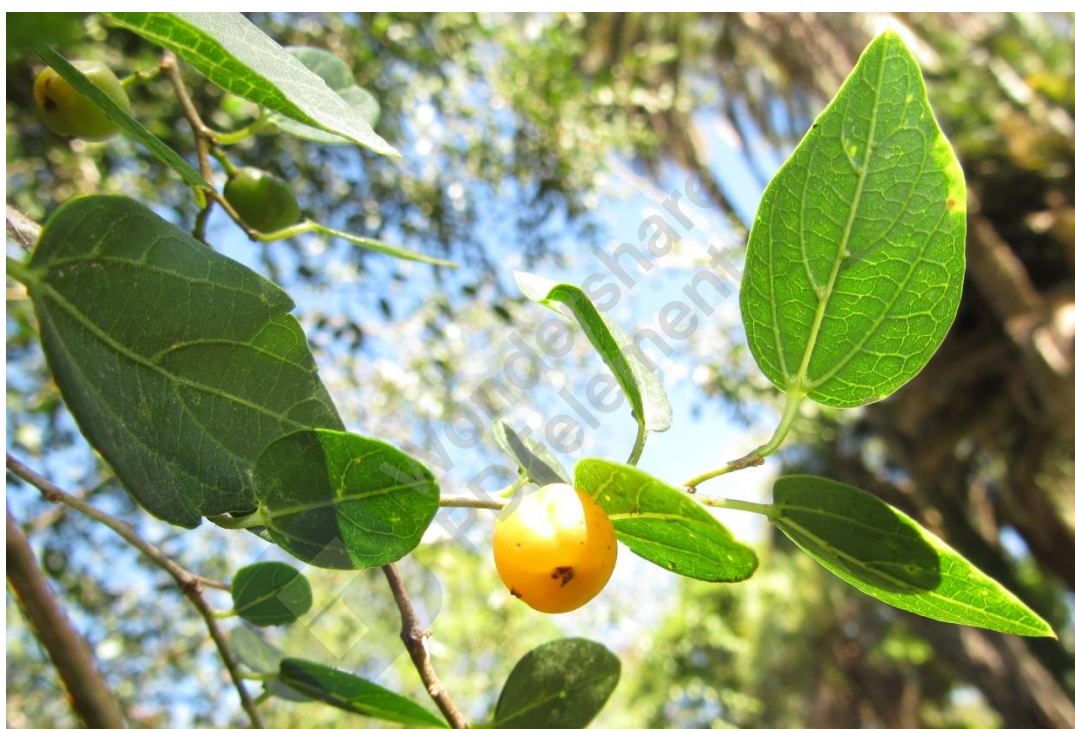




UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

ESTUDIO FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *CELTIS* L. (CANNABACEAE) EN EL CONO SUR SUDAMERICANO



DÉBORA CINTIA CHAMORRO
Ingeniera Agrónoma

Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Agrarias

DIRECTOR
Dr. Darién Eros PRADO

CO-DIRECTOR
Dr. Juan Pablo Amelio ORTIZ

Zavalla, 2022

ESTUDIO FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *CELTIS* L. (CANNABACEAE) EN EL CONO SUR SUDAMERICANO

DÉBORA CINTIA CHAMORRO

Ingeniera Agrónoma – Univesidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Facultad de Ciencias Agrarias, UNR, durante el período comprendido entre abril de 2016 y diciembre de 2021, bajo la dirección del Dr. Darién Eros Prado.

Nombre y firma del Doctorando

Nombre y firma del Director

Nombre y firma del Co - Director

Defendida:de 2022.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a mi director, Darién Prado, por confiar en mí desde el inicio de esta investigación. Además, por poner a mi alcance todos los recursos necesarios y la mejor disposición a lo largo de todo este camino, así como también por su generosidad al enseñarme y transmitirme su amor por la Botánica y la Biogeografía. También agradezco a mi Co-director, Juan Pablo Ortiz, por guiarme fundamentalmente en las cuestiones moleculares y darme siempre una palabra de aliento.

Agradezco enormemente a Luis Oakley, por compartirme sus conocimientos, acompañarme a los viajes de Campaña, a los herbarios y destaco también su voluntad para atender a mis dudas de forma inmediata. Un agradecimiento especial para Virginia Moggi, que me hizo conocer el mundo de la investigación, desde el inicio incentivándome a comenzar este estudio, a lo largo de todo el proceso, realmente presente en cada paso, y fundamentalmente sobre el final, con sus palabras de aliento y tranquilidad, su compañía fue esencial para llegar hoy hasta aquí.

Gracias a mis compañeras y compañeros de la cátedra: Marta Bianchi, por ayudarme con las estructuras reproductivas de *Celtis* y por su ayuda en el herbario LIL; Hernán Maturo, por acompañarme en la investigación sobre los pirenos de *Celtis* (aprovecho a agradecer a los estudiantes que participaron: Lautaro Almirón, María Ambrogio, Waldemar Brasil, Dafne Daffada, Augusto Garagnon, Gonzalo Rocci Mey); Belén Sender, por su contribución con ejemplares de *Celtis tala* de San Luis; Eugenia Pedrero, por su colaboración con los ejemplares del Museo Gallardo junto a Mauro Torales; Damián Palou, por enviarme las coordenadas cada vez que veía un 'tala'. Aprovecho a agradecer a los ayudantes de la cátedra, que me ayudaron desde extensos pero inolvidables viajes de campaña como Mariano Tión, hasta con tareas diarias de herbario u observación de ejemplares de *Celtis* sumamente importantes: Victoria Colombo, Iris Vázquez, Evelyn Ramírez, Ana Carosillo y Antonella Fernández. También agradezco a Luciano Galetti, encargado del herbario UNR, por todos sus aportes y a los chicos de la 'PPP' que colaboraron con el montado y el ordenamiento de los ejemplares de *Celtis* colectados.

También quiero agradecer a Jorgelina Asmus, quién con su trabajo de tesina me dejó las puertas abiertas para continuar con esta investigación, compartiéndome generosamente su información y todo dato que haya necesitado alguna vez.

Gracias a Pablo Demaio, por acompañarme en las colectas de Córdoba y compartirme sus observaciones sumamente atinadas, principalmente sobre '*Celtis* sp. 1'; también por coleccionar y enviarme material y compartirme sus espectaculares fotografías. Agradezco también a Roberto Salinas y Exequiel Agüero, por acompañarme en las colectas de Catamarca, y a Roberto también por enviarme material. Asimismo, gracias a Alejandro Di

Giacomo de la Reserva El Bagual, Formosa; y también a Christian Vogt, Germán González y Mariana Martínez por su enorme ayuda en el viaje a Paraguay.

Gracias a las amigas que me dió este doctorado: Celeste Azzaro, Dana Vázquez, Mailén Martínez y Shirley Amaya Martín, con las cuáles fue un placer compartir esta etapa. También quiero agradecer a los compañeros del Laboratorio Molecular: Nicolas Spoto, Andrea Martinatto, Valeria Palmieri, Valeria Perotti, Mariano Soliman, Luciana Delgado, Lorena Siena y Juliana Stein.

También extendiendo mi agradecimiento al equipo de colegas de Brasil: Henrique Borges Zamengo, Roseli B. Torres, André L. Gaglioti, Leandro Pederneiras, Flávia M. Leme y Simone P. Teixeira, especialmente a Henrique, por su enorme generosidad, su ayuda en mi estadía en Brasil y fundamentalmente por el trabajo en equipo sobre el género *Celtis*; así como también agradezco a André por su gran ayuda con los análisis filogenéticos.

Agradezco a las siguientes personas por facilitarme material o información desde diferentes lugares: Nahuel Bulacio (Tucumán, Argentina), Renata Nicora Chequín (Corrientes, Argentina), Cesar Massi (Santa Fe, Argentina), Aureliano Gascar (México), Erik Houtepen (Curazao).

A las autoridades y a los curadores de los herbarios BA, BAB, CTES, CORD, E, FACEN, FCQ, IAC, K, LIL, LP, MCNS, P, PMSP, SF, SI, SPF y UNR por permitirme trabajar y consultar las colecciones de dichas instituciones. A Darío Schiavinato (BAA), Augusto Rosenbrock y Mariana Bertos (herbariotea UNER), por el envío de imágenes de material de herbario y a Facundo Fraga y su familia, por su ayuda durante mis visitas a los herbarios bonaerenses.

A Mariela Lacoretz, por su cálido trato y por incluirme en “Experimentos colaborativos”, proyecto que me permitió un intercambio valiosísimo con los participantes, entre ellos Marcos Baudin, al cual agradezco su colaboración con imágenes y muestras de ejemplares de Buenos Aires.

Ya casi sobre el final, pero no por eso menos importante, agradezco al CONICET y a la Facultad de Ciencias Agrarias, UNR por brindarme los medios y el marco institucional para realizar este estudio.

Finalmente, quiero expresar mi enorme agradecimiento a los que me acompañaron desde siempre. A mis amigas, que me apoyaron incondicionalmente en todo este camino y en especial a Débo que también me brindó su ayuda con las imágenes. A mi familia, en especial a mi hermana Lore, mi sobrina Male, que me sacaron una sonrisa en los momentos más difíciles, y al Flaco y Gonza por sus abrazos “de energía”.

En fín, a todos los que directa o indirectamente me brindaron su ayuda en el doctorado.....MUCHÍSIMAS GRACIAS!!!

DEDICATORIAS

*“Porque crecí retorcido
y espinoso como el tala,
se me ha antojado que el árbol
me representa en sus ramas.*

*Algunos dirán seguro
que estorbamos en las pampas,
que la leña que brindamos,
no forma una buena brasa.*

*Que pa’ colmo en el invierno
parece que nos secan,
porque se nos caen las hojas
y afeamos las barrancas.*

*Y otros más lamentarán,
por culpa de la alambrada,
que allí nos vamos salvando
de topadora y de hachas...”*

*...Porque talan y destruyen,
cada vez con mayor saña,
y no es lo mismo el que tala
que dejar crecer un tala.*

*Tal vez un día recuerden
con algo de pena amarga,
que debajo del asfalto
hubo raíces de talas.*

*Que fuimos para las aves
abrigo, comida, casa,
y que en vez de criticarnos,
en el alba nos cantaban.*

*Y si queda alguna duda
que somos la misma raza,
prueben su fruto y verán
que era dulce nuestra alma.”**

Juan Carlos Chébez*

DEDICO ESTA TESIS A MI MADRE,
ASÍ COMO TAMBIÉN A JUAN Y A MI ABUELA
QUIENES SIEMPRE CONFIARON EN MÍ E
HICIERON TODO LO QUE TUVIERON A SU ALCANCE
PARA AYUDARME A LOGRAR MIS OBJETIVOS.

*Director del área de Biodiversidad y Coordinador del Grupo de Especies en Peligro y Áreas Protegidas.
Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

PUBLICACIONES Y PRESENTACIONES A CONGRESOS

Publicaciones:

2021- **Chamorro D.**, Zamengo H. B., Mogni V., Torres R. B., Gaglioti A. L., Da-Silva P. R., Leme F. M, Prado D. y Oakley L. “Morfología comparada de diez taxones del género *Celtis* (Cannabaceae) del Cono Sur Sudamericano”. *Darwiniana*, Nueva Serie, 9(1), 217-244. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2021.91.936>

2020- Zamengo H. B., Gaglioti A. L., **Chamorro D.**, Mogni V., Oakley L., Prado D., Torres R. B., Mattos L., Da-Silva P. R. y S. Romaniuc-Neto. “Nomenclatural novelties in *Celtis* (Cannabaceae) and a preliminary phylogeny of the genus with emphasis on the South American species”. *Brazilian Journal of Botany*, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00656-x>

2018- Asmus J., **Chamorro D.**, Mogni V., Oakley L. y Prado D.E., “La verdadera identidad taxonómica de los ‘talas’: análisis morfológico de *Celtis tala* y *C. pallida* (Celtidaceae)” *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, vol 53 (4), pp 653-664. <http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n4.22117>

Presentaciones a Congresos:

2021-**Chamorro D.**; Mogni V.Y., Zamengo H.B., Oakley L.J., Ortiz J.P.A. y Prado D.E.: “Phylogeny of the species of the genus *Celtis* (Cannabaceae) of southern South America: morphological and molecular evidence”, en II Virtual Meeting of Systematics, Biogeography, and Evolution: The Research of Biodiversity and the Diversity of Researchers, 19–23/JUN/21, Virtual. Exposición oral y póster.

2020- **Chamorro D.**; Almirón L., Ambrogio M., Brasil W., Daffada D., Garagnon A., Rocci Mey G. y Maturo H. “Morfología de los frutos como potencial carácter de valor taxonómico para diferenciar especies del género *Celtis* (“talas”) en Argentina”, en XXII Congreso y XXXX Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario, 27y28/NOV/20, On Line, Póster digital.

2019- **Chamorro D.**; Mogni V., Oakley L., Ortiz J.P.A. y Prado D.E., “Estudio taxonómico y biogeográfico del género *Celtis* (Celtidaceae) para el Cono Sur Sudamericano e implicancias para su conservación”, en XXVII Jornadas de Jovens Pesquisadores da Associação de Universidades Grupo Montevideu – AUGM, 23-25/OCT/19, Universidade Federal de São Carlos - UFSCar, Brasil. Exposición oral y póster.

2019- **Chamorro D.**; Mogni V., Oakley L., Ortiz J.P.A. y Prado D.E., “Resultados preliminares del estudio filogenético y biogeográfico del género *Celtis* (Celtidaceae)”, en XXXVII Jornadas Argentinas De Botánica, 09-13/SET/19, Centro de Innovación e Información para el Desarrollo Educativo, Productivo y Tecnológico (CIIDEPT), San Miguel de Tucumán. Exposición oral.

2018- **Chamorro D.**, Mogni V., Oakley L., Ortiz J.P. y Prado D.E., “Avances en el estudio filogenético y biogeográfico del género *Celtis* (Celtidaceae) para el Cono Sur Sudamericano”, en XX Congreso y XXXVIII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario, 27 y 28/NOV/18, Facultad de Ciencias Médicas, UNR. Póster.

2017- **Chamorro D.**, Asmus J., Mogni V., Oakley L., Ortiz J.P. y Prado D.E., “Avances en el estudio filogenético y biogeográfico del género *Celtis* (Celtidaceae) para el Cono Sur Sudamericano”, en XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, 18-22/SET/17. Exposición.

2017- Asmus J., **Chamorro D.**, Mogni V., Oakley L., Prado D., “La verdadera identidad taxonómica de los ‘talas’: análisis morfológico de *Celtis tala* y *C. pallida* (Celtidaceae)”, en XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, 18-22/SET/17. Póster.

2017- Prado D., Mogni V., Maturo H., Galetti L., **Chamorro D.** y Oakley L. “Biogeografía del Chaco: ¿Qué tipo de bosques secos son estos bosques secos?”, en XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, 18-22/SET/17. Exposición oral.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANÁLISIS MORFOLÓGICO	8
I.1 INTRODUCCIÓN	9
I.2 MATERIALES Y MÉTODOS	11
I.2.1 Muestreo, colección y visitas a herbarios	11
I.2.2 Análisis morfo-descriptivo	13
I.2.3 Análisis estadístico morfológico	15
I.3 RESULTADOS	20
I.3.1 Muestreo, colección y visitas a herbarios	20
I.3.2 Análisis estadístico morfológico	27
I.4 DISCUSIÓN	38
I.5 CONCLUSIONES	50
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	51
II.1 INTRODUCCIÓN: Historia taxonómica de los taxones del género <i>Celtis</i> del Cono Sur	52
II.2 MATERIALES Y MÉTODOS	56
II.3 RESULTADOS	57
II.3.1 <i>Celtis</i> subg. <i>Mertensia</i>	58
II.3.2 Clave de identificación de diez taxones del género <i>Celtis</i> del Cono Sur Sudamericano	60
II.3.3 <i>Celtis brasiliensis</i>	61
II.3.4 <i>Celtis chichape</i>	63
II.3.5 <i>Celtis clausseniana</i>	65
II.3.6 <i>Celtis fluminensis</i>	67
II.3.7 <i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i>	69
II.3.8 <i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i>	71
II.3.9 <i>Celtis serratissima</i>	73
II.3.10 <i>Celtis spinosa</i>	75
II.3.11 <i>Celtis spinosissima</i>	77
II.3.12 <i>Celtis tala</i>	79
II.4 DISCUSIÓN	81
II.4.1 <i>Celtis brasiliensis</i>	83
II.4.2 <i>Celtis chichape</i>	85
II.4.3 <i>Celtis clausseniana</i>	87
II.4.4 <i>Celtis fluminensis</i>	89
II.4.5 <i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i>	90
II.4.6 <i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i>	92
II.4.7 <i>Celtis serratissima</i>	94
II.4.8 <i>Celtis spinosa</i>	95
II.4.9 <i>Celtis spinosissima</i>	97
II.4.10 <i>Celtis tala</i>	98
II.4.11 Taxones excluidos de este estudio	100
II.4.12 Taxones dudosos	104
II.5 CONCLUSIONES	105
ANÁLISIS FILOGENÉTICO MOLECULAR	108
III.1 INTRODUCCIÓN	109
III.1.1 Antecedentes de estudios moleculares en relación a <i>Celtis</i>	109
III.1.2 Marcadores moleculares utilizados en esta tesis	110
III.2 MATERIALES Y MÉTODOS	112
III.2.1 Material vegetal y extracción de ADN	112
III.2.2 Amplificación y secuenciación	114
III.2.3 Análisis filogenéticos	118
III.3 RESULTADOS	121
III.3.1 Extracción de ADN	121
III.3.2 Amplificación y secuenciación	121
III.3.3 Análisis filogenéticos	123

III.4 DISCUSIÓN	132
III.4.1 CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LOS TAXONES DEL GÉNERO <i>CELTIS</i> DEL CONO SUR	147
III.5 CONCLUSIONES	148
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO <i>CELTIS</i>.....	149
IV.1 INTRODUCCIÓN.....	150
IV.1.1 Distribución de las especies de <i>Celtis</i> del Cono Sur	150
IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	151
IV.2.1 Recopilación de datos	151
IV.2.2 Construcción de mapas de distribución y análisis biogeográfico de las especies del género <i>Celtis</i>	152
IV.3 RESULTADOS	155
IV.3.1 Recopilación de datos	155
IV.3.2 Construcción de mapas de distribución y análisis biogeográfico de las especies del género <i>Celtis</i>	156
IV.4 DISCUSIÓN	173
IV.5 CONCLUSIONES	184
BIBLIOGRAFÍA.....	190
ANEXOS	206



ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1: Área de estudio.....	3
Fig. 2: Recorridos terrestres de los viajes de campaña en Argentina y Paraguay.....	12
Fig. 3: Variables cuantitativas medidas con tpsDig y cualitativas	14
Fig. 4: Detalle de las referencias tomadas para medir longitud del estilo.	15
Fig. 5: Gráfico de las dos primeras componentes y la correlación de las 73 variables	33
Fig. 6: Proyección de los individuos en relación a las CP1 y CP2, 20 variables.	34
Fig. 7: Proyección de los individuos en relación a las CP1 y CP2, 73 variables.	35
Fig. 8: Resultado del Análisis de agrupamiento (UPGMA)	37
Fig. 9: Proyección de los individuos estudiados en relación a las CP1 y CP2, resultado del nuevo ACP.	39
Fig. 10: <i>Celtis brasiliensis</i>	62
Fig. 11: Distribución geográfica de <i>Celtis brasiliensis</i>	62
Fig. 12: <i>Celtis chichape</i>	64
Fig. 13: Distribución geográfica de <i>Celtis chichape</i>	64
Fig. 14: <i>Celtis clauseniana</i>	66
Fig. 15: Distribución geográfica de <i>Celtis clauseniana</i>	66
Fig. 16: <i>Celtis fluminensis</i>	68
Fig. 17: Distribución geográfica de <i>Celtis fluminensis</i>	68
Fig. 18: <i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i>	70
Fig. 19: Distribución geográfica de <i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i>	70
Fig. 20: <i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i>	72
Fig. 21: Distribución geográfica de <i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i>	72
Fig. 22: <i>Celtis serratissima</i>	74
Fig. 23: Distribución geográfica de <i>Celtis serratissima</i>	74
Fig. 24: <i>Celtis spinosa</i>	76
Fig. 25: Distribución geográfica de <i>Celtis spinosa</i>	76
Fig. 26: <i>Celtis spinosissima</i>	78
Fig. 27: Distribución geográfica de <i>Celtis spinosissima</i>	78
Fig. 28: <i>Celtis tala</i>	80
Fig. 29: Distribución geográfica de <i>Celtis tala</i>	80
Fig. 30: Línea de tiempo que sintetiza la historia taxonómica del género <i>Celtis</i>	82
Fig. 31: Electroforesis mostrando amplificación de <i>trnL-F</i> y <i>rps16</i>	121
Fig. 32: Electroforesis mostrando amplificación de <i>psbA-trnH</i> , ITS y <i>rpl14-36</i>	122
Fig. 33: Electroforesis mostrando amplificación de <i>psbA-trnH</i> y <i>FA16180b</i>	123
Fig. 34: Árbol más parsimonioso obtenido del análisis de secuencias de <i>rps16</i>	124
Fig. 35: Árbol más parsimonioso obtenido del análisis de secuencias de <i>FA16180b</i>	125
Fig. 36: Árbol más parsimonioso obtenido del análisis de secuencias de <i>FA16180b</i> y morfológicos combinados	126
Fig. 37: Mapeo de caracteres respecto al hábito de crecimiento.....	127
Fig. 38: Mapeo de caracteres respecto al tipo de espinas.....	127
Fig. 39: Mapeo de caracteres respecto al tipo de margen foliar en el tercio superior.	128
Fig. 40: Mapeo de caracteres respecto al tipo de pilosidad de la nervadura en el envés foliar.....	128
Fig. 41: Mapeo de caracteres respecto al tipo de estilo.	129
Fig. 42: Mapeo de caracteres respecto al tipo de ornamento del pireno.	129
Fig. 43: Árbol bayesiano de <i>Celtis</i> basado en datos moleculares combinados.....	131
Fig. 44: Árbol más parsimonioso de secuencias <i>FA16180b</i> y morfológicos combinados ..	135
Fig. 45: Árbol bayesiano de <i>Celtis</i> basado en datos moleculares combinados.....	137
Fig. 46: <i>Celtis lancifolia</i>	144
Fig. 47: Distribución geográfica de <i>Celtis lancifolia</i>	144
Fig. 48: Mapa base de consenso, con las regiones biogeográficas delimitadas.....	153
Fig. 49: Distribución <i>Celtis brasiliensis</i>	156
Fig. 50: Distribución <i>Celtis chichape</i>	157
Fig. 51: Distribución <i>Celtis clauseniana</i>	159

Fig. 52: Distribución <i>Celtis fluminensis</i>	161
Fig. 53: Distribución <i>Celtis lancifolia</i>	162
Fig. 54: Distribución <i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i>	164
Fig. 55: Distribución <i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i>	165
Fig. 56: Distribución <i>Celtis serratissima</i>	166
Fig. 57: Distribución <i>Celtis spinosa</i>	167
Fig. 58: Distribución <i>Celtis spinosissima</i>	168
Fig. 59: Distribución <i>Celtis tala</i>	169
Fig. 60: Mapa de distribución de todos los taxones estudiados en este trabajo.	171
Fig. 61: Riqueza observada para el género <i>Celtis</i>	172
Fig. 62: Riqueza, seis principales centros de diversificación propuestos para el análisis. ..	177
Fig. 63: Árbol más parsimonioso de la región FA16180b y morfológicos combinados y mapas de distribución de las especies con las regiones biogeográficas sombreadas..	180
Fig. 64: Árbol bayesiano del género <i>Celtis</i> en el Cono Sur, basado en datos moleculares combinados y regiones biogeográficas en donde se distribuye cada especie.....	181



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Entidades aceptadas en la última revisión del género <i>Celtis</i> y en esta tesis.....	5
Tabla 2: Caracteres cualitativos vegetativos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones de <i>Celtis</i>	17
Tabla 3: Caracteres cualitativos reproductivos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones de <i>Celtis</i>	18
Tabla 4: Caracteres cuantitativos vegetativos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones <i>Celtis</i>	18
Tabla 5: Caracteres cuantitativos reproductivos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones de <i>Celtis</i>	18
Tabla 6: CP del primer ACP con datos morfológicos vegetativos acotados a los autovalores mayores a 1.	28
Tabla 7: CP del primer ACP con caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos acotados a los autovalores mayores a 1.	29
Tabla 8: CP del nuevo análisis ACP considerando los caracteres vegetativos que mejor explicaron la variabilidad, acotados a los autovalores mayores a 1.	29
Tabla 9: CP del nuevo análisis ACP considerando caracteres vegetativos y reproductivos que mejor explicaron la variabilidad, acotados a los autovalores mayores a 1.	30
Tabla 10: Variables (y estados) más fuertemente correlacionadas con la CP1 y CP2 en el primer ACP considerando únicamente los caracteres vegetativos.	30
Tabla 11: Variables (y estados) correlacionadas con la CP1 y CP2 en el primer ACP considerando los caracteres vegetativos y reproductivos en taxones de <i>Celtis</i>	32
Tabla 12: Diferencias morfológicas comparativas entre los diez taxones del género <i>Celtis</i>	42
Tabla 13: Taxones de <i>Celtis</i> del Cono Sur previo al estudio y en esta tesis.	105
Tabla 14: Taxones de <i>Celtis</i> válidamente publicados presentes en el Cono Sur.	106
Tabla 15: Lista de taxones y accesiones empleados en el análisis molecular.	113
Tabla 16: Regiones nucleotídicas utilizadas, cebadores, secuencias y sus respectivas referencias bibliográficas.	114
Tabla 17: Lista de los componentes de la mezcla para PCR	116
Tabla 18: Resumen pasos ciclados para cada marcador molecular.	117

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

Abreviaturas:

AC: Análisis de Conglomerados.

ACP: Análisis de Componentes Principales.

auct.: Autores.

BSEN: Bosques Secos Estacionales Neotropicales.

BTAB: Bosques Transicionales Austro-Brasileños.

Cf: concentración final.

Cl₂Mg: Cloruro de Magnesio.

cm: Centímetros.

com. pers.: Comunicación personal.

comb. illeg.: Combinación ilegítima.

CP: Componente Principal.

diám.: diámetro.

Dpto.: Departamento (división política).

E: Este

EDTA: Ácido etilendiaminotetraacético.

et al.: en latín, ‘*et alii*’ (‘y otros’).

etc.: Etcétera.

f.: Forma (categoría taxonómica).

Fig.: Figura.

hom.: homónimo. Cuando un nombre científico es exactamente igual a otro publicado anteriormente, en el mismo rango pero basado en un tipo diferente. Esta condición lo transforma en ilegítimo.

IB: Inferencia Bayesiana.

ICBN: siglas en inglés para “*International Code of Botanical Nomenclature*” (Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas).

en prep.: artículo en preparación.

in sicco: ‘sicco’ en latín significa ‘seco’, la expresión indica ‘en seco’.

indet.: deriva del latín ‘*indeterminatus*’, indica que se trata de un espécimen ‘*indeterminado*’ (no se sabe a qué especie se puede adjudicar). Expresión universal entre botánicos y en herbarios del mundo.

km: Kilómetros.

Lám.: Lámina.

lat.: Latitud o ancho.

long.: Longitud.

m: Metros.

mA: miliamperio.

min: minuto.

ML: del inglés Maximum Likelihood, se refiere al método cladístico de máxima verosimilitud.

mm: Milímetros.

mM: miliMolar

MP: Máxima Parsimonia.

m s.n.m.: Metros sobre el nivel del mar.

N: Norte.

NOA: Noroeste Argentino.

NEA: Noreste Argentino.

nom. illeg.: Nombre ilegítimo.

non: Del latín y significa 'no'.

NW: Noroeste.

obs. pers.: Observación personal.

pb: pares de bases.

PCR: Reacción en Cadena de la Polimerasa.

Prov.: Provincia (división política).

P/V: relación peso – volumen.

s: segundo.

SE: Sureste.

Ser.: Serie (categoría taxonómica).

s.l.: *sensu lato* (en latín, 'en sentido amplio').

s.str.: *sensu stricto* (en latín, 'en sentido estrecho').

s.n.: sin número.

sp.: Especie, se utiliza acompañando a un nombre genérico cuando no se tiene certeza a que taxón corresponde a nivel específico.

Subsp.: Subespecie (categoría taxonómica)

SW: Sudoeste.

TAE: Preparación compuesta por Tris, Acetato y EDTA (Ác. etilendiaminotetraacético).

TBR: Tree Bisection Reconnection, algoritmo utilizado en análisis filogenéticos.

Tm: Temperatura media (de hibridación de los cebadores).

var.: Variedad (categoría taxonómica).

Vf: Volumen final.

v.g.: siglas en latín para 'verbi gracia' (por ejemplo).

vs.: del latín 'versus' que significa 'hacia' y en español se utiliza como preposición con el significado de 'frente a', 'contra'.

Símbolos:

!: Luego de un acrónimo de herbario, indica que el ejemplar depositado en éste ha sido efectivamente observado y/o consultado.

°C: Grados centígrados, medida de temperatura.

°: Grados sexagesimales, medida geométrica.

° ' " : Coordenadas geográficas sexagesimales, en grados, minutos y segundos.

=: Antecediendo a un nombre científico, significa que éste es un sinónimo taxonómico de otro que lo precede.

≡: Antecediendo a un nombre científico, significa que éste es un sinónimo nomenclatural de otro que lo precede.

>: Mayor.

<: Menor.

n: Antecedido por una cifra (v.g. '2n') significa que es el número haploide de cromosomas de una especie.

%: Porcentaje.

x: Cuando se encuentra entre dos medidas de magnitudes cuantitativas (v.g, long. × lat.) significa 'por'. Cuando antecede a una cifra determinada (v.g., x: 11) significa que es el número básico de cromosomas para un grupo taxonómico.

λ: Fago Lambda digerido con las enzimas EcoRI y HindII

&: Símbolo conocido en inglés como 'ampersand', que significa: y

μ: micro (μm: micromol, μl: microlitro)

RESUMEN

En el Cono Sur Sudamericano (conformado por Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay) el género *Celtis* L. (Cannabaceae) está representado por alrededor de siete taxones de árboles y arbustos, usualmente denominados 'talas', que se distribuyen en el Espinal, Chaco y en los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). Las especies del género tienen gran importancia fisonómica en los tipos de vegetación en los que sus especies aparecen; los 'talas' son característicos del estrato arbustivo de los bosques del Espinal, del Chaco y de la Selva Pedemontana del Noroeste Argentino (NOA) y de la Selva Paranaense del Noreste Argentino (NEA). Los criterios morfológicos para diferenciar las especies han cambiado notoriamente a lo largo de los años. La última revisión de *Celtis* subg. *Mertensia* Planch. (Berg y Dahlberg, 2001) al que pertenecen casi todas las especies de América del Sur, aumentó la polémica al establecer sinonimias entre entidades diferenciables a campo. Por ejemplo, Berg y Dahlberg (2001) sinonimizaron *C. pallida* var. *discolor* Hunz. & Dottori en *C. chichape*; *C. pallida* Torr. var. *pallida* y *C. tala* en *C. ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm., mientras que *C. spinosa* Spreng. y *C. spinosissima* (Wedd.) Miq. fueron sinonimizadas en *C. iguanaea* (Jacq.) Sarg. Se pretenden resolver estos problemas taxonómicos por medio de un estudio morfológico y filogenético molecular combinado, junto con un análisis biogeográfico con el fin de poner a prueba varias hipótesis fitogeográficas.

Se recorrieron 14 provincias de Argentina, cuatro departamentos de Paraguay y partes del estado de São Paulo, Brasil. En estos recorridos se colectaron y muestrearon 194 especímenes, pre-identificados del siguiente modo: 56 como *Celtis tala*, 67 como *C. pallida*, 25 en el complejo *C. brasiliensis/C. pubescens*, 28 como *C. chichape*, y 10 como *C. iguanaea*. Además, hubo ocho colectas que no se pudieron pre-determinar y que adjudicamos *a priori* a distintas morfoespecies (*C. sp. 1*, *C. sp. 2* y *C. sp. 3*) o al grupo indeterminado (como *C. sp.* los 'indet.').

También se consultaron 19 herbarios nacionales e internacionales. Para el análisis morfológico se emplearon tanto colectas propias como ejemplares de herbarios. Se consideraron 73 caracteres cualitativos y cuantitativos, tanto vegetativos como reproductivos. El análisis multivariado (ACP), sobre esas 73 variables correspondientes a 161 individuos, arrojó que las dos primeras dimensiones juntas resumen aproximadamente más del 58% de la varianza observada. El posterior agrupamiento jerárquico define siete grupos de morfoespecies: *C. brasiliensis/C. pubescens*, *C. chichape*, *C. iguanaea*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. sp. 3* y *C. tala*.

Los marcadores moleculares utilizados para el análisis filogenético fueron los cloroplásticos *matK*, *psbA-trnH*, *rpl14-rpl36*, *rps16*, *trnL-F*, y nucleares *FA16180b*, ITS y 26S. Se emplearon 45 muestras propias de *Celtis* y otras accesiones se obtuvieron de Genbank.

La mejor calidad de ADN se obtuvo usando el kit comercial DNAeasy Plant Mini Kit. A pesar de que los protocolos de extracción y amplificación por PCR fueron optimizados, el material presentó ciertas dificultades en la amplificación y secuenciación de algunos marcadores. Los resultados del análisis filogenético molecular y morfológico combinado dan como resultado que *Celtis* conforma un grupo monofilético en relación a géneros cercanos, confirmando la hipótesis original. Lo mismo se observa en el árbol filogenético resultado del análisis de los marcadores *FA16180b*, *psbA-trnH* e *ITS*, donde además se muestra cómo se separan con un alto soporte (valores de bootstrap mayores a 70%) 14 taxones diferentes de *Celtis* para Sudamérica (*C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. serratissima*/C. sp. 3, *C. spinosa*/C. sp. 4, *C. spinosissima*, *C. tala*, C. sp. 1=C. sp. 2, C. sp. 5, C. sp. 6, C. sp. 7, C. sp. 8 y C. sp. 9). A partir de este análisis, se rehabilita y se describe *Celtis lancifolia* (Wedd.) Miq. para el Cono Sur (C. sp. 1 y C. sp. 2).

Para el análisis biogeográfico se recopiló información de 1.515 ejemplares del género. Se construyeron mapas de distribución en relación a los biomas donde ocurren las especies. El análisis de riqueza de especies aplicando una cuadrícula sobre el territorio del Cono Sur considerado (número de especies y presencia–ausencia), indicó a la zona comprendida entre el límite de Jujuy y Salta y hasta Catamarca más al sur, como la región que presenta la mayor diversidad de especies del género; allí se hallan hasta cinco taxones diferentes de *Celtis*, lo que indica que esta región sería un área de endemismo y posible centro de diversificación para el género. Por otra parte, mediante un cladograma de área, se observa que las especies típicamente chaqueñas se separan claramente del resto y particularmente de *C. clauseniana*, que es exclusiva de BSEN. De esta manera se confirma la hipótesis planteada en cuanto a que las especies muestran un patrón evolutivo coincidente entre su filogenia y su biogeografía, y que el Chaco y los BSEN son entidades florísticas diferenciadas.

Palabras clave: *Celtis*, filogenia, biogeografía, Chaco, Bosques Secos Estacionales

Neotropicales

ABSTRACT

**PHYLOGENETIC AND BIOGEOGRAPHICAL STUDY OF THE GENUS *CELTIS*
(CANNABACEAE) FOR SOUTH AMERICA SOUTHERN CONE**

In the Southern Cone of South America the genus *Celtis* L. (Cannabaceae) is represented by about seven taxa of trees and shrubs, occurring in the Espinal, Chaco and the Domain of Neotropical Seasonally Dry Forests (SDTF) biogeographical regions. This thesis studied the genus by means of a combined molecular phylogenetic and morphological analysis. The particular distribution pattern of its species permits a biogeographic analysis to test phytogeographic hypothesis. Several collection trips were made in Argentina, Paraguay and Brazil, with a total of 194 specimens collected: 56 *C. tala*, 67 *C. pallida*, 25 *C. pubescens*/*C. brasiliensis*, 28 *C. chichape*, 10 *C. iguanaea* and 8 *C. sp.* Numerous herbaria were visited. In the morphological analysis 73 qualitative and quantitative characters were employed, both vegetative and reproductive. Multivariate analysis (PCA) of those 73 variables resulted in more than 58% of total variance being absorbed by the first two axis. Subsequently, the hierarchical classification defined seven morphospecies groups.

Molecular analyses were carried out employing chloroplastic (*matK*, *psbA-trnH*, *rpl14-rpl36*, *rps16*, *trnL-F*) and nuclear (*FA16180b*, ITS, 26S) markers. The combined phylogenetic and morphological analysis confirm the original hypothesis of the monophyletic character of *Celtis*. The same is observed in the phylogenetic tree resulting from the markers *FA16180b*, *psbA-trnH* and 26S, where it is also shown how 14 different taxa of *Celtis* are separated with a high support: *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. serratissima*/*C. sp. 3*, *C. spinosa*/*C. sp. 4*, *C. spinosissima*, *C. tala*, *C. sp. 1*=*C. sp. 2*, *C. sp. 5*, *C. sp. 6*, *C. sp. 7*, *C. sp. 8* and *C. sp. 9*. As a result, *Celtis lancifolia* (Wedd.) Miq. is rehabilitated and described for the Southern Cone.

For the biogeographical analysis, information on 1.515 specimens was used to construct distribution maps. Data analysis concluded by defining two biogeographical groups in the genus: the Chaco and Espinal species on one side, and the SDTF and more hygrophylous species on the other, being *C. chichape* somewhat intermediate. The probable centre of diversification is located from the area of Jujuy/Salta provinces political limits, south to the province of Catamarca. By means of an area cladogram, the typical Chaco species are clearly separated from the SDTF ones (*C. clauseniana*). Therefore, these species show an evolutionary pattern consistent with its phylogeny and biogeography, and the hypothesis that Chaco and SDTF vegetation are floristic entities of very different origins is accepted.

Keywords: *Celtis*, phylogeny, biogeography, Seasonally Dry Tropical Forests

INTRODUCCIÓN



INTRODUCCIÓN

Importancia del género *Celtis* y marco taxonómico

En la actualidad, siguiendo el criterio del sistema APG IV, el género *Celtis* L. se clasifica dentro de la Familia Cannabaceae Martinov (Stevens, 2001; Chase *et al.*, 2016). Esta familia que fue establecida por Martinov (1820) y cuya especie tipo es *Cannabis sativa* L., actualmente se ubica en el orden Rosales Bercht. & J. Presl (Chase *et al.*, 2016). En este último grupo taxonómico se incluyen otras ocho familias: Barbeyaceae Rendle, Dirachmaceae Hutch., Elaeagnaceae Juss., Moraceae Gaudich., Rhamnaceae Juss., Rosaceae Juss., Ulmaceae Mirb. y Urticaceae Juss. (Sytsma *et al.* 2002, Judd *et al.* 2009, Chase *et al.* 2016). Junto con las familias Moraceae, Ulmaceae y Urticaceae, Cannabaceae es parte del clado Urticoide ("*Urticalean clade*"), propuesto por Sytsma *et al.* (2002).

La circunscripción anterior de Ulmaceae s.l. (constituida por dos Subfamilias: Celtidoideae y Ulmoideae Engl. & Prantl) fue analizada por Wiegrefe *et al.* (1998) basado en análisis filogenéticos, quienes reclasificaron Ulmaceae s.l. en dos familias: Ulmaceae s.str. y Celtidaceae, elevando de rango a las subfamilias mencionadas. En este mismo trabajo (Wiegrefe *et al.*, 1998) los géneros estudiados de la familia Cannabaceae quedaron anidados junto con los de la familia Celtidaceae; teniendo en cuenta el principio de prioridad (Art. 11.3, Turland *et al.*; 2018) y dado que el primer nombre es el más antiguo para el grupo, corresponde clasificarlos dentro de la familia Cannabaceae (Martinov, 1820). Este criterio fue posteriormente aceptado por numerosos autores tales como Song *et al.* (2001), Sytsma *et al.* (2002), Sattarian (2006), Yang *et al.* (2013, 2017), Jin *et al.* (2020). Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre los diez géneros que hoy pertenecen a Cannabaceae (entre ellos: *Aphananthe* Planch., *Cannabis* L., *Celtis*, *Humulus* L. y *Trema* Lour.; Jin *et al.*, 2020) aún no están resueltas, principalmente debido a la falta de estudios moleculares que incluyan especies neotropicales del grupo (Sattarian, 2006; Yang *et al.*, 2013).

A nivel mundial, el género *Celtis* posee unas 70 especies distribuidas en regiones templadas y tropicales de ambos hemisferios (norte y sur). Comprende árboles o arbustos, muchas veces apoyantes, monoicos (Dottori y Hunziker, 1994; Sattarian, 2006). El Cono Sur Sudamericano abarca Argentina, sur de Brasil –estados de Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul-, Chile, Paraguay y Uruguay (Russell y Tokatlian, 2002). Dentro de esta región, el género *Celtis* se extiende por dichos países exceptuando Chile, y está representado por alrededor de siete taxones de árboles y arbustos usualmente denominados "talas" (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978). Su distribución biogeográfica está restringida a los Bosques Estacionales Neotropicales (BSEN *sensu* Prado, 2000, o SDTF por su traducción al inglés más usual), a los Subtropicales del Espinal (Lewis y Collantes, 1973) y Chaqueños de Sudamérica (Prado, 1993a y b). Se trata de un

género de gran importancia fisonómica de los tipos de vegetación en los que sus especies aparecen; así, los 'talas' son característicos del estrato arbustivo de los bosques del Espinal, del Chaco, de la Selva Pedemontana del Noroeste Argentino (NOA) y de la Selva Paranaense del Noreste Argentino (NEA) (Cabrera, 1971).

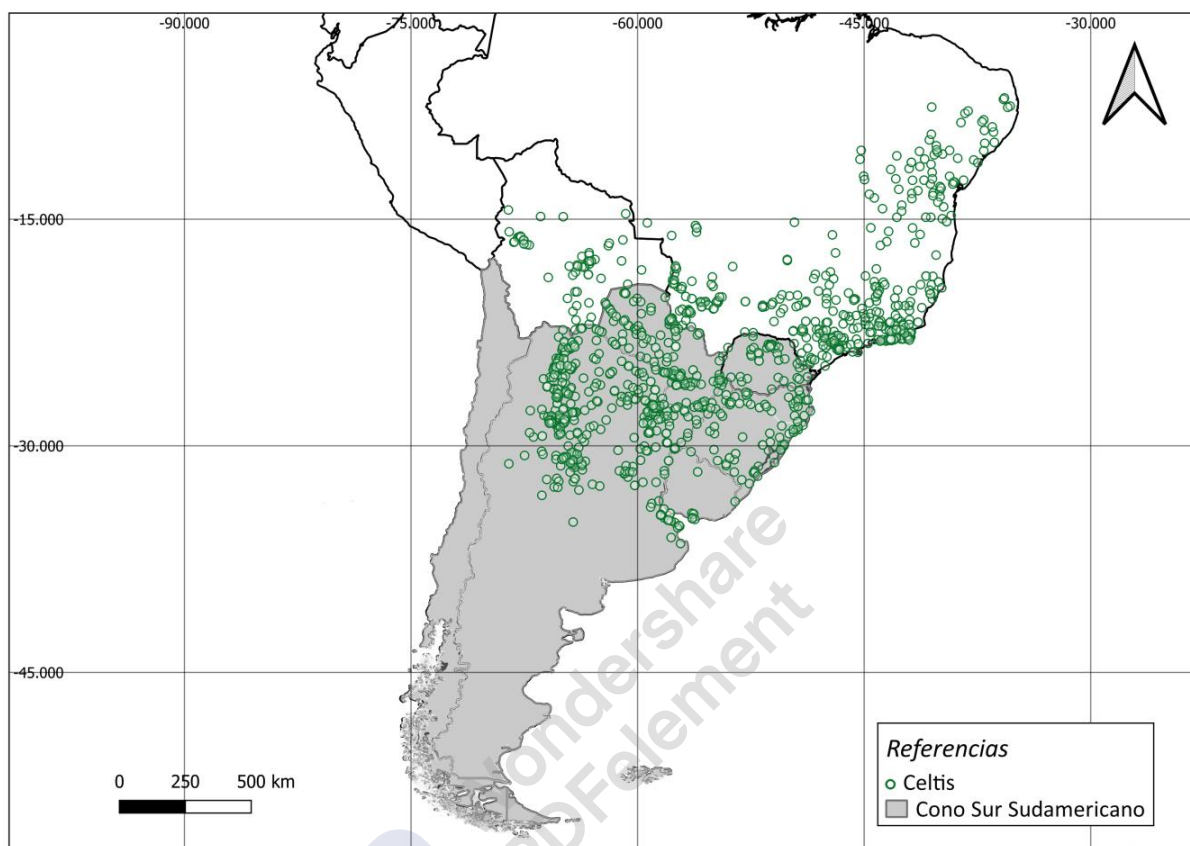


Fig. 1: Área de estudio. Mapa de distribución del género *Celtis* estudiado en esta tesis y detalle de la extensión del Cono Sur Sudamericano.

Una de las entidades del género es el distintivo 'tala' por antonomasia o 'tala árbol', cuyo nombre científico es *Celtis tala* Gillies ex Planch., especie muy abundante en el noroeste y centro de la Argentina y también dominante en los 'talares bonaerenses' que conforman el principal ecosistema boscoso nativo de la Región Pampeana (Matteucci, 2012). En estos bosques, Segura *et al.* 2020 explican que los talas ofrecen a las aves autóctonas (v.g. cardenal copete rojo - *Paroaria coronata* Miller, (1776)) distintos tipos de bases para la construcción de los nidos, y según estos autores al tener espinas y ramas zigzagueantes son importantes soportes estructurales para contenerlos y protegerlos de los depredadores. También ha sido frecuentemente citado en la toponimia argentina y en poemas y canciones folklóricas nacionales. Las hermosas palabras de del Cerro y Atahualpa Yupanqui (1957) en 'El Alazán' sólo pueden referirse a nuestro 'tala árbol', pues ningún otro tala tiene 'horqueta' excepto éste mismo: "En la horqueta de un tala hay un morral solitario, y hay un corral sin relinchos, mi alazán, te estoy nombrando".

Además, sus frutos son muy atractivos para alimentación de aves y otros animales o insectos, ya que es planta nutricia de al menos seis especies de mariposas diurnas (Haene,

2020) y casi todas las especies de *Celtis* han sido citadas con propiedades taníferas, colorantes o curtientes (Marzocca, 1993; Trillo y Demaio, 2007).

Al comenzar con este trabajo de tesis en el año 2015, el sitio del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (<http://www.darwin.edu.ar/>) sólo citaba como aceptadas a cuatro especies en el género para la región: *Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch., *Celtis chichape* (Wedd.) Miq., *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm., *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.; y otras cinco como 'desconocidas' cuyo status se explorará en profundidad.

Los criterios utilizados por los botánicos para diferenciar las especies del género han cambiado notoriamente a lo largo de los años. Entre los primeros autores que trabajaron en el grupo se destacan Planchon (1848, 1873), quien segregó a las especies del género *Celtis* en cuatro subgéneros: *Euceltis* Planch., *Mertensia* Planch., *Solenostigma* (Endl.) Planch., y *Sponioceltis* Planch., Weddell (1852) y Miquel (1853). En el siglo siguiente, otros autores destacados fueron: Baehni (1936) -quien hizo la revisión de las especies sudamericanas-, Hunziker y Dottori (1976), Romanczuk y del Pero de Martínez (1978), y Dottori y Hunziker (1994), estos últimos referidos exclusivamente a las especies nativas de Argentina, y Marchioretto (1988) y Marchiori *et al.* (2005) para el sur de Brasil. Más recientemente, Berg y Dahlberg (2001) hicieron la revisión de *Celtis* subg. *Mertensia*, al que pertenecen casi todas las especies de América del Sur. Este último trabajo, lejos de aclarar el panorama, aumentó la polémica al establecer sinonimias entre entidades claramente diferenciables a campo. Por ejemplo, Berg y Dahlberg (2001) sinonimizaron *C. pallida* var. *discolor* Hunz. & Dottori en *C. chichape*; *C. pallida* Torr. var. *pallida* y *C. tala* en *C. ehrenbergiana* mientras que *C. spinosa* Spreng. y *C. spinosissima* (Wedd.) Miq. fueron sinonimizadas en *C. iguanaea* (Tabla 1).

Tabla 1: Entidades aceptadas en la última revisión del género *Celtis* subgénero *Mertensia* (Berg y Dahlberg, 2001) y en esta tesis.

Especies aceptadas por Berg y Dahlberg (2001)	Entidades del Cono Sur incluidas en la sinonimia (Berg y Dahlberg, 2001)	Especies aceptadas al inicio de esta tesis (Chamorro et al., 2021)
<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. clauseniana</i>	<i>C. clauseniana</i>
	<i>C. fluminensis</i>	<i>C. fluminensis</i>
	<i>Mertensia brasiliensis</i>	<i>C. brasiliensis</i>
<i>C. chichape</i>	<i>C. sericea</i> <i>C. pallida</i> subsp. <i>sericea</i> <i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i> <i>C. tala</i> f. <i>velutina</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>
	<i>Momisia chichape</i> <i>C. tala</i> var. <i>chichape</i> <i>C. pubescens</i> var. <i>chichape</i>	<i>C. chichape</i>
<i>C. ehrenbergiana</i>	<i>C. tala</i> f. <i>obtusata</i>	<i>C. chichape</i>
	<i>C. tala</i> f. <i>subtomentosa</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i> ?
	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i> <i>C. tala</i> var. <i>pallida</i> <i>C. spinosa</i> var. <i>pallida</i> <i>C. tala</i> f. <i>subpilosa</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>
	<i>C. bonplandiana</i> <i>C. tala</i> var. <i>gaudichaudiana</i>	<i>C. spinosa</i>
	<i>C. lancifolia</i>	<i>C. spinosissima</i>
	<i>C. tala</i> <i>C. tala</i> var. <i>gilliesiana</i> <i>C. tala</i> var. <i>sellowiana</i> <i>Momisia integrifolia</i> <i>C. tala</i> var. <i>weddelliana</i> <i>C. spinosa</i> var. <i>weddelliana</i> <i>C. weddelliana</i> <i>C. sellowiana</i>	<i>C. tala</i>
	<i>C. flexuosa</i> var. <i>glabrifolia</i>	<i>C. tala</i> ?
<i>C. iguanaea</i>	<i>C. spinosa</i>	<i>C. spinosa</i>
	<i>C. spinosissima</i>	<i>C. spinosissima</i>

Entre las numerosas críticas que se le pueden hacer a la revisión de Berg y Dahlberg (2001) se pueden destacar las siguientes: 1- se utilizaron caracteres morfológicos demasiado variables para diferenciar las entidades, como por ejemplo la pilosidad de la lámina foliar; 2- no queda claro de su lectura, si todo el análisis fue hecho exclusivamente con material de herbario, o si se hizo trabajo de campo complementario, ni tampoco si fueron examinados en detalle todos los ejemplares tipo; y 3- no se aclaran suficientemente los criterios utilizados para establecer sinonimias cuando se tratan los taxones individualmente (Oakley y Prado, 2013a, b). Otro autor (Henrickson, 2010) también sembró profundas dudas sobre los criterios empleados por Berg y Dahlberg (2001) para adoptar sus criterios taxonómicos, y postuló la necesidad de trabajo de campo en el Chaco de Argentina

para conocer mejor estas entidades. Las observaciones de Henrickson (2010) son sumamente atinadas, particularmente para alguien que nunca visitó el Cono Sur, pues nuestra experiencia de campo nos indica que las especies de *Celtis* presentan enorme variabilidad morfológica dentro de un mismo individuo, especialmente a nivel de hojas y espinas, caracteres particularmente empleados por Berg y Dahlberg (2001) para distinguir o sinonimizar a las especies hoy reconocidas. Es de destacar que en el tratamiento del género *Celtis* para la Flora del Valle de Lerma, Novara (2009) tampoco acepta el criterio de esos autores, y considera a *C. tala* y a *C. pallida* como especies diferentes, así como Asmus (2016). Más recientemente, y siguiendo con el mismo criterio, Souza (2019) reconoce esas mismas especies y también considera a *C. spinosa* y *C. spinosissima* como especies distintas de *C. iguanaea*.

Por lo expuesto, el género presenta varios problemas taxonómicos irresueltos y resulta necesaria una nueva revisión de las especies del Cono Sur, ya indicada como necesaria por Henrickson (2010), y posteriormente por Oakley y Prado (2013a, b), Asmus *et al.* (2018) y Souza (2019), realizando más trabajos de campo y empleando técnicas modernas –v.g. moleculares– que complementen el estudio tradicional morfológico. Un trabajo similar fue llevado a cabo por Sattarian (2006) para aquellas originarias de África y por Souza (2019) para las de Brasil. Así es como resulta pertinente un estudio filogenético profundo de este conjunto de especies para establecer con certeza si conforman un grupo monofilético o no, en el rango taxonómico que les corresponda.

Desde el punto de vista biogeográfico, mientras que *C. tala* y *C. pallida* var. *discolor* al parecer son exclusivas del dominio fitogeográfico Chaqueño es posible que algunas especies del género sean típicas de áreas fitogeográficas de los BSEN. Esta particular distribución geográfica constituye un excelente punto de partida para poner a prueba varias de las hipótesis fitogeográficas planteadas por Prado (1991), como aquella de que el Chaco es una entidad florísticamente distinta del resto de los bosques secos sudamericanos (Prado, 1993b y 2000).

Objetivo general

Estudiar monográficamente el género *Celtis* para el Cono Sur Sudamericano de modo de esclarecer su taxonomía y establecer la filogenia del grupo, tanto por métodos morfológicos convencionales como moleculares y relacionar sus vínculos filogenéticos con la biogeografía del género.

Objetivos específicos

1. Resolver la taxonomía de las especies del género *Celtis* en el Cono Sur Sudamericano por medio de morfología comparada, tomando datos de caracteres morfológicos y elaborando claves dicotómicas que permitan identificar las entidades específicas.
2. Comprender la filogenia de las especies de *Celtis* sudamericanas con énfasis en el Cono Sur, amplificando y secuenciando los marcadores *ndhF*, *rps16*, *trnL-F* e ITS, y comparando filogenéticamente este género y sus afines bajo la hipótesis de que conforman un grupo monofilético congruente.
3. Dilucidar patrones biogeográficos de las especies de *Celtis* en el Cono Sur Sudamericano y establecer si muestran un patrón evolutivo coincidente.

Hipótesis

- Los taxones pertenecientes al género *Celtis* conforman un grupo monofilético.
- La combinación de caracteres morfológicos y moleculares permiten resolver las problemáticas taxonómicas del género, diferenciando y circunscribiendo a las entidades específicas.
- La filogenia y biogeografía de las especies muestran un patrón evolutivo coincidente.

CAPÍTULO I: ANÁLISIS MORFOLÓGICO



CAPÍTULO I: ANÁLISIS MORFOLÓGICO

I.1 INTRODUCCIÓN

En 1848 Planchon propuso la segregación de todas las especies del género *Celtis* en cuatro subgéneros: *Euceltis* Planch., *Mertensia* Planch., *Solenostigma* (Endl.) Planch., y *Sponioceltis* Planch. Para distinguir estos grupos taxonómicos, Planchon (1848) empleó caracteres tales como la ausencia o presencia de espinas, o la división o no del ápice de los lóbulos estigmáticos. Así, dentro de la diversidad morfológica del género se encuentran taxones arbóreos o arbustivos, monoicos, espinosos (subg. *Mertensia*) o inermes (Planchon, 1848).

Todas las especies nativas del género *Celtis* del Cono Sur Sudamericano pertenecen al subg. *Mertensia*. Éstas se caracterizan por ser árboles o arbustos, siempre espinosos, con hojas alternas, simples, trinervadas, con márgenes enteros o con dientes; generalmente se encuentran domacios (del latín '*domatium*' – pequeña casa) que son estructuras huecas que se encuentran en la superficie foliar abaxial (envés de la hoja), distribuidos entre las bifurcaciones de las tres nervaduras principales y también a lo largo de las nervaduras secundarias y terciarias. Las flores son pequeñas, verde-amarillentas, de dos tipos: estaminadas y perfectas. Las flores perfectas presentan el ápice de las ramas estigmáticas bifido. El fruto es una drupa elipsoide, globosa u ovada, uniseminada, compuesta de un endocarpo calcificado comúnmente llamado pireno (Planchon, 1848; Miquel, 1853; Baehni, 1936; Souza, 2019; Zamengo *et al.*, 2020a). La morfología de los pirenos tiene alto valor taxonómico, debido a que las características relacionadas al tamaño, coloración, presencia de apículo y la ornamentación de su superficie, varían entre las distintas especies del género (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994; Sattarian, 2006; Novara, 2009).

El subgénero *Mertensia* presenta importantes problemas taxonómicos; los criterios utilizados por los botánicos para diferenciar las especies han cambiado notoriamente a lo largo de los años (Miquel, 1853; Baehni, 1936; Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994; Berg y Dahlberg, 2001). Uno de los casos más notorios es el de *C. ehrenbergiana*; según Berg y Dahlberg (2001) es un taxón que abarca a *C. tala* y a *C. pallida* var. *pallida* en su sinonimia. Sin embargo, de acuerdo a los estudios de Henrickson (2010), Asmus *et al.* (2018) y Souza (2019) estos dos taxones son claramente diferenciables e independientes. Otra problemática es la del taxón *C. iguanaea*, nombre ampliamente usado en todo el Neotrópico, descrito originalmente con escasas características morfológicas y éstas sobre todo vegetativas, que dificultan su reconocimiento.

De acuerdo a todo lo anteriormente expuesto, queda en evidencia que las estructuras morfológicas tanto vegetativas como reproductivas que se utilizaron a lo largo de la historia taxonómica del género *Celtis* para diferenciar los taxones, fueron interpretadas con distintos criterios por los numerosos autores que los estudiaron (Kunth, 1817; Sprengel, 1825; Planchon, 1848; Klotzsch, 1847; Liebmann, 1851; Weddell, 1852; Miquel, 1853; Baehni, 1936, 1937; Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994; Berg y Dahlberg, 2001), dificultando así la identificación certera de las entidades. Sólo más recientemente se ha indicado y puesto el acento sobre este problema (Henrickson, 2010; Oakley y Prado, 2013a, 2013b; Asmus *et al.*, 2018; Souza, 2019; Zamengo *et al.*, 2020a; Chamorro *et al.*, 2021).

Tomando en consideración la ausencia de un criterio homogéneo en la literatura en general y en la revisión de Berg y Dahlberg (2001) en particular, que llevó a esos autores a establecer numerosas sinonimias sin fundamentación explícita, sumado a los fuertes cuestionamientos realizados a dicha revisión (Torres y Luca, 2005; Henrickson, 2010; Oakley y Prado, 2013a, 2013b; Asmus *et al.*, 2018; Souza, 2019 y Zamengo *et al.*, 2020a), se realiza en este capítulo un análisis morfológico exhaustivo de las principales estructuras vegetativas y reproductivas con importancia taxonómica para las especies nativas del Cono Sur Sudamericano.



I.2 MATERIALES Y MÉTODOS

I.2.1 Muestreo, colección y visitas a herbarios

Se realizaron numerosos viajes de colecta: dos en 2016, el primero al NOA y el segundo al NEA; uno a la República del Paraguay en 2017; otro a la provincia de Buenos Aires en 2018, para incorporar muestras de los emblemáticos talaes bonaerenses; de esta manera se abarcó una gran parte de la distribución del género en el Cono Sur (Fig. 2). Finalmente, se realizó otro viaje al sudeste brasileño en 2019 (estado de São Paulo, fuera de los límites geopolíticos del Cono Sur), donde se realizaron observaciones a campo de entidades que también se distribuyen en la región bajo estudio.

Se colectaron especímenes creciendo naturalmente en áreas lo más conservadas posibles. Para ello, se hicieron recorridas exhaustivas en varias provincias de la Argentina: Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero y Tucumán. Se hicieron además tramos de viajes de campaña a puntos específicos de ciertas provincias, en la búsqueda de materiales de distribución conocida; por ejemplo, a Buenos Aires, Formosa, Misiones y San Luis. Adicionalmente, se realizó trabajo de campo en el centro-este de Paraguay, recorriendo los departamentos de Concepción, Cordillera, Guairá, Paraguarí y Presidente Hayes, y por último, en el estado de São Paulo en Brasil. Se consideró así un amplio gradiente altitudinal desde la llanura pampeana hasta las serranías del NOA (de 12 m s.n.m. a 1.500 m s.n.m.), de modo de cubrir la variabilidad morfológica y ambiental existente en el área de distribución de los taxones. Cada viaje consistió en extensas recorridas y reconocimiento de la vegetación de la zona, de donde se seleccionaron los ejemplares a ser coleccionados y muestreados para este estudio. La pre-identificación de los ejemplares se hizo empleando las claves y descripciones elaboradas por Hunziker y Dottori (1976), Romanczuk y del Pero de Martínez (1978), y Dottori y Hunziker (1994), y la experiencia personal del equipo de trabajo.

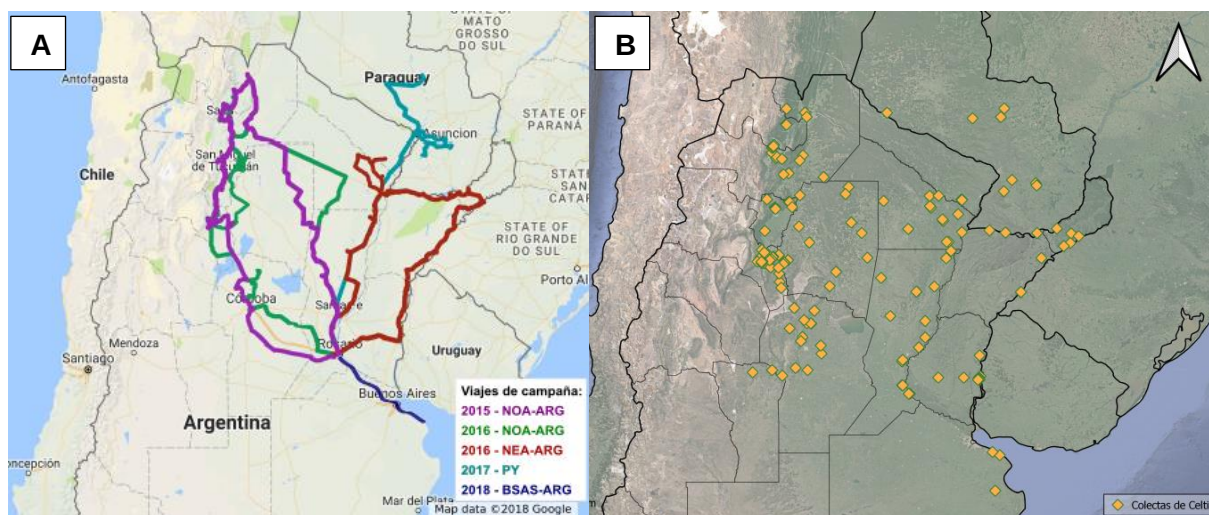


Fig. 2: **A:** Recorridos terrestres de los viajes de campaña en Argentina y Paraguay. **B:** Colectas propias mapeadas con Qgis.

Debido a la gran variabilidad morfológica que presentan las especies estudiadas, se recolectó y herborizó material de las ramas tanto apicales (que se cortaron con tijera telescópica de altura) como basales. De cada individuo se colectaron cuatro ramas, con estructuras reproductivas cuando fue posible, y representativas de la variabilidad observada en el individuo. Se identificó el material colectado con un código de espécimen que hace referencia a la pre-identificación (v.g.: Cch: *C. chichape*, Ct: *C. tala*, etc.), seguido de un acrónimo de la provincia de colecta. Adicionalmente se seleccionaron diez hojas, lo más variables posible, que se colocaron lo más extendidas posible en sobres de papel madera para luego escanearlas y poder tomarle las medidas morfométricas. Por último, se colectaron hojas en buen estado fitosanitario (se eligieron los brotes u hojas más jóvenes), las que se conservaron en sílica gel o sino en sal gruesa (Carrió y Rosselló, 2014) para la rápida disecación del material que permita posteriormente extraerles el ADN. El material colectado en cada punto de muestreo se complementó con el relevamiento de información a campo, consistente en: punto GPS y elevación, dimensiones del individuo (altura y diámetro), tipo de vegetación y especies acompañantes, tipo de suelo, y otras observaciones de interés. También se tomaron fotografías de cada ejemplar en el campo. Se acondicionó el material colectado siguiendo las técnicas de herborización tradicionales (prensado, cambio de papeles secantes, frizado y secado) para el posterior análisis morfológico e incorporación a los herbarios correspondientes. También se realizó el pasaje de datos de planillas de campo a planillas digitalizadas.

El material correspondiente a cada voucher de herbario se ingresó a los herbarios Juan Pablo Lewis-UNR de la FCA-UNR-IICAR, y en Paraguay a FCQ y FACEN (acrónimos de acuerdo a Thiers, 2022, Anexo I). En cuanto a las muestras de folíolos dispuestos en bolsas o sobres con sílica gel, las mismas fueron ubicadas en cajas plásticas herméticas para evitar que se humidifiquen.

Adicionalmente, se visitaron y consultaron 19 herbarios, de los cuales ocho son internacionales: E, FACEN, FCQ, IAC, K, P, PMSP y SPF; y 11 nacionales: BA, BAA, BAB, CTES, CORD, LIL, LP, MCNS, SF, SI y UNR. En dichas instituciones se realizó una revisión de los ejemplares del género *Celtis* presentes en la colección. Allí se tomaron los datos correspondientes a dichas colectas, así como también se fotografió todo el material consultado y algunos fueron analizados morfológicamente.

También se trabajó con la base de datos on line JStor Global Plants (<http://plants.jstor.org>) para la consulta y visualización de imágenes de los tipos nomenclaturales de las especies. Asimismo se consultaron imágenes de portales virtuales de herbarios internacionales tales como: Kew Royal Botanic Gardens (<http://www.kew.org/herbcat>), Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), y del Programa Re flora de Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>). Cuando la resolución lo permitió, se analizaron algunas fotografías utilizando el software para análisis morfométrico de imágenes TpsDig2 v2.05 (Rohlf, 2006). Además se consultaron bases de datos nacionales como el banco de imágenes IRUPÉ, asociado al Herbario SF (<https://www.fca.unl.edu.ar/prodocova/IRUPE>) y Argentinat (<https://www.argentinat.org/>).

I.2.2 Análisis morfo-descriptivo

En el análisis se emplearon tanto ejemplares de colecta propia, como aquellos presentes en los herbarios visitados y/o consultados. Se consideraron en un principio 58 caracteres, tanto cualitativos como cuantitativos, según detalla la Tabla 1. Para la selección de estos atributos se tomaron en cuenta caracteres ya empleados en la bibliografía (v.g.: Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994; Asmus 2016), así como otros que se consideraron *a priori* como de posible valor diagnóstico.

Para el análisis morfométrico se escanearon hojas y frutos sobre contraste blanco que luego se midieron mediante el programa tpsDig (Rohlf, 2006). Para algunas características se recurrió a la utilización de un calibre digital (0-150 mm, marca Wembley) o regla milimetrada (Fig. 3). También se evaluaron caracteres cualitativos tales como superficie del pireno, pilosidad de hojas y exocarpo, mediante lupa Mikoba S2040 con luz led 20X y 40X con cámara y a través de un microscopio digital USB Gadnic con luz led de 40X a 1000X con cámara (Fig. 3).

Con respecto a caracteres reproductivos y su observación, se conservaron flores en formaldehído-alcohol 90-ácido acético (FAA) y alcohol 70%, a las cuales se les hizo un estudio minucioso bajo lupa siguiendo los criterios de Dottori y Hunziker (1994), incluyendo la toma de fotografías. Se midieron y evaluaron: tipo de ramas estigmáticas (bífidas o bilobuladas/ sésiles o sobre estilo corto), pilosidad del ovario, pilosidad del fruto, ancho y

largo del fruto y del pireno y superficie del pireno. Para medir la longitud del estilo se tomó como referencia la línea que se forma en el punto de inflexión entre la curvatura del ovario y el estilo (punto rojo en la intersección de las dos líneas amarillas), y se midió la distancia desde esa línea (línea roja) hasta la base de las ramas estigmáticas (línea negra, Fig. 4) utilizando tpsDig (Rohlf, 2006).

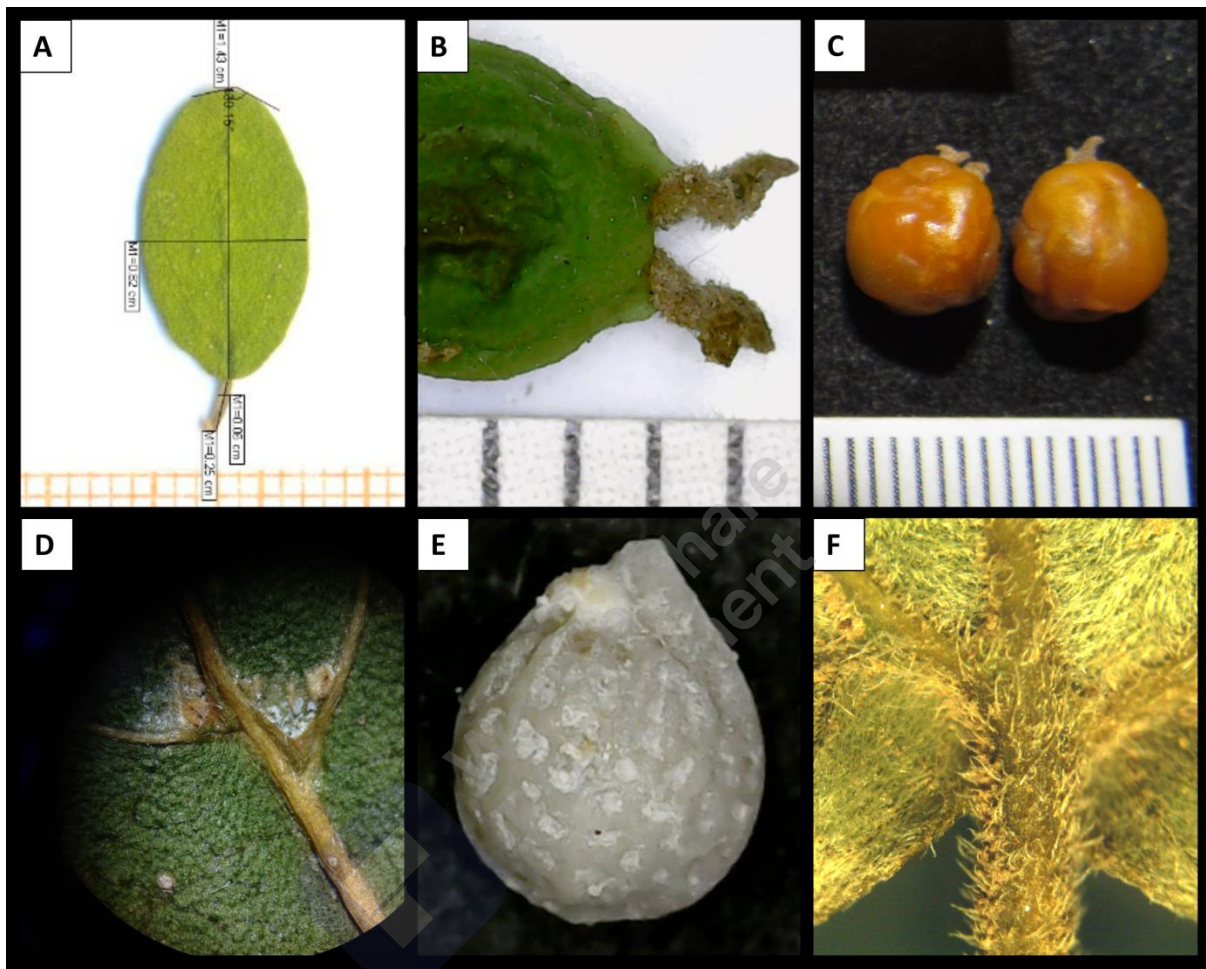


Fig. 3: Ejemplos de variables cuantitativas (superior) medidas con tpsDig y cualitativas (inferior) observadas mediante lupa Mikoba S2040 y microscopio digital Gadnic. **A:** longitud y ancho de la lámina foliar y del pecíolo, y ángulo de incidencia del ápice foliar. **B:** longitud y ancho del ovario, estilo y ramas estigmáticas. **C:** longitud y ancho del fruto drupáceo. **D:** tipo de domacios. **E:** forma y superficie del pireno. **F:** pilosidad del envés foliar.

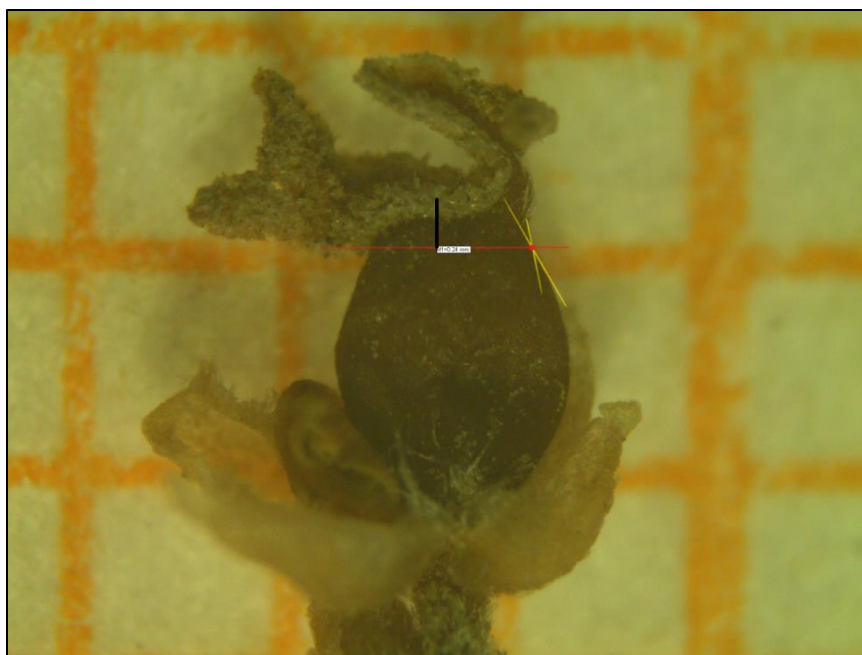


Fig. 4: Detalle de las referencias tomadas para medir longitud del estilo. La línea negra indica el segmento considerado.

Para el estudio de los endocarpos calcificados, se seleccionaron específicamente frutos maduros, dado que se ha observado que el grado de maduración influye directamente en el tamaño, rigidez, ornamentación y formación o no de apículos en los pirenos. Los frutos fueron hervidos por aproximadamente 3-5 minutos en agua corriente para desprender el epicarpo y el mesocarpo. Luego con ayuda de pinzas se les extrajo cuidadosamente los restos de pulpa. Finalmente, para limpiarlos completamente se utilizó Cloro (Cl) puro en el caso de las especies con pirenos blancos, y agua en el caso de las que presentan pirenos de color castaño o crema para preservar así su coloración natural (Zamengo *et al.*, 2020a).

Para la caracterización de las estructuras vegetativas y reproductivas, se adoptaron los siguientes criterios en cuanto a la terminología: para los colores se adaptó la paleta de colores de Beentje (2010) (Anexo II); en lo referente a forma, ápice y base de las láminas foliares se siguió a Hickey (1973) y a Radford *et al.* (1974); para los tipos de indumento y superficie foliar a Radford *et al.* (1974) y Gonçalves y Lorenzi (2011); para los domacios a O'Dowd y Willson (1989); para la caracterización del estigma, grados de incisión de las ramas estigmáticas y para las ornamentaciones de los pirenos se siguió a Font Quer (2001).

1.2.3 Análisis estadístico morfológico

Para las variables cuantitativas tanto vegetativas como reproductivas (Tablas 2 a 5), se hicieron múltiples mediciones por ejemplar analizado (cinco para caracteres de ramas vegetativas, frutos, pirenos y diez para hojas), intentando abarcar en lo posible los valores mínimos y máximos observados para cada carácter. Los valores obtenidos luego fueron empleados para calcular un promedio para cada variable, para cada individuo estudiado. En

el caso de los caracteres cualitativos, debido a que dentro de un mismo ejemplar muchas veces se presentó una gran variación, se tuvieron en cuenta, para todos los casos, cinco observaciones dentro de cada espécimen.

Con los datos cargados en una planilla Excel se procedió a preparar y adecuar la matriz de datos. En el caso de los datos faltantes (reproductivos para algunos especímenes) se realizó una imputación automática de los mismos mediante el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001; 2009). Por otro lado, se procedió a transformar aquellas variables categóricas en variables llamadas 'dummy', es decir que las variables categóricas X con k categorías se transformaron en k-1 variables binarias (con valor 0 ó 1). Luego, todos los datos fueron estandarizados para que puedan ser comparables entre sí.



Tabla 2: Caracteres cualitativos vegetativos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones de *Celtis*.

CUALITATIVOS-VEGETATIVOS		
Carácter	Código	Estado
Hábito	Hab	Árbol (Arb) /Árbol escandente (Arb.esc) /Arbusto (Arbu) /Arbusto escandente (Arbu.esc)
Corteza Color	Cort.Col	Grisácea (Gris, = <i>cinereous</i>) /Castaña (Cast, = <i>chestnut</i>)
Corteza Tipo	Cort.Tipo	Lisa (Lisa) /Rugosa (Rug)
Haz Brillo	Epi.Bri	Brillante (B) / Algo Brillante (AB) / No Brillante (NB)
Haz Escabrosidad	Epi.Escab	Escabroso (E) / Medianamente Escabroso (ME) / No Escabroso (NE)
Forma Hoja	FH	Oval (O) / Oval-lanceolada (O.L) / Elíptica (E) / Cordada (Cord) / Suborbicular (SO)
Margen Tercio Inferior	MTI	Entero (E) / Subentero (SE) / Irregular (I) / Crenado-Serrado (SC) / Aserrado (AS) / Serrulado (SU)
Margen Tercio Medio	MTM	Entero (E) / Subentero (SE) / Irregular (I) / Crenado-Serrado (SC) / Aserrado (AS) / Serrulado (SU)
Margen Tercio Superior	MTS	Entero (E) / Subentero (SE) / Irregular (I) / Crenado-Serrado (SC) / Aserrado (AS) / Serrulado (SU)
Lámina Concolor	LamConc	Concolor (Conc) / Discolor (Disc)
Lámina Simetría	LamSim	Simétrica (Sim) / Asimétrica (Asim)
Ápice Foliar Ángulo	AF.Ang	Agudo (Agu) / Obtuso (Obt)
Ápice Foliar Mucronado	AF.Mucr	Mucronado (Mucr) / No Mucronado (No Mucl)
Ápice Foliar Forma	AF.Form	Atenuado (Ate) / Acuminado (Acu) / Caudado (Cau) / Redondeado (Red) / Emarginado (Emarg)
Base Foliar Simetría	BF.Sim	Simétrica (Sim) / Asimétrica (Asim)
Base Foliar Forma	BF.Form	Cuneada (Cun) / Obtusa (Obt) / Redondeada (Red) / Subcordada (Scor)
Contraste Nervadura/Lámina	ContrNerv.Lam	Contraste (Cont) / No Contraste (No.Cont)
Domacio Tamaño Basal	Dom.Tam.Bas.	Ausente (A) / Grande (G) / Pequeño (P)
Domacio Tamaño Medio	Dom.Tam.Med.	Ausente (A) / Grande (G) / Pequeño (P)
Domacio Tamaño Superior	Dom.Tam.Sup.	Ausente (A) / Grande (G) / Pequeño (P)
Domacio Conspicuo	Dom.Consp	Ausente (A) / Conspicuo (Consp) / Inconspicuo (Inconsp)
Domacio Pilosidad	Dom.Pilos	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu) / Velutino (Ve)
Domacio Ciliado	Dom.Cil	Ciliado (Cil) / No Ciliado (No.Cil)
Lámina Pilosidad Envés	Lam.Pilos.Envés	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu) / Velutino (Ve)
Nervadura Pilosidad Envés	Nerv.Pilos.Envés	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu) / Velutino (Ve)
Pecíolo Pilosidad Envés	Pec.Pilos.Envés	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu) / Velutino (Ve)
Pecíolo Pilosidad Haz	Pec.Pilos.Haz	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu)
Lámina Pilosidad Haz	Lam.Pilos.Haz	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu)
Nervadura Pilosidad Haz	Nerv.Pilos.Haz	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu)
Espina Tipo	Esp.Tipo	Ausente (A) / Caulinares (EC) / Caulinares y Estipulares (ECE) / Estipulares Solitarias (EES) / Estipulares Geminadas (EEG)
Espina Forma	Esp.Forma	Ausente (A) / Curvas (C) / Rectas (R) / Rectas y Curvas (R.C) / Semicurvas (SC)
Espina Color	Esp.Col	Grisácea = <i>Cinereous</i> (Gris) /Castaña = <i>chestnut</i> (Cast)
Espina Pilosidad	Esp.Pilos	Glabro (G) / Subglabro (SG) / Piloso (Pi) / Pubescente (Pu) / Velutina (Ve)

Tabla 3: Caracteres cualitativos reproductivos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones de *Celtis*.

CUALITATIVOS-REPRODUCTIVOS		
Carácter	Código	Estado
Ovario Pilosidad	Ovario.Pilos	Glabro (G), Subglabro (SG), Piloso (Pi), Pubescente (Pu), Velutino (Ve)
Ramas estigmáticas Tipo	Ramas estigm.Tipo	Bífidas (R.E.Bifidas) o Bilobuladas (R.E.Bilobuladas)
Estilo Tipo	Estilo.Tipo	Nulo (nulo), inconspicuo (inc), conspicuo (cons)
Fruto Pilosidad	Fruto.Pilos	Glabro (G), Subglabro (SG), Piloso (Pi), Pubescente (Pu), Velutino (Ve)
Pireno Forma	Pireno.Form	Oval (O), Globosa (G)
Pireno Apiculado	Pireno.Api	Apiculado (Api), No apiculado (N.A)
Pireno Ornamento	Pireno.Ornament	Alveolado (A), Alveolado-Crateriforme (AC), Verrugoso-Regular (VR), Verrugoso-Irregular (VI)
Pireno Rigidez	Pireno.Rigidez	Blando (B), Rígido (R)
Pireno Color	Pireno.color	Marfil =ivory (M), Rosa claro =cream (C), Marrón =tawny (T)

Tabla 4: Caracteres cuantitativos vegetativos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones *Celtis*.

CUANTITATIVOS-VEGETATIVOS	
Carácter	Código
Hoja Longitud Total	Hoja.Long.Total
Lámina Longitud	Long.Lam
Lámina Ancho	Ancho.Lam
Pecíolo Longitud	Pec.Long
Pecíolo Ancho	Pec.Ancho
Ángulo Lámina	Angulo.Lam
Domacios Número Total	Dom.Num.Total
Domacios Cantidad Tercio Basal	Dom.Cant.Bas.
Domacios Cantidad Tercio Medio	Dom.Cant.Med.
Domacios Cantidad Tercio Superior	Dom.Cant.Sup.

Tabla 5: Caracteres cuantitativos reproductivos empleados en el análisis estadístico morfológico en taxones de *Celtis*.

CUANTITATIVOS-REPRODUCTIVOS	
Carácter	Código
Estilo Longitud	Estilo.Long
Pedúnculo Longitud	Pedunculo.Long
Fruto Largo	Fruto.Largo
Fruto Ancho	Fruto.Ancho
Pireno Largo	Pireno.Largo
Pireno Ancho	Pireno.Ancho

Con esta información se realizaron análisis estadísticos multivariados, a fin de poder detectar aquellas variables que estarían contribuyendo en mayor medida a la variabilidad total entre individuos, y evaluar el agrupamiento de individuos resultante mediante los caracteres estudiados.



Para llevarlo a cabo se utilizaron los programas Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2013) y PAST (Hammer *et al.*, 2001; 2009). Primero se obtuvieron las Estadísticas Descriptivas y luego se realizaron los siguientes análisis multivariados: Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis de Conglomerados (AC).



I.3 RESULTADOS

I.3.1 Muestreo, colección y visitas a herbarios

Se recorrieron 14 provincias de Argentina, cuatro departamentos de Paraguay y partes de un estado de Brasil. En estos recorridos se colectaron y muestrearon 194 especímenes, pre-identificados del siguiente modo: 56 como *Celtis tala*, 67 como *C. pallida*, 25 en el complejo *C. pubescens/C. brasiliensis*, 28 como *C. chichape*, y 10 como *C. iguanaea*. Además, hubo ocho colectas que no se pudieron pre-determinar y que adjudicamos *a priori* de manera informal a morfoespecies incógnita según su semejanza morfológica (*C. sp.1*, *C. sp. 2* y *C. sp. 3*) o al grupo indeterminado (como *C. sp. los 'indet.'*). Pre-identificamos como *C. sp. 1* a un individuo de la provincia de Córdoba que no se corresponde con ninguno de los *Celtis* conocidos hasta ahora; como *C. sp. 2* a un grupo de individuos similares a *C. iguanaea* pero con algunos caracteres diferentes, *C. sp. 3* a algunos individuos de Paraguay notoriamente distintos a los ejemplares de *Celtis* de Argentina y como *C. sp. a* todos aquellos individuos 'indet.' que presentaron características intermedias y no logramos incluir en ningún grupo. Las diversas especies acompañantes que se registraron en las localidades donde fueron muestreados los ejemplares de *Celtis* pueden ser consultadas en el Anexo II.4.

Como resultado de las visitas y consultas de los 19 herbarios mencionados anteriormente, se pudo examinar cuidadosamente numerosas exsiccata, fotografiar y tomar datos que fueron cruciales para el análisis morfológico aquí detallado. Concretamente, y en sumatoria total, a lo largo de todas las visitas a herbarios nacionales e internacionales, se revisaron más de 3.000 ejemplares de *Celtis* spp. de Sudamérica.

I.3.1.1 Aspectos exomorfológicos vegetativos del género *Celtis*

I.3.1.1.1 Hábito

Las especies de *Celtis* pertenecientes al Cono Sur Sudamericano pueden ser clasificadas en dos tipos conforme al hábito: arbustivas o arbóreas. Los arbustos se caracterizan por medir de 5 a 6 m de altura y poseer varias ramificaciones desde la base sin formar un tronco definido. Las especies arbóreas varían de 5 a 12 m de altura formando un tronco definido. Dentro de estos hábitos se puede encontrar esta variabilidad:

- a) Arbustos escandentes: presentan ramas secundarias que emergen de forma irregular, sin un patrón definido, mezclándose las ramas basales y apicales y en general se apoyan en las especies leñosas vecinas (v.g.: *C. iguanaea*).
- b) Arbustos no escandentes: crecen de manera ordenada, diferenciándose ramas basales y apicales y por lo general no se apoyan sobre otras especies (v.g.: *C. pallida*).

- c) Árboles: presentan un tronco bien definido que remata en una copa bien desarrollada (v.g.: *C. tala*).
- d) Árboles escandentes: algunos individuos de especies descritas como arbustos escandentes, pueden presentar un tronco definido (v.g.: *C. chichape*).

Frecuentemente, después de una poda o corte accidental de ramas, surgen nuevos brotes vigorosos ('chupones') con características morfológicas distintas a las ramas originales. Las principales características que varían son: tipo de espinas, forma, tamaño y densidad de tricomas de las hojas (*C. tala*).

I.3.1.1.2 Corteza

En algunas especies del género la textura de la corteza puede ser importante para la identificación preliminar de los taxones. Por lo general, en la mayoría de las especies del Cono Sur Sudamericano la corteza es lisa, diferenciándose bien de la de *C. tala* que es rugosa con fisuras longitudinales.

I.3.1.1.3 Ramas

Las ramas en *Celtis* son siempre lenticeladas, con lenticelas que pueden variar desde conspicuas (blancas o amarillentas) a inconspicuas. En cuanto a la morfología de las ramas, es de destacar que entre las juveniles y las más antiguas se presentan diferencias muy notables. En las ramas juveniles y/o en los chupones las coloraciones de la corteza varían de grisáceas (=cinereous) como en *C. chichape* y *C. tala*, amarillentas (=lemon) como en *C. brasiliensis/pubescens* a castañas (=chestnut) como en *C. iguanaea* (Anexo II-paleta de colores). Esta característica puede ser utilizada para la identificación de algunos taxones, tanto en el campo como en material de herbario.

I.3.1.1.4 Espinas

La presencia de espinas en las ramas de *Celtis* es una característica exclusiva de las especies del subgénero *Mertensia*. En general, las espinas pueden presentar tres coloraciones, observables tanto a campo como en materiales herborizados: verdes "emerald" (en ramas jóvenes), grisáceas (*C. chichape*, *C. pallida* y *C. tala*) o castañas "chestnut" (*C. brasiliensis/pubescens* y *C. iguanaea*) (Anexo II-paleta de colores). Según el origen de las espinas, se pueden clasificar en:

- a) Caulinares, se trata de braquiblastos con ápice espinoso. La presencia de braquiblastos cuyo ápice remata en una espina, caracterizados por la presencia de hojas a lo largo de las "espinas", es una característica exclusiva de *C. pallida*.
- b) Estipulares, de origen foliar como ocurre en la mayoría de las especies.

Por otro lado, las espinas de origen estipular pueden presentar dos patrones de emergencia: **geminadas**, cuando las espinas emergen a ambos lados de la base foliar (*C. tala*) o **solitarias**, cuando sólo una espina emerge (semejando agujijones), las que en

muchos casos persisten luego de la caída de la lámina foliar o cuando esta última no desarrolla (*C. iguanaea*). También pueden ser clasificadas según su forma en tres tipos:

- 1) Rectas, horizontales o verticales en relación al eje principal (*C. tala*).
- 2) Curvas, de forma arqueada en relación al eje principal (*C. iguanaea*).
- 3) Semi-curvas, espinas predominantemente rectas pero su ápice es curvo en relación al eje principal de la propia espina (*C. chichape*).

Por último, para caracterizar a las espinas es importante tener en cuenta el tipo de indumento. Según la cantidad de tricomas se pueden reconocer cinco grados de indumento (Anexo II-patrones de pilosidad):

- a) Glabro, ausencia total de tricomas (*C. chichape* y *C. tala*).
- b) Subglabro, con escasos tricomas (*C. pallida* var. *discolor*).
- c) Piloso, con tricomas esparcidos uniformemente (*C. spinosissima*).
- d) Pubescentes, con tricomas densos dispuestos de manera uniforme, siendo posible observar la superficie de la espina (*C. clauseniana*).
- e) Velutinos, con gran densidad de tricomas, siendo imposible observar la superficie de la espina (*C. sp. 3*).

I.3.1.1.5 Hojas

Las hojas en *Celtis* son simples, alternas, trinervadas, con venación broquidódroma, es decir que los nervios secundarios forman arcos antes de llegar al margen de la hoja, pecioladas, de márgenes enteros o provistas de dientes. Las láminas foliares pueden ser: elípticas, suborbiculares, ovadas u oval-lanceoladas, variando de 1,5-12 cm long. × 0,5-6 cm lat. Aquí también es importante el grado de indumento y se corresponden a los definidos anteriormente para las espinas. Los pecíolos pueden variar de glabros a velutinos. La cara adaxial puede presentar cuatro patrones: glabra (*C. tala*), subglabra (*C. chichape*), pilosa (*C. pallida* var. *discolor*) y pubescente (*C. brasiliensis/pubescens*). En cambio, la cara abaxial puede presentar cinco patrones: glabra (*C. tala*), subglabra (*C. pallida* var. *pallida*), pilosa (*C. iguanaea*), pubescente (*C. brasiliensis/pubescens*) y velutina (*C. pallida* var. *discolor*). Con respecto a la coloración, tanto en material fresco como herborizado, los tricomas pueden ser blancos, amarillentos o marrón rojizos (=terracota). Además, los tricomas se distribuyen en las hojas de dos maneras:

- a) A lo largo de toda la superficie de la lámina, incluyendo las nervaduras y los márgenes (*C. brasiliensis/C. pubescens*).
- b) Concentrados a lo largo de las nervaduras, siendo escasos en el resto de la lámina (*C. chichape*).

Otra característica que está íntimamente relacionada con el grado de pilosidad de las superficies foliares son los patrones relativos al tacto. Se pueden identificar tres superficies:

- 1) Escabrosa, como en el haz de *C. brasiliensis/pubescens* (in sicco) y *C. sp. 3*.

- 2) Aterciopelada, como en el envés de *C. pallida* var. *discolor* y *C. sp. 3*.
- 3) Lisa, como en el haz y envés de *C. chichape*, *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala*.

De acuerdo con estos patrones de indumento, las hojas también se clasifican en relación al contraste de las caras adaxial y abaxial. De este modo, encontramos:

- a) Hojas concoloras: no presentan diferencia de coloración entre el haz y el envés (en la mayoría de las especies).
- b) Hojas discoloras: presentan diferencia de coloración entre el haz y el envés (*C. pallida* var. *discolor*, *C. sp. 3*).

Una característica observada en ejemplares herborizados, es la presencia de brillo (lustre) en la cara adaxial (algunos ejemplares de *C. sp.*) a diferencia del resto de las especies que son opacas. Otra observación que puede hacerse en las hojas de *Celtis* es la referida a las nervaduras, que pueden clasificarse en planas, es decir que están al mismo nivel que el resto de la lámina, o de lo contrario se clasifican como prominentes. Además, las nervaduras pueden presentar una coloración similar a la lámina o pueden tener una coloración diferente del resto de la lámina, produciendo así un contraste. Esta característica puede ser utilizada para identificar algunos taxones (*C. pallida* var. *pallida* vs. *C. tala*).

Haciendo énfasis en los márgenes foliares, para facilitar las delimitaciones de los taxones, se adoptó el criterio de dividir las láminas en tres porciones: tercio inferior, que se corresponde a la porción más cercana a la inserción del peciolo, tercio medio y tercio superior, que hace referencia al segmento apical. En *Celtis* podemos encontrar márgenes foliares enteros (como en algunas hojas de *C. pallida* y *C. tala*) o con dientes. Estos últimos pueden tener dientes a lo largo de todo el tercio medio y superior (*C. chichape*, *C. pallida* y *C. tala*) o estar completamente provistos de dientes, desde la porción inferior hasta el tercio superior incluido (*C. brasiliensis*/*C. pubescens*, *C. sp. 3* y *C. iguanaea*). Dentro de la clasificación de márgenes dentados, se distinguen:

- a) Crenado-aserrados, con algunos dientes de borde redondeado y otros con ápice puntiagudo (*C. chichape* y *C. pallida* var. *discolor*).
- b) Aserrados, con dientes con ápice puntiagudo y uniformemente espaciados (*C. brasiliensis/pubescens*, *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala*).
- c) Serrulados, con dientes más próximos unos de otros en comparación con los anteriores, y el ápice de los dientes es puntiagudo (*C. sp. indet.*).

Con respecto al ápice foliar, puede ser: agudo, cuando los márgenes en el ápice se aproximan en un ángulo menor a 90° (*C. tala*) u obtuso, cuando forman un ángulo mayor a 90° (*C. chichape*). De acuerdo a su forma, se distinguen cuatro tipos de ápice foliar: acuminado (*C. sp. 3* y *C. iguanaea*), atenuado (*C. tala*), cuspidado (*C. brasiliensis/pubescens*) o redondeado (*C. chichape* y *C. pallida*). Además, se observó que todas las especies presentan un mucrón en el ápice, es decir, una punta corta y aguda en el

extremo de la hoja y que ocasionalmente suelen encontrarse hojas con ápice emarginado, debido a que aún no están totalmente desarrolladas.

En lo que se refiere a la base foliar, las especies de *Celtis* poseen base simétrica o asimétrica y pueden ser clasificadas en cuatro tipos: cuneada (*C. tala*), obtusa (*C. sp.*) redondeada (*C. chichape* y *C. pallida*) o subcordada (*C. iguanaea* y *C. sp. 3*).

I.3.1.1.6 Domacios

Estas estructuras se encuentran en el envés de las hojas y en estas especies de *Celtis* son del tipo 'bolsillo' que se caracterizan por formar una especie de saco o "bolsita". Los bolsillos pueden ser conspicuos (mayoría de las especies) o inconspicuos (*C. pallida* var. *discolor*; Fig. X). La densidad de tricomas determina la visibilidad del bolsillo, ya que en las hojas pubescentes y velutinas los domacios quedan casi totalmente cubiertos por el indumento. Por lo tanto, los domacios se clasifican de acuerdo a la densidad de los tricomas en: glabros (*C. tala*), subglabros (*C. pallida* var. *pallida*), pilosos (*C. brasiliensis*/*C. pubescens*, *C. chichape* y *C. iguanaea*) o pubescentes (*C. pallida* var. *discolor* y *C. sp. 3*). Además, se pueden clasificar según la disposición de los tricomas en:

- a) Ciliados, presentan tricomas concentrados en el margen del domacio (*C. pallida* var. *pallida*).
- b) No ciliados, presentan tricomas distribuidos por toda la superficie externa del bolsillo (*C. brasiliensis*/*C. pubescens*, *C. chichape*, *C. pallida* var. *discolor*).

I.3.1.2 Aspectos exomorfológicos reproductivos del género *Celtis*

I.3.1.2.1 Inflorescencias

Las inflorescencias son cimas pedunculadas axilares, glabras a velutinas. Pueden ser glomérulos constituidos por flores estaminadas y perfectas, estas últimas en posición apical (*C. pallida* var. *pallida*, *C. tala*) o presentar exclusivamente flores estaminadas mientras que las flores perfectas son solitarias (*C. iguanaea*). En *C. iguanaea* los glomérulos estaminados generalmente están uniformemente distribuidos a lo largo de las ramas, mientras que las flores perfectas por lo general desarrollan hacia el ápice de las ramificaciones.

I.3.1.2.2 Flor

Como se mencionó anteriormente, en *Celtis* podemos encontrar dos tipos de flores:

- 1) Flores estaminadas: generalmente el androceo es isostémono, formado por cinco estambres libres, caducos, opositisépalos, con filamentos inflexos en el botón floral y anteras de dehiscencia longitudinal. Estas flores presentan un pistilodio diminuto.

2) Flores perfectas: el ovario, según la pilosidad puede ser glabro, subglabro, piloso, pubescente o velutino. Para caracterizar el estilo se definen tres patrones según su longitud:

- a) Estilo nulo, como en *C. pallida*, 0 mm de long.
- b) Estilo inconspicuo, como en *C. chichape*, de 0,1-0,5 mm de long.
- c) Estilo conspicuo, como en *C. brasiliensis*/*C. pubescens*, de 0.6-2 mm de long.

El estigma es bipartido conformado por dos ramas estigmáticas que, según el grado de incisión de cada una, se pueden clasificar en dos tipos:

- 1) Bilobuladas, la incisión llega a menos de la mitad de la rama (*C. pallida* y *C. tala*).
- 2) Bífidas, la incisión llega a la mitad de la rama (*C. brasiliensis*/*C. pubescens*, *C. chichape*, *C. iguanaea*, *C. sp. 3*).

I.3.1.2.3 Fruto

El fruto es una drupa esférica, apiculada o no, de tamaño variado (5-13 mm de long.), glabra a velutina, con tricomas blancos (=ivory), amarillentos (=lemon) o marrones (=terracotta) en algunas especies (*C. sp.*). El epicarpo puede presentar cinco coloraciones posibles: amarillo brillante (=lemon), amarillo pálido (=primrose), amarillo-anaranjado (=saffron), anaranjado (=fulvous), marrón oscuro (=terracotta) que solo se observa en los frutos secos de material de herbario (Anexo II-paleta de colores). Respecto al mesocarpo, este puede ser de dos tipos:

- 1) Homogéneo, parenquimático, de textura carnosa (conocido como 'pulpa' en la mayoría de las especies).
- 2) Heterogéneo, que además de la pulpa posee una capa interna bien diferenciada, cartácea y ornamentada que cubre al pireno (*C. iguanaea*).

I.3.1.2.4 Endocarpo y pireno

El endocarpo siempre es duro, calcificado, comúnmente llamado 'pireno'. Los pirenos pueden ser clasificados de acuerdo a su tamaño, forma, ornamentación, presencia o ausencia de apículos y distintas coloraciones. Con relación al tamaño, en este estudio se clasifican en:

- 1) Pequeños, de 3-5 mm de long.
- 2) Medianos, de 6-9 mm de long.
- 3) Grandes, de 10-12 mm de long.

En cuanto a la forma, el pireno puede ser: globoso (*C. chichape*) u ovado (*C. pallida*, *C. iguanaea* y *C. tala*). El pireno globoso no presenta apículo, mientras que el ovado puede o no ser apiculado; los apículos generalmente están presentes en el ápice del pireno (*C.*

iguanaea), aunque en algunas especies se observaron apículos tanto en la base como en el ápice, denominados aquí como biapiculados (*C. sp.*).

Respecto a la ornamentación, el pireno puede ser:

- a) Alveolado, superficie con huecos suaves (*C. pallida* y *C. sp. 3*).
- b) Alveolado crateriforme, superficie con hundimientos o cráteres más profundos que los huecos (*C. brasiliensis/C. pubescens* y *C. chichape*).
- c) Verrugoso, superficie provista de prominencias (crestas, verrugas) redondeadas o puntiagudas que pueden estar más o menos regularmente distribuidas en relación a su altura y disposición (*C. iguanaea*, *C. tala* y *C. sp.*).

Con relación a la coloración, el pireno puede ser: blanquecino marfil (=ivory) como en *C. brasiliensis/C. pubescens*, *C. chichape*, *C. iguanaea* y *C. tala*, rosa claro (=cream) como *C. pallida* o marrón (=tawny) como en algunos *C. sp.* (Anexo I.2- paleta de colores).



I.3.2 Análisis estadístico morfológico

I.3.2.1 Análisis de Componentes Principales (ACP)

Para los análisis estadísticos se consideraron 161 individuos. Al realizar el ACP con la totalidad de datos morfológicos vegetativos, el análisis arrojó 26 componentes principales con autovalores mayores a 1 (Tabla completa en Anexo I.6). Las dos primeras componentes principales explicaron el 35,16% de la variación total observada (CP1:21,29%; CP2:13,87%, Tabla 6).

Agregando al análisis la totalidad de datos morfológicos reproductivos, el ACP arrojó 30 componentes principales con autovalores mayores a 1 (Tabla completa en Anexo I.7). Las dos primeras componentes principales explicaron el 35,22% de la variación total observada (CP1:20,66%; CP2:14,56%, Tabla 7).

Con el objetivo de reducir la dimensionalidad de los datos, es decir, explicar la mayor parte de la información con la menor cantidad de variables, se realizaron dos ACP nuevos, uno con variables vegetativas y otro agregando las reproductivas, con aquellas variables que mejor explicaban la variabilidad según el CP1 y CP2 del primer ACP. Con los nuevos análisis, la proporción de la varianza que explican las dos primeras CP fue mayor en ambos casos: 73,63% para las variables vegetativas y 58,35% cuando le agregamos las variables reproductivas (Tablas 8 y 9 y en Anexo I.8 y I.9 Tablas completas). Dichas variables se pueden observar en Tabla 10 y 11 y su proyección en Fig. 5AyB. Se seleccionaron aquellas con valor absoluto mínimo de correlación de 0,7 para la CP1 y 0,6 para la CP2, aproximadamente. Como se observa en las Tablas 10 y 11, se tomaron algunas variables con mediano valor de correlación (aquellos por debajo del valor de referencia de corte) ya que se estimaba que podían tener buena señal taxonómica.

Es importante destacar que los colores utilizados para cada punto se corresponden a las distintas pre-identificaciones realizadas hasta este momento: *C. brasiliensis*/*C. pubescens* (marrón), *C. pallida* (verde), *C. chichape* (azul), *C. iguanaea* (rosa), *C. tala* (amarillo), *C. sp. 3* (rojo) y *C. sp. 1* (blanco), *C. sp. 2* y *C. sp.* (negro).

Luego, con las variables de mayor correlación se realizó la proyección de los individuos en relación a ambas componentes en un sistema de coordenadas (Biplot) (Fig. 6: Variables vegetativas y Fig. 7: Variables vegetativas y reproductivas).



Tabla 6: CP del primer ACP con datos morfológicos vegetativos acotados a los autovalores mayores a 1.

CP	Valor	Proporción (%)	Prop. Acum. (%)
1	28,10	21,29	21,29
2	18,31	13,87	35,16
3	8,51	6,45	41,61
4	6,93	5,25	46,86
5	5,55	4,20	51,06
6	4,69	3,56	54,62
7	4,61	3,49	58,11
8	3,50	2,65	60,76
9	3,01	2,28	63,04
10	2,69	2,04	65,07
11	2,49	1,89	66,96
12	2,34	1,78	68,74
13	2,24	1,70	70,43
14	2,12	1,60	72,04
15	2,03	1,54	73,58
16	1,90	1,44	75,02
17	1,74	1,32	76,33
18	1,58	1,20	77,53
19	1,51	1,15	78,68
20	1,44	1,09	79,77
21	1,39	1,05	80,82
22	1,30	0,98	81,80
23	1,21	0,92	82,72
24	1,16	0,88	83,60
25	1,10	0,83	84,43
26	1,04	0,79	85,22

Tabla 7: CP del primer ACP con caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos acotados a los autovalores mayores a 1.

CP	Valor	Proporción (%)	Prop. Acum. (%)
1	31,82	20,66	20,66
2	22,42	14,56	35,22
3	10,54	6,84	42,06
4	8,04	5,22	47,28
5	7,19	4,67	51,95
6	5,52	3,59	55,54
7	4,95	3,21	58,75
8	3,79	2,46	61,21
9	3,24	2,10	63,31
10	2,93	1,90	65,22
11	2,77	1,80	67,02
12	2,56	1,66	68,68
13	2,40	1,56	70,24
14	2,20	1,43	71,66
15	2,13	1,39	73,05
16	2,05	1,33	74,38
17	1,94	1,26	75,64
18	1,77	1,15	76,79
19	1,64	1,07	77,85
20	1,61	1,04	78,90
21	1,51	0,98	79,88
22	1,39	0,91	80,78
23	1,35	0,88	81,66
24	1,33	0,86	82,52
25	1,24	0,80	83,32
26	1,21	0,78	84,11
27	1,16	0,75	84,86
28	1,11	0,72	85,59
29	1,06	0,69	86,27
30	1,02	0,66	86,93

Tabla 8: CP del nuevo análisis ACP considerando los caracteres vegetativos que mejor explicaron la variabilidad, acotados a los autovalores mayores a 1.

CP	Valor	Proporción (%)	Prop. Acum. (%)
1	10,1099	50,55	50,55
2	4,61666	23,083	73,633
3	1,44598	7,2299	80,8629

Tabla 9: CP del nuevo análisis ACP considerando caracteres vegetativos y reproductivos que mejor explicaron la variabilidad, acotados a los autovalores mayores a 1.

CP	Valor	Proporción (%)	Prop. Acum. (%)
1	25,92	35,51	35,51
2	16,67	22,84	58,35
3	4,90	6,71	65,06
4	4,17	5,71	70,77
5	3,13	4,29	75,06
6	1,79	2,45	77,51
7	1,46	2,00	79,51
8	1,29	1,76	81,27
9	1,16	1,59	82,86
10	1,06	1,45	84,31

Con referencia al ACP en el que se consideraron únicamente los caracteres vegetativos, las variables que se correlacionan positivamente respecto a la CP1 son: longitud total de la hoja y de la lámina, ancho de la lámina y del pecíolo, número de domacios total y en el tercio medio de la hoja, hábito de crecimiento arbustivo escandente, color de corteza castaño, margen serrulado tanto del tercio medio como superior de la hoja y ápice foliar acuminado. Las variables correlacionadas negativamente con la CP1 son: color de corteza gris (=cinereous) y haz no escabroso (Tabla 9). Por otro lado la CP2 se correlaciona positivamente con las siguientes variables: hábito de crecimiento arbóreo, contraste entre lámina y nervaduras, domacios conspicuos y subglabros y pilosidad del envés de la nervadura subglabra. Los atributos correlacionados negativamente son: ángulo de la lámina y ausencia de contraste entre lámina y nervaduras.

Tabla 10: Variables (y estados) más fuertemente correlacionadas con la CP1 y CP2 en el primer ACP considerando únicamente los caracteres vegetativos.

Var. Vegetativas	CP 1	Var. Vegetativas	CP 2
Hoja.Long.Total	0,80	Angulo.Lam	-0,71
Long.Lam	0,83	Hab_Arb.	0,72
Ancho.Lam	0,87	ContrNerv.Lam_Cont	0,73
Pec.Ancho	0,83	ContrNerv.Lam_No.Cont	-0,73
Dom.Num.total	0,84	Dom.Consp_Consp	0,76
Dom.Cant.Med.	0,84	Dom.Pilos_SG	0,71
Hab_Arbu.esc.	0,85	Nerv.Pilos.Envés_SG	0,72
Cort.Col_Cast	0,86		
Cort.Col_Gris	-0,86		
Epi.Escab_NE	-0,78		
MTM_SU	0,84		
MTS_SU	0,85		
AF.Form_Acu	0,87		

En el segundo caso, es decir al considerar y analizar la totalidad de las variables vegetativas y reproductivas, se detectaron 73 variables más fuertemente correlacionadas a las componentes 1 y 2, las que se pueden visualizar en la Tabla 11. Como resultado de este análisis, encontramos que las variables que se correlacionan positivamente y significativamente a la CP1 son: longitud total de la hoja, de la lámina y del pecíolo, ancho de la lámina y del pecíolo, número de domacios total, en el tercio medio y en el superior de la hoja, hábito de crecimiento arbustivo escandente, color de corteza castaño (=chestnut), haz escabroso, forma de la hoja cordada, margen tercio inferior irregular, base foliar obtusa, tamaño de domacios en el tercio superior pequeño, espinas estipulares solitarias, rectas y curvas, color de espinas castañas (=chestnut) y pilosidad pubescente, estilo de la flor conspicuo, pilosidad del ovario pubescente y ornamentación del pireno del tipo alveolado crateriforme. Mientras tanto, las variables correlacionadas negativamente con la CP1 son: color de corteza gris (=cinereous), haz no brillante y no escabroso, margen tercio superior aserrado y entero, margen serrulado tanto del tercio medio como superior de la hoja, ápice foliar acuminado, base foliar asimétrica y subcordada, ausencia de domacios en el tercio superior, espinas de forma rectas, color de espinas grisáceas y pilosidad subglabra y ovario glabro. Por otro lado, la CP2 se correlaciona positivamente y significativamente con las siguientes variables: hábito de crecimiento arbóreo, corteza de tipo rugosa, lámina concolora, ápice foliar con ángulo agudo y forma atenuada, contraste entre nervadura y lámina, domacios de tipo conspicuos, pilosidad del envés de las nervaduras y pecíolos subglabros, pilosidad del haz del pecíolo piloso, aunque también puede ser subglabro, pilosidad del haz de la lámina glabro y de la nervadura subglabro, espinas del tipo estipular geminada, estilo de la flor inconspicuo, forma del pireno globoso, ornamentación verrugoso regular y color del pireno marfil blanquecino (=ivory). Las variables correlacionadas negativamente para CP2 son: hábito de crecimiento arbustivo, ángulo de la lámina, corteza de tipo lisa, lámina discolora, ápice foliar obtuso y de forma redondeada, ausencia de contraste entre nervadura y lámina, domacios de tipo inconspicuos, pilosidad del envés de la lámina y nervadura velutinos, pilosidad del haz del pecíolo pubescente, pilosidad del haz de la lámina y la nervadura piloso, espina del tipo caulinar, estilo de la flor nulo, forma del pireno oval, ornamentación alveolada y color del pireno rosado (crema, =cream).

Tabla 11: Variables (y estados) correlacionadas con la CP1 y CP2 en el primer ACP considerando los caracteres vegetativos y reproductivos en taxones de *Celtis*. Se destacan en negrita las variables más fuertemente correlacionadas (valor absoluto mayor a 0,7 para la CP1 y 0,6 para la CP2).

Var. Veg. y Reprod.	CP 1	Var. Veg. y Reprod.	CP 2
Hoja.Long.Total	0,79	Angulo.Lam	-0,67
Long.Lam	0,82	Hab_Arb.	0,77
Ancho.Lam	0,86	Hab_Arbu.	-0,73
Pec.Long	0,67	Cort.Tipo_Lisa	-0,68
Pec.Ancho	0,84	Cort.Tipo_Rug	0,68
Dom.Num.total	0,83	Lam.Conc_Conc	0,56
Dom.Cant.Med.	0,83	Lam.Conc_Disc	-0,56
Dom.Cant.Sup.	0,78	AF.Ang_Agu	0,60
Hab_Arbu.esc.	0,89	AF.Ang_Obt	-0,60
Cort.Col_Cast	0,83	AF.Form_Ate	0,58
Cort.Col_Gris	-0,83	AF.Form_Red	-0,53
Epi.Bri_NB	-0,59	Contr.Nerv.Lam_Cont	0,71
Epi.Escab_EE	0,71	Contr.Nerv.Lam_No.Cont	-0,71
Epi.Escab_NE	-0,76	Dom.Consp_Consp	0,81
FH_Cord.	0,52	Dom.Consp_Inconsp	-0,72
MTI_I	0,58	Lam.Pilos.Envés_Ve	-0,56
MTS_AS	-0,58	Nerv.Pilos.Envés_SG	0,77
MTS_E	-0,58	Nerv.Pilos.Envés_Ve	-0,53
MTM_SU	0,83	Pec.Pilos.Envés_SG	0,68
MTS_SU	0,85	Pec.Pilos.Haz_Pi	0,57
AF.Form_Acu	0,84	Pec.Pilos.Haz_Pu	-0,75
BF.Sim_Asim	0,46	Pec.Pilos.Haz_SG	0,54
BF.Form_Obt	-0,74	Lam.Pilos.Haz_Gl	0,43
BF.Form_Scor	0,74	Lam.Pilos.Haz_Pi	-0,65
Dom.Tam.Sup._A	-0,73	Nerv.Pilos.Haz_Pi	-0,61
Dom.Tam.Sup._P	0,74	Nerv.Pilos.Haz_SG	0,62
Esp.Tipo_EES	0,80	Esp.Tipo_EC	-0,72
Esp.Forma_R	-0,87	Esp.Tipo_EEG	0,73
Esp.Forma_R.C	0,75	Estilo.Tipo_Inc	0,82
Esp.Col_Cast	0,76	Estilo.Tipo_Nulo	-0,70
Esp.Col_Gris	-0,76	Pireno.Forma_G	0,64
Esp.Pilos_Pu	0,68	Pireno.Forma_O	-0,64
Esp.Pilos_SG	-0,56	Pireno.Ornam_A	-0,66
Estilo.Tipo_Cons	0,86	Pireno.Ornam_VR	0,71
Ovario.Pilos_Gl	-0,54	Pireno.Col_C	-0,63
Ovario.Pilos_Pu	0,68	Pireno.Col_M	0,63
Pireno.Ornam_AC	0,68		

En el biplot, con características morfológicas vegetativas (Fig. 6), se observan diferentes agrupaciones que se corresponden a los grupos de individuos pre-identificados como *C. tala* (amarillo), *C. pallida* (verde), *C. chichape* (azul), *C. iguanaea* (rosa), *C. brasiliensis/C. pubescens* (marrón) y *C. sp. 3* (rojo).

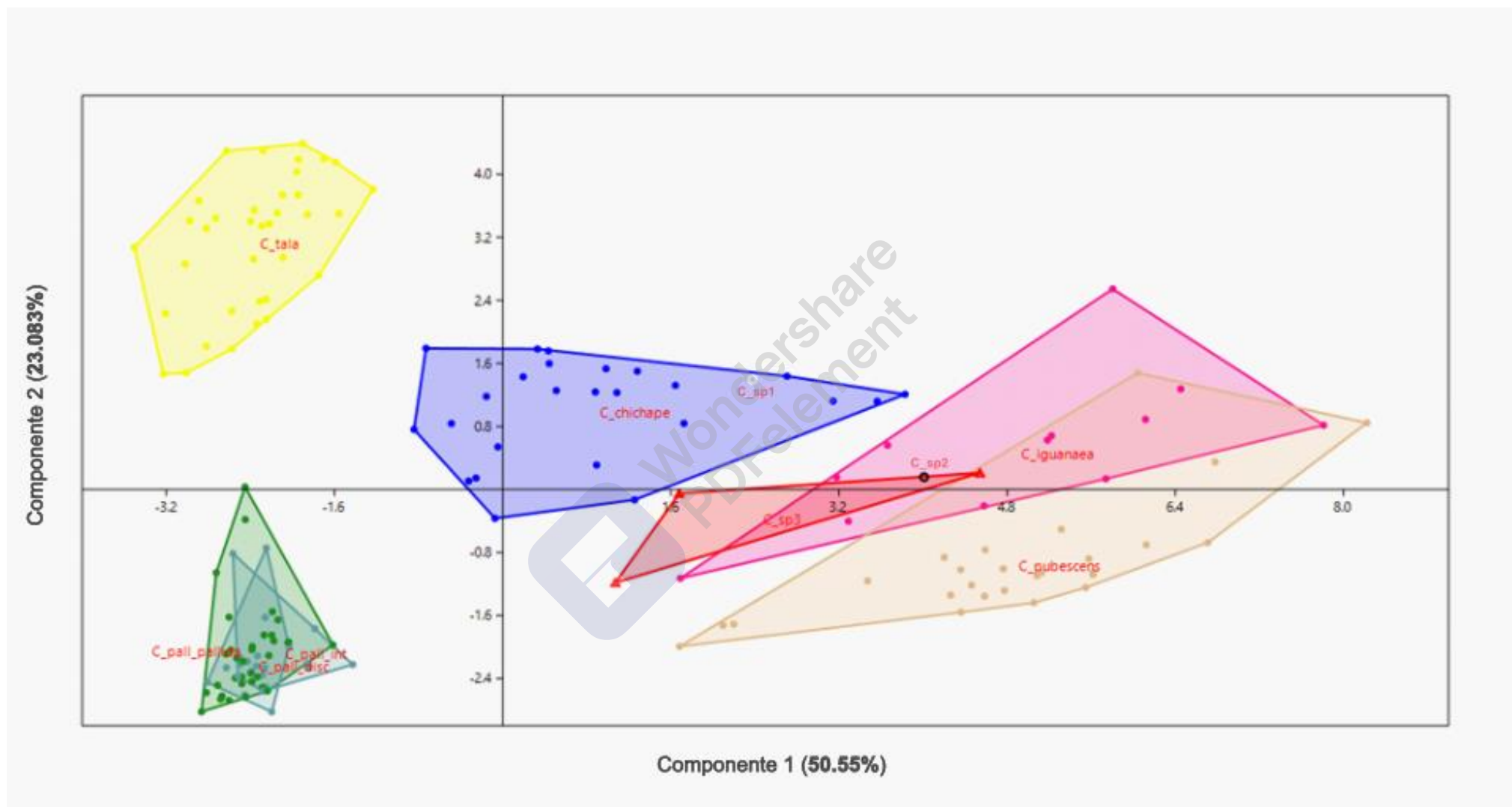


Fig. 6: Proyección de los individuos estudiados en relación a las componentes principales 1 y 2, resultado del nuevo ACP de 20 variables vegetativas, sobre 161 individuos.

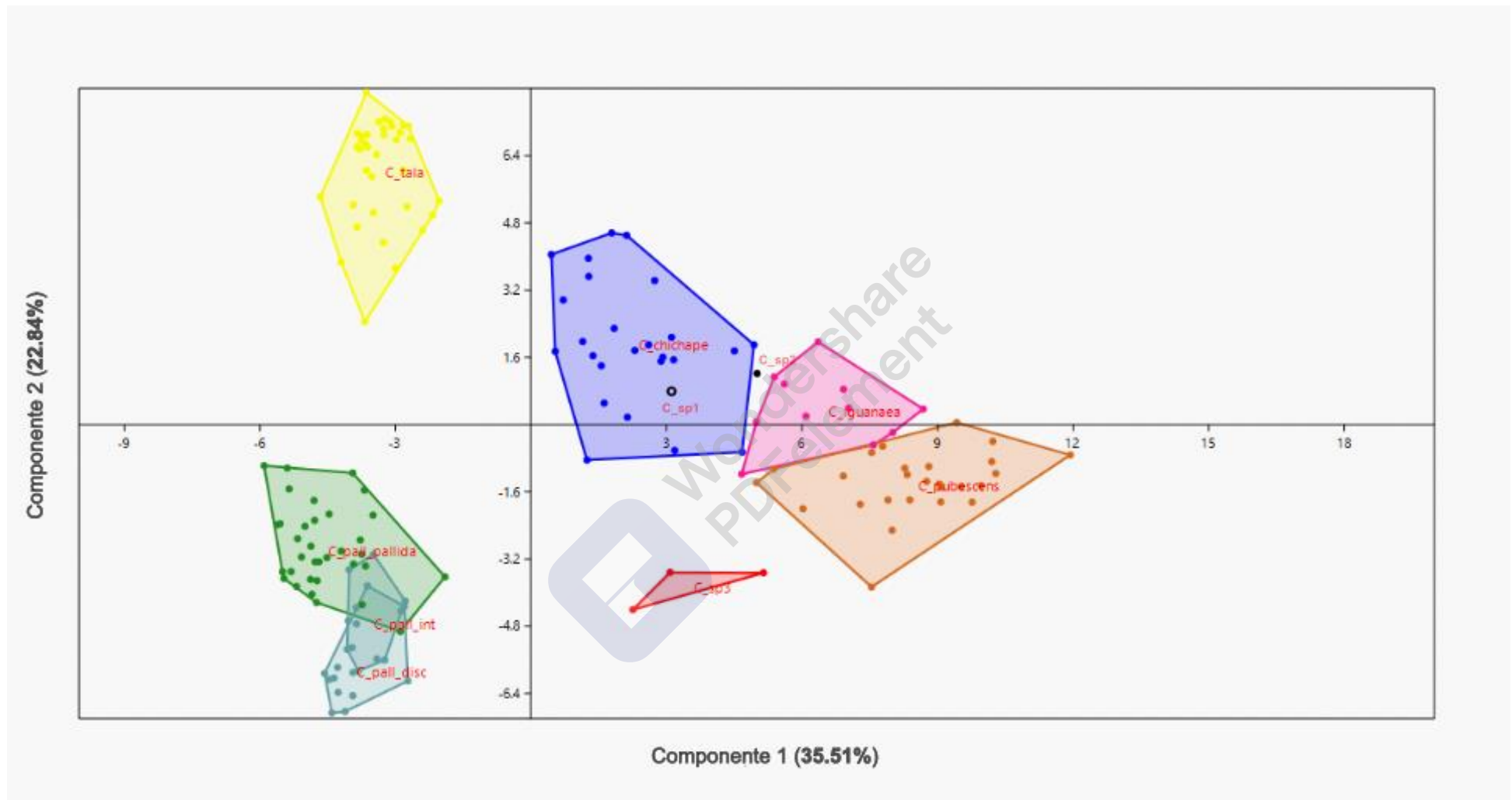


Fig. 7: Proyección de los individuos estudiados en relación a las componentes principales 1 y 2, resultado del nuevo ACP de 73 variables vegetativas y reproductivas, sobre 161 individuos.

Además, para corroborar la separación que demuestran estos gráficos precedentes, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico. El análisis de conglomerados con todas las características vegetativas y reproductivas, mediante UPGMA (the Unweighted Pair Group Method with Arithmetic average) (Sneath y Sokal, 1973), empleando distancia de Gower, arrojó un coeficiente de correlación cofenética alto (*Cophen corr.*: 0,896), que es una medida de cuán fielmente un dendrograma preserva las distancias por pares entre los puntos de datos originales no modelados; es decir, es una medida de la similitud que dos entidades determinadas tienen que tener con el fin de ser agrupadas en un mismo grupo. Como resultado, se puede observar que las entidades estudiadas hasta aquí se logran ordenar y separar unas de otras dentro del dendrograma, tomando como referencias los mismos colores que en el análisis anterior (Fig. 8).



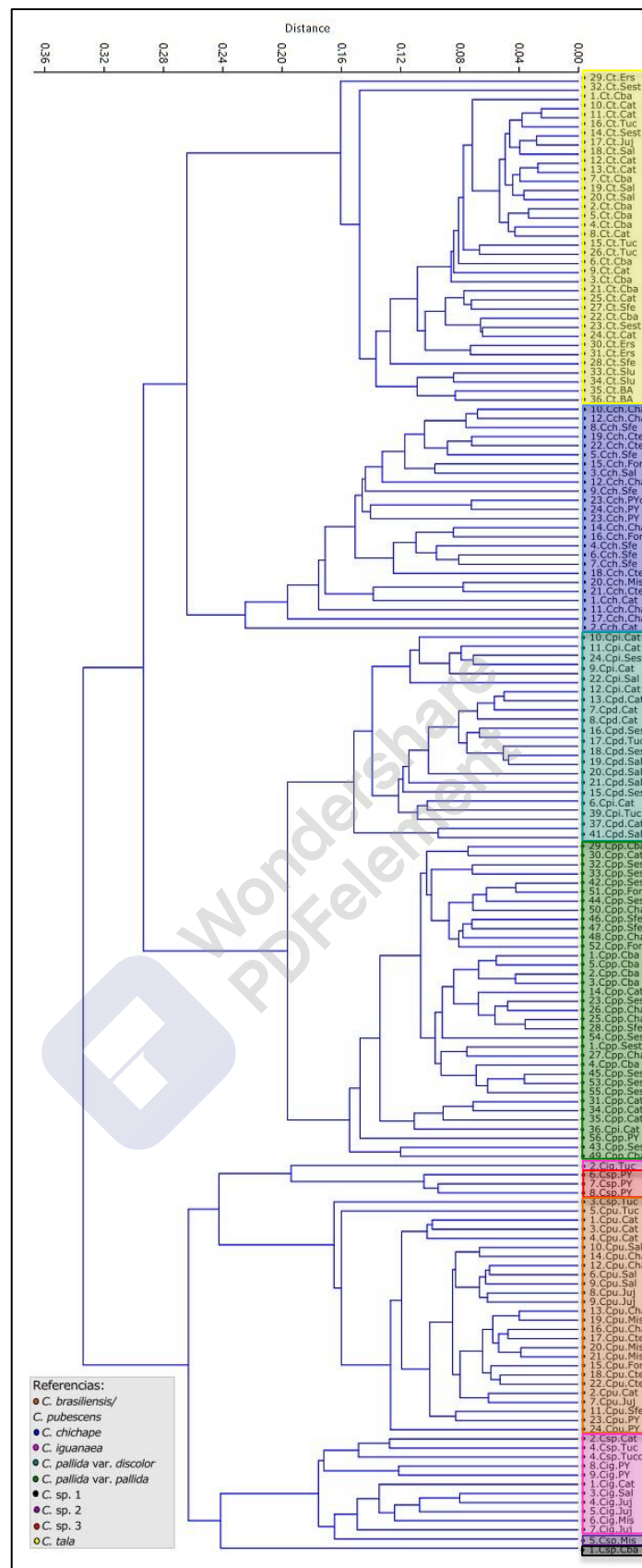


Fig. 8: Resultado del Análisis de agrupamiento (UPGMA) utilizando la totalidad de variables (154, entre vegetativas y reproductivas) sobre 161 individuos. El eje superior corresponde a la distancia de Gower. Los colores representan la partición en siete grupos a un nivel de corte de 0,24.

I.4 DISCUSIÓN

En base a la información de campo recopilada se pudieron realizar los diferentes análisis estadísticos de los caracteres morfológicos. En un principio, al considerar sólo las características vegetativas (Fig. 6) se puede observar que algunas entidades se separan claramente dentro del biplot (*C. tala* y *C. pallida*), mientras que otras aún no. Todavía resta definir un complejo de entidades (*C. iguanaea*, *C. brasiliensis*/*C. pubescens* y *C. sp. 3*), ya que faltan en el análisis caracteres morfológicos reproductivos que consideramos de gran importancia taxonómica, como la longitud del estilo y las características de los frutos.

Al agregar los caracteres reproductivos al análisis, a pesar de que los valores que explican la variabilidad en ese análisis disminuyen con respecto al anterior, debido en gran parte porque para muchos individuos no se contaba con los datos de las variables reproductivas, se muestra un ACP de mejor definición con respecto al anterior. Se puede observar que se ordenan y separan más claramente las entidades dentro del biplot, donde se puede visualizar un agrupamiento de individuos con respecto a las dos componentes principales formando siete grupos, dado que ahora hay una subdivisión de grupos dentro de los ejemplares de *C. pallida* (color verde para *C. pallida* var. *pallida* y color verde-agua para *C. pallida* var. *discolor*) (Fig. 7). Luego, al realizar el UPGMA (método de análisis que refleja la similitud que puedan tener dos entidades con el fin de ser agrupadas), se observa que los individuos se ordenan y separan razonablemente dentro del dendrograma (Fig. 8). Además, en todos los análisis estadísticos, tanto con variables vegetativas como reproductivas, se vio notoriamente reflejada la diferenciación de *Celtis* sp. 3. En la Fig. 9 se pueden observar a modo de síntesis los siete grupos formados e imágenes de los caracteres morfológicos más importantes en cuanto al resultado arrojado en el análisis estadístico con caracteres vegetativos y reproductivos, según la CP1 y CP2.

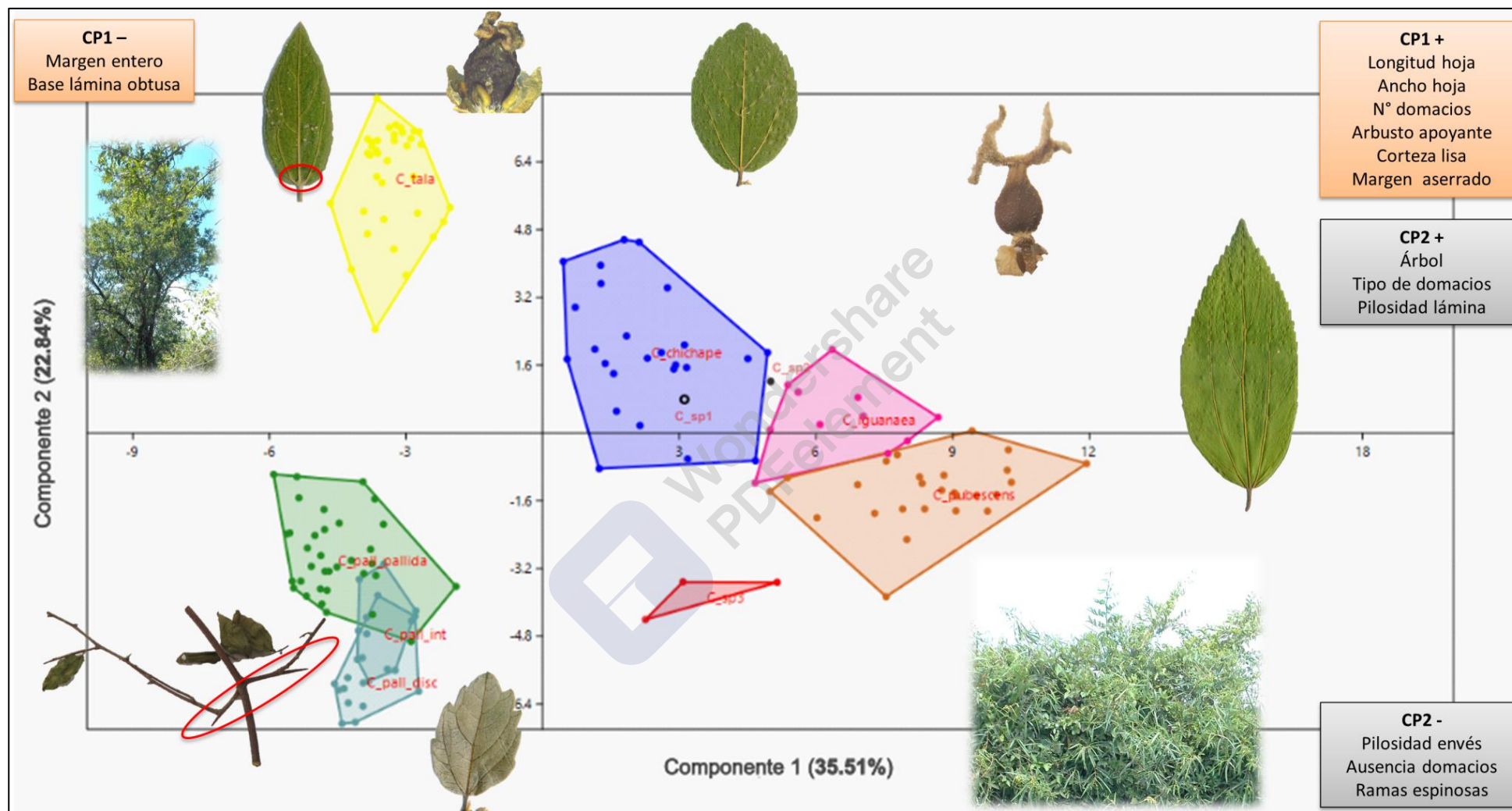


Fig. 9: Proyección de los individuos estudiados en relación a las componentes principales 1 y 2, resultado del nuevo ACP de 73 variables vegetativas y reproductivas, sobre 161 individuos y las correspondientes imágenes de los caracteres morfológicos que mejor explican la variabilidad.

En el viaje de campaña a Paraguay durante 2017, se detectaron individuos que, mediante comparación con la bibliografía disponible del género, no se podían adjudicar a ninguna de las especies descriptas. Luego, pudimos reconocer la misma especie incógnita descripta por Souza (2019) en su tesis como '*Celtis* sp. 2'. Por ello, y en base a un trabajo morfológico profundo en conjunto del material colectado y de especímenes de herbario, se postuló la creación de una nueva especie: *Celtis serratissima* Zamengo, R.B. Torres, Gaglioti & Romaniuc (Zamengo *et al.*, 2020a). La entidad de esta nueva especie fue corroborada también mediante análisis molecular (Zamengo *et al.*, 2020a). De este modo, *C. serratissima* se distingue exomorfológicamente de todas las otras especies del género porque presenta espinas velutinas, hojas con márgenes serrados, flores bisexuadas con ovario velutino, tricomas castaños, domacios inconspicuos, pubescentes y endocarpo alveolado.

Posteriormente, durante el transcurso del estudio del género, se profundizó el análisis de los caracteres morfológicos y como resultado se lograron distinguir un total de diez especies para el Cono Sur: *Celtis brasiliensis*, *C. chichape*, *Celtis clauseniana* (Wedd.) Miq., *Celtis fluminensis* Carauta, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*. En la revisión del subg. *Mertensia*, Berg y Dahlberg (2001) sinonimizaron seis de estos binomios, como se indicó en Tabla 1: *C. fluminensis* en *C. brasiliensis*; *C. pallida* var. *discolor* en *C. chichape*; *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala* en *C. ehrenbergiana*; *C. spinosa* y *C. spinosissima* en *C. iguanaea*. Sin embargo, al analizar en profundidad los caracteres morfológicos de las colectas, y de estudiar todos los materiales tipo y numerosas exsiccata de los taxones sinonimizados, se verificaron claras diferencias morfológicas entre estos, que permiten considerarlos como entidades independientes.

Así, lo que en un comienzo se pre identificó como *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. tala* y *C. sp. 3* (= *C. serratissima*) se mantuvieron como tales, ya que demostraron ser buenas especies. El complejo *C. brasiliensis/C. pubescens*, en realidad englobaba a dos especies que compartían una de las características más notorias de ambas: la escabrosidad al tacto en el haz. Por medio de una exhaustiva revisión bibliográfica se encontró que en el Cono Sur existen dos especies que comparten esa particularidad de la escabrosidad al tacto: *C. clauseniana*, que se caracteriza por tener hojas de tamaño variable (de pequeñas a grandes 6-12 cm long. × 3-6 cm lat.) con cara abaxial pilosa a pubescente, aterciopelada al tacto y con frutos amarillo brillantes (=lemon) pilosos a pubescentes; y *C. brasiliensis*, que generalmente posee hojas de menores dimensiones (de 1,4-7,2 cm long. × 0,7-4,6 cm lat.) con escasa pilosidad en el envés, lisa o escabra al tacto con frutos amarillo pálido (=primrose) glabros o subglabros. De ambas especies, la más frecuente en Argentina es *C. clauseniana*, identificada usualmente como

C. pubescens Spreng. (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Hunziker y Dottori, 1994), mientras que *C. brasiliensis* es endémica de Brasil (Zamengo *et al.*, 2020b). Por otro lado, lo que se pre identificó como *C. iguanaea*, también incluía a dos especies diferentes: *C. spinosissima* y *C. spinosa*. Asimismo, la mayoría de los individuos pre identificados como *C. chichape* se correspondieron con dicha especie, aunque se encontraron algunos especímenes que en realidad se trataban de *C. spinosa*, sobre todo en la provincia de Corrientes, donde es habitual encontrar ambas especies y puede ser confusa su identificación debido a la gran variabilidad morfológica que presentan. Por último, incluimos en este estudio a *C. fluminensis*, especie rehabilitada recientemente por Souza (2019), ya que su área de distribución llega hasta el Cono Sur (sur de Brasil).

Con respecto a los caracteres morfológicos empleados para diferenciar a las especies, a continuación se detallan y discuten algunas consideraciones sobre esas características (Tabla 12).



Tabla 12: Diferencias morfológicas comparativas entre los diez taxones del género *Celtis* estudiados.

Caracteres morfológicos diferenciales	Taxones									
	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. chichape</i>	<i>C. clauseniana</i>	<i>C. fluminensis</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	<i>C. serratisima</i> (=C. sp. 3)	<i>C. spinosa</i>	<i>C. spinosissima</i>	<i>C. tala</i>
Hábito de crecimiento	Arbusto o árbol escandente	Arbusto o árbol escandente	Arbusto o árbol escandente	Arbusto escandente	Arbusto	Arbusto	Arbusto escandente	Arbusto o Árbol escandente	Arbusto escandente	Árbol
Color de corteza	Gris	Gris	Castaña	Castaño	Gris	Gris	Gris	Gris	Castaña	Gris
Tipo de corteza	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Rugosa
Tipo de espinas	Estipulares solitarias	Estipulares solitarias	Estipulares solitarias	Estipulares solitarias	Caulinares	Caulinares	Estipulares solitarias y geminadas	Estipulares solitarias y geminadas	Estipulares solitarias	Estipulares geminadas
Forma de las espinas	Rectas y semicurvas	Rectas y semicurvas	Rectas y semicurvas	Curvas	Rectas	Rectas	Rectas y semicurvas	Rectas y semicurvas	Curvas	Rectas
Color de las espinas	Castañas	Gris	Castañas	Castañas	Gris	Gris	Castañas	Gris	Castañas	Gris
Indumento de las espinas	Subglabra	Glabra	Pilosa	Velutina	Glabra	Subglabra	Velutina	Glabra	Pilosa	Glabra
Forma de las hojas	Ovada u oval lanceolada	Suborbicular	Elíptica	Oval lanceolada	Ovada	Ovada	Ovada	Ovada u oval lanceolada	Oval lanceolada	Ovada u oval lanceolada
Pilosidad haz foliar	Pilosa	Subglabra	Pubescente	Pubescente	Subglabra	Pilosa	Pubescente	Subglabra	Subglabra	Glabra
Pilosidad envés foliar	Subglabra	Subglabra	Pubescente	Velutina	Subglabra	Velutina	Velutina	Subglabra	Pilosa	Glabra
Coloración tricomas foliares	Amarillentos	Blancos	Amarillentos	Ferrugíneos	Blancos	Blancos	Amarillentos	Blancos	Blancos	Blancos

	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. chichape</i>	<i>C. clauseniana</i>	<i>C. fluminensis</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	<i>C. serratisima</i> (=C. sp. 3)	<i>C. spinosa</i>	<i>C. spinosissima</i>	<i>C. tala</i>
Ubicación tricomas foliares	Nervaduras	Nervaduras	Lámina y nervaduras	Lámina y nervaduras	Nervaduras	Lámina y nervaduras	Lámina y nervaduras	Nervaduras	Nervaduras	Nervaduras
Textura foliar adaxial	Escabrosa	Lisa	Escabrosa	Escabrosa	Lisa	Lisa	Escabrosa	Lisa	Lisa	Lisa
Textura foliar abaxial	Lisa	Lisa	Aterciopelada	Aterciopelada	Lisa	Aterciopelada	Aterciopelada	Lisa	Lisa	Lisa
Contraste haz/envés	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Discolor	Discolor	Concolor	Concolor	Concolor
Apariencia haz	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Lustrosa	Opaca	Opaca
Tipos de márgenes foliares	Con dientes, aserrado	Con dientes, crenado aserrado	Con dientes, crenado aserrado	Con dientes, aserrado o serrulado	Entero o con dientes, aserrado	Con dientes, crenado	Con dientes, aserrado	Con dientes, aserrado	Con dientes, crenado aserrado	Entero o con dientes, aserrado
Forma del ápice foliar	Redondeado	Redondeado	Cuspidado	Acuminado	Redondeado	Redondeado	Acuminado	Cuspidado	Acuminado	Atenuado
Forma de la base foliar	Redondeada	Redondeada	Subcordada	Subcordada	Redondeada	Redondeada	Subcordada	Obtusa	Subcordada	Cuneada
Contraste nerv./lámina	No contraste	Contraste	No contraste	No contraste	No contraste	No contraste	Contraste	Contraste	No contraste	Contraste
Domacios conspicuos	Sí	Sí	Sí	No	Sí	No	No	Sí	Sí	Sí
Pilosidad domacios	Pilosos	Pilosos	Pubescentes	Pubescentes	Subglabros	Pubescentes	Pubescentes	Subglabros	Pilosos	Glabros
Domacios ciliados	No	No	No	No	Sí	No	No	Sí	Sí	No

	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. chichape</i>	<i>C. clausse niana</i>	<i>C. fluminensis</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	<i>C. serrati</i> <i>ssima</i> (=C. sp. 3)	<i>C. spinosa</i>	<i>C. spinosissima</i>	<i>C. tala</i>
Pilosidad del ovario	Piloso	Piloso	Pubescente	Velutino	Glabro	Subglabro	Velutino	Subglabro	Piloso	Glabro
Tipo de estilo	Conspicuo	Inconspicuo	Conspicuo	Conspicuo	Nulo	Nulo	Conspicuo	Inconspicuo	Conspicuo	Inconspicuo
Tipo de ramas estigmáticas	Bífidas y pediceladas	Bífidas y pediceladas	Bífidas y pediceladas	Bífidas y pediceladas	Bilobuladas y sésiles	Bilobuladas y sésiles	Bífidas y pediceladas	Bífidas y pediceladas	Bífidas y pediceladas	Bilobuladas sésiles
Pilosidad del fruto	Subglabro	Glabro	Piloso a pubescente	Velutino	Glabro	Glabro	Pubescente	Glabro	Piloso	Glabro
Color del fruto	Amarillo pálido	Amarillo anaranjado	Amarillo brillante	Amarillo pálido	Anaranjado	Anaranjado	Anaranjado	Anaranjado	Amarillo pálido	Amarillo anaranjado
Tipo de mesocarpo	Heterogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Heterogéneo	Homogéneo
Tamaño de pirenos (mm)	Mediano (6-9)	Mediano (6-9)	Mediano (6-9)	Grande (10-12)	Pequeño (3-5)	Pequeño (3-5)	Mediano (6-9)	Mediano (6-9)	Grande (10-12)	Mediano (6-9)
Forma de pirenos	Ovado	Globoso	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Globoso
Apículos en pirenos	Apiculado	No apiculado	Apiculado	Bi-apiculado	Apiculado	Apiculado	Apiculado	Apiculado	Apiculado	No apiculado
Ornamento de pirenos	Alveolado crateriforme	Alveolado crateriforme	Alveolado crateriforme	Verrugoso	Alveolado	Alveolado	Alveolado	Verrugoso	Verrugoso	Verrugoso
Color de los pirenos	Blanco marfil	Blanco marfil	Blanco marfil	Marrón	Rosa crema	Rosa crema	Blanco marfil	Blanco marfil	Blanco marfil	Blanco marfil

Como ya quedó establecido, las especies de *Celtis* pueden clasificarse es una primera instancia por tener hábito arbustivo o arbóreo. Esto resulta particularmente patente para diferenciar a *C. tala*, de hábito arbóreo y con corteza rugosa con fisuras longitudinales, del resto de las especies aquí estudiadas y particularmente de *C. pallida*, todas arbustivas con corteza lisa. En este contexto, la sinonimización realizada por Berg y Dahlberg (2001) de *C. tala* y *C. pallida* var. *pallida* bajo una misma entidad (*C. ehrenbergiana*) ha sido considerado erróneo (Henrickson, 2010; Asmus *et al.*, 2018). La particularidad de generar ramas llamadas ‘chupones’ en la mayoría de las especies del Cono Sur, ha provocado muchas confusiones. Generalmente, estos chupones presentan diferencias morfológicas muy notables con respecto a las ramas típicas de una determinada especie (v.g.: en *C. tala*, hojas mayores y espinas semi-curvas en chupones, vs. hojas menores y espinas rectas en todo el resto del individuo). Debido a este fenómeno, es conveniente y hasta necesario indicar en las observaciones de campo las características de los chupones para no incurrir en errores cuando se realizan determinaciones sobre material de herbario.

Con respecto a las espinas, la presencia de braquiblastos foliosos con ápice espinoso es un carácter importante que permite diferenciar a *C. pallida* del resto de las especies. Sin embargo, éstos ocasionalmente también pueden ser observados en los chupones de *C. tala* (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994). Según Perrota y Arambarri (2010), estos braquiblastos espinosos presentan nudos donde se insertan hojas y en las axilas de estas últimas se diferencian yemas florales. El resto de las especies tienen espinas de origen estipular cuyos tipos de curvatura e indumento pueden variar notablemente. Los caracteres de curvatura son muy variables, siendo posible que en una misma especie puedan ocurrir diferentes patrones, como ocurre en *C. clauseniana* (rectas y semi-curvas). En observaciones de campo, es común percibir que cuando las espinas son rectas éstas están dispuestas a lo largo de todas las ramas, y por lo general están presentes en especies arbóreas no escandentes (*C. tala*). En cuanto a las espinas curvas y semi-curvas, son muy comunes en las especies arbustivas escandentes (particularmente en *C. spinosa* y *C. spinosissima*) y son observadas también en las ramas juveniles o en los chupones. Referido al indumento, éste varía de acuerdo a qué ramas estén siendo analizadas (chupones, juveniles o adultas), ya que las espinas en las ramas basales de los individuos adultos generalmente son glabras, mientras que las espinas de las ramas superiores usualmente son pubescentes (*C. clauseniana*) o hasta velutinas (*C. fluminensis*). Esta variación en distribución, disposición y tipo de espinas, está aparentemente asociada a la edad y al hábito de la planta (Souza, 2019; obs. pers.).

Las hojas en *Celtis* son simples, alternas, trinervadas, con venación broquidódroma y pecioladas; los peciolo pueden ser enteros o surcados, y glabros a velutinos (Dottori, 1976). A partir del análisis morfodescriptivo de los caracteres foliares de las especies

tratadas aquí, se evidencia la plasticidad de los mismos. Es por esta razón que se han propuesto a lo largo de la historia del género muchos taxones infraespecíficos, como por ejemplo a nivel variedad (*Celtis tala* var. *gaudichaudiana* Planch., *Celtis tala* var. *gilliesiana* Planch., *Celtis tala* var. *sellowiana* (Miq.) Kuntze, *Celtis tala* var. *weddelliana* Planch.). También fueron propuestos varios taxones a nivel del rango forma tomando en consideración la morfología de la lámina (*Celtis tala* f. *hirsuta* Herzog, *Celtis tala* f. *obtusata* Chodat y Hassl.) o la densidad de tricomas en el envés de las láminas foliares en los chupones (*Celtis tala* f. *subpilosa* Kuntze, *Celtis tala* f. *subtomentosa* Kuntze y *Celtis tala* f. *velutina* Herzog). Otro ejemplo de variabilidad son los márgenes foliares, que pueden presentar más de un patrón dependiendo de cuáles sean las ramas examinadas (antiguas, juveniles o chupones).

En general, las hojas presentan nervaduras con una coloración similar al resto de la lámina; ocasionalmente, pueden tener una coloración diferente del resto de la superficie foliar, produciendo así un contraste evidente. Esta última característica puede ser utilizada para identificar a *prima facie* algunos taxones simpátricos: *C. pallida* var. *pallida* –sin contraste- y *C. tala* –con contraste- (Asmus et al., 2018).

En cuanto a la pubescencia de las hojas, éstas pueden ser muy variables según el tipo de tricomas y el grado de indumento que presenten. Por ejemplo, Nascimento (2017) identificó para la familia Cannabaceae dos morfotipos de tricomas curvos con pedúnculo uniseriado: capitados, conteniendo 4-8 células, con cabeza pluricelular con 4-6 células (coincidiendo con un estudio anterior de Dottori, 1976, para *C. tala* y *C. pallida*) y filiformes, conteniendo 6-10 células, con cabeza uniseriada sin distinción entre el pedúnculo y la cabeza. En ambos morfotipos, Nascimento (2017) caracterizó como granulócrica la liberación de un exudado a partir de vesículas. Estudios como éste son escasos para las especies de *Celtis* de la región neotropical, a pesar de la importancia de los tricomas en el clado Urticineae (Gaglioti, 2015). Asimismo, las superficies foliares pueden variar ampliamente desde glabras a velutinas; un caso especial de pubescencia velutina es el correspondiente a *C. pallida* var. *discolor*, cuya apariencia brillante y sedosa ha llevado a que algunos autores denominen como ‘seríceo’ a este tipo de pilosidad (Romanczuk, 1976).

Otro carácter foliar diagnóstico que permite diferenciar a *prima facie* a varias especies es el patrón relativo al tacto del haz. En *C. brasiliensis*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis* y *C. serratissima* es escabroso, mientras que en el resto es liso. Según Zamengo et al. (2020a), las dos primeras especies mencionadas aquí (*C. brasiliensis* y *C. clauseniana*) fueron identificadas erróneamente como *Celtis pubescens* Spreng. en la literatura sobre el género para la Argentina (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994). Es de destacar que tanto en Zuloaga et al. (2019) como en algunas bases de datos (Instituto de Botánica Darwinion -www.darwin.edu.ar- y Tropicos -www.tropicos.org-), solo se hace referencia como aceptada a *C. brasiliensis* ya que *C. clauseniana* fue rehabilitada

recientemente (Zamengo *et al.*, 2020a). Es por esto, que bajo el nombre *C. brasiliensis* además de las poblaciones de este taxón, se incluyen aún todas las de *C. clauseniana*.

Todo esto demuestra que es muy importante, que al analizar un individuo, se observe la morfología de las espinas y de las hojas tanto en las ramas basales como apicales y en los posibles chupones, para abarcar toda su plasticidad morfológica. Así como también, al coleccionar, tomar muestras representativas de toda la variabilidad foliar.

Otro carácter fundamental a tener en cuenta para la identificación de muchas especies es la cantidad, morfología y el grado de pilosidad de los domacios. La primera cita de estas estructuras en el género *Celtis* fue de Miquel (1853) cuando describió *Celtis sellowiana* Miq.: “*basi subtus nervorum conjunctura basilari tumidula (et pariter ac axillis) perforata*”. El término domacio (del latín ‘*domatium*’ – pequeña casa) fue utilizado por primera vez por Lundstroem (1887) para referirse a ese tipo de formaciones presentes en el envés de las láminas foliares. Posteriormente, otros autores también identificaron la presencia de domacios en especies del género, pero se destaca el trabajo publicado por Dottori (1976) donde se describen en profundidad estas estructuras para *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala* e indica la presencia de artrópodos en su interior. Por ejemplo, es muy fácil observar las diferencias entre *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala* a nivel de domacios, dado que los de la primera son ciliados y los de la segunda no ciliados o totalmente glabros; esto refuerza - entre otros caracteres como la cantidad- la delimitación correcta entre ambos taxones (Asmus *et al.*, 2018). Queda por establecer el carácter y tipo de asociación biológica que se pudiera establecer entre los artrópodos presentes en los domacios y si hubiera correspondencia taxonómica de éstos con alguna especie de *Celtis* en particular.

Referido a los caracteres reproductivos en el subgénero *Mertensia*, los individuos son andromonoicos y se caracterizan por presentar tanto flores estaminadas como perfectas (Leme *et al.*, 2020). Las flores son monoclamídeas con el cáliz y sus sépalos como el único verticilo floral estéril presente. Esto ocurre debido a que los pétalos de la corola están ausentes desde el inicio del desarrollo floral (Leme *et al.*, 2020). Por lo tanto, no se debe usar el término ‘tépalo’ para las especies del género, aunque haya sido usualmente empleado por otros autores (Berg y Dahlberg, 2001; Torres y Luca, 2005; Souza, 2019). En consecuencia, el perianto es pentámero con sépalos obovados, blancos verdosos a castaños, caducos o no, con márgenes ciliados (*C. tala*) o no ciliados (*C. spinosissima*). Los análisis anatómicos realizados por Leme *et al.* (2020) sobre individuos atribuidos a *C. iguanaea*, revelaron que las flores perfectas son en realidad flores pistiladas con el androceo no funcional, dado que las anteras no se abren durante la antesis, no producen polen y si lo hacen, éste no es viable. Por lo tanto, los estambres presentes en las flores llamadas ‘perfectas’ serían en realidad estaminodios (Arruda y Sazima, 1988; Leme *et al.*, 2020); sin embargo, este carácter debe ser estudiado en el resto de las especies del género *Celtis* para corroborar esta hipótesis. Debido a esto, es conveniente seguir llamando flores

perfectas en las descripciones de las especies estudiadas en esta tesis. El gineceo se considera que es del tipo pseudomonómero, es decir aparentemente formado por un carpelo, pero cuya estructura real es bicarpelar en la que solo uno desarrolla un lóculo fértil (Eckardt, 1937; Omori y Terabayashi, 1993; Leme *et al.*, 2020). Sin embargo, la vía de desarrollo de los dos carpelos, en las etapas iniciales, se muestra conservada en el género y al completarse forma ambas ramas estigmáticas. En cuanto a las flores estaminadas, la sincronización de la apertura y desarrollo de los sépalos, estambres y pistilodio parece ser importante en el mecanismo explosivo de liberación de polen (Pedersoli *et al.*, 2019).

En cuanto a las características del pistilo son de suma importancia porque permiten la diferenciación de los subgéneros de *Celtis* presentes en América:

Subgéneros *Celtis* y *Sponioceltis* - El pistilo está compuesto por un ovario glabro a pubescente, estilo nulo y estigma plumoso (blanco o castaño después de la fecundación), con ramas estigmáticas con ápices enteros como en *Celtis australis* L. (Planchon 1848).

Subgénero *Mertensia* - El pistilo está compuesto por un ovario glabro (*C. pallida* var. *pallida* y *C. tala*), subglabro (*C. pallida* var. *discolor* y *C. spinosa*), piloso (*C. brasiliensis*, *C. chichape* y *C. spinosissima*), pubescente (*C. clausseniana*) o velutino (*C. fluminensis* y *C. serratissima*). El estilo puede ser nulo (*C. pallida*) o estar presente, variando de conspicuo (*C. brasiliensis*, *C. clausseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*) a inconspicuo (*C. spinosa*, *C. chichape* y *C. tala*). Las ramas estigmáticas pueden ser bífidas (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clausseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima*, *C. spinosa* y *C. spinosissima*) o bilobuladas formando cuatro lóbulos apicales, dos de cada lado (*C. pallida* y *C. tala*) (Kunth, 1817; Planchon, 1848). A su vez, las ramas estigmáticas se pueden clasificar en sésiles o pediceladas (Dottori y Hunziker, 1994); las primeras asociadas a un estilo nulo o a estilos inconspicuos (*C. tala*) y las segundas asociadas a un estilo conspicuo (*C. fluminensis*) (Tabla 12).

Con respecto a los frutos, se trata de drupas donde el mesocarpo puede ser homogéneo (no ornamentado) o heterogéneo (ornamentado). El endocarpo puede ser clasificado de acuerdo a su textura en membranáceo (característico de *Celtis schippii* Standl., especie endémica de las regiones amazónicas de América Central y del norte de América del Sur; Souza, 2019) o duro, lignificado, comúnmente llamado 'pireno' (presente en el resto de las especies sudamericanas). En el género *Celtis* los pirenos fueron mencionados por primera vez por Klotzsch (1847) cuando describió *Momisia triflora* Ruiz ex Klotzsch: "endocarpio osseo, albido, crasso, extus irregulariter, alveolato-lacunoso. Semen pendulum globosum, arcuatum, 3 lin. crassum". Cabe aclarar que aquí consideramos únicamente como pireno al endocarpo lignificado, a diferencia de otros autores que incluyen también a los estratos internos mineralizados del mesocarpo, por ejemplo Dottori (1990). La importancia de los pirenos como una de las herramientas fundamentales para la identificación de los taxones, fue destacada por primera vez por Hunziker y Dottori (1976) en

el tratamiento de cinco especies distribuidas en la Argentina (*C. chichape*, *C. iguanaea* -aquí considerada una identificación errónea de *C. spinosissima* o de *C. spinosa*-, *C. pallida*, *C. pubescens* -aquí considerada una identificación errónea de *C. brasiliensis* o *C. clauseniana*- y *C. tala*). En cuanto a las características del pireno, éstas pueden emplearse para diferenciar por ejemplo a *C. chichape*, con pireno de menores dimensiones y ornamento alveolado crateriforme, de *C. spinosissima* cuyo pireno es mayor y de ornamentación verrugosa y que además está rodeado de una capa cartácea muy característica. Para evaluar este carácter hay que tener en cuenta que se basa en observaciones hechas a ojo desnudo de pirenos ya procesados; en cambio, cuando se los observa bajo la lupa la coloración fluctúa de acuerdo a la técnica de limpieza, la forma de conservación (Hunziker y Dottori, 1976) y a la luz artificial incidente. Todos los caracteres citados para los pirenos (tamaño, forma, ornamentación y coloración) varían de acuerdo con el grado de maduración de los frutos (Chamorro *et al.*, 2020; Zamengo *et al.*, 2020a), por lo que es recomendable coleccionar los frutos totalmente maduros a senescentes, para asegurar la homogeneidad en los análisis.

Por todo lo expuesto anteriormente, dentro del subg. *Mertensia*, tanto las características del pistilo como las de la drupa y los pirenos, son cruciales para la correcta delimitación de las especies y particularmente en el caso de aquellas que presentan muchas similitudes a nivel vegetativo (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994; Chamorro *et al.*, 2019; Zamengo *et al.*, 2020a). Uno de los casos más notables es la diferenciación entre *C. spinosa* y *C. spinosissima*, ya que la primera tiene ovario subglabro y mesocarpo homogéneo y la segunda ovario piloso y mesocarpo heterogéneo. También es posible distinguir claramente *C. pallida* var. *pallida* que tiene ovario glabro, estilo nulo y ramas estigmáticas bilobuladas, de *C. spinosissima* que tiene ovario piloso, estilo conspicuo y ramas estigmáticas bifidas.

Considerando la notable variabilidad morfológica intraespecífica del género y las consecuentes dificultades para la posterior identificación del material, es conveniente adoptar una guía de observaciones para nuevas colectas. Para esto último, se presenta un modelo de guía de campo (Anexo II) que contempla los principales caracteres vegetativos y reproductivos que deberían ser observados a campo.

I.5 CONCLUSIONES

A través de los análisis estadísticos (ACP y AC) de caracteres morfológicos a partir de colectas propias, se lograron diferenciar siete grupos de entidades (Fig. 9): grupo amarillo que se corresponde con *C. tala*, verde con *C. pallida* var. *pallida*, verde-agua con *C. pallida* var. *discolor*, azul con *C. chichape* (incluyendo a *C. spinosa*), rosa con *C. spinosissima* ('*C. iguanaea*'), marrón con *C. clauseniana* ('*C. brasiliensis*/*C. pubescens*') y rojo con *C. serratissima* ('*C. sp. 3*'). Sin embargo, se estima que la delimitación de estos grupos podría mejorar en su definición, si se incluyera un mayor número de ejemplares que contengan estructuras reproductivas en el análisis.

A partir de una exhaustiva revisión bibliográfica y análisis de numerosas exsiccata en herbarios nacionales como internacionales, consultados de forma presencial o mediante imágenes digitales de alta resolución, se reconocieron diez taxones de *Celtis* para el Cono Sur Sudamericano: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*.

Los caracteres morfológicos de mayor importancia para diferenciar a las especies fueron los reproductivos, fundamentalmente los relacionados al tipo de pistilo y de ramas estigmáticas, así como también la ornamentación de los pirenos (endocarpo). Sin embargo, resta corroborar y confirmar la identidad de las especies identificadas y delimitadas en este capítulo mediante análisis molecular y filogenético, tarea que se describe y analiza más adelante en esta tesis.

CAPÍTULO II: TRATAMIENTO TAXONÓMICO



CAPÍTULO 2: TRATAMIENTO TAXONÓMICO

II.1 INTRODUCCIÓN: Historia taxonómica de los taxones del género *Celtis* del Cono Sur

Linneo (1753), basándose en la propuesta genérica de Tournefort (1700), estableció el género *Celtis* L. en la segunda edición de su *Species Plantarum*, en la cual describió tres especies: *C. australis* L. –proveniente de la India-, *C. occidentalis* L. –nativa de América del Norte y *C. orientalis* L. –endémica de Sri Lanka.

En el siglo siguiente, Kunth (1817) a partir de muestras recolectadas por Humboldt y Bonpland, describió el género *Mertensia* Kunth (Urticaceae Juss.) con cuatro especies: *Mertensia citrifolia* Kunth, *M. laevigata* Kunth, *M. pubescens* Kunth y *M. zizyphoides* Kunth. Según este autor, dicho género se caracteriza por poseer ramas con espinas, hojas con márgenes foliares enteros y flores con lóbulos estigmáticos bífidos, y se diferencia de *Celtis* por poseer ramas inermes con márgenes foliares serrados y flores con lóbulos estigmáticos enteros. Dos años después, debido a la existencia previa de un género homónimo en la Familia Boraginaceae Juss. (Roth, 1797), Dietrich (1819) sustituyó el nombre genérico *Mertensia* por *Momisia* F. Dietr. y realizó las combinaciones: *Momisia laevigata* (Kunth) F. Dietr., *Momisia pubescens* (Kunth) F. Dietr. y *Momisia zizyphoides* (Kunth) F. Dietr.

Considerando a los géneros *Celtis* y *Momisia* como sinónimos, Sprengel (1825) describió *Celtis spinosa* a partir de un ejemplar proveniente de Brasil (Rio Grande do Sul), caracterizado por sus tallos flexuosos y espinas curvas apareadas (Henrickson, 2010), la que sería la primera especie del género descrita para Sudamérica.

Por otra parte, Rafinesque (1838) a partir de un ejemplar proveniente de isla de Curazao, describió el género *Sauvobroma* Raf. y propuso la combinación *Sauvobroma iguanense* (Jacq.) Raf. ya que consideraba que *Rhamnus iguanaea* Jacq. (hoy basónimo de *C. iguanaea* (Jacq.) Sarg.) no pertenecía al género *Rhamnus*.

En 1843, Gardner describió *Mertensia brasiliensis* Gardner para Rio de Janeiro (Brasil) sin tener en cuenta que *Mertensia* Kunth era un homónimo ilegítimo. Pocos años más tarde, Klotzsch (1847) describió *Momisia ehrenbergiana* Klotzsch basado en una colección realizada por C.G. Ehrenberg proveniente de México, actualmente depositada en B (Anexo II).

Sin tener en cuenta las propuestas de Kunth (1817) y Dietrich (1819), Planchon (1848) considera a todas las especies descritas hasta ese momento en *Mertensia* y/o *Momisia* en *Celtis*. Planchon (1848) clasificó todas las especies en cuatro subgéneros: *Euceltis*, *Mertensia*, *Solenostigma* y *Sponioceltis*. Para la diferenciación de estos subgéneros, el autor utilizó caracteres morfológicos (ausencia o presencia de espinas y división de los lóbulos estigmáticos de las flores) y también la distribución geográfica de los taxones. Así, la mayoría de las especies sudamericanas quedaron ubicadas en el subgénero *Mertensia*. En

este mismo trabajo, Planchon (1848) describió *Celtis tala*, a partir de una descripción -no válidamente publicada- de John Gillies y además plantea dudas acerca del status taxonómico de *C. spinosa*.

Posteriormente, Liebmann (1851) combina *Momisia ehrenbergiana* en *Celtis*, resultando así la nueva combinación *C. ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. Otros dos autores importantes en la historia de las especies de *Celtis* del Cono Sur son Weddell (1852), quien describió *Momisia integrifolia* Wedd. y *M. lancifolia* Wedd., y Miquel (1853) que describió *Celtis sellowiana* Miq., y realizó las combinaciones *Celtis spinosissima* (Wedd.) Miq. y *Celtis lancifolia* (Wedd.) Miq., todas éstas para Brasil. En 1859, Torrey describió para Norteamérica *C. pallida*, destacando que es muy común en el sur de Estados Unidos y norte de México.

En 1873, al tratar la familia Ulmaceae para el *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, Planchon propuso cinco variedades para *Celtis tala*: var. *gilliesiana* de Argentina y Paraguay, var. *weddelliana* y var. *gaudichaudiana* de Brasil, var. *chichape* de Bolivia y var. *pallida* de EE.UU. y México. Asimismo, Planchon (1873) considera a *C. ehrenbergiana* como un sinónimo de *Celtis aculeata* Sw. (actualmente ubicado en la sinonimia de *C. iguanaea*, según Berg y Dahlberg, 2001). Luego, Sargent (1895) siguiendo el criterio de Planchon (1873) ubica a *C. ehrenbergiana* en la sinonimia de *C. iguanaea*.

Para Paraguay, Parodi (1878) describió *C. azcurrensis* D. Parodi, *C. disticha* D. Parodi, *C. lanceolata* D. Parodi y *C. rigida* D. Parodi, citando los materiales originales y su procedencia pero sin mencionar dónde fueron depositados. Posteriormente, también para Paraguay, Chodat y Hassler (1903) describieron *C. tala* f. *obtusata* a partir de una colecta del departamento Concepción.

En el siglo XX se realizó la primera revisión de las especies del género *Celtis* sudamericanas (Baehni, 1936). En dicho trabajo, este autor consideró que *C. tala* es un sinónimo de *C. spinosa* y además efectúa la siguiente combinación: *Celtis spinosa* Spreng. var. *weddelliana* (Planch.) Baehni. También es de destacar que en esta publicación, al ubicar a *C. bonplandiana* Planch. dentro de la sinonimia de *C. iguanaea*, Baehni amplía la distribución de esta última especie hasta la Argentina.

Así llega el año 1976, cuando se comienza a revisar consistentemente al género para la Argentina. Primeramente se publica el trabajo de Romanczuk (1976, marzo), y luego aparece la contribución de Hunziker y Dottori (1976, junio) en la que se realiza una crítica exhaustiva de la monografía de Baehni (1936). En ambas contribuciones se rehabilitó como especie a *C. tala*, pero surgió una controversia en cuanto al status nomenclatural de lo que actualmente se conoce como *C. pallida* var. *pallida* y *C. pallida* var. *discolor*. Por un lado, Romanczuk (1976, marzo) eleva a la categoría de especie a *C. tala* var. *weddelliana* como *C. weddelliana* (Planch.) Romanczuk y describe *C. sericea* Romanczuk. Por otra parte, Hunziker y Dottori (1976, junio) mencionaron por primera vez la presencia de *C. pallida* para la Argentina y destacan que este último es el nombre correcto para identificar a las

poblaciones del género que Romanczuk (1976, marzo) llamó *C. weddelliana*; y describieron una variedad: *C. pallida* var. *discolor*, ubicando en su sinonimia a *C. sericea*. Hunziker y Dottori (1976) también proponen considerar como taxón dudoso a *C. spinosa*, sugiriendo que podría tratarse de un sinónimo de *C. iguanaea*.

Poco después, Romanczuk y del Pero de Martínez (1978), en el primer estudio monográfico del género para la Argentina, reconocen seis especies: *Celtis chichape*, *C. iguanaea*, *C. pallida* (con dos subespecies: *C. pallida* subsp. *pallida* Schltr. y *C. pallida* subsp. *sericea* (Romanczuk) Romanczuk), *Celtis pubescens*, *C. spinosa* y *C. tala*.

Para Brasil, Marchioretto (1988) en la flora de Rio Grande do Sul reconoce seis especies de *Celtis*: *C. iguanaea*, *C. lancifolia*, *C. sellowiana*, *C. spinosa*, *C. pubescens* y *C. tala*. Es importante destacar que *C. lancifolia* no había sido mencionada para el Cono Sur Sudamericano por los autores argentinos. En el marco de la Flora Fanerogámica Argentina, Dottori y Hunziker (1994) publicaron una sinopsis de la familia Celtidaceae, en la cual continúan considerando que el taxón *C. pallida* posee dos variedades (*C. pallida* var. *pallida* y *C. pallida* var. *discolor*), y no subespecies como postularon Romanczuk y del Pero de Martínez (1978).

En la última revisión de las especies del subg. *Mertensia*, Berg y Dahlberg (2001) reestablecieron *C. ehrenbergiana* -hasta ese momento considerada sinónimo de *C. iguanaea*- con los siguientes sinónimos: *C. bonplandiana*, *C. lancifolia*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. sellowiana*, *C. spinosa* var. *weddelliana*, *C. tala*, *C. tala* f. *obtusata*, *C. tala* var. *gaudichaudiana*, *C. tala* var. *pallida* (Torr.) Planch., *C. tala* var. *sellowiana*, *C. tala* var. *weddelliana*, *C. weddelliana* y *Momisia integrifolia*. Además, el resto de los taxones del Cono Sur fueron sinonimizados en *C. chichape* (*C. pallida* subsp. *sericea*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. sericea*) y en *C. iguanaea* (*C. bonplandiana*, *C. spinosa* y *C. spinosissima*). Entre las sinonimias realizadas, el caso más emblemático es la inclusión de *C. pallida* var. *discolor* dentro de *C. chichape* y la reformulación de *C. ehrenbergiana*, que según Berg y Dahlberg (2001) es un taxón muy amplio, y engloba a *C. tala* y *C. pallida* var. *pallida*. Esta taxonomía propuesta por Berg y Dahlberg (2001) fue aceptada en el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga et al., 2019; Zuloaga y Belgrano, 2021) - www.darwin.edu.ar- así como también, como lo señala Henrickson (2010), en la Base de Datos de Plantas del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

Es precisamente ese último autor, Henrickson (2010), quien en un trabajo reciente planteó dudas sobre los criterios empleados por Berg y Dahlberg (2001) para adoptar sus criterios taxonómicos. Este autor, basándose en los criterios de Hunziker y Dottori (1976), reconoce a *C. tala* y *C. pallida* como dos entidades diferentes. A su vez, afirmó que en Norteamérica solo crece *C. pallida* var. *pallida*, mientras que en Sudamérica conviven las dos variedades (la típica y *C. pallida* var. *discolor*). Con respecto a *C. ehrenbergiana*, postuló que debería ser reubicada en la sinonimia de *C. iguanaea*.

Posteriormente, Oakley y Prado (2013b), a través de la recolección de datos morfo-ambientales (hábito, hojas, domacios y distribución) y extensos recorridos a campo, afirmaron que *C. chichape* no tiene ninguna afinidad clara con *C. pallida* var. *discolor*. A pesar de no estar de acuerdo con el criterio de Berg y Dahlberg (2001) de incluir a *C. pallida* y *C. tala* en la sinonimia de *C. ehrenbergiana*, estos autores proponen la nueva combinación: *Celtis ehrenbergiana* var. *discolor* (Hunz. & Dottori) Oakley & D. Prado.

Recientemente, otros especialistas realizaron estudios de las especies del género *Celtis* tanto para Argentina como para Brasil (Pederneiras *et al.*, 2011; Asmus *et al.*, 2018; Souza, 2019; Zamengo *et al.*, 2021), quienes realizaron importantes avances con respecto a la circunscripción taxonómica de las especies del Cono Sur; sin embargo, resaltan la necesidad de nuevos estudios para dilucidar el complejo problema taxonómico generado en *Celtis* a lo largo de los años.



II.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio taxonómico se basó en una exhaustiva revisión bibliográfica de las especies del género *Celtis* subg. *Mertensia*, en un análisis completo de los ejemplares tipo y de colectas propias y de otros botánicos sobre un importante número de individuos de todas las especies aquí consideradas (Anexo II). También se utilizaron las bases de datos e imágenes proporcionadas por Henrique Borges Zamengo, referente del género *Celtis* en Brasil.

Durante el desarrollo del presente trabajo de tesis doctoral, se visitaron las colecciones y se analizaron imágenes digitales de alta resolución de los siguientes herbarios (acrónimos de acuerdo a Thiers, 2020):

Herbarios visitados: BA, BAA, BAB, CORD, CTES, E, FACEN, FCQ, FUEL, IAC, K, LIL, LP, MCNS, P, PEUFR, PMSP, R, RB, SI, SP, SPF, SPSF, UFP y UNR.

Herbarios consultados virtualmente: ALCB, ASE, B, BHCB, CEN, CVRD, DVPR, EAC, ECT, EFC, ESA, F, FLAS, FLOR, FURB, GH, HDCF, HSTM, HUEFS, HURB, INPA, LINN, MBM, MO, NY, PACA, R, RB, RON, S, SP, SPSF, UEC, UFG, UFP, US, VIC y VIES.

Para este análisis se contó con la colaboración de Virginia Y. Moggi que visitó el herbario P, donde están depositados muchos de los ejemplares tipo analizados en este capítulo, y además se reconoce la contribución de Henrique Borges Zamengo con los tipos de los herbarios de Brasil (SP) y un ejemplar de NY.

Además, se consultó la base de datos on line JStor Global Plants (<http://plants.jstor.org/-ejemplares tipo->) que cuenta con herramientas que permiten hacer magnificaciones, tomar medidas y corroborar datos de etiqueta. Para la correcta cita nomenclatural de los nombres mencionados en esta tesis se siguió el International Plant Names Index (IPNI). Para las descripciones de las especies se utilizaron los caracteres detallados en el Capítulo 1 (Tabla 8, Anexo II).

II.3 RESULTADOS

Se analizaron todos los protólogos y ejemplares tipo de los taxones nativos del Cono Sur (Anexo II). Como resultado se reconocieron 10 taxones para el género *Celtis* subg. *Mertensia*: *Celtis brasiliensis*, *Celtis chichape*, *Celtis clauseniana*, *Celtis fluminensis*, *Celtis pallida* var. *discolor*, *Celtis pallida* var. *pallida*, *Celtis serratissima*, *Celtis spinosa*, *Celtis spinosissima* y *Celtis tala*. A continuación se presenta una descripción general del subg. *Mertensia*, se provee una clave para diferenciar estos 10 taxones a nivel morfológico y se realizan las descripciones de cada uno de ellos acompañadas por imágenes y mapas de distribución. Por otra parte, en el Anexo II se puede consultar la lista de materiales examinados.



II.3.1 *Celtis* subg. *Mertensia*

***Celtis* L. subg. *Mertensia* Planch.** Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 3, 10:264. (1848). **Especie Tipo:** *Mertensia laevigata* (Kunth) *nom. illeg.* (= *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.), lectotipo designado por N. L. Britton & P. Wilson (1924).

= *Mertensia* Kunth Nov. Gen. Sp. [H.B.K.] 2(fol.): 25; 2(qto.): 30 (1817), *nom. illeg.*, non. *Mertensia* Roth (Boraginaceae).

= *Momisia* F. Dietr., Nachtr. Vollst. Lex. Gärtn. 5: 122 (1819). **Especie Tipo:** *Momisia laevigata* (Kunth) F. Dietr., lectotipo designado por N. L. Britton & P. Wilson (1924).

= *Saurobroma* Raf., Sylva Tellur. 32 (1838) *syn. nov.* **Especie Tipo:** *Saurobroma iguanense* (Jacq.) Raf. *nom. illeg.* (= *Celtis iguanaea* Jacq.).

Arbustos o árboles, monoicos, erectos o escandentes; corteza lisa o rugosa; **ramas** sinuosas espinosas (en zigzag), enteras o surcadas, glabras o velutinas, lenticeladas. **Espinas** caulinares o estipulares, geminadas (de a pares) o solitarias, curvas, rectas a semicurvas, castañas (= *chestnut*), grisáceas (= *cinereous*), rojizas (= *fawn*) o rojas oscuras (= *maroon*), glabras a velutinas, tricomas amarillentos (= *lemon*), blanquecinos (= *ivory*) o castaños. **Hojas** alternas, pecioladas con peciolas surcadas, 1-15 cm long. × 0,7-7,5 cm lat., subglabros a velutinos, láminas foliares elípticas, ovadas, oval-lanceoladas o suborbiculares, ápice acuminado, atenuado, cuspidado, redondeado u obtuso, siempre mucronados; márgenes enteros o con dientes, crenados, crenado-aserrados, aserrados o serrulados, desde la base hasta el ápice, a partir de la porción media hasta el ápice o restringidos al ápice; base cuneada, obtusa, redondeada o subcordada; trinervadas, de consistencia cartácea o membranosa, superficies concoloras ambas verde claro (= *emerald*) o verde oscuro (= *olive*) o discoloras (haz verde claro u oscuro y envés grisáceo o castaño in vivo o in sicco); haz lustroso u opaco, glabro o pubescente, tricomas amarillos, blancos o castaños in vivo o in sicco, concentrados en las nervaduras o dispuestos uniformemente tanto en las nervaduras como en la superficie laminar, escabroso o liso al tacto; envés glabro o velutino, tricomas con las mismas coloraciones y distribuciones descriptas anteriormente, aterciopelado o liso al tacto, nervaduras prominentes o planas, amarillentas, castañas, beige (= *buff*) o rojo oscuras, contrastantes o no con la superficie laminar, domacios conspicuos o inconspicuos, glabros o velutinos, tricomas blancos o amarillentos, ciliados o con los tricomas dispuestos sobre toda la superficie del bolsillo. **Inflorescencias** en cimas glomerulares. **Flores** estaminadas y perfectas con 5 sépalos, isostémonos, estambres levemente unidos en la base, al principio incurvos y cortos en el botón floral y luego extendidos, más largos, anteras ovadas, dorsifijas justo por encima de la base emarginada,

extrorsas, flores estaminadas subglabras o velutinas, tricomas amarillentos, blancos o castaños, flores perfectas con ovario glabro o velutino, amarillos, blancos o castaños, estilo conspicuo (0,6-2 mm), inconspicuo (0,1-0,5 mm) o nulo, ramas estigmáticas pediceladas o sésiles, bilobuladas o bífidas. **Drupas** 4,5-14,5 mm long. × 3-12 mm lat., epicarpo glabro o velutino, amarillo brillante, amarillo pálido (=primrose), amarillo anaranjado (=saffron) o naranja (=fulvous), mesocarpo homogéneo o heterogéneo, ornamentado o no, pireno globoso u ovado, pequeño (3-5,9 mm long.), mediano (6-9 mm long.) o grande (9,1-12 mm long.), blanco, marrón opaco (=tawny) o rosa-crema (=cream), apiculado (mono o biapiculado) o no, apículo de 0,25-1 mm long., ornamentación alveolada, alveolada-crateriforme o verrugosa.



II.3.2 Clave de identificación de diez taxones del género *Celtis* del Cono Sur Sudamericano

1. Espinas de origen caulinar (ápice de braquiblastos espinosos), foliosas o provistas de yemas..... 2
2. Hojas discolores, envés pubescente a velutino, seríceo; tricomas distribuidos por toda la superficie de la lámina, incluyendo las nervaduras; domacios inconspicuos, pubescentes..... ***C. pallida* var. *discolor***
- 2'. Hojas concolores, envés glabro a subglabro; tricomas concentrados en las nervaduras; domacios conspicuos, glabros a ciliados..... ***C. pallida* var. *pallida***
- 1'. Espinas de origen estipular, no foliosas y desprovistas de yemas..... 3
3. Envés foliar pubescente a velutino; tricomas distribuidos a lo largo de toda la superficie de la lámina incluyendo las nervaduras..... 4
4. Ramas, envés foliar, flores y frutos con tricomas ferrugíneos..... ***C. fluminensis***
- 4'. Ramas, envés foliar, flores y frutos con tricomas blancos a amarillentos..... 5
5. Frutos velutinos, suaves al tacto..... ***C. serratissima***
- 5'. Frutos glabros o pilosos y ásperos al tacto..... 6
6. Arbustos escandentes de 3-7 m alt. Láminas foliares de 3-7 × 1-4 cm. Frutos subglabros..... ***C. brasiliensis***
- 6'. Árboles escandentes de 6-10 m alt. Láminas foliares de 6-12 × 3-6 cm. Frutos pilosos a pubescentes..... ***C. clauseniana***
- 3'. Envés foliar glabro a piloso; tricomas, cuando presentes, concentrados a lo largo de las nervaduras foliares y escasos a lo largo de la superficie de la lámina..... 7
7. Flores perfectas con ramas estigmáticas con lóbulos bífidos..... 8
- 7'. Flores perfectas con ramas estigmáticas con lóbulos bilobulados..... ***C. tala***
8. Frutos maduros amarillos, mesocarpo heterogéneo, ornamentado, pireno grande..... ***C. spinosissima***
- 8'. Frutos maduros naranjas, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno mediano..... 9
9. Haz foliar opaco, pireno alveolado-crateriforme, sin apículo ***C. chichape***
- 9'. Haz foliar lustroso, pireno verrugoso, apiculado..... ***C. spinosa***

II.3.3 *Celtis brasiliensis*

***Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch.**, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 10: 310 (1848).

≡ *Mertensia brasiliensis* Gardner, London J. Bot. 2: 339 (1843). **Tipo:** Brasil, Rio de Janeiro, Serra dos Órgãos, III-1837, fl., G. Gardner 347 (Holotipo: K000512924!).

Arbustos o árboles escandentes, 1,5-10 m de altura, corteza lisa, grisácea (=cinereous), ramas sinuosas, glabras o pilosas, espinosas; espinas estipulares, de 5-16 mm de largo, solitarias, a veces geminadas, rectas y semicurvas, castañas (=chestnut), subglabras con tricomas color blanco marfil (=ivory). Hojas pecioladas con pecíolo de 2-6 mm de largo, subglabro a piloso con tricomas blancos; láminas foliares ovadas u oval-lanceoladas, de 1,4-7,2 cm long. × 0,7-4,6 cm lat.; ápice redondeado, obtuso; márgenes con dientes, aserrados, dientes dispuestos uniformemente desde la porción media hasta el ápice; base redondeada, obtusa o subcordada; de consistencia cartácea o membranosa; caras de las hojas concoloras, verde claro (=emerald); haz foliar opaco, piloso con tricomas amarillentos (=lemon) o blanquecinos concentrados en las nervaduras, escabroso al tacto; envés piloso con tricomas tanto en la superficie laminar como en las nervaduras, aterciopelado al tacto; nervaduras prominentes de color beige (=buff) o castañas no contrastando con la superficie laminar; domacios conspicuos, pilosos, no ciliados, tricomas de color marfil distribuidos de forma uniforme en todo el domacio. Flores estaminadas pubescentes con tricomas blancos. Flores perfectas con ovario piloso con tricomas amarillos o blanquecinos, estilo conspicuo, ramas estigmáticas pediceladas y bífidas. Drupas de 10,3-10,6 mm long. × 8,5-9,3 mm lat., color amarillo pálido (=primrose), de epicarpo subglabro con tricomas blancos concentrados en la base; mesocarpo heterogéneo, viscoso, alveolado; pireno ovado, mediano, de 6,5-7 × 5,5-5,7 mm, blanco, monoapiculado, apículo de 0,3-0,5 mm de largo, ornamento alveolado crateriforme.

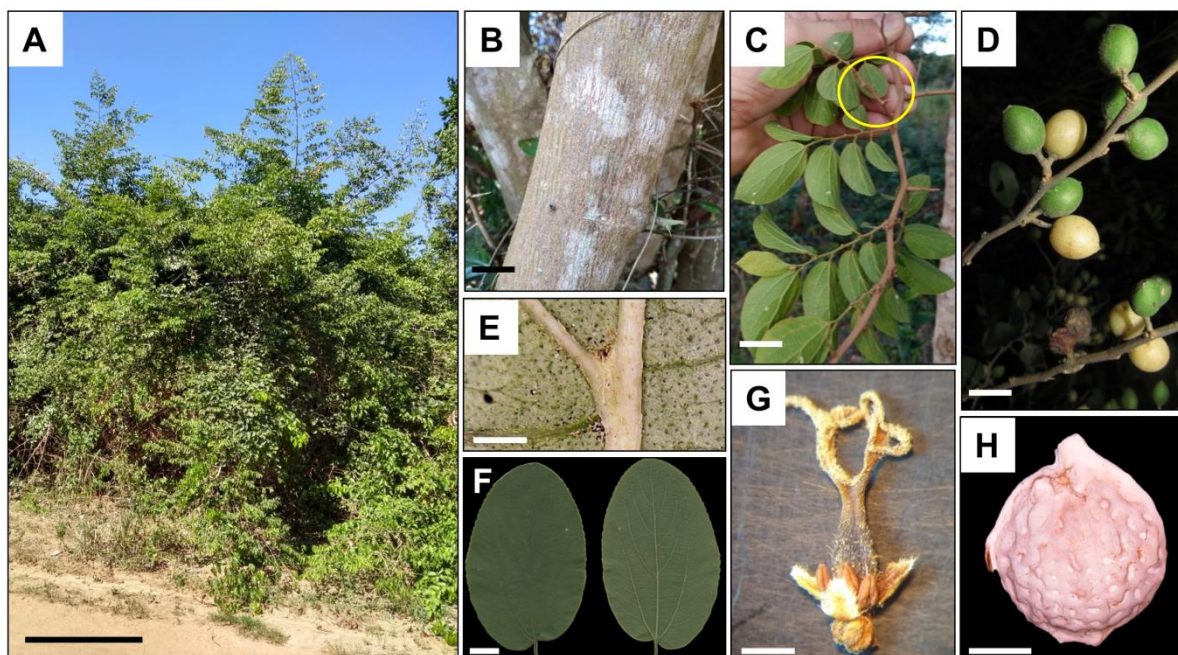


Fig. 10: *Celtis brasiliensis*. **A:** Hábito de crecimiento arbusto escandente. **B:** Corteza lisa. **C:** Detalle de la rama en zigzag con espinas semi-curvas. **D:** Fruto maduro subglabro amarillo pálido primrose. **E:** Detalle del envés de la lámina: subglabra, domacios conspicuos, pilosos. **F:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés. **G:** Detalle de la flor: ovario piloso, estilo conspicuo, ramas estigmáticas bifidas y pediceladas. **H:** Pireno ovado, apiculado, alveolado-crateriforme. Escalas: A, 1 m; B, 10 cm; C, 4 cm; D, 10 mm; E, 1 mm; F, 1 cm; G, 1 mm; H: 2 mm. Fotos de H.B. Zamengo.

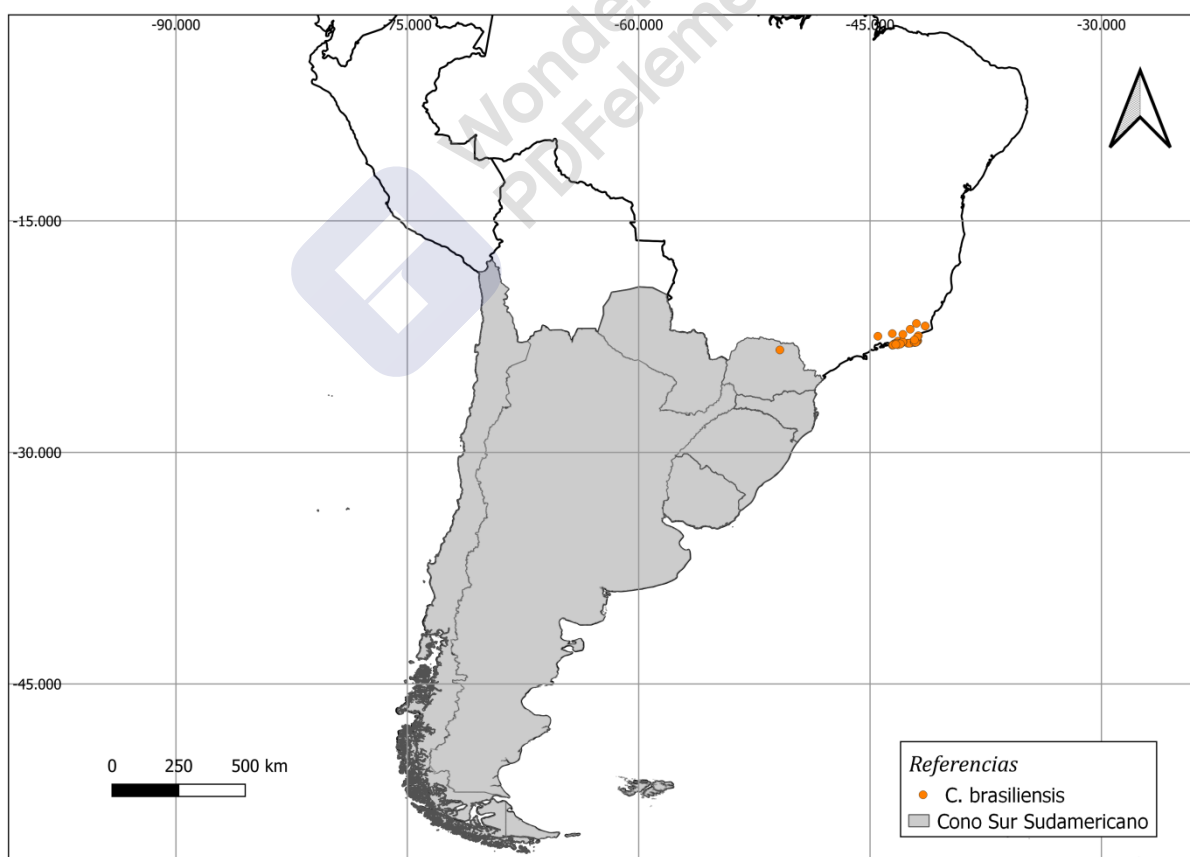


Fig. 11: Distribución geográfica de *Celtis brasiliensis*.

II.3.4 *Celtis chichape*

***Celtis chichape* (Wedd.) Miq.**, Fl. Bras. (Martius) 4(1): 181 (1853).

≡ *Momisia chichape* Wedd., Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 18: 193 (1852). *Celtis tala* Gillies ex Planch. var. *chichape* (Wedd.) Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191 (1873). *Celtis pubescens* Spreng. var. *chichape* (Wedd.) Baehni, Candollea 7 (preprint): 201 (1936). **Tipo:** Bolivia, Santa Cruz, Santa Cruz de la Sierra, Cordillera, XII-1845, fr., H.A. Weddell 3610 (Lectotipo: P00089374!, aquí propuesto para designar; Isolectotipos: MPU012441! [fragmentos], P00089375!, P00089376!).

= *Celtis tala* Gillies ex Planch. f. *obtusata* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier ser. 2, 3: 348 (1903). **Tipo:** Paraguay, near Concepción, September, 1902, fl., E. Hassler 7295 (Lectotipo: NY00335507!, aquí propuesto para designar; Isolectotipos: G00412637!, G00412638!, G00412640!, LIL391920!, MPU017539!, P00089386!, P00722009!, P00722010!).

Arbustos o árboles escandentes, 2-5 m de altura, corteza lisa, grisácea (=cinereous), ramificación en zigzag, ramas glabras o subglabras, espinosas; espinas estipulares de 5-15 mm long., solitarias, a veces geminadas, rectas y semicurvas, grisáceas, generalmente glabras, a veces subglabras con tricomas blanquecinos (=ivory). Hojas pecioladas con pecíolo subglabro o piloso con tricomas color blanco; láminas foliares suborbiculares, de 1,5-6 cm long. × (-1) 1,5-3,5 (-4) cm lat., ápice y base redondeados, márgenes enteros o dentados, crenado-aserrados con dientes restringidos al tercio superior; de consistencia membranosa; caras de las hojas concoloras, verde claro (=emerald); haz opaco, subglabro con tricomas blanquecinos frecuentemente concentrados en las nervaduras o más raramente distribuidos de modo uniforme tanto en las nervaduras como en la superficie laminar (v.g. poblaciones de Chaco y Salta; obs. pers.), liso al tacto; envés subglabro, liso al tacto, nervaduras prominentes beige (=buff) contrastando con la superficie laminar; domacios conspicuos, pilosos, no ciliados, tricomas blancos distribuidos de forma uniforme en todo el domacio. Flores estaminadas subglabras con tricomas blanquecinos. Flores perfectas con ovario de subglabro a piloso con tricomas blanquecinos, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas sésiles y bífidas. Drupas de 6-8 mm long. × 4-7 mm lat., amarillo anaranjadas (=saffron), epicarpo glabro, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno globoso, mediano, de 5-7 × 3-5 mm, blanco, no apiculado, ornamento alveolado crateriforme.

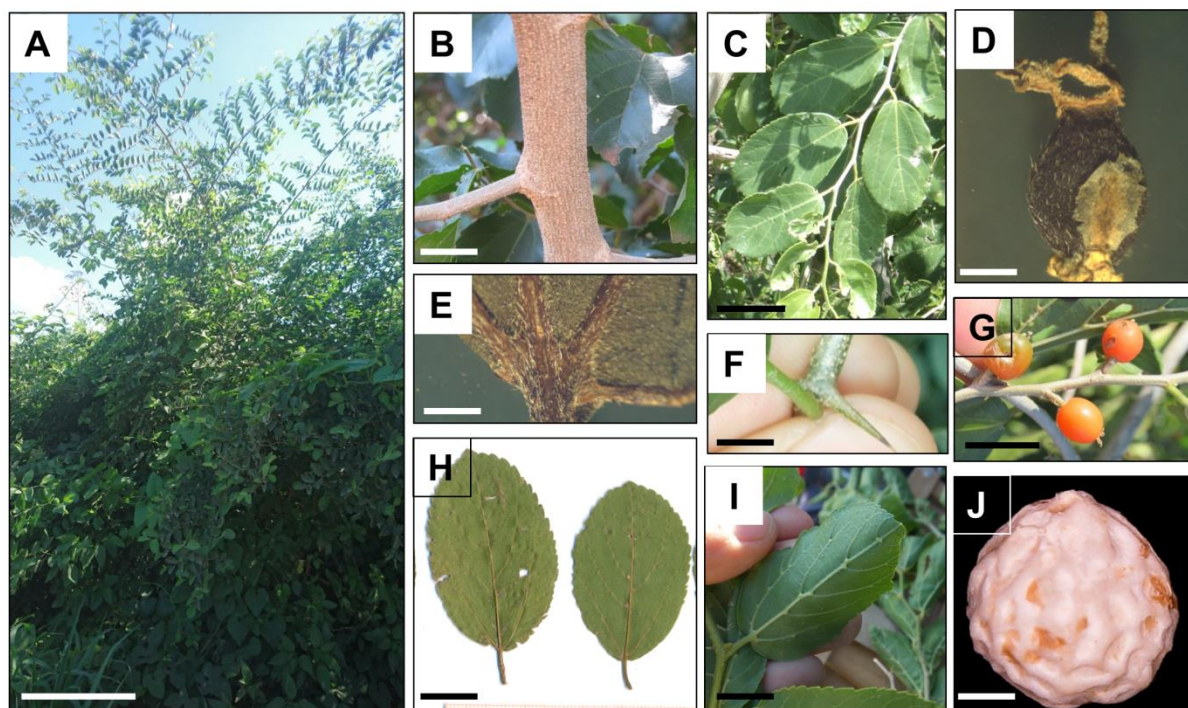


Fig. 12: *Celtis chichape*. **A:** Hábito de crecimiento: arbusto escandente. **B:** Corteza lisa, con abundantes lenticelas. **C:** Detalle de una rama en zigzag con espinas rectas y semi-curvas. **D:** Detalle de la flor: ovario piloso, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas bifidas y sésiles. **E:** Detalle del envés de la lámina: subglabra, con contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios conspicuos, pilosos. **F:** Detalle de espina estipular, recta, solitaria. **G:** Fruto maduro glabro, amarillo anaranjado saffron. **H:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés. **I:** Detalle del envés de la hoja con los domacios de las nervaduras principales y secundarias bien conspicuos. **J:** Pireno globoso, alveolado-crateriforme, no apiculado. Escalas: A, 1 m; B, 10 cm; C, 3 cm; D, 1 mm; E, 1 mm; F, 5 mm; G, 10 mm; H, 1,5 cm; I, 2 cm; J, 1 mm. Fotos **B** y **G** de H.B. Zamengo.

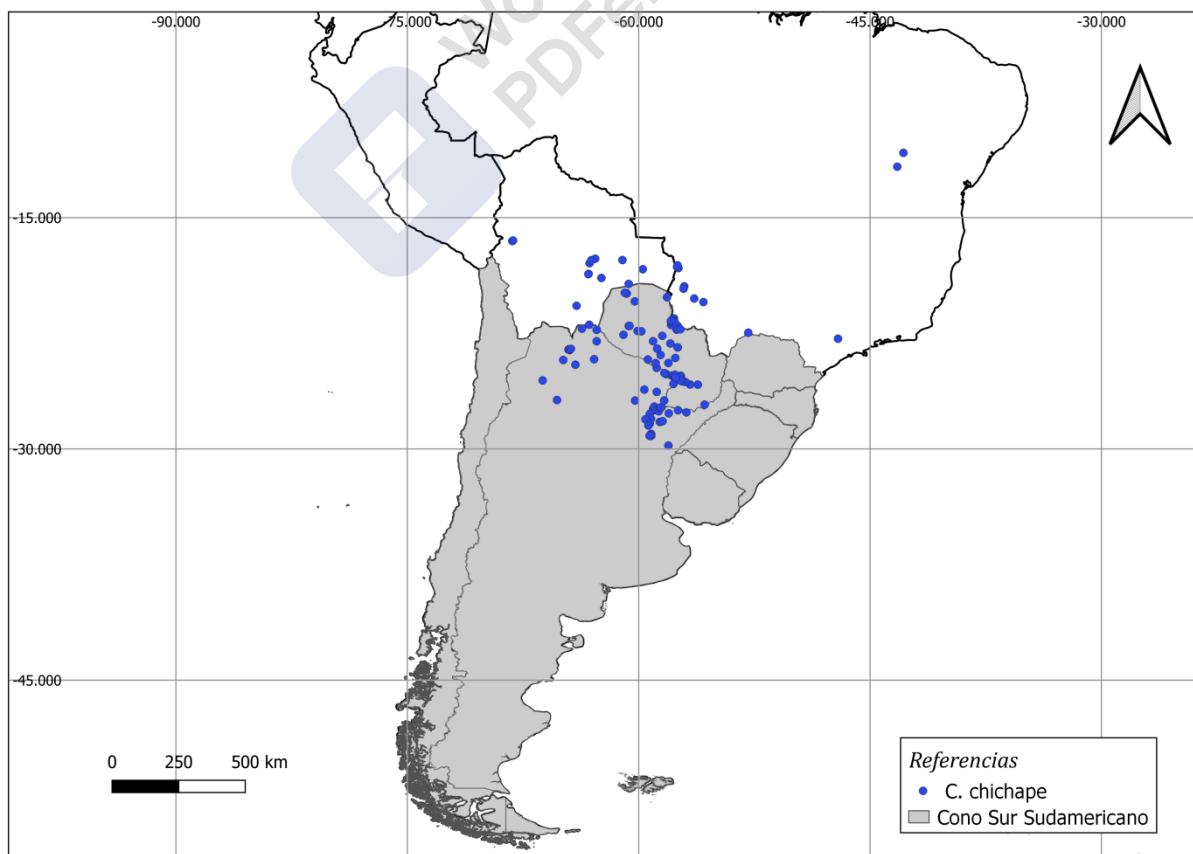


Fig. 13: Distribución geográfica de *Celtis chichape*.

II.3.5 *Celtis clausсенiana*

***Celtis clausсенiana* (Wedd.) Miq.**, Fl. Bras. (Martius) 4(1): 178 (1853).

≡ *Momisia clausсенiana* Wedd., Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 18: 194 (1852). *Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch. f. *clausсенiana* (Wedd.) Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 189 (1873). **Tipo:** Brasil, Minas Gerais, fr., *M. Clausсен* 1067 (Lectotipo: P00089377!, aquí propuesto para designar; Isolectotipo: P00089378!).

Arbustos o árboles escandentes, 2-12 m de altura, corteza lisa, castaña (=chestnut), ramificación en zigzag, ramas pilosas a pubescentes, espinosas; espinas estipulares de 3-10 mm long., solitarias, a veces geminadas, rectas y semicurvas, castañas, pilosas con tricomas blancos (=ivory) o amarillentos (=lemon). Hojas pecioladas con pecíolo piloso o pubescente con tricomas blancos o amarillentos; láminas foliares elípticas, de 2-10 cm long. × 1-5 cm lat., ápice foliar cuspidado, márgenes dentados, crenado-aserrados con dientes desde el tercio inferior hasta el ápice o restringidos al tercio superior, base de la lámina subcordada; consistencia cartácea o membranosa; caras de las hojas concoloras, verde claro (=emerald) u opaco =olive; haz opaco, pubescente con tricomas blancos o amarillos distribuidos uniformemente tanto en las nervaduras como en la superficie laminar, escabroso al tacto; envés pubescente, aterciopelado al tacto, nervaduras prominentes beige (=buff) o marrón rojizas (=terracotta) no contrastando con la superficie laminar; domacios conspicuos, pubescentes, no ciliados, tricomas blancos o amarillentos distribuidos de forma uniforme en todo el domacio. Flores estaminadas pubescentes o velutinas con tricomas blancos o amarillentos. Flores perfectas con ovario pubescente con tricomas blancos o amarillentos, estilo conspicuo, ramas estigmáticas pediceladas y bífidas. Drupas 6,5-8,5 mm long. × 3-6,5 mm lat., amarillo brillantes; epicarpo piloso a pubescente, mesocarpo homogéneo, pireno ovado, mediano de 4-6 × 3,5-4,5 mm, blanco, monoapiculado, apículo de 0,25-0,5 mm., ornamento alveolado crateriforme.

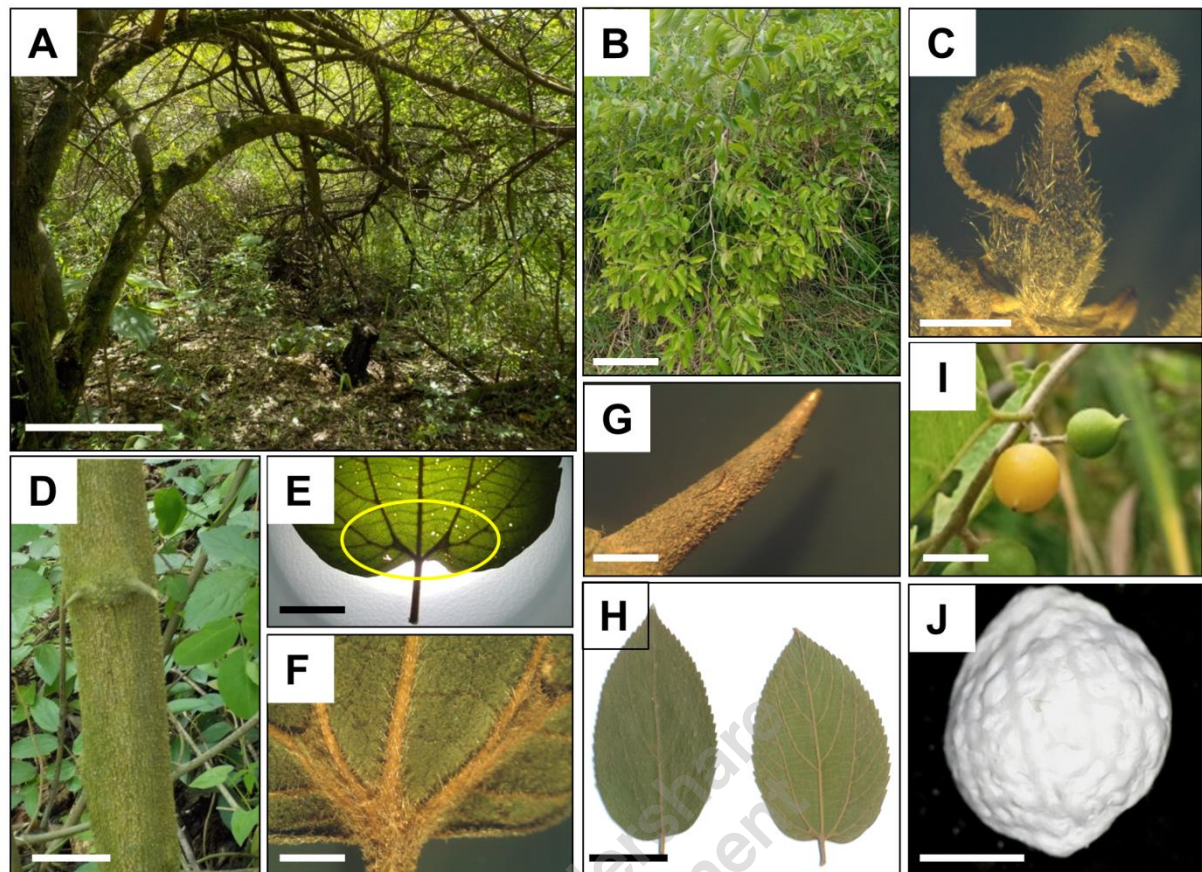


Fig. 14: *Celtis clauseniana*. **A:** Hábito de crecimiento: árbol escandente. **B:** Detalle rama en zigzag. **C:** Detalle de la flor: ovario pubescente, estilo conspicuo, ramas estigmáticas bifidas y pediceladas. **D:** Corteza lisa. **E:** Detalle de los domacios basales. **F:** Detalle del envés de la lámina: pubescente, domacios conspicuos. **G:** Espina estipular solitaria, semicurva. **H:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés. **I:** Fruto maduro amarillo brillante *lemon*. **J:** Pireno ovado, apiculado, alveolado-crateriforme. Escalas: A, 1 m; B, 30 cm; C, 2 mm; D, 10 cm; E, 0,5 cm; F, 0,5 mm; G, 2 mm; H, 2 cm; I, 5 mm; J, 2 mm. Fotos **B** e **I** colaboración de N. Bulacio.

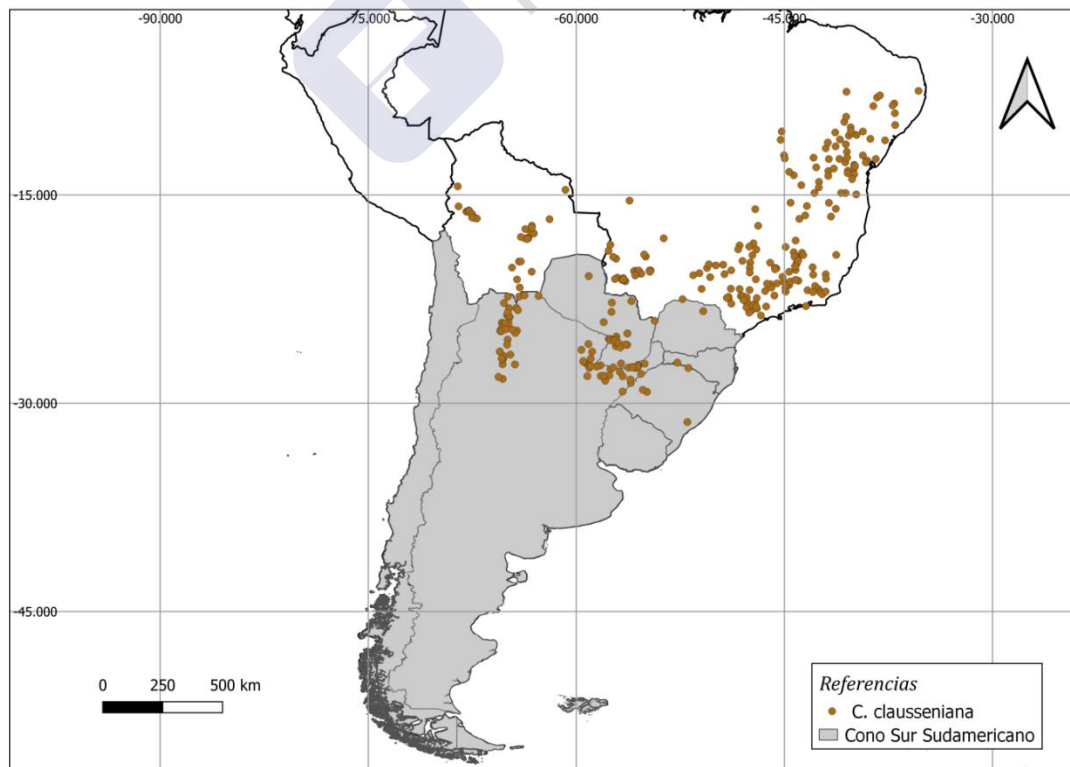


Fig. 15: Distribución geográfica de *Celtis clauseniana*.

II.3.6 *Celtis fluminensis*

***Celtis fluminensis* Carauta**, Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 15(1): 39 (1971).

≡ *Momisia ferruginea* Wedd., Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 18: 194 (1852). *Celtis ferruginea* (Wedd.) Miq., Fl. Bras. (Martius) 4(1): 177 (1853) *nom. illeg. hom.*, non *Celtis ferruginea* Walp., Nov. Actorum Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 19(Suppl. 1): 424 (1843). **Tipo:** Brasil, Rio de Janeiro, 1832, fr., C. Gaudichaud-Beaupré 91 (Lectotipo: P00089350!, designado por Zamengo *et al.* 2022 en prep.; Isolectotipo: P06765146!).

Arbustos escandentes, 3-7 m de altura, corteza lisa, castaña (=chestnut), ramificación en zigzag, ramas pilosas a velutinas, surcadas o enteras, espinosas; espinas estipulares de 2-8 mm long., solitarias, curvas, castañas, pilosas a velutinas con tricomas blancos (=ivory) en natural o castaños *in sicco*. Hojas pecioladas con pecíolo pubescente a velutino con tricomas blancos o castaños, láminas foliares oval-lanceoladas, de 3,8-12,2 cm long. × 2,1-7,5 cm lat., ápice foliar acuminado; márgenes enteros o con dientes, aserrados o serrulados con dientes distribuidos uniformemente desde el tercio medio hasta el ápice o restringidos al tercio superior; base foliar subcordada; cartáceas cuando secas; caras de las hojas concoloras, verde oscuro (=olive) *in natura* o castaño *in sicco*; haz opaco, pubescente con tricomas castaños distribuidos uniformemente en las nervaduras como en la superficie laminar, escabroso al tacto; envés velutino, aterciopelado al tacto, nervaduras planas castañas no contrastantes con la superficie laminar; domacios inconspicuos, pubescentes, no ciliados. Flores estaminadas pubescentes o velutinas con tricomas blancos o castaños. Flores perfectas con ovario velutino con tricomas blancos o castaños, estilo conspicuo, ramas estigmáticas pediceladas y bífidas. Drupas de 7,5-12 mm long. × 8-9 mm lat., amarillo pálidas (=primrose), epicarpo velutino, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno ovado, grande 8-10 × 6-6,7 mm, marrón claro opaco (=tawny), biapiculado, apículo de 0,5-1 mm., ornamento verrugoso.

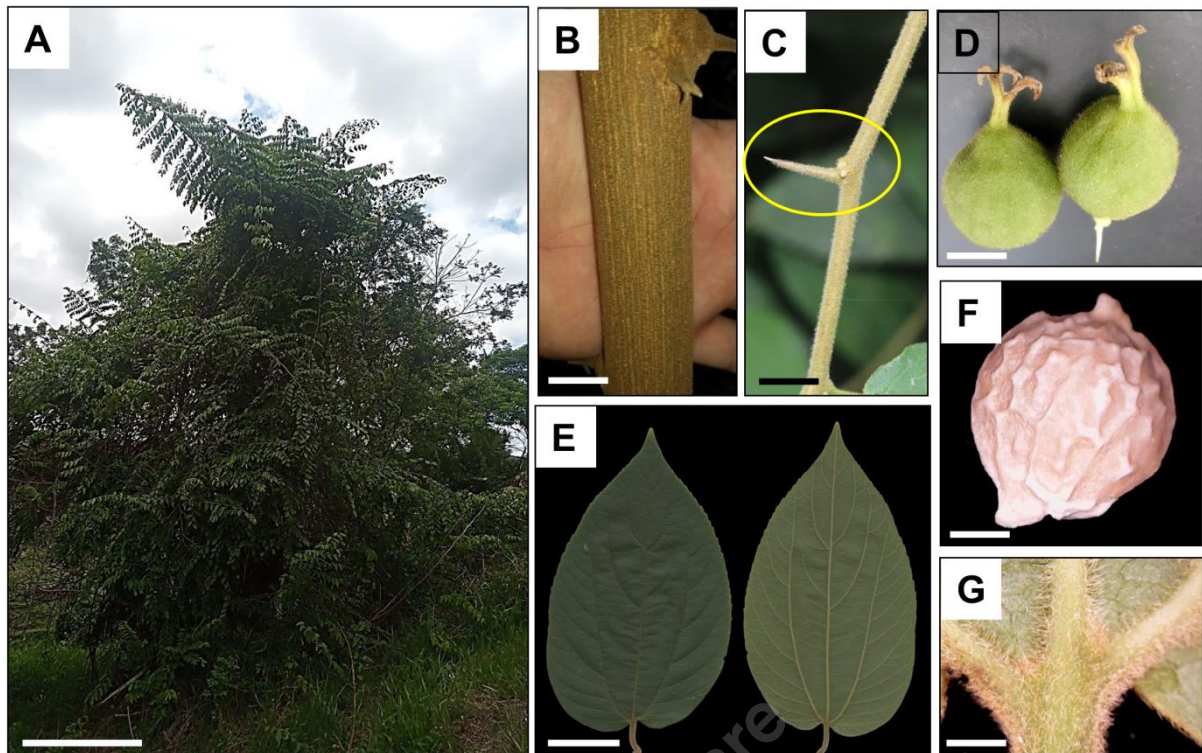


Fig. 16: *Celtis fluminensis*. **A:** Hábito de crecimiento: arbusto escandente. **B:** Corteza lisa. **C:** Detalle espina estipular, semi-curva, solitaria. **D:** Detalle de las flores: ovario velutino, estilo conspicuo, ramas estigmáticas bífidas y pediceladas. **E:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés. **F:** Pireno ovado, verrugoso, bi-apiculado. **G:** Detalle del envés de la lámina: velutina, sin contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios inconspicuos, velutinos. Escalas: A, 1 m; B, 2 cm; C, 5 mm; D, 2 mm; E, 2 cm; F, 1,5 mm; G, 1 mm. Fotos de H.B. Zamengo.

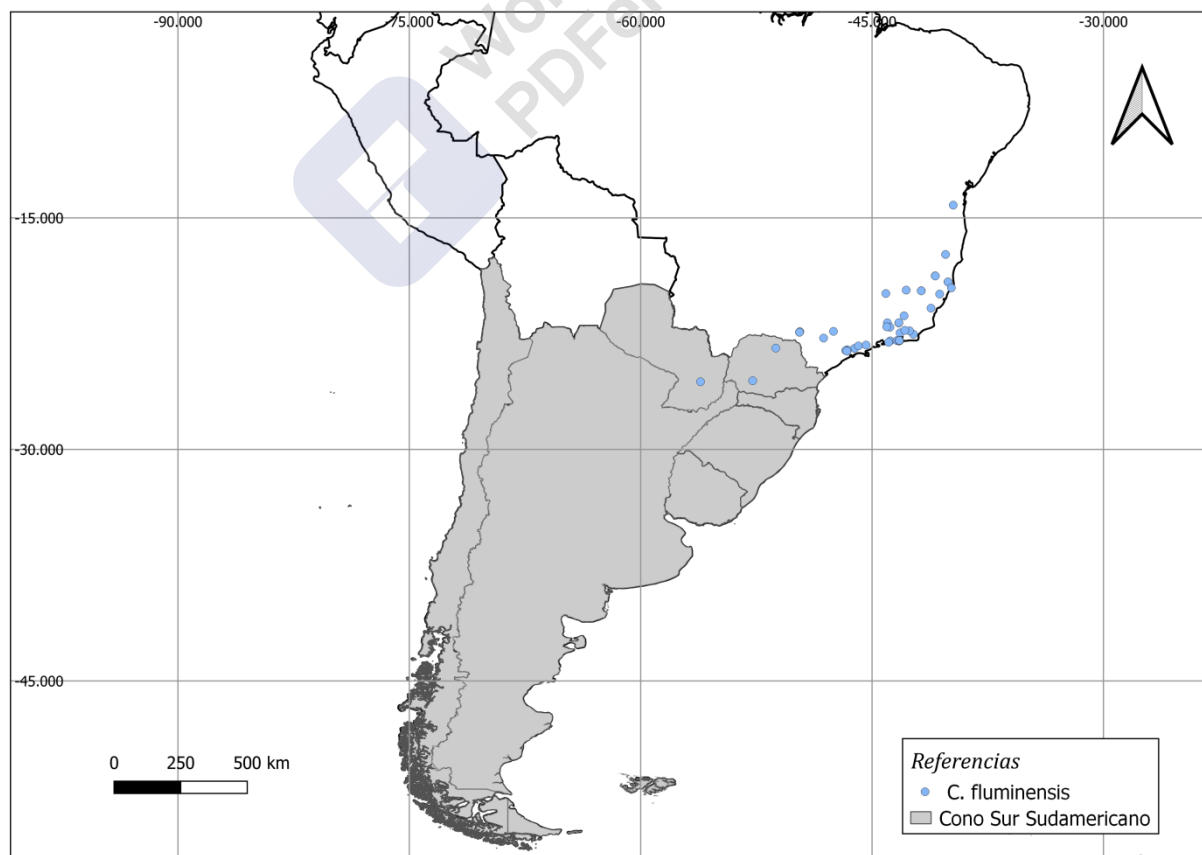


Fig. 17: Distribución geográfica de *Celtis fluminensis*.

II.3.7 *Celtis pallida* var. *pallida*

Celtis pallida* Torr. var. *pallida, Rep. U.S. Mex. Bound., Bot. [Emory] 203 (1858). *Momisia pallida* (Torr.) Planch. Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191, in syn. (1873). *Celtis tala* Gillies ex Planch. var. *pallida* (Torr.) Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191 (1873). *Celtis spinosa* Spreng. var. *pallida* (Torr.) M.C. Johnst., Southw. Naturalist 2: 172 (1958). **Tipo:** Estados Unidos, Texas, Rio Grande, 1851-1852, C. Wright 1858 (Lectotipo: NY00259704!, designado por M.C. Johnston en Notes Southw. Naturalist 2 (4): 172 (1957), Isolectotipos: GH00267590, US01185195).

= *Celtis tala* Gillies ex Planch. f. *subpilosa* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3[3]: 294 (1898). **Tipo:** Argentina, Santiago del Estero, Pinto, X-1892, fl., O. Kuntze s.n. (Lectotipo: NY00259705; propuesto aquí para designar; Isolectotipo: NY00259706).

Arbustos no escandentes de hasta 5 m de altura, corteza lisa, grisácea (=cinereous), ramificación muy sinuosa, ramas espinosas foliosas, espinas caulinares de 4-17 mm long., rectas, grises (=cinereous) a rojo oscuras (=maroon), glabras a pubescentes (raro) con tricomas blancos. Hojas pecioladas con pecíolo subglabro o piloso con tricomas color blanco, láminas foliares ovadas, de 1-3 cm long. × 0,7-2 cm lat., ápice y base foliar redondeados, márgenes enteros o con dientes, serrado con dientes desde el tercio medio hasta el ápice; cartáceas cuando secas; caras de las hojas concoloras, verde claro (=emerald) u opaco (=olive); haz opaco, subglabro con tricomas blancos =ivory concentrados en las nervaduras, liso o escabroso (raro) al tacto; envés subglabro, liso al tacto, nervaduras planas marrones amarillentas (=buff) similar al resto de la lámina, no contrastantes con la superficie laminar; domacios conspicuos, subglabros, ciliados. Flores estaminadas subglabras o pilosas con tricomas blancos. Flores perfectas con ovario glabro (a veces subglabro), estilo nulo, ramas estigmáticas sésiles y bilobuladas. Drupas de 4,5-5,5 mm long. × 3-3,5 mm lat., naranjas (=fulvous), epicarpo glabro, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno ovado, pequeño 2,5-3 mm long. × 1,5-2,5 mm lat., rosa crema (=cream), apiculado, apículo de 0,25-0,5 mm., ornamento alveolado.

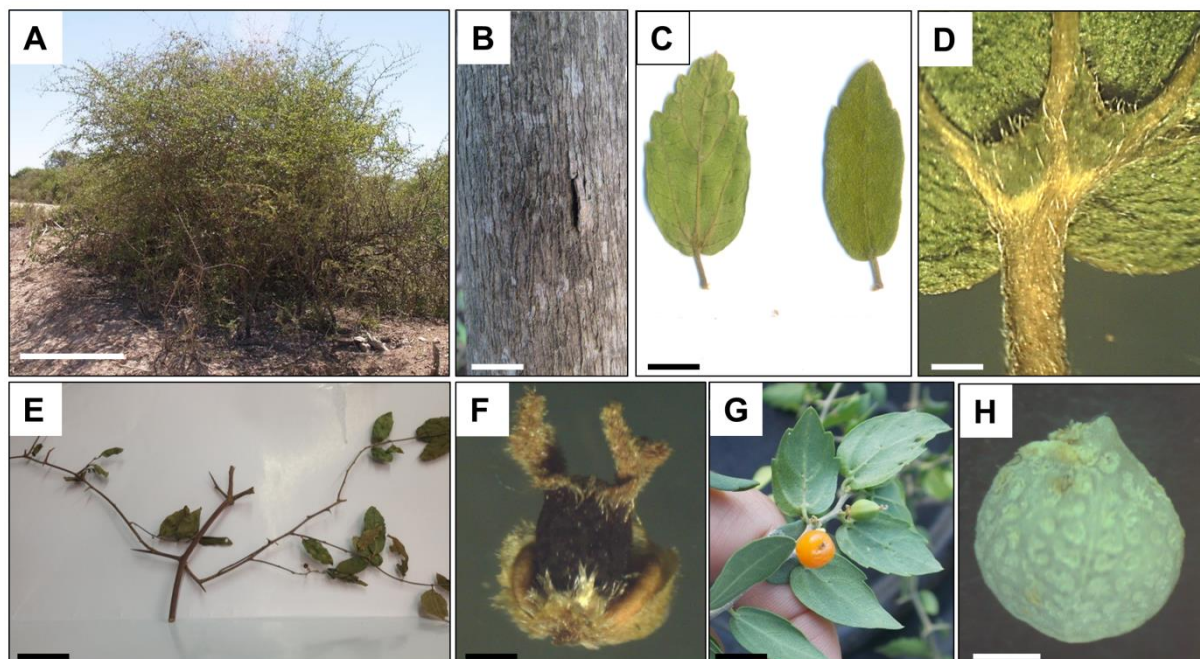


Fig. 18: *Celtis pallida* var. *pallida*. **A:** Hábito de crecimiento arbusto no escandente. **B:** Corteza lisa. **C:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el envés y en el haz. **D:** Detalle del envés de la lámina: subglabro, sin contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios conspicuos, ciliados. **E:** Rama espinosa, espinas de origen caulinar. **F:** Detalle de la flor: ovario glabro, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas bilobuladas y sésiles. **G:** Fruto maduro glabro, anaranjado *fulvous*. **H:** Pireno ovado, apiculado, alveolado. Escalas: A, 1 m; B, 10 cm; C, 0,5 cm; D, 1 mm; E, 2 cm; F, 0,5 mm; G, 1 cm; H: 1 mm.

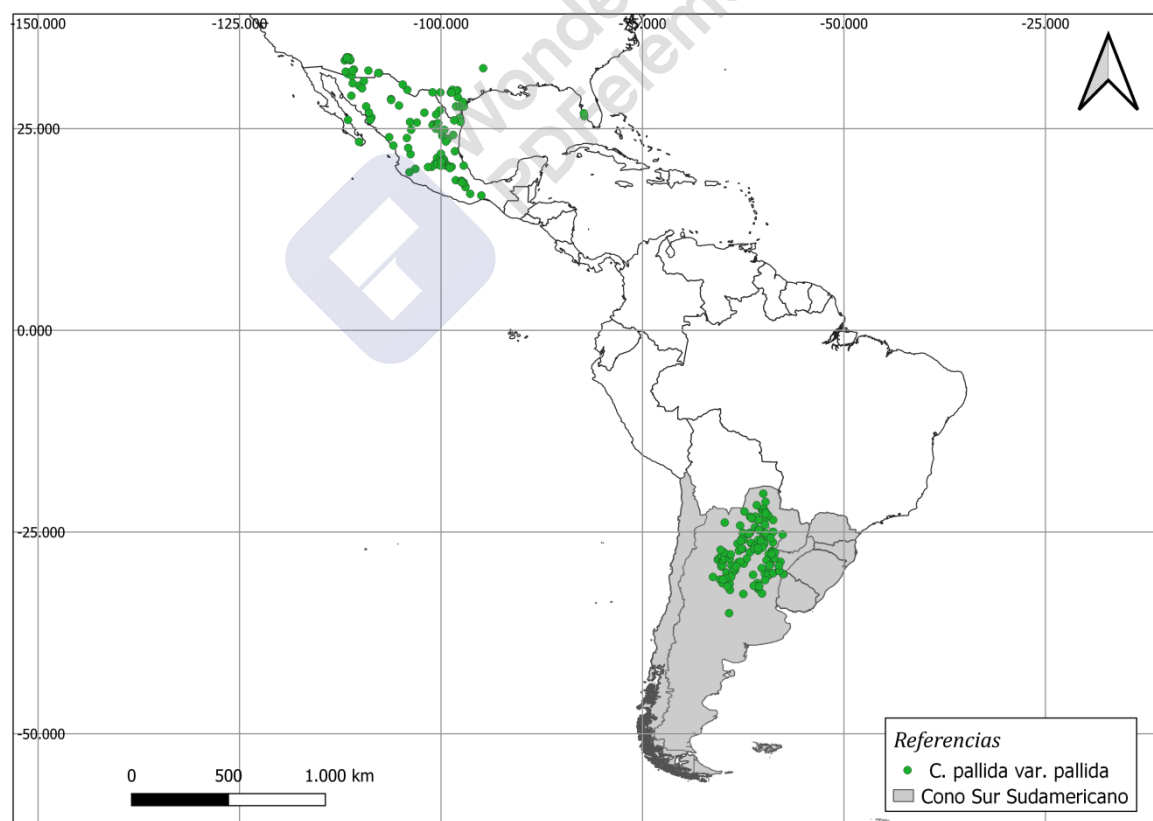


Fig. 19: Distribución geográfica de *Celtis pallida* var. *pallida*.

II.3.8 *Celtis pallida* var. *discolor*

***Celtis pallida* Torr. var. *discolor* Hunz. & Dottori**, Kurtziana 9: 130 (1976). *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. var. *discolor* (Hunz. y Dottori) Oakley & D. Prado, Rojasiana 12 (1-2): 127 (2013). **Tipo:** Argentina, Prov. Catamarca, Dpto. Capayán, Sierra de Ambato, Quebrada de San Jerónimo, 5 km NW de Chumbicha, 19-II-1975, A.T. Hunziker, R. Subils y N. Dottori 22774 (Holotipo (en dos pliegos): CORD00002282; CORD00002283; Isotipo: MA771388).

= *Celtis tala* Gillies ex Planch. **var. *gilliesiana* Planch.** f. *velutina* Herzog, Meded. Rijks-Herb. 27: 72 (1915). **Tipo:** Bolivia, Dpto. Tarija, entre Ipaguassú y Fortín d'Orbigny, XI-1910, fl., T.C.J. Herzog 1071 (S-R-8975!, Z-000028631!); río Pilcomayo, XI-1910, T.C.J. Herzog 1096 (G, no localizado); near Palo (Palos Blancos), III-1911, T.C.J. Herzog 1805a (L1585869).

= *Celtis sericea* Romanczuck, Hickenia 1 (2): 5 (1976). *Celtis pallida* Torr. subsp. *sericea* (Romanczuck) Romanczuck, Darwiniana 21: 562, 1978. **Tipo:** Argentina, Prov. Jujuy, Dpto. San Pedro, San Lucas, 23-I-1976, A.L. Cabrera, S. Arroyo, N. Bacigalupo, E. Nicora y E. Ulibarri 27532 (Holotipo: SI000584!, Isotipos: K000370705!, P00722008!, SI000585!).

Arbustos no escandentes de 2,5-5 m de altura., corteza lisa, grisácea (=cinereous), ramificación bien sinuosa, ramas espinosas foliosas, espinas caulinares de 2-10 mm long., rectas, grises (=cinereous) o rojo oscuras (=maroon), subglabras con tricomas blancos (=ivory). Hojas pecioladas con pecíolo piloso o velutino con tricomas color blanco, láminas foliares ovadas, de 1,5-4 cm long. × 1-2 cm lat., ápice y base foliar redondeados, márgenes enteros o con dientes, crenados con dientes desde el tercio medio hasta el ápice o restringidos al tercio superior; cartáceas o membranosas; superficies de las hojas discoloras; haz verde claro (=emerald) u opaco (=olive), piloso con tricomas blancos distribuidos uniformemente tanto en las nervaduras como en la lámina, liso al tacto; envés velutino con abundantes tricomas blancos, coloración general blanquecina con reflejos grisáceos, aterciopelado al tacto, nervaduras planas marrones amarillentas (=buff) similar al resto de la lámina, no contrastantes con la superficie laminar; domacios inconspicuos, pubescentes, no ciliados. Flores estaminadas subglabras con tricomas blancos. Flores perfectas con ovario subglabro, estilo nulo, ramas estigmáticas sésiles y bilobuladas. Drupas de 4,5-5,5 mm long. × 3-4,5 mm lat., naranjas (=fulvous), epicarpo glabro, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno ovado, pequeño 2,5-3 × 1,5-2,5 mm, rosa crema (=cream), apiculado, apículo de 0,25-0,5 mm, ornamento alveolado.

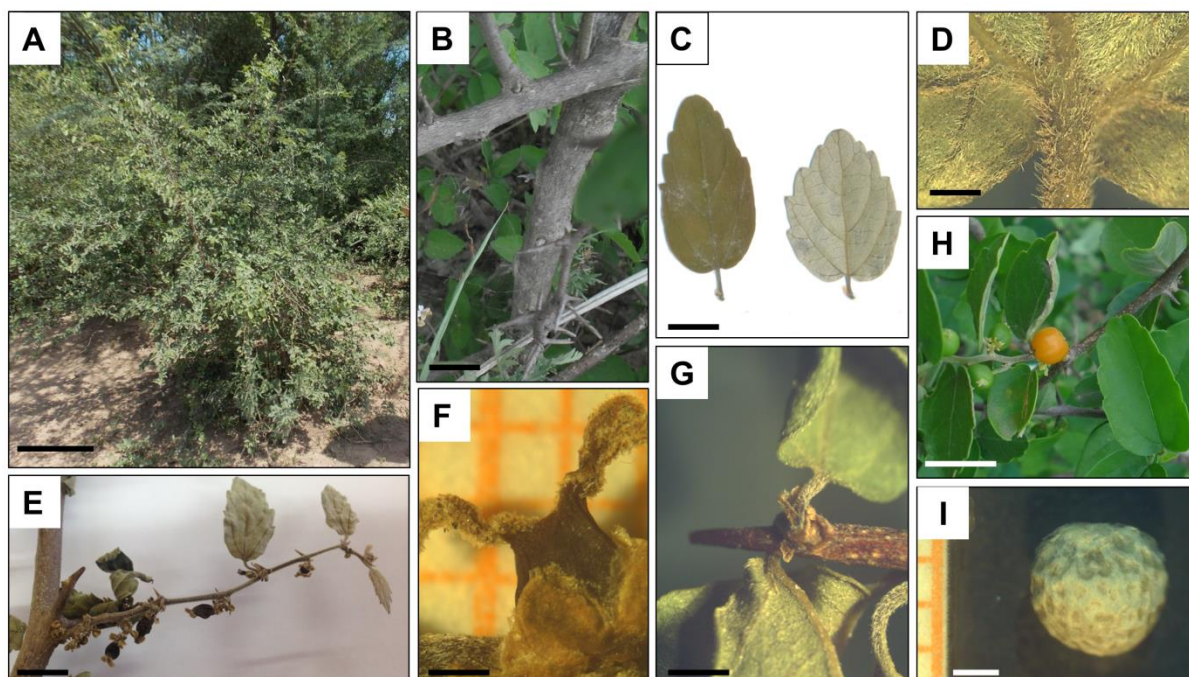


Fig. 20: *Celtis pallida* var. *discolor*. **A:** Hábito de crecimiento arbusto no escandente. **B:** Corteza lisa. **C:** Hojas discoloras, detalle de las hojas en el envés y en el haz. **D:** Detalle del envés de la lámina: velutina, sin contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios inconspicuos. **E:** Rama espinosa, espina de origen caulinar. **F:** Detalle de la flor: ovario glabro, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas bilobuladas y sésiles. **G:** Ápice del braquiblasto espinoso. **H:** Fruto maduro glabro, anaranjado *fulvous*. **I:** Pireno inmaduro, alveolado. Escalas: A, 0,5 m; B, 20 cm; C, 0,5 cm; D, 1 mm; E, 1 cm; F, 1 mm; G, 3 mm; H, 1 cm; I, 1 mm. Fotos **B** y **H** de J. P. Asmus.

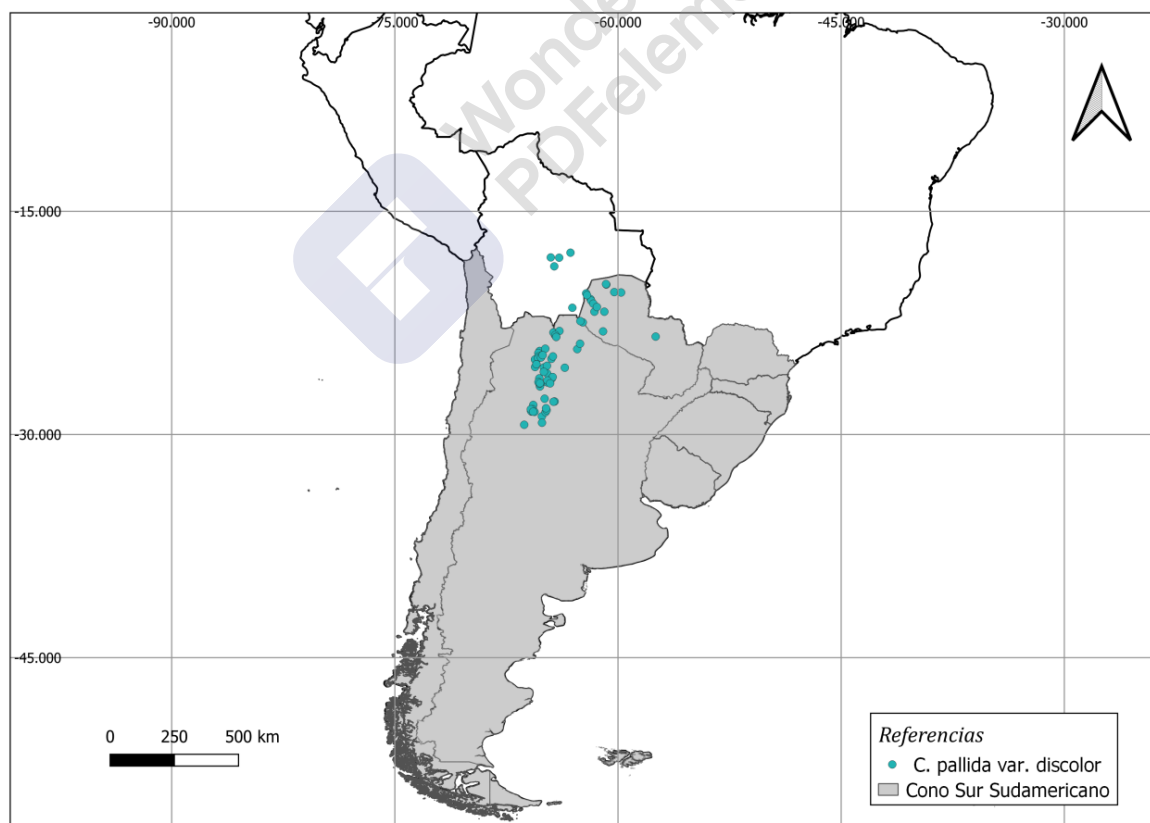


Fig. 21: Distribución geográfica de *Celtis pallida* var. *discolor*.

II.3.9 *Celtis serratissima*

***Celtis serratissima* Zamengo, R.B. Torres, Gaglioti & Romaniuc**, Brazil. J. Bot. 43(4): 953 (2020). **Tipo:** Brasil, Mato Grosso do Sul, Selvíria, Horto Matão, área de cerrado em regeneração, 20°15'-20° 30' S, 51°40'-52° W, 3-XII-1999, fr., E.A. Anunciação et al. 716 (Holotipo: SP347669!).

Arbustos escandentes de hasta 5 m de altura, corteza lisa, grisácea (=cinereous) a veces castaña (=chestnut), ramificación en zigzag, ramas pubescentes o velutinas, espinosas; espinas estipulares de 2-15 mm long., geminadas o solitarias, rectas y semicurvas, rojizas (=fawn), velutinas con tricomas blancos (=ivory) o amarillentos (=lemon). Hojas pecioladas con pecíolo pubescente o velutino con tricomas blancos o amarillentos, láminas foliares ovadas, de 1,5-7,5 cm long. × 0,7-5 cm lat., ápice foliar acuminado y base subcordada, márgenes con dientes, aserrados con dientes uniformes desde el tercio inferior hasta el ápice; cartáceas *in sicco*; superficies discoloras, haz verde opaco (=olive), pubescente con tricomas blancos o amarillentos distribuidos uniformemente tanto en las nervaduras como en la superficie laminar, escabroso al tacto; envés grisáceo, velutino, aterciopelado al tacto, nervaduras planas amarillentas contrastando con la superficie laminar; domacios inconspicuos, pubescentes a velutinos, no ciliados, tricomas blancos o amarillentos distribuidos de forma uniforme en todo el domacio. Flores estaminadas velutinas con tricomas blancos o amarillentos. Flores perfectas con ovario velutino con tricomas blancos o amarillentos, estilo conspicuo, ramas estigmáticas pediceladas y bífidas. Drupas de 7-9 mm long. × 5-7 mm lat., naranjas (=fulvous), epicarpo pubescente o velutino, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno ovado, mediano 5-7 × 4-6 mm, blanco, monoapiculado, apículo de 0,5-1 mm, ornamento alveolado.

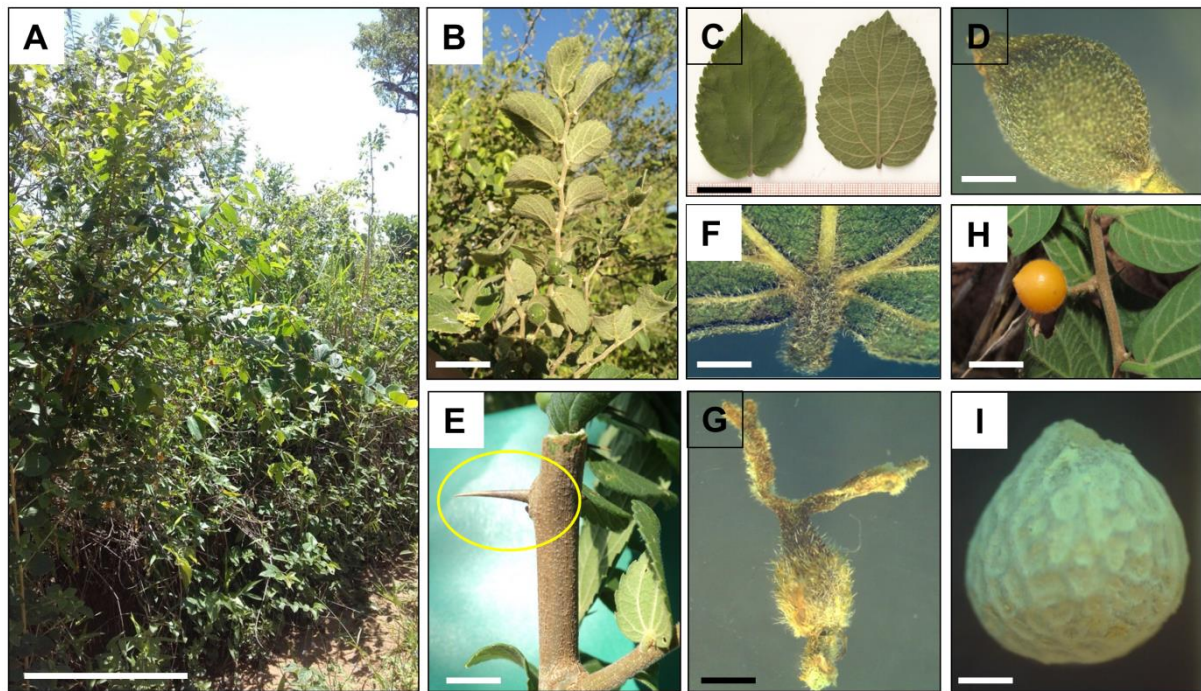


Fig. 22: *Celtis serratissima*. **A:** Hábito de crecimiento: arbusto escandente. **B:** Detalle de una rama en zigzag. **C:** Hojas discoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés. **D:** Detalle exocarpo pubescente. **E:** Espina semi-curva y corteza lisa. **F:** Detalle del envés de la lámina: velutina, con contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios inconspicuos. **G:** Detalle de la flor: ovario velutino, estilo conspicuo, ramas estigmáticas bifidas y pediceladas. **H:** Fruto maduro velutino, anaranjado *fulvous*. **I:** Pireno inmaduro, apiculado, alveolado. Escalas: A, 1 m; B, 3 cm; C, 2 cm; D, 3 mm; E, 5 mm; F, 2 mm; G, 1,5 mm; H, 1 cm; I, 1 mm. Foto H de H.B. Zamengo.

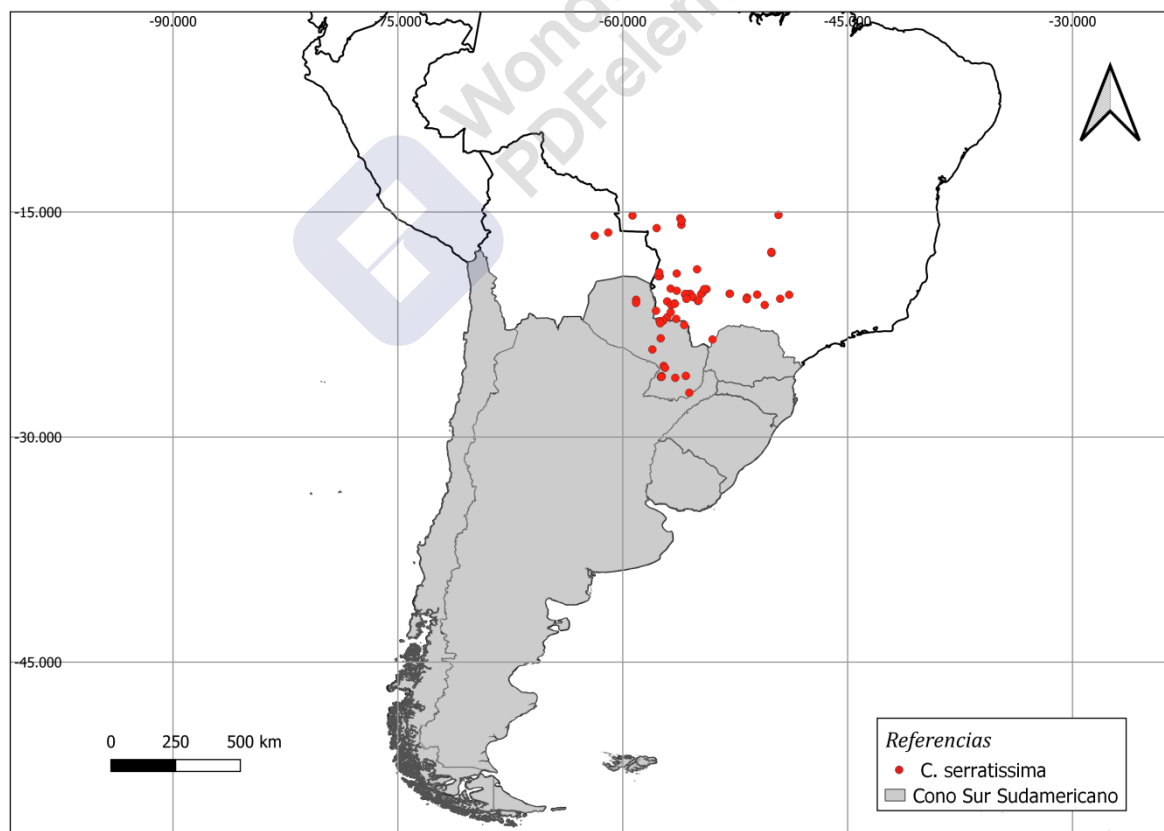


Fig. 23: Distribución geográfica de *Celtis serratissima*.

II.3.10 *Celtis spinosa*

***Celtis spinosa* Spreng.**, Syst. Veg., ed. 16 [Sprengel] 1: 931 (1824). **Tipo:** Brasil, s.d. *F. Sellow* 536 (Lectotipo: B 10 0247968!, designado por Baehni en Candollea 7: 203 (1936); [Foto en F IRN 246165!]; Isolectotipos: K000964296!, P00089381!).

= *Celtis bonplandiana* Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 190 (1873). **Tipo:** Argentina, Corrientes, s.d., fr., A.J.A. *Bonpland* 943 (Holotipo: P00089351!).

= *Celtis tala* Gillies ex Planch. var. *gaudichaudiana* Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191 (1873). **Tipo:** Brasil, Rio Grande do Sul, 1833, fr., C. *Gaudichaud-Beaupré* 1732 (Holotipo: P00089382!).

Arbustos escandentes, 1-7 m de altura, corteza lisa, grisácea (=cinereous), ramificación en zigzag, espinosa; espinas estipulares de 5-17 mm long., solitarias, a veces geminadas, semicurvas o curvas, a veces rectas, grisáceas, generalmente glabras, a veces subglabras con tricomas blanquecinos (=ivory). Hojas pecioladas con pecíolo subglabro o piloso con tricomas color blanco marfil, láminas foliares ovadas u oval-lanceoladas, de 2-4,5 cm long. × 1,5-2,5 cm lat., ápice foliar cuspidado, márgenes con dientes, aserrados con dientes desde el tercio medio hasta el ápice o restringidos al tercio superior, base foliar obtusa; cartáceas *in sicco*; superficies concoloras, haz verde claro (=emerald) u opaco (=olive), lustrosa *in sicco*, subglabro con tricomas blanquecinos concentrados en las nervaduras, liso al tacto; envés subglabro, liso al tacto, nervaduras prominentes beige (=buff) o castañas, contrastando con la superficie laminar; domacios conspicuos, subglabros, ciliados, tricomas blancos concentrados en el margen del domacio. Flores estaminadas subglabras o pilosas con tricomas blancos. Flores perfectas con ovario subglabro con tricomas blanquecinos, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas sésiles a pediceladas y bífidas. Drupas de 8,4-10 mm long. × 8,4-10 mm lat., anaranjadas (=fulvous), epicarpo glabro, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno ovado, mediano 4,5-6 × 4-4,5 mm, blanco, apiculado 0,1-0,3 mm, ornamento verrugoso.

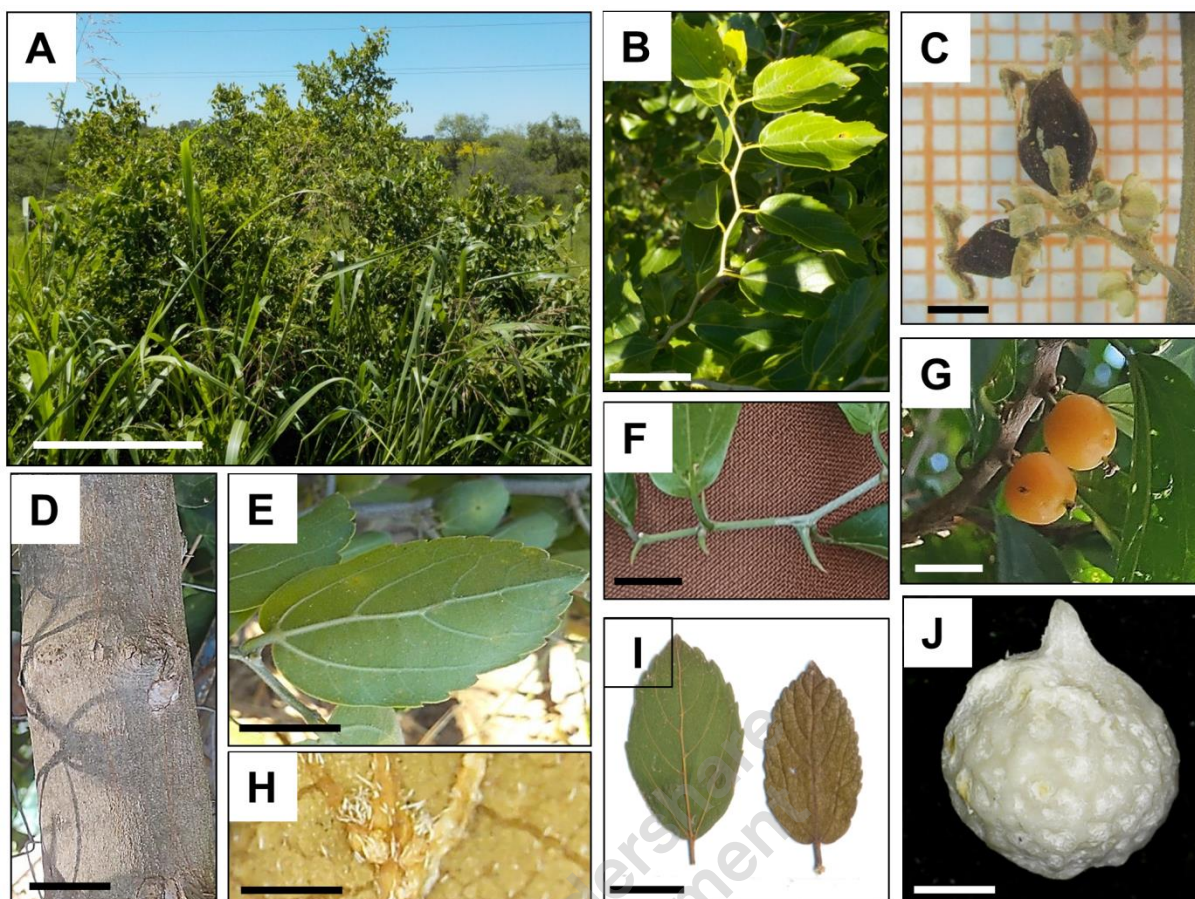


Fig. 24: *Celtis spinosa*. **A:** Hábito de crecimiento: arbusto escandente. **B:** Detalle de la rama en zigzag con espinas rectas y semi-curvas. **C:** Detalle de las flores: ovario subglabro, estilo tanto conspicuo como inconspicuo, ramas estigmáticas bifidas. **D:** Corteza lisa. **E:** Detalle del envés de la hoja con los domacios de las nervaduras principales bien conspicuos. **F:** Detalle espina estipular, semi-curva, solitaria. **G:** Fruto maduro glabro anaranjado *fulvuos*. **H:** Detalle del envés de la lámina: subglabra, domacios conspicuos, ciliados. **I:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el envés y en el haz (seco) con brillo característico. **J:** Pireno ovado, verrugoso, apiculado. Escalas: A, 1 m; B, 4 cm; C, 2 mm; D, 15 cm; E, 2 cm; F, 5 mm; G, 10 mm; H, 1.5 cm; I, 2 cm; J, 1 mm. Fotos **D**, **F** y **G** colaboración de M. Baudin.

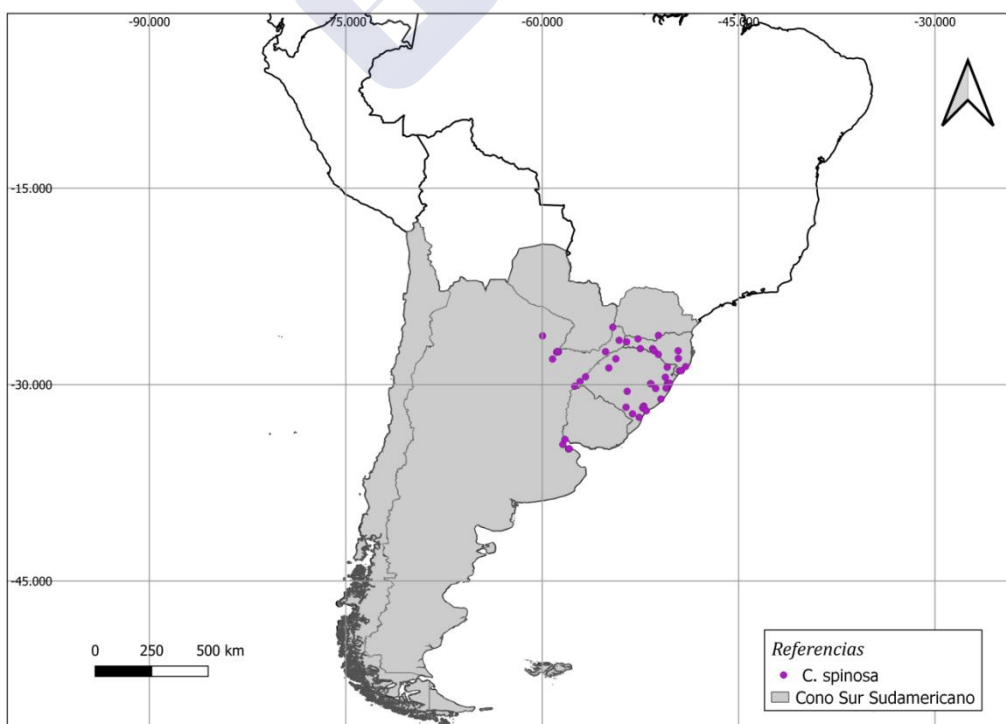


Fig. 25: Distribución geográfica de *Celtis spinosa*.

II.3.11 *Celtis spinosissima*

***Celtis spinosissima* (Wedd.) Miq.**, Fl. Bras. (Martius) 4(1): 176 (1853).

≡ *Momisia spinosissima* Wedd. Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 18: 195 (1852). **Tipo:** Brasil, Rio de Janeiro, VIII-1828, fl., C. Gay s.n. (Holotipo: P00089383!).

Arbustos escandentes, 1-15 m de altura, corteza lisa, castaña (=chestnut), ramas en zigzag, surcadas, pilosas, espinosas; espinas estipulares de 2-10 mm long., solitarias, y a veces también geminadas, curvas o semicurvas pudiendo presentar también espinas rectas, castañas, generalmente pilosas con tricomas blanquecinos (=ivory). Hojas pecioladas con pecíolo subglabro o piloso con tricomas color blanco, láminas foliares oval-lanceoladas de 3-15 cm long. × 1,5-7,5 cm lat., ápice foliar acuminado, márgenes con dientes, crenado-aserrados con dientes desde el tercio inferior hasta el ápice, base foliar subcordada; cartáceas *in sicco*; superficies concoloras, haz verde claro (=emerald) u opaco (=olive), subglabro con tricomas blanquecinos concentrados en las nervaduras, liso al tacto; envés piloso, liso al tacto, nervaduras prominentes beige (=buff) o castañas, no contrastando con la superficie laminar, domacios conspicuos, pilosos, ciliados, tricomas blancos concentrados en el margen del domacio. Flores estaminadas subglabras o pilosas con tricomas blancos. Flores perfectas con ovario piloso con tricomas blanquecinos, estilo conspicuo, ramas estigmáticas pediceladas y bífidas. Drupas de 10-14,5 mm long. × 6,5-12 mm lat., amarillas (=primrose), epicarpo piloso, mesocarpo heterogéneo, ornamentación alveolada, pireno ovado, grande 8,5-10 × 5,5-7 mm, blanco, apiculado 0,5-1 mm, ornamento verrugoso.

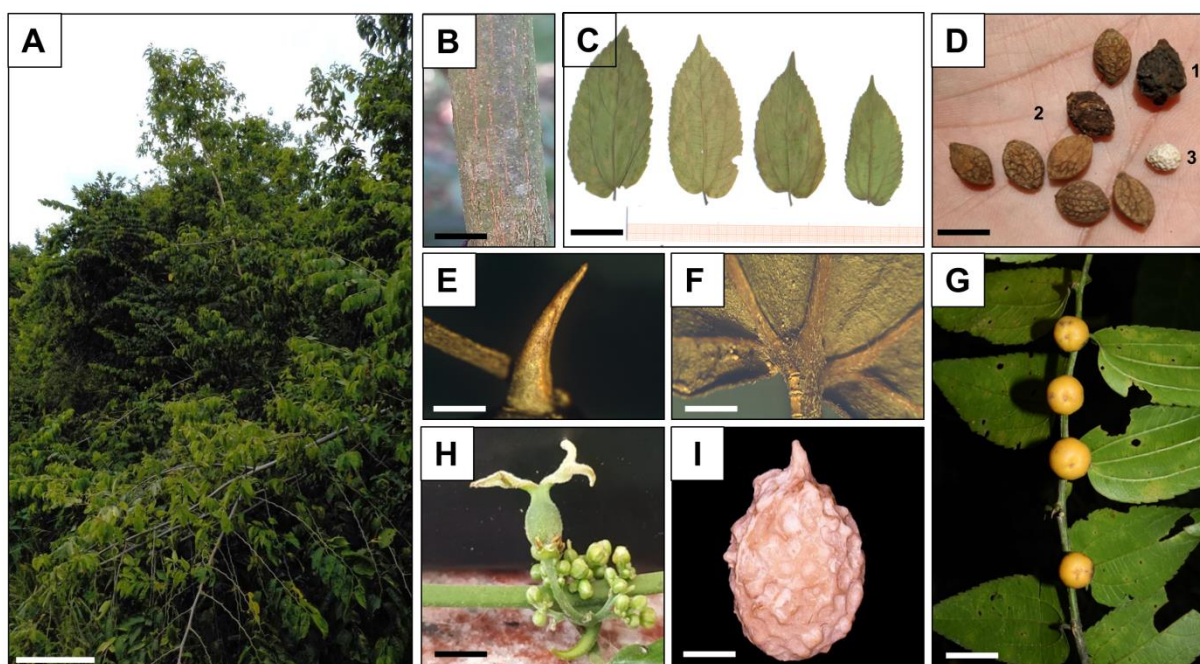


Fig. 26: *Celtis spinosissima*. **A:** Hábito de crecimiento: arbusto escandente. **B:** Detalle de la corteza lisa. **C:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés, mostrando la variabilidad en el tamaño de las hojas. **D:** Detalle del exocarpo (1), mesocarpo (2) y endocarpo (3). **E:** Detalle de espina curva, solitaria. **F:** Detalle del envés de la lámina: pilosa, sin contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios conspicuos. **G:** Frutos maduros amarillo pálido *primrose*. **H:** Detalle de la flor: ovario piloso, estilo conspicuo, ramas estigmáticas bifidas y pediceladas. **I:** Pireno ovado, apiculado, verrugoso. Escalas: A, 1 m; B, 10 cm; C, 3 cm; D, 10 mm; E, 2 mm; F, 2 mm; G, 1,5 cm; H, 3 mm; I, 2 mm. Fotos G, H e I de H.B. Zamengo.

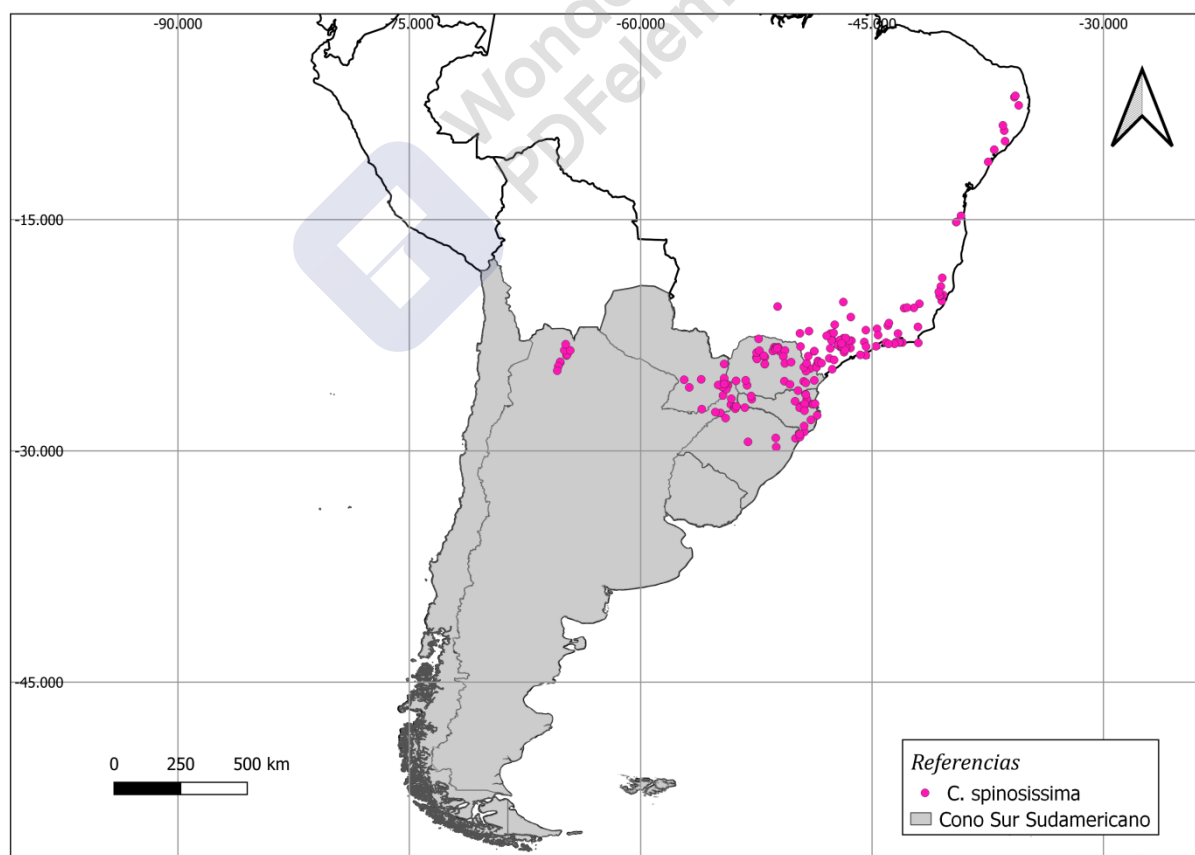


Fig. 27: Distribución geográfica de *Celtis spinosissima*.

II.3.12 *Celtis tala*

***Celtis tala* Gillies ex Planch.**, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 10: 311 (1848). *Celtis tala* Gillies ex Planch. var. *gilliesiana* Planch. *nom. inval.*, Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191 (1873). *Momisia tala* Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191, in syn. (1873). **Tipo:** Argentina, San Luis, s.d., fl., *J. Gillies s.n.* (Lectotipo designado por M. Romanczuk, Hickenia 1(2): 7 (1976), segundo paso de lectotipificación: K000512939!; Isolectotipos: E00641062!, GH00267594!, K000512937!).

=*Momisia integrifolia* Wedd., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191, in syn. (1873). *Celtis tala* Gillies ex Planch. var. *weddelliana* Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 191 (1873). *Celtis spinosa* Spreng. var. *weddelliana* (Planch.) Baehni, Candollea 7 (preprint): 204 (1936). *Celtis weddelliana* (Planch.) Romanczuk, Hickenia 1(2): 7 (1976). **Tipo:** Brasil, Rio Grande do Sul, 1833, fl., *C. Gaudichaud-Beaupré 1734* (Lectotipo designado por Hunziker & Dottori en Kurtziana 9: 109 (1976), segundo paso de lectotipificación: P00089384!; Isolectotipo: P00089385!).

=*Celtis sellowiana* Miq., Fl. Bras. (Martius) 4(1): 179 (1853). *Celtis tala* Gillies ex Planch. var. *sellowiana* (Miq.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3[3]: 294 (1898). **Tipo:** Brasil, *Brasilia australis*, s.d., fl., *F. Sellow 849* (Lectotipo: K000575974! designado por Zamengo *et al.* 2022 en prep.; Isolectotipos: U0008352, US00386176).

Árboles de 3-12 (20) m de altura, de corteza rugosa, fisurada, grisácea (=cinereous). Ramas en zigzag, enteras (no surcadas), glabras o subglabras, espinosas. Espinas geminadas de origen estipular, de 1-8 mm, rectas, grisáceas, glabras, cuando subglabras con escasos tricomas de color blanco (=ivory). Hojas pecioladas con pecíolo subglabro o piloso con tricomas color blanco, láminas foliares ovadas a oval-lanceoladas, de 2,5-5 cm long. × 1-2,5 cm lat., ápice foliar atenuado, márgenes enteros o dentados, margen serrado con dientes desde el tercio medio hasta el ápice o restringidos al tercio superior, base foliar cuneada; cartáceas a membranosas; superficies concoloras, verde claro brillante (=emerald). Haz y envés de la lámina glabros o subglabros, cuando subglabros con tricomas blancos y concentrados en las nervaduras. Haz foliar opaco *in sicco*, liso al tacto, envés glabro, liso al tacto, nervaduras prominentes amarillentas (=lemon) o beige (=buff), contrastando con la superficie laminar. Domacios conspicuos, glabros o con pocos pelos, no ciliados. Flores estaminadas subglabras con tricomas blancos. Flores perfectas con ovario glabro, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas sésiles y bilobuladas. Drupas de 4-7 mm long. × 3-5 mm lat., amarillo anaranjadas (=saffron), epicarpo glabro, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno globoso, mediano o pequeño 4,47 (-6) × 3,75 (-4,27) mm, blanco (=ivory), no apiculado, ornamento verrugoso.

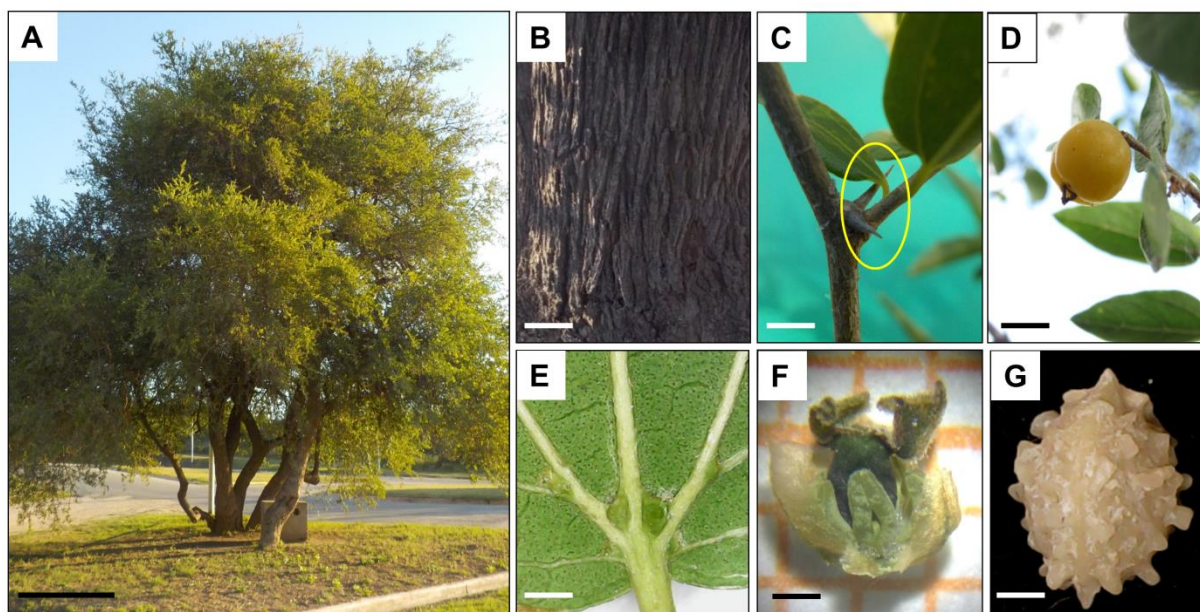


Fig. 28: *Celtis tala*. **A:** Hábito de crecimiento: árbol. **B:** Rugosidad de la corteza. **C:** Espinas geminadas. **D:** Fruto maduro glabro, amarillo anaranjado *saffron*. **E:** Detalle del envés de la lámina: casi glabro, contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios conspicuos, glabros. **F:** Detalle de la flor: ovario glabro, estilo inconspicuo, ramas estigmáticas bilobuladas y sésiles. **G:** Pireno globoso, verrugoso, blanco marfil *ivory*. Escalas: A, 1 m; B, 20 cm; C, 0,5 cm; D, 5 mm; E, 2 mm; F, 0,5 mm; G, 1 mm.

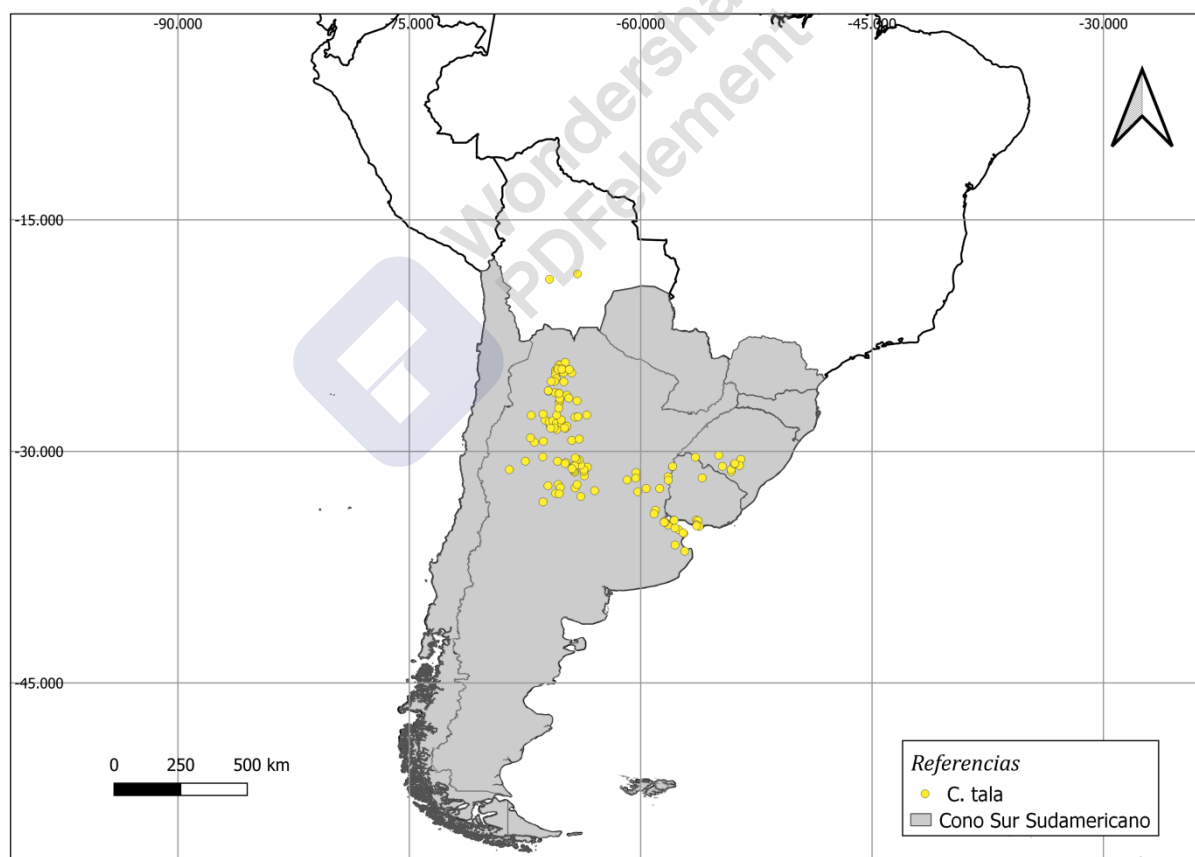
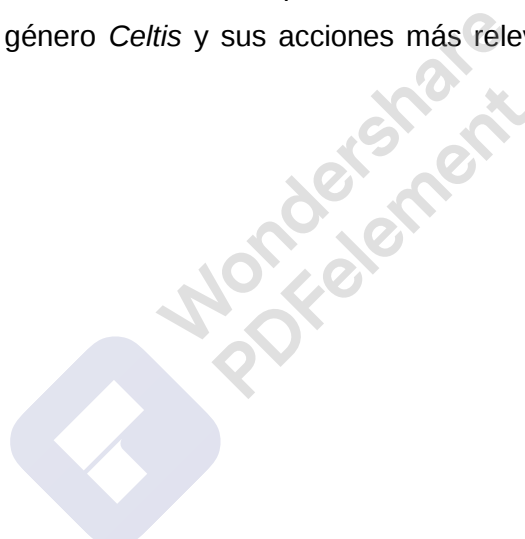


Fig. 29: Distribución geográfica de *Celtis tala*.

II.4 DISCUSIÓN

Para el tratamiento taxonómico del subg. *Mertensia* del Cono Sur Sudamericano fueron considerados los siguientes taxones: *Celtis brasiliensis*, *Celtis chichape*, *Celtis clauseniana*, *Celtis fluminensis*, *Celtis pallida* var. *discolor*, *Celtis pallida* var. *pallida*, *Celtis serratissima*, *Celtis spinosa*, *Celtis spinosissima* y *Celtis tala*. Dos de estos últimos (*C. clauseniana* y *C. fluminensis*) hasta ahora no han sido citados en el catálogo más importante a nivel regional (Zuloaga *et al.*, 2019; Zuloaga y Belgrano, 2021); sin embargo, se han incluido en esta tesis porque se ha verificado la presencia del primero en la Argentina y en el sur de Brasil, y del segundo hay evidencia de que su área de distribución alcanza el estado de Paraná (Brasil).

A partir de este punto, en esta discusión se discutirán y analizarán cada uno de los taxones en lo que refiere a su historia taxonómica y nomenclatural, así como también los principales caracteres que los diferencian de otros taxones vecinos o muy similares. A continuación se presenta una línea de tiempo a modo de resumen de los principales autores que trabajaron en el género *Celtis* y sus acciones más relevantes sobre la taxonomía del género (Fig. 30).



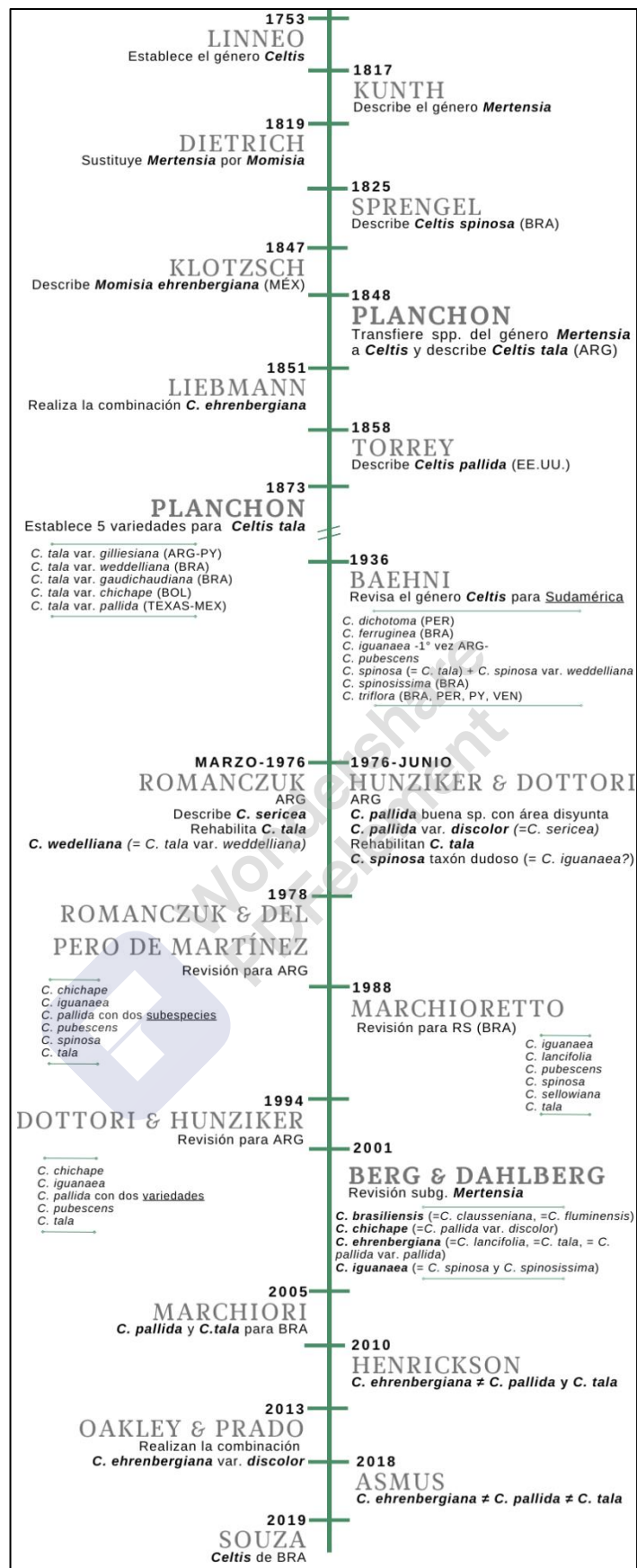


Fig. 30: Línea de tiempo que sintetiza la historia taxonómica del género *Celtis* y sus especies y las contribuciones de los principales referentes para el Cono Sur Sudamericano. Referencias: ARG: Argentina; BOL: Bolivia; BRA: Brasil; EE.UU.: Estados Unidos; MÉX: México; PER: Perú; PY: Paraguay; VEN: Venezuela; RS: Río Grande do Sul.

II.4.1 *Celtis brasiliensis*

La historia de este taxón comienza cuando Gardner (1843) describe *Mertensia brasiliensis* en base a un material proveniente de Río de Janeiro (Brasil) (ejemplar Tipo Anexo II.4). En el protólogo, Gardner (1843) señala como características principales para el reconocimiento de la especie que ésta posee láminas foliares elíptico-redondeadas, ápice obtuso mucronado, márgenes dentados, superficie adaxial pubescente y abaxial tomentosa y ramas flexuosas verrucosas con espinas solitarias, algo curvas. Además de estas características, el autor también indica que se trata de un arbusto de unos 6-8 m de altura y sus hojas varían de 6-10 cm long. × 4-6 cm lat. y que presenta flores pistiladas pubérulas. Posteriormente, Planchon (1848) realiza la combinación *C. brasiliensis* y amplió la descripción realizada por Gardner (1843), agregando características fundamentales que permiten una mejor delimitación de la especie como: la superficie adaxial áspera y la abaxial pubescente con pelos áureos y los frutos de forma elíptica con el ápice atenuado. Una década después, Miquel (1853), para la Flora Brasiliensis, enriqueció aún más la descripción destacando que tiene flores hermafroditas con ovario piloso.

Veinte años después, Planchon (1873) describió *C. brasiliensis* f. *clausсенiana* Planch. y citó la colecta de Cassareto 2082 (G), ampliando así el área de distribución de la especie en Brasil, reconociéndola para los estados de Bahía, Minas Gerais y São Paulo. Además, citó materiales provenientes de las Yungas de Bolivia (Santa Cruz de la Sierra): *Celtis flexuosa* (Wedd.) Planch. (Weddell 4421) y *Celtis crenata* (Wedd.) Planch. (Weddell 3579), los que sin embargo son morfológicamente similares a *C. brasiliensis*. Este autor sostenía que *C. brasiliensis*, *C. crenata* y *C. flexuosa* eran tres especies distintas basándose principalmente en la forma de las láminas foliares (ápice y base), los tipos de márgenes (crenados o dentados) y la cantidad de tricomas presentes en las superficies abaxial y adaxial. Cuando Baehni (1936) revisó las especies sudamericanas, ubicó a *C. brasiliensis*, *C. brasiliensis* f. *clausсенiana*, *C. crenata* y *C. flexuosa* en la sinonimia de *C. pubescens*, taxón que reconoció con una amplia distribución en la región (Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Paraguay y Perú). Baehni (1936) sostuvo que *C. pubescens* presentaba una alta plasticidad morfológica en cuanto a densidad de tricomas y tamaño medio de las hojas, entre otras características foliares, por lo cual la mayoría de los caracteres utilizados por Planchon (1873) para separar a las especies mencionadas no eran adecuados.

Años más tarde, Berg y Dahlberg (2001), reestablecen *C. brasiliensis* y la citan para Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Perú. Por otra parte, consideran a *C. pubescens* dentro de la sinonimia de *C. iguanaea*. Sin embargo, estos autores no indican claramente los caracteres taxonómicos que utilizaron para diferenciar a *C. brasiliensis* de *C. pubescens* (= *C. iguanaea*) ni explicitan los fundamentos de la propuesta del restablecimiento de la primera. Recientemente, Souza (2019) realizó un análisis taxonómico y filogenético para las

especies del género *Celtis* de Brasil, y consideró a *C. brasiliensis* como una buena especie, planteando la necesidad de realizar estudios con ejemplares provenientes de Ecuador, para dilucidar la verdadera identidad de *C. pubescens*, ya que el tipo de este taxón fue colectado en dicho país.

Considerando las problemáticas nomenclaturales que engloban a *C. brasiliensis* y *C. pubescens*, se analizaron los ejemplares tipo depositados en los herbarios K (K00512924- *C. brasiliensis*-) y P (P00307270 y P00307271 – *C. pubescens*-) así como también numerosos especímenes relacionados con estos taxones. Con respecto a *C. brasiliensis*, en el tipo se observaron las siguientes características: espinas subglabras, hojas pequeñas (11,6-19,3 mm long. × 7,7-11,6 mm lat.) con márgenes aserrados a partir del tercio medio hasta el ápice, superficies adaxial y abaxial pilosas y con domacios conspicuos. Todas estas características coinciden con lo detallado en el protólogo (Gardner, 1843) y fueron chequeadas en numerosos ejemplares brasileños, principalmente de localidades cercanas al mar (v.g. ecorregión de Restingas). En el ejemplar tipo de *C. brasiliensis* no hay frutos; sin embargo, estos fueron hallados y medidos en ejemplares de Brasil y se observó que las drupas son mayores a 10 mm long., glabras o subglabras y lisas al tacto.

En cuanto a los ejemplares tipo de *C. pubescens*, se pudieron constatar ciertas características reportadas en el protólogo (Kunth, 1817) que son claramente diferentes a las de *C. brasiliensis*, por ejemplo: espinas pubescentes, hojas grandes (42,5 mm lat.) con márgenes enteros o con dientes restringidos al ápice, haz glabro, envés pubescente, domacios inconspicuos. Tanto en el ejemplar de B como en el de P, es posible observar la presencia de frutos. En el protólogo Kunth (1817) menciona que la superficie de los frutos es pubérula; sin embargo no menciona el tamaño. En este sentido, se midieron los frutos de dichos ejemplares y se verificó que tienen hasta 10 mm de long.

En este trabajo, y siguiendo el criterio de Souza (2019), se considera que *Celtis brasiliensis* es una buena especie, endémica de Brasil. Con respecto a *C. pubescens*, en esta tesis se adopta el criterio de Planchon (1873) que reconoce la especie solo para el noroeste de Sudamérica (específicamente Ecuador). Para Berg y Dahlberg (2001) *C. pubescens* es un sinónimo de *C. iguanaea*; sin embargo, después de analizar individuos caribeños de *C. iguanaea* (apartado II.4.11.2) y compararlos con el material tipo de *C. pubescens*, se constató que son especies diferentes.

II.4.2 *Celtis chichape*

El basónimo de esta especie, *Momisia chichape*, fue descrito por Weddell (1852) a partir de una colección propia (Weddell 3610 – P00089374), proveniente de la provincia Cordillera (Dpto. Santa Cruz, Bolivia) (ejemplar Tipo Anexo II.5). Un año después, Miquel (1853) la clasifica en el género *Celtis* llevando a cabo la combinación *Celtis chichape*. Posteriormente, Planchon (1873) al revisar las especies sudamericanas, ubica a *C. chichape* como variedad de *C. tala*, considerando como caracteres diferenciales las hojas redondeadas y la superficie abaxial pubescente.

En el siglo XX, Baehni (1936) considera que *C. chichape* es una variedad de *C. pubescens* y realiza la nueva combinación *C. pubescens* var. *chichape* (Wedd.) Baehni. Para diferenciarla, Baehni destaca que *C. pubescens* var. *chichape* presenta ramas en zigzag y hojas de menor tamaño, y que no tienen los tricomas dorados y sedosos comunes en la variedad del tipo de *C. pubescens*. Es de destacar que también amplía su área de distribución más allá de Bolivia, ya que registra la variedad para Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay.

A través del análisis de los ejemplares tipo de *C. chichape* (P00089374, P00089375 y P00089376) se corroboraron importantes características mencionadas en el protólogo (Weddell, 1852), tales como: ramas con corteza de color claro, hojas con base subcordada, ápice redondeado, márgenes enteros (raro) o más frecuentemente con dientes a partir del tercio medio hasta el ápice y envés con pubescencia. Esta última característica fue la razón por la cual Baehni (1936) propuso que *C. chichape* fuese reconocido como variedad de *C. pubescens* como se mencionó anteriormente (*C. pubescens* var. *chichape*). Según Romanczuk y del Pero de Martínez (1978) el indumento (piloso o pubescente) del envés de *C. chichape* es más frecuente en las poblaciones del norte de Argentina (Chaco y Salta), mientras que durante nuestro trabajo de campo y mediante el examen de ejemplares de herbario hemos observado que en las poblaciones de Brasil (Mato Grosso do Sul y São Paulo) y Paraguay (Concepción, Paraguarí y Pte. Hayes) el envés foliar es subglabro, así como las poblaciones de Santa Cruz de la Sierra, localidad del tipo de *C. chichape*. A partir de esta observación, destacamos que la pilosidad en *C. chichape* es un carácter que puede variar de acuerdo con el ambiente; por lo tanto, son necesarios otros caracteres, por ejemplo, los reproductivos para reconocer a *C. chichape* en diferentes poblaciones (Oakley y Prado, 2013a; Souza, 2019). Teniendo en cuenta todo lo anterior y debido a que el ejemplar tipo (Weddell 3610) consta de tres duplicados, aquí se propone la designación de P00089374 como lectotipo de la especie (Art. 9.3, Turland *et al.*, 2018).

A principios del siglo XXI, Berg y Dahlberg (2001) reconocen a *C. chichape* y ubican en su sinonimia a tres taxones: *C. sericea* (incluido su sinónimo nomenclatural: *C. pallida* subsp. *sericea*), *C. pallida* var. *discolor* y *C. tala* var. *gilliesiana* f. *velutina*, sin dar mayores

fundamentos. Además, en sus comentarios sobre *C. chichape*, Berg y Dahlberg (2001) la consideran una especie morfológicamente similar a *C. ehrenbergiana*. Para distinguirlas, dichos autores señalan que *C. chichape* posee superficie foliar abaxial de pubescente a seríceo con tricomas uniformemente distribuidos y ausencia de domacios, mientras que *C. ehrenbergiana* posee superficie abaxial pubérula o tomentosa con domacios conspicuos. Esta apreciación es muy cuestionable, ya que en los sintipos de *C. chichape* es clara la presencia de domacios, principalmente en las bifurcaciones basales de las nervaduras de las hojas; mientras que en el ejemplar tipo de *C. ehrenbergiana* (B 10 0003604) estas estructuras sólo están presentes en algunas hojas.

Más recientemente, Oakley y Prado (2013a) cuestionaron a Berg y Dahlberg (2001) respecto a la delimitación de *C. chichape*. Así, estos autores compararon las características morfológicas de *C. chichape* señaladas por tres fuentes diferentes (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994 y Berg y Dahlberg, 2001), además de las características morfológicas presentes en los sintipos (P00089374, P00089375 y P00089376). De este modo, Oakley y Prado (2013a) cuestionan que la superficie abaxial de las hojas de *C. chichape* sea blanco o a veces ligeramente pardusco, con densa vellosidad; además de estas observaciones, comentan que las descripciones que más se asemejan a las características de los materiales originales son las señaladas por Romanczuk y del Pero de Martínez (1978) y por Dottori y Hunziker (1994). Por último, de todo este análisis Oakley y Prado (2013b) concluyen que tanto *C. sericea*, *C. pallida* var. *discolor*, como *C. tala* var. *gilliesiana* f. *velutina* no forman parte de la sinonimia de *C. chichape*. Además, y a pesar en no estar de acuerdo con el criterio de Berg y Dahlberg (2001) de considerar a *C. pallida* como sinónimo de *C. ehrenbergiana*, proponen una nueva combinación forzosa y necesaria: *C. ehrenbergiana* var. *discolor*.

Otro taxón que Berg y Dahlberg (2001) consideraron en la sinonimia de *C. ehrenbergiana* fue *C. tala* f. *obtusata*, entidad que Oakley y Prado (2013b) ubicaron como sinónimo de *C. chichape*, criterio aceptado en esta tesis. Además se propone la designación del lectotipo (Art. 9.3, Turland *et al.*, 2018) para *C. tala* f. *obtusata* entre los duplicados del ejemplar Hassler 7295 provenientes de Concepción (Paraguay), material original citado por Chodat y Hassler (1903).

Por último, y en concordancia con Souza (2019), quien tampoco avala el criterio de Berg y Dahlberg (2001), en esta tesis se considera a *C. chichape* como una buena especie siguiendo así el criterio previo de Weddell (1852), Miquel (1853), Romanczuk y Martínez (1978), Dottori y Hunziker (1994) y Oakley y Prado (2013a).

II.4.3 *Celtis clausсенiana*

La historia de este taxón comienza cuando Weddell (1852) describe *Momisia clausсенiana* Wedd. en base a materiales colectados por M. Clausсен en Minas Gerais (Brasil) (ejemplar Tipo Anexo II.6). Al año siguiente, Miquel (1853) la clasifica dentro del género *Celtis* realizando la combinación *C. clausсенiana*. En la revisión de Planchon (1873), este autor la consideró simplemente una forma de *C. brasiliensis* (*C. brasiliensis* f. *clausсенiana*). Posteriormente, en el tratamiento de las especies sudamericanas, Baehni (1936) ubicó a la especie dentro de la sinonimia de *C. pubescens*. Más recientemente, Berg y Dahlberg (2001) colocaron a *C. clausсенiana* dentro de la sinonimia de *C. brasiliensis* y a *C. pubescens* en la de *C. iguanaea*, sin explayarse en su justificación. Esta misma propuesta fue aceptada también por Souza (2019).

Es de destacar que en los comentarios taxonómicos de Baehni (1936) sobre *C. pubescens*, el autor menciona que algunos caracteres como el grado de pilosidad de las hojas pueden cambiar de acuerdo a diferentes factores ambientales como la humedad, la temperatura y el hábitat. Por su parte, Berg y Dahlberg (2001) consideran esta misma plasticidad morfológica para *C. iguanaea*, y por esta razón en la clave de determinación de los taxones estos autores incluyeron tres alternativas para llegar a la identificación de esta especie (v.g.: individuos con numerosos tricomas o con escasos tricomas).

Es importante recalcar que se pudieron estudiar los ejemplares tipo, tanto de *C. brasiliensis* en K (K00512924) como de *C. clausсенiana* en P (P00089377 y P00089378); y se analizaron numerosas exsiccata de herbario, tanto en Argentina como Paraguay y fundamentalmente en Brasil, donde están depositados ejemplares colectados en Minas Gerais -localidad del tipo de *C. clausсенiana*- y Rio de Janeiro -localidad del tipo de *C. brasiliensis* (Anexo II- lista de materiales examinados). Al comparar las características observadas se constató que los especímenes determinados como *C. brasiliensis* o como *C. pubescens* compartían las siguientes características: cara adaxial escabra, áspera al tacto en seco y cara abaxial subglabra o velutina. Con respecto a los tricomas, durante las colectas de campo tanto en Argentina, Brasil como Paraguay se observó que la densidad de tricomas varía de acuerdo con la posición de la rama colectada y con la edad de la planta. En sentido contrario al análisis precedente, se consideraron otras características menos variables tales como las ligadas a los caracteres reproductivos. Así, *C. brasiliensis* posee drupas maduras amarillo-pálidas, de 10,3-10,6 mm long. × 8,5-9,3 mm lat., epicarpo glabro o subglabro, liso a escabro en seco; mesocarpo viscoso y pireno alveolado crateriforme con crestas prominentes; en cambio, *C. clausсенiana* tiene drupas maduras amarillo brillantes o anaranjadas, de 6,5-8,5 long. × 3-6,5 mm lat., epicarpo piloso o pubescente, escabroso al tacto en seco, mesocarpo no viscoso, pireno 4-5,5 × 3,5-4,5 mm, alveolado crateriforme sin crestas. Por todo lo expuesto anteriormente y dado que recientemente *C. clausсенiana* fue

rehabilitada en Zamengo *et al.* (2020a), en esta tesis se considera a esta entidad como una buena especie e independiente de *C. brasiliensis*. Asimismo, se propone la designación como lectotipo (Art. 9.3, Turland *et al.*, 2018) del ejemplar P00089377, ya que expresa claramente las características mencionadas en el protólogo de *Momisia clauseniana*.

Finalmente, se debe destacar que en el Cono Sur tanto *C. brasiliensis* como *C. clauseniana* han sido identificadas erróneamente como *C. pubescens* en la literatura especializada en el género (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994). Esto también ocurre en Zuloaga *et al.* (2019) y en algunas bases de datos (Instituto de Botánica Darwinion -www.darwin.edu.ar- y Tropicos -www.tropicos.org-), en las que solo se hace referencia como 'aceptada' a *C. brasiliensis*. Es por esto que bajo el nombre *C. brasiliensis*, además de las poblaciones y ejemplares de este taxón, fueron incluidas todas las de *C. clauseniana*.

Con respecto a la verdadera entidad de *C. iguanaea* y *C. pubescens*, más fundamentos y precisiones se describen en el apartado II.4.11.



II.4.4 *Celtis fluminensis*

El botánico brasileño Carauta (1971) propuso *C. fluminensis* como nuevo nombre para *C. ferruginea* (Wedd.) Miq., debido a que este taxón es ilegítimo porque este binomio ya había sido utilizado por Walpers (1843) para nombrar una especie de Ulmaceae de Filipinas (Art. 53, Turland *et al.* 2018). Sin embargo, en el proceso Carauta (1971) comete un error en la cita del tipo para *C. fluminensis*, ya que mencionó como número de colecta: Gaudichaud 1832. Al estudiar el material depositado en el herbario de París (P00089350, ejemplar Tipo en Anexo II.7) se pudo verificar que el número de colección de Gaudichaud es 91, en tanto que 1832 es la fecha de recolección, como lo afirmaron Berg y Dahlberg (2001).

En la revisión de Berg y Dahlberg (2001) *C. fluminensis* fue ubicada en la sinonimia de *C. brasiliensis*, mientras que para la Flora de São Paulo, Torres y Luca (2005) aceptaron a *C. fluminensis* tanto para Rio de Janeiro (localidad del ejemplar tipo) y también para el estado de São Paulo. Por su parte, Pederneiras *et al.* (2011) estudiaron especímenes nativos de Rio de Janeiro, localidad tipo de *C. brasiliensis*, y concluyeron que *C. brasiliensis* y *C. fluminensis* son especies diferentes. La primera tiene hojas de hasta 3 cm, ápice obtuso y frutos glabros, mientras que *C. fluminensis* tiene hojas mayores a 8 cm, ápice agudo y frutos tomentosos (velutinos). Estas mismas características fueron reconocidas por Souza (2019), y también durante la elaboración de esta tesis cuando se examinó el ejemplar tipo de *C. fluminensis* (P00089350).

Por lo anteriormente expuesto, en este trabajo de tesis se considera a *C. fluminensis* y a *C. brasiliensis* como entidades diferentes y como novedad se cita a la primera también como nativa del Paraguay (Dpto. Caaguazú).

II.4.5 *Celtis pallida* var. *pallida*

Torrey (1858) describió *C. pallida* basándose en una colecta de Wright proveniente de EE.UU. (Texas, concretamente) (ejemplar Tipo Anexo II.8). Sin embargo, posteriormente a lo largo de su historia taxonómica, otros autores consideraron a este taxón sucesivamente como variedad o forma de otras especies (Planchon, 1873; Kuntze, 1898; Baehni, 1936; Johnston, 1957). En 1873, Planchon propuso la variedad *C. tala* var. *weddelliana*, basándose en la descripción previa de *Momisia integrifolia* (apartado II.4.10); y mencionó dos ejemplares depositados en P: Gaudichaud 1723 de Rio Grande do Sul, Brasil y Bonpland 1211 de Corrientes, Argentina. En marzo de 1976, Romanczuk propone la elevación a rango específico para *C. weddelliana* y designa como lectotipo el ejemplar Bonpland 1211 (status de tipificación citado por Romanczuk, 1987; Marchiori *et al.*, 2005; Asmus *et al.*, 2018 y Souza, 2019). Esta tipificación fue rechazada por Hunziker y Dottori (1976) ya que las características del ejemplar Bonpland 1211 no se corresponden con las de la descripción de *C. tala* var. *weddelliana* (Art. 9.19, Turland *et al.*, 2018), y además dicho espécimen no está citado en el protólogo de *Momisia integrifolia*.

En junio de 1976, Hunziker y Dottori restablecieron a *C. pallida* planteando que se trataba de una especie de área disyunta (sur de EE.UU. y México, y en Sudamérica en Argentina y Paraguay). Además de esta contribución, los autores revisan el concepto de *C. weddelliana* y descubren que, además de lo ya mencionado sobre el ejemplar designado como lectotipo por Romanczuk (1976), la cita del ejemplar “Gaudichaud 1723 (P)” de Planchon (1873) fue errónea, ya que el material correcto a citar debería haber sido el tipo de *Momisia integrifolia* (Gaudichaud 1734). Se tuvo la oportunidad de analizar ambos materiales en P (Gaudichaud 1734: P00089384 y P00089385), y se verificó que se trata en realidad de un ejemplar de *C. tala* y no de *C. pallida*, coincidiendo así con Hunziker y Dottori (1976); además, se propone designar en esta tesis, en un segundo paso de lectotipificación al ejemplar P00089384 (Art. 9.17, Turland *et al.*, 2018).

Berg y Dahlberg (2001) ubicaron a *C. pallida* en la sinonimia de *C. ehrenbergiana*, hecho que fue analizado y criticado en forma fundada por Henrickson (2010), quien sugirió que este último taxón debería ser sinonimizado dentro de *C. iguanaea* (como lo hicieron previamente Planchon, 1873; Sargent, 1895 y Baehni, 1936). Con respecto a *C. pallida*, Henrickson (2010) lo consideró un taxón distinto que debía ser reestablecido, como lo señalaron Hunziker y Dottori (1976), Romanczuk y del Pero de Martínez (1978), Dottori y Hunziker (1994), Marchiori *et al.* (2005), Novara (2009), Ayala (2015). Mientras tanto, en el principal catálogo del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2019; Zuloaga y Belgrano, 2021), *C. pallida* había quedado en la sinonimia de *C. ehrenbergiana* junto a *C. tala* (tal como habían propuesto Berg y Dahlberg, 2001). Sin embargo, Asmus *et al.* (2018) se encargaron de diferenciar muy claramente a estos dos últimos taxones, criterio aceptado posteriormente

por Souza (2019). Ambos taxones se diferencian porque *C. tala* abarca árboles, con espinas caulinares y geminadas, con pirenos verrugosos, mientras que *C. pallida* consiste de arbustos con braquiblastos foliosos con ápices que rematan en espinas y pirenos alveolados, cuyas variedades se diferencian principalmente por tener hojas concoloras (var. *pallida*) o discoloras (var. *discolor*).

Al examinar el lectotipo de *C. pallida* (NY00259704) se pudieron corroborar las siguientes características: espinas caulinares foliosas, hojas verde oliva, concoloras, con haz y envés glabros o subglabros con tricomas blanquecinos concentrados en las nervaduras, con domacios basales conspicuos, ciliados (es decir: con pelos concentrados en el margen del domacio). Además, el lectotipo mencionado tiene un fruto incipiente en el cual se puede observar el ovario glabro o subglabro con estilo nulo y ramas estigmáticas sésiles y bilobuladas. Todas estas características son básicamente las mismas que se observaron en los ejemplares estudiados a campo y en los especímenes de herbario colectados en el Cono Sur. Por lo tanto, como resultado de este estudio se ratifica la delimitación propuesta por Torrey (1858), Hunziker y Dottori (1976), Dottori (1976), Romanczuk y del Pero de Martínez (1978), Romanczuk (1987), Dottori y Hunziker (1994), Marchiori *et al.* (2005), Henrickson (2010), Ayala (2015), Asmus *et al.* (2018) y Souza (2019), quienes reconocieron a *C. pallida* var. *pallida* como uno de los taxones aceptados de *Celtis*, presente tanto en el hemisferio norte (EE.UU. y México) como en el hemisferio sur (Argentina, Brasil y Paraguay).



II.4.6 *Celtis pallida* var. *discolor*

En marzo de 1976, Romanczuk (1976) describe *C. sericea* a partir de un ejemplar colectado en Jujuy (Argentina). En junio del mismo año, Hunziker y Dottori (1976) citan por primera vez a *C. pallida* para Argentina (apartado II.4.5) y describen una nueva variedad para la especie: *C. pallida* var. *discolor*, basándose en un espécimen colectado en Catamarca (Hunziker *et al.* 22774, Anexo II.9). Dos años después, Romanczuk y del Pero de Martínez (1978) bajan a la categoría de subespecie de *C. pallida* a *C. sericea*, estableciendo la combinación *C. pallida* subsp. *sericea* e incluyen en su sinonimia a *C. pallida* var. *discolor*. Sin embargo, años más tarde en la contribución para la Flora Fanerogámica Argentina, Dottori y Hunziker (1994) no aceptan el criterio de Romanczuk y del Pero de Martínez (1978) y continúan considerando que el taxón *C. pallida* posee dos variedades (*C. pallida* var. *pallida* y *C. pallida* var. *discolor*). Posteriormente, en la revisión de Berg y Dahlberg (2001) *C. sericea* y *C. pallida* var. *discolor* fueron sinonimizadas en *C. chichape*, nuevamente sin dar mayores fundamentos (apartado II.4.2).

Como ya se mencionó anteriormente, Oakley y Prado (2013b) demostraron que *C. chichape* no tiene ninguna afinidad con *C. pallida* var. *discolor* y a pesar de no estar de acuerdo con el criterio de Berg y Dahlberg (2001), estos autores observaron la necesidad de una nueva combinación y propusieron: *C. ehrenbergiana* var. *discolor*, para resolver parte de la problemática generada por la gran cantidad de taxones incluidos en la sinonimia de *C. ehrenbergiana* (apartado II.4.2). Luego, mediante un estudio de campo extendido y un profundo análisis morfológico de todos los taxones involucrados, Asmus *et al.* (2018) rehabilitaron a *C. tala*, *C. pallida* var. *pallida* y *C. pallida* var. *discolor* (apartados II.4.5 y II.4.10).

Finalmente, durante este estudio se analizaron los ejemplares tipo de *Momisia chichape* (Wedd.) (P0008939374, P00089375 y P00089376), *C. pallida* var. *discolor* (CORD00002282 y CORD00002283) y *Celtis sericea* (SI000584 y SI000585). De los tres taxones mencionados, *C. chichape* se puede diferenciar fácilmente de los otros dos ya que no muestra braquiblastos con ápices espinosos ni envés foliar incano-sericeo. En cambio, tanto *C. pallida* var. *discolor* como *C. sericea* tienen espinas de origen caulinar y el envés de las hojas blanquecinos debido a la abundante pilosidad. Dados los notorios caracteres diferenciales precedentes, sumadas las características morfológicas distintivas detalladas en el Capítulo 2, y el estudio de numerosos ejemplares asignados a dicha variedad, tanto a campo como en herbarios, se decide aceptar el criterio seguido por Hunziker y Dottori (1976), Dottori y Hunziker (1994), Oakley y Prado (2013b) y Asmus *et al.* (2018) y considerar el taxon *Celtis pallida* var. *discolor* como una variedad claramente distinguible y presente en el Cono Sur Sudamericano.

Como se mencionó anteriormente, tanto en el caso de *C. sericea* como en el de *C. pallida* var. *discolor* los ejemplares tipo constan de dos pliegos. Sin embargo, no es necesario designar lectotipos ya que en el primer caso el holotipo (SI000584) está señalado como tal por la autora (Romanczuk, 1976), mientras que en *C. pallida* var. *discolor* ambos pliegos (CORD00002282 y CORD00002283) poseen referencia cruzada como pertenecientes a un mismo ejemplar (Art. 8.3, Turland *et al.*, 2018).

Es de destacar que al estudiar tanto el protólogo como los sintipos de una forma de *C. tala* descrita por Herzog (1915) para el sur de Bolivia (Tarija): *C. tala* var. *gilliesiana* f. *velutina*, se considera a este taxón como un sinónimo de *C. pallida* var. *discolor*.



II.4.7 *Celtis serratissima*

El taxón *Celtis serratissima* es una especie descrita en Zamengo *et al.* (2020a) para el Cerrado y Pantanal brasileño (ejemplar Tipo en Anexo II.10). Es conveniente subrayar que durante la elaboración de esta tesis se participó en coautoría de la publicación mencionada, dado que en el viaje de campaña al Paraguay se había observado la presencia de esta nueva especie tanto en el campo como en ejemplares de herbario de FACEN y FCQ, una vez ya comenzado el trabajo colaborativo con los autores brasileños.

En la mayoría de los herbarios consultados se verificó que esta especie había sido identificada previamente como *C. brasiliensis* o como *C. pubescens*. Después de examinar numerosos ejemplares de herbario (de Paraguay y Brasil), de analizar poblaciones en el campo (en Paraguay) y estudiar el ejemplar tipo (SP347669), en esta tesis se acepta a *C. serratissima* como una de las especies del Cono Sur.

Este taxón puede confundirse tanto con *C. chichape* como con *C. clauseniana*, ya que comparte algunas características exomorfológicas con dichas especies; sin embargo, se puede diferenciar fácilmente por caracteres reproductivos tales como la pilosidad del ovario (velutina en *C. serratissima* vs pilosa o pubescente en *C. clauseniana* y glabra o subglabra en *C. chichape*) y la ornamentación del pireno (verrugoso en *C. serratissima* vs alveolado-crateriforme en *C. chichape* y *C. clauseniana*), características detalladas en Zamengo *et al.* 2020a (Tabla en Anexo II).



II.4.8 *Celtis spinosa*

La primera especie del género *Celtis* para el Cono Sur fue descrita por Sprengel (1825) quien la denominó *Celtis spinosa*; sin embargo, su identidad taxonómica siempre ha sido cuestionada. Esto en parte fue debido a la breve diagnosis brindada por Sprengel (1825), que impulsó a Planchon (1848) a incluirla en el grupo "*Species non satis nota*" (especie poco conocida). Recién después de casi un siglo, Baehni (1936) acepta a *C. spinosa* e incluye en su sinonimia a *C. tala* y a algunos de sus taxones infraespecíficos: *C. tala* var. *gillesiana*, *C. tala* var. *gaudichaudiana* y *C. tala* f. *obtusata*. Esta propuesta fue aceptada por Digilio y Legname (1966), por lo cual por muchos años se identificó erróneamente al tala árbol (*C. tala*) con el nombre de *C. spinosa*. Posteriormente, Romanczuk (1976) restablece a *C. tala* como buena especie, criterio que es también seguido por Hunziker y Dottori (1976).

A partir del análisis de la fotografía de un espécimen depositada en F (IRN: 246165), Hunziker y Dottori (1976) sugieren que ese material había sido utilizado por Baehni (1936) para reconocer a *C. spinosa*. Basándose en las características de la fotografía y asumiendo que el material de B había sido destruido (B 10 0247968), Hunziker y Dottori (1976) proponen que dicha foto se considere el lectotipo de *C. spinosa*. Además, estos autores señalaron que las características del ejemplar de la fotografía eran diferentes a los de los materiales originales de *C. tala* citados por Planchon (1848), hecho que llevó a Hunziker y Dottori a aceptar el restablecimiento de *C. tala* como se mencionó anteriormente y considerar como un taxon diferente a *C. spinosa*, pero planteando la posibilidad de que sea un sinónimo de *C. iguanaea*. Por otra parte, Romanczuk y del Pero de Martínez (1978) también reconocieron a *C. spinosa* como un taxón diferente pero con una identidad propia (incluyendo en su sinonimia a *C. tala* var. *gaudichaudiana*), propuesta que fue aceptada por otros autores como Romanczuk (1987) y Marchioretto (1988). Para la Flora Argentina, Dottori y Hunziker (1994) sinonimizaron *C. spinosa* y *C. tala* var. *gaudichaudiana* junto con *C. bonplandiana* en *C. iguanaea*, lo que fue parcialmente aceptado por Berg y Dahlberg (2001). Estos últimos autores sinonimizaron a *C. spinosa* en *C. iguanaea* mientras que *C. bonplandiana* y *C. tala* var. *gaudichaudiana* fueron incluidas en la sinonimia de *C. ehrenbergiana*. La sinonimización de *C. spinosa* en *C. iguanaea* fue luego refutada por Torres y Luca (2005), Pederneiras *et al.* (2011) y Souza (2019). Este último autor explica que Baehni (1936) cita el tipo de *C. spinosa* "Sellow s.n. Berol. No. 536" depositado en B (B100247968, ejemplar Tipo en Anexo II.11), designándolo así de forma inadvertida como el lectotipo de la especie, pero es de destacar que este ejemplar no tiene el número "536". Souza (2019) también localizó duplicados de este material en Kew (K000964296) y París (P00089381) que contienen el número 536, informado por Baehni. Para este trabajo de tesis, afortunadamente se pudo consultar el ejemplar de P, mientras que no se logró lo

mismo para el ejemplar de K, ya que cuando se visitó dicho herbario, se priorizó examinar los ejemplares tipo y precisamente el espécimen K000964296 no estaba incorporado como ejemplar tipo (seguramente por los inconvenientes mencionados anteriormente). Al examinar el ejemplar de P, se encontraron las siguientes características también reportadas en el protólogo: ramas flexuosas, espinas geminadas y curvas y hojas oblongas con márgenes dentados.

Luego de analizar este material original de *C. spinosa* (P00089381), recolectar especímenes a campo y estudiar numerosos materiales de herbarios, se distingue a *C. spinosa* por sus láminas de 2-4,5 cm long. × 1,5 -2,5 cm lat., inflorescencias en cimas glomerulares y pireno con apículo acuminado. Estas características difieren de las que fueron mencionadas por Zamengo *et al.* (2020a) para *C. iguanaea*, especie que presenta láminas foliares de 2,5-12 cm long. × 1,5-6 cm lat., cimas dicotómicas y pireno con apículo truncado. Por lo tanto, en este estudio *C. spinosa* se acepta como una especie diferente de *C. iguanaea*, rechazando así lo planteado por Berg y Dahlberg (2001). También, a partir del análisis de los ejemplares tipo y protólogos, se considera aquí a *C. bonplandiana* y a *C. tala* var. *gaudichaudiana* como sinónimos de *C. spinosa*.

En el Cono Sur *C. spinosa* se puede confundir con cierta facilidad con *C. chichape* y *C. tala*; sin embargo, ambas especies se pueden distinguir de la primera por las siguientes características: *C. chichape* tiene láminas foliares suborbiculares, lóbulos estigmáticos bífidos, pireno con superficie alveolar-crateriforme, mientras que *C. tala* tiene láminas ovadas u oval-lanceoladas, lóbulos estigmáticos bilobulados y pireno verrugoso.

Por lo tanto, se considera que *C. iguanaea*, *C. spinosa* y *C. tala* son todas buenas especies independientes y diferenciadas, concordando así con Zamengo *et al.* (2020a), y se rehabilita a *C. spinosa* para la Argentina, señalando a la isla Martín García (situada en el Río de la Plata y dependiente administrativamente de la provincia de Buenos Aires) como una de las principales áreas donde fue colectada esta especie, coloquialmente conocida como 'tala gateador'.

II.4.9 *Celtis spinosissima*

Su basónimo *Momisia spinosissima* fue descrito por Weddell (1852) a partir de una colecta de C. Gay proveniente de Rio de Janeiro (Brasil) (ejemplar Tipo en Anexo II.12). Posteriormente y para la Flora Brasiliensis, Miquel (1853) realiza la combinación *Celtis spinosissima*. En su revisión, Planchon (1873) enriquece la descripción de la especie destacando la arquitectura de las inflorescencias ('glomerulato'). A mediados del siglo XX, Baehni (1936) acepta *C. spinosissima* como una de las especies sudamericanas ampliando su distribución hasta el estado de Santa Catarina (Brasil). Dentro de las principales características, Baehni destaca la forma lanceolada ('lanceolés'), el largo de las hojas (80-90 mm) y la posición de los tricomas (ubicados sobre las nervaduras).

Sin embargo, el nombre *C. spinosissima* no fue considerado por ningún autor posterior (Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Romanczuk, 1987; Marchioretto, 1988, Dottori y Hunziker, 1994) hasta tanto se publicara la revisión del subg. *Mertensia* de Berg y Dahlberg (2001); en este último trabajo este nombre fue ubicado dentro de la sinonimia de *C. iguanaea*, criterio que fue aceptado por Zuloaga *et al.* (2008). Una de las probables razones por las cuales *C. spinosissima* no haya sido reconocida por todo ese período es la inclusión, también por parte de Baehni (1936), de *C. iguanaea* como taxón nativo de Sudamérica, con una descripción muy similar a la de *C. spinosissima* y con una distribución mucho más amplia dentro del continente. Así, la mayoría de los listados florísticos del Cono Sur consideraban sólo a *C. iguanaea* entre las especies del género nativas de la región.

A partir de la comparación de ejemplares sudamericanos y caribeños, Zamengo *et al.* (2020a) restablecieron *C. spinosissima*. Durante esta tesis se estudió el ejemplar tipo depositado en P (P00089383) y se verificó que el mismo tiene: rama apical castaña, surcada, espinas curvas, hojas lanceoladas, ápice acuminado o caudado, márgenes con dientes desde la base hasta el ápice, domacios conspicuos e inflorescencias glomerulares. Estas características coinciden con las descritas en el protólogo y difieren de las encontradas en los individuos de *C. iguanaea* provenientes de la isla de Curazao (localidad del tipo de *C. iguanaea*). Por todo esto, en este estudio, se sigue el criterio de Planchon (1873), Baehni (1936) y Zamengo *et al.* (2020a) y se considera a *C. spinosissima* como una especie diferente a *C. iguanaea*.

II.4.10 *Celtis tala*

Planchon (1848) describió *Celtis tala* basándose en el nombre informal propuesto por John Gillies, a partir de colectas provenientes de la Argentina y Uruguay. Años después, este autor (Planchon, 1873) propuso cinco variedades para *C. tala*: var. *chichape*, var. *gaudichaudiana*, var. *gillesiana* (nombre inválido de acuerdo al Art. 26.2, Turland *et al.*, 2018), var. *pallida* y var. *weddelliana*. Para esta última (*C. tala* var. *weddelliana*) Planchon (1873) se basó en la descripción previa de *Momisia integrifolia*. A finales del siglo XIX, Kuntze (1898) propuso nuevos taxones infraespecíficos para la especie: var. *sellowiana*, f. *subpilosa* y f. *subtomentosa*. Por otro lado, Chodat y Hassler (1903) describieron para Paraguay a *C. tala* var. *gilliesiana* f. *obtusata*. Posteriormente, Baehni (1936) reconoce a *C. spinosa* incluyendo como sinónimos a muchos de los taxones descriptos anteriormente (*C. tala*, *C. tala* var. *gaudichaudiana*, *C. tala* var. *gillesiana*, *C. flexuosa* var. *glabrifolia* Griseb. y *C. tala* f. *obtusata*), lo que fue avalado por Digilio y Legname (1966). Diez años después, Romanczuk (1976, marzo) restableció *C. tala* designando entre los sintipos al ejemplar colectado en San Luis por Gillies como lectotipo (ejemplar Tipo Anexo II.13) e incluyendo en la sinonimia de la especie a *Momisia integrifolia*, *C. sellowiana* y *C. tala* var. *gilliesiana*. Este criterio de rehabilitar la especie también fue propuesto por Hunziker y Dottori (1976, junio), quienes en un *post scriptum* cuestionaron el lectotipo seleccionado por Romanczuk (1976) y propusieron otro ejemplar mencionado por Planchon (1848), colectado por Tweedie en la provincia de Buenos Aires. Sin embargo, según el artículo 9.19 (Turland *et al.* 2018) debe aceptarse la lectotipificación de Romanczuk (1976), ya que las características del ejemplar Gillies s/n depositado en K no entran en conflicto grave con los datos del protólogo de *C. tala*. En la presente tesis, teniendo en cuenta que el ejemplar Gillies s/n consta de dos pliegos, se propone como un segundo paso de lectotipificación (Art. 9.17, Turland *et al.* 2018) al ejemplar K000512939!.

Luego, Marchioretto (1988) reconoció a *C. tala* para el estado de Rio Grande do Sul (Brasil), considerando en su sinonimia a *Momisia integrifolia*, *C. tala* var. *gilliesiana* y *C. tala* var. *weddelliana*. En lo que respecta a la Argentina, en la Flora Fanerogámica, Dottori y Hunziker (1994) proponen otros sinónimos para *C. tala*: *C. weddelliana* (y su sinónimo nomenclatural *C. spinosa* var. *weddelliana*).

Como se explicó en otros apartados (I.1, I.4, II.1, II.4.2, II.4.5, II.4.6 y II.4.10) Berg y Dahlberg (2001) sinonimizaron *C. tala* en *C. ehrenbergiana*, lo cual fue cuestionado por muchos autores (Henrickson, 2010; Asmus *et al.*, 2018; Souza, 2019; Zamengo *et al.*, 2020a) pero avalado por Nee (2004) y Zuloaga *et al.* (2008). A partir de esta problemática, es importante destacar que durante este trabajo de tesis se han podido analizar los ejemplares tipo de *C. tala* (E00641062, K000512939) y de *C. pallida* (NY00259704, detallado en apartado II.4.5); si bien se reconoce que ambas especies comparten algunas

características en común (hojas pequeñas, ovario glabro, estilo nulo, ramas estigmáticas bilobuladas) que pueden prestarse a confusión si solo se analizan ejemplares de herbario, se sostiene que los caracteres diferenciales son mucho más relevantes aún. Así, a partir de las colectas realizadas se observa que son especies claramente diferenciables a campo (apartado II.4.5), ya que *C. tala* es un árbol con espinas estipulares, frecuentemente geminadas, domacios glabros y pireno verrugoso, mientras que *C. pallida* es un arbusto con espinas caulinares foliosas, espinas raramente geminadas, domacios ciliados y pireno alveolado; por lo tanto, se considera a *C. tala* una especie independiente nativa del Cono Sur, tal como lo señalan Marchiori *et al.* (2005), Henrickson (2010), Asmus *et al.* (2018) y Souza (2019).



II.4.11 Taxones excluidos de este estudio

II.4.11.1 *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm.

Klotzsch (1847) describió *Momisia ehrenbergiana* Klotzsch basándose en una colección de C.G. Ehrenberg proveniente de México. En la descripción del taxón el autor no menciona la presencia de espinas, una de las principales características del subgénero estudiado en esta tesis. Más tarde, Liebmann (1851) transfiere esta especie al género *Celtis* realizando la combinación *Celtis ehrenbergiana*, agregando una descripción donde hace referencia a la presencia de una sola espina. Posteriormente, *C. ehrenbergiana* fue sucesivamente ubicada en la sinonimia de *C. aculeata* por Planchon (1873) y luego de *C. iguanaea* por Sargent (1895) y Baehni (1936).

A principio del siglo XXI, Berg y Dahlberg (2001) rehabilitan el taxón *C. ehrenbergiana* pero con una interpretación diferente, considerando en su sinonimia a taxones muy diferentes desde el punto de vista morfológico, como *C. tala* y *C. pallida* var. *pallida* (entre otros) (apartados II.4.5 y II.4.10). Como se mencionó en los apartados anteriores, Henrickson (2010) cuestionó fuertemente el criterio de interpretación de *C. ehrenbergiana* de Berg y Dahlberg (2001) luego de un estudio detallado del ejemplar tipo de la especie (Anexo II.14). Según su criterio, luego de recorrer a campo el área de la localidad del tipo de *C. ehrenbergiana* (México) y observar individuos del género con caracteres similares y además, estudiar ejemplares de herbario del mismo origen que se encontraban determinados como *C. iguanaea*, concluyó que *C. ehrenbergiana* debería considerarse un sinónimo de *C. iguanaea*, como ya había sido planteado por Planchon (1873) y Baehni (1936). Como se planteó en los apartados II.4.5 y II.4.10, Henrickson (2010) considera a *C. tala* y *C. pallida* como especies completamente distintas, teniendo en cuenta sus características morfológicas y de distribución.

Más recientemente, Asmus *et al.* (2018) realizaron un análisis taxonómico en donde lograron esclarecer que *C. tala* y *C. pallida* son claramente dos entidades diferentes; por lo tanto, considerarlas como sinónimos sería un error. Un año después, Souza (2019) en su estudio de *Celtis* de Brasil, apoya el criterio de Henrickson (2010) y Asmus *et al.* (2018) y también considera que habría que realizar un estudio más profundo de *C. ehrenbergiana* para precisar su verdadera identidad.

Por todo lo expuesto, en este estudio no se incluye al taxón *C. ehrenbergiana* (s.str.) debido a que, en función de toda la evidencia disponible hasta aquí, aparentemente no se encuentra en el Cono Sur (Asmus *et al.*, 2018; Zamengo *et al.*, 2020a) y su área de distribución estaría restringida a Norteamérica (Henrickson, 2010). Así, es lamentable tener que puntualizar que todos los individuos que se hayan considerado bajo este nombre en el Cono Sur desde la publicación de Berg y Dahlberg (2001), pueden en realidad hacer referencia indistintamente a *C. pallida* var. *pallida* o a *C. tala* (Asmus *et al.*, 2018).

II.4.11.2 *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.

A partir de ejemplares cultivados en el Jardín Botánico de Amsterdam, Jan Commelin (1697) publica el polinomio "*Jujube Americana Spinosa*" para una planta nativa de Curazao. Dicho autor también brinda una pequeña diagnosis ("*Loti arboris foliis et facie, fructu rotundo, parvo, dulci*"), una ilustración de la planta (material original Tipo en Anexo II.15) y agrega algunos comentarios ambientales. En la segunda mitad del siglo XVIII, Jacquin (1760) se basó en la publicación de Commelin (1697) para crear el binomio *Rhamnus iguanaea* Jacq.; años después, este mismo autor describió con mayor detalle al taxón (Jacquin 1763, 1778). En la misma época, Swartz (1788) describió *Celtis aculeata*, a partir de ejemplares propios colectados en islas caribeñas, citando al nombre *Rhamnus iguanaea* como sinónimo. Posteriormente, Lamarck (1789) propuso la combinación *Ziziphus iguanaea* (Jacq.) Lam. agregando elementos a la descripción de la especie. Por su parte, basándose en la propuesta de Kunth (1817) del -para entonces- nuevo género *Mertensia*, Schultes (1820) propuso la combinación *Mertensia iguanaea* (Jacq.) Schult.

A mediados del siglo XIX, Planchon (1848) considera como nombre correcto a *C. aculeata* e incluye en su sinonimia a la mayoría de los nombres y combinaciones mencionadas anteriormente. Luego, Planchon (1873) vuelve a hacer mención a *C. aculeata* y agregó en su sinonimia -entre otros- a *Momisia ehrenbergiana* Klotzsch. Además, en la misma obra propuso la combinación *Celtis aculeata* Sw. var. *laevigata* (Kunth) Planch., e incluye en su sinonimia a un taxón brasileño (*Celtis orthacanthos* Planch.), reconociendo por primera vez a *C. aculeata* (= *C. iguanaea*) para Sudamérica. A fines del siglo XIX, Sargent (1895) propuso la combinación *Celtis iguanaea* e incluyó en su sinonimia -entre otros- a los taxones: *C. aculeata* y *Momisia ehrenbergiana*, junto a todas sus combinaciones. Más de una década después, Rose y Standley (1912) consideraron que los géneros *Celtis* y *Momisia* eran independientes y propusieron la combinación *Momisia iguanaea* (Jacq.) Rose & Standl. A pesar de esto último, hasta la actualidad se considera al binomio *C. iguanaea* como nombre aceptado para el taxón.

Ya en pleno siglo XX, se han incorporado numerosos taxones a la sinonimia de *C. iguanaea* tanto en la revisión de las especies sudamericanas del género *Celtis* llevada a cabo por Baehni (1936), como en el estudio taxonómico del subgénero *Mertensia* de Berg y Dahlberg (2001). En ambos casos se considera a la especie en un sentido amplio, con una gran diversidad morfológica y una distribución que abarca casi toda la región Neotropical. Este criterio fue seguido por los autores que estudiaron el género tanto en tratamientos taxonómicos como florísticos, y por este motivo la especie fue reconocida erróneamente para Sudamérica en el último siglo (Baehni, 1936; Standley y Steyermark, 1946; Nevling, 1960; Hunziker y Dottori, 1976; Burger, 1977; Croat, 1978; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Nee, 1984; Romanczuk, 1987; Marchioretto, 1988; Dottori y Hunziker, 1994;

Pérez-Calix y González, 1999; Torres y Luca, 2005; Martins y Pirani, 2009; Novara, 2009; Pederneiras *et al.*, 2011; Ayala, 2015; Machado *et al.*, 2019; Majure *et al.*, 2020).

Recientemente, Zamengo *et al.* (2020a) estudiaron en detalle el material tipo (Anexo II) y observaron individuos identificados como pertenecientes a este taxón, oriundos de su localidad tipo (Curazao); así se encontraron importantes diferencias morfológicas con respecto a aquellos especímenes usualmente determinados como *C. iguanaea* para Sudamérica. Además, consideran que del trabajo de Berg y Dahlberg (2001) surgen ciertas incongruencias geográficas y morfológicas cuando se interpreta a *C. iguanaea*.

Debido a esta extensa y confusa historia nomenclatural y taxonómica tampoco se incluye en esta tesis al taxón *Celtis iguanaea*, nombre ampliamente usado en todo el Neotrópico, ya que según Zamengo *et al.* (2020a) correspondería estrictamente a arbustos típicos de Curazao y otras islas vecinas del Caribe. Es conveniente aclarar aquí que gran parte de estos individuos erróneamente identificados como *C. iguanaea* en el Cono Sur, en realidad se corresponden a *C. spinosa* (Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978) o a *C. spinosissima* (Zamengo *et al.*, 2020a). Por último, para la correcta interpretación de *C. iguanaea* se pueden recomendar las caracterizaciones de Boldingh (1913) y Howard (1988), que estudiaron las poblaciones caribeñas asignadas a *C. iguanaea*.

II.4.11.3 *Celtis pubescens* Spreng.

La historia de este taxón comienza cuando Kunth (1817) describe *Mertensia pubescens* basándose en la colecta de Humboldt y Bonpland 3792 de las regiones amazónicas de Guayaquil, Ecuador (ejemplar Tipo en Anexo II.16). En la diagnosis el autor hace énfasis en que tiene hojas ovado-elípticas, con la base foliar redondeada, subcordada, haz glabro y envés suavemente pubescente. Sprengel (1825) transfirió la especie al género *Celtis* realizando la combinación *Celtis pubescens* y brindando una nueva descripción similar a la de Kunth (1817). En la última revisión de Planchon (1873), el autor reconoce a *C. pubescens* sólo para el norte de Sudamérica (Colombia y Ecuador).

Basándose exclusivamente en ejemplares de herbario, en el siglo XX, Baehni (1936) estableció una serie de sinónimos para *C. pubescens*, dentro de los cuales se destacan *C. brasiliensis* y *C. clauseniana*. Este mismo autor planteaba que algunas características eran variables de acuerdo al ambiente (hábito, márgenes foliares, densidad de tricomas en ambas superficies foliares, etc.). Durante el transcurso de esta tesis se realizaron varios viajes de campaña y se observó que estas características cambian incluso en un mismo individuo; por ejemplo, las poblaciones de Corrientes variaban entre arbustos y árboles escandentes, márgenes foliares con dientes a partir del tercio inferior hasta el ápice de la lámina o a partir de la mitad hasta el ápice, envés piloso hasta velutino. En cambio, se puede postular que estas observaciones nunca pudieron ser realizadas por Baehni a campo,

ya que hasta donde se pudo establecer este autor no realizó colectas en ningún país sudamericano. Sin embargo, la propuesta de Baehni fue aceptada a lo largo de todo el siglo XX, principalmente en Argentina y Brasil.

En la última revisión del género (Berg y Dahlberg, 2001), *C. pubescens* fue ubicada en la sinonimia de *C. iguanaea* y por su parte *C. brasiliensis* fue restablecida incluyendo como sinónimo a *C. clauseniana* (apartados II.4.1 y II.4.3). Una de las principales características de la revisión de Berg y Dahlberg (2001) es que dichos autores se basaron en caracteres morfológicos muy generalizados y variables entre muchos taxones neotropicales, y por este motivo dentro de los taxones aceptados incluyeron muchos sinónimos (*C. brasiliensis*, *C. ehrenbergiana* y *C. iguanaea*).

Debe destacarse que durante este trabajo de tesis se examinaron los ejemplares tipo de *C. pubescens* en P (P00307270 y P00307271). Se pudieron analizar caracteres vegetativos tales como la pilosidad y escabrosidad de las hojas, pero respecto a los reproductivos, de gran importancia taxonómica para delimitar especies (Capítulo 1), no fue posible evaluarlos ya que una exsiccata sólo contaba con un fruto aparentemente inmaduro. Por lo tanto, las características observadas en estos ejemplares tipo no son suficientes para tomar decisiones en cuanto al status de *C. pubescens* y reconocerla o no como una buena especie. Considerando que diferentes autores no reconocieron a *C. pubescens* para el Cono Sur (Kunth, 1817; Miquel, 1853; Planchon, 1848, 1873), en esta tesis se recomienda el estudio de ejemplares nativos del norte de Sudamérica, comparando principalmente las características relacionadas a las flores y a los pirenos. Además, sería importante comparar a nivel filogenético ejemplares de Ecuador y Curazao para analizar posibles afinidades y establecer si *C. pubescens* es o no un sinónimo de *C. iguanaea*.

Por todo lo expuesto anteriormente, tanto en este apartado como en el II.4.1 (para *C. brasiliensis*) y II.4.3 (para *C. clauseniana*), es que no se considera al taxón *C. pubescens* como pertinente para este estudio y se estima que muchos de los individuos identificados como *C. pubescens* en el Cono Sur, en realidad pueden corresponder a alguna de las siguientes especies: *C. brasiliensis* (Pederneiras *et al.*, 2011), *C. clauseniana* o *C. serratissima* (Zamengo *et al.*, 2020a).

II.4.12 Taxones dudosos

Celtis azcurrensis, *Celtis disticha*, *Celtis lanceolata* y *Celtis rigida*

Como se mencionó anteriormente, Domingo Parodi (1878) describió para la flora del Paraguay cuatro taxones del género: *C. azcurrensis*, *C. disticha*, *C. lanceolata* y *C. rigida*. En todos los casos, el autor citó los materiales originales y su procedencia pero no mencionó en qué herbarios fueron depositados. Sin embargo, de acuerdo al estudio de los protólogos de cada uno de estos, es posible que *C. azcurrensis* se corresponda con *C. chichape*, *C. lanceolata* con *C. fluminensis*, *C. disticha* y *C. rigida* con *C. clauseniana*. Actualmente se está estudiando caso por caso en colaboración con colegas brasileños (Zamengo *et al.*, 2022 en prep.).

Celtis flexuosa var. *glabrifolia*

En la descripción de *Celtis flexuosa* var. *glabrifolia* Grisebach (1879) se basó en el ejemplar de G. Mandon 1096, proveniente del Dpto. La Paz (Bolivia). En el protólogo menciona algunas características como el estilo bífido y morfología de las láminas foliares que se corresponderían con *C. chichape* o con *C. spinosa*. Al estudiar los sintipos (K000370703!, K000370704!, P06884712!, P06782155! y US03414873!) no se pudo esclarecer con certeza a qué entidad se puede atribuir, por lo que se deberá continuar con su investigación.

Celtis tala f. *subtomentosa*

Cuando Kuntze (1878) describió *Celtis tala* f. *subtomentosa* para Orán, Salta (Argentina) se basó en la presencia abundante de tricomas y su coloración de la superficie foliar abaxial, características que se pudieron corroborar en todos sus sintipos (Lorentz y Hieronymus 3: GOET011251!, CORD00006985!, NY00335497! y S-R-8974!). Debido a esto es probable que se trate de *C. pallida* var. *discolor*, aunque se debería visitar el área de la localidad del tipo para coleccionar material y estudiar con mayor profundidad los caracteres reproductivos.

II.5 CONCLUSIONES

A lo largo de la historia taxonómica del género *Celtis*, muchos autores basándose principalmente en caracteres vegetativos, establecieron numerosas sinonimizaciones y plantearon problemáticas dentro del grupo (línea de tiempo, Fig. 30). La circunscripción propuesta para las especies del subgénero *Mertensia* por parte de Berg y Dahlberg (2001) fue cuestionada desde el año 2005 (Torres y Luca, 2005) hasta la actualidad (Henrickson, 2010; Oakley y Prado, 2013; Asmus *et al.*, 2018; Souza, 2019 y Zamengo *et al.*, 2020a).

En el inicio de esta tesis (2016), el sitio del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2019; Zuloaga y Belgrano, 2021) sólo reconocía cuatro especies del género para la región: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. ehrenbergiana*, *C. iguanaea*; y otras cinco como 'desconocidas' cuyo status se discutió en profundidad aquí (Tabla 13). En cambio, al culminar el Capítulo 2 de este trabajo de tesis, se reconocen ahora diez taxones para el Cono Sur: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala* (Tabla 13); destacando que los estudios morfológicos y estadísticos presentados en el Capítulo 1 ayudaron considerablemente en el reconocimiento de dichas especies.

Tabla 13: Taxones de *Celtis* considerados para el Cono Sur previo al estudio y posteriormente en esta tesis.

Previo al estudio	En esta tesis
<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. brasiliensis</i>
	<i>C. clauseniana</i>
	<i>C. fluminensis</i>
	<i>C. serratissima</i>
<i>C. chichape</i>	<i>C. chichape</i>
	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>
<i>C. ehrenbergiana</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>
	<i>C. tala</i>
<i>C. iguanaea</i>	<i>C. spinosa</i>
	<i>C. spinosissima</i>

Además, se propone designar lectotipos en los siguientes taxones: *C. chichape* (apartado II.4.2), *C. clauseniana* (apartado II.4.3), *C. tala* f. *subpilosa* (apartado II.3.6) y *C. tala* f. *obtusata* (apartado II.4.2). A continuación se presenta la Tabla 14, que muestra a modo de síntesis las especies tratadas en este capítulo y el Tipo (ejemplar o material original según corresponda) (Tabla completa en Anexo II.2).

Tabla 14: Taxones de *Celtis* válidamente publicados presentes en el Cono Sur, citados en esta tesis, organizados en orden alfabético.

Nombre científico	Tipo		
	País	Colector	Ejemplar o material original
<i>Celtis azcurrensis</i>	Paraguay	-	-
<i>C. bonplandiana</i>	Argentina	Bonpland 943	P00089351
<i>C. brasiliensis</i> (≡ <i>Mertensia brasiliensis</i>)	Brasil	Gardner 347	K000512924
<i>C. chichape</i> (≡ <i>Momisia chichape</i> , <i>C. tala</i> var. <i>chichape</i> , <i>C. pubescens</i> var. <i>chichape</i>)	Bolivia	Weddell 3610	P00089374
<i>C. clauseniana</i> (≡ <i>Momisia clauseniana</i> , <i>C. brasiliensis</i> f. <i>clauseniana</i>)	Brasil	Claussen 1067	P00089377
<i>C. disticha</i>	Paraguay	-	-
<i>C. ehrenbergiana</i> (≡ <i>Momisia ehrenbergiana</i>)	México	Ehrenberg 1114	B 10 0003604
<i>C. flexuosa</i> var. <i>glabrifolia</i>	Argentina	Lorentz y Hieronymus 483	GOET011252
<i>C. fluminensis</i> (≡ <i>Momisia ferruginea</i> , <i>C. ferruginea</i> (Wedd.) Miq.)	Brasil	Gaudichaud-Beaupré 91	P00089350
<i>C. iguanaea</i> (≡ <i>Rhamnus iguanaea</i> , <i>Mertensia iguanaea</i> , <i>Momisia iguanaea</i> , <i>Ziziphus iguanaea</i>)	Curazao	J. Commelin	t. 73 (1697) in Horti Med. Amstelod. 1: 141,
<i>C. lanceolata</i>	Paraguay	-	-
<i>C. lancifolia</i> (≡ <i>Momisia lancifolia</i>)	Brasil	Gaudichaud-Beaupré 1723	P00089379
<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i> (≡ <i>Momisia pallida</i> , <i>C. tala</i> var. <i>pallida</i> , <i>C. spinosa</i> var. <i>pallida</i>)	EEUU	Wright 1858	NY00259704
<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i> (≡ <i>C. ehrenbergiana</i> var. <i>discolor</i>)	Argentina	Hunziker et al. 22774	CORD00002282
<i>C. pubescens</i> (≡ <i>Mertensia pubescens</i> , <i>Momisia pubescens</i>)	Ecuador	Humboldt y Bonpland 3792	B-W04666-010
<i>C. rigida</i>	Paraguay	-	-
<i>C. sellowiana</i> (≡ <i>C. tala</i> var. <i>sellowiana</i>)	"Brasil australis"	Sellow s.n.	U0008352
<i>C. sericea</i> (≡ <i>Celtis pallida</i> subsp. <i>sericea</i>)	Argentina	Cabrera et al. 27532	SI000584
<i>C. serratissima</i>	Brasil	Anunciação et al. 716	SP347669
<i>C. spinosa</i>	Brasil	Sellow 536	B 10 0247968
<i>C. spinosissima</i> (≡ <i>Momisia spinosissima</i>)	Brasil	Gay Mouret s.n.	P00089383
<i>C. tala</i> f. <i>obtusata</i>	Paraguay	Hassler 7295	G00412639
<i>C. tala</i> f. <i>subpilosa</i>	Argentina	Kuntze s.n.	NY00259705
<i>C. tala</i> f. <i>subtomentosa</i>	Argentina	Lorentz y Hieronymus 3	GOET011251
<i>C. tala</i> var. <i>gilliesiana</i> f. <i>velutina</i>	Bolivia	Herzog 1096	G00412641
<i>C. tala</i> (≡ <i>Momisia tala</i> , <i>C. tala</i> var. <i>gilliesiana</i>)	Argentina	Gillies s.n.	K000512939
<i>C. tala</i> var. <i>gaudichaudiana</i>	Brasil	Gaudichaud-Beaupré 1732	P00089382
<i>Momisia integrifolia</i> (= <i>C. tala</i> var. <i>weddelliana</i> , <i>C. spinosa</i> var. <i>weddelliana</i> , <i>C. weddelliana</i>)	Brasil	Gaudichaud-Beaupré 1734	P00089384

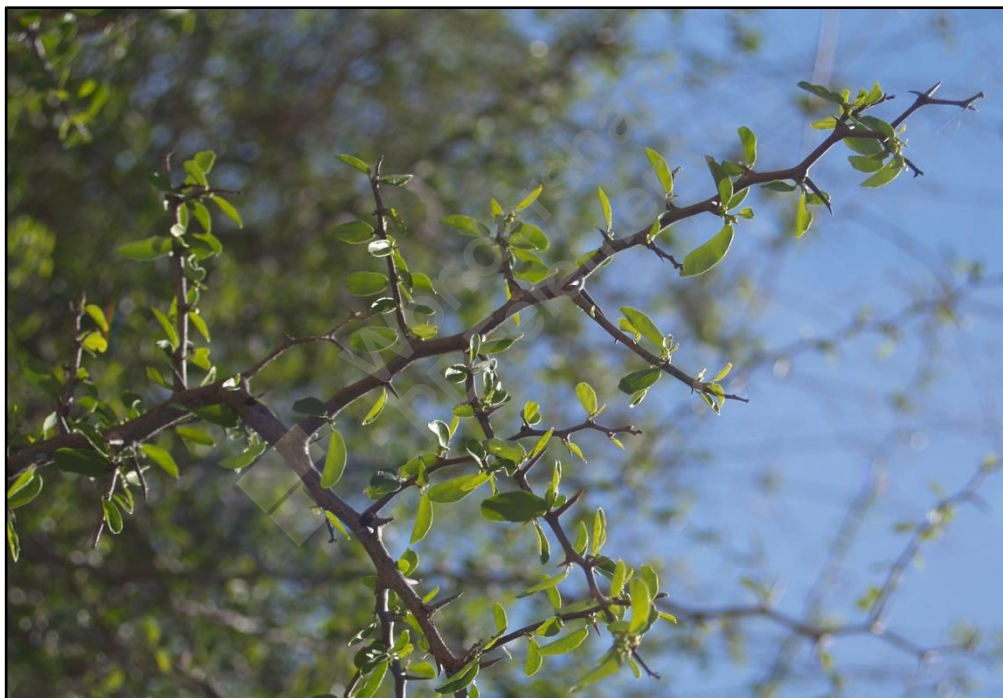
A partir de los recientes estudios en Sudamérica, en esta tesis se acepta la exclusión de *C. iguanaea* para el Cono Sur. Esta propuesta inicialmente puede ser impactante y hasta polémica, ya que este nombre ha sido utilizado ampliamente en muchos trabajos florísticos de esta región. *Celtis iguanaea* es el taxón cuya descripción formal a nivel especie es la más antigua del Neotrópico completo (en 1760, como *Rhamnus iguanaea*), pero también la menos conocida, ya que su supuesta 'identidad' cambió enormemente desde finales del siglo XVII (Commelin, 1697) hasta el inicio del siglo XXI (Berg y Dahlberg, 2001).

Otro taxón que se ha difundido en los últimos 20 años para el Cono Sur y que también se excluye en este trabajo, es *C. ehrenbergiana*. Este nombre comenzó a ser reconocido para esta región después de las numerosas sinonimizaciones propuestas por Berg y Dahlberg (2001), en su gran mayoría realizadas sin explicar las fundamentaciones. Originalmente, *C. ehrenbergiana* es un nombre propuesto para la región árida de México (Querétaro), y de acuerdo con Henrickson (2010) sería sinónimo de *C. iguanaea*.

Finalmente, otro taxón excluido es *C. pubescens*, nombre usualmente utilizado para las especies del género del Cono Sur que presentan escabrosidad en el haz foliar y pilosidad en el envés. El epíteto '*pubescens*' es muy sugestivo por cierto para todos los especímenes que presenten cualquier tipo de pilosidad, lo que probablemente produjo la amplia difusión (lamentablemente errónea) de este nombre en Sudamérica. En esta tesis no se aclara ni analiza exhaustivamente la identidad de este taxón, ya que fue propuesto y descrito para Ecuador. Actualmente, la especie también es considerada un sinónimo de *C. iguanaea* (Berg y Dahlberg, 2001); sin embargo, luego de analizar el material tipo de *C. pubescens* no se acepta esta propuesta.

De este modo, el presente capítulo contribuye a una mayor y mejor comprensión de la taxonomía del género *Celtis* para el Cono Sur, ya que representa un importante aporte al conocimiento taxonómico del grupo. Sin embargo, es importante enfatizar la necesidad de nuevos estudios que aborden los distintos aspectos botánicos (morfológicos, moleculares y nomenclaturales) para la correcta interpretación de la notable diversidad del género *Celtis*.

CAPÍTULO III: **ANÁLISIS FILOGENÉTICO MOLECULAR**



CAPÍTULO III: ANÁLISIS FILOGENÉTICO MOLECULAR

III.1 INTRODUCCIÓN

III.1.1 Antecedentes de estudios moleculares en relación a *Celtis*

En las últimas décadas, los estudios filogenéticos que incluyeron al género *Celtis* resultaron contradictorios, debido a que las relaciones encontradas mediante estudios moleculares fueron diferentes a las que se establecían basándose en los caracteres morfológicos. De este modo, en el transcurso de su estudio morfológico y molecular, desde el siglo XIX al siglo XXI, el género *Celtis* fue incluido por algunos autores dentro de las familias Urticaceae (Dumortier, 1829), Ulmaceae (Liebmann, 1851), Celtidaceae (Ueda *et al.*, 1997) y Cannabaceae (Sytsma *et al.*, 2002); esta última propuesta es aceptada hasta la actualidad por el APG IV (Stevens, 2001; Chase *et al.*, 2016).

Entre los primeros estudios filogenéticos se destacan Chase *et al.* (1993), Gunter *et al.* (1994), Soltis *et al.* (1997) y Qiu *et al.* (1998), quienes señalaron la cercanía de *Celtis* y *Humulus*, junto con *Trema* y *Boehmeria* Jacq. en el mismo clado que *Morus* L. y *Ficus* L., estrechamente relacionado a Rhamnaceae y Rosaceae. Por otro lado, Ueda *et al.* (1997) basándose en el análisis de ADN cloroplástico (*rbcL*), señalaron una fuerte relación molecular entre Ulmaceae y Celtidaceae (*sensu* Endlicher 1841) como grupos hermanos, pero Celtidaceae resultó ser parafilético, incluyendo linajes de Urticaceae, Moraceae y Cannabaceae entre los terminales.

Un año después, Wiegrefe *et al.* (1998) realizaron un análisis de mapeo de sitios de restricción de ADN de plástidos, que indicó que Ulmaceae definitivamente formaba un grupo hermano del resto de los taxones familiares estudiados, separándose así de Urticaceae, Moraceae y Celtidaceae (que incluye a representantes de Cannabaceae). En el mismo sentido, Soltis *et al.* (2000) también proporcionaron un fuerte apoyo para la separación de Ulmaceae y Celtidaceae. Al año siguiente, Song *et al.* (2001), utilizando el marcador *matK* ubicaron a Cannabaceae dentro de Celtidaceae. Posteriormente, Sytsma *et al.* (2002) a través del análisis de las regiones *rbcL*, *trnL-trnF* y *ndhF* ratificaron con un árbol filogenético robusto que Ulmaceae y Celtidaceae son familias separadas y que Cannabaceae y Celtidaceae deberían fusionarse, de acuerdo con Wiegrefe *et al.* (1998) y Song *et al.* (2001). A consecuencia de la fusión de Cannabaceae y Celtidaceae, el nombre que le corresponde a la familia es Cannabaceae (Martinov, 1820), en función del artículo 11.1 del ICBN (Turland *et al.*, 2018). Sin embargo, todos los estudios hasta ese momento no contaban con un muestreo taxonómico suficientemente amplio con respecto a Celtidaceae (los géneros estaban representados por una o dos especies, únicamente). Pocos años después, Yesson *et al.* (2004), a pesar de que lograron un muestreo casi completo del género *Trema*, no pudieron resolver las relaciones entre *Trema* y su pariente más cercano *Parasponia*. Por lo

tanto, todavía no quedaba claro si los géneros dentro de Celtidaceae formaban un grupo monofilético. Luego, Sattarian (2006) realizó un estudio más extenso para el género *Celtis*, abordando la sistemática, filogenia y evolución del grupo, centrándose en especies del continente africano. En ese estudio y mediante el análisis de las regiones *rbcL* y *trnL-trnF*, afirma que la mayoría de los géneros 'Celtidoid' son monofiléticos pero que las relaciones en *Trema*, *Parasponia* y *Celtis* aún no podían resolverse.

Finalmente, los estudios filogenéticos más recientes corroboran la ubicación del género *Celtis* dentro de la familia Cannabaceae (Yang *et al.*, 2013 y Zhang *et al.*, 2018), teniendo como familias hermanas a Moraceae y Urticaceae. Así, Cannabaceae se amplió significativamente con la inclusión de ocho géneros: *Aphananthe*, *Celtis*, *Chaetachme*, *Gironniera*, *Lozanella*, *Parasponia*, *Pteroceltis* y *Trema*. Estos autores presentan filogenias robustas donde *Celtis* definitivamente forma un grupo monofilético, pero es de recalcar que carecen de un muestreo profundo, particularmente de las especies neotropicales; por ejemplo, Yang *et al.* (2013) sólo incluyen tres accesiones de dos especies de *Celtis* supuestamente de la región neotropical (*C. ehrenbergiana* y *C. iguanaea*) a partir de materiales cultivados en los Jardines Botánicos de Europa. Conviene destacar en este punto que Judd *et al.* (2009) señalan, como principal diferencia entre las familias Ulmaceae y Cannabaceae, el tipo de fruto sámara o nuez en Ulmaceae y drupa o aquenio en Cannabaceae. Sin embargo, al incluir *Pteroceltis* en Cannabaceae, Yang *et al.* (2013) cuestionan esta apomorfia.

Recientemente, Jin *et al.* (2020) publicaron un artículo en el que la familia Cannabaceae y la mayoría de los géneros fueron fuertemente respaldados como monofiléticos, excepto el hecho de que *Parasponia* se incluyó dentro de *Trema*. Las especies de *Celtis* se resolvieron en dos clados robustos que corresponden principalmente a regiones templadas y tropicales. Sin embargo, es de resaltar que el número de ejemplares correspondientes a Sudamérica es nuevamente muy bajo y de dudosa identificación. El mismo año, Zamengo *et al.* (2020a) presentan una filogenia más completa del género *Celtis*, incluyendo ejemplares neotropicales pero fundamentalmente de especies que llegan hasta el sur de Brasil, dejando todavía afuera algunos taxones específicamente del Cono Sur (v.g. *Celtis pallida* var. *discolor*).

III.1.2 Marcadores moleculares utilizados en esta tesis

Los marcadores moleculares propuestos para el análisis fueron: las regiones cloroplásticas *ndhF*, *rps16* y *trnL-F* y el espaciador interno nuclear ITS (*internal transcribed spacers*). Éstos fueron seleccionados en base a las ventajas que presentan para el estudio de la filogenia y teniendo en cuenta trabajos similares en familias y géneros cercanos a

Celtis (Sytsma *et al.*, 2002; Yesson *et al.*, 2004; De Castro y Maugeri, 2006; Sattarian, 2006; Yang *et al.*, 2013).

Durante el transcurso de este trabajo de tesis, se publicaron contribuciones más actualizadas sobre marcadores moleculares útiles en *Celtis*. Una de éstas fue el trabajo de Zhang *et al.* (2018), por lo que también se utilizaron los marcadores *rpl14-rpl36* y *matK* para resolver relaciones interespecíficas o intraespecíficas. Además, siguiendo a Souza (2019), se analizaron dos regiones nucleares: *FA16180b*, que es un marcador 'EPIC' (*exon primed intrón crossing*) diseñado específicamente para *Ficus* por parte de Yao *et al.* (2013), y la región 26S que es un ITS modificado, diseñado específicamente para Moraceae por Zerega *et al.* (2005). También surgió la posibilidad de emplear una región del ADN plastídico: *psbA-trnH* que es un espaciador intergénico del ADN cloroplástico, que según Aldrich *et al.* (1988) se trata de una región evolutivamente plástica y por eso se emplea para evaluar relaciones interespecíficas (Sang *et al.*, 1997).

Utilizando las regiones de ADN expuestas, en un análisis combinado, se podrá tener una idea más completa y certera del patrón filogenético del género *Celtis* en el Cono Sur.



III.2 MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 Material vegetal y extracción de ADN

Para el análisis molecular se priorizó el uso de muestras propias, debido a que ese material fue específicamente colectado, tratado, conservado y secado inmediatamente en sílica-gel para este fin. Se seleccionaron individuos en base a los agrupamientos morfológicos (UPGMA, Fig. 8) y a su área biogeográfica de distribución, tratando de abarcar la mayor representatividad posible. Asimismo, se incluyeron en este análisis aquellos especímenes que representativos de la variabilidad morfológica observada a campo. Por ejemplo, en el caso de *C. pallida* var. *discolor*, se incluyeron individuos que abarcaron todo el rango observado a campo del gradiente de pilosidad (desde piloso a velutino).

Un total de 43 especímenes de colecta propia fueron utilizados en esta fase del estudio, los cuales se encuentran listados en la Tabla 15 (el código de cada ejemplar se corresponde con el que figura en el Anexo I.4). Para esta etapa del análisis y la mostración de sus resultados, se mantuvo la nomenclatura taxonómica asignada en la pre-identificación, con la cual se identificaron los individuos en el momento de la colecta a campo. Además se extrajo ADN de hojas de ejemplares de herbario, material formalmente cedido y autorizado por el herbario correspondiente. La totalidad de especímenes utilizados para los análisis de este capítulo, incluidos los ejemplares de herbarios y aquellos tomados de Genbank, se encuentran listados en el Anexo III.1.

Tabla 15: Lista de taxones y accesiones originalmente empleados en el análisis molecular (amplificación y secuenciación).

Taxon (pre-identificación)	Código del ejemplar	Procedencia
<i>Celtis tala</i>	3CtCba, 5CtCba, 14CtSEst, 30CtErs, 32CtSEst, 34CtSLu, 35CtBA, 50CtSFe, 54CtSLu	Córdoba, Santiago del Estero, Entre Ríos, San Luis, Buenos Aires, Santa Fe
<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	26CppCha, 43CppSEst, 46CppSFe, 61CppSFe, 63CppSFe	Chaco, Santiago del Estero, Santa Fe
<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	16CpdSEst, 37CpdCat, 41CpdSal	Santiago del Estero, Catamarca, Salta
<i>C. pallida</i> “intermedio” entre <i>discolor</i> y <i>pallida</i>	22CpiSal, 39CpiTuc	Salta, Tucumán
<i>Celtis chichape</i>	2CchCat, 13CchCha, 24CchPY, 21CchCtes, 9CchSFe	Catamarca, Chaco, Paraguay, Corrientes, Santa Fe
<i>C. pubescens</i> /<i>C. brasiliensis</i>	2CpuCat, 5CpuTuc, 8CpuJuj, 18CpuCtes, 9CpuJuj, 24CpuPY	Catamarca, Tucumán, Jujuy, Corrientes, Paraguay
<i>C. iguanaea</i>	1CigCat, 2CigTuc, 3CigSal, 5CigJuj, 6CigMis, 10CigTuc	Catamarca, Tucumán, Salta, Jujuy, Misiones
<i>C. sp.</i>	2CspCat, 3CspTuc, 4CspTuc	Catamarca, Tucumán
<i>C. sp. 1</i>	1CspCba	Córdoba,
<i>C. sp. 2</i>	5CspMis	Misiones
<i>C. sp. 3</i> / <i>C. serratissima</i>	7CspPY, 8CspPY	Paraguay

Para la extracción de ADN se empleó en un principio el método descrito por Moggi et al. (2016), que está basado en Permingeat et al. (1998) modificado por Kahan (2007). Posteriormente, se realizaron extracciones de ADN utilizando DNeasy Plant Mini Kit (QUIAGEN Inc. Valencia, CA). La integridad del ADN extraído se verificó mediante electroforesis en gel de agarosa al 0,8-1% (P/V) en buffer Tris- Acetato- EDTA (TAE) (40 mM Tris acetato; 1 mM EDTA) en presencia de bromuro de etidio (Promega) o Syber Safe (Invitrogen) (Anexo IV.4). La electroforesis se realizó a una intensidad constante a 60 mA por aproximadamente 2.30 hs. Como marcador de tamaño molecular se utilizó ADN de fago λ (0,5 $\mu\text{g}/\mu\text{l}$) digerido con las enzimas de restricción EcoRI/HindIII (Promega) o el marcador comercial CienMarker (Biodynamics). Los geles fueron visualizados en un transiluminador UVP (PhotoDoc-It™ Imaging System) y fotografiados con el sistema Gel Doc™ XR+ System. La concentración de ADN (ng/ μl) se estimó por comparación visual de la intensidad de la señal fluorescente de las bandas producidas por las muestras de DNA con el marcador estándar de ADN de concentración conocida (fago λ). Se realizaron medidas espectrofotométricas a 260/280 nm para cuantificar el rendimiento del ADN. Para esto se realizaron diluciones 1/50 con agua destilada esterilizada y se utilizó un espectrofotómetro J 810 (JASCO), con cubetas de cuarzo de 1 cm de paso óptico. Se realizaron asimismo

mediciones a 250/350 nm para determinar la posible contaminación con solventes orgánicos utilizados en la extracción.

III.2.2 Amplificación y secuenciación

A partir del ADN obtenido se amplificaron tanto las regiones cloroplásticas como nucleares por medio del método de reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Con respecto a los marcadores cloroplásticos, para amplificar el gen *trnL-F*, se emplearon los cebadores c y f de Taberlet *et al.* (1991). La región *rps16* fue amplificada empleando los cebadores *rps16F* y *rps19R2* de Oxelman *et al.* (1997). Para la región *rpl14-36* se emplearon los cebadores de Shaw *et al.* (2007). Para amplificar las regiones *psbA-trnH* de Tian *et al.* (2009) y *matK* de Wu *et al.* (2013) se utilizaron los primers detallados en Souza (2019). En cuanto a los marcadores nucleares, para amplificar la región *FA16180b*, se utilizaron los cebadores diseñados específicamente para *Ficus* de Yao *et al.* (2013) y descritos por Souza (2019). Por último, para amplificar el fragmento ITS en un principio se emplearon los iniciadores de PCR ITS5-ITS4 diseñados por White *et al.* (1990), y luego los cebadores de la región 26S modificados por Zerega *et al.* (2005) para Moraceae y utilizado luego por Souza (2019) (Tabla 16).

Tabla 16: Regiones nucleotídicas utilizadas, cebadores, secuencias y sus respectivas referencias bibliográficas. F: Forward, R: Reverse.

Regiones	Cebadores	Secuencia de nucleótidos 5´-3´	Referencias
Cloroplásticas			
trnL-F	TrnLF-c ^F	CGAAATCGGTAGACGCTACG	Taberlet <i>et al.</i> 1991
	TrnL-F-f ^R	ATTTGAACTGGTGACACGAG	
rps16	rps16F ^F	GTGGTAGAAAGCAACGTGCGACTT	Oxelman <i>et al.</i> 1997
	rps19R2 ^R	TCGGGATCGAACATCAATTGCAAC	
rpl14-36	rpl14 ^F	AAGGAAATCCAAAAGGAACTCG	Shaw <i>et al.</i> 2007
	rpl36 ^R	GGRTTGGAAACAAATTACTATAATTTCG	
matK	matK 3 ^F	CGTACAGTACTTTTGTGTTTACGAG	Wu <i>et al.</i> 2013
	matK 1 ^R	AATATCCAAATACCAAATCC	
psbA-trnH	psbA ^F	GTTATGCATGAACGTAATGCTC	Tian <i>et al.</i> 2009
	trnH ^R	CGCGCATGGTGGATTCAACAATC	
Nucleares			
ITS	ITS5 ^F	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG	White <i>et al.</i> 1990
	ITS4 ^R	TCCTCCGCTTATTGATATGC	
26S	26S ^F	GGAGGAAAAGAACTWAC	Zerega <i>et al.</i> 2005
	26S ^R	AATGGCCCCACTTGGAGCTC	
FA16180b	FA16180b ^F	CGGACTTATGGAACCAGAGTAATTC	Yao <i>et al.</i> 2013
	FA16180b ^R	GATGCTCCAGTACAATGACAACAT	

Las amplificaciones de PCR, se realizaron teniendo como base los protocolos de Moggi *et al.* (2016) (*trnL-F*, *rps16* e ITS), Zhang *et al.* (2018) (*rpl14-rpl36* y *matK*) y White *et al.*

al. (1990) modificado por Souza (2019) (*psbA-trnH*, *FA16180b* y *26S*), en un volumen final (Vf) de 50 µl conteniendo los reactivos con su concentración final (Cf) listados en la Tabla 17. Para los marcadores *rpl14-36*, *matK* y *psbA-trnH* no se detallan las condiciones de la PCR, porque no fue posible optimizar la amplificación y en consecuencia no arrojaron resultados confiables para este estudio. Previamente, las muestras de ADN se diluyeron a razón de 1/10 con la finalidad de reducir la concentración de inhibidores (Savolainen *et al.*, 1995).



Tabla 17: Lista de los componentes de la mezcla para PCR Vf= 50µl para amplificar las regiones para este estudio.

Reactivos	Cf Regiones Cloroplásticas	Cf Regiones Nucleares
Agua destilada estéril		
buffer 5 x (Promega)	1 x	1 x
DMSO 1 M (Sigma-Aldrich)	-	10%
BSA 400 ng/µl (Promega)	-	1/1000
Cl ₂ Mg (Promega)	1,5 mM	1,5 mM
primer F (c)	0,2 µM	0,5 µM
primer R (f)	0,2 µM	0,5 µM
dNTP's 1mM	200 µM	200 µM
Taq pol 5u/ µl (Promega)	1 U	1,5 U
ADN molde diluido 1/10	25 ng	25 ng

Las amplificaciones se realizaron en un termociclador T100 Thermal Cycler (Biorad). Para el fragmento *trnL-F*, en un principio se utilizó el ciclado térmico modificado de Sattarian (2006), que consistió en un paso inicial de 2 min a 97°C, seguido de 35 ciclos de 1 min a 94°C (desnaturalización), 1 min a 53°C (alineamiento) y 2 min a 72°C (elongación). Por último se incluyó un paso de 7 min de elongación final a 72°C. Posteriormente, se optimizó el ciclado para *rps16* basado en Yang *et al.* (2013): inicio de 5 min a 95°C, luego 32 ciclos de 94°C por 30 s, 50°C por 40 s y 72°C por 1 min, y elongación final de 10 min a 72°C. Para el segmento *rp14-36* se siguieron los parámetros de ciclado de Wu *et al.* (2013): inicio de 1 min a 94°C, luego 30 ciclos de 94°C por 50 s, 52°C por 1 min y 72° por 1,2 min, y elongación final de 10 min a 72°C. Para *psbA-trnH*: 7 min a 95°C, 30 ciclos de 45 s a 95°C, 1,1 min a 55°C y 1,1 min a 72°C, con una extensión final de 5 min a 72°C, según Souza (2019), y para *matK* se adaptó de Wu *et al.* (2013) (resumen de pasos en Tabla 18).

En el caso de los genes nucleares, los parámetros de ciclado fueron: inicio de 2 min a 94°C, seguido de 30 ciclos de 30 s a 95°C, 1 min a 50°C para alineamiento y 1 min a 72°C, y finalmente 7 min a 72°C, en el caso de 26S (Souza, 2019); y 50 s a 97°C de inicio, 35 ciclos de 50s a 97°C, alineamiento por 50s a 53°C, y 1,5 min a 72°C, y por último 7 min a 72°C para ITS (Mogni *et al.* 2016). Para *FA16180b* se siguieron los parámetros detallados en Souza (2019): 5 min a 94°C, 35 ciclos de 50 s a 94°C, 50 s a 55°C y 1 min a 72°C, con una extensión final de 10 min a 72°C.

Tabla 18: Resumen pasos ciclados para cada marcador molecular

Etapas PCR	<i>trnL-F</i>	<i>rps16</i>	<i>rpl14-36</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>matK</i>	<i>26S</i>	<i>ITS</i>	<i>FA16180b</i>
1. Inicio	2min- 97°C	5min- 95 °C	1min- 94°C	7min- 95°C	1min- 94°C	2min- 94 °C	50s-97°C	5min- 94°C
2. Desnaturalización	1min- 94°C	30s- 94 °C	50s- 94°C	45s- 95°C	50s- 94°C	30s- 95 °C	50s- 97°C	50s- 94°C
3. Alineamiento	1min- 53°C	40s- 50°C	1min- 52°C	1,1min- 55°C	40s- 52°C	1min- 50°C	50s- 53°C	50s- 55°C
4. Extensión	2min- 72°C	1min- 72°C	1,2min- 72°C	1,1min- 72°C	1,2min- 72°C	1min- 72°C	1,5min- 72°C	1min- 72°C
5. Elongación	7min- 72°C	10min- 72°C	10min- 72°C	5min- 72°C	10min- 72°C	7min- 72°C	7min- 72°C	10min- 72°C
	[pasos 2,3,4] × 35	[pasos 2–3–4] × 32	[pasos 2–3–4] × 30	[pasos 2–3–4] × 30	[pasos 2–3–4] × 30	[pasos 2–3–4] × 30	[pasos 2–3–4] × 35	[pasos 2–3–4] × 35

En algunos casos, donde se comprobó la existencia de múltiples productos de PCR, como ocurrió para ITS, 26S, *psbA-trnH* y *rpl14-rpl36*, se realizaron numerosas pruebas para poner a punto la reacción de amplificación. Dentro de los intentos de optimización, se ajustaron la temperatura de hibridación, la concentración de cloruro de magnesio (Cl_2Mg) y de los cebadores. En relación a la temperatura de hibridación, se realizó un análisis de gradiente térmico en un rango de 52-58°C en la temperatura de hibridación de los cebadores -Tm-. Con respecto a la concentración de Cl_2Mg se probaron: 1,5mM, 2mM, 2,5mM y 3mM. Por último, se probaron distintas cantidades de cebadores: 0,1 μl , 0,2 μl , 0,3 μl , 0,5 μl y 1 μl .

Los productos de la amplificación se resolvieron por electroforesis en geles de agarosa al 1,5% teñido con bromuro de etidio (Promega) o Syber Safe (Invitrogen), utilizando como referencia de marcador de peso molecular al fago λ EcoRI/HindII. La purificación y la secuenciación de los amplicones se realizaron a través de la contratación del servicio proporcionado por MacroGen Inc. (Seúl, Corea del Sur; <http://dna.macrogen.com/eng/>). Cada fragmento fue secuenciado tanto en sentido *forward* (5'-3') como *reverse* (3'-5'), empleando los mismos primers utilizados para la amplificación. La identidad de los fragmentos secuenciados fue corroborada por comparación con secuencias disponibles en GenBank (NCBI-National Center for Biotechnology Information) mediante el servicio 'Standard Nucleotide BLAST' de la plataforma. Luego, las secuencias complementarias para cada accesión fueron ensambladas, comparadas y editadas en base a los electroferogramas, de modo de obtener una secuencia consenso a partir de los fragmentos *forward* y *reverse* para cada muestra usando los programas BioEdit v.7.2.6 (Hall, 1999), Geneious® 11.1.5 (Kearse *et al.*, 2012) y Sequencher v.1.4.1 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI USA).

III.2.3 Análisis filogenéticos

Para los análisis filogenéticos, se consideraron tanto secuencias propias como obtenidas de Genbank (Anexo III). Para la alineación de secuencias múltiples se utilizó el programa Mega v.6.06 (Tamura *et al.*, 2013) en algunos casos y para la mayoría se usó ClustalW 2.0 (Larkin *et al.*, 2007). Para la reconstrucción filogenética se llevaron a cabo diferentes análisis cladísticos: Máxima Parsimonia (MP) con datos moleculares y MP con datos moleculares y morfológicos combinados; Inferencia Bayesiana (IB) y Máxima Verosimilitud (ML, del inglés, *Maximum Likelihood*) con datos moleculares.

El primero se basó en el criterio de MP mediante el programa TNT (Tree analysis using New Technology; Goloboff y Catalano, 2016). Se consideraron todos los sitios del alineamiento como informativos (incluyendo *gaps*); se utilizó el algoritmo Tree-Bisection-Reconnection (TBR; Nei y Kumar, 2000) para la búsqueda de árboles sobre 10.000 árboles iniciales generados heurísticamente y con 100 árboles retenidos en cada paso. El soporte

estadístico de las ramas se calculó mediante análisis de bootstrap (Felsenstein, 1985), sobre 10.000 réplicas. Se calculó un árbol consenso, teniendo en cuenta los árboles más parsimoniosos obtenidos. Se calcularon los parámetros estadísticos globales: índice de consistencia (CI) e índice de retención (RI) (Farris, 1989). Estos valores permiten estimar la fiabilidad de los resultados de la búsqueda e indican el grado de ajuste entre caracteres y árboles. El CI se calcula como el cociente entre el número de pasos mínimo de los caracteres y el número de pasos de los caracteres observados en el cladograma resultante, midiendo indirectamente el grado de homoplasia reflejado en los árboles. Se espera encontrar valores de CI cercanos a 1, ya que indican bajo grado de homoplasia. El RI se calcula relacionando la diferencia entre el número real y máximo de sustituciones de los sitios con la diferencia del número real y mínimo de sustituciones para cada árbol. Indica cuán apoyado está el dendrograma en apomorfías (carácter nuevo, o derivado) y un valor de 1 indica un ajuste perfecto.

En un segundo análisis, los datos moleculares se combinaron con datos morfológicos para realizar análisis de MP en TNT. Para ello, se construyeron matrices en formato .tnt con las secuencias de cada región nucleotídica y los caracteres morfológicos de mayor importancia taxonómica (hábito de crecimiento, tipo de espinas, tipo de márgenes foliares, tipo de pilosidad de la nervadura en el envés foliar, tipo de estilo y ornamentación del pireno). Se siguió el criterio de ponderaciones implícitas (Goloboff, 1993), el cual asigna mayor importancia a aquellos caracteres que son más propensos a ser homólogos. Los caracteres hábito de crecimiento, tipo de espinas, tipo de estilos, ornamentación del pireno, pilosidad de la nervadura y tipo de margen de la hoja fueron codificados como de mayor peso. El resto de los caracteres (secuencias, y los demás caracteres morfológicos) fueron ponderados automáticamente por el software. Una vez establecidos todos los caracteres, se realizó una búsqueda heurística tradicional de los árboles más parsimoniosos. El algoritmo utilizado para la búsqueda de árboles fue el de Tree-Bisection-Reconnection (TBR) con 10.000 réplicas y con 100 árboles retenidos en cada paso. De este modo, en cada réplica, a partir de un árbol inicial diferente se realiza la búsqueda de los árboles más parsimoniosos. Posteriormente, a partir de todos los árboles más parsimoniosos encontrados se generó un árbol consenso. Luego, se calcularon los valores de apoyo de las ramas mediante un remuestreo, siguiendo como parámetro al test de bootstrap estándar, con 10.000 réplicas.

En un tercer análisis, las secuencias de los marcadores *psbA-trnH*, 26S y *FA16180b* se concatenaron para realizar análisis de IB y ML. Se realizaron análisis filogenéticos preliminares con cada marcador molecular (*psbA-trnH*, 26S y *FA16180b*) a fin de observar la formación de clados filogenéticos robustos y congruentes. Se realizó la prueba de diferencia de longitud de incongruencia (ILD) de los resultados de *psbA-trnH*, 26S y *FA16180b* para evaluar la congruencia de los datos (Farris *et al.*, 1995; Barker y Lutzoni, 2002) mediante PAUP v.4.a168 con parámetros predeterminados (Swofford, 2002). Luego se realizó una

matriz combinada y se analizó usando ML e IB. El primero se llevó a cabo con PAUP v.4.a168 (Swofford, 2021) mientras que IB se realizó en MrBayes v.3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003) utilizando *Aphananthe sakalava* Leroy como grupo externo. El modelo de evolución de secuencia más adecuado para cada matriz se seleccionó utilizando el criterio de información de Akaike en jModelTest2 (Akaike, 1974; Posada y Buckley, 2004; Darriba *et al.* 2012).

El soporte de los clados para las filogenias ML se evaluó con el análisis de bootstrap (bootstrap de máxima verosimilitud [LB]) utilizando 10.000 pseudoréplicas con 100 réplicas de secuencias adicionales aleatorias a través del algoritmo TBR en PAUP v.4.a168 (Felsenstein, 1985; Swofford, 2021).

Los análisis bayesianos se llevaron a cabo con cuatro simulaciones simultáneas de la cadena de Markov de Monte Carlo (cada una con 10 millones de generaciones) y muestreadas cada 1.000 generaciones hasta alcanzar un total de 50 millones de generaciones donde la varianza se estabilizó por debajo de 0,01. En Tracer v1.6.0 se evaluaron la convergencia, el tamaño efectivo de la muestra (ESS) y la elección del "burn-in" apropiado (Rambaut *et al.*, 2013). Todos los valores de ESS estaban por encima de 200 después del burn-in (25%). Finalmente, se calculó la probabilidad posterior Bayesiana [LB] con los árboles remanentes. Se clasificó el soporte de la ramificación de la siguiente manera: alto (LB / PP $\geq$ 95% / 0,95), moderado (LB / PP 90–80 % / 0,9–0,8) o bajo (LB / PP < 80 % / 0,80), siguiendo a Erixon *et al.* (2003) y Zamengo *et al.* (2020a).

Los números de caracteres, su variabilidad y el modelo evolutivo seleccionado se resumen en el Anexo III.2.

III.3 RESULTADOS

III.3.1 Extracción de ADN

En general la extracción de ADN fue exitosa. La mejor calidad y cantidad de ADN se obtuvo usando el kit 'DNAeasy Plant Mini Kit' (Fig. Anexo III.3), fundamentalmente de las muestras de colecta propia. Se observaron bandas de ADN de alto peso molecular (PM) con concentraciones hasta 280 ng/µl y calidad de hasta 1,81 (ABS 260/280, relación de absorbancia entre 260 nm y 280 nm de longitud de onda, valor que entre 1,8-2,0 indican ADN de pureza óptima). Aunque en algunos casos se observó cierto grado de degradación, particularmente cuando se utilizó material de herbario.

III.3.2 Amplificación y secuenciación

Con respecto a los productos obtenidos de la amplificación de las regiones cloroplásticas, se visualizó un tamaño de los fragmentos de aproximadamente 600 pares de bases (pb) para *trnL-F* y 900 pb para *rps16* (Fig. 31).

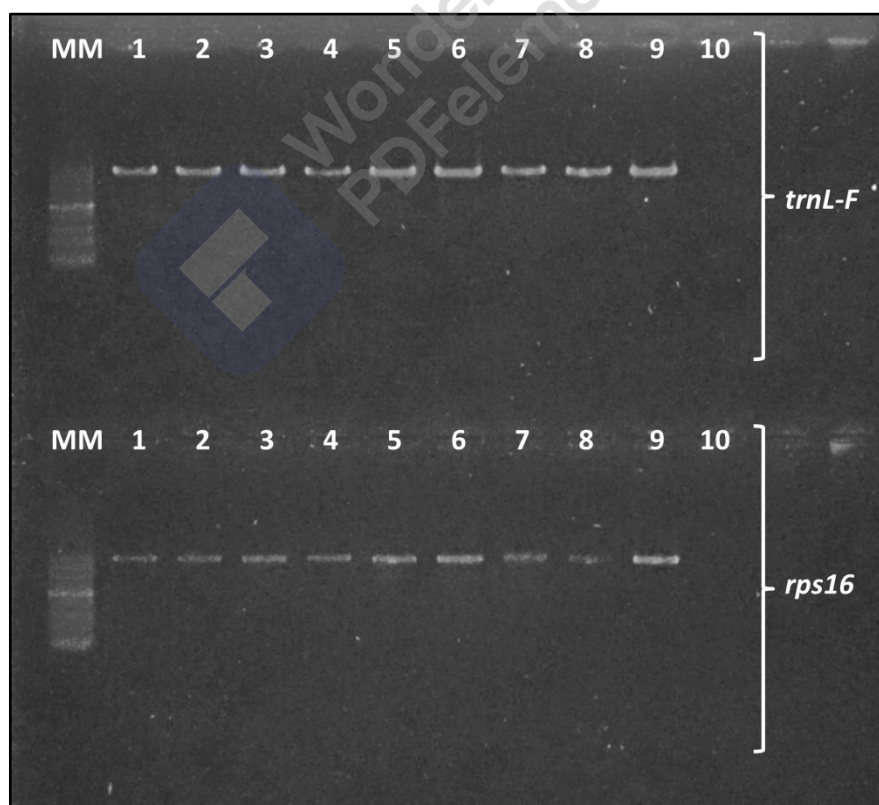


Fig. 31: Electroforesis en gel de agarosa al 1,5% teñido con Bromuro de etidio y visualizado con luz UV, mostrando el resultado de una tanda de amplificación de *trnL-F* y *rps16*. Calle 1: Marcador molecular; calle 10: blanco; calles restantes: distintas muestras de especies de *Celtis*.

En los casos en donde se comprobó la existencia de múltiples productos de PCR (ITS, 26S, *psbA-trnH* y *rpl14-rpl36*) se realizaron numerosas pruebas para poner a punto la PCR (Fig. 32). Para *psbA-trnH* se ajustó la cantidad de Taq polimerasa, encontrando mejores resultados al disminuir la concentración desde 1 U a 0,4 U. Para ITS se hizo la prueba agregando BMSO y BSA, logrando disminuir los productos de PCR por debajo de la región deseada pero disminuyendo la calidad. Para *rpl14-36* se realizaron más intentos de optimización, primero con respecto a la concentración de Cl_2Mg se probaron: 1,5mM, 2mM, 2,5mM y 3mM. Luego, se realizaron intentos en relación a la temperatura de hibridación de los cebadores -Tm-, probando un gradiente térmico en un rango de 52-68°C.

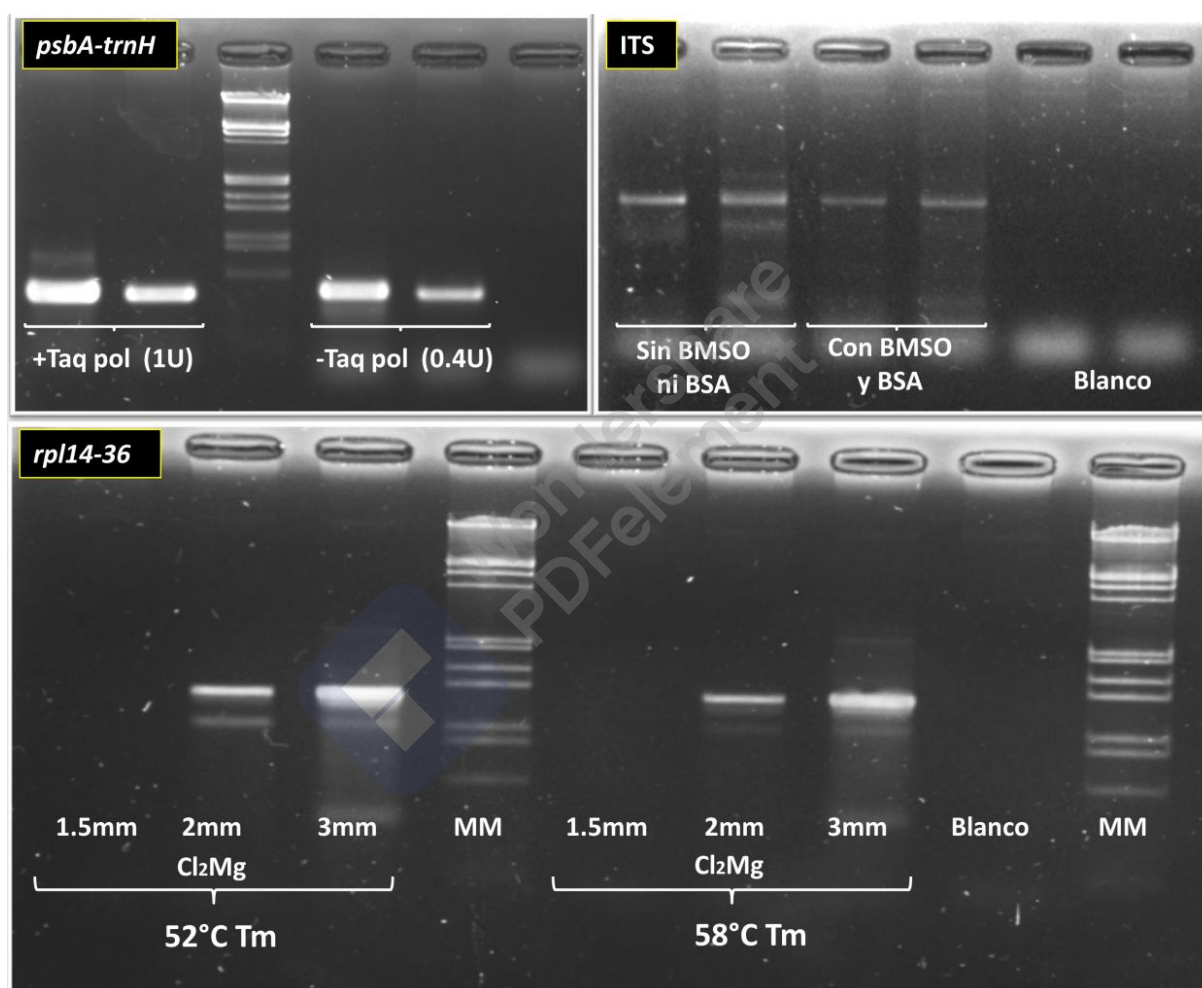


Fig. 32: Electroforesis en gel de agarosa al 1,5% teñido con Bromuro de Etidio y visualizado con luz UV, mostrando el resultado de una tanda de amplificación de *psbA-trnH*, ITS y *rpl14-36* bajo distintas condiciones de Taq pol (en U), Cl_2Mg (en mm) y Tm (en °C). MM: Marcador Molecular.

Como resultado de estos análisis se obtuvieron resultados óptimos para las regiones cloroplásticas *trnL-F* y *rps16*, como se muestra en la Fig. 31 y la nuclear *FA16180b* (Fig. 33). Con respecto a la región *psbA-trnH*, en el gel se puede visualizar la presencia del fragmento amplificado, pero no fue posible obtener secuencias de calidad. No se obtuvieron amplificaciones exitosas de los fragmentos ITS y *rpl14-36*.

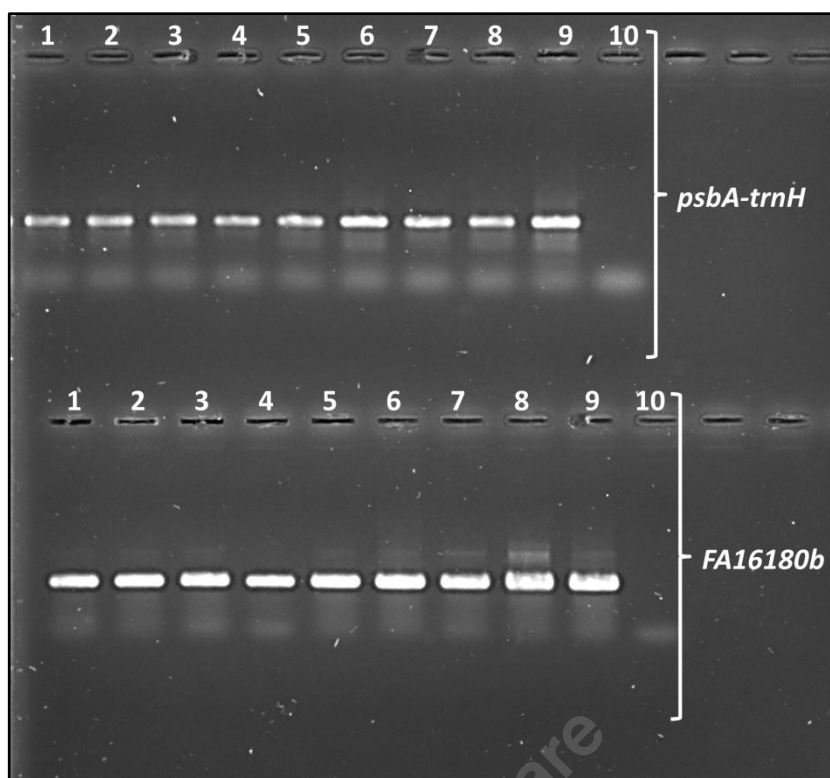


Fig. 33: Electroforesis en gel de agarosa al 1,5% teñido con Bromuro de etidio y visualizado con luz UV, mostrando el resultado de una tanda de amplificación de *psbA-trnH* y *FA16180b*. Calle 1: Marcador molecular; calle 10: blanco; calles restantes: distintas muestras de especies de *Celtis*.

III.3.3 Análisis filogenéticos

En un principio se realizaron análisis de MP con las regiones amplificadas y secuenciadas exitosamente: las regiones cloroplásticas *rps16* y *trnL-F* y la nuclear *FA16180b*. El dendrograma resultante con *rps16* (Fig. 34) quedó definido con un total de 853 sitios, un índice de consistencia o grado de homoplasia $CI = 0,93$ y un índice de retención o nivel de apomorfía $RI = 0,96$. El género *Celtis* se ubicó en un grupo bien definido y monofilético, soportado por un 100 % de valor de bootstrap, aunque se puede observar una politomía formada por las especies del género en estudio. Así mismo, dentro de los grupos externos, los otros géneros de Cannabaceae se diferencian entre ellos por valores estadísticos altos. Por otro lado, el árbol filogenético obtenido con el marcador *trnL-F* mostró prácticamente la misma topología, y en consecuencia no se presenta aquí (Anexo III.4), presentando valores de índices de $CI = 0,97$ y $RI = 0,98$.

Con respecto al árbol realizado a partir de los datos moleculares del marcador *FA16180b*, mediante el método de MP se obtuvieron 10 árboles más parsimoniosos, de los cuales se obtuvo un árbol consenso (Fig. 35). Se calculó el índice de consistencia $CI = 0,91$ y el índice de retención $RI = 0,75$. En este agrupamiento el género *Celtis* resultó, como en el caso anterior, monofilético con un valor de soporte estadístico del 100%. Además, los géneros pertenecientes al grupo externo se separaron claramente entre sí. Dentro del género *Celtis*, si bien soportados por valores de bootstrap bajos, se distinguen los

especímenes previamente identificados como *C. chichape* (55% de bootstrap) y *C. brasiliensis/pubescens* (52% de bootstrap). Luego se distingue un clado en el que el ejemplar de *C. iguanaea* es el primero en divergir, separándose de los pre-identificados como *C. pallida*, con sus dos variedades. A continuación, los individuos de *C. tala* aparecen íntimamente relacionados topológicamente en el cladograma y separados del resto de las especies por un valor de bootstrap máximo (100%).

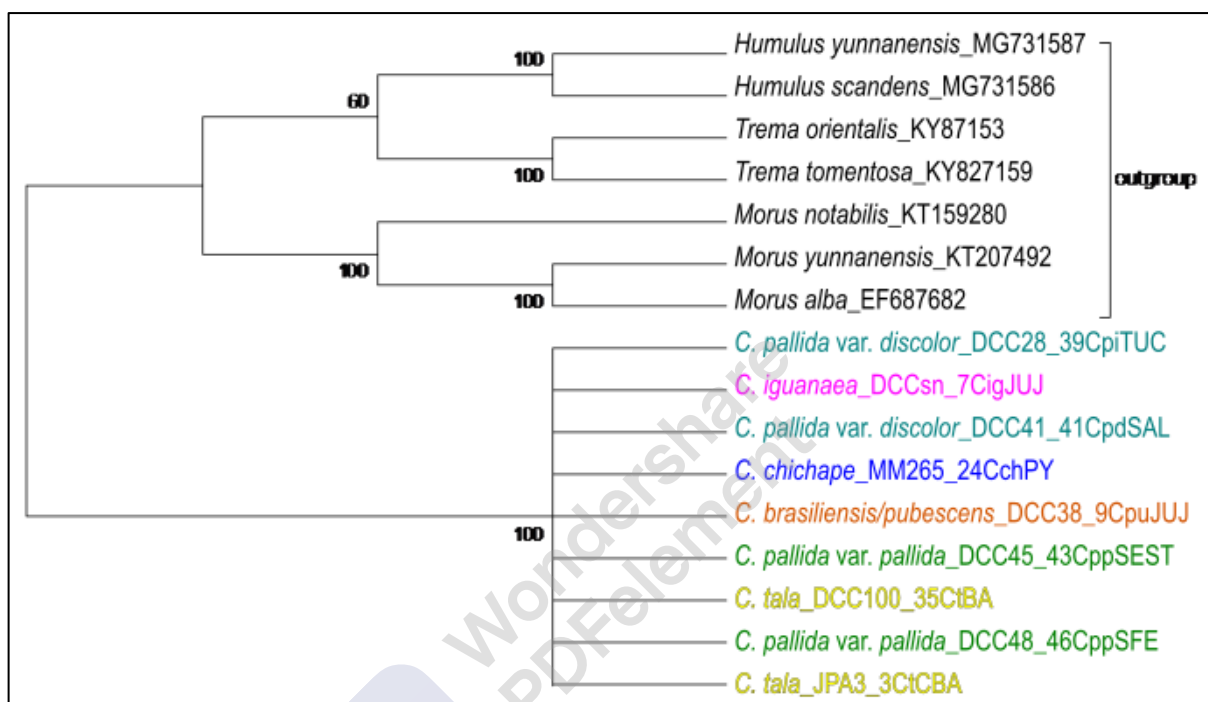


Fig. 34: Un árbol de 10 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de secuencias de la región *rps16* (853 posiciones) de nueve especímenes del género *Celtis* a partir de secuencias propias y siete outgroups, obtenidos de GenBank. Detalle de las accesiones en Anexo IV. El árbol filogenético fue obtenido utilizando el método de Máxima Parsimonia mediante el algoritmo TBR con un nivel de búsqueda de 1, en el cual 1.000 árboles iniciales fueron generados heurísticamente, reteniendo 10 árboles en cada paso. El porcentaje de árboles replicados en los cuales se agruparon los taxa juntos (test de bootstrap sobre 1.000 réplicas) aparecen sobre las ramas en los casos que el valor superó el 50%. [árbol: 202 pasos; CI = 0,933333. RI = 0,969121].

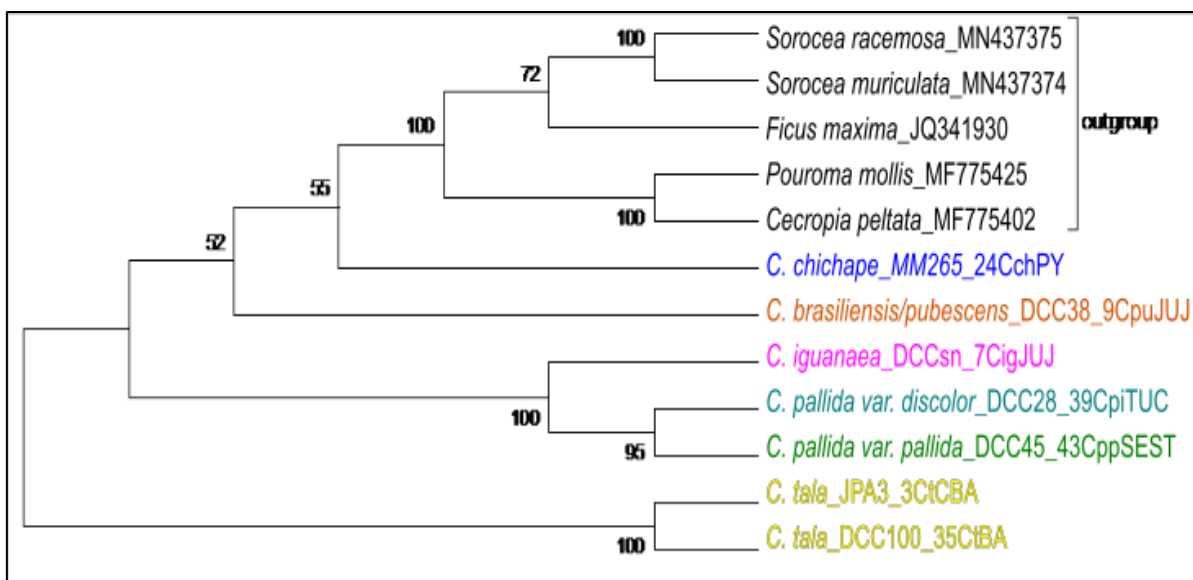


Fig. 35: Un árbol de 10 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de secuencias de la región *FA16180b* (360 posiciones) de nueve especímenes del género *Celtis* a partir de secuencias propias y siete outgroups, obtenidos de GenBank. Detalle de las accesiones en Anexo IV. El árbol filogenético fue obtenido utilizando el método de Máxima Parsimonia mediante el algoritmo TBR con un nivel de búsqueda de 1, en el cual 1.000 árboles iniciales fueron generados heurísticamente, reteniendo 10 árboles en cada paso. El porcentaje de árboles replicados en los cuales se agruparon los taxa juntos (test de bootstrap sobre 1.000 réplicas) aparecen sobre las ramas en los casos que el valor superó el 50%. [árbol: 443 pasos; CI = 0,837696. RI = 0,861298].

Posteriormente, del análisis de MP de la región *FA16180b*, combinada con 20 caracteres vegetativos y reproductivos (315 caracteres totales), se obtuvo un sólo árbol más parsimonioso (Fig. 36), con un CI de 0,85 y un RI de 0,96. En este árbol también se observa al género *Celtis* monofilético con un soporte máximo (100%); sin embargo, quedan relaciones no resueltas entre los taxones de *Celtis*. Los únicos que se observan como bien definidos son los pre-identificados como *C. serratissima* (96%) y *C. spinosissima* (99%).

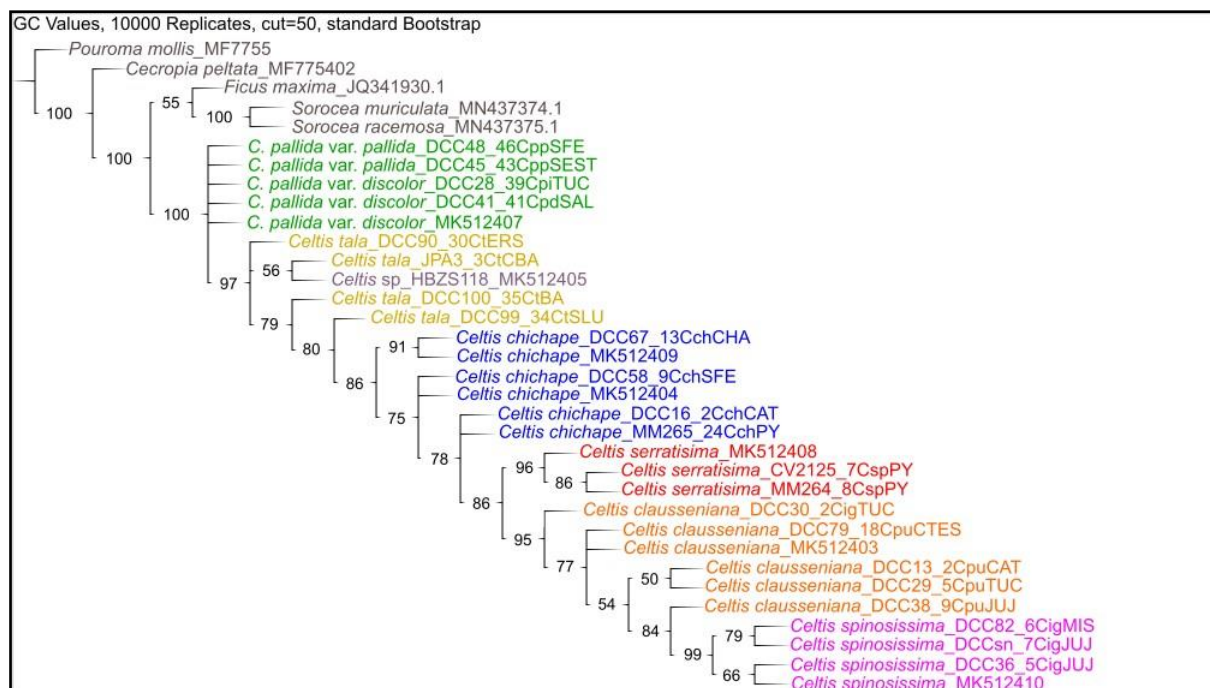


Fig. 36: Un árbol más parsimonioso obtenido del análisis de secuencias de la región *FA16180b* y morfológicos combinados (315 posiciones) de 29 especímenes del género *Celtis* de secuencias propias y cinco outgroups, obtenidos de GenBank. Detalle de las accesiones en Anexo IV. El árbol filogenético fue obtenido utilizando el método de Máxima Parsimonia mediante el algoritmo TBR con un nivel de búsqueda de 1, en el cual 1.000 árboles iniciales fueron generados heurísticamente, reteniendo 10 árboles en cada paso. El porcentaje de árboles replicados en los cuales se agruparon los taxa juntos (test de bootstrap sobre 10.000 réplicas) aparecen sobre las ramas en los casos que el valor superó el 50%. [CI = 0,85, RI = 0,96].

Con referencia al mapeo de los caracteres morfológicos, a continuación, se muestran los que se consideran de mayor importancia. Estratégicamente se han seleccionado los siguientes caracteres: hábito de crecimiento (Fig. 37), tipo de espinas (Fig. 38), tipo de margen foliar en el tercio superior (Fig. 39), pilosidad en la nervadura foliar (Fig. 40), tipo de estilo (Fig. 41) y ornamentación del pireno (Fig. 42).

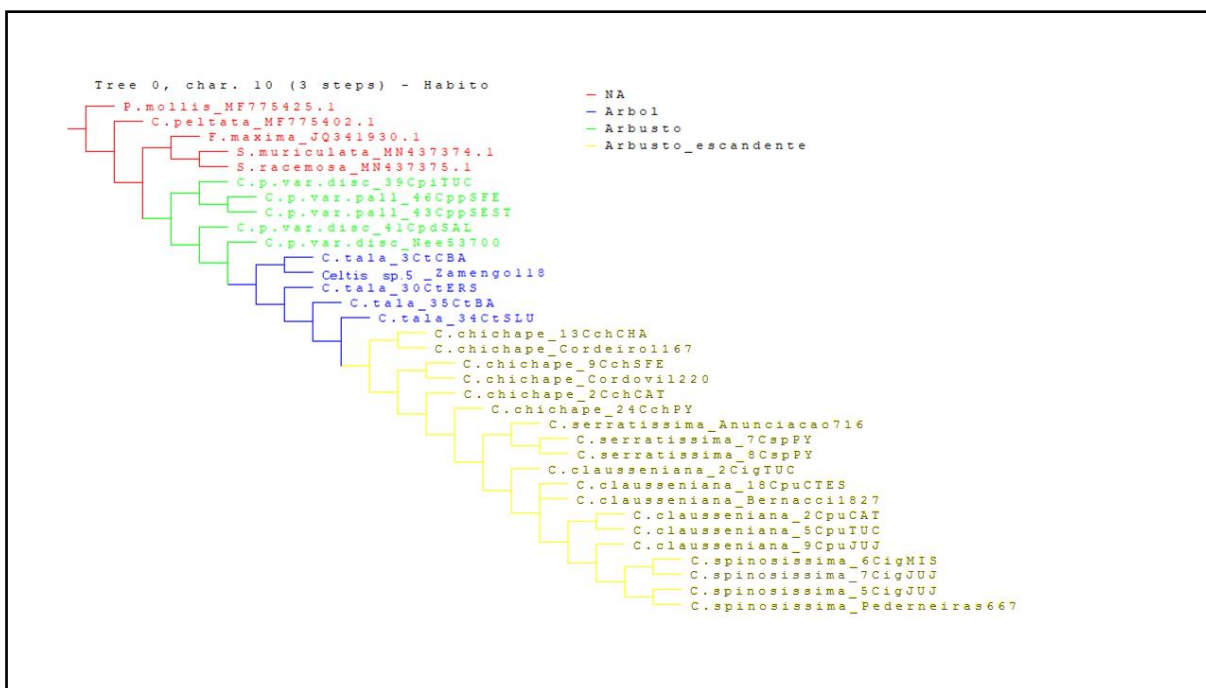


Fig. 37: Mapeo de caracteres respecto al hábito de crecimiento. NA -No aplica- (outgroups); azul, árbol; verde, arbusto; amarillo, arbusto escandente.

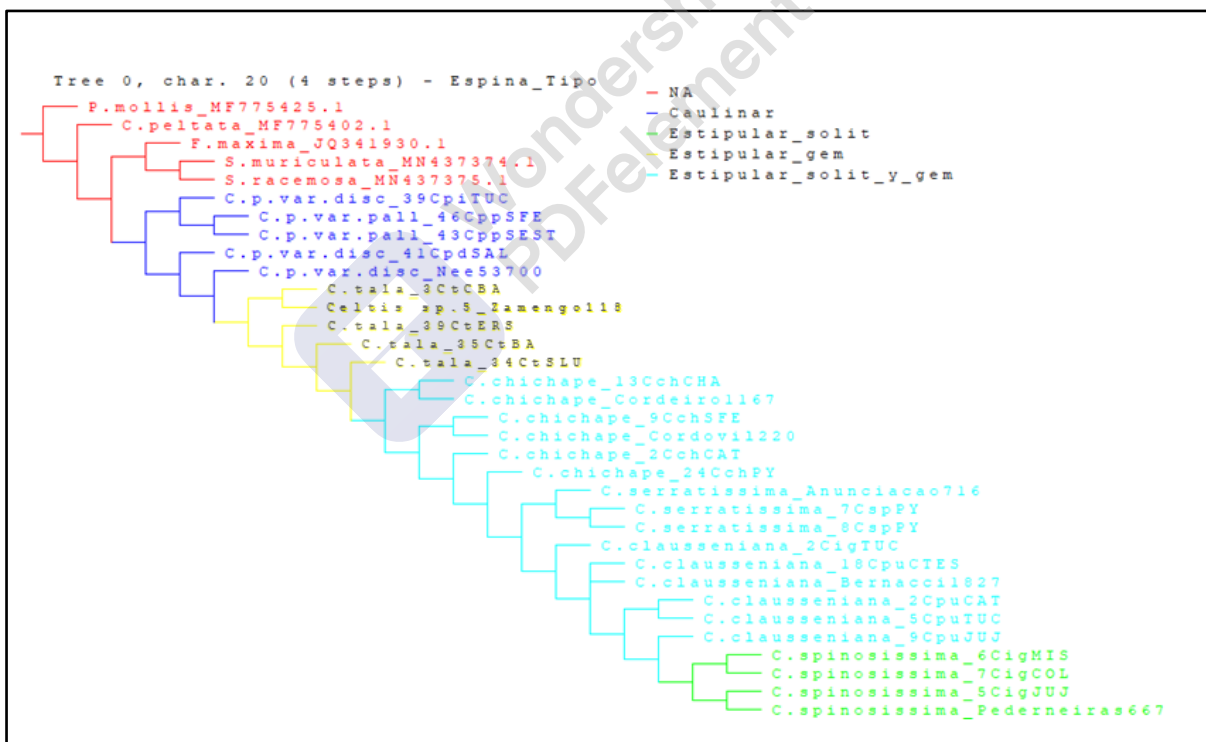


Fig. 38: Mapeo de caracteres respecto al tipo de espinas. NA -No aplica- (outgroups); azul, espinas caulinares; verde, espinas estipulares solitarias; amarillo, espinas estipulares geminadas; celeste, espinas estipulares solitarias y geminadas.

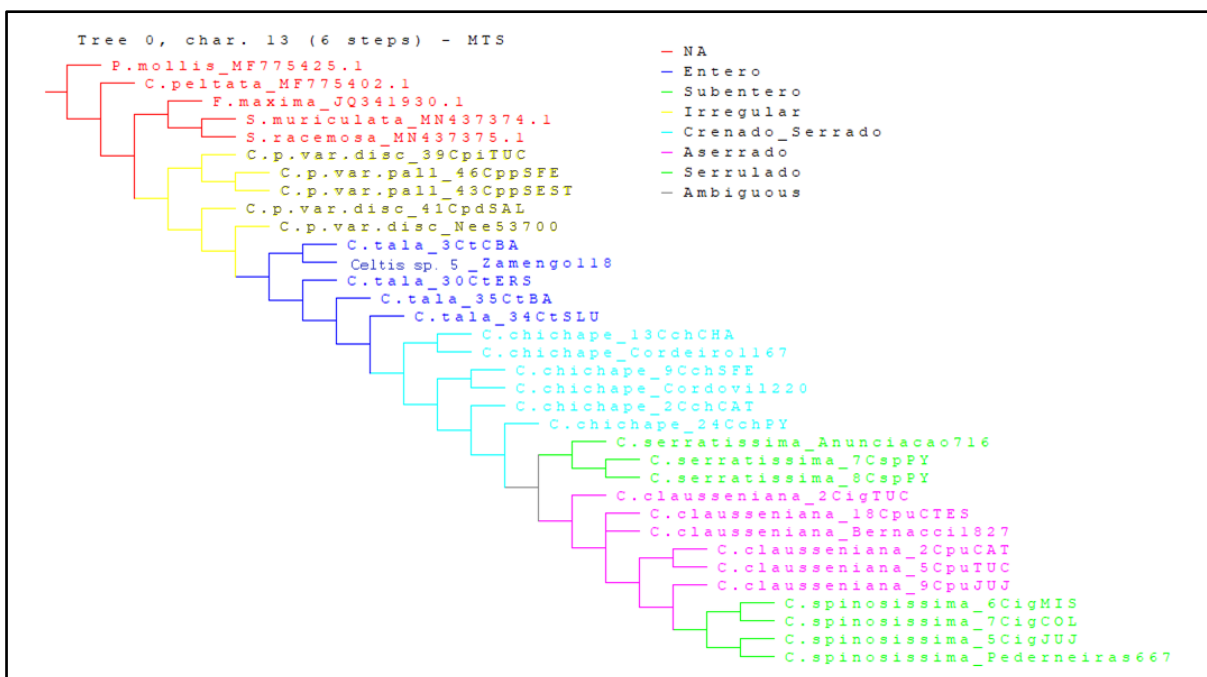


Fig. 39: Mapeo de caracteres respecto al tipo de margen foliar en el tercio superior. NA -No aplica- (outgroups); azul, margen entero; verde claro, margen subentero; amarillo, margen irregular; celeste, margen crenado-serrado; rosa, margen aserrado; verde oscuro, margen serrulado; gris, ambiguo.

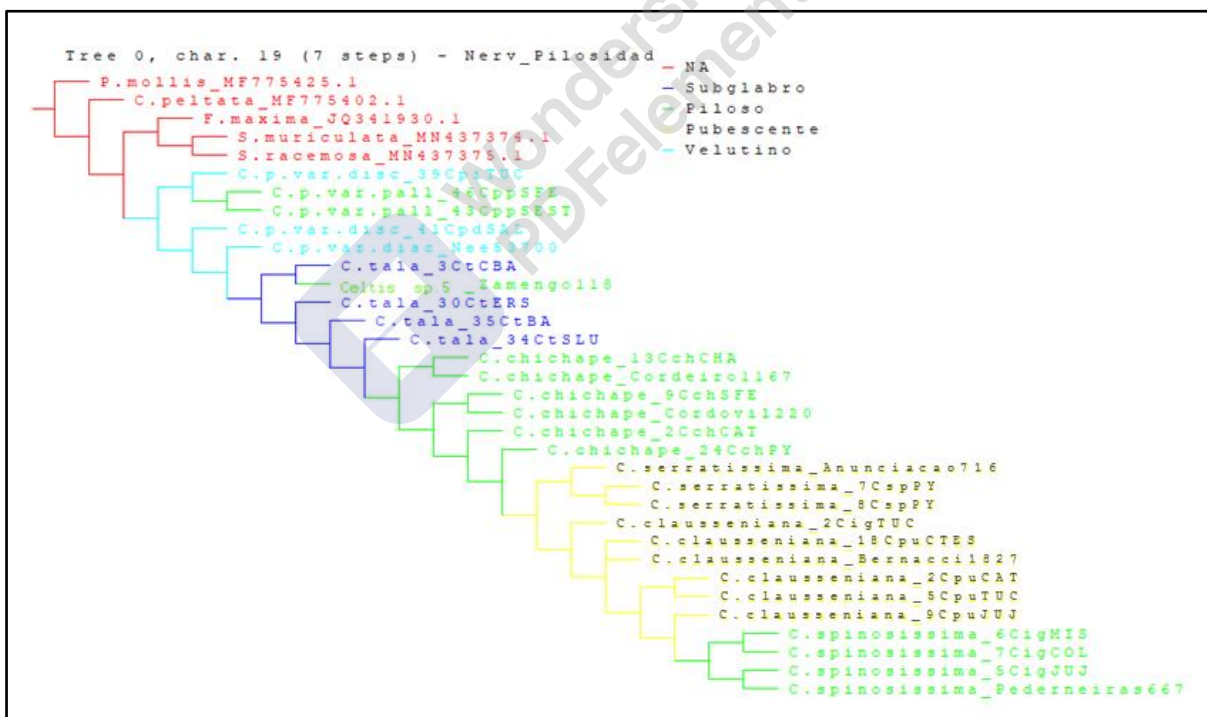


Fig. 40: Mapeo de caracteres respecto al tipo de pilosidad de la nervadura en el envés foliar. NA -No aplica- (outgroups); azul, subglabro; verde, piloso; amarillo, pubescente; celeste, velutino.

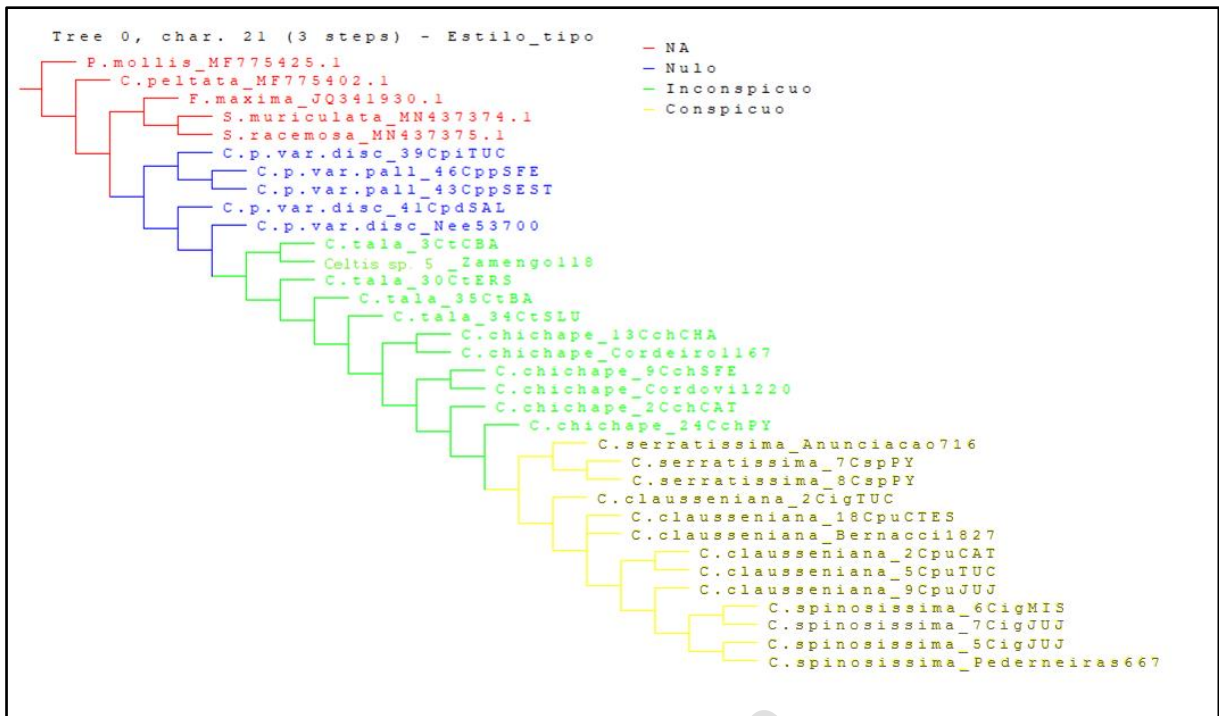


Fig. 41: Mapeo de caracteres respecto al tipo de estilo. Rojo, NA -No aplica- (outgroups); azul, estilo nulo; verde, estilo inconspicuo; amarillo, estilo conspicuo.

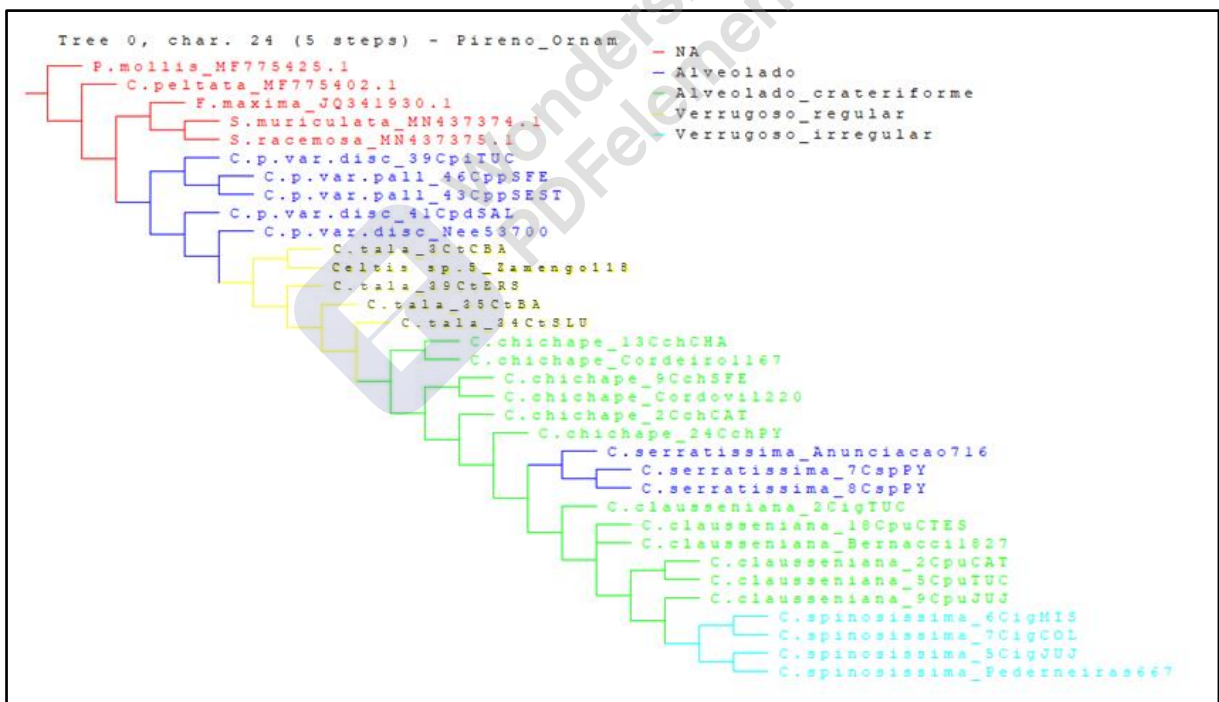


Fig. 42: Mapeo de caracteres respecto al tipo de ornamento del pireno. Rojo, NA -No aplica- (outgroups); azul, alveolado; verde, alveolado crateriforme; amarillo, verrugoso regular; celeste, verrugoso irregular.

Finalmente, con respecto al tercer análisis con datos moleculares, se obtuvieron distintos alineamientos. El alineamiento del fragmento *psbA-trnH* de 20 accesiones (19 grupos internos -*Celtis*- y un grupo externo -*A. sakalava*-), consistió en 442 caracteres de los cuales 157 (35,5%) fueron variables (Tabla Anexo III.2) y el modelo que mejor se ajustó a los datos fue GTR+G. Con respecto al marcador 26S, resultaron de su alineamiento 687 caracteres de los cuales 315 mostraron ser variables (45,9%) y el modelo seleccionado fue el mismo que el anterior. El alineamiento de la región nuclear *FA16180b* de 55 accesiones (54 de *Celtis* y 1 outgroup) presentó 410 caracteres, de los cuales 40 (9,8%) mostraron variabilidad y el modelo seleccionado fue GTR+I+G. En cuanto a los alineamientos de regiones combinadas, las regiones nucleares presentaron 1097 caracteres; de ese total, 355 (30,4%) resultaron variables y el alineamiento de todos los fragmentos consistió en 1539 caracteres, y de ellos sólo 444 (28,9%) mostraron variabilidad, y para ambos alineamientos el modelo seleccionado fue el mismo que para *FA16180b*.

Del análisis cladístico con datos moleculares combinados (*FA16180b*, *psbA-trnH* y 26S), se obtuvieron árboles de inferencia bayesiana y máxima verosimilitud con valores de soporte de ramas altos (árbol consenso en Fig. 43). El árbol muestra que *Celtis* es monofilético con un valor máximo de soporte (BP/ PP 100/1,0). Además, se observa un clado con los especímenes pre-identificados como *C. pallida* con valores moderados de soporte (85/0,88), y dentro del cual internamente se reconoce un subgrupo conformado por la variedad *discolor* con un soporte máximo (100/1,0) y un clado cercano a *C. pallida* con los individuos pre-identificados como *C. sp. 9* y *C. schippii*. Estos últimos se apartan con un soporte alto (92%/0,97) del resto de los taxones del género estudiados. Dentro de estos, se separa por un lado un gran grupo donde se reconocen: un clado formado por ejemplares pre-identificados como *C. chichape* y *C. sp. 4* (95/0,88), y otro compuesto por individuos pre-identificados como *C. sp. 1*, *C. sp. 2* (93/0,95). Se observa que el ejemplar nombrado como *C. sp. 7* se encuentra cercano a este último clado pero separado, aunque con un bajo soporte (76/0,79). Por otro lado, se reconoce el otro gran grupo donde se separa *C. serratissima* con soporte máximo, de *C. tala* y *C. clauseniana*, el primero con un soporte máximo y el segundo con un soporte alto (98/1,0). Dentro de este último grupo se incluye el ejemplar nombrado como *C. sp. 8*. Por último, se distingue un clado donde se reúnen individuos nombrados como *C. sp. 5*, *C. sp. 6* y *C. spinosissima*, este último separándose del resto con un valor máximo de soporte.

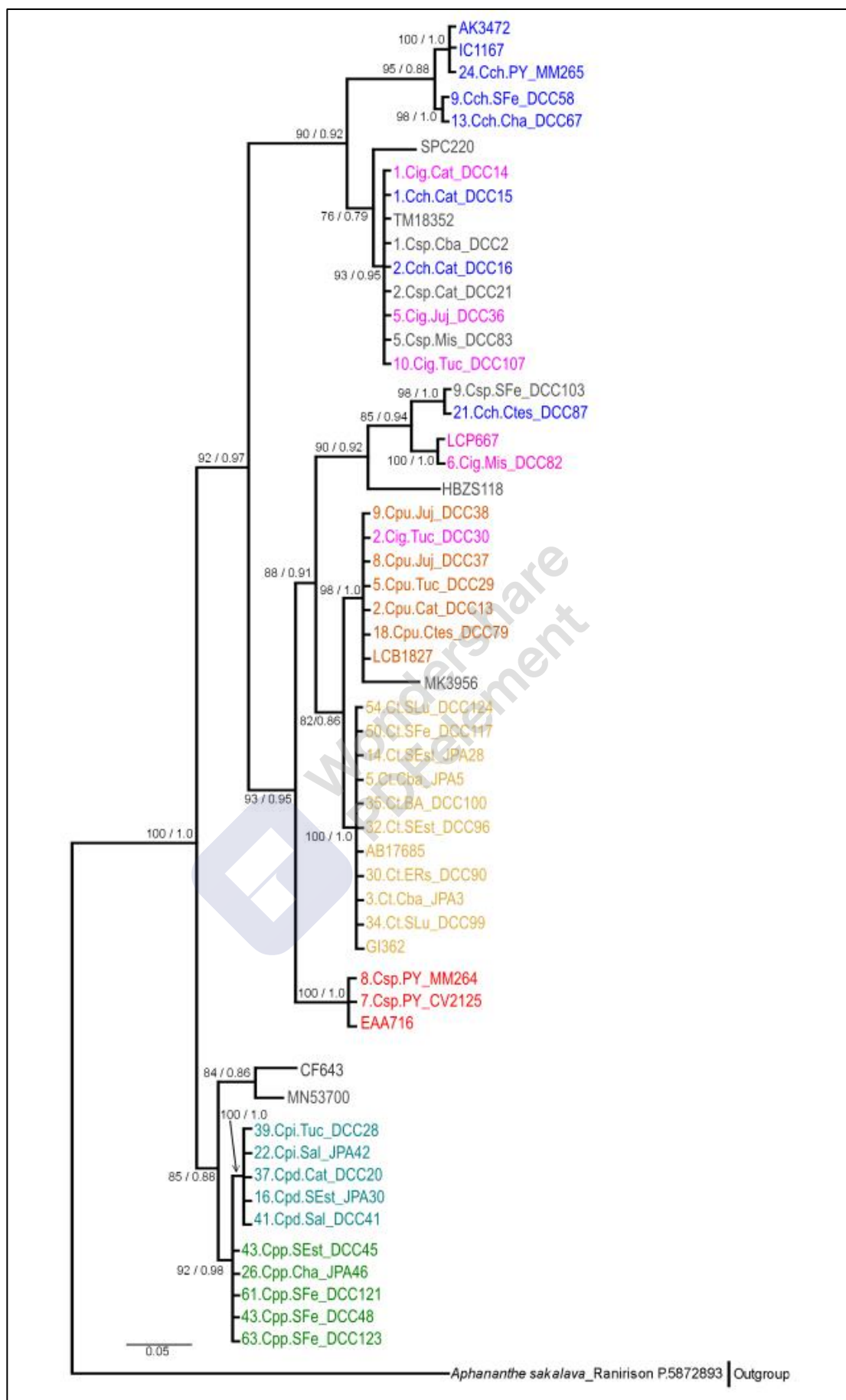


Fig. 43: Árbol bayesiano de *Celtis* basado en datos moleculares combinados. Los números sobre las ramas indican soporte (bootstrap de máxima verosimilitud y probabilidad posterior bayesiana). Las iniciales del nombre del colector y el número figuran al lado del código de cada ejemplar (códigos en Anexo III.1).

III.4 DISCUSIÓN

El primer paso crucial para el análisis filogenético molecular es la extracción de ADN. En este trabajo de tesis, los protocolos empleados resultaron adecuados (imagen de uno de los geles de extracción de ADN en Anexo III.3), para lograr la amplificación de calidad para la mayoría de los marcadores analizados. Sin embargo, para algunas muestras tomadas de material de herbario no se logró obtener un ADN de integridad aceptable. Aunque en un principio se utilizó el protocolo de extracción de Mogni *et al.* (2016) y se obtuvieron resultados aceptables, dada la rapidez, calidad y cantidad de ADN obtenida usando los reactivos comerciales 'DNeasy Plant Mini Kit', se decidió realizar las extracciones con este sistema.

A lo largo del proceso de optimización de las PCR, un hecho importante a destacar es que se logró reducir la cantidad de reactivos utilizado en cada reacción, en comparación a los protocolos usados de referencia. Por ejemplo, para amplificar las regiones cloroplásticas, se redujo la cantidad de oligonucleótidos cebadores desde una Cf de 1 μ M a 0,1 μ M y también el Cl₂Mg de 5 mM a 1,5mM. Además, se optimizó el ciclado para *rps16* basado en Yang *et al.* (2013), reduciendo los tiempos de PCR (inicio de 5 min a 95°C, luego 32 ciclos de 94°C por 30 s, 50°C por 40 s y 72°C por 1 min, y elongación final de 10 min a 72°C).

En lo referente a los productos obtenidos de la amplificación de los marcadores nucleares ITS y 26S, se verificó que la combinación de las muestras de ADN diluidas 1/10, y la adición de BSA 1/1000, Cl₂Mg 5mM y DMSO 1M en la mezcla fue crucial para amplificar las regiones en *Celtis* exitosamente, tal como lo sugirieron previamente Baldwin *et al.* (1995), Savolainen *et al.* (1995), Särkinen *et al.* (2012) y Mogni *et al.* (2016), para diversos grupos taxonómicos y para materiales conservados principalmente en sílica gel, o provenientes de herbario. En base a estos resultados, fue posible la amplificación y secuenciación de los marcadores moleculares *FA16180b*, *rps16* y *trnL-F*, utilizados ampliamente en estudios de filogenia molecular de plantas (Taberlet *et al.* 1991; Oxelman *et al.*, 1997; Yao *et al.* 2013).

Todas las filogenias con los diferentes conjuntos de datos (moleculares y morfológicos) soportan la monofilia del género *Celtis*, con valores de soporte (bootstrap) máximos en todos los casos. El árbol filogenético obtenido para la región *rps16* (Fig. 34) permite corroborar con un 100% de bootstrap la monofilia del género *Celtis*. Por otro lado, *Humulus* y *Trema* se encuentran como géneros hermanos, más cercanos a *Celtis*, mientras que *Morus* se identifica como un género vecino, más distante filogenéticamente de *Celtis* y coincidiendo así con Sattarian (2006) y Zhang *et al.* (2018). No obstante, dentro del género en estudio, se observa un clado politómico que no permite resolver el parentesco ni la diferenciación entre los distintos taxones (Fig. 34). Los mismos resultados se obtuvieron del análisis filogenético

del marcador *trnL-F* (Anexo III.4), donde no se observó un polimorfismo suficiente como para esclarecer las relaciones dentro del género. Con respecto al mismo análisis pero con la región *FA16180b* (Fig. 35), se confirma nuevamente que el género es monofilético (al igual que en los casos anteriores), y a pesar de que se logran separar algunas entidades como *C. pallida* y *C. tala*, todavía no se esclarece la diferenciación entre todos los taxones dentro del género.

Sattarian (2006) presenta una filogenia para las especies de *Celtis* africanas utilizando el marcador *trnL-F* y encuentra que el género no es monofilético, pero señala que posiblemente se deba a la falta de muestras de regiones neotropicales. Más recientemente, Souza (2019) en un análisis filogenético conjunto empleando las regiones *FA16180b*, *psbA-trnH* y 26S (ITS) pero en el que precisamente agrega ejemplares brasileños, confirma la monofilia del género, coincidiendo así con los resultados obtenidos en esta tesis. Por lo tanto, es importante destacar que este resultado, sumado el de Souza (2019), amplía la información molecular disponible agregando especímenes de regiones neotropicales y de este modo se resuelve el problema planteado por Sattarian (2006).

Con respecto al análisis combinado de marcadores moleculares y datos morfológicos vegetativos y reproductivos, se corroboraron estos resultados alcanzando soportes de monofilia también máximos (*FA16180b*+caracteres morfológicos, Fig. 36). Según Dottori y Hunziker (1994) el género *Celtis* reúne individuos que se caracterizan por ser árboles o arbustos con presencia de espinas, ramas estigmáticas con el ápice bífido o bilobulado y margen foliar entero o con los dos tercios apicales variadamente aserrado. Justamente estos caracteres morfológicos que soportan al género son los que se mapearon en el análisis combinado (Fig. 44) junto con las características del endocarpo (pireno), coincidiendo así con Romanczuk y del Pero de Martínez (1978), Hunziker y Dottori (1976), Sattarian y Van der Maesen (2006), Chamorro *et al.* (2019) y Zamengo *et al.* (2020a), quienes destacaron previamente a ese carácter como de gran importancia taxonómica. Como resultado de este análisis combinado se observa que los especímenes correspondientes a una misma especie se agrupan entre sí con soportes estadísticos desde moderados a altos. Aunque no se logran resolver totalmente las relaciones entre algunos de los taxones, se puede destacar que en un principio se separan los individuos de *C. pallida* (únicos con espinas caulinarias) de los de *C. tala* (Fig. 44), y a la vez estos últimos se separan de los preidentificados como *C. chichape*. La presencia de estilo inconspicuo es la sinapomorfía que define a este grupo conformado por *C. tala* y *C. chichape*. Luego, se distingue un clado bien definido con un 96% de soporte donde se reúnen los especímenes de *C. serratissima* caracterizados por tener hojas con margen aserrado y pireno alveolado, que se separan de los individuos de *C. clauseniana*. La presencia de espinas estipulares solitarias y geminadas, hojas con indumento pubescente en el envés y estilo conspicuo es la sinapomorfía que está soportando a dicho grupo. Por último, las espinas estipulares

solitarias y pirenos verrugosos irregulares caracterizan al grupo bien definido con un alto valor de bootstrap (99%) formado por los especímenes preidentificados como *C. spinosissima*. Estos grupos en su mayoría concuerdan con los obtenidos en el análisis morfológico del Capítulo 1, incluso se trató de mantener los mismos colores para los diferentes taxones para poder visualizar mejor los resultados (grupos en las Fig. 7, 8 y 9).



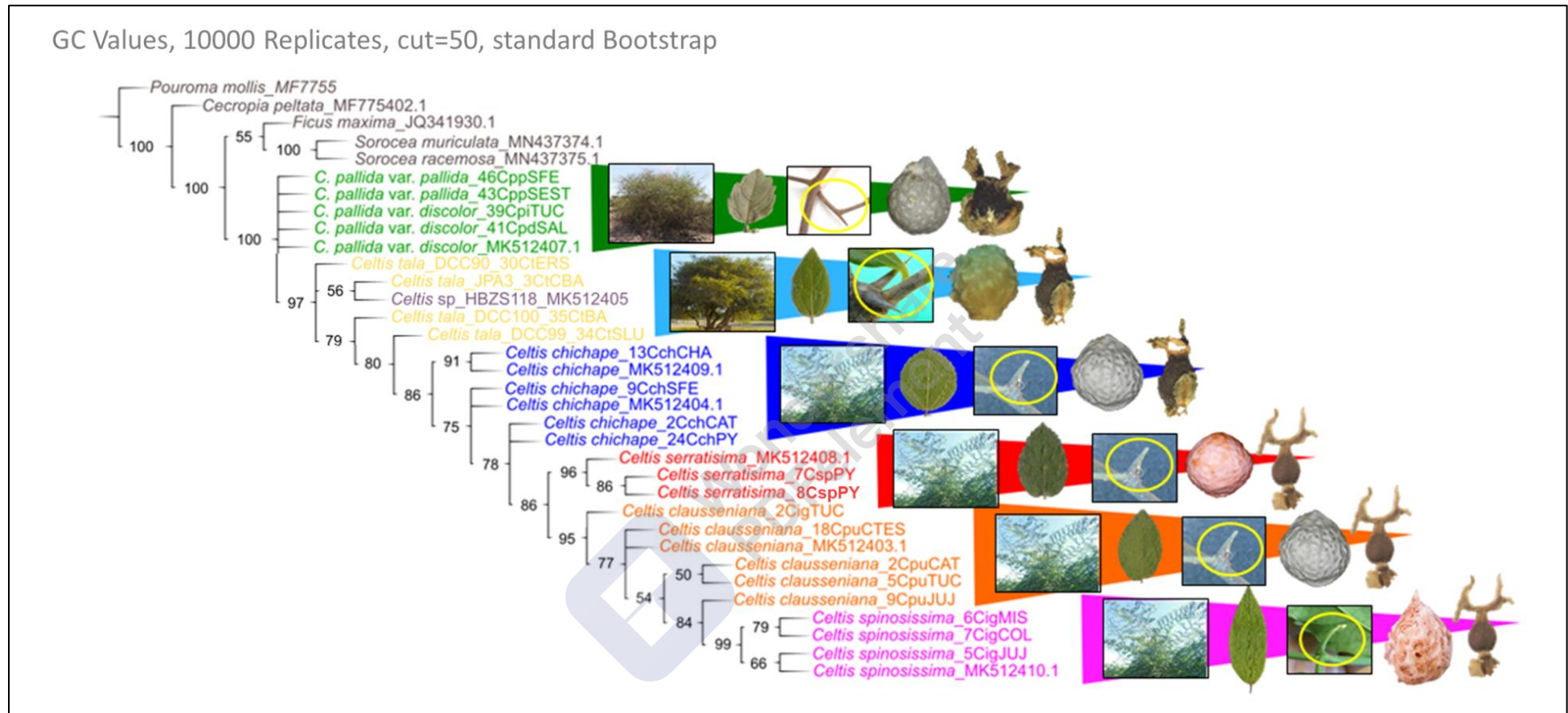


Fig. 44: Un árbol más parsimonioso obtenido del análisis de secuencias de la región *FA16180b* y morfológicos combinados (315 posiciones) de 29 especímenes del género *Celtis* de secuencias propias y 5 outgroups, obtenidos de GenBank. Detalle de las accesiones en Anexo III. El árbol filogenético fue obtenido utilizando el método de Máxima Parsimonia mediante el algoritmo TBR con un nivel de búsqueda de 1, en el cual 1.000 árboles iniciales fueron generados heurísticamente, reteniendo 10 árboles en cada paso. El porcentaje de árboles replicados en los cuales se agruparon los taxa juntos (test de bootstrap sobre 10.000 réplicas) aparecen sobre las ramas en los casos que el valor superó el 50%. [CI = 0,85, RI = 0,96].

De los alineamientos realizados en el tercer análisis cladístico con caracteres moleculares concatenados (*FA16180b+psbA-trnH+26S*), la región que presentó mayor variabilidad fue precisamente la nuclear 26S, cuya razón se explica dado que las regiones nucleares son las que presentan mayor tasa evolutiva (Soltis y Soltis, 1998). El árbol consenso obtenido siguiendo los criterios de IB y ML muestra valores de soporte de ramas altos (Fig. 43), confirmando una vez más la monofilia para el género *Celtis* (BP/PP 100%/1,0). Para analizar este árbol, se dividió a los grupos formados en 7 clados (A a G, Fig. 45).



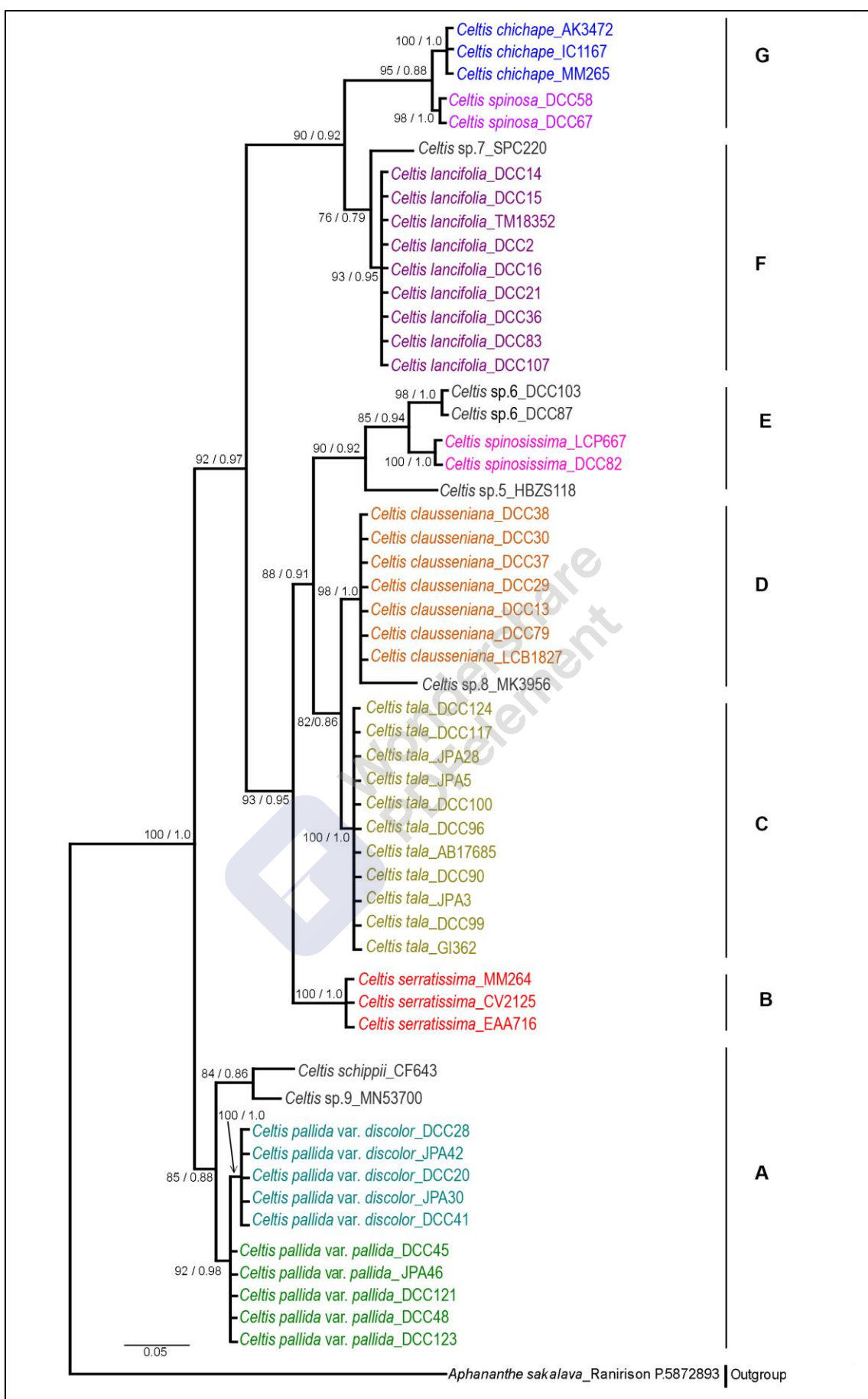


Fig. 45: Árbol bayesiano de *Celtis* basado en datos moleculares combinados. Los números sobre las ramas indican soporte (bootstrap de máxima verosimilitud y probabilidad posterior bayesiana). Las iniciales del nombre del colector y el número figuran al lado del nombre de cada ejemplar.

En el **clado A** se reúnen los especímenes pre-identificados como *C. pallida* con valores moderados de soporte (85/0,88) y dentro del cual internamente se reconoce un subgrupo conformado por la variedad *discolor* con un soporte máximo (100/1,0). Este resultado nos indica que claramente se trata de variedades, tal como lo indicaron Dottori y Hunziker (1994), y no subespecies como establecieron Romanczuk y Martínez (1978). Es importante señalar que en este análisis se incluyeron individuos con características 'intermedias' (mencionados así por Asmus, 2016) en cuanto al grado de pilosidad en el envés (tal como 39.Cpi.TUC y 22.Cpi.SAL), los que se agruparon con los individuos de la variedad *discolor*. Asimismo, para la variedad *pallida* se tuvieron en cuenta distintos individuos del norte de Santa Fe que mostraban a campo caracteres diferentes: 61.Cpp.SFE con ramas más 'planas', con los ápices de los braquiblastos espinosos menos marcados y 63.Cpp.SFE con ramas más protuberantes, con los ápices de los braquiblastos bien espinosos y punzantes. Estos individuos también quedaron agrupados entre los *C. pallida* var. *pallida*, lo que podría indicar que tanto la pilosidad en el envés de la variedad *discolor* como la protuberancia de los ápices espinosos de los braquiblastos se puede deber a una plasticidad fenotípica ambiental (Pedrozo *et al.*, 2010).

Aquí también es importante recordar que Berg y Dahlberg (2001) sinonimizaron a *C. pallida* var. *discolor* en *C. chichape*, hecho que también se puede refutar con el resultado de la Fig. 45, ya que los especímenes preidentificados como *C. chichape* se separan en un clado muy distante (clado G). Además, esto coincide con los resultados de los Capítulos 1 y 2, y con los árboles de los primeros dos análisis de este capítulo, donde se pueden diferenciar estos taxones del resto por ser los únicos que presentan braquiblastos con ápice espinoso (espinas caulinares), comparten en parte el área geográfica de distribución y se distinguen entre sí por el grado de pilosidad del envés foliar. Por estas razones, se aceptan indubitadamente a los taxones *C. pallida* var. *pallida* y *C. pallida* var. *discolor* como tales, siguiendo el criterio de Hunziker y Dottori (1976), Dottori y Hunziker (1994), Oakley y Prado (2013b) y Asmus *et al.* (2018). En este clado A, además se reconoce un grupo cercano a *C. pallida* con los individuos pre-identificados como *C. schippii* y *C. sp. 9*. El primero corresponde a un taxón del subgénero *Celtis* (caracterizado por tener ramas sin espinas y ápice de las ramas estigmáticas entero) endémico de las regiones amazónicas de América Central y del norte de América del Sur, que se incluyó en este análisis para constatar su ubicación con respecto al resto de las especies estudiadas en esta tesis, las que corresponden al subgénero *Mertensia* (ramas con espinas y ápice de las ramas estigmáticas bífido). Observando su ubicación en el árbol obtenido, sería interesante seguir estudiando, con más ejemplares, si realmente la subdivisión en subgéneros planteada por Planchon (1848) es válida. Con respecto al individuo preidentificado como *C. sp. 9*, también es interesante su ubicación, porque se separó del resto, indicando que podría tratarse de una

especie diferente. Sin embargo, son necesarios más estudios que incluyan más colectas y que pueda realizarse un análisis morfológico y molecular más detallado.

El **clado A** se aparta con un soporte alto (92%/0,97) del resto de los taxones del género estudiados. Dentro de estos, se separa por un lado el **clado B** con soporte máximo, donde se encuentran los individuos de *C. serratissima* preidentificados en un principio como *C. sp. 3*, ya que se desconocía la existencia de esta especie al inicio de esta tesis, que fue descrita por Zamengo *et al.* (2020a). El resultado de esta tesis coincide y refuerza el presentado en ese último trabajo, ya que ahora se agregan dos ejemplares más, provenientes de Paraguay, y también coincide con los resultados morfológicos del Capítulo 1 y con el árbol obtenido con datos moleculares y morfológicos combinados, donde se podía observar el clado de *C. serratissima* como uno de los más definidos. Por lo tanto, se ratifica la propuesta de *C. serratissima* como una especie nueva claramente diferenciable del resto, por presentar las características mencionadas anteriormente en el análisis combinado, además del ovario velutino y ornamentación del pireno alveolado, entre otras características detalladas también en su descripción del Capítulo 2 (Tabla Anexo II.3).

En el **clado C** se separan los especímenes de *C. tala* con un soporte máximo. Esto refuerza lo planteado por muchos autores que consideran que *C. tala* es una buena especie (Henrickson, 2010; Asmus *et al.*, 2018; Souza, 2019; Zamengo *et al.*, 2020a) y que no debe estar bajo la sinonimia de *C. ehrenbergiana* junto a *C. pallida* var. *pallida*, como lo establecieron Berg y Dahlberg (2001) y posteriormente apoyaron Nee (2004) y Zuloaga *et al.* (2008). De hecho, en este árbol filogenético (Fig. 45) es notable la distancia que hay entre los clados A y C, donde se encuentran *C. pallida* y *C. tala* respectivamente. En el trabajo de Asmus *et al.* (2018) ya se destacaba que, en función de las abundantes evidencias morfológicas y biogeográficas, se trataba de dos especies claramente diferentes, pero se podía argüir de que faltaba el sustento molecular.

Por lo tanto, es de destacar que los resultados de esta tesis, tanto en los análisis morfológicos del Capítulo 1, como los taxonómicos del Capítulo 2 y los filogenéticos (con datos moleculares y moleculares+morfológicos), le dan una gran impronta y soporte a la hipótesis de la diferenciación entre *C. tala* y *C. pallida*. De este modo se logra resolver uno de los problemas nomenclaturales más emblemáticos del género *Celtis*: la inadecuada sinonimización de ambos taxones mencionados bajo el taxón *C. ehrenbergiana*, el cual además se excluye por completo del Cono Sur en esta tesis. Por todo esto, se confirma que *C. tala* es una buena especie, reconociéndose por su porte arbóreo, espinas geminadas y pireno verrugoso regular, entre las características más notorias. Refiriéndonos exclusivamente al análisis filogenético molecular, aquí se incluyeron diferentes individuos de distintas localidades (NOA y NEA) ya que se notaban pequeñas diferencias en los pirenos y se quería verificar si podría tratarse de distintas variedades dentro de *C. tala*. De acuerdo a los resultados, todas las accesiones se congregan en el mismo clado, por lo que esta

hipótesis se puede descartar. Se infiere que las diferencias encontradas en los pirenos (crestas más o menos prominentes) pueden deberse a distintos grados de maduración de los frutos. Por último, con respecto al **clado C**, es de resaltar que se incluyó un ejemplar de Bolivia (GI362= G. Israel & C. Vargas 362), ya que la exsiccata de herbario se correspondía con lo que preidentificamos como *C. tala* pero no estaba reportada la presencia del taxón para ese país. Por eso, a pesar de no pertenecer al Cono Sur, marco teórico y conceptual de este estudio, se incluyó la muestra y al quedar dentro del mismo clado, se está en condiciones de ampliar el área de distribución de *C. tala*, destacando como novedad la presencia de *C. tala* en Bolivia.

Con respecto al **clado D** se puede observar que allí se reúnen los individuos de *C. clauseniana* con un soporte alto (98/1,0), pero que dentro de este grupo se separa el individuo nombrado como *C. sp. 8*, precisamente denominado de ese modo porque se observaron características diferenciales con el resto; sin embargo, para resolver su identidad todavía se necesita profundizar en su estudio. Haciendo énfasis en *C. clauseniana*, los resultados moleculares son esclarecedores de las conclusiones obtenidas hasta el momento, ya que en general *C. clauseniana* (a la que anteriormente preidentificábamos como *C. brasiliensis/C. pubescens*) quedaba dentro del complejo formado por este taxón y *C. chichape* y hasta *C. spinosa* o *C. spinosissima* en algunos casos (a los que preidentificábamos como *C. iguanaea*, en principio). El carácter morfológico más evidente que comparten los individuos de este grupo es la presencia de una gran escabrosidad al tacto en la superficie foliar adaxial. A este carácter en un principio se lo asociaba al hecho de que el individuo estuviese creciendo bajo condiciones de sol o sombra (Nughes *et al.* 2013), pero ahora se evidencia que, por lo menos para esta especie *C. clauseniana*, se trata de un carácter constante. Esta última conclusión se contrapone con Hunziker y Dottori (1976), quienes habían expresado (para otra especie del género *Celtis*) que tanto la pubescencia como la escabrosidad son caracteres variables y por lo tanto no es recomendable usarlos como caracteres de valor taxonómico. Siguiendo con el mismo razonamiento, que ahora se demuestra al menos refutable, también se observa que en este clado se agrupó un individuo preidentificado como 2.Cig.Tuc, al cual en un comienzo se lo había asociado a lo que se conocía como *C. iguanaea* por presentar hojas grandes, lanceoladas; erróneamente y por inferir que la escabrosidad podía no estar asociada exclusivamente a lo que conocíamos como *C. brasiliensis/C. pubescens*, fue desestimado como parte de este grupo. Por lo tanto, basándonos en todo esto, podemos afirmar que la forma y tamaño de las hojas es un carácter variable para esta especie pero que la escabrosidad no lo es, y que ésta es sumamente útil en la determinación de estos individuos.

En cuanto al **clado E** se muestra que se reúnen individuos pre-identificados como *C. sp. 5*, *C. sp. 6* y *C. spinosissima*, este último separándose del resto con un valor máximo de

soporte. El ejemplar *Celtis* sp. 5 se trata de un individuo de Brasil, que ya con sus caracteres morfológicos vegetativos se sospechó que podría tratarse de una especie diferente, pero del que aún no se encontraron a campo individuos en estado reproductivo, por lo que se necesita continuar con su estudio. Con *Celtis* sp.6 ocurrió algo similar, pero en este caso se trata de especímenes colectados en Argentina, con pocas colectas y la mayoría en estado vegetativo. Se espera en un futuro continuar con el análisis en profundidad de estas dos morfoespecies, ya que morfológicamente parecen ser taxones diferentes y este resultado molecular está revelando lo mismo. Focalizando ahora en el clado que se define muy claramente dentro de este grupo, podemos afirmar que *C. spinosissima* es una buena especie, con amplia distribución (Fig. 27). Los individuos estudiados corresponden uno a Brasil y el otro a Argentina, caracterizados por presentar ramas surcadas con espinas curvas y frutos grandes color amarillo pálido *primrose* (hasta 13mm long.) con pireno verrugoso y apiculado. Es interesante subrayar que aquí se encuentra el individuo preidentificado con el código 6.Cig.MIS, lo cual quiere decir que se lo asociaba a lo que conocíamos como *C. iguanaea*; se estima que muchos de los ejemplares identificados como tales en Argentina, en realidad se corresponden a *C. spinosissima*.

Es importante indicar además, que el resto de las colectas pre-identificadas como *C. iguanaea* no se agruparon aquí (Clado E), como se hubiera esperado, sino que se congregaron en el clado siguiente: **clado F**. Este grupo está compuesto por individuos pre-identificados como *C. sp. 1*, *C. sp. 2* y se separa de éstos el ejemplar nombrado como *C. sp. 7*, aunque con un soporte que consideramos bajo (76/0,79). De entre estos tres ejemplares, *Celtis* sp.1 es una colecta (código 1.Csp.Cba) de la región serrana de Córdoba, que desde un comienzo y gracias a la colaboración y observación crítica del Dr. Pablo Demaio (Universidad Nacional de Catamarca), se consideró que se trataba de una entidad similar a *C. tala* por su porte arbóreo, pero que es realmente diferente a lo conocido hasta el momento. Luego, cuando se colectó el espécimen 5.Cig.JUJ, se lo preidentificó como *C. iguanaea*; sin embargo, cuando se lo analizó más detenidamente se le asignó el nombre *C. sp. 2* dado que no se hallaron espinas curvas sobre el individuo. Es interesante señalar que a campo no se había percibido que se asemejaba a *C. sp. 1*. Luego de este análisis filogenético molecular, se pudo percibir que en realidad se reunieron en el clado F estos dos ejemplares y además otros seis, los cuales en su mayoría estaban preidentificados como *C. iguanaea*. Por lo tanto, el presente estudio agrupó sólidamente estos individuos, a los que mediante comparación con las monografías disponibles del género, se los pudo adjudicar a la especie descrita por Weddell en 1852 bajo el nombre *Momisia lancifolia* Wedd., combinada posteriormente en *Celtis lancifolia* (Wedd.) Miq. Esta especie se caracteriza por presentar hojas grandes, lanceoladas, con cierta pilosidad pero observable en lupa y se puede confundir principalmente con *C. spinosissima* o *C. spinosa*, pero de las tres *C. lancifolia* es la única que presenta porte arbóreo. También puede asociarse a *C. tala* por esa

última característica, e incluso su follaje se asemeja muchísimo al de las ramas ‘chupones’ de *C. tala*, que presentan precisamente hojas relativamente grandes como las de *C. lancifolia*, pero ambas especies se diferencian porque *C. tala* presenta ovario glabro y frutos más pequeños y *C. lancifolia* ovario piloso y frutos mayores. La descripción de *C. lancifolia* y los comentarios taxonómicos se detallan al final de esta discusión, pero como resultado y novedad de este análisis se enfatiza entonces el restablecimiento de *C. lancifolia* para el Cono Sur Sudamericano. Por último, en este **clado F** se observa el ejemplar *C. sp. 7* que corresponde a un ejemplar de Brasil, observado sólo una vez y por intermedio de la colaboración de H.B. Zamengo, cuyo status es deseable estudiar en profundidad en trabajos posteriores.

Finalmente, en el **clado G** se encuentran ejemplares pre-identificados como *C. chichape* y *C. sp. 4*. Los individuos de *C. chichape* se separan con un valor máximo de soporte y es importante este resultado ya que se incluyó una muestra de Bolivia cercana a la localidad del ejemplar tipo y ésta se reúne con las otras muestras, provenientes una de Brasil y la otra de Paraguay. Lo notable es que dentro de los *C. sp. 4* hay dos ejemplares que en un principio habíamos preidentificado como *C. chichape* pero cuando se profundizó en la búsqueda bibliográfica se observaron las diferencias entre ambos, y se le asignó la preidentificación *C. sp. 4*. Una vez que se avanzó en el estudio, se percibió que en realidad se trataba de *C. spinosa*, especie recientemente rehabilitada para el Cono Sur por Zamengo *et al.* (2020a), la cual tiene características muy similares a *C. chichape*, fundamentalmente las relacionadas al hábito de crecimiento arbustivo escandente, la forma de las hojas suborbicular a oval y el tipo de estilo inconspicuo. Una de las características más notorias para distinguirlas es la presencia de brillo en el haz de las hojas de *C. spinosa*, pero que siendo una característica que se ve fácilmente en materiales herborizados, a campo en cambio es difícil distinguirlas a ambas especies, incluso porque comparten área de distribución. Esto se corresponde con los resultados morfológicos obtenidos en esta tesis, pues todos los individuos preidentificados como *C. chichape* quedaban sumergidos en un complejo de taxones, y eso también justifica la cercanía de *C. chichape* y *C. spinosa* en el mismo **clado G**, poniendo de manifiesto esta similitud entre los taxones.

Tal como fue señalado en esta tesis, para la mayoría de las especies es notable la importancia que adquiere, para una delimitación taxonómica correcta, el empleo de caracteres morfológicos en combinación con marcadores moleculares. Por este motivo, se aspira a que en un trabajo posterior, se puedan incluir los caracteres morfológicos al último árbol filogenético analizado en esta discusión.

***Celtis lancifolia* (Wedd.) Miq.**, Fl. Bras. (Martius) 4(1): 175 (1853). $\equiv$ *Momisia lancifolia* Wedd., Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 18: 196 (1852). *Celtis lancifolia* (Wedd.) Planch., Prodr. [A. P. de Candolle] 17: 192 (1873). **Tipo:** Brasil, Rio Grande do Sul, sin localidad específica, 1833, fl., *C. Gaudichaud-Beaupré* 1723 (Holotipo: P00089379!).

Árboles escandentes, 5-10 m de altura, corteza rugosa, castaña (=chestnut), ramificación en zigzag, ramas glabras o pilosas, espinosas, espinas estipulares de 1-10 mm long., solitarias y geminadas, rectas o semi-curvas, de color marrón amarillento opaco (=buff) a amarillo pajizo (=stramineous), glabras o subglabras, tricomas blancos (=ivory) concentrados en la base. Hojas pecioladas con pecíolo glabro o piloso con tricomas blancos, lámina foliar ovada u oval-lanceoladas, de 1,5-8,3 cm long. $\times$ 1,0-4,0 cm lat., ápice foliar acuminado, márgenes con dientes, aserrados, dientes dispuestos uniformemente desde el tercio inferior hasta el ápice, base foliar redondeada a obtusa; cartáceas a membranáceas *in sicco*; caras de las hojas concoloras, verde oliva (=olive); haz lustroso, glabro o subglabro con tricomas blancos concentrados en las nervaduras, liso al tacto *in sicco*; envés subglabro o piloso, tricomas blancos o amarillentos (=lemon) concentrados en las nervaduras, liso al tacto *in sicco*; nervaduras prominentes, amarillas o amarillo opacas, contrastantes con el resto de la lámina; domacios conspicuos, subglabros o pilosos, tricomas blancos o amarillentos, ciliados. Flores estaminadas subglabras con tricomas blanquecinos. Flores perfectas con ovario subglabro o piloso, tricomas blanquecinos, concentrados en la base y escasos a lo largo de la superficie del ovario o dispuestos por toda la superficie del ovario, estilo inconspicuo o nulo, ramas estigmáticas sésiles o pediceladas y bífidas. Drupas de 5-12 $\times$ 4-11 mm, naranjas (=fulvuos), epicarpo glabro o subglabro, tricomas blanquecinos escasos, mesocarpo homogéneo, pireno ovado, mediano o grande 5-10 mm long. $\times$ 4-7 mm lat., blanco, monoapiculado, apículo de 0,5-2,5 mm long., ornamentación verrugosa, verrugas con ápices redondeados distribuidos uniformemente.

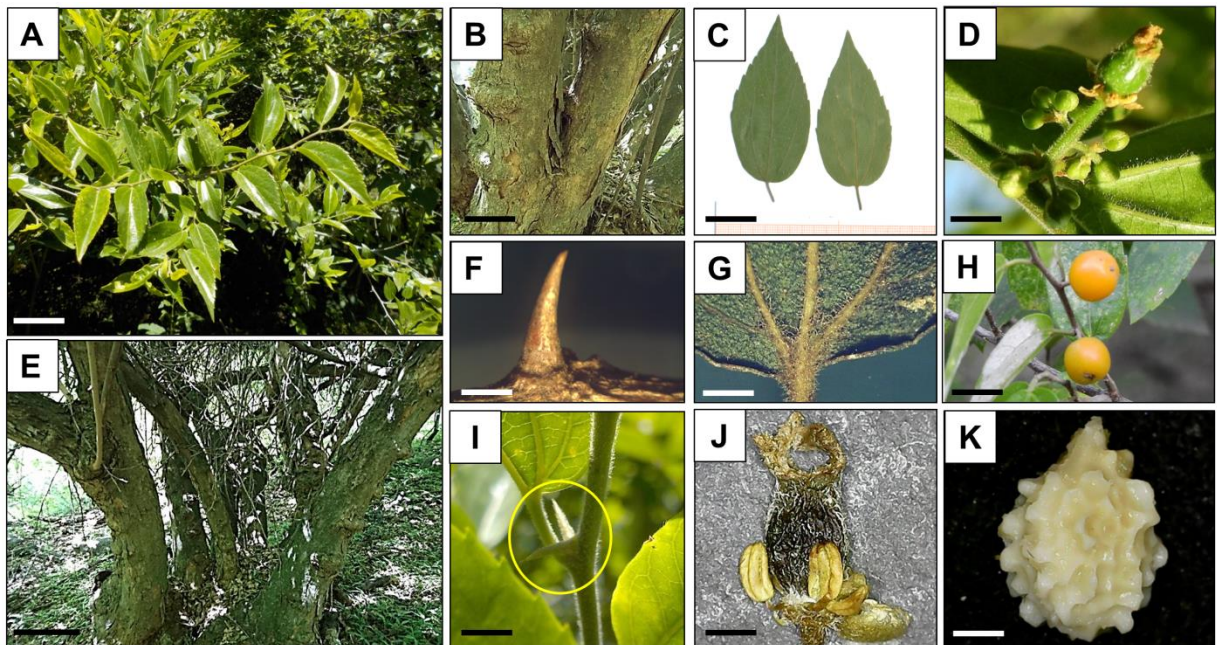


Fig. 46: *Celtis lancifolia*. **A:** Detalle de la rama en zigzag. **B:** Detalle de la corteza rugosa y con segmentos desprendiéndose. **C:** Hojas concoloras, detalle de las hojas en el haz y en el envés. **D:** Detalle de la flor: ovario piloso. **E:** Hábito de crecimiento: árbol escandente. **F:** Detalle espina semi-curva, solitaria. **G:** Detalle del envés de la lámina: pilosa, con contraste de color entre nervaduras y lámina, domacios conspicuos. **H:** Frutos maduros anaranjados *fulvous*. **I:** Detalle de espinas geminadas. **J:** Detalle de la flor: estilo inconspicuo, ramas estigmáticas bífidas y sésiles. **K:** Pireno ovado, apiculado, verrugoso. Escalas: A, 5 cm; B, 30 cm; C, 2 cm; D, 6 mm; E, 1 m; F, 5 mm; G, 2 mm; H, 1 cm; I, 5 mm; J, 1 mm. Fotos **D** y **H** de P. Demaió.

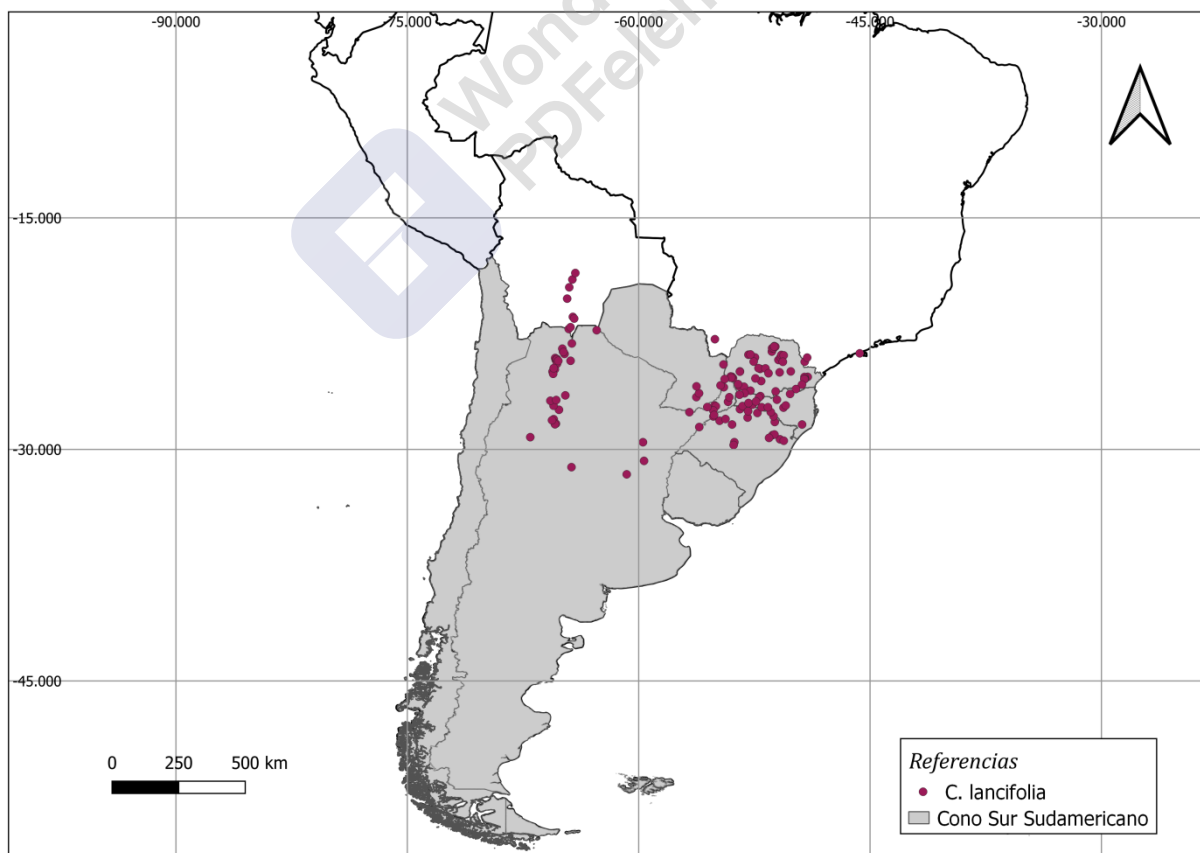


Fig. 47: Distribución geográfica de *Celtis lancifolia*.

Comentarios taxonómicos

Basándose en el indumento de la superficie foliar abaxial, Baehni (1936) ubicó a *C. lancifolia* dentro de la sinonimia de *C. pubescens*, lo que no fue aceptado por Marchioretto (1988). Al analizar el ejemplar tipo de *C. lancifolia* también se observó la presencia de tricomas en la cara abaxial de las hojas; sin embargo, se sospecha que se trata de hojas juveniles y por eso podrían presentar tantos tricomas. Además de esta observación, es importante destacar que en los ejemplares tipo de *C. pubescens* (P00307270 y P00307271) las láminas foliares son enteras y con ápice cuspidado, mientras que el espécimen del tipo de *C. lancifolia* se caracteriza por presentar láminas aserradas con ápice acuminado. Además de las características morfológicas, es importante señalar que *C. lancifolia* es una especie endémica del Cono Sur; en cambio, *C. pubescens* estaría confinada al Norte de América del Sur (Ecuador y Colombia).

Por su parte, sin tener en cuenta las propuestas de Baehni (1936) y Marchioretto (1988), Berg y Dahlberg (2001) ubicaron a *C. lancifolia* en la sinonimia de *C. ehrenbergiana*. Como se mencionó anteriormente (apartado II.4.11.1 de *C. ehrenbergiana*) Henrickson (2010) sugirió que *C. ehrenbergiana* es un sinónimo de *C. iguanaea*. Considerando las características de *C. iguanaea* detalladas en el apartado II.4.11.2 se destaca que esta última especie se caracteriza por ser un arbusto escandente, con hojas con márgenes enteros o con dientes desde el tercio medio o restringidos al tercio superior y drupas maduras menores a 10 mm long., mientras que *C. lancifolia* es un árbol escandente, con láminas con márgenes serrados con dientes desde el tercio inferior hasta el ápice y drupas maduras mayores a 10 mm long. Además si se considera su distribución, *C. iguanaea* habita desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de América del Sur, en cambio como ya se mencionó *C. lancifolia* es endémica del Cono Sur.

Además, *C. lancifolia* puede confundirse con *C. spinosa* o *C. spinosissima*, pero puede diferenciarse de la primera por poseer hábito arbóreo escandente, láminas de 1,5-8,3 long. × 1-4 cm lat., márgenes con dientes desde el tercio inferior, pireno 5-10 × 4-7 mm con apículo de hasta 2,5 mm long., mientras que *C. spinosa* presenta hábito arbustivo escandente, láminas foliares generalmente menores (2-4,5 long. × 1,5-2,5 cm lat.), márgenes con dientes a partir del tercio medio, pireno menor (4-6 × 2-4 mm) con apículo menor a 0,5 mm long. Por otra parte, *C. lancifolia* se distingue de *C. spinosissima* por tener hábito arbóreo escandente, ramas enteras, flores perfectas con estilo inconspicuo a nulo, drupa madura naranja, mesocarpo membranáceo y no ornamentado, mientras que *C. spinosissima* por lo general adquiere hábito arbustivo escandente, ramas surcadas, flores perfectas con estilo conspicuo, drupa madura amarillo pálido (=primrose) y mesocarpo heterogéneo.

A partir de las observaciones de los materiales tipo, descripciones originales, los resultados morfológicos y moleculares de la presente tesis, coincidiendo con Marchioretto



(1988) se rehabilita como entidad independiente a *C. lancifolia*, destacando su particular distribución en el Cono Sur Sudamericano.



III.4.1 CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LOS TAXONES DEL GÉNERO *CELTIS* DEL CONO SUR

1. Espinas de origen caulinar (ápice de braquiblastos espinosos), foliosas o provistas de yemas..... 2
2. Hojas discolores, envés pubescente a velutino, seríceo; tricomas distribuidos por toda la superficie de la lámina, incluyendo las nervaduras; domacios inconspicuos, pubescentes..... ***C. pallida* var. *discolor***
- 2'. Hojas concolores, envés glabro a subglabro; tricomas concentrados en las nervaduras; domacios conspicuos, glabros a ciliados..... ***C. pallida* var. *pallida***
- 1'. Espinas de origen estipular, no foliosas y desprovistas de yemas..... 3
3. Envés foliar pubescente a velutino; tricomas distribuidos a lo largo de toda la superficie de la lámina incluyendo las nervaduras..... 4
4. Ramas, envés foliar, flores y frutos con tricomas ferrugíneos..... ***C. fluminensis***
- 4'. Ramas, envés foliar, flores y frutos con tricomas blancos a amarillentos..... 5
5. Frutos velutinos, suaves al tacto..... ***C. serratissima***
- 5'. Frutos glabros o pilosos y ásperos al tacto..... 6
6. Arbustos escandentes de 3-7 m alt. Láminas foliares de 3-7 × 1-4 cm. Frutos subglabros..... ***C. brasiliensis***
- 6'. Árboles escandentes de 6-10 m alt. Láminas foliares de 6-12 × 3-6 cm. Frutos pilosos a pubescentes..... ***C. clauseniana***
- 3'. Envés foliar glabro a piloso; tricomas, cuando presentes, concentrados a lo largo de las nervaduras foliares y escasos a lo largo de la superficie de la lámina..... 7
7. Flores perfectas con ramas estigmáticas con lóbulos bífidos..... 8
- 7'. Flores perfectas con ramas estigmáticas con lóbulos bilobulados..... ***C. tala***
8. Frutos maduros amarillos, mesocarpo heterogéneo, ornamentado, pireno grande..... ***C. spinosissima***
- 8'. Frutos maduros naranjas, mesocarpo homogéneo, no ornamentado, pireno mediano..... 9
9. Haz foliar opaco, pireno alveolado crateriforme, sin apículo..... ***C. chichape***
- 9'. Haz foliar lustroso, pireno verrugoso, apiculado..... 10
10. Árboles escandentes de hasta 10 m alt.; pecíolo 10-20 mm long., láminas foliares mayores a 4,5 cm long.; estilo inconspicuo a nulo; drupas maduras de hasta 12 mm long., pireno de hasta 10 mm long., apículo de 0,5-2,5 mm long. ***C. lancifolia***
- 10'. Arbustos escandentes de hasta 5 m alt.; pecíolo 3-4 mm long., láminas foliares de hasta 4,5 cm long.; estilo conspicuo; drupas maduras de hasta 10 mm de long., pireno de hasta 6 mm long., apículo de 0,1-0,3 mm long. ***C. spinosa***

III.5 CONCLUSIONES

Los resultados de los análisis filogenéticos obtenidos con regiones genómicas y en combinación con caracteres morfológicos, indican que el género *Celtis* es sin dudas monofilético. Con respecto a los marcadores moleculares empleados, fue evidente la incapacidad del ADN cloroplástico para discriminar claramente a las especies. En cambio, los marcadores nucleares *FA16180b* y *26S* permitieron reconocer hasta 14 taxones de *Celtis* para Sudamérica. La combinación entre caracteres morfológicos y marcadores moleculares (secuencias nucleares) demostró concordancia con los grupos obtenidos en el análisis morfológico del Capítulo 1.

Como novedades de este capítulo en particular se destaca la rehabilitación de *C. lancifolia* para el Cono Sur; y se reporta la presencia de *C. tala* en Bolivia, ampliando así su área de distribución. Como conclusiones generales de esta revisión, para el Cono Sur se reconocen ahora once taxones: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. lancifolia*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala* (clave para las especies del género, apartado III.4.1). Los estudios morfológicos presentados en el Capítulo 1 así como el tratamiento nomenclatural del Capítulo 2 ayudaron considerablemente al reconocimiento de dichas especies. Sin embargo, lamentablemente no se pudieron incluir en el análisis molecular muestras de las especies endémicas de Brasil: *C. brasiliensis* y *C. fluminensis*. Además, resta resolver la verdadera identidad de algunos ejemplares (*C. sp. 5*, *C. sp. 6*, *C. sp. 7*, *C. sp. 8* y *C. sp. 9*).

Por lo tanto, se debe continuar con más estudios y análisis que incluyan más accesiones de las especies del género bajo estudio, otros marcadores moleculares que permitan complementar la información obtenida hasta ahora, así como también estudios de tipo morfológico/ anatómico, reproductivos y/o citológicos.

CAPÍTULO IV:
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *CELTIS*



Imagen: Virginia Y. Mogni

CAPÍTULO IV: ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *CELTIS*

IV.1 INTRODUCCIÓN

IV.1.1 Distribución de las especies de *Celtis* del Cono Sur

En función de las colectas realizadas a campo y la información recabada a partir de los ejemplares de herbario estudiados, y de la consulta de las publicaciones previas de los referentes en el género, las especies del género *Celtis* del Cono Sur presentan la siguiente distribución en Argentina y Sudamérica: *C. brasiliensis* es una especie endémica de la región sudeste brasileña, frecuente en áreas costeras; *C. chichape* es una especie asociada a ambientes higrófilos de Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay; *C. clauseniana* es una especie de amplia distribución, desde el norte de Brasil, Argentina, Paraguay, llegando hasta Bolivia; *C. fluminensis* es una especie frecuente en Brasil, típica de la Mata Atlántica; *C. lancifolia* ocurre en Argentina, Bolivia, Paraguay, y en Brasil en áreas de Mata Atlántica semicaducifolia; *C. pallida* var. *pallida* presenta una distribución disyunta, habita en los distritos áridos del sur de EE.UU. y México, y en Sudamérica en Argentina y Paraguay (Dottori y Hunziker, 1994); *C. pallida* var. *discolor* es frecuente en el sector oeste de Argentina y Paraguay (Oakley & Prado, 2013a), llegando hasta Bolivia; *C. serratissima* se extiende desde Bolivia y Paraguay hasta el Brasil, donde se la encuentra a orillas de ríos y bosques en galería; *C. spinosa* se encuentra en áreas higrófilas desde el estado de Santa Catarina de Brasil, hasta la Isla Martín García de la provincia de Buenos Aires, Argentina; *C. spinosissima* es típica de comunidades higrófilas en Argentina, Paraguay y Brasil; y *C. tala* es típica en la Argentina, llegando hasta Uruguay y el sudeste de Brasil. En la provincia de Buenos Aires, más específicamente a lo largo del litoral, es parte fundamental de los conocidos “talaes” (Hunziker y Dottori, 1976).

IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1 Recopilación de datos

Se construyó una base de datos con el fin de recopilar el máximo de información disponible sobre colectas y observaciones de las distintas especies del género *Celtis* en Sudamérica. Para ello se recurrió a diversas fuentes de información: ejemplares voucher colectados durante los viajes de campaña, datos de especímenes de *Celtis* presentes en herbarios de Brasil (provistos por Henrique Borges Zamengo de Souza-SP-Brasil-), listados de exsiccata tomados de bibliografía sobre el género (Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk, 1976; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978), de la tesis doctoral de Prado (1991), de la tesina de grado de Asmus (2016) y de bases de datos disponibles en la web (GBIF-Global Biodiversity Information Facility). Además se visitaron y consultaron numerosos herbarios, ya enumerados en el Capítulo 1; en ellos se realizó una revisión de los ejemplares del género *Celtis* existentes en las colecciones, se tomaron los datos correspondientes a dichas colectas, así como también se fotografió todo el material consultado. En muchos casos se debió determinar o redeterminar ejemplares que no poseían identificación alguna, o ésta fue considerada incorrecta.

Además de los herbarios visitados personalmente, se consultaron portales virtuales de herbarios internacionales, tales como: Kew Royal Botanic Gardens (<http://www.kew.org/herbcat>), Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), Re flora - Herbario Virtual. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>), y JStor Global Plants (<http://plants.jstor.org>). Asimismo, se tuvieron en cuenta registros de la plataforma iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>) y del proyecto “tala” organizado por la iniciativa de experimentos colaborativos, disponible en <https://www.argentinat.org/projects/proyecto-tala>.

Con el fin de realizar una curaduría de los registros de bases de datos virtuales, éstos fueron chequeados empleando la bibliografía citada anteriormente, o revisando los registros propios de los herbarios nacionales e internacionales visitados (en el caso de que los especímenes o sus duplicados listados en los portales web, se encontraran disponibles en las instituciones visitadas). Cuando los especímenes listados en bases de datos de internet no se encontraban citados ni en la bibliografía ni en existencia en los herbarios visitados, se recurrió a la consulta de imágenes en los sitios web, si éstas estuvieran disponibles (v.g. NYBG, Tropicos, Kew). En el caso de no encontrar imágenes de los especímenes bajo escrutinio, se utilizaron aquellos registros cuya identificación hubiera sido realizada por botánicos reconocidos o taxónomos especializados.

En el caso de ejemplares que no poseían datos de sus coordenadas geográficas ni de elevación, se tuvieron únicamente en consideración aquellos con al menos información de la

localidad de colección, para poder estimar su georreferenciación mediante la utilización de atlas de rutas y los programas Google Earth y/o Google Maps. Las ocurrencias dudosas u ostensiblemente fuera del rango de distribución normal del género o de la especie considerada ('outliers') fueron excluidas del análisis. Por otra parte, se debió realizar un trabajo minucioso para chequear y comparar los datos recabados en los distintos herbarios con los recopilados de otras fuentes de datos, a fin de eliminar duplicados, incorporar ejemplares en el caso de que fuera necesario, o reflejar los cambios realizados durante las redeterminaciones efectuadas en las visitas a otras colecciones de herbarios.

Con toda esta información se elaboró una planilla conteniendo información sobre: especie, fecha de colecta, código de institución (acrónimo de herbario) y número de catálogo de la exsiccata, base del registro (espécimen, muestra, observación), nombre y número de colector, identificador/determinador, país, provincia, departamento y localidad de colecta, latitud y longitud y elevación de la ocurrencia, y otras observaciones pertinentes (en general referidas al ambiente donde fue colectado o características fenotípicas o fenológicas del individuo).

IV.2.2 Construcción de mapas de distribución y análisis biogeográfico de las especies del género *Celtis*

Se mapearon todos los individuos registrados utilizando el programa DIVA-GIS 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012) y Qgis 3.22.2 (QGIS Development Team, 2022). Se utilizaron los mapas preexistentes bajo el criterio ecorregional de Dinerstein *et al.* (2017) debido a, en primera instancia, la disponibilidad de los archivos shapefiles para realizar los mapeos, y en segundo lugar porque hay evidentes coincidencias con la delimitación de muchas regiones biogeográficas. Adicionalmente, en el mapa base se delinearon las áreas correspondientes a los BSEN (*sensu* Särkinen *et al.*, 2011) y al Chaco Serrano, el Delta del río Uruguay y las Pampas húmedas Uruguayas (*sensu* Morales *et al.*, 2019), de manera de ampliar y clarificar el marco de referencia biogeográfico. Este mapa base se puede ver en la Fig. 48, en el cual aún no se colocaron los puntos de registro de los distintos ejemplares de los distintos taxones considerados.

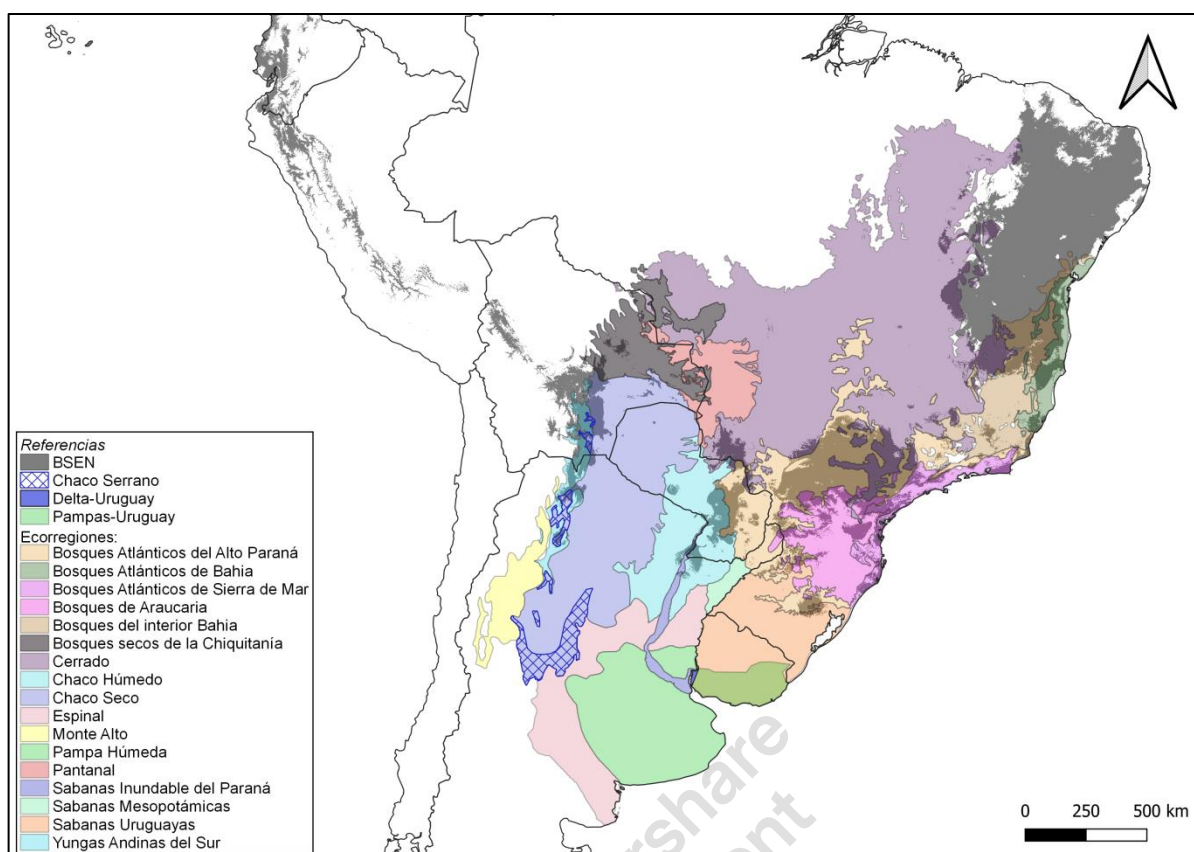


Fig. 48: Mapa base de consenso, con las regiones biogeográficas delimitadas según los siguientes trabajos: BSEN, Särkinen *et al.*, 2011, Chaco Serrano, Delta y Pampa Uruguay según Morales *et al.*, 2019 y las ecorregiones linderas según Dinerstein *et al.* (2017).

Con respecto a la representación de cada espécimen o colecta de material de *Celtis* del Cono Sur, sobre los mapas correspondientes a cada taxón, se procedió del siguiente modo:

1. todos los ejemplares fueron representados por un círculo de un tamaño razonable con respecto al tamaño del mapa sobre el cual se lo aplicó, adoptándose un color específico para cada especie, o de cada variedad en el caso de los taxones correspondientes a *C. pallida*.
2. los ejemplares de colectas propias a campo y/o de herbarios que hubieran sido revisados personalmente, o aquellos ejemplares de bases digitales de herbarios de muy buena resolución y sobre los cuales no quedó duda alguna en cuanto a su identidad, fueron representados por círculos completos del color asignado.
3. En cambio, aquellos provenientes de otras fuentes de información de otra naturaleza, tal como los registros de la plataforma iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>) y del proyecto “tala” organizado por la iniciativa de experimentos colaborativos, disponible en la misma plataforma (<https://www.argentinat.org/projects/proyecto-tala>), se optó por representarlos con una circunferencia, es decir, lo que coloquialmente podría denominarse de ‘círculo vacío’, y del mismo color correspondiente al taxón considerado.

Para la estimación de las áreas de endemismo, se construyó un mapa de riqueza, es decir el número de especies distintas observadas en cada celda de una cuadrícula o grilla. Para ello se usó la herramienta *point-to-grid richness analysis* disponible en DIVA-GIS,



empleando una grilla de celdas de $0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$ ($55,5 \times 55,5$ km). Se aplicó la opción “circular neighborhood”, con un diámetro cercano a 2° (Hijmans y Spooner, 2001). Luego, se analizó la presencia-ausencia de las distintas especies de *Celtis* observadas en cada cuadrante dentro de la grilla.



IV.3 RESULTADOS

IV.3.1 Recopilación de datos

Inicialmente se colectaron, muestrearon y mapearon en total 194 especímenes en un principio pre-identificados como *Celtis tala*, *C. pallida*, *C. brasiliensis*/*C. pubescens*, *C. chichape*, *C. iguanaea* y ocho especímenes que no se pudieron asignar preliminarmente a ninguna especie debido a que presentan características intermedias. Luego de todos los análisis y estudios realizados durante este trabajo de tesis doctoral (morfológico, taxonómico y nomenclatural, y finalmente a nivel molecular), sumado al escrutinio detallado de todos los ejemplares de herbarios nacionales e internacionales a los que se pudo acceder, el total de especímenes ascendió a 1.401, los cuales se atribuyeron del siguiente modo: 143 a *C. chichape*, 336 a *C. clauseniana*, 147 a *C. lancifolia*, 80 a *C. pallida* var. *discolor*, 253 a *C. pallida* var. *pallida*, 71 a *C. serratissima*, 58 a *C. spinosa*, 178 a *C. spinosissima* y 135 a *C. tala*. Sin haber realizado colectas propias, se analizó y mapeó además la distribución biogeográfica de *C. brasiliensis* (66) y *C. fluminensis* (48), dando un total general de 1.515 especímenes de *Celtis* mapeados.

IV.3.2 Construcción de mapas de distribución y análisis biogeográfico de las especies del género *Celtis*

IV.3.2.1 *Celtis brasiliensis*

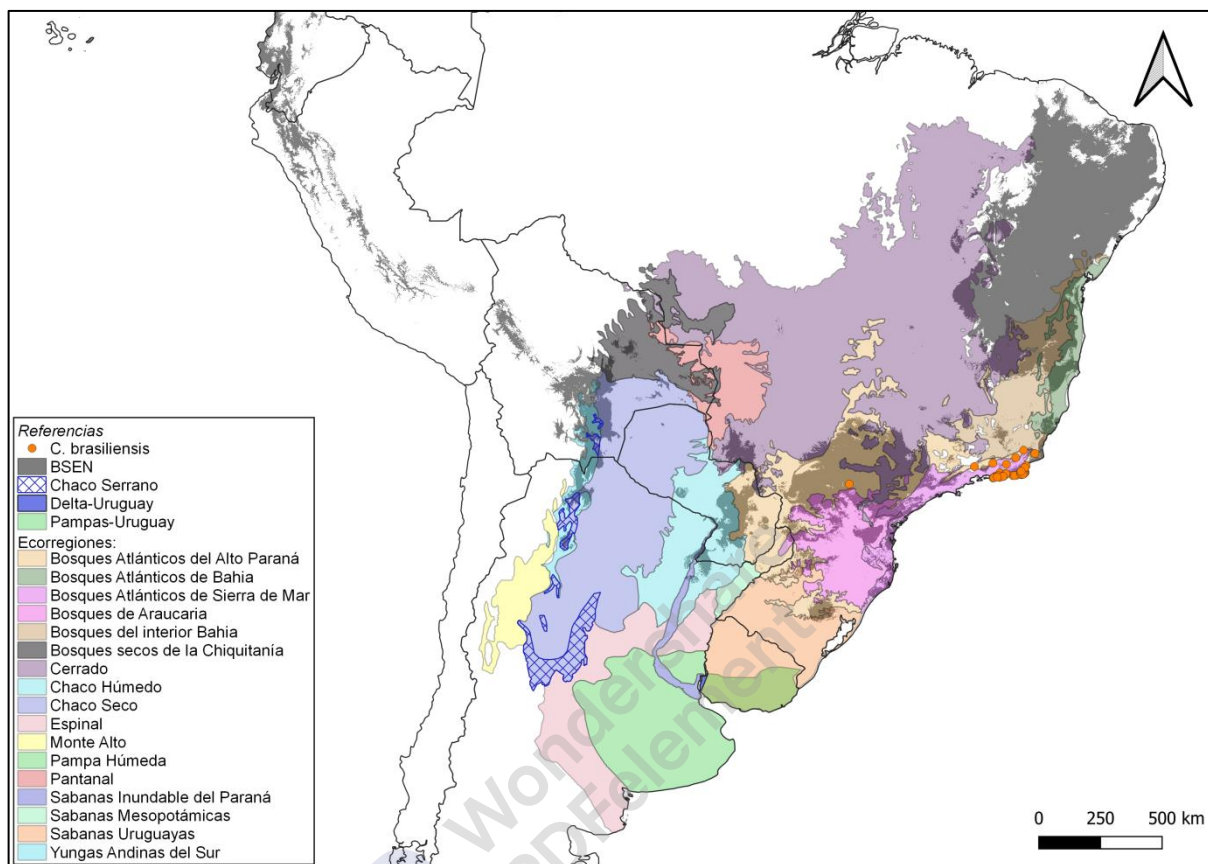
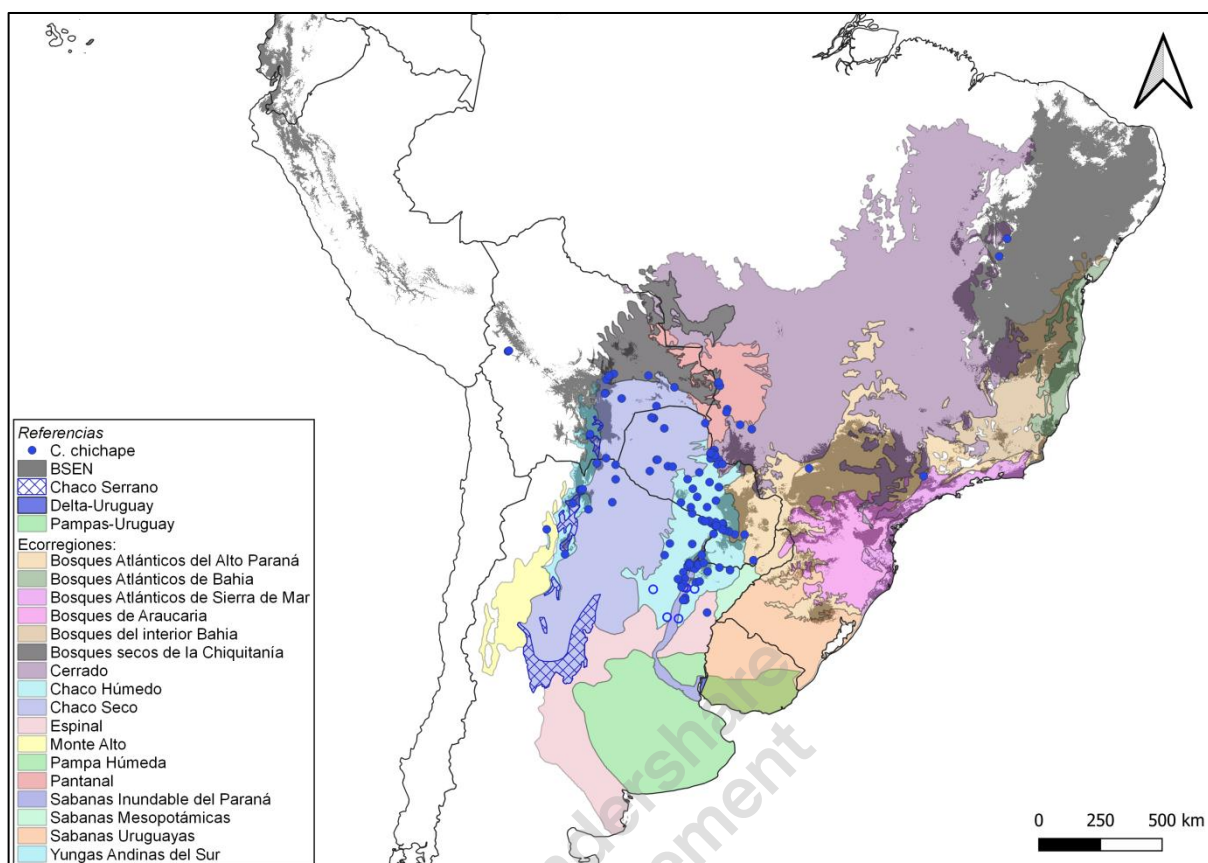


Fig. 49: Distribución *Celtis brasiliensis*.

La distribución biogeográfica de *C. brasiliensis*, especie endémica de la República Federativa de Brasil, está prácticamente confinada al Estado de Río de Janeiro, aunque presenta además una única colecta en el Estado de Paraná que es lo que explica su presencia en el Cono Sur y, en consecuencia, en este trabajo de tesis. Al parecer es una especie restringida al tipo de vegetación que se denomina en Brasil 'Restingas', que consiste en un ecosistema muy peculiar sobre suelos arenosos bajo la influencia marina costera. También ha sido registrada en la llamada 'Mata Atlântica da Serra do Mar', es decir los Bosques Atlánticos de la Sierra del Mar de la costa atlántica brasileña. La única colecta fuera del Estado de Rio de Janeiro parece registrarse en el límite entre dos unidades de bosques higrófilos brasileños: los Bosques de Araucaria y los Bosques Atlánticos del Alto Paraná.

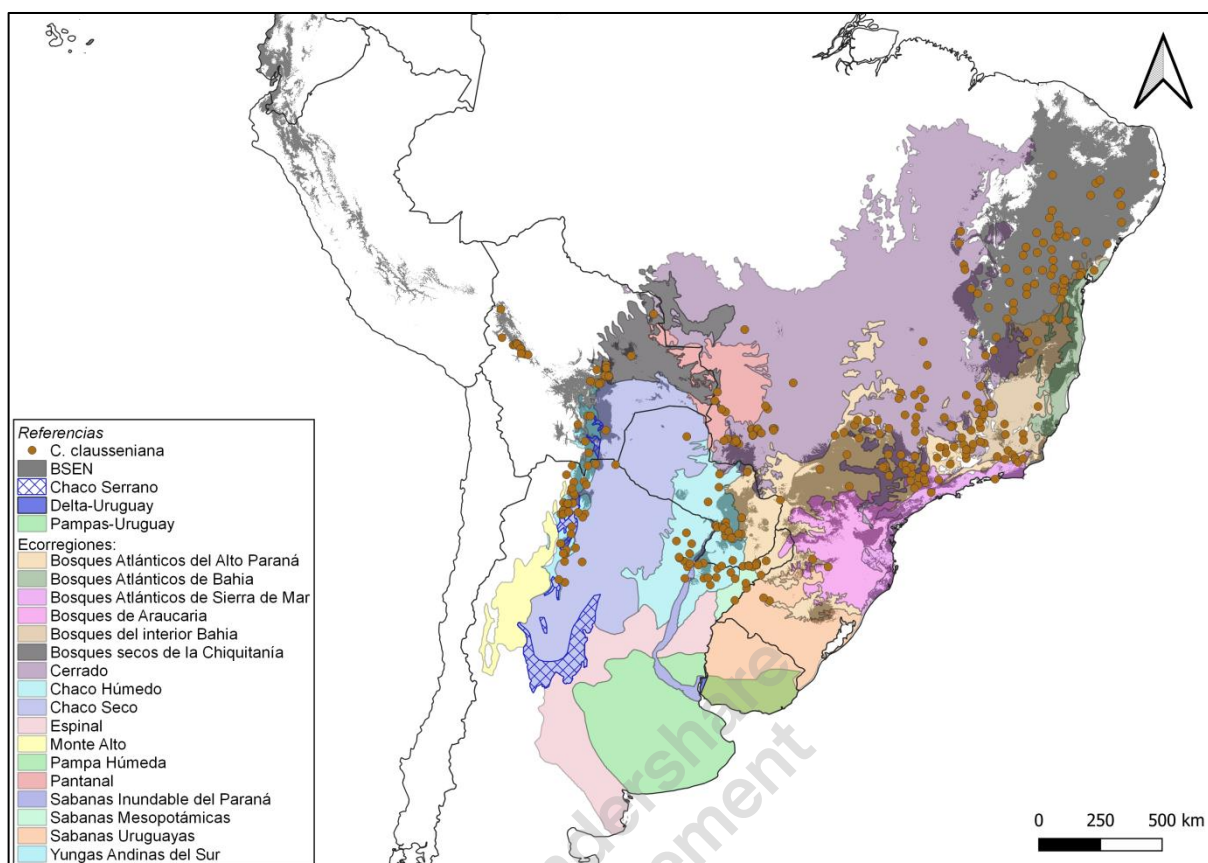
IV.3.2.2 *Celtis chichape*Fig. 50: Distribución *Celtis chichape*.

La distribución de *C. chichape* abarca al menos cuatro países sudamericanos: Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay. En Brasil se observan dos colectas aisladas en el nordeste, en zonas al parecer transicionales entre los ecosistemas secos de la Caatinga (pertenecientes a los BSEN; Prado, 2003) y las sabanas del Cerrado. Otras dos colectas de dicho país están localizadas en áreas correspondientes a los Bosques Atlánticos del Alto Paraná, aunque también podrían corresponder a enclaves de BSEN dentro de dicha unidad de vegetación, como las reportadas por Biral y Prado (2012). Ya más al sur, en Paraguay, Bolivia y en el nordeste y noroeste de Argentina, se puede observar que *C. chichape* suele estar muy ligada a ambientes relativamente húmedos y a vegetación de tipo riparia; también surge clara evidencia sobre esto de la lista de especies acompañantes, en su gran mayoría típicas de ambientes riparios. Ciertamente, hay numerosas colectas próximas al sistema fluvial del Río Paraná, Paraguay y sus afluentes (como el Pilcomayo y el Bermejo), en particular en la región del Chaco Húmedo. Debido a estas últimas características de su distribución, no debe sorprender que *C. chichape* sea una especie relativamente escasa en las planicies xerofíticas y salino-alcálinas del Chaco *s.str.* (Prado, 1993a, b), excepto en proximidades de ambientes más higrófilos dentro de la extendida matriz chaqueña. En cambio, en Bolivia y noroeste de Argentina se la observa a esta especie en los sectores



ocupados por BSEN de la Chiquitanía (Serranías de Santiago y Chiquitos) y en las estribaciones subandinas de esa región de ambos países, donde es esperable encontrarla en bosques de la Selva Pedemontana (Prado, 1995) y zonas ecotonaes con el Chaco Serrano, pero siempre vinculada a ambientes higrófilos.

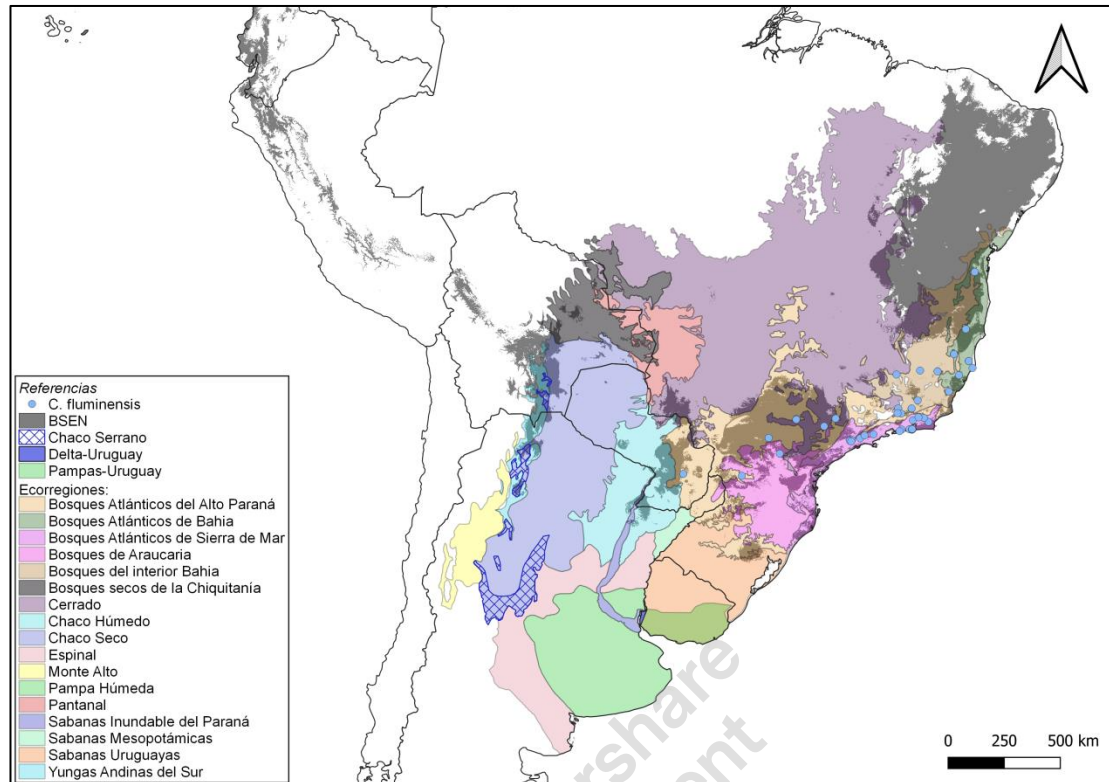


IV.3.2.3 *Celtis clausсенiana*Fig. 51: Distribución *Celtis clausсенiana*.

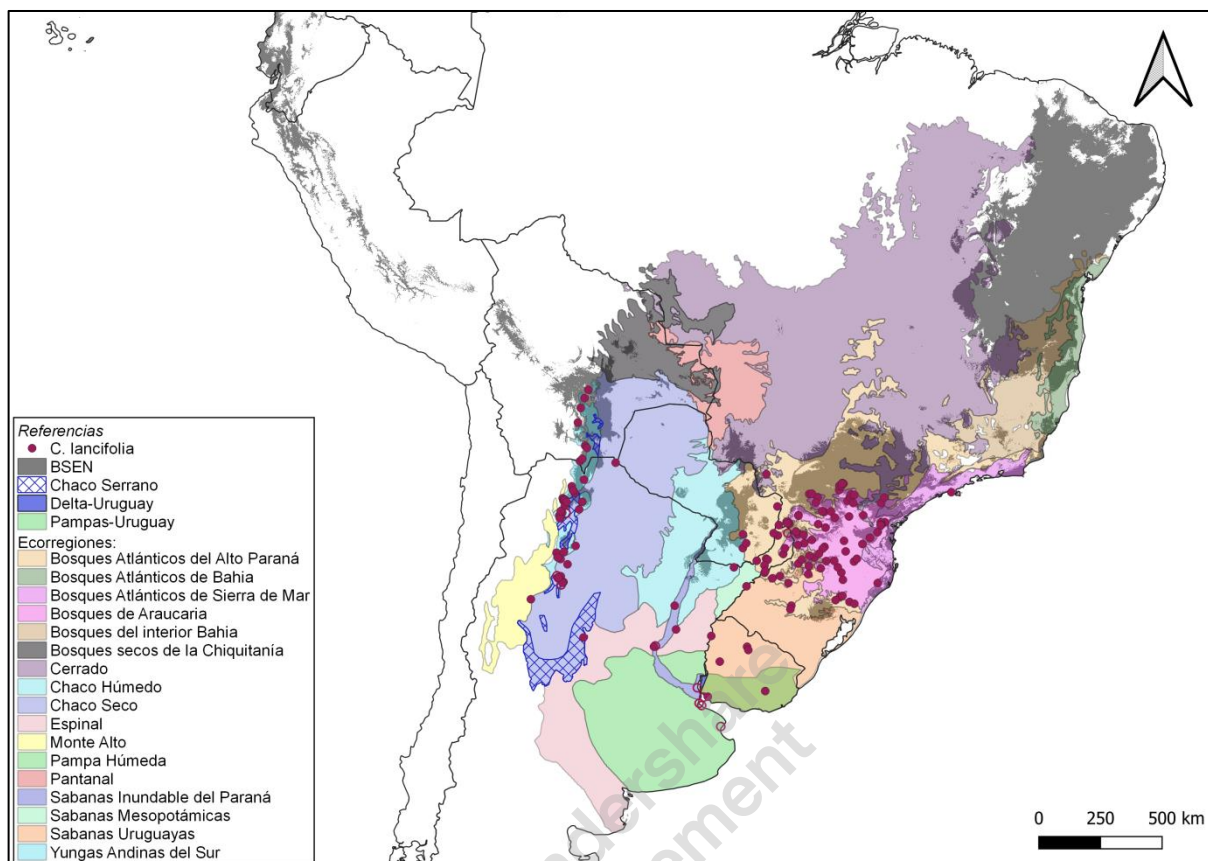
Por su parte, la distribución de *C. clausсенiana* abarca los mismos cuatro países sudamericanos por los que se extendía la especie anterior: Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay. Sin embargo, una diferencia crucial entre ambas es la mayor cantidad de colectas existentes (muchas de ellas bajo el nombre de *C. pubescens*; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978; Prado, 1991), y otra la relativa facilidad con la que se puede distinguir a *C. clausсенiana* de todo el resto de las especies del subgénero *Mertensia*: la notoria escabrosidad de la cara adaxial de sus hojas. En el nordeste de Brasil se puede observar que esta especie es muy frecuente en los BSEN, en el así llamado 'Núcleo Caatingas' de este tipo de bosques y matorrales (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000; Prado, 2003). Luego continúa su distribución a través del Brasil Central, en enclaves de BSEN dentro de la matriz de las sabanas del Cerrado o en sectores de bosques secos entremezclados con la extendida vegetación semidecidual del este de Minas Gerais. Posteriormente, vuelve a haber una gran concentración de colectas de *C. clausсенiana* en los manchones de BSEN del Estado de São Paulo. En el oeste del Pantanal y norte de Paraguay esta especie ocurre en los fragmentos de BSEN sobre afloramientos calcáreos típicos de esta región (Ratter *et al.*, 1988), y más hacia el sur en intrusiones de BSEN dentro del Chaco Húmedo (por ejemplo en bosques denominados BTAB; Prado, 1993a), y se extiende a lo largo y ancho del 'Núcleo

Misiones' de distribución de los BSEN (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000): sur de Misiones, norte de Corrientes, este de Chaco y Formosa, y el Paraguay lindero. Ha sido poco colectada en la Chiquitanía del norte de Paraguay y sur de Bolivia, probablemente debido al relativamente bajo número de expediciones botánicas de colección en esta región y a su notoria inaccesibilidad sin vehículos especiales. En cambio, abundan las colectas en toda la extensión de la Selva Pedemontana (*sensu* Prado, 1995) o Núcleo Pedemontano, sobre las estribaciones inferiores de las Sierras Subandinas del noroeste de Argentina y suroeste de Bolivia, hasta muy próximo al límite con Perú. Debe notarse también la casi total ausencia de ejemplares colectados dentro de la extensa planicie chaqueña, donde seguramente los suelos muy desfavorables con pH alcalino y las frecuentes heladas invernales limitan la expansión de esta especie.



IV.3.2.4 *Celtis fluminensis*Fig. 52: Distribución *Celtis fluminensis*.

La distribución de *C. fluminensis* concuerda (en su mayor parte) con los bosques y selvas higrófilas de la Mata Atlântica brasileña, desde Bahía, Espírito Santo y Rio de Janeiro, y ha sido colectada también en bosques del estado de Minas Gerais linderos con este último. También fue encontrada en los Bosques de Araucaria y en Bosques Atlánticos del Alto Paraná de São Paulo y en el este de Paraguay. Se trata de una especie evidentemente adaptada a climas más húmedos que el correspondiente a varias de las otras especies del sugénero *Mertensia*. Es posible que algunas de las colectas hayan sido hechas en fragmentos de BSEN inmersos dentro de la matriz de selvas húmedas, pero con certeza eso sería más bien marginal para esta especie. Por el momento no se tiene información de especies acompañantes.

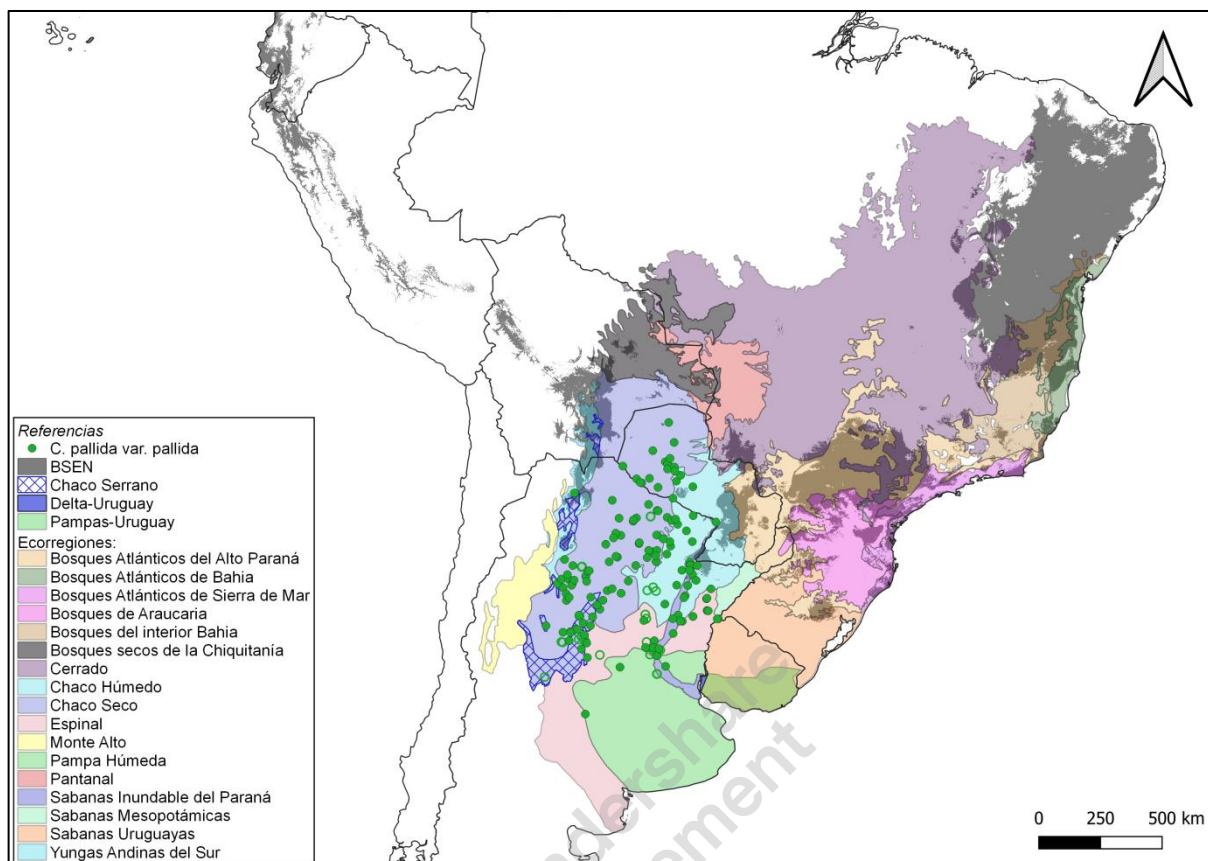
IV.3.2.5 *Celtis lancifolia*Fig. 53: Distribución *Celtis lancifolia*

La distribución de *C. lancifolia*, nuevamente una especie totalmente ausente de las planicies chaqueñas, en su mayor parte concuerda con ambientes orófilos o mesetas de mediana a baja altitud, y muchas veces vinculadas a los BSEN. Ha sido colectada frecuentemente en partes del planalto brasileño donde se extienden los Bosques de Araucaria (una de las pocas áreas del Brasil donde puede llegar a nevar ocasionalmente), y también en regiones algo elevadas de la lindera Misiones, Argentina. Un ambiente algo semejante pero menos elevado es la mitad norte de Uruguay, donde se la encuentra sobre suelos de origen basáltico con afloramientos cristalinos que registran altitudes algo mayores a las de la mitad sur del mismo país (asimilable a la región pampeana húmeda). También fue colectada en ambientes de Chaco Serrano o ecotonos con unidades de vegetación vecinas de los BSEN, en las provincias argentinas de Córdoba, Catamarca, Tucumán, Salta y Jujuy, y en ambientes orófilos semejantes del sur de Bolivia. Entre sus especies acompañantes se incluye a especies orófilas del noroeste argentino como: *Cedrela fissilis*, *Lithraea molleoides*, *Senegalia etilis* (Speg.) Seigler & Ebinger, *Senegalia tucumanensis* (Griseb.) Seigler & Ebinger, *Tipuana tipu*, y *Zanthoxylum coco*. Deben destacarse sin embargo varias colectas a muy poca altura por sobre el nivel del mar en ambientes más bien higrófilos, en las provincias de Corrientes y Entre Ríos, en el valle del Río Paraná, y en los

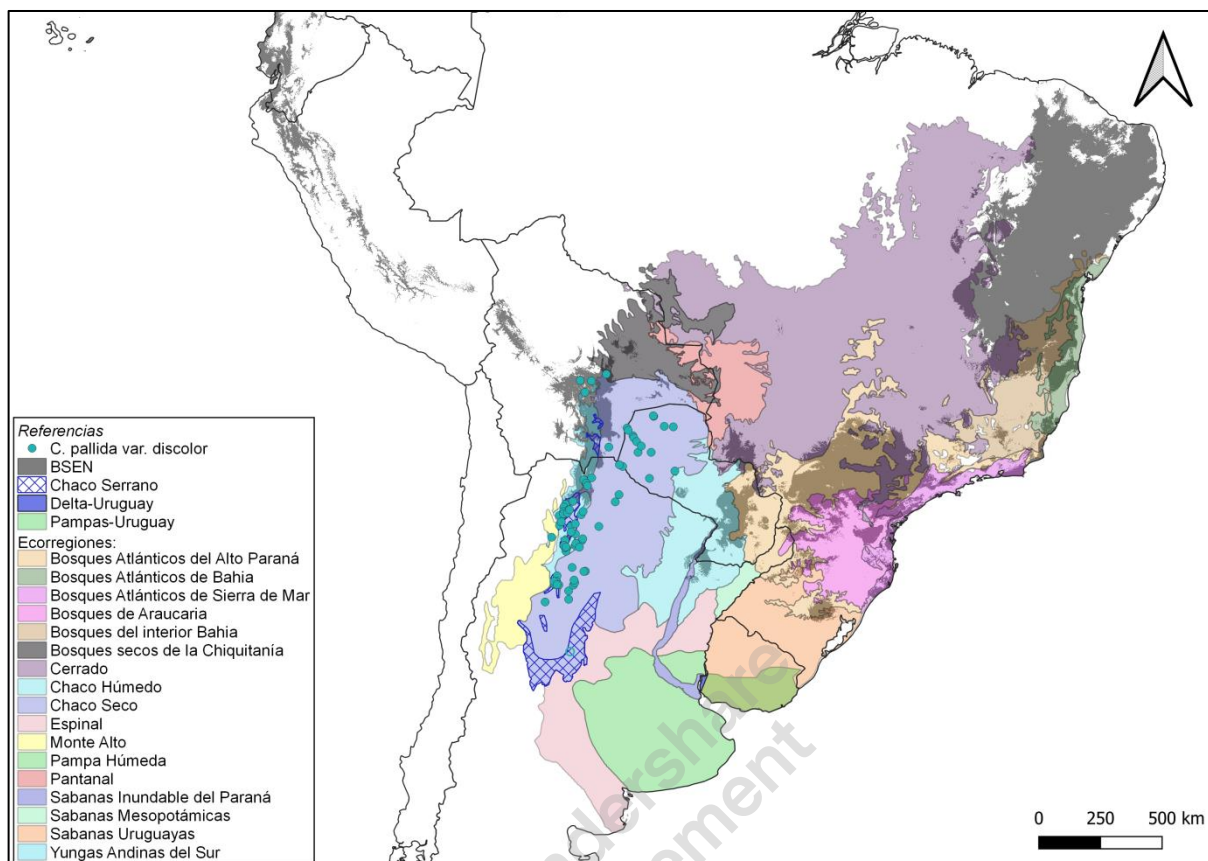


talares de la costa bonaerense e Isla Martín García, y una colecta en la zona Pampeana del sur de Uruguay.

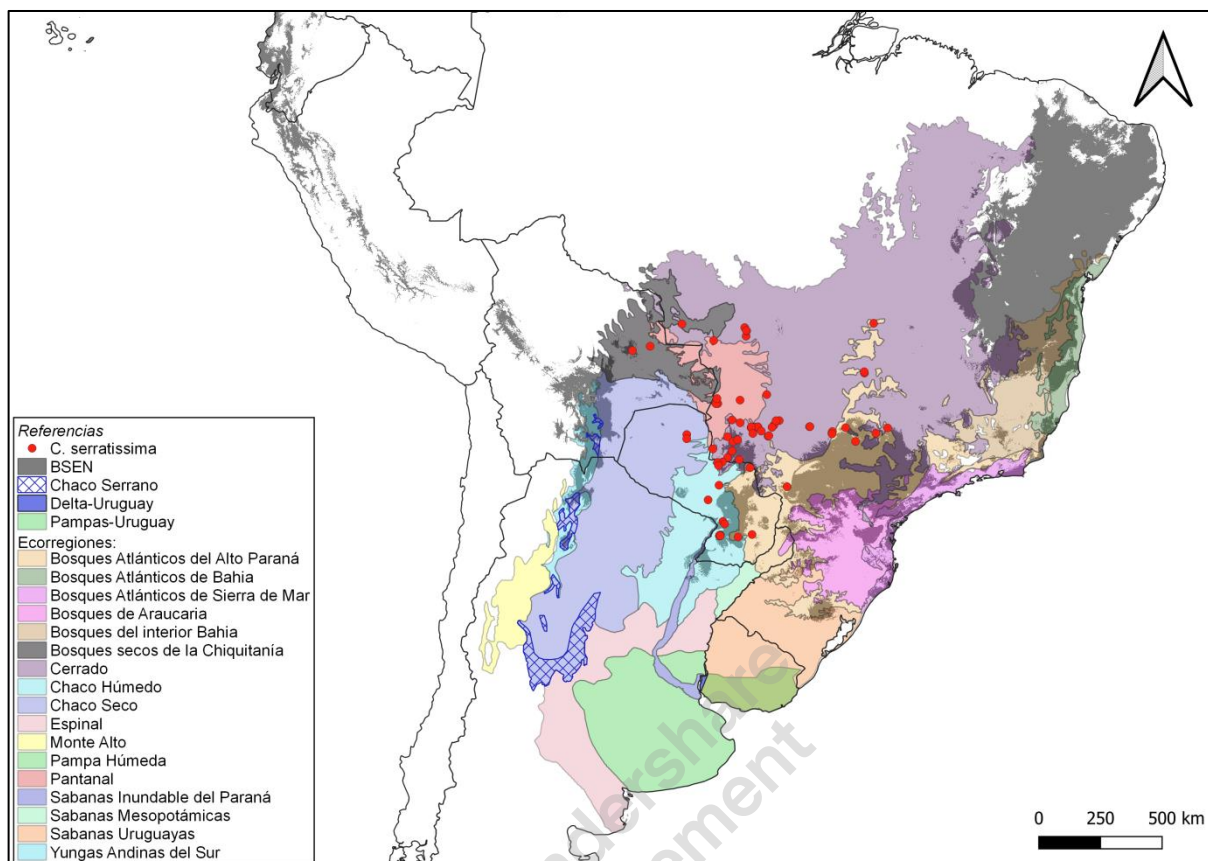


IV.3.2.6 *Celtis pallida* var. *pallida*Fig. 54: Distribución *Celtis pallida* var. *pallida*.

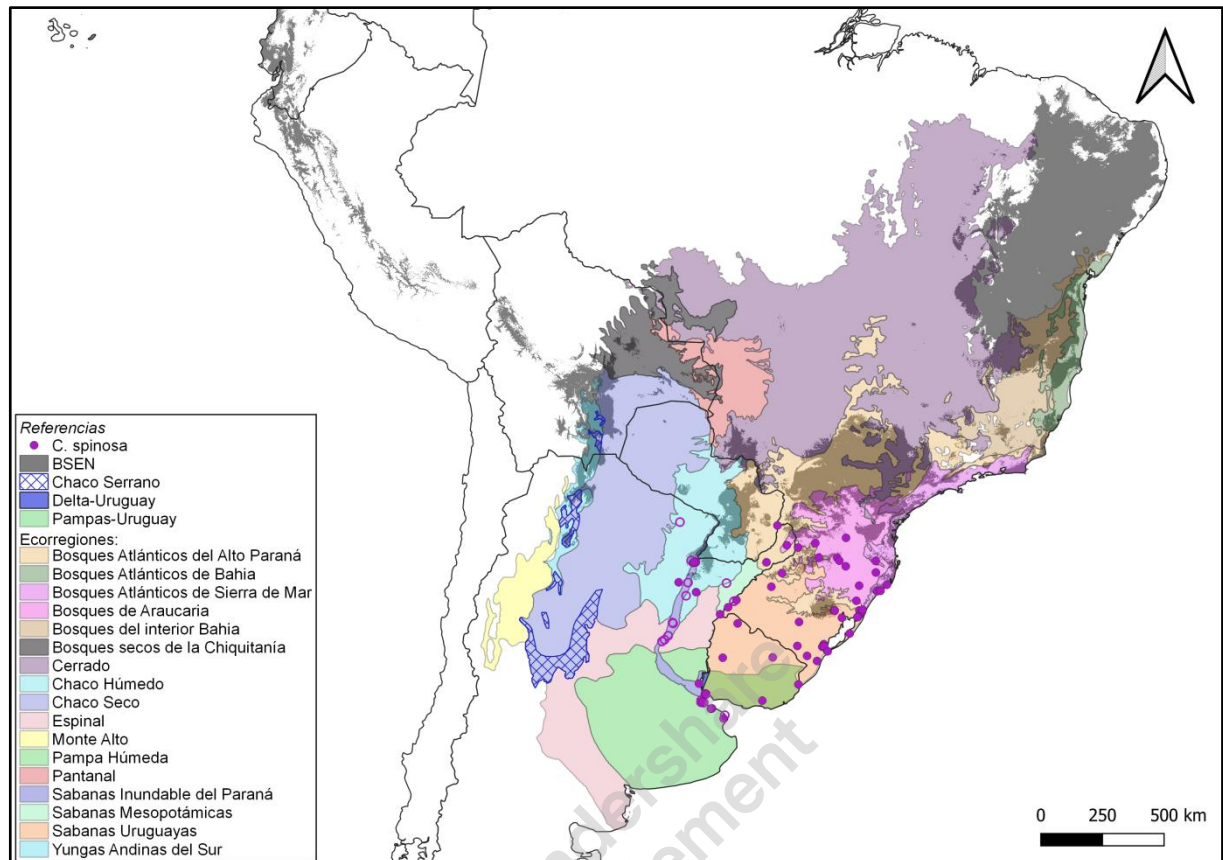
Esta especie y variedad, *C. pallida* var. *pallida*, puede ser caracterizada como la más chaqueña por antonomasia, de todas los taxones del subgénero *Mertensia*, sino se considera su notable disyunción en América del Norte. Salvo muy raras ocasiones, todas sus colectas sudamericanas se localizan plenamente dentro de la gran planicie de origen sedimentario-eólico (en profundidad), y otras veces producto de retrabajo fluvial y en consecuencia aluvial, en superficie. Este arbusto achaparrado y muy espinoso es muy característico de los matorrales chaqueños sobre suelos salino-alcálinos, y es un taxón muy frecuente en el sotobosque de los quebrachales de *Schinopsis balansae* y *S. lorentzii*. Sin embargo, también se la registra muchas veces en sectores de Chaco Serrano y Espinal de la provincia de Córdoba, cuando las condiciones edáficas limitan a muchas otras especies y *C. pallida* var. *pallida* resulta ser una de las pocas que resisten a un ambiente tan exigente y limitante. La abundante lista de especies acompañantes (Anexo I.5) es sin dudas abrumadoramente del Dominio Chaqueño en su totalidad (incluyendo el Espinal).

IV.3.2.7 *Celtis pallida* var. *discolor*Fig. 55: Distribución *Celtis pallida* var. *discolor*.

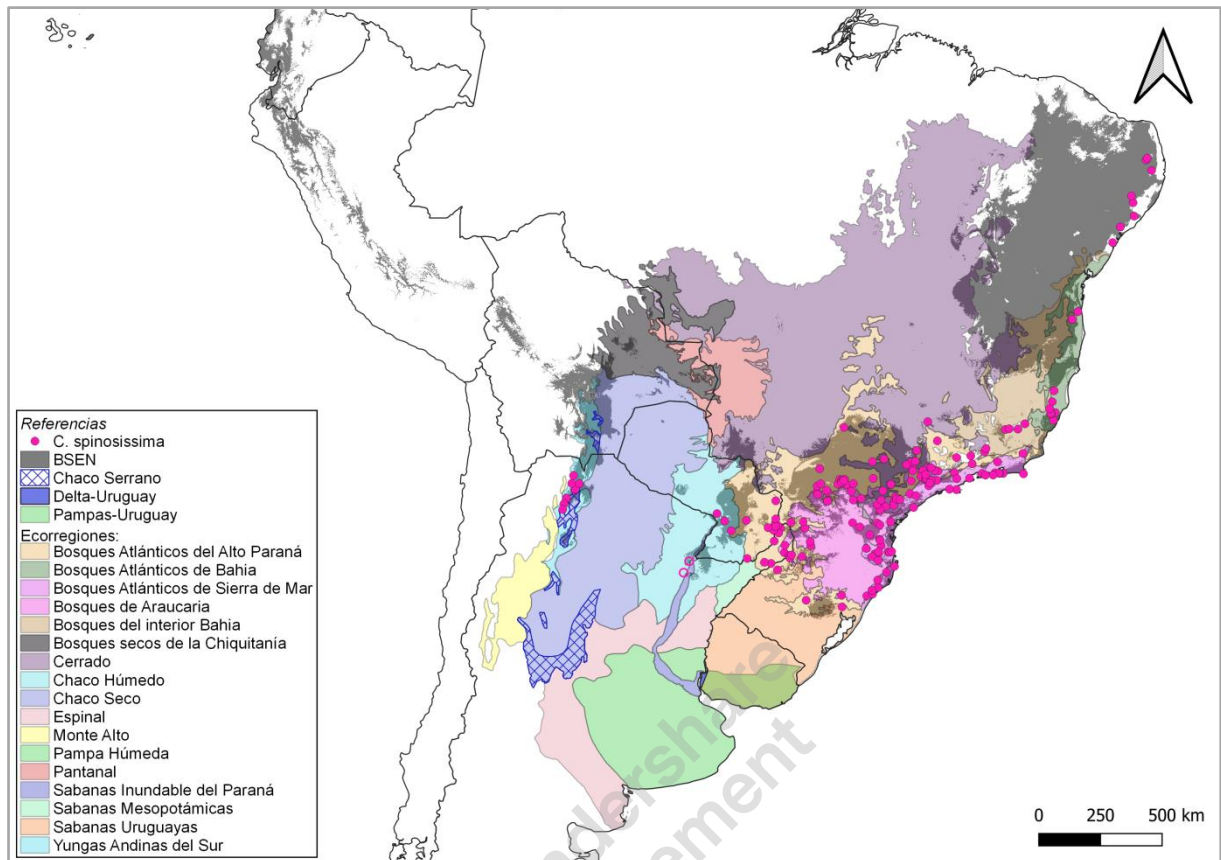
Esta especie y variedad, *C. pallida* var. *discolor*, también puede ser caracterizada como muy chaqueña por su distribución concentrada en el Chaco Seco del oeste del Gran Chaco (también llamado Chaco Occidental). Salvo muy raras ocasiones, todas sus colectas se localizan plenamente dentro de la gran planicie chaqueña en su sector más seco, o en el Chaco Serrano del oeste de la provincia biogeográfica y sus ecotonos con unidades vecinas de vegetación de Yungas. Nuevamente se trata de un arbusto achaparrado y espinoso, fácilmente identificable a campo por su porte relativamente bajo y el envés foliar notoriamente blanco-grisáceo (de ahí el epíteto varietal 'discolor'). También es muy característico de los matorrales, y es frecuente en el sotobosque de los quebrachales de *S. lorentzii*. Nuevamente, la abundante lista de especies acompañantes (Anexo 1.5) es claramente chaqueña en su totalidad.

IV.3.2.8 *Celtis serratissima*Fig. 56: Distribución *Celtis serratissima*.

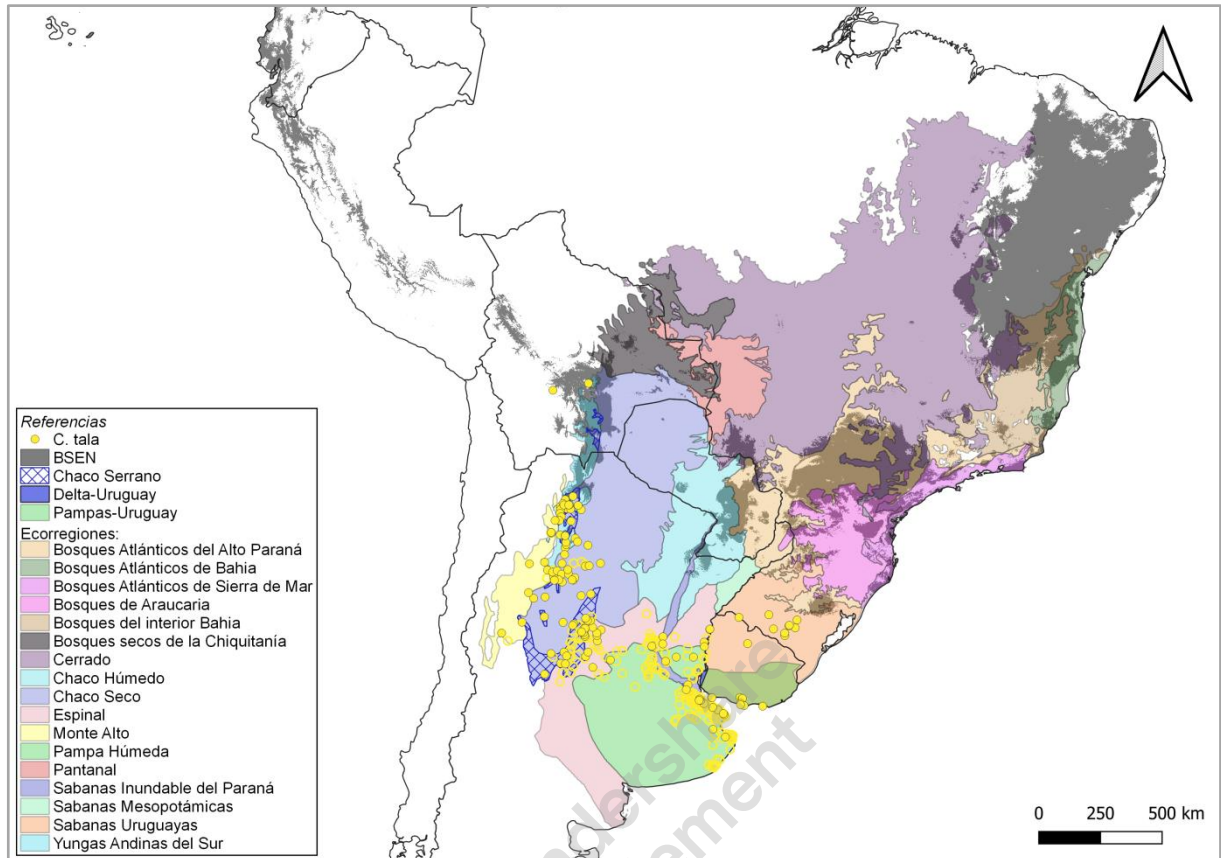
Esta especie del subgénero *Mertensia*, *C. serratissima*, es la única claramente vinculada casi con exclusividad a ambientes de sabanas y pastizales del centro de Brasil (Cerrados) y del continente sudamericano. La especie ha sido registrada para tres países: Brasil, Bolivia y Paraguay, y en casi todos los casos los comentarios ambientales remiten a comunidades de pastizales o de sabanas, a veces como intrusiones dentro de otras comunidades boscosas, pero también en proximidades de áreas riparias. Las especies acompañantes consignadas (Anexo 1.5) incluyen a especies características de ambientes abiertos y sabanoideos como: *Acrocomia aculeata*, *Astronium fraxinifolium* Schott, *Fagara rhoifolia* (Lam.) Engl. En otros casos, esas acompañantes son más bien características de ambientes riparios o al menos higrófilos como *Guazuma ulmifolia* Lam., *Myrsine laetevirens* (Mez) Arechav., *Pouteria gardneriana* (A. DC.) Radlk., *Terminalia triflora* (Griseb.) Lillo y *Trichilia elegans* A. Juss.

IV.3.2.9 *Celtis spinosa*Fig. 57: Distribución *Celtis spinosa*.

La distribución de esta especie, cuya historia taxonómica ha sido tan compleja pues fue virtualmente ignorada por mucho tiempo, muestra rasgos biogeográficos vinculados a cursos de agua y zonas riparias: talares de la costa bonaerense, valles de los ríos Paraná y Uruguay, y algunos bosques de la costa atlántica del sur de Brasil. Puede estar relacionada al Chaco y los BSEN, pero siempre en intrusiones higrófilas dentro de esos grandes biomas. Las especies acompañantes ratifican estas caracterizaciones, con especies de bañados e higrófilas como: *Baccharis punctulata* DC., *Copernicia alba* Morong, *Erythrina crista-galli* L., *Salix humboldtiana* Willd., *Sapium haemospermum* Müll. y *Vachellia caven* (Franceschi et al., 1985).

IV.3.2.10 *Celtis spinosissima*Fig. 58: Distribución *Celtis spinosissima*

Como se ha clarificado anteriormente y en detalle, esta especie (*C. spinosissima*) fue usual y erróneamente denominada *C. iguanaea*, este último un taxón del Caribe y zonas costeras cercanas (Zamengo *et al.*, 2020a). Su distribución está vinculada a selvas húmedas de la Mata Atlântica de la costa oceánica brasileña y a los Bosques Atlánticos del Alto Paraná, llegando hasta las selvas húmedas de Misiones y del este del Paraguay. Está ausente, sin embargo, de los Bosques de Araucaria (ubicados a mayor altitud y en términos relativos mucho más 'fríos'); también es notable su absoluta ausencia de la vegetación chaqueña de la llanura chaco-pampeana y de las sierras del centro de la Argentina. Está presente en cambio en el noroeste argentino, en las selvas húmedas de las Yungas por encima de los BSEN que conforman el primer piso altudinal de estos interesantes ecosistemas.

IV.3.2.11 *Celtis tala*Fig. 59: Distribución *Celtis tala*.

El emblemático 'tala árbol', *C. tala*, la especie con el más claro hábito arbóreo de todas dentro del subgénero *Mertensia* del Cono Sur, que fuera definitivamente restaurada como buena especie por Asmus *et al.* (2018), presenta una distribución muy asociada al Chaco Occidental o Seco y a la provincia del Espinal. Referido a esta última provincia biogeográfica, esta leñosa es muy característica y frecuente en los talaes de la costa bonaerense, y ahora se agrega su presencia en la costa del Río de La Plata del sur del Uruguay. Esta especie ha sido también colectada en sectores de la provincia biogeográfica del Monte, en su mitad norte vecina al Chaco Seco. Una novedad importante es la aparición de colectas en Bolivia, donde la especie no había sido registrada hasta ahora. En cambio, sí se conocía su presencia en el sur de Brasil (en Río Grande do Sul) y en el norte del Uruguay. Sin embargo, este mapa presentado aquí permite visualizar con mayor integridad el importante grado de distribución de la especie en el sur del Brasil, y en consecuencia se puede inferir también la penetración del Espinal en dicho país, cosa casi ignorada en la principal obra biogeográfica de América Latina (Cabrera y Willink, 1980).

Su capacidad para sobrevivir y prosperar en ambientes donde muchas otras especies arbóreas no pueden hacerlo, puede haber provocado que se cultivara a *C. tala* en algunas localidades del interior de la Argentina en proximidades de las viviendas, para poder



tener sombra y algo de frescura en período estival, por lo que se deben tomar con cierta cautela algunas de las colectas, de las que se pueda sospechar un origen antrópico.



IV.3.2.12 Estimación de las áreas de endemismo

Como se puede observar en el mapa de la Fig. 60, en el cual se realiza la representación conjunta de todos los taxones de *Celtis* estudiados para el Cono Sur sobre un mismo mapa, éste no permite distinguir fácilmente las áreas de concentración de varios taxa en una determinada región geográfica. En cambio, la aplicación del método de estimación de áreas de endemismo por medio de cuadrículas, resuelve este problema al adjudicar un color determinado en función del número de especies coincidentes en un mismo cuadrante.

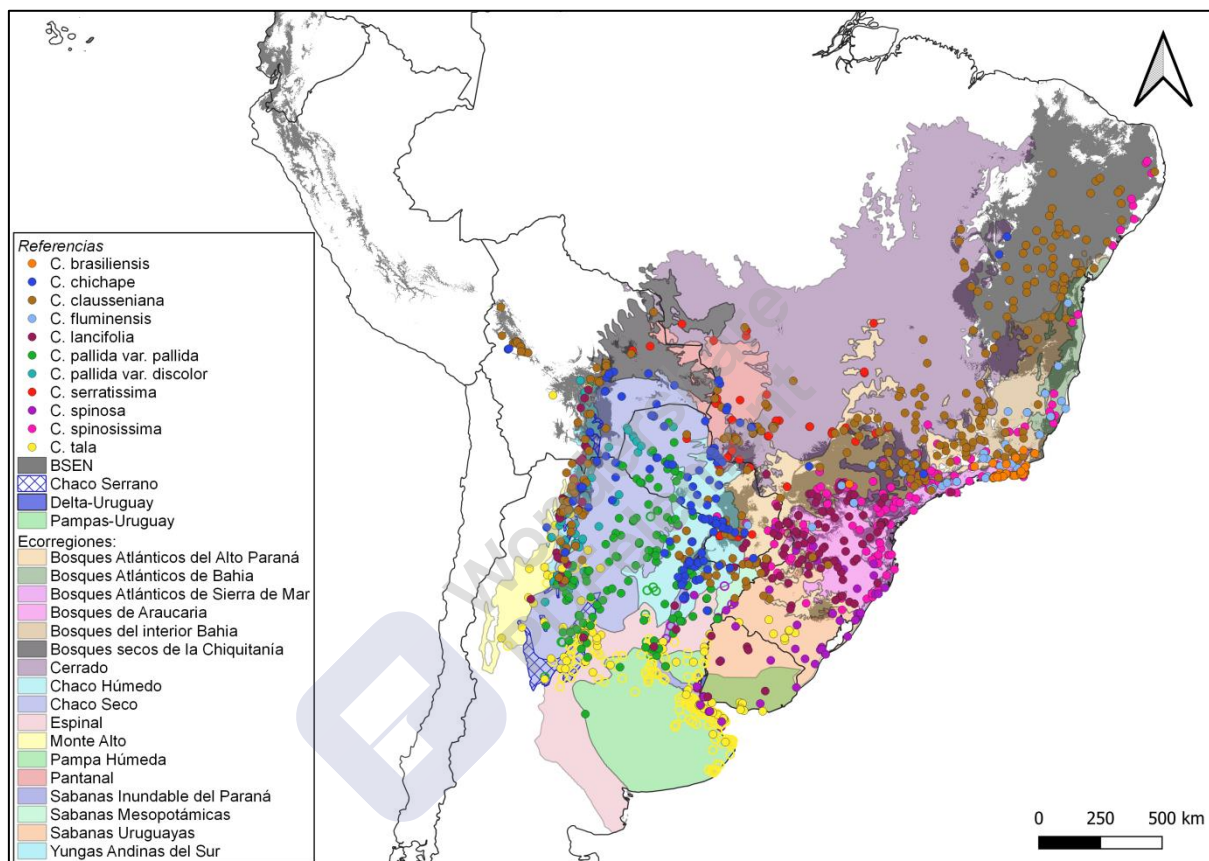


Fig. 60: Mapa de distribución de todos los taxones estudiados en este trabajo. Las regiones biogeográficas están delimitadas según: BSEN, Särkinen *et al.*, 2011, Chaco Serrano y Pampas Uruguay según Morales *et al.*, 2019 y las ecorregiones linderas según Dinerstein *et al.* (2017).

Los resultados muestran que en el noroeste de Argentina, en la zona comprendida entre el límite de Jujuy y Salta y también un poco más al sur, llegando a Catamarca, se hallan hasta cinco taxones diferentes de *Celtis*, lo que indica que esta región presenta la mayor diversidad del género (Fig. 61, celdas color rojo). En el noreste de la Argentina y en el vecino Paraguay, se observa otra área de concentración de taxones, aunque no tan relevante como la destacada con respecto al noroeste. Es necesario señalar que, debido al efecto de extrapolación del método del vecino más cercano, que se empleó para calcular las áreas, las cuadrículas pueden estar en algunos casos excediendo el límite natural de

distribución de las especies, por lo cual la estimación de las áreas es aproximada y a veces sobreestimada.

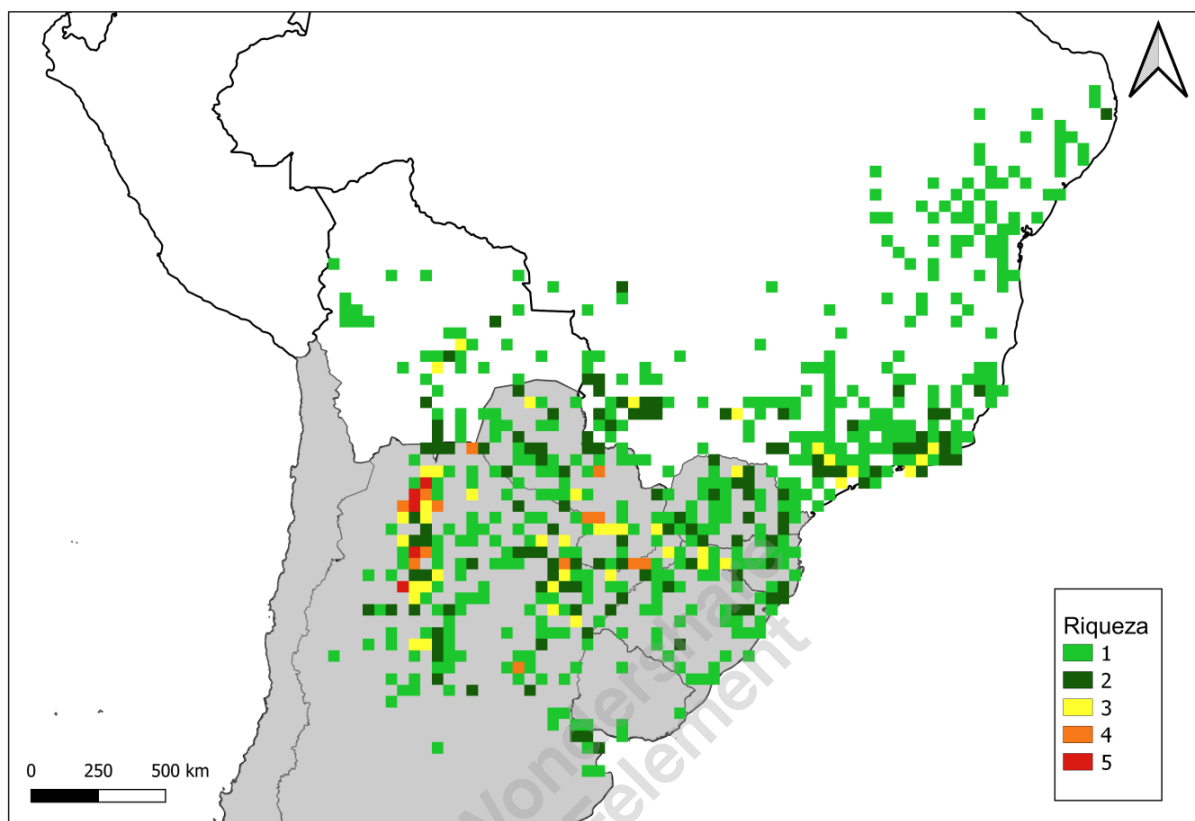


Fig. 61: Riqueza observada para el género *Celtis* en función de la superposición de las áreas de distribución. Las regiones pintadas en rojo son las que concentran el mayor número de especies distintas de *Celtis*.

IV.4 DISCUSIÓN

Las regiones fitogeográficas recorridas fueron: Chaco Húmedo, Chaco Seco, zonas de transición entre ambos, Chaco Serrano, Chaco Árido, sabanas y bosques del Espinal, zonas de transición entre Chaco Serrano y Selva Pedemontana, Selva Pedemontana e intrusión de Espinal en región Chaqueña, BSEN y Bosque Transicional Austro Brasileño (BTAB). Las especies acompañantes que se registraron en los alrededores y proximidades a donde fueron muestreados los diferentes ejemplares del género *Celtis* pueden ser consultadas en el Anexo I.5.

Del análisis de los mapas de distribución realizados en este capítulo para cada una de las especies del género *Celtis* del Cono Sur se desprenden distintas e interesantes conclusiones en cuanto a la distribución de cada una. Es de destacar que para la mayoría de las especies no se han encontrado registros en Chile, ya sea porque realmente no existen registros para ese país, o porque no se tiene acceso a los herbarios de forma digital ni tampoco se pudo colectar allí.

Con respecto a *C. brasiliensis* (Fig. 49) se observa que se trata de una especie endémica del sudeste brasileño, con apenas algunos registros para el norte de Paraná. Es una especie que se la encuentra asociada a zonas costeras, sobretodo en las Restingas pero llegando también a encontrarse en Campos Abiertos. Según el criterio de regionalización de Dinerstein *et al.* (2017) se encuentra en los Bosques Atlánticos de Sierra de Mar y del Alto Paraná, en la zona comúnmente conocida como Mata Atlántica, caracterizada por altos índices de pluviosidad y flora siempreverde, típica de climas tropicales. Según Berg y Dahlberg (2001), *C. brasiliensis* se distribuye desde Perú hasta Argentina. Esta distribución se debe a los sinónimos *C. boliviensis*, *C. crenata* y *C. flexuosa* (registrados para Bolivia) aceptados por esos autores para la especie. Para Perú estos autores no mencionaron ningún ejemplar y tampoco sinonimizaron ningún taxón. En cambio, Pederneiras *et al.* (2011) señalan que *C. brasiliensis* crece en Bolivia, Paraguay y Brasil - desde Bahía hasta Santa Catarina, y en los estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Goiás y Distrito Federal- en Bosques Estacionales Semidecduales y Deciduales, Cerrado y Caatingas. Esta distribución se asemeja más a la que se presenta en esta tesis, pero difiere con respecto a Bolivia, Paraguay y los estados del centro de Brasil, donde predomina el bioma de sabanas del Cerrado. Esto se puede deber a la frecuente confusión entre *C. brasiliensis* y *C. clauseniana* y consecuentemente a la incorrecta determinación de la primera, que es típica de áreas cercanas al mar, mientras que *C. clauseniana* es frecuente y relevante en los BSEN, a los cuales está muy claramente asociada. Esta última especie también se encuentra en la zona de transición del Chaco con la Selva Pedemontana y en intrusiones de los BSEN en el Chaco Húmedo (BTAB).

En cuanto a *C. chichape*, queda en evidencia que se trata de una especie que se encuentra en diferentes regiones biogeográficas pero siempre asociada a ambientes higrófilos (Fig. 50). De este modo, se la observa tanto en el Chaco de Argentina, Bolivia y Paraguay, en el Espinal de Argentina, Uruguay y sur de Brasil como en los BSEN de Argentina y Brasil. Lo mismo sucede si se analiza su distribución según el criterio de Dinerstein *et al.* (2017), ya que se la puede encontrar en numerosas ecorregiones (Tabla en Anexo IV), preferentemente en zonas húmedas. En un principio, tanto Weddell (1852), Miquel (1853) como Planchon (1873) (como una variedad de *C. tala* –*C. tala* var. *chichape*–) sólo habían reconocido a *C. chichape* para Bolivia. Luego, Baehni (1936) la cita además para Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay (*C. pubescens* var. *chichape*). Posteriormente, los autores argentinos Romanczuk y del Pero de Martínez (1978) y Dottori y Hunziker (1994) concuerdan con la distribución de este taxón. En cambio, Berg y Dahlberg (2001) al considerar sinonimias erróneas (*C. tala* f. *velutina*, *C. sericea*, *C. pallida* subsp. *sericea*, *C. pallida* var. *discolor*) restringe el área de distribución sólo para Bolivia, norte de Argentina y Paraguay. Finalmente, la distribución de *C. chichape* presentada por Souza (2019) a partir del análisis taxonómico y molecular, coincide con los autores argentinos y lo presentado en esta tesis (mapa Fig. 50).

En cuanto a *C. clauseniana* se pudo constatar que ésta es, de todas las especies del subgénero *Mertensia* estudiadas en este trabajo de tesis, la más claramente fiel al patrón de distribución de los BSEN de Sudamérica (Prado, 2000; DRYFLOR, 2016). La lista de especies acompañantes de *C. clauseniana* es muy elocuente a este respecto, pues muestra una gran cantidad de especies típicas de los bosques BSEN, de ellas la gran mayoría listadas y mapeadas en Prado (1991) y en Prado y Gibbs (1993), trabajos estos últimos donde se denomina erróneamente a esta especie como *C. pubescens*. Estas son: *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart; *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul; *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *colubrina*; *Astronium balansae* Engl.; *Brunfelsia australis* Benth.; *Calycophyllum multiflorum* Griseb.; *Chloroleucon tenuiflorum* (Benth.); Barneby & J.W. Grimes; *Chlorophora tinctoria* (L.) Gaudich. ex Benth.; *Cordia americana* (L.) Gottschling & J.S. Mill. (= *Patagonula americana* L.); *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl; *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong; *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub.; *Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos; *Holocalyx balansae* Micheli; *Jacaranda mimosifolia* D. Don; *Myracrodruon urundeuva* Allemão; *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan; *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.; *Phyllostylon rhamnoides* (J. Poiss.) Taub.; *Phytolacca dioica* L.; *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth.; *Senegalia tucumanensis* (Griseb.) Seigler & Ebinger; *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman; *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth; *Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze. Varias de estas especies leñosas han sido indicadas como las más paradigmáticas de los BSEN (v.g. *Anadenanthera colubrina*) o su

distribución estudiada en detalle por su fidelidad a este patrón de distribución (Caetano *et al.*, 2008; Mogni *et al.*, 2015).

Referido a *C. fluminensis* (Fig. 52) se observa que, al igual que *C. brasiliensis*, es una especie frecuente en Brasil, común en la Mata Atlántica del nordeste, sudeste y sur brasileño (Torres y Luca, 2005). En cuanto a las ecorregiones donde crece, se la encuentra en los Bosques Atlánticos de Bahía, de Sierra de Mar, del interior de Bahía y del Alto Paraná. Los resultados en cuanto a la distribución de *C. fluminensis* (mapa Fig. 52) coinciden con Souza (2019).

Un taxón interesante en cuanto a su localización es *C. lancifolia* que como se muestra en la Fig. 53 se encuentra tanto en Argentina, Bolivia, Paraguay como en Brasil. En el noroeste argentino se la ha encontrado junto a especies acompañantes de naturaleza más bien orófila, como: *Cedrela fissilis*, *Lithraea molleoides*, *Senegalia etilis* (Speg.) Seigler & Ebinger, *Senegalia tucumanensis* (Griseb.) Seigler & Ebinger, *Tipuana tipu*, y *Zanthoxylum coco*. Como ya se destacó en el análisis de su mapa de distribución, *C. lancifolia* suele aparecer en ambientes orófilos o mesetas de mediana a baja altitud, y muchas veces vinculadas a los BSEN (Fig. 53). También ha sido colectada frecuentemente en partes del planalto brasileño donde prosperan los Bosques de Araucaria, y también en regiones algo elevadas de la vecina Misiones, en Argentina. Un ambiente semejante aunque menos elevado es la mitad norte de Uruguay, donde se encuentra a *C. lancifolia* sobre suelos de origen basáltico con afloramientos cristalinos. También se distribuye esta especie en los núcleos Pedemontano (Catamarca, Tucumán, Salta y Jujuy, y en ambientes orófilos semejantes del sur de Bolivia) del dominio de los BSEN, en el Chaco Serrano de Córdoba, en áreas de Mata Atlántica semicaducifolia y también en ambientes ribereños. Marchioretto (1988) reconoció *C. lancifolia* para áreas del este, centro y oeste de Rio Grande do Sul en las Matas, en los márgenes de éstas y también en áreas abiertas. Después de analizar algunos ejemplares citados en la monografía del género para la Argentina de Romanczuk y del Perú de Martínez (1978) bajo el nombre *C. iguanaea*, se observó que las características son similares a las presentadas por Marchioretto (1988) para *C. lancifolia*. Posiblemente, estas autoras citaron erróneamente a muchos de esos ejemplares como *C. iguanaea* en los trabajos de la flora argentina, inadvertidamente pues en la época se ignoraba totalmente la existencia de *C. lancifolia*. Por lo tanto, parte de la distribución presentada en sus trabajos para *C. iguanaea*, probablemente se refiera a *C. lancifolia*. Para esta tesis, con base en el análisis taxonómico y molecular, se la restaura como especie y se amplía la distribución de *C. lancifolia*, citándola además de Brasil (Marchioretto, 1988) para Argentina, Bolivia y Paraguay.

En cuanto al análisis de *C. pallida*, se pueden reconocer dos patrones: 1- la variedad típica (*C. pallida* var. *pallida*) que tiene distribución disyunta (Fig. 18, Capítulo 2), habitando en sur de EE.UU. y norte de México, y también en el sur de Sudamérica (Argentina, Brasil y

Paraguay); 2- la variedad *discolor* (*C. pallida* var. *discolor*) que se encuentra en Argentina, sur de Bolivia y Paraguay (Fig. 20, Capítulo 2). La primera es frecuente en las zonas áridas de Norteamérica y en Sudamérica está asociada a las áreas chaqueñas de Argentina y Paraguay (Dottori y Hunziker, 1994), junto a numerosas especies notoriamente chaqueñas que no dejan lugar a dudas en cuanto a su pertenencia a estos ecosistemas. En Argentina y Brasil se la encuentra en también el Espinal. En cuanto a la segunda variedad, *C. pallida* var. *discolor*, es típica del Chaco Seco de Argentina y Paraguay (Oakley & Prado, 2013a), alcanzando los BSEN del sur de Bolivia. Estos patrones de distribución coinciden con los presentados por los diferentes autores referentes del género (Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk, 1976; Romaczuk y del Pero de Martínez, 1978, Dottori y Hunziker, 1994; Marchiori *et al.* 2005, Henrickson, 2010; Asmus *et al.*, 2018 y Souza, 2019).

Es importante destacar que después de muchos años de intercambios entre diferentes autores previos (Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk, 1976; Romaczuk y del Pero de Martínez, 1978, Dottori y Hunziker, 1994), quienes se cuestionaban unos a otros el verdadero rango taxonómico de estas entidades, en este trabajo de tesis doctoral, a partir de los análisis taxonómicos, moleculares y biogeográficos realizados se reconocen las dos variedades y se descarta el rango de subespecie (postulado por Romaczuk y del Pero de Martínez, 1978), dado que poseen distribución simpátrica en el Chaco Serrano y la Selva Pedemontana y que en el árbol filogenético resultante se encuentran en el mismo clado.

En cuanto a *C. serratissima*, queda claro en el mapa (Fig. 56) que se distribuye en Bolivia y Paraguay hasta Brasil, abarcando áreas del Cerrado y a veces Selva Atlántica, asociada a bordes de ríos y bosques en galería. Este patrón coincide con los comentarios de Zamengo *et al.* (2020a), al describir la especie.

Con respecto a *Celtis spinosa*, se encuentra en áreas higrófilas desde Santa Catarina (Brasil) hasta Buenos Aires (Argentina), con especies acompañantes del mismo carácter higrófilo (Franceschi *et al.*, 1985): *Copernicia alba* Morong, *Erythrina crista-galli* L., *Salix humboldtiana* Willd., *Sapium haemospermum* Müll. Esta especie se halla también en el Chaco Húmedo, la Sabana Uruguaya y puede llegar hasta el Espinal. Cabe destacar que por muchos años se interpretó erróneamente a *C. spinosa* como *C. tala* (Baehni, 1936; Digilio y Legname, 1966), aunque mediante este trabajo de tesis se pudo observar claramente que difieren notoriamente, desde una óptica biogeográfica, morfológica y molecular (Capítulos 1, 2 y 3). También *C. spinosa* ha sido erróneamente determinada bajo el nombre de *C. iguanaea* (Dottori y Hunziker, 1994) por lo que su área de distribución quedó ocultada bajo ese taxón.

Un caso similar ocurrió con *C. spinosissima*, a la que por muchos años se la confundió con *C. iguanaea* y con *C. spinosa*. Ésta especie (*C. spinosissima*) es típica de los Bosques Atlánticos y Selvas Húmedas de los núcleos Pedemontano y Misiones del dominio de los BSEN en Argentina, Paraguay y Brasil, pero asociada a ambientes ribereños. Está además

asociada a especies tales como *Cecropia pachystachya* Trécul, *Croton urucurana* Baill., *Helietta apiculata* Benth. y la especie plástica y oportunista *Solanum granulosum-leprosum* Dunal; todas éstas son más propias de ambientes riparios húmedos, antes que de bosques estacionales. Esta distribución está en concordancia con Souza (2019) y Zamengo *et al.* (2020a), autores estos últimos que al igual que en esta tesis, se basan además en análisis moleculares.

Finalmente, *C. tala* tiene una distribución amplia pero es típica del margen oeste del Chaco Seco, incluyendo parte del Chaco Serrano en la Argentina así como también es común en el Espinal (Lewis y Collantes, 1973), llegando hasta Uruguay y el sudeste de Brasil (Fig. 59). También se encuentra en la zona de transición entre los BSEN y el Chaco Seco (incluyendo parte del Chaco Serrano); además de ser la especie dominante de los talaes Bonaerenses (Hunziker y Dottori, 1976; Torres Robles, 2009). Esta distribución coincide con las propuestas de los autores que reconocieron a *C. tala* como una buena especie (Hunziker y Dottori, 1976; Romanczuk, 1976; Romaczuk y del Pero de Martínez, 1978; Dottori y Hunziker, 1994; Marchiori *et al.* 2005, Henrickson, 2010; Asmus *et al.*, 2018 y Souza, 2019), a diferencia de Berg y Dahlberg (2001) que al sinonimizarla en *C. ehrenbergiana* modificaron erróneamente su distribución.

Por otro lado, en cuanto al análisis de riqueza, para su mejor interpretación se identificaron seis centros de endemismo que se tratarán en detalle a continuación (Fig. 62).

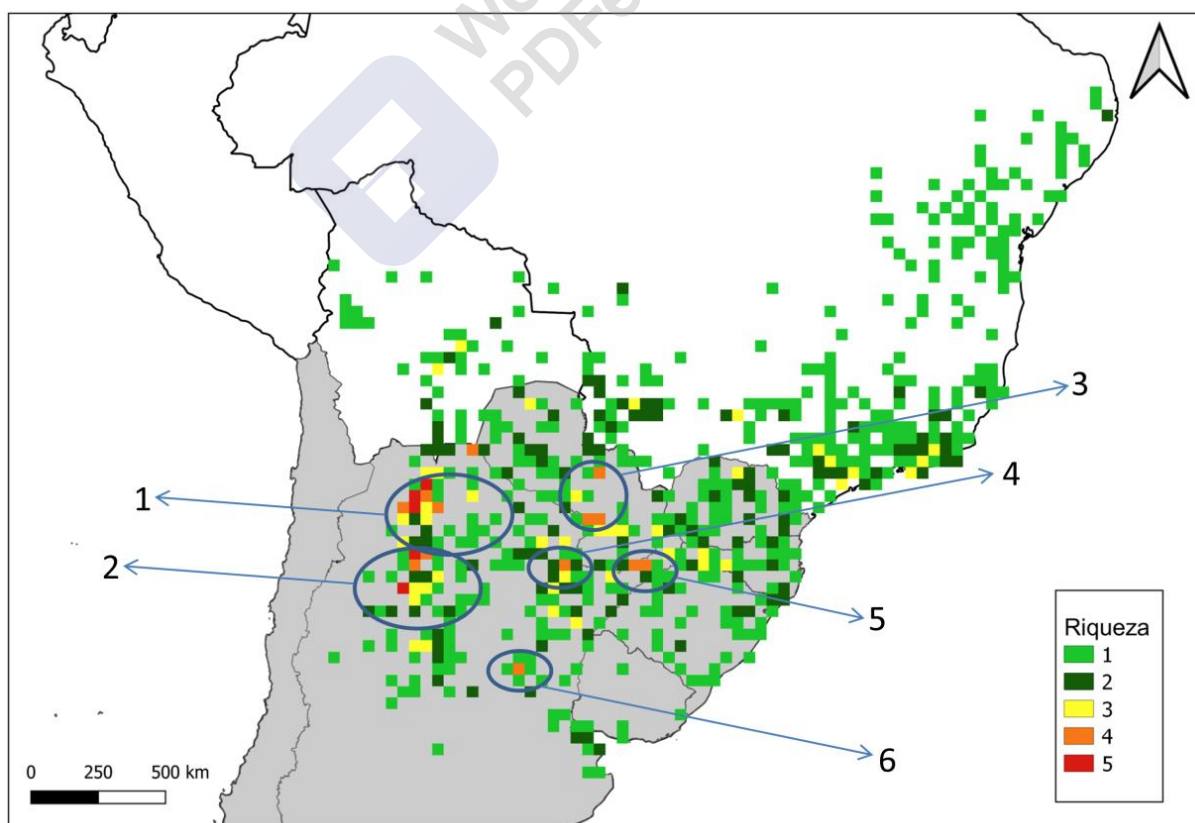


Fig. 62: Riqueza observada para el género *Celtis* en función de la superposición de las áreas de distribución. Las regiones indicadas en rojo son las que concentran el mayor número de taxones distintos. Se indican con óvalos los seis principales centros de diversificación propuestos para el análisis.

El centro 1 presenta la mayor diversificación del género en el Cono Sur, a lo largo del Núcleo Pedemontano, las zonas transicionales y el Chaco Seco. En éste se observa que en los BSEN del sureste de Jujuy y esas áreas limítrofes con Salta confluye la distribución de entre cuatro (celdas naranjas) y cinco (celdas rojas) de los siguientes taxones: *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. spinosissima*. Más hacia el sur, se detecta una segunda región (centro 2) donde *C. chichape*, *C. lancifolia*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. tala* crecen en simpatria en BSEN de Tucumán y Catamarca, en ambientes transicionales con Chaco Serrano y en los márgenes occidentales del Chaco Seco.

Con respecto a esas áreas de endemismo, se corresponden con el área de convivencia de *C. pallida* var. *pallida* y *C. pallida* var. *discolor*, en donde Asmus (2016) mencionó la presencia de individuos con características intermedias, sugiriendo la existencia de híbridos o que pueda deberse a la heterogeneidad ambiental. En este sentido, Hunziker y Dottori (1976) también sugieren la posibilidad de hibridación entre ambas variedades, basados en colectas con características intermedias. Sin embargo, en función de los resultados del análisis molecular de ambas variedades en este trabajo de tesis, sería más probable la segunda hipótesis por la cual la variabilidad de la pilosidad de *C. pallida* var. *discolor* obedecería a la heterogeneidad ambiental de la región. Para dilucidarlo, sería necesario ampliar la información con mayor número de ejemplares y regiones amplificadas, así como también con otros análisis más profundos que aborden la posible ocurrencia de híbridos en el género.

Los demás centros de diversificación se ubican más aislados hacia el noreste de Argentina y centro-oeste de Paraguay, ubicados en el margen oriental del Chaco Húmedo en transiciones e intrusiones de BSEN y en el Núcleo Misiones, en los que se superponen la distribución de cuatro taxones. En el centro 3, confluyen *C. chichape*, *C. clauseniana* y *C. serratissima*. Se trata de una zona muy compleja donde convergen el Chaco Húmedo, Chaco Seco y enclaves de BSEN. Luego en el cuadrante naranja más hacia el límite entre Argentina y Paraguay, se encuentran *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. serratissima* y *C. spinosissima* confluyendo en un área de mosaicos donde se encuentran el Chaco Húmedo, interdigitaciones de BSEN y sectores más húmedos del Bosque Atlántico del Alto Paraná.

Más hacia el sur, el centro 4 comprende el sector del corredor fluvial Paraná-Paraguay entre el este de la provincia de Chaco y noroeste de Corrientes. En este sector están presentes *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. pallida* var. *pallida* y *C. spinosa* ocurriendo en los BTAB y en el Chaco Oriental del sector. Hacia el este (sureste de Paraguay, suroeste de Misiones) se ubica el centro 5, que se caracteriza por ser un área heterogénea donde coinciden el Bosque Atlántico, enclaves de BSEN, bosques del Chaco Húmedo y Sabanas (Sabanas mesopotámicas del Cono Sur, según Dinerstein *et al.*, 2017). En este sector es posible encontrar a *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*. El

último centro de diversificación es el más austral de todos y está ubicado en torno a la ciudad de Santa Fe, próximo al límite con Entre Ríos. Pueden observarse *C. lancifolia*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. tala* y la hasta ahora desconocida *C. sp. 6*, distribuidas en las distintas áreas del Espinal, la Pampa Húmeda y el tramo central de la cuenca del Paraná que entran en contacto en este cuadrante.

En síntesis, se observa que los sectores delimitados como áreas de endemismo se corresponden coincidentemente con regiones ecotonaes o transicionales donde el paisaje es heterogéneo y donde se produce el encuentro de regiones biogeográficas de distintos linajes. Sería conveniente que estas áreas indicadas como más diversas sean tenidas en cuenta en las políticas de preservación de la biodiversidad, para el diseño y delimitación de las áreas de conservación.

A lo largo del estudio del género en esta tesis, los resultados de los diferentes análisis fueron arrojando evidencia concordante, en particular las topologías de los árboles filogenéticos que mostraron una gran correlación con la distribución biogeográfica de los taxones. Por ejemplo, el árbol filogenético producto de la combinación de los datos morfológicos y moleculares mostró cómo se separan en primer lugar los individuos de las especies típicas del Chaco y Espinal, tales como *C. pallida* y *C. tala*, del resto de los taxones (Fig. 63). Un patrón semejante se observó en el árbol filogenético producto de la combinación de los datos moleculares (Fig. 64), donde existe una fuerte tendencia en la diferenciación de taxones chaqueños con respecto a los de los BSEN y bosques higrófilos, tal como se observó primeramente en el género *Ruprechtia* C.A. Mey (Pennington *et al.*, 2004) y en *Schinopsis* Engl. (Mogni, 2015).

Entrando en un terreno más bien especulativo, es interesante observar la notoria separación de *C. pallida*, restringida a la región biogeográfica chaqueña, del resto de las especies del género *Celtis* aquí estudiadas, que en la topología del árbol (Fig. 64) muestran una diversificación aparentemente posterior a *C. pallida*. Esta interpretación puede ser relacionada con la hipótesis de Solbrig (1976) que caracteriza a la vegetación chaqueña como de las más antiguas de Sudamérica; esto también es validado indirectamente por Pennington *et al.* (2004) en el trabajo citado anteriormente que incluyó la filogenia de otros géneros como *Loxopterygium* Hook. f. y *Ruprechtia*. Asimismo, se puede observar también que la especie del subg. *Mertensia* más notoriamente vinculada a los BSEN y su patrón de distribución biogeográfico, *C. clauseniana*, forma un clado bien definido y de evidente separación filogenética del resto de las especies y de *C. pallida* en particular. Esto último parece insinuar un origen relativamente más reciente para *C. clauseniana* y, en consecuencia, los BSEN. Sin embargo, corresponde puntualizar que es necesario contar con mayor número de muestras y más información molecular (mayor cantidad de regiones amplificadas), para poder plantear hipótesis evolutivas referidas a estas áreas.

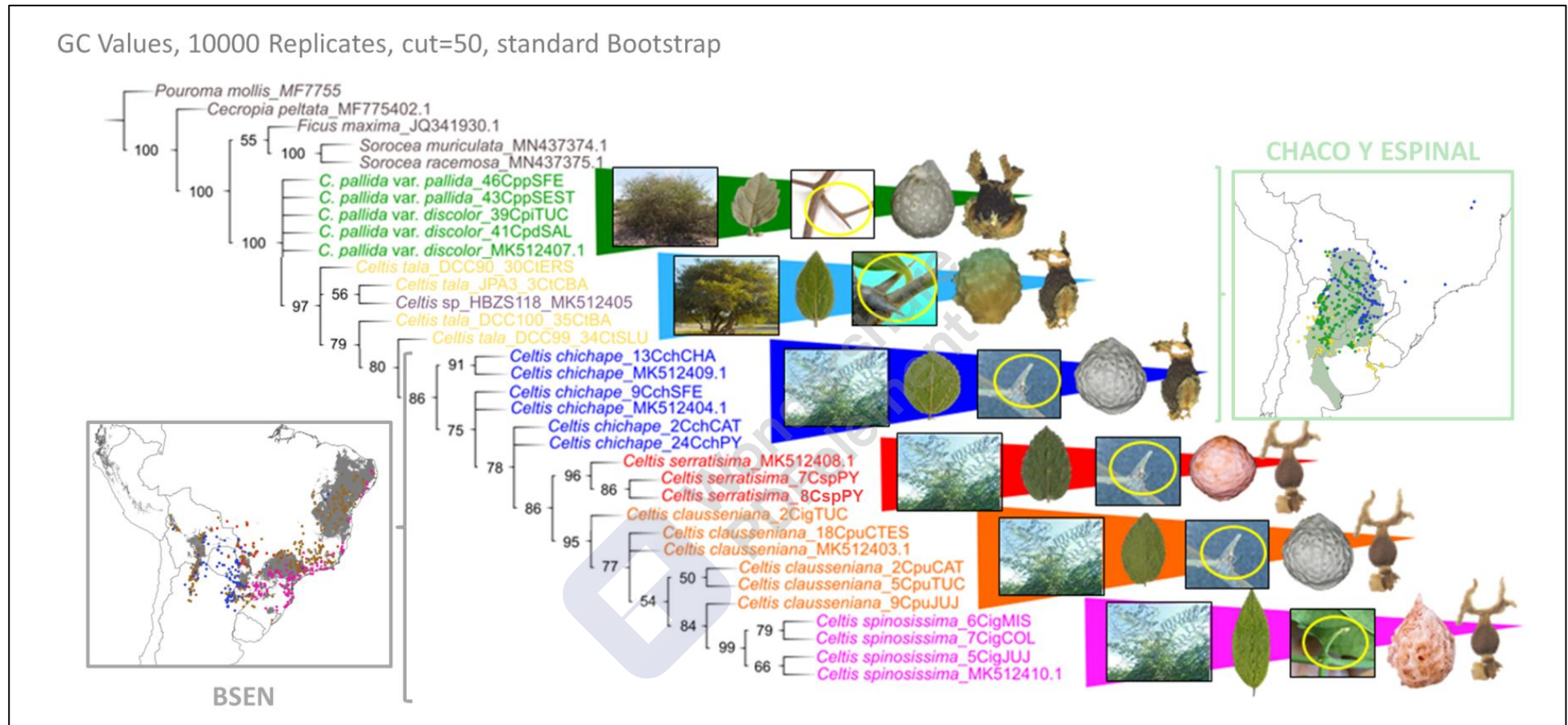


Fig. 63: Árbol más parsimonioso obtenido del análisis de secuencias de la región *FA16180b* y morfológicos combinados (315 posiciones) de 29 especímenes del género *Celtis* de secuencias propias y 5 outgroups, obtenidos de GenBank. Detalle de las accesiones en Anexo III. Se muestran imágenes de los estados de los caracteres morfológicos más importantes. Además se exponen los mapas de distribución de las especies con las regiones biogeográficas sombreadas. Verde: Chaco y Espinal; Gris: BSEN.

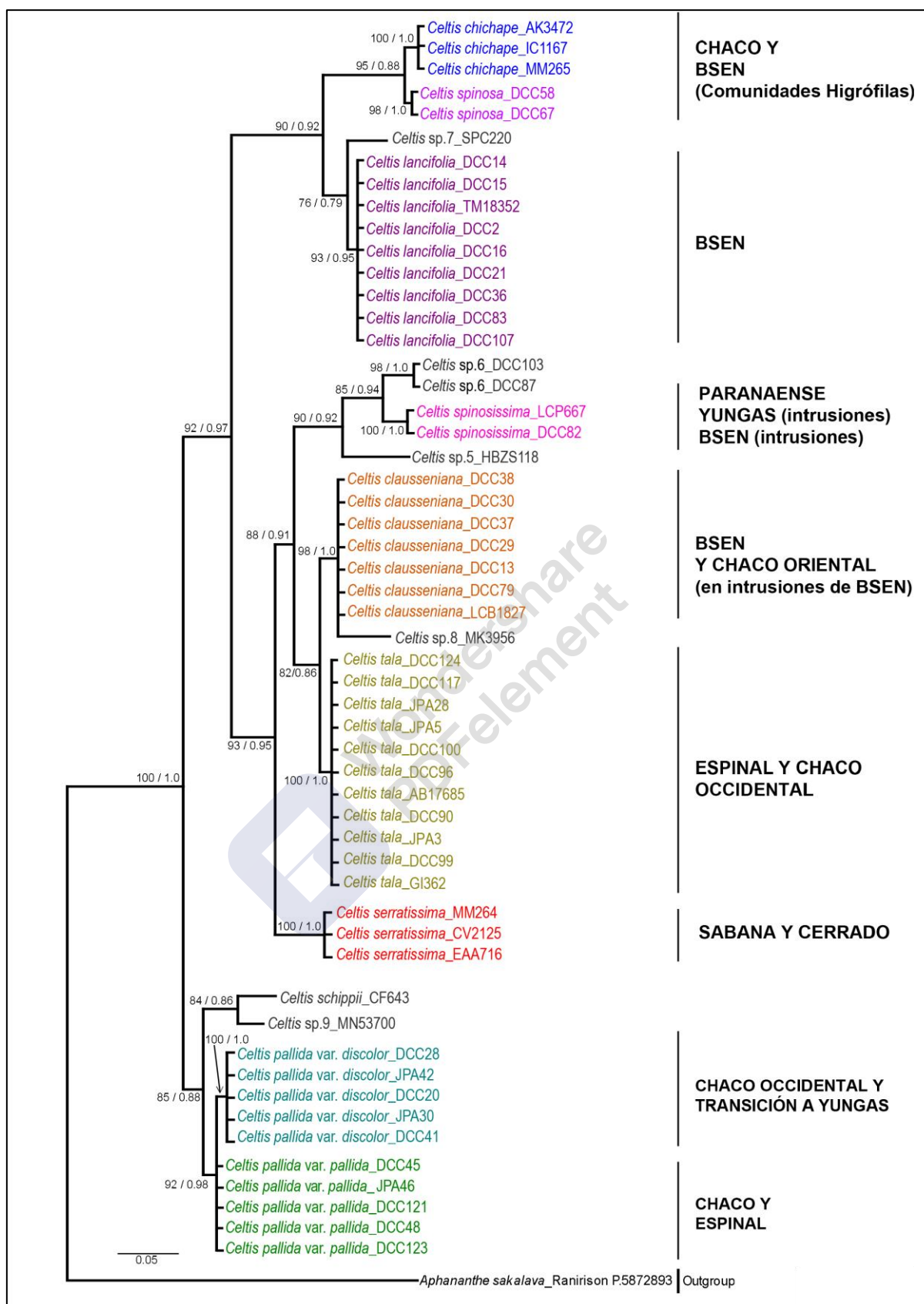


Fig. 64: Árbol bayesiano del género *Celtis* en el Cono Sur, basado en datos moleculares combinados. Los números sobre las ramas indican soporte (bootstrap de máxima verosimilitud y probabilidad posterior bayesiana). Las iniciales del nombre del colector y el número figuran al lado del nombre de cada ejemplar. Además se indican las regiones biogeográficas en donde se distribuye cada especie.

Más recientemente, en un estudio a nivel global, Jin *et al.* (2020) concluyen que la rápida diversificación de los primeros linajes de Cannabaceae al ramificar el dendrograma, es consistente con la formación de una extensa flora boreotropical en las latitudes del norte durante el Cenozoico temprano. El deterioro climático del Eoceno tardío afectó significativamente los patrones de distribución y las tasas de diversificación de las Cannabaceae, lo que llevó a los ancestros a adaptarse a climas más secos y fríos en el hemisferio norte, o a climas húmedos y cálidos después de sus migraciones a regiones tropicales, seguidas por una rápida diversificación de especies (Jin *et al.*, 2020).

Adicionalmente, Jin *et al.* (2020) llevaron a cabo un estudio biogeográfico de la familia Cannabaceae en donde proponen la dispersión a larga distancia por parte de aves para explicar las disyunciones anfitropicales (Yi *et al.*, 2015), tales como la de *C. pallida* y *C. spinosa*. Es importante destacar que para *C. pallida* no se logró localizar en los herbarios consultados al ejemplar que se indica como utilizado por estos autores, sumado a que en sus análisis no incluyeron ejemplares realmente representativos de la distribución completa (v.g.: Sudamérica y Norteamérica) para verificar esa disyunción. Por último, no se acepta el criterio que utilizaron para determinar a *C. spinosa*, ya que al comparar el tipo de esta especie y el ejemplar de herbario utilizado por estos autores (espécimen Beck y Liberman 9845, CTES324655!), se observaron diferencias significativas entre ambos. Jin *et al.* (2020) también sugieren como probable la dispersión a larga distancia por medio de las corrientes oceánicas, ya que las especies de *Celtis* poseen endocarpo duro (pireno), persistente y duradero que podría evitar que el embrión se dañe en agua dulce y salobre (Soepadmo, 1977), aunque señalan la necesidad de nuevos estudios. Aquí, se considera importante destacar que en etiquetas de herbarios (Monteiro s.n. SPF155014!; Elias de Paula 1724 NY01021554!) se observaron anotaciones en donde consta que los peces se alimentan de frutos de *Celtis* pudiendo así explicarse en cierta medida la distribución de algunas especies de *Celtis*, fundamentalmente las que muestran distribución en áreas ribereñas o costeras.

Si bien estos autores se basan en los frutos, relacionando a los posibles dispersores con sus respectivas rutas de migración, no hacen mención a su coloración y no detallan si la coloración de los frutos maduros está relacionada con la distribución geográfica de las especies del género *Celtis*. A partir de la observación de numerosos materiales, existe evidencia empírica de que la coloración de los frutos maduros tiene relación con la distribución biogeográfica de las especies en el Cono Sur (Chamorro *et al.* 2021). Así, los taxones típicos de la Mata Atlántica, el Cerrado y los BSEN poseen frutos amarillentos (*C. brasiliensis*, *C. clausseniana*, *C. fluminensis*, *C. spinosissima*), con la excepción de *C. serratissima* con frutos anaranjados (Zamengo *et al.*, 2020a). En cambio, en el caso de las especies típicas de las provincias biogeográficas Chaqueña, Espinal y Pampeana (según Cabrera y Willink, 1973), los frutos son anaranjados (*C. lancifolia*, *C. pallida* y *C. spinosa*) o amarillo-anaranjados (*C. chichape* y *C. tala*).



Por último, se sugiere continuar con análisis biogeográficos en el Neotrópico que combinen datos moleculares, datación con fósiles y empleo de relojes moleculares y determinación de áreas ancestrales, para realizar la reconstrucción histórica tanto del género *Celtis* como de las áreas donde habitan sus especies.



IV.5 CONCLUSIONES

Desde el punto de vista biogeográfico, las especies del género *Celtis* del Cono Sur presentan los siguientes patrones de distribución en Argentina y Sudamérica:

1. *C. brasiliensis* es una especie endémica de la región sudeste brasileña, frecuente en áreas costeras (Mata Atlántica, Restingas y Campos Abiertos).
2. *C. chichape* es una especie asociada a ambientes higrófilos del Chaco (Argentina, Bolivia y Paraguay), del Espinal (Argentina, Uruguay y sur de Brasil) y del dominio de los BSEN (Argentina y Brasil).
3. *C. clausseniana* se encuentra en los bosques del dominio de los BSEN y también en la zona de transición del Chaco con la Selva Pedemontana y en intrusiones de los BSEN en el Chaco Oriental o Húmedo.
4. *C. fluminensis* es una especie frecuente en Brasil, típica de la Mata Atlántica, que se encuentra en los estados costeros de Bahía, Espírito Santo, Paraná, Río de Janeiro y São Paulo, aunque también se la encuentra en el vecino estado de Minas Gerais.
5. *C. lancifolia* ocurre en Argentina, Bolivia, Paraguay y Brasil; habita en áreas algo elevadas de los núcleos Pedemontano y Misiones del dominio de los BSEN, en áreas de Mata Atlántica semicaducifolia, pero también se la puede encontrar en ambientes ribereños a muy baja altitud sobre el nivel del mar.
6. *C. pallida* var. *pallida* es un taxón con área de distribución disyunta, habita en los distritos áridos del sur de EE.UU. y México, y en Sudamérica en el Chaco de Argentina y Paraguay (Dottori y Hunziker, 1994). En Argentina y Brasil también está presente en el Espinal.
7. *C. pallida* var. *discolor* es frecuente en el Chaco Occidental o Seco de Argentina y Paraguay (Oakley & Prado, 2013a), llegando hasta los BSEN del sur de Bolivia.
8. *C. serratissima* se extiende desde los BSEN de Bolivia y Paraguay hasta el Brasil, donde se la encuentra en áreas del Cerrado y Mata Atlántica a orillas de ríos y bosques en galería.
9. *C. spinosa* se encuentra en áreas higrófilas desde el estado de Santa Catarina de Brasil, hasta la Isla Martín García de la provincia de Buenos Aires, Argentina.
10. *C. spinosissima* es típica de comunidades higrófilas como los Bosques Atlánticos y Selvas Húmedas en Argentina, Paraguay y Brasil. También se la puede encontrar asociada a ambientes ribereños de los grandes ríos.
11. *C. tala* es una leñosa característica del oeste del Chaco Occidental o Seco (incluyendo parte del Chaco Serrano) en la Argentina y en el Espinal, llegando hasta Uruguay y el sudeste de Brasil. En la provincia de Buenos Aires, más específicamente a lo largo del litoral, es parte fundamental los conocidos 'talaes' (Hunziker y Dottori, 1976). Además,

está presente en la zona de transición entre BSEN y Chaco Occidental o Seco (incluyendo parte del Chaco Serrano) y parte del sector norte de la provincia del Monte.

El análisis descriptivo de la distribución biogeográfica de los taxones del subg. *Mertensia* fue entonces un buen punto de partida para poner a prueba las hipótesis fitogeográficas planteadas por Prado (1991). Es de destacar que, dado que *C. clauseniana* mostró ser típica de áreas fitogeográficas de los BSEN Sudamericanos, involucradas en la 'Teoría del Arco Pleistocénico' de Prado y Gibbs (1993), en tanto que *C. tala* y *C. pallida* son exclusivas del dominio fitogeográfico Chaqueño, todo esto permite hacer inferencias con respecto a las relaciones biogeográficas e históricas de los taxa involucrados. Por lo tanto, la caracterización biogeográfica de las especies del género presentes en el Cono Sur, previamente delimitadas morfológica y molecularmente en los capítulos anteriores, suma evidencias a favor de la hipótesis de que el Chaco es una entidad florística e históricamente distinta del resto de los BSEN (Prado, 1993b; 2000).





CONCLUSIONES FINALES

Esta tesis esclarece la delimitación y relación entre las especies del género *Celtis* del Cono Sur, abarcando los aspectos morfológicos, taxonómicos, moleculares y biogeográficos de las mismas. En este sentido, esta contribución integra esos cuatro ejes, y permite además hacer inferencias sobre las áreas geográficas de distribución de los taxones. A continuación se enumeran los logros principales de este estudio:

Capítulo 1, los análisis estadísticos (ACP y AC) de 73 caracteres morfológicos, lograron diferenciar siete grupos de entidades: *C. chichape* (azul, incluyendo a *C. spinosa*), *C. clauseniana* (marrón, '*C. brasiliensis*/*C. pubescens*'), *C. pallida* var. *pallida* (verde), *C. pallida* var. *discolor* (verde-agua), *C. serratissima* (rojo, '*C. sp. 3*'), *C. spinosissima* (rosa, '*C. iguanaea*'), y *C. tala* (amarillo). Los caracteres morfológicos de mayor importancia para diferenciar a las especies fueron los reproductivos, fundamentalmente los relacionados al tipo de pistilo y de ramas estigmáticas, así como también la ornamentación de los pirenos (endocarpo).

Capítulo 2, en el inicio de esta tesis (2016), el sitio del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur sólo reconocía cuatro especies del género para la región: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. ehrenbergiana*, *C. iguanaea*; y otras cinco como 'desconocidas' cuyo status se discutió en profundidad aquí (Tabla 13). Como resultado de los análisis morfológicos y taxonómicos (Capítulos 1 y 2) se reconocen en esta etapa diez taxones para el Cono Sur: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*. En esta tesis no se incluye al taxón *C. ehrenbergiana* (s.str.), ya que según Asmus *et al.* (2018) y Zamengo *et al.* (2020a) no se encuentra en el Cono Sur y su área de distribución estaría restringida a Norteamérica (Henrickson, 2010). Otro taxón excluido es *C. iguanaea*, ampliamente citado en el Neotrópico, debido a que luego de analizar el lectotipo y de compararlo con individuos identificados como pertenecientes a esta especie, oriundos de su localidad tipo (isla de Curazao), se encontraron importantes diferencias morfológicas con las de los individuos hasta ahora identificados como *C. iguanaea* por numerosos autores (Baehni, 1936; Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978; Dottori & Hunziker, 1994; Leme *et al.*, 2020, etc.). Tampoco se incluyó al taxón *C. pubescens*, ya que fue propuesto y descrito para Ecuador.

Capítulo 3, el estudio filogenético molecular, que incluyó tres marcadores cloroplásticos y dos nucleares, en combinación con caracteres morfológicos, permitió comprobar la monofilia del género *Celtis*, así como diferenciar entre ellos a los géneros utilizados como grupos externos. En general se encontró concordancia con los resultados obtenidos en los capítulos previos. Del análisis con los marcadores nucleares *FA16180b* y *26S* se reconocen hasta 14 taxones de *Celtis* para Sudamérica, destacándose la rehabilitación de *C. lancifolia* para el Cono Sur; y la ratificación de la presencia de *C. tala* en Bolivia, ampliando así su

área de distribución. Sin embargo, se debe aclarar que no se pudieron incluir en el análisis molecular muestras de *C. brasiliensis* y *C. fluminensis* (endémica de Brasil la primera, y de Brasil y Paraguay la segunda). Además, resta resolver la verdadera identidad de algunos taxones (*C. sp. 5*, *C. sp. 6*, *C. sp. 7*, *C. sp. 8* y *C. sp. 9*) para lo cual se requieren más estudios y además colectas en estado reproductivo.

Capítulo 4, en el análisis biogeográfico quedó en evidencia que algunas especies del género son típicas de áreas fitogeográficas de los BSEN Sudamericanos (v.g.: *C. clauseniana*, *C. lancifolia*), involucradas en la 'Teoría del Arco Pleistocénico' de Prado y Gibbs (1993), mientras que otras son exclusivas del dominio fitogeográfico Chaqueño (*C. tala* y *C. pallida* con sus dos variedades). Es de destacar que los resultados de los diferentes análisis fueron arrojando evidencia concordante, especialmente las topologías de los árboles filogenéticos que mostraron una gran correlación con la distribución biogeográfica de los taxones. El árbol filogenético producto de la combinación de los datos morfológicos y moleculares muestra cómo se separan en primer lugar los individuos de las especies típicas del Chaco y Espinal (*C. pallida* y *C. tala*) del resto de los taxones (Fig. 62). El mismo patrón se observó en el árbol filogenético sólo con datos moleculares (Fig. 63), donde generalmente hay una fuerte tendencia a la diferenciación de taxones chaqueños y de los de BSEN y bosques higrófilos. Por otra parte, el análisis de riqueza permitió definir seis áreas de endemismo para el género *Celtis* (Fig. 61) en regiones ecotonales o transicionales, donde el paisaje es heterogéneo y está compuesto por regiones biogeográficas de distintos linajes; estas áreas son muy relevantes desde el punto de vista de la conservación de la diversidad del género. Referido a esas áreas de endemismo, dos de ellas se corresponden con el área de convivencia de las dos variedades de *C. pallida*. A este respecto, Asmus (2016) mencionó la presencia de individuos con características intermedias, sugiriendo el efecto de la heterogeneidad ambiental o la existencia de híbridos. En consecuencia, es deseable que en un futuro se realicen nuevos estudios que ahonden en la relación entre los caracteres morfológicos y los gradientes ambientales para evaluar la plasticidad fenotípica y/o de ecotipos.

Integrando los cuatro grandes aspectos analizados (morfológico, taxonómico, molecular y biogeográfico) para las especies del género *Celtis*, quedan finalmente definidos once taxones para el Cono Sur: *C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. lancifolia*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala* (clave en Apartado III.4.1).

Las hipótesis planteadas originalmente fueron: a- los taxones pertenecientes al género *Celtis* conforman un grupo monofilético; b- la combinación de caracteres morfológicos y moleculares permiten resolver las problemáticas taxonómicas del género, diferenciando y circunscribiendo a las entidades taxonómicas; c- la filogenia y biogeografía de las entidades muestran un patrón evolutivo coincidente. En función de los resultados hasta aquí expuestos

y discutidos, se pueden **aceptar todas las hipótesis planteadas**. No obstante, en cuanto a los interrogantes postulados en la tercera hipótesis, son necesarios más estudios para esclarecer varias cuestiones definidas parcialmente.

Finalmente, y como producto de los resultados obtenidos en esta tesis, surgen varias líneas de investigación a futuro para avanzar en el conocimiento de la evolución del género *Celtis* y los biomas donde estas especies habitan. Por un lado, es deseable estudiar aspectos anatómicos foliares y profundizar sobre la exomorfología del polen de los distintos taxones. Además, se pretende completar el muestreo de las especies del género (v.g. incorporar información morfológica y molecular de *C. ehrenbergiana*, *C. iguanaea* y *C. pubescens*) y sumar más accesiones y marcadores al análisis filogenético. Por último, es necesario realizar un estudio filogeográfico (Avice, 2006) de *C. clauseniana*, que contemple ejemplares representativos de toda su distribución geográfica, para comprender y definir mejor los procesos biogeográficos históricos relevantes en la formación y evolución de los BSEN y su vínculo con los biomas vecinos en Sudamérica.





BIBLIOGRAFÍA

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldrich, J.R.** (1988). Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology*, 33: 211-238.
- Akaike, H.A.** (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control* 19:716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- ArgentiNat** (2022). Disponible en < <https://www.argentinat.org/projects/proyecto-tala> > [Acceso febrero 2022].
- Arruda, V.L.V. & M. Sazima** (1988). Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae), uma espécie anemófila. *Revista Brasileira de Botânica* 11: 113–122.
- Asmus, J.P.** (2016). La verdadera identidad taxonómica de nuestros 'talas': análisis morfológico y ambiental de *Celtis ehrenbergiana*, *C. tala* y *C. pallida* (Celtidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario, 95 pp.
- Asmus, J., D. Chamorro, V.Y. Mogni, L.J. Oakley & D.E. Prado** (2018). Identidad Taxonómica de los "Talas": Análisis morfológico de *Celtis tala* y *Celtis pallida* (Celtidaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 53: 653-664. DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n4.22117>
- Avise, J.** (2006). *Evolutionary Pathways* En *Nature: A Phylogenetic Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 298 Pp., UK.
- Ayala, M.M.** (2015). Cannabaceae. En *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fasc. 129. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Pp. 1-21, México.
- Baehni, C.** (1936). Les *Celtis* Sud-Américains. *Candollea* 7: 189-214.
- Baehni, C.** (1937). Ulmaceae. En: J.F. Macbride & B. E. Dahlgren (eds.). *Flora of Peru* Part VI, n° 2. Publications of the Field Museum of Natural History. Botanical series 13: 268-274.
- Baldwin, B., M. Sanderson, J. Porter, M. Wojciechowski, C. Campbell & M. Donoghue** (1995). The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247-277.
- Barker, F.K. & F.M. Lutzoni** (2002). The utility of the incongruence length difference test. *Systematic Biology* 51: 625-637.
- Beentje, H.** (2010). The Kew Plant Glossary an illustrated dictionary of plant terms. Royal Botanical Gardens, Kew. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01099.x>
- Berg, C.C. & S.V. Dahlberg** (2001). A revision of *Celtis* subg. *Mertensia* (Ulmaceae). *Brittonia* 53: 66-81. DOI: <http://doi.org/10.1007/BF02805398>
- Biral, L. & J. Prado** (2012). First record of *Pellaea ovata* (Pteridaceae) from Brazil. *American Fern Journal* 102: 83-85.

Boldingh, I. (1913). *Flora voor de nederlandsch West-Indische eilanden* (Vol. 3). Druk. van JH de Bussy. pp. 164.

Burger, W. (1977). Ulmaceae. Pp. 83-93 en: Burger W. (ed.). *Flora Costaricensis*. Fieldiana, Botany 40.

Cabrera, A. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1–42.

Cabrera, A.L. & A. Willink (1973). *Biogeografía de América Latina*. Washington: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

Cabrera, A. & A. Willink (1980). *Biogeografía de América Latina*, 2nd edition. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, District of Columbia, 120 Pp.

Caetano, S., D. Prado, T. Pennington, S. Beck, A. Oliveira, R. Spichiger & Y. Naciri (2008). The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17: 3147-3159.

Carauta, J.P.P. (1971). *Celtis fluminensis* nome novo para uma espécie de Ulmaceae. *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro* 15: 39.

Carrió, E. & J.A. Rosselló (2014). Salt drying: a low-cost, simple and efficient method for storing plants in the field and preserving biological repositories for DNA diversity research. *Molecular Ecology Resources* 14: 344-351.

Chamorro, D., V. Mogni, L.J. Oakley, J.P. Ortiz & D.E. Prado (2019). Advances in the phylogenetic and biogeographical study of the genus *Celtis* (Celtidaceae) for Southern South America. *Biocell* 43: A67. ISSN 1667-5746.

Chamorro, D., L. Almirón, M. Ambrogio, W. Brasil, D. Daffada, A. Garagnon, G. Rocci Mey & H. Maturo (2020). Morfología de los frutos como potencial carácter de valor taxonómico para diferenciar especies del género *Celtis* ("talas") en Argentina, *Revista de la Sociedad de Biología de Rosario*. ISSN 2314-1484. Pp. 29.

Chamorro, D.C., H.B. Zamengo, V.Y. Mogni, R.B. Torres, A.L. Gaglioti, P.R. Da-Silva, F.M. Leme, D.E. Prado & L.J. Oakley. (2021). Morfología comparada de diez taxones del género *Celtis* (Cannabaceae) Del Cono Sur Sudamericano. *Darwiniana* 9: 217–244. DOI: 10.14522/darwiniana.2021.91.936.

Chase, M.W., D.E. Soltis, R.G. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, B.D. Mishler, M.R. Duvall, R.A. Price, H.G. Hills, Y.L. Qiu, K.A. Kron, J.H. Rettig, E. Conti, J.D. Palmer, J.R. Manhart, K.J. Sytsma, H.J. Michael, W.J. Kress, K.A. Karol, W.D. Clark, M. Hedrén, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K.J. Kim, C.F. Wimpsee, J.F. Smith, G.R. Furnier, S.H. Strauss, Q.Y. Xiang, G.M. Plunkett, P.S. Soltis, S.M. Swensen, S.E. Williams, P.A. Gadek, C.J. Quinn,

L.E. Eguiarte, E. Golenberg, G.H. Learn, S.W.Jr. Graham, S.C.H. Barrett, S. Dayanandan & V.A. Albert (1993). Phylogenetics of Seed Plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-576.

Chase, M.W., M.J. Christenhusz, M.F. Fay, J.W. Byng, W.S. Judd, D.E. Soltis, D.J. Mabberley, A.N. Sennikov, P.S. Soltis & P.F. Stevens (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical journal of the Linnean Society* 181: 1-20.

Chodat, R.H. & E. Hassler (1903). *Plantae Hasslerianae*. *Bulletin de l'Herbier Boissier* ser. 2, 3: 348.

Commelin, J. (1697). *Rariorum Plantarum Horti Medici Amstelodamensis Descriptio & Icones*. A. van Someren, Pp. 141-142, Amsterdam.

Conti, H., G. Cazenave & R. Giagnoni (2009). Características Climáticas de las Provincias de Santiago del Estero, Chaco y Formosa. En: A. Molina (ed.), *Flora Chaqueña, Asteraceae*. Colección Científica del INTA 23: 9–26.

Croat, T.B. (1978). *Ulmaceae*. En: T.B. Croat (ed.) *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, Pp. 339-342, Stanford.

Darriba, L.A., N.P. Maffione, P.M. Cincotta & C.M. Giordano (2012). Comparative study of variational chaos indicators and ODEs' numerical integrators. *International Journal of Bifurcation and Chaos* 22: 1230033.

De Castro, O. & G. Maugeri (2006). Molecular notes on the Mediterranean species of the genus *Celtis* L. (*Celtidaceae*). *Plant Biosystems* 140: 171-175.

Del Cerro, P. & A. Yupanqui [P. Pepín & H. Chavero] (1957). *El Alazán*. Tierra-Linda, Editorial Musical.

Di Rienzo, J., F. Casanoves, M. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada & C. Robledo (2013). *InfoStat* Version 21-08-2012.

Dietrich, F.G. (1819). *Momisia*. En *Nachtrag zum vollständigen Lexicon der Gärtnerei und Botanik* 5. Gebrüder Gädicke, Pp. 122-125, Berlin.

Digilio, A.P.L. & P.R. Legname (1966). Los árboles indígenas de la provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 15: 1–283.

Dinerstein, E., D. Olson, A. Joshi, C. Vynne, N.D. Burgess, E. Wikramanayake, ... & M. Saleem (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience*, 67: 534-545.

Dottori, N.M. (1976). Morfología foliar en *Celtis tala* y *Celtis pallida* con especial referencia a los domacios. *Kurtziana* 89: 63-80.

Dottori, N. M. (1990). Anatomía reproductiva en *Ulmaceae*—sensu lato “II. Estructura y desarrollo del fruto de *Celtis tala* y *Trema micrantha*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 26: 247-257.

Dottori, N.M. & A. Hunziker (1994). Celtidaceae. Flora Fanerogámica Argentina 2: 5-11.

DRYFLOR* (2016). Plant diversity patterns and their conservation implications in neotropical dry forests. Science 353 : 1383-1387. *Latin American and Caribbean Seasonally Dry Tropical Forest Floristic Network: Banda-R, K.; A. Delgado-Salinas, K.G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D.E. Prado, M. Pullan, C. Quintana, R. Riina, G.M. Rodríguez M., J. Weintritt, P. Acevedo-Rodríguez, J. Adarve, E. Álvarez, A. Aranguren B., J.C. Arteaga, G. Aymard, A. Castaño, N. Ceballos-Mago, A. Cogollo, H. Cuadros, F. Delgado, W. Devia, H. Dueñas, L. Fajardo, Á. Fernández, M.A. Fernández, J. Franklin, E.H. Freid, L.A. Galetti, R. Gonto, R. González-M., R. Graveson, E.H. Helmer, Á. Idárraga, R. López, H. Marcano-Vega, O.G. Martínez, H.M. Maturo, M. McDonald, K. McLaren, O. Melo, F. Mijares, V. Mogni, D. Molina, N.P. Moreno, J.M. Nassar, D.M. Neves, L.J. Oakley, M. Oatham, A.R. Olvera-Luna, F.F. Pezzino, O.J. Reyes Dominguez, M.E. Ríos, O. Rivera, N. Rodríguez, A. Rojas, T. Saarkinen, R. Sánchez, M. Smith, C. Vargas, B. Villanueva, R.T. Pennington.

Dumortier, B.C.J. (1829). Analyse des familles des plantes. Imprimerie de J. Casterman, Tournay.

Eckardt, T. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomen Gynoeceums. Nova Acta Leopoldina 5: 1-112.

Erixon, P., B. Svennblad, T. Britton & B. Oxelman (2003). Reliability of Bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. Systematic biology 52: 665-673.

Farris, J.S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. Cladistics 5:417–419. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x>

Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39:783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>

Font Quer, P. (2001). Diccionario de Botánica, 2ª edición. Ediciones Península. Barcelona, España.

Franceschi, E.A., D.E. Prado & J.P. Lewis (1985). Comunidades vegetales y mapa de la vegetación de la reserva El Rico e islas aledañas prov. de Santa Fe, Argentina. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional Rosario.

Gaglioti, A.L. (2015). Sistemática, Filogenia e Biogeografia de *Pourouma* Aubl. (Urticaceae). Tesis de Doctorado, Instituto de Botânica, São Paulo.

Gardner, G. (1843) Contributions towards a Flora of Brazil. London Journal of Botany. 2: 329-355.

Goloboff, P. (1993). Estimating character weights during tree search. Cladistics 9: 83–91.

- Goloboff, P.A. & S.A. Catalano** (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3): 221-238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>
- Gonçalves, E.G. & H. Lorenzi** (2011). *Morfologia vegetal organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares*. Instituto Plantarum, São Paulo, Nova Odessa. Ed. 2. 512pp.
- Gunter, L.E., Kochert, G. & D.E. Giannas** (1994). Phylogenetic relationships of the Juglandaceae. *Plant Systematics and Evolution* 192: 11-29.
- Haene, E.** (2020). Antecedentes históricos y observaciones sobre el tala (*Celtis tala*) en Palermo (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina). *Perspectivas: Revista Científica de la Universidad de Belgrano* 3: 60-87.
- Hall, T.** (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In *Nucleic Acids Symp. Ser. Vol. 41*, pp. 95-98.
- Hammer, Ø., D.A.T Harper & P.D. Ryan** (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Hammer, Ø., D.A.T Harper & P.D. Ryan** (2009). PAST-Palaeontological Statistics, ver. 1.89. University of Oslo, Oslo, 1-31.
- Henrickson, J.** (2010). Coments on a revision of *Celtis* subgenus *Mertensia* (Celtidaceae) and the recognition of *Celtis pallida*. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 4: 287-293.
- Herzog, T.C.J.** (1915) *Mededeelingen van's Rijks-Herbarium* 27: 72.
- Hickey, L.J.** (1973). A revised classification of architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-33.
- Hijmans, R.J. & D.M. Spooner** (2001). Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany* 88: 2101-2112.
- Hijmans, R., L. Guarino & P. Mathur** (2012). DIVA-GIS, Version 7.5.0.0. <http://www.diva-gis.org>.
- Howard, R. A.** (1988). *Flora of the Lesser Antilles*, vol. 4, pt. 1. Jamaica plain: Arnold Arboretum, Harvard University. pp. 44-46. Boston.
- Hunziker, A.T. & N.M. Dottori** (1976). Contribución al conocimiento sobre los talas (*Celtis* Ulmaceae) de Argentina, con especial referencia a la región mediterránea. I. Sobre una especie Austro-sudamericana y sobra otra de área disyunta. *Kurtziana* 9: 103-140.
- iNaturalist**. Disponible en <<https://www.inaturalist.org>>. [Acceso en febrero 2022].
- Instituto de Botánica Darwinion**. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Versión base de datos en sitio web, Disponible en <<http://www.darwin.edu.ar>>. [Acceso en enero 2022].
- IRUPÉ**: sitio web de imágenes de la flora nativa de Argentina asociado al herbario SF. (2022). Disponible en <<http://fca.web1.unl.edu.ar/prodocova/IRUPE/>> [Acceso enero 2022].

- Jacquin, N.J.** (1760). *Enumeratio Systematica Plantarum*, quas in Insulis Caribaeis vicinaque Americes. Theodorus Haak, pp. 16. Leiden.
- Jacquin, N.J.** (1763). *Selectarum Stirpeum Americanarum Historia*, pp. 74. Viena.
- Jacquin, N.J.** (1788). *Selectarum Stirpeum Americanarum Historia*, ed. 3, pp. 94. Viena.
- Jin, J.J., M.Q. Yang, P.W. Fritsch, R. van Velzen, D.Z. Li & T.S. Yi** (2020). Born migrators: Historical biogeography of the cosmopolitan family Cannabaceae. *Journal of Systematics and Evolution* 58: 461-473. DOI: <http://doi.org/10.1111/jse.12552>
- Johnston, M.C.** (1957). *Celtis spinosa* Sprengel var. *pallida* (Torrey) M.C. Johnston, New Combination. *Southwestern Naturalist* 2: 172.
- JSTOR** (2022). JSTOR Global Plants Database. Disponible en: <<https://plants.jstor.org>> [Acceso en abril 2022].
- Judd, W.S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg & P.F. Stevens** (2009). *Sistemática vegetal, um enfoque filogenético*. 3 ed. Artmed, Porto alegre.
- Kahan, M.** (2007). Estudios de la biología reproductiva de *Schinopsis balansae*. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Bioquímicas y Farmacéuticas. Universidad Nacional de Rosario, 61 pp.
- Kearse, M, R. Moir, A. Wilson, A. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, C. Duran, T. Thierer, B. Ashton, P. Meintjes & A. Drummond** (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28:1647–1649.
- Klotzsch, J.F.** (1847). Beiträge zu einer Flora der Aequinoctial-Gegenden der Neuen Welt. *Linnaea* 20: 337–542.
- Kunth, C.S.** (1817). *Mertensia*. En: E.W.H.A. von Humboldt & A.J.A. Bonpland, (eds.) *Nova genera et species plantarum* v. 2. Libreria Graeco-Latino-Germanica, pp. 30-32. Paris.
- Kuntze, O.** (1898). *Revisio generam plantarum* 3. Arthur Felix, pp. 294. Leipzig.
- Lamarck, J.** (1789). *Encyclopedie Methodique, Botanique* 3. Panckoucke, pp. 316-320. Paris.
- Larkin, M.A., G. Blackshields, N.P. Brown, R. Chenna, P.A. McGettigan, H. McWilliam, F. Valentin, I.M. Wallace, A. Wilm, R. Lopez, J.D. Thompson, T.J. Gibson & D.G. Higgins** (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947-2948.
- Leme, F.M., J. Schönenberger, Y.M. Staedler & S.P. Teixeira** (2020). Comparative floral development reveals novel aspects of structure and diversity of flowers in Cannabaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 193: 64-83. DOI: <http://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa004>
- Lewis, J.P. & M.B Collantes** (1973). El espinal periestépico. *Ciencia e investigación* 29: 360-377.
- Liebmann, F.M.** (1851). Familia Ulmaceae. Kongelige Danske videnskabernes Selskabs Skrifter 2: 337-339.

- Linnaeus, C.** (1753). *Species plantarum*, vol. 1. Holmiae [Stockholm]: impensis Laurentii Salvii. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.669>
- Lundstroen, A.N.** (1887). Pflanzenbiologische studien II. Die Anpassungen der Pflanzenan Thiere. Domatienführende Pflanzen. En: Mariani, M. J. (Ed.). *Les Caféiers L' Université*, 1-88. Paris.
- Machado, A.F.P., M.F.O. da Silva, R.P. de Oliveira, A.M. Giulietti & D.S. Carneiro Torres** (2019). Flora of Bahia: Cannabaceae. *Sitientibus serie Ciencias Biológicas*, 19. <https://doi.org/10.13102/scb3781>
- Majure, L.C., T. Clase, W. Testo, W. Cinea & B. Peguero** (2020). Nuevos reportes para la flora de La Española. *Moscoso*, vol. 20, pp. 151-161.
- Marchioretto, M.S.** (1988). Estudo taxonômico das espécies dos gêneros *Celtis* e *Trema* (Ulmaceae) no Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica* 39: 49-80.
- Marchiori, J.N.C., L.P. Deble & A.S. de Oliveira** (2005). Notas sobre a ocorrência de *Celtis pallida* Torrey ssp. *pallida* (Ulmaceae) na flora sul-rio-grandense. *Balduinia*: 21-24.
- Martinov, I.I.** (1820). *Tekhno-Botanicheskī Slovar': na latinskome i rossīiskom ŭazykakh*. pp. 99. San Petersburgo.
- Martins, E.G.A. & J.R. Pirani** (2009). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Cannabaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 27: 247-251.
- Marzocca A.** (1993). *Index de plantas colorantes, tintóreas y curtientes: manual de las especies de Argentina*. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria. 326 pp.
- Matteucci, S.** (2012). Ecorregión Pampa. *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*, pp. 391-446.
- Maturo, H.** (2009). Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual", Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario, Argentina. 113 pp.
- Miquel, F.A.W.** (1853). Urticineae. En: C.F.P. von Martius (ed.). *Flora Brasiliensis*. *Typographia Regia*, v. 4, pp. 88-222. Múnaco.
- Mogni, V.Y.** (2015). Estudio filogenético y biogeográfico del género *Schinopsis* (Anacardiaceae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Rosario. 250pp.
- Mogni, V., L. Oakley & D. Prado** (2015). The distribution of woody legumes in Neotropical Dry Forests: the Pleistocene Arc Theory 20 years on. *Edinburgh Journal of Botany* 72:35-60.
- Mogni, V.Y., M.A. Kahan, L.P. de Queiroz, J.L. Vesprini, J.P.A Ortiz & D.E. Prado** (2016). Optimization of DNA extraction and PCR protocols for phylogenetic analysis in *Schinopsis* spp. and related Anacardiaceae. *SpringerPlus* 5: 1-7.
- Morales M., L. Oakley, A.L.B. Sartori, V.Y. Mogni, M. Atahuachi, R.O. Vanni, R.H. Fortunato & D.E. Prado** (2019). Diversity and conservation of legumes in the Gran Chaco and biogeographical inferences. *PloS One* 14, Article e0220151, [10.1371/journal.pone.0220151](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220151)

- Nascimento, I.C.** (2017). Tricomas secretores em espécies de Cannabaceae e Ulmaceae. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nee, M.H.** (1984). Ulmaceae. *Flora de Veracruz*, fasc. 40. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, pp 11-20. Veracruz.
- Nee, M.H.** (2004) Magnoliidae, Hamamelidae y Caryophyllidae. In: Nee MH (ed.) *Flora de la región del Parque Nacional Amboró Bolivia*. Fundación Amigos de la Naturaleza, Vol. 2, 209pp. Santa Cruz.
- Nei, M. & S. Kumar** (2000). *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York, 333 pp. USA.
- Nevling, L.I.** (1960). Ulmaceae. En: R.E. Woodson & R.W. Schery (eds.) *Flora of Panama*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 47. pp. 110-112.
- Novara, L.J.** (2009). Flora del Valle de Lerma (Salta, Argentina): Celtidaceae. *Aportes botánicos de Salta - Ser. Flora* 9: 1-20.
- Oakley, L.J. & D.E. Prado** (2013a). Consideraciones sobre la identidad y delimitación de *Celtis chichape* (Wedd.) Miq. (Celtidaceae). *Rojasiana* 12: 117-124.
- Oakley L.J. & D.E. Prado** (2013b). Nueva combinación en *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. *Rojasiana* 12: 125-129.
- O'Dowd, D.J. & M.F. Willson** (1989). Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 191-236. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01901.x>
- Omori, Y. & S. Terabayashi** (1993). Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *Journal of Plant Research* 106: 249-258. DOI: <http://doi.org/10.1007/BF02344593>
- Oxelmann, B., M. Lidén & D. Berglund** (1997). Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics & Evolution* 206: 393-410.
- Parodi, D.** (1878). Contribuciones a la Flora del Paraguay. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 5: 95-96/152-153.
- Pederneiras, L.C., A.F. Costa, D.S.D. Araújo & J.P.P. Carauta** (2011). Ulmaceae, Cannabaceae e Urticaceae das restingas do estado do Rio de Janeiro. *Rodriguésia* 62: 299-313.
- Pedersoli, G.D., F.M. Leme, V.G. Leite & S.P. Teixeira** (2019). Anatomy solves the puzzle of explosive pollen release in wind-pollinated Urticalean Rosids. *American Journal of Botany* 106: 489-506. DOI: <http://doi.org/10.1002/ajb2.1254>
- Pedroso, H. L., L. C. D. Rocha-Filho & C. Lomônaco** (2010). Variación fenotípica de plantas del Cerrado (Sabana brasileña) frente a la heterogeneidad ambiental. *Ecosistemas*, 19: 24-36.
- Pérez-Calix, E. & E.C. González** (1999). Ulmaceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, fasc. 75: 1-30. <https://doi.org/10.21829/fb.282.1999.75>

Permingeat, H., V. Romagnoli & R. Vallejos (1998) A simple method for isolating high yield and quality DNA from cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves. Plant Molecular Biology Reporter 16: 1-6.

Perrota, V.G. & A.M. Arambarri (2010). *Celtis ehrenbergiana* (Celtidaceae): meristematic tissue in the thorns. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas 9: 228-231.

Placci, L.G. (1995). Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Planchon, J. E. (1848). Sur les Ulmacées. Annales des Sciences Naturelles, Botanique, sér. 3, 10: 244-341.

Planchon, J.E. (1873). Ulmaceae. En: A.P. De Candolle (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. v. 17. Masson. pp. 151-210. Paris

Posada D. & T.R. Buckley (2004). Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. Systematic Biology 53:793– 808. <https://doi.org/10.1080/10635150490522304>

Prado, D. (1991). A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. PhD Thesis, University of St. Andrews, Gran Bretaña, 283 pp.

Prado, D. (1993a). What is the Chaco vegetation in South America? I. A review. Candollea 48: 145-172.

Prado, D. (1993b). What is the Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Candollea 48: 615-629.

Prado, D. (1995). Selva Pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. En: Brown, A.D. y H.R.Grau (eds.), Investigación, conservación y desarrollo en las selvas subtropicales de montaña. pp: 19-52. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, UNT. Tucumán, 270 pp.

Prado, D. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. Edinburgh Journal of Botany 57: 437-461.

Prado, D. (2003). As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R., TABARELLI, M. & SILVA, J.M.C. (eds.) Ecologia e conservação da Caatinga, Recife: Editora Universitária UFPE. Capítulo de libro. pp. 3 – 73.

Prado, D. & P. Gibbs (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 902-927.

QGIS (2022). QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

- Qiu, Y.L., M.W. Chase, S.B. Hoot, E. Conti, P.R. Crane, K.J. Sytsma & C.R. Parks** (1998). Phylogeny of the Hamamelidae and their allies: Parsimony analysis of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL*. *International Journal of Plant Sciences* 159: 891-905.
- Radford, A.E., W.C. Dickison, J.R. Massey & C.R. Bell** (1974). *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- Rafinesque, C.S.** (1838) *Trees and Shrubs of North America, and other Parts, including about 800 Genera and 1000 species new or rectified, improved and classified*. Philadelphia, 32 p.
- Rambaut, A., M.A. Suchard, D. Xie & A.J. Drummond** (2013). MCMC Trace Analysis Tool. Version v1. 6.0.
- Ratter, J.A., A. Pott, V.J. Pott, C.D. Cunha & M. Haridasan** (1988). Observations on woody vegetation types in the Pantanal and at Corumbá, Brazil. *Notes of the Royal Botanic Garden Edinburgh* 45: 503–525.
- Rohlf, F.J.** (2006). *TpsDig2*, Version 2.10. New York: Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook.
- Romanczuk, M.C.** (1976). Nota sobre algunas especies de *Celtis* de la Argentina. *Hickenia* 1: 5-11.
- Romanczuk, M.C.** (1987). Ulmaceae. En Troncoso, S. y N. Bacigalupo (eds). *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*. T. 6 (3). Colección Científica del INTA, pp 15-22. Buenos Aires.
- Romanczuk, M.C. & M.A. del Pero de Martínez** (1978). Las especies del género *Celtis* (Ulmaceae) en la flora Argentina. *Darwiniana* 21: 541-577.
- Ronquist F. & J.P. Huelsenbeck** (2003). MrBayes 3: bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Rose, J.N. & P.C. Standley** (1912). Report on a collection of plants from the Pinacate Region of Sonora. U.S. Government Printing Office, Vol.16, pp. 8. U.S.
- Roth, A.W.** (1797). *Catalecta botanica* 1. Bibliopolo. I. G. Miilleriano, pp. 34. Leipzig.
- Ruggiero, A. & C. Ezcurra** (2003). Regiones y transiciones biogeográficas: Complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: J. Morrone & J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. pp 141-154. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, DF, 307 pp.
- Russell, R. & J.G. Tokatlian** (2002). De la autonomía antagónica a la autonomía relacional: una mirada teórica desde el Cono Sur. *Perfiles latinoamericanos* 21:159-194.
- Sang, T., D.J. Crawford & T.F. Stuessy** (1997). Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American journal of Botany* 84: 1120-1136.

Sargent, C.S. (1895). Ulmaceae. En: Sargent CS (ed.) *The Silva Of North America*. Houghton Mifflin and Company, Vol. 7, pp. 39-74. New York.

Särkinen, T., J. Iganci, R. Linares-Palomino, M. Simon & D. Prado (2011). Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11:27. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/11/27>.

Särkinen, T., M. Staats, J.E. Richardson, R.S. Cowan & F.T. Bakker (2012). How to open the treasure chest? Optimising DNA extraction from herbarium specimens. *PloS one* 7: e43808.

Sattarian, A. (2006). Contribution to the biosystematics of *Celtis* L. (Celtidaceae) with special emphasis on the African species. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, 150 pp.

Sattarian, A. & L.J.G. Van der Maesen (2006). Endocarp morphology of African *Celtis* (Celtidaceae/Ulmaceae). *Blumea* 51: 389–397. <http://dx.doi.org/10.3767/000651906X622337>

Savolainen, V., P. Cuenoud, R. Spichiger, M. Martinez, M. Crevecoeur & J.F. Manen (1995). The use of herbarium specimens in DNA phylogenetics: Evaluation and improvement. *Plant Systematics & Evolution* 197: 87-98.

Segura, L. N., Dosil-Hiriart, F. D. & L. N. González-García (2020). Los árboles exóticos fallan como soporte de los nidos del cardenal copete rojo (*Paroaria coronata*) en bosques nativos del centro-este de Argentina. *El hornero* 35: 29-35.

Schultes, J.A. (1820). Caroli a Linné Equitis Systema vegetabilium: secundum classes, ordines, genera, species. Cum characteribus differentiis et synonymis. Editio nova, speciebus inde ab editione XV. Detectis aucta et locupletata. Stuttgart, Sumtibus J.G.Cottae.

Shaw, J., E.B. Lickey, E.E. Schilling & R.L. Small (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American journal of botany* 94: 275-288.

Sneath, P. & R. Sokal (1973). Numerical Taxonomy; The Principles and Practice of Numerical Classification. W. H. Freeman, San Francisco, CA, 573 pp.

Soepadmo, E. (1977). Ulmaceae, In: Flora Malesiana ser. 1, vol. 1: 31-76.

Solbrig, O. (1976). The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. En: D.W. Goodall (ed.), *Evolution of Desert Biota*. Pp. 7-49. University of Texas, Austin, 256 pp.

Soltis, D. & P. Soltis. (1998) Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. En: Soltis, D., P. Soltis & J. Doyle (eds), *Molecular systematics of plants II. DNA Sequencing*. pp. 1-42. Springer Science & Business Media, US, 574 pp.

Soltis, D.E., Soltis, P.S., Nickrent, D.L., Johnson, L.A., Hahn, W.J., Hoot, S.B., Sweere, J.A., Kuzoff, R.K., Kron, K.A., Chase, M.W., Gillespie, L.J., Kress, J.W. & K.J. Sytsma (1997). Angiosperm Phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 1-49.

Soltis, D.E., P.S. Soltis, M.W. Chase, M.E. Mort, D.C. Albach, M. Zanis, ... & J.S. Farris (2000) "Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences." *Botanical Journal of the Linnean Society* 133.4: 381-461.

Song, B.H., X.Q Wang, F.Z. Li & D.Y. Hong (2001). Further evidence for paraphyly of the Celtidaceae from the chloroplast gene matK. *Plant Systematics and Evolution* 228: 107-115.

Souza, H.B.Z. (2019). *Celtis* L. (Cannabaceae) do Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.

Sprengel, C.P.J. (1825). *Linnaei Systema vegetabilium* 1, ed. 16. Sumtibus Librariae Dieterichianae. pp: 931-932. Gotinga.

Standley, P.C. & J.A. Steyermark (1946). Ulmaceae. en: P.C. Standley & J.A. Steyermark (eds.). *Fieldiana Botany*, vol.24, p. IV. Flora of Guatemala. Chicago Natural History Museum. pp. 1-10. Chicago.

Stevens, P. F. (2001 en adelante). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> [Acceso abril 2022].

Swartz, P.O. (1788). *Nova Genera & Species Plantarum seu Prodrumus descriptionum Vegetabilium, maximam partem incognitorum quae sub itinere in Indiam Occidentalem annis. Bibliopolis acad. M. Swederi.*

Swofford, D.L. (2002). PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), v. 4.0b10. Sunderland: Sinauer Associates. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00191.x>

Swofford, D.L. (2021). PAUP v.4.a168. Available online at: <http://paup.phylosolutions.com/> [Acceso noviembre, 2021].

Sprengel, C.P.J. (1825). *Systema vegetabilium* [Caroli Linnaei ...]. Editio decima sexta. Sumtibus Librariae Dieterichianae 1: 931-932.

Sytsma, K.J., J. Morawetz, J.C. Pires, M. Nepokroeff, E. Conti, M. Zjhra, J.C Hall & M.W Chase (2002). Urticalean rosids: Circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on rbcL, trnL-trnF, and ndhF sequences. *American Journal of Botany* 89: 1531-1546.

Taberlet, P., L. Gielly, G. Pauton & J. Bouvet (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.

Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski & S. Kumar (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular biology and evolution*, 30(12): 2725-2729.

The Herbarium Catalogue. Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet <http://www.kew.org/herbcat> [consultado 22 Enero 2022].

Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta enero 2022] Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih>

Tian, B., R. Liu, L. Wang, Q. Qiu, K. Chen & J. Liu (2009). Phylogeographic analyses suggest that a deciduous species (*Ostryopsis davidiana* Decne., Betulaceae) survived in northern China during the Last Glacial Maximum. *Journal of Biogeography* 36: 2148-2155.

Torres Robles, S. (2009). Variación geográfica de la composición y riqueza de plantas vasculares en los talaes bonaerenses y su relación con el clima, sustrato, estructura del paisaje y uso. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.

Torres, R.B. & A.Q. Luca (2005). Ulmaceae. En: M.G.L. Wanderley, G. Shepherd, A.M. Giulietti & T.S. Melhem (eds.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Rima, São Paulo, v. 4, pp. 361-370.

Torrey, J. (1858) Report on the United States and Mexican Boundary. *Botany* 2: 203.

Tournefort, J.P. (1700). *Institutiones Rei Herbariae*. Tomus Primus. Typographia Regia, pp. 612. Paris.

Trillo C. & P.H. Demaio (2007). Tintes naturales: Guía para el reconocimiento y uso de plantas tintóreas del Centro de Argentina. Córdoba. Ediciones Sezo. 79 pp.

Tropicos (2022) Missouri Botanical Garden. Disponible en <<http://www.tropicos.org/>>. [Acceso enero 2022].

Turland, N.J., J.H. Wiersema, F.R. Barrie, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.H. Kusber, D.Z. Li, K. Marhold, T.W. May, J. McNeill, A.M. Monro., J. Prado, M.J. Price & G.F. Smith (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.

Ueda, K., K. Kosuge & H. Tobe (1997). A molecular phylogeny of Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) based on *rbcl* nucleotide sequences. *Journal of Plant Research* 110: 171-178.

Walpers, W.G. (1843). *Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopoldinae-Carolinae Naturae Curiosorum*. Vol. 19, pp. 424. Bonn.

Weddell, H. A. (1852). Additions a la flore de l' Amérique du Sud. Celtideae. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, sér. 3, 17: 193-196.

White, T., T. Bruns, S. Lee & J. Taylor (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En Innis, M., D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White, *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications*. pp. 315-322. Academic Press, London, 482 pp. England.

Wiegrefe, S.J., K.J. Sytsma & A.N.D.R.P Guries (1998). The Ulmaceae, one family or two? Evidence from chloroplast DNA restriction site mapping. *Plant Systematics and Evolution* 210: 249-270.

Wu, Z. Y., A.K. Monro, R.I. Milne, H. Wang, T.S. Yi, J. Liu & D.Z. Li (2013). Molecular phylogeny of the nettle family (Urticaceae) inferred from multiple loci of three genomes and extensive generic sampling. *Molecular phylogenetics and evolution* 69: 814-827.

Yang, M., R. van Velzen, F. Bakker, A. Sattarian, D. Li & T. Yi (2013). Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon* 62: 473-485. DOI: <http://doi.org/10.12705/623.9>

Yang, M.Q., D.Z. Li, J. Wen & T.S. Yi (2017). Phylogeny and biogeography of the amphi-Pacific genus *Aphananthe*. *PlosOne* 62: 1-18.

Yao, X., C. Li & C.W. Dick (2013). Exon-primed intron-crossing (EPIC) markers for evolutionary studies of *Ficus* and other taxa in the fig family (Moraceae). *Applications in Plant Sciences* 1: 1300037.

Yesson, C., S.J. Russell, T. Parrish, J.W. Dalling & N.C. Garwood (2004). Phylogenetic framework for *Trema* (Celtidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248: 85-109.

Zamengo, H.B., A.L. Gaglioti, D. Chamorro, V. Mogni, L. Oakley, D. Prado, R.B. Torres, L. Mattos, P.R. Da-Silva & S. Romaniuc-Neto (2020a). Nomenclatural novelties in *Celtis* (Cannabaceae) and a preliminary phylogeny of the genus with emphasis on the South American species. *Brazilian Journal of Botany* 43: 947–960. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00656-x>

Zamengo, H.B., A.F.P. Machado & M.F.O Silva (2020b). *Celtis* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponible en: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB106888>>. [Acceso marzo 2022].

Zamengo, H.B, A.L. Gaglioti, S. Romaniuc-Neto & L.C. Pederneiras (2021) *Celtis* L. (Cannabaceae) do Brasil, História, diversidade e uma sinopse taxonômica de *Celtis* do Brasil. Novas Edições Acadêmicas. ISBN: 978-620-3-46884-7

Zamengo, H.B., A.L. Gaglioti, D. Chamorro, L. Oakley & L.C. Pederneiras (2022). Nomenclatural revision of the binomials of *Celtis* (Cannabaceae) described for Brazil. En prep.

Zerega, N.J., D. Ragone & T.J. Motley (2005). Systematics and species limits of breadfruit (*Artocarpus*, Moraceae). *Systematic Botany* 30: 603-615.

Zhang, S., J. Jin, M.J. Moore, T. Yi & D. Li (2018). Plastome characteristics of Cannabaceae. *Plant Diversity* 40: 127-137.

Zuloaga, F., O. Morrone & M.J. Belgrano (eds.) (2008). Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Monogr. Syst. Bot. 107. Missouri Botanical Garden Press. USA.

Zuloaga, F.O., M.J. Belgrano & C.A. Zanotti (2019). Actualización del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. *Darwiniana*, nueva serie 7: 208-278.

Zuloaga, F.O. & M.J. Belgrano (2021). Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay) [Consulta permanente]. Disponible en: <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/BuscarEspecies.asp>





ANEXOS

ANEXO I

I.1- Acrónimos según Thiers 2022 (<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>) para los herbarios considerados en esta tesis.

Herbarios nacionales visitados:

BA: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

BAA: Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

BAB: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Castelar, Buenos Aires.

CTES: Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Corrientes.

CORD: Herbario CORD, Argentina, Córdoba, Córdoba.

LIL: Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán.

LP: Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires.

MCNS: Museo de Ciencias Naturales de Salta, Salta, Salta.

SF: Universidad Nacional del Litoral, Esperanza, Santa Fe.

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

UNR: Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Santa Fe.

Herbarios internacionales visitados:

E: Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh, Scotland, U.K.

FACEN: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay.

FCQ: Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay.

IAC: Instituto Agrônômico de Campinas, Campinas, São Paulo, Brazil.

K: Royal Botanic Gardens, Kew, London, England, U.K.

P: Muséum National D'Histoire Naturelle, Paris, France.

PMSP: Municipal Parks of São Paulo, Prefeitura Municipal de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brazil.

SPF: Herbário da Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brazil.

Herbarios internacionales consultados virtualmente:

ALCB: Alexandre Leal Costa, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Bahia, Salvador, Brazil.

ASE: Herbário da Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, Sergipe, Brazil.

B: Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Berlin, Germany.

BHCB: Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil.

CEN: Herbário da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Embrapa Cenargen, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

CVRD: Reserva Natural Vale, Meio Ambiente, Sooretama, Espírito Santo, Brazil.

DVPR: Herbário da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Dois Vizinhos, Paraná, Brazil.

EAC: Herbário Prisco Bezerra Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Ceará, Brazil.

ECT: Herbário EMBRAPA, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brazil.

EFC: Herbário Escola de Florestas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

ESA: Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

F: Field Museum of Natural History, U.S.A, Illinois, Chicago.

FLAS: Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, U.S.A.

FLOR: Herbário do Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brazil.

FURB: Herbário Dr. Roberto Miguel Klein, Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, Santa Catarina, Brazil.

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

HDCF: Department of Forestry Science, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil.

HSTM: Herbário da Universidade Federal do Oeste do Pará, Santarém, Pará, Brazil.

HUEFS: Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brazil.

HURB: Herbário da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Cruz das Almas, Bahia, Brazil.

HUTO: Herbário da Universidade de Tocantins, UNITINS, Palmas, Tocantins, Brazil.

INPA: Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brazil.

L: Naturalis Biodiversity Center, Leiden, Netherlands.

LINN: Linnean Society of London, London, England, U.K.

MBM: Museu Botânico Municipal, Curitiba, Paraná, Brazil.

MO: Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, U.S.A.

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

PACA: Instituto Anchietano de Pesquisas/UNISINOS, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brazil.

PEUFR: Universidade Federal Rural de Pernambuco, Herbário Vasconcelos, Recife, Pernambuco, Brazil.

R: Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Botânica do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.

RB: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Instituto de Pesquisa, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.

RON: Herbário Rondoniense, Universidade Federal de Rondônia, Porto Velho, Rondônia, Brazil.

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

SP: Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa Curadoria do Herbário SP, Herbário "Maria Eneyda P. Kauffmann Fidalgo", São Paulo, São Paulo, Brazil.

SPSF: Herbário Dom Bento Pickel, Instituto Florestal de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brazil.

UEC: Herbário da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Campinas, Brazil.

UFG: Herbário da Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brazil.

UFP: Universidade Federal de Pernambuco, Herbário Geraldo Mariz, Recife, Pernambuco, Brazil.

US: Smithsonian Institution, Washington, District of Columbia, U.S.A.

VIC: Herbário da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brazil.

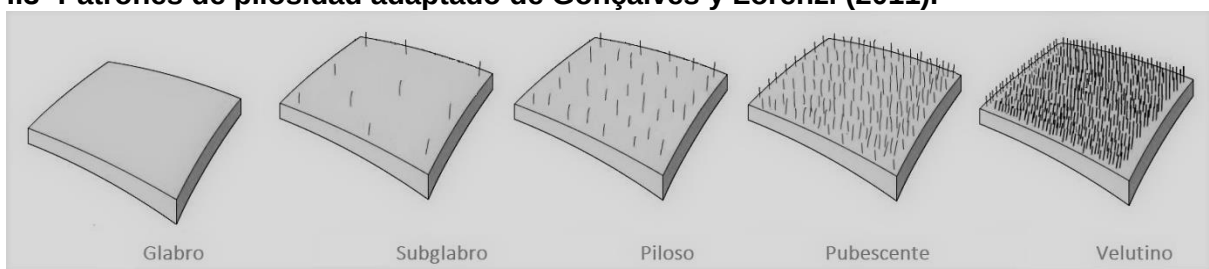
VIES: Herbário da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Espírito Santo, Brazil.



I.2- Paleta de colores adaptada de Beentje 2010



I.3- Patrones de pilosidad adaptado de Gonçalves y Lorenzi (2011).



I.4- Listado de especímenes estudiados en el análisis morfológico

Se presentan los datos de los especímenes estudiados por especie. Dentro de cada especie, las colectas están ordenadas por país y provincia o departamento según corresponda. Las coordenadas geográficas están expresadas en grados decimales sur, y oeste respectivamente. Para cada espécimen se indica el código de Voucher y el herbario donde se encuentra depositado el mismo. Muchos de estos especímenes están en proceso para ser incorporados a las colecciones de los respectivos herbarios. En cuanto a los especímenes de herbario analizados, se indica el código que fue asignado a los fines prácticos del análisis.

Pre identificados como *Celtis chichape*

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. *El Alto*: Tintigasta, -28.3706, -65.4268, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 15, 1.Cch.Cat, (UNR); -28.3706, -65.4268, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 16, 2.Cch.Cat, (UNR). Prov. Chaco. Dpto. *1° de Mayo*: Ruta 63 camino a isla "El Cerrito", -27.4091, -58.8359, 16/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 75, 17.Cch.Cha, (UNR); Dpto. *25 de Mayo*: Ruta 9, cerca de Colonia Gualtieri, -26.5671, -59.897, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 6, 12.Cch.Cha, (UNR); Dpto. *Libertador Gral San Martín*: Ruta 4, entre el límite del Parque Provincial y Pampa del Indio, -26.1625, -59.9407, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 67, 13.Cch.Cha, (UNR); Ruta 3, aprox. 5 km al norte de Presidencia Roca, -26.1556, -59.6335, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 69, 14.Cch.Cha, (UNR); Dpto. *San Fernando*: Camino de la Ruta 11, 5 km al oeste de Basail, -27.7387, -59.2838, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 59, 10.Cch.Cha, (UNR); Dpto. *Sargento Cabral*: Ruta 9 entre Ing. Barbet y Colonia Elisa, -26.9702, -59.5012, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 63, 11.Cch.Cha, (UNR). Prov. Corrientes. Dpto. *Itatí*: Ruta 12 y camino lateral, -27.3456, -57.8871, 17/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 76, 18.Cch.Ctes, (UNR); Dpto. *Paso de los libres*: Yapeyú, -29.4743, -56.8152, 19/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 87, 21.Cch.Ctes, (UNR); Yapeyú, -29.4666, -56.8083, 19/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 88, 22.Cch.Ctes, (UNR); Dpto. *Verón de Astrada*: Itá Baté, -27.423, -57.3373, 17/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 78, 19.Cch.Ctes, (UNR). Prov. Formosa. Dpto. *Laishi*: El Bagual, -26.2935, -58.8498, 16/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 72, 15.Cch.For, (UNR); El Bagual, -26.304, -58.8325, 16/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 73, 16.Cch.For, (UNR). Prov. Misiones. Dpto. *Oberá*: Ruta 14 al NE de Oberá, -27.4529, -55.0837, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 81, 20.Cch.Mis, (UNR). Prov. Salta. Dpto. *Orán*: Camino de Pichanal a Orán, cerca del puente (en obra en construcción), -23.2996, -64.217,

4/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 39, 3.Cch.Sal, (UNR). Prov. Santa Fe. Dpto. Garay: Al norte de Helvecia, -31.0265, -60.0913, 13/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 52, 4.Cch.SFe, (UNR); Dpto. Gral Obligado: Ruta 11, borde del bañado mal abrigo, -29.2774, -59.7794, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 54, 6.Cch.SFe, (UNR); Ruta a Villa Guillermina, -28.3066, -59.3717, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 55, 7.Cchh.SFe, UNR; Camino rural desde Florencia a Puerto Piragua, -28.0539, -59.2035, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 57, 8.Cch.SFe, (UNR); Camino rural desde Florencia a Puerto Piragua, -28.052, -59.2077, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 58, 9.Cch.SFe, (UNR); Dpto. San Javier: Ruta 39, en la banquina, río Saladillo dulce, inmediatamente apenas termina el puente, -30.4597, -60.094, 13/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 53, 5.Cch.SFe, (UNR).

Pre identificados como *Celtis iguanaea*

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. El Alto: Camino desde El Alto a Guayamba, -28.3361, -65.3692, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 14, 1.Cig.Cat, (UNR). Prov. Jujuy. Dpto. El Carmen: Ruta 9, a orillas del arroyo Las Lansas, -24.4542, -65.2978, 2/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 35, 4.Cig.Juj, (UNR). Dpto. San Pedro: Parque Nacional Calilegua, -23.6931, -64.8756, 3/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 36, 5.Cig.Juj, (UNR). Prov. Misiones. Dpto. 25 de Mayo: Ruta 2, cerca del Río Uruguay, -27.5451, -54.8263, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 82, 6.Cig.Mis, (UNR). Prov. Salta. Dpto. La Caldera: Ruta 9, "camino de cornisa", -24.5135, -65.3436, 2/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 33, 3.Cig.Sal, (UNR). Prov. Tucumán. Dpto. Trancas: Entre San Pedro de Colalao y Tacanas, -26.2811, -65.5192, 1/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 30, 2.Cig.Tuc, (UNR). PARAGUAY. Dpto. Guairá: Calle de tierra desde Melgarejo a Cerro Akatí, pie del cerro, en banquina del camino, -25.802389, -56.265611, 28/XI/2017, Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2122, 8.Cig.Py, (FACEN); Calle de tierra desde Melgarejo a Cerro Akatí, -25.804528, -56.268, 28/XI/2017, Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2123, 9.Cig.Py, (FACEN).

Pre identificados como *Celtis pallida* var. *discolor*

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. Capital: Llegando a La Calera, -28.4193, -65.8496, 29/XI/2016, Chamorro D., Agüero E., Mogni V., Oakley L., Prado D., Salinas R. y Tion M. 18, 36.Cpi.Cat, (UNR). Dpto. Fray Mamerto Esquiú: Camino a Villa Las Piriquitas, -28.27536111, -65.73322222, 22/XI/2014, Asmus *et al.* 15, 6.Cpi.Cat, (UNR); Camino a Villa Las Piriquitas, -28.27422222, -65.73352778, 22/XI/2014, Asmus *et al.* 16, 7.Cpd.Cat, (UNR); Camino a Villa Las

Pirquitas, -28.27422222, -65.73352778, 22/XI/2014, Asmus *et al.* 17, 8.Cpd.Cat, (UNR); Camino a Villa Las Pirquitas, -28.27197222, -65.73669444, 22/XI/2014, Asmus *et al.* 18, 9.Cpi.Cat, (UNR). *Dpto. San Antonio*: Refugio de vida silvestre Merced de Alpatauca, -28.41941667, -65.69011111, 22/XI/2014, Asmus *et al.* 19, 10.Cpi.Cat, (UNR). *Dpto. Paclín*: Cerro San Antonio de Paclín, -28.01666667, -65.69852778, 23/XI/2014, Asmus *et al.* 22, 11.Cpi.Cat, (UNR). *Dpto. Valle Viejo*: Cuesta del Portezuelo, -28.47113889, -65.61830556, 24/XI/2014, Asmus *et al.* 26, 13.Cpd.Cat, (UNR); Ruta 38, cerca de la entrada a Valle Viejo (1km al sur), -28.4708, -65.7034, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 20, 37.Cpd.Cat, (UNR). *Prov. Salta. Dpto. Capital*: Camino a Güemes y Monolito, -24.82916667, -65.17458333, 30/XI/2014, Asmus *et al.* 39, 19.Cpd.Sal, (UNR); Camino a Cuchihuman, -24.89416667, -65.00763889, 30/XI/2014, Asmus *et al.* 40, 20.Cpd.Sal, (UNR); *Dpto. Metán*: Ruta 18, cerca de El Galpón, -25.38527778, -64.77541667, 1/XII/2014, Asmus *et al.* 41, 21.Cpd.Sal, (UNR). *Dpto. Orán*: Ruta Prov.13 al oeste de Ruta Prov. 5, -23.4461, -64.1562, 4/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 40, 40.Cpi.Sal, (UNR), Ruta Prov.13 al oeste de Ruta Prov. 5, -23.4456, -64.1557, 4/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 41, 41.Cpd.Sal, (UNR). *Prov. Santiago del Estero. Dpto. Choya*: Villa La Punta, Sierras de Guasayán (parte baja), -28.37208333, -64.80061111, 25/XI/2014, Asmus *et al.* 29, 15.Cpd.SEst, (UNR); Villa La Punta, Sierras de Guasayán (parte baja), -28.37208333, -64.80061111, 25/XI/2014, Asmus *et al.* 30, 16.Cpd.Sest, (UNR); *Dpto. Copo*: Ruta 16 entre Monte Quemado y Los Tigres, -25.85511111, -62.71866667, 1/XII/2014, Asmus *et al.* 44, 24.Cpi.SEst, (UNR); *Dpto. Pellegrini*: Camino a la Fragua, -26.14161111, -64.39175, 27/XI/2014, Asmus *et al.* 34, 18.Cpd.SEst, (UNR). *Prov. Tucumán. Dpto. Burruyacú*: Aguas Blancas, -26.37802778, -64.74502778, 26/XI/2014, Asmus *et al.* 32, 17.Cpd.Tuc, (UNR); *Dpto. Trancas*: Camino a Ticucho, -26.5514, -65.2474, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 25, 38.Cpi.Tuc, (UNR); Camino a Ticucho, -26.5514, -65.2474, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 26, 39.Cpd.Tuc, (UNR); *Dpto. Tafí Viejo*: Ruta 342, Camino a la entrada a Ticucho, -26.5906, -65.2376, 1/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 28, 39.Cpi.Tuc, (UNR).

Pre identificados como *Celtis pallida* var. *pallida*

ARGENTINA. *Prov. Catamarca. Dpto. El Alto*: Al este de Infanzón, -28,61794444, -65,39652778, 24/XI/2014, Asmus *et al.* 27, 14.Cpp.Cat, (UNR), *Dpto. Fray Mamerto Esquiú*: San Antonio, Refugio de vida silvestre Merced de Alpatauca, -28,4147, -65,6781, 29/XI/2016, Chamorro D., Agüero E., Mogni V., Oakley L., Prado D., Salinas R. y Tion M. 17, 35.Cpp.Cat, (UNR), *Dpto. La paz*: Entre Recreo y San Antonio de la Paz, -29,1163, -65,0858, 27/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 5, 30.Cpp.Cat, (UNR); Entre San Antonio de la Paz y Frías, -28,8313, -65,1022, 27/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 6,

31.Cpp.Cat, (UNR). *Dpto. Santa Rosa*: Lavalley, -28,1934, -65,1177, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 11, 34.Cpp.Cat, (UNR); Pie de Cuestas de Alijilan a El Alto, -28,18966667, -65,47227778, 23/XI/2014, Asmus *et al.* 23, 12.Cpp.Cat, (UNR). Prov. Chaco. *Dpto. 25 de Mayo*: Camino a Pampa Bandera al norte de Ruta 9, -26,5156, -59,9287, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 65, 49.Cpp.Cha, (UNR); Camino a Pampa Bandera al norte de Ruta 9, -26,5156, -59,9287, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 66, 50.Cpp.Cha, (UNR); *Dpto. Almirante Brown*: Entre Río Muerto y Los Frentones, -26,336, -61,51872222, 1/XII/2014, Asmus *et al.* 45, 25.Cpp.Cha, (UNR); *Dpto. O'Higgins*: Ruta 95, cerca de San Bernardo, -27,29761111, -60,67419444, 2/XII/2014, Asmus *et al.* 46, 26.Cpp.Cha, (UNR); Ruta 95, cerca de San Bernardo, -27,29761111, -60,67419444, 2/XII/2014, Asmus *et al.* 47, 27.Cpp.Cha, (UNR); *Dpto. San Fernando*: Camino de la Ruta 11, 5 km al oeste de Basail, -27,7395, -59,3551, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 60, 48.Cpp.Cha, (UNR). Prov. Córdoba. *Dpto. Colón*: Agua de Oro, calle el Quebracho, Barrio Parque 3 Cóndores, -31,01494444, -64,30391667, 20/XI/2014, Asmus *et al.* 7, 1.Cpp.Cba, (UNR); *Dpto. Cruz del eje*: Ruta 38, entre San Marcos Sierras y Cruz del eje, -30,7168, -64,7427, 26/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 4, 29.Cpp.Cba, (UNR); *Dpto. Ischilín*: Ruta 60, noroeste de Quilino, -30,01483333, -64,58763889, 21/XI/2014, Asmus *et al.* 11, 4.Cpp.Cba, (UNR); Ruta 60, noroeste de Quilino, -30,01483333, -64,58763889, 21/XI/2014, Asmus *et al.* 12, 5.Cpp.Cba, (UNR); *Dpto. Sobremonte*: Camino a Cerro Colorado, -30,10613889, -63,89280556, 20/XI/2014, Asmus *et al.* 9, 3.Cpp.Cba, (UNR); *Dpto. Totoral*: Entre Las Peñas y San José de la dormida, -30,54261111, -64,01711111, 20/XI/2014, Asmus *et al.* 8, 2.Cpp.Cba, (UNR). Prov. Formosa. *Dpto. Bermejo*: Vaca Perdida, -23,3048, -61,4006, 1/VI/2016, Chamorro D. y Oakley L. 92, 52.Cpp.For, (UNR); *Dpto. Laishi*: El Bagual, -26,2855, -58,829, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 70, 51.Cpp.For, (UNR). Prov. Salta. *Dpto. Anta*: Estancia La Andorrana, entre Tolloche y Talavera, -25,51569444, -63,57638889, 1/XII/2014, Asmus *et al.* 42, 22.Cpp.Sal, (UNR); *Dpto. 9 de julio*: Ruta 95, entrada a Pozo Borrado, -28,9780556, -61,60530556, 2/XII/2014, Asmus *et al.* 48, 28.Cpp.SFe, (UNR); *Dpto. El Capital*: Ruta 11, Arroyo de los Padres al lado de la vía Ferrocarril Belgrano, -31,7978, -60,8657, 13/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 50, 47.Cpp.SFe, (UNR); *Dpto. San Cristóbal*: Ruta 39, San Cristóbal camino a Arrufó, -30,2903, -61,2904, 6/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 48, 46.Cpp.SFe, (UNR). Prov. Santiago del Estero. *Dpto. Avellaneda*, Ruta 92, 10km al norte de La Paliza, -28,7714, -63,15082, 25/II/2017, Chamorro D., Oakley L. y Tión M. 93, 53.Cpp.SEst, (UNR); *Dpto. Choya*: Ancaján, -28,4432, -64,9314, 27/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 7, 32.Cpp.SEst, (UNR); Camino "Los Ralos", -28,5036, -64,9612, 27/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 9, 33.Cpp.SEst, (UNR); Villa La Punta, Sierras de Guasayán (parte baja), -28,37208333, -

64,80061111, 25/XI/2014, Asmus *et al.* 30, 16.Cpd.SEst, (UNR); *Dpto. Copo*: Ruta 16 entre Monte Quemado y Los Tigres, -25,85511111, -62,71866667, 1/XII/2014, Asmus *et al.* 43, 23.Cpp.SEst, (UNR); Ruta 92 entre Monte Quemado y campo Gallo, -26,0984, -62,8284, 5/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 44, 42.Cpp.SEst, (UNR); *Dpto. Juan Felipe Ibarra*: Ruta 116, entre El Colorado y Los Juries, pasando la cañada de las Víboras hacia el sur, -28,2876, -62,078, 5/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 47, 45.Cpp.SEst, (UNR); *Dpto. Moreno*: HAAS, -27,0769, -62,6311, 5/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 45, 43.Cpp.SEst, (UNR); Ruta 92/6 entre Otumpa y Quimilí, -27,4377, -62,2698, 5/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 46, 44.Cpp.SEst, (UNR); Ojo de Agua Ruta 13, en ladera de cerro, 10km al este de ojo de agua, -29,2627, -63,371, 2/III/2017, Chamorro D. y Oakley L. 97, 55.Cpp.SEst, (UNR); *Dpto. Robles*: Ventura Huañuna, -27,7632, -64,0672, 26/II/2017, Chamorro D., Oakley L. y Tión M. 94, 54.Cpp.SEst, (UNR). PARAGUAY. *Dpto. Presidente Hayes*: Ruta 5, al este de Pozo Colorado, (entre Pozo Colorado y Concepción), -23,49595, -58,46793, 2/XII/2017, Martínez M., Chamorro D. y Oakley L. 261, 56.Cpp.PY, (FACEN).

Pre identificados como *C. brasiliensis*/ *C. pubescens*

ARGENTINA. Prov. Catamarca. *Dpto. El Alto*: Ruta 42, Camino a El Alto, -28.2535, -65.3052, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 12, 1.Cpu.Cat, (UNR); Ruta 42, Camino a El Alto, -28.2693, -65.3242, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 13, 2.Cpu.Cat, (UNR); *Dpto. Paclín*: Ruta 38, entre La Merced y el límite, -28.1066 - 65.6139, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 22, 3.Cpu.Cat, (UNR); Ruta 38, entre La Merced y el límite, -28.1066, -65.6138, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 23, 4.Cpu.Cat, (UNR). Prov. Chaco. *Dpto. Gral Donovan*: Ruta 9 y pequeño curso de agua, al norte de La Escondida, -27.0229, -59.479, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 61, 12.Cpu.Cha, (UNR); *Dpto. Libertador Gral San Martín*: Ruta 3, aprox. 5 km al norte de Presidencia Roca, -26.1556, -59.6335, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 68, 14.Cpu.Cha, (UNR); Cerca "Selva Río de Oro", en bosque ribereño del río, -26.7902, -58.9638, 16/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 74, 16.Cpu.Cha, (UNR). *Dpto. Sargento Cabral*: Ruta 9 entre Ing. Barbet y Colonia Elisa, -26.9702, -59.5012, 15/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 62, 13.Cpu.Cha, (UNR). Prov. Corrientes. *Dpto. Ituzáingo*: Desde Ruta 12 al camino a rincón Ombú Chico, -27.4388, -56.2544, 17/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 79, 18.Cpu.Ctes, (UNR); *Dpto. Santo Tomé*: Ruta 14, entre gobernador Virasoro y Santo Tomé, -28.2958, -56.1069, 19/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 86, 22.Cpu.Ctes, (UNR); *Dpto. Verón de Astrada*: Itá Baté, -27.423, -57.3373, 17/XII/2016, Chamorro

D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 77, 17.Cpu.Ctes, (UNR). Prov. Formosa. *Dpto. Laishi*. El Bagual, -26.2898, -58.8584, 16/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 71, 15.Cpu.For, (UNR). Prov. Jujuy. *Dpto. El Carmen*: Ruta 9, "camino de cornisa", cerca del límite con Salta, -24.4931, -65.3032, 2/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 34, 7.Cpu.Juj, (UNR); Ruta 2, entre entrada al PN Calilegua y Ruta 34, -23.1664, -64.8494, 3/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 38, 9.Cpu.Juj, (UNR); *Dpto. San Pedro*: Parque Nacional Calilegua, -23.7167, -64.853, 3/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 37, 8.Cpu.Juj, (UNR). Prov. Misiones. *Dpto. Concepción*: Ruta 2, entre Itacuaré y Concepción de la Sierra, -27.8876, -55.3364, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 84, 20.Cpu.Mis, (UNR); Ruta 2, entre Itacuaré y Concepción de la Sierra, -27.8876, -55.3364, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 85, 21.Cpu.Mis, (UNR); *Dpto. San Ignacio*: Camino al Parque Provincial Teyú Cuaré, -27.2839, -55.5745, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 80, 19.Cpu.Mis, (UNR). Prov. Salta. *Dpto. Metán*: Ruta 34 al norte de San José de Metán, -25.4252, -64.9547, 1/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 32, 6.Cpu.Sal, (UNR); *Dpto. Anta*: Entre Las Lajitas y Ruta 16, -24.7693, -64.2858, 4/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 42, 9.Cpu.Sal, (UNR); De la Ruta 5 al Ceibalito, -24.9467, -64.3981, 4/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 43, 10.Cpu.Sal, (UNR). Prov. Santa Fe. *Dpto. Gral Obligado*: Camino rural desde Florencia a Puerto Piraqua, -28.0539, -59.2035, 14/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 56, 11.Cpu.SFe, (UNR). Prov. Tucumán. *Dpto. Tafí Viejo*: Ruta 342, Camino a la entrada a Ticucho, -26.6114, -65.2277, 1/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 29, 5.Cpu.Tuc, (UNR). PARAGUAY. *Dpto. Concepción*: Primavera, -23,1605, -57.38116, 2/XII/2017, Martínez M., Chamorro D. y Oakley L. 262, 24.Cpu.PY, (FACEN). *Dpto. Guairá*: Ruta Mbocayaty a Colonia Independencia (Entrada Colonia Independencia), -25,725139, -56,296472, 28/XI/2017, Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2120, 23.Cpu.Py, (FACEN).

Pre identificados como *Celtis* sp.

ARGENTINA. Prov. Catamarca. *Dpto. Paclín*: Ruta 38, entre La Merced y el límite, -28.1139, -65.6224, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 21, 2.Csp.Cat, (UNR). Prov. Tucumán. *Dpto. Leales*: Ruta 157 y arroyo El Tejar, al norte de Simoca, -27.2144, -64.4249, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 24, 3.Csp.Tuc, (UNR); *Dpto. Trancas*: Entre San Pedro de Colalao y Tacanas, -26.2808, -65.5195, 1/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 31, 4.Csp.Tuc, (UNR).

Pre identificado como *Celtis* sp. 1

ARGENTINA. Prov. Córdoba. Dpto. Colón: Colanchanga, -31.1533, -64.3577, 26/XI/2016, Chamorro D., Demaio P., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 2, 1.Csp.Cba, (UNR).

Pre identificado como *Celtis* sp. 2

ARGENTINA. Prov. Misiones. Dpto. San Javier: Ruta 2, Camino a San Javier, -27.7804, -55.1139, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 83, 5.Csp.Mis, (UNR).

Pre identificados como *Celtis* sp. 3 (*Celtis serratissima*)

PARAGUAY. Dpto. Concepción. Primavera, -23.15463, -57.38147, 2/XII/2017, Martínez M., Chamorro D. y Oakley L. 264, 8.Csp.PY, (FACEN); Dpto. Paraguari. Camino público al lago Ypoa, -26.002389, -57.392861, 28/XI/2017, Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2124, 6.Csp.Py, (FACEN); Camino público al lago Ypoa, el ejemplar está en borde de bosque, -26.001917, -57.393833, 28/XI/2017, Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2125, 7.Csp.Py, (FACEN).

Pre identificados como *Celtis tala*

ARGENTINA. Prov. Buenos Aires. Pto. Magdalena: Ruta 11, a metros de la entrada a Magdalena, -35.07395, -57.533962, 14/X/2018, Chamorro D. 100, 35.Ct.BA, (UNR); Ruta 11, entre Magdalena y Villa Elvira, -34.962215, -57.78355, 14/X/2018, Chamorro D. 101, 36.Ct.BA, (UNR). Prov. Catamarca. Dpto. El Alto: Cerca de Infanzón, -28.58580556, -65.43763889, 24/XI/2014, Asmus et al. 25, 13.Ct.Cat, (UNR); Dpto. Capital: Ruta 4, Camino a El Rodeo, -28.4197, -65.8493, 29/XI/2016, Chamorro D., Agüero E., Mogni V., Oakley L., Prado D., Salinas R. y Tion M. 19, 25.Ct.Cat, (UNR); Dpto. Fray Mamerto Esquiú: Camino a Villa Las Pirquitas, -28.27197222, -65.73669444, 22/XI/2014, Asmus et al. 13, 8.Ct.Cat, (UNR); Dpto. San Antonio: Refugio de vida silvestre Merced de Alpatauca, -28.41880556, -65.69394444, 22/XI/2014, Asmus et al. 14, 9.Ct.Cat, (UNR), Dpto. Paclín: Cerro San Antonio de Paclín, -28.01666667, -65.69852778, 23/XI/2014, Asmus et al. 20, 10.Ct.Cat, (UNR); Dpto. Santa Rosa: Pie de Cuestas de Alijilan a El Alto, -28.18869444, -65.47230556, 23/XI/2014, Asmus et al. 21, 11.Ct.Cat, (UNR); Lavalle, -28.1934, -65.1177, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 10, 24.Ct.Cat, (UNR); Dpto. Valle Viejo: Cuesta del Portezuelo, -28.48197222, -65.61047222, 24/XI/2014, Asmus et al. 24, 12.Ct.Cat, (UNR). Prov. Córdoba. Dpto. Colón: Agua de oro, calle el quebracho, Barrio Parque 3 Cóndores, -31.01494444, -64.30391667, 20/XI/2014, Asmus et al. 3, 3.Ct.Cba, (UNR); Colanchanga, -31.1528, -64.3579, 26/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 3, 22.Ct.Cba, (UNR); Dpto. Río Primero: Ruta Nac.19, oeste de Río Primero, -31.3065, -63.67477778, 19/XI/2014, Asmus et al. 2, 2.Ct.Cba, (UNR). Dpto. Río Segundo: Ruta 3, cerca de Villa del Rosario, -31.58433333, -63.65380556, 19/XI/2014, Asmus et al. 1, 1.Ct.Cba, (UNR); Dpto. Sobremonte: Camino a Cerro Colorado, -30.10613889, -

63.89280556, 20/XI/2014, Asmus *et al.* 6, 6.Ct.Cba, (UNR); *Dpto. Tercero arriba*: Río Tercero, -32.1495, -64.1265, 25/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 1, 21.Ct.Cba, (UNR); *Dpto. Totoral*: oeste de Las Peñas, -30.53805556, -64.14872222, 20/XI/2014, Asmus *et al.* 5, 5.Ct.Cba, (UNR); Entre Las Peñas y San José de la dormida, -30.54891667, -64.00313889, 20/XI/2014, Asmus *et al.* 4, 4.Ct.Cba, (UNR). *Dpto. Tulumba*: Ruta Prov.16, entre Villa Tulumba y Dean Funes, -30.42836111, -64.2465, 21/XI/2014, Asmus *et al.* 10, 7.Ct.Cba, (UNR). Prov. Entre Ríos. *Dpto. Concordia*: Ruta 14, cerca de arroyo Rabón entre Pedernal y Clodomiro Ledesma, -31.6462, -58.2255, 20/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 89, 29.Ct.Ers,(UNR); *Dpto. Nogoyá*: Ruta 39, entre Lucas Gonzalez y Nogoyá, -32.4048, -59.6437, 20/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 91, 31.Ct.Ers, (UNR); *Dpto. Uruguay*: Ruta 39, entre Herrera y Basavilbaso, -32.406, -58.7702, 20/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 90, 30.Ct.Ers, (UNR). Prov. Jujuy. *Dpto. El Carmen*: Ruta 9, cerca de El Carmen, -24.40602778, -65.28080556, 29/XI/2014, Asmus *et al.* 35, 17.Ct.Juj, (UNR). Prov. Salta. *Dpto. Capital*: Monolito a Güemes, Cañada (quebrada) de la Horqueta, -24.86708333, -65.21002778, 30/XI/2014, Asmus *et al.* 37, 19.Ct.Sal, (UNR); Camino a Cuchihuman, Ruta 34 hacia el este, -24.89416667, -65.00763889, 30/XI/2014, Asmus *et al.* 38, 20.Ct.Sal, (UNR); *Dpto. La Caldera*: Cuesta del Gallinato, -24.67702778, -65.35291667, 29/XI/2014, Asmus *et al.* 36, 18.Ct.Sal, (UNR). Prov. San Luis. *Dpto. Ayacucho*: Ruta 20, al oeste de Lujan, a orillas del rio Lujan, -32.22409, -66.01094, 23/IX/2017, Chamorro D., Asmus J., Oakley, L. y Prado D. 98, 33.Ct.SLu, (UNR), *Dpto. Junín*: En el pueblo "el talita", -32.15052, -65.34434, 23/IX/2017, Chamorro D., Asmus J., Oakley, L. y Prado D. 99, 34.Ct.SLu, (UNR). Prov. Santa Fe. *Dpto. Garay*: Ruta 1, al norte de Santa Rosa de Calchines, -31.3697, -60.3105, 13/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 51, 28.Ct.SFe, (UNR). *Dpto. San Jerónimo*: Ruta 11, al norte del Desvío Arijón, -31.8533, -60.8823, 13/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 49, 27.Ct.SFe (UNR). Prov. Santiago del Estero. *Dpto. Choya*: Villa La Punta, Sierras de Guasayán (parte baja), -28.37208333, -64.80061111, 25/XI/2014, Asmus *et al.* 28, 14.Ct.SEst, (UNR); Ancaján, -28.4506, -64.9348, 27/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 8, 23.Ct.SEst, (UNR); *Dpto. Robles*: Ventura Huañuna, -27.7632, -64.0673, 26/II/2017, Chamorro D. y Oakley L. 96, 32.Ct.SEst, (UNR). Prov. Tucumán. *Dpto. Burruyacú*: Aguas Blancas, -26.36952778, -64.77847222, 26/XI/2014, Asmus *et al.* 31, 15.Ct.Tuc, (UNR); Ruta 336 Camino a Burruyacu, -26.54641667, -64.65838889, 27/XI/2014, Asmus *et al.* 33, 16.Ct.Tuc, (UNR); *Dpto. Tafi Viejo*: Ruta 342, camino a la entrada a Ticucho, -26.5703, -65.2439, 1/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 27, 26.Ct.Tuc, (UNR).

I.5- Especies acompañantes.

Se presentan los listados de las especies acompañantes encontradas en los viajes de colecta, discriminados por especie. No hay listas para *C. brasiliensis* ni *C. fluminensis* ya que no se colectaron ejemplares de esas especies en los viajes de colecta realizados.

Especies acompañantes de <i>C. chichape</i>		
<i>Vachellia aroma</i>	<i>Forsteronia</i> sp.	<i>Rhipsalis lumbricoides</i>
<i>Acacia bonariensis</i>	<i>Geoffroea spinosa</i>	<i>Ricinus communis</i>
<i>Vachellia caven</i>	<i>Gleditsia amorphoides</i>	<i>Rollinia emarginata</i>
<i>Acacia monacantha</i>	<i>Guettarda uruguensis</i>	<i>Ruprechtia laxiflora</i>
<i>f.monacantha</i>	<i>Harrisia martinii</i>	<i>Salix humboldtiana</i>
<i>Acacia praecox</i>	<i>Holocalyx balansae</i>	<i>Sapium haematopermum</i>
<i>Acacia</i> sp.	<i>Hovenia dulcis</i>	<i>Schinopsis balansae</i>
<i>Acacia tucumanensis</i>	<i>Inga</i> sp.	<i>Schinopsis lorentzii</i>
<i>Achatocarpus praecox</i>	<i>Inga uraguensis</i>	<i>Schinus fasciculatus</i>
<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	<i>Schinus</i> sp.
<i>Aechmea distichantha</i>	<i>Leucaena</i> sp.	<i>Scutia buxifolia</i>
<i>Albizia inundata</i>	<i>Luehea divaricata</i>	<i>Solanum granulosum-leprosum</i>
<i>Albizia niopoides</i>	<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	<i>Sorocea bonplandii</i>
<i>Allophylus edulis</i>	<i>Maclura tinctoria</i>	<i>Syagrus romanzoffiana</i>
<i>Aloysia virgata</i>	<i>Manihot flabellifolia</i>	<i>Tecoma stans</i>
<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Melia azedarach</i>	<i>Tessaria dodoneifolia</i>
var. <i>cebil</i>	<i>Melilotus albus</i>	<i>Thalia</i> sp.
<i>Astronium balansae</i>	<i>Mimosa</i> sp.	<i>Trema micrantha</i>
<i>Baccharis</i> sp.	<i>Monvillea cavendishii</i>	<i>Trichilia elegans</i>
<i>Bauhinia forficata</i>	<i>Myrcianthes mato</i>	<i>Typha</i> sp.
<i>Brunfelsia australis</i>	<i>Nectandra</i> sp.	<i>Urera aurantiaca</i>
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	<i>Nectandra angustifolia</i>	<i>Vachellia aroma</i>
<i>Canna glauca</i>	<i>Panicum prionitis</i>	<i>Vassobia breviflora</i>
<i>Cecropia pachystachya</i>	<i>Passiflora caerulea</i>	<i>Xylosma venosa</i>
<i>Cedrela</i> sp.	<i>Paullinia pinnata</i>	<i>Zanthoxylum petiolare</i>
<i>Celtis clauseniana</i>	<i>Peltophorum dubium</i>	
<i>Cestrum</i> sp.	<i>Petiveria alliacea</i>	
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	
<i>Chrozophora tinctoria</i>	<i>Phytolacca dioica</i>	
<i>Chrysophyllum</i> sp.	<i>Piper</i> sp.	
<i>Copernicia alba</i>	<i>Pisonia aculeata</i>	
<i>Cordia americana</i>	<i>Pisonia zapallo</i>	
<i>Crateva tapia</i>	<i>Pouteria glomerata</i>	
<i>Croton urucurana</i>	<i>Pouteria</i> sp.	
<i>Cynophalla retusa</i>	<i>Prosopis affinis</i>	
<i>Cyperus giganteus</i>	<i>Prosopis nigra</i>	
<i>Diplokeleba floribunda</i>	<i>Pseudananas</i> sp.	
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	<i>Psidium guajava</i>	
<i>Erythrina crista-galli</i>	<i>Pterogyne nitens</i>	
<i>Erythrina dominguezii</i>	<i>Ratibida columnifera</i>	
<i>Eugenia moraviana</i>		

Especies acompañantes de <i>C. clauseniana</i>		
<i>Abutilon</i> sp. <i>Acacia aroma</i> <i>Acacia bonariensis</i> <i>Acacia etilis</i> <i>Acacia monacantha</i> <i>f.monacantha</i> <i>Acacia praecox</i> <i>Acacia</i> sp. <i>Acacia tucumanensis</i> <i>Achatocarpus praecox</i> <i>Acrocomia aculeata</i> <i>Actinostemon</i> sp. <i>Aechmea distichantha</i> <i>Albizia inundata</i> <i>Albizia niopoides</i> <i>Alchornea glandulosa</i> <i>Allophyllus edulis</i> <i>Aloysia gratissima</i> <i>Aloysia virgata</i> <i>Anadenanthera colubrina</i> <i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> <i>Astronium balansae</i> <i>Astronium urundeuva</i> <i>Baccharis dracuncifolia</i> <i>Baccharis salicifolia</i> <i>Bastardiopsis densiflora</i> <i>Bauhinia forficata</i> <i>Brunfelsia australis</i> <i>Caesalpinia paraguayensis</i> <i>Calycophyllum multiflorum</i> <i>Capparis</i> af. <i>flexuosa</i> <i>Carica quercifolia</i> <i>Casaria sylvestris</i> <i>Cecropia</i> sp. <i>Cedrela</i> sp. <i>Ceiba chodatii</i> <i>Ceiba speciosa</i> <i>Celtis chichape</i> <i>Cestrum guaraniticum</i> <i>Cestrum</i> sp.	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> <i>Chlorophora tinctoria</i> <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> <i>Chrysophyllum</i> sp. <i>Cissus</i> sp. <i>Cnidosculus albomaculatus</i> <i>Cocoloba tiliacea</i> <i>Copernicia alba</i> <i>Cordia americana</i> <i>Cordia trichotoma</i> <i>Croton urucurana</i> <i>Dasyphyllum</i> sp. <i>Enterolobium</i> <i>contortisiliquum</i> <i>Erythrina dominguezii</i> <i>Eupatorium</i> sp. <i>Ficus</i> sp. <i>Geoffroea decorticans</i> <i>Gleditsia amorphoides</i> <i>Handroanthus heptaphyllus</i> <i>Handroanthus impetiginosus</i> <i>Helietta apiculata</i> <i>Heliocarpus</i> sp. <i>Heliotropium</i> sp. <i>Holocalix balansae</i> <i>Inga laurifolia</i> <i>Inga uruguensis</i> <i>Jacaranda mimosifolia</i> <i>Lithraea molleoides</i> <i>Lonchocarpus fluvialis</i> <i>Luehea divaricata</i> <i>Maclura tinctoria</i> <i>Microgramma</i> sp. <i>Morus alba</i> <i>Myrcia</i> sp. <i>Nectandra</i> sp. <i>Ocotea</i> sp. <i>Parapiptadenia rigida</i> <i>Parapiptadenia</i> sp. <i>Passiflora</i> sp. <i>Paullinia pinnata</i>	<i>Peltophorum dubium</i> <i>Peperonia</i> sp. <i>Pfeiffera ianthothele</i> <i>Phyllostylon rhamnoides</i> <i>Phytolacca dioica</i> <i>Piper</i> sp. <i>Piptadenia viridiflora</i> <i>Pisonia aculeata</i> <i>Pisonia zapallo</i> <i>Porlieria microphylla</i> <i>Prockia crucis</i> <i>Prosopis kuntzei</i> <i>Prosopis nigra</i> <i>Pterogyne nitens</i> <i>Rhipsalis floccosa</i> <i>Ricinus communis</i> <i>Rollinia emarginata</i> <i>Ruprechtia apetala</i> <i>Sapium haematospermum</i> <i>Schinopsis balansae</i> <i>Schinopsis haenkeana</i> <i>Schinopsis lorentzii</i> <i>Schinopsis marginata</i> <i>Schinus fasciculatus</i> <i>Schinus</i> sp. <i>Scutia buxifolia</i> <i>Solanum argentinum</i> <i>Solanum granulosum-leprosum</i> <i>Solanum riparium</i> <i>Syagrus romanzoffiana</i> <i>Tabebuia</i> sp. <i>Tabernaemontana</i> <i>catharinensis</i> <i>Tecoma stans</i> <i>Tipuana tipu</i> <i>Trema micrantha</i> <i>Trichilia elegans</i> <i>Urera aurantiaca</i> <i>Urera baccifera</i> <i>Urera caracasiana</i> <i>Vassobia breviflora</i> <i>Zanthoxylum fagara</i> <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> <i>Zanthoxylum</i> sp.

Especies acompañantes de <i>C. lancifolia</i>
<i>Acacia aroma</i> <i>Acacia caven</i> <i>Acacia etilis</i> <i>Acacia tucumanensis</i> <i>Allophylus edulis</i> <i>Amarantaceas</i> <i>Baccharis</i> sp. <i>Bauhinia forficata</i> <i>Begonia boliviensis</i> <i>Bocconia integrifolia</i> <i>Bougainvillea stipitata</i> <i>Cardiospermum</i> sp. <i>Carica quercifolia</i> <i>Cedrela fissilis</i> <i>Celtis clauseniana</i> <i>Celtis tala</i> <i>Cestrum parqui</i> <i>Clematis montevidensis</i> <i>Comelinaceas</i> <i>Condalia buxifolia</i> <i>Condalia</i> sp. <i>Duranta</i> sp. <i>Esterculaceas</i> <i>Eupatorium</i> sp. <i>Helechos</i> <i>Juglans australis</i> <i>Lantana camara</i> <i>Lithraea molleoides</i> <i>Melia azedarach</i> <i>Mirthaceas</i> <i>Morus alba</i> <i>Myrcianthes mato</i> <i>Nectandra angusta</i> <i>Porlieria microphylla</i> <i>Schinus fasciculatus</i> <i>Schinus</i> sp. <i>Schinus terebinthifolius</i> var. <i>terebinthifolius</i> <i>Solanum granulosum-leprosum</i> <i>Solanum</i> sp. <i>Tipuana tipu</i> <i>Trema micrantha</i> <i>Urera caracasana</i> <i>Vassobia breviflora</i> <i>Zanthoxylum coco</i>

Especies acompañantes de <i>C. serratissima</i>
<i>Acrocomia aculeata</i> <i>Albizia niopoides</i> <i>Allophylus edulis</i> <i>Andropogon</i> sp. <i>Astronium fraxinifolium</i> <i>Bromelia balansae</i> <i>Casearia sylvestris</i> <i>Cecropia pachystachya</i> <i>Chomelia</i> sp. <i>Cnidoscolus alomaculatus</i> <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> <i>Erythroxylon</i> sp. <i>Eugenia uniflora</i> <i>Fagara naranjillo</i> <i>Fagara rhoifolia</i> <i>Guarea</i> sp. <i>Guazuma ulmifolia</i> <i>Myrsine laetevirens</i> <i>Nectandra</i> sp. <i>Pouteria gardneriana</i> <i>Psidium</i> sp. <i>Rollinia emarginata</i> <i>Sapium haematospermum</i> <i>Sorocea sprucei</i> <i>Tabebuia aurea</i> <i>Terminalia triflora</i> <i>Trichilia elegans</i> <i>Xylosma venosa</i>

Especies acompañantes de <i>C. spinosa</i>
<i>Acacia caven</i> <i>Acacia praecox</i> <i>Albizia inundata</i> <i>Arundo donax</i> <i>Baccharis punctulata</i> <i>Caesalpinia paraguariensis</i> <i>Celtis tala</i> <i>Cestrum</i> sp. <i>Copernicia alba</i> <i>Cordia americana</i> <i>Enterolobium contortisiliquum</i> <i>Erythrina crista-galli</i> <i>Gleditsia amorphoides</i> <i>Nectandra angustifolia</i> <i>Phytolacca dioica</i> <i>Prosopis nigra</i> <i>Pterogine nites</i> <i>Ruprechtia laxiflora</i> <i>Salix humboldtiana</i> <i>Sapium haematopermum</i> <i>Schinopsis balansae</i> <i>Schinopsis lorentzii</i> <i>Solanum granulosum-leprosum</i>

Especies acompañantes de <i>C. spinosissima</i>
<i>Cecropia pachystachya</i> <i>Solanum granulosum-leprosum</i> <i>Helietta apiculata</i> <i>Croton urucurana</i> <i>Acacia</i> sp. <i>Dalechampia stenosepala</i>

Especies acompañantes de <i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>		
<i>Acacia aroma</i> <i>Acacia atramentaria</i> <i>Acacia caven</i> <i>Acacia gilliesii</i> <i>Acacia praecox</i> <i>Acalypha</i> sp. <i>Acanthosyris falcata</i> <i>Achatocarpus praecox</i> <i>Aechmea distichantha</i> <i>Aloysia gratissima</i> <i>Anadenanthera colubrina</i> <i>Anisocapparis speciosa</i> <i>Aristolochia</i> sp. <i>Aspidosperma quebracho blanco</i> <i>Atamisquea emarginata</i> <i>Baccharis flabellata</i> <i>Baccharis salicifolia</i> <i>Bougainvillea</i> sp. <i>Bromelia serra</i> <i>Bulnesia foliosa</i> <i>Bulnesia sarmientoi</i> <i>Caesalpinia paraguariensis</i> <i>Capparicordis tweediana</i> <i>Castela coccinea</i> <i>Cayaponia</i> sp. <i>Celtis chichape</i> <i>Celtis tala</i> <i>Cereus forbesii</i> <i>Cestrum parqui</i> <i>Cleistocactus baumannii</i> <i>Clematis montevidensis</i> <i>Coccoloba cordata</i> <i>Condalia microphylla</i> <i>Copernicia alba</i> <i>Cordobia argentea</i> <i>Cynophalla retusa</i> <i>Diplokeleba floribunda</i> <i>Dolichandra cynanchoides</i> <i>Echinopsis aurea</i> var. <i>aurea</i> <i>Echinopsis leucantha</i> <i>Ephedra triandra</i> <i>Eryngium</i> sp. <i>Erythrina crista-galli</i> <i>Fridericia dichotoma</i>	<i>Geoffroea decorticans</i> <i>Gomphrena perennis</i> <i>Grabowskia duplicata</i> <i>Gymnocalycium eurypleurum</i> <i>Harrisia bonplandii</i> <i>Harrisia pomanensis</i> <i>Heimia salicifolia</i> <i>Heterostachys ritteriana</i> <i>Hibiscus</i> sp. <i>Iresine diffusa</i> <i>Jodina rhombifolia</i> <i>Julocroton</i> sp. <i>Kageneckia</i> sp. <i>Lantana camara</i> <i>Lantana</i> sp. <i>Larrea cuneifolia</i> <i>Larrea divaricata</i> <i>Lippia integrifolia</i> <i>Lithraea molleoides</i> <i>Lycium boerhaviaefolium</i> <i>Lycium cestroides</i> <i>Lycium morongii</i> <i>Lycium nodosum</i> <i>Maytenus spinosa</i> <i>Maytenus vitis-idaea</i> <i>Miconia</i> sp. <i>Microgramma</i> sp. <i>Mimosa detinens</i> <i>Mimozyanthus carinatus</i> <i>Monvillea cavendishii</i> <i>Monvillea spegazzinii</i> <i>Opuntia anacantha</i> <i>Opuntia cardiosperma</i> <i>Opuntia elata</i> var. <i>cardiosperma</i> <i>Opuntia elata</i> var. <i>elata</i> <i>Opuntia elata</i> var. <i>obovata</i> <i>Opuntia ficus-indica</i> <i>Opuntia quimilo</i> <i>Opuntia salmiana</i> <i>Opuntia sulphurea</i> <i>Opuntia sulphurea</i> var. <i>pampeana</i> <i>Opuntia sulphurea</i> var. <i>sulphurea</i> <i>Oxalis erosa</i> <i>Parkinsonia aculeata</i>	<i>Parkinsonia praecox</i> <i>Pithecoctenium cynanchoides</i> <i>Porlieria microphylla</i> <i>Prosopanche americana</i> <i>Prosopis alba</i> <i>Prosopis elata</i> <i>Prosopis kuntzei</i> <i>Prosopis nigra</i> <i>Prosopis pugionata</i> <i>Prosopis ruscifolia</i> <i>Prosopis sericantha</i> <i>Prosopis torquata</i> <i>Prosopis vinalillo</i> <i>Qiabentia verticillata</i> <i>Ruprechtia apetala</i> <i>Salta triflora</i> <i>Sapium haematospermum</i> <i>Schaefferia argentinensis</i> <i>Schinopsis balansae</i> <i>Schinopsis lorentzii</i> <i>Schinopsis marginata</i> <i>Schinus fasciculatus</i> <i>Scutia buxifolia</i> <i>Senna aphylla</i> <i>Solanum argentinum</i> <i>Stetsonia coryne</i> <i>Stipa</i> sp. <i>Tabebuia nodosa</i> <i>Tecoma stans</i> <i>Tessaria dodoneifolia</i> <i>Tillandsia duratii</i> var. <i>duratii</i> <i>Tillandsia recurvata</i> <i>Trithrinax campestris</i> <i>Trithrinax schizophylla</i> <i>Valessia glabra</i> <i>Vassobia breviflora</i> <i>Wissadula densiflora</i> <i>Ximenia americana</i> <i>Zanthoxylum coco</i> <i>Ziziphus mistol</i>

Especies acompañantes de <i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>		
<i>Acacia aroma</i> <i>Acacia caven</i> <i>Acacia furcatispina</i> <i>Acacia praecox</i> <i>Acacia visco</i> <i>Acalypha</i> sp. <i>Achatocarpus praecox</i> <i>Allophylus edulis</i> <i>Aloysia gratissima</i> <i>Anadenanthera colubrina</i> <i>Anisocapparis speciosa</i> <i>Aspidosperma quebracho-</i> <i>blanco</i> <i>Astronium urundeuba</i> <i>Atamisquea emarginata</i> <i>Baccharis salicifolia</i> <i>Boehmeria caudata</i> <i>Bougainvillea</i> sp. <i>Bougainvillea stipitata</i> <i>Bromelia hieronymi</i> <i>Bromelia serra</i> <i>Bulnesia bonariensis</i> <i>Bulnesia foliosa</i> <i>Bulnesia retama</i> <i>Caesalpinia gilliesii</i> <i>Caesalpinia paraguariensis</i> <i>Caesalpinia</i> sp. <i>Capparicordis tweediana</i> <i>Capparis salicifolia</i> <i>Carica quercifolia</i> <i>Castela coccinea</i> <i>Cayaponia</i> sp. <i>Ceiba chodatii</i> <i>Celtis clauseniana</i> <i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i> <i>Celtis tala</i> <i>Cereus forbesii</i> <i>Cestrum lorentzianum</i> <i>Cleistocactus baumannii</i> <i>Cleistocactus smaragdiflorus</i> <i>Clematis montevidensis</i> <i>Coccoloba cordata</i> <i>Coccoloba argentinensis</i> <i>Condalia microphylla</i>	<i>Craniolaria</i> sp. <i>Croton</i> sp. <i>Cynophalla retusa</i> <i>Deuterocohnia longipetala</i> <i>Deuterocohnia</i> sp. <i>Dicliptera squarrosa</i> <i>Dyckia floribunda</i> <i>Ephedra triandra</i> <i>Erythroxylum argentinum</i> <i>Geoffroea decorticans</i> <i>Glandularia peruviana</i> <i>Gymnocalycium saglionis</i> <i>Harrisia pomanensis</i> <i>Heimia salicifolia</i> <i>Hibiscus</i> sp. <i>Jacaranda mimosifolia</i> <i>Jatropha excisa</i> <i>Jatropha macrocarpa</i> <i>Jodina rhombifolia</i> <i>Kageneckia lanceolata</i> <i>Lantana camara</i> <i>Larrea divaricata</i> <i>Lippia integrifolia</i> <i>Lippia</i> sp. <i>Lithraea molleoides</i> <i>Lycium boerhaviaefolium</i> <i>Lycium cestroides</i> <i>Lycium ciliatum</i> <i>Lycium nodosum</i> <i>Lycium</i> sp. <i>Malphighiaceae</i> <i>Maytenus buxifolia</i> <i>Maytenus viscifolia</i> <i>Maytenus vitis-idaea</i> <i>Mimosa detinens</i> <i>Mimosa farinosa</i> <i>Mimozgyanthus carinatus</i> <i>Nicotiana glauca</i> <i>Opuntia anacantha</i>	<i>Opuntia colubrina</i> <i>Opuntia quimilo</i> <i>Opuntia sarmiana</i> <i>Opuntia</i> <i>sulphurea</i> <i>Parkinsonia praecox</i> <i>Pereskia grandiflora</i> <i>Pereskia sacharosa</i> <i>Phoradendron</i> sp. <i>Pisonia zapallo</i> <i>Porlieria microphylla</i> <i>Prosopis alba</i> <i>Prosopis chilensis</i> <i>Prosopis elata</i> <i>Prosopis ferox</i> <i>Prosopis kuntzei</i> <i>Prosopis nigra</i> <i>Prosopis ruscifolia</i> <i>Prosopis vinalillo</i> <i>Ruprechtia apetala</i> <i>Ruprechtia triflora</i> <i>Salta triflora</i> <i>Schinopsis haenkeana</i> <i>Schinopsis lorentzii</i> <i>Schinopsis marginata</i> <i>Schinus bumelioides</i> <i>Schinus fasciculatus</i> <i>Selaginella sellowii</i> <i>Serjania glabrata</i> <i>Solanum argentinum</i> <i>Solanum riparium</i> <i>Sphaeralcea bonariensis</i> <i>Stetsonia coryne</i> <i>Synandropadix</i> <i>vermitoxicum</i> <i>Tecoma stans</i> <i>Tillandsia</i> sp. <i>Trichocereus terscheckii</i> <i>Vallesia glabra</i> <i>Vassobia breviflora</i> <i>Verbesina suncho</i> <i>Wissadula densiflora</i> <i>Zanthoxylum coco</i> <i>Ziziphus mistol</i>

Especies acompañantes de <i>C. tala</i>		
<i>Vachellia aroma</i>	<i>Dipsacus fullonum</i>	<i>Phytolacca dioica</i>
<i>Vachellia caven</i>	<i>Discaria americana</i>	<i>Picris echioides</i>
<i>Acacia etilis</i>	<i>Dolichandra cynanchoides</i>	<i>Pisonia zapallo</i>
<i>Vachellia macracantha</i>	<i>Enterolobium</i>	<i>Porlieria microphylla</i>
<i>Acacia praecox</i>	<i>contortisiliquum</i>	<i>Prosopis affinis</i>
<i>Acacia tucumanensis</i>	<i>Ephedra triandra</i>	<i>Prosopis alba</i>
<i>Acacia visco</i>	<i>Erythrina crista-galli</i>	<i>Prosopis chilensis</i>
<i>Acanthosyris falcata</i>	<i>Erythroxylum argentinum</i>	<i>Prosopis kuntzei</i>
<i>Achatocarpus praecox</i>	<i>Fagara coco</i>	<i>Prosopis nigra</i>
<i>Allophylus edulis</i>	<i>Gaillardia megapotamica</i>	<i>Rhipsalis lumbricoides</i>
<i>Aloysia citrodora</i>	<i>Geoffroea decorticans</i>	<i>Rivina humilis</i>
<i>Aloysia gratissima</i>	<i>Glandularia peruviana</i>	<i>Ruprechtia apelata</i>
<i>Aloysia virgata</i>	<i>Glandularia tenera</i>	<i>Ruprechtia triflora</i>
<i>Amphilophium cynanchoides</i>	<i>Gleditsia triacanthos</i>	<i>Salix humboldtiana</i>
<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Gomphrena perennis</i>	<i>Sapium glandulosum</i>
<i>Aristolochia sp.</i>	<i>Harrisia pomanensis</i>	<i>Sapium haematospermum</i>
<i>Arundo donax</i>	<i>Heimia salicifolia</i>	<i>Schinopsis haenkeana</i>
<i>Aspidosperma quebracho blanco</i>	<i>Heliotropium procumbens</i>	<i>Schinopsis lorentzii</i>
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	<i>Hibiscus sp.</i>	<i>Schinus areira</i>
<i>Baccharis punctulata</i>	<i>Holmbergia tweedii</i>	<i>Schinus bumelioides</i>
<i>Baccharis salicifolia</i>	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	<i>Schinus fasciculatus</i>
<i>Boehmeria caudata</i>	<i>Jatropha hieronymi</i>	<i>Schinus longifolius</i>
<i>Bougainvillea stipitata</i>	<i>Jodina rhombifolia</i>	<i>Schinus molle</i>
<i>Bromus catharticus</i>	<i>Kageneckia lanceolata</i>	<i>Schinus sp.</i>
<i>Caesalpinia gilliesii</i>	<i>Lantana camara</i>	<i>Sebastiania brasiliensis</i>
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	<i>Larrea divaricata</i>	<i>Senecio pinnatus</i>
<i>Cappari cordis tweediana</i>	<i>Licium nodosum</i>	<i>Serjania glabrata</i>
<i>Carduus acanthoides</i>	<i>Lithraea molleoides</i>	<i>Serjania sp.</i>
<i>Carica quercifolia</i>	<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	<i>Solanum argentinum</i>
<i>Castela coccinea</i>	<i>Lycium cestroides</i>	<i>Solanum elaeagnifolium</i>
<i>Ceiba chodatii</i>	<i>Lycium ciliatum</i>	<i>Sorghum halepense</i>
<i>Celtis chichape</i>	<i>Lycium nodosum</i>	<i>Sphaeralcea bonariensis</i>
<i>Celtis clauseniana</i>	<i>Maytenus buxifolia</i>	<i>Stetsonia coryne</i>
<i>Celtis tala</i>	<i>Maytenus vitis-idaea</i>	<i>Talinum triangulare</i>
<i>Cereus forbesii</i>	<i>Melica macra</i>	<i>Tecoma stans</i>
<i>Cereus haenkeanus</i>	<i>Mimosa detinens</i>	<i>Terminalia triflora</i>
<i>Cestrum lorentzianum</i>	<i>Mimosa farinosa</i>	<i>Tessaria dodoneifolia</i>
<i>Cestrum parqui</i>	<i>Morrenia brachystephana</i>	<i>Tipuana tipu</i>
<i>Cleistocactus baumannii</i>	<i>Morus alba</i>	<i>Trichocereus terscheckii</i>
<i>Cleistocactus smaragdiformis</i>	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	<i>Tripodanthus sp.</i>
<i>Clematis montevidensis</i>	<i>Nassella neesiana</i>	<i>Trithrinax campestris</i>
<i>Coccoloba cordata</i>	<i>Nicotiana glauca</i>	<i>Urvillea sp.</i>
<i>Condalia buxifolia</i>	<i>Opuntia anacantha</i>	<i>Valessia glabra</i>
<i>Craniolaria sp.</i>	<i>Opuntia quimilo</i>	<i>Vassobia breviflora</i>
<i>Croton sarcopetalus</i>	<i>Opuntia salmiana</i>	<i>Verbesina suncho</i>
<i>Croton urucurana</i>	<i>Opuntia sulphurea</i>	<i>Xanthoxylum rhoifolium</i>
<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Parapiptadenia excelsa</i>	<i>Ximenia americana</i>
<i>Cyperus entrerianus</i>	<i>Parkinsonia praecox</i>	<i>Zanthoxylum coco</i>
<i>Deyeuxia viridi-flavescens</i>	<i>Passiflora caerulea</i>	<i>Zanthoxylum petiolare</i>
<i>Dicliptera squarrosa</i>	<i>Pereskia grandiflora</i>	<i>Ziziphus mistol</i>
	<i>Phoradendron sp.</i>	

I.6- Resultados del análisis morfológico estadístico

CP del primer ACP con datos morfológicos vegetativos, 132 caracteres en total y 162 individuos (Tabla 2 completa)

CP	Valor	Proporción (%)	Prop, Acum, (%)
1	28,10	21,29	21,29
2	18,31	13,87	35,16
3	8,51	6,45	41,61
4	6,93	5,25	46,86
5	5,55	4,20	51,06
6	4,69	3,56	54,62
7	4,61	3,49	58,11
8	3,50	2,65	60,76
9	3,01	2,28	63,04
10	2,69	2,04	65,07
11	2,49	1,89	66,96
12	2,34	1,78	68,74
13	2,24	1,70	70,43
14	2,12	1,60	72,04
15	2,03	1,54	73,58
16	1,90	1,44	75,02
17	1,74	1,32	76,33
18	1,58	1,20	77,53
19	1,51	1,15	78,68
20	1,44	1,09	79,77
21	1,39	1,05	80,82
22	1,30	0,98	81,80
23	1,21	0,92	82,72
24	1,16	0,88	83,60
25	1,10	0,83	84,43
26	1,04	0,79	85,22
27	0,996725	0,75509	85,98
28	0,964443	0,73064	86,71
29	0,911004	0,69015	87,40
30	0,861705	0,65281	88,05
31	0,851961	0,64543	88,70
32	0,804548	0,60951	89,31
33	0,790112	0,59857	89,91
34	0,72653	0,5504	90,46
35	0,716801	0,54303	91,00
36	0,667017	0,50532	91,50
37	0,642553	0,48678	91,99
38	0,619435	0,46927	92,46
39	0,59874	0,45359	92,91
40	0,558994	0,42348	93,34
41	0,518864	0,39308	93,73



42	0,507787	0,38469	94,12
43	0,477452	0,36171	94,48
44	0,459412	0,34804	94,82
45	0,442062	0,3349	95,16
46	0,416608	0,31561	95,48
47	0,397265	0,30096	95,78
48	0,391893	0,29689	96,07
49	0,35267	0,26717	96,34
50	0,345771	0,26195	96,60
51	0,31813	0,24101	96,84
52	0,309378	0,23438	97,08
53	0,278881	0,21127	97,29
54	0,261417	0,19804	97,49
55	0,23893	0,18101	97,67
56	0,226262	0,17141	97,84
57	0,22349	0,16931	98,01
58	0,215392	0,16318	98,17
59	0,189329	0,14343	98,32
60	0,179514	0,136	98,45
61	0,155543	0,11784	98,57
62	0,146387	0,1109	98,68
63	0,137305	0,10402	98,78
64	0,127412	0,096524	98,88
65	0,119668	0,090658	98,97
66	0,11393	0,086311	99,06
67	0,110623	0,083805	99,14
68	0,102511	0,07766	99,22
69	0,0987194	0,074787	99,29
70	0,0895745	0,067859	99,36
71	0,0843871	0,06393	99,43
72	0,079484	0,060215	99,49
73	0,0724597	0,054894	99,54
74	0,0650717	0,049297	99,59
75	0,0605164	0,045846	99,64
76	0,0574803	0,043546	99,68
77	0,0547085	0,041446	99,72
78	0,053133	0,040252	99,76
79	0,0432222	0,032744	99,79
80	0,0405951	0,030754	99,82
81	0,0316431	0,023972	99,85
82	0,030047	0,022763	99,87
83	0,0293839	0,022261	99,89
84	0,0244257	0,018504	99,91
85	0,0223494	0,016931	99,93
86	0,0207177	0,015695	99,94
87	0,0145233	0,011002	99,96



88	0,013547	0,010263	99,97
89	0,0122735	0,0092981	99,98
90	0,0103544	0,0078442	99,98
91	0,00818507	0,0062008	99,99
92	0,0039973	0,0030283	99,99
93	0,00347088	0,0026295	99,99
94	0,00228781	0,0017332	100,00
95	0,00178308	0,0013508	100,00
96	0,00107327	0,00081309	100,00
97	0,00064698	0,00049014	100,00
98	9,78E-07	7,41E-07	100,00
99	4,27E-29	3,23E-29	100,00
100	5,07E-31	3,84E-31	100,00
101	4,17E-31	3,16E-31	100,00
102	2,77E-31	2,10E-31	100,00
103	2,20E-31	1,67E-31	100,00
104	2,00E-31	1,51E-31	100,00
105	1,77E-31	1,34E-31	100,00
106	1,59E-31	1,20E-31	100,00
107	1,43E-31	1,08E-31	100,00
108	1,35E-31	1,03E-31	100,00
109	1,17E-31	8,84E-32	100,00
110	1,05E-31	7,92E-32	100,00
111	9,40E-32	7,12E-32	100,00
112	8,89E-32	6,73E-32	100,00
113	7,64E-32	5,78E-32	100,00
114	6,86E-32	5,19E-32	100,00
115	6,21E-32	4,70E-32	100,00
116	5,27E-32	3,99E-32	100,00
117	5,13E-32	3,89E-32	100,00
118	4,50E-32	3,41E-32	100,00
119	4,02E-32	3,05E-32	100,00
120	3,70E-32	2,80E-32	100,00
121	3,54E-32	2,68E-32	100,00
122	3,33E-32	2,52E-32	100,00
123	2,84E-32	2,15E-32	100,00
124	2,23E-32	1,69E-32	100,00
125	1,86E-32	1,41E-32	100,00
126	1,61E-32	1,22E-32	100,00
127	1,42E-32	1,08E-32	100,00
128	1,16E-32	8,75E-33	100,00
129	9,91E-33	7,51E-33	100,00
130	8,42E-33	6,38E-33	100,00
131	1,45E-33	1,10E-33	100,00
132	3,72E-64	2,82E-64	100,00

I.7- CP del primer ACP con caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos, 154 caracteres en total y 162 individuos (Tabla 3 completa).

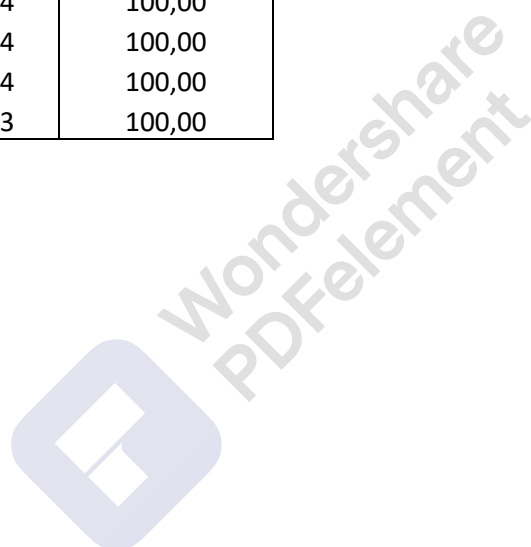
CP	Valor	Proporción(%)	Prop, Acum, (%)
1	31,82	20,66	20,66
2	22,42	14,56	35,22
3	10,54	6,84	42,06
4	8,04	5,22	47,28
5	7,19	4,67	51,95
6	5,52	3,59	55,54
7	4,95	3,21	58,75
8	3,79	2,46	61,21
9	3,24	2,10	63,31
10	2,93	1,90	65,22
11	2,77	1,80	67,02
12	2,56	1,66	68,68
13	2,40	1,56	70,24
14	2,20	1,43	71,66
15	2,13	1,39	73,05
16	2,05	1,33	74,38
17	1,94	1,26	75,64
18	1,77	1,15	76,79
19	1,64	1,07	77,85
20	1,61	1,04	78,90
21	1,51	0,98	79,88
22	1,39	0,91	80,78
23	1,35	0,88	81,66
24	1,33	0,86	82,52
25	1,24	0,80	83,32
26	1,21	0,78	84,11
27	1,16	0,75	84,86
28	1,11	0,72	85,59
29	1,06	0,69	86,27
30	1,02	0,66	86,93
31	0,928584	0,60298	87,53
32	0,907875	0,58953	88,12
33	0,892301	0,57942	88,70
34	0,831936	0,54022	89,24
35	0,813136	0,52801	89,77
36	0,792305	0,51448	90,29
37	0,780458	0,50679	90,79
38	0,775294	0,50344	91,30
39	0,740507	0,48085	91,78
40	0,710051	0,46107	92,24
41	0,682034	0,44288	92,68
42	0,645264	0,419	93,10
43	0,600207	0,38974	93,49



44	0,56515	0,36698	93,86
45	0,550818	0,35767	94,21
46	0,522714	0,33942	94,55
47	0,487118	0,31631	94,87
48	0,463866	0,30121	95,17
49	0,445669	0,2894	95,46
50	0,414766	0,26933	95,73
51	0,388044	0,25198	95,98
52	0,379564	0,24647	96,23
53	0,364371	0,2366	96,46
54	0,347549	0,22568	96,69
55	0,326867	0,21225	96,90
56	0,315278	0,20473	97,11
57	0,291698	0,18941	97,30
58	0,281662	0,1829	97,48
59	0,261529	0,16982	97,65
60	0,246856	0,1603	97,81
61	0,228295	0,14824	97,96
62	0,214746	0,13945	98,10
63	0,200961	0,13049	98,23
64	0,193932	0,12593	98,35
65	0,183873	0,1194	98,47
66	0,167844	0,10899	98,58
67	0,153078	0,099401	98,68
68	0,139212	0,090397	98,77
69	0,133668	0,086797	98,86
70	0,11903	0,077293	98,94
71	0,118371	0,076865	99,01
72	0,115975	0,075309	99,09
73	0,108184	0,070249	99,16
74	0,106236	0,068984	99,23
75	0,0942658	0,061212	99,29
76	0,0917741	0,059594	99,35
77	0,0837542	0,054386	99,40
78	0,0761251	0,049432	99,45
79	0,0747807	0,048559	99,50
80	0,0666201	0,04326	99,54
81	0,0638034	0,041431	99,59
82	0,0600183	0,038973	99,62
83	0,0550962	0,035777	99,66
84	0,053196	0,034543	99,69
85	0,0498514	0,032371	99,73
86	0,0462872	0,030057	99,76
87	0,0442033	0,028703	99,79
88	0,0370903	0,024085	99,81
89	0,0346994	0,022532	99,83

90	0,0304575	0,019778	99,85
91	0,0297681	0,01933	99,87
92	0,0274089	0,017798	99,89
93	0,0240905	0,015643	99,91
94	0,02008	0,013039	99,92
95	0,0186464	0,012108	99,93
96	0,0170916	0,011098	99,94
97	0,0145737	0,0094635	99,95
98	0,0137237	0,0089115	99,96
99	0,0110936	0,0072037	99,97
100	0,0095934	0,0062295	99,97
101	0,00856769	0,0055634	99,98
102	0,00771896	0,0050123	99,98
103	0,006914	0,0044896	99,99
104	0,0050282	0,0032651	99,99
105	0,00294284	0,0019109	99,99
106	0,00262382	0,0017038	100,00
107	0,00212342	0,0013788	100,00
108	0,00181346	0,0011776	100,00
109	0,00109035	0,00070802	100,00
110	0,00064919	0,00042155	100,00
111	0,00062755	0,0004075	100,00
112	0,0003052	0,00019818	100,00
113	4,50E-05	2,92E-05	100,00
114	8,50E-07	5,52E-07	100,00
115	2,00E-20	1,30E-20	100,00
116	1,61E-21	1,05E-21	100,00
117	2,62E-22	1,70E-22	100,00
118	7,95E-28	5,16E-28	100,00
119	4,14E-29	2,69E-29	100,00
120	2,39E-31	1,55E-31	100,00
121	1,99E-31	1,29E-31	100,00
122	1,85E-31	1,20E-31	100,00
123	1,56E-31	1,01E-31	100,00
124	1,37E-31	8,90E-32	100,00
125	1,09E-31	7,06E-32	100,00
126	1,05E-31	6,80E-32	100,00
127	1,01E-31	6,53E-32	100,00
128	8,05E-32	5,23E-32	100,00
129	7,39E-32	4,80E-32	100,00
130	6,96E-32	4,52E-32	100,00
131	6,23E-32	4,05E-32	100,00
132	4,70E-32	3,05E-32	100,00
133	4,31E-32	2,80E-32	100,00
134	3,75E-32	2,44E-32	100,00
135	3,43E-32	2,23E-32	100,00

136	3,33E-32	2,16E-32	100,00
137	2,81E-32	1,82E-32	100,00
138	2,46E-32	1,60E-32	100,00
139	2,15E-32	1,40E-32	100,00
140	1,65E-32	1,07E-32	100,00
141	1,37E-32	8,88E-33	100,00
142	1,27E-32	8,27E-33	100,00
143	1,04E-32	6,74E-33	100,00
144	1,04E-32	6,73E-33	100,00
145	8,33E-33	5,41E-33	100,00
146	6,06E-33	3,93E-33	100,00
147	5,42E-33	3,52E-33	100,00
148	4,72E-33	3,07E-33	100,00
149	3,53E-33	2,30E-33	100,00
150	1,96E-33	1,28E-33	100,00
151	1,43E-33	9,26E-34	100,00
152	8,42E-34	5,47E-34	100,00
153	4,41E-34	2,86E-34	100,00
154	4,05E-63	2,63E-63	100,00



I.8- Nuevo ACP con caracteres vegetativos, 20 caracteres en total y 162 individuos (Tabla 4 completa)

CP	Valor	Proporción (%)	Prop, Acum, (%)
1	10,1099	50,55	50,55
2	4,61666	23,083	73,633
3	1,44598	7,2299	80,8629
4	0,754851	3,7743	84,6372
5	0,696673	3,4834	88,1206
6	0,514174	2,5709	90,6915
7	0,422551	2,1128	92,8043
8	0,396152	1,9808	94,7851
9	0,341551	1,7078	96,4929
10	0,239804	1,199	97,6919
11	0,187391	0,93695	98,62885
12	0,128586	0,64293	99,27178
13	0,0586309	0,29315	99,56493
14	0,0426583	0,21329	99,77822
15	0,0276127	0,13806	99,91628
16	0,0105149	0,052575	99,968855
17	0,0052499	0,026249	99,995104
18	0,00103117	0,0051558	100,00026
19	5,01E-32	2,51E-31	100,00026
20	3,10E-32	1,55E-31	100,00026

I.9- Nuevo ACP con caracteres vegetativos y reproductivos, 73 caracteres en total y 161 individuos
(Tabla 5 completa)

CP	Valor	Proporción (%)	Prop, Acum, (%)
1	25,92	35,51	35,51
2	16,67	22,84	58,35
3	4,90	6,71	65,06
4	4,17	5,71	70,77
5	3,13	4,29	75,06
6	1,79	2,45	77,51
7	1,46	2,00	79,51
8	1,29	1,76	81,27
9	1,16	1,59	82,86
10	1,06	1,45	84,31
11	0,98	1,34	85,65
12	0,84	1,15	86,81
13	0,79	1,08	87,88
14	0,75	1,03	88,92
15	0,69	0,95	89,86
16	0,61	0,84	90,71
17	0,58	0,80	91,51
18	0,57	0,78	92,28
19	0,47	0,65	92,93
20	0,43	0,59	93,52
21	0,38	0,52	94,04
22	0,34	0,47	94,51
23	0,33	0,46	94,96
24	0,30	0,42	95,38
25	0,28	0,38	95,76
26	0,26	0,36	96,12
27	0,25	0,34	96,46
28	0,24	0,33	96,79
29	0,22	0,30	97,09
30	0,21	0,29	97,38
31	0,18	0,25	97,63
32	0,18	0,25	97,88
33	0,17	0,23	98,11
34	0,17	0,23	98,34
35	0,14	0,19	98,53
36	0,12	0,17	98,70
37	0,12	0,16	98,86
38	0,11	0,15	99,01
39	0,10	0,13	99,15
40	0,08	0,11	99,26
41	0,07	0,10	99,36
42	0,0667563	0,091447	
43	0,0637054	0,087268	

44	0,0494227	0,067702
45	0,0456441	0,062526
46	0,0433461	0,059378
47	0,0388788	0,053259
48	0,032735	0,044842
49	0,0282932	0,038758
50	0,0192403	0,026357
51	0,0167512	0,022947
52	0,0126981	0,017395
53	0,0107545	0,014732
54	0,00864503	0,011843
55	0,00771425	0,010567
56	0,00700141	0,009591
57	0,0046038	0,0063066
58	0,0040398	0,005534
59	0,00356079	0,0048778
60	0,00282667	0,0038721
61	0,00235214	0,0032221
62	0,00012314	0,00016869
63	0,00011631	0,00015932
64	1,12E-30	1,53E-30
65	1,07E-31	1,47E-31
66	7,80E-32	1,07E-31
67	6,71E-32	9,19E-32
68	5,66E-32	7,75E-32
69	4,63E-32	6,34E-32
70	3,59E-32	4,92E-32
71	3,06E-32	4,20E-32
72	1,41E-32	1,94E-32
73	2,09E-34	2,86E-34

I.10- Guía de campo para colectas de especies de *Celtis*.

Fecha:/...../.....

Colector y N° de colecta:..... N°.....

Provincia/Ciudad/Municipio:...../...../.....

Coordenadas: lat:.....long:.....

Elevación al nivel del mar:m

Fitofisionomía:.....

Tipo de Suelo:.....

Hábito y altura:.....m ☐ árbol ☐ árbol escandente ☐ arbusto no escandente ☐ arbusto escandente**Corteza tronco**☐ lisa ☐ rugosa**Rama**Color: ☐ grisáceo ☐ amarillento ☐ castañosLenticelas: ☐ conspicuas ☐ inconspicuas ☐ blancas ☐ amarillentas**Espinas**Origen: ☐ caulinar (ápice de braquiblastos espinosos) ☐ estipular (foliar)Distribución: ☐ base de tronco ☐ a lo largo de las ramas 2° ☐ ápice ramasDisposición: ☐ geminadas ☐ solitariasTipo: ☐ rectas ☐ curvas ☐ semi-curvasIndumento de las espinas: ☐ glabro ☐ subglabro ☐ piloso ☐ pubescente ☐ velutino**Hojas (analice caracteres foliares separadamente para: ramas basales, apicales y 'chupones')**

Tamaño Hojas:.....cm

Forma:

☐ elípticas ☐ suborbicular ☐ ovadas ☐ oval-lanceoladas

Indumento Hojas

Cara adaxial: ☐ glabro ☐ subglabro ☐ piloso ☐ pubescenteCara abaxial: ☐ glabro ☐ subglabro ☐ piloso ☐ pubescente ☐ velutino ☐ sericea"Tacto adaxial": ☐ liso ☐ escabroso (lija) ☐ aterciopeladoContraste de colores lámina/nervaduras: ☐ si ☐ noDomacios: ☐ conspicuos ☐ inconspicuos ☐ ciliados ☐ no ciliadosMárgenes: ☐ enteros ☐ sub-enteros ☐ crenados-aserrados ☐ aserrados ☐ serruladasÁpice: ☐ acuminado ☐ atenuado ☐ cuspidado ☐ redondeadoBase: ☐ cuneada ☐ obtusa ☐ redondeada ☐ subcordada**Inflorescencias**☐ laxas (pediceladas) ☐ comprimidasFlores: ☐ ♀ ☐ ♂ ☐ glabras ☐ pilosas☐ estilo nulo ☐ estilo inconspicuo ☐ estilo conspicuo☐ ramas estigmáticas sésiles ☐ ramas estigmáticas pediceladas☐ ramas estigmáticas bilobuladas ☐ ramas estigmáticas bífidas**Frutos**

Tamaño.....cm

Color:

☐ verdes (frutos inmaduros) ☐ amarillo "lemon" ☐ amarillo "primrose" ☐ amarillo-anaranjados "saffron"☐ anaranjados "fulvous" ☐ marrón "terracotta"Indumento fruto: ☐ glabro ☐ subglabro ☐ piloso ☐ pubescente ☐ velutino**Endocarpo (Pireno):**

Forma:

☐ globoso (no apiculado) ☐ ovales☐ apiculados ☐ no apiculados

Ornamento:

☐ liso ☐ alveolado ☐ alveolado crateriforme☐ verrugoso

Color:

☐ blanco-marfil "ivory" ☐ crema "cream" ☐ marrón "tawny"

ANEXO II

II.1- Listado de material examinado en el tratamiento taxonómico.

***Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch.**

BRASIL. Edo. Paraná: Assaí, Torre, 4/XI/1999 fr., R. A. G. Viani *et al.* 56 (FUEL). Edo. Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, III/1837, **G. Gardner 347 (Holotipo de *Mertensia brasiliensis* Gardner, K 000512924!)**. Araruama, praia seca, restinga, 8/III/2008, fr., A.C.S. Cavalcanti *et al.* 63 (RB); Tauá, 7/III/2004, fr., A.F.P. Machado *et al.* 95 (RB); Cabo Frio, morro do Itaóca, 17/III/2015, fr., H.C. de Lima *et al.* 7946 (RB); Cordeiro, 5 Km de Macuco em direção a Sta. Maria Madalena, na divisa do Sitio Laranajais, com S. Poleiro, 20/VIII/1972, fl., D. Araujo 96 (F, GUA, RB); Maricá, Pico Alto Moirão, 9/IX/1982, fl., R.H.P. Andreatta *et al.* 516 (RB); Resende, Itapuca, 1/VII/1968, fl., D. Sucre & Braga 3402 (RB); Rio de Janeiro, 7/IV/1945, O. Machado 138 (RB), 15/X/1958, fl., E. Pereira *et al.* 4411 (RB), estrada do Pontal, 23/VII/1968, fl., D. Sucre 3307 (RB); Jacarepaguá, morro na via 9, 3/IX/1972, fl., D. Sucre & J.F. da Silva 9608 (RB); Tijuca, 10/IV/1996, fr., J.M.A. Braga & M.G. Bovini 3311 (RB); Vassouras, Vassouras Eco Resort, caminho para a cachoeira, 8/VII/2018, L.C. Pederneiras 778 (RB).

***Celtis chichape* (Wedd.) Miq.**

ARGENTINA. Prov. Chaco. Dpto. San Fernando: Fontana, X/1938, fl., T. Meyer 3305 (LIL); Camino de la Ruta 11, 5 Km al oeste de Basail, 14/XII/2016, Chamorro D., Moggi V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 59 (UNR). Prov. Corrientes. Dpto. Capital: sin localidad, 28/III/1948, fl., A.V. de la Sota 968 (LIL); San Cayetano, 26/XI/1980, fr., D.I. Rumiz 21 (CTES); Dpto. General Paz: Laguna Rincón, 30/X/1943, fl., G.J. Schwarz 8519 (LIL). Prov. Formosa. Dpto. Pilcomayo: Estero Isla Leona, 9/V/1949, I. Morel 7712 (LIL). Prov. Salta. Dpto. Antas: Hickman, entrada para el río Bermejo, Chaco seco, XII/2007, fr., L.P. de Queiroz *et al.* 13487 (HUEFS); Dpto. Orán: sin localidad, 2/III/1943, T. Meyer 5046 (LIL). **BRASIL.** Edo. São Paulo. Campinas: Fazenda Santa Elisa, -22.8569438 S, -47.0765895 W, 25-VII-2019, fl. e fr., H.B.Z. Souza 128 (PMSP), 29-X-2019, fl., H.B.Z. Souza & D.C. Chamorro 135 (PMSP). **BOLIVIA.** Dpto. Santa Cruz. Prov. Cordillera: XII/XII/1845, **H. A. Weddell 3610 (Holotipo de *Momisia chichape* Wedd., P 00089374!)**. **PARAGUAY.** Dpto. Alto Paraguay: Mayor P. Lagerenza y Colonia San Alfredo, 21/X/1980, fl., J.F. Casas y J. Molero 4399 (HUA), Mayor P. Lagerenza, 4/IV/1978, fl. y fr., A. Schinini y E. Bordas 14927 (CTES). Dpto. Boquerón: Mariscal Estigarribia, 15/XII/1993, fr., R. Degen y F. Mereles 3037 (CTES); Mariscal Estigarribia, Misión Santa Teresita, 23/XI/2014, fr., P. Arenas 3829 (CTES).

Dpto. Concepción: IX/1901, **E. Hassler 7295 (Isotipo de *Celtis tala* f. *obtusata* P 00722010!)**. Dpto. Ñeembucú: Río Bermejo, 16/XII/1950, fl. y fr., T. Meyer 16110 (LIL). Dpto. Presidente Hayes: Fortín General Bruguez, 11/I/1980, fr., P. Arenas s.n. (BACP1663, CTES51925); Puerto Militar, 8/XII/1989, fl. y fr., F. Mereles 3531 (CTES); Loma Plata, 23/XI/2002, fl., F. Mereles et al. 8845 (FCQ).

***Celtis clauseniana* (Wedd.) Miq.**

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. El Alto: Ruta 42, camino a El Alto, -28.2535 S, -65.3052 W, 28/XI/2016, fr., Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 12 (UNR). Prov. Chaco. Dpto. Gral Donovan, Ruta 9 en pequeño curso de agua, al norte de La Escondida, -27.0229 S, -59.479 W, 14/XII/2016, fr., Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 61 (UNR). Prov. Corrientes. Dpto. San Cosme: 3,5 km de acceso a Paso de la Patria, camino a puerto González, 30/IX/1987, fl., A. Krapovickas & A. Schinini 41911 (CTES, IAC, INPA, SPF). Prov. Formosa. Dpto. Pilcomayo: NO a 4 km de Siete Palmas, 11/X/1949, fl., I. Morel 8571 (US). Prov. Jujuy. Dpto. El Carmen: Ruta 9, camino de cornisa, cerca del límite con Salta, -24.4931 S, -65.3032 W, 2/XII/2016, fl., Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 34 (UNR). Dpto. San Pedro: Yaquiame, Ao. Quisto, 29/XI/1974, P.R. Legname 4939 (LIL). Prov. Misiones. Dpto. San Ignacio: sin localidad, 21/IX/2009, H.A. Keller 7505 (CTES). Prov. Salta. Dpto. Anta: entre Las Lajitas y Ruta 16, -24.7693 S, -64.2858 W, 4/XII/2016, fl. y fr., Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 42 (UNR). Prov. Tucumán. Dpto. Tafí Viejo: Ruta 342, camino a la entrada a Ticucho, 01/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 29 (UNR). **BOLIVIA.** Dpto. Santa Cruz. Prov. Andrés Báñez: laguna El Urubó, 22/I/1995, B. Mostacedo & L. Paredes 2621 (CTES). **BRASIL.** Edo. Minas Gerais: Sin ubicación, 1838, **M. Claussen 1067 (Holotipo de *Momisia clauseniana* Wedd., P 00089377!)**. **PARAGUAY.** Dpto. Alto Paraguay: Estancia Chovoreca, 27/XI/2002, fl., F. Mereles et al. 8974 (FCQ). Dpto. Central: Ypacaraí, II/1913, fl. y fr., E. Hassler 11522 (L1578641). Dpto. Concepción: Rancho Z. Potrero Plantel y Segundo 1, 23/X/1991, fl., D.R. Degen 2336 (CTES). Dpto. Cordillera: Caacupé, 14/II/1987, fl., E. Bordas 4218 (US). Dpto. Guairá: sin localidad, 9/V/1928, fl., P. Jørgensen 3852 (MO, RB); Iturbe, 22/VIII/1952, fl., J.E. Montes 12470 (LP). Dpto. Misiones: Santiago, 17/X/1967, fl., A. Lourteig 2016 (P). Dpto. Paraguari, Pirayú, 15/V/1984, fr., W. Hahn 2577 (MO, RB); Sapucaí, II/1913, fl. y fr., E. Hassler 11522 (US1123982).

***Celtis fluminensis* Carauta**

BRASIL. Edo. Paraná: Londrina, Parque Estadual Mata dos Godoy, 23°26' S, 51°15' W, 14/XI/2021, fl., H.B.Z. Souza 151 (RB); Rio Bonito do Iguazú, Fazenda Giacomet-Marodin, Pinhal Ralo, 23/VI/1995, fr., C. B. Poliquesi y J. Cordeiro 358 (MBM, SPSF, US). Edo. Rio de Janeiro: sin localidad, 1832, **C. Gaudichaud-Beaupré 91 (Holotipo de *Momisia ferruginea*, P 00089350!)**. Edo. São Paulo: Mogi das Cruzes, Estrada Cinco Estrelas, 28/VII/2015, F.A.R.D.P. Arzolla *et al.* 1737 (SPSF); São Luiz do Paraitinga, 10/X/1985, fl., M.E.B. Montrigaud s.n. (IAC34690, ESA3200). **PARAGUAY.** Dpto. Caaguazú: sin localidad, 19/XI/1876, fl. y fr., B. Balansa 2423 (P).

***Celtis lancifolia* (Wedd.) Miq.**

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. El Alto: Camino desde El Alto a Guayamba, -28.3361, -65.3692, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 14, (UNR); Tintigasta, -28.3706, -65.4268, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 15 (UNR); -28.3706, -65.4268, 28/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 16 (UNR). Dpto. Paclín: Ruta 38, entre La Merced y el límite, -28.1139, -65.6224, 30/XI/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 21, 2.Csp.Cat, (UNR). Prov. Córdoba. Dpto. Colón: Colanchanga, -31.1533, -64.3577, 26/XI/2016, Chamorro D., Demaio P., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 2, 1.Csp.Cba, (UNR). Prov. Corrientes. Dpto. Ituzaingó: Ea. Puerto Valle, 19/II/1990, fr., E. Haene 970 (CTES); Dpto. Santo Tomé: bosque a orillas del río Uruguay, 31/X/1970, fl., A. Krapovickas y C.L. Cristóbal 16446 (CTES, RB). Prov. Entre Ríos. Dpto. La Paz: Estancia Santa Cruz Cué, camino ruta 126 a Esquina, 7/XI/1965, fl., F. Vervoorst 6934 (LIL). Prov. Jujuy. Dpto. San Pedro: Parque Nacional Calilegua, -23.6931, -64.8756, 3/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 36, 5.Cig.Juj, (UNR). Prov. Misiones. Dpto. San Javier: Ruta 2, Camino a San Javier, -27.7804, -55.1139, 18/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 83, 5.Csp.Mis, (UNR). Prov. Salta. Dpto. Anta. Finca "El Rey", 2/II/19, fr., Meyer T. 18352 (LIL). Prov. Santa Fe. Sin localidad específica, 16/IV/1927, fr., M. Langeron s.n. (P06782164). Prov. Tucumán. Dpto. Tafí del Valle. Ruta provincial 307, a 100 m de río "La Angostura", 16/III/2020 -27.093122, -65.659152, Chamorro D. 107 (UNR). **BOLIVIA.** Dpto. Chuquisaca. Prov. Siles, Huacareta, Serranía Los Milagros, pendiente media al Sur de la Laguna Ladera con exposición Sur, 20°19'59" S, 64°2'44" W, 28/XII/2005, fr., M. Serrano *et al.* 7070 (MO, US). Dpto. Tarija. Prov. Arce, Hillsides Vicinity of Sidras, 15,5 Km N of Emborozú, 22°12' S, 64°32' W, X/1983, fl., J.C. Solomon 11126 (INPA, MO, US); Prov. Gran Chaco, 8 Kms hacia Villamontes, 23/X/1983, fl., G. Beck y M. Liberman 9674 (CTES). **BRASIL.** Edo. Paraná: Campina Grande do Sul, Mandassaia, próximo ao rio Capivari, 9/VIII/1999, fr., P. Graff y C.A. Silva 5 (ESA, FUEL);

Curitiba, 8/X/1975, fl. y fr., L.T. Dombrowski 6026 (RB); Londrina, Universidade Estadual de Londrina, mata ciliar barranca do córrego, 21/III/2000, fr., A.L. Cavalheiro *et al.* 205 (FUEL, IAC). Edo. Rio Grande do Sul: Iraí, Balneario Osvaldo Cruz, 23/I/1990, fr., A. Krapovickas y C.L. Cristóbal 43480 (CTES, U); Sarandi, 26 km NW of Sarandi along the road to Saberi, 12/III/1976, fr., G. Davidse *et al.* 11192 (CTES, NY, SP). Edo. Santa Catarina: Abelardo Luz, assentamento Papuã II, 26°38'24" S, 52°12'00" W, 31/III/2011, fr., A. Korte 6504 (FURB, SP); Caçador, 16/III/1957, fr., L.B. Smith y R. Klein 12186 (R, US); Curitiba, Trilha UFSC, Campus Curitiba, 17/V/2013, fr., V. Santos 58 (CEN, CTBS, HUEFS, LUSC, RB); Ponte Alta do Norte, 27°09'30" S, 50°27'52" W, 14/III/2008, fr., M. Verdi y S. Dreveck 432 (FURB, IBGE, SP). **PARAGUAY.** Dpto. Caazapá: Yuty, 15 km S de Capitindý, 10/IX/1987, fl., M.M. Arbo *et al.* 2794 (CTES). Dpto. Canindeyú: Guadalupe, 30 km from road to Puerto Adela, 24°30' S, 54°30' W, 16/XII/1982, fr., W. Hahn *et al.* 976 (CTES, MBM, MO, SP). Dpto. Guairá: Cordillera de Ybytyruzú, road Melgarejo-Antena, 25°55' S, 56°15' W, 13/III/1989, fr., E. Zardini y C. Velásquez 11608 (CTES, FCQ, MBM, MO). **URUGUAY.** Dpto. Colonia: Conchillas, 1/11/1969, fr., Del Puerto & Marchesi 9039 (MVFA). Dpto. Paysandú: Pandule, 32° 22' 41" S, 57° 25' 54" W, 17/10/1995, fr., Marchesi & Vignale 24933 (MVFA).

***Celtis pallida* var. *pallida* Torr.**

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. El Alto: al este de Infanzón, -28, 617944 S, -65, 396527 W, 24/XI, 2014, J.P. Asmus *et al.* 27 (UNR). Dpto. La Paz, 09/XII/1946, Brizuela 403 (CTES, LIL). Prov. Chaco. Dpto. 1° de Mayo: Colonia Benítez, 12/X/1936, fl., A.G. Schulz 2311 (CTES); Dpto. 12 de octubre: sin localidad, 03/I/1975, A. Krapovickas y C. L. Cristóbal 27168 (CTES). Prov. Córdoba. Dpto. Capital: cerca del observatorio de Córdoba, I/1950, J.H. Hunziker 2650 (LIL). Prov. Corrientes. Dpto. Mercedes: Sauce, 35 Km N Sauce, Ruta 12, 21/X/1977, O. Ahumada *et al.* 1203 (CTES). Prov. Entre Ríos. Dpto. Diamante: sin localidad, 31/X/1970, fl., A. Burkart y N. Troncoso 27918 (CEN). Prov. La Pampa. Dpto. Realicó: sin localidad, 9/I/1945, fl., A.G. Schulz 5919 (CTES). Prov. Santa Fe. Dpto. San Cristóbal: Ruta 39, San Cristóbal camino a Arrufó, -30,2903 S, -61,2904 W, 6/XII/2016, fl., Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 48 (UNR). Prov. Santiago del Estero. Dpto. Avellaneda: Ruta 92, 10 km al norte de Salavina, 25/III/2017, D. C. Chamorro, L. J. Oakley y Tión M. 93 (UNR). **BRASIL.** Edo. Rio Grande do Sul: Uruguiana, Barra do Quaraí, Parque Espinillo, 27/X/2004, J. N. C. Marchiori *et al.* s.n. (PACA87681); 01/X/1982, J. N. C. Marchiori y S. J. Longhi s.n. (HDCF728). **PARAGUAY.** Dpto. Boquerón: Filadelfia, 06/XII/1983, W. Hahn 1846 (RB, SP); 10/XII/1992; Paratodo, 8/XII/1974, fr., P. Arenas 1092 (CTES); 54 Km al S de Madrejón, Parque Nacional Defensores del Chaco, 12/III/2005, R. H. Fortunato *et al.* 8738 (BAB, CTES). Dpto. General Güemes: 2 km al SE de Esperanza, 25° 11" S

61°49" W, 6/III/2000, fr., R. Fortunato *et al.* 6627 (CTES). Dpto. Presidente Hayes: Esteban Martínez, 28/XI/2000, fr., F. Mereles *et al.* 8309 (CTES).

***Celtis pallida* var. *discolor* Hunz. & Dottori**

ARGENTINA. Prov. Catamarca. Dpto. Capayán: Quebrada de San Jerónimo, unos 5 Km al NO de Chumbicha, 19/II/1975, **A. T. Hunziker *et al.* 22774 (Holotipo de *Celtis pallida* var. *discolor*, CORD 00002283!)**; Dpto. Capital: sin localidad, X/1910, fl., L. Castellón 1994 (LIL); Dpto. Fray M. Esquiú: camino a Villa Las Pirquitas, -28,27536111 S, -65,733222 W, 22/XI/2014., fl., J.P. Asmus *et al.* 15 (UNR); Dpto. La Paz: El Quebracho, 07/XII/1946, Brizuela 359 (LIL). Dpto. Valle Viejo: comienzo de la Cuesta del Portezuelo, 14/VI/1958, Morello y Cuezso s.n. (LIL); Ruta 38, cerca de la entrada a Valle Viejo (1km al sur), 30/XI/2016, fr., Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 20 (UNR). Prov. Jujuy. Dpto. San Pedro: Perico, Río Perico, 06/I/1971, A. Krapovickas y C. L. Cristóbal 17528 (CTES); San Lucas, 23/II/1976, **A. L. Cabrera *et al.* 27532 (Isotipo de *Celtis sericea* Romanczuk, P 00722008!)**. Prov. Salta. Dpto. La Candelaria: alrededores de La Candelaria; 17/II/1962; Meyer *et al.* 2211 (LIL); Dpto. Orán: Ruta Prov. 13 al oeste de Ruta Prov. 5, 04/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 41 (CTES, IAC, UNR); Dpto. La Viña: Coronel Moldes, ca. 5 km al N de la ciudad, 25/I/2007, J. Paula-Souza *et al.* 7839 (SPF); Prov. Santiago del Estero. Dpto. Pellegrini: Cerro del Remate, 15/II/1928; Venturi 5774 (LIL). **BOLIVIA.** Dpto. Tarija: s.d. **Herzog 1071 (Holotipo de *Celtis tala* f. *velutina* Herzog Z 000028631!)**; Prov. Gran Chaco, a 58,1 Km E de Villa Montes, rumbo a Paraguay, 10/II/2005, Seijo *et al.* 3396 (CTES). **PARAGUAY.** Dpto. Alto Paraguay: Mayor P. Lagerenza, 6/IV/1978, fl., A. Schinini y E. Bordas 14992 (CTES). Dpto. Boquerón: sin localidad especificada, 6/V/1993, fl., F. Mereles y R. Degen 5100 (FCQ); P.N. Teniente Enciso, 23/II/2006, Peña-Chocarro *et al.* 2538 (BM, CTES, FCQ, MO); Misión Sta. Rosa, XI/1981, fr., P. Arenas 1679 (CTES); General Eugenio A. Garay, 9/V/1988, fr., A. Charpin y L. Ramella 21493 (CTES, G).

***Celtis serratissima* Zamengo, Torres, Gaglioti & Romaniuc**

PARAGUAY. Dpto. Alto Paraguay: Estancia Chovoreca, II/1991, G. Schmeda 1379 (US). Dpto. Amambay: Estancia Carmen de la Sierra, Potrero Lili, 22/X/1991, fr., N. Soria 4770 (CTES); Estancia Santa Tereza, Potrero Nagoa, 24/10/1991, fl. y fr., N. Soria 4903 (FCQ); Ruta 3, 30 Km S de Bella Vista, Arroyo Neglia, Camino a San Carlos, 24/VIII/1980, fl., A. Schinini y E. Bordas 20602 (CTES); Ruta 3, 30 Km S de Bella Vista, Arroyo Neglia, camino a San Carlos, 24/VIII/1980, fl., A. Schinini y E. Bordas 20609 (CTES); Bella Vista, dry deciduos forest along Rio Apa, 22/III/1983, fl., J.E. Simonis *et al.* 165 (U, US); Trail to Arroyo Estrella, 08/V/2000, fr., E.M. Zardini y L. Guerrero 54067 (FACEN). Dpto. Caacupé: Barrio Kennedy, en selva degradada, 22/II/1987, fr.,

E. Bordas 4058 (CTES, US). Dpto. Concepción: Establecimiento Villa Sana, Potrero Bufin, 10/XII/1991, fr., R. Degen 2364 (FCQ); Estancia Centurión, Potrero Toro, Graniza, 17/X/1994, fl., W.D. Stevens *et al.* 26222 (FCQ); Entre río Apa y Aquidaban, Estancia Centurión, 1908–1909, fl., Fiebrig 4557 (E); Estancia San Luis, 13/V/2000, fr., E.M. Zardini y L. Guerrero 54609 (FACEN); Primavera, 2/XII/2017, fr., M. Martínez *et al.* 264 (FACEN). Dpto. Cordillera: Altos, 6/III/1903, fr., K. Fiebrig 963 (E, P, US). Dpto. Guairá: Iturbe, 22/VIII/1952, fl., J. E. Montes 12470 (LP). Dpto. Paraguarí: Camino público al lago Ypoa, 28/XI/2017, fr., Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2124 (FACEN); Camino público al lago Ypoa, 28/XI/2017, fr., Vogt C., Chamorro D. y Oakley L. 2125 (FACEN); Lago Ypoá, 26/XI/1989, fr., I. Basualdo y M. Ortiz 2575 (FCQ); Valle Apu'á, Estancia Lago Ypoá, 07/XI/2000, fl., F. Mereles *et al.* 8059 (CTES, FCQ); 19/XII/2000, fr., F. Mereles *et al.* 8419 (FCQ).

***Celtis spinosa* Spreng.**

ARGENTINA. Prov. Buenos Aires. Pdo. San Fernando, Isla Martín García, Reserva Natural y sitio histórico Isla Martín García, 30/X/2004, fl., S.T. Robles *et al.* 2024 (LP, US); Pdo. La Plata, Punta Lara, 23/III/1947, fr., A. Krapovickas 3324 (LIL, SP). Prov. Corrientes. Dpto. San Martín: 5 Km E Guaviraví, costa del Río Uruguay, 13/II/1979, A. Schinini *et al.* 17023 (CTES, FUEL). Prov. Entre Ríos. Sin localidad, Delta del Paraná, 14/X/1944, fl., O. Boelcke 1030 (LIL, US). Prov. Misiones. Dpto. Oberá, 5 Km N de Oberá, laguna Hedman, 10/III/1973, fr., S.M. Pire & L.A. Mroginski 161 (CTES, MBM). Prov. Santa Fe. Dpto. San Javier: entre Romang y Alejandra, 16/II/1937, Ragonese 2559 (LPAG). **BRASIL.** Edo. Rio Grande do Sul: Bom Jesus, vila Santo Inácio, 27/IV/2014, fr., G. Felitto 847 (FLOR, ICN, LUSC, MBM, SMDDB); Cidreira, Fazenda da Azaléia, 10/II/2012, F. Gonzatti 318 (FURB); Giruá, 23/III/1991, fr., T.M. Pedersen 15758 (NY); Mostardas, Lago dos Barros, 16/XI/2007, L. Crippa 49 (MBM); Osório, Lagoa da Emboaba, 18/IV/2015, F. Gonzatti y E. Valduga 1742 (FURB, MBM, R); Palmares do Sul, 24/IX/2011, fl., E. Valduga 126 (FURB, UCS). Edo. Santa Catarina: Anita Garibaldi, passo do Rio Canoas, 12/IV/1963, fr., R. Reitz y R.M. Klein 14753 (R); Araranguá, lagoa da Serra, 13/VI/1995, V. Boff 13 (CRI); Jaguaruna, pastos abandonados, 4/IV/2007, fr., R.J.F. Garcia *et al.* 2972 (PMSP); Sin localidad, 1833, **C. Gaudichaud 1732 (Holotipo de *Celtis tala* var. *gaudichaudiana* Planch., P 00089382!); s.d. F. Sellow s.n. (Holotipo de *Celtis spinosa*, B 10 0247968).** **URUGUAY.** Dpto. Paysandú: Pandule, ruta 90, 32.20' S, 57.23' W, 26/XI/1991, fr., Marchesi y Armand-Ugon 20532 (MVFA). Dpto. Rocha: fuerte San Miguel, 21/II/1960, fr., Boelcke 8303 (BAA).

***Celtis spinosissima* (Wedd.) Miq.**

ARGENTINA. Prov. Jujuy. Dpto. Ledesma: camino a Abra de Cañas, a 16 Km del Río Aguas Negras, 11/XI/1975, fl., M.M. Schiavone *et al.* 11921 (LIL). Prov. Misiones. Dpto. 25 de Mayo: Ruta 2, cerca del Río Uruguay, -27,5451 S, -54,8263 W, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 82 (UNR); Dpto. Iguazú: 8/IV/1996, L. Amarilla *et al.* 40 (CTES); Dpto. San Pedro, 22/IX/1993, I. Rodríguez *et al.* 663 (CTES). Prov. Salta. Dpto. La Caldera: Ruta 9 camino de cornisa, -24, 5135 S, -65, 3436 W, 2/XII/2016, Chamorro D., Mogni V., Oakley L., Prado D. y Tion M. 33 (UNR). Dpto. Rosario de Lerma: El Manzano, 2/II/1941, fr., T. Meyer 5262 (LIL). **BRASIL.** Edo. Paraná: São Pedro do Ivaí. Fazenda Barbacena, 15/X/2003, O. S. Ribas *et al.* 5621 (RB). Edo. Rio de Janeiro: Sin localidad, VIII/1838, **C. Gay s.n. (Holotipo de *Momisia spinosissima*, P 00089383!)**. Edo. Rio Grande do Sul: Alto Matador, 16/X/1958, Reitz y Klein 7266 (US). Edo. Santa Catarina: Apiúna, morro Dom Bosco, 27°03'1" S 49°22'00" W, 1/V/2017, fr., L.A. Funez 6401 (FURB); Criciúma, APA Morro Alvino e Esteves, 28°45'56" S 49°22'40" W, s.d., fr., A.V. y Guislon *et al.* s.n. (CRI14575); Rodeio Nova Brasília, 29/IX/2016, L. A. Funez 5561 (FURB); Vitor Meireles, 26°47'00" S 49°59'20" W, 22/X/2013, fl., A.L. de Gasper *et al.* 3139 (FURB). **PARAGUAY.** Dpto. Alto Paraná: Reserva biológica Itabó, 24/V/1989, A. Krapovickas y C. L. Cristóbal 43190 (CTES); Reserva biológica Tati Yupí, 13/X/1990, fl., A. Schinini y G.C. Marmorì 27264 (CTES); Pto. Bertoni, 31/III/1993, fr., A. Schinini *et al.* 28271 (CTES). Dpto. Cordillera: Caacupé, 26/IX/1967, A. Krapovickas y C. L. Cristóbal 13524 (CTES). Dpto. Itapúa: sin localidad, 18/IX/1978, fr., M.S. Foster 78/2/25 (US). Dpto. Paraguarí: La Colmena, 26/IV/2000, fr., F. Mereles y F.G. Parini 7682 (CTES).

***Celtis tala* Gillies ex Planch.**

ARGENTINA. Prov. Buenos Aires. Pdo. Magdalena, Ruta 11 a metros de la entrada de Magdalena, 14/X/2019, D. C. Chamorro 100 (UNR). Prov. Catamarca. Dpto. Fray M. Esquiú: Jardín Zoológico y Botánico San Antonio, 20/IX/1991, M. S. Ferrucci *et al.* 807 (ASU, CTES). Prov. Córdoba. Dpto. Capital: alrededores de la ciudad de Córdoba, La Carolina a orillas de Río Primero, 25/X/1964, A. T. Hunziker 17653 (CTES, SI); Dpto. Cruz del Eje: Ruta de Villa del Soto a Salsacate, 15 km al sur de V. del Soto, 10/II/1973, fl., Martínez 13822 (CTES, BAA), Dpto. Unión: Bell Ville, Parque Tau, 24/II/1983, fr., Ferrucci 180 (CTES). Prov. Entre Ríos. Dpto. Federación: Santa Ana, 15/X/1968, fl., Gómez Sosa 95 (CTES). Prov. Jujuy. Dpto. El Carmen: Perico, Río Perico, 06/II/1971, fr. Krapovickas y Cristóbal 17525 (CTES). Prov. La Rioja. Dpto. Capital: Ruta Nacional 75 entre Sanagasta y La Rioja, 13/XII/1988, fr. Biurrun 2515 (CTES, IZAC). Prov. Salta. Dpto. Chicoana: Ruta 68 próximo a la división con el departamento La Viña, J. Paula-Souza 7756 (CTES, SPF). Prov. San Luis. s.d. **J. Gillies s.n. (Lectotipo de *Celtis tala*, K 000512939!)**. Prov. Santiago del Estero. Dpto. Robles: Ventura Huañuna, 26/II/2017, D. C. Chamorro y L. J. Oakley 96 (UNR). Prov. Santa Fe. Dpto. Rosario: 21/XI/2019, fl., Chamorro D. 101 (UNR). **BRASIL.** Edo.

Paraná: Guarapuava, 26/XII/1944, Schulz 184 (LIL, WU). Edo. Rio Grande do Sul: Bagé, estrada que liga Bagé a D. Pedrito, 20/XI/1980, R. M. Klein y U. Pastore 11980 (MBM); passo dos enforcados, 73 km NE of Bagé, 5/III/1981, fr., J.C. Lindeman *et al.* 7017 (U); Caçapava do Sul, 8/XII/1989, fr., A.A. Filho y R. Cauduro s.n. (SMDB4452); Quaraí, 13/II/1972, Andrade-Lima 72/6847 (SP); sin localidad, Rio Santa Maria, ao leste de Dom Pedrito 45 km E, 15/X/1971, fl., J.C. Lindeman *et al.* s.n. (U1197443). **BOLIVIA**. Dpto. Santa Cruz: Vallegrande, Blanquizcal 2.3 km al sur de Vallegrande, 18° 30' S 64° 06' W, 30/XII/1989, I.G. Vargas 362 (CTES, USZ). **BRASIL**. Edo. Rio Grande do Sul. Quaraí, 13-II-1972, fl., Andrade-Lima 72-6847 (SP). **URUGUAY**. Dpto. Montevideo: 19/IX/1985, C. Osten 11619 (SP). Dpto. Tacuarembó: Road ROU/31, About 15 Km W of Tacuarembó, 22/I/1995, T. M. Pedersen 16224 (CP, CTES).



II.2- Taxones válidamente publicados del Cono Sur citados en esta tesis, organizados en orden alfabético.

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Celtis azcurrensis</i> D. Parodi	-	Paraguay – Asunción - Cordillera	Desconocido	No encontrado
<i>Celtis bonplandiana</i> Planch.	-	Argentina – Corrientes	A.J.A.G. Bonpland 943	P00089351
<i>Celtis brasiliensis</i> (Gardner) Planch.	<i>Mertensia brasiliensis</i> Gardner	Brasil – Rio de Janeiro – Serra dos Órgãos	G. Gardner 347	K000512924
<i>Celtis brasiliensis</i> f. <i>clauseniana</i> (Wedd.) Planch.	<i>Momisia clauseniana</i> Wedd.	Brasil – Minas Gerais	M. Clausen 1067	P00089377, P00089378
<i>Celtis chichape</i> (Wedd.) Miq.	<i>Momisia chichape</i> Wedd.	Bolivia – Santa Cruz – Santa Cruz de la Sierra – Cordillera	H.A. Weddell 3610	P00089374, P00089375, P00089376, MPU012441 [fragmentos]
<i>Celtis clauseniana</i> (Wedd.) Miq.	<i>Momisia clauseniana</i> Wedd.	Brasil – Minas Gerais	M. Clausen 1067	P00089377, P00089378
<i>Celtis disticha</i> D. Parodi	-	Paraguay – Caaguazú	Desconocido	No encontrado
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	<i>Momisia ehrenbergiana</i> Klotzsch	México – Querétaro – Maconí	C.G. Ehrenberg 1114	B 10 0003604

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Celtis ehrenbergiana</i> var. <i>discolor</i> (Hunz. & Dottori) Oakley & D.E. Prado	<i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i> Hunz. y Dottori	Argentina – Catamarca – Capayán – Sierra de Ambato	A.T. Hunziker et al. 22774	CORD00002282, CORD00002283, MA771388
<i>Celtis ferruginea</i> (Wedd.) Miq. nom. illeg.	<i>Momisia ferruginea</i> Wedd.	Brasil – Rio de Janeiro	C. Gaudichaud-Beaupré 91	P00089350
<i>Celtis flexuosa</i> (Wedd.) Miq. var. <i>glabrifolia</i> Griseb.	-	Argentina – Salta – Orán	Lorentz y Hieronymus 483	GOET011252
<i>Celtis fluminensis</i> Carauta	<i>Momisia ferruginea</i> Wedd.	Brasil – Rio de Janeiro	C. Gaudichaud-Beaupré 91	P00089350
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	<i>Rhamnus iguanaea</i> Jacq.	Curazao	-	t. 73 (1697) in Horti Med. Amstelod. 1: 141
<i>Celtis lanceolata</i> D. Parodi	-	Paraguay – Caaguazú	Desconocido	No encontrado
<i>Celtis lancifolia</i> (Wedd.) Miq.	<i>Momisia lancifolia</i> Wedd.	Brasil – Rio Grande do Sul	C. Gaudichaud-Beaupré 1723	P00089379

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Celtis pallida</i> Torr. var. <i>pallida</i>	-	Estados Unidos – Texas – Rio Grande	C. Wright 1858	NY00259704
<i>Celtis pallida</i> subsp. <i>sericea</i> (Romanczuk) Romanczuk	<i>Celtis sericea</i> Romanczuk	Argentina – Jujuy – San Pedro – San Lucas	A.L. Cabrera et al. 27532	SI000584, SI000585, P00722008
<i>Celtis pallida</i> var. <i>discolor</i> Hunz. & Dottori	-	Argentina – Catamarca – Capayán – Sierra Ambato	A.T. Hunziker et al. 22774	CORD00002282, CORD00002283, MA771388
<i>Celtis pubescens</i> (Kunth) Spreng.	<i>Mertensia pubescens</i> Kunth	Ecuador – Guayas - Guayaquil	F.W.H.A. von Humboldt y A.J.A.G. Bonpland 3792	B-W04666-010, P00307270, P00307271
<i>Celtis pubescens</i> var. <i>chichape</i> (Wedd.) Baehni	<i>Momisia chichape</i> Wedd.	Bolivia – Santa Cruz – Santa Cruz de la Sierra – Cordillera	H.A. Weddell 3610	P00089374, P00089375, P00089376, MPU012441 [fragmentos]
<i>Celtis rigida</i> D. Parodi	-	Paraguay – Asunción - Cordillera	Desconocido	No encontrado
<i>Celtis sellowiana</i> Miq.	-	“ <i>Brasilia australis</i> ”	F. Sellow s.n.	P (no localizado) U0008352, US00386176

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Celtis sericea</i> Romanczuk	-	Argentina – Jujuy – San Pedro – San Lucas	A.L. Cabrera et al. 27532	P00722008, SI000584, SI000585
<i>Celtis serratissima</i> Zamengo, R.B. Torres, Gaglioti & Romaniuc	-	Brasil – Mato Grosso do Sul – Selvíria	E.A. Anunciação et al. 716	SP347669
<i>Celtis spinosa</i> Spreng.	-	Brasil – Rio Grande do Sul	F. Sellow 536	B 10 0247968, F IRN 246165 [foto], K000964296, P00089381
<i>Celtis spinosa</i> var. <i>pallida</i> (Torr.) M.C. Johnst.	<i>Celtis pallida</i> Torr.	Estados Unidos – Texas – Rio Grande	C. Wright 1858	GH00267590, NY00259704, US01185195
<i>Celtis spinosa</i> var. <i>weddelliana</i> (Planch.) Baehni	<i>Celtis weddelliana</i> Planch.	Brasil – Rio Grande do Sul	C. Gaudichaud-Beaupré 1734	P00089384, P00089385
<i>Celtis spinosissima</i> (Wedd.) Miq.	<i>Momisia spinosissima</i> Wedd.	Brasil – Rio de Janeiro	C. Gay Mouret s.n.	P00089383

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	-	Argentina – San Luis	<i>J. Gillies s.n.</i>	E00641062, GH00267594, K000512939
<i>Celtis tala</i> f. <i>obtusata</i> Chodat & Hassl.	-	Paraguay – Concepción	<i>E. Hassler 7295</i>	G00412637, G00412638, G00412639, G00412640, G00412640, LIL391920, MPU017539, NY00335507, P00089386, P00722009, P00722010
<i>Celtis tala</i> f. <i>subpilosa</i> Kuntze	-	Argentina – Santiago del Estero – Pinto	<i>C.E.O. Kuntze s.n.</i>	NY00259705, NY00259706
<i>Celtis tala</i> f. <i>subtomentosa</i> Kuntze	-	Argentina – Salta – Orán	<i>P.G. Lorentz y J. Hieronymus 3</i>	GOET011251, NY00335497, S-R-8974
<i>Celtis tala</i> f. <i>velutina</i> var. <i>gilliesiana</i> Herzog	-	Bolivia – Tarija	<i>T. Herzog 1071, T. Herzog 1096, T. Herzog 1805a</i>	(<i>T. Herzog 1071</i> - S-R-8975, Z-000028631), (<i>T. Herzog 1096</i> - G00412641 no localizado), (<i>T. Herzog 1805a</i> herbario desconocido)

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Celtis tala</i> var. <i>chichape</i> (Wedd.) Planch.	<i>Momisia chichape</i> Wedd.	Bolivia – Santa Cruz – Santa Cruz de la Sierra – Cordillera	H. A. Weddell 3610	P00089374, P00089375, P00089376, MPU012441 [fragmentos]
<i>Celtis tala</i> var. <i>gaudichaudiana</i> Planch.	-	Brasil – Rio Grande do Sul	C. Gaudichaud-Beaupré 1732	P00089382
<i>Celtis tala</i> var. <i>gilliesiana</i> Planch. nom. inval.	-	Argentina – San Luis	J. Gillies s.n.	E00641062, GH00267594, K000512939
<i>Celtis tala</i> var. <i>pallida</i> (Torr.) Planch.	<i>Celtis pallida</i> Torr.	Estados Unidos – Texas – Rio Grande	C. Wright 1858	NY00259704
<i>Celtis tala</i> var. <i>sellowiana</i> (Miq.) Kuntze	<i>Celtis sellowiana</i> Miq.	" <i>Brasilia australis</i> "	F. Sellow s.n.	P (no localizado) U0008352, US00386176
<i>Celtis tala</i> var. <i>weddelliana</i> Planch.	-	Brasil – Rio Grande do Sul	C. Gaudichaud-Beaupré 1734	P00089384, P00089385
<i>Celtis weddelliana</i> (Planch.) Romanczuk	<i>Celtis tala</i> var. <i>weddelliana</i> Planch.	Brasil – Rio Grande do Sul	C. Gaudichaud-Beaupré 1734	P00089384, P00089385

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Mertensia brasiliensis</i> Gardner	-	Brasil – Rio de Janeiro – Serra dos Órgãos	<i>G. Gardner 347</i>	K000512924
<i>Mertensia iguanaea</i> (Jacq.) Schult.	<i>Rhamnus iguanaea</i> Jacq.	Curazao	-	t. 73 (1697) in Horti Med. Amstelod. 1: 141
<i>Mertensia pubescens</i> Kunth	-	Ecuador – Guayas - Guayaquil	<i>F.W.H.A. von Humboldt y A.J.A.G. Bonpland 3792</i>	B-W04666-010, P00307270, P00307271
<i>Momisia chichape</i> (Wedd.)	-	Bolivia – Santa Cruz – Santa Cruz de la Sierra – Cordillera	<i>H.A. Weddell 3610</i>	P00089374, P00089375, P00089376, MPU012441 [fragmentos]
<i>Momisia clausseniana</i> Wedd.	-	Brasil – Minas Gerais	<i>M. Claussen 1067</i>	P00089377, P00089378
<i>Momisia ehrenbergiana</i> Klotzsch	-	México – Querétaro – Maconí	<i>C.G. Ehrenberg 1114</i>	B 10 0003604
<i>Momisia ferruginea</i> Wedd.	-	Brasil – Rio de Janeiro	<i>C. Gaudichaud-Beaupré 91</i>	P00089350, P06765146
<i>Momisia iguanaea</i> (Jacq.) Rose & Standl.	<i>Rhamnus iguanaea</i> Jacq.	Curazao	-	t. 73 (1697) in Horti Med. Amstelod. 1: 141
<i>Momisia integrifolia</i> Wedd.	-	Brasil – Rio Grande do Sul	<i>C. Gaudichaud-Beaupré 1734</i>	P00089384, P00089385

Nombre científico	Basónimo	Tipo		
		Localidad	Colector	Ejemplar/es o material original
<i>Momisia lancifolia</i> Wedd.	-	Brasil – Rio Grande do Sul	C. Gaudichaud-Beaupré 1723	P00089379
<i>Momisia pallida</i> (Torr.) Planch.	<i>Celtis pallida</i> Torr.	Estados Unidos – Texas – Rio Grande	C. Wright 1858	NY00259704
<i>Momisia pubescens</i> (Kunth) F. Dietr.	<i>Mertensia pubescens</i> Kunth	Ecuador – Guayas - Guayaquil	F.W.H.A. von Humboldt y A.J.A.G. Bonpland 3792	B-W04666-010, P00307270, P00307271
<i>Momisia spinosissima</i> Wedd.	-	Brasil – Rio de Janeiro	C. Gay Mouret s.n.	P00089383
<i>Momisia tala</i> (Gillies ex Planch.) Planch.	<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	Argentina – San Luis	J. Gillies s.n.	E00641062, GH00267594, K000512939
<i>Rhamnus iguanaea</i> Jacq.	-	Curazao	-	t. 73 (1697) in Horti Med. Amstelod. 1: 141
<i>Ziziphus iguanaea</i> (Jacq.) Lam.	<i>Rhamnus iguanaea</i> Jacq.	Curazao	-	t. 73 (1697) in Horti Med. Amstelod. 1: 141

II.3 Tabla adaptada de Zamengo *et al.* 2020a

Características	<i>C. chichape</i>	<i>C. clauseniana</i>	<i>C. serratissima</i>
Indumento de las espigas	Glabro	Glabro o pubescente	Velutino
Envés foliar	Glabro o subglabro	Piloso o pubescente	Velutino
Contraste superficies foliares	Concolor	Concolor	Discolor
Margen foliar	Entero o aserrado	Crenado-aserrado o Aserrado	Aserrado
Indumento ovario	Glabro o subglabro	Piloso a pubescente	Velutino
Indumento y color drupa	Glabra o subglabra, naranja,	Pilosa o pubescente amarilla,	Velutina, naranja,
Ornamentación pireno	Alveolado-crateriforme	Alveolado-crateriforme	Verrugoso
Apiculo (pireno)	Ausente	Ausente	Presente



II.4- Holotipo de *Mertensia brasiliensis* Gardner, Gardner 347 (K), ahora *Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch.



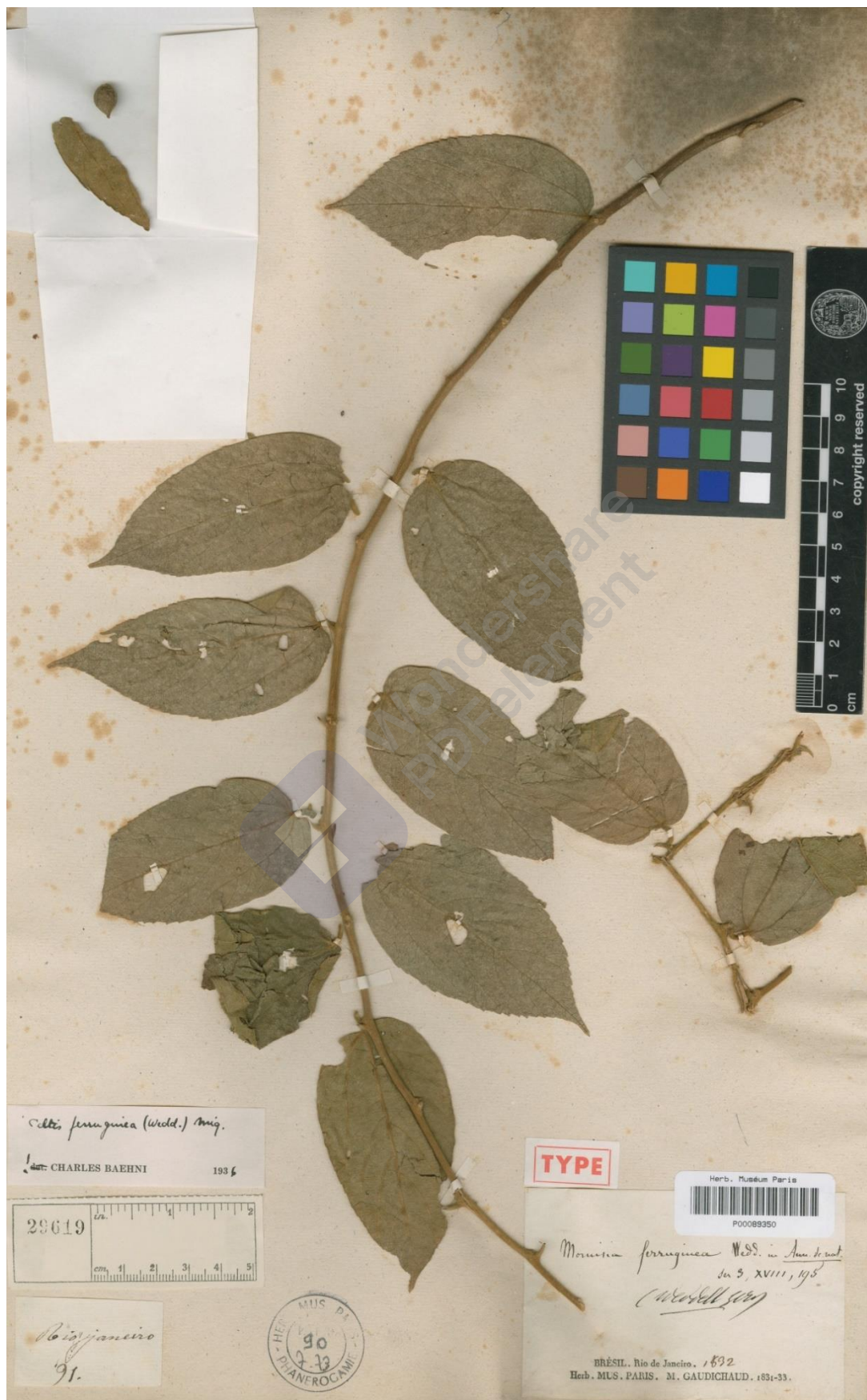
II.5- Lectotipo propuesto para *Momisia chichape* Wedd., Weddell 3610 (P), ahora *Celtis chichape* (Wedd.) Miq.



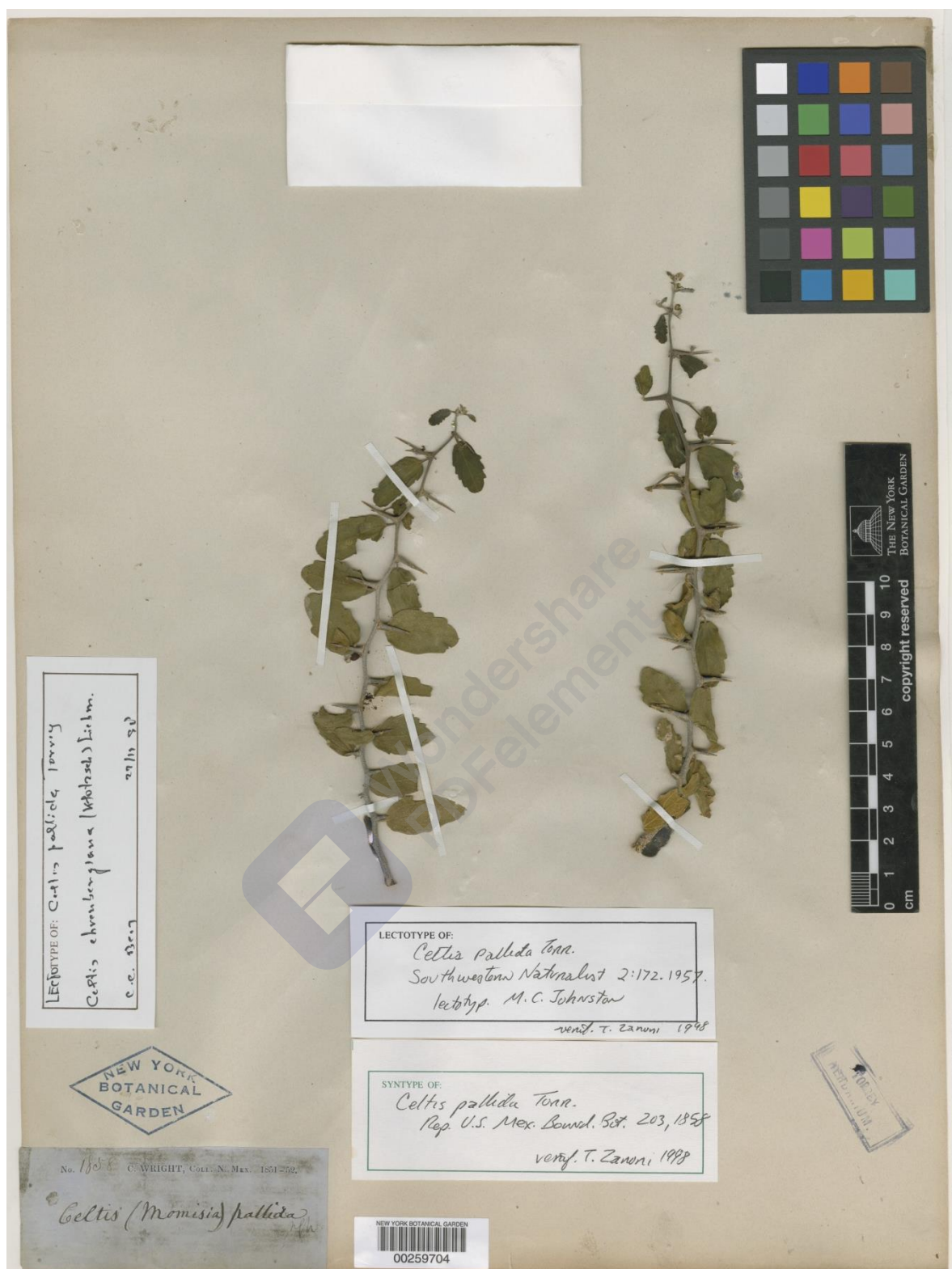
II.6- Holotipo de *Momisia clauseniana* Wedd., Claussen 1067 (P), ahora *Celtis clauseniana* (Wedd.) Miq.



II.7- Holotipo de *Momisia ferruginea* Wedd., Gaudichaud 91 (P), ahora *Celtis fluminensis* Carauta.

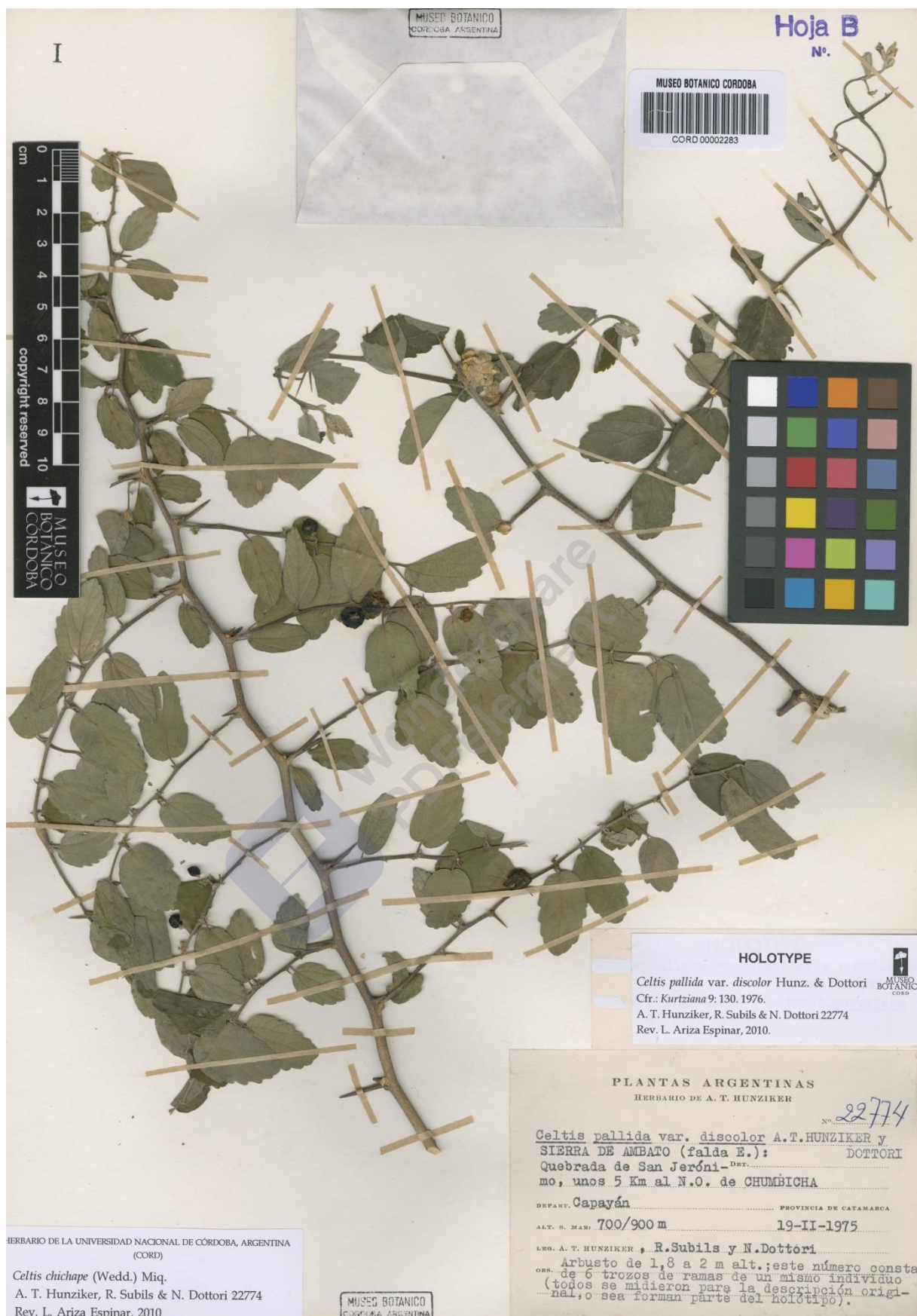


II.8- Lectotipo de *Celtis pallida* Torr. var. *pallida*, Wright 1858 (NY).



II.9- Holotipo de *Celtis pallida* Torr. var. *discolor* Hunz. & Dottori. (en dos pliegos), Hunziker et al. 22774 (CORD).





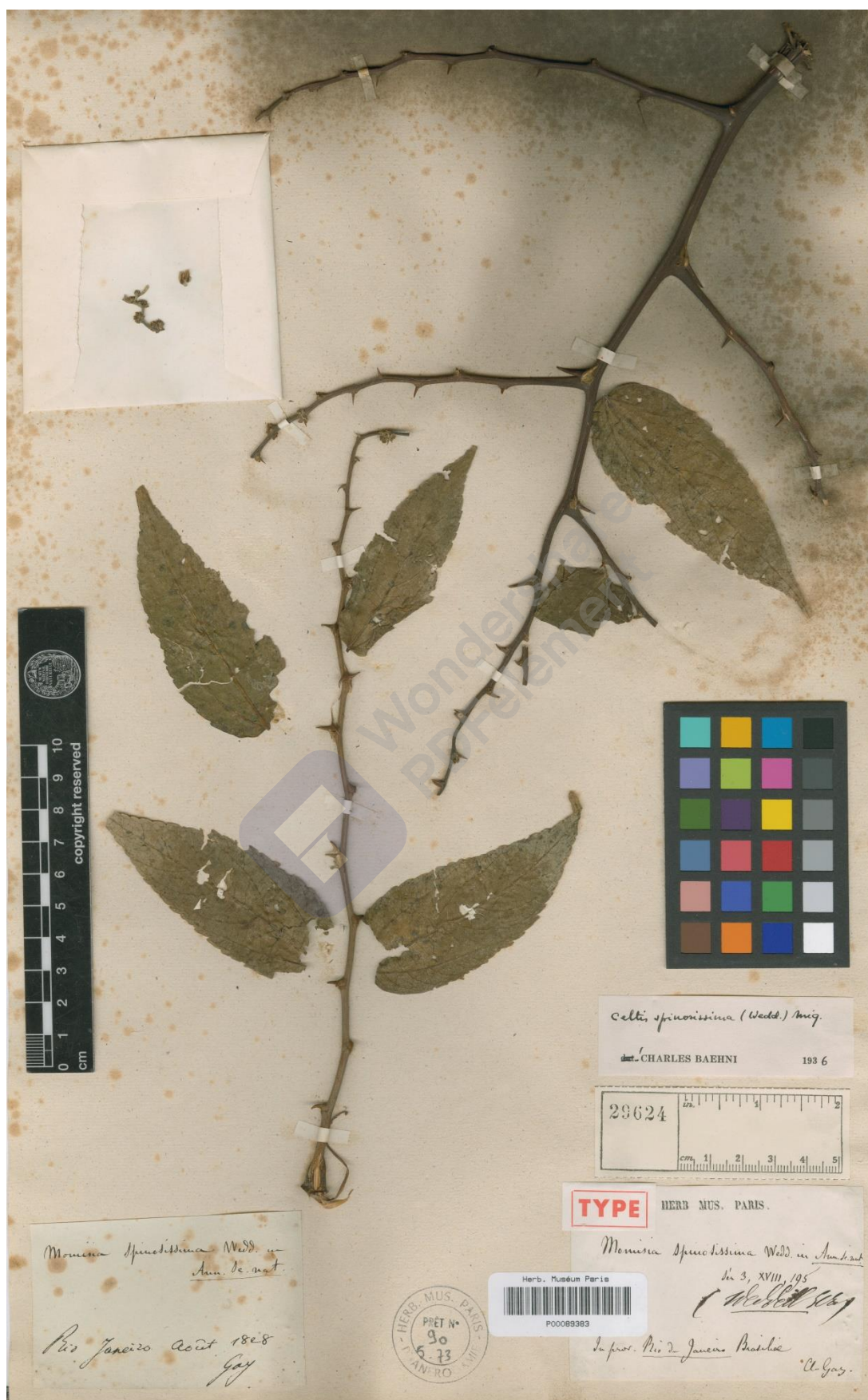
II.10- Holotipo de *Celtis serratissima* Zamengo, R.B. Torres, Gaglioti y Romaniuc.
E.A. Anunciação et al. 716 (SP).



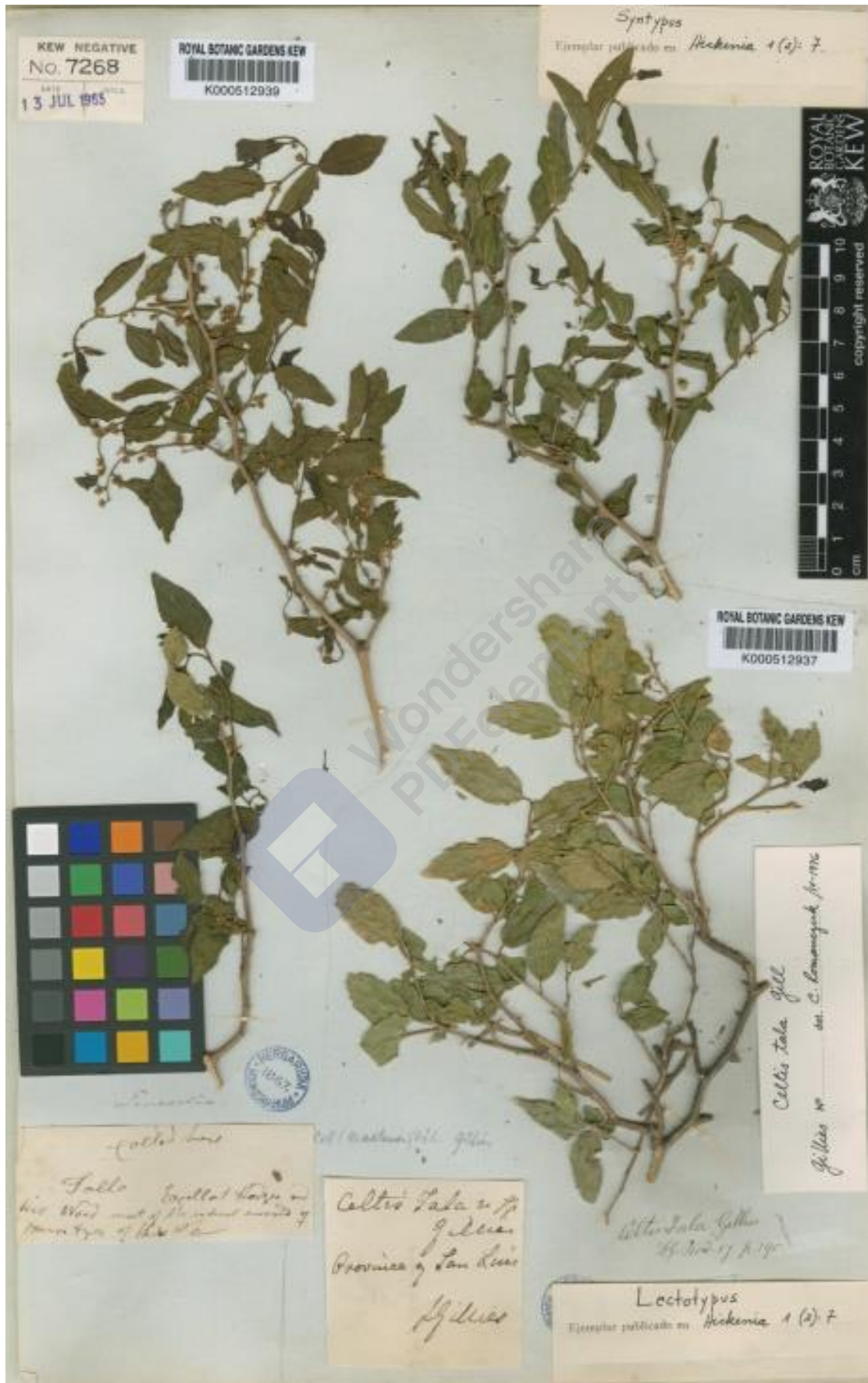
II.11- Lectotipo de *Celtis spinosa* Spreng., Sellow s.n. (B).



II.12- Holotipo de *Momisia spinosissima* Wedd., ahora *Celtis spinosissima* (Wedd.) Miq., Gay s.n. (P).



II.13- Lectotipo de *Celtis tala* Gillies ex Planch., Gillies s.n. (K).



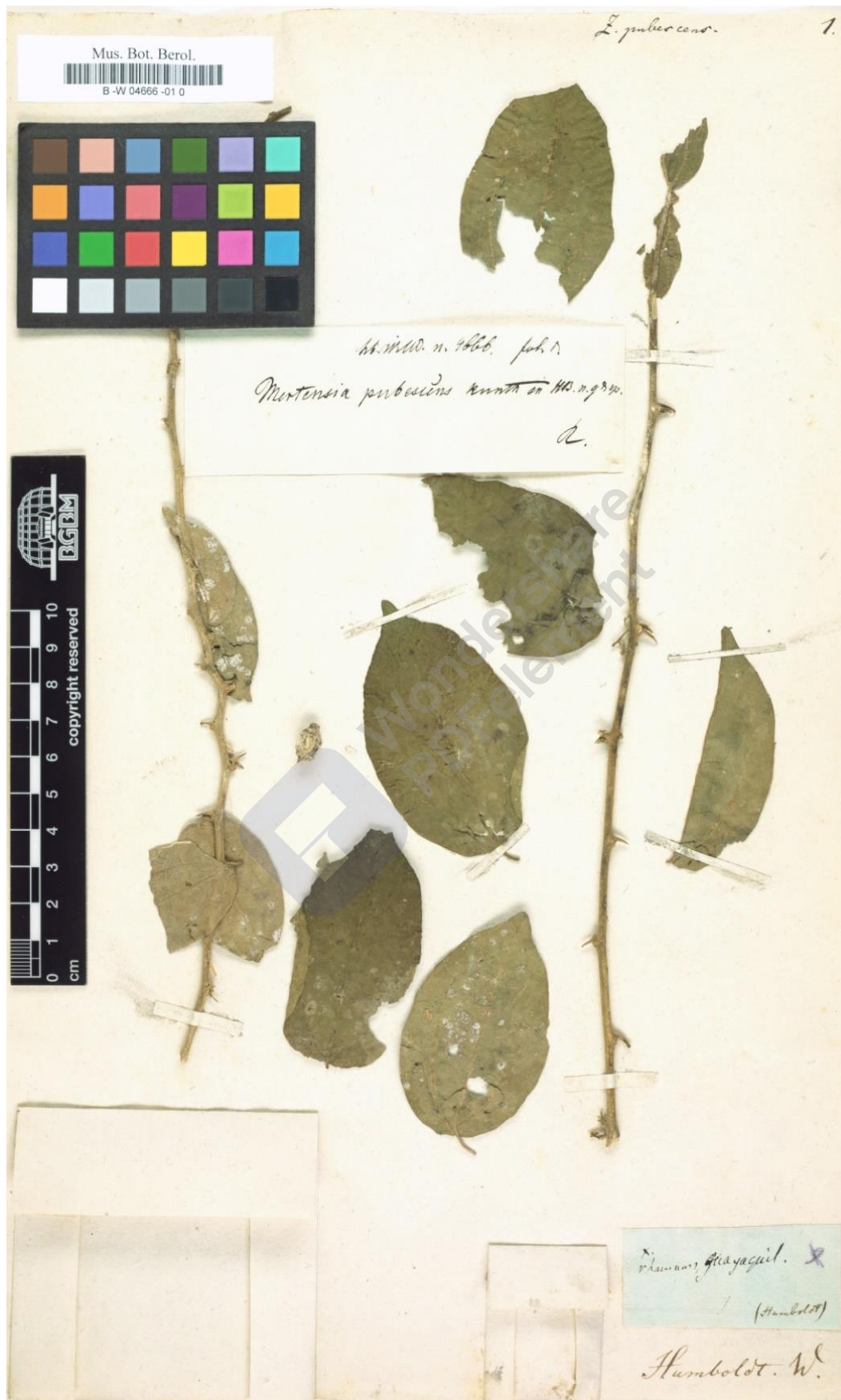
II.14- Holotipo de *Momisia ehrenbergiana* Klotzsch, ahora *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm., Ehrenberg 1114 (B)



II.15-. Lectotipo de *Rhamnus iguanaea* Jacq., ahora ***Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg**, t. 73 in *Horti Med. Amstelod.* 1: 141, 1697.



II.16- Holotipo de *Mertensia pubescens* Kunth, ahora *Celtis pubescens* (Kunth) Spreng.
Humboldt y Bonpland 3792 (B).



ANEXO III

III.1- Acciones utilizadas para el análisis molecular

Lista de taxones y acciones empleados en el análisis molecular (amplificación y secuenciación). Se indica para cada muestra la información relativa a datos de colecta, su modo de preservación (H: Herbario, S: Silica gel) e indicado con 'si' las muestras propias, el resto figura con su código de Genbank.

Colector	Especie Exsiccata	Código DCC	H/S	FA16180b	trnL-F	rps16	psbA-trnH	26S
A. Burkart 17685	<i>C. tala</i>	-	H	MK512402	-	-	MK512411	MK512394
D.C. Chamorro et al. 2	<i>Celtis</i> sp.1	1.Csp.Cba	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 13	<i>C. pubescens</i>	2.Cpu.Cat	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 14	<i>C. iguanaea</i>	1.Cig.Cat	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 15	<i>C. chichape</i>	1.Cch.Cat	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 16	<i>C. chichape</i>	2.Cch.Cat	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 20	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	37.Cpd.Cat	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 21	<i>Celtis</i> sp.2	2.Csp.Cat	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 28	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	39.Cpi.Tuc	S	Si	Si	Si	-	-
D.C. Chamorro et al. 29	<i>C. pubescens</i>	5.Cpu.Tuc	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 30	<i>C. iguanaea</i>	2.Cig.Tuc	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 36	<i>C. iguanaea</i>	5.Cig.Juj	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 37	<i>C. pubescens</i>	8.Cpu.Juj	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 38	<i>C. pubescens</i>	9.Cpu.Juj	S	Si	Si	Si	Si	-
D.C. Chamorro et al. 41	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	41.Cpd.Sal	S	Si	Si	Si	-	-
D.C. Chamorro et al. 45	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	43.Cpp.SEst	S	Si	Si	Si	-	-
D.C. Chamorro et al. 48	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	46.Cpp.SFe	S	Si	Si	Si	-	-
D.C. Chamorro et al. 58	<i>C. chichape</i>	9.Cch.SFe	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 67	<i>C. chichape</i>	13.Cch.Cha	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 79	<i>C. pubescens</i>	18.Cpu.Ctes	S	Si	-	-	-	-

D.C. Chamorro et al. 82	<i>C. iguanaea</i>	6.Cig.Mis	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 83	<i>Celtis</i> sp.2	5.Csp.Mis	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 87	<i>C. chichape</i>	21.Cch.Ctes	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 90	<i>C. tala</i>	30.Ct.ERs	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 96	<i>C. tala</i>	32.Ct.SEst	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 99	<i>C. tala</i>	34.Ct.SLu	S	Si	Si	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 100	<i>C. tala</i>	35.Ct.BA	S	Si	Si	Si	Si	-
D.C. Chamorro et al. 103	<i>Celtis</i> sp.	9.Csp.SFe	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 107	<i>Celtis</i> sp.	10.Cig.Tuc	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro et al. 117	<i>C. tala</i>	50.Ct.SFe	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro & Oakley 121	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	61.Cpp.SFe	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro & Oakley 123	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	63.Cpp.SFe	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro & Sender 124	<i>C. tala</i>	54.Ct.SLu	S	Si	-	-	-	-
D.C. Chamorro s.n.	<i>C. iguanaea</i>	7.Cig.	S	Si	Si	Si	Si	-
J.P. Asmus et al. 3	<i>C. tala</i>	3.Ct.Cba	S	Si	Si	Si	-	-
J.P. Asmus et al. 5	<i>C. tala</i>	5.Ct.Cba	S	-	Si	-	-	-
J.P. Asmus et al. 28	<i>C. tala</i>	14.Ct.SEst	S	-	Si	-	-	-
J.P. Asmus et al. 30	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	16.Cpd.SEst	S	-	Si	-	-	-
J.P. Asmus et al. 42	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	22.Cpi.Sal	S	-	Si	-	Si	-
J.P. Asmus et al. 46	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	26.Cpp.Cha	S	-	Si	-	-	-
T. Meyer 18352	<i>Celtis</i> sp.	-	H	Si	-	-	-	-
Krapovickas & Schinini 34727	<i>C. chichape</i>	-	H	Si	-	-	-	-
G. Israel & C. Vargas 362	<i>Celtis tala</i>	-	H	Si	-	-	-	-
M. Nee 53700	<i>C. sericea</i>	-	H	MK512398	-	-	MK512407	MK512389

S.P. Cordovil et al. 220	<i>Celtis</i> sp.	-	H	MK512396	-	-	MK512404	MK512386
E.A. Anunciação et al. 716	<i>C. serratissima</i>	-	H	MK512399	-	-	MK512408	MK512391
L.C. Bernacci et al. 1827	<i>C. boliviensis</i>	-	H	MK512395	-	-	MK512403	MK512385
H.B.Z. Souza 118	<i>Celtis</i> sp.	-	S	MK512397	-	-	MK512405	MK512387
M. Kuhlmann 3956	<i>Celtis</i> sp.	-	H	-	-	-	MK512406	MK512388
I. Cordeiro et al. 1167	<i>C. chichape</i>	-	H	MK512400	-	-	MK512409	MK512392
L.C. Pederneiras et al. 667	<i>C. spinosissima</i>	-	H	MK512401	-	-	MK512410	MK512393
D.C. Chamorro et al. s.n.	<i>C. triflora</i>	-	S	Si	Si	Si	-	-
C. Vogt 2125	<i>C. serratissima</i>	7.Csp.PY	S	Si	-	-	-	-
M. Martínez 264	<i>C. serratissima</i>	8.Csp.PY	S	Si	Si	-	-	-
M. Martínez 265	<i>C. chichape</i>	24.Cch.PY	S	Si	Si	Si	-	-
C. Figueiredo 643	<i>C. schippii</i>	-	-	-	-	-	JX997342	MK512390
P. Ranirison 5872893	<i>Aphananthe sakalava</i>	-	-	MN395283	KR086784	-	MN395183	MN381768
I. Cordeiro 3379	<i>Sorocea racemosa</i>	-	-	MN437375	-	-	-	-
H. Medeiros 684	<i>Sorocea muriculata</i>	-	-	MN437374	-	-	-	-
-	<i>Ficus maxima</i>	-	-	JQ341930	-	-	-	-
-	<i>Pourouma mollis</i>	-	-	MF775425	-	-	-	-
-	<i>Cecropia peltata</i>	-	-	MF775402	-	-	-	-
-	<i>Humulus lupulus</i>	-	-	-	AF501599	-	-	-
-	<i>Humulus yunnanensis</i>	-	-	-	-	MG731587	-	-
-	<i>Humulus scandens</i>	-	-	-	KT032213	MG731586	-	-
Compton 511	<i>Trema aspera</i>	-	-	-	AY488680	-	-	-
Lorence, D. 9329	<i>Trema discolor</i>	-	-	-	JN040390	-	-	-
Oldham s.n.	<i>Trema orientalis</i>	-	-	-	AY488686	KY827153	-	-
-	<i>Trema tomentosa</i>	-	-	-	-	KY827159	-	-
-	<i>Morus notabilis</i>	-	-	-	-	KT159280	-	-

-	<i>Morus yunnanensis</i>	-	-	-	-	KT207492	-	-
-	<i>Morus alba</i>	-	-	-	JN006410	EF687682	-	-
Morello 1989	<i>Morus celtidifolia</i>	-	-	-	HM747188	-	-	-



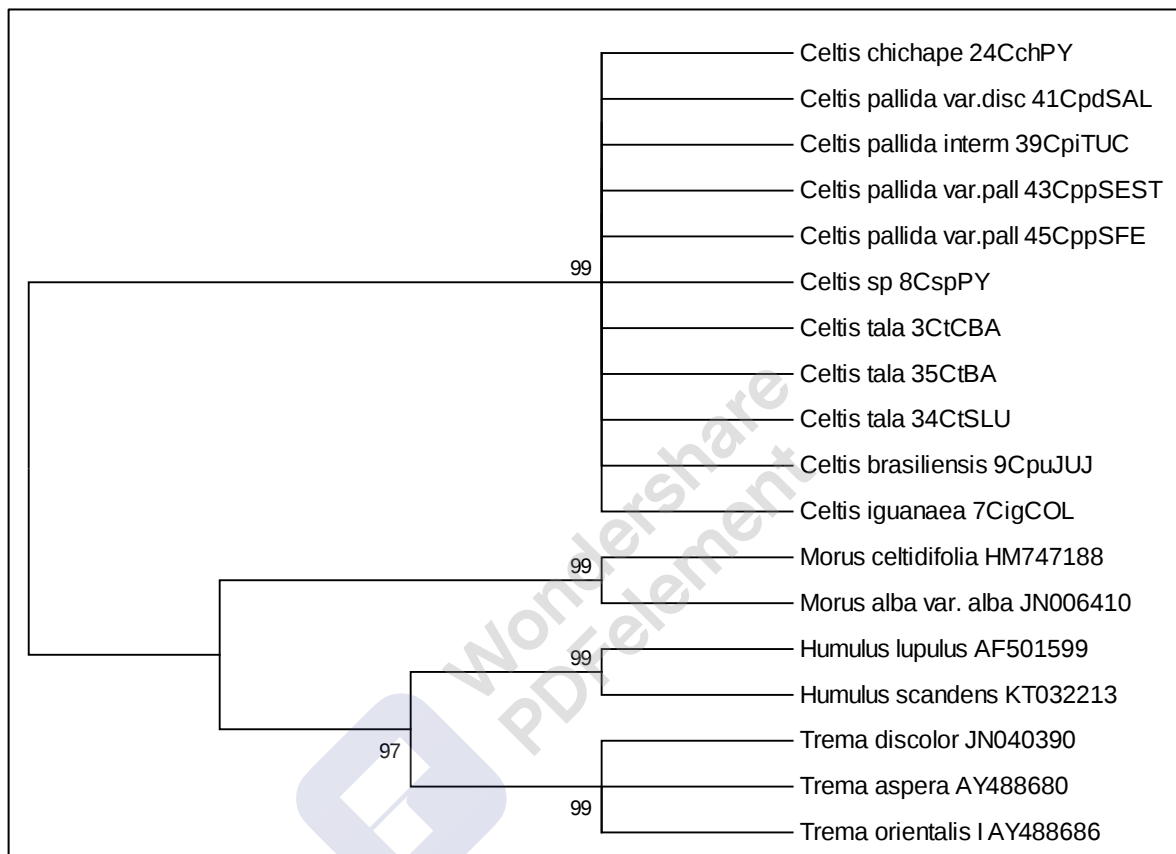
III.2- Tabla con número de accesiones secuenciadas para cada marcador, estadísticas de los caracteres, estadísticas de los árboles para los análisis de máxima parsimonia (MP) y modelo seleccionado (AIC).

Parámetros	<i>psbA-trnH</i>	26S	<i>FA16180b</i>	Combinados	
				Nucleares	Todos
Nº caracteres (bp)	442	687	410	1097	1539
Variabilidad caracteres (%)	157 (35,5)	315 (45,9)	40 (9,8)	355 (30,4)	512 (33,3)
Modelo seleccionado (AIC)	GTR+G	GTR+G	GTR+I+G	GTR+I+G	GTR+I+G

III. 3- Gel de agarosa (1%) para observar integridad del ADN. MM= Lambda; 1 a 6 muestras de Celtis, Bco= Blanco.



III.4- Un árbol de 10 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de secuencias de la región trnL-F (830 posiciones) de 11 especímenes del género *Celtis* de secuencias propias y 7 outgroups, obtenidos de GenBank. El árbol filogenético fue obtenido utilizando el método de Máxima Parsimonia mediante el algoritmo TBR con un nivel de búsqueda de 1, en el cual 10.000 árboles iniciales fueron generados heurísticamente, reteniendo 10 árboles en cada paso. El porcentaje de árboles replicados en los cuales se agruparon los taxa juntos (test de bootstrap sobre 1.000 réplicas) aparecen sobre las ramas en los casos que el valor superó el 50%. [Árbol: 175 pasos; CI = 0.975000; RI = 0.987730].



III.5- Lectotipo de *C. lancifolia*

ANEXO IV

IV.1- Clasificación de los taxones de *Celtis* estudiados para el Cono Sur en función de las ecorregiones a las que pertenecen (Dinerstein *et al.*, 2017) y las regiones biogeográficas en las que se las encuentra (Cabrera y Willink 1980; Prado, 2000).

Taxon	Región Biogeográfica (Cabrera y Willink 1980; Prado, 2000)	Ecorregión (Dinerstein <i>et al.</i> , 2017)
<i>C. brasiliensis</i>	BSEN	Bosques Atlánticos de Sierra de Mar Bosques Atlánticos del Alto Paraná Bosques Atlánticos del Alto Paraná Límite entre Bosques Secos de la Chiquitanía y Pantanal
<i>C. chichape</i>	Chaco y BSEN (Comunidades higrófilas)	Chaco (Seco y Húmedo) Sabana Inundable del Paraná (Norte) Cerrado (intrusiones) Bosques Atlánticos de Sierra de Mar Yungas Andinas del Sur
<i>C. clauseniana</i>	BSEN, Chaco oriental (en intrusiones de BSEN) y transición a Chaco Serrano	Chaco Húmedo Yungas Andinas del Sur Bosques Secos de la Chiquitanía Bosques Atlánticos del Alto Paraná Intrusiones en: Cerrado (Sur), Pantanal(bordes), Sabana Uruguaya, Bosques Atlánticos de Sierra de Mar, Bosques Atlánticos de Bahía, Bosques interiores de Bahía, Sabana Inundable del Paraná (Norte), Bosques de Araucaria
<i>C. fluminensis</i>	Paranaense	Bosques Atlánticos de Sierra de Mar Bosques Atlánticos de Bahía Bosques interiores de Bahía Bosques Atlánticos del Alto Paraná
<i>C. lancifolia</i>	BSEN y Chaco Serrano (ecotonos)	Bosques Atlánticos de Sierra de Mar Bosques de Araucaria Sabana Inundable del Paraná Borde Este Chaco Húmedo y Bosques Atlánticos del Alto Paraná Yungas Andinas del Sur
<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	Chaco Serrano, Chaco Occidental y transición a Yungas	Chaco Seco Yungas Andinas del Sur Bosques Secos de la Chiquitanía (intrusiones)
<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	Chaco y Espinal	Chaco (Húmedo y Seco) Espinal Pampa Húmeda (intrusiones)
<i>C. serratissima</i>	BSEN y Cerrado	Límite del Cerrado y Bosques Atlánticos del Alto Paraná Bosques Secos de la Chiquitanía Pantanal Chaco Húmedo
<i>C. spinosa</i>	Chaco Oriental y BSEN (intrusiones) (Comunidades higrófilas)	Bosques de Araucaria Bosques Atlánticos del Alto Paraná Bosques Atlánticos de Sierra de Mar (Sur) Sabana Inundable del Paraná, llegando al límite con Pampas Húmedas Chaco Húmedo Sabana Uruguaya
<i>C. spinosissima</i>	Paranaense, Yungas (intrusiones) BSEN (intrusiones)	Yungas Andinas del Sur Bosques Atlánticos de Bahía Bosques Atlánticos de Sierra de Mar Bosques interiores de Bahía Rodea Bosques de Araucaria Bosques Atlánticos del Alto Paraná
<i>C. tala</i>	Espinal, Chaco Occidental Chaco Serrano	Espinal Pampa Húmeda Sabana Uruguaya Sabana Inundable del Paraná (Sur) Chaco Seco Monte alto (intrusiones)

