BONPLANDIA

REVISTA DEL INSTITUTO DE BOTÁNICA DEL NORDESTE

Tomo 35 Número 1 2026

ISSN versión en línea 1853-8460

Corrientes
República Argentina

BONPLANDIA
REVISTA DEL INSTITUTO DE BOTÁNICA DEL NORDESTE
Tomo 35 Número 1 2026 ISSN 1853-8460 en línea

Índice

Dalastra, C. H. & G. Heiden. New state records in Brazilian *Agarista* (Lyonieae, Ericaceae). 5
Nuevos registros estaduales en *Agarista* brasileñas (Lyonieae, Ericaceae)
Bovini, M. G. *Sida* Nomenclator: species described by H. Monteiro Filho. 17
Sida Nomenclator: especies descritas por H. Monteiro Filho
Soria Rey, N. & J. De Egea. Sistematización de subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en Paraguay. 25
Systematization of the subfamilies, tribes and genera of Asteraceae present in Paraguay
Mereles, F., G. Céspedes, J. De Egea-Elsam & E. López Grau. Aspectos ecológicos y distribución de las especies del género *Eleocharis* (Cyperaceae-Eleocharideae) en Paraguay y en regiones limítrofes de Argentina, Bolivia y Brasil. 39
Ecological aspects and distribution of the species of the genus *Eleocharis* (Cyperaceae-Eleocharideae) in Paraguay in neighboring region of Argentina, Bolivia and Brazil
Catari, J. C., H. A. Drawert, A. A. Angulo & S. Sangueza Farah. *Ceiba lupuna* (Malvaceae): nuevo registro para Bolivia. 59
Ceiba lupuna (Malvaceae): new record for Bolivia
Via do Pico, G. M., G. E. Farco & D. Marques. Tamaño del genoma en especies del género sudamericano *Chrysolaena* (Vernonieae: Asteraceae) y su relación con características citogenéticas y ambientales. 67
Genome size in species of the South American genus *Chrysolaena* (Vernonieae: Asteraceae) and its relationship with cytogenetic and environmental characteristics

INSTRUCCIONES PARA LOS AUTORES
https://revistas.unne.edu.ar/index.php/bon/about/submissions#authorGuidelines

Corrientes
República Argentina

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
Rector: Prof. Gerardo Omar Larroza

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
Decano: Ing. Agr. (Dr.) Mario Hugo Urbani

CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TÉCNICAS
Presidente: Dr. Daniel Salamone

INSTITUTO DE BOTÁNICA DEL NORDESTE UNNE-CONICET
Directora: Ing. Agr. (Dra.) Ana María Gonzalez

BONPLANDIA

Bonplandia es una publicación del Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET, Corrientes, Argentina) fundada en el año 1960. Es semestral, febrero-julio y agosto-enero, se publica la primera quincena de febrero y agosto. Es una revista abierta a artículos originales sobre taxonomía, anatomía, morfología, fisiología, genética, citogenética, biotecnología aplicada y genómica funcional, etnobotánica, palinología, florística, ecología y otras áreas de la biología vegetal, referidos a todos los grupos de plantas y organismos relacionados (cianobacterias, algas, hongos y líquenes), tanto actuales como fósiles. Los manuscritos son sometidos a sistema de arbitraje antes de ser aceptados, mediante dos revisores externos. Las instrucciones a los autores se encuentran al final de cada número. En la versión impresa el ISSN es 0524-0476 y en la versión en línea el ISSN es 1853-8460. A partir del año 2026 sólo se publica en versión digital.

Bonplandia es citada por: Scopus (Elsevier), SciELO Argentina (Scientific Electronic Library Online), Núcleo Básico de Revistas Científicas Argentinas (CAICYT-CONICET), J-STOR (Journal Storage), Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal (Redalyc), Academic Abstracts (EBSCO), Agricola (National Agricultural Library, USA), Directory of Open Access Journals (DOAJ), Fuente Académica (EBSCO), European Reference Index for the Humanities (ERIH Plus), Index to American Botanical Literature, Latindex Catálogo 2.0, Periódica, Plant Micromorphological Bibliographic Database (PMBD), Ulrich´s Periodicals Directory y The Kew Record for Taxonomic Literature. Los contenidos completos de la revista se encuentran disponibles en la página del instituto (http://ibone.unne.edu.ar), en JSTOR y en EBSCO. Ha sido incorporada por el CONICET al Núcleo Básico de Revistas Científicas Argentinas y por la UNNE al Portal de Revistas Científicas RIUNNE que está afiliado al Sistema Nacional de Repositorios Digitales de la Nación Argentina (SNRD) (http://revistas.unne.edu.ar/index.php/bon).
La correspondencia relacionada con asuntos editoriales debe ser enviada a la Directora Dra. Myriam C. Peichoto, Instituto de Botánica del Nordeste, Casilla de Correo 209, 3400 Corrientes, Argentina. Correo electrónico: mcpeichoto@gmail.com
La colección completa de Bonplandia se encuentra disponible en: http://dx.doi.org/10.30972/bon

Instituto de Botánica del Nordeste
Sargento Cabral 2131
3400 Corrientes - Rep. Argentina
Tel.: (54 3794) 422006 / 427589

BONPLANDIA

DIRECTORA
Peichoto, M. C.
(Instituto de Botánica del Nordeste)

COMITÉ EDITORIAL
Acuña, C. A. (Instituto de Botánica del Nordeste)
Barboza, G. E. (Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina)
Galati, B. G. (Universidad de Buenos Aires, Argentina)
Keller, H. A. (Instituto de Botánica del Nordeste)
Marazzi, B. (Museo di Storia Naturale del Cantone Ticino, Lugano, Suiza)
Medina, R. D. (Instituto de Botánica del Nordeste)
Pochettino, M. L. (Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina)
Seijo, J. G. (Instituto de Botánica del Nordeste)
Stampella, P. C. (Universidad Nacional de La Plata, Argentina)

COMITÉ CIENTÍFICO
Acevedo-Rodríguez, P. **Plantas Vasculares** (Smithsonian Institution, Washington, USA)
Bernardello, G. **Biología Reproductiva** (Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina)
Gutiérrez, D. G. **Plantas Vasculares** (Universidad Nacional de La Plata, Argentina)
Hurrell, J. A. **Etnobotánica** (Universidad Nacional de La Plata, Argentina)
Kiesling, R. **Plantas Vasculares** (Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza, Argentina)
Landrum, L. **Plantas Vasculares** (Arizona State University, Arizona, USA)
Maidana, N. I. **Ficología** (Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina)
Morbelli, M. A. **Paleobotánica, Palinología** (Universidad Nacional de La Plata, Argentina)
O'Leary, N. C. **Plantas Vasculares** (Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Argentina)
Pirani, J. R. **Plantas Vasculares** (Universidad de São Paulo, Brasil)
Ponce, M. **Pteridología** (Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Argentina)
Pozner, R. **Embriología, Anatomía** (Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Argentina)
Prado, D. E. **Ecología** (Universidad Nacional de Rosario, Santa Fe, Argentina)
Prance, G. T. **Ecología, Conservación** (Darwin Initiative, United Kingdom)
Rajchenberg, M. **Micología** (Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónica, Chubut, Argentina)
Shore, J. **Genética, Evolución** (York University, Toronto, Canada)
Suárez, M. E. **Etnobotánica** (Instituto de Micología y Botánica, Buenos Aires, Argentina)
Tellería, M. C. **Palinología** (Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva, La Plata, Argentina)
Waechter, J. L. **Ecología** (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil)
Zuloaga, F. O. **Plantas Vasculares** (Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Argentina)

Colaboradores de Edición
Ferrucci, M. S., Nuñez Florentin, M. & Florentín, J. E.
(Instituto de Botánica del Nordeste)

Editores Técnicos
Puigbó, M. C. & Acuña, M.
(Instituto de Botánica del Nordeste)

Colaboradores
Florentín, J. E. - Redes Sociales
Villegas, D. - Diseño Web
Wichmann, Ilene E. - Comunicaciones
(Instituto de Botánica del Nordeste)

Logo Bonplandia: El logo alude a la lámina publicada en 1847 por Alcide d'Orbigny, en su obra "Voyage dans l'Amerique Méridionale", en la que representa a tres palmeras que crecen en Corrientes: *Butia yatay* (yatay), *Syagrus romanzoffiana* (pindó) y *Copernicia alba* (caranday). Este logo responde a la idea inicial del Ing. Antonio Krapovickas, fundador del IBONE, debido a que es la primera ilustración de la flora correntina.

Foto de tapa: Flor de *Ceiba lupuna* (Malvaceae), especie registrada para Bolivia (Catari *et al*., pág. 59-65, fotografía gentileza J. C. Catari).

Diseño de tapa y logo: Daniela Tourn (Repositorio Institucional de la Universidad Nacional del Nordeste, RIUNNE)

Maquetado y edición: María C. Puigbó (IBONE)

Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE)
Universidad Nacional del Nordeste (UNNE)
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

Dalastra, C. H. & G. Heiden. 2026. New state records in Brazilian *Agarista* (Lyonieae, Ericaceae). Bonplandia 35(1): 5-15.
Doi: https://doi.org/10.30972/bon.3518956. Recibido 9 Abril 2025. Aceptado 23 Junio 2025.
Publicado en línea: 17 Diciembre 2025. ISSN 1853-8460 en línea.

New state records in brazilian *Agarista* (Lyonieae, Ericaceae)

Nuevos registros estaduales en *Agarista* brasileñas (Lyonieae, Ericaceae)

Claudenice H. Dalastra[1]* & Gustavo Heiden[2]

Summary: Three new state-level records for the genus *Agarista* are reported in Brazil. The distribution of *Agarista revoluta* is expanded in Northeast Brazil, with new occurrences in Alagoas and Pernambuco. *Agarista eucalyptoides* is newly recorded for Espírito Santo, based on previously misidentified collections, raising to three the number of *Agarista* species known in the state. These two species are the most widely distributed in Brazil, with *A. eucalyptoides* also occurring in Uruguay. Descriptions, distribution maps, and an updated taxonomic key for Espírito Santo are provided as a supplement to the previously published flora. Additionally, all taxa were assessed according to their conservation status.

Key words: Alagoas, *campo rupestre*, Neotropic, Pernambuco, *restinga*.

Resumen: Se reportan tres nuevos registros a nivel estatal para el género *Agarista* en Brasil. Se amplía la distribución de *Agarista revoluta* en el Nordeste de Brasil, con nuevas ocurrencias en Alagoas y Pernambuco. *Agarista eucalyptoides* se registra por primera vez para Espírito Santo, con base en colecciones previamente mal identificadas, elevando a tres el número de especies de *Agarista conocidas* en el estado. Estas dos especies son las de distribución más amplia en Brasil, *A. eucalyptoides* también ocurre en Uruguay. Se presentan descripciones, mapas de distribución y una clave taxonómica actualizada para Espírito Santo como complemento de la flora publicada anteriormente. Además, todos los taxones fueron evaluados de acuerdo con su estado de conservación.

Palabras clave: Alagoas, campo rupestre, Neotrópico, Pernambuco, restinga.

Introduction

Agarista D. Don encompasses 35 species (Judd, 1995; Judd & Luteyn, 2006; Sampaio *et al.*, 2023a) mostly neotropical, distributed among a wide variety of habitats, with an affinity to acidic soils and savannas. The genus is characterized by buds protected by more than two scales, leaves with dense reticulate venation, racemose or paniculate inflorescences, pendulous and pentamerous flowers, calyx lobes imbricate, corolla gamopetalous, cylindrical to campanulate, stamens with geniculate filaments, and dry capsular fruits (Judd, 1984, 1995).

Agarista sect. *Agarista* comprises 34 species and six varieties distributed across the Americas. In South America, its occurrence spans three main regions and nine countries: the Guiana Highlands (Venezuela, one species), the Andean Region (Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru, and Venezuela, eight species), and the Brazilian Region (Argentina, Brazil, Paraguay, and Uruguay, 25 species), the latter being the most diverse (Dalastra *et al.*, 2025, in press). In Brazil, 23 species are currently

[1] Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500 Campus do Vale, Bairro Agronomia, Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil. *E-mail: dalastra.ch@gmail.com
[2] Embrapa Clima Temperado, Caixa Postal 403, Rodovia BR-392, Km 78, 9° Distrito, Monte Bonito, Pelotas, RS 96010-971, Brazil. E-mail: gustavo.heiden@embrapa.br

recorded, 21 of which are endemic. These are widely distributed across 15 states, with their greatest diversity and richness concentrated in the Espinhaço Range, eastern Brazil.

During the taxonomic revision of the genus we identified three collections of *Agarista eucalyptoides* G. Don from Espírito Santo state that had been misidentified as *A. oleifolia* G. Don. These specimens were overlooked in the Flora of Ericaceae of the Espírito Santo State (Romão *et al.*, 2017), consequently, we report here *A. eucalyptoides* as a new record. Subsequently, we confirmed the identification of two collections of *A. revoluta* (Spreng.) Hook. f. ex Nied. var. *revoluta* for the states of Alagoas and Pernambuco, which had not been included in previous revisions (Kinoshita-Gouvêa, 1979; Judd, 1984, 1995; Romão *et al.*, 2024), that represents new records (genus and species state level records) for both states. Therefore, here we update the distribution of *Agarista* in Brazil, increasing from 15 to 17 states in Brazil where the genus is distributed. Additionally, we are updating the number of species in the Ericaceae Flora of Espírito Santo, and providing a new taxonomic key to *Agarista* in the state.

Material and Methods

We reviewed floristic studies (Chamisso & Schlechtendal, 1826; Don D., 1834; Don G. 1834; Sleumer, 1959; Marques, 1975; Judd, 1979, 1984, 1995; Kinoshita-Gouvêa, 1979; Romão & Souza, 2003; Silva & Cervi, 2006; Marinero *et al.*, 2007; Kinoshita & Romão, 2011, 2012; Deble *et al.*, 2013; Romão *et al.*, 2017; Dalastra & Heiden, 2022; Sampaio *et al.*, 2023b; Romão *et al.*, 2024) and geographical distribution of *Agarista* and Ericaceae in Brazil (GBIF, 2024: SpeciesLink, 2024; Reflora, 2024).

The diagnosis was based on the herborized samples. Macromorphological measurements were obtained using a stereomicroscope and a digital caliper. Reproductive structures were described after rehydration in warm water for one minute. Measurements indicated in descriptions match the minimum and maximum values of measured characters. General morphological features, color terms, and measurements were described according to Beentje (2016), and Radford *et al.* (1974). Specialized terminology follows Judd (1984, 1993, 1995). The measurements in the descriptions are indicated in terms of length and length × width, unless indicated differently in the description. For character frequency "sometimes" is used for 20-30%, "occasionally" for 10-20%, and "rare" for <10%. The distribution map was prepared using QGIS 3.34.3 (QGIS, 2024). We calculated the parameters of extension of occurrence (EOO) and area of occupancy (AOO) through GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011), using the default of 2 km² cell size as recommended by the IUCN (2010, 2024).

Agarista eucalyptoides G. Don, Gen. Hist. Dichlam. Pl. 3: 837. 1834.
Figs. 1; 2; 5A, D, H, L.

Shrubs to small trees, 1-3 m high; tortuous, sparsely branched; bark fissured, young twigs velutinous, older twigs glabrous to glabrescent. Leaves alternate to subopposite ± whorled, often slightly conduplicate; petioles slender and flexuous, 6-12.80 mm; blade ovate to oblong, 3.39-7.69 × 1.3-1.9 cm; base ovate to truncate, often aequilateral; apex acute to mucronulate; margins entire, sinuate, plane to slightly revolute near base; adaxial surface glabrous, puberulent at midvein; abaxial surface puberulent at midvein near base with sepia foveolae along midvein. Inflorescence axillary racemes, 6-16 flowered; rachis 0.6-5.67 cm, glabrescent to ferruginous-pubescent; pedicel 2.3-5.2 mm; floral bracts triangular, 1.3-2 mm; pedicel bracteoles narrowly triangular, 0.6-1.2 mm. Flowers with calyx lobes widely deltoid, pubescent along the edge, 1-1.7 mm; corolla white, long-urceolate, glabrous, 5.5-7.8 mm; staminal filaments villous, 4.5-6.8 mm; anthers 1-1.2 mm; ovary glabrous to slightly pubescent. Fruits dry capsule ovoid to short-ovoid, 3-5 × 4-5 mm, placentae subapical; seeds 1.8-2.5 mm.

Etymology: Similar to *Eucalyptus* L'Hér. (Myrtaceae) (Stearn, 1992).

Distribution and habitat: From BA to RS in Brazil, except PR (Judd 1984, 1995; Romão *et*

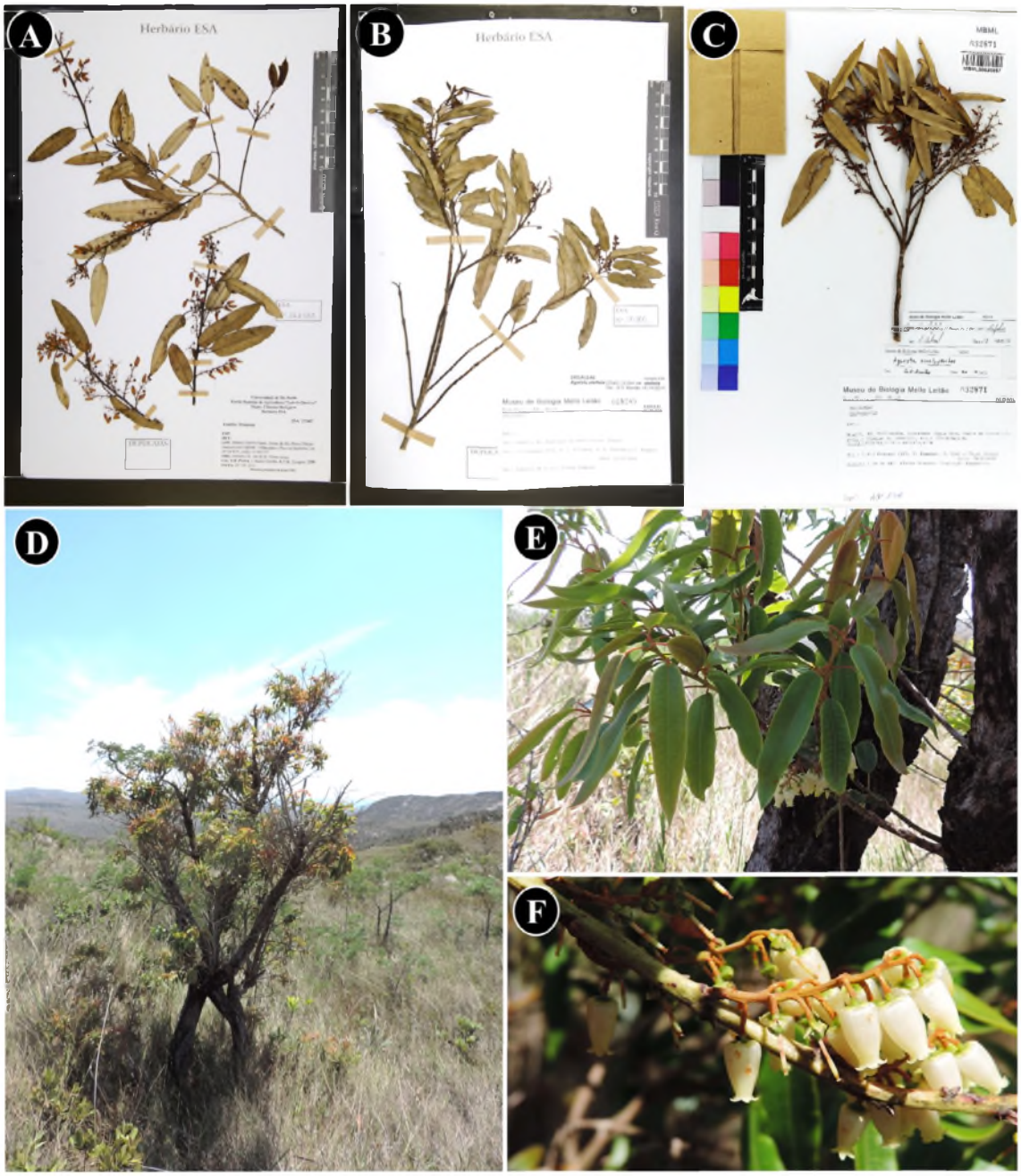

Fig. 1. *Agarista eucalyptoides* (Ericaceae). A-C: Photographs of herbarium specimens. A: *Flores 1358* (ESA). B: *Kollmann 9315* (RB). C: *Magnago 1389* (ESA). D: Habitat in *campos rupestres* of Serra do Cipó, Santana do Riacho, MG. E: Details of the leaves alternate to subopposite or ± whorled, with petioles slender and flexuous and blade ovate to oblong. E: Detail of the racemes with indumentum ferruginous on the inflorescence axis.

al., 2024), and Rivera Department in Uruguay (Grela & Brussa, 2005) (Fig. 2). Herein, we report new records for ES, at open and sunny rocky outcrops (Fig. 1).

Phenology: Flowering from July to February, April, and May. Fruits in January, February, May, July, October, and November; blossom and dry fruit in May.

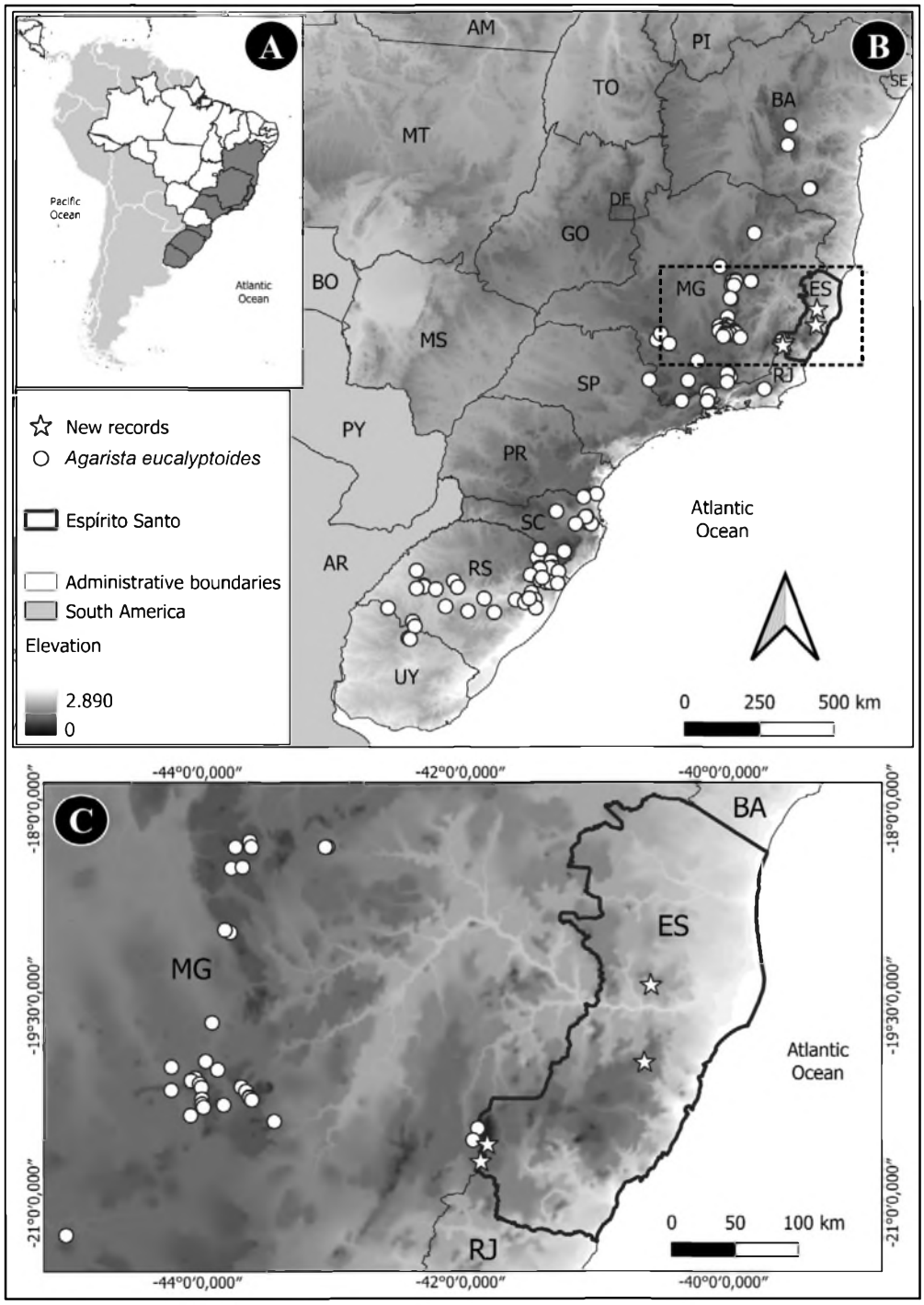

Fig. 2. Distribution of *Agarista eucalyptoides* (Ericaceae). A: Map of South America; light gray areas are neighboring countries and dark gray areas are territory of southeast of Brazil; continuous lines are country boundaries. B: Map of distribution and new records in Brazil, circle = current distribution, star= new records; AM= Amazonas, AR= Argentina, BA= Bahia, DF= Distrito Federal, ES= Espírito Santo, GO= Goiás, MA= Maranhão, MS= Mato Grosso do Sul, MT= Mato Grosso, PR= Paraná, PY= Paraguay, RS= Rio Grande do Sul, RJ= Rio de Janeiro, SC= Santa Catarina, SE= Sergipe, SP= São Paulo, TO= Tocantins, UY= Uruguay. C: Occurrence in Southeast Brazil; black to white scale represents the elevation ranges, lighter tones are higher and darker lower elevations.

Material examined: **BRAZIL. Espírito Santo:** Dores do Rio Preto, 20-X-2012, *Flores 1358* (ESA122487). Marilândia, Liberdade, 26-IX-2006, *Magnago 1389* (ESA131832, MBML00020957/032871, NY); Santa Tereza, 23-IX-2006, *Kollmann 9315* (ESA131800, MBML028245, VIES040599). **Minas Gerais**: Delfinópolis, 14-XI-2011, *Scatigna 24* (HUFU00051420); Serra do Cipó, km 13, 24-IV-1950, *Duarte 2694* (NY, RB). **Rio Grande do Sul**: Porto Alegre, 20-VII-1952, *Beetle 1673* (NY390806).

Conservation status: Least Concern (LC). *Agarista eucalyptoides* was analyzed under criterium B and the geographic range in the form of B1 (EOO). The species has a global Extent of Occurrence (EOO) of 1,157,320 km², indicating a wide geographic distribution well above the threshold for threat under criterion B1 (<5,000 km² for Endangered). Its Area of Occupancy (AOO) is 440 km², which is below the Endangered threshold for criterion B2 (<500 km²). The relatively low AOO reflects the species' restriction to high-altitude grasslands of the Atlantic Forest (Southern Highlands Grassland), rocky outcrops in the Pampa, and *campos rupestres* in Cerrado, rather than a direct indication of imminent threat. Such habitats are relatively isolated from intensive human activities, being largely unaffected by agriculture or ranching. Fire acts as a natural ecological process in Cerrado vegetation and does not constitute a direct threat unless its frequency exceeds natural regimes. Potential future threats may include iron ore mining. Considering the wide EOO and the lack of evidence for ongoing decline or extreme fragmentation, the species does not meet the subcriteria for a threatened category under criterion B and is therefore classified as Least Concern (LC) at the global scale according to IUCN Red List criteria (IUCN, 2024).

Agarista revoluta (Spreng.) Hook.f. ex Nied., Bot. Jahrb. Syst. 11(3): 236. 1889.
Figs. 3; 4; 5B, E, J.

Shrubs to small trees, 1-3 m high; twigs glabrous to pubescent. Leaves alternate, petioles thick, straight, and rigid, pubescent, 3-4.5 mm; blade ovate to elliptic, 2.02-3.95 × 0.7-2.2 cm; base rounded to subcordate; apex obtuse to acute mucronate apiculate; margin entire, revolute to strongly revolute; adaxial surface glabrous to pubescent at midvein; abaxial surface slightly pubescent to pubescent at midvein, especially near the base, frequently with ferruginous inconspicuous glands along midvein. Inflorescence axillary racemes; rachis 0.6-2.5 cm, canescent-pubescent; pedicel 3.1-4.5 mm; floral bracts triangular, 1.2-2 mm; pedicel bracteoles narrowly triangular, ± 1 mm. Flowers with calyx lobes triangular, glabrous to pubescent, 0.8-2 mm; corolla white, cylindrical, glabrous to slightly pubescent, 5-8 mm; staminal filaments villous 4-6 mm; anthers ± 1.4 mm; ovary glabrous to pubescent. Fruits dry capsules subglobose to ovoid, valves often slightly white margins, ± 4.2 × 5.3 mm; placentae subapical; seeds 2-3.5 mm.

Etymology: Relative to the leaves strongly revolute.

Distribution and habitat: The specimens previously unreported in the literature to Alagoas and Pernambuco (Fig. 3A, B) represent an expansion of *A. revoluta*. The species is widely distributed throughout sand dunes in coastal scrubs (*restingas*) from PE to RJ, also occurring in sandy and rocky soils inland at higher elevations in Quartzite Mountaintop Grasslands (*campos rupestres*) from the Cadeia do Espinhaço in northwestern MG and in the Chapada Diamantina in BA (Fig. 4).

Phenology: Flowering July to October.

Material examined: **BRAZIL. Alagoas**: Junqueiro, 9°54.14'S, 36°25.30'W, 23-IV-2006, *Santos 239* (MAC24495, RB492668). Pernambuco, Brejo da Madre de Deus, 15-IX-1973, *Andrade-Lima 73-7474* (F1930425, IPA29589). **Bahia**: Salvador, II-1998, *Nascimento 44* (HUEFS61073); Porto Seguro, 15°21'S, 3°59'W, 08-VI-2011, *Matos 13* (HUEFS180771, HURB5022). **Sergipe**: Areia Branca, 25-I-1992, *Wasum 8099* (UCS8090, NY390851).

Fig. 3. *Agarista revoluta* (Ericaceae). A-B: Photographs of herbarium specimens. A: *Andrade-Lima 73-7474* (F). B: *Santos 239* (RB). C: Branch detail in habitat at Mata de São João, BA (HST021055, © Herbário Sérgio Tavares). D: Branch detail at Linhares, ES (iNaturalist, © Geovane Siqueira [https://www.inaturalist.org/observations/141554801]).

Conservation status: Least Concern (LC). *Agarista revoluta* was analyzed under criterium B and the geographic range in the form of B1 (EOO). The species has a global Extent of Occurrence (EOO) of 515,156 km², indicating a relatively wide geographic distribution well above the threshold for threat under criterion B1 (<5,000 km² for Endangered). Its Area

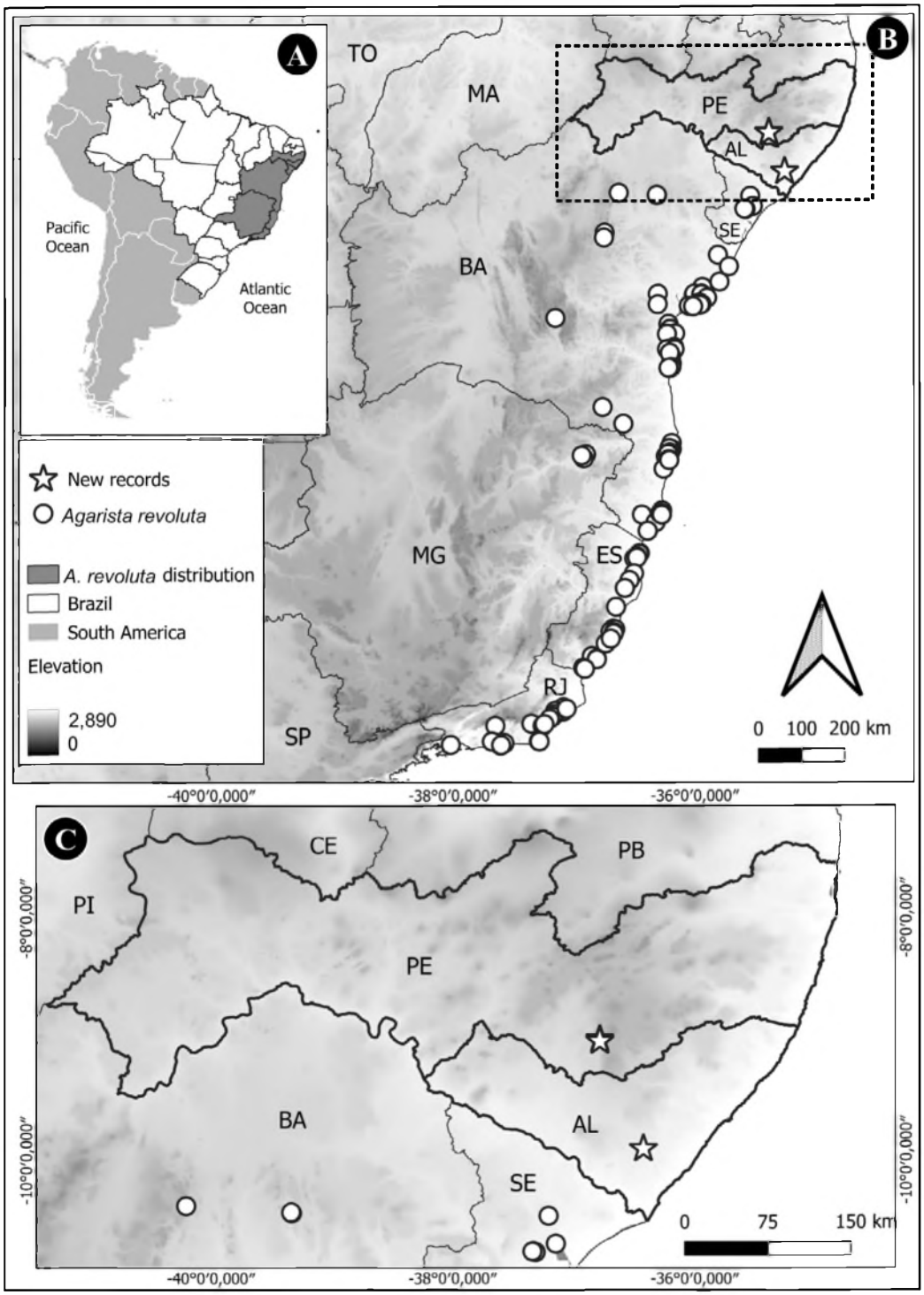

Fig. 4. Distribution of *Agarista revoluta* (Ericaceae). A: Map of South America, territory of southeast of Brazil in dark gray. B: Map of distribution and new records in Brazil, circle = previously known distribution, star = new records; AL= Alagoas, BA= Bahia, CE= Ceará, DF= Distrito Federal, ES= Espírito Santo, MA= Maranhão, PA= Pará, PB= Paraíba, PE= Pernambuco, PI, Piauí, RJ= Rio de Janeiro, SE= Sergipe, SP= São Paulo, TO= Tocantins. C: Occurrences in Northeast Brazil; black to white scale represents elevation ranges, lighter tones are higher and darker lower elevations.

Fig. 5. Relevant characters of *Agarista* from Espírito Santo, Brazil. A, D, H, L: *A. eucalyptoides* (*Dalastra 3*, ICN). A: Leaf base rounded to truncate, margin flat. D: Inflorescence axis with indumentum ferruginous. H: Capsule short-ovoid to subglobose. L: Seed elongate. B, E, J: *A. revoluta* (*Mattos 2486*, RB). B: Leaf base rounded to very slightly cordate. E: Inflorescence axis densely pubescent. J. Placentae subapical. C, F, G, I, K, M: *A. oleifolia* (*Romão & Dantas 1485*, ESA). C: Leaf base cuneate. F: Inflorescence axis glabrous. G: Inflorescence axis moderately pubescent. I: Capsule subglobose to short-ovoid. K: Placentae ± central. M: Seed short.

of Occupancy (AOO) is 300 km², which is below the Endangered threshold for criterion B2 (<500 km²). The relatively low AOO reflects the species' restriction to *restinga* vegetation along the Brazilian coast and *campos rupestres* in Chapada Diamantina-BA, rather than a direct indication of imminent threat. *Restingas* are increasingly impacted by human activities, and potential threats include coastal urbanization and real estate expansion, although many populations still occur in protected or relatively undisturbed areas. Considering the wide EOO and the lack of evidence for ongoing population decline or extreme fragmentation on a global scale, the species does not meet the sub-criteria for a threatened category under criterion B, and is therefore classified as Least Concern (LC) at the global scale according to IUCN Red List criteria (IUCN, 2024).

Discussion

Romão *et al.* (2017) in the Flora of Espirito Santo: Ericaceae recorded two species in *Agarista* to the State, *A. revoluta* and *A. oleifolia*. Nonetheless, the specimens *Kollman 9315* (Fig. 1A), *Flores 1358* (Fig 3B), and *Magnago 1389* (Fig. 3C) previously identified as *A. oleifolia* actually corresponds to *A. eucalyptoides*. *Agarista eucalyptoides* shows variation in stem and leaf ferruginous pubescence, degree of undulation of leaf margin, length and flexibility of the petiole, inflorescence length, which may have led to its misidentification as *A. oleifolia*; even so, *A. eucalyptoides* is not closely related to the other two species occurring in ES. *Agarista oleifolia* and *A. revoluta* (Judd. 1984, 1995) can be recognized by the moderately to densely ferruginous indumentum of its inflorescence axis and pedicel (Figs. 1F: 5D). Besides, *A. eucalyptoides* can be distinguished from *A. oleifolia* by its usually longer leaves, subapical placentae (vs. ± central placentae [Fig. 5K]), and longer seeds of 1.8-2.5 mm long (Fig. 5L) (vs. 0.5-1.3 mm long [Fig. 5M]), and from *A. revoluta* by its flat margins (Fig. 5A) (vs. slightly to strongly revolute margins [Fig. 5B]).

Agarista revoluta occurs from Rio de Janeiro to Sergipe along coastal scrubs (*restingas*), except in Minas Gerais, occurring in sandstone outcrops with white sand in Jequitinhonha (Fig. 4), and along the Espinhaço Range in Bahia, in rocky grasslands close to sandy grasslands in Chapada Diamantina. The collection *Santos 239* was previously misidentified as a species of Myrtaceae. On the other hand, the collection *Andrade-Lima 73-7474* was correctly identified under the synonym *Leucothoe revoluta* (Spreng.) DC. (1839: 604) at the Field Museum Herbaria and available, but was not included in previous revisions (Kinoshita-Gouvêa, 1979; Judd. 1984, 1995; Romão *et al.*, 2024).

Agarista revoluta is the species with the widest distribution in northeastern Brazil, being the only species recorded to other states in the northeastern region other than Bahia, and the unique species of the genus known to occur in coastal scrubs (*restinga*) of the Atlantic Rainforest. It is a species that can be easily recognized by its characteristic revolute leaves (Fig. 5B), moderate-sized, obtuse to retuse-mucronate leaves and elongate inflorescences. The species is also divided into two varieties: *A. revoluta* var. *revoluta* and *A. revoluta* var. *velutina* Judd (Judd, 1984). These varieties are separated primarily by the indumentum on the abaxial leaf surface, which is velutinous in *A. revoluta* var. *velutina*. This variety is known only to the locality of Dunas do Abaeté, Salvador-BA.

Key to *Agarista* in Espírito Santo State

1. Petioles 6–12.8 mm, thin and flexuous. Inflorescence axis ferruginous-pubescent. .... *A. eucalyptoides*

1'. Petioles 2–7 mm, thick and straight. Inflorescence axis glabrous to whitish-pubescent. 2

2. Branches glabrous to moderately pubescent; leaf margins flat, blade lanceolate to narrowly elliptical. Placentae ± central. ..... *A. oleifolia*

2'. Branches densely pubescent; leaf margins strongly revolute, blade elliptical to ovate. Placentae subapical. ..... *A. revoluta* var. *revoluta*

Acknowledgements

CHD acknowledges Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) for the PhD (141906/2020-0) and Sandwich PhD (200253/2022-0) fellowships, and to CAPES/PROAP, IAPT Research Grants 2021, Neotropical Grasslands Conservation Student Grants 2021, Mini-ARTS Awards (SSB) 2022, Graduate Student Research Awards (SSB) 2022, ASPT Graduate Student Research Grant 2023, and Bentham-Moxom Trust (Kew) 2023 for the financial support. GH acknowledges Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq for the research productivity grant (312897/2025-1).

Author Contributions

Planning the manuscript: CHD, GH. Funding raising for the research: CHD, GH. Data Collection (herbaria collections review, specialized literature review): CHD, GH. Data analysis (quantitative and qualitative, plates, maps, and notes): CHD. Visualization: CHD, GH. General inputs and revision: GH. Writing: CHD. Writing-review and editing: CHD, GH.

Bibliography

Bachman, S., Moat, J., Hill, A.W., De La Torre, J. & Scott, B. (2011). "Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool." e-Infrastructures for data publishing in biodiversity science. ZooKeys 150: 117-126. https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109

Beentje, H. (2016). The Kew plant glossary: an illustrated dictionary of plant terms. Kew Publishing, Richmond.

Chamisso, A. & Schlechtendal, D. F. L. (1826). De plantis in expeditione speculatoria romanzzofiana observatis, Ericaceae. Linnaea; Ein Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange 1: 516-538.

CRIA – Centro de Referência e Informação Ambiental (2024). SpeciesLink – simple search. Available in: www.splink.org.br/index (Access 28/V/2024).

Dalastra, C. H. & Heiden, G. (2022). Ericaceae in Rio Grande do Sul state, Southern Brazil. Phytotaxa 564: 149-190. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.564.2.2

Dalastra, C. H, Gostel, M. R., Fritsch, P. W. & Heiden, G. (2025 *in press*). Systematics of *Agarista* (Vaccinioideae, Lyonieae, Ericaceae), taxonomic review of the Neotropical clade *A.* sect. *Agarista* and a synopsis of *A.* sect. *Agauria*.

Deble, L. P., Marchiori, J. N. C. & Oliveira-Deble, A. S. (2013). A familia Ericaceae no Bioma Pampa do Rio Grande do Sul. 1-*Agarista chlorantha* (Cham.) G. Don. Balduinia 39: 15-18. http://dx.doi.org/10.5902/2358198013981

Don, D. (1834). An attempt at a new arrangement of the Ericaceae. Edinburgh New Philosophical Journal 17: 150-160.

Don, G. (1834). A general history of the dichlamydeous plants: comprising complete descriptions of the different orders... arranged according to the natural system 4: 837-838.

GBIF (2024). *Agarista* D.Don ex G.Don. In GBIF Secretariat (2024). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available in http://dx.doi.org/10.15468/39omei (Access 28/05/2024).

IUCN (2024). Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria, Version 16. Available in https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines (Access 4/09/2025).

Judd, W. S. (1979). Generic relationships in the Andromedeae (Ericaceae). Journal of the Arnold Arboretum 60: 477-503.

Judd, W. S. (1984). A taxonomic revision of the American species of *Agarista* (Ericaceae). Journal of the Arnold Arboretum 65: 255-342. http://dx.doi.org/10.5962/p.36695

Judd, W. S. (1995). *Agarista* G. Don. En Luteyn, J. L., Judd, W. S., Clemants, S. E., Diggs, G. M., Sørensen, P. R., Dorr, L. J. & Wallace, G. D. Ericaceae, Part II. The superior ovaried genera. Flora Neotropica Monograph 66: 1-560. New York Botanical Garden, New York.

Judd, W. S. & Luteyn, J. L. (2006). Rediscovery of *Agarista bracamorensis* (Ericaceae: Vaccinioideae). Rhodora 108: 97-102. http://dx.doi.org/10.3119/05-25.1

IUCN Standards and Petitions Committee. (2010). Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 15. Prepared by the Standards and Petitions Committee. https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf

IUCN. (2024). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2025-1. Available https://www.iucnredlist.org (Access 20/X/2024).

Kinoshita-Gouvêa, L. S. (1979). Estudos taxonômicos e fitogeográficos da família Ericaceae no Brasil. Tese

de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Kinoshita, L. S. & Romão, G. O. (2011). Ericaceae. En Cavalcanti, T. B. & Silva, A. P. (eds.), Flora do Distrito Federal, Brasil Vol. 9: 115-132. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília.

Luteyn, J. L. (2002). Diversity, adaptation, and endemism in Neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. The Botanical Review 68: 55-87.

Marinero, F. E. C., Maranho, L. T. & Hatschbach, G. G. (2007). O gênero *Gaultheria* L. (Ericaceae) no Estado do Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Biociências 5: 615-617. http://dx.doi.org/10.5380/abpr.v35i0.6879

Marques, M. C. M. (1975). Ericáceas. En Reitz, P. (ed.), Flora Catarinense, parte I. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC.

QGIS (2024). QGIS 3.34.3: A free and open source geographic information system. Available in qgis.org/en/site/ (Access 02/05/2024).

Radford, A. E., Dickison, W. E. & Massey, J. R. (1974). Vascular plant systematics. Harper & Row, New York.

REFLORA (2024). Herbário Virtual Reflora. Available in https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/ (Access 28/V/2024).

Romão, G. O. & Kinoshita, L. S. (2010). Novidades taxonômicas em Ericaceae para o Brasil: uma nova espécie para *Gaylussacia* e uma combinação nova para *Gaultheria*. Rodriguésia 61: S51-S55. http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201061132

Romão, G. O. & Souza, V. C. (2003). Flora fanerogâmica do Parque Nacional do Caparaó: Ericaceae. Pabstia 14: 1-12.

Romão, G. O., Cabral, A. & Neto, L. M. (2017). Flora do Espírito Santo: Ericaceae. Rodriguésia 68: 1577-1593. http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201768505

Romão, G. O., Cabral, A., Dalastra, C. H., Santos, F. B. D. & Kinoshita, L. S. (2024). Ericaceae. En Flora e Funga do Brasil, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available in floradoBrasil.jbrj.gov.br/FB7454 (Access 25/V/2024).

Sampaio, A., Romão, G. O., Dorea, M. C. & Oliveira, R. P. (2023a). Revealing a new species of *Agarista* (Ericaceae) endemic to the Chapada Diamantina, Brasil, segregated from *A. revoluta* by multiple evidence. Phytotaxa 583: 81-90. http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.583.1.8

Sampaio, A., Romão, G. O., Dorea, M. C. & Oliveira, R. P. (2023b). Flora da Bahia: *Agarista* (Ericaceae). Sitientibus série Ciências Biológicas 23: e9151. http://dx.doi.org/10.13102/scb9151

Silva, R. R. & Cervi, A. C. (2006). As Ericaceae Juss. nativas no Estado do Paraná, Brasil. Acta Biológica Paranaense 35: 1-45.

Sleumer, H. (1959). Studien über die Gattung *Leucothoë* D. Don. Botanische Jahrbücher für Systematik 78: 435-480.

Sprengel, C. P. J. (1821). Species plantarum minus cognitae: Ericeae. Neue Entdeckungen im ganzen Umfang der Pflanzenkunde 2: 130-132.

Stearn, W. T. (1992). Botanical Latin: History, Grammar, Syntax, Terminology and Vocabulary (4th ed.). Portland, OR: Timber Press.

Bovini, M. G. 2026. *Sida* Nomenclator: species described by H. Monteiro Filho. Bonplandia 35(1): 17-23.
Doi: https://doi.org/10.30972/bon.3518957. Recibido 20 Junio 2025. Aceptado 30 Septiembre 2025.
Publicado en línea: 17 Diciembre 2025. ISSN 1853-8460 en línea.

Sida Nomenclator: species described by H. Monteiro Filho

Sida Nomenclator: especies descritas por H. Monteiro Filho

Massimo G. Bovini[1]

Summary: A list of 36 names of *Sida* (Malvaceae), all described by the Brazilian botanist Honório Monteiro Filho, is presented. Several of these names were published in ephemeral journals with limited circulation, which has hindered their accessibility. Thirty-two of names are based on Brazilian type specimens. The list is arranged alphabetically and includes protologue information, type material, herbarium data, and the currently accepted species. A lectotype is designated here for *Sida spinosa* f. *genuina*.

Key words: Brazil, Honório Monteiro Filho, Malvaceae, nomenclature, *Sida*, taxonomy.

Resumen: Se presenta una lista de 36 nombres de *Sida* (Malvaceae), todos descritos por el botánico brasileño Honório Monteiro Filho. Varios de estos nombres fueron publicados en revistas efímeras de circulación limitada, lo que ha dificultado su acceso. Treinta y dos de los nombres se basan en especímenes tipo brasileños. La lista está ordenada alfabéticamente e incluye información del protólogo, material tipo, datos de herbario y la especie actualmente aceptada. Se designa aquí un lectotipo para *Sida spinosa* f. *genuina*.

Palabras clave: Brasil, Honório Monteiro Filho, Malvaceae, nomenclatura, *Sida*, taxonomia.

Introduction

Sida, a genus of Malvaceae widely distributed across the world, occurs in a variety of environments, particularly those subjected to anthropogenic pressure (Bovini, 2016). The genus is characterized by considerable morphological complexity, resulting from its high plasticity and adaptive capacity to such environments. Currently, *Sida* is divided into 12 sections, distinguished mainly by leaf shape and by the number and form of the mericarps (Fryxell, 1985). The total number of species within the genus remains uncertain; however, Fryxell (1985) noted that more than 1,000 names have been published under *Sida*.

To date, no comprehensive taxonomic revision of the genus has been undertaken, leading to the accumulation of numerous doubtful names in herbarium collections and in the literature.

The Brazilian botanist and professor Honório Monteiro da Costa Filho (1899-1978) worked at the Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ), focusing primarily on the family Malvaceae, and in particular on the genus *Sida* (Monteiro, 1936). In this work, Monteiro described dozens of new species and genera, which are now housed in national and some international herbaria.

Monteiro Filho did not have access to European herbaria due to the rising geopolitical tensions among major powers in the early 20th century. Nevertheless, it is noteworthy that he established a strong professional network with Brazilian botanists from institutions other than UFRRJ, including Félix Rawitscher, Álvaro Fagundes, Vasconcelos Sobrinho, Paulo de

[1] Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Pacheco Leão 915, Diretoria de Pesquisas. Horto. CEP. 22460-030. Brazil. E-mail: bovinimassimo@gmail.com

Tarso Alvin, and Alaric Schultz (Bovini & Peixoto, 2012).

During the preparation of the monograph of the genus *Sida* for the *Flora of Brazil* (Bovini, 2025), it became clear that a revision and update of the names published by Monteiro were required.

Materials and Methods

In the first stage of this research, we conducted a survey of all Brazilian *Sida* species described by Monteiro Filho and consulted the herbaria cited in the main works on these taxa. Most specimens were deposited in the Herbarium of the Textile Plant Service Section of the Ministry of Agriculture (Serv. Pl. Text.) and at the Institute of Zootechnics (I.Z.) on the UFRRJ campus. In 1945, these collections were donated to the university's own herbarium (RBR) (Department of Botany, UFRRJ, 1983), where they remain to this day.

The list is presented in alphabetical order, including citations of type material, marked with an exclamation point (!) when examined and with the notation "n.v." when not located or not seen, together with the herbarium in which it is deposited. The typification carried out was using the best and most representative material available, in accordance with the Shenzhen Code (Turland *et al.*, 2018). The currently accepted species names are given in bold, accompanied by relevant references cited for each taxon.

Results and Discussion

A total of 36 *Sida* names were analyzed, comprising 32 Brazilian and four non-Brazilian taxa.

Brazilian taxa

Sida acuta var. *obidensis* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 35, tab. 1, fig. 13. 1936. *Typus*: BRASIL. Pará: Óbidos, 11-IX-1928, *A. J. Sampaio 4923* (*holotypus* RR000019036!) = ***Sida ulmifolia*** Mill.
References: Krapovickas (2003); Brandão et al. (2017); Bovini (2025).

Sida allemanii Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 41, tab. 7. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Alagoa de Baixo, 30-III-1933, *H. Monteiro 349* (*Holotypus* RBR00037534!) = ***Sida salviifolia*** Presl.
References: Fryxell (1985); Brandão *et al.* (2017); Bovini (2025).

Sida arrudiana Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 36, tab. 4. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Recife, XII-1933, *H. Monteiro 411* (*lectotypus* US00098205, image!, designated by Krapovickas, 2003; *isolectotypus* RBR00000362!) = ***Sida acuta*** Burm.f.
References: Fryxell (1985); Krapovickas (2003); Brandão (2017); Bovini (2025).

Sida cambuiensis Monteiro, Trab. 26 Congr. Nac. Bot., Rio de Janeiro: 401. 1977. *Typus*: BRASIL. Minas Gerais: Cambuí, 06-IV-1973, *H. Monteiro & P. I. B. Oliveira 1-73* (*holotypus* RBR00037574!).
References: Bovini (2025).

Sida carpinifolia f. *pauciflora* Monteiro, Anais Congr. Soc. Bot. Brasil 15: 63. 1967. *Typus*: BRASIL. Rio de Janeiro: Vassouras, Morro Azul, III-1940, *H. da C. Monteiro Filho 2326* (*holotypus* RBR00037579!) = ***Sida planicaulis*** Cav.

Sida f. *pauciflora* was first published by Monteiro in 1967 and later again in 1969. Krapovickas (2003) incorrectly referenced the 1969 publication as the original work.
References: Monteiro (1969); Krapovickas (2003); Costa *et al.* (2023); Bovini (2025).

Sida dubia A. St.-Hil. & Naudin var. ***manresana*** (Leite & Monteiro) Monteiro, Trab. 26 Congr. Nac. Bot., Rio de Janeiro 409. 1977. *Typus*: BRASIL. Rio Grande do Sul: Porto Alegre, Vila Manresa, I-1942, *J. E. Leite 2294* (*holotypus* RBR00037578!; *isotypus* RB00516435!).
References: Bovini (2025).

Sida galheirensis Ulbr. var. *genuina* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 43. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Alagoa de baixo,

10-III-1933, *H. Monteiro 274* (*lectotypus* RBR00001012!, designated by Brandão *et al.*, 2017; *isolectotypus* RB00516431!) = ***Sida maculata*** Cav.
References: Brandão *et al.* (2017); Baracho & Agra (2024); Bovini (2025).

Sida galheirensis f. *angustodontia* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 44, tab. 10, fig. 3. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Alagoa de baixo, 28-III-1933, *H. Monteiro 402* (*lectotypus* RBR00037472!, designated by Brandão *et al.*, 2017; *isolectotypus* RB00516428!) = ***Sida maculata*** Cav.
References: Brandão *et al.* (2017); Baracho & Agra (2024); Bovini (2025).

Sida galheirensis Ulbr. var. *subgracilis* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 44, tab. 10, fig. 4. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Alagoa de baixo, 20-III-1933, *H. Monteiro 403* (*lectotypus* RBR00037551!, designated by Brandão *et al.*, 2017; *isolectotypus* RB00516430!) = ***Sida maculata*** Cav.
Although the protologue lists the collection date as 20 March 1933, the label on the type material indicates 28 March 1933.
References: Brandão *et al.* (2017); Baracho & Agra (2024); Bovini (2025).

Sida galheirensis Ulbr. f. *subtrilobata* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 44, tab. 10, fig. 2. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Alagoa de Baixo, 28-III-1933, *H. Monteiro 406* (*lectotypus* RBR00037591!, designated by Brandão *et al.*, 2017) = ***Sida maculata*** Cav.
References: Brandão *et al.* (2017); Baracho & Agra (2024); Bovini (2025).

Sida glaziovii K. Schum. var. ***irinae*** Monteiro, Revista Fac. Ci. Univ. Lisboa, Sér. 2a, C, Ci. Nat. 16 (1): 33. 1969. *Typus*: BRASIL. São Paulo: 28-IV-1957(?), *I. Schemts 19* (*holotypus* RBR00037556!).
References: Bovini (2025).

Sida glomerata Cav. f. *tomentosa* Monteiro. Monogr. Malv. Bras. 35. 1936. *Typus*: BRASIL. Pará: 25-IX-1928, *A. J. Sampaio 5084* (*holotypus* R000018570!) = ***Sida glomerata*** Cav.
References: Fuertes Aguilar (1995); Krapovickas (2003); Brandão *et al.* (2017); Bovini (2025).

Sida grazielae Monteiro, Portugaliae Acta Biol., Sér. B, Sist. 12: 146, t. 6. 1974. *Typus*: BRASIL. Goias: Caldas Novas, Cachoeira Dourada, 1969, *H. Monteiro & G. M. Barroso 8000* (*holotypus* RBR, n.v., probably lost).
References: Brandão *et al.* (2017); Bovini (2025).

Sida macaibae Monteiro, Anais Congr. Nac. Soc. Bot. Brasil 19: 41. 1968. *Typus*: BRASIL. Rio Grande do Norte: Macaiba, Predius Floresta, s.d., coletor desconhecido (*holotypus* RBR00037597!).
References: Bovini (2025).

Sida macropetala Monteiro, Anais Congr. Nac. Soc. Bot. Brasil 19: 42. 1968. *Typus*: BRASIL. Paraíba: *in interioris in campis*, II-1937, *Vasconcelos Sobrinho s.n.* (*holotypus* RB00540812!; *isotypus* RBR00037530!; IPA, n.v.) = ***Sida maculata*** Cav.
Although Baracho & Agra (2024) designated this collection as a lectotype, Monteiro's original work clearly cited it as the holotype, specifying the herbarium where it was deposited.
References: Baracho & Agra (2024); Bovini (2025).

Sida marabaensis Monteiro, Anais Congr. Nac. Soc. Bot. Brasil 19: 44. 1968. *Typus*: BRASIL. Pará: Marabá, Ilha da Praia, rio Tocantins, 26-VI-1949, *R. L. Fróes 24657 & G. A. Black* (*holotypus* IAN, n.v.); *isotypis* RBR00037596!; US00288615, image!]).
References: Bovini (2025).

Sida odorata Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 38, tab 6. 1936. *Typus*: BRASIL. Minas Gerais: Serra do Cipó, prope cachoeira do Retiro, III-1933, *B. M. da Costa 39A* (*holotypus* RBR00037573!; *isotypus* RB00516434!).
References: Bovini (2025).

Sida petropolitana Monteiro, Anais Congr. Nac. Bot. Brasil 15: 56. 1967. *Typus*: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, 17-II-1042, *H. Monteiro 2466* (*holotypus* RBR00037575!).
In the original description, Monteiro (1967) does not mention its collection number. When examining the exsiccate, one notices a number on the two labels on the same exsicata with the collector's own handwriting. To confirm the number, Monteiro's collection book was consulted, and the number 2466 appears as a *Sida* species collected in Petrópolis city. Therefore, I believe this is the collection number that refers to the species.
References: Krapovickas (2003); Bovini (2025).

Sida pires-blackii Monteiro, Anais Congr. Nac. Soc. Bot. Brasil 19: 45. 1968. *Typus*: BRASIL. Maranhão: Ilha dos Botes, flumen Tocantins, prope Carolina, 25-V-1950, *J. M. Pires 2094 & G. A. Black* (*holotypus* IAN, n.v.; *isotypis* RBR00037604!; CTES0013629, image!])
References: Krapovickas (2003); Bovini (2025).

Sida pseudopotentilloides Monteiro, Lilloa 17: 516, f. 3. 1949. 1949. *Typus*: BRASIL. S. local., s.d., *Smith 18* (*holotypus* R000027679!; *isotypus* RBR00005413!) = ***Sida dubia*** A. St.-Hil. & Naudin
References: Bovini (2025).

Sida pseudopotentilloides Monteiro var. *manresana* Leite & Monteiro, Lilloa 17: 519, tab. IV. 1949. *Typus*: BRASIL. Rio Grande do Sul: Porto Alegre, Vila Manresa, I-1942, *J. E. Leite 2294* (*holotypus* RBR00037578!; *isotypus* US00097964 image!]) = ***Sida dubia*** A. St.-Hil. & Naudin **var. *manresana*** (Leite & Monteiro) Monteiro
References: Monteiro Filho (1977); Grings (2022); Bovini (2025).

Sida rhombifolia L. f. *corchorifolia* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 46. 1936. *Typus*: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, 25-VIII-1935, *H. Monteiro 1200* (*holotypus* RBR00000205!; *isotypis* RBR00037606!; RBR00516425!]) [*non S. corchorifolia* Tenore] = ***Sida Honoriana*** Krapov.
References: Krapovickas (2007); Bovini (2025).

Sida rhombifolia L. f. *sampaioi* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 46. 1936. *Typus*: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, 21-III-1917, *A. J. Sampaio 1965* (1865) (*holotypus* R000027854!) [*non S. sampaiana* Monteiro] = ***Sida Honoriana*** Krapov.
References: Krapovickas (2014); Bovini (2025).

Sida sampaiana Monteiro, Anais Congr. Soc. Bot. Brasil. 15: 58. 1967. *Typus*: BRASIL. Rio de Janeiro: Campos, à beira da mata da Baronesa, I-1935, *A. J. Sampaio s.n.* (*holotypus* R000126944!; *isotypus* RBR00037561!).
References: Monteiro (1969); Krapovickas (2003); Bovini (2025).

Sida santaremensis Monteiro. Monogr. Malv. Brasil. 44. 1936. *Typus*: BRASIL. Pará: Santarém, 1933, *B. M. Costa 49A* (*holotypus* RBR00037576!; *isotypus* RB00516432!).
References: Fryxell & Krapovickas (1984); Fuertes-Aguilar (1995); Bovini (2001b, 2010, 2025), Krapovickas (2014), Brandão *et al.* (2017).

Sida spinosa L. f. *genuina* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 40. 1936. *Typus*: BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Bom Sucesso, VII-1933, *H. Monteiro 417* (*lectotypus* RBR00018925!, here designated; *isolectotypus* RB00516433!) = ***Sida spinosa*** L.
Monteiro-Filho (1936) recognized three forms of *Sida spinosa* var. *angustifolia*: form A (*genuina*), form B (*ovata*), and form C (*riedelii*). Some specimens, such *as Allemão 97* and RBR 81(?), bear the phrase "*transiens in forma ...*," meaning "passing into form ...," in reference to the forms described above.
Grisebach (1859), Schumann (1891), Monteiro (1936, 1949), and Rodrigo (1944) all proposed new forms, varieties, and combinations within *Sida spinosa*,

mainly based on inflorescence structure and mericarp morphology. Based on type material examination, we consider *S. spinosa* a polymorphic species regarding leaf dimensions and flower number per axil, while maintaining stable characters such as trichome type, the small rigid hook at the petiole-branch junction, and mericarp number. Overall, this taxon requires a thorough revision of all names associated with it.
The author of the variety did not designate a holotype in the protologue, although other materials were cited. The specimen *Monteiro 417* is in better condition and is therefore selected as the lectotype.
References: Schumann (1891); Rodrigo (1944); Fryxell (1985; 2009); Fuertes (1995); Grings & Boldrini (2022); Bovini (2025).

Sida spinosa L. f. ***intermedia*** Monteiro, Lilloa 17: 513. 1949. *Typus*: BRASIL. Ceará: Maranguape, Cachoeira, s.d., *Fr. Allemão & M. de Cysneiros 93* (*holotypus* R! "Herb. J. de Saldanha nº 7654"; *isotypus* 00516423!).
References: Bovini (2025).

Sida spinosa L. var. ***angustifolia*** (Lam.) Griseb. f. *ovata* H. Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 40. 1936. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Alagoa de Baixo, 30-III-1933, *H. Monteiro 324* (*holotypus* RBR00037562!; *isotypis* RB00516424!; RBR000029423!).

Sida tuberculata R. E. Fries var. ***pseudorhombifolia*** Monteiro, Lilloa 17: 522, t. 7. 1949. *Typus*: BRASIL. Minas Gerais: terrenos do Jardim Botânico de Belo Horizonte, 29-I-1934, *H. Monteiro 711* (*lectotypus* RBR00000246!, designated by Krapovickas [2014]; *isolectotypus* US, n.v.).
References: Krapovickas (2014); Brandão (2017); Grings (2022); Bovini (2025).

Sida uchoae Monteiro, Revista Fac. Ci. Univ. Lisboa, Sér. 2, C, Ci. Nat. 16: 29. 1969. *Typus*: BRASIL. Pernambuco: Recife, à margem da estrada, Estação Experimental de Curado, 20-I-1953, *H. Monteiro & R. Uchoa 3932* (*holotypus* RBR00037605!).
References: Brandão *et al.* (2017); Bovini (2025).

Sida urens L. f. *Warmingiana* Monteiro, Monogr. Malv. Brasil. 38. 1936. *Typus*: BRASIL. Minas Gerais: Belo Horizonte, morro das Pedras, 20-V-1933, unknown collector, *s.n.* (*holotypus* BHCB 7948 n.v.; *isotypis* RBR00037589!; RBR000029429!) = ***Sida rufescens*** A. St.-Hil.
References: Bovini (2001a, 2025); Krapovickas (2006); Fryxell (2009).

Sida xavieri Monteiro, Anais Congr. Nac. Soc. Bot. Brasil 19: 47. 1968. *Typus*: BRASIL. Paraíba: João Pessoa, Tambaúzinho, 04-X-1941, *Xavier s.n. [342]* (holotypus RBR00037580!; *isotypus* RB00516420 fragment!) = ***Sida luschnatiana*** Steud.
References: Fryxell (1985); Krapovickas (2006); Bovini (2025).

Non brazilian taxa

Sida cordifolia var. ***breviaristata*** Monteiro, Lilloa 17: 516. 1949. *Typus*: ARGENTINA. Formosa: I-1918, *Jorgensen 2318* (*holotypus* LIL, n.v.).

Sida glutinosa var. *longearistata* Monteiro, Lilloa 17: 525, tab. 2. 1949. *Typus*: ARGENTINA. Salta: Orán, Urundel, rio Colorado, 20-I-1945, A. *Krapovickas 1556* (*holotypus* RBR, n.v.; *isotypis* LIL, n.v.; S, n.v.) = ***Sida esperanzae*** R. E. Fr.

Sida panamensis Monteiro, Rev. Bras. Biol. 38: 866. 1978. *Typus*: PANAMÁ. Coclé: rio Hato Airstrip, s.d., *Burch et al. 1134* (*lectotypus* MO, designated by Fuertes-Aguilar 1995; *isolectotypis* R, n.v.; RB00516420!; RBR00037577!) = ***Sida jamaicensis*** L.

Sida rodrigoae Monteiro. Anais Congr. Soc. Bot. Brasil 15: 64-66). 1967. *Typus*: ARGENTINA. Salta: 29-V-1953, *A. Krapovickas 7975* (*lectotypus* RBR000412!, designated by Krapovickas [2003]; *isolectotypis* LIL, n.v.; SI, n.v.).

Acknowlegments

I gratefully acknowledge the curators and technicians of RBR (Eliane Jacques and

Thiago Amorim), R (Nilber Silva), RB (Luiz Fernando da Conceição) and SPFR (Daniela Sampaio) who assisted in preparing this work, as well as João Marcelo A. Braga (JBRJ) for nomenclatural clarifications.

Conflict of Interest

I declare that there are no conflicts of interest (personal, scientific, commercial, political, or financial) in this manuscript.

Author contribution

MGB – Conceptualization, investigation, methodology, resources, writing.

Bibliography

Baracho, G. S & Agra, M. F. (2024). New synonyms and lectotypifications in *Sida* (Malvaceae-Malveae) reveal the first record and extension of the distribution area of *Sida maculata* to Brazil. Phytotaxa 660: 287-293. http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.660.3.6

Borssum Waalkes, J. (1966). Malesian Malvaceae revised. Blumea 14: 1-213.

Bovini, M. G. (2001a). Novidades em Malvaceae brasileiras. Eugeniana 25: 22-25.

Bovini, M. G. (2001b). Malvaceae A. Juss. no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. Rodriguésia 52: 17-47. http://dx.doi.org/10.1590/2175-78602001528102

Bovini, M. G. (2010). Malvaceae *s. str.* na Reserva Rio das Pedras, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. Rodriguésia 61: 289-301. http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201061211

Bovini, M. G. (2016). Two new species of *Sida* (Malvaceae: Malvoideae) for Brazil. Phytotaxa 282: 291-295. http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.282.4.6

Bovini, M. G. (2025). *Sida*. In Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB9203>. Acesso 04/10/ 2025.

Bovini, M. G. & Peixoto, A. L. (2012). Ensino, pesquisa e extensão: o botânico Honório da Costa Monteiro Filho. História, Ciências, saúde: Manguinhos 19: 1171-1191. http://dx.doi.org/10.1590/S0104-59702012000400005

Brandão, J. L., Baracho, G. S., Sales, M. F. & Filho, M. P. V. (2017). Synopsis of *Sida* (Malvaceae, Malvoideae, Malveae) in the state of Pernambuco, Brazil. Phytotaxa 307: 205-227. doi: 10.11646/phytotaxa.307.3.5

Costa, M. T. R., Bovini, M. G, Alves, L. L, Castro, G. C. & Sobral, M. (2023). Malvaceae from Serra do Lenheiro, Minas Gerais, Brazil. Rodriguésia 74. e01682021. http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202374006

Departamento de Botânica da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. (1983). Notas sobre herbário. Eugeniana, Rio de Janeiro, V 5, p. 4.

Fuertes-Aguilar, F. J. (1995). *Sida* L. (Malvaceae). Flora da Colombia 17. Real Jardin Botanico, Madrid).

Fryxell, P. A. & Krapovickas, A. (1984). *Sidus Sidarum*-IV. A new record of *Sida* in North America, *S. santaremensis* (Malvaceae). Sida 10: 319-320.

Fryxell, P. A. (1985). *Sidus Sidarum*-V. The North and Central American species of *Sida*. Sida 11: 62-91.

Fryxell, P. A. (2009). A New South American subsection of *Sida* sect. *Nelavaga* (Malvaceae) with two new species. Lundellia 12: 15-27. http://dx.doi.org/10.25224/1097-993X-12.1.15

Grings, M. & Boldrini, I. I. (2022). Synopsis of *Sida* (Malvoideae, Malvaceae) in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. Phytotaxa 542: 105-135. http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.542.2.1

Kearney, T. H. (1954). A tentative key to the North American species of *Sida* L. Leaflets Western Botany 7: 138-150.

Krapovickas, A. (2003a). *Sida* sección *Distichifolia* (Monteiro) Krapov. comb. nov., stat. nov. (Malvaceae-Malveae). Bonplandia 12: 83-121. http://dx.doi.org/10.30972/bon.121-41407

Krapovickas, A. (2003b). Revisión de *Sida* sección Muticae C. Presl (Malvaceae-Malveae). Bonplandia 12: 123-132. http://dx.doi.org/10.30972/bon.121-41408

Krapovickas, A. (2006). Las especies argentinas y de países vecinos de *Sida* secc. *Nelavaga* (Malvaceae, Malveae). Bonplandia 15: 5-45. http://dx.doi.org/10.30972/bon.151-289

Krapovickas, A. (2007). Novedades en el género *Sida* (Malvaceae, Tribu Malveae). Bonplandia 16: 193-208. http://dx.doi.org/10.30972/bon.163-4147

Krapovickas, A. (2014). Nuevas especies de *Sida* Sección *Sida* (Malvaceae). Bonplandia 23: 65-118. http://dx.doi.org/10.30972/bon.232258

Marais, W. (1983). Notes on Mascarene Malvaceae. Kew Bulletin. 38: 38-41. http://dx.doi.org/10.2307/4107959

Monteiro Filho, H. C. (1936). Monografia das Malváceas Brasileiras I. O gênero *Sida*. Revisão das espécies brasileiras. 1ª parte. Ministério da Agricultura, Serviço de Plantas Têxteis. Rio de Janeiro.

Monteiro Filho, H. C. (1949). As espécies argentinas, brasileiras e uruguayas da seção *Malvinda* do gênero *Sida*. Lilloa 17: 501-522.

Monteiro Filho, H. C. (1967). Revisão das espécies do gênero Sida seção *Sida* subseção *Distichaefolia*. Anais XV Congresso Sociedade Botânica do Brasil, pp. 53-71.

Monteiro Filho, H. C. (1969). Malvaceae Brasilienses Novae vel Criticae II. Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa, sér.2, 16: 15-36.

Monteiro Filho, H. C. (1974a). Malvaceae Brasilienses Novae vel Criticae III. Portugaliae Acta Biol., sér. B, sist. 142-141.

Monteiro Filho, H. C. (1974b). Sistema Taxonômico das Malvaceae Brasileiras. XXV Congr. Nac. Bot., Mossoró, Rio Grande do Norte, pp. 171-176.

Monteiro Filho, H. C. (1977). Malvaceae Brasilienses novae vel criticae V. XXVI Congr. Nac. Bot., Rio de Janeiro, pp. 401-413.

Schumann, K. (1891). Malvaceae I. In C. F. P. Martius. Flora Brasiliensis. Lipsiae, Monachii, 12(3): 253-456.

Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W. -H., Li, D. -Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. & Smith, G. F. (eds.). (2018). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Koeltz Botanical Books, Glashütten.

Ugborogho, R. E. (1980). The taxonomy of *Sida* L. (Malvaceae) in Nigeria II. The *S. rhombifolia* complex. Bol. Soc. Brot. Ser. 2, 54: 65-85. http://dx.doi.org/10.2307/4115855+

Soria Rey, N. & J. De Egea. 2026. Sistematización de subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en Paraguay. Bonplandia 35(1): 25-37.
Doi: https://doi.org/10.30972/bon.3518958. Recibido 30 Junio 2025. Aceptado 20 Septiembre 2025.
Publicado en línea: 17 Diciembre 2025. ISSN 1853-8460 en línea.

Sistematización de subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en Paraguay

Systematization of the subfamilies, tribes and genera of Asteraceae present in Paraguay

Nélida Soria Rey[1] & Juana De Egea[2]

Resumen: Asteraceae constituye una de las mayores familias botánicas de plantas con flores y más dominante en la tierra. Para la flora del Paraguay es una de las más diversas y de mayor distribución; sin embargo, no ha sido tratada en su totalidad por lo cual aún existen vacíos de información. Según estudios filogenéticos recientes, Asteraceae se clasifica actualmente en 16 subfamilias y 50 tribus. Este trabajo tuvo como objetivo realizar una sistematización de las subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en Paraguay y determinar grupos de géneros y especies escasamente tratados. La metodología incluyó revisión de literatura disponible, ejemplares de herbario y bases de datos en internet. Para la flora del Paraguay fueron registradas ocho subfamilias, 21 tribus, 157 géneros y 543 especies actualmente aceptadas; siendo la subfamilia Asteroideae la mejor representada, con 13 tribus y 117 géneros, destacándose Eupatorieae (35 géneros) y Heliantheae (28 géneros). Se presenta una clave artificial para la identificación de tribus presentes en Paraguay, basada en caracteres florales diagnósticos y otros aspectos que son notables por su particularidad, como el hábito de la planta, la presencia de espinas, entre otros.

Palabras clave: Flora, clave de identificación, diversidad de Asteraceae, taxonomía.

Summary: Asteraceae comprises one of the largest and most dominant botanical families of flowering plants in the world. Asteraceae is also one of the most diverse and widely distributed families of the Paraguayan flora, although it has still not been treated in its entirety and thus several information gaps remain. Based on recent phylogenetic studies, Asteraceae is currently classified into 16 subfamilies and 50 tribes. The objective of this study was to systematize the subfamilies, tribes and genera of Asteraceae present in Paraguay and determine the groups of poorly studied genera and species. The methodology consisted of a review of available literature, herbarium specimens and online databases. Eight subfamilies, 21 tribes, 157 genera, and 543 currently accepted species have been recorded for the flora of Paraguay; subfamily Asteroideae is best represented, with 13 tribes and 117 genera, among which the tribes Eupatorieae (35 genera) and Heliantheae (28 genera) stand out. An artificial key to the identification of tribes occurring in Paraguay is presented, based mainly on diagnostic floral characters, and others that are notable for their particularity, such as the habit of the plant, the presence of thorns, among others.

Key words: Asteraceae diversity, flora, identification key, taxonomy.

Introducción

La familia Asteraceae (orden Asterales) constituye una de las familias más grandes de plantas con flores y es, además, una de las más dominantes en la tierra. Comprende unos 1700 géneros y alrededor de 24000 especies, lo que representa aproximadamente 10-12% de las plantas con flores del mundo (Funk *et al.*, 2009; CWG, 2025). Se caracteriza por sus inflorescencias racemosas en capítulos que funcionalmente se comportan como una flor;

[1] Facultad de Ciencias Aplicadas, Universidad Nacional de Pilar, Pilar, Paraguay. *E-mail: nsoria2000@yahoo.com
[2] Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay; Centro para el Desarrollo de la Investigación Científica (CEDIC), Asunción, Paraguay.

poseen brácteas involucrales, sobre un receptáculo común en que se insertan desde una hasta más de 500 flores. El fruto, denominado cipsela, es también complejo y único; es seco, indehiscente, unilocular y uniseminado, y se origina de un ovario ínfero (Marzinek *et al.*, 2008). Estos caracteres hacen que las Asteraceae se consideren un grupo natural, uniforme, conocido también con el nombre alternativo de Compositae (Del Vitto & Petenatti, 2009; Funk *et al.*, 2009; Villaseñor, 2018; Redonda-Martínez, 2022).

Las reconstrucciones filogenéticas de las Asteraceae, basadas en marcadores moleculares, revelan que la familia se agrupa en 16 subfamilias y 50 tribus (Susanna *et al.*, 2020). De estas 50 tribus actualmente reconocidas, 11 han sido segregadas de Heliantheae *s.l.*, y 17 de Cichorieae *s.l.* y Mutisieae *s.l.* (Funk *et al.*, 2009; Susanna *et al.*, 2020; Redonda-Martínez, 2022). Esta clasificación difiere de la utilizada hasta finales del siglo XX, en la que las Asteráceas estaban agrupadas en 13 tribus, siguiendo la clasificación establecida por Bentham (1873), quien también reconoció a las Compositae como un grupo natural.

En la República del Paraguay, fueron registrados 150 géneros y 535 especies de Asteraceae (Zuloaga *et al.*, 2025). De hecho, constituye una de las familias botánicas más importantes del país, no solo por la numerosa cantidad de especies, sino también por su amplia distribución en todo el territorio y por la diversidad de ambientes que ocupan (Soria *et al.*, 1998; Basualdo & Soria, 2002; Soria & Mereles, 2022; Soria & De Egea, 2024). Asteraceae se destaca además por ser la familia con mayor cantidad de endemismos de la flora paraguaya, con unas 48 especies endémicas registradas (Peña-Chocarro & De Egea, 2018).

A pesar de la relevancia de esta familia dentro de la diversidad florística del Paraguay, no existe aún un tratamiento taxonómico para la totalidad de las tribus y géneros de la familia que ocurren en el territorio nacional. La literatura disponible para la flora nacional registra estudios de algunas tribus previas a la clasificación y circunscripción filogenética, dentro del marco del Proyecto Flora del Paraguay, como Eupatorieae (Cabrera *et al.*, 1996), Inuleae, Mutisieae (Cabrera & Freire, 1998), Senecioneae y Vernonieae (Cabrera *et al.*, 2009); tratamientos a nivel de géneros y especies destacadas (Soria & Zardini, 1995; Soria, 2016; Soria *et al.*, 2017), y otros importantes aportes relacionados con floras regionales (Soria *et al.*, 1998; Soria & Basualdo, 2004; Basualdo *et al.*, 2005a; 2005b; Soria & De Egea, 2024). Si bien todas estas contribuciones documentan, de forma dispersa, todo el conocimiento de la familia dentro de la flora del país, existen aún grandes vacíos: tribus y géneros escasamente tratados, la carencia de una clave de identificación de las tribus presentes en el territorio y revisiones taxonómicas actualizadas. En términos prácticos, esto ha llevado a una acumulación, en los herbarios nacionales, de especímenes de Asteraceae erróneamente identificados o incluso indeterminados. Se evidencia de esta manera la necesidad de analizar el estado del conocimiento de las Asteraceae en Paraguay y de proyectar futuros trabajos taxonómicos que aborden estos vacíos, a la luz de la nueva clasificación taxonómica de las Asteraceae basada en la filogenia.

Con el fin de responder a esta necesidad y ofrecer un punto de partida hacia una taxonomía más completa de las Asteraceae en Paraguay, nuestro trabajo tuvo como objetivos: 1) realizar una revisión y sistematización de las subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en la flora del Paraguay, considerando la clasificación actual de la familia y nuevas circunscripciones de tribus y géneros; 2) analizar y clarificar grupos de géneros y especies escasamente tratados; y 3) contribuir con una clave de identificación de tribus que facilite la gestión de las colecciones de herbario.

Materiales y Métodos

Para el estudio y sistematización de las subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en Paraguay, se llevó a cabo una exhaustiva revisión de la literatura científica especializada (Cabrera *et al.*, 1996; Cabrera & Freire, 1998; Cabrera *et al.*, 2009; Katinas *et al.*, 2007; Funk *et al.*, 2009; Redonda-Martínez, 2022; Roque *et al.*, 2017; Soria & De Egea, 2024) y se consultaron bases de datos en línea (CHG, 2025; CWG, 2025; GBIF, 2025; Tropicos, 2025; Zuloaga *et al.*, 2025). Se elaboró una base de datos de los géneros y número de especies presentes en Paraguay, organizándolos

en tribus y subfamilias según el sistema de clasificación propuesto por Susanna *et al.* (2020), y actualizando nomenclatura según nuevas circunscripciones genéricas y sinonimias siguiendo CWG (2025). La presencia en Paraguay de los taxones registrados fue corroborada a través de la consulta de ejemplares depositados en los principales herbarios nacionales e internacionales: AS, CTES, FCQ, G, MO, PY, SCP, de acuerdo a Thiers (2025).

Durante la visita a los herbarios se prestó especial atención a rasgos clave, como la estructura del receptáculo, el tipo de filarios, las características de las flores (forma, número de lóbulos, dimorfismo), la morfología del estilo y las anteras, la presencia y tipo de papus y las características de las cipselas. Posteriormente se elaboró una clave de identificación de las tribus presentes en Paraguay a partir de la observación directa de ejemplares de referencia de los taxones representativos y la interpretación de descripciones publicadas en la literatura. La clave se basó en los caracteres diagnósticos de cada tribu; además de los caracteres florales se emplearon algunos relacionados con el hábito, porte o partes vegetativas que son notorios por su particularidad, como la presencia de espinas.

Resultados

La sistematización de las Asteraceae en Paraguay determinó la presencia de ocho subfamilias, 21 tribus, 157 géneros y 543 especies (Tabla 1, Fig. 1), lo cual representa la adición de siete géneros y ocho especies a la riqueza florística conocida para la familia (Tabla 2), considerando como referencia la última actualización proporcionada por Zuloaga *et al.* (2025).

Tabla 1. Sistematización de las subfamilias, tribus y géneros de Asteraceae presentes en la flora del Paraguay. Se indica el número aproximado de especies por género (NEG).

Subfamilias y tribus	Géneros	NEG
Subfamilia Asteroideae (Cass.) Lindl.		
Anthemideae Cass. (8 spp.)	*Achillea* L.	1
	Anthemis L.	1
	Artemisia L.	2
	Cotula L.	1
	Matricaria L.	1
	Soliva Ruiz & Pav.	2
Astereae Cass. (66 spp.)	*Apopyros* G. L. Nesom	1
	Baccharis L.	41
	Conyza Less.	5
	Egletes Cass.	1
	Exostigma G. Sancho	2
	Grindelia Willd.	2
	Hysterionica Willd.	1
	Inulopsis O. Hoffm.	1
	Leptostelma D. Don	2
	Noticastrum DC.	3
	Plagiocheilus Arn. ex DC.	1
	Podocoma Cass.	3
	Solidago L.	2
	Symphyotrichum Nees	1
Bahieae B.G. Baldwin (1 sp.)	*Schkuhria* Roth	1
Coreopsideae Lindl. (15 spp.)	*Bidens* L.	8
	Cosmos Cav.	1
	Isostigma Less.	6

Subfamilias y tribus	Géneros	NEG
Subfamilia Asteroideae (Cass.) Lindl.		
Eupatorieae Cass. (136 spp.)	*Adenostemma* J. R. Forst & G. Forst.	2
	Ageratum L.	1
	Austrobrickellia R. M. King & H. Rob.	2
	Austroeupatorium R. M. King & H. Rob.	4
	Ayapana Spach	1
	Ayapanopsis R. M. King & H. Rob.	1
	Barrosoa R. M. King & H. Rob.	1
	Bejaranoa R. M. King & H. Rob.	1
	Campovassouria R. M. King & H. Rob.	1
	Campuloclinium DC.	5
	Chacoa R. M. King & H. Rob.	1
	Chromolaena DC.	22
	Critonia P. Browne	1
	Disynaphia DC.	4
	Eupatorium L.	3
	Fleischmannia Sch. Bip.	3
	Grazielia R. M. King & H. Rob.	1
	Gymnocoronis DC.	2
	Gyptis (Cass.) Cass.	3
	Hatschbachiella R. M. King & H. Rob.	1
	Hebeclinium DC.	1
	Heterocondylus R. M. King & H. Rob.	3
	Idiothamnus R. M. King & H. Rob.	1
	Kaunia R. M. King & H. Rob.	1
	Koanophyllon Arruda	2
	Macropodina R. M. King & H. Rob.	1
	Malmeanthus R. M. King & H. Rob.	1
	Mikania Willd.	30
	Neocabreria R. M. King & H. Rob.	2
	Praxelis Cass.	6
	Raulinoreitzia R. M. King & H. Rob.	1
	Stevia Cav.	20
	Stomatanthes R. M. King & H. Rob.	2
	Trichogonia Gardner	4
	Urolepis (DC.) R. M. King & H. Rob.	1
Gnaphalieae (Cass.) ex Lecoq. & Juill. (20 spp.)	*Achyrocline* (Less.) DC.	6
	Chevreulia Cass.	2
	Facelis Cass.	1
	Gamochaeta Wedd.	7
	Gnaphalium L.	1
	Lucilia Cass.	1
	Micropsis DC.	1
	Pseudognaphalium Kirp.	1
Helenieae Lindl. (1 sp.)	*Hymenoxys* Cass.	1

Subfamilias y tribus	Géneros	NEG
Subfamilia Asteroideae (Cass.) Lindl.		
Heliantheae Cass. (75 spp.)	*Acmella* Rich. ex Pers.	9
	Aldama La Llave	8
	Ambrosia L.	2
	Aspilia Thouars	12
	Baltimora L.	1
	Calyptocarpus Less.	1
	Clibadium F. Allam. ex L.	1
	Dimerostemma Cass.	9
	Eclipta L.	1
	Helianthus L.	1
	Heliopsis Pers.	1
	Lagascea Cav.	1
	Melanthera Rohr	1
	Parthenium L.	2
	Pascalia Ortega	2
	Salmea DC.	1
	Simsia Pers.	1
	Sphagneticola O. Hoffm.	1
	Spilanthes Jacq.	2
	Synedrella Gaertn.	1
	Synedrellopsis Hieron. & Kuntze	1
	Tilesia G. Mey.	1
	Tithonia Desf. ex Juss.	1
	Verbesina L.	7
	Viguiera Kunth	1
	Wedelia Jacq.	3
	Xanthium L.	2
	Zinnia L.	1
Inuleae Cass. (20 spp.)	*Pluchea* Cass.	1
	Pterocaulon Elliott	11
	Stenachaenium Benth.	3
	Tessaria Ruiz & Pav.	5
Millerieae Lindl. (10 spp.)	*Acanthospermum* Schrank	3
	Galinsoga Ruiz & Pav.	1
	Jaegeria Kunth	1
	Sigesbeckia L.	1
	Smallanthus Mack.	3
	Tridax L.	1
Neurolaeneae Rydb. (19 spp.)	*Calea* L.	18
	Enydra Lour.	1
Senecioneae Cass. (21 spp.)	*Dendrophorbium* (Cuatrec.) C. Jeffrey	1
	Emilia Cass.	1
	Erechtites Raf.	5
	Pseudogynoxys (Greenm.) Cabrera	1
	Senecio L.	13
Tageteae Cass. (11 spp.)	*Flaveria* Juss.	1
	Pectis L.	3
	Porophyllum Guett.	6
	Tagetes L.	1

Subfamilias y tribus	Géneros	NEG
Subfamilia Barnadesioideae (D. Don) Bremer & Jansen		
Barnadesieae D. Don (6 spp.)	*Dasyphyllum* Kunth	6
Subfamilia Carduoideae Cass. ex Sweet		
Cardueae Cass. (4 spp.)	*Carduus* L.	1
	Carthamus L.	1
	Cirsium Mill.	1
	Plectocephalus D. Don	1
Subfamilia Cichorioideae Chevall.		
Cichorieae Lam. & DC. (13 spp.)	*Hieracium* L.	1
	Hypochaeris L.	5
	Lactuca L.	1
	Picrosia D. Don	2
	Sonchus L.	2
	Taraxacum F. H. Wigg.	1
	Youngia Cass.	1
Subfamilia Gochnatioideae (Benth. & Hook. f.) Panero & V.A. Funk		
Gochnatieae (Benth. & Hook. f.) Panero & V.A. Funk (8 spp.)	*Cnicothamnus* Griseb.	1
	Gochnatia Kunth	1
	Moquiniastrum (Cabrera) G. Sancho	6
Subfamilia Mutisioideae (Cass.) Lindl.		
Mutisieae Cass. (11 spp.)	*Chaptalia* Vent.	4
	Cyclolepis Gillies ex D. Don	1
	Mutisia L.f.	3
	Trichocline Cass.	3
Nassauvieae Cass. (15 spp.)	*Holocheilus* Cass.	3
	Jungia L.f.	1
	Pamphalea Lag.	1
	Perezia Lag.	1
	Trixis P. Browne	9
Subfamilia Vernonioideae Lindl.		
Vernonieae Cass. (82 spp.)	*Acilepidopsis* H. Rob.	1
	Centratherum Cass.	1
	Chrysolaena H. Rob.	10
	Cyrtocymura H. Rob.	2
	Dasyanthina H. Rob.	1
	Elephantopus L.	2
	Lepidaploa (Cass.) Cass.	7
	Lessingianthus H. Rob.	27
	Mesanthophora H. Rob.	2
	Orthopappus Gleasson	1
	Pacourina Aubl.	1
	Piptocarpha R. Br.	1
	Stenocephalum Sch. Bip.	5
	Vernonanthura H. Rob.	19
	Vernonia Schreb.	2
Subfamilia Wunderlichioideae Panero & V.A. Funk		
Hyalideae Panero (1 spp.)	*Hyalis* D. Don ex Hook. & Arn.	1

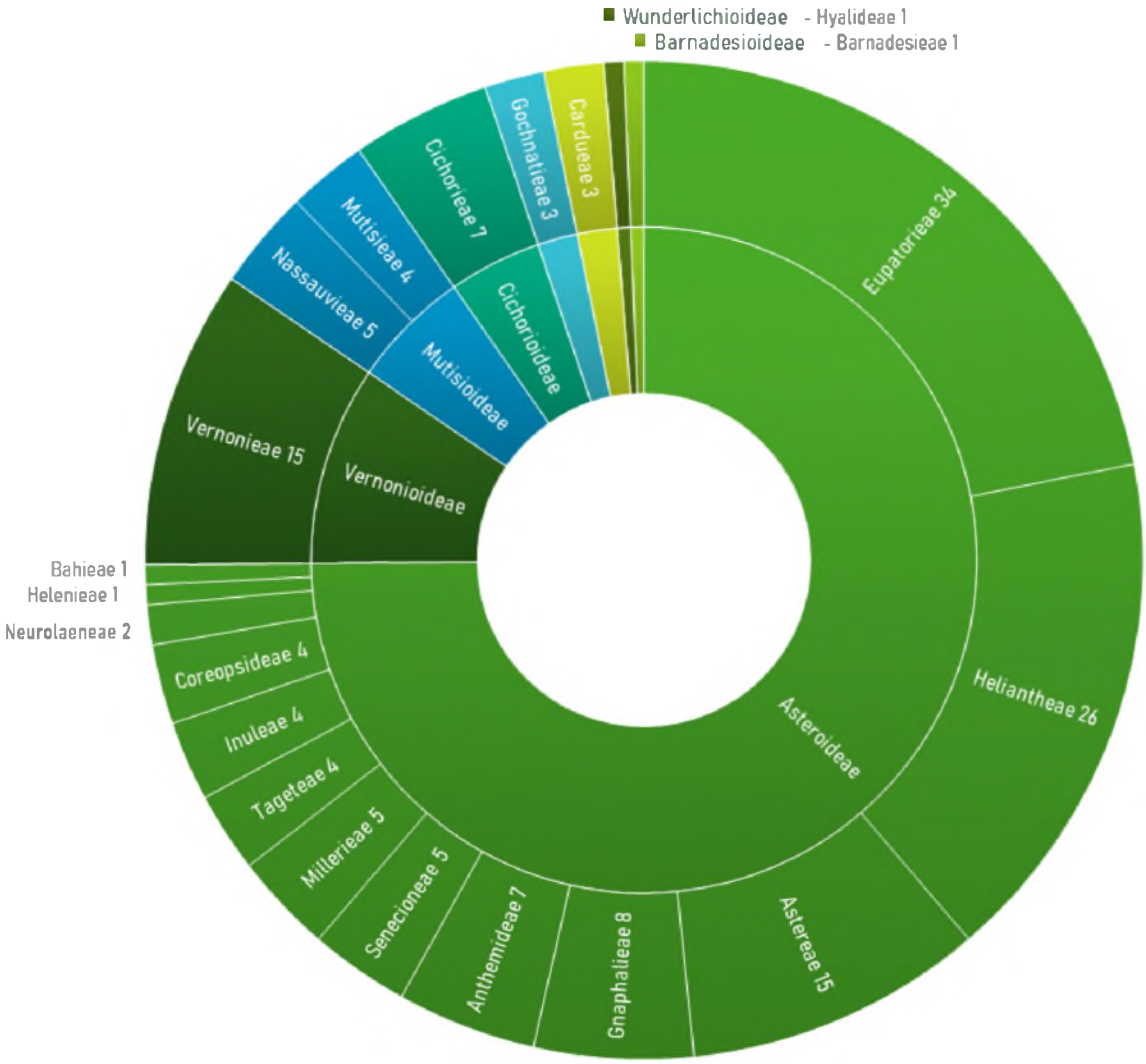

Fig. 1. Diagrama de las subfamilias y tribus de Asteraceae en Paraguay. El tamaño de cada sección en el anillo interno es relativo al número de tribus por subfamilia, y en el anillo externo al número de géneros por tribu.

La subfamilia Asteroideae constituye la mejor representada y más diversa del país, con 13 tribus y 117 géneros, siendo la tribu Eupatorieae la de mayor número de géneros (35) y especies (136), seguida de la tribu Heliantheae (28 géneros y 75 especies). La subfamilia Vernonioideae constituye la segunda más importante, con su única tribu Vernonieae agrupando 15 géneros y 82 especies.

Por otro lado, dos subfamilias se encuentran representadas por una única tribu y género; Barnadesioideae (*Dasyphyllum*; 6 especies) y Wunderlichioideae (*Hyalis*; 1 especie).

La subfamilia Carduoideae está representada por la tribu Cardueae, y sus cuatro únicas especies registradas en el país son consideradas adventicias.

Como resultado principal de esta sistematización se presenta una clave artificial para la identificación de tribus de Asteraceae presentes en el Paraguay.

Tabla 2. Especies de Asteraceae presentes en Paraguay, en adición a las mencionadas por Zuloaga *et al.* (2025).

Especie y tribu	Material de referencia en Paraguay
Achillea millefolium L. (Anthemideae)	**Distrito Capital:** Asunción, Jardín Botánico y Zoológico de Asunción, vivero de plantas medicinales. Citado en Pin *et al.*, 2009.
Artemisia absinthium L. (Anthemideae)	**Distrito Capital**: Asunción, Jardín Botánico y Zoológico de Asunción, vivero de plantas medicinales, *Roguet 128* (G). Citado en Pin *et al.*, 2009.
Artemisia verlotiorum Lamotte (Anthemideae)	**Central**: San Lorenzo, Campus Universitario, 11-III-1987, *Soria 964* (FCQ, MO).
Carthamus tinctorius L. (Cardueae)	**Boquerón**: Colonia Fernhein, 14 km E de Filadelfia, Col. 8 (Campo Grande), 11-IX-1990, *Vanni et al. 1876* (CTES, MO). **Cordillera**: Caacupé, 10-IV-1980, *Basualdo 433* (FCQ). **Itapúa**: Encarnación, 10-VI-1981, *Soria 185* (FCQ).
Cotula coronopifolia L. (Anthemideae)	**Central**: San Lorenzo, Campus Universitario, Jardín de Aclimatación de la Facultad de Ciencias Químicas, 22-II-1989, *Ortiz 994* (FCQ, G).
Helianthus annuus L. (Heliantheae)	**Distrito Capital**: Asunción, 5-VIII-1982, *Basualdo 618* (FCQ).
Tithonia diversifolia (Hemsl.) A. Gray (Heliantheae)	**Distrito Capital**: Asunción, Jardín de la Sociedad Científica del Paraguay, 4-XI-2025, *Soria 8463* (FCQ).
Youngia japonica (L.) DC. (Cichorieae)	**Distrito Capital**: Asunción, Barrio Kaaguy Rory, 13-VIII-1993, *Zardini 37008* (MO).

Clave artificial para la identificación de tribus de Asteraceae presentes en Paraguay

1. Capítulos homógamos. Todas las flores iguales, tanto en la periferia como el centro, bisexuales o en ocasiones unisexuales. 2

1'. Capítulos heterógamos. Flores periféricas pistiladas o neutras, las centrales bisexuales, a veces funcionalmente estaminadas. 9

2. Arbustos o árboles espinosos con espinas axilares. Láminas foliares y brácteas involucrales con el ápice mucronado o espinescente. Cipselas con tricomas tricelulares, uniseriados, con la célula apical elongada (tricomas barnadesoides). ..... Barnadesieae

2'. Hierbas, arbustos o árboles sin espinas axilares. Láminas foliares y brácteas involucrales con el ápice no mucronado ni espinescente. Cipselas sin tricomas. 3

3. Plantas con látex. Capítulos con corolas liguladas 5-dentadas en el ápice, generalmente amarillas. ..... Cichorieae

3'. Plantas sin látex. Capítulos con corolas tubulares, bilabiadas o a veces filiformes, de diversos colores. .. 4

4. Plantas dioicas o poligamodioicas. Capítulos con flores unisexuales, pistiladas o estaminadas, en ocasiones algunas flores bisexuales en el centro. ..... Astereae

4'. Plantas monoicas. Capítulos con flores bisexuales. 5

5. Flores con corolas bilabiadas. Ramas del estilo pilosas en el ápice. Anteras con base caudada. ....Nassauvieae

5'. Flores con corolas tubulares, tubiformes o infundibuliformes. Ramas del estilo glabras, a veces papilosas. Anteras con base sagitada, rara vez caudada o reducida. 6

6. Corolas con lóbulos profundamente partidos hasta más de la mitad de su longitud. Anteras con apéndices apicales apiculados, base caudada. 7

6'. Corolas con lóbulos ligeramente partidos, menos de la mitad de su longitud. Anteras con apéndices apicales lanceolados, deltados u ovados, a veces reducidos; base sagitada o reducida, rara vez caudada. .. 8

7. Filarios con el ápice modificado en una espina. Lóbulos de la corola lisos, no enrollados. Estilo con un anillo colector por debajo del punto de bifurcación. ..... Cardueae

7'. Filarios con el ápice agudo o mucronado. Lóbulos de la corola reflexos y enrollados. Estilo sin anillo colector por debajo del punto de bifurcación. ..... Gochnatieae

8. Cipselas con fitomelanina. Papus uniseriado, persistente o deciduo en conjunto. Ramas del estilo glabras desde el punto de bifurcación, en ocasiones papilosas. Anteras glabras, con apéndices apicales ovados o reducidos, base reducida o corto sagitada. ..... Eupatorieae

8'. Cipselas generalmente sin fitomelanina. Papus en 2-3 series, persistente. Ramas del estilo pilosas desde antes del punto de bifurcación. Anteras glandulares, a veces glabras, con apéndices apicales lanceolados, ovados o deltados, base sagitada, rara vez caudada. ..... Vernonieae

9. Capítulos disciformes. Flores periféricas pistiladas, con corolas filiformes. 10

9'. Capítulos radiados. Flores periféricas pistiladas o neutras, rara vez reducidas o ausentes, con corolas radiadas, a veces radiado-bilabiadas. 11

10. Involucro con filarios papiráceos. ..... Gnaphalieae

10'. Involucro con filarios herbáceos o membranáceos. 12

11. Flores blanquecinas, rosadas o moradas. Ramas del estilo de las flores centrales lanceoladas, supinadoras, pilosas desde antes del punto de bifurcación ..... Inuleae

11'. Flores blanquecinas o verdosas. Ramas del estilo de las flores centrales subuladas o triangulares, pronadoras, pilosas por arriba del punto de bifurcación. ..... Astereae

12. Capítulos solitarios. Flores periféricas multiseriadas; flores centrales con corola bilabiada. ... Mutisieae

12'. Capítulos agrupados en inflorescencias, rara vez solitarios. Flores periféricas uniseriadas; flores centrales con corola tubular. 13

13. Estilo de las flores centrales con ramas subuladas o triangulares, pronadoras. ..... Astereae

13'. Estilo de las flores centrales con ramas lanceoladas, ahusadas o lineares, supinadoras. 14

14. Cipselas obovoides, aplanadas o triquetras; papus bilateral, rara vez radial, de escamas o aristas en número reducido. 15

14'. Cipselas claviformes o fusiformes a veces prismáticas o aplanadas; papus radial de cerdas capilares. .. 16

15. Involucro multiseriado, a veces uniseriado; filarios libres, similares en todas las series. Receptáculo con páleas conduplicadas, persistentes, a veces acrescentes, coloridas o esclerificadas en el ápice. Cipselas homomórficas o dimórficas, aplanadas, obovoides o triquetras. Papus bilateral, de escamas o aristas glabras, a veces deciduo o ausente. ..... Heliantheae

15'. Involucro biseriado; filarios diferenciados en ambas series, los externos fusionados en la base. Receptáculo con páleas laminares, deciduas, no acrescentes, con estrías pardo-anaranjadas. Cipselas homomórficas o heteromórficas, obcompresas o fusiformes, a veces aplanadas, en ocasiones rostradas. Papus radial, rara vez bilateral, de aristas barbeladas, a veces escamas reminiscentes o deciduas, ocasionalmente ausente. ..... Coreopsideae

16. Involucro connado en toda su extensión, a veces desde la parte media hacia la base. Filarios con glándulas, pústulas o cavidades secretoras. ..... Tageteae

16'. Involucro libre en toda su extensión u ocasionalmente connado solo en la base. Filarios glabros o con indumento de tricomas glandulares. 17

17. Flores del radio con corola liguliforme. Cipselas generalmente con fitomelanina (negras), si no posee fitomelanina el papus presenta páleas aristadas. 18

17'. Flores del radio con corola bilabiada o liguliforme. Cipselas sin fitomelanina (sin coloración negra), papus uni- o multiseriado de cerdas capilares barbeladas o glabras. 19

18. Filarios herbáceos. Receptáculo globoso, a veces plano. Flores radiadas trilobuladas en el ápice. Ramas del estilo truncadas, pilosas en el ápice. Anteras con collar cilíndrico. ..... Helenieae

18'. Filarios membranáceos. Receptáculo plano o ligeramente convexo. Flores radiadas no trilobuladas. Ramas del estilo lanceoladas, glabras o papilosas en el ápice. Anteras sin collar. 20

19. Cabezuelas agrupadas en inflorescencias. Involucro uniseriado, con o sin calículo. ..... Senecioneae

19'. Cabezuelas solitarias. Involucro multiseriado, sin calículo. 21

20. Receptáculo plano o ligeramente convexo, sin alveolos. Flores dimórficas, las centrales bisexuales o funcionalmente estaminadas con corolas no enrolladas. Ramas del estilo lanceoladas, de ápice agudo. Anteras cortamente sagitadas. ..... Bahieae

20'. Receptáculo plano o alveolado. Flores dimórficas o isomórficas, las centrales bisexuales con corolas enrolladas. Ramas del estilo gruesas, de ápice redondeado. Anteras largamente sagitadas. ..... Hyalideae

21. Filarios escariosos excepto en la parte media. Ramas del estilo truncadas, pilosas solo en el ápice. Anteras blanquecinas con collar balaustriforme. ..... Anthemideae

21'. Filarios no escariosos. Ramas del estilo lanceoladas, glabras o papilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces solo en el ápice. Anteras negras o blanquecinas sin collar balaustriforme. 22

22. Filarios herbáceos, no escariosos. Páleas laminares o naviculares, a veces deciduas como unidad o formando un complejo con las cipselas y los filarios. Anteras sin collar. Cipselas obcónicas, piramidales u obovoides, a veces esféricas, glabras, estriadas o tuberculadas. ..... Millerieae

22'. Filarios membranáceos, escariosos en el margen. Páleas conduplicadas, persistentes, sin formar complejos con las cipselas, rara vez ausentes. Anteras con collar cilíndrico. Cipselas teretes o prismáticas, costilladas, pilosas o glabrescentes. ..... Neurolaeneae

Discusión y Conclusiones

Este trabajo destaca la relevancia de las Asteraceae para la flora paraguaya, por su amplia diversidad y número de especies. La sistematización de 157 géneros y 543 especies aumenta en 7 géneros y 8 especies la riqueza florística conocida para la familia, en relación con la checklist de referencia (Zuloaga *et al.*, 2025). Considerando las 199 familias de plantas vasculares registradas en Paraguay por los mismos autores, el 11,4% de los géneros y el 10,2% de las especies de la flora paraguaya pertenecen a Asteraceae (Fig. 2). En el contexto regional, en Paraguay se encuentran representados 43,9% de los géneros y 21,1% de las especies de Asteraceae registrados en el Cono Sur de Sudamérica (Zuloaga *et al.*, 2025) (Fig. 3).

No obstante, son varios los géneros y tribus de Asteraceae que aún no cuentan con monografías o estudios florísticos específicamente enfocados en el territorio paraguayo. Es el caso, por ejemplo, de la tribu Heliantheae, que a pesar de representar uno de los grupos más diversos de Asteraceae tanto a nivel mundial como dentro del contexto de la flora del Paraguay, todavía no ha sido objeto de una revisión taxonómica exhaustiva que permita comprender adecuadamente la diversidad, distribución y aspectos ecológicos de sus representantes en el país, más allá de registros puntuales y menciones en floras generales o catálogos de plantas. Géneros como *Acmella* (9 spp.), *Aldama* (8 spp.), *Aspilia* (12 spp.) y *Verbesina* (7spp.) no cuentan aún con claves de identificación que contemplen la totalidad de sus representantes en Paraguay. En particular, dos especies de *Aldama* [*A. amphichlora* (S. F. Blake) E. E. Schill. & Panero y *A. densifolia* (Baker) E. E. Schill. & Panero], cuatro de *Verbesina* (*V. caleifolia* Cabrera, *V. guaranitica* Chodat, *V. rugosa* Chodat y *V. sordescens* DC. var. *glabrata* Chodat) y *Viguiera simulans* S. F. Blake son endémicas del país (Peña-Chocarro & De Egea, 2018; Zuloaga *et al.*, 2025) y sólo se registran las descripciones de sus protólogos. La misma situación ocurre con géneros de otras tribus como *Bidens* (8 spp.), *Pectis* (3 spp.) y *Calea* (18 spp.), así como con las endémicas *C. formosa* Chodat y *P. guaranitica* Chodat solo conocidas de sus protólogos. La ausencia de tratamientos taxonómicos completos dificulta la identificación del material de herbario, y consecuentemente, la disponibilidad de material de referencia y el monitoreo de las especies en sus ambientes naturales. Esta

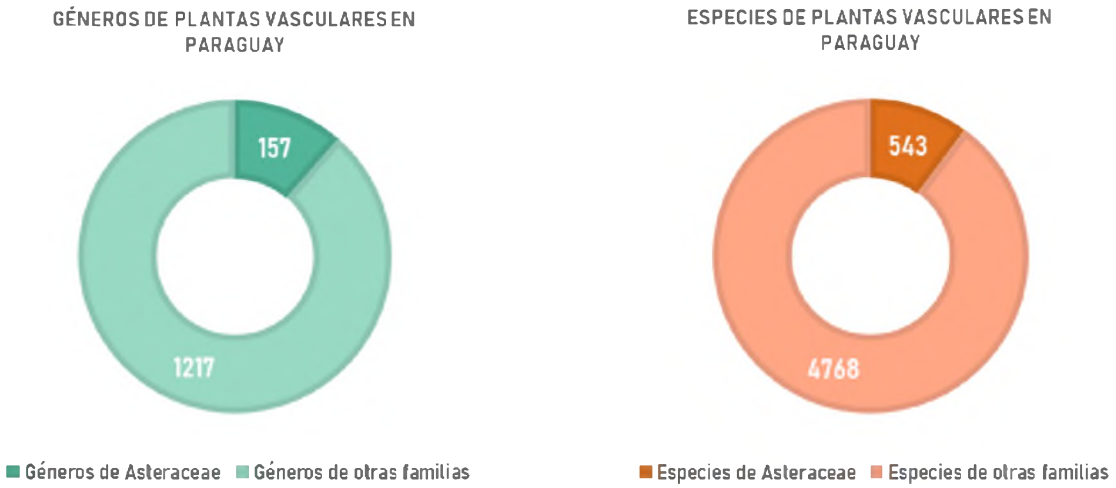

Fig. 2. Número de géneros y especies de Asteraceae presentes en Paraguay, en relación con el número total de géneros (1374) y especies (5311) de plantas vasculares registrados en el país, según Zuloaga *et al.* (2025) y los nuevos registros aportados en este estudio.

falta de información constituye una brecha importante en el conocimiento de la flora paraguaya, especialmente considerando la relevancia ecológica y potencial económico de varias especies de Asteraceae.

Por otro lado, aunque el Paraguay no presenta un alto nivel de endemismos, se ha reconocido a las Asteraceae como la familia con mayor número de especies endémicas del país (Peña-Chocarro & De Egea, 2018). En dicho trabajo las autoras destacan la publicación de dos especies endémicas de la familia, nuevas para la ciencia: *Fleischmannia hassleri* H. Rob. y *Lessingianthus concepcionis* M. B. Angulo & Dematteis, descriptas en 2015 y 2016, respectivamente; reforzando la idea de que aún existe trabajo por hacer dentro de esta familia. Poco se sabe sobre el estado de conservación

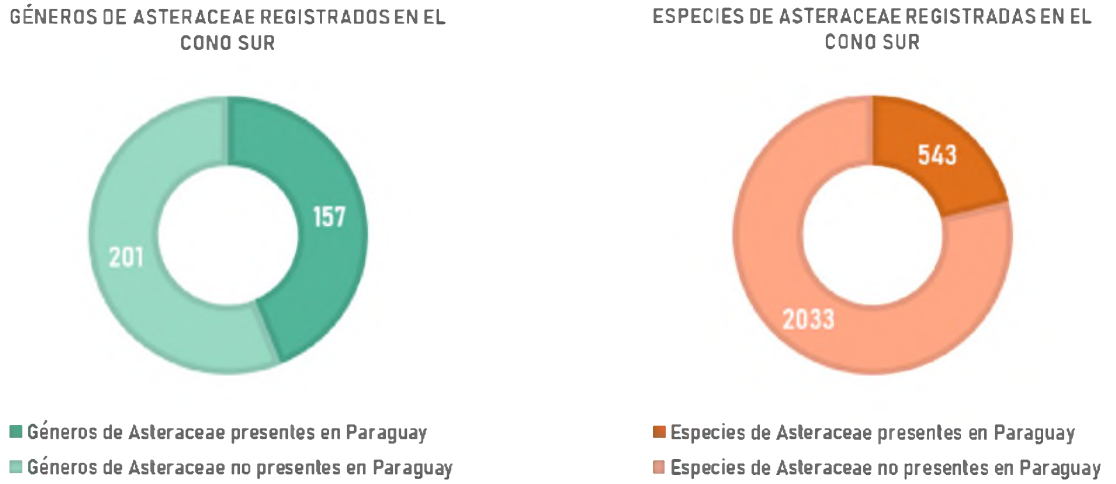

Fig. 3. Número de géneros y especies de Asteraceae presentes en Paraguay, en relación con el número total de géneros (358) y especies (2576) de Asteraceae registrados en Cono Sur de Sudamérica, según Zuloaga *et al.* (2025) y los nuevos registros aportados en este estudio.

de las especies de Asteraceae endémicas del país; solo se reporta una evaluación publicada para *Baccharis illinitoides* Malag., según los criterios de UICN (2012), categorizada como EN (en peligro de extinción) (De Egea Ortiz *et al.*, 2024). Cabe señalar que las colecciones disponibles para la mayoría de estas especies endémicas son escasas; con frecuencia solo se conocen menos de cinco especímenes (Peña-Chocarro & De Egea, 2018). Esto parece deberse, en primera instancia, a que se trata de especies de distribución restringida que enfrentan la amenaza constante del cambio de hábitat por deforestación y avance de la frontera agrícola (De Egea Ortiz *et al.*, 2024), pero también podría ser consecuencia de un sesgo debido a la determinación errónea de las colecciones por falta de literatura apropiada.

En general, la carencia de publicaciones actualizadas es la principal limitante no solo para el estudio de esta familia, sino también para la determinación precisa de las colecciones botánicas. La clave aquí presentada será de utilidad para el trabajo continuo de identificación, registro y monitoreo de la familia, llevado a cabo habitualmente por técnicos y botánicos generalistas.

Todo esto destaca la necesidad de continuar ampliando los conocimientos florísticos y la exploración de áreas silvestres y periurbanas de Paraguay, con un enfoque muy particular en familias tan diversas como Asteraceae. Debido al aumento de las modificaciones antrópicas actuales, la composición de la familia Asteraceae puede variar rápidamente; los esfuerzos en el estudio taxonómico de la familia, en la realización de campañas de colección botánica y monitoreos florísticos, y en la curación y preservación de material de herbario son cruciales para detectar estos cambios, reportar novedades, conocer el estado de conservación de las especies, e incluso identificar especies indicadoras que puedan alertar sobre las condiciones de la flora en áreas de particular interés.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios visitados por el apoyo para la revisión de los materiales.

Contribución de las autoras

NS. Toma de datos, Análisis, elaboración de clave, preparación del manuscrito; JDE. Toma de datos, análisis de datos, revisión del manuscrito, validación de clave, edición.

Bibliografía

Basualdo, I. & Soria, N. (2002). 100 Especies del Cerrado en Paraguay. Facultad de Ciencias Químicas & Missouri Botanical Garden. Asunción, Paraguay.

Basualdo, I., Soria, N., Degen, R., Zardini, E. & Ortiz, M. (2005a). Catálogo de la Flora Vascular de la Cordillera de Ybytyruzu, Dpto. Paraguarí, Paraguay. Rojasiana 7: 117-152.

Basualdo, I., Soria, N., Degen, R., Zardini, E. & Ortiz, M. (2005b). Catálogo de la Flora Vascular de Tavai, Dpto. Caazapá, Paraguay. Rojasiana 7: 27-99.

Bentham, G. (1873). Ordo LXXXVIII: Compositae. En Bentham, G. & J. D. Hooker (eds.), Genera Plantarum 2: 163-533. L. Reeve and Co. London, UK.

Cabrera, A. L. & Freire, S. E. (1998). Compositae V, Asteroideae: Inuleae, Mutisieae. En Spichiger, R. & L. Ramella (eds.), Flora del Paraguay 27. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genéve and Missouri Botanical Garden.

Cabrera, A. L., Dematteis, M. & Freire, S. E. (2009). Compositae VI, Asteroideae: Senecioneae, Vernonieae. En Ramella, L. & P. Perret (eds.), Flora del Paraguay 39. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genéve and Missouri Botanical Garden.

Cabrera, A. L., Holmes, W. C. & McDaniel, S. (1996). Compositae III, Asteroideae, Eupatorieae. En Spichiger, R. & L. Ramella (eds.), Flora del Paraguay 25. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genéve and Missouri Botanical Garden.

CHG (Catalogue des Herbiers de Genève) (2025). Conservatoire & Jardin botaniques de la Ville de Genève. http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/chg (Consulta 14/02/2025).

Cronquist, A. (1981). An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York.

CWG (Compositae Working Group). (2025). Global Compositae Database. https://www.compositae.org/gcd (Consulta 14/02/2025).

De Egea Ortiz, A., Céspedes, G. & De Egea Elsam, J. (2024). Distribución y análisis de conservación de cuatro especies de plantas endèmicas presentes

en Paraguay. Revista de la Sociedad Científica del Paraguay 29: 85-136. https://doi.org/10.32480/rscp.2024.29.1.85

Del Vitto, L. A. & Petenatti, E. M. (2009). Asteráceas de importancia económica y ambiental. Primera parte. Sinopsis. Morfológica y taxonómica, importancia ecológica y plantas de interés Industrial. Multequina 18: 87-115.

Funk, V. A, Alfonso, S., Stuessy, T. F. & Robinson, H. (2009). Classification of Compositae. En Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F. & R. J. Bayer (eds.), Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae, pp. 171-189. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, Austria.

GBIF (2025). Global Biodiversity Information Facility. https://www.gbif.org/es/ (Consulta 14/02/2025).

Katinas, L., Gutiérrez, D. G., Grossi, M. A. & Crisci, J. V. (2007). Panorama de la familia Asteraceae (Compositae) en la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 42: 113-129. https://doi.org/10.31055/1851.2372.v55.n3.28723

Marzinek, J., Cavalari De-Paula, O. & Trombert Oliveira, D. M. (2008). Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. Revista Brasileira de Botanica 31: 549-553.

Peña-Chocarro, M. & De Egea, J. (2018) Checklist of the endemic vascular plants of Paraguay. Phytotaxa 384: 1-74. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.384.1.1

Pin, A., González, G., Marín, G., Céspedes, G., Cretton, S., Christen, P. & Roguet, D. (2009). Plantas medicinales del Jardín Botánico de Asunción. Asociación Etnobotánica Paraguaya, Municipalidad de Asunción. Conservatoire et Jardin Botanique de la Ville de Genéve, Université de Genéve, Université de Lausanne.

Redonda-Martínez, R. (2022). Tribus de Asteraceae en México, morfología y clave de identificación. Acta Botánica Mexicana 129: e2122. https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2122

Roque, N., Teles, A. M. & Nakajima, J. N. (2017). Comp. Introdução. En Roque, N., A. Magalhães Teles & J. N. Nakajima (org.), A família Asteraceae no Brasil: classificação e diversidade [online], pp. 19-35. EDUFBA, Salvador. https://doi.org/10.7476/9788523219994

Soria, N. & Basualdo, I. (2002). 100 Especies del Cerrado en Paraguay. Missouri Botanical Garden, Facultad de Ciencias Químicas, UNA, Asunción, Paraguay.

Soria, N. & Basualdo, I. (2004). La vegetación de los cerros Koi y Chorori, Dpto. Central, Paraguay. Rojasiana 6: 71-80.

Soria, N. & Mereles, F. (2022). Las especies de Asteraceae de los humedales de Paraguay. Bonplandia 3: 129-142. http://dx.doi.org/10.30972/bon.3126016

Soria, N. & Zardini, E. M. (1995). Sinopsis de la tribu Astereae en Paraguay. En Hind, D. J. N., Jeffrey, C. & G. V. Pope (eds.), Advances in Compositae Systematics. Royal Botanical Gardens, pp. 355-378. Kew, United Kingdom.

Soria, N. & De Egea Elsam, J. (2024). An updated checklist of the Asteraceae of Ñeembucú, Paraguay. Check List 20: 1008-1040. https://doi.org/10.15560/20.4.100.

Soria, N. (2016). Conservación del género *Baccharis* (Asteraceae) en Paraguay. Rojasiana 15: 19-55.

Soria, N., Basualdo, I. & Stevens, S. W. (1998). Las Compuestas del Parque Nacional Cerro Corá, Amambay, Paraguay. Rojasiana 4: 164-245.

Soria, N., Basualdo, I., Ramoa, L. & López de Silva, M. E. (2017). Descripción de *Tessaria dodonaeifolia* (Hook. & Arn.) Cabrera (Asteraceae), "la planta dulce" como endulzante natural. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas 16: 129-135.

Soria, N., Basualdo, I., Stevens, D. W. (1998). Las Compuestas del Parque Nacional Cerro Corá, Amambay, Paraguay. Rojasiana 4: 164-245.

Susanna, A., Baldwin, B. G., Bayer, R., Bonifacino, J. M., García-Jacas, N., Keeley, S. C., Mandel, J. R., Ortiz. S., Robinson, H. & Stuessy, T. F. (2020). The classification of the Compositae: a tribute to Vicki Ann Funk (1947-2019). Taxon 69: 800-807. https://doi.org/10.1002/tax.12235

Thiers, B. (2025). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. https://sweetgum.nybg.org/science/ih/ (Consulta 14/02/2025).

Tropicos (2025). Missouri Botanical Garden. https://www.tropicos.org/ (Consulta 11/04/2025).

UICN (2012). Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. 34 pp.

Villaseñor, J. L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. Botanical Science 96: 332-358. https://doi.org/10.17129/botsci.1872

Zuloaga, F. O., Morrone, O. & Belgrano, M. J. (eds.). (2025). Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.htm (Consulta 05/04/2025).

Zuloaga, F. O., Zanotti, C. A. & Salariato, D. L. (2025). Actualización del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur II. Darwiniana, nueva serie 13: 189-244. https://doi.org/10.14522/darwiniana.2025.131.1301

Mereles, F., G. Céspedes, J. De Egea-Elsam & E. López Grau. 2026. Aspectos ecológicos y distribución de las especies del género *Eleocharis* (Cyperaceae-Eleocharideae) en Paraguay y en regiones limítrofes de Argentina, Bolivia y Brasil. Bonplandia 35(1): 39-58.
Doi: https://doi.org/10.30972/bon.3519122. Recibido 28 Octubre 2025. Aceptado 30 Noviembre 2025.
Publicado en linea: 15 de Febrero 2026. ISSN 1853-8460 en linea.

Aspectos ecológicos y distribución de las especies del género *Eleocharis* (Cyperaceae-Eleocharideae) en Paraguay y en regiones limítrofes de Argentina, Bolivia y Brasil

Ecological aspects and distribution of the species of the genus *Eleocharis* (Cyperaceae-Eleocharideae) in Paraguay in neighboring region of Argentina, Bolivia and Brazil

Fátima Mereles[1,2,3*], Gloria Céspedes[1,4], Juana De Egea-Elsam[1,2,3] & Ever López Grau[2,3*]

Resumen: El género *Eleocharis* R. Br., es el tercero en diversidad de riqueza dentro de la familia Cyperaceae, una de las cuatro principales del Paraguay. El objetivo del trabajo fue caracterizar a las especies de *Eleocharis* según los tipos de ambientes húmedos en los que habitan y mapear la distribución de las mismas en Paraguay y en las regiones limítrofes. La base de datos de las especies se realizó con las colectas de campo y el estudio de material depositado en diferentes herbarios. Las descripciones ecológicas fueron realizadas *in situ* y extraídas de las etiquetas de los especímenes de herbario. Para la confección de mapas se utilizó el software R y se utilizó el Sistema de Referencias de Coordenadas World Geodetic System 1984 (WGS84). Los "shapefiles" que muestran los límites administrativos de los tres países limítrofes con el Paraguay se obtuvieron del sitio WEB The Data Humanitarian Exchange. Se encontraron en total 33 especies, una subespecie y una variedad en cuatro tipos de hábitats: acuáticas radicantes sobre sustrato arenoso con siete especies, una subespecie y una variedad; anfibias radicantes sobre sustrato arenoso con 18 especies; anfibias radicantes sobre sustrato arcilloso con siete especies; y acuáticas estrictas, con una especie. Del total de las especies cuatro son endémicas de Paraguay.

Palabras clave: Bases de datos, ecología, humedales, tipos de suelos.

Summary: The genus *Eleocharis* R. Br. is the third most diverse genus within the Cyperaceae family, one of the four major plants families in Paraguay. The aim of this study was to characterize *Eleocharis* species according to their habitat, differentiate the types of humid environments they inhabit, and to map their distribution in Paraguay and neighboring regions. The species database compiled from using field collections and the study of specimens deposited in different herbaria. Ecological descriptions were made in situ and extracted from herbarium specimen labels. Distribution maps were generated using R software, and the World Geodetic System 1984 (WGS84) coordinate reference system was applied. Shapefiles representing the administrative boundaries of the three countries bordering Paraguay were obtained from The Data Humanitarian Exchange website. A total of 33 species, one subspecies, and one variety were recorded in four types of habitats; aquatic rooted on sandy substrate: seven species, one subspecies, and one variety; amphibious rooted on sandy substrate: 18 species; amphibious rooted on clay substrate: seven species; and strictly aquatic: one species. Of the total number of species, four are endemic to Paraguay.

Key words: Databases, ecology, soil types, wetlands.

[1] Fundación Moisés Bertoni para la Conservación de la Naturaleza. Asunción, Paraguay.
[2] Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT. Asunción, Paraguay.
[3] Herbario FCQ, Dirección de Investigación, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Asunción, Paraguay.
[4] Universidad San Carlos, Departamento de Ciencias Básicas.
[*] E-mail: fmereleshaydar@gmail.com; elopez@qui.una.py

Introducción

La familia Cyperaceae es una de las que presenta mayor riqueza en Paraguay (Ramella & Perret, 2007) y *Eleocharis* R. Br. es uno de los géneros más numerosos de la familia, luego de *Cyperus* L. y *Rhynchospora* Vahl en orden decreciente en número de especies, lo que también sucede en Brasil (Araujo, 2003). Se trata de un género cosmopolita de cerca de 300 especies. En Paraguay se conocen 33 especies y una variedad, algunas endémicas y otra con distribución disyunta; el género presenta una gran diversidad en el Neotrópico (Goetghebeur, 1998; González-Elizondo & Tena-Flores, 2000) y fue tratado taxonómicamente por numerosos autores (Svenson, 1929, 1934, 1937, 1939, 1942; Barros, 1947, 1960; Pedersen, 1968; Mereles, 1988a; Mereles, 1988 b; Mereles, 1990; Menapace, 1991; Mereles, 1991; González-Elizondo, 1994; González-Elizondo & Peterson, 1997; González-Elizondo & Reznicek, 1998; Faría, 1998; González-Elizondo & Tena-Flores, 2000; Mereles & González-Elizondo, 2003; Gill, 2004; Trevisan 2005; dos Santos Braganza Gil & Petean Bove, 2007), entre otros. Sin embargo, los trabajos sobre la ecología de las especies son escasos; con algunas excepciones como el caso de Zavaro *et al.* (1995). Los aspectos ecológicos son muy importantes a tener en cuenta pues los hábitats como por ejemplo los tipos de suelos, constituyen el sustrato con la particularidad de aglutinar a las especies que habitan en condiciones ecológicas similares.

Las especies del género son comunes en áreas húmedas y constituyen elementos importantes dentro de la biota de estos ambientes. Acorde con Trevisan (2005), hábitats como praderas de pastizales van adquiriendo una importancia manifiesta por la presencia de numerosas especies del género. A esto se agrega que las sabanas y ambientes con dominancia de campos húmedos se comportan de la misma manera, es decir despliegan mayor diversidad al no existir o escasear las especies leñosas, un rol que muy pocos autores lo consideran. El clima regional es similar entre los países que componen la región, cuya temperatura media anual oscila entre los 0 y 24 °C y la precipitación media entre los 400 y 1500 mm (Dirección de Meteorología e Hidrología, 2021).

Considerando la superficie que los ambientes húmedos ocupan en la región, y Paraguay en particular, con más del 30% del área ligada directa o indirectamente al agua (Mereles & Duré, 2015), los objetivos del presente trabajo son caracterizar a las especies según los tipos de ambientes húmedos en los que habitan a nivel regional y mapear la distribución de las mismas en Paraguay y regiones limítrofes.

Materiales y Métodos

Las colectas de las especies se realizaron durante varios años en la mayoría de los sitios húmedos del Paraguay y las regiones limítrofes. Los especímenes originales fueron depositados en el herbario FCQ y los duplicados distribuidos a otros herbarios nacionales y regionales. Se estudiaron además especímenes depositados en los herbarios BACP, BM, CIIDIR, CPAP, CTES, G, KIEL, LP, MO, NY, PY, SI y UNR (acrónimos de acuerdo a Thiers, 2026).

Las descripciones ecológicas de los hábitats se realizaron sobre la base de datos de materiales observados *in situ* y de datos extraídos de las etiquetas de los especímenes estudiados. Se tomaron en cuenta dos factores físicos: el agua y el sustrato.

Las especies fueron divididas en dos grupos: 1) especies acuáticas estrictas o aquellas relacionadas al agua de manera directa, radicantes o no, y 2) especies desarrolladas en aguas temporarias. En ambos casos se observó el sustrato sobre el que se desarrollan. La distribución de las especies se describe para Paraguay y las regiones limítrofes: provincias del Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones y Salta en Argentina, departamentos Chuquisaca y Santa Cruz en Bolivia y los estados Mato Grosso do Sul y Paraná en Brasil, áreas de estudios consideradas en el presente trabajo (Fig. 1).

Los datos para la distribución de las especies se basaron en las coordenadas obtenidas *in situ* y las registradas en las etiquetas de los especímenes de herbario. Para complementar, en algunos casos se visitaron las bases de datos disponibles en los catálogos en línea de la Flora del Cono Sur, TROPICOS y la Flora del Paraguay. Las especies dentro de cada grupo

Fig. 1. Mapa político de Paraguay y regiones limítrofes.

se citan por orden alfabético al igual que el material registrado en el texto en relación a su distribución geográfica. Se menciona un solo material de cada especie por departamento, estado o provincia de los países de la región.

Para la confección de los mapas y carga de los "shapefiles" se utilizó el software CRAN R (R Core Team, 2021), versión 4.1.0. Los datos se personalizaron con los siguientes paquetes: rgdal (Bivand *et al.*, 2021), broom (Robinson *et al.*, 2021) y sf (Pebesma, 2018) y ggspatial (Dunnington, 2021). Se utilizó el paquete tidyverse (Wickham *et al.*, 2019) para organizar e interpretar los datos. Para la confección de los mapas se utilizó el Sistema de Referencias de Coordenadas World Geodetic System 1984 (WGS84). Los "shapefiles" que muestran los límites administrativos de las provincias de Argentina, los departamentos de Bolivia, los estados de Brasil y los departamentos de Paraguay, se obtuvieron del sitio WEB The Data Humanitarian Exchange, desarrollado por la Oficina de Coordinación de Asuntos Humanitarios de las Naciones Unidas, OCHA.

Resultados

Se encontraron siete especies, una subespecie y una variedad de acuáticas radicantes sobre sustrato arenoso con arenas blancas o ferrosas, 18 especies anfibias radicantes sobre sustrato arenoso, siete especies anfibias sobre sustrato arcilloso y una especie acuática estricta, submersa y flotante. Los datos de distribución evidenciaron 4 especies endémicas de Paraguay, *E. canindeyuensis*, *E. occidentalis*, *E. paraguayensis* y *E. sanguinea*. La subespecie *E. acutangula* subsp. *breviseta* fue encontrada hasta el momento solo para Argentina.

a) Acuáticas radicantes sobre sustrato arenoso, arenas blancas o rojas

1. *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult. subsp. *acutangula* Fig. 2.

Especie acuática radicante. Crece en esteros o aguadas y canaletas inundadas, con aguas lénticas, de sustrato arenoso, raramente sobre

arenas rojas con cobertura arenosa de color blanco.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Concepción, Ea. Yatay Corá, 50 km NE de Chavarría, trayecto a Concepción, 4 km al SE del casco, 28°41'S, 58°14'W, 2-XII-1996, *Arbo et al. 6903* (CTES). **Formosa**: Dep. Matacos, Ingeniero Juárez, 10 km hacia el río Bermejo, 23°54'S, 61°51'W, 20-II-1983, *Maranta 357* (CTES). **Misiones**: Dep. Montecarlo, colonia Guatambú, 14-IV-2001, *Keller 748* (CTES). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Ñuflo de Chávez, 9 km de Concepción, camino a S. A. de Lomerío, Hda. San Lorenzo, 8,6 km lineales al S de Concepción, 16°12'34"S, 62°00'00"W, 28-III-2004, *Morrone & Belgrano 4980* (CTES). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Pantanal, sub-region de Necolandia, Faz. Nhumirim, 18°59'S, 56°39'W, 28-IV-1980, *Pott 1058* (CPAP, FCQ). **Paraná**: Curitiba, Piraquara, 2-X-1978, *Dombrowsky & Scherer Neto* 560 (CTES). **PARAGUAY. Alto Paraná**: 12 km O de la supercarretera trayecto a Itakyry, próximo al arroyo Capibary, 9-II-2003, *López et al. 276* (CTES). **Amambay**: Propiedad Heisecke, 8-V-1989, *Soria 3749* (FCQ, MO). **Caaguazú**: Caaguazú, 21-I-1951, *Sparre & Veersvorst 1786* (CTES). **Caazapá**: Compañía Enramadita, 26°10'S, 55°20'W, 5-XII-1988, *Mereles 2067* (FCQ, G, MO). **Canindeyú**: Villa Ygatimí, 24°48'13"S, 56°43'06,4"W, 16-II-2017, *Mereles & Esquivel 10487* (FCQ). **Central**: 10 km SW de Nueva Italia, 25°20'S, 57°28"W, 10-II-1990, *Zardini & Velázquez 18952* (FCQ). **Concepción**: Zwischen río Apa und río Aquidabán, I-1906, *Fiebrig 5349* (G). **Cordillera**: In regione collium Tobatí, IX-1900, *Hassler 6414* (G, MO, NY). **Guairá**: Colonia Independencia, 29-XII-1989, *Mereles 3756* (FCQ). **Itapúa**: Ayolas, Isla Yacyretá próximo al brazo Aña Cuá, 27°24'15,4"S, 56°38'38,1"W, 23-XI-2016, *Mereles 10376*

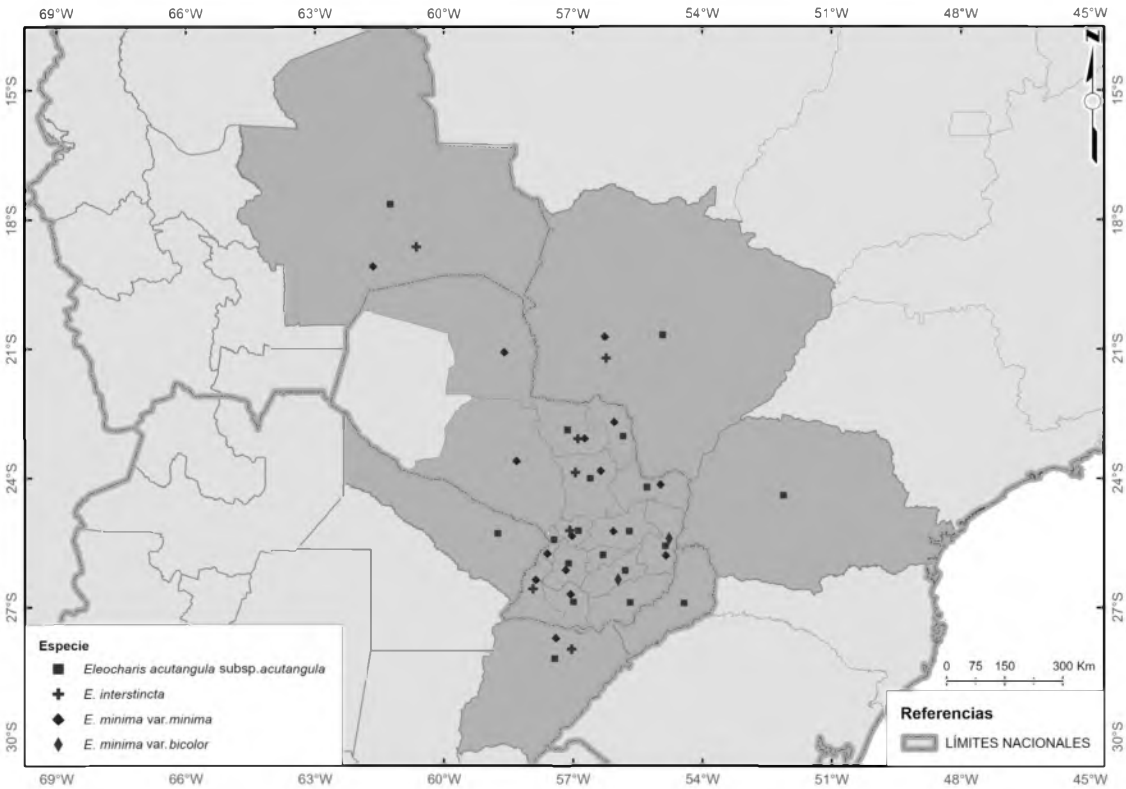

Fig. 2. Distribución de especies acuáticas sobre suelo arenoso: *Eleocharis acutangula* subsp. *acutangula*, *E. interstincta*, *E. minima* var. *minima*, *E. minima* var. *bicolor*.

(BM, CTES, FCQ, G). **MISIONES**: Santiago, Ea. La Soledad, 30-IV-1961, *Pedersen 6029* (G, LP, MO, NY, SI). **Paraguarí**: Entre Nueva Italia y Yukyty, 25°37'S, 57°26'W, 18-III-1992, *Zardini & Aquino 31333* (MO). **San Pedro**: San Pedro, 0,8 km SW Ea. Santa María, prope río Ypané, 29-IX-1985, *Wolf 223* (KIEL).

2. *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult. subsp. *breviseta* J. D. Rosen

Esta subespecie ocupa el mismo hábitat que la especie anterior. La misma no se encuentra mencionada en el mapa porque fue encontrada solo en Argentina.

Material examinado: **ARGENTINA. Chaco**: Dep. Mayor J. L. Fontana, Las Viruelas, 28-XII-1977, *Neiff 859* (CTES). **Corrientes**: Dep. General Alvear, East side of Route ca 15 km N of Alvear, UTM 28,98759S, 56,44668W, 9-II-2011, *Reid et al. s.n.* (CTES). Dep. Itatí, Ruta nacional N° 12, 47 km E de Itatí, Ea. Santa Catalina, 26-II-1977, *Ahumada et al. 804* (CTES, SI). Dep. Ituzaingó, Ruta N° 38, aproximadamente 5 km S de ruta 12, 20-III-1982, *Carnevali 5478* (CTES).

3. *Eleocharis interstincta* (Vahl). Röem. & Schult. Fig. 2.

Especie acuática radicante. Crece en las sabanas hidromórficas y sitios húmedos en general, sobre suelos arenosos.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. General Paz, 29 km S de Caá-Catí, ruta 13, 17-III-1978, *Ahumada 2059* (G). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Provincia Velasco, 30 km O de San Ignacio de Velasco, trayecto a Concepción, 17-XI-1996, *Jardim & Mamani 3703* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Aquidauana, Pantanal do Rio Negro, largo da Água Branca, 19°29'S, 56°23'W, 6-II-1991, *Pott et al. 5841* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Concepción**: Ea. Carmen de la Sierra, 2 km SO de la administración, 19-III-1991, *Soria 4364* (MO). **Cordillera**: San Bernardino, III-1915, *Rojas 1072* (G, NY). **Ñeembucú**: Ea. Redondo, 26°24'3"S, 58°5'15"W, 25-I-2005, *Vera et al. 212* (BM, CTES, FCQ, MO). **San Pedro**: 0,6 km SO de Ea. Santa María, Prope río Ypané, 25-X-1985, *Wolf 217a* (KIEL).

4. *Eleocharis minima* Kunth var. *bicolor* (Chapm.) Svenson Fig. 2.

Su ecología es muy similar a la especie típica.

Material examinado: **PARAGUAY. Alto Paraná**: Reserva Biológica Limo'y, Itaipú Binacional, XI-1983, *Brunner 1889* (PY). **Caazapá**: Tavaí, 26°10'S, 57°17'W, 9-XII-1988, *Soria 4138* (MO).

5. *Eleocharis minima* Kunth var. *minima* Fig. 2.

Especie acuática radicante; crece en sabanas anegadas y de inundación en general, con diversos tipos de sustratos arenosos o arcillosos, pero con una capa importante de arena en superficie.

Material examinado. **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Capital, trayecto a Riachuelo, 26-X-1992, *Schinini 28333* (CTES, FCQ). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Sara, Buena Vista, 4-VII-1924, *Steinbach 6148* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Aquidauana, Pantanal do Rio Negro, Faz. Fazendinha, 19°29'S, 56°23'W, 6-II-1991, *Pott et al. 5854* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Alto Paraguay**: Fortín Carlos Antonio López (ex Pitiantuta), 15-X-1992, *Mereles 4730* (FCQ). **Alto Paraná**: Reserva Biológica Itabó, 25,5'S, 54,5'W, 10-X-1990, *Schinini & Caballero Marmori 27097* (G). **Amambay**: Parque Nacional Cerro Corá, 22°38'S, 55°50'W, 10-XI-1999, *Zardini & Baez 52376* (MO). **Caaguazú**: Entre Yhú y San Blás, 23-IX-1980, *Fernández-Casas & Molero 3847* (NY). **Caazapá**: Tavaí, estero Bogado, XII-1988, *Mereles 2084* (FCQ, MO). **Canindeyú**: Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, Lagunita, 24°11'10,2"S, 55°16'53"W, 15-II-2017, *Mereles & Esquivel 10469* (FCQ). **Central**: Orillas del lago Ypacaraí, VIII-1915, *Hassler 331* (G, SI). **Concepción**: In regionis cursus superioris fluminis Apa, I-1903, *Hassler 8345* (MO, NY, SI). **Cordillera**: In stagno cordillera de Altos, XII-1890, *Hassler 3659* (G). **Itapúa**: Encarnación, IX-1915, *Hassler 1457* (SI). **Misiones**: Dep. San Ignacio, San Ignacio, I-1918, *Hauman 2990* (SI). **Ñeembucú**: Yacaré (Guazú Cuá), 26°03'S, 57°25'W, 27-X-1991, *Spichiger et al. 5293* (G). **Paraguarí**: Pirayú, 3-XII-1986, *Mereles 743* (FCQ). **Presidente Hayes**: Ea. Río Salado, 23°43'37"S, 58°23'57"W, 20-VII-

1995, *Mereles & Degen 6093* (FCQ). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandiyú, Ganadera Vista Alegre, Ea. Laguna Yobái, 23°47'55,9"S, 56°57'44,6"W, 10-XI-2016, *Mereles 10338* (BM, FCQ).

6. *Eleocharis mutata* (L.) Röem. & Schult. Fig. 3.

Especie acuática radicante. Crece en esterales con suelo arenoso a areno arcilloso y en estos casos en sitios cercanos a cursos de agua y en sitios abiertos, a veces asociada a *E. acutangula* subsp. *acutangula*.

Material examinado: **ARGENTINA. Misiones**: Dep. Capital, Posadas, prope praedium La Granja, 17-XII-1907, *Ekman 1295* (G). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Boavista, 24-I-1926, *Steinbach 450* (G). **PARAGUAY. Amambay:** In stagno Bella Vista, Apa, XII s.f., *Hassler 8212* (G). **Canindeyú**: Yerbales, sierra de Mbaracayú, XII-1900, *Hassler 5676* (CTES). **Central**: Itauguá, compañía Patiño, I-1983, *Mereles 242* (CTES, FCQ). **Presidente Hayes**: Ea. Salazar, 23°00'S, 59°17'W, 13-XII-1996, *Zardini & Fernández 46083* (MO). **San Pedro**: 0,5 km de la Ea. Santa María, prope río Ypané, 30-XI-1985, *Wolf 231* (KIEL).

7. *Eleocharis obtusetrigona* (Lindl. & Nees) Steud. Fig. 3.

Especie acuática radicante. Crece en sabanas hidromórficas con suelo inundable y anegable, con sustrato arenoso a areno-arcilloso.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Mburucuyá, Parque Nacional Mburucuyá, 28-XII-2004, *Ferrucci et al. 2211* (CTES, FCQ). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Necolandia, Pantanal, Sede da Faz, Pouso Alto, 19°01'38"S, 55°48'39"W, 13-V-1995, *Pott 2726* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Cordillera**: Esteros San Bernardino, 5-XII-1914, *Hassler 5* (G, SI). **Central**: In palude prope Yuquerí, X. 1890, *Hassler 1415* (G). **San Pedro**: 1,5 km NO de Ea. Santa María, prope río Ypané, 11-X-1985, *Wolf 239a* (KIEL).

8. *Eleocharis plicarhachis* (Griseb.) Svenson Fig. 3.

Especie acuática radicante. Crece en sabanas hidromórficas con suelo inundable y anegable, con sustrato arenoso a areno-arcilloso.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Santo Tomé, ruta 41 Galarza, Reserva Natural Provincial del Yberá, 28°05'S, 56°40'W, laguna Galarza, 24-IV-1995, *Arbo et al. 6640* (CTES, FCQ). **Salta**: Dep. Gral. José de San Martín, Laguna del Cielo, about 42 km west of Manuela Pedraza, 27-X-1938, *Eyerdam & Beetle 22708* (G). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Sara, Buena Vista, 14-XII-1920, *Steinbach 5216* (G). **PARAGUAY. Amambay**: In palude cursus superioris fluminis Apa, XI-1901, *Hassler 7807* (G). **Central**: Tavarory, Acosta Ñu, 5 km E del río Paraguay, 25°20'S, 57°30'W, 4-I1991, *Zardini & Velázquez 25389* (FCQ, MO). **Itapúa**: Yacyretá, 27°25'42"S, 56°45'21"W, 20-II-2004, *De Egea et al. 318* (G). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandiyú, ganadera Vista Alegre, Ea. Laguna Yobai, 23°47'55,9"S, 56°57'44,6"W, 10-XI-2016, *Mereles 10345* (BM, FCQ).

9. *Eleocharis viridans* Kük. ex Osten Fig. 3.

Especie acuática radicante en áreas anegables e inundables, preferentemente con agua y sustrato arenoso o calcáreo, con aguas transparentes y lecho rocoso.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. San Miguel, trayecto a Ipacarapá, entrada a Ea. Bareiro, 23°02'S, 57°32'W, 2-XI-2000, *Arbo et al. 8706* (CTES, FCQ). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, EMBRAPA, Faz.Leque, 19°14'S,57°01'W, 30-X-1987, *Pott et al. 3770* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Caaguazú**: 10 km N de Arroyito Chacoré, 3-XII-1998, *Mereles7456* (FCQ). **Caazapá**: Tavaí, 26°10'S, 55°20'W, 5-XII-1988, *Mereles 2088* (FCQ, MO). **Canindeyú**: Colonia Fortuna, 17 km de Curuguaty, V-1974, *Arenas 643* (BACP, CTES, SI). **Central**: Ytororó, 16-II-1969, *Pedersen 9307* (CTES, MO, NY, SI). **Concepción**: Riacho La Paz, 22°22'30,2"S, 57°28'57,5"W, 18-IX-1997, *Mereles & Arzamendia 7110* (FCQ). **Cordillera**: Río Salado, 7 km NE de Emboscada, 25°07'S, 57°30'W, 25-II-1990, *Zardini & Velázquez 19523* (FCQ, MO). **Guairá**: En esteros Villarrica, s.f., *Jorgensen 3581* (MO, NY). **Itapúa**: Carmen del Paraná, II-1980, *Lurvey 316* (PY). **Paraguarí**: Parque Nacional Ybycuí, arroyo Minas, 6-VIII-1981, *González Romero & Arzamendia 6*

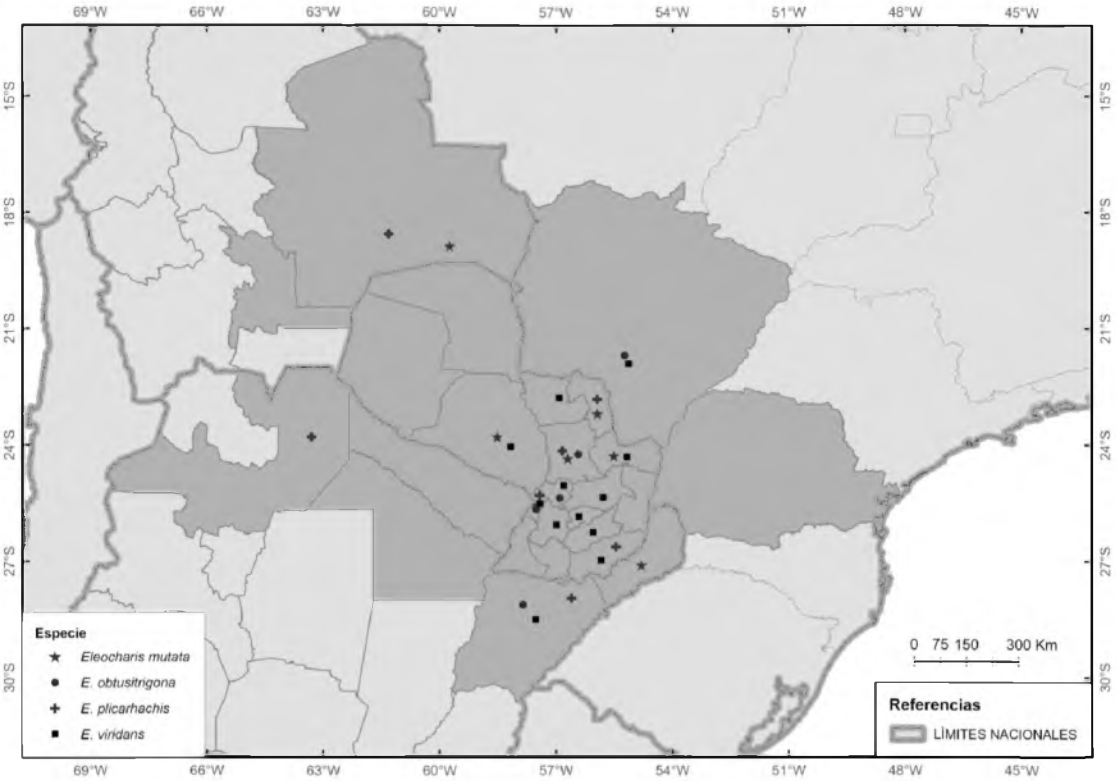

Fig. 3. Distribución de especies acuáticas sobre suelo arenoso: *Eleocharis mutata*, *E. obtusetrigona*, *E. plicarhachis*, *E. viridans*.

(CTES). **Presidente Hayes**: In regiones cursus superioris fluminis Pilcomayo, VIII-1906, *Rojas 422* (G).

b) Anfibias radicantes sobre sustrato arenoso, arenas blancas o rojas, ferrosas

1. *Eleocharis bonariensis* Nees Fig. 4.

Anfibia radicante. Se desarrolla en sitios anegables e inundables, sobre suelos arenosos y a veces pedregosos, en donde afloran entre las piedras.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Concepción, Ea. Yatay Corá, 50 km NE de Chavarría, camino a Concepción, 4 km SO del casco, 28°41'S, 58°14'W, 2-XII-1996, *Arbo et al. 6907* (CTES). **Salta**: Dep. Cerrillos, ruta 26 entre La Pedrera y Las Tienditas, 40 km S de Salta, 25-X-1987, *Novara 7035* (G). **BRASIL. Paraná**: Curitiba, parque Barigui, 19-XI-1973, *Kumarov 141* (CTES). **PARAGUAY. Alto Paraná**: Puerto Bertoni, V-1938, *Rojas 7057* (SI). **Caaguazú**: Coronel Oviedo, IX-1994, *Rojas 12363* (SI). **Caazapá**: Tavaí, estero Bogado, 12-XII-1988, *Mereles 3239* (FCQ). **Central**: La Trinitá, X-1875, *Balansa 2551* (G). **Cordillera**: Tobatí, II-1987, *Mereles 1226* (FCQ). **Guairá**: Alrededores de Félix Pérez Cardozo, 11-XI-1997, *Mereles 7170* (FCQ). **Itapúa**: Encarnación, IX-1915, *Hassler 1457* (SI). **Ñeembucú**: Yacaré (Guazú Cuá), 26°03'S, 57°25'W, 27-X-1991, *Spichiger et al. 5291* (G). **Paraguarí**: Macizo Acahay, 25°54'S, 57°09'W, 5-IX-1988, *Zardini & Florentin s.n.* (MO).

2. *Eleocharis canindeyuensis* Mereles & S. González Fig. 4.

Especie anfibia, sumergida y terrestre, arraigada en el fango sobre suelos inundables arenosos, ferrosos y con abundante materia orgánica o pequeños embalsados con vegetación cespitosa. En la fase sumergida, los tallos se presentan muy verdes en tanto que en

las terrestres los tallos se presentan de color parduzco.

Material examinado: **PARAGUAY. Canindeyú**: 15 km SE de Colonia Katueté, 24°15'S, 65°40'W, 15-II-1984, *Hahn 2069* (CIIDIR, FCQ *holotypus*!, G, US).

3. *Eleocharis capillacea* Kunth Fig. 4.

Especie anfibia que se desarrolla en sabanas inundables y anegadas temporalmente, preferentemente sobre suelo arenoso rojo y muy raro blancos o grises y en estos casos con materia orgánica presente.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Ituzaingó, ruta N° 39, 30 km N de Virasoro, 14-IV-1974, *Krapovickas et al. 25338* (CTES). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Pantanal de Paiaguas, Faz. Santana, 18°04'S, 56°34'W, 2-VIII-1984, *Pott 1302* (CPAP, FCQ). **Paraná**: Road from Maringa to Cruzeiro do O ca. 25 km before Cruzeiro do Oeste, 26-II-1970, *Koyama et al. 13783B* (CTES, NY). **PARAGUAY. Alto Paraná**: Escuela Agrícola, 4 km al S del desvío a ruta 7, 23°32'16,2"S, 54°54'47,7"W, 28-VII-1998, *Mereles et al. 7340* (FCQ). **Amambay**: Ruta N° 3, 5 km N del río Aquidabán, 19-IV-1995, *Schinini et al. 29337* (CTES). **Caaguazú**: Repatriación y alrededores, 25°30'14,3"S, 56°00'12,5"W, 3-XII-1998, *Mereles & Soloaga 7450* (FCQ). **Caazapá**: Tavaí, estero Bogado, XII-1988, *Mereles 2112* (FCQ, G). **Canindeyú**: Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, Aguara Ñú, 24°10'17,8"S, 55°15'55,4"W, 21-I-2006, *Vera 368* (FCQ). **Cordillera**: Cerro Tobatí, Meseta Ybytú Silla, 25°12'S, 57°07'W, 23-II-1991, *Zardini & Velázquez s.n.* (MO). **Misiones**: Santiago, Ea. La Soledad, 3-II-1988, *Schinini & Vanni 26149* (CTES). **Paraguarí**: La Colmena, Salto Cristal, 25°58'30,02"S, 56°43'40,86"W, 17-XI-2015, *De Egea & Mereles 1423* (BM, FCQ). **San Pedro**: Distrito Lima, Ea. Carumbé, II-1975, *Pedersen 11158* (CTES, FCQ, G, MO, SI).

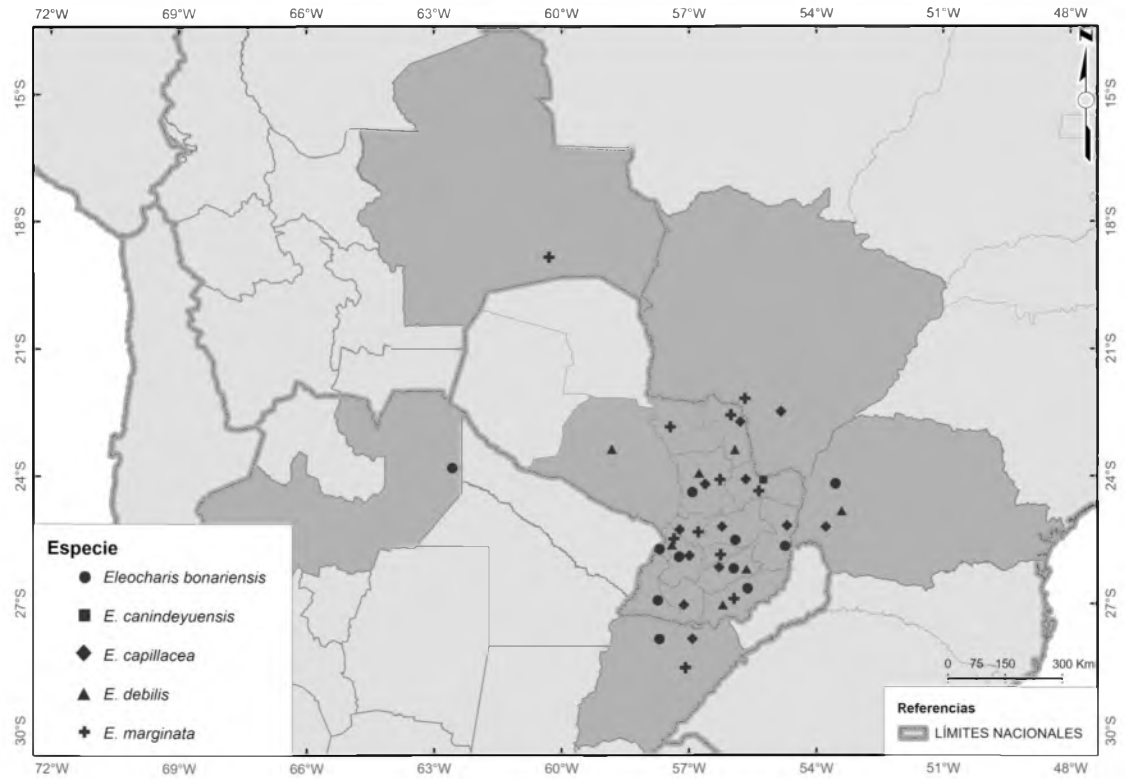

Fig. 4. Distribución de especies anfibias radicantes sobre suelo arenoso: *Eleocharis bonariensis*, *E. canindeyuensis*, *E. capillacea*, *E. debilis*, *E. marginata*.

4. *Eleocharis debilis* Kunth Fig. 4.

Especie anfibia que crece en áreas inundables y anegables, con sustrato arenoso.

Material examinado: **BRASIL. Paraná**: Mun. Guaraquecaba, Itaquí, ribeirão Agua Branca, 19-XI-2003, *Hatschbach76710* (G). **PARAGUAY. Amambay**: Ea. Carmen de la Sierra, 19-III-1991, *Soria 4410* (MO). **Caazapá**: 2 km N de San Juan Nepomuceno, 7-XII-1989, *Soria 4056* (FCQ). **Central**: Areguá, cercanías del lago Ypacaraí, 3-III-1994, *Mereles 5718* (FCQ, MO). **Itapúa**: Isla Yacyretá, próximo al brazo Aña Cuá, 27°24'15,4" S, 56°38'16,1"W, 23-XI-2016, *Mereles 10738* (FCQ). **Presidente Hayes**: Km 19, sobre ruta N° 9 Trans-Chaco, XII-1988, *Mereles 3240* (FCQ). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandyú, Ganadera Vista Alegre, Ea. Laguna Yobái, 23°47'55,9"S, 56°57'44,6"W, 10-XI-2016, *Mereles 10346* (BM, FCQ).

5. *Eleocharis emarginata* (Nees) Klotzsch ex Boeckeler Fig. 4.

Anfibia que se desarrolla en planicies inundables y anegables, sobre suelos arenosos, a veces seco.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Santo Tomé, Ea. Garruchos, potrero Curuzú, 7-IV-1972, *Krapovickas et al. 21252* (CTES, FCQ). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Ñuflo de Chávez, Concepción, 16°02'S, 62°00'W, 17-XI-1984, *Killeen 580* (FCQ, FMNH). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Pantanal de Necolandia, Faz. Nhumirim, 18°39'S, 56°39'W, 10-VIII-1986, *Pott et al. 2273* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Amambay**: Parque Nacional Cerro Corá, 22°39'51"S, 55°19'18"W, 10-XI-1999, *Zardini & Baéz 52340* (MO). **Canindeyú**: Itanará, trayecto a Ypejhú, 7-VIII-1987, *Mereles 1077* (FCQ, G). **Central**: Tavarory, Acosta Ñú, 5 km E del río Paraguay, 25°20' S, 57°30'W, 4-I-1991, *Zardini& Velázquez 25400* (FCQ, MO). **Concepción**: Ea. Centurión, potrero Toro, 22°15'57"S, 57°32'26"W, 17-X-1994, *Stevens et al. 26212* (FCQ, MO). **Cordillera**: Tobatí, Ybytú Silla, 25°15'S, 57°07'W, 23-II-1991, *Zardini & Velázquez 26558* (FCQ, MO). **Guairá**: Cordillera del Ybyturuzú, en pantanos, 27-XII-1989, *Mereles & Geissler, 3725* (FCQ, MO). **Itapúa**: Isla Yacyretá, 27°25'33"S, 56°47'55" W, 23-X-2003, *De Egea et al. 107* (FCQ, G). **San Pedro**: Dans les paturages un peu humides, V-1876, *Balansa 431* (G).

6. *Eleocharis exigua* (Kunth) Roem. & Schult. Fig. 5.

Anfibia que crece en sabanas hidromórficas, inundables y/o anegables, con suelos arenosos húmedos.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Santo Tomé, ruta 41, Galarza, Reserva Natural Provincial del Iberá, laguna Luna, 28°05'S, 56°40'W, 26-IV-1995, *Arbo et al. 6644* (CTES). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Yungas de San Mateo, 25-X-1928, *Steinbach 8521* (G). **PARAGUAY. Alto Paraná**: Puerto Bertoni, V-1938, *Rojas 7957* (SI). **Misiones**: San Juan Bautista, 12-XII-1965, *Pedersen 7621* (NY). **Paraguarí**: Macizo Acahay, 25°54'S, 57°09'W, 5-IX-1988, *Zardini & Florentín 7012* (G, MO, PY).

7. *Eleocharis filiculmis* Kunth Fig. 5.

Anfibia que crece en sabanas hidromórficas con suelo arenoso blancos o rojos y sitios inundables en general.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes:** Dep. San Miguel, 10 km E de San Miguel, trayecto a Ea. Santa Sixta y Ea. San Nicolás, 28°01'S, 57°26'W, 1-XI-2000, *Arbo et al. 8666* (CTES, FCQ). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Ñuflo de Chávez, 3 km S de Ascención de Guarayos, 15°43'S, 63°6'W, 27-IV-1977, *Krapovickas & Schinini 31776* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Alcinópolis, Faz. Água Limpa, 18°13'31"S, 53°46'36"W, 29-X-1999, *Pott & Pott 4033* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Alto Paraná**: Reserva Biológica Limo'y, Itaipú Binacional, IV-1986, *Brunner & Caballero 1891* (PY). **Amambay**: Ruta 3, 33 km S de Bella Vista, 22°21'S, 56°19'W, 18-IV-1995, *Schinini et al. 29307* (CTES, MO). **Caaguazú**: Colonia Juan Manuel Frutos, 23 km N de Caaguazú, 2-VII-1999, *Mereles 7606* (FCQ). **Central**: Esteros del Ypoá, entre Pindoty y Nueva Italia, 25°20'S, 57°28'W, 2-X-1993, *Zardini & Velázquez 18640a* (MO). **Concepción**: 3 km S de Loreto, 23°16'S, 57°11'W, 18-XI-1993, *Zardini & Guerrero 37303* (MO). **Cordillera**: Arroyo

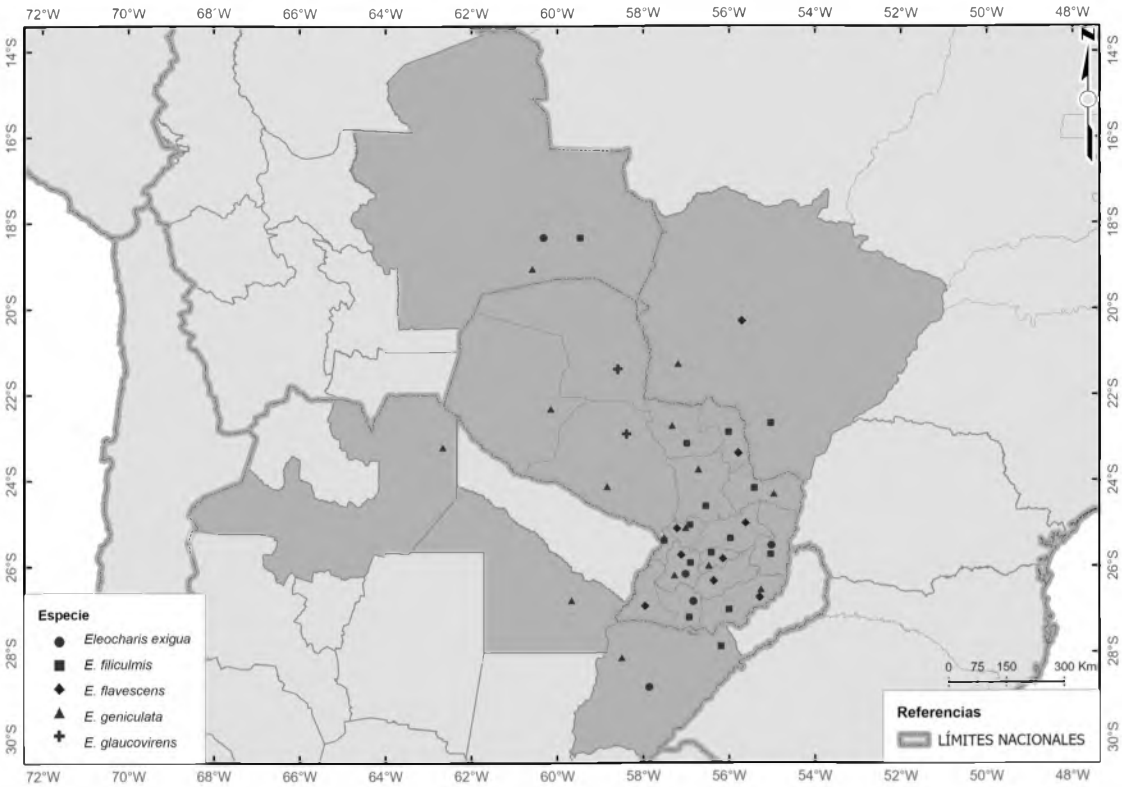

Fig. 5. Distribución de especies anfibias radicantes sobre suelo arenoso: *Eleocharis exigua*, *E. filiculmis*, *E. flavescens*, *E. geniculata*, *E. glaucovirens*.

Mbaey. 1 km NE de Nueva Colombia. 25°11'S, 57°17'W, s.f., *Zardini & Tillería 32230* (MO). **Guairá**: Colonia Independencia. 28-XII-1989. *Mereles 3725* (FCQ). **Misiones**: Isla Ybycu'í ex Yacyretá. 27°25'41,7"S, 56°22'12,1"W, 13-XII-2001, *González Parini & López 586* (FCQ). **Paraguarí**: Esteros del Ypoá. 20 km W de Carapeguá. 25°17'S, 57°25'W, 7-I-1990. *Zardini & Velázquez 17509* (FCQ. MO). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandiyú. Ganadera Vista Alegre. Ea. Laguna Yobai. 23°54'21,7"S. 57°38'98,2"W, 9-XI-2016. *Mereles 10323* (FCQ). **Canindeyú**: Colonia Fortuna. 7 km de Curuguaty, V-1974, *Arenas 638* (BACP. CTES).

8. *Eleocharis flavescens* (Poir.) Urb. Fig. 5.

Anfibia que crece en sabanas hidromórficas con suelo arenoso.

Material examinado: **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Bonito. rodovía Bonito ao trevo com a Rod. BR-267. Passo do Cué. 11-III-2003. *Hatschbach et al. 74536* (G). **PARAGUAY. Amambay**: Pedro Juan Caballero. 8-III-1978. *Mizoguchi 472* (MO). **Caaguazú**: Arroyo Yoyvy. 25°11'S. 56°00'W, 27-I-1994. *Zardini. & Benítez 38142* (MO). **Caazapá**: San Carlos. trayecto a Enramadita. 8-XI-1989. *Soria 4056* (FCQ). **Cordillera**: 14 km W de Arroyos y Esteros. 25°08'S, 57°12'W, 3-III-1990, *Zardini & Velázquez 19584* (MO). **Guairá**: 15 km N of Tebicuary, 25°40'S. 56°40'W. 16-XI-1990. *Zardini & Velázquez 24046* (FCQ). **Itapúa**: Capitán Miranda. Tirol, 7-I-1985, *Mereles1182* (CTES. FCQ. G. MO. NY). **Ñeembucú**: Yacaré (Guazú Cuá). 26°03'S. 57°25'W, 27-X-1991. *Spichiger et al. 5292* (G). **Paraguarí**: La Colmena. arroyo Cristal. Salto Cristal. 25°58'S. 56°41'W, 20-III-1985, *Ramella 248* (G).

9. *Eleocharis geniculata* (L.) Röem. & Schult. Fig. 5.

Anfibia que crece en sabanas hidromórficas y sitios húmedos en general, preferentemente

con suelo arenoso a veces areno limoso, húmedo

Material examinado: **ARGENTINA. Chaco**: Dep. San Martín, río Bermejo, Ea. La Leonor, 26/27-V-1988, *Schinini 26294* (CTES, FCQ). **Corrientes:** Dep. Mburucuyá, Ea. Santa Teresa, 23-IV-1954, *Pedersen 2675* (G). **Salta:** Dep. Orán, río Tarija, frontera con Bolivia, W of Manuela Pedraza, XI-1938, *Eyerdam & Beetle 22710* (G). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Prov. Cordillera, 20°26'S, 63°35'W, 11-IV-1993, *Saravia Toledo et al. 11664* (CTES, FCQ). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Aquidauana, Pantanal, río Negro, Faz. Fazendinha, 19°29'S, 56°23'W, 6-II-1991, *Pott et al. 5869* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Boquerón**: Cercanías del río Pilcomayo, 30-VI-1995, *Mereles & Degen 6124* (FCQ). **Canindeyú**: In stagno prope Igatimí, XI-1898, *Hassler 5563* (G, NY). **Central**: Bords des sauces situées á la base du cerro Lambaré, 11-IV-1874, *Balansa 439* (G). **Concepción**: Arroyo Tagatiyá mí, 22°37'S, 57°32'W, 16-III-1994, *Zardini. & Tillería 38886* (MO). **Cordillera**: Emboscada, 12-XII-1987, *Mereles 1166* (FCQ, G, NY, SI). **Guairá**: Plaine de Doña Juana, prés de Villarrica, IV-1976, *Balansa 430* (G). **Itapúa**: Isla Yacyretá, 15-III-1992, *Pin et al. 180* (FCQ, PY). **Paraguarí**: La Colmena, salto Cristal, III-1985, *Ramella 248* (G). **Presidente Hayes**: Área de instalación del emprendimiento de la Terminal Occidental de buses Chaco'í, 23-XII-2016, *Vera et al. 4970* (FCQ). **San Pedro**: Aproximadamente 15 km NO de Ea. Santa María, 1-I-1985, *Wolf 226* (KIEL).

10. *Eleocharis glaucovirens* Boeckeler Fig. 5.

Especie anfibia que crece en sabanas hidromórficas y sitios inundables y anegables en general, sobre suelos arenosos.

Material examinado: **PARAGUAY. Itapúa**: Isla Yacyretá, 8-X-1992, *Pin et al. 420* (FCQ, PY). **Paraguarí**: Cercanías de Carapeguá, 25°08'00"S, 57°18'00"W, 11-I-1991, *Zardini & Velázquez 25798* (MO).

11. *Eleocharis grandirostris* (Lindm.) Mereles Fig. 6.

Especie anfibia. Crece en sabanas hidromórficas y suelos anegables e inundables en general, de tipo arenoso.

Material examinado: **PARAGUAY. Central**: La Trinidad, Asunción, IX-1942, *Pavetti & Rojas 9799* (SI). **Cordillera**: Piribebuy, 2 km de la ciudad, 22-IX-1988, *Mereles 1518* (FCQ). **Guairá**: Itangú, prés de Villarrica, dans les praires marécageuses, 3-X-1874, *Balansa 436* (*holotypus* G!). **Itapúa**: Isla Yacyretá, 8-X-1992, *Pin et al. 420* (FCQ, PY). **Paraguarí**: 15 km N de Paraguarí, I-X-1967, *Krapovickas & Cristóbal 13513* (CTES, LP, MO).

12. *Eleocharis minarum* Boeckeler Fig. 6.

Anfibia que crece en praderas hidromórficas con suelo arenoso.

Material examinado: **PARAGUAY. Misiones**: Santiago, Ea. La Soledad, 31-I-1955, *Pedersen 3209* (CTES, FCQ, G, MO, NY, SI).

13. *Eleocharis nigrescens* (Nees) Kunth (Fig. 6)

Especie anfibia que crece en sabanas anegadas e inundables por poco tiempo, de suelo arenoso superficial y sustrato arcilloso más abajo, con *Tabebuia aurea, Copernicia alba* y *Elionurus muticus*.

Material examinado: **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Necolandia, Pantanal, Faz. Nhumirim, 18°59'S, 56°39'W, 29-IV-1980, *Pott 1062* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Concepción**: Interior del río Napegue, en las orillas, 5 km S de su desembocadura en el río Paraguay, VIII-1988, *Mereles 1320* (CTES, FCQ, G, MO, NY).

14. *Eleocharis nudipes* (Kunth) Palla Fig. 6.

Anfibia que crece en sabanas hidromórficas sobre suelos con dominancia de las arenas.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. San Miguel, laguna Peneyo, 28°04'S, 57°33'W, 19-VIII-1999, *Schinini et al. 34971* (CTES, FCQ). **Misiones:** Posadas y suburbios, 2-X-1911, *Muniez 22* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, São Gabriel D'Oeste, 19°14'04"S, 34°29'58"W, 1-XI-1999, *Pott & Pott, 4107* (CPAP, FCQ). **Paraná**: Ponta Grossa, 6-XIII-1903, *Dusen 2456* (G). **PARAGUAY. Alto Paraná**: Itakyry, 24-IX-1980, *Itaipú Binacional 845* (MO). **Amambay**: Parque Nacional Cerro Corá, en pantano seco, frente al cerro Muralla, 14-IX-

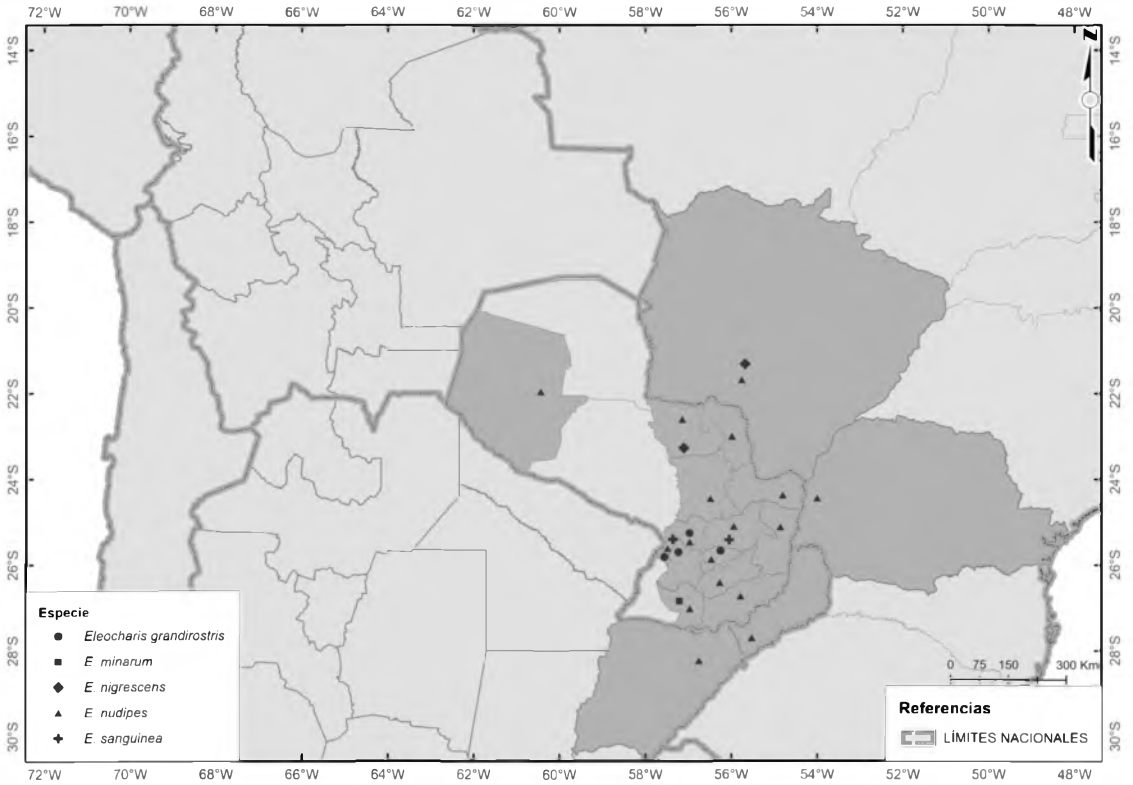

Fig. 6. Distribución de especies anfibias radicantes sobre suelo arenoso: *Eleocharis grandirostris*, *E. minarum*, *E. nigrescens*, *E. nudipes*, *E. sanguinea*.

1988, *Ferrucci et al. 668* (CTES). **Boquerón**: Cercanías del río Pilcomayo, 30-VI-1995, *Mereles & Degen 6124* (FCQ). **Caaguazú**: In palude prope Caaguazú, IX-1905, *Hassler 9450* (G)). **Caazapá**: Pastoreo mí, al E cordillera de Villarrica, IX-1884, *Balansa 421* (G). **Canindeyú**: Mbaracayú, Natural Reserve, Aguará Ñu, 24°11'01"S, 55°16'48"W, 23-XI-1999, *Zardini & Ramírez B. 51294* (MO). **Central**: Near Villeta, 26-III-1972, *Pedersen 10078* (G). **Concepción**: In regiones fluminis Apa, II-1902, *Hassler 8482* (G, MO, NY). **Cordillera**: In campos Cordillera de Altos, 1885, *Hassler 1164* (G, NY). **Guairá**: Capitindy, cordillera de Villarrica, IX-1874, *Balansa 422* (BAF, G). **Itapúa**: Isla Yacyretá, 27°25'33"S, 56°47'55"W, 23-X-2003, *De Egea et al. 93* (BM, FCQ). **Misiones**: Santiago, Ea. La Soledad, 23-II-1956, *Pedersen 4393* (MO, NY, SI). **San Pedro**: Compañía Río Corrientes, 24°42'S, 55°51'W, 13-XI-1988, *Keel 1692* (FCQ).

15. *Eleocharis occidentalis* Mereles Fig. 7.

Especie anfibia. Crece en sitios inundables, orillas de cursos de agua y suelo arenoso.

Material examinado: **PARAGUAY. Alto Paraguay**: Puerto Barranquerita, playa del río Paraguay, V-1943, *Pavetti & Rojas 10519* (ASU, FCQ). **Presidente Hayes**: Puente Remanso Castillo, costa y litoral del río Paraguay, XII-1988, *Mereles 1238* (*holotypus* FCQ!, G).

16. *Eleocharis sanguinea* Maury Fig. 6.

Especie anfibia radicante que se desarrolla sobre suelos arenosos, blancos.

Material examinado: **PARAGUAY. Caaguazú**: Entre Yhú y San Blas, 23-XI-1980, *Fernández Casas & Molero 3847* (G, NY). **Central**: l'Assomption, VIII-1875, *Balansa 688* (*holotypus* G!).

17. *Eleocharis sellowiana* Kunth Fig. 7.

Anfibia que se desarrolla en las sabanas hidromórficas con suelo arenoso, arenas blancas o rojas.

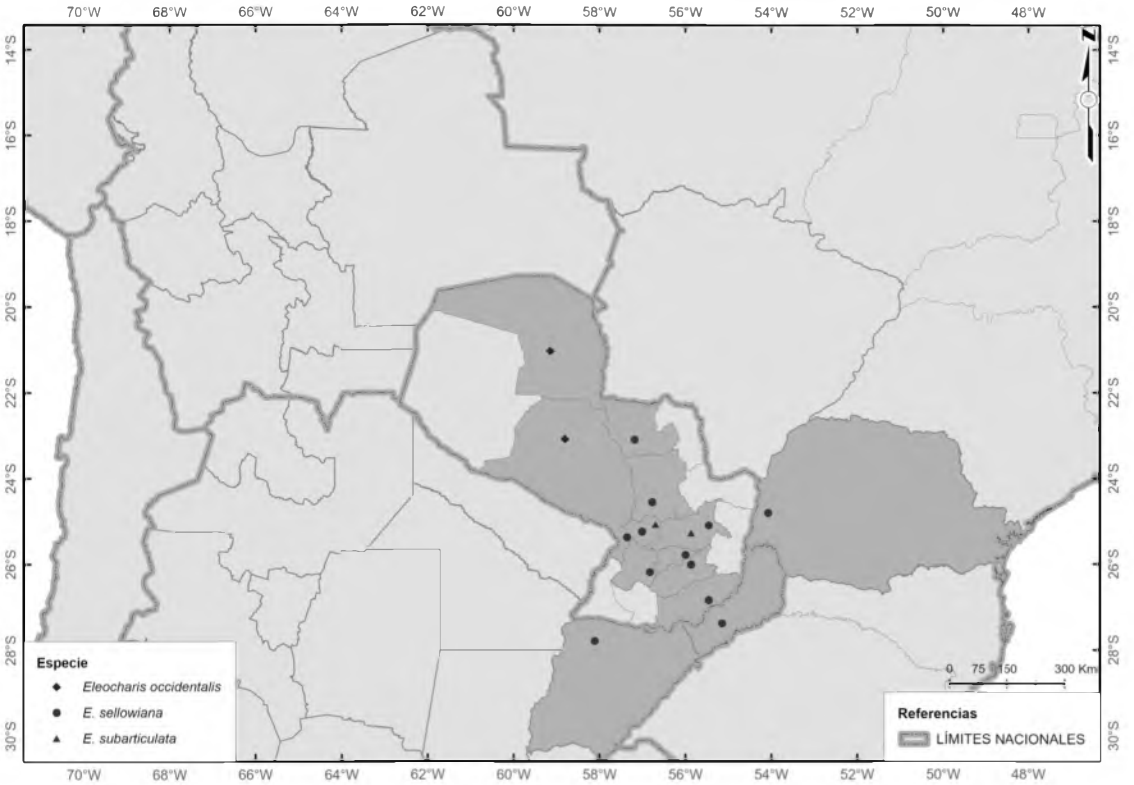

Fig. 7. Distribución de especies anfibias radicantes sobre suelo arenoso: *Eleocharis occidentalis*, *E. sellowiana*, *E. subarticulata*.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Lavalleja, Ea. Pororó, 2-XII-1955, *Pedersen 3625* (G). **Misiones**: Dep. Yguazú, Parque Nacional Iguazú, isla San Martín, 15-X-1993, *Tressens et al. 4566* (CTES, FCQ). **BRASIL. Paraná:** Tibagi, Quartelá, 26-V-1997, *Cervi 4273* (G). **PARAGUAY. Caaguazú**: Reserva Privada Morombí, al S 21 J 660628 / 7269056 253, 13-II-2008, *Bartrina et al. 869* (FCQ). **Caazapá**: Compañía Enramadita, 26°10'S, 55°20'W, XII-1988, *Mereles 2062* (FCQ, G, MO). **Central:** Areguá, Isla Valle, 3-XI-1988, *Mereles 1509* (FCQ). **Concepción**: Ea. San Rafael, 140 km E de Concepción, 20-III-1991, *Eliceche 98a* (FCQ). **Cordillera**: In regioni collium Tobatí, IX-1900, *Hassler 6425* (G, NY). **Guairá**: 15 km N de Tebicuary, 25°40'S, 56°46'W, 16-XI-1990, *Zardini, E. & R. Velázquez 24056* (MO). **Itapúa**: Carmen del Paraná, IV-1981, *Lurvey 317* (CTES). **Paraguarí**: Yaguarón, I-II-1966, *Krapovickas & Cristóbal 12323* (CTES). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandijú, Ganadera Vista Alegre, Ea. Laguna Yobái, 23°51'24,4''S, 56°57'42,2''W, 10-XI-2016, *Mereles10334* (FCQ)

18. *Eleocharis subarticulata* (Nees) Boeckeler Fig. 7.

Especie con ecología similar a las dos especies anteriores.

Material examinado: **PARAGUAY. Caaguazú**: Arroyo Guaranunguá, 22°25'S, 55°55'W, I-XII-1990, *Zardini & Velázquez 24698* (MO). **Cordillera**: Piribebuy, 22-IX-1988, *Mereles 1515* (FCQ, MO).

Especies anfibias que se desarrollan sobre sustrato arcillosos, pegajosos cuando húmedos, duros cuando secos, a veces resquebrajados, del tipo gleisoles y vertisoles

1. *Eleocharis atropurpurea* (Retz.) J. Presl & C. Presl Fig. 8.

Especie anfibia que crece en sabanas hidromórficas y sitios anegables e inundables

en general, con suelo arcilloso gris, estructurado y duro en seco del tipo gleysol.

Material examinado: **BOLIVIA. Santa Cruz**: Cordillera, Parque Nacional Kaa-Iya del Gran Chaco, Puesto Militar 27 de Noviembre, al NO del puesto, 20°00'18"S, 61°54'19"W, 16-VII-1998, *Fuentes & Navarro 2572* (CTES). **PARAGUAY. Alto Paraguay**: Nueva Asunción, 27-V-1984, *Billiet & Jadin 3228* (G, PY).

2. *Eleocharis contracta* Maury Fig. 8.

Especie anfibia que crece en sabanas hidromórficas, inundables y/o anegables, con suelo arcillosos grises, resquebrajados en seco, pesados.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. Mercedes, Ea. Yacaré, ca. 28°45'S, 58°03'W, 2-XII-1998, *Arbo et al. 8191* (CTES). **Formosa**: Dep. Pilcomayo, Ea. Guaycolec, 25°60'0"S, 58°12'43"W, 14-X-2004, *Peña-Chocarro et al. 1898* (BM, CTES, FCQ, G, MO, SI, UNR). **Misiones**: Dep. Candelaria, ruta N° 204, Profundidad, 12 km al S de ruta N° 12, 8-IX-1993, *Arbo et al. 5989* (CTES). **Salta**: Dep. Anta, 20 km antes del Parque Nacional El Rey, 14-XI-1986, *Novara 5659* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Pantanal, Necolandia, lagoa a 14 km do posto ESDRAS, lado esquerdo, al N, estrada para Jacadigo, 19°01'S, 57°39'W, 21-V-1992, *Bueno et al. 324* (CTES). **PARAGUAY. Alto Paraguay**: Puerto Guaraní, X-1946, *Rojas 13587* (CTES, SI). **Alto Paraná**: Barranca del río Paraná, 3 km S de Puerto Stroessner, I-1985, *Mereles 1149* (FCQ). **Amambay**: Bella Vista, 15-VI-1986, *Mereles 586* (MO). **Boquerón**: Línea 12/S, 31-VIII-1992, *Mereles & Degen 4648* (FCQ). **Caaguazú**: Parque Reserva Guayakí, 159 km E de Asunción, I-II-1975, *Sloover 73* (G). **Canindeyú**: Ypejhú, VII-1987, *Mereles 1148* (FCQ). **Central**: Tavarory, Avaí river, near confluence with Paraguay river, 25°30'S, 57°30'W, 16-II-

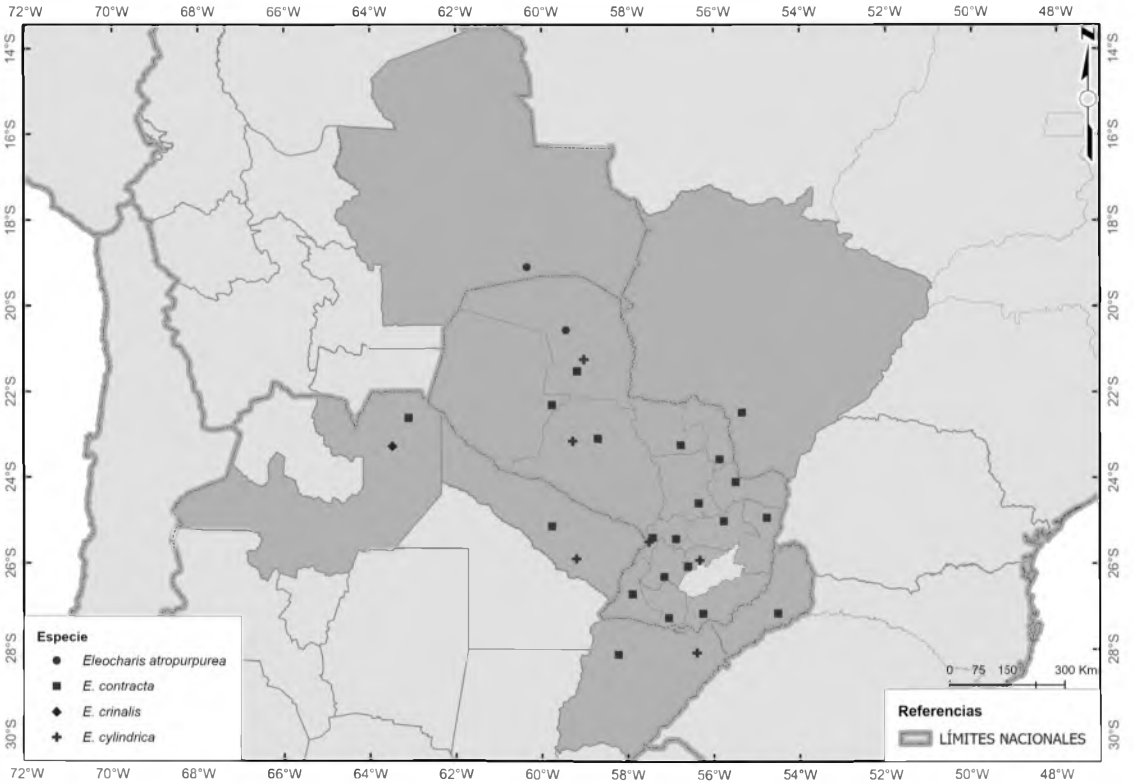

Fig. 8. Distribución de especies anfibias sobre sustrato arcilloso: *Eleocharis atropurpurea, E. contracta, E crinalis, E. cylindrica.*

1994, *Zardini & Velázquez 27525* (MO). **Concepción**: Ea. Rancho Zeta, potrero Plantel, 10-VII-1991, *Degen 1918* (MO). **Cordillera**: Confluence of río Paraguay and río Salado, 25°09'S, 57°30'W, 21-VII-1990, *Zardini & Velázquez 22274* (FCQ, MO). **Guairá**: Colonia Independencia, Itá Azul, 8-VI-2012, *Degen et al. 3769* (FCQ). **Itapúa:** Yacyretá, 27°26'22"S, 56°47'37"W, 23-X-2003, *De Egea et al. 114* (BM, CTES, FCQ, MO, UNR). **Misiones**: Santiago, Ea. La Soledad, X-1967, *Pedersen 8646* (CTES, MO, SI). **Ñeembucú**: Pilar, Ea. Redondo, 26°34'20"S, 58°2'3"W, 30-X-2004, *De Egea Juvinel et al. 653* (BM, FCQ). **Paraguarí**: Valle Apuá, compañía Achoteí, Ea. Lago Ypoá, arroyo Paso Timbó, 25°58'33,3"S, 57°25'31,6"W, 8-XI-2000, *Mereles et al. 8207* (FCQ). **Presidente Hayes**: Ea. Ñ, 24°16'9"S, 58°36'38"W, 15-IX-2004, *De Egea Juvinel et al. 542* (FCQ). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandiju, Ea. Don Américo, 1-VII-2009, *Ramírez & Vera 1439* (FCQ).

3. *Eleocharis crinalis* (Griseb.) C. B. Clarke Fig. 8.

Especie anfibia que crece en sabanas hidromórficas, inundables y/o anegables sobre suelos arcillosos, raro con una capa superior arenosa.

Material examinado: **ARGENTINA. Salta**: Dep. Santa Victoria, Santa Victoria, alrededores del pueblo, río Negro Huaico, 10-XI-1991, *Novara & Charpin s.n.* (G). **PARAGUAY. Amambay**: Ea. Carmen de la Sierra, cercanías del río Napegue, 22-X-1991, *Soria 4721* (FCQ).

4. *Eleocharis cylindrica* Buckley Fig. 8.

Especie anfibia que crece en sabanas hidromórficas inundables y/o anegables, con suelos arcillosos.

Material examinado: **ARGENTINA. Corrientes**: Dep. San Cosme, Ingenio Primer Corrientes, 29-IV-1974, *Benítez et al. 136* (CTES). **Formosa**: Dep. Pilcomayo, 2 km W de Loma Porá, 2-VII-1947, *Morel 3313* (CTES, FCQ). **PARAGUAY. Alto Paraguay**: Gran Chaco, Santa Elisa, 23°10'S, in stagnis, s.f., *Hassler 2827* (G, MO). **Central**: Esteros del Ypoá, lake Yabeby, 25°39'S, 57°28'W, 31-III-1994, *Zardini 39132* (MO). **Guairá:** Colonia Independencia, XII-1984, *Mereles 1151* (FCQ, G). **Paraguarí**: Pirayú, XII-1988, *Mereles2542* (FCQ). **Presidente Hayes**: Cercanías de Pozo Colorado, X-1988, *Mereles 9303* (FCQ).

5. *Eleocharis elegans* (Kunth) Röem. & Schult. Fig. 9.

Especie anfibia que crece en sabanas inundables y/o anegables, con suelo arcilloso, resquebrajados en seco, pesados.

Material examinado: **ARGENTINA. Chaco**: Dep. Bermejo, ruta 11, 5 km antes de la entrada a La Leonesa, 22- X-1992, *Popoff & Cuadrado 1234* (CTES, FCQ). **Corrientes**: Dep. Ituzaingó, Isla Apipé Grande, puerto Arazá, 26-XII-1988, *Tressens et al. 3454* (CTES, FCQ). **Formosa**: Dep. Formosa, ruta 11 vieja pasando Francesca Cué, 5-I-1980, *Guaglianone et al.* 293 (G, SI). **Salta**: Laguna del Cielo, about 42 km W of Manuela Pedraza, 27-X-1938, *Eyerdam & Beetle 22691* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Pantanal do Nabileque, 13 km E do río Paraguay, Faz. Acurizal, 15-XII-1986, *Da Cunha 2141* (CPAP, FCQ). **PARAGUAY. Alto Paraguay**: Bahía Negra, 20°14'48,28"S, 58°10,3'3,16"W, 7-VI-2017, *Mereles 10573* (BM, FCQ). **Amambay**: In regiones cursus superioris fluminis Apa, XI.1901, *Hassler 7807a* (G). **Boquerón**: Avalos Sánchez, Ea. Sombrero Jhovy, Retiro Palma Sola, 23°32'26"S, 60°22'1"W, 1-VII-2015, *Mereles et al. 10225* (FCQ). **Caaguazú**: Cerca del pueblo de Caaguazú, I-1980, *Fernández-Casas & Molero 4244* (G). **Central**: Esteros del Ypoá, 15 km SW de Nueva Italia, Isla Guazú, 25°22'S, 57°33'W, 10-II-1990, *Zardini & Velázquez 18742* (FCQ, MO). **Concepción**: Río Napegue, IV-1988, *Mereles 1342* (FCQ, G, MO). **Cordillera**: Emboscada, V-1913, *Hassler 2299* (G, SI). **Guairá**: Azucarera de Tebicuary, río Tebicuary, I-1973, *Schinini 5890* (CTES, FCQ). **Itapúa**: Encarnación, IX-1909, *Hassler 1433* (G, SI). **Ñeembucú**: Ea. Redondo, 26°34'20"S, 58°2'3"W, 30-X-2004, *De Egea et al. 649* (BM, FCQ, MO). **Presidente Hayes**: Ea. Tinfunké, trayecto al retiro Tres Marías, 23°45'S, 60°08'W, 23-IX-1987, *Spichiger et al. 2148* (FCQ, G). **San Pedro**: San Estanislao, I-1900, *Hassler 5983* (G, NY).

6. *Eleocharis montana* (Kunth) Röem. & Schult. Fig. 9.

Especie anfibia. Crece en sabanas hidromórficas, inundables y/o anegables, con suelo arcilloso, resquebrajados en seco, pesados.

Material examinado: **ARGENTINA. Chaco**: Dep. San Martín, Ea. La Leonor, *26-V-1988, Schinini 26227* (CTES, FCQ). **Corrientes**: Dep. Santo Tomé, ruta 41 Galarza, 28°05'S, 56°40'W, 16-XI-1994, *Arbo et al. 6317* (CTES, FCQ). **Formosa**: Dep. Formosa, ruta 11 trayecto a Clorinda, cerca del límite con departamento Pilcomayo, 9-XI-1986, *Charpin & Eskuche 20289* (G). **Misiones**: Dep. Guaraní, predio Guaraní, 26°54'59"S, 54°12'18"W, 4-XI-2000, *Keller 362* (CTES, FCQ). **Salta**: Dep. Capital, ruta 9 trayecto a Vaqueros, frente al Aero club, 27-XI-1995, *Novara 10747* (G). **BOLIVIA. Santa Cruz**: Sara, Buena Vista, 10-II-1921, *Steinbach 5298* (G). **BRASIL. Mato Grosso do Sul**: Corumbá, Pantanal, cercanías de la ciudad, Córrego Vazante, Faz. Baixadao, 19°13'09"S, 54°29'54"W, 31-X-1999, *Pott. & Pott 4997* (CPAO, FCQ). **Paraná**: Foz do Iguaçu, barrancos del río Iguazú, perto das Cataratas, 15-X-1991, *Cervi et al. 3412* (FCQ). **PARAGUAY. Alto Paraná**: Puerto Bertoni, margen del río Paraná, V-1938, *Rojas 7922* (SI). **Amambay**: In regioni fluminis Apa, I-1901, *Hassler 8382* (G, MO, NY). **Caaguazú**: Arroyo Cambá'y, 25°25'S, 55°55'W, 10-XI-1990, *Zardini & Velázquez 23895* (MO). **Caazapá**: Compañía Enramadita, 26°10'S, 55°20'W, 18-III-1989, *Basualdo 2343* (MO). **Canindeyú**: Igatimí, trayecto a Curuguaty, VI-1987, *Mereles 1078* (CTES, FCQ, G, MO, NY, PY, SI). **Central**: Tavarory, Acaí river near confluence with the Paraguay river, 25°30'S, 57°30'W, *Zardini & Velázquez 27509* (MO). **Concepción**: Río Aquidabán, 23°06'2,8"S, 57°34'0,8"W, 18-IX-1997, *Mereles 7132* (FCQ). **Cordillera**: Arroyos y Esteros, 25°08'S, 57°15'W, 3-III-1990, *Zardini & Velázquez 19709* (MO). **Guairá**: Colonia Independencia, arroyo Guazú

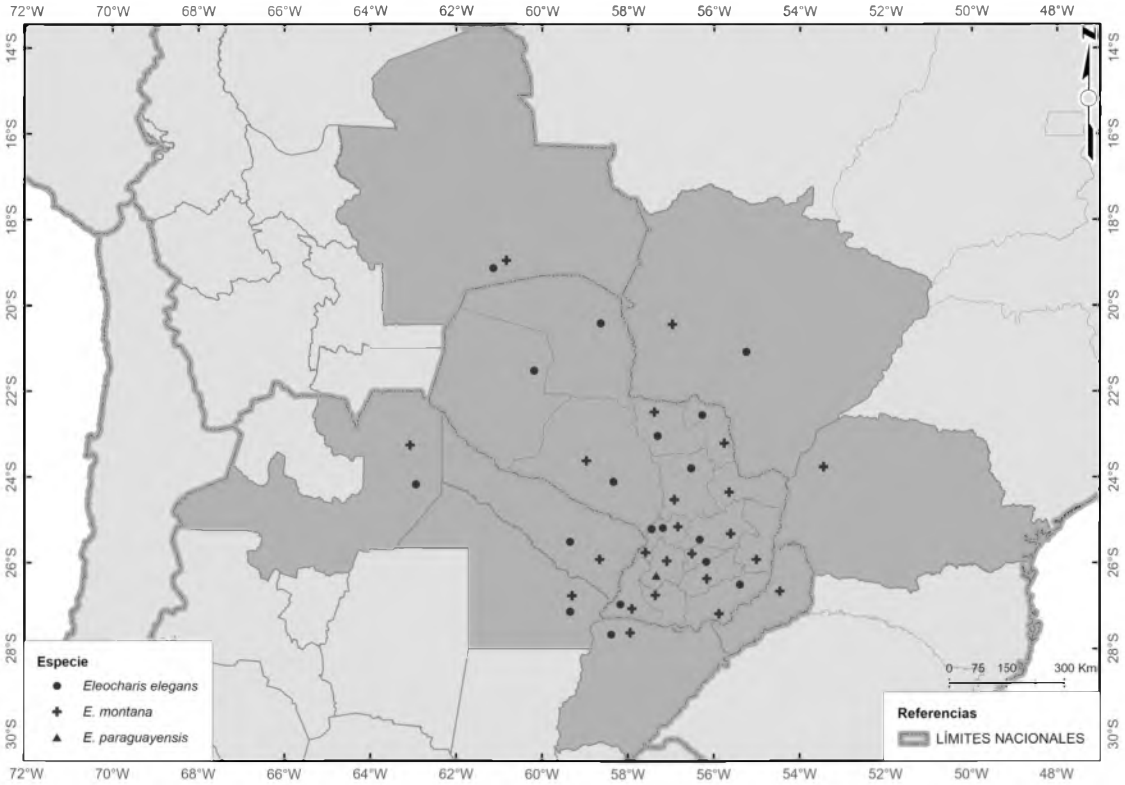

Fig. 9. Distribución de especies anfibias sobre sustrato arcilloso: *Eleocharis elegans*, *E. montana*, *E. paraguayensis*.

trayecto a San Gervasio. 25°57'S, 56°17'W, 27-III-1993, *Schinini et al. 28081* (CTES, FCQ). **Itapúa**: Cordillera de San Rafael, Alto Verá, 26°28'18,9"S, 55°42'1,2"W, 17-X-2001, *González 310* (FCQ). **Misiones**: Ea. La Graciela trayecto a compañía Arazapé, 24-IV-2009, *Mereles 9764* (FCQ). **Ñeembucú**: Yacaré (Guazú Cuá), 26°03'S, 57°25'W, 27-X-1991, *Spichiger et al. 5299* (G). **Paraguarí**: Valle Apuá, compañía Achoteí, Ea. Lago Ypoá, 25°59'52,9"S, 57°24'07,7"W, 7-XI-2000, *Mereles et al. 8099* (FCQ). **Presidente Hayes**: Ea. Maroma, 23°32'55"S, 57°54'23"W, 22-III-1995, *Mereles & Degen 5894* (MO). **San Pedro**: San Pedro del Ycuamandiyú, ganadera Vista Alegre, Ea. Laguna Yobái, 23°51'24,3"S, 56°57'42,2"W, 10-IX-2016, *Mereles 10333* (BM, FCQ, G).

7. *Eleocharis paraguayensis* Maury Fig. 9.

Especie que crece en praderas hidromórficas y sitios anegables e inundables con suelo arcilloso, gris, estructurado y duro en seco del tipo gleico y vértico, a veces con una fina capa de arena superficial.

Material examinado. **PARAGUAY. Paraguarí**: Dans les marais, VIII-1874, *Balansa 422* (*holotypus* G!).

Especies acuáticas submersas y flotantes en aguas lénticas

1. *Eleocharis confervoides* (Poir.) Steud. Fig. 10.

Especie acuática submersa en estado estéril y parcialmente flotante (órganos florales), cuando fértiles.

Material examinado: **PARAGUAY. Alto Paraná**: Reserva Natural Itabó, 25°4'27,35" S, 54°43'8,03" W, 19-VII-2021, *Kubota* et. al. 1425. **Caaguazú**: Caaguazú, 1-IV-1876, *Balansa* 2550 (G). **Concepción**: Villa Conception, V-1876, *Balansa 2549* (G).

Fig. 10. Distribución de la especie acuática sumergida en aguas lénticas: *Eleocharis confervoides*.

Discusión y Conclusiones

Las especies de Eleocharis se encuentran siempre ligadas al agua, de manera directa en el caso de las acuáticas e indirecta en el caso de las anfibias, no habiéndose encontrado alguna que habite sobre suelos secos. Sin embargo, se notó que algunas especies desarrolladas sobre suelos anegados por lluvia con sustrato arenoso, pueden resistir algunos meses de sequía e inclusive incendios gracias a sus rizomas rastreros, como sucede con *Eleocharis filiculmis* y *E. emarginata* respectivamente.

La característica predominante de las especies es el anfibio y el sustrato preferido es el arenoso, y lo mismo que algunas veces el sustrato sea arcilloso, por lo común se observa una capa arenosa superficial, en donde enraízan especies con raíz fibrosa como son los casos de *E. geniculata* y *E. minima*, entre otras (Fig. 11). Los suelos arenosos son los dominantes en la región Oriental de Paraguay y es en ésta en donde se observa no solo una mayor diversidad de especies del género, 26 de las 33 mencionadas, sino también en número de individuos con una mayor distribución, estando presentes en todos o en la mayoría de los departamentos de la región.

En el caso de las especies acuáticas radicantes sobre sustrato arenoso, tal es la preferencia sobre dicho sustrato que algunas especies se encuentran en todos los departamentos de la región Oriental, excepto el de Ñeembucú, siendo este caso el de *E. acutangula* subsp. *acutangula*, cuyos suelos en gran parte corresponde a los arcillosos, al igual que en la región Occidental. El trabajo demuestra la preferencia de las especies por los diferentes sustratos, no habiéndose detectado casos en donde las mismas prefieran más de uno.

Los trabajos de ecología en herbáceas son escasos y los realizados con este género son muy poco frecuentes. Se menciona el trabajo de Zavaro *et al.* (1995), donde se describen a los tipos de hábitats de manera muy general. Sin embargo, destacamos que los aspectos ecológicos son importantes, considerando que los hábitats tienen la particularidad de aglutinar a las especies que requieren situaciones ecológicas similares, aspecto que se cumple en el presente trabajo.

Otra razón por la que los hábitats son importantes a considerar es la casi inexistencia de las grandes formaciones de masas monoespecíficas, que confieran al medio físico algún impacto visual que pueda ser

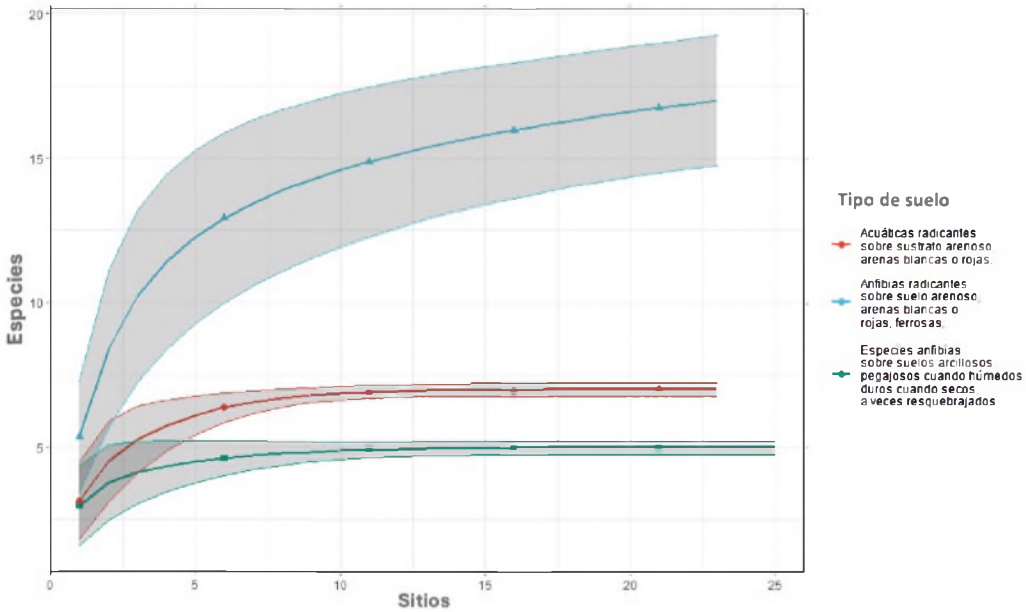

Fig. 11. Curva de distribución de especies.

descripto. Hay que agregar que la mayoría de las especies de *Eleocharis* que habitan en el Paraguay son de tamaño pequeño, algunas casi imperceptibles entre otras especies que habitan en los humedales y si bien unas pocas forman parte de las masas de embalsados en ciertos ambientes lénticos, las especies de *Eleocharis* no se destacan como principales.

En cuanto a la distribución, las especies mejor distribuidas fueron: *E. acutangula* subsp. *acutangula, E. minima, E. nudipes, E. filiculmis, E. elegans, E. montana* y *E. contracta,* cada una de ellas presentes en al menos 10 departamentos de Paraguay y en casi todas las zonas limítrofes. Se encontraron algunas especies endémicas, cuatro para Paraguay: *E. occidentalis, E. canindeyuensis, E. sanguinea y E. paraguayensis,* una especie endémica de la región chaqueña (Bolivia y Paraguay) y una con distribución disyunta, *E. nigrescens* distribuida en la zona pantropical, en parte de América y parte de África.

Respecto a la utilidad de las especies del género, existe muy poca información. Las observaciones a campo y las frecuentes menciones en las etiquetas de herbario como forrajeras en su ambiente natural, posiblemente se deban a características del tallo aéreo que las hacen palatables para el ganado. Algunas especies ya fueron mencionadas en ese sentido también por Pott & Pott (1994). Esta es una interesante razón para valorizar a las especies e iniciar estudios nutricionales de las mismas.

Agradecimientos

Los autores agradecen al programa de becas de Paraguay, Carlos Antonio López (BECAL) por el apoyo del posdoctorado, al Fondo de Excelencia para la Educación y la Investigación (FEEI), por el financiamiento del trabajo y a la Ing. Lidia Pérez de Molas por las fotos de algunas especies del género.

Bibliografía

Araujo, A. C. (2003). Cyperaceae nos campos sul-brasileiros. En Jardim, M. A., Bastos, M. N. & M. dos Santos (eds.), Desafios da Nova Botânica Brasileira no Novo Milênio: Inventário, Sistematização e Conservação da Diversidade Vegetal. 54° Congresso da Botânica: Mesa Redonda Belém. EMBRAPA-Brasil e Museu Paraense Emílio Goeldi, pp.127-130.

Barros, M. (1947). Cyperaceae. En Descole, H. (ed.), Genera et Species Plantarum Argentinarum 4: 1-243.

Barros, M. (1960). Las Ciperaceas del Estado de Santa Catarina. Sellowia 12: 141-448.

Bivand, R., Keitt, T. & Rowlingson, B. (2021). rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R package version 1.5-23. https://CRAN.R-project.org/package=rgdal

Dirección Nacional de Meteorología e Hidrología. (2021). Datos de temperatura y precipitaciones a nivel país. Asunción, Paraguay.

Dos Santos Braganza Gil, A. & Petean Bove, C. (2007). *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Biota Neotropica 7: 1. https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000100020

Dunnington, D., Libera, N., Kurek, J. Spooner, I. S. & Gagnon, C. A. (2021). ggspatial: Spatial Data Framework for ggplot2. R package version 1.1.5. https://CRAN.R-project.org/package=ggspatial

Faría, A. D. (1998). O género *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado de São Paulo. Tese de Mestrado. Universidade de Campinas, UNICAMP, São Paulo, Brasil. 150 pp.

Gill, A. S. B. & Bove, P. C. (2007). *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) do Estado do Rio de Janeiro. Biota Neotropica 7: 1- 31.

Goetghebeur, P. (1998). Cyperaceae. En Kubitzki, K. (ed.), The families and genera of vascular plant: IV. Flowering plants-monocotyledons, pp. 141-190. Springer- Verlag, Berlin.

González-Elizondo, M. S. (1994). *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae). En Davidse, G., Souza, M. & A. O. Chater (eds.), Flora Mesoamericana Alismataceae a Cyperaceae, volumen 6, pp. 458-464. Universidad Autónoma de México, Missouri Botanical Garden & The Natural History Museum (London).

González-Elizondo, M. S. & Peterson, P. M. (1997). A classification and key to the supraspecific taxa of *Eleocharis* (Cyperaceae). Taxon 46: 433-449.

González-Elizondo, M. S. & Reznicek, A. A. (1998). *Eleocharis* R. Br. En Berry, P. E., Holst, B. K. & K. Yatskyevich (eds.), Flora of Venezuelan Guayana: Caesalpiniaceae to Ericaceae, volumen 4, pp. 548-560. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

González-Elizondo, M. S. & Tena-Flores, J. A. (2000). *Eleocharis* R. Br. in the New World. En

WILSON, K. L. & D. A. MORRISON (eds.), Monocots: Systematic and Evolution, pp. 637-641. CSIRO, Melbourne.

MENAPACE, F. J. (1991). A preliminary micromorphological analysis of *Eleocharis* (Cyperaceae) achenes for systematic potencial. Canadian Journal of Botany 69: 1533-1541.

MERELES, F. (1988a). Tres ciperáceas del género *Eleocharis* nuevas para la flora del Paraguay. En RAMELLA, L. & P. PERRET (eds.), Notulae ad Floram paraquaiensem 89. Candollea 43: 415-416.

MERELES, F. (1988b). *Eleocharis grandirostris* (Lindm.) Mereles. *stat. nov.* (Scirpeae-Cyperaceae). En RAMELLA, L. & P. PERRET (eds.), Notulae ad Floram paraquaiensem 89. Candollea 43: 416-417.

MERELES, F. (1990). *Eleocharis occidentalis* Mereles *spec. nov.*, una nueva especie en el género *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae-Scirpeae). Candollea 45: 653-655.

MERELES, F. (1994). Dos ciperáceas del género *Eleocharis,* nuevas citas para la Flora del Paraguay. Rojasiana 2: 41-43.

MERELES, F. & GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S. (2003). *Eleocharis canindeyuensis* F. Mereles & S. González (Cyperaceae), una nueva especie para la flora del Paraguay. En RAMELLA, L. & P. PERRET (eds.), Notulae ad Floram Paraquiensem, 89. Candollea 58: 75-78.

MERELES, F. & R. DURÉ RODAS, R. (2015). Las plantas acuáticas y palustres en el Paraguay. En MERELES, F., DE EGEA ELSAM, J., CÉSPEDES, G., PEÑA-CHOCARRO, M. C. & R. DEGEN DE ARRÚA (eds.), Plantas Acuáticas y Palustres del Paraguay. Vol. I: Bryophyta, Pteridophyta, Angiospermae-Monocotiledoneae. Rojasiana serie especial 2: 13-42.

PEBESMA, E. (2018). Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. The R Journal 10: 439-446. https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009

PEDERSEN, T. M. (1968). *Eleocharis* R. Br. En CABRERA, A. L. (ed.), Flora de la Provincia de Buenos Aires I: 340-355. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, INTA.

POTT, A. & POTT, V. J. (1994). Plantas do Pantanal. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, EMBRAPA. Corumbá, Brasil.

RAMELLA, L. & PERRET, P. (2007). Flora del Paraguay. Bases de donnés. Recuperado de http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/fdp/.

R CORE TEAM (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

ROBINSON, D., HAYES, A. & COUCH, S. (2021). broom: Convert Statistical Objects into Tidy Tibbles. R package version 0.7.6. https://CRAN.R-project.org/package=broom

SVENSON, H. S. (1929). Monographic studies in the genus *Eleocharis* I. Rhodora 31: 121-135; 152-163; 167-191; 199-219; 222-242.

SVENSON, H. S. (1932). Monographic studies in the genus *Eleocharis* II. Rhodora 34: 193-203; 215-225.

SVENSON, H. S. (1934). Monographic studies in the genus *Eleocharis* III. Rhodora 36: 377-389.

SVENSON, H. S. (1937). Monographic studies in the genus *Eleocharis.* IV. Rhodora 39: 210-231; 236-273.

SVENSON, H. S. (1939). Monographic studies in the genus *Eleocharis* V. Rhodora 41: 1-19; 43-77; 90-100.

THIERS, B. (2026). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's virtual herbarium. https://sweetgum.nybg.org/science/ih/ (consulta 8/2025).

TREVISAN, R. (2005). O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS. Tese de Mestrado. 105 pp.

WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., D'AGOSTINO MCGOWAN, L., FRANÇOIS, R., GROLEMUND, G., ...ET AL. (2019). Welcome to the Tidyverse. Journal of Open Source Software 4: 1686 https://doi.org/10.21105/joss.01686

ZAVARO, C., PABÓN GARCÉS, G. & PÉREZ CAMACHO, J. (1995). Morfología y ecología de algunas *Eleocharis* R. Brown (Cyperaceae) cubanas. Fontqueria 42: 273-278.

Catari, J. C., H. A. Drawert, A. A. Angulo & S. Sangueza Farah. 2026. *Ceiba lupuna* (Malvaceae): nuevo registro para Bolivia. Bonplandia 35(1): 59-65.
Doi: https://doi.org/10.30972/bon.3519124. Recibido 27 Octubre 2025. Aceptado 7 Diciembre 2025.
Publicado en línea: 15 Febrero 2026. ISSN 1853-8460 en línea.

Ceiba lupuna (Malvaceae): nuevo registro para Bolivia

Ceiba lupuna (Malvaceae): new record for Bolivia

Juan C. Catari[1*], Heinz A. Drawert[2], Alcibiades A. Angulo[1] & Samuel Sangueza Farah[3]

Resumen: Se reporta por primera vez la presencia de *Ceiba lupuna* (Malvaceae) en territorio boliviano, en la región de la Amazonia del departamento de Pando. Este registro amplía el número de especies del género *Ceiba* citadas para el país a 9 taxones y contribuye al conocimiento de la flora amazónica. La identificación se basó en observaciones morfológicas y fotográficas de individuos en estado reproductivo. Se discuten sus diferencias con *Ceiba camba*, especie morfológicamente similar y posiblemente confundida en la región.

Palabras clave: Amazonia, Bombacoideae, nueva cita, Pando.

Summary: The presence of *Ceiba lupuna* (Malvaceae) is reported for the first time in Bolivian territory, in the Amazon region of the Pando department. This record increases the number of species of the genus *Ceiba* known in the country to 9 taxons and contributes to the knowledge of Amazonian flora. Identification was based on morphological and photographic observations of reproductively mature individuals. The differences between *C. lupuna* and *C. camba*, a morphologically similar species that is possibly confused with it in the region, are discussed.

Key words: Amazonia, Bombacoideae, new record, Pando.

Introducción

El género *Ceiba* Mill. ha incrementado su número de especies reportadas para Bolivia en la última década de cinco especies registradas por Jørgensen *et al.* (2014) a ocho taxones, tanto por la descripción de nuevas especies (Catari *et al.*, 2024; Drawert *et al.*, 2024) como por el registro de otras previamente conocidas en países vecinos (Melgar *et al.*, 2021) y el descarte de la presencia de otras (Drawert *et al.*, 2024). Si bien *Ceiba camba* Drawert, A. A. Angulo & Catari es considerada la especie más común en los bosques secos de la Chiquitanía y los bosques húmedos y subhúmedos de la Amazonia de las llanuras y serranías del subandino de Bolivia (Drawert *et al.*, 2024), a la fecha, no está claro si esta especie es la que predomina en toda la Amazonia boliviana, dado el origen mixto de la flora y su historia biogeográfica (Navarro & Ferreira, 2009).

Gibbs & Semir (2003) reconocieron en el género *Ceiba* un conjunto de 7 especies [*C. chodatii* (Hassl.) Ravenna, *C. crispiflora* (Kunth) Ravenna, *C. insignis* (Kunth) P. E. Gibbs & Semir, *C. lupuna* P. E. Gibbs & Semir, *C. pubiflora* (A. St.-Hil.) K. Schum., *C. speciosa* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Ravenna y *C. ventricosa* (Nees & Mart.) Ravenna] que comparten rasgos muy similares y en algunos casos difíciles de diferenciar, las cuales se agruparon en un complejo de especies en torno a *C. insignis*. Posteriormente, Pezzini *et al.* (2021), a partir de estudios

[1] Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Área Botánica/ Herbario del Oriente Boliviano (USZ). Av. Irala 565 - casilla 2489, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. *E-mail: jcatarich@gmail.com
[2] Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Área Zoología de Vertebrados, Sección Ictiología (MNKP). Av. Irala 565 - casilla 2489, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
[3] Universidad Amazónica de Pando (UAP), Calle Bruno Racua, lado plazuela Potosí. Cobija, Bolivia.

moleculares, propusieron incluir en este complejo a *C. boliviana* Britten & Baker f., *C. erianthos* (Cav.) K. Schum. y *C. rubriflora* Carv.-Sobr. & L. P. Queiroz; y además las especies recientemente descritas, *C. camba* y *C. guarani* Catari, Drawert & A. A. Angulo, pertenecen también al mismo grupo (Catari *et al.*, 2024; Drawert *et al.*, 2024). Entonces, el complejo *C. insignis* comprende actualmente estas 12 especies.

En la presente nota se documenta la presencia de *C. lupuna* en los bosques amazónicos de llanura de Bolivia. Si bien la especie no ha sido registrada formalmente en el país hasta ahora, es mencionada como con presencia esperada, dada la cercanía de colectas realizadas en Perú y Brasil (TROPICOS, 2025).

Material y Métodos

El registro de *C. lupuna* se realizó en los senderos turísticos de interpretación de la "Siringa y Plantas Medicinales" del emprendimiento "Ruta del Café Don Peki", Comunidad Santa Fe, Municipio de Porvenir, Departamento de Pando, ubicada a 30 km de la capital Cobija. La presencia de la especie fue confirmada inicialmente en junio de 2024. El 8 de abril de 2025 se colectaron muestras botánicas del mismo individuo, incluyendo hojas y partes de frutos viejos. Posteriormente, el 9 de junio de 2025 se realizó una colecta de estructuras reproductivas y foliares del mismo individuo. Las muestras fueron depositadas en el Herbario del Oriente (USZ), en Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

La identificación taxonómica de *C. lupuna* se basó en la descripción original de la especie realizada por Gibbs & Semir (2003), y se contrastaron sus características morfológicas con las descritas para otras especies del género *Ceiba* (Carvalho-Sobrinho & de Queiroz, 2008; Catari *et al.*, 2024; Drawert *et al.*, 2024; Gibbs & Semir, 2003). También, se efectuó una comparación directa del material colectado con ejemplares depositados en el herbario USZ y con fotografías de otro material relevante depositado en otros herbarios de Bolivia. Además, se examinó como material comparativo de otros congéneres del complejo de especies *C. insignis* el indicado por Drawert *et al.* (2024).

Resultados

Ceiba lupuna P. E. Gibbs & Semir, Anales Jard. Bot. Madrid 60(2): 270-271, f. 1. 2003. *Typus*: PERÚ. San Martín, Mariscal Cáceres, Uchiza, 28-III-1972, *J. V. Schunke 5326* (*holotypus* MO!; *isotypi* F!, G!, NY!, P!, WIS!). Figs. 1, 2.

Árbol mayor a 30 m de altura. Tallo paquicaulo, ventricoso en su zona media. Presencia de aguijones conoidales. Presenta estrías de coloración verde en tronco y ramas jóvenes. Desarrollo de raíz tabular en la base del tronco. Hojas palmeadas, compuestas de 5(-7) folíolos articulados; pecíolo de 90-100 mm de long., peciólulos de 5-10 mm, con bordes ligeramente alados y ondulados; folíolos glabros, elípticos, bordes ligeramente aserrados desde su zona media hasta la parte más distal, ápice acuminado; láminas foliares de 70-80 mm × 30-40 mm, los folíolos en su cara superior son de color verde oscuro, en su cara inferior son de coloración pálida o ligeramente plomiza.

Inflorescencia tipo fascículo y en algunas ramas son individuales; flores conspicuas de forma estrellada, de 80-90 mm long. desde el punto de inserción hasta el ápice de los pétalos extendidos; cáliz glabro, de 20 mm de long., gamosépalos con forma alargada y ligeramente campanulado. Corola dialipétala, con simetría actinomorfa, pentámera; pétalos de 70-80 mm de long., bordes fuertemente ondulados, son de color rojizo con tono uniforme desde su zona media hasta el ápice, en su base presenta coloración amarillenta las primeras horas de apertura de la flor, luego cambiando a tono blanquecino, posteriormente a una tonalidad café oscura; androceo con estambres fusionados formando un tubo estaminal de 50-60 mm de long. de color rojizo, uniforme en su parte distal; apéndices estaminales de 10-20 mm de long. desde la base; lóbulos fuertemente pilosos en su zona apical, de coloración rojo intenso; anteras soldadas formando una estructura ligeramente cilíndrica, fusionadas entre sí; estigma globoso

Fig. 1. *Ceiba lupuna*. A: Flor. B: Hoja. C: Detalle de los pétalos, nótese las ondulaciones de los márgenes. D: Porte del árbol, nótese el menor abultamiento del tallo (Fotografías: J.C. Catari).

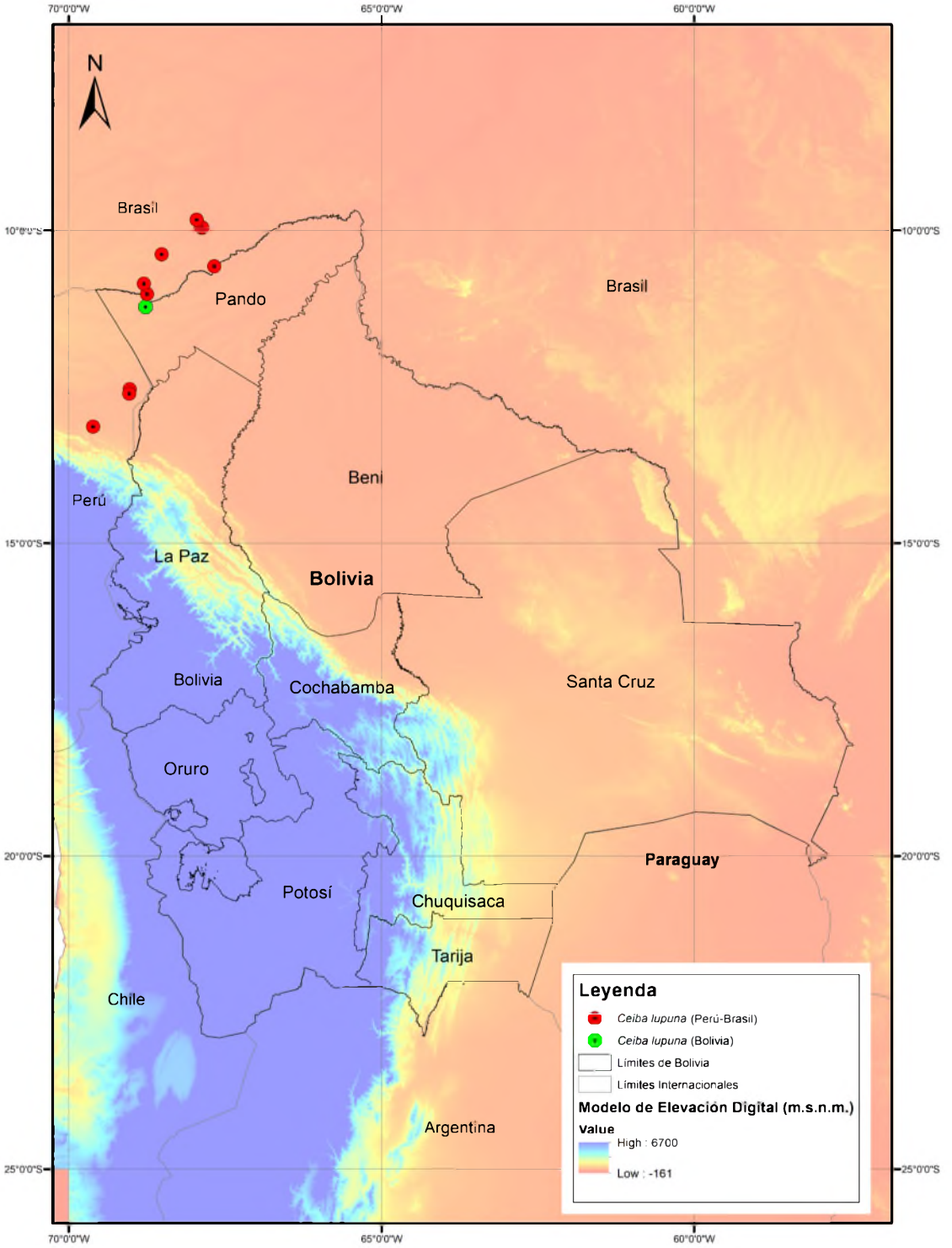

Fig. 2. Mapa de distribución de *Ceiba lupuna* en Perú, Brasil y Bolivia. Fuente: Datos propios, iNaturalist y registros del Missouri Botanical Garden (MO).

de coloración rojo carmesí elevado 10 mm por encima del conjunto de anteras. Fruto no visto.

Fenología: Florece de mayo a junio y fructifica entre junio y septiembre.

Nombres comunes: En Pando la especie es localmente denominada "mapajo" o "mapajillo".

Distribución geográfica y hábitat: En Bolivia, la especie está presente en el departamento de Pando, en ecosistemas de la penillanura amazónica boliviana, particularmente en la cuenca del río Acre, y potencialmente en las del Tahuamanu y Manuripi. La especie se registra en el Bosque Siempreverde Estacional de la Penillanura del Suroeste de la Amazonia (Navarro & Ferreira, 2011) del Sector Biogeográfico Acre y Madre de Dios, Provincia Biogeográfica Amazónica Sur Oriental, Región Biogeográfica Amazónica (Navarro & Ferreira, 2009). Hasta ahora se indicaba que *C. lupuna* se distribuye naturalmente en la Amazonia del este y centro de Perú, el sureste de Ecuador (Napo) y el oeste de Brasil (Acre y Rondonia), donde se encuentra en valles de bosques húmedos con suelos pobres en nutrientes (Gibbs & Semir, 2003) y bosques húmedos ribereños (Pezzini *et al.*, 2021).

Diagnóstico: Se diferencia del resto de sus congéneres del complejo de especies *C. insignis* por la combinación de los siguientes caracteres diagnósticos: flores rojas (a excepción de *C. rubriflora*), pétalos muy angostos con margen ondulado (a excepción de *C. crispiflora* y *C. ventricosa*) y hojas con peciólulo corto y alado (a excepción de *C. camba*, *C. insignis* y *C. rubriflora*).

Material examinado: **BOLIVIA**. **Pando**: Mun. Porvenir, Comunidad Santa Fe, Sendero de interpretación de la Siringa y plantas medicinales, Emprendimiento Ruta del Café Don Peki, 1°13'11"S, 68°46'19"W, 260 m, 8-IV-2025, fl, *Catari & Sangüeza 2650* (USZ); ídem, 9-VI-2025, fl, *Catari et al. 2651* (USZ). **BRASIL**. **Acre**: Mun. Brasiléia, Seringal Porongaba, Colocaçao São José, 10°51'S, 68°48'W, 2-VI-1991, *Daly et al. 6838* (*paratypus* NY 867333); estrada Velha para Rio Branco km 31, ramal para fronteira Brasil-Colômbia, 11-IX-1991, *Cid et al. 10234* (*paratypus* NY 867335); Mun. Rio Branco, estrada de Sena Madureira km 22, 9°49'47,7"S, 67°57'16,9"W, 13-V-1980, *Coêlho et al. 1761* (*paratypus* NY 867336). **PERÚ**. **Huánuco**: Prov. Leoncio Prado, Tingo María, EE.E.A. de Tingo María, 9°15'47,9"S, 75°58'39"W, 19-VII-1945, *Burgos 25* (US 2422596); Prov. Leoncio Prado, Angash yasu carret. penetración Huallaga central (cerca de Tingo María?), 9°15'47,5"S, 75°58'38,6"W, 640 m, 18-V-1962, *Gutiérrez 58* (*paratypus* US 2499392); Prov. Leoncio Prado, (cerca de Tingo María?), 9°15'47,9"S, 75°58'39"W, 21-VI-1962, *Lao 18* (*paratypus* US 2499395). **Junín**: Prov. Chanchamayo, Hacienda de Francia, 11°05'15,2"S, 75°20'23,7"W, VII-(sin año), *Raimondi 8646* (*paratypus* B 9551). **Pasco**: Prov. Oxapampa, Distr. Pozuzo, Carretera Pozuzo-Yanahuanca, 10°02'19"S, 75°34'10"W, 736 m, 26-V-2009, *Vásquez et al. 35772* (MO 6874302).

Observación 1: Las diferencias entre *C. lupuna* y *C. camba*, la especie filogenéticamente más cercana (Drawert *et al.*, 2024), radican en la morfología de las flores (Fig. 1), el porte y la fenología. Según la descripción original de Gibbs & Semir (2003), *C. lupuna* se diferencia del resto de congéneres principalmente por presentar pétalos muy angostos, con margen ondulado y de color rojo intenso uniforme en la parte distal. En cambio, *C. camba* presenta pétalos espatulados a obovados más anchos, con margen ligeramente ondulado y de color rosado en su parte distal; ambas especies se diferencian también por el color y pubescencia de los apéndices estaminales (de color claro y escasamente pilosos a pilosos en *C. camba vs.* rojo oscuro y densamente pilosos a tomentosos en *C. lupuna*) (Drawert *et al.*, 2024). Además, *C. lupuna* es un árbol de altura mayor, pudiendo llegar a los 50 m (Gibbs & Semir, 2003). Nuestras observaciones de campo registran individuos de más de 30 m de altura, mientras que *C. camba* rara vez sobrepasa los 20 m, y alcanza como máximo 30 m de altura. Asimismo, *C. lupuna* presenta

una floración más corta y tardía, que ocurre entre mayo y junio (Gibbs & Semir, 2003) siendo la última especie de *Ceiba* en florecer en el país, en contraste con la de *C. camba*, que se extiende de marzo a junio (Drawert *et al.*, 2024).

Observación 2: Si bien en distintas regiones de las tierras bajas de Bolivia (departamentos de Santa Cruz, Beni y Pando) a varias especies del complejo *C. insignis* se las denomina localmente "toborochi", en el oeste del departamento de Pando no sucede esto. Las personas denominan "toborochi" a una especie del género *Cavanillesia*; en tanto que el nombre de "mapajo" es utilizado para referirse a *C. lupuna*. Por otra parte, en muchas localidades del departamento de Beni y Santa Cruz el nombre "mapajo" corresponde a dos especies del género *Ceiba* [*C. pentandra* (L.) Gaertn. y *C. samauma* (Mart.) K. Schum.]. Es probable que esta diferencia de nombres comunes, junto a su retardada y corta época de floración, hubiera sido el motivo por el cual no se logró registrar esta especie anteriormente. Un dato no menos importante que apoya nuestra observación, es que a pesar de que el departamento de Pando tiene vocación forestal, los inventarios forestales en la mayoría de los casos utilizan bibliografía para designar el nombre científico a los árboles registrados en los censos (ligan nombre común y nombre científico según las guías de árboles regionales) lo cual ha generado confusión con la designación de los nombres científicos de los árboles registrados en la zona.

Clave para la identificación de especies del complejo *Ceiba insignis* en Bolivia

1. Estambres libres o parcialmente libres; anteras separadas completamente. 2

1'. Estambres fusionados en tubo estaminal; anteras unidas en un collar, a veces partido solo en el ápice. 4

2. Flor campanulada con pétalos erectos/erguidos y recurvados; cáliz corto y globoso; apéndices estaminales rojos a guindos; filamentos de color rojo a rojo violáceo; anteras anfractuosas o retorcidas, amarillo intenso. ..... *C. boliviana*

2'. Flor infundibuliforme con pétalos extendidos; cáliz ligeramente alargado y campanulado a cilindrico; apéndices estaminales y filamentos blancos a amarillos, rara vez rosado pálido; anteras sinuosas blancas a amarillo pálido. 3

3. Flor grande, pétalos 80-110 mm de largo, distalmente blancuzcos a marfil, a veces con tono rosáceo pálido y pocas líneas rojas; apéndices estaminales pubescentes a setosos; filamentos fusionados hasta la mitad a 2/3 de su porción basal y libres distalmente. ..... *C. guarani*

3'. Flor pequeña, pétalos 47-85 mm, distalmente rosado pálido a rosado intenso y líneas carmín oscuro muchas veces fusionadas formando manchas; apéndices estaminales glabros, filamentos separados desde muy cerca de la base y usualmente fuertemente resupinados. ..... *C. pubiflora*

4. Pétalos distalmente marfil a amarillo; apéndices estaminales glabros; hojas con peciólulos largos y cilíndricos, hasta 20 mm. ..... *C. chodatii*

4'. Pétalos distalmente de rosado pálido a rojo intenso; apéndices estaminales pubescentes; hojas con peciólulo corto y alado, no más de 12-15 mm. 5

5. Pétalos relativamente anchos (ancho aprox. ¼ del largo o más), bordes ligeramente ondulados a ondulados, distalmente de rosado pálido, casi blanco, a rosado intenso o magenta; apéndices estaminales escasamente pilosos a pilosos, marfil a amarillo, raramente rosados. ..... *C. camba*

5'. Pétalos relativamente angostos (ancho aprox. 1/5 del largo o menos), bordes marcadamente ondulados, distalmente rojo escarlata a rojo intenso; apéndices estaminales densamente pilosos, rojo intenso. ..... *C. lupuna*

Agradecimiento

Los autores agradecen a la Eva Alvarez y Yakeline Alvarez de la Comunidad Santa Fe. A Juan Carlos Villagomez y Mervin Saavedra por su apoyo en campo y a Leonardo Gil.

Bibliografía

Carvalho-Sobrinho, J. G., & de Queiroz, L. P. (2008). *Ceiba rubriflora* (Malvaceae: Bombacoideae), a new

species from Bahia, Brazil. Kew Bulletin 63: 649-653. https://doi.org/10.1007/s12225-008-9070-6

Catari, J. C., Drawert, H. A., & Angulo, A. A. (2024). *Ceiba guarani* (Malvaceae, Bombacoideae), a new species from sub-Andean southern Bolivia and the Sierras of northwestern Argentina. Bonplandia 33: 257-269. https://doi.org/10.30972/bon.3327698

Drawert, H. A., Angulo, A. A., & Catari, J. C. (2024). A new species of *Ceiba* (Malvaceae, Bombacoideae), previously confused with *Ceiba speciosa*. Phytotaxa 636: 207-219. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.636.3.1

Gibbs, P. & Semir, J. (2003). A taxonomic revision of the genus *Ceiba* Mill. (Bombacaceae). Anales del Jardín Botánico de Madrid 60: 259-300. https://doi.org/10.3989/ajbm.2002.v60.i2.92

Jørgensen, P. M., Nee, M. H. & Beck, S. G. (eds.). (2014). Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 127: 1-1744. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Melgar, D., Gutierrez, G., Araujo-Murakami, A. & Álvarez, C. (2021). El género *Ceiba* (Malvaceae) en Bolivia. Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica 12: 5-29.

Navarro, G. & Ferreira, W. (2009). Biogeografía de Bolivia. En Moraes, M. Mostacedo, B. Zapata, & S. Altamirano (eds.), Libro Rojo de parientes silvestres de cultivos de Bolivia, pp. 23-39. Ministerio de Medio Ambiente y Agua - Vice ministerio de Medio Ambiente, Biodiversidad y Cambio Climático, PLURAL Editores, La Paz.

Navarro, G. & Ferreira, W. (2011). Mapa de sistemas ecológicos de Bolivia: Escala 1:250000, CD Interactivo. Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN). NatureServe, Rumbol Ltda., Cochabamba.

Pezzini, F. F., Dexter, K. G., de Carvalho-Sobrinho, J. G., Kidner, C. A., Nicholls, J. A., de Queiroz, L. P. & Pennington, R. T. (2021). Phylogeny and biogeography of *Ceiba* Mill. (Malvaceae, Bombacoideae). Frontiers of Biogeography 13: e49226. https://doi.org/10.21425/F5FBG49226

TROPICOS (2025). *Ceiba lupuna* P. E. Gibbs & Semir | Bolivia Catalogue. Missouri Botanical Garden, http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=50203235&projectId=13 (Consulta 28/05/2025).

Via do Pico, G. M., G. E. Farco & D. Marques. 2026. Tamaño del genoma en especies del género sudamericano *Chrysolaena* (Vernonieae: Asteraceae) y su relación con características citogenéticas y ambientales. Bonplandia 35(1): 67-84.
Doi: https://doi.org/10.30972/bon.3519126. Recibido 22 Septiembre 2025. Aceptado 9 Diciembre 2025.
Publicado en línea:15 Febrero 2026. ISSN 1853-8460 en línea.

Tamaño del genoma en especies del género sudamericano *Chrysolaena* (Vernonieae: Asteraceae) y su relación con características citogenéticas y ambientales

Genome size in species of the South American genus *Chrysolaena* (Vernonieae: Asteraceae) and its relationship with cytogenetic and environmental characteristics

Gisela M. Via do Pico[1*], Gabriela E. Farco[2] & Danilo Marques[3]

Resumen: El tamaño del genoma es un atributo de las especies que a menudo permite delimitar taxones, influye en la diversidad genética y puede estar relacionado con características morfológicas, ecológicas y de distribución. *Chrysolaena* H. Rob. (Vernonieae, Asteraceae) es un género sudamericano, citogenéticamente muy diverso, con una gran variación cromosómica interespecífica e intraespecífica. En este trabajo se determinó el tamaño del genoma (valor 2C) de especies de *Chrysolaena* a fin de hallar variaciones entre los diferentes números cromosómicos que presentan las especies, relacionar el tamaño del genoma con los números cromosómicos, la latitud y variables ambientales, y ampliar la base de datos para las Asteraceae. Los resultados de la regresión lineal mostraron que el valor 2C está relacionado con el número de cromosomas. Sin embargo, la correlación con la latitud y las variables ambientales es muy baja. Las tendencias evolutivas en el tamaño del genoma abarcan tanto aumentos como disminuciones y la poliploidía sería el principal mecanismo que genera aumentos en el contenido de ADN genómico. Los resultados de este estudio constituyen una importante contribución al conocimiento del tamaño del genoma de un género representativo de la familia Asteraceae en América del Sur.

Palabras clave: Contenido de ADN, número cromosómico, valor 2C, variables climáticas, variables edáficas.

Summary: Genome size is a species level that often allows taxon delimitation, influences genetic diversity, and can be related to morphological, ecological, and distribution characteristics. *Chrysolaena* H. Rob. (Vernonieae, Asteraceae) is a South American genus, highly cytogenetically diverse, exhibiting large interspecific and intraspecific chromosomal variation. In this work, the genome size (2C value) of *Chrysolaena* species was determined to assess variation among the different chromosome numbers present in the species, to examine the relationship between genome size and chromosome numbers, latitude, and environmental variables, and expand the database for Asteraceae. Linear regression results showed that the 2C value is related to chromosome number. However, the correlation with latitude and environmental variables is very low. Evolutionary trends in genome size include both increases and decreases, and polyploidy is believed to be the main mechanism generating increases in genomic DNA content. The results of this study constitute an important contribution to the knowledge of genome size in a representative genus of the Asteraceae family in South America.

Key words: Chromosome number, DNA content, 2C value, climatic variables, soil variables.

[1] Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), Sargento Cabral 2131, Casilla de Correo 209, CP 3400, Corrientes, Argentina. *E-mail: giselaviadopico@gmail.com
[2] Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE), Avenida Libertad 5470.
[3] Instituto de Biologia (UFU), Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

Introducción

El tamaño del genoma es atributo básico específico de las especies que puede utilizarse como ayuda en la clasificación y determinación de las mismas, permite la identificación de poliploidía, hibridación y otros modos de evolución del genoma o del cariotipo, y es una propiedad fenotípica cuya evolución puede vincularse causalmente con el entorno en el que se encuentra una especie (Šmarda & Bureš, 2006; Suda *et al.*, 2007; Greilhuber & Leitch, 2013; Faizullah *et al.*, 2021; Elliott *et al.*, 2022; Bureš *et al.*, 2023, 2024). Numerosos trabajos lo han relacionado con características morfológicas, ecológicas y de distribución (Bottini *et al.*, 2000; Knight & Ackerly, 2002; Bennett & Leitch, 2005; Bancheva & Greilhuber, 2006; Slovák *et al.*, 2009; Dušková *et al.*, 2010). Sin embargo, el tamaño del genoma también puede variar entre poblaciones; y esta variación no está necesariamente relacionada con el nivel de ploidía (Bennett & Leitch, 2005). En estos casos se lo ha relacionado, por ejemplo, con factores que afectan la tasa de crecimiento de las plantas, características como el tiempo mínimo de generación celular, el ciclo de vida, la fenología de la planta y algunos parámetros importantes para los fitomejoradores, como la resistencia a las heladas, la producción de biomasa, el tiempo del ciclo celular y la síntesis de ADN (Ohri, 1998; Burton & Husband, 2001).

Entre los diversos métodos utilizados para la estimación del contenido de ADN nuclear de las plantas, la citometría de flujo (FCM) es un método rápido y preciso, y en la actualidad se aplica con frecuencia debido a su fiabilidad, facilidad y costo relativamente bajo (Doležel *et al.*, 2007). El reciente aumento en el uso de la citometría de flujo en estudios botánicos ha llevado a una acumulación sustancial de datos estandarizados del tamaño del genoma en amplias escalas filogenéticas y geográficas (Garcia *et al.*, 2014; Leitch *et al.*, 2019; Šmarda *et al.*, 2019). Esta información se utiliza en una amplia gama de campos biológicos (p. ej., véanse Bennett *et al.*, 2000 y Bennett & Leitch *et al.*, 2011). Sin embargo, la información sobre el contenido de ADN en diferentes taxones de plantas suele ser difícil de localizar, ya que los datos publicados están muy dispersos en una amplia gama de revistas y una proporción significativa no está publicada ni disponible (Leitch *et al.*, 2019).

La familia Asteraceae es la más grande en términos de número de especies de plantas con alrededor de 32000 especies. Comprende plantas económicamente importantes, incluyendo algunos cultivos, y es una de las familias de distribución más cosmopolita, estando abundantemente presente en todas partes del mundo excepto en tierras antárticas (Funk *et al.*, 2009). El número de especies de Asteraceae con información disponible sobre el tamaño del genoma es mayor que en las angiospermas en general; sin embargo, todavía solo se acerca al 5% (Garcia *et al.*, 2014). La magnitud de la información generada condujo a la creación de una base de datos: THE GENOME SIZE IN THE ASTERACEAE DATABASE (GSAD) (www.asteraceaegenomesize.com) (Garnatje *et al.*, 2011). Actualmente, la base de datos tiene disponible el tamaño genómico de 1555 especies basado en 4350 informes de 198 publicaciones (Release 3.0).

Chrysolaena H. Rob. (Vernonieae, Asteraceae) es un género sudamericano formado por 19 especies concentradas geográficamente en el sur de Brasil y el norte de Argentina, y con algunas especies extendiéndose a Uruguay, Paraguay, Bolivia y Perú (Robinson, 1999; Dematteis, 2009; Via do Pico, 2015; Via do Pico *et al.*, 2019; Soares *et al.*, 2020; Flora e Funga do Brasil, 2024). La mayoría de las especies tienen una amplia distribución geográfica. Sin embargo, existen algunas especies endémicas, como *Chrysolaena nicolackii* H. Rob., *C. dusenii* (Malme) Dematt., *C. sceptrum* (Chodat.) Dematt., *C. guaranitica* Dematt., *C. candelabrum* (Chodat.) Dematt., *C. cordifolia* Dematt. y *C. glandulosa* P. N. Soares & J. N. Nakaj. (Robinson, 1999; Dematteis, 2009; Via do Pico, 2015; Soares *et al.*, 2020). A pesar de las características morfológicas (forma de la inflorescencia, tipo de polen, microcaracteres florales y vegetativos) tomadas en cuenta para la circunscripción del género (Robinson, 1988), el número de cromosomas es

probablemente uno de los caracteres más importantes para separar *Chrysolaena* de los demás géneros de la tribu Vernonieae, ya que no existen otros géneros americanos con un número básico x= 10, el cual se considera primitivo y típico de las Vernonieae del Viejo Mundo (Dematteis, 2009; Keeley & Robinson, 2009). Estudios anteriores revelaron que es un género citogenéticamente muy diverso, con una variación cromosómica interespecífica e intraespecífica significativa. Se han reportado especies con niveles de ploidía que van desde diploides (2n= 2x= 20) hasta octoploides (2n= 8x= 80), incluidas algunas especies con números cromosómicos impares (Dematteis, 2009; Via do Pico & Dematteis, 2012, 2013, 2014, 2017; Via do Pico *et al.*, 2019). El estudio más reciente revela que la mayoría (91%) de las especies estudiadas hasta el momento son poliploides, y que los citotipos diploides y tetraploides son los más frecuentes entre las poblaciones. El estudio también reveló la ocurrencia de poliploidía intraespecífica en el 82% del total de especies estudiadas (Via do Pico *et al.*, 2019).

Los estudios del tamaño de genoma con citometría de flujo son casi nulos dentro de las Vernonieae. Los únicos trabajos publicados se realizaron en los géneros *Lessingianthus* H. Rob. y *Vernonanthura* H. Rob. (Angulo & Dematteis 2013; Vega & Dematteis, 2016). En un estudio cariotípico realizado en algunas especies de *Chrysolaena* se ha dado a conocer el valor de 2C de cinco especies (Via do Pico & Dematteis, 2013).

Dada la variabilidad citotípica del género, se postula que el contenido de ADN varía en función de los niveles de ploidía, lo que permitiría utilizarlo como un predictor del número cromosómico. Asimismo, en virtud de la vasta distribución geográfica del género, se busca establecer si existe correlación entre el tamaño del genoma y las variables ambientales.

El objetivo de este trabajo es determinar el tamaño del genoma (valor 2C) de especies de *Chrysolaena* a fin de hallar variaciones entre los diferentes números cromosómicos que presentan las especies, relacionar el tamaño del genoma con los números cromosómicos, la latitud y variables ambientales, y ampliar la base de datos para las Asteraceae.

Materiales y Métodos

Contenido de ADN

Se estudiaron ocho especies de *Chrysolaena* (alrededor del 45% del género) de 28 poblaciones naturales de localidades de Argentina, Paraguay y Uruguay (Fig. 1). Los especímenes estudiados son listados en la Tabla 1, donde se incluye la información publicada previamente respecto al número de cromosoma y/o contenido de ADN de nueve poblaciones (Via do Pico & Dematteis, 2013, 2014, 2017; Echeverría & Camadro, 2017; Via do Pico *et al.*, 2019).

El contenido de ADN nuclear se estimó mediante citometría de flujo de acuerdo con el protocolo de Doležel & Göhde (1995). Para este propósito, se utilizaron hojas jóvenes de plantas vivas mantenidas en condiciones de invernadero en el Instituto de Botánica del Nordeste. Los especímenes testigo se depositaron en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES). Se utilizó un total de tres individuos por población y se realizaron tres estimaciones del contenido de ADN por individuo (5000-10000 núcleos por análisis). Se utilizaron tres patrones como estándares de referencia: *Paspalum intermedium* Munro ex Morong & Britton Sch 28857 (diploide, 2C= 1,417 pg), *P. dilatatum* ssp. *flavescens* Roseng., B.R. Arrill. & Izag. (tetraploide, 2C= 2,43 pg) y *P. dilatatum* Poir. var. *chiru* Millot ex P. R. Speranza & G. H. Rua (hexaploide, 2C= 3,57 pg). El contenido de ADN nuclear (valor 2C) se calculó como: (media del pico de la muestra/media del pico del estándar) × contenido de ADN 2C del estándar (pg). Se calculó el coeficiente de variación (HPCV: desviación estándar dividida por la media de los picos) para cada muestra. Además, se calculó el valor Cx que es el contenido de ADN por genoma monoploide (contenido de ADN 2C/nivel de ploidía).

Análisis estadístico

Para analizar la relación entre el contenido de ADN con el número de cromosomas y/o ploidía se utilizaron recuentos cromosómicos publicados previamente para las entidades analizadas (Via do Pico & Dematteis, 2012, 2013; Echeverría & Camadro, 2017; Via do

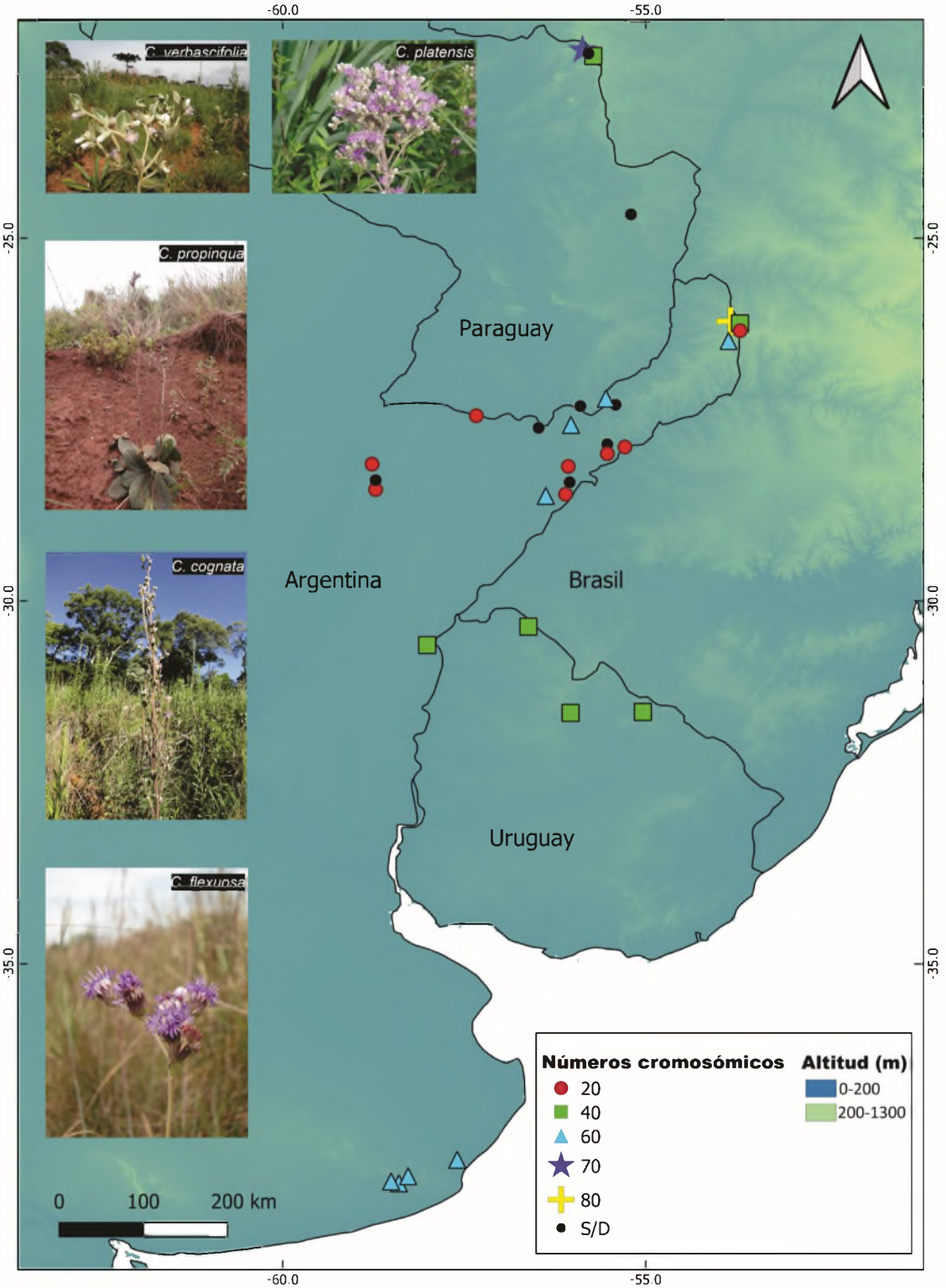

Fig. 1. Distribución geográfica y números cromosómicos de las poblaciones de *Chrysolaena* analizadas.

Tabla 1. Localidad y datos de ejemplares de herbario, georreferenciación, valor 2C (pg), valor Cx (pg), número cromosómico, nivel de ploidía, y números cromosómicos estimados con la función obtenida en la regresión lineal de las especies de *Chrysolaena* analizadas en este trabajo y en publicaciones previas. La primera columna indica el código asignado a cada población. Los valores de los números cromosómicos se redondearon considerando el número básico del género (x=10) y se indican entre paréntesis. Abreviaturas: CP: Código de la población, LDH: Localidad y datos de ejemplar de herbario, V1: Valor 2C (pg) ± DE, V2: Valor Cx (pg), NC: Número cromosómico, NP: Nivel de ploidía, NCE: Número cromosómico estimado.

CP	Especie	LDH	Longitud	Latitud	V1	V2	NC	NP	NCE
cog6 º	*C. cognata* (Less.) Dematt.	ARGENTINA. Corrientes: Dep. San Roque. 12 km N de San Roque, *Via do Pico et al. 6.*	-58,721111	-28,464167	1,82 ± 0,02	0,91	20†	2x	-
cog27 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. Capital. Camino al arroyo Zaimán, *Via do Pico et al. 27.*	-55,899722	-27,444444	10,00 ± 0,15	1,66	60†	6x	-
cog30 º		ARGENTINA. Misiones: 18 km E de Santa Ana, camino a Oberá ruta, *Via do Pico et al. 30.*	-55,415833	-27,425	8,79 ± 0,47	-	-	-	51,96 (50-60)
cog31 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. San Ignacio, 5,5 km W de General Urquiza, camino a Puerto Helena, *Via do Pico et al. 31.*	-55,418333	-27,082222	8,16 ± 0,16	1,36	60†	6x	-
cog32 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, 4 km E de Dos Hermanas, camino a Bernardo de Irigoyen, ruta 17, *Via do Pico et al. 32.*	-53,728333	-26,2875	14,69 ± 0,44	2,44	60†	6x	-
cog35		ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, Campinas de Americo, cementerio, *Via do Pico et al. 35.*	-53,699722	-26,274444	14,68 ± 0,30	-	-	-	82,31 (80)
cog39		ARGENTINA. Misiones: Dep. Concepción, 2 km NW de Concepción de la Sierra, camino a Apóstoles, *Via do Pico et al. 39.*	-55,529444	-27,969722	9,53 ± 0,32	-	-	-	55,74 (50-60)
cog53 º		ARGENTINA. Corrientes: Dep. Santo Tomé, RP 40, 40 km W de Santo Tomé, camino a Galarza, *Via do Pico et al. 53.*	-56,246111	-28,421667	7,77 ± 0,12	1,29	60†	6x	-
cog3053 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, Campinas de Americo, cementerio, *Dematteis et al. 3053.*	-53,700556	-26,274028	12,27 ± 0,12·	1,53·	80·	8x	-
cog3104	*C. cognata* (Less.) Dematt.	ARGENTINA. Misiones: Dep. San Javier, Arroyo Portera, *Dematteis et al. 3104.*	-55,202534	-24,801974	9,75 ± 0,10	-	-	-	56,89 (50-60)

CP	Especie	LDH	Longitud	Latitud	V1	V2	NC	NP	NCE
cog3761 º	*C. cognata* (Less.) Dematt.	URUGUAY. Dep. Tacuarembó: Gruta de los Helechos, 10 Km NW de Tacuarembó, *Dematteis et al. 3761*.	-56,035278	-31,639444	6,42 ± 0,08•	1,60•	40•	4x	-
cris4283 º	*C. cristobaliana* Dematt.	PARAGUAY. Dep. Amambay: Pedro Juan Caballero, cerrado degradado, cercano a comunidad vecinal, *Dematteis & Vega 4283*.	-55,7216	-22,585639	9,41 ± 0,28	1,34	70*	7x	-
fle5	*C. flexuosa* (Sims) H. Rob.	ARGENTINA. Corrientes: Dep. San Roque, 12 km N de San Roque, ruta 12, *Via do Pico et al. 5*.	-55,7216	-22,585639	3,45 ± 0,04	-	-	-	24,35 (20)
fle14 º		ARGENTINA. Entre Ríos: Dep. Federación, 6,4 km NW de Chajarí, ruta 14, *Via do Pico et al. 14*.	-58,011111	-30,703333	5,83 ± 0,10**	1,45**	40**	4x	-
fle19 º		ARGENTINA. Corrientes: Dep. Santo Tomé, 7 km S de Santo Tomé, camino a Virasoro, *Via do Pico et al. 19*.	-56,103889	-28,527778	4,07 ± 0,64	2,03	20	2x	-
fle26 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. Capital, Bañado junto al arroyo Zaimán, *Via do Pico et al. 26*.	-55,903056	-27,446389	2,98 ± 0,05	1,49	20**	2x*	-
fle45 º		ARGENTINA. Corrientes: Dep. Gral. Paz, campo cercano a la ruta 12, *Via do Pico et al. 45*.	-57,333611	-27,446389	3,26 ± 0,02•	1,63•	20•	2x	-
fle3703 º		URUGUAY. Dep. Artigas: Ruta 3, 20 km W de Artigas, camino a Tomás Gomensoro. *Dematteis et al. 3703*.	-56,615833	-30,449167	6,26 ± 0,09	1,56	40•	4x	-
fle3750 º		URUGUAY. Dep. Tacuarembó: 14 km NE de Tacuarembó, 1,7 km después de Gruta de los Helechos, *Dematteis et al. 3750*.	-55,037778	-31,625	7,03 ± 0,11	1,75	40•	4x	-
fle301E º		ARGENTINA. Buenos Aires: Pdo. Gral. Pueyrredón, Sierra de Los Padres, *Echeverría 301*.	-57,467778	-37,571111	8,63 ± 0,16**	1,44**	60**	6x	-
fle302E º		ARGENTINA. Buenos Aires: Pdo. Balcarce, Sierra La Barrosa, *Echeverría 302*.	-58,270556	-37,894639	8,65 ± 0,08**	1,44**	60**	6x	-
fle303E º		ARGENTINA. Buenos Aires: Pdo. Balcarce, Sierra La Chata, *Echeverría 303*.	-58,377778	-37,870306	8,62 ± 0,13**	1,44**	60**	6x	-
fle304E º		ARGENTINA. Buenos Aires: Pdo. Balcarce, Sierra La Bachicha, *Echeverría 304*.	-58,143333	-37,797778	8,63 ± 0,09**	1,44**	60**	6x	-
lit3 º	*C. lithospermifolia* (Hieron.) H. Rob.	ARGENTINA. Corrientes: Dep. Saladas, arroyo San Lorenzo, *Via do Pico et al. 3*.	-58,77	-28,1125	3,58 ± 0,06	1,79	20†	2x	-
lit4 º		ARGENTINA. Corrientes: Dep. Saladas, arroyo San Lorenzo, *Via do Pico et al. 4*.	-58,770278	-28,113889	3,61 ± 0,06•	1,80•	20•	2x	-
pla36	*C. platensis* (Spreng.) H. Rob.	ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, Campinas de Americo, bañado detrás del cementerio, *Via do Pico et al. 36*.	-53,7	-26,271806	3,61 ± 0,05	-	-	-	25,18 (20-30)

CP	Especie	LDH	Longitud	Latitud	V1	V2	NC	NP	NCE
pla37	*C. platensis* (Spreng.) H. Rob.	ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, Campinas de Americo, detrás del campo deportivo del colegio, *Via do Pico et al. 37*.	-53,705278	-26,280278	12,99 ± 0,16	-	-	-	73,60 (70-80)
pro20 º	*C. propinqua* (Hieron.) H. Rob.	ARGENTINA. Corrientes: Dep. Santo Tomé, Virasoro, 12,7 km S de Virasoro, camino a Santo Tomé, *Via do Pico et al. 20*.	-56,065833	-28,145	5,06 ± 0,18	2,53	20†	2x	-
pro29		ARGENTINA. Misiones: Dep. Capital, camino al bañado del arroyo Zaimán, *Via do Pico et al. 29*.	-55,899722	-27,444444	3,35 ± 0,01	-	-	-	23,87 (20)
pro49		ARGENTINA. Corrientes: Dep. Ituzaingó, Libertad, RP 41, *Via do Pico et al. 49*.	-56,475556	-27,743333	5,23 ± 0,29	-	-	-	33,58 (40)
pro54		ARGENTINA. Corrientes: Dep. Santo Tomé, 8 km N de Santo Tomé, RP 40, *Via do Pico et al. 54*.	-56,0475	-28,493056	2,93 ± 0,01	-		-	21,7 (20)
pro3078 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, Campinas de Americo, cementerio, *Dematteis et al. 3078*.	-53,7	-26,271806	9,05 ± 1,39•	2,26•	40•	4x	-
pro4287		PARAGUAY. Dep. Amambay: Pedro Juan Caballero, cerrado degradado, cercano a comunidad vecinal, *Dematteis & Vega 4287*.	-55,788267	-22,58564	4,80 ± 0,10	-		-	31,36 (30-40)
sce4284 º	*C. sceptrum* (Chodat) Dematt.	PARAGUAY. Dep. Amambay: Pedro Juan Caballero, cerrado degradado, cercano a comunidad vecinal, *Dematteis & Vega 4284*.	-55,7216	-22,585639	5,14 ± 0,29	1,28	40*	4x	-
ver34 º	*C. verbascifolia* (Less.) H. Rob.	ARGENTINA. Misiones: Dep. Gral. Manuel Belgrano, Campinas de Americo, cementerio, *Via do Pico et al. 34*.	-53,698611	-26,275	3,48 ± 0,08	1,74	20••	2x	-
ver58 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. San Javier, 20,4 km de San Javier, Camino a Azara, *Via do Pico et al. 58*.	-55,285833	-27,878056	2,68 ± 0,02	1,34	20••	2x	-
ver60 º		ARGENTINA. Misiones: Dep. Concepción de La Sierra, 2 km NW de Concepción de la Sierra, camino a Apóstoles, *Via do Pico et al. 60*.	-55,529444	-27,969722	2,71 ± 0,06	1,35	20†	2x	-

Referencias: •Via do Pico & Dematteis, 2013. *Via do Pico & Dematteis, 2014. ••Via do Pico & Dematteis, 2017. **Echeverria & Camadro, 2017. †Via do Pico *et al.*, 2019.
º Incluidos en análisis de regresión.

Pico *et al.*, 2019). Para este análisis solamente se tuvieron en cuenta 26 taxones, los cuales contaban con información sobre el número cromosómico y contenido de ADN (Tabla 1). Se realizaron diagramas de dispersión con los números cromosómicos en función de los valores 2C y C*x*.

Para el análisis del contenido de ADN con el número cromosómico, la latitud y las variables ambientales se llevó a cabo una correlación de Pearson (r= 0,7). Las variables ambientales fueron descargadas manualmente de bases de datos online. Se obtuvieron las 19 variables bioclimáticas (Tabla 2) de la base de datos MERRAclim (Vega *et al.*, 2018) a una resolución de 2,5 minutos (~5 km). MERRAClim es un conjunto global de variables bioclimáticas basadas en satélites que incluye la región de la Antártida. Consta de tres conjuntos de datos de 19 variables bioclimáticas creados para tres décadas (1980, 1990 y 2000). Las variables edáficas (Tabla 2) se obtuvieron de la base de datos Soilgrid version 2.0 (Poggio *et al.*, 2021), que fueron transformadas a una resolución de 5 km en el programa QGis versión 3.14 Pi (QGIS.org). Las variables fueron normalizadas. Se descartaron las variables longitud y altitud ya que mostraron correlación con otras variables y por mostrar poca variación en la muestra. Se obtuvo el valor de cada variable a partir de las coordenadas geográficas de cada entidad analizada. Para ello se utilizó el complemento Point Sampling Tool de QGis versión 3.14 Pi.

Para establecer si existe una relación entre el contenido de ADN 2C y el número cromosómico se llevó a cabo una regresión lineal simple. Se utilizó esta aproximación exploratoria, ya que no se cuenta con una filogenia del grupo taxonómico en estudio para realizar una regresión filogenética. A partir del modelo lineal obtenido se estimó el número cromosómico de las entidades con número cromosómico desconocido. Los valores de los números cromosómicos se redondearon considerando el número básico del género *x*= 10 (Tabla 1). Todos los análisis estadístico y gráficos se realizaron en R versión 4.3.3. Para los análisis estadísticos se utilizaron las funciones base de R "cor" y "lm" y para la confección de gráficos se utilizó el paquete "ggplot2" (Wickham, 2016).

Resultados

En la Tabla 1 se muestran los valores de contenido de ADN 2C y C*x* (cuando se conoce el número cromosómico/nivel de ploidía), de las 37 poblaciones de las ocho especies de *Chrysolaena* analizadas. Algunos de los histogramas del contenido de ADN nuclear 2C obtenidos mediante citometría de flujo se muestran en la Fig. 2. Los coeficientes de variación (HPCV) variaron entre 0,71 y 6,32 % (Tabla 1), lo que respalda la fiabilidad de las evaluaciones de citometría de flujo. El valor 2C varió de 1,82 pg en la población *cog6*, (*C. cognata*, diploide, 2n= 2*x*= 20) a 14,69 pg en *cog32* (hexaploide, 2n= 6*x*= 60). Entre las entidades con nivel de ploidía conocido, el menor valor 2C entre las entidades diploides se encontró en *cog6*, mientras que el valor más alto se detectó en *fle19* (*C. flexuosa*) (4,07 pg). Entre los tetraploides, *C. sceptrum* (*sce4284*) presentó el menor valor de 2C (5,14 pg) y *C. propinqua* (*pro3078*) el más alto (9,05 pg). Respecto a los hexaploides, *cog31* (8,16 pg) presentó el menor contenido de ADN y *cog32* (14,69 pg) el mayor. *Chrysolaena cristobaliana* (*cris4283*), la única población heptaploide, presentó 9,41 pg, y *cog53* (octoploide) presentó 12,21 pg.

Se observó variación intraespecífica en algunos taxones presentando diferencias de hasta 1,89 veces (Tabla 1). El valor de ADN 2C entre los hexaploides de *C. cognata* varió entre 8,16 y 14,69 pg; en los diploides de *C. flexuosa* la variación estuvo entre 2,98-4,07 pg y en *C. verbascifolia* (diploide) el valor osciló entre 2,68-3,48 pg.

Los valores de C*x* varían desde 0,91 pg en *cog6* hasta 2,53 pg en *pro20*. Entre las diferentes poblaciones de una misma especie (diploide o polipoides) los valores de C*x* variaron entre 0,91 pg en *cog6* y 2,44 pg en *cog32*. En *C. flexuosa*, este valor oscila entre 1,46 pg en *fle14* y 2,03 pg en *fle19*. Todas las poblaciones de *C. verbascifolia* (diploides) presentan valores similares de C*x*, entre 1,34 y 1,74 pg.

El diagrama de dispersión que relaciona el valor de 2C con el número cromosómico (Fig. 3A) muestra 3 agrupamientos aproximados, con solapamientos entre citotipos y algunas excepciones notables: el grupo 1 incluye a las

Tabla 2. Códigos, descripción y unidades de medidas de las variables climáticas y edáficas incluidas en el análisis de correlación.

Código de la Variable	Descripción	Unidad
Bio1	Temperatura media anual	*10 °C
Bio2	Rango medio diurno [Media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)]	*10 °C
Bio3	Isotermalidad (BIO 2 / BIO 7) × (100)	*10 °C
Bio4	Rango medio diurno [Media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)]	*10 °C
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido	*10 °C
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío	*10 °C
Bio7	Rango anual de temperatura (BIO5 - BIO6)	*10 °C
Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo	*10 °C
Bio9	Temperatura media del trimestre menos húmedo	*10 °C
Bio10	Temperatura media del trimestre más cálido	*10 °C
Bio11	Temperatura media del trimestre más frío	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio12	Humedad específica media anual	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio13	Humedad específica del mes más húmedo	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio14	Humedad específica del mes menos húmedo	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio15	Estacionalidad de la humedad específica (coeficiente de variación)	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio16	Humedad específica media del trimestre más húmedo	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio17	Humedad específica media del trimestre menos húmedo	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bio18	Humedad específica media del trimestre más cálido	100000 * kg de agua/ kg de aire
Bo19	Humedad específica media del trimestre más frío	100000 * kg de agua/ kg de aire
Agua	Capacidad de agua disponible en el suelo (fracción volumétrica) hasta el punto de marchitamiento	Porcentaje
Carbono	Contenido de carbono orgánico del suelo en la fracción de tierra fina	Por mil
Arcilla	Proporción de partículas de arcilla (< 0,002 mm) en la fracción de tierra fina	Porcentaje
Densidad	Densidad aparente de la fracción de tierra fina	kg/m³
Nitrógeno	Nitrógeno total (N)	g/kg
Arena	Proporción de partículas de arena (> 0,05/0,063 mm) en la fracción de tierra fina	Porcentaje
Limo	Proporción de partículas de limo (≥ 0,002 mm y ≤ 0,05/0,063 mm) en la fracción de tierra fina	Porcentaje
pH	Índice de pH medido en solución acuosa	pH

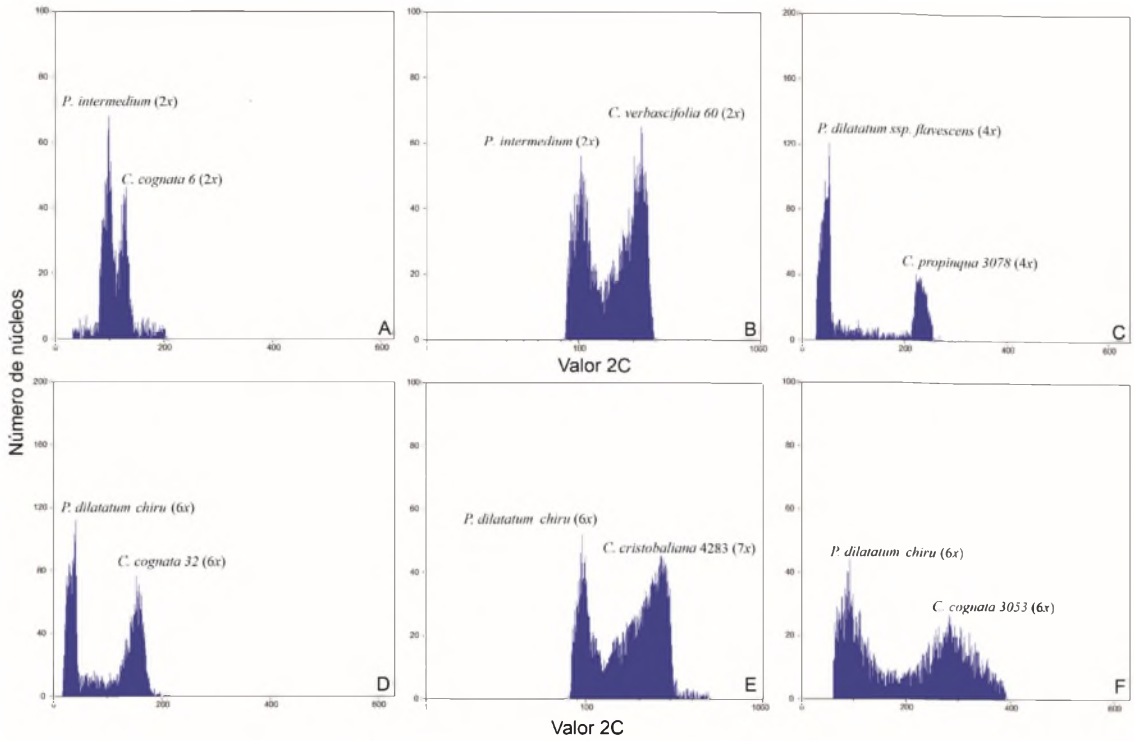

Fig. 2. Histogramas de fluorescencia de evaluaciones del tamaño del genoma mediante citometría de flujo de poblaciones de *Chrysolaena*. A. *C. coganta* 6 (diploide, 2C= 1,82pg). B. *C. verbascifolia* 60 (diploide, 2C= 2,71pg). C. *C. propinqua* 3078 (tetraploide, 2C= 9,05pg). D. *C. cognata* 32 (hexaploide, 2C= 14,69pg). E. *C. cristobaliana* 4283 (heptaploide, 2C= 9,41pg). F. *C. cognata* 3053 (octoploide, 2C= 12,27pg). Patrón estandar *Paspalum intermedium* (diploid, 2C= 1,48 pg) (A, B), *P. dilatatum* ssp. *flavescens* (tetraploide, 2C= 2,43 pg) (C), y *P. dilatatum* var. *chiru* (hexaploide, 2C= 3,57 pg) (D, E, F).

poblaciones diploides (2C= 1,82-5,06 pg); el grupo 2 comprende los tetraploides (2C= 5,14-9,05 pg); el grupo 3 está formado por una superposición de los hexaploides y los únicos citotipos heptaploide y octoploide (2C= 7,77-14,69 pg).

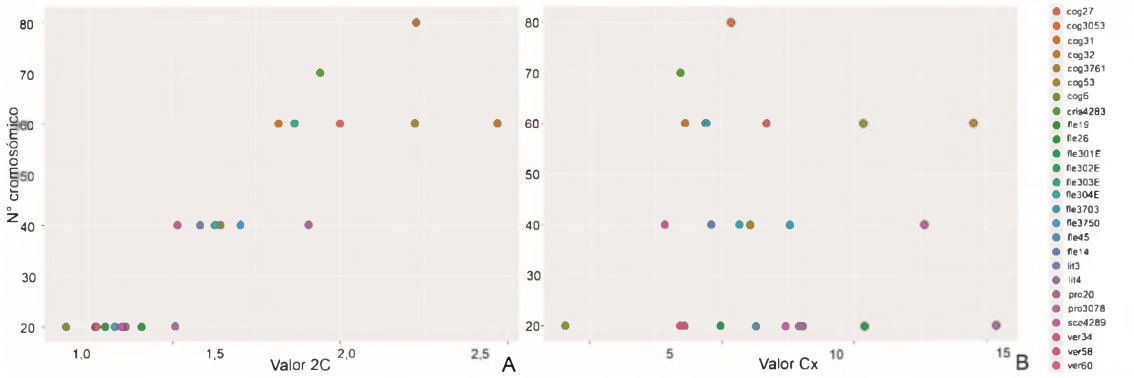

Fig. 3. Diagramas de dispersión mostrando la relación entre tamaño del genoma (2C y C*x*) y números cromosómicos en especies de *Chrysolaena*. A. Diagrama mostrando la relación entre el valor 2C y los números cromosómicos. B. Diagrama mostrando la relación entre el valor C*x* y los números cromosómicos. Los códigos de las poblaciones de las especies se detallan en la Tabla 1.

Cuando se relaciona el valor de C*x* con el número cromosómico se observa que, en general, las poblaciones analizadas presentan valores promedio de C*x* similares. Se observó una tendencia de aumento del genoma monoploide entre diploides y tetraploides, y luego una disminución entre niveles de ploidía más altos (6*x*, 7*x* y 8*x*) (Fig. 3B).

Las poblaciones con número cromosómico desconocido mostraron un rango de variación entre 2,934 pg (*pro54*) y 14,682 pg (*cog32*).

El análisis de correlación de Pearson reveló que el contenido de ADN 2C tiene una correlación muy alta con el número cromosómico (r= 0,89, p<0,05) y muy baja con las demás variables consideradas (latitud, variables climáticas y edáficas) (Fig. 4).

Se encontró una asociación significativa (R^2= 0,79, <0,001) entre el contenido de ADN y el número de cromosomas (Fig. 5). La ecuación de regresión lineal obtenida para hacer las estimaciones es: Y (número de cromosomas) = 6,59 + 5,16 X contenido de ADN nuclear, pg/2C). En base a esta fórmula se predijo el potencial número cromosómico de las entidades en las cuales no se tenía esta información (Tabla 1).

Discusión

Los resultados del trabajo mostraron que los diferentes tamaños genómicos estimados en *Chrysolaena* (entre 1,82 y 14,69 pg) se encuentran entre los valores encontrados para las Asteraceae (Garnatje *et al.*, 2004, 2011; Olšavská *et al.*, 2012), incluyendo especies de Vernonieae (Angulo & Dematteis, 2013).

Los aumentos en el valor 2C están relacionados con los aumentos de los números cromosómicos/ niveles de ploidía. La correlación entre el aumento de la ploidía y el tamaño genómico es un fenómeno común en numerosos taxones (Leitch & Leitch, 2013). Dentro de la familia Asteraceae, dicha relación ha sido documentada en los géneros *Tripleurospermum* (Garcia *et al.*, 2005), *Lessingianthus* (Angulo & Dematteis, 2013), *Centaurea* (Siljak-Yakovlev *et al.*, 2005) y *Artemisia*. (Oliva Brañas & Vallès, 1994; Torrell *et al.*, 1999; Torrel & Vallès, 2001).

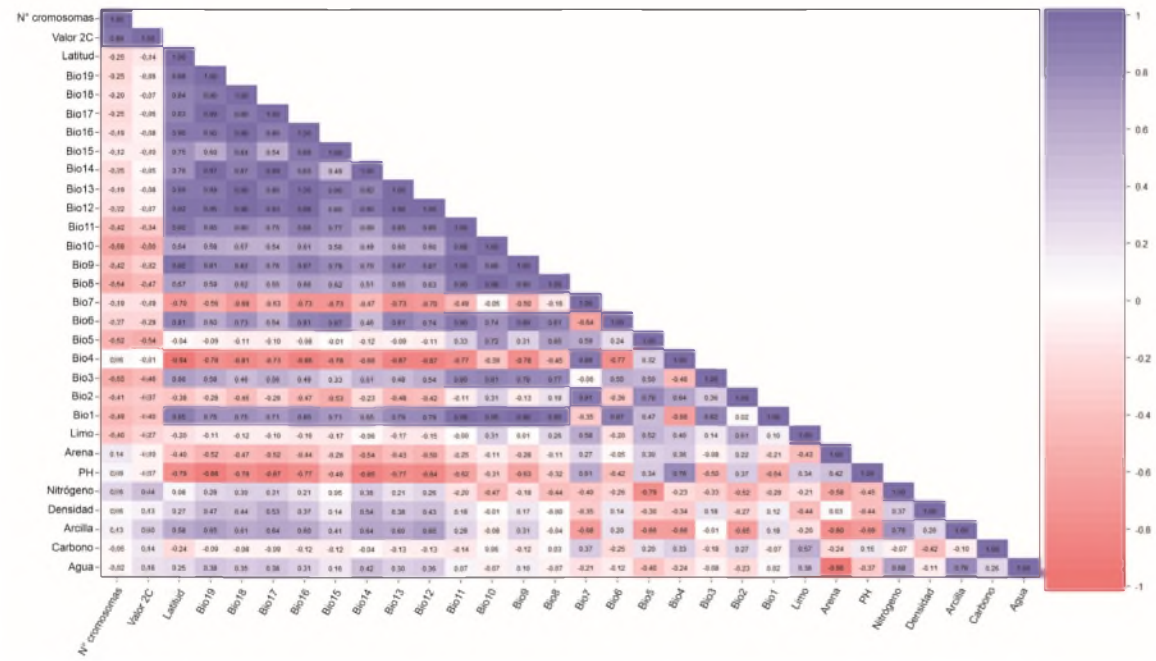

Fig. 4. Matriz de correlación de Pearson (r= 0,7) entre el contenido de ADN 2C, números cromosómicos, latitud, variables bioclimáticas y edáficas.

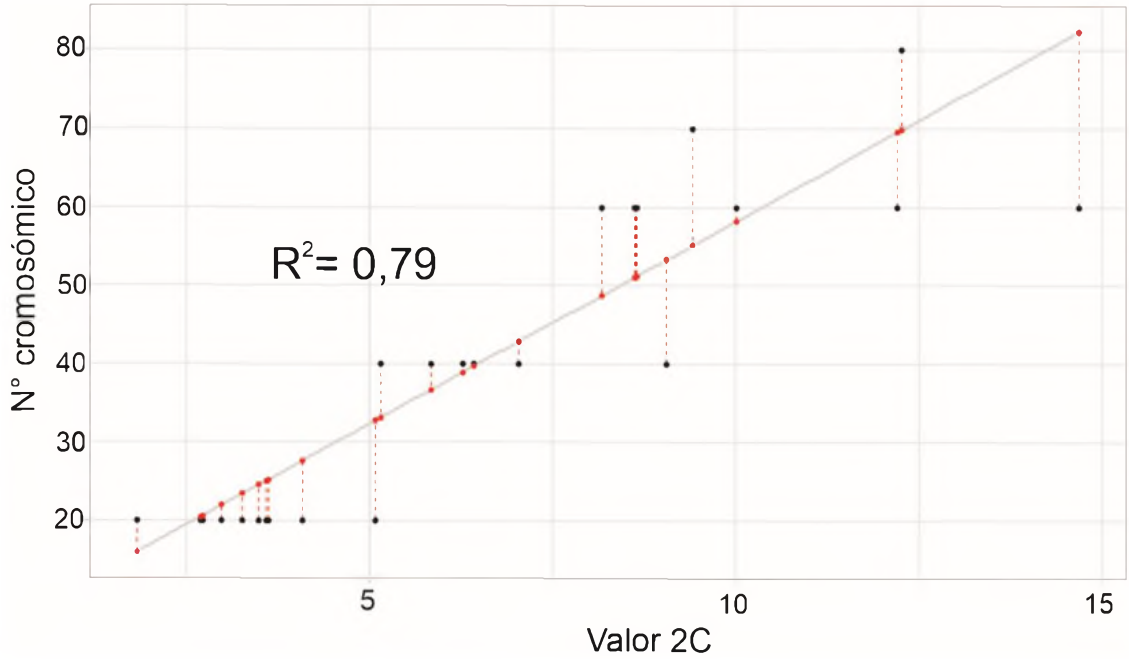

Fig. 5. Representación gráfica de la ecuación de regresión simple para la relación entre el valor 2C y los números cromosómicos. Se representa la línea de regresión estimada. Los puntos negros representan los valores observados. Los puntos rojos representan la predicción del modelo. Las líneas punteadas rojas representan los residuos.

Con respecto al valor C*x*, se observó una ligera tendencia de aumento de este valor a medida que aumenta el nivel de ploidía y luego una reducción en las poblaciones con mayores niveles de ploidía (7*x* y 8*x*). La disminución en el valor C*x* cuando el nivel de ploidía aumenta es una tendencia común y se ha registrado en otros géneros de Compuestas (Garcia *et al.*, 2005; Garnatje *et al.*, 2006; Angulo & Dematteis, 2013). Sin embargo, en *Lessingianthus* (Angulo & Dematteis, 2013) también se observó que en algunas especies el valor C*x* aumenta a medida que aumenta el nivel de ploidía, como se registró en *Chrysolaena*.

Existen diversos mecanismos que producen variaciones en el tamaño del genoma, tanto a nivel cromosómico como molecular (Bennett & Smith, 1976). Estos aumentos se producen predominantemente mediante la poliploidía y la amplificación de ADN no codificante, principalmente de elementos transponibles. Otros mecanismos incluyen la ganancia cromosómica, la presencia de cromosomas supernumerarios o sexuales y la amplificación de ADN satélite, intrones y pseudogenes. Estos mecanismos que aumentan el tamaño del genoma a veces se compensan con procesos que generan una disminución del mismo. Entre ellos se encuentra la pérdida de cromosomas completos, la recombinación ilegítima, la recombinación homóloga desigual o una alta tasa de eliminación de nucleótidos durante la inserción (Devos *et al.*, 2002; Bennetzen & Kellogg, 1997; Bennett & Leitch, 2005; Leitch & Leitch, 2008; Dušková *et al.*, 2010). Por otro lado, aunque la poliploidía es un evento que generalmente produce un aumento en el tamaño del genoma, a largo plazo puede estar sujeta a diferentes presiones de selección en diferentes grupos de plantas. En las angiospermas, si bien el tamaño del genoma aumenta inmediatamente después de un evento de poliploidización, numerosos estudios han demostrado que, con el tiempo, se acompaña de una disminución del mismo (Kellogg & Bennetzen, 2004; Leitch & Bennett, 2004; Angulo & Dematteis, 2013). Esto se ha interpretado como un mecanismo

de equilibrio para reducir algunos efectos nucleotípicos debido a la ganancia de ADN por poliploidía (Bennett, 1972; Dimitrova & Greilhuber, 2000). Los poliploides suelen tener valores de C*x* menores que sus diploides relacionados (Leitch & Bennett, 2004; Garcia *et al.*, 2005). *Chrysolaena*, presenta una gran complejidad citogenética siendo la poliploidía un fenómeno importante en la historia evolutiva del género que dio origen a la variabilidad de citotipos que se encuentran entre especies e incluso dentro de la misma especie (Via do Pico & Dematteis, 2013; Via do Pico *et al.*, 2019). En los resultados de los estudios citogenéticos se registraron fenómenos como la presencia de cromosomas B y heteromorfismo cromosómico (Via do Pico & Dematteis, 2013). Además, el análisis del comportamiento meiótico reveló la ocurrencia de numerosas irregularidades durante la división (Via do Pico & Dematteis, 2013). Teniendo en cuenta estos antecedentes, junto con los resultados del análisis realizado aquí, podemos concluir que las tendencias evolutivas en el tamaño del genoma de las especies de *Chrysolaena* abarcan tanto aumentos como disminuciones y que la poliploidía sería el principal mecanismo que genera aumentos en el contenido de ADN genómico. Por otro lado, es necesario considerar que algunas entidades pueden ser poliploides recientes y que aún no se ha observado una reducción sustancial del contenido de ADN nuclear, como lo indica la tendencia (Kellogg & Bennetzen, 2004; Leitch & Bennett, 2007). Situaciones similares de aumento y disminución del tamaño del genoma se han registrado en otros géneros de Asteraceae como *Artemisia* L. (Pellicer *et al.*, 2007), *Centaurea* L. (Bancheva & Greilhuber, 2006) y *Hieracium* L. (Chrtek *et al.*, 2009), y dentro de Vernonieae, en *Lessingianthus* (Angulo & Dematteis, 2013). Dada la complejidad citogenética de *Chrysolaena*, es probable que estén actuando múltiples mecanismos de aumento y disminución del tamaño del genoma, lo que lleva a las fluctuaciones observadas.

De acuerdo con la teoría del nucleotipo, algunos de los cambios en el contenido de ADN implican pérdida o ganancia de secuencias repetitivas de ADN y que estas ganancias o pérdidas están asociadas con la adaptación a condiciones ambientales cambiantes. Según Rees (1984), los cambios en el contenido de ADN (no atribuibles a aneuploidía o pérdidas de brazos cromosómicos) pueden ocurrir de dos maneras: por cambio proporcional del tamaño de los cromosomas (Brandham & Doherty, 1998; Naranjo *et al.*, 1998; Poggio *et al.*, 2007) o por la adición o sustracción desigual de ADN de cada cromosoma, independientemente del tamaño de los cromosomas (Raina & Rees, 1983; Pringle & Murray, 1993; Raina *et al.*, 1994). Los resultados del presente estudio revelaron variación intraespecífica en algunos taxones de *Chrysolaena*, como en las poblaciones hexaploides de *C. cognata* y los diploides de *C. flexuosa* y *C. verbascifolia*. Probablemente, estas variaciones en el contenido genómico se deban a cambios proporcionales en el tamaño de los cromosomas, ya que estudios previos demostraron que los cariotipos de las especies presentan una morfología bastante constante (cariotipos formados por cromosomas metacéntricos y submetacéntricos) (Via do Pico & Dematteis, 2013). Sin embargo, se debería analizar un mayor número de especímenes para verificar si estas variaciones responden a factores relacionados con la técnica o están asociadas a otras causas relacionadas con las condiciones ambientales, como se ha propuesto.

En la actualidad, las nuevas tecnologías y los nuevos desafíos relacionados con la conservación de la biodiversidad y el cambio climático, han impulsado el desarrollo de bases de datos de biodiversidad a distintos niveles geográficos (mundiales, regionales, nacionales, etc.) (Ball-Damerow *et al.*, 2019, Feng *et al.*, 2022). El objetivo de estas bases de datos es obtener un acceso rápido y ordenado a información sobre especies. La aplicación de los estudios realizados a partir de bases de datos es útil para aconsejar a los gestores, informar al público y respaldar la planificación y la toma de decisiones para la conservación de la biodiversidad (Castro, 2016). La falta de conocimiento y de acceso a estos datos dificulta la evaluación del estado de la biodiversidad (Andréfouët *et al.*, 2008; Ash *et al.*, 2009). Por otro lado, estas bases de datos permiten identificar los vacíos de información,

ya sea a nivel geográfico, taxonómico, metodológico, entre otros. De acuerdo a este enfoque y a esta nueva demanda de información, no deben subestimarse estudios como los que presentamos en este trabajo, en los cuales se aporta información de base para complementar las bases de datos de biodiversidad. Los resultados de este trabajo aportan al conocimiento del tamaño del genoma de un grupo taxonómico de importancia en América del Sur. Se debe continuar el esfuerzo para obtener estimaciones del contenido de ADN nuclear de las demás especies de *Chrysoalena*.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los revisores por sus valiosos comentarios y sugerencias, los cuales mejoraron y fortalecieron el artículo. Este trabajo fue financiado por la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste (SGCyT-UNNE, PI 2010/A002).

Bibliografía

Andréfouët, S., Costello, M. J., Faith, D. P., Ferrier, S., Geller, G. N. & Höft, R. (2008). The GEO Biodiversity Observation Network Concept Document. Geneva.

Angulo, M. B. & Dematteis, M. (2013). Nuclear DNA content in some species of *Lessingianthus* (Vernonieae, Asteraceae) by flow cytometry. Journal of Plant Research 126: 461-468. https://doi.org/10.1007/s10265-012-0539-x

Ash, N., Jürgens, N., Leadley, P., Alkemade, R., Araújo, M. B. & Asner, G. P. (2009). bioDISCOVERY: Assessing, Monitoring and Predicting Biodiversity.

Baack, E. J., Whitney, K. D. & Rieseberg, L. H. (2005). Hybridization and genome size evolution: timing and magnitude of nuclear DNA content increases in *Helianthus* homoploid hybrid species. New Phytologist 167: 623-630. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01433.x

Bancheva, S. & Greilhuber, J. (2006). Genome size in Bulgarian *Centaurea s.l.* (Asteraceae). Plant Systematics and Evolution 257: 95-117. https://doi.org/10.1007/s00606-005-0384-7

Bennett, M. D. (1972). Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 181: 109-135. https://doi.org/10.1098/rspb.1972.0042

Bennett, M. D., Bhandol, P. & Leitch, I. J. (2000). Nuclear DNA amounts in angiosperms and their modern uses-807 new estimates. Annals of Botany 86: 859-909. https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1253

Bennett, M. D. & Smith, J. B. (1976). Nuclear DNA amounts in angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 274: 227-274. https://doi.org/10.1098/rstb.1976.0044

Bennett, M. D. & Leitch, I. J. (2005). Nuclear DNA Amounts in Angiosperms: Progress, Problems and Prospects. Annals of Botany 95: 45-90. https://doi.org/10.1093/aob/mci003

Bennett, M. D. & Leitch, I. J. (2011). Nuclear DNA amounts in angiosperms -targets, trends and tomorrow. Annals of Botany 107: 467-590. https://doi.org/10.1093/aob/mcq258

Bennetzen, J. L. & Kellogg, E. A. (1997). Do plants have a one-way ticket to genomic obesity? Plant Cell 9: 1509-1514. doi: 10.1105/tpc.9.9.1509

Bottini, M. C. J., Greizerstein, E. J., Aulicino, M. B. & Poggio, L. (2000). Relationships among genome size, environmental conditions and geographical distribution in natural populations of NW Patagonian Species of *Berberis* L. (Berberidaceae). Annals of Botany 86: 565-573. https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1218

Brandham, P. E. & Doherty, M. J. (1998). genome size variation in the Aloaceae, an Angiosperm family displaying karyotypic orthoselection. Annals of Botany 82 (A): 67-73. https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0742

Bureš, P., Pavlíček, T., Horován, L. & Nevo, E. (2004). Microgeographic genome size differentiation of the carob tree, *Ceratonia siliqua*, at 'Evolution Canyon', Israel. Annals of Botany 93: 529-535. https://doi.org/10.1093/aob/mch074

Bureš, P., Ozcan, M., Šmerda, J., Michálková, E., Horová, L., Plačková, K., Šmarda, P., Elliott, T. L., Veselý, P., Ćato, S.,... *et al.* (2023). Evolution of genome size and GC content in the tribe Carduinae (Asteraceae): rare descending dysploidy and polyploidy, limited environmental control and strong phylogenetic signal. Preslia 95: 185-213. https://doi.org/10.23855/preslia.2023.185

Bureš, P., Elliott, T. L., Veselý, P., Šmarda, P., Forest, F., Leitch, I. J., Lughadha, E.N., Soto Gomez, M., Pironon, S., Brown, M. J. M., Šmerda, J. & Zedek, F. (2024). The global distribution of angiosperm genome size is shaped by climate. New Phytologist 242: 744-759. https://doi.org/10.1111/nph.19544

Burton, T. & Husband, B. (2001). Fecundity and offspring ploidy in matings among diploid, triploid and tetraploid *Chamerion angustifolium* (Onagraceae): consequences for tetraploid establishment. Heredity 87: 573-582. https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00955.x

Canhos, V. P., Souza, S., & Canhos, D. A. L. (2004). Global biodiversity informatics: Setting the scene for a "new world" of ecological modeling. Biodiversity Informatics 1: 1-13.

Castro, B. M. (2016). Base de datos de biodiversidad de la Comunidad de Madrid y su aplicación a estudios de flora y vegetación. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas. Madrid, España. https://hdl.handle.net/20.500.14352/26903

Chrtek, Jr. J., Zahradníček, J., Krak, K. & Fehrer, J. (2009). Genome size in *Hieracium* subgenus *Hieracium* (Asteraceae) is strongly correlated with major phylogenetic groups. Annals of Botany 104: 161-178. https://doi.org/10.1093/aob/mcp107

De Laat, A. M. A., Göhde, W. & Vogelzang, M. J. D. C. (1987). Determination of ploidy of single plants and plant populations by flow cytometry. Plant Breed 99: 303-307. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1987.tb01186.x

Dematteis, M. (2009). Revisión taxonómica del género sudamericano *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 44: 103-170. Disponible en: <https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-23722009000100011&lng=es&nrm=iso>. ISSN 1851-2372.

Devos, K., Brown, J. & Bennetzen, J. (2002). Genome size reduction through illegitimate recombination counteracts genome expansion in *Arabidopsis*. Genome Research 12: 1075-1079. http://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.132102

Dimitrova, D. & Greilhuber, J. (2000). Karyotype and DNA content in ten species of *Crepis* (Asteraceae) distributed in Bulgaria. Journal of Linnean Society 132: 281-297. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01532.x

Doležel, J. & Göhde, W. (1995). Sex detennination in dioecious plants *Melandrium album* and *M. rubrum* using high-resolution flow cytometry. Cytometry 19: 103-106. https://doi.org/10.1002/cyto.990190203

Doležel, J., Greilhuber, J., Lucretti, S., Meister, A., Lysák, M. A., Nardi, L. & Obermayer, R. (1998). plant genome size estimation by flow cytometry: Inter-laboratory comparison. Annals of Botany 82: 17-26. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a010312

Doležel, J., Greilhuber, J. & Suda, J. (2007). Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. Nature Protocols 2: 2233-2244. https://doi.org/10.1038/nprot.2007.310

Dušková, E., Kolář, F., Skelenář, P., Rauchová, J., Kubešová, M., Fér, T., Suda, J. & Marhold, K. (2010). Genome size correlates with growth form, habitat and phylogeny in the Andean genus *Lasiocephalus* (Asteraceae). Preslia 82: 127-148.

Echeverría, M. L. & Camadro, E. L. (2017). Chromosome numbers, meiotic abnormalities, and 2n pollen formation in accessions of the wild species *Chrysolaena flexuosa* (Vernonieae, Compositae) from its distribution range in Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 52: 737-752. Disponible en: <https://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-23722017000400010&lng=es&nrm=iso>. ISSN 1851-2372.

Elliott, T. L., Zedek, F., Barrett, B., Bruhl, J., Escudero, M., Hroudová, Z., Joly, S., Larridon, I., Luceño, M., Márquez-Corro, J. I,... *et al.* (2022). Chromosome size matters: genome evolution in the cyperid clade. Annals of Botany 130: 999-1014. https://doi.org/10.1093/aob/mcac136

Faizullah, L., Morton, J. A., Hersch-Green, E. I., Walczyk, A. M., Leitch, A. R. & Leitch, I. J. (2021). Exploring environmental selection on genome size in angiosperms. Trends in Plant Science 26: 1039-1049. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.06.001

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponible en: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Consulta: 27/11/2024

Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F., Bayer, R. J. (eds.). (2009). Systematics, evolution and biogeography of Compositae. Vienna: International Association for Plant Taxonomist.

Galbraith, D. W., Harkis, K. R., Maddox, J. M., Ayres, N. M., Sharma, D. P. & Firoozabady, E. (1983). Rapid flow cytometry analysis of the cell cycle in intact plant tissues. Science 220: 1049-1051. https://doi.org/10.1126/science.220.4601.1049

GARCIA, S., INCEER, H., GARNATJE, T. & VALLES, J. (2005). Genome size variation in some representatives of the genus *Tripleurospermum*. Biologia Plantarum 49: 381-387. https://doi.org/10.1007/s10535-005-0011-z

GARCIA, S., LEITCH, I. J., ANADON-ROSELL, A., CANELA, M. A., GÁLVEZ, F., GARNATJE, T., GRAS, A., HIDALGO, O., JOHNSTON, E., DE XAXARS, G. M., PELLICER, J., SILJAK-YAKOVLEV, S., VALLÈS, J., VITALES, D. & BENNETT, M. D. (2014). Recent updates and developments to plant genome size databases. Nucleic Acids Research 42(D1): 1159-1166. https://doi.org/10.1093/nar/gkt1195

GARNATJE, T., VALLÈS, J., GARCIA, S., HIDALGO, O., SANZ, M., CANELA, M. A. & SILJAK-YAKOVLEV, S. (2004). Genome size in *Echinops* L. and related genera (Asteraceae, Cardueae): karyological, ecological and phylogenetic implication. Biology of the Cell 96: 117-124. https://doi.org/10.1016/j.biolcel.2003.11.005

GARNATJE, T., GARCIA, S., VILATERSANA, R. & VALLÈS, J. (2006). Genome size variation in the genus *Carthamus* (Asteraceae, Cardueae): Systematic implications and additive changes during allopolyploidization. Annals of Botany 97: 461-467. https://doi.org/10.1093/aob/mcj050

GARNATJE, T., CANELA, M. A., GARCIA, S., HIDALGO, O., PELLICER, J., SÁNCHEZ-JIMÉNEZ, I., SILJAK-YAKOVLEV, S., VITALES, D. & VALLÈS, J. (2011). GSAD: a genome size database in the Asteraceae. Cytometry Part A 79A: 401-404. http://doi.org/10.1002/cyto.a.21056

GASMANOVÁ, N., LEBEDA, A., DOLEZALOVÁ, I., COHEN, T., PAVLÍČEK, T., FAHIMA, T. & NEVO, E. (2007). Genome size variation of *Lotus peregrinus* at Evolution Canyon I microsite, Lower Nahal Oren, Mt. Carmel, Israel. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica 49: 39-46.

GREILHUBER, J. (1998). Intraspecific variation in genome size: a critical reassessment. Annals of Botany 82(A): 27-35. https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0725

GREILHUBER, J. (2005). Intraspecific variation in genome size in Angiosperms: identifying its existence. Annals of Botany 95: 91-98. https://doi.org/10.1093/aob/mci004

GREILHUBER, J. & LEITCH, I. J. (2013). Genome size and the phenotype. En LEITCH, I. J., GREILHUBER, J., DOLEŽEL, J. & J. F. WENDEL (eds.), Plant Genome Diversity Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes. Vol. 2, pp. 323-344. Springer Vienna, Austria.

INGWERSEN, P. & CHAVAN, V. (2011). Indicators for the Data Usage Index (DUI): An incentive for publishing primary biodiversity data through global information infrastructure. BMC Bioinformatics (Suppl 15) (S3).

KALENDAR, R., TANSKANEN, J., IMMONEN, S., NEVO, E. & SCHULMAN, A. H. (2000). Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by BARE-1 retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97: 6603-6607. https://doi.org/10.1073/pnas.11058749

KEELEY, S. C. & ROBINSON, H. (2009). Vernonieae. En FUNK, V. A., SUSANNA, A., STUESSY, T. F. & R. J. BAYER (eds.), Systematics, evolution and biogeography of Compositae, pp. 439-469: International Association for Plant Taxonomist, Vienna.

KELLOGG, E. A. & BENNETZEN, J. L. (2004). The evolution of nuclear genome structure in seed plants. American Journal of Botany 91: 1709-1725. https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1709

KNIGHT, C. A. & ACKERLY, D. D. (2002). Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis. Ecology Letters 5: 66-76. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00283.x

LEITCH, I. J. & BENNETT, M. D. (2004). Genome downsizing in polyploid plants. Biological Journal of the Linnean Society 82: 651-663. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00349.x

LEITCH, I. J. & BENNETT, M. D. (2007). Genome size and its uses: the impact of flow cytometry. En DOLEŽEL, J., GREILHUBER, J. & J. SUDA (eds.), Flow cytometry with plant cells, pp. 153-176. Wiley VCH, Weinheim.

LEITCH, A. R. & LEITCH, I. J. (2008). Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants. Science 320: 481-483. DOI: 10.1126/science.115358

LEITCH, I. J. & LEITCH, A. R. (2013). Genome size diversity and evolution in land plants. En GREILHUBER, J., DOLEŽEL, J., WENDEL, J. F. & I. J. LEITCH (eds.), Plant Genome Diversity Volume 2: Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes, pp. 307-322. Springer Vienna.

LEITCH, I. J., JOHNSTON, E., PELLICER, J., HIDALGO, O., BENNETT, M. D. (2019). Angiosperm DNA C-values Database (Release 7.1). https://cvalues.science.kew.org/

LIRA-NORIEGA, A., SOBERÓN, J., NAVARRO-SIGÜENZA, A. G.,...*et al.* (2007). Scale dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps. Diversity and Distributions 13: 185-195. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2006.00304.x

Murray, B. G. (2005). When does intraspecific C-value variation become taxonomically significant? Annals of Botany 95: 119-125. https://doi.org/10.1093/aob/mci007

Naranjo, C. A., Ferrari, M. R., Palermo, A. M. & Poggio, L. (1998). Karyotype, DNA content and meiotic behavior in five South American species of *Vicia* (Fabaceae). Annals of Botany 82: 757-764. https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0744

Oliva Brañas, M. & Vallès, J. (1994). Karyological studies in some taxa of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae). Canadian Journal of Botany 72: 1126-1135. https://doi.org/10.1139/b94-138

Olšavská, K., Perný, M., Španiel, S. & Šingliarová, B. (2012). Nuclear DNA content variation among perennial taxa of the genus *Cyanus* (Asteraceae) in Central Europe and adjacent areas. Plant Systematics and Evolution 298: 1463–1482. https://doi.org/10.1007/s00606-012-0650-4

Ohri, D. (1998). Genome size variation and plant systematics. Annals of Botany 82: 75-83. https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0765

Pavliček, T., Bureš, P., Horová, L., Raskina, O. & Nevo, E. (2008). Genome size microscale divergence of *Cyclamen persicum* in Evolution Canyon, Israel. Central European Journal of Biology 3: 83-90. https://doi.org/10.2478/s11535-007-0043-9

Pellicer, J., Garcia, S., Garnatje, T., Dariima, S., Korobkov, A. A. & Vallès, J. (2007). Chromosome numbers in some *Artemisia* (Asteraceae, Anthemideae) species and genome size variation in its subgenus *Dracunculus*: karyological, systematic and phylogenetic implications. Chromosome Botany 2: 45-53. https://doi.org/10.3199/iscb.2.45

Poggio, L., González, G. & Naranjo, C. A. (2007). Chromosome Studies in *Hippeastrum* (Amaryllidaceae): variation in genome size. Botanical Journal of Linnean Society 155: 171-178. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00645.x

Poggio, L., De Sous, M., Batje, N. H., Heuvelink, G. B. M., Kempen, B., Ribeiro, E. & Rossiter, D. (2021). SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. Soil 7: 217-240. https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021

Pringle, G. J. & Murray, B. G. (1993). Karyotypes and C-banding patterns in species of *Cyphomandra* Mart. ex Sendtner (Solanaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 111: 331-342. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1993.tb01907.x

R CORE TEAM (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Raina, S. N. & Rees, H. (1983). DNA variation between and within chromosome complements of *Vicia* species. Heredity 51: 335-346. https://doi.org/10.1038/hdy.1983.38

Raina, S. N., Parida, A., Koul, K. K., Salimath, S. S., Bisht, M. S., Raja, V. & Khoshoo, T. N. (1994). Associated chromosomal DNA changes in polyploids. Genome 37: 560-564. https://doi.org/10.1139/g94-080

Rees, H. (1984). Nuclear DNA variation and the homology of chromosomes. En Grant, W. F. (ed.), Plant biosystematics, pp. 87-96. Academic Press, Toronto.

Robinson, H. (1988). Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae). V. The new genus *Chrysolaena*. Proceedings of the Biological Society of Washington 100: 952-958.

Robinson, H. (1999). Generic and subtribal classification of American Vernonieae. Smithsonian Contributions of Botany 89: 1-116.

Siljak-Yakovlev, S., Solic, M. E., Catrice, O., Brown, S. C. & Papes, D. (2005). Nuclear DNA content and chromosome number in some diploid and tetraploid *Centaurea* (Asteraceae: Cardueae) from the Dalmatia Region. Plant Biology 397-404. https://doi.org/10.1055/s-2005-865693

Slovák, M., Vít, P., Urfus, T. & Suda, J. (2009). Complex pattern of genome size variation in a polymorphic member of the Asteraceae. Journal of Biogeography 36: 372-384. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02005.x

Šmarda, P. & Bureš, P. (2006). Intraspecific DNA content variability in *Festuca pallens* on different geographical scales and ploidy levels. Annals of Botany 98: 665-678. https://doi.org/10.1093/aob/mcl150

Šmarda, P., Bureš, P. & Hovrová, L. (2007). Random distribution pattern and non-adaptivity of genome size in a highly variable population of *Festuca pallens*. Annals of Botany 100: 141-150. https://doi.org/10.1093/aob/mcm095

Šmarda, P., Horová, L., Bureš, P., Hralová, I. & Marková, M. (2010). Stabilizing selection on genome size in a population of *Festuca pallens* under conditions of intensive intraspecific competition. New Phytologist 187: 1195-1204. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03335.x

Šmarda, P., Knápek, O., Březinová, A., Horová, L., Grulich, V., Danihelka, J., Veselý, P., Šmerda,

J., Rotreklová, O. & Bureš, P. (2019). Genome sizes and genomic guanine+cytosine (GC) contents of the Czech vascular flora with new estimates for 1700 species. Preslia 91: 117-142. https://doi.org/10.23855/preslia.2019.117

Soares, P. N., Gonçalves-Esteves, V., Semir, J. & Nakajima, J. N. (2020). *Chrysolaena glandulosa* (Vernonieae, Asteraceae): a new species from Brazil. Phytotaxa 439: 295-300. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.439.3.11

Suda, J., Krahulcová, A., Trávníček, P., Rosenbaumová, R., Peckert, T., Krahulec, F. (2007). Genome size variation and species relationships in *Hieracium* sub-genus *Pilosella* (Asteraceae) as inferred by flow cytometry. Annals of Botany 100: 1323-1335. https://doi.org/10.1093/aob/mcm218

Torrell, M., Bosch, M., Martín, J. & Vallès, J. (1999). Cytogenetic and isozymic characterization of the narrow endemic species *Artemisia molinieri* Quézel, Barbero & R. Loisel (Asteraceae, Anthemideae); implications for its systematics and conservation. Canadian Journal of Botany 77: 1-10. https://doi.org/10.1139/b98-193

Torrell, M. & Vallès, J. (2001). Genome size in 21 *Artemisia* L. species (Asteraceae, Anthemideae): Systematic, evolutionary and ecological implications. Genome 44: 231- 238. https://doi.org/10.1139/g01-004

Valdecasas, A. G. & Camacho, A. (2003). Conservation to the rescue of taxonomy. Biodiversity and Conservation 12: 1113-1117. https://doi.org/10.1023/A:1023082606162

Vega, A. J. & Dematteis, M. (2016). Cytotaxonomy of some species of *Vernonanthura* and *Vernonia* (Asteraceae, Vernonieae) from South America. Caryologia 69: 29-37. https://doi.org/10.1080/00087114.2015.1109937

Vega, G. C., Pertierra, L. R. & Olalla-Tárraga, M. A. (2018). Data from: MERRAclim, a high-resolution global dataset of remotely sensed bioclimatic variables for ecological modelling [Dataset]. Dryad. https://doi.org/10.5061/dryad.s2v81

Via Do Pico, G. M. (2015) Estudios biosistemáticos en especies del género *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 285 pp.

Via Do Pico, G. M. & Dematteis, M. (2012). Chromosome number, meiotic behavior and pollen fertility of six species of *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae). Caryologia 65: 176-181. https://doi.org/10.1080/00087114.2012.726506

Via Do Pico, G. M. & Dematteis, M. (2013). Karyotype analysis and DNA content in some species of *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae). Plant Biosystems 147: 864-873. https://doi.org/10.1080/11263504.2012.751068

Via Do Pico, G. M. & Dematteis, M. (2014). Cytotaxonomy of two species of genus *Chrysolaena* H. Robinson, 1988 (Vernonieae, Asteraceae) from Northeast Paraguay. Comparative Cytogenetics 8: 125-137. https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v8i2.7209

Via Do Pico, G. M. & Dematteis, M. (2017). Meiotic behaviour and B chromosomes in Argentine populations of *Chrysolaena verbascifolia* (Vernonieae: Asteraceae). Webbia 72: 139-147. https://doi.org/10.1080/00837792.2016.1260881

Via Do Pico, G. M., Pérez, Y. J., Angulo, M. B. & Dematteis, M. (2019). Cytotaxonomy and geographic distribution of cytotypes of species of the South American genus *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae). Journal of Systematics and Evolution 57: 451-467. https://doi.org/10.1111/jse.12471

Walker, D. J. Moñino, I. & Correal, E. (2006). Genome size in *Bituminaria bituminosa* (L.) C.H. Stirton (Fabaceae) populations: separation of "true" differences from environmental effects on DNA determination. Environmental and Experimental Botany 55: 258-265. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.11.005

Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, https://ggplot2.tidyverse.org.).