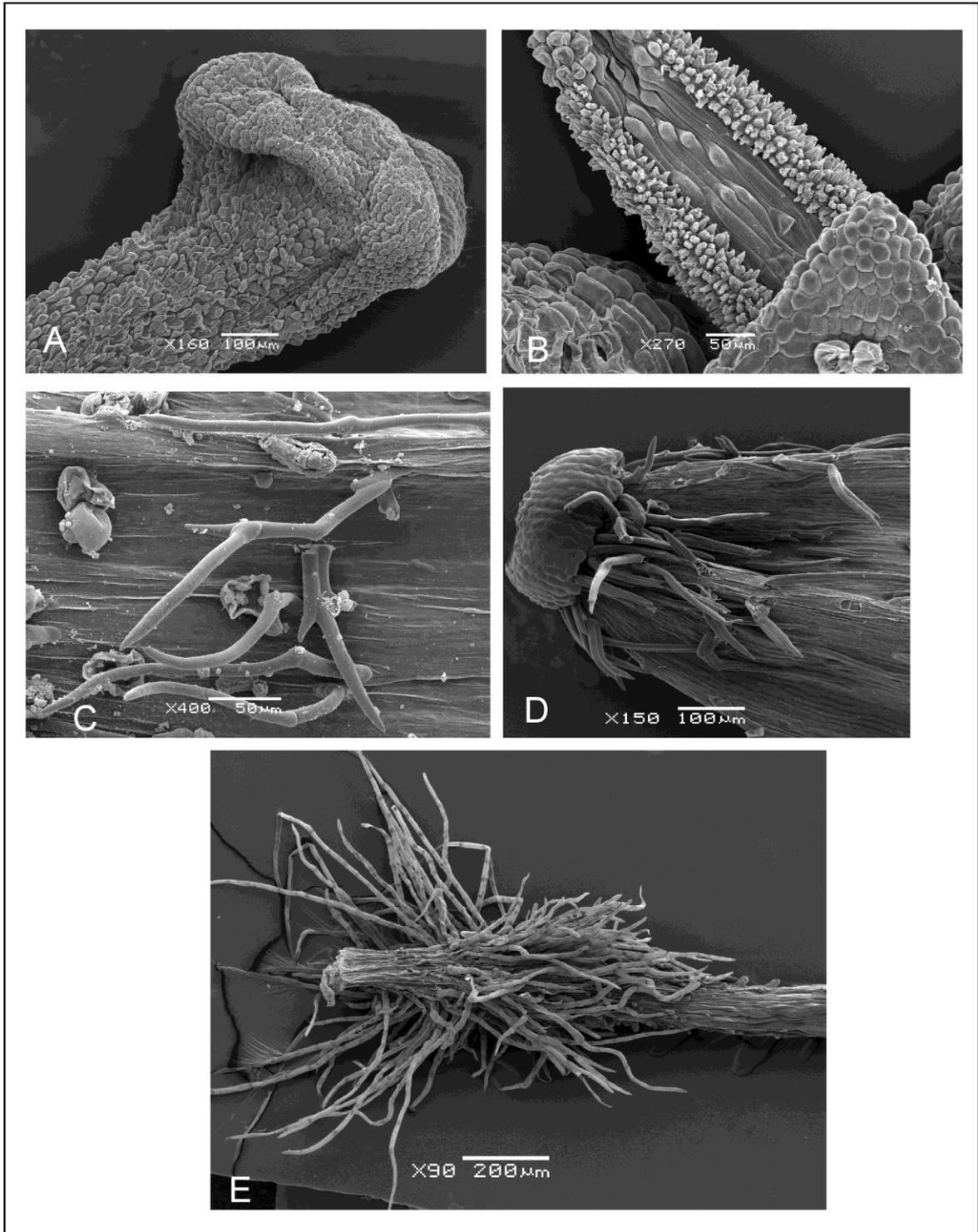


Figura 9. Aspectos morfológico-reproductivos en *Stomatanthus*. A. ápice de rama estigmática clavado (*S. pinnatipartitus*). B. superficie receptiva de la rama estigmática (*S. pinnatipartitus*). C. Tricoma ramificado en cipsela (*S. africanus*). D. porción inferior de la cipsela mostrando el carpopodio y pelos gemelos (*S. africanus*). E: base del estilo con tricomas (*S. dictyophyllus*) (A-B: Duarte, A. 2971, RB; C-D: Compère, P. 562, C; E: Macedo, A. 5355, US).

9- CIPSELA

Las cipselas son generalmente prismáticas, generalmente con carpopodio conspicuo (Fig. 8 E, F; 9 D). Las células del carpopodio generalmente son subcuadradas (Fig. 7 F), excepto en *S. trigonus* y *S. zambiensis* que presentan células oblongas. Las restantes especies africanas de *Stomatanthes* (*S. helenae*, *S. meyeri* y *S. africanus*) pueden presentar tanto células subcuadradas como oblongas en el carpopodio. Las cipselas son 5-7 costadas y comúnmente pubescentes por la presencia de numerosos pelos gemelos, y a veces algunos tricomas glandulares.

Tipos de tricomas (Rammaya, 1962a, b)

Pelo gemelo típico (Figs. 2 D; 9 D): Este tipo de tricoma es característico de la familia Asteraceae. Generalmente se presentan en los frutos, pero a veces suelen observarse en la corola (Sancho & Katinas, 2002). Está formado por 4 células, dos basales y dos células del pelo. Éstas últimas son más o menos cilíndricas, de extremos agudos y con paredes gruesas. Pueden presentar variaciones en relación a la longitud de las células del pelo (simétricamente iguales o una de las células notablemente más larga que la otra) y en relación a la unión celular (totalmente concrecentes, separarse en los extremos o divergir desde la base). Estos tricomas son los más comunes en las cipselas de *Stomatanthes* y suelen concentrarse en la porción basal de la misma, por encima del carpopodio o cubriéndolo parcialmente.

- *Pelo gemelo atípico*: Tricoma formado por 1-8 células, terminando en 1-2 células de ápice agudo y con paredes gruesas. Este tricoma sólo está presente en escaso número en la cipsela de *S. zambiensis*.

- *Tricoma glandular biseriado vesicular, subtipo β* : El pie puede estar constituido por 1 o varias células. El cuerpo es biseriado, entero, con 2 a 10 células en cada fila, de forma oblonga. Las células correspondientes a dos filas usualmente son subpuestas, de variadas longitudes, o todas de la misma longitud. El contenido es denso, comúnmente persistente. Las paredes internas

son delgadas, las externas levemente convexas, lisas, engrosadas. Presentan una vesícula cuticular que eclosiona a nivel de cualquier fila de células o se restringe al ápice. Este tipo de tricoma se encuentra en bajo número en algunas especies de *Stomatanthes*, pero las cipselas de *S. zambiensis* presentan un gran número de ellos.

- *Tricoma ramificado* (Figs. 2 G; 9 C): Este tipo de tricoma presenta un pie unicelular y un cuerpo conformado por una larga hilera de células que puede variar de 4-10, de paredes delgadas y lisas. Cada célula se conecta con la superior e inferior casi en el extremo de las mismas, pero se disponen de tal forma unas con otras que dejan los extremos celulares libre, los cuales son agudos. Este tricoma sólo está presente en las cipselas de las especies africanas de *Stomatanthes* (con excepción de *S. zambiensis*)

10- PAPUS

El papus se dispone en una sola serie, es capilar, escábrido o subplumoso, y con pocas cerdas (30-40, generalmente), generalmente desiguales en longitud. Las células apicales de las cerdas del papus pueden ser agudas o redondeadas (Fig. 7 D). Las cerdas suelen ser blanquecinas o amarillo pálido.

V- NÚMERO CROMOSÓMICO

La Tribu Eupatorieae posee un amplio rango de números cromosómicos básicos, desde $x=4$ a $x=25$. El número básico predominante es $x=10$ (Ito *et al.*, 2000b; King *et al.*, 1976). El número cromosómico determinado para la subtribu Eupatoriinae es $x=10$ (Turner & Lewis, 1965; King, *et al.*, 1976; Robinson, 1987; Watanabe *et al.*, 1995; Robinson *et al.*, 2009). Sólo una especie de *Stomatanthes* posee estudios cromosómicos ($x=10$, sin poliploidia), pero no se especifica en la publicación cuál fue la especie estudiada (King, *et al.*, 1976).

Los números cromosómicos altos son considerados plesiomórficos dentro de la tribu Eupatorieae, con una subsecuente reducción del número cromosómico básico a 5, 9 o 10 en los grupos más derivados (Bremer *et al.*, 1994; Watanabe *et al.*, 1995; Schilling *et al.*, 1999; Ito *et al.*, 2000b).

Filogenias moleculares recientes revelan que la tribu Eupatorieae comparte un ancestro en común con la tribu Heliantheae (Bremer *et al.*, 1994, Funk *et al.*, 2005, Robinson *et al.*, 2009). Los números cromosómicos también varían considerablemente en la tribu Heliantheae, desde $x=4$ a $x=19$. Sin embargo, $x=10$ es raro en Heliantheae, mientras que $x=8$ y $x=9$ son comunes y números más altos como $x=17$ o $x=19$ son también prevalentes. Watson *et al.* (1991) encontraron que los géneros de Heliantheae con mayores números cromosómicos eran aquellos más relacionados con las Eupatorieae. Algo similar ocurre con la tribu Heleniae, también estrechamente emparentada con las Eupatorieae. En base a estos resultados y a los propios obtenidos a través del uso de filogenias moleculares, Ito *et al.* (2000b) sugirieron que eventos de poliploidización ocurrieron en el transcurso de la divergencia entre las tribus mencionadas y que uno de estos linajes poliploides fue el ancestro de la tribu Eupatorieae.

Baldwin (2009) considera a las Eupatorieas como parte de la “Alianza Helianthoidea” que incluye a las nuevas tribus Polymnieae, Millerieae, Perityle, Madieae (compuestas de taxones anteriormente ubicados en Helenieae *sensu*

lato y Heliantheae *sensu lato*) y Heliantheae *sensu stricto*. Análisis totales de sets de datos del gen nuclear ITS ubican a las Eupatorieae en una politomía con las tribus Bahieae, Madieae y Perityle; mientras que un set a menor escala que incluyó diferentes ejemplares de las tribus helianthoideas a menudo ubican a las Eupatorieae como grupo hermano de la tribu Madieae o Perityle (Baldwin *et al.*, 2002). Un análisis más extenso de secuencias de cpDNA de la “Alianza Helianthoidea” ubica a la tribu Eupatorieae como hermana de Madieae (Panero & Funk, 2002; Panero, 2007), coincidiendo con los datos del gen nuclear ITS. Estos descubrimientos son consistentes con los hipotéticamente paleopoliploides números cromosómicos básicos de $x= 19$ para Madieae (Baldwin & Wessa 2000b), $x= 18$ para Perityleae (Robinson *et al.*, 1981; Baldwin *et al.*, 2002) y ca. $x= 17$ para Eupatorieae (Watanabe *et al.*, 1995; Schilling *et al.*, 1999; Ito *et al.*, 2000). El gran número de especies de las Eupatorieae (2200), comparado con Perityle (84) o Madieae (203), podrían reflejar una diversificación acelerada de las Eupatorieae, posiblemente como resultado de una o más innovaciones clave asociadas a la colonización de hábitats más tropicales (Baldwin, 2009).

VI- POLEN

Los granos de polen en la Tribu Eupatorieae han sido escasamente estudiados en relación a otras tribus de Compuestas (Skvarla *et al.*, 1977). Los primeros estudios palinológicos de la tribu Eupatorieae fueron realizados por Stix (1960), quien analizó con Microscopio Óptico los granos de polen de 12 especies de la tribu. Estos pólenes presentaron una superficie equinada o subequinada, colpos que encierran aberturas germinales muy distintivas y una capa granular gruesa en los bordes del colpo. Este autor propuso que los granos de polen de las Eupatorieas siguen el **patrón tipo-Eupatorium**, el cual se caracteriza por la presencia de un gran cavidad por debajo de las base de las espinas que conforman la capa más externa de la ectexina. Posteriormente, Skvarla *et al.* (1977) analizaron los granos de polen de otras siete especies y las ubicaron en el **patrón Helianthoide**, el cual consiste en la presencia de una exina caveada con forámenes internos.

Mattozo dos Reis & Ferreira (1981) estudiaron las especies del sur de Brasil con microscopía de barrido y concluyeron que existen cuatro tipos de patrones estructurales de la exina dentro de la tribu. El tipo 1 presenta exina tectada con largas columelas por debajo de las espinas; el tipo 2 con exina tectada con complejas columelas; el tipo 3 muestra una exina tectada con un complejo infratectum tectado y el tipo 4 tiene una exina tectada con columelas pequeñas.

Recientemente, Punt & Hoen (2009) realizaron un estudio detallado de la estructura interna y las zonas aperturales de los granos de polen de Asteraceae y ubicaron a *Eupatorium cannabinum* (única especie estudiada de la tribu) en el patrón **Tipo Aster tripolium**, conjuntamente con varias especies de la tribu Astereae. Este patrón se caracteriza principalmente por la presencia de una ectoapertura de colpos alargados, estrechos hacia los extremos, de bordes irregulares; mesoapertura ausente y una endoapertura delgada de márgenes difusos. A su vez, presentan una exina gruesa, cavus estrecho y columelas cortas, que se engrosan en el área de las espinas, las cuales son pequeñas y de extremos agudos.

Durante los últimos años se han publicado varios trabajos descriptivos de los granos de polen de distintas especies de Eupatorieae. Estos muestran que, dependiendo de la especie analizada, los patrones anteriormente descritos pueden existir dentro del grupo (Barbieri Ferreira Mendonça & Gonçalves-Esteves, 2000; Meo, 2005; Rodríguez Cancelli *et al.*, 2007).

Hasta el momento no existen estudios palinológicos del género *Stomatanthes*, sólo King & Robinson (1987) mencionan para *Stomatanthes* granos de polen de ca. 22-27 μm de diámetro.

En base a los datos obtenidos en la presente tesis, los granos de polen del género *Stomatanthes* son de tamaño pequeño, prolato-esferoidales a esferoidales, tricolporados, equinados, con microperforaciones en la base de las espinas y entre éstas (Figs. 10 F; 12 D, F). Se observan diferencias importantes en los tamaños de los granos de polen dentro de las especies del género. El diámetro ecuatorial es de 12-25 μm , mientras que el diámetro polar es de 14-20 μm . *S. africanus*, *S. corumbensis* y *S. pinnatipartitus* presentan los granos de polen de menor tamaño, mientras que *S. dentatus*, *S. dictyophyllus* y *S. reticulatus* tienen los granos de mayor tamaño. *S. dyctiophyllus* y *S. dentatus* presentan espinas más cortas que el resto de las especies y, a su vez, las espinas de *S. dentatus* poseen el ápice truncado o redondeado (Fig. 10 D, E). Todas las especies de *Stomatanthes* entran dentro del **Patrón Helianthoide** (Skvarla *et al.*, 1977) y presentan colpos que encierran aberturas germinales muy distintivas y una capa granular gruesa de exina en los bordes del mismo (Figs. 10 F; 11 A; 12, B, F). A su vez, los granos de polen de *Stomatanthes* pueden ubicarse en el patrón 2 de Mattozo dos Reis, & Ferreira (1981), caracterizado, como ya fue mencionado, por una exina tectada, con columelas complejas (Skvarla & Turner, 1966) y, a su vez, por la presencia de forámenes o microperforaciones por debajo de las espinas (Fig.10 F).

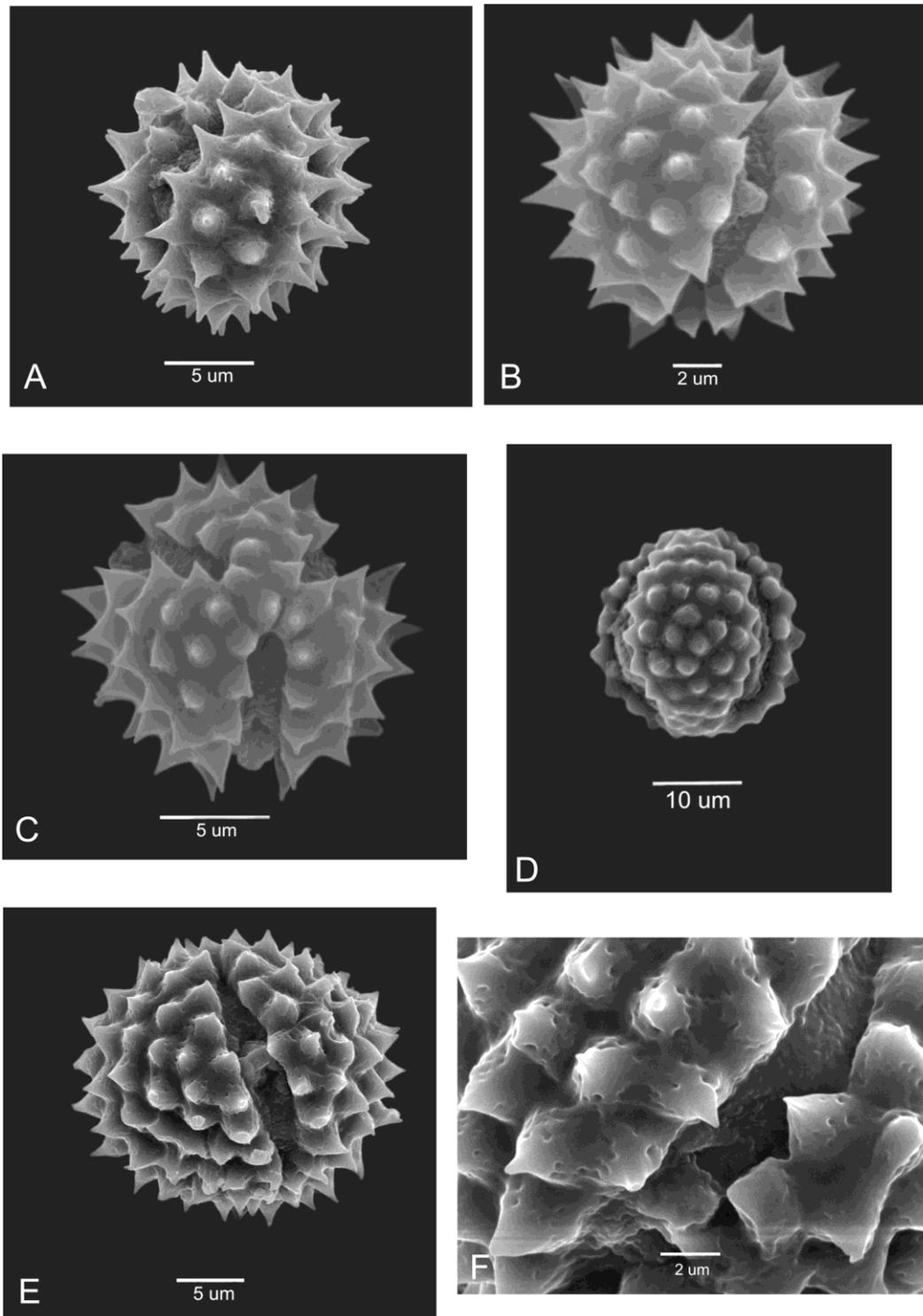


Figura 10. Granos de polen de *Stomatanthes*. A. *Stomatanthes africanus*, vista ecuatorial. B. *Stomatanthes corumbensis*, vista ecuatorial. C. *Stomatanthes corumbensis*, vista polar. D. *Stomatanthes dentatus*, vista ecuatorial. E. *Stomatanthes dictyophyllus*, vista ecuatorial. F. *Stomatanthes dictyophyllus*, detalle de la zona apertural mostrando las microperforaciones en la base de las espinas y entre ellas y la exina granular (A: *Le Testu, G.* 2415, P; B-C: *Smith, D.* 94, NY; D: *Gardner* 3833, BM; E-F: *Romero, R & Nakajima, J.N.* 3634, LP).

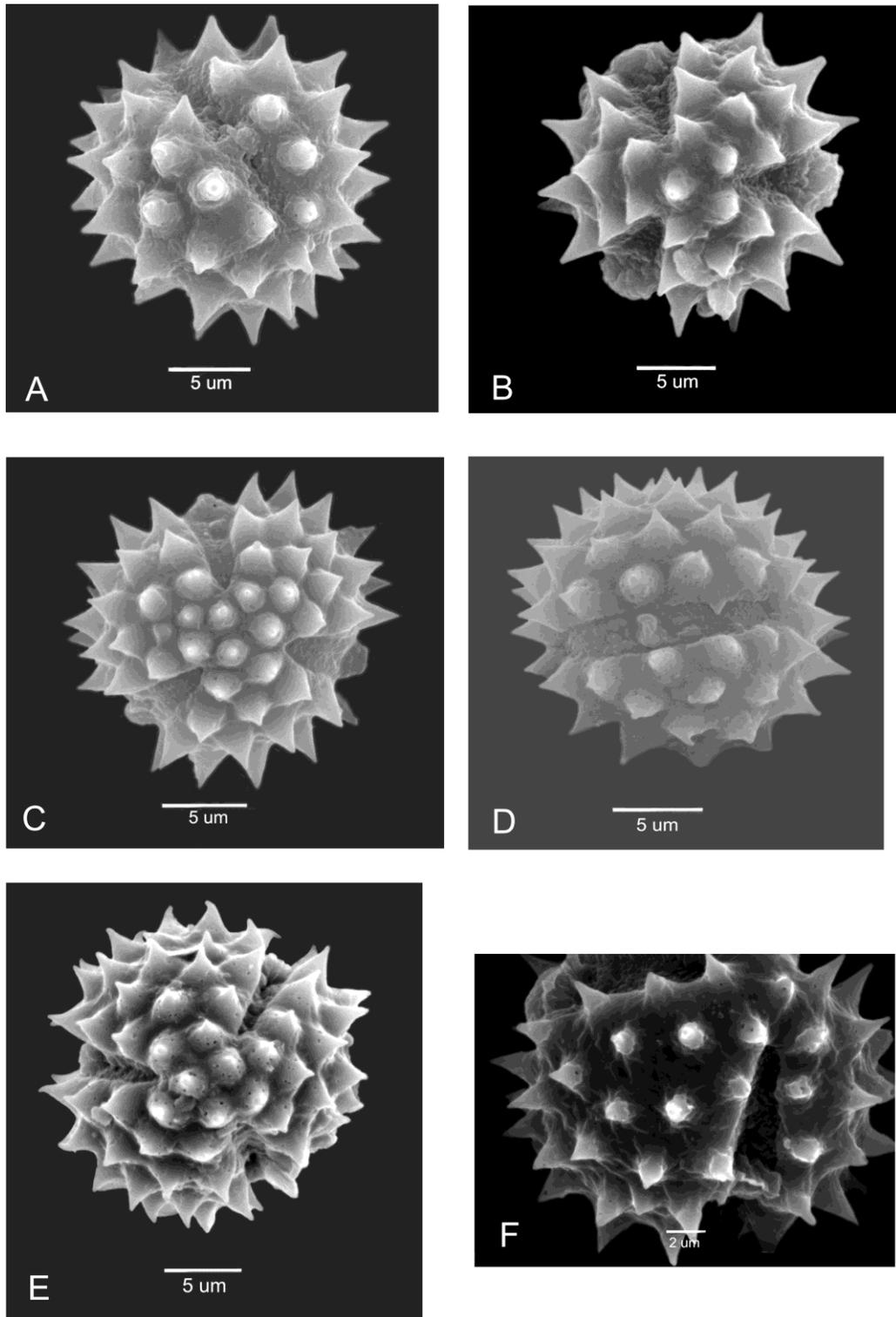


Figura 11. Granos de polen de *Stomatanthes*. A. *Stomatanthes helenae*, vista ecuatorial. B. *Stomatanthes helenae*, vista polar. C. *Stomatanthes hirsutus*, vista polar. D. *Stomatanthes hirsutus*, vista ecuatorial. E. *Stomatanthes meyeri*, vista polar. F. *Stomatanthes warmingii*, vista polar-ecuatorial (A-B: Duvigneaud 4758 E1, BRLU; C-D: Smith, L.B. 15063, US; E: Meyer, F.G. 7966, US; F: Warming 364, C).

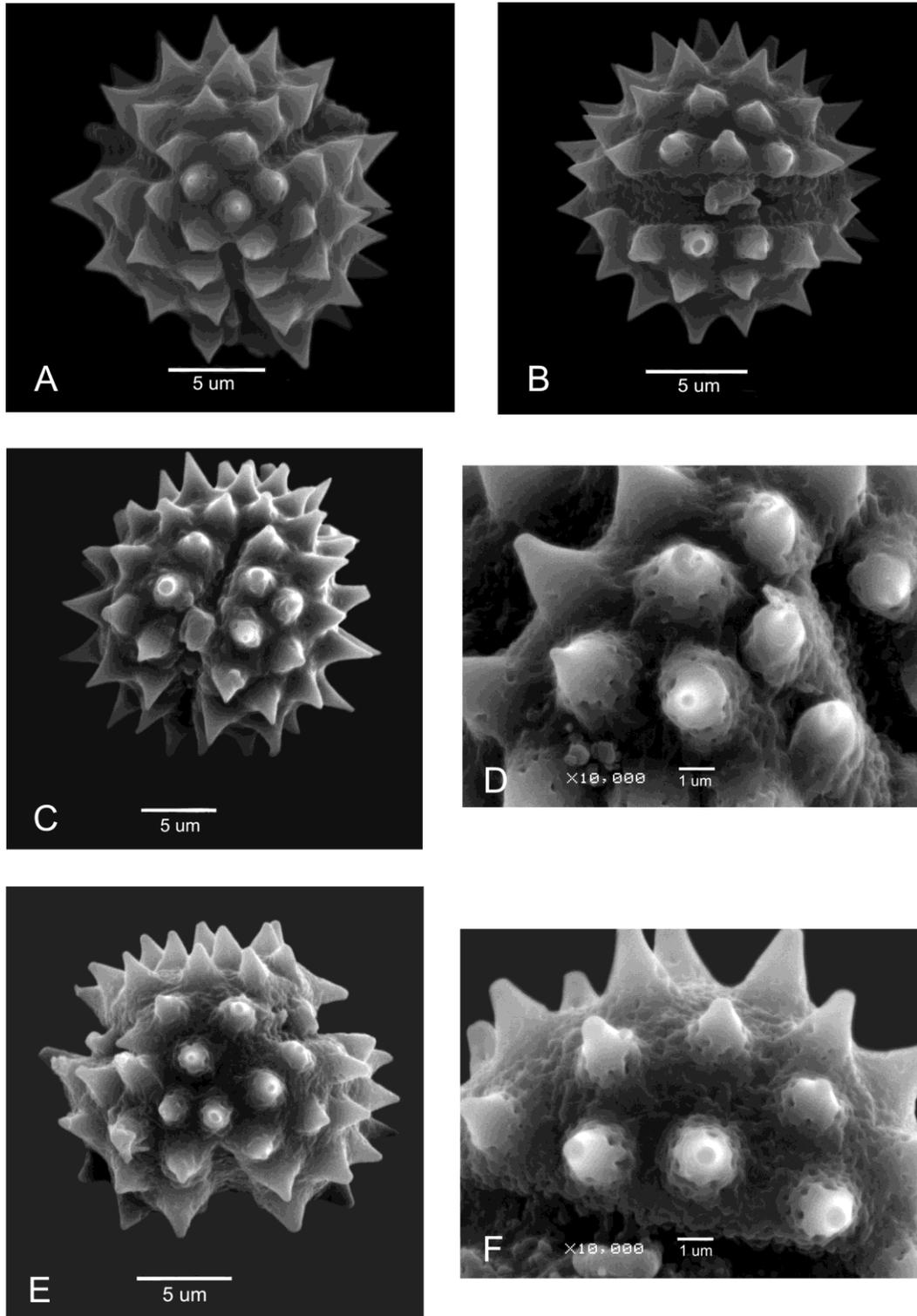


Figura 12. Granos de polen de *Stomatanthes*. A. *Stomatanthes pinnatipartitus*, vista polar. B. *Stomatanthes pinnatipartitus*, vista ecuatorial. C. *Stomatanthes reticulatus*, vista ecuatorial. D. *Stomatanthes reticulatus*, detalle de las microperforaciones en la base de las espinas. E. *Stomatanthes subcapitatus*, vista polar. F. *Stomatanthes subcapitatus*, detalle de la exina granular, engrosada a nivel de los bordes del colpo (A-B: Macedo, A. 4568, US; C-D: Nakajima, J.N. et al. 513, LP; E-F: Dusen 7213, S).

VII- DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT

Stomatanthes posee una distribución disyunta entre América del Sur y África (Fig. 13, 14).

En América del Sur, donde se encuentran la mayoría de sus especies, el género se distribuye principalmente en las regiones Centro-Oeste, Sureste y Sur de Brasil, con su límite norte de distribución en los estados de Pernambuco y Bahía. Sólo unas pocas especies se extienden hacia Uruguay, Paraguay, Bolivia y NE de Argentina, donde el género alcanza su límite sur de distribución (Fig. 14).

En África, de las 4 especies presentes, sólo una (*S. africanus*) posee un amplio rango de distribución, cubriendo prácticamente todo el continente con excepción de los países que presentan desiertos. Las restantes especies africanas de *Stomatanthes* presentan una distribución mucho más restringida (Fig. 13).

A causa de su particular distribución, *Stomatanthes* crecen en ambientes mesofíticos y xeromórficos, como por ejemplo, bordes de ruta, pastizales abiertos (Uruguay, Argentina), Cerrado brasileiro, Caatinga (Brasil) principalmente savanas africanas (África).

El cerrado brasileiro es una gran meseta de bosques, sabanas y pastizales que ocupa ca. 2 millones de km² representando más del 23 % del país. Es un bioma antiguo con una alta biodiversidad, estimada en 160.000 especies. El clima del cerrado es estacional, con meses húmedos (de octubre a marzo) y meses de extrema sequía (abril a septiembre). La vegetación es muy variada y va desde pastizales con algunos arbustos y pequeños árboles hasta bosques densos de árboles de gran porte. La flora del cerrado, como aquella de las savanas, suele ser resistente a los incendios estacionales. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* viven en el Cerrado con adaptaciones morfológicas (xilopodios, hojas coriáceas) y anatómicas (estomas y tricomas

foliares hundidos en la epidermis, cutícula muy desarrollada, etc.) (Klink & Machado, 2005).

La Caatinga consiste en parches de bosques secos estacionales y vegetación esclerófila que cubre una región semiárida de 730.000 km² al noreste de Brasil. Las precipitaciones anuales pueden ser moderadas a bajas, y varían entre 300 mm en las regiones más áridas hasta 1600 mm en las mesetas altas que reciben precipitaciones orográficas. Aunque las precipitaciones son estacionales, con una estación seca entre los meses de mayo y noviembre, no muestran demasiada predictibilidad (Mares *et al.*, 1985). *Stomatanthes bracteatus* es la única especie que crece en la caatinga de Brasil.

S. oblongifolius y *S. subcapitatus* son especies asociadas a climas mesofíticos, con precipitaciones anuales medias. Habitan en pastizales abiertos, pampas y zonas serranas.

Con respecto a las especies africanas, como ya se mencionó, tres de ellas poseen una distribución restringida, mientras que *S. africanus* se encuentra ampliamente distribuido por casi todo el continente.

Stomatanthes meyeri es endémica de áreas de pastizales abiertos en el suroeste de Etiopía.

Stomatanthes zambiensis crece en la provincia del Norte de Zambia y áreas adyacentes de Malawi, que corresponden a la provincia biogeográfica Miombo, con bosques y savanas (Udvardy, 1975). Los bosques del Miombo se dividen en secos y húmedos. *S. zambiensis* crece en los bosques húmedos de esta región (Abdallah & Monela, 2007), al igual que *Stomatanthes helenae*, que es endémica del norte de Zambia y el sureste de la República Democrática del Congo.

Finalmente, *Stomatanthes africanus*, como ya se mencionó, crece en la mayor parte de los países de África, excepto donde hay desiertos. Cuando se

compara la distribución de *S. africanus* con las regiones biogeográficas de Udvardy's, resulta evidente que esta especie mayormente ocupa los biomas de sabanas (Fig. 15). En África, las sabanas pueden variar desde estepas, pastizales abiertos, a bosques deciduos, dependiendo de la latitud, las precipitaciones anuales y el grado de estacionalidad de las mismas. La sabana que ocupa mayor área en África presenta pastizales abiertos con árboles espaciados entre sí, que se caracteriza por la gran variación de las precipitaciones de un año al otro y una estacionalidad muy marcada que conlleva incendios naturales frecuentes.

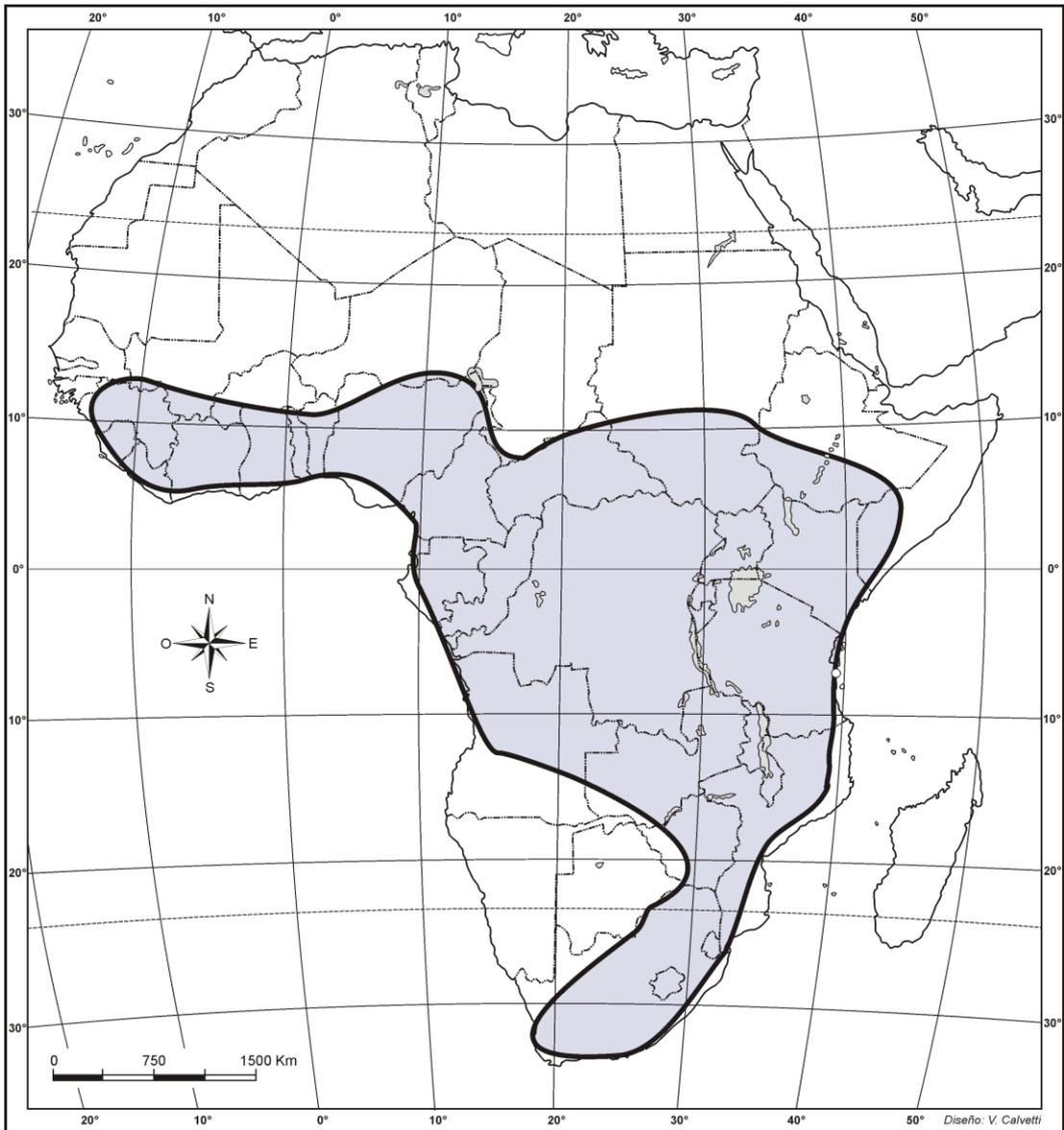


Figura 13. Distribución geográfica del género *Stomatanthes* en África.

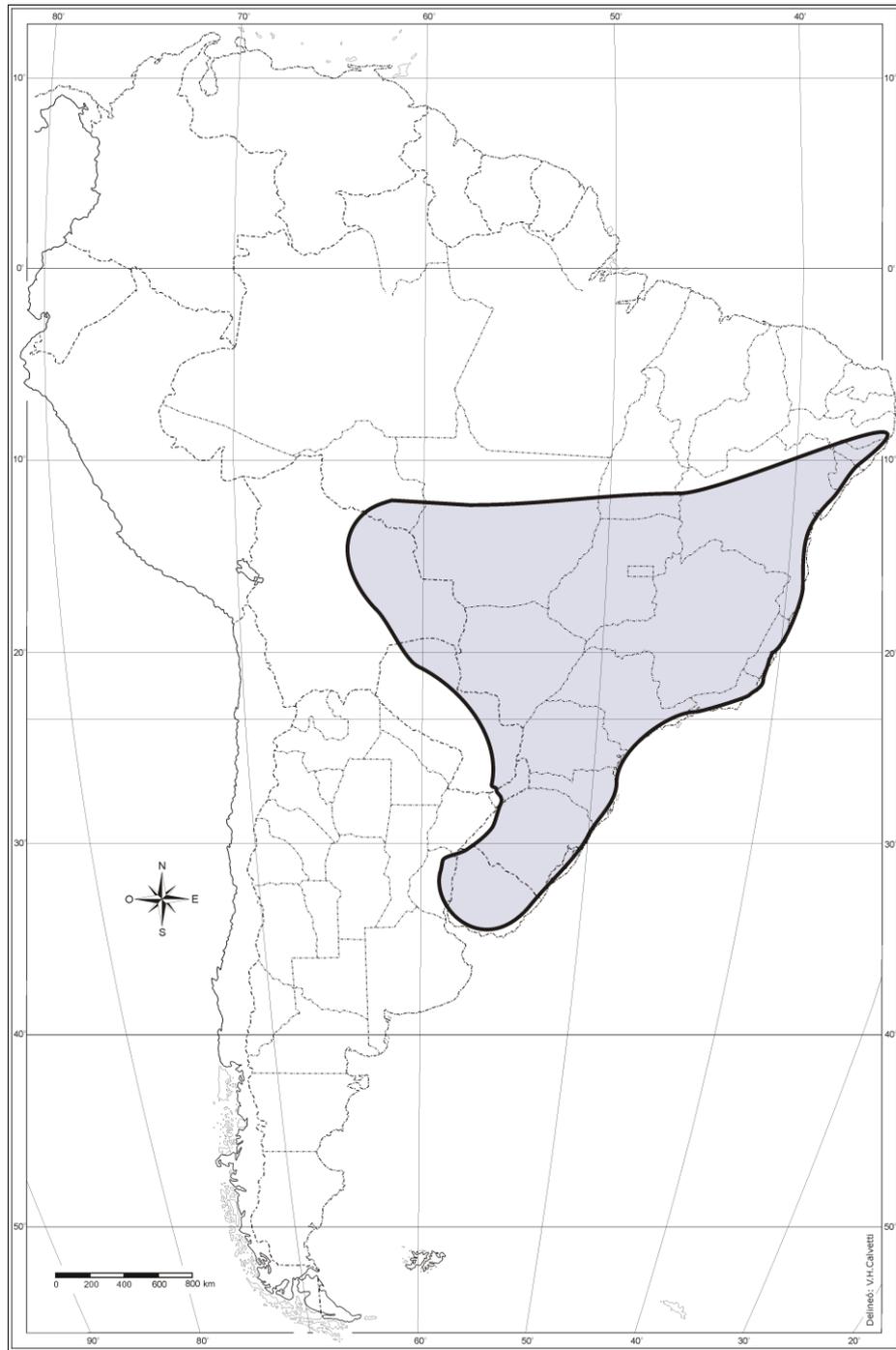


Figura 14. Distribución geográfica del género *Stomatanthes* en América del Sur.



Figura 15. *Stomatanthus africanus*, hábitat (sabana post-incendio). (fotografía de Bart Wursten, disponible en http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/species.php?species_id=158670).

VIII- TRATAMIENTO TAXONÓMICO

1- DESCRIPCIÓN DE *STOMATANTHES*

Stomatanthes R.M. King & H. Rob.

King, R.M. & H. Robinson. 1970. Studies in the Eupatorieae (Compositae). XXIV. A new genus: *Stomatanthes*. Phytologia 19 (7): 429-430.

HIERBAS o **SUBARBUSTOS** perennes, escasa o densamente ramosos. Tallos erectos o ascendentes, cilíndricos, estriados, generalmente pubescentes, principalmente cerca de la capitulescencia. **HOJAS** alternas, opuestas o ternadas cerca de la base, generalmente sésiles o cortamente pecioladas; lámina generalmente ovada u obovada, a veces elíptica, oblonga o linear; base cuneada o redondeada, ápice agudo, obtuso, acuminado o redondeado, margen entero a fuertemente dentado. Venación generalmente trinervada, reticulada, a veces pinnatinervada. **CAPÍTULOS** homógamos, dispuestos en capitulescencias terminales, usualmente en cimas paniculiformes piramidales, a veces corimbiformes, laxas o densas, generalmente foliáceas, generalmente con pedúnculos tomentosos. **INVOLUCRO** acampanado, a veces hemiesférico, filarias generalmente 4-12, dispuestas en 2-4 series generalmente desiguales, oblongas, ovadas o lanceoladas, de ápice obtuso, acuminado o agudo. **RECEPTÁCULO** plano o apenas convexo, desnudo, glabro. **FLORES** 4-12 (25) por capítulo, blancas, tubulares o infundibuliformes, con el tubo y el limbo gradualmente diferenciado, raro abruptamente diferenciados, corola glabra o glandulífera con pelos no glandulares (uniseriados simples con septos transversales) y glandulares (biseriados vesiculares tipo I y II) en la superficie externa, limbo con 5 lóbulos triangulares tan largos como anchos a cerca de 1.5 veces más largos que anchos, generalmente pubescentes hacia el ápice con pelos glandulares, a veces con estomas, células del limbo estrechas con paredes laterales sinuosas; estambres con apéndice conectival generalmente desarrollado, ovado o ligeramente más corto que ancho, a veces truncado en el ápice, collar anteral desarrollado, generalmente oblongo, a menudo con engrosamientos en las

paredes tangenciales de sus células, estilo con ramas estigmáticas alargadas, filiformes, a veces de ápice clavado, papilosas, base del estilo no ensanchada, cubierta con numerosos pelos o papilas alargadas. **CIPSELAS** prismáticas, 5-8 costadas, densamente setulíferas, a veces glandulíferas; carpopodio usualmente distintivo, con células pequeñas, subcuadradas u oblongas, de paredes bastante delgadas o engrosadas. **PAPUS** uniseriado, con numerosas cerdas capilares, generalmente escabrosas, persistentes, células apicales con extremos redondeados o agudos. Granos de polen ca. 14-27 um de diámetro.

Especie tipo: *Eupatorium africanum* Oliv. & Hiern.

Etimología: El nombre *Stomatanthes* hace referencia a la presencia de estomas en la corola en algunas de sus especies.

Distribución geográfica: BRASIL. Norte (Rondônia), Nordeste (Pernambuco, Bahia), Centro-Oeste (Mato Grosso, Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso do Sul), Sudeste (Minas Gerais, São Paulo), Sur (Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul). URUGUAY. PARAGUAY. BOLIVIA. NE DE ARGENTINA. CENTRO Y ESTE DE ÁFRICA.

2- CLAVE DE LAS ESPECIES DE *STOMATANTHES*

1. Hojas inferiores verticiladas, hojas superiores alternas, raro opuestas; cipselas con numerosos pelos glandulares y escasos pelos gemelos (subgénero *Verticifolius*) **S. zambiensis**
- 1'. Hojas inferiores y superiores opuestas, subopuestas o alternas; cipselas con escasos pelos glandulares y numerosos pelos gemelos, a veces con pelos ramificados (Subgénero *Stomatanthes*).....2
 2. Capitulescencia cima corimbiforme; cipselas con pelos ramificados.....3
 3. Hojas ovadas, subtriangulares, base cordada; apéndice anteral truncado, marginado..... **S. meyeri**

- 3'. Hojas ovadas u oblongas o lineares, base cuneada o redondeada; apéndice anterol ovado.....4
4. Hojas oblongas o lineares, sin tricomas glandularas en la cara abaxial; filarias glabras excepto em el margen, el cual es ciliado..... **S. helenae**
- 4'. Hojas ovadas, con numerosos tricomas glandulares en la cara abaxial; filarias pubescentes..... **S. africanus**
- 2'. Capitulescencia cimmas paniculiformers piramidales; cipselas con pelos gemelos y algunos glandulares.....5
5. Ápice de las ramas del estilo no ensanchado.....6
6. Capitulescencia escaposa.....**S. oblongifolius**
- 6'. Capitulescencia no escaposa.....7
7. Lámina foliar angostamente obovada.....8
8. Hojas pinnatinervadas, frecuentemente subopuestas o alternas.....**S. polycephalus**
- 8'. Hojas trinervadas, frecuentemente opuestas.....**S. bracteatus**
- 7'. Lámina foliar elíptica o anchamente ovada o anchamente obovada.....9
9. Lámina foliar elíptica o anchamente ovada, hojas densamente pubescentes..... **S. dictyophyllus**
- 9'. Lámina foliar anchamente obovada, hojas glabrescentes.....**S. warmingii**
- 5'. Ápice las ramas del estilo ensanchado.....10
10. Hojas lobadas.....11
11. Hojas de 1 cm o menos, profundamente lobadas.....**S. pinnatipartitus**
- 11'. Hojas de 2 cm o más, lóbulos no tan pronunciados..... **S. hirsutus**
- 10'. Hojas enteras o serrado-dentadas.....12
12. Hojas angostamente obovadas.....13
13. Hojas coriáceas, cipsela 7-costada, apéndice conectival truncado, emarginado..... **S. reticulatus**

13'. Hojas herbáceas, cipsela 5-costada, apéndice conectival ovado.....	14
14. Flores de 4-5	S. dentatus
14'. Flores de 8-10.....	S. subcapitatus
12'. Hojas angosta o anchamente ovadas, a veces elípticas.....	15
15. Hojas angostamente ovadas y pecioladas.....	S. corumbensis
15'. Hojas anchamente ovadas o elípticas, sésiles o subsésiles.....	16
16. Margen de la hoja entero.....	S. loefgrenii
16'. Margen de la hoja serrado-dentado.....	S. trigonus

3- DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE *STOMATANTHES*

Subgénero *Stomatanthes*

1. *Stomatanthes africanus* (Oliv. & Hieron.) R.M. King & H. Rob.

R. M. King & H. Robinson. Phytologia 19: 430. 1970.

≡ *Eupatorium africanum* Oliv. & Hieron. Flora of Tropical Africa 3: 301. 1877.

Tipo: República Democrática del Congo: Gumba, Niamniam Land, 5 Feb. 1870, Schweinfurth, G. 2897 (lectotipo designado por Smith [2005] en K, imagen digital en LP!; isolectotipo en US, imagen digital en LP!). Sintipo: Mozambique, Moramballa: Kirk s.n. (K, imagen digital en LP!).

= *Eupatorium africanum* Oliv. & Hieron. var. *vanmeelii* Lawairée. Bulletin of Jardin Botanique de l'État a Bruxelles 19 (3): 220, 1949. Tipo: República Democrática del Congo: Tugulu, 17 Nov. 1846, Van Meel 155 (holotipo en BR!).

= *Vernonia humilis* C.H.Wright. Bulletin of miscellaneous information /Royal Botanic Gardens, Kew 269, 1897. Tipo: Malawi: Mt. Mlanje, McClounie 30

(sintipo en K, imagen digital en LP!); Tanzania: Njombe District, lower Plateau north of Lake Nyasa, *Thomson s.n.* (sintipo en K, imagen digital en LP!).

= *Vernonia malosana* Baker. Bulletin of miscellaneous information /Royal Botanic Gardens, Kew 148, 1898. Tipo: Malawi: Malosa and Zomba Mts, *Whyte s.n.* (holotipo en K, imagen digital en LP!).

SUARBUSTO perenne de 0,20 a 1,20 m de altura con uno o varios tallos que se originan de un xilopodio de 1-3,5 cm de diámetro. Tallos cilíndricos, erectos, rígidos, leñosos, algo ramificados, de coloración rojo-oscura a negruzca, cortamente pubescentes, más densamente en las partes apicales. **HOJAS** alternas o subopuestas, sésiles o cortamente pecioladas, pecíolo de 4-6 mm, lámina comúnmente ovada, 0,8-6,2 cm de longitud, 0,2-2,2 cm de ancho, base cuneada o redondeada, ápice agudo, acuminado u obtuso, margen con frecuencia engrosado, entero o aserrado, a veces irregularmente lobulado, pubescentes, especialmente sobre las venas, raramente glabra o con pubescencia confinada al margen foliar, glanduloso punteada, venación trinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas corimbiformes densas, ejes tomentulosos, brácteas foliáceas, 3,5-10 mm de longitud, lineares a linear-lanceoladas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 2-10 mm de longitud, aparentemente extendiéndose a la madurez hasta los 18 mm de longitud. **INVOLUCROS** de 8-14 mm de longitud, 3-6 mm de ancho, acampanados, filarias 5-7, dispuestas en 1-2 series, verdes, a veces con ápices rojizos o purpúreos, lanceoladas a oblongo-ovadas, pubescentes, glanduloso-punteadas hacia el ápice con márgen escarioso, fimbriado, ápice obtuso. Filarias externas de 3-5 mm de longitud, 1-1,5 mm de ancho; internas de 4-10 mm de longitud, 1-3,5 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 4-5, corolas blanquecinas, infundibuliformes, 5-lobadas, superficie externa con tricomas glandulares y no glandulares y estomas, de 4,5-7,75 mm de longitud, tubo de 3-5,25 mm de longitud y 0,3-0,9 mm de ancho, limbo de 1,5-2,5 mm de longitud y 1-1,88 mm de ancho, lóbulos de 0,5-0,88 mm de longitud y 0,35-0,55 mm de ancho; anteras amarillo pálido, 2 mm de longitud, 0,4 mm de ancho, obtusas en la base con apéndice conectival ovado, 0,30-0,45 mm de longitud, 0,3-0,4 mm de ancho, collar anteral oblongo, engrosado, 0,28-0,35 mm de longitud, 0,18-0,29 mm de

ancho; estilo de 10,88 mm de longitud, ramas del estilo lineares, muy largas, de 4,12 mm long., generalmente enroscadas, base del estilo pubescente. **CIPSELAS** pardas, de 3-4 mm de longitud, 0,8-0,95 mm de ancho, 6-costadas, con tricomas glandulares y no glandulares (gemelos y ramificados), carpopodio evidente, 0,12-0,18 mm de longitud, 0,24-0,30 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, aproximadamente 30 cerdas capiliformes, escabrosas, 5-8 mm de longitud, ápice de las cerdas del papus redondeado. Granos de polen esferoidales, P x E (20 x 22) μ m, tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: Kihangaza “Umutanogá” (Tanzania), “Omuhaheka” (Angola).

FENOLOGÍA: Florece durante todo el año, excepto en los meses de invierno.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Centro, este y sur de África.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Pirrofítica, encontrada frecuentemente en pastizales de altura incendiados estacionalmente, sabanas, maleza en cultivos, y bosques claros sobre suelos salobres. Forma poblaciones densas. (350-) 1050-2450 msm.

USOS: Se ha registrado su uso para confeccionar escobas y cepillos (Smith, 2005), usos medicinales: hoja (tratamientos para la garganta y boca), raíces (diarrea, disentería, afecciones nasofaríngeas) (Burkill, 1985).

ETIMOLOGÍA: El epíteto *africanus* hace referencia a su distribución geográfica.

OBSERVACIONES: El sintipo *Kirk s.n.* (K) aparece en la descripción original citado para Moramballa, sin embargo corresponde a la localidad Morrumbala en la costa del río Zambezi, en Mozambique.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ANGOLA. Provincia Bengo. Golungo Alto, 10/1855-01/1856, *Welwitsch* 3331 (P). **Provincia Benguela.** Ganda, 15/12/1933, *Hundt, O.* 753 (P), *íd.*, 18/12/1951, *Hess, H.* 51/347 (M), Cubal, 09/1941, *Kulkues* 160 (M). **Provincia Huambo.** Huambo, 14/10/1971, *Barbosa, G. & Silva, M.* 12277 (M). **Provincia Huila.** Huila, 01/1899, *Antunes* 642 (P), Lubango, 08, *Humbert, H.* 16193 (P). **Provincia Cuando Kubango.** Chissanda, 04/10/1946, *Gossweiler, M.J.* 13686 (P). **Provincia Luanda.** Luanda, 05-08/1903-1904, *Gossweiler, M.J.* 1197 (P). **Provincia Lunda-Norte.** Dundo, 18/06/1948, *Gossweiler, M.J.* 14095 (P). **Provincia Malanje.** Malanje, sin fecha, *Young, R.G.N.* 964 (S). **BURUNDI. Provincia Karuzi.** Karuzi, 29/08/1957, *Van der Ben* 1642 (US). **Provincia Ruyigi.** Kayangozi, 29/10/1966, *Lewalle, J.* 1188 (M), Nyakazu Boma, 25/09/1974, *Reekmans, M.* 3654 (M). **CAMERÚN. Provincia Adamaoua.** Ngoum, 36 km al norte de Yoko, 9/05/1979, *Biholong, M.* 441 (P), al suroeste de Dang Haoussa y en toda la cuenca del Pangar, 18/2/1961, *Letouzey, R.* 3503 (P), Wakwa, 01/1964, *Piat, J.* 21957 (P). **Provincia Centro.** Bafia, 2/05/1978, *Ngameni Kamga, B.* 158 (P). **Provincia del Este.** Bertoua, 1962, *Vrcumsia Tchinye* 80 VT (P), *íd.* 22/01/1960, *Letouzey, R.* 2746 (P), Betaré Oya, 4/2/1966, *Leeuwenberg, A.J.M.* 7755 (P), *íd.* 21/02/1960, *Breteler, F.J.* 1081 (P), Mboulai, 01/02/1965, *Raynal, J.* 13363 (P). **Provincia Litoral.** 10 km al este de Tonga, 30 km al noroeste de Ndikiniméki, 13/02/1972, *Letouzey, R.* 11217 (S, P). **Provincia del Norte.** Ngaoundéré, 29/01/1978, *Fotius, G.* 3010 (P), *íd.*, 20/01/1982, *Satabié, B.* 619 (P), Wakwa, 01/1964, *Piat, Y.* 109 (P), Banda, 29/03/1963, *Raynal, A.* 10590 (P), Poli, macizo de Vokré, entre Gagi y Ganamba, 15/01/1965, *Raynal, A.* 13023 (P), Konon, 08/02/1977, *Fotius G.* 2599 (P). **Provincia del Oeste.** Foumban, 02/1939, *Jacques Félix, H.* 3111 (P), Bambuto, 05/1940, *Jacques Félix, H.* 5490 (P), Bangwa, 30/04/1964, *W. de Wilde c.s.* 2354 (P). **COSTA DE MARIFIL. Región Dix-Huit Montagnes.** Sipilou, 26/4/1965, *Boudet, G.* 2587 (P), *íd.*, 16/04/1972, *Audru, J.* 5012 (P). **Región Zanzan.** Nassian, 20/01/1978, *César* 799 (P). **ETIOPÍA. Región Naciones, nacionalidades y Pueblos del Sur (ex Illubabor).** Entre Bure y Río Baro, 17/04/1982, *Friis, I., Woldu, Z. & Vollesen, K.* 2415 (C). **GABÓN. Provincia Ogooué-Ivindo.** Booué, 29/08/1957, *Anton-Smith, J.* 301 (P).

Provincia Ogooué-Lolo. Lastoursville, 18/04/1932, *Le Testu, M.G.* 7453.

Provincia Ogooué-Maritime. Nyanga, 03/07/1919, *Le Testu, M.G.* 2086 (P).

GHANA. Región Brong-Ahafo. Distrito Wenchi. Boku, 21/03/1953, *Morton, J.K.* 8587 (M).

GUINEA. Región Faranah. Faranah, 04/1905, *Chevalier, A.* 13192 (P).

Región de Kankan. Kankan, 12/1903, *Pobéguin, M.* 1001 (P).

Región Kindia. Kindia, 12/1937, *Jacques Félix, H.* 2155 (P).

Región Nzérékoré. Monte Nimba, 04/1942, *Schnell, R.* 1066 (P), *íd.*, 02/1942, *Schnell, R.* 304 (P), Beyla, sin fecha, *Jacques Félix, H.* 1541 (P).

KENIA. Provincia Rift Valley. Subukia, 23/06/1949, *Bally* 356 (S).

MALAWI. Región Centro. Distrito Nkhotakota. Nkhotakota, 09/09/1946, *Brass, L.J.* 17596 (US).

Distrito Dedza. Dedza, 21/10/1978, *Salubeni, A.J.* 2357 (P).

Región Norte. Distrito Karonga. Lupembe, 28/02/1931, *Schlieben, H.J.* 1233 (P).

Región Sur. Distrito Chiradzulu. Zomba, 06/11/1984, *Nachamba, W.* 159 (US).

Distrito Blantyre. 1896, *Medley Wood, J.* 6950 (US).

Distrito Mulanje. Chambe, 03/04/1958, *Chapman, J.D.* 577 (S).

MOZAMBIQUE. Provincias Manica y Sofala. Distrito Chimanimani. Montañas Chimanimani, 27/09/1966, *Grosvenor, R.K.* 200 (M).

Provincia de Zambezia. Distrito Lugela. Lugela, 01/01/1948, *Faulkner, H.* 174 (S).

NIGERIA. Prov. Bamenda. Distrito Bamenda, en sabanas quemadas de Bamenda, 6/03/1959, *Daramola, B.O.* 40532 (P).

REPÚBLICA DEMOCRÁTICA DEL CONGO. Provincia Alto Katanga. Mitwaba, 19/08/1949, *Witte de, G.F.* 7343 (C), Kafubu, 21/11/1927, *Guarré, P.* s.n. (S).

Provincia Alto Uele. Doruma, 01/1946, *Germain, R.* 808 (P).

Provincia Alto Lomami. Mindingi, 1956, *Duvigneaud & Timperman* 2190 E (BRLU).

Provincia Kasai. Lubudi, 07/08/1948, *sin recolector* 1356 (BRLU).

Provincia de Kinshasa. Kinshasa, 22/07/1957, *Robyns, W.* 4384 (M).

Provincia Kivu del Norte. Goma, 15/05/1959, *Leonard, A.* 4235 (M). Lago Edward, 05-06, *Humbert, H.* 8272 bis. (P).

Provincia Kongo Central. Matadi, 10/11/1956, *Wagemans, J.* 1158 (P), Kisantu, 1930, *Panderyst* 24826 (US), Mbanza-Ngungu, 8/10/1959, *Compère, P.* 562 (C), sin localidad, 1930, *Vanderyst* 25033 (P).

Provincia Lualaba. Kisenge, 17/08/1956, *Duvigneaud & Timperman* 2348 E (BRLU), Dilolo, 23/08/1956, *Duvigneaud & Timperman* 2446 (BRLU), Kayuka, 13/08/1956, *Duvigneaud & Timperman* 2309E (BRLU).

Provincia Tshopo. Kanzenze, 1931, *Witte de, G.F.* 561 (US).

REPÚBLICA CENTROAFRICANA. Comuna autónoma. Bangui, 21/03/1958, *Trochain, J.* 10947 (P).

Prefectura

Haute-Kotto. Yalinga, 04/02/1921. *Le Testu, G.* 2415 (P). **Prefectura Nana-Mambéré.** Bouar, 02/01/1907, *Lenfant, C.* 1098 (P), *íd.* sin fecha, *Audru, J.* 3676 (P), *íd.* 02/1964, *Bille, J.C.* 1565 (P), Baboua, 15/01/1964, *Descoings, B.* 12705 (P), *íd.* 15/01/1964, *Descoings, B.* 12715 (P). **Prefectura M'Poko.** Bossembélé, 12/01/1964, *Descoings, B.* 12556 (S). **Prefectura Ouaka.** Bambari, 24/08/1923, *Tisserant, R.P.* 566 (P). **REPÚBLICA DEL CONGO. Región Cuvette-Ouest.** Etoumbi, 07/08/1961, *Descoings, B.* 8938 (P). **Región Likouala. Distrito Impfondo.** Impfondo, 21/02/1963, *Nere de 947* (S). **Región Plateaux. Distrito Djambala.** Djambala, 1982, *Audru, J.* 54744 (P). **Región Pool. Distrito Pool.** Brazzaville, 11/06/1960, *Descoings, B.* 5874 (P), Gamakala, 31/05/1963, *Nere de 1307* (S), Maloukou, 1965, *Sita, P.* 1162 (P). **Distrito Kinkala.** Kinkala, 20/06/1964, *Bouquet, A.* 132 (P). **SIERRA LEONA. Provincia del Norte. Distrito Koinadugu.** Bintumani, 2/01/1966, *Adam, J.G.* 22911 (P), *íd.*, 5/01/1966, *Adam, J.G.* 22936 (P), *íd.*, 12/01/1966, *Adam, J.G.* 23033 (P); Kabala, 1600 m, 25/11/1965, *Adam, J.G.* 22169 (P), *íd.*, 03/1965, *Adam, J.G.* 8987 (M). **SUAZILANDIA. Distrito de Hhohho.** Mbabane, 05/11/1959, *Campton, R.H.* 89342 (M). **SUDÁFRICA. Provincia KwaZulu-Natal.** Drakensberg, 20/10/1938, *Wall, E. s.n.* (S). **Provincia Limpopo.** Pietersburg, 02/1962, *Meruve, W.J.* 41 (M), Modjadjiskloof, 17/09/1959, *Scheepers, J.C.* 690 (M). **Provincia Mpumalanga. Distrito Lydenburg.** Buffelskloof Nature Reserve, 14/11/2004, *Venter, H.J.* 10654 (NY). **Provincia Noroeste.** Makapan, 29/11/1945, *Maguire, B.* 2429 AA (M). **SUDÁN. Estado Ecuatoria del Este.** Imatong, 18/02/1982, *Friis, I. & Volsen, K.* 938 (C). **TANZANIA. Región Iringa. Distrito Iringa Rural.** Iringa, 21/10/1962, *Lewis, W.H.* 6068 (US), Kyimbila, 19/11/1909, *Stolz, A.* 102 (M), *íd.* 1913, *Stolz, A.* 2199 (M), *íd.* 31/01/1911, *Stolz, A.* 490 (S). **Distrito Njombe.** Kipengere, 14/11/1966, *Gillett, J.B.* 17845 (M), **Distrito Mufindi.** Ngwazi, 25/09/1987, *Lovett, J.* 2265 (US). **Región Kagera.** Kasha, 10/08/1960, *Tanner, R.* 5073 (M), Keza, Ngara, 24/08/1960, *Tanner, R.* 5125 (M). **Región Mbeya. Distrito Mbeya.** Mbeya, 24/10/1962, *Lewis, W.H.* 6074 (US), *íd.* 25/11/1989, *Lovett, J. & Kayombo, C.J.* 3521 (US). **Región Morogoro.** Mahenge, 15/12/1931, *Schlieben, H.J.* 1552 (M, P). **Región Rukwa.** Sumbawanga, 12/10/1965, *Richards, M.* 20529 (P). *íd.*, 28/10/1992, *Harder, D.K., Gereau, R.E., Kayombo, C.J. & Kayombo, M.J.* 1282 (P). **UGANDA.** Logisi, 04/1939, *Hazel* 725 (S).

ZAMBIA. Provincia Copperbelt. Ndola, 23/12/1960, *Linley, K.* 36 (M).
Provincia del Noroeste. Solwezi, 09/1962, *Holmes, W.D.* 1515 (M).
ZIMBAWE. Provincia Manicalandia. Mutare, 02/11/1967, *Mavi, S.* 417 (M),
Nyanga, 06/12/1930, *Fries, T.C.E, Norlindh, T. & Weimarck, H.* 3456 (US).
Provincia Mashonalandia Oriental. Marondera, 22/09/1945, *Julattay* 723 (M).

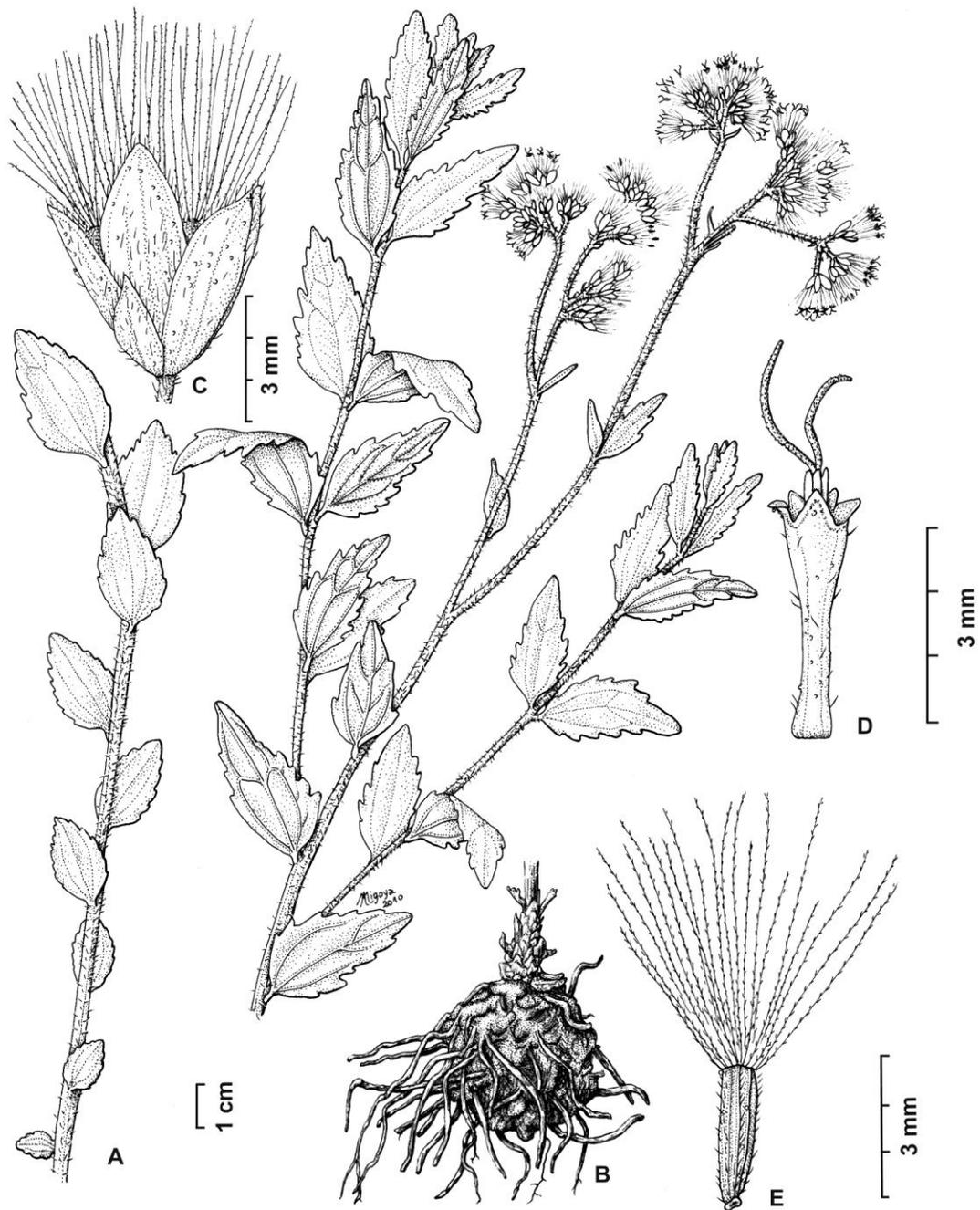


Fig. 16. *Stomatanthes africanus* (Oliv. & Hieron.) R.M. King & H. Rob. A. Rama florífera. B. Xilopodio. C. Capítulo. D. Flor sin cipsela ni papus. E. Cipsela con papus. (A-E, Jacques Félix, H. 3111, P).

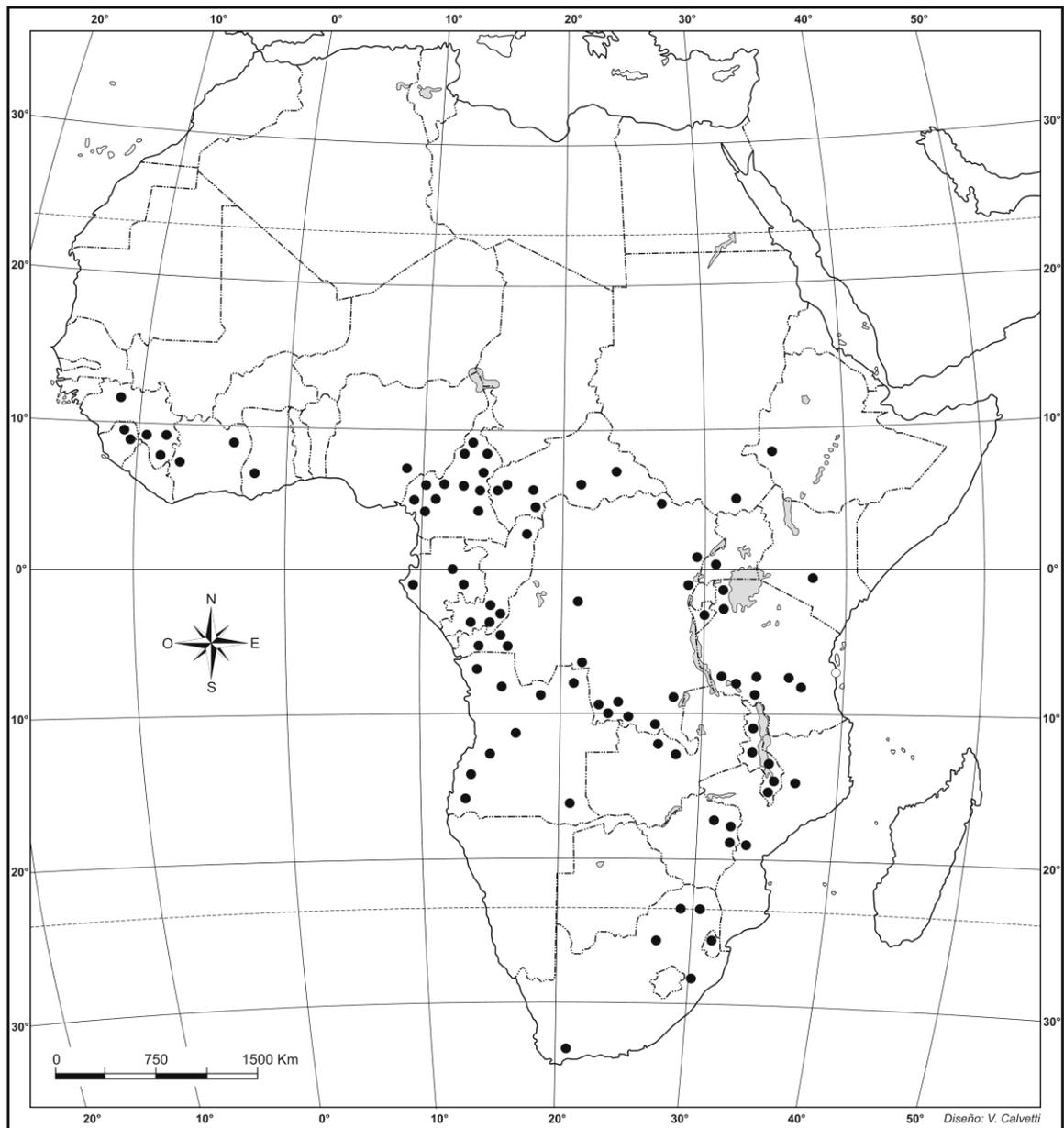


Figura 17. Distribución geográfica de *Stomatanthes africanus* (Oliv. & Hieron.) R.M. King & H. Rob.

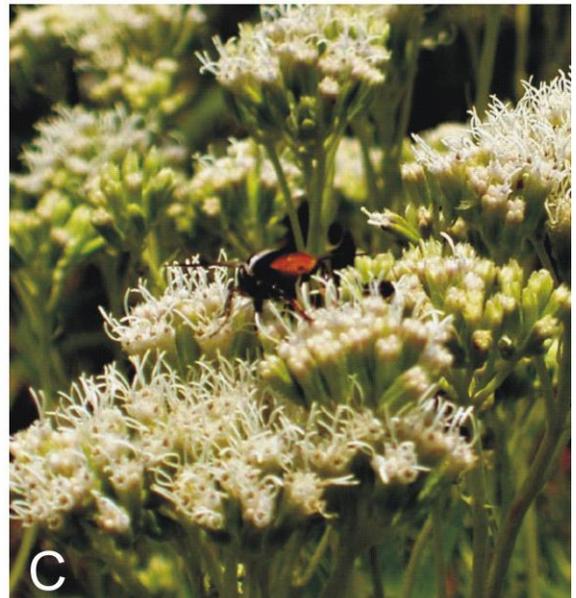
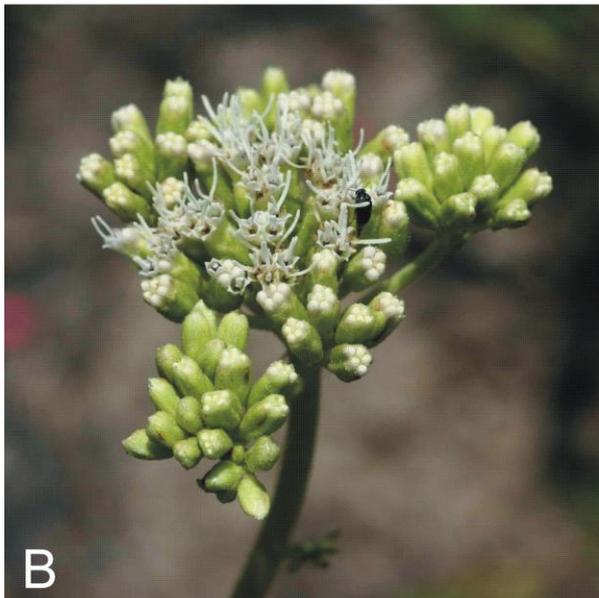


Figura 18. *Stomatanthus africanus* (Oliv. & Hieron.) R.M. King & H. Rob. A. Rama florífera. B-C. Detalles del capítulo. (A: fotografía de Bart Wursten. B: fotografía de Petra Ballings, A y B disponibles en <http://www.zimbabweflora.co.zw>. C: fotografía de K. Braun, disponible en <http://www.sntc.org.sz/flora>).

2. *Stomatanthes bracteatus* Grossi, nov. nom.

≡ *Eupatorium bracteatum* Gardner no Hook. & Arn. The London Journal of Botany 5: 472. 1846. Nom. illeg. Tipo: Brasil: Estado Pernambuco, Rio Meta, Sep. 1839, *Gardner 2900* (holotipo en BM! ; isotipos en NY!, US!).

≡ *Eupatorium pernambucense* B. L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 90: 31. 1930.

≡ *Stomatanthes pernambucensis* (B. L. Rob.) H. Rob. Phytologia 20: 337. 1970.

SUBARBUSTO perenne de 1,5 m de altura. Tallos erectos, rígidos, leñosos, algo ramificados, estriados, tomentosos. **HOJAS** opuestas, brevemente pecioladas, decurrentes, pecíolo de 0,5-1 cm de longitud, lámina angostamente obovada, 4,5-5 cm de longitud, 2-3 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo, márgen serrado-dentado, pubescentes, especialmente sobre las venas, venación trinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales laxas o más o menos densas, foliáceas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,3-1 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,6 cm de longitud, 0,5 cm de ancho, acampanados, filarias 8-10, dispuestas en 2-3 series, imbricadas, pubescentes en su superficie externa, con tricomas glandulares y no glandulares, trinervadas. Filarias externas oblongo-ovadas, de ápice acuminado, 4 mm de longitud, 2 mm de ancho; las internas lanceoladas, de ápice agudo o acuminado, 6 mm de longitud, 1 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 5-6, corolas blancas, tubulares, escasamente ensanchadas en el limbo, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares mayormente concentrados en los lóbulos, a veces algunos no glandulares, de 4-5 mm de longitud, tubo de 2,5 mm de longitud, 0,75 mm de ancho, limbo de 2,25 mm de longitud, 1,15 mm de ancho, lóbulos de 0,5 mm de longitud, 0,38 mm de ancho; anteras redondeadas en la base, de 1,5 mm de longitud, 0,4 mm de ancho, apéndice conectival ovado, 0,4 mm de longitud, 0,25 mm de ancho, collar anteral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,6 mm de longitud, 0,5 mm de ancho; estilo de 7-8 mm, ramas del estilo filiformes, levemente espatuladas en el ápice, de 3,5 mm de longitud,

base pubescente. **CIPSELAS** pardas, de 3 mm de longitud, 1 mm de ancho, 5-6 costadas, con numerosos pelos gemelos, carpopodio evidente, de 0,4 mm de longitud, 0,8 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 30 cerdas capiliformes, 5,75 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (18 x 20) $\mu\text{m.}$, tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece de septiembre a noviembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Nordeste (Estado de Pernambuco).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Habita en ambientes cálidos y semiáridos.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: *bracteatus* podría hacer referencia a las brácteas o filarias del involucro, pero no hay ninguna característica de relevancia en las mismas.

OBSERVACIONES: Nota 1: De acuerdo al código internacional de nomenclatura botánica (McNeill *et al.*, 2006) no es posible realizar una combinación pues el basónimo es un nombre ilegítimo. No se realiza la combinación sino nombre nuevo para este taxon. Nota 2: Nakajima, J.N. (2010) cita a esta especie bajo el nombre *Stomatanthes pernambucensis* para el Centro-Oeste de Brasil (Estados de Mato Grosso y Goiás). No es posible establecer con claridad si los especímenes examinados por el autor se corresponden con la especie válida *Stomatanthes bracteatus*, por lo que en esta tesis dicha especie es citada sólo sobre la base del material tipo del nombre, para el Estado de Pernambuco (Brasil).

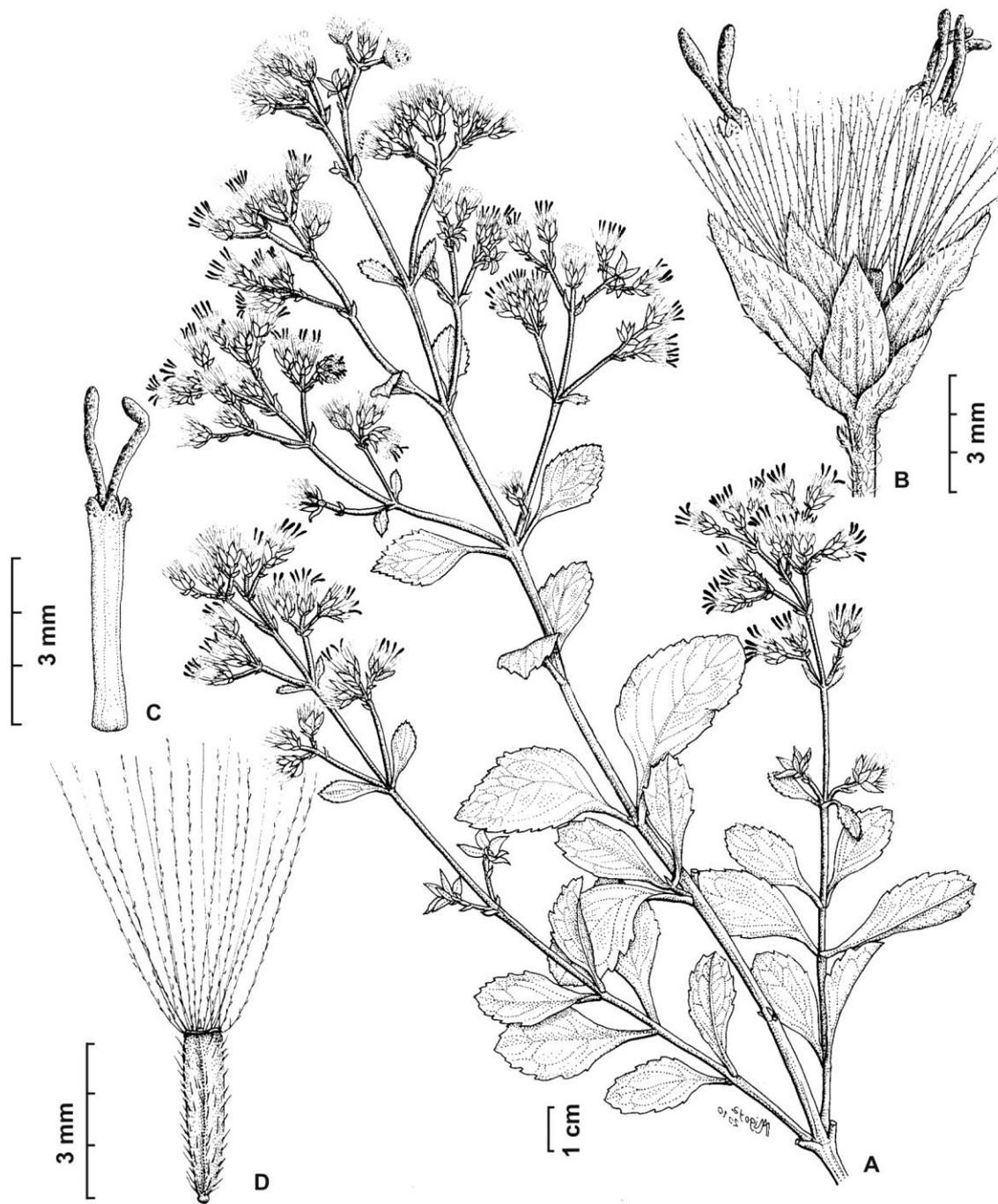


Figura 19. *Stomatanthus bracteatus* Grossi, nov. nom. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. E. Cipsela con pappus. (A-D: Gardner 2900, BM).



Figura 20. Distribución geográfica de *Stomatanthes bracteatus* Grossi, nov. nom.

3. *Stomatanthes corumbesis* (B. L. Rob.) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 336. 1970.

≡ *Eupatorium corumbense* B. L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 104: 15. 1934. Tipo: Brasil: Matto Grosso do Sul: on an isolated mountain on edge of tree-line, Urucum, Corumbá, about 550 m, Abril 1927, *Smith, D. 94* (holotipo en NY!).

SUBARBUSTO perenne de 0,5 a 1 m de altura. Tallos erectos, cilíndricos, estriados, pubescentes. **HOJAS** opuestas, pecioladas, pecíolo de 1-1.5 cm de largo, tomentoso, lámina angostamente obovada, 5-8.5 cm de largo y 2-3 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo o redondeado, margen serrado-dentado o casi enteras, textura membranosa, adaxialmente puberulosas, abaxialmente tomentosas, grisáceas, pinnatinervadas. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales laxas, foliáceas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 0,2-0,5 cm. **INVOLUCROS** de 0,4 cm de longitud, 0,2 cm de ancho, acampanado, filarias 7-9 dispuestas en 2-3 series, imbricadas, de diferente longitud, lanceoladas, de ápice agudo o acuminado, dorso pubescente. Filarias externas de 3 mm de longitud, 1 mm de ancho; internas de 2 mm de longitud, 0,7 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** ca. 11, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, glabras o con algunos tricomas glandulares en los lóbulos, de 0,9 mm de longitud, tubo de 0,45 mm de longitud, 0,12 mm de ancho, limbo de 0,45 mm de longitud, 0,34 mm de ancho, lóbulos de 0,15 mm de longitud, 0,12 mm de ancho; anteras obtusas en la base, de 0,75 mm de longitud, 0,21 mm de ancho, apéndice conectival oblongo, 0,16 mm de longitud, 0,15 mm de ancho, collar anteral oblongo, de 0,22 mm de longitud, 0,06 mm de ancho; estilo de 3,4 mm de longitud, ramas del estilo clavadas en el ápice, de 2 mm de longitud, base del estilo pubescente. **CIPSELAS** de 1,8 mm de longitud, 0,33 mm de ancho, 5-costadas, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpopodio evidente, de 0,12 mm de longitud, 0,32 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, aproximadamente 40 cerdas capiliformes, de 2,25 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (14,25 x 16,15) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece de febrero a mayo.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Centro-Oeste (Estado de Matto Grosso do Sul).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Vegeta a 1500 m de altura.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: *corumbensis* hace referencia a Corumbá, localidad donde fue coleccionado el ejemplar tipo.

OBSERVACIONES: El material común examinado determinado bajo el nombre *Stomatanthes corumbensis* corresponde a la especie *Stomatanthes hirsutus*, por lo que la especie *Stomatanthes corumbensis* sólo es conocida por el material tipo del nombre.

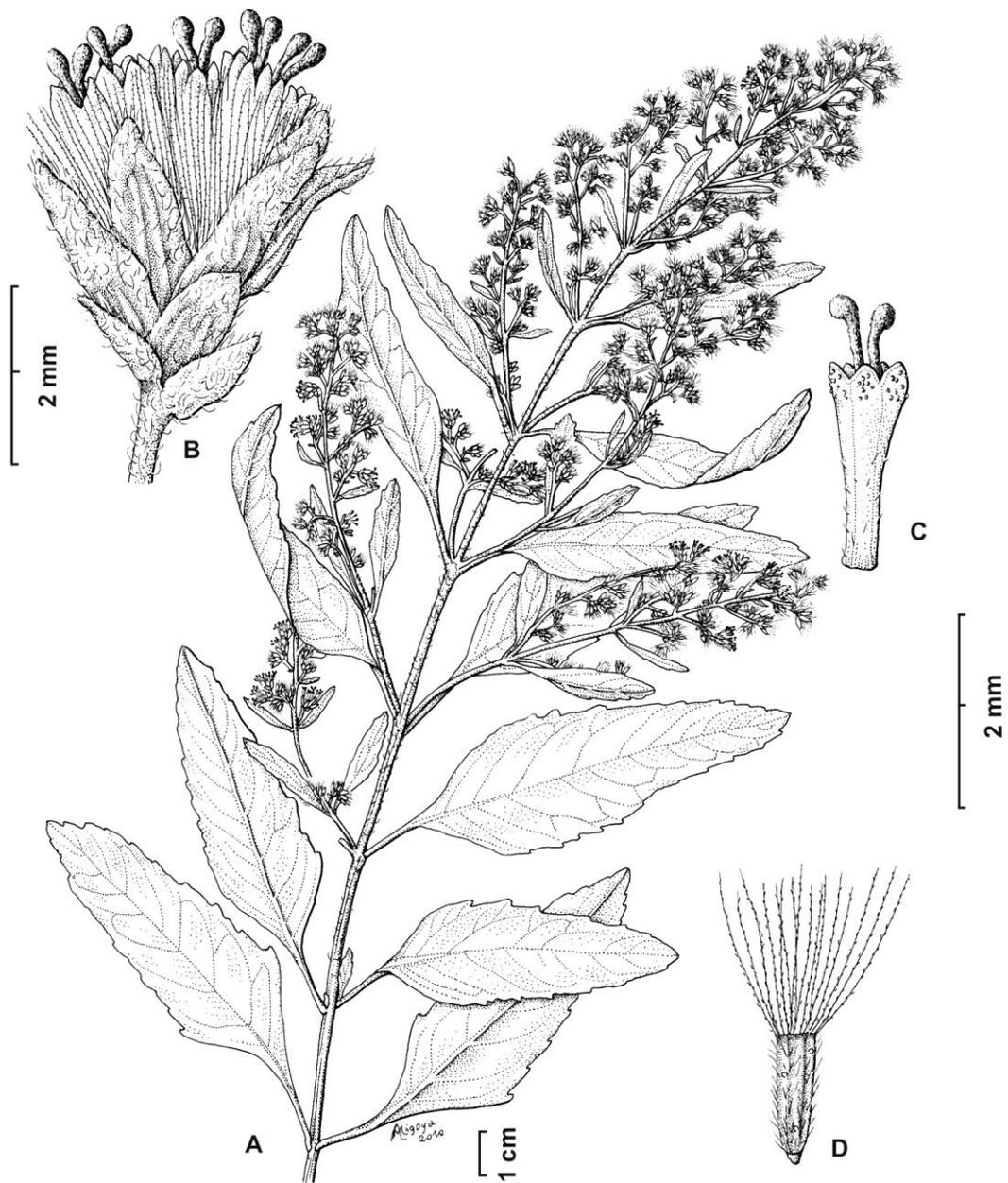


Figura 21. *Stomatanthes corumbensis* (B. L. Rob.) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. D. Cipsela con pappus. (A-D: *Smith, D. 94, NY*).

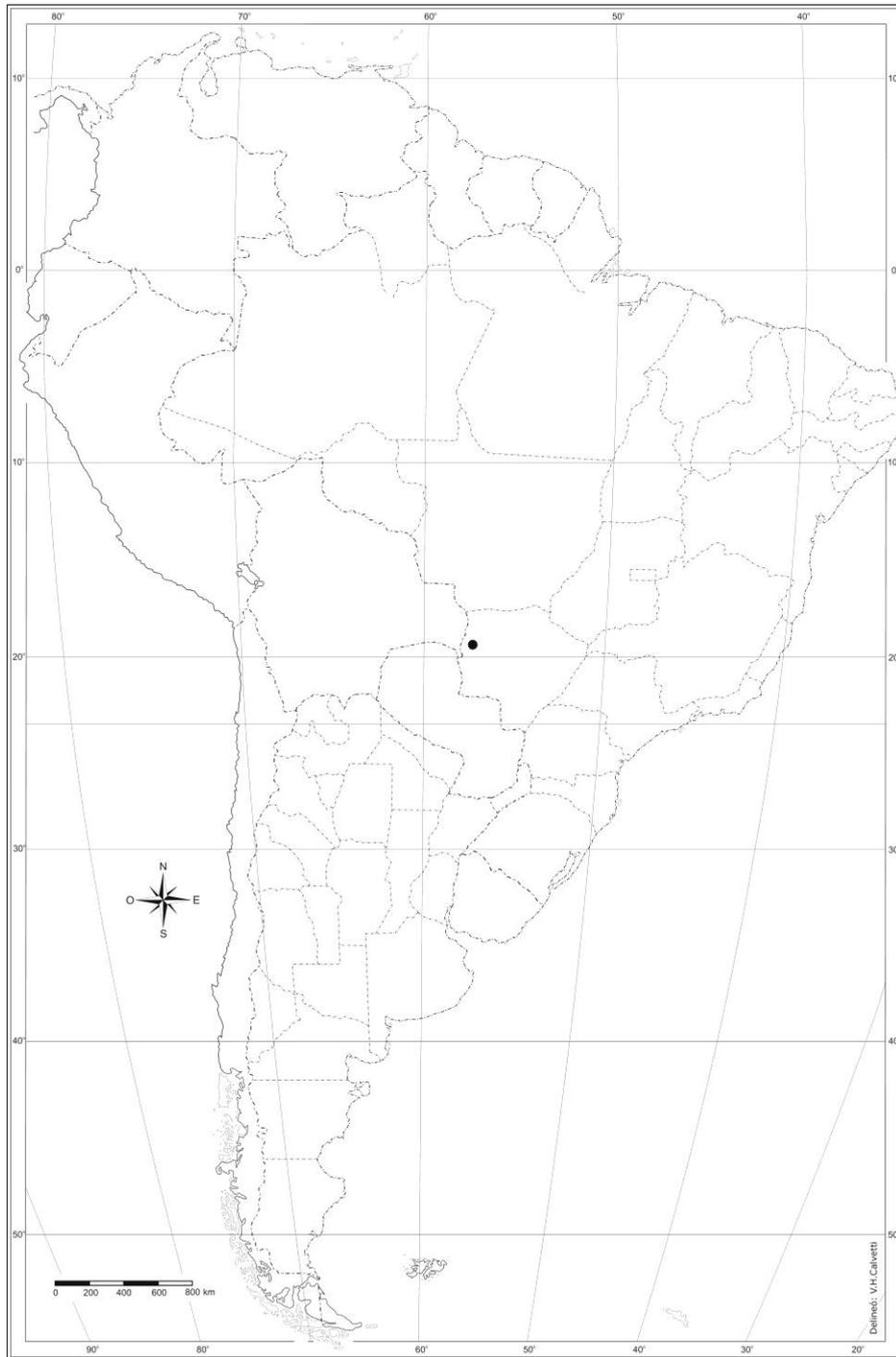


Figura 22. Distribución geográfica de *Stomatanthes corumbensis* (B. L. Rob.) H. Rob.

4. *Stomatanthes dentatus* (Gardner) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 336. 1970.

≡ *Eupatorium dentatum* Gardner. The London Journal of Botany 6: 443. 1847.
Tipo: Brasil: Goyas: dry upland Campos, Villa de Arrayas, March 1840, *Gardner* 3833 (holotipo en BM!, isotipos en K, foto en GH!, B, foto en GH!, US, foto en GH!, P!).

SUBARBUSTO de 1,5 m de altura. Tallos erectos, cilíndricos, estriados, puberulosos. **HOJAS** alternas, a veces opuestas, sésiles, lámina angostamente obovadas u oblongas, 2-4 cm de longitud, 0,5- 1,5 cm de ancho, base atenuada, ápice obtuso, redondeado o retuso, margen 3-5 dentado en la mitad superior de la hoja, puberulosas, discoloras por el efecto amarillo-verdoso en la cara abaxial, venación pinnada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales laxas, foliáceas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 0,3-1,2 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,4-0,7 cm de longitud, 0,3-0,5 cm de ancho, acampanados, filarias 8-10 dispuestas en 3 series, imbricadas, de diferente longitud, tomentosas en su superficie externa, con pelos glandulares y uniserados simples, 2-nervadas. Filarias externas ovadas, de ápice obtuso, 2,5 mm de longitud, 1 mm de ancho; las internas oblongo-lanceoladas, de ápice agudo, 4,5 mm de longitud, 1 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 4-5, corolas blancas, tubulares, 5-lobadas, con tricomas glandulares en su superficie externa, principalmente concentrados en los lóbulos, de 3,75 mm de longitud, tubo de 1,75 mm de longitud, 0,50 mm de ancho, limbo de 2 mm de longitud, 0,75 mm de ancho, lóbulos de 0,55 mm de longitud, 0,38 mm de ancho; anteras redondeadas en la base, de 0,9 mm de longitud, 0,3 mm de ancho, apéndice conectival ovado, 0,15 mm de longitud, 0,2 mm de ancho, collar anteral oblongo, engrosado, 0,2 mm de longitud, 0,1 mm de ancho; estilo de 5,75 mm de longitud, ramas del estilo lineares, clavadas en el ápice, de 2,75 mm de longitud. **CIPSELAS** de 2,25 mm de longitud, 0,57 mm de ancho, 5-6 costadas, con pelos gemelos y glandulares, carpopodio evidente, de 0,15 mm de longitud, 0,28 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 30

cerdas capiliformes, 3,5 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (16 x 16) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece desde fines de julio hasta octubre, principalmente en agosto-septiembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Sudeste. (Estados de Minas Gerais, São Paulo y Rio de Janeiro); Región Centro-Oeste (Estados de Matto Grosso, Brasilia DF, Goiás y Pará).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Cerrado. Vegeta en tierras altas de pasto seco, en suelos pedregosos - arenosos con afloramientos rocosos, desde los 200 a los 1000 msnm.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *dentatus* hace referencia al margen foliar, 3-5 dentado en la mitad superior de la lámina.

OBSERVACIONES: El material original presenta las hojas alternas, pero *Warming 361* y *362* tienen hojas opuestas.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Brasília. Brasília, 08/1961, *Macedo, W. 73* (RB). **Estado de Goiás.** Ponte Alba, 20/08/1894, *Glaziou, A. 21640* (P), sin fecha, *Glaziou, A. 21642* (C). **Estado de Matto Grosso.** Chapada dos Guimarães. Rio Mutuca, 30 km al NE de Cuiabá, 12/07/1984, *Mori, S.A., Mitchell, J. & Mattos Silva, L.A. 16697* (NY, US), Alto Araguaia, Rio Araguaia, 21/07/1974, *Hatschbach, G. 34671* (US), Cuiabá, 1916, *Regnell 1808* (GH), Município de Cuiabá, Cuiabá-Jaciara, 71 km al E de Cuiabá, 9 km al O de São Vicente, 15/07/1984, *Mori, S.A., Mitchell, J. & Mattos Silva, L.A. 16832* (NY), Município Chapada dos Guimarães, Água

Fria, 7 km sobre ruta hacia Rio Manso, 13/08/1997, *Hatschbach, G., Schinini, A. & Barbosa, E.* 66843 (NY), Municipio de Rondonópolis, Serra da Petrolia, 23/07/ 1974, *Hatschbach, G.* 34717 (C). **Estado de Minas Gerais.** Lagoa Santa, sin fecha, *Warming* 361, 362 (C, P), sin localidad, 24/08/1964, *Irwin, H.S. & Soderstrom, T.R.* 5552 (NY), sin localidad, 14/09/1863, *Warming* 369, 371 (P), Belo Horizonte, 08/08/1942, *Evangelista de Oliveira, J.* 991 (RB). **Estado de Pará.** Santa Ana, 07-08/1834, *Riedel* 419 (P), *Riedel* 1301 (P). **Estado de Rio de Janeiro.** São Gonçalo, 25/07/1984, *Mori, S.A, Mitchell, J., Mattos Silva, L.A. & Ferreira, F.R.* 16979 (NY). **Estado de São Paulo. Región São José dos Campos.** São José dos Campos, 28/08/1962, *Mimura, I.* 520 (US). **Región Ribeirão Preto.** Pedregulho, Parque Estatal Furnas do Bom Jesus, 24/08/2003, *Sasaki, D. & Junqueira, A.B.* 676 (HUFU).

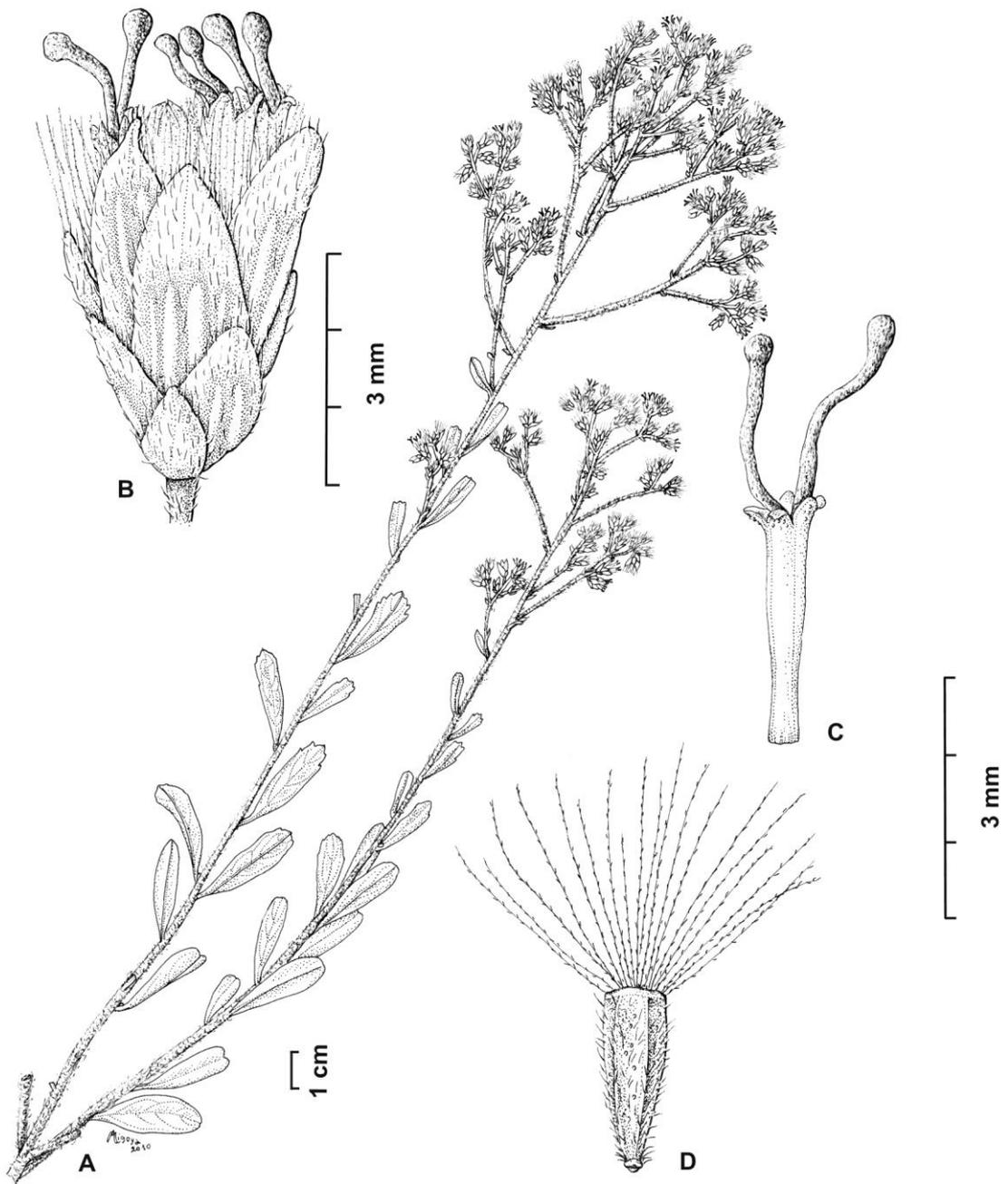


Figura 23. *Stomatanthes dentatus* (Gardner) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: Gardner 3833, BM).

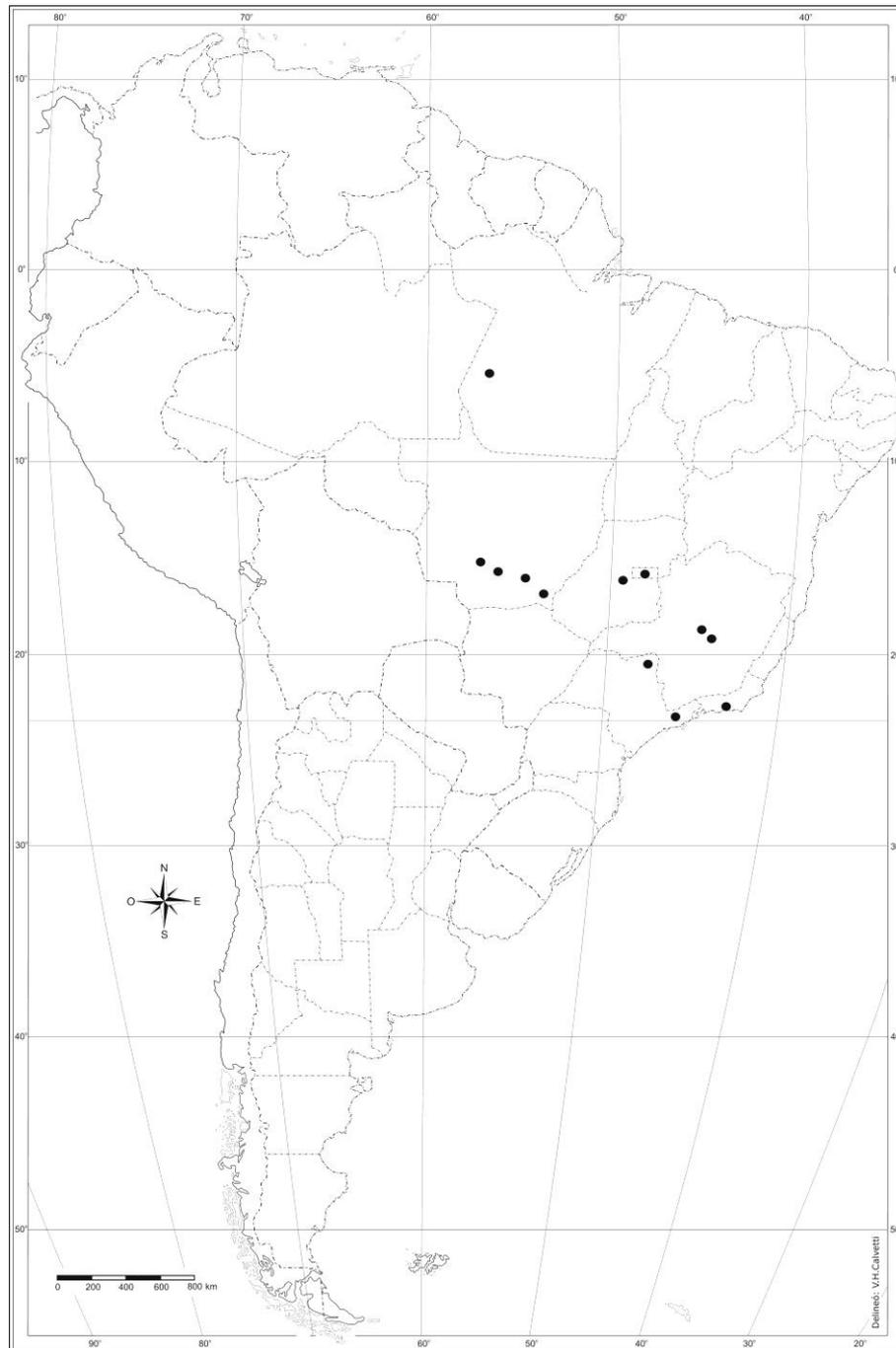


Figura 24. Distribución geográfica de *Stomatanthes dentatus* (Gardner) H. Rob.

5. *Stomatanthes dictyophyllus* (DC.) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 336. 1970.

≡ *Eupatorium dictyophyllum* DC. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 5: 153. 1836. Tipo: Brasil: São Paulo, Nov 1833, *Lund 853* (holotipo en G, imagen digital en LP!).

SUBARBUSTO de 1.8-2 m de altura. Tallos erectos, cilíndricos, muy pubescentes. **HOJAS** alternas, las superiores opuestas, coriáceas, brevemente pecioladas, decurrentes, lámina anchamente ovada o elíptica, de 6,6-7,5 cm de longitud, 3,5-4,3 cm de ancho, base cuneada-atenuada, ápice acuminado, margen aserrado, tomentosa en ambas caras, venación pinatinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales densas, foliáceas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 0,5-1,5 cm de longitud, tomentosos. **INVOLUCROS** de 0,7-1 cm de longitud, 0,6-1 cm de ancho, acampanados, filarias 10-12, dispuestas en 2-3 series, imbricadas, de diferente longitud, lanceoladas, acuminadas, las externas pubescentes en el dorso, 2-nervadas, las internas glabras. Filarias externas de 0,4-0,5 cm de longitud, 0,1 cm de ancho, internas de 0,7-0,9 cm de longitud, 0,15 cm de ancho. **RECEPTÁCULOS** levemente convexos, desnudos, glabros. **FLORES** 3-5, corolas blancas, levemente ensanchadas en el limbo, con tricomas glandulares y no glandulares, de 6,5 mm de longitud, tubo de 2,25 mm de longitud, 0,45 mm de ancho, limbo de 4,25 mm de longitud, 1,5 mm de ancho, lóbulos de 0,68 mm de longitud, 0,63 mm de ancho; anteras sagitadas en la base, de 2 mm de longitud, 0,38 mm de ancho, apéndice conectival ovado, truncado en el ápice, de 0,4 mm de longitud, 0,27 mm de ancho, collar anteral oblongo, de 0,2 mm de longitud, 0,2 mm de ancho; estilo de 1,05 cm de longitud, ramas estigmáticas de 5,5 mm de longitud **CIPSELAS** de 2,8 mm de longitud, 0,95 mm de ancho, 6-7 costadas, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpopodio conspicuo de 0,2 mm de longitud, 0,3 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de ca. 40 cerdas capiliformes, 7,5 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, PxE (20 x 18) μm , tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece desde agosto hasta octubre, principalmente en septiembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Centro-Oeste (Brasilia, Estados de Matto Grosso do Sul, Goiás y Tocantins), Región Sudeste (Estados de Minas Gerais, São Paulo).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Subarbusto helófilo. Habita en suelos arenosos, en campos limpios del Cerrado, entre los 700 y los 1600 msnm. Cerrado alterado.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *dictyophyllus* proviene del griego *dictyon* (red, retículo), *phyllon* (hoja), el epíteto *dictyophyllus* hace referencia a la venación reticulada o en forma de red de la lámina foliar.

OBSERVACIONES: El material de C citado como co-tipo de *Eupatorium dictyophyllum* no es material tipo dado que no coinciden los datos de la etiqueta con el protólogo de la especie dado por De Candolle.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Brasilia. Cuenca del Rio São Bartolomeu, 21/08/1980, *Heringer, E.P., Figueiras, T.S., Mendonça, R.C., Pereira, B.A.S., Heringer Salles, A.E. & Silva, F.C.E* 5341 (NY), sin fecha, *Riedel* 2442 (NY), D.F., 05/09/2000, *Santos, E., Ramos, K.M.O., Meirelles, E.M.L. & Costa, R.P.* 498 (US), Reserva Ecológica de IBGE, 31/08/1995, *Da Silva, M.A.* 2735 (RB), Parque Ecológico das Sucupiras, sector sudoeste, 25/09/2004, *Correia, C.A.S. & Passos, F.B.* 10 (HUFU), área del Cristo Redentor-DF, 16/08/1988, *Azevedo, M.L.M.* 93 (US). **Estado de Goiás.** Cristalina, 09/10/1963, *Cobra, L.Q. & Oliveira, J.* 254 (RB), *íd.*, 15/09, *Heringer, E.P.* 7708 (RB), *íd.*, 13/08/1980, *Hatschbach, G.* 43091 (C), São João da Aliança, 18/08/1974, *Macedo, A.* 5355 (US), Anápolis, 21/07/1952,

Macedo, A. 3568 (RB), sin localidad, sin fecha, *Glaziou, A. 21641 (NY)*, Caldas Novas, Rio Quente, 08/10/1986, *Kummrow, R. 2827 (C)*, Municipio Alto Paraiso, Chapada dos Veadeiros, 28/09/1975, *Hatschbach, G. & Kummrow, R. 37237 (LP,C)*. **Estado de Matto Grosso do Sul.** Rio Brillhante, 16/02/1970, *Hatschbach, G. 23684 (RB)*, Municipio Caracol, Rodovia Bela Vista a Caracol, próximo ao Rio Caracol, 12/03/2004, *Hatschbach, G., Hatschbach, M. & Barbosa, E. 77030 (BHCB)*. **Estado de Minas Gerais.** Ressaquinha, 12/09/1964, *Pereira, E. 9155 (RB)*, Municipio Santa Luzia, Lagoa Santa, sin fecha, *Warming & Lund s.n. (C)*, *íd.*, 03/09/1932, *Barreto, M. 8345 (BHCB)*, Municipio Várzea da Palma, Rodovia Pirapora-Corinto, 10 km al O de Várzea da Palma, 20/10/1999, *Hatschbach, G., Spichiger, R. & Barbosa, E. 69343 (HUFU)*, *íd.*, 20/10/1999, *Hatschbach, G., Spichiger, R., Servi, A.C. & Barbosa, E. 69343 (BHCB)*, Serra das Sete Voltas, Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, 25/09/1996, *Romero, R. & Nakajima, J.N. 3732 (LP)*, Guarita de Sacramento, Parque Nacional da Serra da Canastra, Sacramento, 23/09/1996, *Romero, R. & Nakajima, J.N. 3634 (LP)*, Valle dos Cândidos, Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, 16/10/1997, *Romero, R., Nakajima, J.N., Farinaccio, M.A. & Roque, N. 4706 (LP)*, Lima Duarte, alrededores de P.E. Ibitipoca, próximo a la entrada del distrito de Moreiras 28/07/2001, *Araújo, F.S. & Scalon, V.R. 137 (HUFU)*, Bom Jardim, 10/10/1988, *Krieger, L., Brugger, M. & Orlando 24378 (HUFU)*, Patrocínio, 23/08/1995, *Hatschbach, G. & Hatschbach, M. 63376 (NY)*. **Estado de São Paulo.** Mojí-Guacú, Reserva Florestal Fazenda Campininha, cercano a Pádua Sales, 20/09/1956, *Kuhlmann, M. 3929 (RB)*, Franca, 14/11/1934, *Lund s.n. (C)*. **Estado de Tocantins.** Taguatinga, 09/09/1965, *Irwin, H.S., Souza, R. & Reis dos Santos, R. 8118 (US, NY)*.

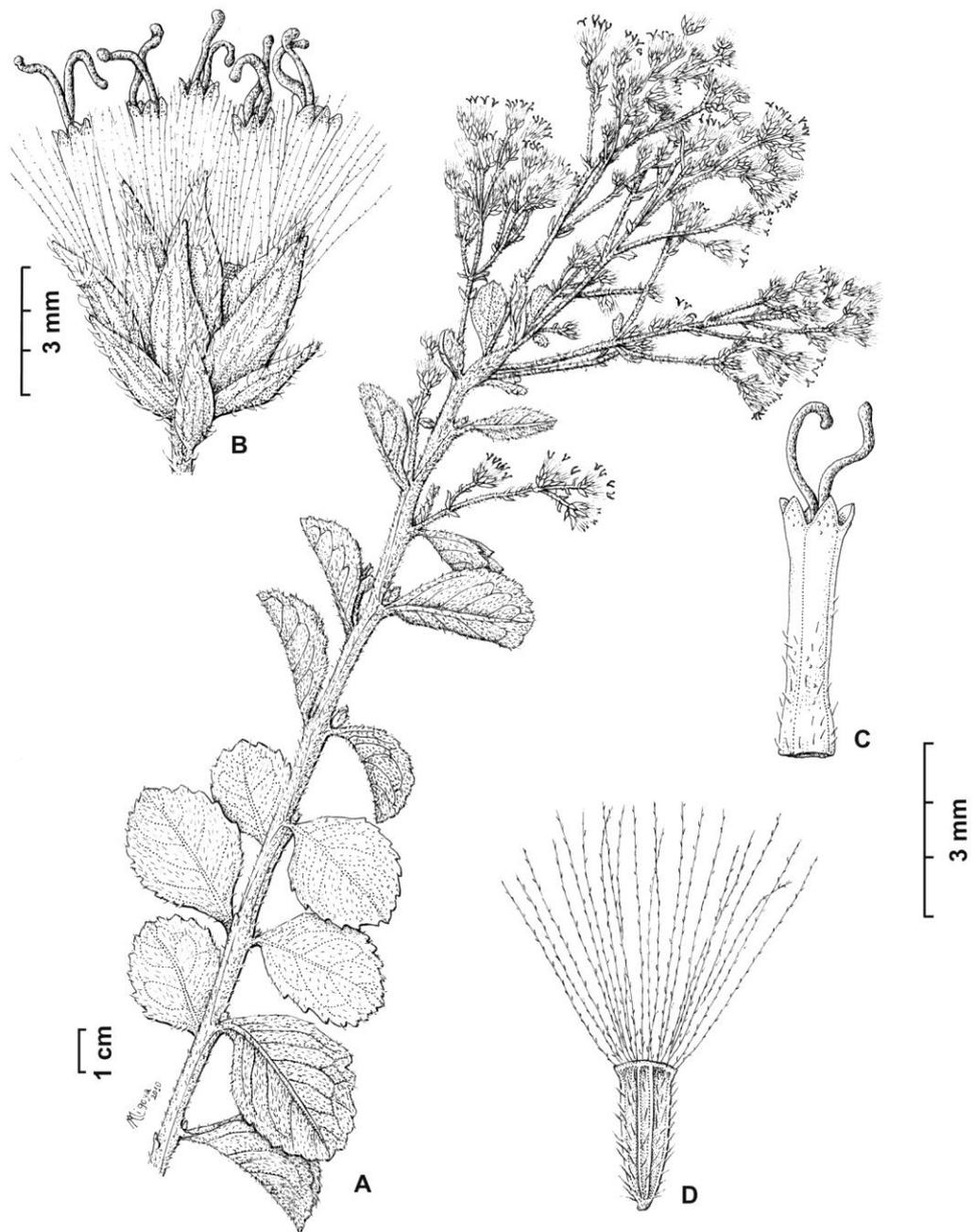


Figura 25. *Stomatanthes dictyophyllus* (DC.) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: Irwin, H.S., Souza, R. & Reis dos Santos, R. 8118, NY).

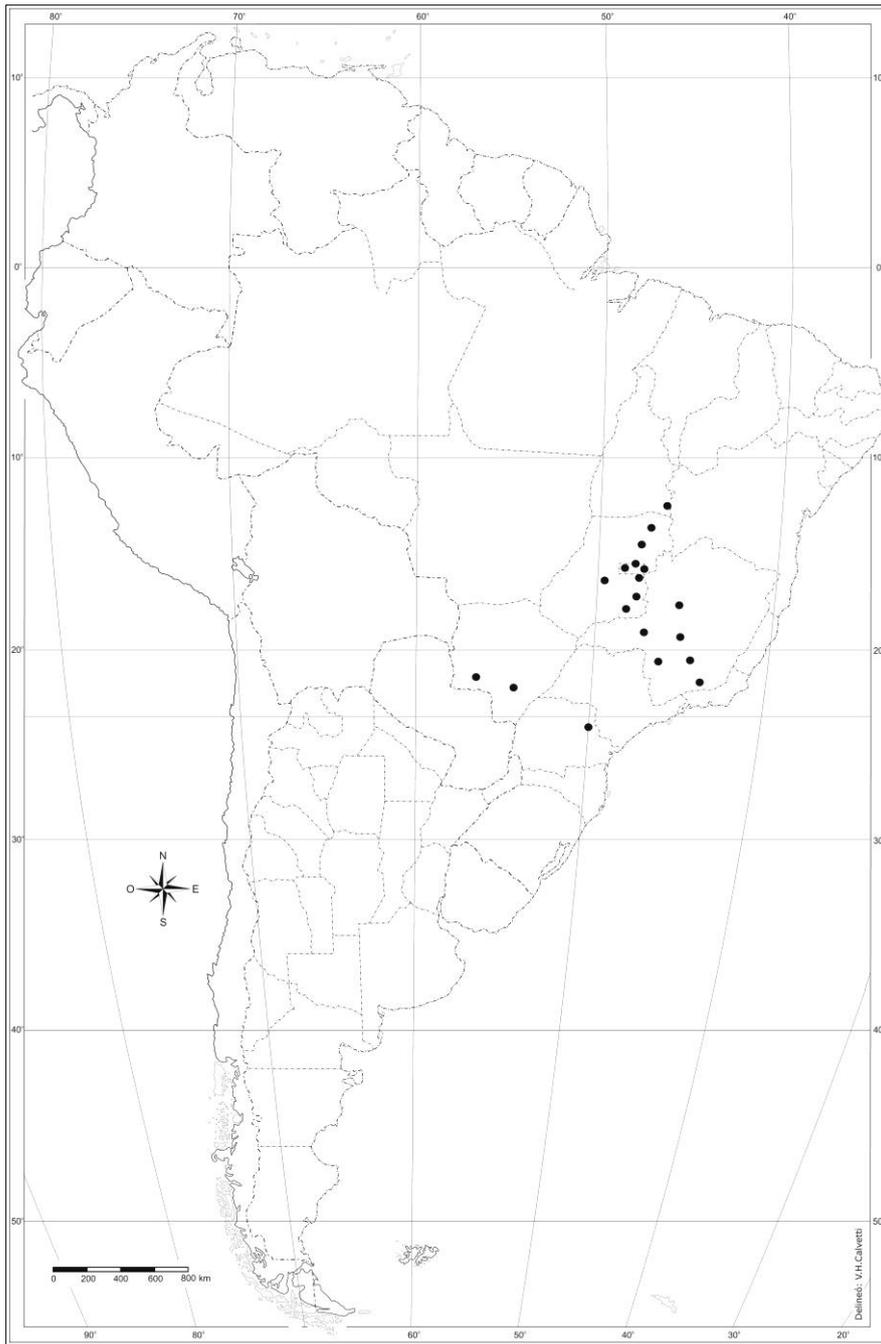


Figura 26. Distribución geográfica de *Stomatanthes dictyophyllus* (DC.) H. Rob.

6. *Stomatanthes helenae* (Buscal. & Muschl.) Lisowski

Lisowski, S., *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 36 (1) (Suppl.1): 251-627.

≡ *Eupatorium helenae* Buscal. & Muschl. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 49: 505. 1913. Tipo: Zambia, "Steppe zwischen Broken-Hill und Buana-Mukuba", 18 Jan. 1910, *Aosta 410* (holotipo en B, destruido). Neotipo aquí designado: Zambia, entre Ndola et Mufulira. Dembo. 30-I-1960, *Duvigneaud 5313 E* (BRLU!) (Fig. 29).

HIERBA PERENNE o SUBARBUSTO de 1, 5 m de altura, con xilopodio. Tallos marrón-rojizo, cilíndricos, profundamente estriados, estrigoso-tomentulosos en las partes jóvenes volviéndose glabros cerca de la base. **HOJAS** alternas u opuestas, sésiles o brevemente pecioladas, pecíolos de 0,5 -1,5 mm de largo, glabros a puberulosos, lámina oblonga o linear, 3,5-8 cm de longitud y 0,5-1,5 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo-acuminado, membranácea a subcoriácea, margen fuertemente serrado, dientes engrosados y redondeados en el ápice, pubescente en la juventud volviéndose glabras a la madurez, trinervadas, fuertemente reticuladas, con dos venas laterales que llegan hasta la porción media de la lámina. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas corimbiformes, laxas o más o menos densas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 0.2-1.2 cm de longitud, pubescentes. **INVOLUCROS** de 4-5 mm de longitud y 3 mm de ancho, acampanados, filarias 6-8, dispuestas en 2-3 series, de diferente longitud, glabras, ciliadas en el margen, 2- nervadas, oblongas, de ápice agudo-acuminado. Filarias externas de 4 mm de longitud y 1,2 mm de ancho, escariosas en el margen; internas de 6 mm de longitud y 1,5 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** levemente convexos, desnudos, glabros. **FLORES** 5-8, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, con tricomas glandulares y no glandulares en su superficie externa, de 4 mm de longitud, tubo de 2-3 mm de longitud y 0,6-0,8 mm de ancho, limbo de 2,5 mm de longitud y 1,10 mm de ancho, lóbulos de 0,60-0,80 mm de longitud y 0,45-0,60 mm de ancho, papilosos, con estomas; anteras redondeadas en la base, de 1,8-2 mm de longitud, apéndice conectival oblongo, de 0,30 mm de longitud y 0,30 mm de ancho, collar anteral oblongo, engrosado, de 0,3 mm de

longitud y 0,18 mm de ancho; estilo de 9,5-10,5 mm de longitud, ramas del estilo lineares, papilosas, de 3-3,5 mm de longitud, base del estilo pubescente. **CIPSELAS** de 3-3,5 mm de longitud, 1-1,20 mm de ancho, 5-6 costadas, cubiertas con numerosos pelos gemelos y ramificados y algunos glandulares, carpopodio distintivo, de 0,1 mm de longitud y 0,25 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 60 cerdas capiliformes, 5-6 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, PxE (18 x 20) μm , tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Esta especie florece durante todo el año, excepto en los meses de invierno.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: ÁFRICA. República Democrática del Congo y Zambia.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Bosques abiertos, sabanas, desde 1000 a 2000 m de altura.

USOS: No se conocen

ETIMOLOGÍA: El epíteto *helenae* hace referencia a la Duquesa Elena D'Aosta, a quien Muschler y Buscalioni dedicaron muchas nuevas especies.

OBSERVACIONES: *Stomatanthus helenae* fue originalmente descrito bajo el género *Eupatorium* por Buscalioni and Muschler (1913). El material original de esta especie fue coleccionado en la estepa entre Broken-Hill y Buana-Mukuba, Zambia, por la Duquesa Helena de Aosta, quien realizó, entre 1900 y 1911, numerosos viajes de colección en África tropical. Sus colecciones fueron luego estudiadas por Muschler y Buscalioni, quienes describieron numerosas nuevas especies. En la descripción original de *Eupatorium helenae* los autores no hacen referencia a ninguna ilustración de esta especie. Los holotipos de los nombres de las nuevas especies descritas por Muschler y Buscalioni fueron depositados en el Herbario de Berlin (B) (Buscalioni & Muschler, 1913;

Schubert & Troupin, 1952). En 1915, botánicos del herbario de Berlin (Engler *et al.*, 1915) realizan varias correcciones al trabajo de Muschler y pasando muchas especies a sinonimia, entre otros arregles taxonómicos. En esta publicación, dichos botánicos establecen que el specimen tipo de *Eupatorium helenae* no se encuentra en las mismas condiciones que el resto de los materiales coleccionados por la Duquesa de Aosta, sugiriendo que podría tratarse de una especie americana mezclada dentro de la colección africana de la Duquesa. Desafortunadamente, la Segunda Guerra Mundial destruyó la mayoría de estos especímenes, incluido aquel de *E. helenae*. (White, 1962).

Schubert y Troupin (1952), sin embargo, encontraron en el Jardín Botánico de Bélgica (BR, ahora en Meise) un set de ilustraciones de la mayoría de las nuevas especies, incluido *Eupatorium helenae*. Estas ilustraciones fueron publicadas por Maurizio Piscicelli, quien acompañó a la Duquesa en su viaje a África. El libro de Piscicelli (Nella Regione dei Laghi Equatoriali. 1913. pp. IX, 486) fue publicado en Nápoles y contiene numerosas ilustraciones y un mapa. Para cada nueva especie descrita por Muschler y Buscalioni se incluye una descripción en italiano, la localización de los especímenes y una figura idéntica a aquellas encontradas en BR. pero sin las iniciales “GB”, presentes en las ilustraciones de BR. Schubert y Troupin (1952) no fueron capaces de identificar el artista de estos dibujos. Ryding (2001) sugirió que podría tratarse de una mujer llamada Miss Bartuschi. Aparentemente, existen solo dos copias del libro de Piscicelli, una en el Instituto Botánico de la Universidad de Florencia, Italia, y otra en la Librería del Congreso, Washington, DC (Schubert & Troupin, 1952). Un set de estas ilustraciones llegó a Bruselas y posiblemente Piscicelli llevó consigo copias de las mismas cuando retornó a Italia. El herbario BR me envió una ilustración de *E. helenae*, la cual es una reproducción de aquella publicada por Piscicelli. Esta ilustración posee un labelo pegado sobre la cartulina sobre la cual está montada firmado por E. Robbrecht que dice lo siguiente: “These illustrations were probably sent to BR by Buscalioni, who corresponded with BR staff members and met one in Berlin”. El análisis de esta ilustración de *E. helenae* indicó que no coincide exactamente con la descripción original de la especie. De acuerdo con la descripción original el involucro es biseriado mientras que es uniseriado en la ilustración. Schubert y Troupin (1955) describen el trabajo de Piscicelli y ofrecen más información acerca de la

localización de las nuevas especies coleccionadas por la Duquesa. En este paper, los autores mencionan que, de acuerdo al libro de Piscicelli, *Eupatorium helenae* está distribuido en la región del Lago Banguelo, en el norte de Zambia, lo cual confirma su distribución en África. Lisowski (1991), en su tratamiento de las Asteraceae para la Flora de África central transfiere *Eupatorium helenae* al género *Stomatanthes*. Este autor menciona que el holotipo de *Eupatorium helenae* fue depositado en B y destruido en la Segunda Guerra Mundial. Sin embargo, Lisowski no selecciona un neotipo para esta especie. A causa de que el material original de *Stomatanthes helenae* fue destruido, no se han encontrado duplicados (fide Mauro Raffaelli, FT; Giovanna Abbate, RO; Piero Cuccuini, FI; and Annalisa Managlia, BOLO), y la ilustración no coincide exactamente con la descripción original, en esta tesis se designa un NEOTIPO, de acuerdo a los artículos 9.6, 9.9 y la recomendación 9B del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (McNeill et al., 2006). El espécimen seleccionado coincide de manera apropiada con la descripción original y fue coleccionado cerca de la localidad tipo.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

REPÚBLICA DEMOCRÁTICA DEL CONGO (EX ZAIRE): Provincia Alto Katanga. Meseta de Muhila, al sur de monte Kiseni, *Lisowski, S. 57130* (POZG), Meseta de Kundelungu, cerca de la ruta Gombela- Barrière, 01/04/1971, *Lisowski, S. 57129*, Meseta Marungu, env. de Kasiki por encima del barranco Kafufe, 10/11/1970, *Lisowski, S., Malaisse & Symoens 11948* (POZG), *íd.*, Pepa, 08/1946, *Thienpont 35* (BR), Delcomine, 14/12/1959, *Duvigneaud 4572* (BRLU), 08/1920, *Homblé s.n.* (BR); 25 km al oeste de Kolwezi, 11/12/1959, *Duvigneaud 4503* (BRLU), Fungurume, *Duvigneaud 3462* (BRLU), entre Mindigi y Mende a 13 km de Mende, *Duvigneaud & Timperman 2079* (BRLU), entre Mindingi y Menda, 05/12/1959, *Duvigneaud 4416E*, Mende, *Duvigneaud 3317, 4446* (BRLU), Likasi, Kakontwe, *Duvigneaud & Timperman 2027* (BRLU), Meseta Kundelungu, a 3 km al sur de la fuente occidental de la Lutshipuka, 04/11/1969, *Lisowski, S., Malaisse & Symoens 7716* (BR, POZG); *íd.*, cerca de Barrera, *Lisowski, S., Malaisse & Symoens 7401* (POZG), *íd.*, ruta Gombela-Barrera, *Lisowski, S. 57129* (POZG), 13 km al este de Mukumbi

Duvigneaud 4795 (BRLU), entre Swambo y Mukumbi, *Duvigneaud 3345* (BRLU), Tantara, 23/12/1959, *Duvigneaud 4758 E1* (BRLU), Mitonte, *Duvigneaud 3006* (BRLU); Kamwali, 19/01/1960, *Duvigneaud 5118* (BRLU), valle de Luapula, cerca de Kiniama, *Lisowski, S. 288* (POZG), Lubumbashi, 01/10/1961, *Poelman 50* (BR), *Salésiens 128* (BR); alrededores de Lubumbashi, cerca de la granja "Sept sources", *Lisowski, S. 57128* (POZG), Welgelegen, 1912, *Corbisier 582* (BR). **ZAMBIA:** Entre Ndola y Mufulira, 30/1/1960, *Duvigneaud 5313 E* (BRLU).

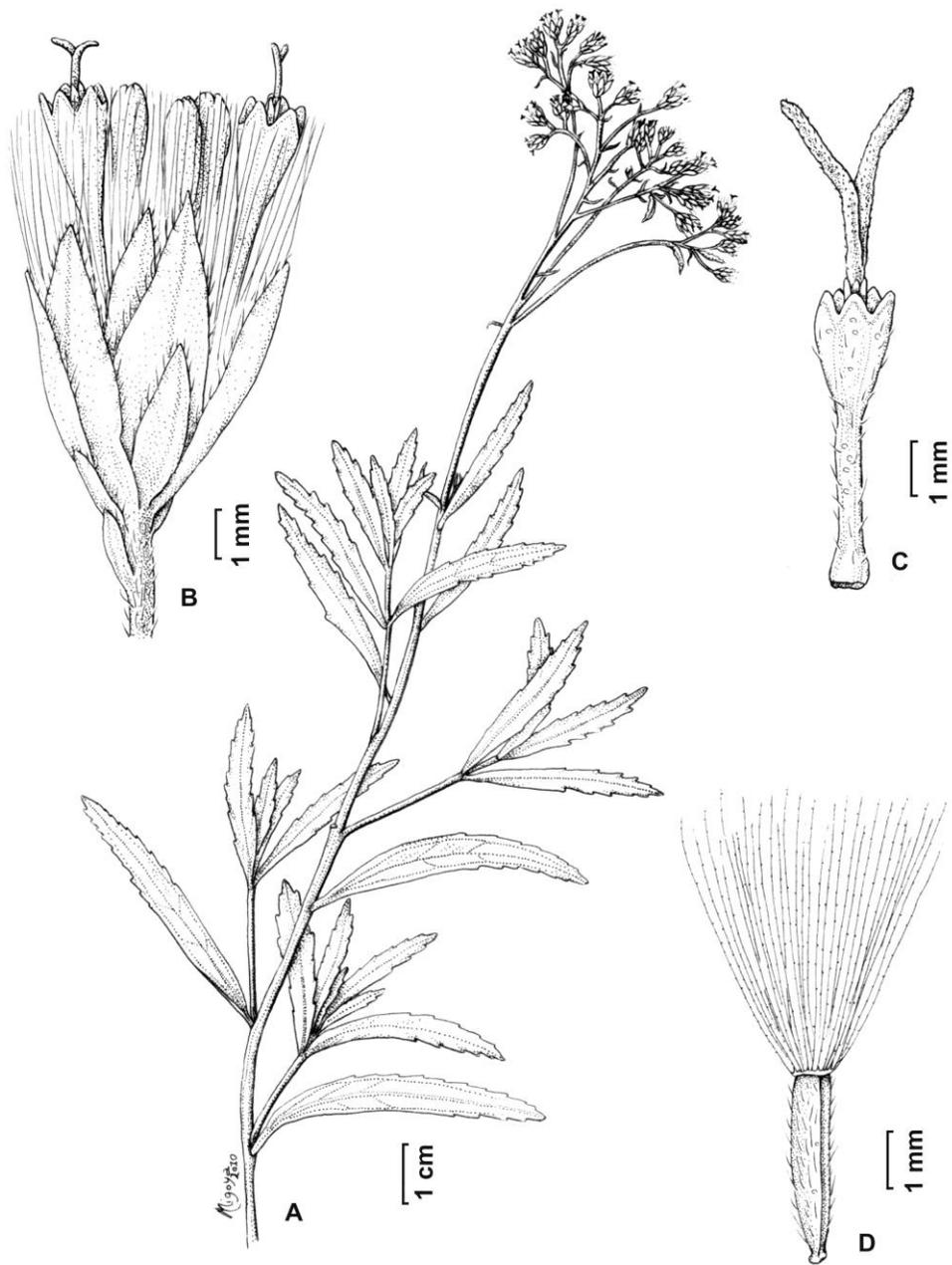


Figura 27. *Stomatanthes helenae* (Buscal. & Muschl.) Lisowski. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. D. Cipsela con pappus. (A-D: *Duvigneaud* 4446, BRLU).

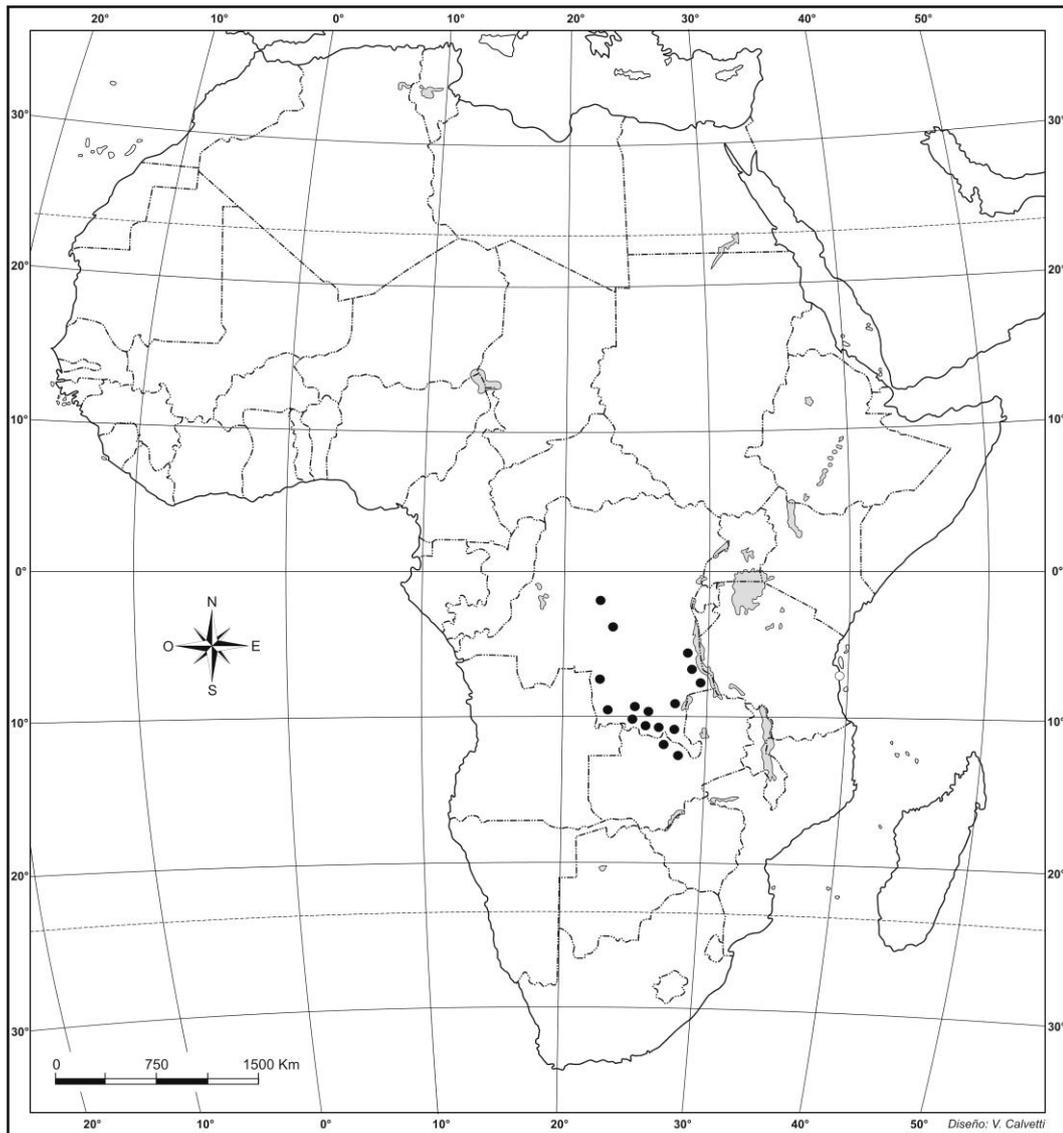


Figura 28. Distribución geográfica de *Stomatanthes helenae* (Buscal. & Muschl.) Lisowski.



Figura 29. *Stomatanthus helenae* (Buscal. & Muschl.). Neotipo aquí designado: Zambia, entre Ndola et Mufulira. Dembo. 30-1-1960, *Duvigneaud* 5313 E, BRLU.

7. *Stomatanthes hirsutus* H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 336. 1970.

Tipo: Brasil: Distrito Federal: Gama, cerrado by Rio Gama (field A-43), 7 March 1965, *Smith, L.B.* 15063 (holotipo en US!, isotipo NY!).

SUBARBUSTO de ca. 1 m de altura. Tallos estriados, densamente pubescentes. **HOJAS** generalmente opuestas, a veces subopuestas, decurrentes, lámina angostamente obovada, de 5-6 cm de largo y 1,5-2 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo, membranácea a subcoriácea, margen entero o fuertemente dentado o crenado, hirsuta en ambas caras, trinervada, fuertemente reticulada. Capitulescencia de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales, laxas o más o menos densas, foliáceas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 0,7-1,5 cm de longitud, pubescentes. **INVOLUCROS** de 4-6 mm de longitud, 4-5 mm de ancho, acampanados, filarias 6-8, dispuestas en 2-3 series, de diferente longitud, pubescentes, 2-3 nervadas, lanceoladas, de ápice agudo-acuminado. Filarias externas de 2 mm de longitud y 0,5 mm de ancho; internas de 3 mm de longitud y 0,5 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos a levemente convexos, desnudos, glabros. **FLORES** ca. 7, corolas blancas, levemente ensanchadas en el limbo, 5-lobadas, con tricomas glandulares y no glandulares en su superficie externa, de 3-3,5 mm de longitud, tubo de 1-1,5 mm de longitud y 0,45-0,6 mm de ancho, limbo de 1,3-1,5 mm de longitud y 0,6-0,75 mm de ancho, lóbulos de 0,50-0,60 mm de longitud y 0,3-0,40 mm de ancho; anteras de base obtusa, de 0,9-1,2 mm de longitud, apéndice conectival oblongo, de 0,15 mm de longitud y 0,2 mm de ancho, collar anteral oblongo, engrosado, de 0,2 mm de longitud y 0,1 mm de ancho; estilo de 7 mm de longitud, ramas del estilo lineares, papilosas, clavadas en el ápice, de 3,4-3,9 mm de longitud. **CIPSELAS** de 1,4 mm de longitud, 0,55 mm de ancho, 5-costadas, con abundantes pelos gemelos, carpopodio distintivo, de 0,13 mm de longitud y 0,20 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 40 cerdas capiliformes, ápice de las cerdas del papus romo, 2,25-3,3 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (14 x 12) μm , tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece desde febrero hasta abril.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Centro-Oeste (Brasilia DF, Estado de Goiás), Región Sudeste (Estado de Minas Gerais).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Campos rupestres, suelos rocosos, 1200 m. Cerrado.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *hirsutus* hace referencia a la pubescencia hirsuta de las hojas de esta especie.

OBSERVACIONES: El material común examinado determinado bajo el nombre *Stomatanthes corumbensis* corresponde a la especie *Stomatanthes hirsutus*.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Brasilia. Gama, 20/03/1964, *Pereira, E.* 9038 (LP, M), *íd.*, 07/03/1965. **Estado de Goiás.** Municipio Cristalina. Cristalina, 10/12/1967, *Duarte, A.* 10130 (US, M), *íd.*, 14/02/1981, *King, R.M. & Bishop, L.E.* 8959 (US), *íd.*, 22/01/1980, *King, R.M., Almeda, F. & Eiten, G.* 8244 (US, M), Serra dos Cristais, 05/04/1973, *Anderson, W.R.* 8242 (NY, US), *íd.*, 03/03/1966, *Irwin, H.S., Great, J.W., Souza, R. & Reis dos Santos, R.* 13352 (NY, RB), *íd.*, 01/03/1966, *Irwin, H.S., Great, W.J., Souza, R. & Reis dos Santos, R.* 13218 (NY, SI), *íd.*, 21/02/1975, *Hatschbach, G., Anderson, W., Barneby, R. & Gates, B.* 36390 (US, C), *íd.*, 22/01/1997, *Hatschbach, G., Hatschbach, M. & Ribas, O.S.* 66131 (US, C, NY, BR, M), *íd.*, 22/02/2000, *Hatschbach, G., Hatschbach, M. & Ribas, O.S.* 70518 (US), ruta para Cachoeira do Arrojado, 24/01/1988, *Hatschbach, G. & Cordeiro, J.* 51814 (NY, BR, C, S). **Estado de Minas Gerais.** São Roque de Minas, Parque Nacional da Serra da Canastra, 23/02/1997, *Romero, R., Nakajima, J.N., Furlan, A. & Farinaccio, M.A.* 3963 (HUFU), Municipio de Delfinópolis, ruta hacia "Casinha Branca Condomínio de Pedras",

12/03/2003, Pacheco, R.A., Nakajima, J.N., Romero, R., Volpi, R.I. & Faria, C.A. 520 (HUFU).

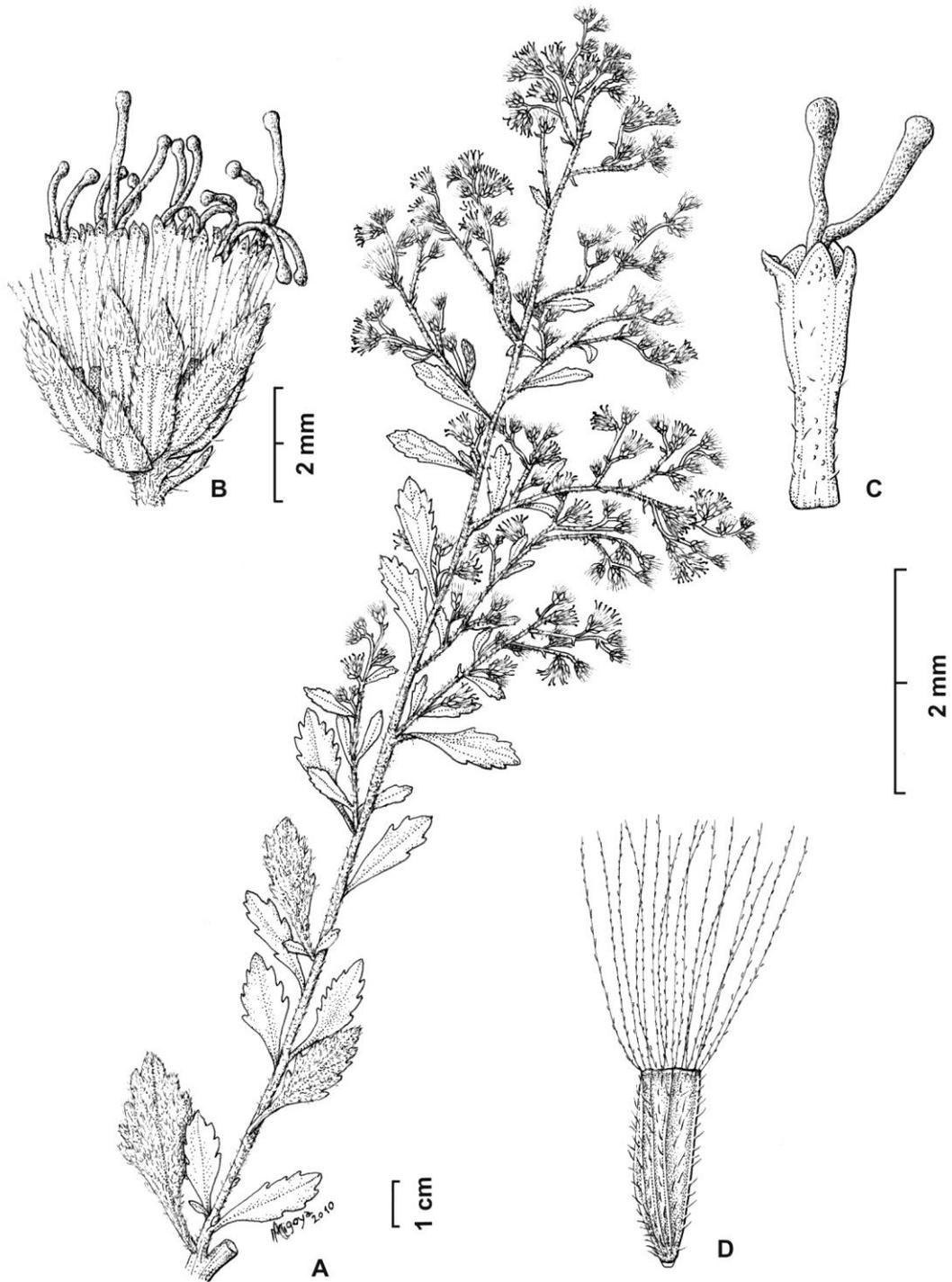


Figura 30. *Stomatanthes hirsutus* H. Rob. A. Rama florifera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: Irwin, H.S., Great, W.J., Souza, R. & Reis dos Santos, R. 13218, NY).

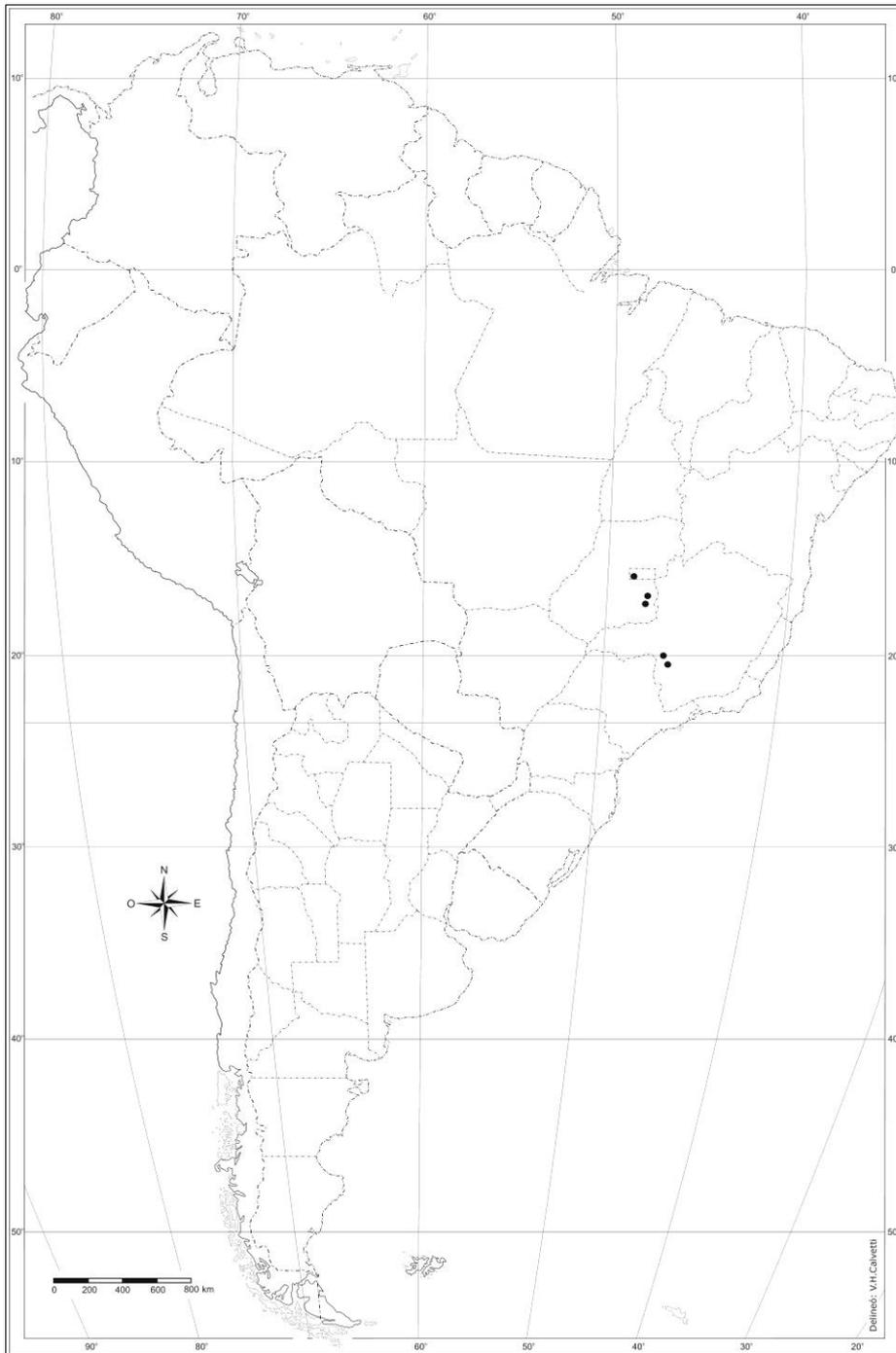


Figura 31. Distribución geográfica de *Stomatanthes hirsutus* H. Rob.

8. *Stomatanthes loefgrenii* (B. L. Rob.) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 337. 1970.

≡ *Eupatorium loefgrenii* B. L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 104: 18. 1934. TIPO: BRASIL, Estado de São Paulo, São José dos Campos, in campo, *Löfgren, A. 120* (holotipo en S!; isotipo en GH, no visto, imagen digital en LP!).

SUBARBUSTO erecto de 0,80 m de altura. Tallos cilíndricos, erectos, tomentosos. **HOJAS** alternas, sésiles, lámina elíptica, de base cuneada y ápice redondeado o levemente agudo, 6,5-8 cm de longitud, 3,5-5 cm de ancho, margen levemente serrado-crenado, glabrescentes, pinnatinervada, reticulada, más prominente en la cara abaxial. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales densas; ejes tomentulosos, foliáceas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 0,8-0,9 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,6-0,9 cm de longitud, 0,5-0,7 cm de ancho, acampanados, filarias 5-9, dispuestas en 2-3 series, imbricadas, oblongo-lanceoladas, ápice agudo, pubescentes, 2-nervadas. Filarias externas de 3 mm de longitud y 1 mm de ancho, internas de 4-5 mm de longitud y 1,5 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** ca. 8, corolas blancas, levemente ensanchadas en el limbo, 5-lobadas, superficie externa con numerosos tricomas glandulares y no glandulares, de 4-5,5 mm de longitud, tubo de 3-3,5 mm de longitud y 0,4-0,6 mm de ancho, limbo de 1,9-2,2 mm de longitud y 1-1,4 mm de ancho, lóbulos de 0,3-0,4 mm de longitud y 0,6-0,7 mm de ancho; anteras obtusas en la base con apéndice conectival ovado, truncado en el ápice, de 0,20-0,25 mm de longitud y 0,28-0,33 mm de ancho, collar anteral oblongo, con 1-2 capas de células de paredes engrosadas, de 0,30-0,36 mm de longitud y 1,5-1,80 mm de ancho, tecas de 1-1,2 mm de longitud y 0,34-0,38 mm de ancho; estilo de 7-7,9 mm de longitud, ramas del estilo lineares, clavadas en el ápice, de 3-3,2 mm de longitud, base del estilo pubescente. **CIPSELAS** pardas, de 2,8-3,3 mm de longitud y 0,88-0,92 mm de ancho, 4-5 costado, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpopodio conspicuo, de 0,20-0,22 mm de longitud y 0,30-0,35 mm de ancho.

PAPUS uniseriado, ca. 45 cerdas capilares, 5-5,75 mm de longitud. Granos de polen esferoidal, P x E (16 x 20) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en noviembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Sudeste (Estado de São Paulo).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Habita en campos. Cerrado.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *loefgrenii* está dedicado al botánico sueco Albert Löfgren (1854-1918), quien vivió gran parte de su vida en Brasil y fue colector del material tipo de la especie.

OBSERVACIONES: Especie sólo conocida por su material tipo.

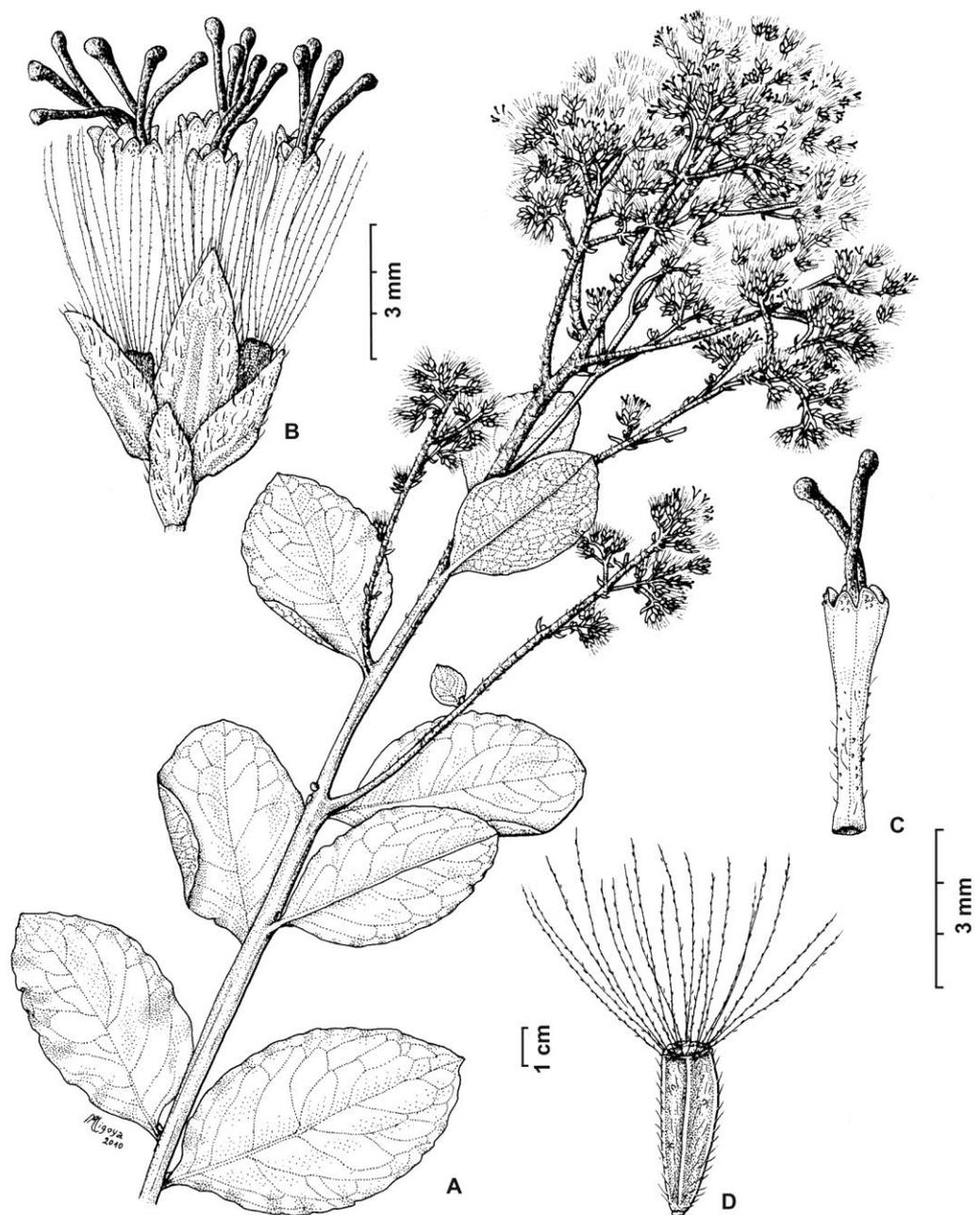


Figura 32. *Stomatanthes loefgrenii* (B. L. Rob.) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: Löfgren, A. 120, S).

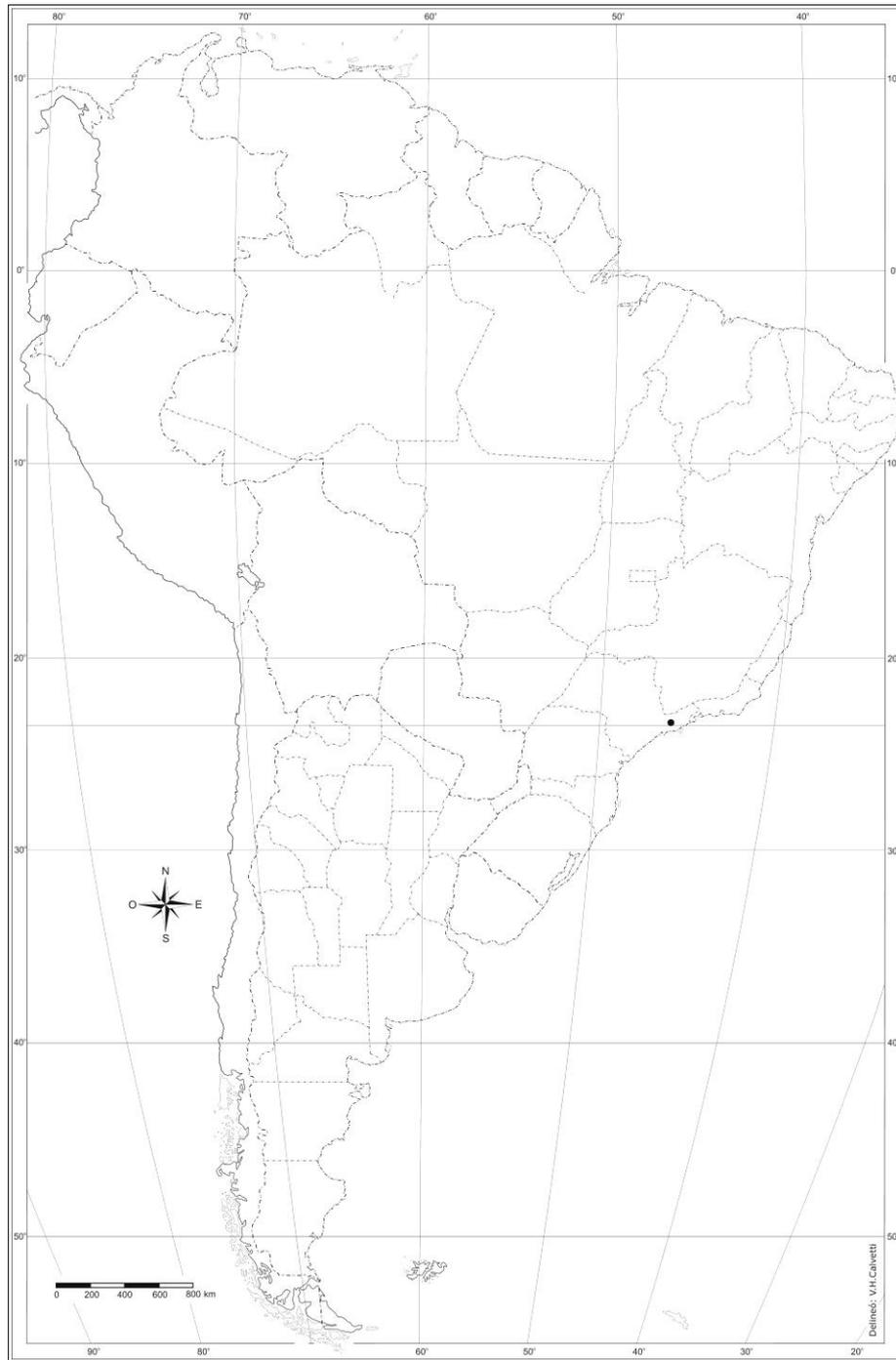


Figura 33. Distribución geográfica de *Stomatanthes loefgrenii* (B. L. Rob.) H. Rob.

9. *Stomatanthes meyeri* R. M. King & H. Rob.

R.M. King & H. Robinson, Kew Bulletin 30 (3): 463. 1975. Tipo: Etiopía: Kaffa Province: 30 km S along Omonadda road after turnoff of Jimma road at Little Ghibbie River, 7° 31`N., 37°23`E., 2200 m, 10 Jan. 1962, Meyer, F.G. 7966 (holotipo en US, no visto; imagen digital en LP!, fragmento de holotipo de US en LP!, isotipo en K, no visto, imagen digital en LP!).

SUBARBUSTO de 1-3 m de altura. Tallos cilíndricos, erectos. **HOJAS** inferiores alternas, pecioladas, pecíolo de 5-10 mm de longitud, lámina anchamente ovada, subtriangular, 3,5-5,5 cm de longitud, 4-7 cm de ancho, base cordada, ápice agudo, margen engrosado; superiores subopuestas, subsésiles, ovadas o subtriangulares, base cordada, ápice agudo, margen aserrado, subcoriáceas, pubescentes en el envés, venación pinnada, reticulada, . Capitulescencia de capítulos agrupados en cimas corimbiformes densas. **CAPÍTULOS** con pedúnculos de 2-7 mm de longitud. **INVOLUCROS** de 5-8 mm de longitud, 2 mm de ancho, cilíndricos, filarias 10-15, dispuestas en 3-4 series, imbricadas, oblongas, de ápice obtuso. Filarias externas de 3-4 mm de longitud, 1 mm de ancho, internas de 6-10 mm de longitud, 1 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** levemente convexos, desnudos, glabros. **FLORES** ca. 5, corolas blancas, levemente ensanchadas en el limbo, 5-lobadas, superficie externa con tricomas glandulares y algunos no glandulares, 5-6 mm de longitud, tubo de 3,25 mm de longitud, 0,9 mm de ancho, limbo de 2,75 mm de longitud, 1,4 mm de ancho, lóbulos con estomas, de 0,75 mm de longitud, 0,5 mm de ancho; anteras obtusas en la base, de 2 mm de longitud, 0,45 mm de ancho, apéndice conectival oblongo, truncado en el ápice, emarginado, de 0,3 mm de longitud y 0,2 mm de ancho, collar anterol oblongo, engrosado, de 0,3 mm de longitud y 0,1 mm de ancho; estilo de 7-8,5 mm de longitud, ramas del estilo lineares, de 3,5 mm de longitud, base pubescente. **CIPSELAS** de 1,8 mm de longitud y 0,75 mm de ancho, 5-costadas, con tricomas no glandulares (pelos gemelos y ramificados) y algunos glandulares, carpopodio conspicuo, de 0,3 mm de longitud y 0,48 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, ca. 40 cerdas capiliformes, 6,25 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (16 x 14) µm., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en los meses de verano.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: ÁFRICA. Etiopía.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Ha sido coleccionada en bordes de camino a 2200 m de altitud.

USOS: no se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *meyeri* está dedicado al botánico estadounidense Frederick Gustav Meyer (1917-), quien coleccionó el material tipo de la especie.

OBSERVACIONES: Especie sólo conocida por su material tipo.

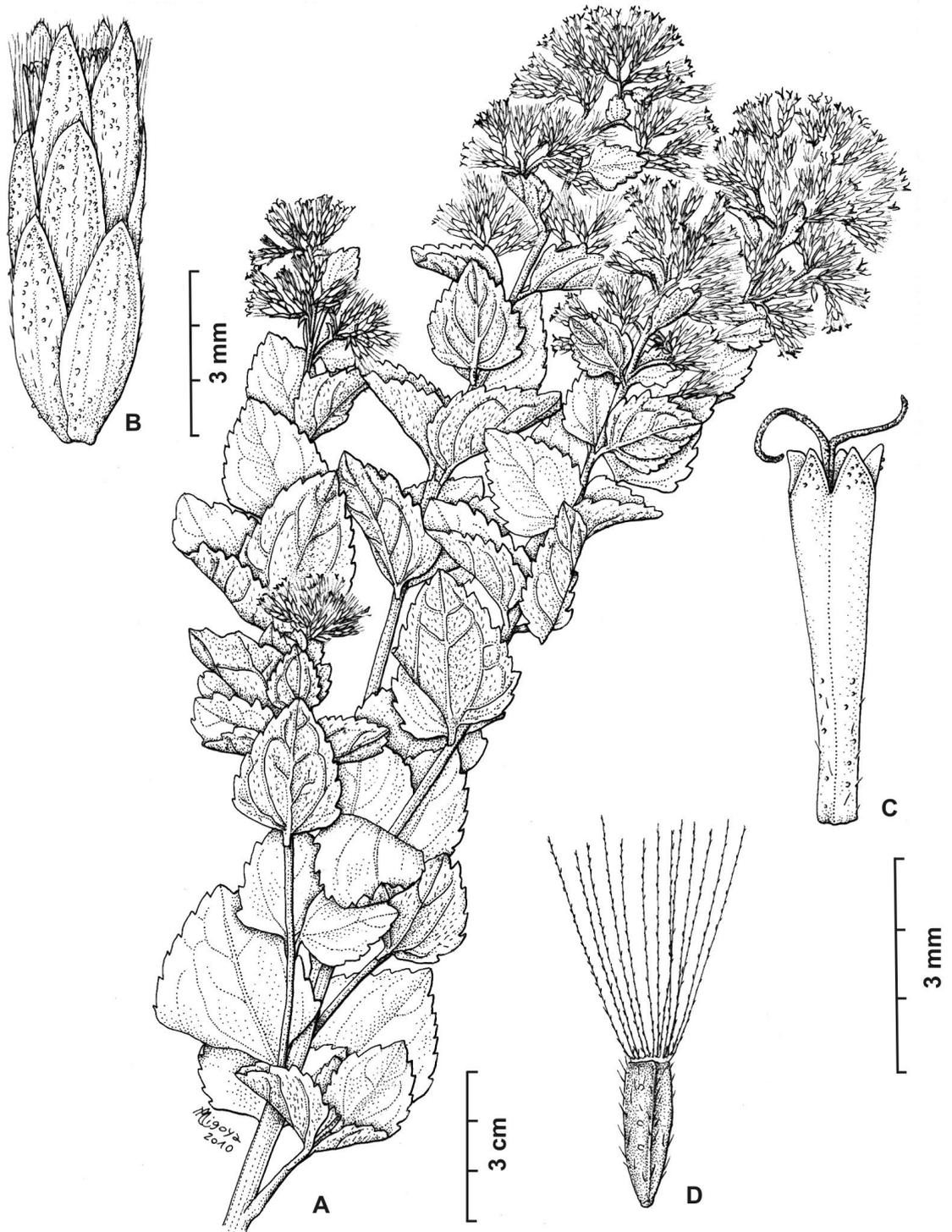


Figura 34. *Stomatanthes meyeri* R. M. King & H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. D. Cipsela con pappus. (A-D: Meyer, F.G. 7966, US).

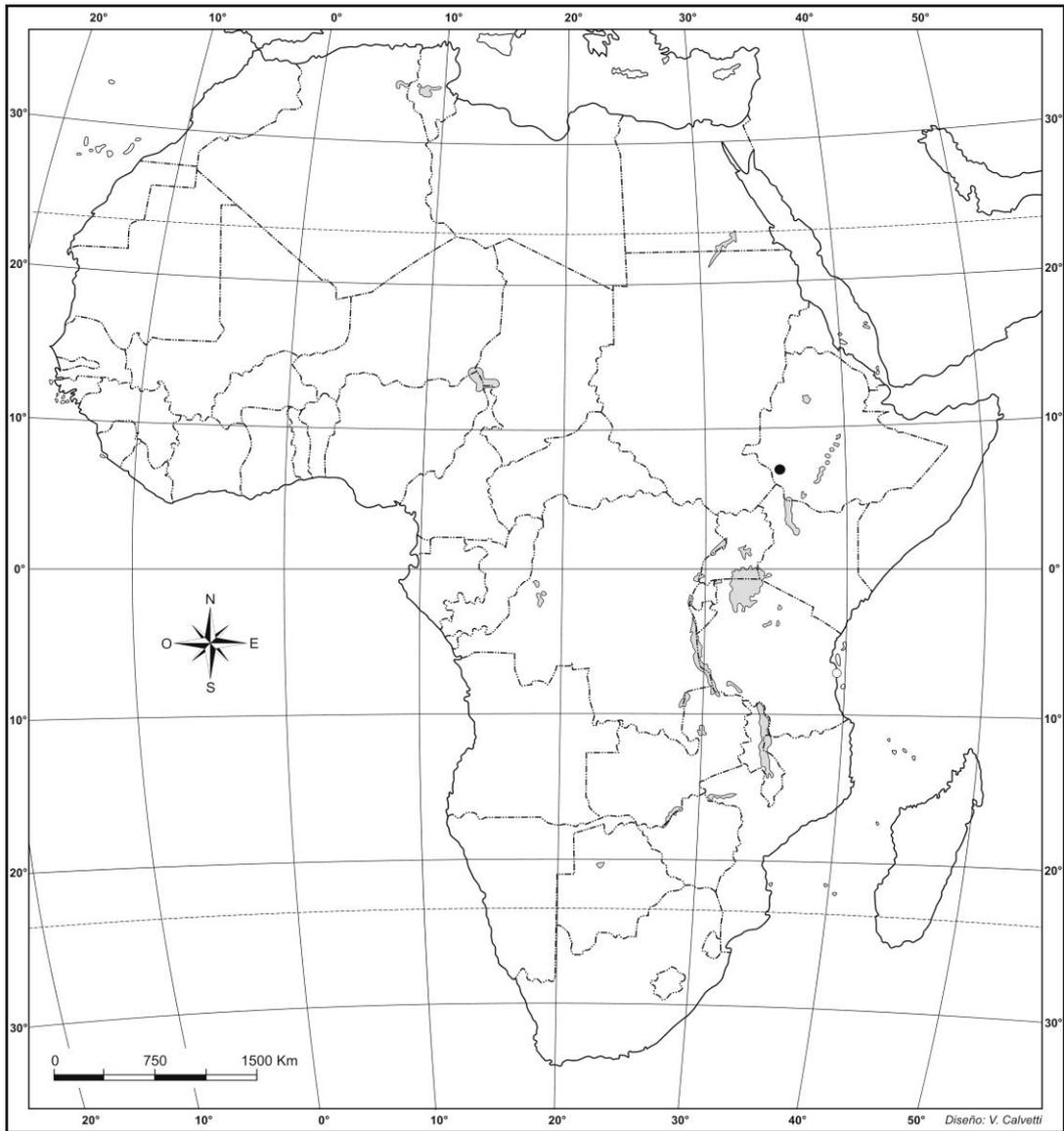


Figura 35. Distribución geográfica de *Stomatanthes meyeri* R. M. King & H. Rob.

10. *Stomatanthes oblongifolius* (Spreng.) H. Rob.

H. Robinson, *Phytologia* 20: 337. 1970.

≡ *Coniza oblongifolia* Spreng. *Systema Vegetabilium Florae Peruvianaee et Chilensis* 3: 512-513. 1826. Tipo: "Ad fl. magnum Amer. austr., Rio Grande, *Sello*" (holotipo B, destruido, fotografía 16311 FM en GH!, isotipos en C!, P!, K, imagen digital en LP!). Lectotipo aquí designado: Uruguay, Montevideo, *Sello* 615 (P!) (Fig. 38).

≡ *Eupatorium oblongifolium* (Spreng.) Baker. *Flora brasiliensis* 6 (2): 333. 1876.

≡ *Gyptis oblongifolia* (Spreng.) Sch. Bip. ex Baker. *Flora brasiliensis* 6 (2): 333. 1876. nom.nud.

= *Kuhnia glabrata* DC. var. α DC. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 5: 127. 1836. Tipo: Brasil. Rio Grande do Sul, Herbario Imperial de Brasil, *Sello* 1055 (holotipo P!, fotografía en GH!).

= *Kuhnia glabrata* DC. var. β DC. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 5: 127. 1836. Tipo: Brasil. Rio Grande do Sul, Herbario Imperial de Brasil, *Sello* 784 (holotipo P!, fotografía en GH!).

= *Eupatorium elongatum* Hook. et Arn. *Companion to the Botanical Magazine* 1: 241. 1835. Tipo: Brasil: Rio Grande do Sul y Lagoa, *Tweedie s.n.* (holotipo K, no visto, fotografía en GH!, imagen digital en LP!).

= *Eupatorium oblongifolium* var. *elongatum* (Hook. et Arn.) Baker. *Flora brasiliensis* 6 (2): 333. 1876. Tipo: Brasil: Rio Grande do Sul y Lagoa, *Tweedie s.n.* (Holotipo K, no visto, fotografía en GH!).

= *Eupatorium oblongifolium* var. *tucumanense* Baker. *Flora brasiliensis* 6 (2): 333. 1876. Tipo: Argentina, Tucumán, en pampas, *Tweedie s.n.* (holotipo K, no visto, imagen digital en LP!, fotografía en GH!).

= *Eupatorium oblongifolium* var. *oxyodontum* B.L. Rob. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 104: 24. 1934. Tipo: Argentina: Misiones, Loreto, Apr. 16, 1933, *Grüner, G.* 1359 (Holotipo GH!, isotipo LP!).

= *Eupatorium oblongifolium* f. *odoratissima* Hassler. *Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 14: 285. 1916. Tipo: Paraguay: Caaguazú, *Hassler* 9161 (Holotipo C!, S!, US!).

SUARBUSTO de 1-1,5 m. de altura, con xilopodio globoso. Tallos erectos, cilíndricos, estriados, puberulosos cerca de la capitulescencia. **HOJAS** opuestas o las superiores alternas, sésiles o brevemente pecioladas, lámina angostamente obovada, 4-8 cm de longitud y 1.3-3 cm de ancho, base atenuada, ápice agudo, margen entero, crenado o dentado, glabras en ambas caras, trinervadas. Capitulescencia foliácea de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales laxas, la cual comienza a desarrollarse por encima de un escapo floral. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 3-6 mm de longitud, tomentulosos. **INVOLUCROS** de 5-6 mm de longitud por 4 mm de ancho, acampanados, filarias 9-10, dispuestas en 2 series, gradualmente más cortas, 2- nervadas. Filarias externas lanceoladas, 4 mm de longitud, 1,5 mm de ancho; las internas redondeadas o casi truncadas en el ápice donde son tomentulosas, 5-6 mm de longitud, 2 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 7-11, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, con escasos tricomas glandulares en su superficie externa, principalmente concentrados en los lóbulos, de 4-4,5 mm de longitud, tubo de 1,75 mm de longitud, 0,45 mm de ancho, limbo de 2,5-2,75 mm de longitud, 1,5 mm de ancho, lóbulos de 0,5 mm de longitud, 0,75 mm de ancho; anteras obtusas en la base, de 2-2,3 mm de longitud, 0,3-0,5 mm de ancho, apéndice conectival ovado, 0,3 mm de longitud, 0,33 mm de ancho, collar anteral oblongo, engrosado, 0,11 mm de longitud, 0,07 mm de ancho; estilo de 7-8 mm de longitud, ramas del estilo lineares de 4,5 mm de longitud. **CIPSELAS** de 2,75 mm de longitud, 1 mm de ancho, 5-6 costadas, con pelos gemelos en toda su superficie, carpopodio evidente, de 0,18 mm de longitud, 0,28 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 40 cerdas capiliformes, 4,60 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (20 x 24) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en los meses de febrero, marzo y abril en las regiones más templadas, en las regiones más cálidas (Brasil), florece también en octubre y noviembre con el inicio de las primeras lluvias de primavera.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Sudeste (Estado de Minas Gerais (ver observaciones, nota 2), São Paulo (ver observaciones, nota 2). Región Sur (Estados de Paraná, Santa Catarina (ver observaciones, nota 2), Rio Grande do Sul). PARAGUAY. URUGUAY. ARGENTINA. Región Noreste.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Vegeta en lomas secas, pastosas y campos. 100-300 msnm. Cerrado, campos.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *oblongifolius* hace referencia a la forma oblonga de sus hojas.

OBSERVACIONES: Nota 1: De acuerdo al protólogo y material original, el tipo de la especie *Eupatorium oblongifolium* var. *tucumanense* Baker fue coleccionado por Tweedie en ambientes de Pampas de la Provincia de Tucumán (Argentina). Sin embargo, dada la distribución actual de esta especie, se considera que esta distribución es errónea. Nota 2: La distribución de esta especie en el Estado de Santa Catarina fue citada por Hieronymus (1897). En base al trabajo de Hieronymus, Cabrera, A.L. & Klein, R.M. (1989) citan a *S. oblongifolius* var. *elongatum* como presente en este estado, sin embargo, dichos autores mencionan no haber visto materiales que certifiquen esta distribución. Por lo tanto, la presencia de esta especie en el Estado de Santa Catarina es dudosa. Con respecto a la presencia de *S. oblongifolius* en el estado de Minas Gerais y São Paulo el labelo del ejemplar coleccionado por Glaziou, A. con el número 12876 (P) posee escrito "Brésil (S. Paulo) Ipanema". La localidad de Ipanema corresponde al Estado de Minas Gerais, no de São Paulo. Por lo tanto, la presencia de esta especie en ambos estados se considera dudosa. De acuerdo a la distribución de esta especie, en base a material examinado, sería más probable su presencia en Santa Catarina que en Minas Gerais y São Paulo.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ARGENTINA. Misiones. Apóstoles, 13/10/1977, *Cabrera, A. L., Botta, S. M., Kiesling, R., Rotman, A. D., Tur, N. M. & Zuloaga, F. O.* 28714 (SI). **Entre Ríos.** Entre Concepción del Uruguay y Colón, 15/12/1957, *Burkart, A.* 20540 (SI), Concepción del Uruguay, arroyo Isleta, sin fecha, *Burkart, A. & Troncoso* 27420 (SI). **BRASIL. Estado de Paraná.** Municipio Arapotí. Fazando do Lobo, 22/03/1968, *Hatschbach, G.* 18879 (LP, C), Rio das Perdizes, 21/03/1968, *Hatschbach, G.* 18825 (C), Parque Nacional de Itapuã, Morro do Araçá, sin fecha, *Pinheiro, M.* 485 (ICN). **Estado de Minas Gerais.** Ipanema, 23/04/1881, *Glaziou, A.* 12876 (P). **Estado de Rio Grande do Sul.** 1816 a 1821, *Saint-Hilaire, A.* 763 (P), Morro Agudo, Porto Alegre, 25/05/1976, *Hagelund, K.* 10351 (C), *íd.*, 03/02/1923, *Malme* 1439 (S), Cruz Alta, 04/03/1923, *Malme* 770 (S), *íd.*, 24/03/1923, *Malme* 724 (S) Pelotas, 17/03/1984, *Pedersen, T.M.* 13832 (C. MO, NY), Morro São Pedro, Porto Alegre, 18/03/2006, *Setubal, R., Grings, M. & Mello, A.* 139 (ICN), Cerro do Munhoz, 20 km al NE de Santa Ana do Livramento, 26/03/1976, *Matzenbacher, N.I.* 490 (RB, ICN), Estación Ecológica de Aracuri-Esmeralda, 23/02/1979, *Arzivenco, L.* 608 (ICN), *íd.*, 16/02/1979, *Arzivenco, L.* 588 (ICN), Giruá, Granja Sodol., 03/1964, *Hagelund, K.* 2043 (ICN), Guaíba, Granja São Maximiano, 29/03/1998, *Matzenbacher, N.I.* 2278 (ICN). **URUGUAY. Departamento Maldonado.** Cerro de las Ánimas, sin fecha, *Chebataroff, J.* 3835 (LP, SI), Sierra de Los Caracoles, Estancia Campo Chico, 23/04/2006, *Bonifacino, M.* 2247 (SI). **Departamento Rivera.** Tranqueras, 25/03/1918, *Herter, W.G.* 2216 (S), *íd.*, 07/05/1945, *Legrand, D.* 3992 (LP). **Departamento Tacuarembó.** Bañado de Rocha, 03/1944, *Chebataroff, J.* 10917 (LP). **PARAGUAY. Departamento Alto Paraguay.** Sierra de Maracayú, 1898-1899, *Hassler, E.* 5778 (BM, K). **Departamento Caaguazú.** Caaguazú, 1905, *Hassler, E.* 9161 (C, US), Curupicaï-ti, Estancia Primera, 04/1927, *Rojas, T.* 5032 (M, LP).

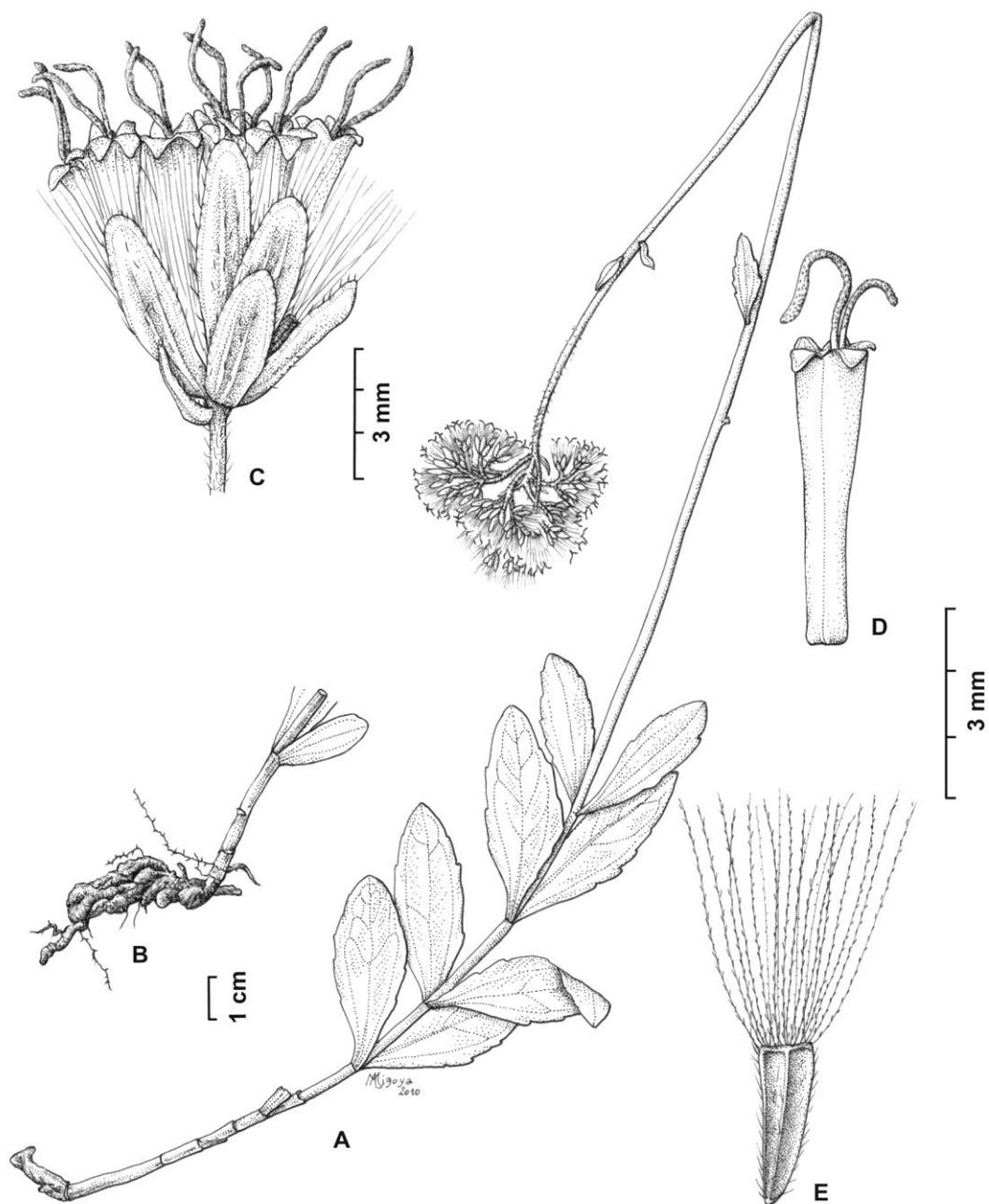


Figura 36. *Stomatanthus oblongifolius* (Spreng.) H. Rob. A. Rama florífera. B. Xilopodio. C. Capítulo. D. Flor sin cipsela ni papus. E. Cipsela con papus. (A-E: *Malmé* 770, S).

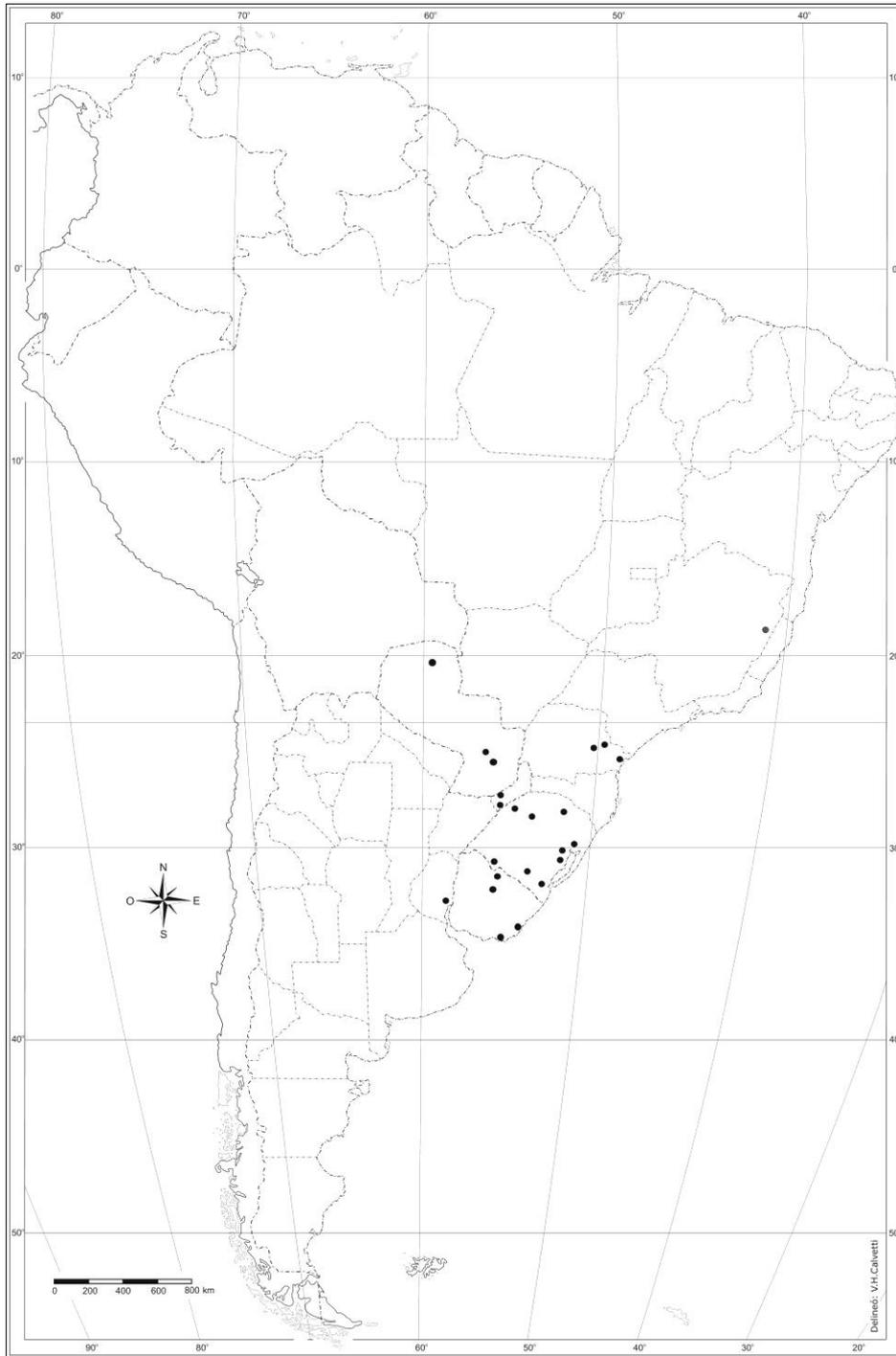


Figura 37. Distribución geográfica de *Stomatanthes oblongifolius* (Spreng.) H. Rob.



Figura 38. *Stomatanthes oblongifolius* (Spreng.) H. Rob. Lectotipo aquí designado: Uruguay, Montevideo, Sello 615, P.



Figura 39. *Stomatanthes oblongifolius* (Spreng.) H. Rob. A. Capitulescencia. B. Detalle del capítulo. C. Hojas. (fotografías de Mauricio Bonifacino, Uruguay).

11- *Stomatanthes pinnatipartitus* (Sch.- Bip. ex Baker) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 337. 1970.

≡ *Eupatorium pinnatipartitum* Sch. Bip, Flora brasiliensis 6 (2): 338. 1876.
Tipos: Brasil: Mato Grosso, Cuiabá, in campis regiones Oreadum, *Manso 106* (sintipo en BR, no visto); Minas Gerais, Caldas, *Regnell 236* (sintipos en S!, C!, P!, US, no visto, imagen digital en LP!); entre Villa Franca y Cachoeira, *Burchell 5539* (sintipo en K, no visto); entre Tejuco y Veraba legitima, *Burchell 5797* (sintipos en K, foto en LP!, GH!); São Paulo, *Manso s.n.* (sintipo en BR, no visto); in camp. entre Villa Franca y Rio Parana, Brasilia, Jul 1834, *Riedel 417* (sintipo en B, destruido, K, foto en LP!, P!, NY!). Lectotipo aquí designado: Minas Gerais, Caldas, *Regnell 236* (P!, C!, S!) (Fig. 42).

SUBARBUSTO perenne de ca. 1 m de altura. Tallos erectos, rígidos, leñosos, estriados, tomentosos. **HOJAS** alternas, a veces subopuestas, sésiles, lámina angostamente ovada, entera o pinnatifida, con lobulaciones de diferente profundidad, 0,5-2 cm de longitud, 0,2-0,5 cm de ancho, base atenuada, ápice agudo o acuminado, margen de las hojas y de las lobulaciones enteros, hirsuta en ambas caras, glandulosa punteadas, venación pinnada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales densas, foliáceas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,3-1,2 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,3-0,6 cm de longitud, 0,4-0,6 cm de ancho, acampanados, filarias 6-8 dispuestas en 2-3 series, imbricadas, pubescentes en su superficie externa, trinervadas. Filarias externas oblongo-ovadas, de ápice acuminado, 2-2,5 mm de longitud, 0,5 mm de ancho; las internas lanceoladas, de ápice agudo o acuminado, 3-4 mm de longitud, 1 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 4-7, corolas blancas, tubulares, escasamente ensanchadas en el limbo, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares biseriados vesiculares mayormente concentrados en los lóbulos y no glandulares (biseriados simples), de 3-4 mm de longitud, tubo de 1,75-2 mm de longitud, 0,5-0,75 mm de ancho, limbo de 1,4-1,7 mm de longitud, 1-1,2 mm de ancho, lóbulos de 0,5 mm de longitud, 0,40 mm de ancho, papilosos; anteras redondeadas en la base, de 1-1,5 mm

de longitud, 0,25-0,40 mm de ancho, apéndice conectivo ovado, 0,12 mm de longitud, 0,50 mm de ancho, collar anterolateral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,30 mm de longitud, 0,1 mm de ancho; estilo de 4-5 mm de longitud, ramas del estilo filiformes, clavadas en el ápice, de 2,5 mm de longitud, base con papilas alargadas. **CIPSELAS** de 2-3 mm de longitud, 0,6 mm de ancho, 5-6 costadas, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpópodo conspicuo, de 0,07 mm de longitud, 0,2 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 40 cerdas capiliformes, células apicales de las cerdas del papus redondeadas, 3-3,50 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (14 x 16) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en los meses de junio, julio y agosto.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Centro-Oeste (Estados de Mato Grosso (ver observaciones, nota 2) y Mato Grosso do Sul (ver observaciones, nota 2), Región Sudeste (Estado de Minas Gerais).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Cerrado, asociado a afloramientos rocosos 1100 msnm. Campo limpio asociada a afloramientos rocosos, borde del Cerrado.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: *pinnatipartitus* hace referencia a las hojas profundamente lobadas que presenta esta especie.

OBSERVACIONES: Nota 1: El material *Riedel 417* depositado en P contiene también los números 1014 y 1285 escritos en el mismo labelo. Sin embargo, dado que los datos consignados en el ejemplar coinciden con aquellos citados por Baker en su descripción original, considero que corresponde a un material tipo. El material citado como *Riedel 417* de NY también se reconoce como tal aunque figuren en las etiquetas otros números. Nota 2: La distribución de *S. pinnatipartitus* en los Estados de Mato Grosso y Mato Grosso do Sul es

dudosa. Los sintipos citados por Baker en la descripción original hacen referencia a la presencia de esta especie en los mencionados estados, sin embargo no se encontraron otras colecciones. Particularmente el ejemplar correspondiente al sintipo Riedel 417 hace referencia en su labelo “entre Villa Franca y Rio Parana, Brasilia”; Villa Franca es una localidad perteneciente al Estado de Pará, y el Río Paraná atraviesa Brasil a la altura de Matto Grosso do Sul, por lo tanto no es posible determinar exactamente la localidad de colección de este espécimen.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Minas Gerais. Próximo a Guarita de Sacramento, Sacramento, 29/06/1994, *Romero, R & Nakajima, J.N.* 1087 (HUFU), Guarita de Sacramento, Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas, 14/07/1995, *Nakajima, J.N., Romero, R., Oliveira, R., Oliveira, P.E & Schiavini, I.* 1205 (HUFU, LP), Uberaba, 19/06/2003, *Da Silva, M.B.R s.n.* (HUFU), Poços de Caldas, 16/07/1981, *Yamamoto, K. et al.* 1087 (HUFU), *íd.*, 07/03/1964, *Boeker, J.* 311 (RB), Catiara, 27/08/1950, *Duarte, A.* 2971 (NY, RB), Serra do Pico, 12/04/1879, *Glaziou, A.* 11035a (P, BHCB), Uberlandia, 22/07/1956, *Macedo, A.* 4568 (US), Saco, 27/08/1980, *Leitas Filho, H.F. et al.* 19 (HUFU).

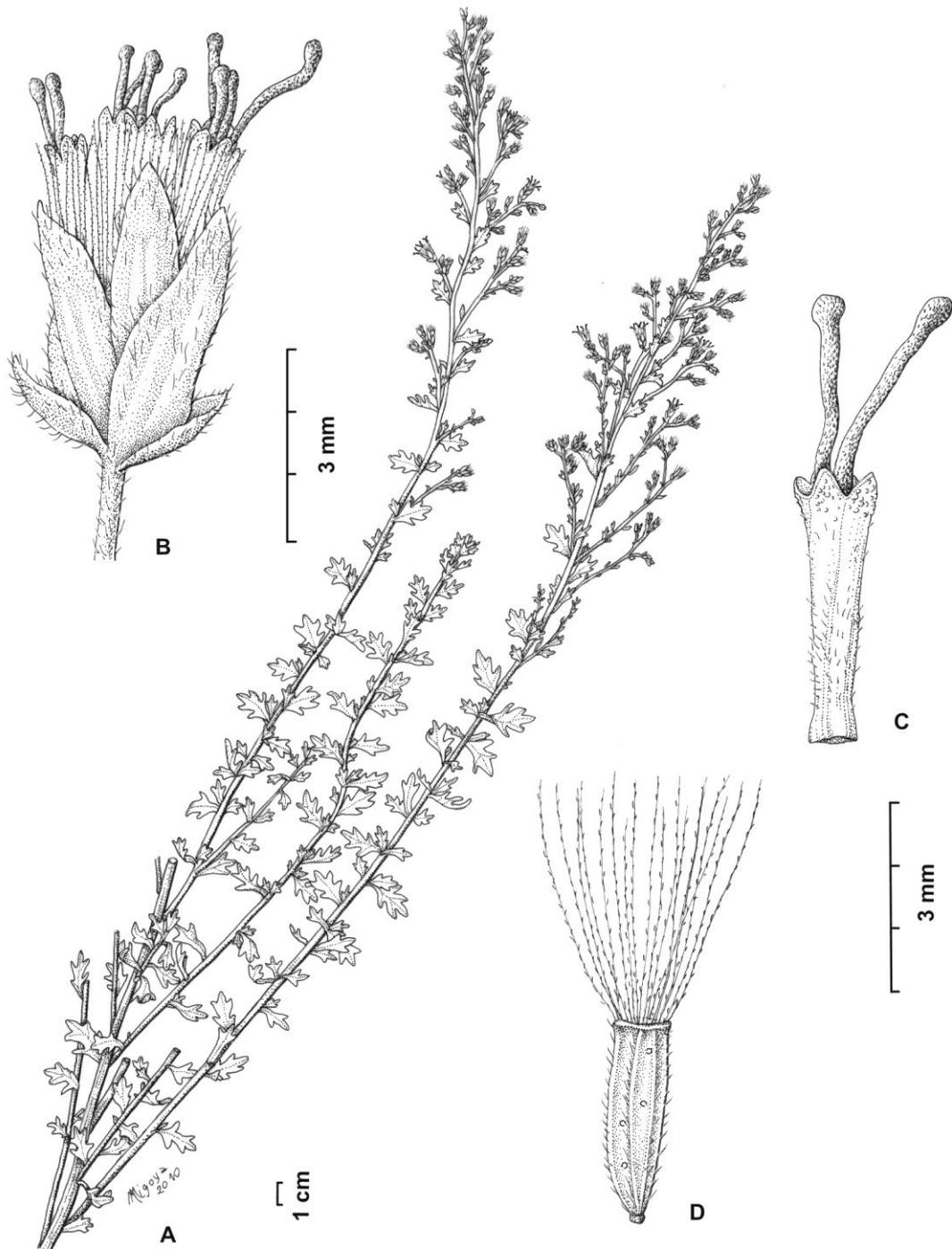


Figura 40. *Stomatanthes pinnatipartitus* (Sch.- Bip. ex Baker) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: Romero, R & Nakajima, J.N. 1087, HUFU).

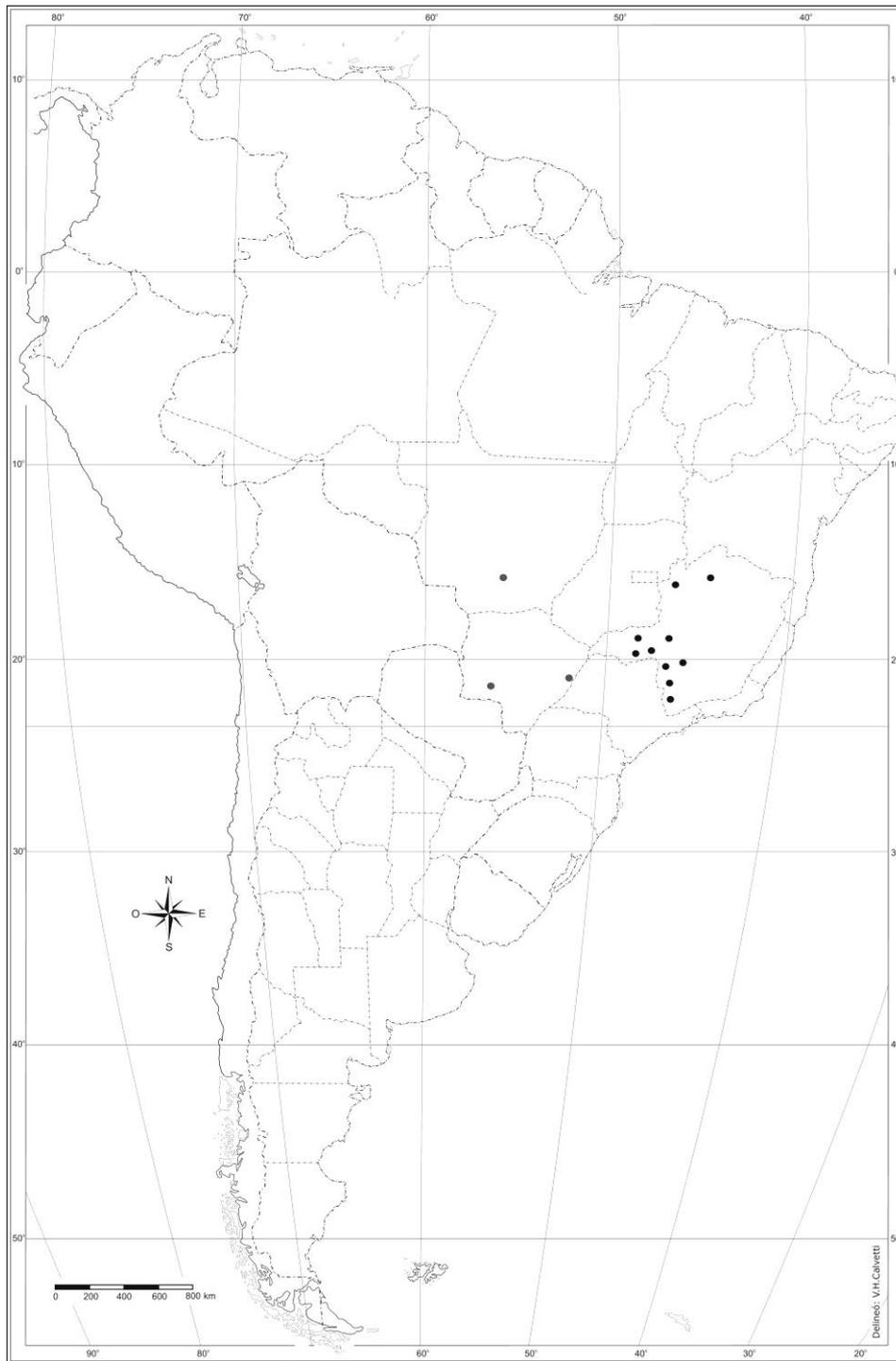


Figura 41. Distribución geográfica de *Stomatanthes pinnatipartitus* (Sch.- Bip. ex Baker) H. Rob.

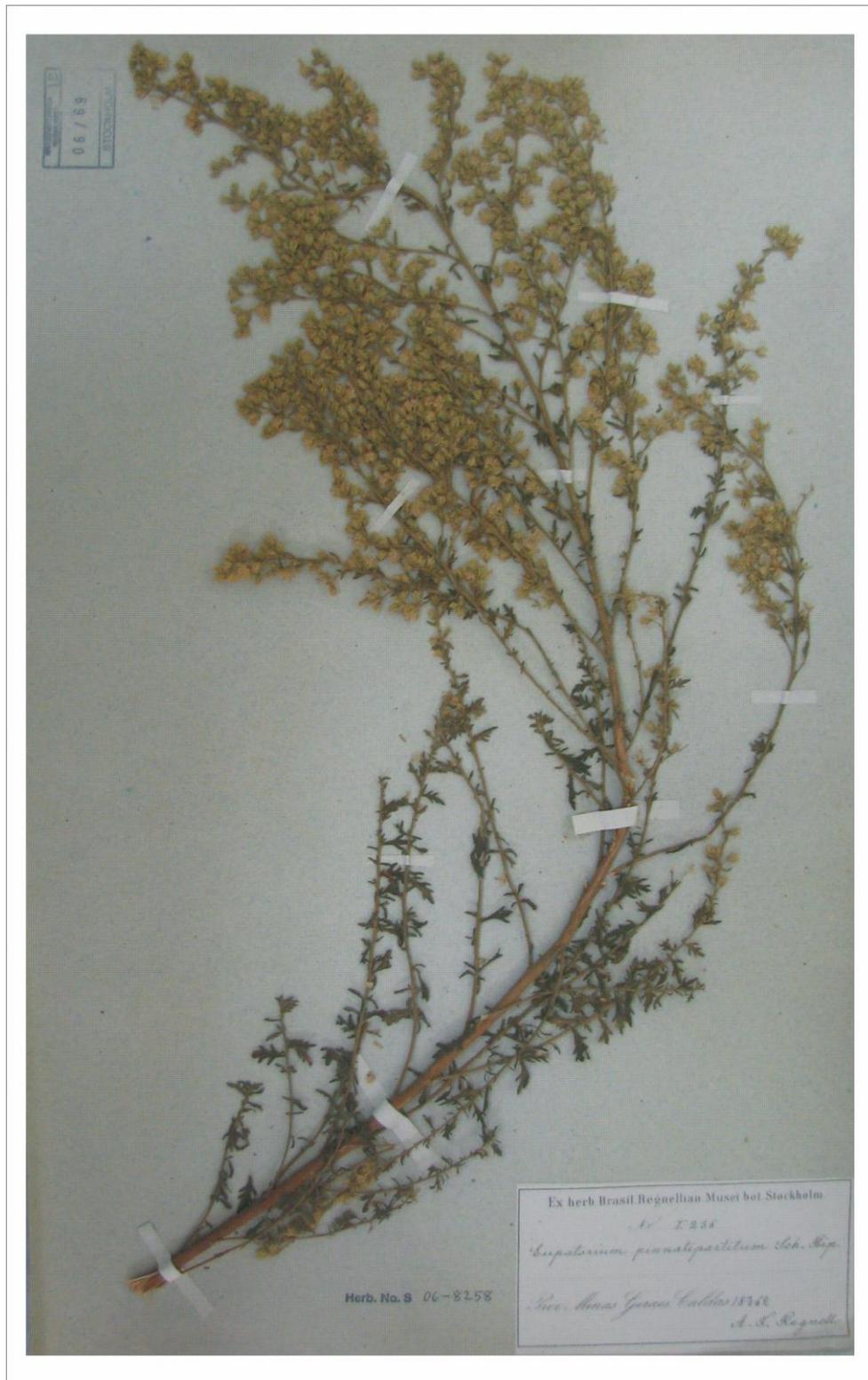


Figura 42. *Stomatanthes pinnatipartitus* (Sch.- Bip. ex Baker) H. Rob.
Lectotipo aquí designado: Minas Gerais, Caldas, *Regnell* 236, S.

12- *Stomatanthes polycephalus* (B. L. Rob.) H. Rob.,

H. Robinson, Phytologia 20: 337. 1970.

≡ *Eupatorium polycephalum* Sch.-Bip. ex B. L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 77: 30. 1926; Flora brasiliensis 338, 1876. Lectotipo aquí designado: Brasil, Minas Gerais, sept-oct 34, *Riedel 418* (P!) (Fig. 45).

≡ *E. polycephalum* Sch.-Bip. ex B. L. Rob var. *typicum*, nom. inval.

≡ *E. polycephalum* var. *pinnatifidum* (Baker) B.L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 77: 30. 1926; descripción en Flora brasiliensis 339, 1876. Tipo: Brasil. Minas Gerais, Lagoa Santa, IX-1863, *Warming 368* (holotipo C!).

Descripción enmendada:

SUBARBUSTO. Tallos erectos, rígidos, leñosos, estriados, tomentosos. Hojas alternas, a veces subopuestas, sésiles o brevemente pecioladas, pecíolo de 2-3 mm de longitud, lámina angostamente obovada, 2-4 cm de longitud, 1-2 cm de ancho, base cuneada, ápice redondeado, margen entero o crenado en la porción superior, venación pinnada, reticulada, tomentosas, con indumento de lustre plateado. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales laxas foliáceas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,5-1,3 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,7 cm de longitud, 0,5 cm de ancho, acampanado, filarias 8-10 dispuestas en 2-3 series, imbrincadas, pubescentes en su superficie externa, con tricomas glandulares y no glandulares, trinervadas. Filarias externas oblongo-ovadas, de ápice acuminado, 3-4 mm de longitud, 0,8-1 mm de ancho; las internas lanceoladas, de ápice agudo o acuminado, 4-6 mm de longitud, 1-1,5 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** plano a levemente convexo, glabro. **FLORES** 5-6, corolas blancas, tubulares, escasamente ensanchada en el limbo, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares mayormente concentrados en los lóbulos, a veces algunos no glandulares, de 3,8-4,2 mm de longitud, tubo de 1,7-2 mm de longitud, 0,5-0,6 mm de ancho, limbo de 2-2,2 mm de longitud, 1-1,15 mm de

ancho, lóbulos de 0,5 mm de longitud, 0,40 mm de ancho; anteras de base obtusa, de 1,3-1,4 mm de longitud, 0,3-0,4 mm de ancho, apéndice conectival ovado, a veces levemente emarginado, 0,4 mm de longitud, 0,22 mm de ancho, collar anteral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,4 mm de longitud, 0,2 mm de ancho; estilo de 7-8 mm, ramas del estilo filiformes, levemente espatuladas en el ápice, de 3,5-3,75 mm de longitud, base pubescente. **CIPSELAS** pardas, de 2-3 mm de longitud, 0,8-1 mm de ancho, 5-6 costadas, con numerosos pelos gemelos, carpopodio conspicuo de 0,20 mm de longitud, 0,25 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 30 cerdas capiliformes, 3,75-4,40 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (18 x 20) $\mu\text{m.}$, tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: “candeia” (“lámpara”).

FENOLOGÍA: Florece de septiembre a noviembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Nordeste (Estado de Bahia), Región Sudeste (Estado de Minas Gerais).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: En campos secos, con suelos litolíticos con mucha grava. 1000 msnm. Caatinga. Cerrado abierto.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *polycephalus* hace referencia a los numerosos capítulos en las capitulescencias de esta especie.

OBSERVACIONES: En 1926, B.L. Robinson bajo su interpretación de las reglas de nomenclatura, eleva a nivel de especie válida el nombre *Eupatorium polycephalum* y asocia al nombre *E. polycephalum* la descripción dada por Baker (1876) para *Eupatorium bracteatum* Gardner, donde *E. polycephalum* fue citado como sinónimo (si bien el nombre *E. polycephalum* fue asociado al espécimen *Riedel 418*, Baker incluye otros numerosos ejemplares en la exsicata de *E. bracteatum* Gardner (*Gardner 2900, Pohl 239, Martius s.n.*,

Claussen s.n., *Warming s.n.* y *Sellow 645*). B.L. Robinson reconoce a *E. bracteatum* Gardner como sinónimo de *E. polycephalum* Sch-Bip. ex B.L. Robinson. Sin embargo, de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Mc Neill *et al.*, 2006)), puede interpretarse que B.L. Rob. describió una nueva especie (*E. polycephalum* con la descripción de Baker para *E. bracteatum* Gardner y el material *Riedel 418*) o como que creó un nombre nuevo. En 1930, B.L. Robinson reanaliza los nombres *E. bracteatum* Gardner y *E. polycephalum* Sch-Bip ex B.L. Rob. y los reconoce como especies diferentes, mencionando que Baker en su descripción de *E. bracteatum* en la Flora Brasiliensis, confundió estas dos especies y mezcló los caracteres de ambas. B.L. Robinson, le asigna a *E. bractetum* Gardner de Pernambuco un nombre nuevo, *E. pernambucense* B.L. Rob. (*Gardner 2900*) y queda caracterizado por la presencia de hojas opuestas, ovadas u obovadas, dentadas, con venación trinervada reticulada e indumento laxo de tonalidad opaca. Por otro lado, la especie *E. polycephalum* de Minas Gerais puede ser reconocida por sus hojas alternas, subopuestas sólo en las ramas, espatuladas-oblanceoladas, redondeadas en el ápice, con venación pinada e indumento denso de tonalidad plateada, asociándose a esta especie el espécimen *Riedel 2962 (1300)* depositado en GH. Sin embargo, dado que el material asociado claramente a *E. polycephalum* es el espécimen *Riedel 418*, se lo designa aquí como lectotipo.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Estado de Bahia. Bom Jesus da Lapa, 25/09/1963, Santos, R.S. & Castellanos, A. 24336 (M, LP, RB). **Estado de Minas Gerais.** Joaquim Felício, Serra do Cabral, 09/03/1996, Lewinsohn, T., Prado, P., Santos, A. & Silva, J. PIC 96622 (US), Santana do Riacho, 06/11/1981, Pinto, G.C.P. 365/81 (RB), Jardim Botânico Belo Horizonte, 25/08/1932, Barreto, M. 362 (RB), Sete Lagoas, 05/10/1967, Silva, J.B. 133 (RB), Municipio Grão Mogol, Serra do Calixto, 11 km do Francisco Sá, 14/10/1988, Harley, R.M., Giuliatti, A.M., Stannard, B.L., Hind, D.J.N., Kameyama, C., Prado, J., Rudall, P., Simão, R., Taylor, N. & Zappi, D. 25023 (M, BHCB).

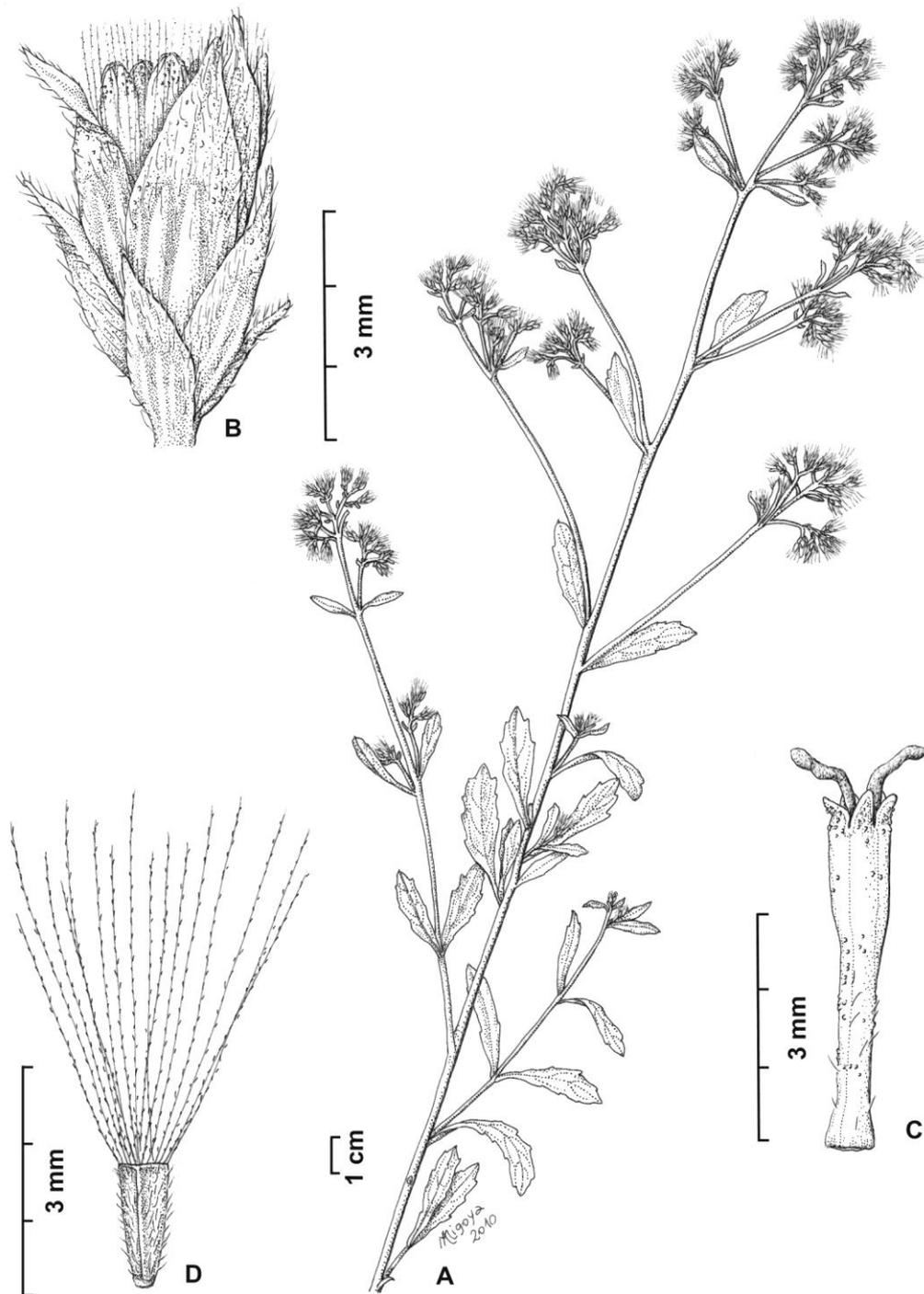


Figura 43. *Stomatanthus polycephalus* (B. L. Rob.) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. D. Cipsela con pappus. (A-D: Lewinsohn, T., Prado, P., Santos, A. & Silva, J. PIC 96622, US).

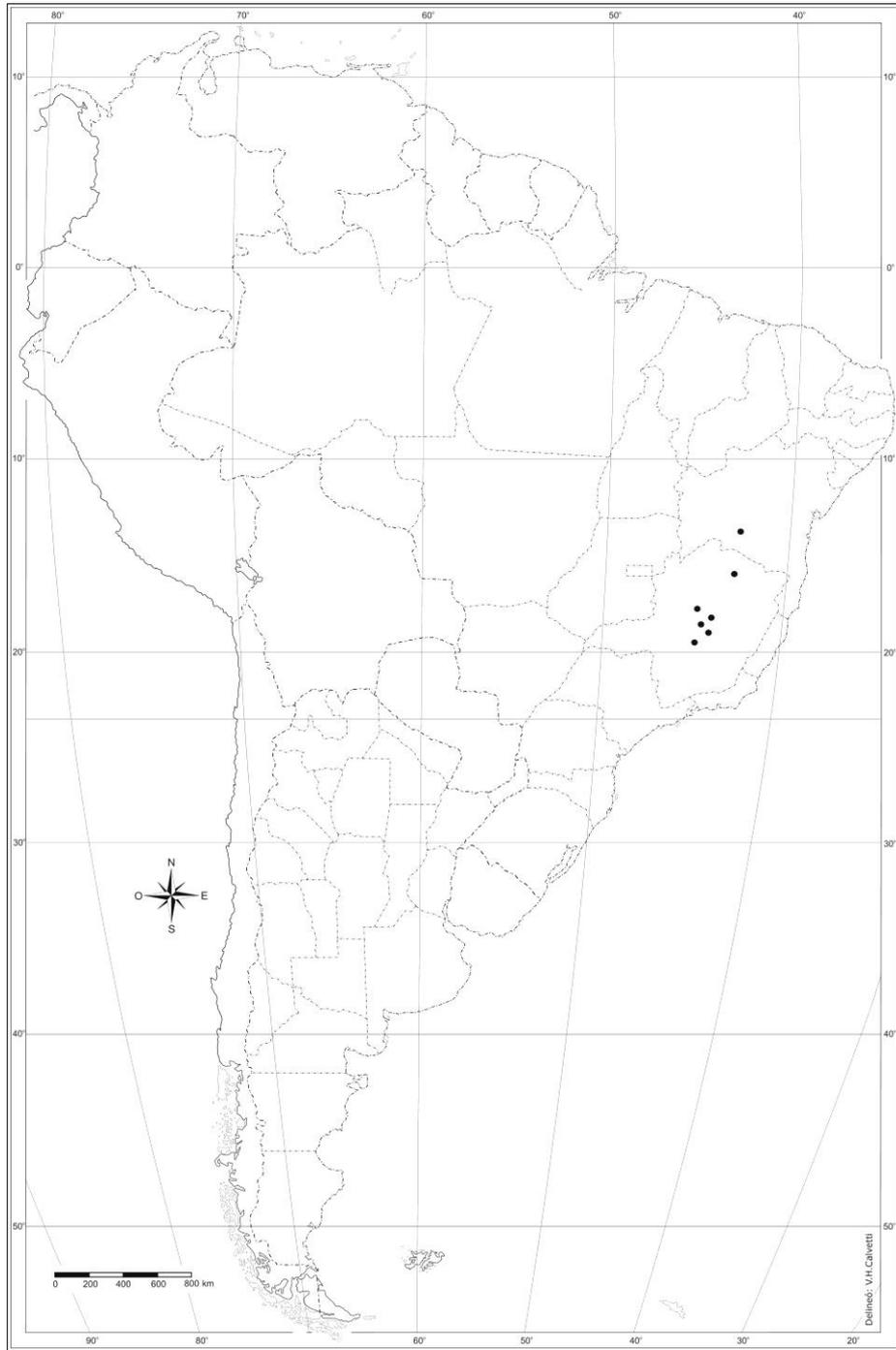


Figura 44. Distribución geográfica de *Stomatanthes polycephalus* (B. L. Rob.) H. Rob.

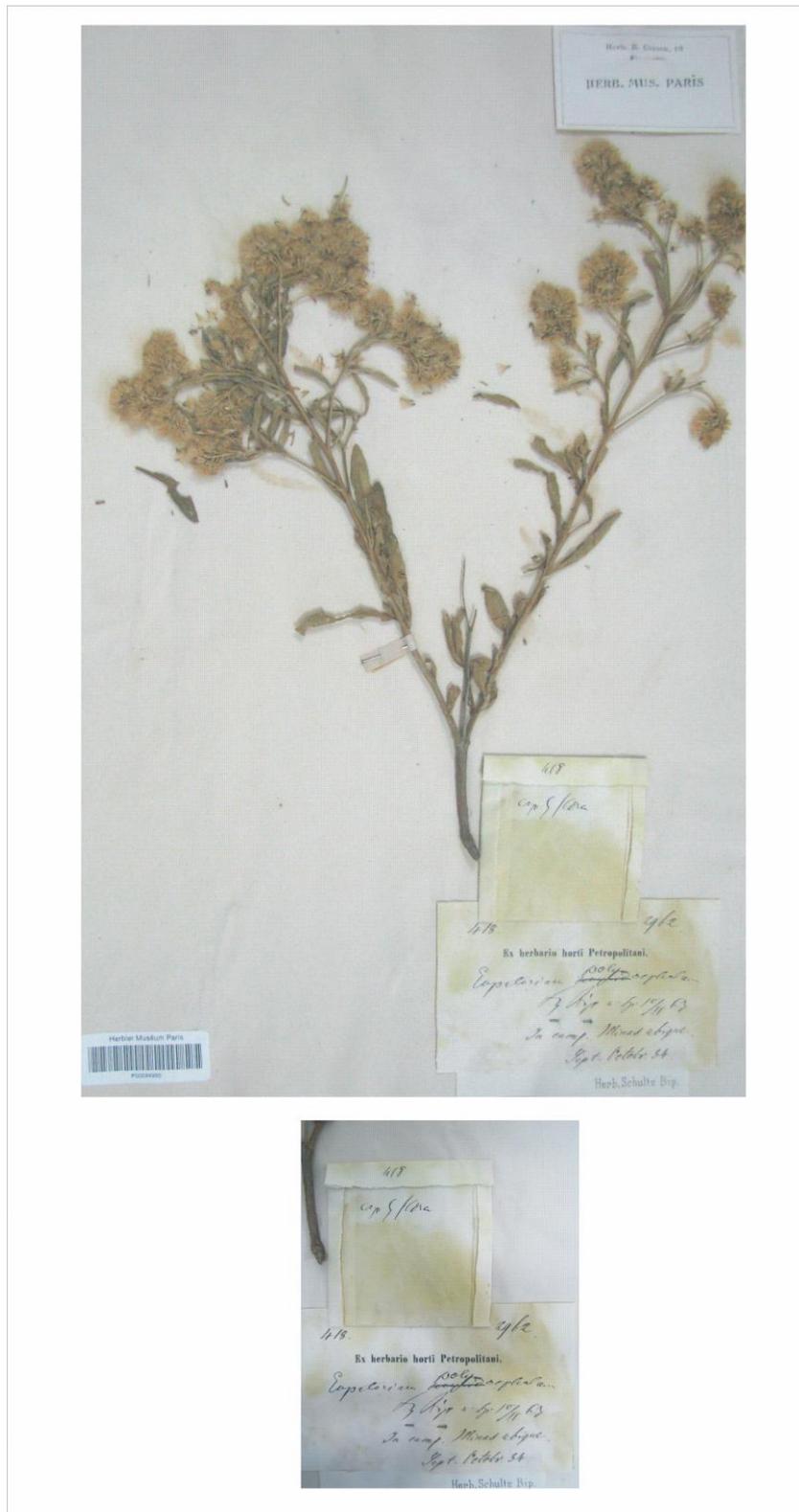


Figura 45. *Stomatanthus polycephalus* (B. L. Rob.) H. Rob. Lectotipo aquí designado: Brasil, Minas Gerais, *Riedel 418*, P.

13- *Stomatanthes reticulatus* M.A. Grossi & J.N.Nakaj.,

M.A. Grossi & J.N. Nakajima, *Annales Botanici Fennici* 46 (5): 443-446. 2009. Tipo: Brasil, Minas Gerais, São Roque de Minas, Parque Nacional Serra da Canastra, estrada São Roque de Minas – Sacramento, a 3 km de la sede administrativa, 5-10-1994, *Nakajima, J.N. et al. 513* (holotype HUFU!; isotypes LPI!, SPFI!, UEC!, US!) (Fig. 48).

SUBARBUSTO de 0,3-0,4 m de altura. Tallos erectos, escasamente ramificados, con xilopodio, rígidos, leñosos, estriados, densamente estrigoso-tomentulosos y glandulosos. **HOJAS** alternas, sésiles, lámina angostamente obovada, coriácea, de 1,4-7,4 cm de longitud, 0,5-2 cm de ancho, base atenuada, ápice agudo, margen ciliado, apicalmente serrado, basalmente entero, adaxialmente estrigosa y glandulosa, especialmente sobre las venas, abaxialmente glandulosa, venación pinnatinervada, fuertemente reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas corimbiformes laxas, brácteas foliáceas lineares, estrigosas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 1-9 cm de longitud, tomentulosos y glandulosos. **INVOLUCROS** de 0,8-1,2 cm de longitud, 0,9-1,5 cm de ancho, acampanados, eximbrincados, filarias 12-19 dispuestas en 2 series, margen ciliado, ápice agudo o acuminado, estrigosas y glandulosas, trinervadas. Filarias externas linear-lanceoladas, de 4,5-6 mm de longitud, 0,5-1 mm de ancho; las internas lanceoladas, de 5,5-7 mm de longitud, 1-1,25 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** escasamente convexos, desnudos, glabros. **FLORES** 20-25, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares y no glandulares, de 4,5-4,75 mm de longitud, tubo de 2-2,75 mm de longitud, 0,3-0,6 mm de ancho, limbo de 2-2,5 mm de longitud, 2-2,5 mm de ancho, lóbulos de 0,5-0,75 mm de longitud, 0,5-0,6 mm de ancho, con estomas, papilosos en los bordes externos; anteras de base sagitada, de 1,2-1,5 mm de longitud, 0,25-0,30 mm de ancho, apéndice conectival reducido, anchamente oblongo, 0,0075-0,015 mm de longitud, 0,027-0,030 mm de ancho, truncado, emarginado, collar anteral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,25-0,30 mm de longitud, 0,15-0,18 mm de ancho; estilo de 6,5-7 mm, ramas del estilo filiformes, clavadas en el ápice, de

3 mm de longitud, papilosas, base pubescente. **CIPSELAS** de 2-3 mm de longitud, 1 mm de ancho, 7 costadas, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpopodio distintivo, de 0,25-0,30 mm de longitud, 0,70-0,75 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 30 cerdas capiliformes desiguales en longitud, 3-4 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (20 x 25) $\mu\text{m.}$, tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Esta especie florece desde octubre a enero, generalmente después de incendios naturales, los cuales son comunes en la región del Cerrado.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie es endémica de Serra da Canastra (Brasil, Minas Gerais).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Habita en campo limpo (campos gramíneos limpios) y campo sujo (pastizales con arbustos) del Cerrado.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *reticulatus* hace referencia a la venación fuertemente reticulada de sus hojas.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Estado de Minas Gerais. São Roque de Minas, Parque Nacional da Serra da Canastra, 3km da sede administrativa, 20/11/1996, *Romero, R. et al.* 3787 (HUFU), Vale do Rio São Francisco, 7/12/1994, *Nakajima, J.N. & Romero, R.* 686 (HUFU), Base do morro após o Curral de Pedras, 8/12/1994, *Romero, R. & Nakajima, J.N.* 1495 (HUFU, LP), Estrada São Roque–Sacramento, após a Torre de observação, 18/10/1997, *Romero, R. et al.* 4781 (HUFU), Estrada para a Serra da Chapada, 14/10/1997, *Romero, R. et al.*

4592 (HUFU), morro após ó córrego dos Passageiros, 10/01/1998, *Romero, R. et al.* 4936 (HUFU, LP).

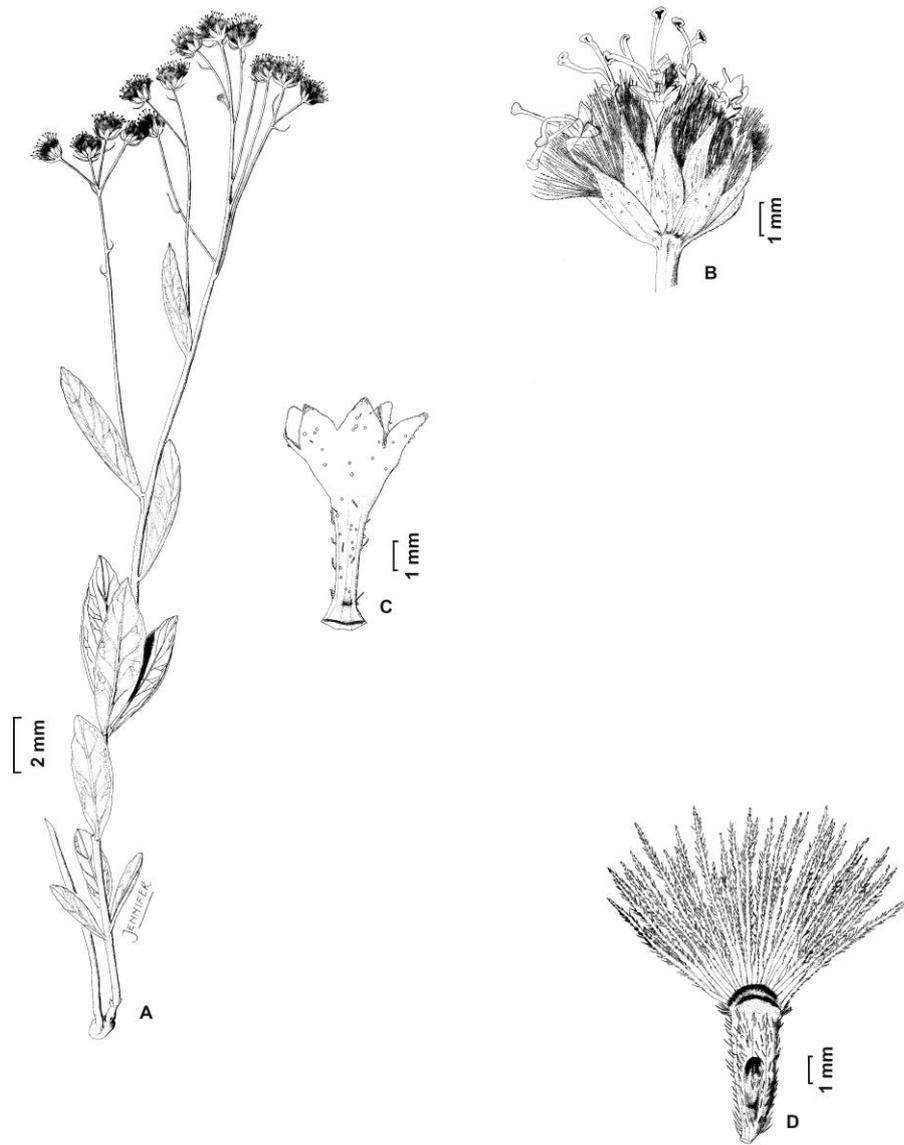


Figura 46. *Stomatanthes reticulatus* M.A. Grossi & J.N.Nakaj. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. D. Cipsela con pappus. (A-D: *Nakajima, J.N. et al. 513, HUFU*).

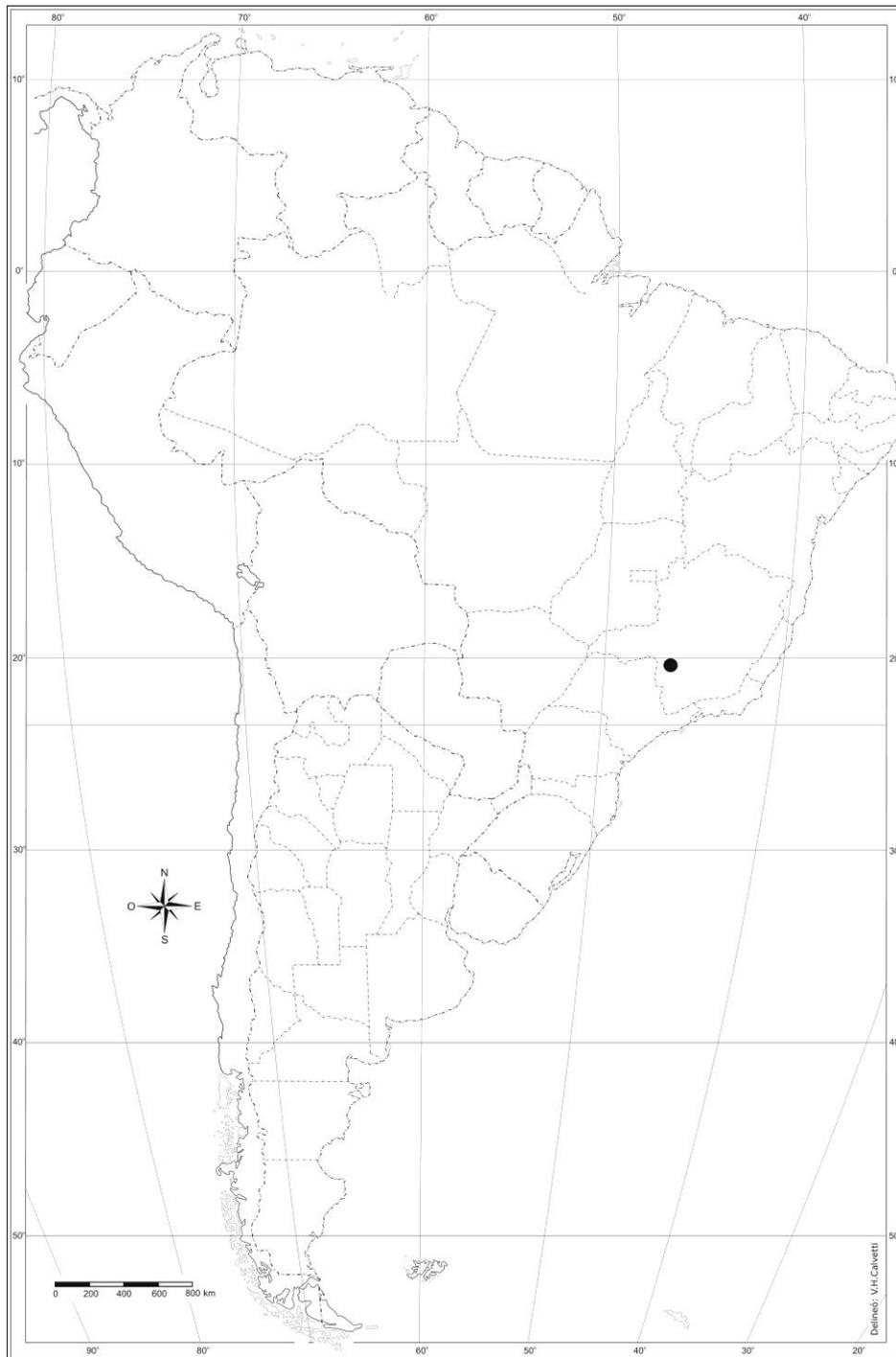


Figura 47. Distribución geográfica de *Stomatanthes reticulatus* M.A. Grossi & J.N.Nakaj.



Figura 48. *Stomatanthes reticulatus* M.A. Grossi & J.N.Nakaj. Holotipo: Brasil, Minas Gerais, São Roque de Minas, Parque Nacional Serra da Canastra, estrada São Roque de Minas – Sacramento, a 3 km de la sede administrativa, Nakajima, J.N. et al. 513

14- *Stomatanthes subcapitatus* (Malme) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 337. 1970.

≡ *Eupatorium subcapitatum* Malme. Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 3. 12(2): 45. 1933.

≡ *Eupatorium bracteatum* Gardner var. *racemosa* Baker, Flora brasiliensis 339, 1876. Tipo: Brasil, Río Grande Do Sul, Rio Pardo, in campis, *Riedel 488* (sintipo LE, foto en LP!); localidad no indicada, Sello 697 (sintipo probable en P, BR, no visto). Lectotipo aquí designado: Brasil, Río Grande Do Sul, Rio Pardo, in campis, *Riedel 488* (LE, foto en LP!) (Fig. 51).

HIERBA perenne o **SUBARBUSTO** de ca. 1 m de altura. Tallos erectos, rígidos, leñosos, estriados, tomentosos. **HOJAS** alternas, raro subopuestas, sésiles o brevemente pecioladas, lámina angostamente obovada, 4-8 cm de longitud, 1-3 cm de ancho, base atenuada, ápice agudo o redondeado, margen entero o aserrado en la mitad superior de la lámina, adaxialmente con escasos pelos cortos y rígidos, abaxialmente más pubescentes, glandulosa punteada en ambas caras, venación trinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales laxas o más o menos densas, foliáceas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,5-1 cm de longitud, pubescentes. **INVOLUCROS** de 0,4-0,7 cm de longitud, 0,6-0,8 cm de ancho, acampanados, filarias 10-12 comúnmente en 2 series, imbricadas, pubescentes o glabras en su superficie externa, márgenes ciliados, trinervadas, lanceoladas de ápice acuminado. Filarias externas 3-4 mm de longitud, 1 mm de ancho; las internas, 5-6 mm de longitud, 0,5 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 8-10, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares biseriados vesiculares y uniseriados simples en el tubo, de 4,5-5,25 mm de longitud, tubo de 2,25-3 mm de longitud, 0,5-0,75 mm de ancho, limbo de 2,25 mm de longitud, 1-1,5 mm de ancho, lóbulos de 0,8-0,9 mm de longitud, 0,4-0,5 mm de ancho, papilosos en su superficie externa; anteras de base obtusa, de 1,25-1,6 mm de longitud, 0,45-0,5 mm de ancho, apéndice conectival oblongo, 0,35 mm de longitud, 0,20 mm de ancho, collar anteral oblongo, con

engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,3 mm de longitud, 0,07 mm de ancho; estilo de 8-9 mm de longitud, ramas del estilo filiformes, clavadas en el ápice, de 3,5-4 mm de longitud, base con papilas alargadas. **CIPSELAS** de 2,75-4 mm de longitud, 0,8-1 mm de ancho, 4-5 costadas, con numerosos pelos gemelos, carpopodio conspicuo, de 0,3 mm de longitud, 0,2 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 25-30 cerdas capiliformes, de diferente longitud, células apicales de las cerdas del papus redondeadas, a veces agudas, 4-5 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (16 x 18) µm., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece de septiembre a noviembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Sur (Estados de Rio Grande do Sul y Estado de Paraná). PARAGUAY.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: En Brasil, vegeta en campos, tendiendo al Cerrado; en Paraguay en campos altos y Sierra de Amambay.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: Del latín *sub* (un poco, incompleto), *capitatus* (con cabeza o punta con una protuberancia), el epíteto *subcapitatus* hace referencia al ápice del las ramas del estilo clavadas.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Estado de Paraná. Villa Velha, 27/11/1908, *Dusén* 7213 (S), Jaguariaiva, 22/10/1910, *Dusén* 10734 (S, NY, US), *íd.*, 11/11/1981, *Hatschbach*, G. 44341 (NY), *íd.*, 10/10/1958, *Hatschbach*, G. 5067 (RB), Turma, 20/10/1914, *Dusén* 15682 (S, GH). **PARAGUAY.** Amambay, Cerro Torín, Sierra de Amambay, 09/1921, *Rojas*, T. 3948 (LP), Cabecera Aquidabán, Sierra de Amambay, 09/1933, *Rojas*, T. 6347 (LP).

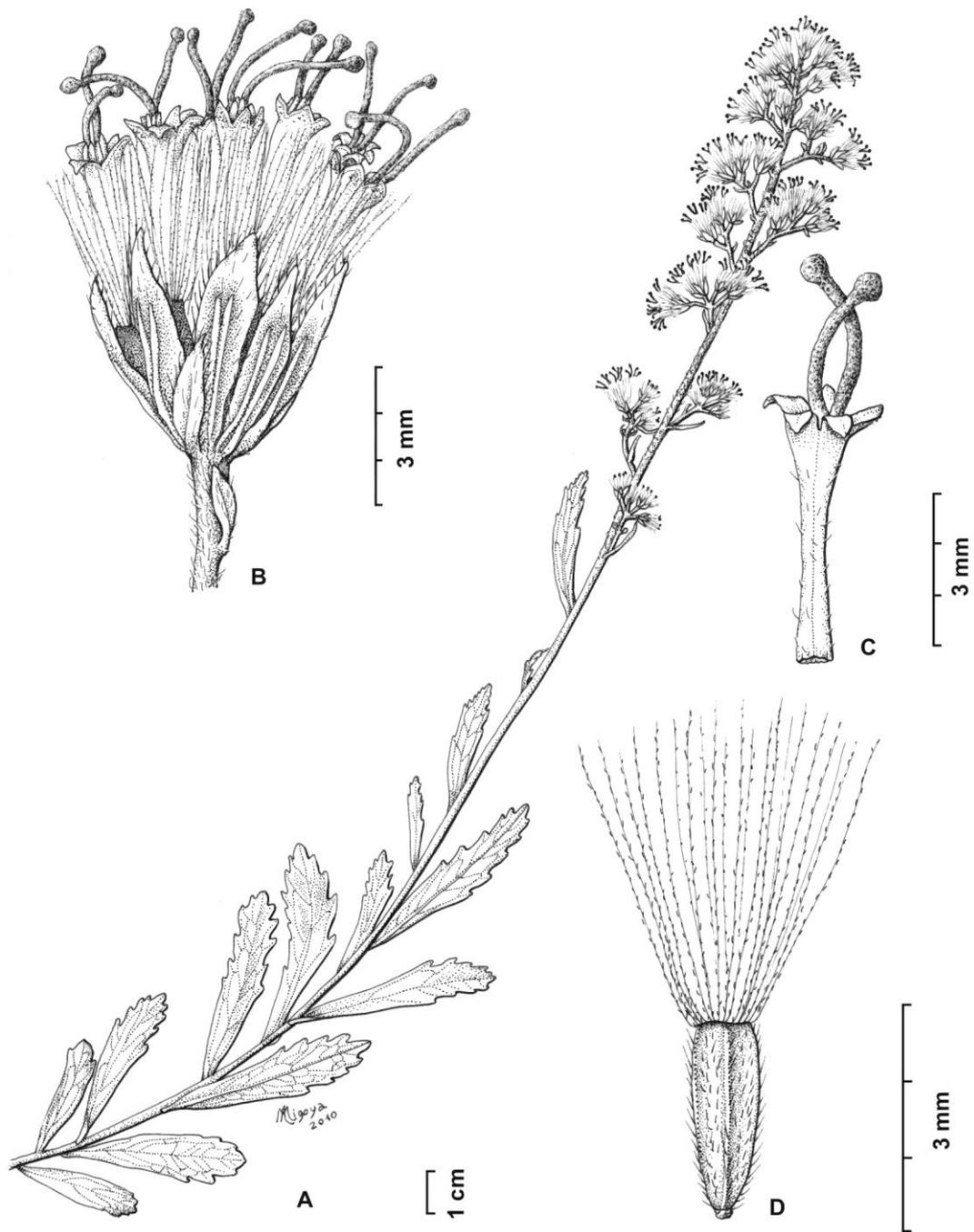


Figura 49. *Stomatanthes subcapitatus* (Malme) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: *Dusén 10734*, S).



Figura 50. Distribución geográfica de *Stomatanthes subcapitatus* (Malme) H. Rob.



Figura 51. *Stomatanthes subcapitata* (Malme) H. Rob. Lectotipo aquí designado: Brasil, Río Grande Do Sul, Rio Pardo, in campis, *Riedel 488*, LE.

15- *Stomatanthus trigonus* (Gardner) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 337. 1970.

≡ *Eupatorium trigonum* Gardner, The London Journal of Botany 6: 446. 1847.
Tipo: Brasil. Upland campos, Province of Goyaz. Oct. 1839, *Gardner 3270*
(Holotipo BM!, isotipos en P!, NY!, B, destruido, foto en LP!, K, no visto, foto en LP!)

HIERBA o **SUBARBUSTO** perenne de hasta 2 m de altura, con xilopodio globoso. Tallos erectos, rígidos, leñosos, estriados, tomentosos. **HOJAS** alternas, sésiles o brevemente pecioladas, lámina anchamente ovada o elíptica, coriácea, de 5-9,5 cm de longitud, 3-6 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo o redondeado margen entero o crenado-aserrado, adaxialmente glabrescentes, abaxialmente corta y densamente pubescente, venación pinatinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales densas, brácteas foliáceas lineares. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,5-1,5 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,5-0,7 cm de longitud, 0,5-0,6 cm de ancho, acampanados, filarias 8-10 dispuestas en 2-3 series, imbricadas, pubescentes en su superficie externa, trinervadas. Filarias externas oblongo-ovadas, de ápice acuminado, 3-4 mm de longitud, 1 mm de ancho; las internas lanceoladas, de ápice agudo o acuminado, 6 mm de longitud, 1 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 6-8, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares mayormente concentrados en los lóbulos, a veces algunos no glandulares, de 4-5 mm de longitud, tubo de 2,5-2,75 mm de longitud, 0,6-0,7 mm de ancho, limbo de 2-2,25 mm de longitud, 1,5 mm de ancho, lóbulos de 0,5 mm de longitud, 0,6 mm de ancho, con estomas, papilosos en los bordes externos; anteras de base obtusa, de 1,4 mm de longitud, 0,3 mm de ancho, apéndice conectival ovado, 0,4-0,5 mm de longitud, 0,6 mm de ancho, collar anteral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,20-0,30 mm de longitud, 0,10-0,20 mm de ancho; estilo de 6-7 mm, ramas del estilo filiformes, clavadas en el ápice, de 3,5-3,75 mm de longitud, base con papilas alargadas. **CIPSELAS** de 3-3,75

mm de longitud, 1-1,5 mm de ancho, 5-7 costadas, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpopodio conspicuo, de 0,2 mm de longitud, 0,3 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 40 cerdas capiliformes, 5-5,75 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (18 x 20) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece desde agosto hasta diciembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Brasilia-DF, Región Norte (Estado de Rondônia), Región Centro-Oeste (Estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul), Región Sudeste (Estados de São Paulo y Minas Gerais), Región Noreste (Estado de Bahia) (distribución en el Estado de Rondônia obtenida de Nakajima, J.N., 2010). BOLIVIA. Departamentos Beni y Santa Cruz.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Subarbusto heliófilo. Habita desde campos altos con suelos arcillosos – pedregosos (1000-1200 msnm) hasta campos rupestres en tierras bajas (100- 200 msnm) con suelos poco profundos con afloramientos lateríticos. Cerrado. Amazônia.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *trigonus* proviene del latín y significa que posee 3 ángulos o 3 planos. En esta especie *trigonus* podría hacer referencia al hecho de que las hojas, sin bien son alternas, se disponen de a 3 con entrenudos muy cortos entre ellas.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Estado de Bahia. Municipio de Correntina, Velha da Galinha, 12 km abajo de las cascadas de Furnaça, Rio Corrente, 27/08/1995, *Mendoza, R.C., Fonseca, M.L. & Cardoso, E. 2407* (US). **Brasilia.** Chapada da Contagem, casi

20 km al NE de Brasília, 27/10/1965, *Irwin, H.S., Souza, R., Reis dos Santos, R.* 9584 (US, NY), *íd.*, 18/08/1964, *Irwin, H.S. & Soderstrom, T.R.* 5268 (NY, US), Reserva Ecológica de IBGE, cercano a Río Taquara 20/09/1999, *Fonseca, M.L. & Alvarenga, D.* 2121 (US), *íd.*, 31/08/2000, *Nunez da Silva, T., Kawamura, P.F., Guimarães, G.G., Carneiro, J.O.L & Da Silva, M.A.* 5 (US), *íd.*, 20/10/1994, *Oliveira, F.C.A. & Alvarenga, D.* 136 (NY), *íd.*, 11/10/1978, *Heringer, E.P.* 17151 (NY), 10 km al E de Planaltina, 10/10/1965, *Irwin, H.S., Souza, R. & Reis dos Santos, R.* 9106 (NY), Agua Limpia, 30 km al S de la Universidad de Brasilia, 09/07/1976, *Davis, P.H. & Shepherd, G.J.* 60027 (NY), ca. 35 km al SO de Brasilia sobre la ruta para Anápolis, 06/09/1964, *Irwin, H.S. & Soderstrom, T.R.* 6046 (NY, US), Cristo Redentor, 25/08/1988, *Silva da, M.A.* 752 (US), margen derecho de la ruta DF-11, km 1,5, 04/08/1983, *Pereira, B.A.S.* 681 (US). **Estado de Goiás.** Municipio de Niquelândia, Granja Engenho, ca. A 11 km de Niquelândia/Dois Irmãos, 13/08/1997, *Fonseca, M.L., Oliveira, F.C.A., Mendonça, R.C. & Nunes, G.* 1523 (US). **Estado de Mato Grosso.** Casi 90 km al N de Xavantina, 12/10/1964, *Irwin, H.S & Soderstrom, T.R.* 6792 (NY), ca. 75 km al N de Xavantina, 10/1964, *Irwin, H.S & Soderstrom, T.R.* 6693 (NY), Chapada dos Guimarães, 19/10/1973, *Prance, G.T., Lleras, E. & Coelho, D.F.* 19198 (NY), *íd.*, 15/09/1979, *Oliveira, P.I.* 65 (US), *íd.*, camino de Burití a Agua Fría, 13/10/1973, *Prance, G.T., Lleras, E. & Coelho, D.F.* 18941 (NY). **Estado de Matto Grosso do Sul.** Municipio Nova Andradina, Casa Verde, 10/11/1973, *Hatschbach, G. & Koczicki, C.* 33004 (C, US, NY, P, M), Base Camp, 26/10/1968, *Harley, R.M., Souza, R., Castro de, R. & Ferreira, A.* 10858 (NY), *íd.*, 11/10/1968, *Harley, R.M., Lima, A.M., Onshi, E. & Souza, R.* 10617 (NY), Santa Ana da Chapada, 08/10/1902, *Malme 2404 a (S),* *íd.*, 25/10/1902, *Robert, A.* 657 (BM), Municipio Alto Paraguai, Serra das Araras, Vão Grande, ca. 27 km al S de MT-246, 23/10/1995, *Dubs, B.* 1893 (S). **Estado de Minas Gerais.** Aguas Santas, 23/08/1887, *Glaziou, A.* 17077 (P), Municipio Ituiutaba, 14/11/1948, *Macedo, A.* 1382 (NY, S, BM), ruta BR-050, 15-20 km al O de Uberaba, 13/10/1990, *Hatschbach, G. & Silva, J.M.* 54498 (C). **Estado de São Paulo.** Mojí-Guaçú, Reserva Forestal (Campininha), Padua Sales, 30/10/1957, *Handro, O.* 734 (NY). **BOLIVIA. Departamento Beni. Provincia Gral. Ballivián.** Estancia Villa Camba, 39 km al N del río Yata, lado E de la ruta a Riberalta, 4 km hacia el río Benicito, 13/10/1995, *Hanagarth, W. & Rosales,*

C. 71 (US). **Departamento Santa Cruz. Provincia Velazco.** Parque Nacional Noel Kempff Mercado, cerca de Los Fierros, 3-5 km al N del camino principal entre Los Fierros y Tarbo, sobre el camino a la meseta, 01/07/1993, *Saldías, M., Arroyo, G. & Gutiérrez* 2854 (US), Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 3 km al NO del campamento Las Gamas, 27/10/1995, *Rodriguez, A. & Surubí, J.* 497 (US), *íd.*, 1 km al SE del campamento Las Gamas, 26/10/1995, *Rodriguez, A. & Surubí, J.* 464 (US).

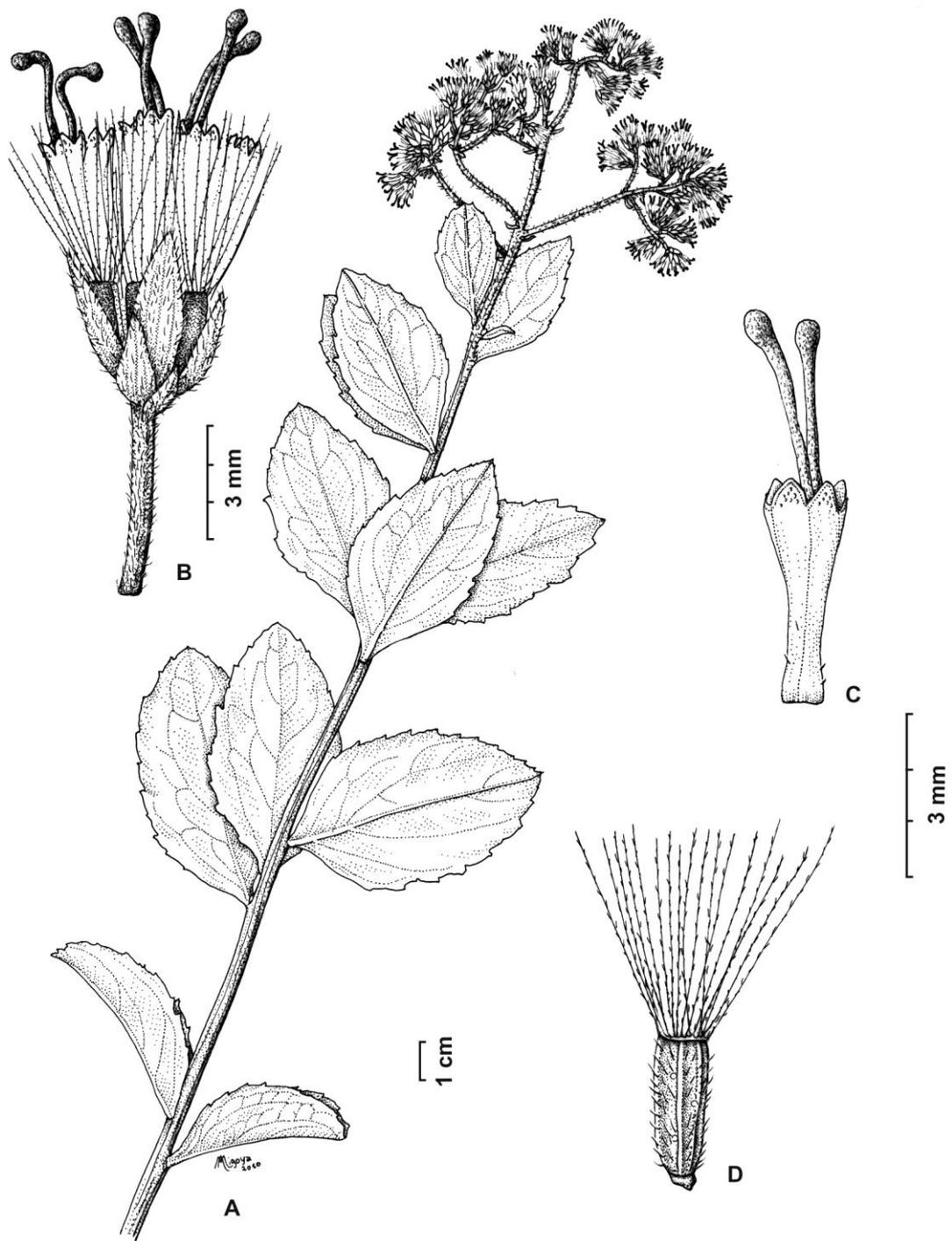


Figura 52. *Stomatanthes trigonus* (Gardner) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: *Glaziou, A. 17077, P.*)

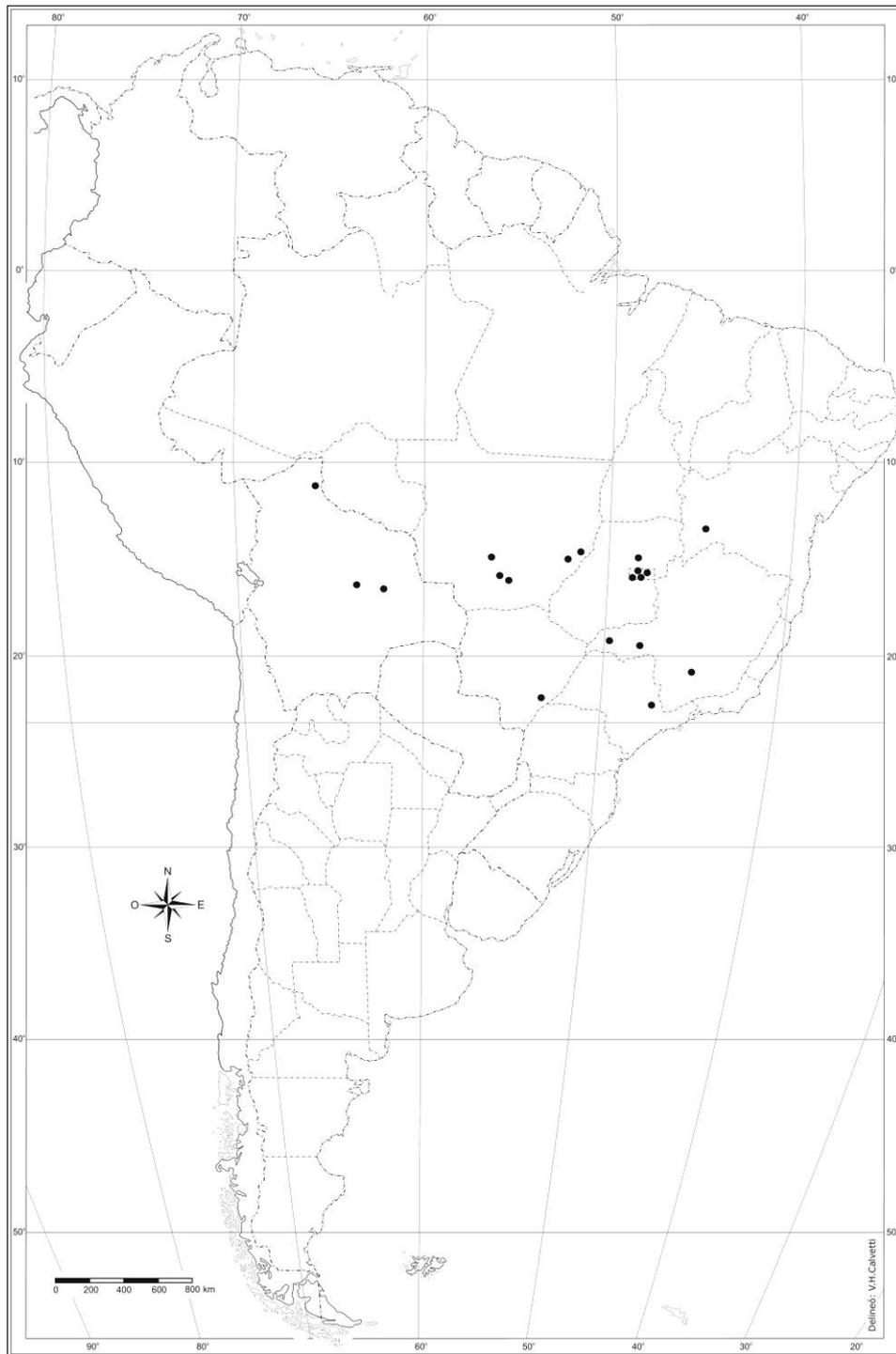


Figura 53. Distribución geográfica de *Stomatanthus trigonus* (Gardner) H. Rob.

16. *Stomatanthes warmingii* (Baker) H. Rob.

H. Robinson, Phytologia 20: 337. 1970.

≡ *Eupatorium warmingii* Baker, Flora brasiliensis 6 (2): 339. 1876. Tipos: Brasil, Minas Gerais, ad Lagoa Santa, *Warming 364*, sin fecha (sintipo en C!), *Warming 366*, sin fecha (sintipo en C!, K, US, no vistos, imágenes digitales en LP!), *Warming s.n* (sintipo en C!), *Warming s.n* (sintipo en P!), Brasil, *Riedel s.n.* (sintipo en P!), *Riedel 414* (sintipo en K, no visto, imagen digital en LP!). Lectotipo aquí designado: Brasil, Minas Gerais, ad Lagoa Santa, *Warming 364* (C!) (Fig. 56).

SUBARBUSTO de hasta 2 m de altura. Tallos erectos, rígidos, leñosos, estriados, glabrescentes. **HOJAS** alternas, subsésiles, lámina anchamente obovada, coriácea, de 4-6 cm de longitud, 1,5-3 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo o redondeado, margen crenado-aserrado, glabrescentes, venación pinnatinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas paniculiformes piramidales densas, foliáceas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,5-2 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,7-0,9 cm de longitud, 0,9-1,2 cm de ancho, acampanados, filarias 8-10 dispuestas en 2-3 series, imbricadas, pubescentes en su superficie externa, con tricomas glandulares y no glandulares, trinervadas. Filarias externas oblongo-ovadas, de ápice acuminado, 3-4 mm de longitud, 1 mm de ancho; las internas lanceoladas, de ápice agudo o acuminado, 7 mm de longitud, 2 mm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 5-10, corolas blancas, tubulares, 5-lobadas, superficie externa con pelos glandulares, principalmente concentrados en los lóbulos. a veces algunos no glandulares, de 5-6,25 mm de longitud, tubo de 2-3 mm de longitud, 0,3-0,4 mm de ancho, limbo de 3-3,25 mm de longitud, 1-1,5 mm de ancho, lóbulos de 0,5-0,7 mm de longitud, 0,4 mm de ancho, sin estomas, papilosos en los bordes externos; anteras de base obtusa, de 2-2,25 mm de longitud, 0,4-0,5 mm de ancho, apéndice conectival oblongo, 0,4-0,5 mm de longitud, 0,25 mm de ancho, collar anteral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,20-0,30 mm de longitud, 0,10-0,20 mm de ancho; estilo de 7-8 mm, ramas del estilo

filiformes, de 2,75-3 mm de longitud, base pubescente. **CIPSELAS** de 2-2,75 mm de longitud, 0,75-1 mm de ancho, 5-6 costadas, con numerosos pelos gemelos y algunos glandulares, carpopodio evidente, de 0,3-0,4 mm de longitud, 0,4-0,5 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 20-30 cerdas capiliformes desiguales en longitud, 7-7,5 mm de longitud. Granos de polen esferoidales, P x E (16 x 18) $\mu\text{m}.$, tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en los meses de agosto a octubre con las primeras lluvias de primavera.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: BRASIL. Región Sudeste (Estado de Minas Gerais).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Cerrado, en suelos pedregosos, poco frecuente, 1000 msm.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *warmingii* está dedicado al botánico danés Johannes Eugenius Warming (1841-1924), quien fue colector del material tipo de la especie en Brasil.

OBSERVACIONES: Se selecciona como lectotipo del nombre *Eupatorium warmingii* al material *Warming 364* de Lagoa Santa (Brasil) depositado en C debido a que en la etiqueta de dicho espécimen figura escrito con letra manuscrita de Warming la palabra "original".

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BRASIL. Estado de Minas Gerais. Serra de Catiara, 23/08/1950, *Duarte, A.* 2928 (RB), Municipio Santa Luzia, Lagoa Santa, 05/08/1933, *Barreto, M.* 8344 (BHCB).

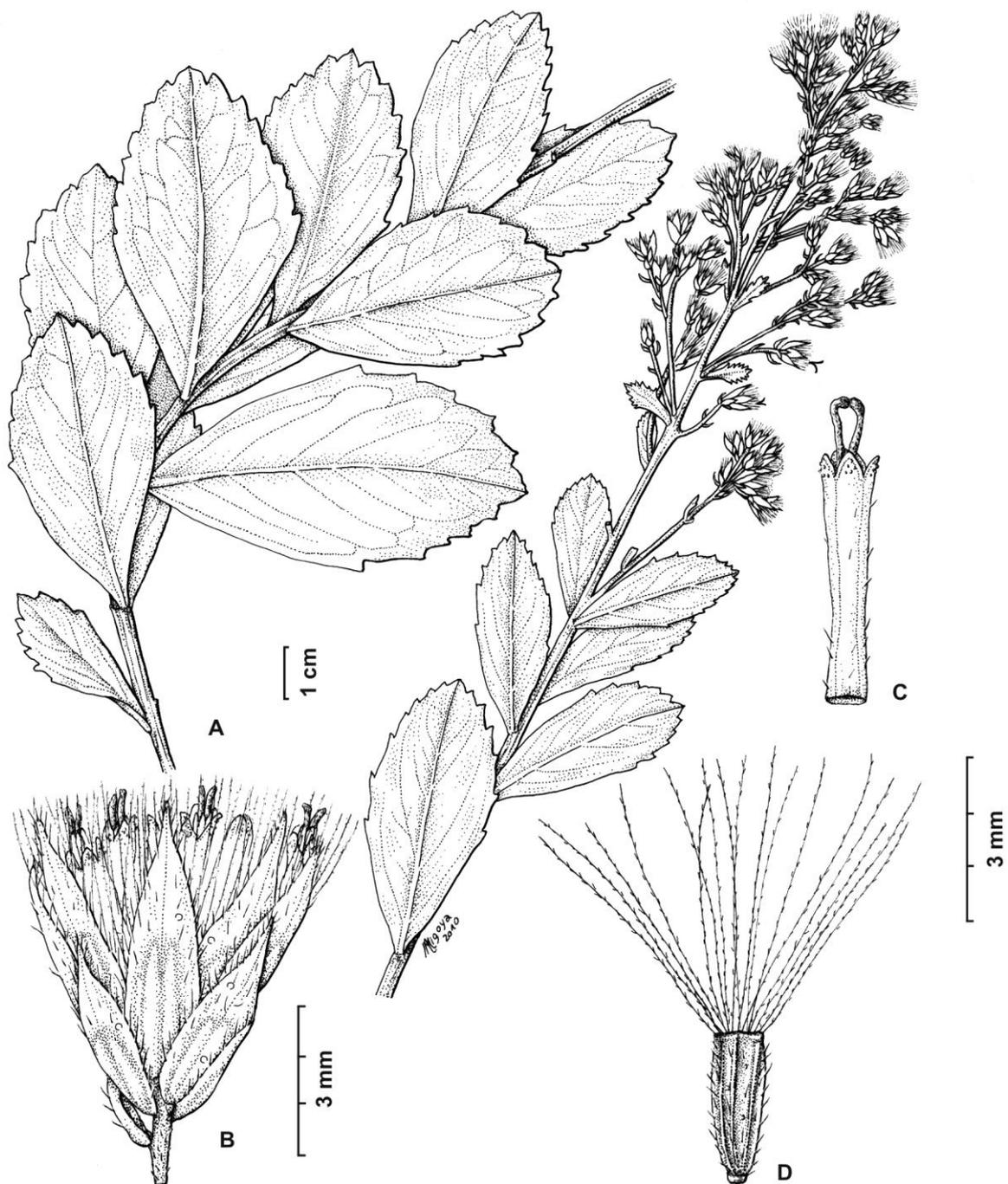


Figura 54. *Stomatanthes warmingii* (Baker) H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni pappus. D. Cipsela con pappus. (A-D: Duarte, A. 2928, RB).

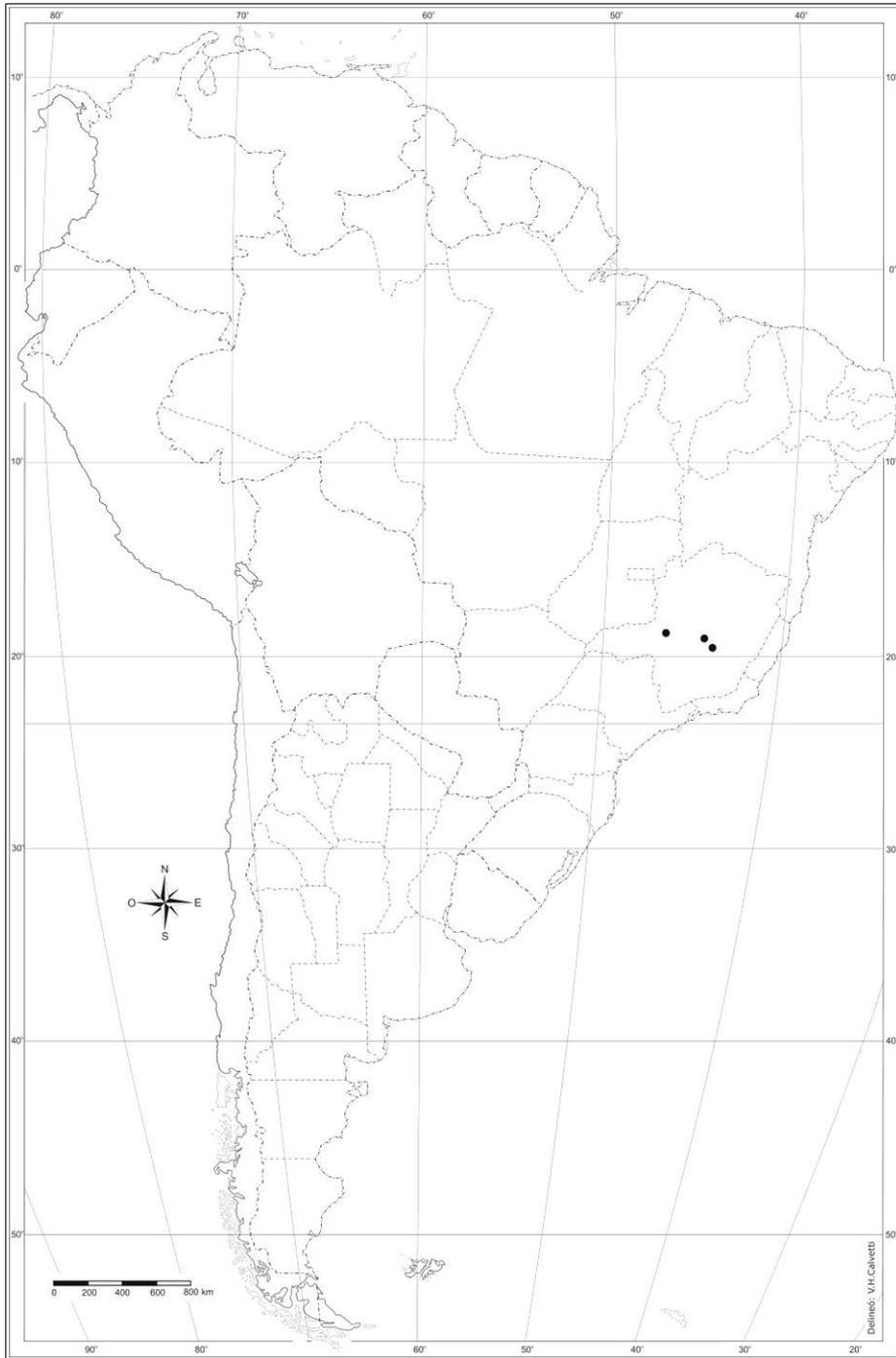


Figura 55. Distribución geográfica de *Stomatanthes warmingii* (Baker) H. Rob.



Figura 56. *Stomatanthes warmingii* (Baker) H. Rob. Lectotipo aquí designado: Brasil, Minas Gerais, ad Lagoa Santa, Warming 364, C.

Subgénero *Verticifolium* R.M. King & H. Robinson. Kew Bulletin 30 (3): 465. 1975. Especie tipo: *Stomatanthes zambiensis* R.M. King & H. Robinson.

17. *Stomatanthes zambiensis* R.M. King & H. Rob.

R.M. King & H. Robinson, Kew Bulletin 30 (3): 465. 1975. Tipo: Zambia. Mporokoso District: Mporokoso-Kawimbe, close to Mporokoso, 1200 m, 7 Jan. 1960, *Richards 12084* (holotipo K, imagen digital en LP!, foto en GH!, P!, isotipo M, no visto, fragmento de holotipo en LP!).

SUBARBUSTO de hasta 1 m de altura, con xilopodio. Tallos pálidos, estriados, tomentosos. **HOJAS** membranáceas o subcoriáceas, las inferiores en verticilos trímeros, las superiores alternas, raro opuestas, sésiles, lámina angostamente elíptica, de 3-7 cm de longitud, 0,5-1,5 cm de ancho, base cuneada, ápice agudo, margen superior serrado o laciniado-lobado, glabra, venación trinervada, reticulada. Capitulescencia terminal de capítulos agrupados en cimas corimbiformes laxas. **CAPÍTULOS** pedunculados, pedúnculos de 0,5-2,5 cm de longitud. **INVOLUCROS** de 0,7-1 cm de longitud, 0,8-1 cm de ancho, acampanados, filarias 7-10 dispuestas en 2 series, imbricadas, trinervadas, glabras o pubescentes con tricomas no glandulares y glandulares, lanceoladas, de ápice caudado. Filarias externas de 0,7 cm de longitud, 0,1 cm de ancho, internas de 0,5 cm de longitud, 0,1 cm de ancho. **RECEPTÁCULOS** planos, desnudos, glabros. **FLORES** 4-5, corolas blancas, infundibuliformes, 5-lobadas, superficie externa con numerosos pelos glandulares, de 5,5-6 mm de longitud, tubo de 3,5-4 mm de longitud, 0,3-0,5 mm de ancho, limbo de 2 mm de longitud, 1-1,5 mm de ancho, lóbulos de 0,7 mm de longitud, 0,4 mm de ancho, sin estomas, papilosos en los bordes externos; anteras de base redondeada, de 0,8-0,9 mm de longitud, 0,2-0,3 mm de ancho, apéndice conectival oblongo, de ápice atenuado, 0,3-0,4 mm de longitud, 0,20 mm de ancho, collar anteral oblongo, con engrosamientos en las paredes tangenciales de sus células, 0,4-0,5 mm de longitud, 0,10-0,20 mm de ancho; estilo de 7-8 mm, ramas del estilo filiformes, de 2-2,5 mm de longitud, base con papilas alargadas. **CIPSELAS** de 2,5-3 mm de longitud, 0,7-1 mm de ancho, 5 costadas, con numerosos tricomas glandulares y algunos pelos

gemelos atípicos, carpopodio poco evidente, de 0,25 mm de longitud, 0,3 mm de ancho. **PAPUS** uniseriado, de aproximadamente 40 cerdas capiliformes desiguales en longitud, 5-6 mm de longitud.

Granos de polen esferoidales, P x E (18 x 20) μm ., tricolporados, equinados.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en enero.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: ÁFRICA. Zambia.

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Habita en regiones de bosque, a 1200 - 1500 msnm.

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *zambiensis* hace referencia a la distribución geográfica de la especie (Zambia).

OBSERVACIONES: La especie *Stomatanthus zambiensis* posee características que la relacionan con el género *Eupatorium*, como la presencia de hojas verticiladas y las cipselas glandulares.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ZAMBIA. Distrito Abercorn. Kambole, 01/01/1964, *Richards 18908* (US, K), *íd. Richards 1368, Richards 7114*.

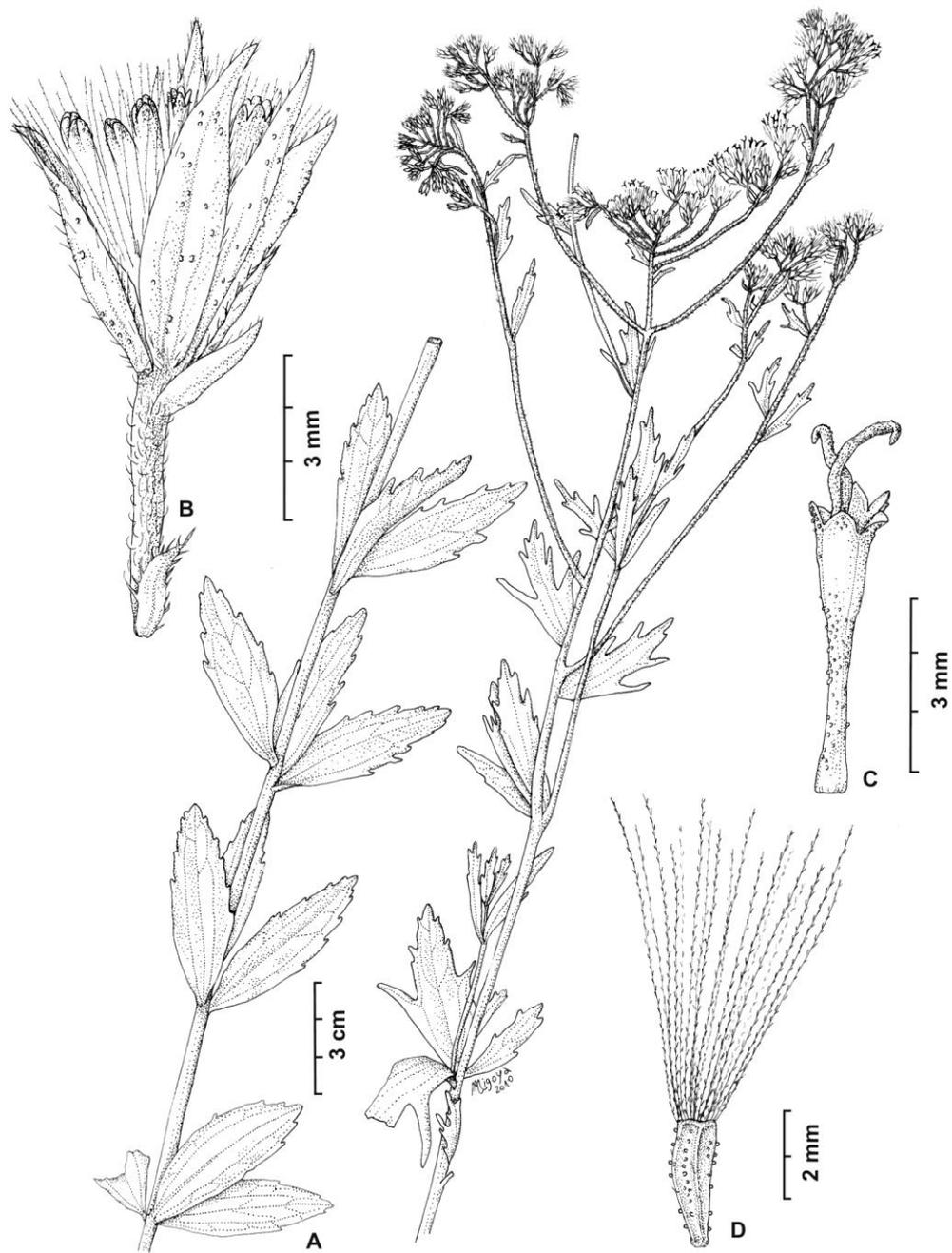


Figura 57. *Stomatanthes zambiensis* R.M. King & H. Rob. A. Rama florífera. B. Capítulo. C. Flor sin cipsela ni papus. D. Cipsela con papus. (A-D: *Richards 12084, K*).

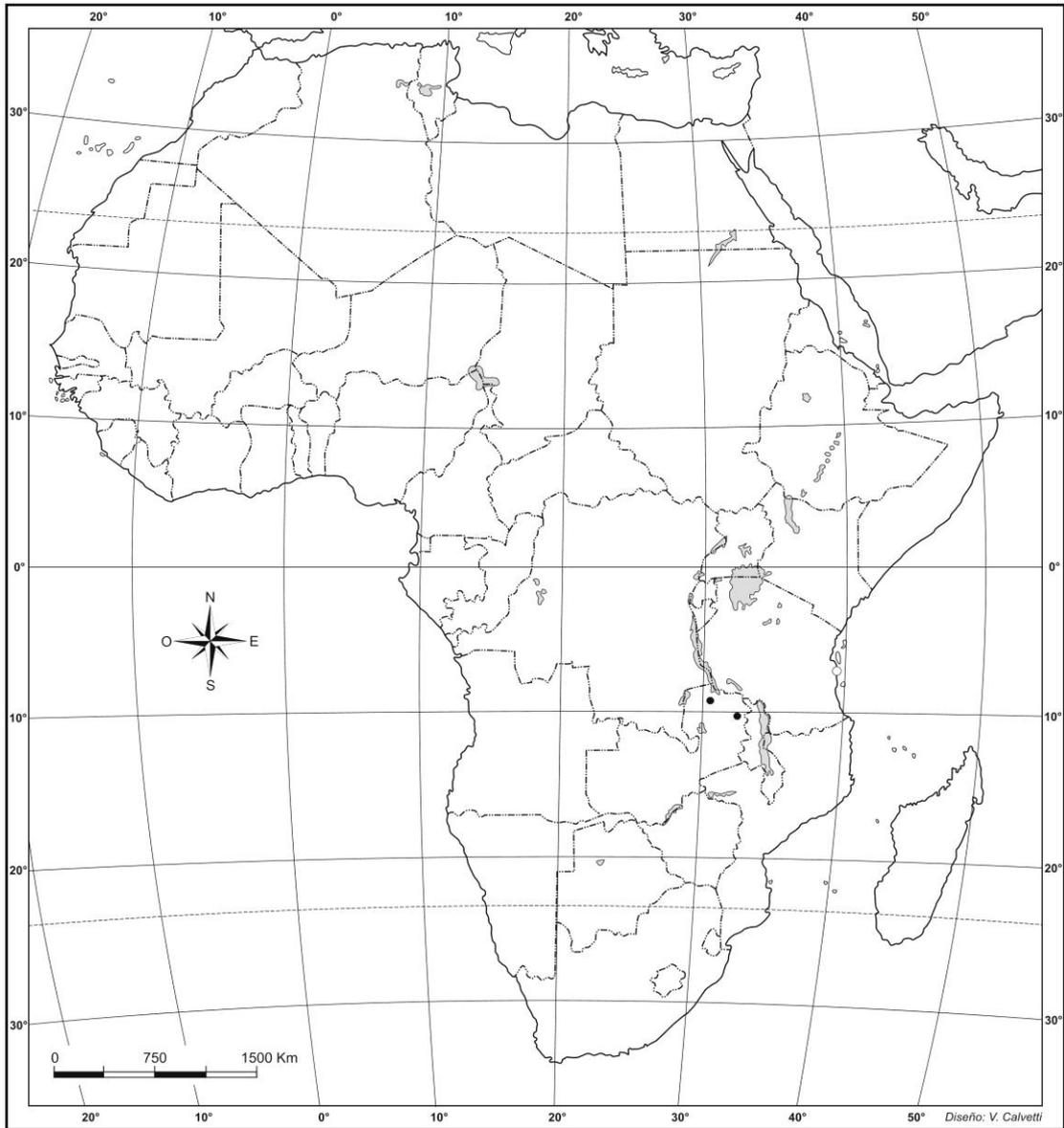


Figura 58. Distribución geográfica de *Stomatanthes zambiensis* R.M. King & H. Rob.

4- ESPECIES EXCLUIDAS

A continuación se listan las especies excluidas del género *Stomatanthes*:

Eupatorium bracteatum Gardner var. *reticulatum* Chodat

Bulletin du l'Herbier Boissier ser. 2, 4: 413. 1903. Tipo: Paraguay, In campo pr. Cordillera de Altos, Jul. 1885-1895, *Hassler 574* (NY!); in dumeto pr. Atira, Aug. 1885-1895, *Hassler 696* (NY!).

El material tipo de este nombre corresponde a la especie *Bejaranoa balansae* (Hieron.) R.M. King & H. Rob. Phytologia 40: 53. 1978.

Eupatorium oblongifolium (Spreng.) Baker var. *paraguariensis* Chodat

Bulletin du l'Herbier Boissier ser. 2, 3: 309.1902. Sintipos: Paraguay. In campo San Blas (Yeruti), Déc. *Hassler 5778* (BM!, K, foto en LP!); Caaguazú, dans les campos, Mars 1876, *B. Balansa 961* (P!).

Observaciones: En la etiqueta del material tipo *Hassler 5778* figura Sierra de Maracayú, 1898-1899. Esta localidad no coincide con la citada en la descripción original de la variedad.

El material tipo de este nombre se excluye del género *Stomatanthes* dado que sus características morfológicas no se corresponden con la especie *oblongifolius* ni tampoco con ninguna otra del género. Probablemente este material esté relacionado con el género *Gyptis*.

IX- ANÁLISIS CLADÍSTICO

1- INTRODUCCIÓN

La Sistemática Filogenética o Cladística, fue formulada por Henning (1950, 1965, 1966), Eldredge & Cracraft (1980), Wiley (1981), Platnick (1979, 1982, 1986) y Nelson & Platnick (1981). Su postulado básico sostiene que sólo los grupos monofiléticos (i.e., aquellos que incluyen al ancestro común más reciente y a todos sus descendientes) pueden ser considerados como entidades históricas y por tanto constituyen unidades naturales para la clasificación taxonómica. La base lógica para inferir la monofilia de un grupo es el hallazgo de uno o más caracteres homólogos derivados restringidos a dicho grupo (sinapomorfías). Sobre la base de dichos caracteres, los taxones se ordenan de acuerdo a un patrón jerárquico representado por un diagrama con forma de árbol denominado cladograma. Un cladograma es una hipótesis de las relaciones de parentesco entre los taxones considerados.

La hipótesis a testear en esta tesis fue la condición monofilética del género *Stomatanthes*.

El análisis cladístico desarrollado en esta tesis tuvo como objetivos:

- Comprobar la monofilia del género *Stomatanthes*
- Establecer las relaciones filogenéticas entre las especies de dicho género

2- ANTECEDENTES

En cuanto a las relaciones filogenéticas de *Stomatanthes*, Bremer *et al.* (1994) presentaron un análisis cladístico a nivel genérico de la tribu *Eupatorieae* sobre la base de caracteres morfológicos, donde *Stomatanthes* aparece como grupo hermano de *Eupatorium*. Un análisis filogenético molecular, también a nivel genérico, realizado por Schmidt & Schilling (2000) utilizando el marcador nuclear ITS, ubica a *Stomatanthes* (1 especie

muestreada) como hermano de *Chromolaena* (subtribu Praxelinae), lejos de *Eupatorium* y de la subtribu *Eupatoriinae*.

Robinson *et al.* (2009) presentaron un árbol filogenético de la tribu Eupatorieae basado sobre datos moleculares combinados (ITS y cpDNA RFLP) en el cual el género *Stomatanthus* (1 especie muestreada) aparece como grupo hermano de *Austroeupatorium* (subtribu Eupatoriinae) y éstos, a su vez, hermanos de tres géneros correspondientes a la subtribu Gyptidiinae (*Campuloclinium*, *Acritopappus* y *Trichogonia*). En este cladograma la subtribu Eupatoriinae queda fragmentada, con *Eupatorium* s.s. ubicado en un clado aparte, hermano de dos géneros de la subtribu Praxelinae (*Chromolaena* y *Praxelis*). Estos resultados se derivaron principalmente de los trabajos de Schilling *et al.* (1999), Schmidt & Schilling (2000) e Ito *et al.* (2000 a, b).

Sobre la base de secuencias de ADN nuclear, Ito *et al.* (2000) ubicaron a *Austroeupatorium* más cercano a *Eupatorium* que a *Fleischmannia* o *Chromolaena*, pero por fuera del grupo *Eupatorium/Eupatorium sect. Traganthes/Eutrochium*. El cladograma generado por Robinson *et al.* (2009) ubica a *Austroeupatorium* incluso más alejado, dentro de las Gyptidiinae con *Stomatanthus*. *Stomatanthus* se ubica por secuencias de ADN dentro de las Gyptidiinae.

Resulta evidente que las relaciones filogenéticas dentro de la tribu Eupatorieae no están resueltas y la información aportada por diferentes fuentes de caracteres resulta muchas veces contradictoria. Dado que la tribu Eupatorieae comprende alrededor de 2500 géneros, resulta sumamente complejo realizar un muestreo adecuado de la misma, y por esta razón, las relaciones entre los géneros varían de acuerdo al muestreo y al set de caracteres utilizado.

King & Robinson (1987) en su monografía de la tribu Eupatorieae reanalizan los géneros y sus límites y describen 18 subtribus basándose fundamentalmente sobre el uso de microcarateres. Las subtribus descritas por

King & Robinson son agrupaciones clásicas de géneros, sin metodologías fenéticas o cladísticas que las sustenten.

Stomatanthes forma parte, de acuerdo a estos autores, de la subtribu Eupatoriinae junto con los géneros *Eupatorium*, *Austroeupatorium* y *Hatschbachiella*. La subtribu se caracterizaría por sus capítulos con pocas flores, la base del estilo pubescente y por poseer algunos de sus miembros estomas en la corola, carácter que estos autores mencionan como único dentro de la tribu Eupatorieae. King & Robinson relacionan a la subtribu Eupatoriinae con las subtribus Gyptidinae y Disynaphiinae, cuyos miembros comparten la misma área geográfica, el este de Sudamérica (con excepción de *Eupatorium* distribuido principalmente en el hemisferio norte). Las subtribus Disynaphinae y Gyptidinae difieren de las Eupatoriinae fundamentalmente por la ausencia de pelos en la base del estilo.

3- METODOLOGÍA

a- Elección del grupo externo

Sobre la base de los estudios filogenéticos previos (Bremer *et al.* 1994; Schmidt & Schilling, 2000; Robinson, *et al.*, 2009), sobre los criterios de agrupamientos en subtribus de King & Robinson (1987) y sobre observaciones personales, se eligieron especies pertenecientes a los géneros *Eupatorium*, *Hatsbachiella*, *Autroeupatorium* (subtribu Eupatoriinae) *Gyptis* y *Campuloclinium* (subtribu Gyptidinae) para conformar el outgroup o grupo externo (Nixon & Carpenter, 1993)

El género *Chromolaena* (subtribu Praxelinae) no fue incluido en el análisis dado que, a pesar de haber resultado hermano de *Stomatanthes* en el análisis filogenético molecular de Schmidt & Schilling (2000), estudios detallados de su morfología no lo relacionan en ningún punto con *Stomatanthes*, por lo cual lo considero un género muy alejado filogenéticamente de *Stomatanthes*. Los resultados obtenidos por Schmidt & Schilling pudieron verse sesgados por el reducido muestreo de la tribu, dado que el objetivo del trabajo era comprobar la

monofilia de *Eupatorium* basándose en el marcador ITS y *Stomatanthes* fue utilizado simplemente como grupo externo.

El género *Eupatorium* s.s. está formado por 45 especies (King & Robinson, 1987), las cuales se distribuyen en Eurasia y Norteamérica. Para el análisis cladístico se seleccionaron dos especies de Eurasia y una de Norteamérica (*E. cannabinum*, *E. purpureum* y *E. dubium*)

Por otro lado, el género *Austroeupatorium* comprende 13 especies (King & Robinson, 1987), distribuidas principalmente en el sur de Sudamérica. Para el estudio filogenético se seleccionaron dos especies, una de ellas de amplia distribución en Sudamérica (*A. inulaefolium*) y otra (*A. laetevirens*) con una distribución más restringida al este de Sudamérica (Brasil, Argentina, Paraguay).

El género *Hatsbachiella* comprende 2 especies (*H. polyclada* y *H. tweediana*) (King & Robinson, 1987) cuya distribución se restringe al este de Sudamérica (Brasil, Uruguay, Argentina, Paraguay). Para el análisis se utilizaron ambas especies.

El género *Gyptis* está formado por 7 especies (King & Robinson, 1987), distribuidas principalmente al sudeste de Brasil, Uruguay, Paraguay y noreste de Argentina. Para el análisis se seleccionó la especie *Gyptis commersonii*.

El género *Campuloclinium* está conformado por 14 especies (King & Robinson, 1987) distribuidas principalmente en Brasil. Para el presente análisis se seleccionó la especie *Campuloclinium macrocephalum*.

b- Grupo interno

Las 17 especies de *Stomatanthes* conformaron el grupo interno en el análisis.

En total los taxones terminales del análisis cladístico, incluyendo el grupo interno y los grupos externos, fueron 26.

c- Codificación y análisis

Para la realización del análisis cladístico se consideraron 43 caracteres cualitativos y 8 cuantitativos. De los caracteres cualitativos, 21 fueron vegetativos y 22 reproductivos; de ellos, 22 son binarios y 21 multiestado. En la tabla 3 se listan los caracteres cualitativos y sus estados utilizados en el análisis. Los caracteres multiestado fueron tratados como no aditivos (desordenados). La elección de los caracteres cualitativos utilizados en el análisis cladístico se realizó sobre la base del trabajo de Bremer *et al.* (1994), King & Robinson (1987) y observaciones personales de las especies.

Algunos autores consideran que se deben seleccionar para un análisis cladístico los caracteres que sean conservativos, que no posean homoplasia. Sin embargo, esta práctica puede ser errónea dado que nuestra percepción de si un carácter es homoplásico o no depende en gran medida de una noción *a priori* de la filogenia (Henning 1966; Wiley, 1981). Los caracteres homoplásicos deben ser incluidos en los análisis cladísticos dado que pueden contener información filogenética útil (Poe & Wiens, 2000).

Los caracteres cuantitativos raramente son incluidos en los análisis cladísticos de datos morfológicos o, cuando se consideran, usualmente son transformados en caracteres discretos (Stevens, 1991; Goloboff *et al.*, 2006). Pimentel & Riggins (1987) argumentan que sólo los caracteres que puedan ser codificados en 2 o más estados ordenados y mutuamente excluyentes pueden ser utilizados en los análisis cladísticos. Sin embargo, Goloboff *et al.* (2006) han demostrado que incluir caracteres cuantitativos como tales, puede aportar información filogenética relevante y no hay razón para excluirlos de los análisis cladísticos. Los caracteres cuantitativos utilizados fueron seleccionados en base a métodos fenéticos (Neighbour Joining –NJ- y Análisis de Clusters) (Sosa & De Luna, 1998), utilizando el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001). Para ello se tuvieron en cuenta todas las medidas tomadas para 10

especímenes por taxón analizado. El objetivo de este análisis fue verificar, por un lado que la variación interespecífica de los caracteres cuantitativos sea mayor que la variación intraespecífica, y por el otro, detectar cuáles de los caracteres cuantitativos medidos aportaban alguna información de agrupamiento. Todos los ejemplares pertenecientes a la misma especie se agruparon juntos en el análisis. De los 25 caracteres cuantitativos que originalmente se midieron, sólo 8 de ellos aportaron alguna información de agrupamiento y fueron tenidos en cuenta en el análisis cladístico (i.e., longitud y ancho de la hoja, longitud del involucro, longitud de la corola, ancho del limbo, ancho del tubo, longitud de las tecas, longitud del apéndice conectival).

La matriz de datos fue confeccionada combinando los caracteres cualitativos y cuantitativos (tablas 1 y 2, respectivamente) y fue analizada en el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2000) mediante una búsqueda tradicional, comenzando con árboles de Wagner, con 1000 réplicas y TBR como criterio de rearrreglo de las ramas, se salvaron 100 árboles en cada réplica. Para evaluar el soporte de las ramas se aplicó la técnica de Jackknife (JGF, Jackknife Group Frecuencias) (Farris *et al.*, 1996), utilizando el programa TNT, generados a partir de 100 replicaciones. Para analizar el comportamiento de los caracteres cualitativos en el árbol obtenido, se utilizó el programa WinClada (Nixon, 2002).

4- RESULTADOS

Se obtuvo un único árbol a partir de la matriz de datos, con una longitud de 189 pasos. La Figura 59 muestra el cladograma obtenido con los valores de soporte mayores a 30 y los correspondientes valores C_i y R_i . La longitud del árbol y el valor de los índices se obtuvieron en base a los caracteres cualitativos. Se indican en los nodos la optimización de los caracteres.

Las especies correspondientes a la subtribu Gyptidiinae (*Gyptis commersoni* y *Campuloclinium macrocephalum*) se ubicaron separadas en el cladograma, hermanas del resto de los taxones analizados.

Todas las especies de los géneros correspondientes a la subtribu Eupatoriinae se agruparon juntas, con un soporte de JGF de 72% y sustentadas por las siguientes sinapomorfías: 27.0 (corolas blancas), 28.2 (papilas en los lóbulos de la corola dispuestas en un sola cara) y 41.0 (cipsela prismática), y por el carácter 15.0 (4-5 flores por capítulo). La presencia de pelos en la base del estilo carácter que fue utilizado por King y Robinson para circunscribir a las Eupatoriinae no poseen en este análisis validez para el agrupamiento dado que se da en grupos emparentados de Gyptidiinae, mientras que el bajo número de flores por capítulo, carácter empleado por dichos autores para delimitar la subtribu, en el presente análisis demostró ser un carácter útil para el agrupamiento de los géneros de Eupatoriinae.

De acuerdo con el cladograma resultante, el género *Stomatanthes* no constituye un grupo monofilético. Tres de las cuatro especies africanas constituyen un clado aparte soportado por las sinapomorfías 37.2 (células del carpodio oblongas y subcuadradas), 38.3 (pelos gemelos y ramificados y algunos glandulares en la cipsela), 42.2 (paredes de las células externas del carpodio engrosadas y las internas no engrosadas) y por el carácter 26.1 (presencia de estomas en la corola). Este clado de tres especies africanas (*S. africanus*, *S. meyeri*, *S. helenae*) aparece como grupo hermano del resto de las especies analizadas, excepto *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum*.

S. zambiensis, la cuarta especie africana del género, se encuentra más relacionada con el género *Eupatorium* y *Austroeupatorium*. Este clado se encuentra sustentado por la sinapomorfía 1.1 (hojas verticiladas) y por el carácter 3.1 (forma de la hoja ovada u obovada). Cabe aclarar que *S. zambiensis* fue considerado por Robinson como un subgénero dentro de *Stomatanthes* por poseer las hojas verticiladas entre otros caracteres. Todo este clado que incluye, además de *S. zambiensis*, a las especies analizadas de *Eupatorium* y *Asutroeupatorium*, es hermano del resto de las especies sudamericanas de *Stomatanthes* y del género *Hatsbachiella*, soportada esta relación por la sinapomorfía 40.0 (papus escábrido) y el carácter 22.0 (receptáculo plano).

Las restantes especies de *Stomatanthes* (sudamericanas) se separan en un clado aparte junto con las especies de *Hastbachiella*, sustentado por la sinapomorfía 14.1 (capitulescencia panícula piramidal). Las especies de *Hastbachiella* quedan incluidas en el clado conformado por las especies sudamericanas de *Stomatanthes*. Las relaciones entre las especies sudamericanas de *Stomatanthes* y *Hastbachiella* no presentan sinapomorfías que las sustenten, sin embargo, los caracteres que soportan los distintos clados dentro del grupo pueden observarse en la figura xxx. *Stomatanthes hirsutus* se ubica por fuera de las restantes especies de grupo sudamericano. El clado conformado por *Stomatanthes oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus*, *Hastbachiella polyclada* y *H. tweediana* se halla soportado por el carácter 5.2 (margen foliar entero o crenado-serrado), 6.0 (base de la hoja atenuada), 15.2 (más de 8 flores por capítulo), 40.2 (papus subplumoso). El carácter 15 (número de flores por capítulo) cambia al estado 1 (6-8 flores por capítulo) en la especie *S. pinnatipartitus* y el carácter 40 (tipo de papus) cambia al estado 1 (plumoso) como una autapomorfía de *H. tweediana*. Por otro lado, el clado conformado por las restantes especies sudamericanas de *Stomatanthes* se encuentra soportado por el carácter 8.1 (haz de la hoja tomentoso o tomentuloso) y 23.1 (forma de la corola tubular). El carácter 8 cambia al estado 2 (pubescencia en el haz hirsuta) como autapomorfía de *S. reticulatus*. El clado formado por *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus* se encuentra soportado por la sinapomorfía 31.1 (base de las anteras sagitada) y el carácter 22.1 (receptáculo levemente convexo).

5- ANÁLISIS DE LA EVOLUCIÓN DE LOS CARACTERES

a- Caracteres cualitativos

1- Disposición de las hojas. La mayoría de las especies de *Stomatanthes* poseen las hojas alternas o subopuestas, a veces opuestas. Sólo en *S. zambiensis* las hojas son verticiladas, carácter compartido por las especies analizadas de *Eupatorium* y *Austroeupatorium*. Las hojas dispuestas en verticilos sería un carácter plesiomórfico dentro del grupo.

2- Presencia de pecíolo. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen las hojas sésiles o brevemente pecioladas. *S. meyeri* posee ejemplares con algunas de sus hojas pecioladas u otras brevemente pecioladas, y *S. corumbensis* posee las hojas pecioladas.

3- Forma de la hoja. La condición plesiomórfica del carácter son las hojas ovadas u obovadas, presentes en *Campuloclinium macrocephalum*, *Gyptis commersonii*, *Stomatanthes africanus* y *S. meyeri*. Las hojas elípticas u orbiculares caracterizan a las especies del grupo conformado por *S. zambiensis*, *Austroeupatorium* y *Eupatorium*, con una reversión a hojas ovadas u obovadas en *E. purpureum* y *E. dubium*. Dentro del grupo de especies sudamericanas la mayor parte poseen las hojas ovadas u obovadas, carácter que puede considerarse como un paralelismo. *Hatsbachiella* posee las hojas elípticas u orbiculares al igual que *S. loefgrenii*, otro paralelismo con respecto al clado anteriormente mencionado. Finalmente *S. dentatus* y *S. helenae* poseen las hojas oblongas o lineares.

4- Grado de partición de la hoja. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen las hojas enteras. *Gyptis commersonii* posee las hojas pinatipartidas y *Stomatanthes pinnatipartitus*, pinatifidas. En los grupos más basales se dan dos de los tres estados del carácter: hojas enteras y hojas pinatipartidas. El tercer estado del carácter, hojas lobuladas o pinatifidas, ocurre en una única especie de *Stomatanthes*, en una posición más derivada del árbol. Por esta razón resulta difícil para este carácter determinar cuál es el estado plesiomórfico.

5- Margen foliar. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* presentan el margen foliar siempre crenado, dentado o aserrado. En *Gyptis commersonii* el margen foliar es entero, mientras que en *Campuloclinium macrocephalum*, es dentado. *Stomatanthes africanus* puede presentar el margen foliar entero o crenado, aserrado o dentado, al igual que *S. oblongifolius*, *S. subcapitatus* y las dos especies de *Hatsbachiella*. En *S. pinnatipartitus* el carácter revierte a margen entero. También presentan este estado del carácter *S. polycephalus* y

S. trigonus. La condición plesiomórfica de este carácter es confusa, pues se presentan hojas con margen entero y crenado-dentado tanto en los grupos basales como en los derivados.

6- Base de la hoja. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen la base de la hoja cuneada, al igual que *Campuloclinium macrocephalum*. En *Gyptis commersonii* la base de la hoja es atenuada, al igual que en el grupo conformado por *S. oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus* y las dos especies de *Hatsbachiella*. Comparten también este estado del carácter, las especies *S. dentatus* y *S. reticulatus*. Finalmente, *S. meyeri* es la única especie del grupo en estudio con la base foliar cordada. La condición plesiomórfica de este carácter puede ser base atenuada o cuneada, dado que estos dos estados se presentan en los grupos basales. La condición cordada de *S. meyeri* puede tratarse de un estado derivado.

7- Ápice de la hoja. *Gyptis commersonii*, *Campuloclinium macrocephalum* y las especies africanas más basales del grupo poseen el ápice de la hoja agudo o acuminado. *S. subcapitatus* posee el ápice foliar a veces agudo, y a veces redondeado como una autapomorfía homoplásica. El grupo de especies sudamericanas más derivado (con excepción de *S. bracteatus*) se agrupa con el carácter ápice foliar obtuso o redondeado, pero dicho carácter rápidamente revierte en el árbol a la condición agudo o redondeado a partir de *S. corumbensis*. La condición plesiomórfica del carácter es el estado agudo-acuminado, los ápices foliares obtusos o redondeados serían derivados dentro del grupo.

8- Pubescencia en el haz de la hoja. *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum* poseen el haz foliar hirsuto. El clado más derivado del árbol, correspondiente a la mayoría de las especies sudamericanas de *Stomatanthes* posee el haz de la hoja tomentoso o tomentuloso. Esta condición del carácter revierte en *S. reticulatus* y *S. hirsutus* a hirsuto. Por otro lado, *S. oblongifolius* posee el haz foliar glabro, al igual que *S. warmingii*, *S. trigonus*, *H. polyclada*, *S. zambiensis*, *S. helenae*, *Austroeupatorium laetevirens* y *Eupatorium dubium*. Las restantes especies de *Eupatorium* y *Austroeupatorium* poseen el haz

hirsuto. La condición plesiomórfica para este carácter es el haz foliar hirsuto, presente en las dos especies basales, los otros dos estados del carácter (haz de la hoja glabro y haz tomentoso-tomentuloso) parecen ser ambos derivados apareciendo varias veces en el cladograma de manera independiente.

9- Pubescencia en el envés de la hoja. *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum* poseen el envés foliar hirsuto. Al igual que en el carácter anterior, la condición plesiomórfica parece ser el haz foliar hirsuto, los dos restantes estados del carácter aparecen varias veces dentro del árbol como derivados.

10- Pelos glandulares en la lámina. La presencia de pelos glandulares en la lámina foliar fue detectada en *Campuloclinium macrocephalum*, las dos especies de *Hastbachiella*, las tres especies de *Eupatorium*, *Stomatanthes africanus*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus* y en el clado formado por *S. loefgrenii*, *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus*. El resto de las especies analizadas no presentaron este tipo de pelos en la hoja. Por lo tanto, dado que ambos estados del carácter se encuentran presentes tanto en clados basales como derivados, no es posible realizar una interpretación acerca de cuál sería el estado plesiomórfico del mismo.

11- Tipo de venación de la hoja. *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum* poseen las hojas trinervadas. El clado formado por *Eupatorium* y *Austroeupatorium* poseen las hojas pinnatinervadas. *Stomatanthes africanus* y *S. helenae* poseen las hojas trinervadas, mientras que *S. meyeri* posee las hojas pinnatinervadas. *S. zambiensis* posee las hojas trinervadas. Las especies de *Hastbachiella* poseen las hojas trinervadas, al igual que *Stomatanthes oblongifolius*, *S. bracteatus*, *S. hirsutus* y *S. subcapitatus*. El resto de las especies sudamericanas de *Stomatanthes* presentan las hojas pinnatinervadas. El estado plesiomórfico del carácter es la condición trinervada de las hojas, revirtiendo principalmente en el grupo *Eupatorium-Austroeupatorium* y en paralelo en varias especies de *Stomatanthes* sudamericanas a pinnatinervadas.

12- Pubescencia del tallo. La mayoría de las especies analizadas, incluyendo los grupos más externos y basales poseen los tallos pubescentes. Este carácter sólo revierte a su condición tallo glabro en *Eupatorium dubium*, *Austroeupatorium laetevirens* y *Stomatanthes warmingii*.

13- Capitulescencia. La capitulescencia es laxa en *Gyptis commersonii*, mientras que en *Campuloclinium macrocephalum* es densa. La capitulescencia densa caracteriza a las especies de *Eupatorium* y *Austroeupatorium*, así como también a *Stomatanthes africanus* y *S. meyeri*. La presencia de capitulescencia laxa se produce varias veces en el grupo analizado: por un lado, en el clado correspondiente a las especies sudamericanas de *Stomatanthes* + *Hatsbachiella*, la condición laxa caracteriza a las especies más basales dentro de este grupo, con excepción de *S. pinnatipartitus*, en la cual la capitulescencia es densa, el carácter revierte a capitulescencia densa en las especies más derivadas de este grupo (*S. warmingii*, *S. trigonus*, *S. loefgrenii*, *S. dyctiophyllus*), con *S. reticulatus* como excepción con capitulescencia laxa; por otro lado poseen capitulescencia laxa *S. zambiensis* y *S. helenae*. La condición plesiomórfica del carácter es la capitulescencia densa, considerando la presencia de capitulescencia laxa una condición derivada dentro del grupo analizado.

14- Tipo de capitulescencia. La capitulescencia en cima paniculiforme piramidal es una sinapomorfía del clado sudamericano de *Stomatanthes* + *Hatsbachiella*, con dos reversiones a cima corimbiforme en *Hatsbachiella tweediana* y *Stomatanthes reticulatus*. *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum* presentan la capitulescencia en cima corimbiforme, al igual que las especies de *Eupatorium* y *Austroeupatorium*. El clado conformado por las especies africanas de *Stomatanthes* también posee capitulescencia en cima corimbiforme al igual que *S. zambiensis*. La condición plesiomórfica de este carácter es claramente la capitulescencia en cima corimbiforme, derivando la misma hacia la forma paniculiforme piramidal.

15- Número de flores por capítulo. *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum* poseen más de 8 flores por capítulo. *Stomatanthes africanus*,

S. meyeri y *S. zambiensis* poseen 5 flores por capítulo, mientras que *S. helenae* posee de 6-8. El género *Austroeupatorium* se caracteriza por poseer más de 8 flores por capítulo, mientras que de las especies de *Eupatorium*, dos de ellas (*E. purpureum* y *E. dubium*) poseen de 6-8 flores y *E. cannabium* reduce el número a 4-5. Dentro del grupo sudamericano de *Stomatanthes-Hatsbachiella*, el número de flores por capítulo abarca todas las posibilidades de estados de carácter, las especies poseen de 4-5 flores hasta más de 8 flores, pasando por el estado 6-8 flores por capítulo. En este carácter no resulta clara la condición plesiomórfica del mismo.

16- Pubescencia en el pedúnculo. Todas las especies analizadas presentaron pubescencia en el pedúnculo, con la única excepción de *Stomatanthes warmingii* que presentó el estado del carácter ausencia de pubescencia en el pedúnculo como una autapomorfía.

17- Forma del involucre. La mayoría de las especies de *Stomatanthes* poseen el involucre acampanado, al igual que *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum*. *S. meyeri* posee el involucre cilíndrico al igual que el grupo formado por *Eupatorium purpureum* y *E. dubium*. Las especies de *Austroeupatorium* se caracterizan por poseer un involucre hemiesférico. El estado plesiomórfico de este carácter no resulta claro, dado que el estado acampanado se presenta tanto en especies basales como en las más derivadas dentro del grupo estudiado. Sin embargo, dado que los estados hemiesférico y cilíndrico se presentan sólo en especies basales dentro del árbol, pueden considerarse ambos plesiomórficos con respecto a la condición involucre acampanado, presente en la mayoría de las especies más derivadas del grupo.

18- Filarias. *Gyptis commersonii* y *Campuloclinium macrocephalum* presentan filarias diferentes en longitud, dispuestas en 2 o más series (involucre subimbricado), al igual que la mayor parte de las especies de *Stomatanthes*, las dos especies *Hatsbachiella*, *Eupatorium cannabium* y *Austroeupatorium*. La condición filarias muy diferentes en longitud, dispuestas en 3 o más series (involucre imbricado) se presenta en *Eupatorium purpureum*, *E. dubium*,

Stomatanthes meyeri, *S. dentatus*, *S. warmingii* y *S. bracteatus*. Como en el caso del carácter anterior, el estado plesiomórfico de este carácter no resulta claro, dado que el estado subimbricado se presenta tanto en especies basales como en las más derivadas dentro del grupo estudiado.

19- Pubescencia en las filarias. La condición plesiomórfica del carácter (filarias pubescentes) se mantiene en casi todas las especies analizadas. El estado derivado (pubescencia ausente en las filarias) surgió en forma paralela en las especies de *Eupatorium* y en *Stomatanthes helenae* y *S. zambiensis*.

20- Nerviación prominente en forma de 2-3 bandas oscuras en las filarias. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* posee en las filarias nerviación prominente en forma de 2-3 bandas oscuras al igual que *Gyptis commersonii*, las especies de *Hatsbachiella* y *Eupatorium purpureum*. *Campuloclinium macrocephalum* no presenta estas bandas en las filarias al igual que *Eupatorium cannabinum*, *E. dubium* y las especies de *Austroeupatorium*. La condición plesiomórfica del carácter (ausencia de 2-3 bandas oscuras en las filarias) revierte entonces en *Gyptis commersonii*, las especies africanas de *Stomatanthes* y en *Eupatorium purpureum*.

21- Ápice de las filarias. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen el ápice de las filarias agudo o acuminado. *Stomatanthes zambiensis* es la única especie con el ápice de las filarias caudado. *S. oblongifolius* posee el ápice de las filarias obtuso, redondeado o truncado, estado plesiomórfico del carácter, al igual que *S. meyeri*, *S. africanus*, *Gyptis commersonii*, *Campuloclinium macrocephalum* y las dos especies de *Hatsbachiella*.

22- Forma del receptáculo. La mayor parte de las especies analizadas poseen el receptáculo plano. *Campuloclinium macrocephalum* posee el receptáculo fuertemente convexo. *Gyptis commersonii*, *Stomatanthes helenae*, *S. meyeri*, *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus* poseen el receptáculo levemente convexo. La forma plesiomórfica del carácter no es clara tampoco en este caso, dado que se presentan los tres estados en especies basales dentro del grupo analizado.

23- Forma de la corola. *Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii*, poseen la corola infundibuliforme, al igual que las especies de *Hatsbachiella*, *Eupatorium purpureum* y la mayor parte de las especies de *Stomatanthes*. La forma derivada, corola tubular, aparece en forma paralela en *E. cannabinum*, *E. dubium*, *S. dentatus*, *S. warmingii*, *S. bracteatus*, *S. pinnatipartitus* y *S. polycephalus*.

24- Pubescencia en la corola. Todas las especies analizadas presentan el estado plesiomórfico del carácter, presencia de pubescencia en la corola, con excepción de las dos especies de *Austroeupatorium* que poseen el estado derivado, ausencia de pubescencia en la corola.

25- Tipo de tricoma en la corola. *Campuloclinium macrocephalum* presenta sólo tricomas glandulares en la corola, al igual que *Hatsbachiella tweediana*, las especies de *Eupatorium*, las especies africanas de *Stomatanthes*, *S. dentatus*, *S. warmingii*, *S. oblongifolius*, *S. bracteatus*, *S. trigonus*, *S. reticulatus*, *S. pinnatipartitus*. El resto de las especies sudamericanas de *Stomatanthes* y *Gyptis commersonii* presentan en la corola tricomas glandulares y tricomas uniseriados simples, con excepción de *S. dyctiophyllus* y *S. corumbensis* que presentan tricomas glandulares y pelos gemelos. El estado plesiomórfico del carácter parece ser la presencia sólo de tricomas glandulares en la corola, considerándose la adquisición de tricomas uniseriados simples y pelos gemelos una condición derivada en el grupo.

26- Estomas en la corola. La presencia de estomas en los lóbulos de la corola fue uno de los caracteres más importantes tenidos en cuenta por King y Robinson (1970) para delimitar el género *Stomatanthes*. Sin embargo, en el presente análisis, la presencia de estomas en la corola agrupo a tres de las cuatro especies africanas: *S. africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri* y en forma paralela al par *S. oblongifolius* - *S. subcapitatus*, y a las especies *S. trigonus*, *S. loefgrenii*, *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus*. El resto de las especies de *Stomatanthes* no presentaron estomas en la corola, así como tampoco las especies de *Hatsbachiella*, *Austroeupatorium* y *Eupatorium* (con excepción de *E. purpureum* que sí presenta estomas en la corola). Las especies más

basales, *Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii* no presentaron estomas en los lóbulos de la corola, estado del carácter que, por lo tanto, se considera plesiomórfico dentro del grupo analizado. La presencia de estomas en los lóbulos de la corola no parece ser un carácter que agrupe a las especies de *Stomatanthes*, dado que se presenta en otros géneros (*Eupatorium purpureum*) y no en todas las especies del género en estudio.

27- Color de la corola. La presencia de corolas blancas es una sinapomorfía de todos los miembros de la subtribu Eupatoriinae (incluido *Stomatanthes*), sólo se presenta una reversión a la condición plesiomórfica (corolas rosas, lilas) en *Eupatorium purpureum* y *E. dubium*.

28- Papilas en los lóbulos de la corola. La presencia de papilas sólo en un lado de los lóbulos de la corola es una sinapomorfía de todos los miembros de la subtribu Eupatoriinae. *Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii*, ambas especies pertenecientes a la subtribu Gyptidiinae, presentan papilas en ambos lados de los lóbulos de la corola, condición plesiomórfica del carácter.

29- Apéndice conectival. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen el apéndice conectival bien desarrollado, de forma ovada-oblonga, al igual que *Campuloclinium macrocephalum*, *Gyptis commersonii*, las dos especies de *Hatsbachiella*, *Eupatorium cannabinum*, *E. dubium* y las especies de *Austroeupatorium*. Presentan el apéndice conectival corto, más ancho que largo, *E. purpureum*, *Stomatanthes meyeri*, *S. zambiensis*, *S. reticulatus* y *S. loefgrenii*. La condición plesiomórfica del carácter es difícil de determinar en este caso, dado que ambos estados se presentan en especies basales y derivadas dentro del cladograma.

30- Collar anteral. Todas las especies analizadas, excepto *Eupatorium*, poseen las paredes de las células del collar anteral engrosadas. Esta condición del carácter se considera plesiomórfica, sólo observándose su condición derivada (paredes de las células del collar anteral sin engrosamientos) en las especies analizadas del género *Eupatorium*.

31- Base de las anteras. La condición plesiomórfica del carácter (base de las anteras redondeada u obtusa) se observó en todas las especies analizadas, excepto en el par *Stomatanthes reticulatus*- *S. dyctiophyllus*, que presentó la condición derivada (base de las anteras sagitada) como una sinapomorfía de este grupo.

32- Base del estilo. La pubescencia en la base del estilo fue el carácter más importante utilizado por Robinson (1987) para circunscribir a la subtribu Eupatoriinae. En el presente análisis todas las especies analizadas, con excepción de *Gyptis commersonii*, presentaron tricomas en la base del estilo. Pero *Campuloclinium macrocephalum*, perteneciente a la subtribu Gyptidiinae, también presenta pelos en la base estilar, por lo cual este carácter no sería demasiado confiable para la circunscripción de las Eupatoriinae. Sin embargo, dado que el muestro por fuera de dicha subtribu es escaso en el presente análisis, la inclusión de más especies de otras subtribus cercanas podrá aportar mayor información acerca de la validez sistemática de dicho carácter.

33- Estilopodio. La mayoría de las especies analizadas no presentan estilopodio. *Campuloclinium macrocephalum* y las especies de *Eupatorium* presentan estilopodio en la base del estilo. La condición plesiomórfica de este carácter no es clara dado que ambos estados se presentan en especies basales y derivadas.

34- Ápice de las ramas del estilo. La condición plesiomórfica del carácter (ápice de las ramas del estilo linear o espatulado) se produce en las especies más basales del árbol (*Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii*, las especies africanas de *Stomatanthes*, *Austroeupatorium* y *Eupatorium*). La condición derivada (ápice de las ramas del estilo clavadas) se presenta en el grupo conformado por las especies sudamericanas *Stomatanthes dentatus*, *S. warmingii*, *S. trigonus*, *S. corumbensis*, *S. reticulatus*, *S. loefgrenii*. Por otro lado, en forma paralela, se presenta en *S. pinnatipartitus*, *S. subcapitaus* y *S. hirsutus*.

35- Número de costillas de las cipselas. La mayor parte de las especies analizadas presentan de 4-6 costillas en las cipselas. La condición derivada (más de 6 costillas) se observó en *Stomatanthes trigonus*, *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus*.

36- Carpopodio. La condición plesiomórfica del carácter (carpopodio poco desarrollado o ausente) se produce en las dos especies de Gytidiinae (*Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii*), en dos de las tres especies de *Eupatorium* (*E. cannabinum* y *E. purpureum*), *Stomatanthes zambiensis*, *S. trigonus*, *S. reticulatus* y *S. loefgrenii*. El resto de las especies de *Stomatanthes*, *Hatsbachiella* y *Austroeupatorium* poseen el carpopodio simétrico, y bien desarrollado. *Eupatorium dubium* es la única especie de las analizadas que posee un carpopodio bien desarrollado pero asimétrico.

37- Forma de las células del carpopodio. Todas las especies sudamericanas de *Stomatanthes*, con excepción de *S. trigonus*, presentan las células del carpopodio subcuadradas. El clado de las especies africanas de *Stomatanthes* posee las células del carpopodio oblongas y subcuadradas como sinapomorfía del grupo. *S. zambiensis*, al igual que *Austroeupatorium* poseen las células oblongas. Las especies de *Eupatorium*, *Hatsbachiella*, *Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii* presentan las células del carpopodio subcuadradas. La condición plesiomórfica del carácter no es clara, dado que tanto especies basales como derivadas presentan células subcuadradas u oblongas en el carpopodio.

38- Tipo de tricomas en la cipsela. La presencia de pelos gemelos, ramificados y algunos glandulares es una sinapomorfía del clado de especies de *Stomatanthes* africanas. *Campuloclinium macrocephalum* y *Stomatanthes zambiensis* presentan en la cipsela numerosos pelos glandulares y algunos pelos gemelos atípicos. *Gyptis commersonii* presenta sólo pelos gemelos, al igual que *Stomatanthes oblongifolius*, *S. bracteatus*, *S. polycephalus*, *S. hirsutus* y *S. subcapitatus*. *S. loefgrenii*, *S. pinnatipartitus*, *S. reticulatus*, *S. corumbensis*, *S. trigonus*, *S. warmingii*, *S. dentatus* y las dos especies de

Hatsbachiella presentan pelos gemelos y algunos glandulares en la cipsela. *Eupatorium* y *Austroeupatorium* presentan sólo pelos glandulares en la cipsela.

39- Células apicales de las cerdas del papus. *Campuloclinium macrocephalum* presenta las células apicales de las cerdas del papus con el ápice agudo, al igual que las especies de *Hatsbachiella*, *Eupatorium dubium*, *E. purpureum*, *Austroeupatorium*, *Stomatanthes zambiensis*, *S. dentatus*, *S. warmingii*, *S. oblongifolius*, *S. bracteatus*, *S. trigonus*, *S. polycephalus*, *S. loefgrenii* y *S. dyctiophyllus*. *Gyptis commersonii* presenta las células apicales de las cerdas del papus de ápice redondeado al igual que *Stomatanthes helenae*, *S. corumbensis*, *S. pinnatipartitus* y *S. hirsutus*. *Eupatorium cannabinum*, *Stomatanthes africanus*, *S. meyeri*, *S. reticulatus* y *S. subcapitatus* presentan las células apicales de las cerdas del papus tanto de ápice redondeado como de ápice agudo. La condición plesiomórfica o derivada de este carácter no es clara; los distintos estados se producen en especies basales y derivadas en forma paralela.

40- Tipo de papus. La mayor parte de las especies de *Stomatanthes* poseen el papus escábrido o subplumoso. *Campuloclinium macrocephalum* presenta el papus subplumoso y las especies analizadas de *Eupatorium* y *Austroeupatorium*, escábrido. Sólo una especie, *Hatsbachiella tweediana*, posee el papus plumoso. La condición plesiomórfica del carácter puede considerarse la presencia de papus escábrido o subplumoso, dándose la condición derivada, plumoso, sólo en una de las especies analizadas.

41- Forma de la cipsela. La presencia de cipselas prismáticas es una sinapomorfía de la subtribu Eupatoriinae, en contraste con la condición derivada, cipsela estipitada, presente en las especies de Gyptidiinae, *Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii*. *Hatsbachiella tweediana* es la única especie que revierte a la condición plesiomórfica del carácter, cipsela estipitada.

42- Paredes de las células del carpopodio. El clado correspondiente a las especies africanas de *Stomatanthes* posee como sinapomorfía la presencia de

células más externas del carpopodio con sus paredes celulares engrosadas y las internas no engrosadas. La cuarta especie africana del género, *S. zambiensis*, no posee las paredes de las células del carpopodio engrosadas, al igual que *Stomatanthes. trigonus*, *S. reticulatus*, *S. loefgrenii*, *S. oblongifolius*, *S. pinnatipartitus*, *S. subcapitatus*, *Eupatorium cannabinum* y *Gyptis commersonii*. *Campuloclinium macrocephalum* posee las paredes de las células del carpopodio engrosadas, al igual que las dos especies de *Hatsbachiella*, *Eupatorium purpureum*, *E. dubium*, las dos especies de *Austroeupatorium*, *Stomatanthes dentatus*, *S. warmingii*, *S. bracteatus*, *S. corumbensis*, *S. polycephalus*, *S. hirsutus* y *S. dyctiophyllus*.

43- Papilas de las ramas estigmáticas. Todas las especies analizadas, con excepción de *Eupatorium*, poseen la condición plesiomórfica del carácter, papilas de las ramas estigmáticas no apiculadas. La presencia del estado derivado, papilas apiculadas, es una sinapomorfía de las especies del género *Eupatorium*.

b- Caracteres cuantitativos

1- Longitud de la hoja. Las hojas de 4 cm de longitud agrupan a las especies sudamericanas de *Stomatanthes*, excepto a *S. hirsutus*. Dentro de este grupo, las hojas cambian luego de 4 cm a 2-2,5 cm en el clado conformado por *S. pinnatipartitus* y las dos especies de *Hatsbachiella* y de 4 a 5-6 cm en el grupo de especies más derivadas *Stomatanthes corumbensis*, *S. warmingii*, *S. trigonus*, *S. loefgrenii*, *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus*. Se observa una tendencia a la disminución de la longitud de la hoja en las especies más basales dentro del clado con un consiguiente aumento de la longitud foliar en las especies más derivadas del grupo.

2- Ancho de la hoja. Las hojas de 0,4-0,5 cm de ancho agruparon a *S. pinnatipartitus* y a las especies de *Hatsbachiella*.

3- Longitud del involucro. Involucros de 0,7 cm de longitud agruparon a *Stomatanthes warmingii*, *S. trigonus*, *S. loefgrenii*, *S. reticulatus* y *S.*

dyctiophyllus. Existe una tendencia en estas especies más derivadas al aumento de la longitud del involucro, tal como ocurre con la longitud foliar.

4- Longitud de la corola. La longitud de la corola agrupó por un lado a las especies de *Austroeupatorium* (corolas de 3,25-3,5 mm de longitud), y por el otro a todas las especies sudamericanas de *Stomatanthes* (longitud de la corola 4 mm), cambiando a corolas de 5-5,250 cm de longitud en el grupo *Stomatanthes warmingii*, *S. trigonus*, *S. loefgrenii*, *S. reticulatus* y *S. dyctiophyllus*. La tendencia al aumento en la longitud de la corola se observó nuevamente en las especies más derivadas del clado sudamericano de *Stomatanthes*.

5- Ancho del limbo. El ancho del limbo (1-1,1 mm) agrupó a todas las especies de la subtribu Eupatoriinae.

6- Ancho del tubo. El ancho del tubo agrupó por un lado al clado conformado por las especies sudamericanas de *Stomatanthes* y *S. zambiensis-Eupatorium-Austroeupatorium* (0,5 mm), dentro de este grupo las especies de *Austroeupatorium* cambian a 0,190-0,230 mm y las especies de *Hatsbachiella* a 0,250-0,380.

7- Longitud de las tecas de las anteras. El clado conformado por las especies sudamericanas de *Stomatanthes* y *S. zambiensis-Eupatorium-Austroeupatorium* fue agrupado por poseer tecas de 1,2 mm de longitud. Dentro del grupo, *Stomatanthes oblongifolius* y *S. subcapitatus* presentaron tecas de 1,250-1,6 mm de longitud.

8- Longitud del apéndice conectival. Apéndices conectivales de 0,250-0,280 mm de longitud agruparon a las dos especies de *Austroeupatorium*. Por otro lado, *S. pinnatipartitus*, y las dos especies de *Hatsbachiella* poseen apéndices conectivales de 0,150 mm.

6- DISCUSIÓN

a. Condición parafilética en *Stomatanthes*

De acuerdo a los resultados obtenidos en el análisis cladístico desarrollado el género *Stomatanthes* tal como fue definido por King & Robinson no constituye un grupo monofilético. Dichos autores caracterizaron al género por poseer estomas en los lóbulos de la corola y filamentos antrales cortos y gruesos. Este último carácter no fue tenido en cuenta en el análisis dado que mediante el estudio profundo del mismo pudo determinarse que no es fácilmente observable y depende en gran medida del grado de maduración del estambre. La presencia de estomas en la corola fue un carácter compartido sólo por las especies africanas del género, con excepción de *S. zambiensis*, constituyendo un clado bien definido sustentado por las sinapomorfías 37.2 (células del carpopodio oblongas y subcuadradas), 38.3 (pelos gemelos y ramificados y algunos glandulares en la cipsela) y 42.2 (paredes de las células externas del carpopodio engrosadas y las internas no engrosadas) y por el carácter 26.1 (presencia de estomas en la corola), mientras que las restantes especies sudamericanas de género constituyen un clado separado sustentado por la sinapomorfía capitulescencia en cima paniculiforme piramidal. Las especies pertenecientes al actual género *Hatsbachiella*, de distribución restringida al este de Sudamérica, quedan incluidas dentro del clado de las especies sudamericanas de *Stomatanthes*. King & Robinson (1987) diferenciaron *Stomatanthes* de *Hatsbachiella* por el tipo de capitulescencia (corimbosa en *Hatsbachiella* vs. piramidal en *Stomatanthes*) y por los filamentos antrales (elongados en *Hatsbachiella* vs. cortos y gruesos en *Stomatanthes*). Ambos caracteres no poseen valor taxonómico de acuerdo a los estudios morfológicos realizados en la presente tesis; la capitulescencia en *Hatsbachiella* no es corimbosa y los filamentos antrales no son un buen carácter como fue discutido anteriormente. En base a estos resultados, se propone en esta tesis la transferencia de las especies sudamericanas de *Stomatanthes* al género *Hatsbachiella*, quedando *Stomatanthes* conformado únicamente por las especies africanas *S. africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri*.

b. Situación de *Stomatanthes zambiensis*

La especie africana *Stomatanthes zambiensis* aparece como hermana del género sudamericano *Austroeupatorium* y del género *Eupatorium*, de distribución en el Hemisferio Norte. Su transferencia a cualquiera de los dos géneros no estaría justificada en base al análisis cladístico ni tampoco su inclusión en el género *Stomatanthes* s.s. *S. zambiensis* fue considerado por Robinson como un subgénero dentro de *Stomatanthes* por poseer las hojas verticiladas, filamentos de los estambres más largos, collar anteral sin engrosamientos, base estilar con estilopodio y corolas rojizas. A su vez, incluye esta especie dentro del género por la forma del estilo y el carpopodio con células subcuadradas. A mi criterio, esta especie debe ser excluida del género *Stomatanthes* debido al gran número de caracteres que la diferencian del mismo. Los datos disponibles actualmente son insuficientes para tomar una decisión taxonómica, por lo cual se plantea la necesidad de realizar un estudio morfológico más profundo y un análisis cladístico más abarcativo que incluya a todas las especies de *Eupatorium* y *Austroeupatorium* para dilucidar la correcta posición sistemática de *Stomatanthes zambiensis*.

c. Comentarios acerca de la validez de la subtribu Eupatoriinae

Las Eupatoriinae, como fueron definidas por King & Robinson (1987) incluyen, además del género *Eupatorium* s.s., a *Stomatanthes*, *Hatschbachiella* y *Austroeupatorium*. Schmidt & Schilling (2000) ubican a *Stomatanthes* más cercano a Praxelinae (*Chromolaena*), y concluyen que la clasificación de la subtribu Eupatoriinae dada por King & Robinson (1987) no es consistente con la filogenia molecular obtenida en su trabajo. Todas las especies de los géneros correspondientes a la subtribu Eupatoriinae se agruparon juntas, con un soporte de JN de 72% y sustentadas por las siguientes sinapomorfías: 27.0 (corolas blancas), 28.2 (papilas en los lóbulos de la corola dispuestas en un sola cara), 41.0 (cipsela prismática), y por el carácter 15.0 (4-5 flores por capítulo). El ancho del limbo (1-1,1 mm) también agrupó a todas las especies de la subtribu. La presencia de pelos en la base del estilo, carácter que fue utilizado por Robinson (1987) para circunscribir a las Eupatoriinae no posee en

este análisis validez para el agrupamiento, dado que *Campuloclinium macrocephalum*, perteneciente a la subtribu Gyptidiinae, presenta pelos en la base del estilo y se ha observado su presencia en otros miembros de Gyptidiinae, no incluidos en el presente análisis cladístico. El reducido número de flores por capítulo, sin embargo, demostró ser un carácter adecuado para la delimitación de la subtribu. No obstante, dado que el objetivo de esta tesis no fue comprobar la monofilia de la subtribu, los muestreos no fueron adecuados para ello. Futuros estudios morfológicos y moleculares que incluyan más especies de géneros relacionados de otras subtribus cercanas son necesarios para aportar mayor soporte a la circunscripción de dicha subtribu.

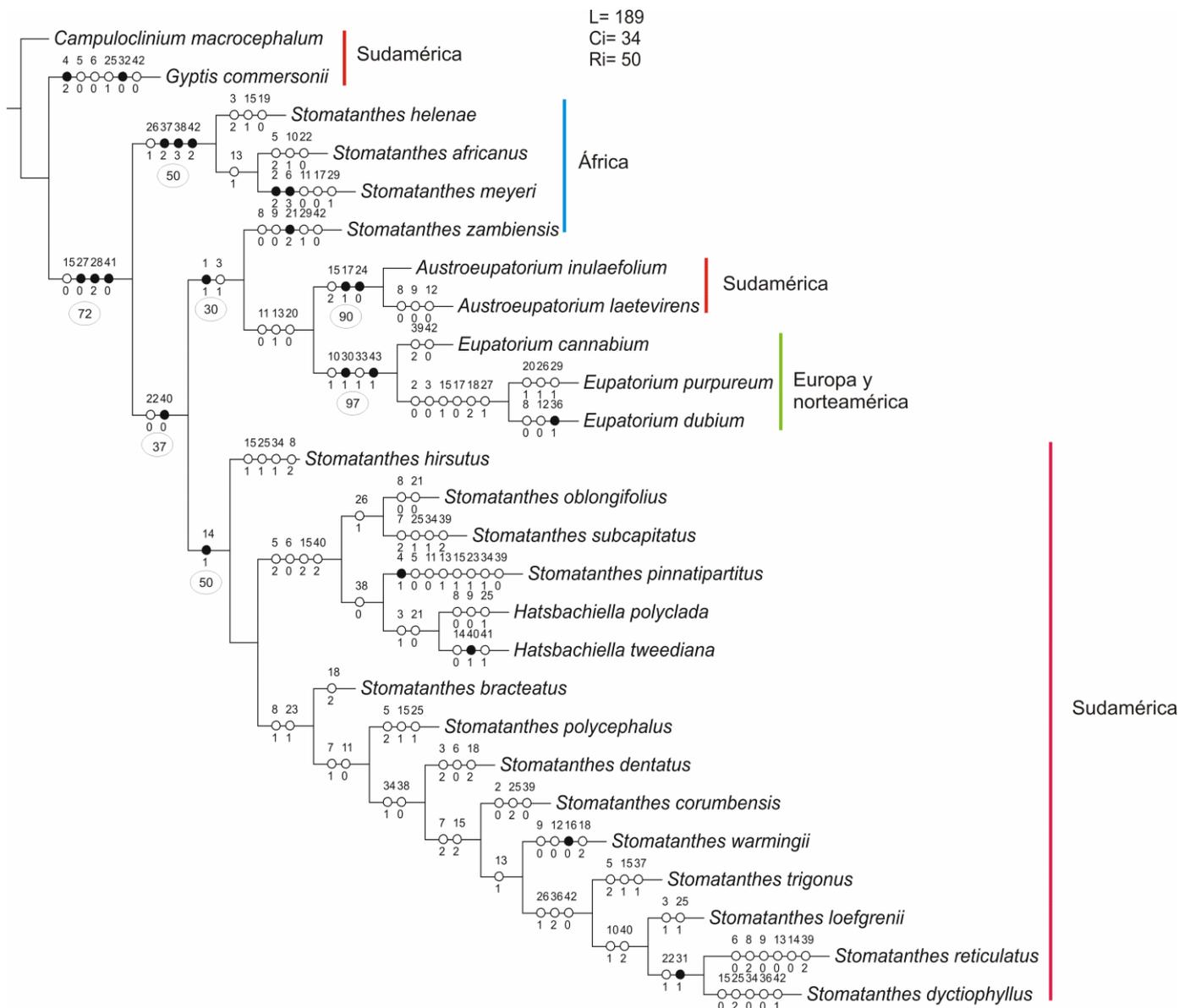


Figura 59. Cladograma de *Stomatantes*. Las sinapomorfías que sustentan las ramas se muestran como círculos negros, los círculos blancos indican caracteres homoplásicos (paralelismos y reversiones). Los valores encerrados en círculos debajo de los nodos indican los soportes de Jackknife con 100 réplicas ($P=50$); se indican los valores superiores a 30.

	123456789111111111222222222233333333334444
	0123456789012345678901234567890123
CM	0100120221111021211002010011000110020412110
HP	0110200001110121211100011002000100000012010
HT	0110200221110021211100010002000100000011110
EC	1110120221011001210010110002010110020220001
EP	1000120221011011020110010112110110020210011
ED	1000120021001011020010110012010110010210011
AI	1110120220011021111010000002000100001210010
AL	1110120000001021111010000002000100001210010
GC	0102000220110021211101011011000000020102100
SA	0100220111111001201100010102000100002322020
SHE	0120120000110011210111010102000100002302020
SM	020013011001100?02?101010102100100002322020
SZ	1110120000110001210120010002100100021410000
SDE	0120101110010101221110110002000101000010010
SW	0100122000001120221110110002000101000010010
SO	0100200000110121211100010102000100000112000
SB	0100120110110101221110110002000100000110010
ST	0100222010011111211110010102000101121010000
SC	0000122110010121211110012002000101000000010
SR	010010020101002121111010102101101120022000
SPI	0101000221011111211110110002000101000002000
SPO	0100221110010111211110111002000100000110010
SHI	0100120220110111211110011002000101000100010
SL	0110121111011121211110011102100101020012000
SS	0100202211110121211110011102000101000122000
SDI	0100120111011101211111012102001100100012010

Tabla 1. Matriz de caracteres cualitativos utilizados en el análisis cladístico.

(Acrónimos de las especies: CM= *Campuloclinium macrocephalum*, HP= *Hastchbachiella polyclada*, HT= *Hastchbachiella tweediana*, EC= *Eupatorium cannabinum*, EP= *Eupatorium purpureum*, ED= *Eupatorium dubium*, AI= *Austroeupatorium inulaefolium*, AL= *Austroeupatorium laetevirens*, GC= *Gyptis commersoni*, SA= *Stomatanthes africanus*, SHE= *Stomatanthes helenae*, SM= *Stomatanthes meyeri*, SZ= *Stomatanthes zambiensis*, SDE= *Stomatanthes dentatus*, SW= *Stomatanthes warmingii*, SO= *Stomatanthes oblongifolius*, SB= *Stomatanthes bracteatus*, ST= *Stomatanthes trigonus*, SC= *Stomatanthes corumbensis*, SR= *Stomatanthes reticulatus*, SPI= *Stomatanthes pinnatipartitus*, SPO= *Stomatanthes polycephalus*, SHI= *Stomatanthes hirsutus*, SL= *Stomatanthes loefgrenii*, SS= *Stomatanthes subcapitatus*, SDI= *Stomatanthes dictiophyllus*).

	LH	AH	LI	LC	AL	AT	LT	LAC
CM	3.00-8.00	1.00-2.50	1.00-1.50	6.00-7.00	1.20-1.50	0.60-0.75	2.00-2.40	0.30-0.35
HP	0.30-0.70	0.30-0.40	0.50-0.70	4.00-4.75	1.20-1.40	0.20-0.25	1.20-1.50	0.15-0.20
HT	2.50-4.00	0.40-0.80	0.30-0.50	2.30-2.75	0.80-1.00	0.25-0.38	0.70-0.85	0.12-0.15
EC	3.00-8.00	1.50-3.00	0.40-0.60	4.40-5.00	0.70-1.00	0.28-0.38	1.20-1.50	0.30-0.38
EP	4.50-8.00	1.50-3.80	0.40-0.80	4.50-5.00	0.80-1.13	0.40-0.55	1.50-1.38	0.30-0.35
ED	8.00-14.0	3.00-6.00	0.20-0.80	4.00-4.50	0.80-1.13	0.60-0.75	1.20-1.50	0.25-0.30
AI	3.00-7.00	1.00-3.00	0.30-0.50	2.80-3.25	0.50-0.75	0.15-0.18	0.50-0.65	0.18-0.22
AL	3.00-5.00	0.30-0.70	0.20-0.30	3.00-3.50	0.80-1.00	0.19-0.23	0.90-1.10	0.25-0.28
GC	3.00-6.00	0.90-2.30	0.60-0.90	4.00-5.00	1.20-1.50	0.45-0.63	1.80-2.12	0.20-0.25
SA	0.80-6.20	0.20-2.20	0.80-1.40	4.50-8.25	1.00-1.90	0.30-0.90	1.30-2.00	0.30-0.45
SHE	3.50-8.00	0.50-1.50	0.40-0.50	4.00-6.00	0.70-1.10	0.60-0.80	1.80-2.00	0.25-0.30
SM	3.50-5.50	4.00-7.00	0.50-0.80	5.00-6.00	1.00-1.40	0.60-0.90	1.50-2.00	0.25-0.30
SZ	3.00-7.00	0.50-1.50	0.70-1.00	5.50-6.00	1.00-1.50	0.30-0.50	0.80-0.90	0.30-0.40
SDE	2.00-4.00	0.50-1.50	0.40-0.70	3.00-3.75	0.60-0.75	0.30-0.50	0.70-0.90	0.10-0.15
SW	4.00-6.00	1.50-3.00	0.70-0.90	5.75-6.25	1.00-1.50	0.30-0.40	2.00-2.25	0.40-0.50
SO	4.00-8.00	1.30-3.00	0.50-0.60	4.00-4.50	1.20-1.50	0.35-0.45	2.00-2.30	0.20-0.30
SB	4.00-5.50	2.00-3.00	0.40-0.60	4.00-5.00	0.90-1.15	0.50-0.75	1.00-1.50	0.30-0.40
ST	5.00-9.50	3.00-6.00	0.50-0.70	4.00-5.00	1.20-1.50	0.60-0.70	1.00-1.40	0.40-0.50
SC	5.00-8.50	2.00-3.00	0.30-0.40	0.70-0.90	0.25-0.34	0.10-0.12	0.60-0.75	0.12-0.16
SR	1.40-7.40	0.50-2.00	0.80-1.20	4.50-5.25	2.00-2.50	0.30-0.60	1.20-1.50	0.01-0.02
SPI	0.50-2.00	0.20-0.50	0.30-0.60	3.15-4.00	1.00-1.20	0.50-0.75	1.00-1.50	0.10-0.12
SPO	2.00-4.00	1.00-2.00	0.50-0.70	3.70-4.20	1.00-1.15	0.50-0.60	1.30-1.40	0.30-0.40
SHI	5.00-6.00	1.50-2.00	0.40-0.60	3.00-3.50	0.60-0.75	0.45-0.60	0.90-1.20	0.10-0.15
SL	6.50-8.00	3.50-5.00	0.60-0.90	4.00-5.70	1.00-1.40	0.40-0.60	1.00-1.20	0.20-0.25
SS	4.00-8.00	1.00-3.00	0.40-0.70	4.00-5.25	1.00-1.50	0.50-0.75	1.25-1.60	0.25-0.35
SDY	6.60-7.50	3.50-4.30	0.70-1.00	5.50-6.50	1.20-1.50	0.35-0.45	1.70-2.00	0.28-0.40

Tabla 2. Matriz de caracteres cuantitativos utilizados en el análisis cladístico. Los valores están expresados en rangos estandarizados.

(Acrónimos de las especies: CM= *Campuloclinium macrocephalum*, HP= *Hastchbachiella polyclada*, HT= *Hastchbachiella tweediana*, EC= *Eupatorium cannabinum*, EP= *Eupatorium purpureum*, ED= *Eupatorium dubium*, AI= *Austroeupatorium inulaefolium*, AL= *Austroeupatorium laetevirens*, GC= *Gyptis commersoni*, SA= *Stomatanthes africanus*, SHE= *Stomatanthes helenae*, SM= *Stomatanthes meyeri*, SZ= *Stomatanthes zambiensis*, SDE= *Stomatanthes dentatus*, SW= *Stomatanthes warmingii*, SO= *Stomatanthes oblongifolius*, SB= *Stomatanthes bracteatus*, ST= *Stomatanthes trigonus*, SC= *Stomatanthes corumbensis*, SR= *Stomatanthes reticulatus*, SPI= *Stomatanthes pinnatipartitus*, SPO= *Stomatanthes polycephalus*, SHI= *Stomatanthes hirsutus*, SL= *Stomatanthes loefgrenii*, SS= *Stomatanthes subcapitatus*, SDY= *Stomatanthes dyctiophyllus*. Acrónimos de los caracteres: LH= Longitud de la hoja, AH= Ancho de la hoja, LI= Longitud del involucro, AL= Ancho del limbo, AT= Ancho del tubo, LT= Longitud de las tecas. LAC= Longitud del apéndice conectival).

Tabla 3. Caracteres cualitativos y sus estados utilizados en el análisis cladístico.

1- Disposición de las hojas	0. ausente
0. no verticiladas	1. tomentoso o tomentuloso
1. verticiladas	2. hirsuto
2- Presencia de pecíolo	9- Pubescencia en el envés de la hoja
0. pecioladas	0. ausente
1. sésiles o brevemente pecioladas	1. tomentoso o tomentuloso
2. algunas hojas pecioladas y otras sésiles o brevemente pecioladas	2. hirsuto
3- Forma de la hoja	10- Pelos glandulares en la lámina
0. ovada u obovada	0. ausentes
1. elíptica u orbicular	1. presentes
2. oblonga o linear	11- Tipo de venación de la hoja
4- Grado de partición de la hoja	0. pinnatinervada
0. entera	1. trinervada
1. lobulada o pinatífida	12- Pubescencia del tallo
2. pinatipartida o pinatisecta	0. ausente
5- Margen foliar	1. presente
0. siempre entero	13- Capitulescencia
1. siempre crenado, dentado o aserrado	0. laxa
2. a veces entero, a veces dentado, crenado o aserrado	1. densa
6- Base de la hoja	14- Tipo de capitulescencia
0. atenuada	0. cimas corimbiformes
1. redondeada	1. cimas paniculiformes piramidales
2. cuneada	15- Número de flores por capítulo
3. cordada	0. 4-5
7- Ápice de la hoja	1. 6-8
0. agudo o acuminado	2. más de 8
1. obtuso o redondeado	16- Pubescencia en el pedúnculo
2. agudo o redondeado	1. presente
8- Pubescencia en el haz de la hoja	0. ausente

17- Forma del involucro

- 0. cilíndrico
- 1. hemiesférico
- 2. acampanado

18- Filarias

- 0. casi iguales, en 1 o 2 series (“eximbricado”)
- 1. diferentes en longitud, en 2 o más series (“subimbricado”)
- 2. muy diferentes en longitud, en 3 o más series (“imbricado”)

19- Pubescencia en las filarias

- 0. ausente
- 1. presente

20- Nerviación prominente en forma de 2-3 bandas más oscuras en las filarias

- 0. ausente
- 1. presente

21- Ápice de las filarias

- 0. obtuso o redondeado o truncado
- 1. agudo o acuminado
- 2. caudado

22- Forma del receptáculo

- 0. plano
- 1. levemente convexo
- 2. fuertemente convexo

23- Forma de la corola

- 0. infundibuliforme
- 1. tubular

24- Pubescencia en la corola

- 0. ausente
- 1. presente

25- Tipo de tricoma en la corola

- 0. sólo tricomas glandulares
- 1. tricomas glandulares y uniseriados simples
- 2. pelos gemelos y glandulares

26- Estomas en la corola

- 0. ausentes
- 1. presentes

27- Color de la corola

- 0. siempre blancas
- 1. blancas, rosadas, lilas

28- Papilas en los lóbulos de la corola

- 0. ausentes
- 1. presentes en ambos lados
- 2. presentes de un solo lado

29- Apéndice conectival

- 0. bien desarrollado, ovado-oblongo
- 1. corto, más ancho que largo, truncado en el ápice

30- Collar anterol

- 0. con células engrosadas
- 1. con células no engrosadas

31- Base de las anteras

- 0. redondeada u obtusa
- 1. sagitada

32- Base del estilo

- 0. glabra
- 1. pubescente

33- Estilopodio

- 0. ausente
- 1. presente

34- Ápice de las ramas del estilo

- 0. linear a espatulado
- 1. clavado

35- Número de costillas de las cipselas

- 0. 4-6
- 1. más de 6

36- Carpopodio

- 0. simétrico, bien desarrollado
- 1. no simétrico, bien desarrollado
- 2. poco desarrollado o ausente

37- Forma de las células del carpopodio

- 0. subcuadradas
- 1. oblongas
- 2. oblongas y subcuadradas

38- Tipo de tricomas en la cipsela

- 0. pelos gemelos y algunos glandulares
- 1. sólo pelos gemelos
- 2. sólo pelos glandulares
- 3. pelos gemelos y ramificados y algunos glandulares
- 4. numerosos pelos glandulares y algunos gemelos atípicos

39- Células apicales de las cerdas del papus

- 0. de ápice redondeado
- 1. de ápice agudo
- 2. de ápice redondeado o agudo

40- Tipo de papus

- 0. escábrido
- 1. plumoso
- 2. subplumoso

41- Forma de la cipsela

- 0. prismática
- 1. estipitada

42- Paredes de las células del carpopodio

- 0. no engrosadas o débilmente engrosadas
- 1. engrosadas
- 2. las más externas engrosadas, las interiores no engrosadas

43- Papilas de las ramas estigmáticas

- 0. no apiculadas
- 1. apiculadas

X- ANÁLISIS FENÉTICOS

El uso de patrones de similitud global entre organismos con todos los caracteres disponibles evitando (a) considerar los episodios evolutivos que produjeron la similitud observada y (b) la ponderación *a priori* de los caracteres para la estimación de afinidades y la formulación de clasificaciones es el campo abarcado por el feneticismo (Cain & Harrison, 1960 & Mayr, 1981).

Con la divulgación de los trabajos de Michener & Sokal (1957) y Sneath (1957) el feneticismo comenzó a tener avances significativos. Mas tarde, en 1963, Sokal & Sneath publicaron una obra general sobre esta metodología que fue retomada diez años después y que desde entonces ha sido considerada como la obra de referencia en el feneticismo (Sneath & Sokal, 1973). Los estudios botánicos tradicionales de clasificación han sido en gran parte fenéticos. Sin embargo, con la introducción de métodos numéricos como aproximación operativa a este proceso, se considera ahora al feneticismo como una parte de lo que fue llamado **taxonomía numérica** por Sneath & Sokal (1973). El amplio campo de la taxonomía numérica incluye tanto a métodos de feneticismo como métodos cladísticos (Crisci & López Armengol, 1983).

Con el objeto de explorar otras metodologías de agrupamiento de las especies, se llevaron a cabo dos metodologías fenéticas: análisis de *clusters* (*cluster analysis*) y un escalamiento multidimensional no métrico (*non-metric multidimensional scalling*). Ambos métodos fueron aplicados utilizando el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Los resultados obtenidos (Figs. 60; 61) concuerdan en términos generales con aquellos obtenidos mediante el análisis cladístico: las especies africanas de *Stomatanthes* (con excepción de *S. zambiensis*) se agruparon juntas; *S. zambiensis* resultó más relacionada con los géneros *Eupatorium* y *Austroeupatorium*; las especies sudamericanas de *Stomatanthes* y las especies pertenecientes al género *Hatsbachiella* formaron un grupo. La única diferencia con los resultados obtenidos mediante el análisis cladístico son las relaciones existentes entre las especies del grupo conformado por los taxones

sudamericanos de *Stomatanthes* y *Hastbachiella*. Como ya se había mencionado, las relaciones dentro de este grupo no resultan claras tampoco mediante la metodología cladística, pero de lo que no caben dudas es que las especies de *Hastbachiella* quedan incluidas con las especies sudamericanas de *Stomatanthes*. Tanto en el análisis de *clusters* como el escalamiento multidimensional no métrico, *Hastbachiella* aparece más relacionada con *Stomatanthes oblongifolius* y *S. subcapitatus*, mientras que en el análisis cladístico *Hastbachiella* se relaciona además con *S. pinnatipartitus*.

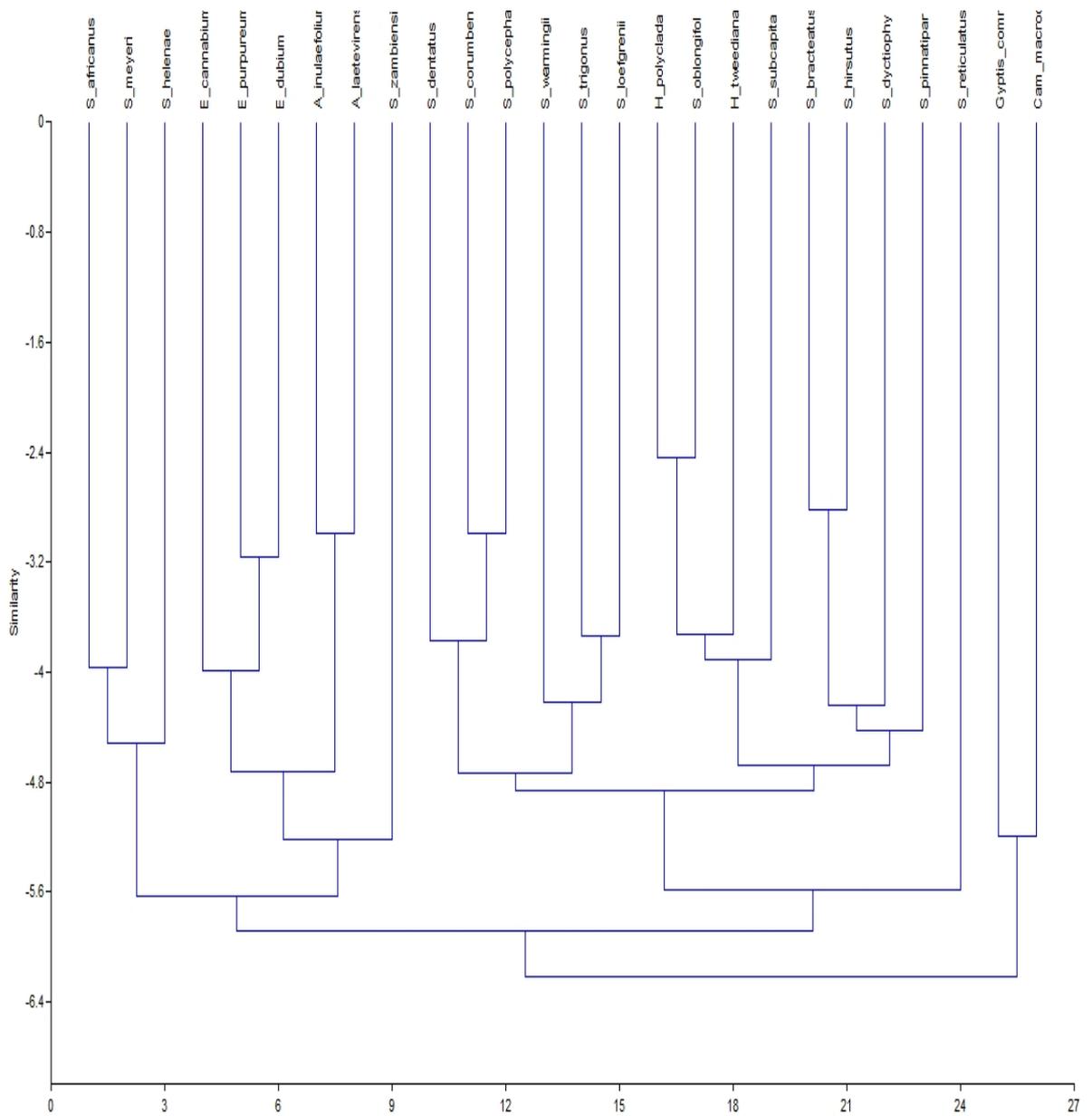


Figura 60. Análisis de *clusters* de las especies de *Stomatanthes* y géneros relacionados. Se utilizaron distancias euclidianas como medida de distancia global.



Figura 61. Escalamiento multidimensional no métrico de las especies de *Stomatanthes* y géneros relacionados.

XI- ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

1- INTRODUCCIÓN

Bremer & Gustafsson (1997) postulan que el origen de la “Sunflower Alliance” (Asteraceae – Goodeniaceae – Calyceraceae) fue el Este de Gondwana hacia fines del Cretácico. Los registros polínicos más antiguos de Asteraceae son asignados a Carduoideae y Mutisioideae del Paleógeno (Eoceno-Oligoceno, 37-55 millones de años) de África, Australia y sur de Sudamérica (Zavada & De Villiers, 2000; Barreda *et al.*, 2009). Abundantes granos de polen fósiles de Asteraceae han sido encontrados hasta el momento, particularmente correspondientes al Mioceno (Graham, 1996; Barreda *et al.*, 2010a). El registro de microfósiles de Asteraceae y las familias más estrechamente relacionadas (Goodeniaceae y Calyceraceae) poseen escaso registro de microfósiles (DeVore & Stuessy, 1995; Graham, 1996).

Recientemente Barreda *et al.* (2010b) descubrieron el primer microfósil (un capítulo asociado a granos de polen) claramente asignable a Asteraceae, proveniente de la región noroeste de Patagonia, correspondiente al Eoceno Medio (47.5 millones de años). Esta datación coincide aproximadamente con aquella estimada por Funk *et al.* (2005) (50 millones de años) y por Kim *et al.* (2005) (42-47 millones de años) sobre la base de tasas de sustitución de distintos genes.

La tribu Eupatorieae, de acuerdo a los últimos análisis filogenéticos en Asteraceae, sería uno de los linajes más derivado y de más reciente aparición dentro de la familia. No existen registros fósiles de la tribu Eupatorieae que permitan realizar inferencias precisas acerca de la edad cronológica de la misma, pero sí existen algunos registros fósiles polínicos de otras tribus cercanas (Heliantheae-Helenieae) que datan de aproximadamente 15 millones de años (Mioceno medio) (Demarcq *et al.*, 1976; Nagy, 1969; Gray, 1964). Por otro lado, Schmidt & Schilling (2000) estimaron mediante el análisis de las tasas evolutivas del gen *ndhF*, que el tiempo de divergencia entre la tribu Eupatorieae y la tribu Heliantheae ocurrió hace 14,8 millones de años (Mioceno

tardío-Plioceno) en América del Norte, coincidiendo con el registro polínico fósil. De acuerdo a los mismos autores, el género *Eupatorium* s.s. se habría originado hace unos 7,4 millones de años (Plioceno tardío-Pleistoceno), posiblemente también en América del Norte, donde hipotéticamente se encuentran los ancestros de la tribu Eupatorieae.

Análisis biogeográficos de filogenias basadas en los genes ITS y cpDNA también postulan a América del Norte como el inicio de la diversificación del grupo Helianthoideo (que incluye la tribu Eupatorieae) en el Nuevo Mundo (Baldwin *et al.*, 2002; Panero & Funk, 2002). Dispersiones posteriores hacia América Central y América del Sur ocurrieron en una amplia variedad de linajes y fueron seguidas por una gran radiación de las Heliantheae, Millerieae y Eupatorieae (Baldwin, 2009). El ancestro de la subtribu Eupatoriinae como se encuentra actualmente definida, probablemente presentó una amplia distribución en América, África y Eurasia.

Stomatanthus R.M. King & H. Rob., en su sentido amplio, poseía una distribución disyunta poco común en la familia Asteraceae: América del Sur – África. Sólo unos pocos géneros muestran el mismo patrón de distribución, por ejemplo los géneros hermanos *Chaptalia* y *Gerbera*, y las especies de los géneros *Achyrocline*, *Acmella* y *Flaveria* (Bremer, 1993). Jansen (1985) sugirió para la disyunción de *Stomatanthus* s.l. una explicación a través de la dispersión a larga distancia, como ocurre en el caso del género *Acmella*, donde las especies de África quedan dentro del clado de las especies de América el Sur y varios pares de especies africanas-sudamericanas son hermanas.

El análisis biogeográfico llevado a cabo en esta tesis tuvo como objetivo:

- Desarrollar un estudio de biogeografía histórica del género *Stomatanthus* mediante la aplicación de DIVA y Áreas ancestrales para dilucidar los procesos que podrían haber moldeado la distribución actual del género.

2- METODOLOGÍA

Análisis de dispersión y vicarianza (DIVA)

Los métodos basados en eventos han ganado reconocimiento en la biogeografía histórica en los últimos años (Miranda-Esquivel, 1999; Zink, Blackwell-Rago & Ronquist, 2000; Sanmartín, Enghoff & Ronquist, 2001; Vinnersten & Bremer, 2001). A diferencia de la mayoría de los otros métodos biogeográficos históricos, los métodos basados en eventos postulan modelos explícitos de los procesos que afectan la distribución geográfica de los seres vivos. Los diferentes tipos de procesos (dispersión, extinción, duplicación y vicarianza) son identificados y se les asignan valores de costo-beneficio bajo un modelo explícito de funcionamiento de la naturaleza. En consecuencia, la historia de la distribución de un taxón es inferida sobre la base de la información filogenética y aplicando el criterio de máximo beneficio y mínimo costo con respecto a todos o sólo a algunos de estos procesos (Crisci *et al.*, 2000, 2003). El análisis de dispersión y vicarianza (DIVA) es uno de los métodos basados en eventos más utilizado. Este método fue desarrollado por Ronquist (1997) a partir de las ideas de Ronquist (1990), aplicadas originalmente a asociaciones entre especies. La reconstrucción de las áreas ancestrales de un taxón se realiza sobre la base de su cladograma de áreas y de dos reglas de optimización y una matriz de costos asignados a los distintos tipos de eventos. Las reglas de optimización son las siguientes:

- El nodo ancestral no puede contener un área que no esté ocupada por alguno de sus descendientes.
- El nodo ancestral debe contener al menos un área de la distribución de cada uno de sus dos nodos descendientes.

DIVA opera a través de la optimización de una matriz tridimensional de costos, construida sobre la base de datos de distribución y cladísticos de uno o más grupos de organismos que habiten un grupo de áreas en común. Las premisas para la construcción de estas matrices son las siguientes: si la especiación se debe a vicarianza, separando una distribución amplia en dos grupos de áreas mutuamente excluyentes, el costo asignado es 0; la

especiación dentro de un área única (simpatria o duplicación) tiene un costo de 0; los eventos de dispersión entre áreas tienen un costo de 1 por cada área agregada a la distribución original; y los eventos de extinción tienen asimismo un costo de 1 por cada área eliminada de la distribución.

Las reconstrucciones de DIVA para diferentes grupos de organismos que habitan el mismo conjunto de áreas, pueden compararse para contrastar hipótesis acerca de eventos geográficos generales (Ronquist, 1997). Este tipo de análisis permite reconstruir escenarios biogeográficos, que incluyen la posibilidad de la existencia de relaciones reticuladas entre las áreas, y no únicamente las relaciones de tipo jerárquicas (*Crisci et al.*, 2000; Posadas & Morrone, 2001).

Para la aplicación del DIVA se utilizó el programa de computación desarrollado por Ronquist (1996) DIVA 1.1. Como resultado de la aplicación de este programa se generan la o las reconstrucciones posibles de las distribuciones ancestrales para cada nodo del cladograma del taxón en estudio.

Áreas ancestrales

El método de áreas ancestrales fue formulado por Bremer (1992, 1995). Este método consiste en establecer la probabilidad relativa de que determinadas áreas sean parte del área ancestral de un taxón a partir de la topología de su cladograma de áreas. Bremer consideró que la búsqueda de las áreas ancestrales de un grupo determinado de organismos es una parte válida del estudio de la historia natural de ese grupo. El método de áreas ancestrales sostiene dos postulados:

- Las áreas que son topológicamente más plesiomórficas en un cladograma (presentes en las ramas más profundas) de un grupo particular de taxones, tienen la mayor probabilidad de ser parte del área ancestral de ese grupo respecto de aquellas que son posicionalmente más apomórficas.
- Las áreas representadas en numerosas ramas del cladograma tienen mayor probabilidad de ser parte del área ancestral respecto a aquellas representadas en pocas ramas.

El primer paso para la aplicación de este método consiste en seleccionar un cladograma del grupo en estudio. Luego se determina la distribución de los taxones en las áreas que se utilizarán en el análisis. Cada área se considera un carácter binario con dos estados, presente o ausente. El método de áreas ancestrales desarrollado por Bremer utiliza como criterio de optimización el de Camin & Sokal, el cual prohíbe las reversiones, para cuantificar dos parámetros:

- 1- La profundidad a la que cada área aparece en el cladograma (distancia respecto a los nodos basales).
- 2- El número de veces que aparece cada área en el cladograma.

Se parte primero del supuesto que el área ancestral sea idéntica al área actual de distribución de los taxones. En este modelo de todas pérdidas/ninguna ganancia, el estado ancestral para cada área individual se considera una presencia (=1) con el supuesto de que todas las transformaciones deben ser 1 --- 0. Todas las áreas ausentes se consideran como pérdidas en el cladograma. Luego se considera la opción alternativa de que el área ancestral se halla vacía y ninguna de las áreas individuales es parte del área ancestral. En este modelo no hay pérdidas y todas las presencias de área son el resultado de ganancias. Se especifica el estado ancestral como ausencia (=0) con el supuesto de que todas las transformaciones deben ser 0 --- 1.

Por último, el número de ganancias (G) y de pérdidas (L) obtenidas para cada área individual se colocan en una tabla. El cociente G/L es usado para comparar la probabilidad relativa de que las áreas individuales fueran parte del área ancestral. Un valor alto de G/L para un área determinada indica una alta probabilidad de que ésta haya sido parte del área ancestral (*Crisci et al.*, 2000).

La aplicación del método de áreas ancestrales de Bremer fue realizado de manera manual mediante el análisis de la topología del cladograma obtenido en el presente trabajo de tesis.

3- RESULTADOS

Análisis de dispersión vicarianza (DIVA)

Áreas utilizadas:

A: África

B: Europa-Asia

C: Sudamérica

D: Norteamérica

La reconstrucción óptima de las áreas ancestrales en los nodos implica 4 eventos de dispersión. El área ancestral reconstruida por DIVA para el nodo basal es Sudamérica, donde se hallan actualmente distribuidas *Campuloclinium macrocephalum* y *Gyptis commersonii*, especies pertenecientes a la subtribu Gyptidinae. A través del análisis de las reconstrucciones de las áreas en cada nodo del cladograma, se observan en el nodo 49 tres eventos de dispersión desde Sudamérica hacia África, Norteamérica y Europa-Asia con una duplicación en Sudamérica (Fig. 62). A continuación, se produce un evento vicariante entre África (nodo 28) y Sudamérica-Norteamérica-Europa-Asia (nodo 48). Las tres especies africanas (*Stomatantes africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri*) permanecen distribuidas en África. En el nodo Sudamérica-Norteamérica-Europa-Asia, se produce por un lado una duplicación en Sudamérica, donde quedan distribuidas todas las especies sudamericanas de *Stomatantes* y *Hatsbachiella*, y por otro lado, una recolonización de África a través de un evento de dispersión en el nodo 33. A partir de este nodo, se producen eventos vicariantes, primero entre África y el resto de las áreas y posteriormente se separan Sudamérica por un lado, y Norteamérica-Europa y Asia por el otro. Finalmente, se produce el último evento vicariante entre Norteamérica y Europa-Asia.

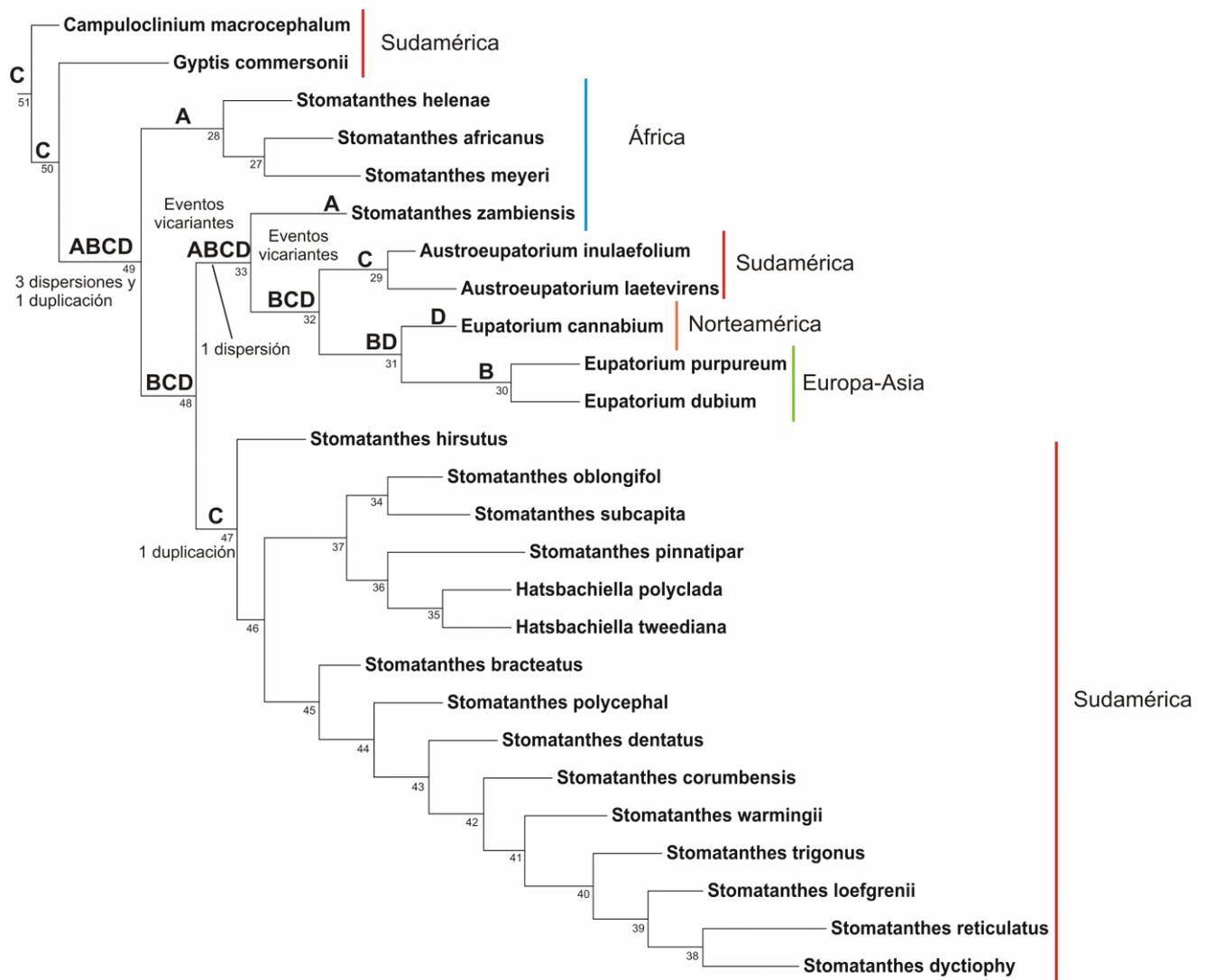


Figura 62. Representación gráfica de los resultados obtenidos mediante el método DIVA. Se indican los eventos de dispersión, vicarianza y duplicación. Las letras sobre los nodos indican las áreas reconstruidas por DIVA en cada nodo. Los números indican el número de nodo. A: África; B: Europa-Asia; C: Sudamérica; D: Norteamérica.

Áreas ancestrales

El análisis de áreas ancestrales arrojó como resultado a Sudamérica como área ancestral para el grupo analizado, con el valor más alto de G/L.

	Ganancias (G)	Pérdidas (L)	Ganancias/Pérdidas (G/L)
África	2	4	0,5
Europa-Asia	1	8	0,125
Sudamérica	4	3	1,33
Norteamérica	1	7	0,143

4- DISCUSIÓN

La distribución en el Nuevo Mundo de las Eupatoriinae está caracterizada por la falta de continuidad a través de México y América Central. Esto contrasta con la distribución de otras subtribus representadas en América del Norte (Mlkaniinae, Fleischmaniinae, Oxylabiinae y Alominae), las cuales se distribuyen de manera más o menos continua a través de América Central y América del Sur (Schmidt & Schilling, 2000).

Los resultados obtenidos mediante la aplicación del método de áreas ancestrales muestran que Sudamérica habría sido al área ancestral del grupo en estudio. Estos resultados concuerdan con los obtenidos mediante DIVA. Funk *et al.* (2005) realizaron un análisis de áreas ancestrales para toda la familia Asteraceae obteniendo como el área ancestral más probable el sur de Sudamérica en primer lugar, y Brasil, en segundo lugar.

Como se mencionó en la introducción, el ancestro de la subtribu Eupatoriinae como se encuentra actualmente definida, probablemente presentó una amplia distribución en América, África y Eurasia.

De acuerdo a los resultados obtenidos con DIVA 1.1, la historia biogeográfica de *Stomatanthes sensu lato* ha estado signada por procesos de dispersión y vicarianza, siendo el punto más destacable que las cuatro especies presentes en África no constituyen un grupo monofilético, si no que habrían llegado a África por dispersión en dos momentos distintos. En un primer evento de dispersión habría colonizado África el grupo ancestral que dio origen a las especies *S. helenae*, *S. africanus* y *S. meyeri* (nodo 28). En el nodo 33 se observa el segundo evento de dispersión a África, quedando como representante en dicho continente la especie *S. zambiensis*.

Dado que el género *Stomatanthes* no es monofilético, las interpretaciones biogeográficas se harán por separado para:

- 1- *Stomatanthes sensu stricto*, conformado por las especies *S. africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri*.
- 2- La especie africana *Stomatanthes zambiensis*.
- 3- Las especies de América del Sur de *Stomatanthes s.l.-Hastbachiella*, especies muestreadas de *Austroeupatorium* y *Eupatorium s.s.*

1- *Stomatanthes sensu stricto* se habría originado en África. El muestreo de géneros no es suficientemente amplio para determinar cuál sería el género hermano de *Stomatanthes s.s.* Posiblemente esté relacionado con las especies euroasiáticas de *Eupatorium s.s.* El tiempo estimado de divergencia entre las especies de *Eupatorium s.s.* de América del Norte y las euroasiáticas es de 3,5 millones de años. Estas fechas indican que las migraciones (posiblemente vía Beringia) ocurrieron bajo condiciones boreales durante el Plioceno (Schmidt & Schilling, 2000). *Stomatanthes sensu stricto* se habría originado con posterioridad, ya en los tiempos del Pleistoceno, posiblemente debido a una migración hacia el sur en el comienzo de los primeros ciclos glaciares que caracterizan este período (Swenson & Bremer, 1997).

2- Sobre la base de los taxones considerados en el análisis cladístico, *Stomatanthes zambiensis*, distribuido en África, habría llegado allí por dispersión. Sin embargo, es importante mencionar que dado que esta especie

estaría filogenéticamente más relacionada con *Eupatorium* s.s. y *Austroeupatorium* sería necesario efectuar un muestreo mayor para poder establecer sus verdaderas relaciones filogenéticas y realizar una mejor interpretación de su historia biogeográfica.

3- El área ancestral para las especies de América del Sur de *Stomatanthes* s.l.-*Hastbachiella* y las especies muestreadas de *Eupatorium* s.s. y *Austroeupatorium* sería América y Eurasia. Los ancestros de *Eupatorium* s.s. y *Austroeupatorium*, de acuerdo a los resultados obtenidos habrían estado distribuidos en América y Eurasia.

Las especies de América del Sur de *Stomatanthes* s.l.-*Hastbachiella* poseen su ancestro en América del Sur. Dentro de este clado, se distinguen dos grandes grupos: uno conformado por *Stomatanthes oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus*, *Hastbachiella polyclada* y *H. tweediana*, y el otro, por las restantes especies de *Stomatanthes* s.l. Las especies del primer grupo (con excepción de *S. pinnatipartitus*) se distribuyen al Sur de Brasil, sur de Paraguay, Uruguay y NE de Argentina. Generalmente están asociadas a climas mesofíticos, con precipitaciones anuales medias, en pastizales abiertos, pampas y zonas serranas. El otro grupo, está conformado por especies que habitan el Cerrado de Brasil, con excepción de *S. bracteatus*, que se distribuye en la Caatinga. Estos ecosistemas son fuertemente estacionales, con precipitaciones menores a 1600 mm anuales y con varios meses de sequía (menos de 100 mm). La existencia de estos ecosistemas se relaciona con las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, donde América del Sur habría experimentado períodos de extrema sequía y disminución de la temperatura, alternados con períodos lluviosos y cálidos (Ledru *et al.*, 1996; Pennington, *et al.*, 2000; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). Sin embargo, otros autores no concuerdan con esta idea, argumentando que no existieron condiciones de sequía en los períodos glaciares en base a evidencia geomorfológica en la región del Amazonas (Colinvaux *et al.*, 1999). La divergencia entre los clados mencionados podría deberse a fragmentación del hábitat en este periodo.

XII- CONCLUSIONES

A continuación se enumeran las conclusiones de esta tesis:

1- Todas las especies de *Stomatanthes sensu lato* fueron por primera vez correctamente descritas e ilustradas, aportándose mapas de distribución, datos ecológicos, fenológicos y usos de sus diferentes especies.

2- De acuerdo a los resultados obtenidos en el análisis cladístico desarrollado el género *Stomatanthes* tal como fue definido por King y Robinson no constituye un grupo monofilético. La presencia de estomas en la corola fue un carácter compartido sólo por las especies africanas del género, con excepción de *S. zambiensis*, constituyendo un clado bien definido sustentado por las sinapomorfías 37.2 (células del carpodidio oblongas y subcuadradas), 38.3 (pelos gemelos y ramificados y algunos glandulares en la cipsela) y 42.2 (paredes de las células externas del carpodidio engrosadas y las internas no engrosadas) y por el carácter 26.1 (presencia de estomas en la corola), mientras que las restantes especies sudamericanas de género constituyen un clado separado sustentado por la sinapomorfía capitulescencia en cima paniculiforme piramidal. Las especies pertenecientes al actual género *Hastbachiella*, de distribución restringida al este de Sudamérica, quedaron incluidas dentro del clado de las especies sudamericanas de *Stomatanthes*. En esta tesis se propone la transferencia de las especies sudamericanas de *Stomatanthes s.l.* al género *Hastbachiella*, quedando *Stomatanthes s.s.* conformado únicamente por las especies africanas *S. africanus*, *S. helenae* y *S. meyeri*. Los análisis fenéticos concuerdan en términos generales con aquellos obtenidos mediante el análisis cladístico: las especies africanas de *Stomatanthes* (con excepción de *S. zambiensis*) se agruparon juntas; *S. zambiensis* resultó más relacionada con los géneros *Eupatorium* y *Austroeupatorium*; las especies sudamericanas de *Stomatanthes s.l.* y las especies pertenecientes al género *Hastbachiella* formaron un grupo. La única diferencia con los resultados obtenidos mediante el análisis cladístico son las relaciones existentes entre las especies del grupo conformado por los taxones sudamericanos de *Stomatanthes* y *Hastbachiella*, pero de lo que no caben

dudas es que las especies de *Hastbachiella* quedan incluidas con las especies sudamericanas de *Stomatanthes s.l.*. Tanto en el análisis de clusters como en escalamiento multidimensional no métrico, *Hastbachiella* aparece más relacionada con *Stomatanthes oblongifolius* y *S. subcapitatus*, mientras que en análisis cladístico *Hastbachiella* se relaciona además con *S. pinnatipartitus*.

3- La especie africana *Stomatanthes zambiensis* aparece como hermana del género sudamericano *Austroeupatorium* y del género *Eupatorium*, de distribución en el Hemisferio Norte. Su transferencia a cualquiera de los dos géneros no estaría justificada en base al análisis cladístico ni tampoco su inclusión en el género *Stomatanthes s.s.* A mi criterio, esta especie debe ser excluida del género *Stomatanthes* debido al gran número de caracteres que la diferencian del mismo. Los datos disponibles actualmente son insuficientes para tomar una decisión taxonómica, por lo cual se plantea la necesidad de realizar un estudio morfológico más profundo y un análisis cladístico más abarcativo que incluya a todas las especies de *Eupatorium* y *Austroeupatorium* para dilucidar la correcta posición sistemática de *Stomatanthes zambiensis*.

4- La división de *Stomatanthes sensu lato* en subgéneros no posee validez de acuerdo a los resultados obtenidos en la presente tesis. El subgénero *Verticifolium* definido por King y Robinson (1975), cuya especie tipo es *Stomatanthes zambiensis*, no tiene valor taxonómico dado que dicha especie se excluye tanto de *Stomatanthes sensu stricto* como de *Stomatanthes sensu lato*. El hecho de que *S. zambiensis* haya sido clasificado dentro de un subgénero nuevo refuerza la idea de que esta especie no pertenece ni a *Stomatanthes s.s.* ni a *Stomatanthes s.l.*

5- Las especies de los géneros correspondientes a la subtribu Eupatoriinae se agruparon juntas en el análisis cladístico. No obstante, dado que el objetivo de esta tesis no fue comprobar la monofilia de la subtribu, los muestreos no fueron adecuados para ello. Futuros estudios morfológicos y moleculares que incluyan más especies de géneros relacionados de otras subtribus cercanas son necesarios para aportar mayor soporte a la circunscripción de dicha subtribu.

6- Se definió un nombre nuevo para *S. pernambucensis* (*S. bracteatus* nov. nom).

7- El material común examinado determinado bajo el nombre *Stomatanthes corumbensis* corresponde a la especie *Stomatanthes hirsutus*, por lo que la especie *Stomatanthes corumbensis* sólo es conocida por el material tipo del nombre.

8- Se designó un Neotipo para *Stomatanthes helenae*.

9- Se reconocen como sinónimos por primera vez los siguientes nombres: *Kuhnia glabrata* var. α , *Kuhnia glabrata* var. β , *Eupatorium oblongifolium* f. *odoratissima*, *E. polycephalum* var. *pinnatifidum*.

10- Se designaron lectotipos para los siguientes taxa: *Stomatanthes oblongifolius*, *Stomatanthes pinnatipartitus*, *Stomatanthes polycephalus*, *Stomatanthes subcapitatus* y *Stomatanthes wamingii*.

11- Se describe una nueva especie: *Stomatanthes reticulatus* para Brasil.

12- Se resuelven problemas nomenclaturales complejos en la especie *Stomatanthes polycephalus*, y se enmienda su descripción original.

13- Se excluyen de *Stomatanthes* por primera vez: *Eupatorium bracteatum* var. *reticulatum* (= *Bejaranoa balansae*) y *Eupatorium oblongifolium* var. *paraguariensis*.

14- Los tricomas son de gran importancia taxonómica en *Stomatanthes*. Por primera vez se describen y tipifican. Se reconocieron tres tipos de tricomas vegetativos: tricomas filiformes simples, tricomas capitados y tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β . Para las partes reproductivas (flores) se reconocieron los siguientes tricomas: pelo gemelo típico, pelo gemelo atípico, tricoma filiforme simple, tricoma glandular biseriado vesicular subtipo β y tricoma glandular biseriado vesicular subtipo α . Finalmente, en la cipsela se

hallaron cuatro tipos de tricomas: pelo gemelo típico, pelo gemelo atípico, tricoma glandular biseriado vesicular subtipo β y tricoma ramificado.

15- Desde el punto de vista biogeográfico, dado que el género *Stomatanthes* no resultó monofilético, las interpretaciones fueron realizadas de manera separada para los diferentes clados:

a- *Stomatanthes sensu stricto* se habría originado en África y posiblemente esté relacionado con las especies euroasiáticas de *Eupatorium s.s.*

Stomatanthes sensu stricto se habría en los tiempos del Pleistoceno, posiblemente debido a una migración hacia el sur en el comienzo de los primeros ciclos glaciares que caracterizan este período

b- *Stomatanthes zambiensis*, distribuido en África, habría llegado allí por dispersión. Sin embargo, dado que esta especie estaría filogenéticamente más relacionada con *Eupatorium s.s.* y *Austroeupatorium* sería necesario efectuar un muestreo mayor para poder establecer sus verdaderas relaciones filogenéticas y realizar una mejor interpretación de su historia biogeográfica.

c- El área ancestral para las especies de América del Sur de *Stomatanthes s.l.*-*Hastbachiella* y las especies muestreadas de *Eupatorium s.s.* y *Austroeupatorium* sería América y Eurasia. Los ancestros de *Eupatorium s.s.* y *Austroeupatorium*, de acuerdo a los resultados obtenidos habrían estado distribuidos en América y Eurasia. Las especies de América del Sur de *Stomatanthes s.l.*-*Hastbachiella* poseen su ancestro en América del Sur. Dentro de este clado, se distinguen dos grandes grupos (*Stomatanthes oblongifolius*, *S. subcapitatus*, *S. pinnatipartitus*, *Hastbachiella polyclada*, *H. tweediana* y las restantes especies de *Stomatanthes s.l.*). La divergencia entre los clados mencionados podría deberse a fragmentación del hábitat durante las oscilaciones climáticas del Pleistoceno.

XIII- LITERATURA CITADA

Abdallah, J. M. & G. G. Monela. 2007. Overview of Miombo woodlands in Tanzania. Working papers of the Finnish Forest Research Institute 50. Proceedings of the First MITMIOMBO Project Workshop, Morogoro, Tanzania.

Baker, J.G. 1876. Compositae, II. Eupatoriaceae. En C. Martius, Flora Brasiliensis, 6(2): 181-374.

Baldwin, B.G., Wessa, B.L. & Panero J.L. 2002. Nuclear rDNA evidence for major lineages of helenioid Heliantheae (Compositae). Systematic Botany 27: 161:198.

Baldwin, B.G. 2009. Heliantheae alliance. En: Funk, V.A.; Susanna, A; Stuessy, T.F & Bayer, R.J. (eds.), Systematic, Evolution and Biogeography of Compositae, Pp.689-711. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, Austria.

Barreda, V., Palazzesi, L. & Marenssi, S. 2009. Palynological records of the Paleogene Río Leona Formation (southernmost South America): stratigraphical and paleoenvironmental implications. Review of Palaeobotany and Palynology 154: 22-33.

Barreda, V., Palazzesi, L., Tellería, M.C., Katinas, L. & Crisci, J.V. 2010a. Fossil pollen indicates an explosive radiation of basal Asteracean lineages and allied families during Oligocene and Miocene times in the Southern Hemisphere. Review of Palaeobotany and Palynology 160: 102-110.

Barreda, V.D., Palazzesi, L., Tellería, M.C., Katinas, L., Crisci, J.V., Bremer, K, Passalia, M.G., Corsolini, R., Rodríguez Brizuela, R. & Bechis, F. 2010b. Eocene Patagonia Fossils of the Daisy Family. Science 329: 1621.

Bentham, G. 1873. Compositae. En: Bentham, G. & Hooker, J.D. (eds.), Genera Plantarum, vol. 2 (1), Pp. 163-533. Reeve, London.

Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. Systematic Biology 41: 436-445.

Bremer, K. 1993. Intercontinental Relationships of African and South American Asteraceae: A cladistic Biogeographic Analysis. En: Goldblatt, P (ed.), Biological Relationships between Africa and South America, Pp. 105-135. Yale University Press. London.

Bremer, K., Anderberg, A.A., Karis, P.O., & Lundberg, J. 1994. Tribe Eupatorieae. En: Bremer, K (ed.), Asteraceae: Cladistics and classification, Pp. 625-680. Timber Press, Portland, Oregon.

Bremer, K. 1995. Ancestral areas: optimization and probability. Systematic Biology 44: 255-259.

Bremer, K. & Gustafsson, M.H.G. 1997. East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 94: 9188-9190.

Burkill, H.M. 1985. The useful plants of west tropical Africa, Vol 1. Pp. 960.

Buscalioni, L. & Muschler, R. 1913. Beschreibung der von Ihrer Königlichen Hoheit der Herzogin Helena von Aosta in Zentral-Afrika gesammelten neuen Arten. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 49: 457-515.

Cabrera, A.L., Freire, S. E. 1997. Flora Fanerogámica Argentina. Fascículo 47. 280: Asteraceae, parte 8. Tribu II: Eupatorieae. Proflora. CONICET.

Cabrera, A.L. & Klein, R.M. 1989. Flora Ilustrada Catarinense. I parte. Compostas. 4. Tribo Eupatorieae. (ed. Reitz, P.). Itajaí, Santa Catarina, Brasil.

Cabrera, A.L., Holmes, W.C. & McDaniel, S. 1996. Flora del Paraguay-25. Compositae III. Dirigida por Rodolphe Spichiger y Lorenzo Ramella. Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. Missouri Botanical Garden.

Cain, A.J. & Harrison, G.A. 1960. Phyletic weighting. Proceedings of the Zoological Society of London 135: 1-31.

Crisci, J.V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? Journal of Theoretical. Biology. 97: 35-41.

Crisci, J.V. & López Armengol, M.F. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica. Monografía 26, Serie de Biología, 128 Pp., Programa de Monografías Científicas, OEA, Washington D.C.,

Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica (ed.). Buenos Aires. Argentina.

Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. 2003. Historical Biogeography: an introduction. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London, England.

Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E. & Bush, M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. Quaternary Science Reviews 19: 141-169.

Delcourt, P.A. & Delcourt, H.R. 1993. Paleoclimates, paleovegetation, and paleofloras during the late Quaternary. En: Flora of North America Editorial Committee [ed.], Flora of North America north of Mexico, vol. 1, Pp. 57–70. Oxford University Press, New York, New York, USA.

Demarcq, G., Méon-Vilain, H., Miquet, R. & Kujaswski, H. 1976. Un bassin paralique Néogène: celui de Skanes-Manastir (Tunisie orientale). Notes Serv. Géol. Tunisie 42: 97-147.

DeVore, M. L. & Stuessy, T.F. 1995. The place and time of origin of the Asteraceae, with additional comments on the Calyceraceae and Goodeniaceae. En: Hind, D.J.N., Jeffrey, C. & Pope, G.V (eds.), *Advances in Compositae Systematics*, Pp. 23-40. Royal Botanic Gardens, Kew.

Eldredge, T.L. & J. Cracraft. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. Columbia University Press. New York.

Engler, A., Diels, F.L.E., Gilg, E.F., Graebner, P., Harms, H., Lindau, G., Loesener, T., Schlechter, R. & Volkens, G.L.A. 1915. Berichtigungen zu den von R. Muschler in Engl. Bot. Jahrb. XLIII. (1909), XLVI. (1911), XLIX. (1913) und L. Suppl. (1914) veröffentlichten Diagnosen afrikanischer Pflanzen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 53: 366-375.

Farris, J.S., Albert, V.A., Källersjö, M., Lipscomb, D. & Kluge, A.G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99-124.

Funk, V.A, Bayer, R.J., Keeley, S., Chan R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. & Jansen, R.K. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske skrifter kongelige danske videnskabernes selskab* 55:343–374.

Goloboff, P., Farris, S. & Nixon, K. 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) Published by the authors, Tucumán, Argentina (<http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>).

Goloboff, P.A., Mattoni, C.I & Quinteros, A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22 (2006) 589–601.

Graham, A. 1993. History of vegetation: Cretaceous (Maastrichtian) Tertiary. En: *Flora of North America* Editorial Committee [ed.], *Flora of North America north of Mexico*, vol. 1, 57–70. Oxford University Press, New York, NY

Graham, A. 1996. Compositae: Systematics. En: D.J.N. Hind & H.J. Beentje (eds.), *Proceedings of the International Compositae Conference (1)*, Pp. 123-140. Royal Botanic Garden, Kew, UK.

Grashoff, J. & Turner, B.L. 1970. “The New Synantherology”- A case in point for points of view. *Taxon* 19: 914-917.

Gray, J. 1964. Northwest American Tertiary palynology: the emerging picture. En L.M. Cranwell (ed.). *Ancient Pacific floras*, Pp. 21-30. Univ. Hawaii Press, Honolulu.

Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1-9 (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

Henning, W. 1950. *Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

Henning, W. 1965. Phylogenetics Systematics. *Annual Review of Entomology* 10:97-116.

Henning, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. 514 pp.

Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. *American Journal of Botany* 60 (1): 17-33.

Hieronymus, G. 1897. Erster Beitrag zur Kenntnis der Siphonogamenflora der Argentina und der angrenzenden Länder, besonders von Uruguay, Paraguay, Brasilien und Bolivien. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 22: 672-798.

Hind, D.J.N. & Robinson, H. 2007. Tribe Eupatorieae Cass. En: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (eds.), The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 8, Flowering Plants. Eudicots. Asterales, Pp. 510-575. Springer, Berlin.

Hoffmann, O. 1894. Compositae. En: Engler, A. & Prantl, K (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, vol. 4(5), Pp.87-387. Engelmann, Leipzig.

Ito, M., Watanabe, K., Kitai, Y., Kawahara, T., Crawford, D.J. & Yahara, T. 2000a. Phylogeny and phytogeography of *Eupatorium* (Eupatorieae, Asteraceae): insights from sequence data of the nrDNA ITS regions and cpDNA RFLP. Journal of Plant Research 113: 79-89.

Ito, M., Yahara, T., King, R.M., Watanabe, K., Oshita, S., Yokoyama, J. & Crawford, D.J. 2000b. Molecular phylogeny of Eupatorieae (Asteraceae) estimated from cpDNA RFLP and its implications for the polyploidy origin hypothesis of the tribe. Journal of Plant Research 113: 91-96.

Jansen, R.K. 1985. The systematics of *Acmella* (Asteraceae-Heliantheae). Systematic Botanical Monographs 8: 1-115.

Kim, K.J. & Jansen, R.K. 1995. ndhF sequence evolution and the major clades in the sunflower family. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 92: 10 379–10 383.

Kim, K.J., Choi, K.S. & Jansen, R.K. 2005. Two Chloroplast DNA Inversions Originated Simultaneously During the Early Evolution of the Sunflower Family (Asteraceae) Molecular Biology and Evolution 22(9): 1783–1792.

King, R.M. & H. Robinson. 1970. Studies in the Eupatorieae (Compositae). XXIV. A new genus *Stomatanthus*. *Phytologia* 19 (7): 429-430.

King, R.M. & H. Robinson. 1975. New species of *Stomatanthus* from Africa (Eupatorieae, Compositae). *Kew Bulletin* 30: 436-465.

King, R.M., Kyhos, W., Powell, A.M., Raven, P.H. & Robinson, H. 1976. Chromosome numbers in Compositae, XIII. Eupatorieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63 (4): 862-888.

King, R.M. & H. Robinson. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany From the Missouri Botanical Garden* 22: 1-581.

Klink, C. A. & R. B. Machado. 2005. Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology* 19: 707-713.

Ledru, M.P., Soares Braga, P.I., Soubiès, F., Fournier, M., Martin, L., Suguio, K. & Turcq, B. 1996. The last 50.000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123: 239-257.

Lisowski, S. 1991. Les Asteraceae dans la flore d'Afrique centrale (excl. Cichorieae, Inuleae et Vernonieae). Vol.2. (The Asteraceae in the flora of central Africa (excl. Cichorieae, Inuleae et Vernonieae). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 36 (1) (Suppl.1):251-627.

Mares, M. A., M. R. Willig & T. E. Lacher, Jr.. 1985. The Brazilian caatinga in South American zoogeography: tropical mammals in a dry region. *Journal of Biogeography* 12: 57-69.

Mattozo dos Reis, I.J. & Ferreira, A.G. 1981. Note on the Structure of Exine of Eupatorieae (Compositae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 108 (4): 409-412.

Mayr, E. 1981. Biological Classification: Toward a Synthesis of Opposing Methodologies. *Science* 214(30): 510-516.

McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (Eds. & Compilers). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the Seventeenth International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005. Gantner, Ruggell (Regnum Vegetabile 146).

Meo, A.A. 2005. Palynological studies of selected genera of the tribes of Asteraceae from Pakistan. Tesis doctoral. Department of Biological Sciences. Quaid-i-Azam University. Islamabad. Pakistan.

Michener, C.D. & Sokal, R.R. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11: 130-162.

Miranda-Esquivel DR. 1999. Análisis filogenético de la tribu Simuliini (*sensu* Crosskey, 1987) para las regiones zoogeográficas Neotropical, Etiópica y Australiana. PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Nagy, E. 1969. Palynological elaborations of the Miocene layers of the Bakony Mountains (Valpalota) of Hungary. *Acta Botanica* 8: 153-163.

Nakajima, Jimi Naoki & Semir Joao. 2001. Asteraceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Geiras, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 24(4): 471-478.

Nakajima, J.N. 2010. *Stomatanthus*. En Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>).

Nelson, G. & N. Platnick. 1981. Biogeography. Carolina Biology Readers 119, J. Headers (ed.) Carolina, 16 Pp.

- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1993.** On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nixon, K.C. 2002.** Winclada, Version 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY, USA. URL <http://www.cladistics.com>.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G.A. 2006.** Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.
- Panero, J.L. & Funk, V.A. 2002.** Toward a phylogenetic subfamilial classification of the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909-922.
- Panero, J.L. 2007.** Tribe Helenieae (pp. 400-406), Tribe Bahieae (pp. 433-438), Tribe Polymnieae (pp.439-440), Tribe Heliantheae (pp.440-476), Tribe Millerieae (477-491), Tribe Perityleae (pp.507-509). En: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 8, Flowering Plants. Eudicots. Asterales*. Springer, Berlin.
- Pennington, R.T, Prado, D.E. & Pendry, C.A. 2000.** Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Pimentel, R. & R. Riggins. 1987.** The nature of cladistics data. *Cladistics* 3(3): 201-209.
- Piscicelli, M. 1913.** Nella Regione dei Laghi Equatoriali. pp. IX, 486, Libreria Luigi Pierro, Naples.
- Platnick, N. 1979.** Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematics Zoology*. 28:537-546.
- Platnick, N. 1982.** Defining characters and evolutionary groups. *Systematics Zoology*. 31(3):282-284.

Platnick, N. 1986. Philosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics* 1(1):87-94.

Poe, S. & Wiens, J.J. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. En *Phylogenetic analysis of morphological data* (Wiens, J.J. ed.). pp. 20-36. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Posadas, P. & J.J. Morrone. 2001. Biogeografía cladística de la subregión Subantártica: un análisis basado en taxones de la Familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera). En: Llorente Bousquets, J. y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía histórica en latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de las Ciencias, UNAM, México. ISBN 968-36-9463-2. Pp. 267-271.

Punt, W. & Hoen, P.P. 2009. The Northwest European Pollen Flora, 70: Asteraceae — Asteroideae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157 (1-2): 22-183.

Ramayya, N. 1962a. Studies on the trichomes of some Compositae I. General structure. *Bulletin botanical survey India* 4(1-2): 177-188.

Ramayya, N. 1962b. Studies on the trichomes of some Compositae II. Phylogeny and classification. *Bulletin botanical survey India* 4(1-4): 189-192.

Robinson, H. 1970. South American species of *Stomatanthus* (Eupatorieae, Compositae). *Phytologia* 20(6): 334-338.

Robinson, B.L. 1913. A key to the genera of the Compositae – Eupatorieae. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 49: 429-437.

Robinson, B.L. 1926. Records preliminary to a general treatment of the Eupatorieae-VI. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 77: 3-62.

Robinson, B.L. 1930. Records preliminary to a general treatment of the Eupatorieae-VIII. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 90: 3-35.

Robinson, H., Powell, A.M., King, R.M. & Weedin, J.F. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. Smithsonian Contributions to Botany 52: 1-28.

Robinson, H. & King, R.M. 1985. Comments on the generic concepts in the Eupatorieae. Taxon 34(1): 11-16.

Robinson, H., Schilling, E. & Panero, J.L. 2009. Tribu Eupatorieae. Pp.731-744, en: Funk, V.A.; Susanna, A; Stuessy, T.F & Bayer, R.J. (eds.), Systematic, Evolution and Biogeography of Compositae. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, Austria.

Ronquist, F. 1996. DIVA versión 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University (ftp.uu.se or ftp.systbot.uu.se).

Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. Systematic Biology.46: 195-203.

Sancho, G. & Katinas, L. 2002. Are the trichomes in corollas of Mutisieae (Asteraceae) really twin hairs?. Botanical Journal of the Linnean Society 140: 427-433.

Sanmartín I, Enghoff H, Ronquist F. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. Biological Journal of the Linnean Society 73: 345-390.

Schilling, E.E., Panero, J.L. & Cox, P.B. 1999. Chloroplast DNA restriction site data support a narrowed interpretation of *Eupatorium* (Asteraceae). Plant Systematics and Evolution 219: 209-223.

Schmidt, Gregory J. y Schillin, Edward E. 2000. Phylogeny and biogeography of *Eupatorium* based on nuclear ITS sequence data. *American Journal of Botany*. 87(5): 716-726.

Schubert, B.G. & Troupin, G. 1952. A propos des espèces nouvelles récoltées par La duchesse Hélène D'Aoste en Afrique Tropicale. *Bulletin de la Societé Royale de Botanique de Belgique* 85: 5-8.

Schubert, B.G. & Troupin, G. 1955. Additional Notes concerning the New Species Collected by Helene, Duchess of Aosta, in Tropical Africa. *Taxon* 4: 94-96.

Skvarla, J.J. & Turner, B.L. 1966. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen: a review *Annals of the Missouri Botanical Garden* 53 (2): 220-256.

Skvarla, J.J., Turner, B.L., Patel, V.C. & Tomb, A.S. 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. En Heywood, V.H., Harbone, J.B., Turner, B.L. (Eds.). *Pollen Morphology in the Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London, pp. 141-248.

Smith, S.A.L. 2005. Eupatorieae. En *Flora of Tropical East Africa, Parte 3*, Pp. 547-870 (Eds. H. Beentje, C. Jeffrey & D.J.N. Hind). Royal Botanic Gardens, Kew.

Sneath, P.H.A. 1957. The Application of Computers to Taxonomy. *Journal of genetic Microbiology* 17:201-226.

Sneath, P. H. A. & Sokal, R.R. 1973. Numerical taxonomy. W. H. Freeman & Sons, San Francisco.

Sokal, R.R. & Sneath, P.H. 1963. Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman. San Francisco. Pp. 320-338.

Sosa, V. & De Luna, E. 1998. Morphometrics and character state recognition for cladistic analyses in the *Bletia reflexa* complex (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 212: 185-213.

Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. 1976-1988. Taxonomic literature. Vol. 1-7. Stafleu, F.A. (ed.). International Association of Plant Taxonomy, Utrecht.

Stafleu, F.A. & Mennega, E.R. 1992-2000. Taxonomic literature. Supl. 1-6. Greuter, W. (ed.). International Association of Plant Taxonomy, Königstein.

Stevens, P.F. 1991. Character states, morphological Variation, and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* 16(3): 553-583.

Swenson, U.F.L. & Bremer, K. 1997. Pacific Biogeography of the Asteraceae genus *Abrotanella* (Senecioneae, Blennospermatinae). *Systematic Botany* 22 (3): 493-508.

Turner, B. L. & Lewis. W. H. 1965. Chromosome numbers in the Compositae. African species. *Journal of the South African Botany* 31: 207-217.

Udvardy, M. D. F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper no. 18. Morges, Switzerland: IUCN.

Watanabe, K., King, R.M., Yahara, T., Ito, M., Yokoyama, J., Suzuki, T. & Crawford, D.J. 1995. Chromosomal cytology and evolution in Eupatorieae (Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 2 (1): 581-592.

Watrous, L. & Q. Wheeler. 1980. The out-group method of character analysis. *Systematics Zoology*. 30:1-11.

Watson, L.E., Jansen, K.J, & Esteves, J.R. 1991. Tribal placement of *Marshallia* (Asteraceae) using chloroplast DNA restriction site mapping. *American Journal of Botany* 78: 1028-1035.

Wiley, E. 1981. Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics. Jhon Wiley & Sons. New York.

Zink RM, Blackwell-Rago RC & Ronquist F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. Proceedings of the Royal Society of London 267: 497–503.

APÉNDICE I. ÍNDICE DE COLECTORES

Acrónimos de las especies entre paréntesis.

- Adam, J.G.** 22169 (SA); 22911 (SA); 22936 (SA); 23033 (SA); 8987 (SA).
Anderson, W.R. 8242 (SHI).
Anton-Smith, J. 301 (SA).
Antunes. 642 (SA).
Aosta. 410 (SHE).
Araújo, F.S. & Scalon, V.R. 137 (SDI).
Arzivenco, L. 588, 608 (SO).
Audru, J. 3676 (SA); 5012 (SA); 54744 (SA).
Azevedo, M.L.M. 93 (SDI)
Bally. 356 (SA)
Barbosa, G. & Silva, M. 12277 (SA)
Barreto, M. 362 (SPO); 8344 (SW); 8345 (SDI).
Biholong, M. 441 (SA).
Bille, J.C. 1565 (SA).
Boeker, J. 311 (SPI).
Bonifacino, M. 2247 (SO).
Boudet, G. 2587 (SA).
Bouquet, A. 132 (SA).
Brass, L.J. 17596 (SA).
Breteler, F.J. 1081 (SA).
Burchell. 5797, 5539 (SPI).
Burkart, A. & Troncoso. 27420 (SO).
Burkart, A. 20540 (SO).
Cabrera, A. L., Botta, S. M., Kiesling, R., Rotman, A. D., Tur, N. M. & Zuloaga, F. O. 28714 (SO).
Campton, R.H. 89342 (SA).
César. 799 (SA).
Chapman, J.D. 577 (SA).
Chebataroff, J. 3835, 10917 (SO).
Chevalier, A. 13192 (SA).

Cobra, L.Q. & Oliveira, J. 254 (SDI).
Compère, P. 562 (SA).
Corbisier. 582 (SHE).
Correia, C.A.S. & Passos, F.B. 10 (SDI).
Da Silva, M.B.R. s.n (SPI).
Daramola, B.O. 40532 (SA).
Davis, P.H. & Shepherd, G.J. 60027 (ST).
Descoings, B. 12556 (SA); 12705 (SA); 12715 (SA); 5874 (SA); 8938 (SA).
Duarte, A. 10130 (SHI); 2928 (SW); 2971 (SPI).
Dubs, B. 1893 (ST).
Dusén. 7213 (SS); 10734 (SS); 15682 (SS).
Duvigneaud & Timperman. 2027 (SHE); 2079 (SHE); 2190 E (SA); 2309E (SA); 2348 (SA); 2446 (SA).
Duvigneaud. 3006 (SHE); 3317 (SHE); 4446 (SHE); 3345 (SHE); 3462 (SHE); 4416E (SHE); 4503 (SHE); 4572 (SHE); 4758 E1 (SHE); 4795 (SHE); 5118 (SHE); 5313 E (SHE).
Evangelista de Oliveira, J. 991 (SDE).
Faulkner, H. 174 (SA).
Fonseca, M.L. & Alvarenga, D. 2121 (ST).
Fonseca, M.L., Oliveira, F.C.A., Mendonça, R.C. & Nunes, G. 1523 (ST).
Fotius G. 2599 (SA); 3010 (SA).
Fries, T.C.E, Norlindh, T. & Weimarck, H. 3456 (SA).
Friis, I. & Voolsen, K. 938 (SA).
Friis, I., Woldu, Z. & Vollesen, K. 2415 (SA).
Gardner, G. 2900 (SB); 3270 (ST); 3833 (SDE).
Germain, R. 808 (SA).
Gillett, J.B. 17845 (SA).
Glaziou, A. 11035 a (SPI); 12876 (SO); 17077 (ST); 21640 (SDE); 21641 (SDI); 21642 (SDE).
Gossweiler, M.J. 1197 (SA); 13686 (SA); 14095 (SA).
Grosvenor, R.K. 200 (SA).
Grüner, G. 1359 (SO).
Guarré, P. s.n. (SA).
Hagelund, K. 2043, 10351 (SO).

Hanagarth, W. & Rosales, C. 71 (ST).

Handro, O. 734 (ST).

Harder, D.K., Gereau, R.E., Kayombo, C.J. & Kayombo, M.J. 1282 (SA).

Harley, R.M., Giulietti, A.M., Stannard, B.L., Hind, D.J.N., Kameyama, C., Prado, J., Rudall, P., Simão, R., Taylor, N. & Zappi, D. 25023 (SPO).

Harley, R.M., Lima, A.M., Onshi, E. & Souza, R. 10617 (ST).

Harley, R.M., Souza, R., Castro de, R. & Ferreira, A. 10858 (ST).

Hassler, E. 5778, 9161 (SO); 9161 (SO).

Hatschbach, G. & Cordeiro, J. 51814 (SHI).

Hatschbach, G. & Hatschbach, M. 63376 (SDI).

Hatschbach, G. & Koczicki, C. 33004 (ST).

Hatschbach, G. & Kummrow, R. 37237 (SDI).

Hatschbach, G. & Silva, J.M. 54498 (ST).

Hatschbach, G. 18825, 18879 (SO); 23684 (SDI); 34671 (SDE); 34717 (SDE); 43091 (SDI); 5067, 4341 (SS).

Hatschbach, G., Anderson, W., Barneby, R. & Gates, B. 36390 (SHI).

Hatschbach, G., Hatschbach, M. & Ribas, O.S. 66131, 70518 (SHI).

Hatschbach, G., Hatschbach, M. & Barbosa, E. 77030 (SDI).

Hatschbach, G., Schinini, A. & Barbosa, E. 66843 (SDE).

Hatschbach, G., Spichiger, R. & Barbosa, E. 69343 (SDI).

Hatschbach, G., Spichiger, R., Servi, A.C. & Barbosa, E. 69343 (SDI).

Hazel. 725 (SA).

Heringer, E.P. 17151 (ST); 7708 (SDI).

Heringer, E.P., Figueiras, T.S., Mendonça, R.C., Pereira, B.A.S., Heringer Salles, A.E. & Silva, F.C.E. 5341 (SDI).

Herter, W.G. 2216 (SO).

Hess, H. 51/347 (SA).

Holmes, W.D. 1515 (SA).

Homblé. s.n. (SHE).

Humbert, H. 16193 (SA); 8272 bis. (SA).

Hundt, O. 753 (SA).

Irwin, H.S. & Soderstrom, T.R. 6693 (ST); 6792 (ST); 5268 (ST); 6046 (ST); 5552 (SDE).

Irwin, H.S., Great, J.W., Souza, R. & Reis dos Santos, R. 13352 (SHI); 13218 (SHI).

Irwin, H.S., Souza, R. & Reis dos Santos, R. 8118 (SDI); 9106 (ST); 9584 (ST).

Jacques Félix, H. 1541 (SA); 2155 (SA); 3111 (SA); 5490 (SA).

Julattay. 723 (SA).

King, R.M. & Bishop, L.E. 8959 (SHI).

King, R.M., Almeda, F. & Eiten, G. 8244 (SHI).

Kirk. s.n. (SA).

Krieger, L., Brugger, M. & Orlando. 24378 (SDI).

Kuhlmann, M. 3929 (SDI).

Kulkues. 160 (SA).

Kummrow, R. 2827 (SDI).

Le Testu, M.G. 2415 (SA); 2086 (SA); 7453 (SA).

Leeuwenberg, A.J.M. 7755 (SA).

Legrand, D. 3992 (SO).

Leitas Filho, H.F. et al. 19 (SPI).

Lenfant, C. 1098 (SA).

Leonard, A. 4235 (SA).

Letouzey, R. 2746 (SA); 3503 (SA); 11217 (SA).

Lewalle, J. 1188 (SA).

Lewinsohn, T., Prado, P., Santos, A. & Silva, J. PIC 96622 (SPO).

Lewis, W.H. 6068 (SA); 6074 (SA).

Linley, K. 36 (SA).

Lisowski, S. 288 (SHE); 57128 (SHE); 57129 (SHE); 57129 (SHE); 57130 (SHE).

Lisowski, S., Malaisse & Symoens. 11948 (SHE); 7401 (SHE); 7716 (SHE).

Löfgren, A. 120 (SL).

Lovett, J. & Kayombo, C.J. 3521 (SA).

Lovett, J. 2265 (SA).

Lund. 853 (SDI); s.n. (SDI).

Macedo, A. 1382 (ST); 4568 (SPI); 5355, 3568 (SDI).

Macedo, W. 73 (SDE).

Maguire, B. 2429 AA (SA).

Malme. 2404 a (ST); 724 (SO); 770 (SO); 1439 (SO).
Manso. 106 (SPI).
Matzenbacher, N.I. 490 (SO); 2278 (SO).
Mavi, S. 417 (SA).
McClounie. 30 (SA).
Medley Wood, J. 6950 (SA).
Mendoza, R.C., Fonseca, M.L. & Cardoso, E. 2407 (ST).
Meruve, W.J. 41 (SA).
Meyer, F.G. 7966 (SM).
Mimura, I. 520 (SDE).
Mori, S.A, Mitchell, J., Mattos Silva, L.A. & Ferreira, F.R. 16979 (SDE).
Mori, S.A., Mitchell, J. & Mattos Silva, L.A. 16832 (SDE); 16697 (SDE).
Morton, J.K. 8587 (SA).
Nachamba, W. 159 (SA).
Nakajima, J.N. & Romero, R. 686 (SR).
Nakajima, J.N. et al. 513 (SR).
Nakajima, J.N., Romero, R., Oliveira, R., Oliveira, P.E & Schiavini, I. 1205 (SPI).
Nere de. 1307 (SA).
Nere de. 947 (SA).
Ngameni Kamga, B. 158 (SA).
Nunez da Silva, T., Kawamura, P.F., Guimarães, G.G., Carneiro, J.O.L & Da Silva, M.A. 5 (ST).
Oliveira, F.C.A. & Alvarenga, D. 136 (ST).
Oliveira, P.I. 65 (ST).
Pacheco, R.A., Nakajima, J.N., Romero, R., Volpi, R.I. & Faria, C.A. 520 (SHI).
Panderyst. 24826 (SA).
Pedersen, T.M. 13832 (SO).
Pereira, B.A.S. 681 (ST).
Pereira, E. 9038 (SHI); 9155 (SDI).
Piat, J. 21957 (SA).
Piat, Y. 109 (SA).
Pinheiro, M. 485 (SO).

Pinto, G.C.P. 365/81 (SPO).
Pobéguin, M. 1001 (SA).
Poelman. 50 (SHE).
Prance, G.T., Lleras, E. & Coelho, D.F. 18941, 19198 (ST).
Raynal, A. 10590 (SA); 13023 (SA).
Raynal, J. 13363 (SA).
Reekmans, M. 3654 (SA).
Regnell. 1808 (SDE); 236 (SPI).
Richards, M. 20529 (SA).
Richards. 12084 (SZ); 18908 (SZ); 1368 (SZ); 7114 (SZ).
Riedel. 2442 (SDI); 414 (SW); s.n. (SW); 417 (SPI); 418 (SPO); 419 (SDE);
1301 (SDE); 488 (SS).
Robert, A. 657 (ST).
Robyns, W. 4384 (SA).
Rodriguez, A. & Surubí, J. 464, 497 (ST).
Rojas, T. 3948 (SS); 6347 (SS); 5032 (SO).
Romero, R. & Nakajima, J.N. 1087 (SPI); 1495 (SR); 3634 (SDI); 3732 (SDI)
Romero, R. et al. 3787 (SR); 4781 (SR); 4592 (SR); 4936 (SR).
Romero, R., Nakajima, J.N., Farinaccio, M.A. & Roque, N. 4706 (SDI).
Romero, R., Nakajima, J.N., Furlan, A. & Farinaccio, M.A. 3963 (SHI).
Saint-Hilaire, A. 763 (SO).
Saldias, M., Arroyo, G. & Gutiérrez 2854 (ST).
Salésiens. 128 (SHE).
Salubeni, A.J. 2357 (SA).
Santos, E., Ramos, K.M.O., Meirelles, E.M.L. & Costa, R.P. 498 (SDI).
Santos, R.S. & Castellanos, A. 24336 (SPO).
Sasaki, D. & Junqueira, A.B. 676 (SDE).
Satabié, B. 619 (SA).
Scheepers, J.C. 690 (SA).
Schlieben, H.J. 1233 (SA); 1552 (SA).
Schnell, R. 1066 (SA); 304 (SA).
Schweinfurth, G. 2897 (SA).
Sello. 615 (SO); 1055 (SO); 784 (SO); 697 (SS).
Setubal, R., Grings, M. & Mello, A. 139 (SO).

Da Silva, M.A. 2735 (SDI); 752 (ST).
Silva, J.B. 133 (SPO).
Sita, P. 1162 (SA).
Smith, D. 94 (SC).
Smith, L.B. 15063 (SHI).
Stolz, A. 102 (SA); 2199 (SA); 490 (SA).
Tanner, R. 5073 (SA); 5125 (SA).
Thienpont. 35 (SHE).
Thomson. s.n. (SA).
Tisserant, R.P. 566 (SA).
Trochain, J. 10947 (SA).
Tweedie. s.n. (SO).
Van der Ben. 1642 (SA).
Van Meel. 155 (SA).
Vanderyst. 25033 (SA).
Venter, H.J. 10654 (SA).
Vrcumsia Tchinye. 80 VT (SA).
Wagemans, J. 1158 (SA).
Wall, E. s.n. (SA).
Warming & Lund. s.n. (SDI).
Warming. 361 (SDE); 362 (SDE); 369 (SDE); 364 (SW); 366 (SW); s.n. (SW)
368 (SPO).
Welwitsch. 3331 (SA).
Whyte. s.n. (SA).
Witte de, G.F. 561 (SA); 7343 (SA).
Yamamoto, K. et al. 1087 (SPI).
Young, R.G.N. 964 (SA).

APÉNDICE II. ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS

Sinónimos en cursiva.

Acmella 3, 182

Achyrocline 3, 182

Acritopappus 11

Austroeupatorium

inulaefolium 150

laetevirens 150

Campuloclinium

macrocephalum 150

Chaptalia 3, 182

Chromolaena 3, 11

Coniza

oblongifolia 100

Eupatoriadelphus 10

Eupatorium

africanum 2, 49, 51

africanum var. *vanmeelii* 51

bracteatum 61

bracteatum var. *racemosa* 126

bracteatum var. *reticulatum* 146

cannabium 2, 37, 150

corumbense 65

dentatum 69
dictyophyllum 74
dubium 150
elongatum 100
helenae 79
loefgrenii 92
oblongifolium 100
oblongifolium var. *elongatum* 100
oblongifolium var. *tucumanense* 100
oblongifolium var. *oxyodontum* 100
oblongifolius f. *odoratissima* 100
oblongifolium var. *paraguariensis* 146
pernambucense 61
pinnatipartitum 108
polycephalum 114
polycephalum var. *typicum* 114
polycephalum var. *pinnatifidum* 114
purpureum 150
subcapitatum 126
trigonum 131
warmingii 137

Bejaranoa

balansae 146

Flaveria 3, 182

Fleischmannia 148

Gerbera 3, 182

Gyptis

oblongifolia (nom.nud.) 100

commersonii 150

Hatschbachiella

polyclada 150

tweediana 150

Kuhnia

glabrata var. α 100

glabrata var. β 100

Praxelis 11

Stomatanthes 48

Subgénero Verticifolium 142

Subgénero Stomatanthes 51

africanus 51

bracteatus 61

corumbensis 65

dentatus 69

dictyophyllus 74

helenae 79

hirsutus 87

loefgrenii 92

meyeri 9, 96

oblongifolius 100

pernambucensis 61

pinnatipartitus 108

polycephalus 114

reticulatus 10, 120

subcapitatus 126

trigonus 131

warmingii 137

zambiensis 142

Trichogonia 11

Vernonia

humilis 51

malosana 52