

00361
21
2eje



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios de Posgrado**

**REVISION TAXONOMICA DEL GENERO
COUTAREA AUBLET (RUBIACEAE)**

T E S I S

**Que para obtener el grado de
MAESTRIA EN CIENCIAS (BIOLOGIA VEGETAL)
presenta**

HELGA OCHOTERENA BOOTH

Director de Tesis: Dr. Alfonso O. Delgado Salinas



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*A los mejores padres del Mundo (los míos) y a mis hermanos,
porque siempre están a mi lado*

*A la maestra Hilda Flores, de quien tanto he aprendido,
por su constante apoyo, motivación, optimismo y rectitud.*

INDICE

Agradecimientos	i
Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	
Historia Taxonómica	
Delimitación genérica	7
Delimitación de las especies	10
Ubicación en las tribus	11
Objetivos	15
Metodología	15
Resultados y discusión	
Características del género	
Forma de vida	19
Morfología	
Tallo	19
Tricomas	20
Hoja	21
Estípulas	22
Inflorescencias	24
Brácteas y bractéolas	26
Flor y biología floral	27
Fruto	32
Semilla	33
Distribución geográfica	33
Etnobotánica	34
Tratamiento taxonómico	
<i>Coutarea</i> Aublet	37
Clave para la determinación de las especies	38
<i>C. alba</i>	39
<i>C. andrei</i>	46
<i>C. hexandra</i>	49
Nombres dudosos	67
Nombres excluidos	67
Relaciones genéricas	70
Conclusiones	96
Bibliografía	98

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada, quiero dar gracias al Doctor Alfonso Delgado su siempre certera dirección de tesis, así como todas sus enseñanzas, su apoyo y su amistad, sin los cuales este trabajo no hubiera sido posible.

A los miembros de mi comité tutorial: Dra. Concepción Rodríguez y M. en C. Mario Sousa, por su amable participación, así como por sus importantes comentarios y sugerencias que permitieron la culminación de este trabajo.

Al resto de mis sinodales: Drs. Robert Bye y Fernando Chiang y M. en C. Nelly Diego y Jaime Jiménez, por sus atinadas observaciones, que mejoraron de manera importante este trabajo. De igual forma a los maestros Javier Valdés e Hilda Flores por la revisión del manuscrito y por sus comentarios.

Agradezco la asistencia económica que recibí durante 2 años y medio mediante una beca otorgada por la DGAPA y por un año y medio con una beca complementaria otorgada por CONAcYt. Así mismo, para el buen resultado de este trabajo fue fundamental el apoyo recibido por Missouri Botanical Garden, que me permitió acudir a la primera conferencia internacional sobre sistemática de Rubiaceae y consultar su herbario y biblioteca.

Quisiera destacar la inapreciable ayuda de la Dra. Charlotte Taylor y el Dr. David Lorence, que estuvieron atentos al desarrollo de mi tesis y me apoyaron incondicionalmente.

No puedo dejar de mencionar la importante ayuda logística que he recibido siempre del Instituto de Biología, UNAM, en donde se llevó a cabo la tesis, con el respaldo de La Dra. Patricia Dávila como jefe de Departamento y del Dr. José Luis Villaseñor como responsable del Herbario Nacional. Mi agradecimiento también a los curadores de los herbarios consultados por las facilidades brindadas; al Lic. Armando T. Hunziker así como a Esther G. de Mautino, del Museo Botánico en Córdoba, Argentina, por los trabajos y las fotografías de tipos que me enviaron.

Como siempre, la entusiasta asesoría de Alfredo Wong en la parte de cómputo y de Maru García para los préstamos fue muy importante. La ayuda proporcionada por la Dra. Tyla María Pérez, al permitirme usar su equipo de computo y sus programas para el análisis filogenético, además de darme asesoría al respecto, fue muy valiosa. También quiero hacer mención del trabajo de Felipe Villegas con los impecables y bien presentados mapas de distribución.

Quiero también expresar mi gratitud por el apoyo para el trabajo de campo al Dr. Alfonso Delgado, así como al Maestro Javier Valdés. También en este sentido, a la Maestra Hilda Flores por su ayuda, su compañía y sus enseñanzas, así como a Pablo Flores, que siempre con buen humor fue un conductor hábil e incansable.

Por el tiempo que me dedicaron para conseguir bibliografía fundamental en el extranjero, les estoy agradecida a Alfonso Delgado, Maru García, Lourdes Rico y Pedro Mercado. Al igual que a Laty Torres y a "mis" alumnas y amigas, Ivonne y Sara, que siempre estuvieron atentas para ayudarme en lo que fuera necesario.

A todas las personas que de alguna u otra manera contribuyeron en el desarrollo de este trabajo, mi agradecimiento.

REVISION TAXONOMICA DEL GENERO *Coutarea* AUBLET (RUBIACEAE)

Helga Ochoterena-Booth

RESUMEN

La compleja historia taxonómica del género *Coutarea* (Rubiaceae) incluye, además de problemas de delimitación genérica y específica, aspectos relativos a su ubicación en las tribus de la familia. Por tal motivo, en este trabajo se hace un análisis de los límites del género y de sus especies y se discuten las propuestas de ubicación en tribus y sus posibles relaciones filogenéticas, basándose en estudios de herbario y bibliográficos.

El género *Coutarea*, de importancia medicinal por su utilización tradicional para curar la malaria y enfermedades estomacales, está constituido por árboles, arbustos o lianas; puede distinguirse de sus afines por presentar cápsulas comprimidas perpendicularmente al septo, con numerosas semillas aladas, verticales e imbricadas y por la presencia de estambres recurvados, siendo esta última una apomorfía para el género. A excepción de *C. andrei*, especie poco colectada que tiene corolas actinomorfas con los organos de reproducción sexual insertos, las corolas son zigomorfas y presentan estambres y pistilo exertos.

La gran variación en las especies, tanto de caracteres vegetativos como reproductivos, dificulta su delimitación. El estudio morfológico de más de 1500 ejemplares depositados en 15 herbarios de México y Estados Unidos, permitió el reconocimiento de tres especies: *Coutarea andrei* Standley, *C. alba* Grisebach y *C. hexandra* (Jacquin) Schumann, distribuidas desde México (en Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Campeche, Quintana Roo y Chiapas) hasta el norte de Argentina, en una gran variedad de hábitats. La mayor diversidad, tanto de especies como de variación morfológica se halla en Sudamérica, penetrando a México sólo una especie. Además se detectó un ejemplar de Bolivia que podría representar a una nueva especie, sin embargo, es necesario contar con un mayor número de colectas, entre las que existan algunas con frutos, antes de tomar esta decisión.

Se discuten los caracteres de valor taxonómico; se aportan descripciones del género y de las especies; se proporciona una clave para la identificación de estas últimas; se presenta un mapa de distribución de las especies y se da una interpretación filogenética, usando la metodología cladista, así como fitogeográfica.

INTRODUCCION

La familia Rubiaceae es la cuarta mayor (tercera de las dicotiledóneas) en cuanto a número de especies en el mundo, solamente superada por las compuestas, orquídeas y leguminosas (Robbrecht, 1988). En la República Mexicana ocupa el sexto lugar en diversidad (Rzedowski, 1991), con numerosos géneros arbustivos y arbóreos, únicamente revasada por las compuestas y leguminosas, según un análisis que se realizó para esta tesis de la información recabada por Standley (1920-26).

Esta familia tiene de 450 (Rzedowski, 1985) a 637 géneros (Robbrecht, 1988) y de 6,000 (Aiello, 1979 y Rzedowski, 1991) a 10,700 especies (Robbrecht, 1988) de árboles, arbustos y, rara vez hierbas o trepadoras; con hojas opuestas o verticiladas, simples y por lo común enteras; estípulas soldadas a los nudos, insertadas en las axilas de los peciolo o entre ellos. Las flores se encuentran dispuestas en inflorescencias fundamentalmente cimosas que varían de muy ramificadas hasta reducidas a flores solitarias; generalmente son bisexuales y de simetría radial. El cáliz es típicamente polisépalo, tetra- o pentámero. La corola, con el mismo número de partes que el cáliz, es gamopétala y puede presentar estivación valvada, contorta o imbricada. El ovario es ínfero y la base del estilo está rodeada por una glándula secretora de néctar. La heterostilia es común en la familia pero no se presenta en todas las tribus. El fruto puede ser una cápsula, baya, drupa o esquizocarpo, con número variable de lóculos y de óvulos por lóculo. La semilla puede o no ser alada y presentar o no endospermo, con un embrión recto o curvo.

A pesar de que aparentemente se trata de una familia natural, la clasificación infrafamiliar ha ocasionado numerosas discusiones. Aunque diferentes autores han abordado

este aspecto, hay cuatro contribuciones importantes que actualmente se encuentran en uso. En la primera, propuesta por Hooker (1873) y retomada por Schumann (1891) con algunas modificaciones, se reconocen dos subfamilias basándose tan sólo en el número de óvulos que hay en cada lóculo: Cinchonoideae, con óvulos numerosos y Coffeoidae con uno solo. No obstante que evidentemente esta es una clasificación muy artificial, aún recientemente fue seguida por Steyermark (1974), quien usa esta característica incluso como carácter clave primario.

La primera aproximación a una clasificación natural fue proporcionada por Verdcourt (1958), quien dividió a la familia en tres subfamilias: Rubioideae, Cinchonoideae y Guettardoideae. Esta agrupación consideró una mayor cantidad de caracteres correlacionados que la de Hooker (1873), los cuales, según la información proporcionada por Heywood (1985), se resumen en la Tabla I.

TABLA I. Resumen de las características distintivas de las tres subfamilias de Rubiaceae propuestas por Verdcourt (1958). La información fue obtenida de Heywood (1985).

Características	<i>Rubioideae</i>	<i>Cinchonoideae</i>	<i>Guettardoideae</i>
Hojas con rafidios	+	-	-
Tricomas tabicados	+	-	-
Heterostilia	frecuente	nunca	nunca
Estípulas divididas	a menudo	rara vez	?
Endospermo	-	+	-
Hábito	herbáceo	leñoso	leñoso
No. de Tribus	11	17	1

Más tarde, Bremekamp (1966) dividió a la familia en ocho subfamilias, conservando dos de las reconocidas por Verdcourt (Rubioidae y Cinchonoideae), junto con Ixoroideae, como las principales dada su diversidad (Tabla II).

Posteriormente, Robbrecht (1988), al reflexionar sobre el uso de esta categoría para la clasificación de Rubiaceae, considera que, a pesar de los problemas de delimitación, debidos principalmente a la presencia de grupos intermedios, la división de la familia en subfamilias refleja la existencia de grupos naturales por lo que debe mantenerse. Este autor reconoce cuatro subfamilias, siendo las más importantes en cuanto a su diversidad la Cinchonoideae y la Rubioidae (Fig. 1 y Tabla II).

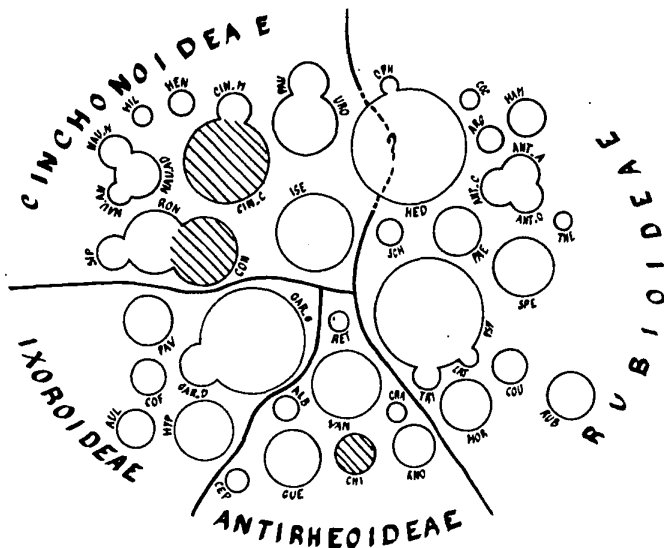


Fig. 1. Diagrama que muestra la diversidad y posible relación entre las subfamilias y tribus de Rubiaceae. Con azulado las tribus en las que se ha incluido a *Coutarea*: CIN.C= Cinchoneae; CON= Condamineae; CHI= Chiococceae. (MODIFICADO DE ROBBRECHT, 1988).

TABLA II. Cuadro comparativo de las propuestas de clasificación de Verdcourt (1958), Bremekamp (1966) y, al centro, Robbrecht (1988). Con mayúsculas las Subfamilias (ANT= Antirheoideae; CIN= Cinchonoideae; IXO= Ixoroideae; RUB= Rubioideae), con minúsculas las tribus. (ADAPTADO DE ROBBRECHT, 1988).

VERDCOURT 1958		ROBBRECHT 1988	BREMEKAMP 1966	
	--	CIN	Coptosapelteae	
	--	CIN	Acrantheraeae	
	Albertaeae	ANT	?	
	Ixor. Cremasporinae	IXO	Cremasporaeae	IXOROIDEAE
	Ixoreae Ixorinae	IXO	Ixoreae	
	Gardenieae	IXO	Gardenieae	
	Chilococceae	ANT	Chilococceae	
	Vanguerieae	ANT	Vanguerieae	
	Catesbaeae	???	--	
	Retiniphyllaeae	ANT	--	
CINCHONOIDEAE S.L.	Cinchoneae	CIN	Cinchoneae	
	Naucleaeae (incl. Cephalantheae)	CIN	Naucleaeae (incl. Cephalantheae)	
	Rondeletieae s.l. (incl. Cond., Stp.)	CIN	Rondeletieae s.s.	
	Mussaendeae (incl. Sabiceae)	CIN	Stipaneae	
		CIN	Mussaendeae	
		CIN	Sabiceaeae	
	Urophyllaeae s.l. (incl. Pauridianth.) Ophiorrhizeae	CIN	Urophyllaeae s.s.	UROPHYILLOIDEAE
		CIN	Pauridiantheae ? Ophiorrhizeae	
	Hedyotideae	RUB	Hedyotideae	RUBIOIDEAE
	Cruckshanksiaeae	RUB	Cruckshanksiaeae	
	Argostemmateae	RUB	Argostemmateae	
	Coccocypseae	RUB	Coccocypseae	
	Schradereae	RUB	Schradereae	
	Hamelieae	RUB	Hamelieae	
	Spermacoceae	RUB	Spermacoceae	
	Anthospermeae	RUB	Anthospermeae	
	Rubieae	RUB	Rubieae	
	--	RUB	Perameae	
	Psychotrieae (incl. Gaertnereae)	RUB	Psychotrieae	
	--	RUB	Gaertnereae	
	--	RUB	Triplolopideae	
	Coussareae	RUB	Lathraeocarpeae	
	Paederieae	RUB	Coussareae	
	Morindeae	RUB	Paederieae	
	Knoxieae	RUB	Morindeae	
	Craterispermeae	ANT	Knoxieae	
		ANT	Craterispermeae	
	Hillieae	CIN	Hillieae	HILLIOIDEAE
	--	CIN	Gleasonieae	GLEASONIOIDEAE
	--	RUB	Pomazoteae	POMAZOTOIDEAE
GUETTARDOIDEAE	Guettardeae	ANT	Guettardeae	GUETTARDOIDEAE

Un problema, no menos importante, lo constituye la división de las subfamilias en tribus. Algunas de ellas se han mantenido muy estables en los diferentes esquemas de clasificación; sin embargo, otras representan una continua discusión sobre sus límites y ubicación en las subfamilias. La Tabla II muestra las diferencias en la clasificación de subfamilias y tribus conforme a las tres principales propuestas para la familia.

En cuanto a la clasificación a nivel de género, según Aiello (1979), aproximadamente el 37% de los géneros de la familia son monotípicos. Esta cifra tan impresionantemente alta puede explicarse, de acuerdo con la propia autora, como producto de un desconocimiento de los caracteres taxonómicos que deben usarse para delimitar a los géneros o, más probablemente, porque la familia tuvo una evolución rápida en el pasado, seguida de amplias extinciones.

Sea como fuere, es evidente que también existen problemas en la delimitación de géneros dentro de las Rubiaceae, por lo que resalta la necesidad de realizar estudios taxonómicos que aporten mayor evidencia para acercarse cada vez más a una clasificación natural de la familia.

ANTECEDENTES

Historia Taxonómica

La historia taxonómica de *Coutarea* es muy compleja pues incluye, además de problemas de delimitación genérica y específica, aspectos relativos a su ubicación en las tribus.

DELIMITACION GENERICA.

El género *Coutarea* fue segregado de *Portlandia* por Aublet en 1775, incluyendo a aquellas especies con flores terminales, tubo de la corola giboso, cápsulas fuertemente comprimidas y semillas aladas. A pesar de que Aublet se basó en *Portlandia hexandra* de Jacquin (1763) para describir el género, aplicó un nuevo epíteto específico: *Coutarea speciosa* y no fue sino hasta más de un siglo después, aun cuando varias especies habían sido descritas bajo *Coutarea*, que Schumann (1889) realizó la combinación correcta.

A partir de la descripción de *Coutarea*, se generó cierta confusión en cuanto a la delimitación de este género con respecto a *Portlandia*, pues existen varias especies con características del fruto y la semilla intermedias, es decir, con frutos no comprimidos y semillas aladas o, por el contrario, con frutos comprimidos y semillas no aladas. La descripción de *Coutaportia* (Urban, 1928), así como la de *Hintonia*, realizada a principios de este siglo por Bullock (1935), resolvieron de manera clara la problemática. De esta forma, en determinado momento, *Coutarea* ha incluido a varios taxa ahora asignados a los géneros *Coutaportia*, *Hintonia* y *Nemstia* (= *Cigarrilla*), pero ello no es motivo para que el género no pueda ser reconocido (Tabla III).

Recientemente, Aiello (1979) realizó la revisión taxonómica de *Portlandia*, en la que






incluyó de manera colateral otros 11 géneros relacionados: *Ceuthorcarpus*, *Coutaportia*, *Coutarea*, *Cubanola*, *Hintonia*, *Isidorea*, *Cigarrilla*, *Osa*, *Schmidtottia*, *Siemensia* y *Thogsennia*. En su trabajo, Aiello (1979) corroboró las delimitaciones genéricas y describió varios de estos géneros¹, subrayando la necesidad de estudiar de manera particular a *Coutarea*. De la información proporcionada por esta autora se extrajeron, actualizaron y complementaron los datos concernientes a los géneros con especies que en algún momento fueron incluidas en *Coutarea* y también de *Portlandia*, por haber sido segregado de éste, los cuales se resumen en la Tabla III.

TABLE III. Cuadro comparativo de características de *Coutarea* y de los géneros involucrados nomenclaturalmente.

Características	<i>Coutarea</i>	<i>Hintonia</i>	<i>Portlandia</i>	<i>Nernstia</i>	<i>Coutaportia</i>
No. de especies	3	4	5	1	4 o 5
Distribución	MEXICO a SUDAMERICA	MEXICO y GUATEMALA	JAMAICA	MEXICO	MEXICO, GUATEMALA y SUDAMERICA
Longitud del pecíolo (mm)	2-12	11-18	0-10	3-5	2-30
Forma de hoja	elíptica a circular	ampliamente elíptica, angostamente oblongo-lanceolada	obovada, ovada, elíptica o circular	oblonga	elíptica, obovada
Longitud de la lámina (cm)	1-16.5	4.5-9	6-22	3.5-6.5	2-22

¹ Inexplicablemente, Aiello (1979) describió el género *Cigarrilla* (monotípico y endémico de México) basándose en *Portlandia mexicana*, a pesar de que Urban (1928) ya había descrito un nuevo género basado en la misma especie: *Nernstia mexicana* y que según parece la autora consultó, pues está citado en su trabajo. A partir de entonces, el uso del nombre *Cigarrilla* se ha generalizado más que el de *Nernstia*, que evidentemente es el correcto según el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter *et al.*, 1988).

Características	<i>Coussarea</i>	<i>Hintonia</i>	<i>Portlandia</i>	<i>Nerustia</i>	<i>Costariporia</i>
Anchura de la lámina (cm)	0.5-10	2.5-4	2.5-14	1.6-2	0.9-9
Apice	agudo a caudado	agudo o acuminado	redondeado obtuso agudo o acuminado	agudo o mucronado	agudo
Base	aguda a obtusa	aguda	cordada, obtusa, atenuada, aguda o acuminada	obtusa a aguda	aguda
Arreglo floral	dicasios terminales o derivadas	flores solitarias axilares	dicasios axilares o derivadas	flores solitarias axilares	dicasios terminales o derivados
Color de corola	blanca, rosada, lila, morada, púrpura, violeta o roja	blanca	blanca, rosada, o roja	blanca	blanca
Forma de corola	infundibuliforme gibosa o tubular	infundibuliforme	ampliamente infundibuliforme a campanulada	infundibuliforme	infundibuliforme
No. de pétalos	5-6	5-6, 8	5	5	4-5
Longitud de la corola (cm)	(2-) 5.2-7.3	3-8	2.9-22	4.8-7.2	2-3.5
Fragancia	+	+	+, -	+	+
Glándulas en el cáliz	+	+, -	+, -	+	+
Filamentos	recurvados	rectos	rectos	rectos	rectos
Tamaño del polen (μm)	20 x 19	16 x 24	21 x 24	17 x 25	20 x 20
Forma del fruto en vista perpendicular al septo	elíptico a circular	elíptico a obovado	elíptico a circular, rara vez ovado	obovado u oblongo-elíptico	ampliamente ovado a circular
Comprimido	+	-	-	-	+
Dehiscencia loculicida /septicida	l/s	s	l	l/s	l/s

Características	<i>Coutarea</i>	<i>Hintonia</i>	<i>Portlandia</i>	<i>Nerstia</i>	<i>Coutaportia</i>
Forma de inserción de las semillas en la placenta					
Semilla alada	+	+	-	-	-
Funículo persistente	-	-	+	-	-
Placenta pequeña en corte transversal	+	-	+	-	-
Posición de las semillas	vertical, perpendicular al septo	imbricadas basipetamente	horizontal	imbricadas acrópetamente	ascendentes y descendentes
No. aprox. de semillas/lóculo	11-47	50	150	30	4-5

DELIMITACION DE LAS ESPECIES.

Hasta antes de este trabajo no existía una revisión que incluyera a todas las especies de *Coutarea*. Tal vez debido a que la mayoría de ellas fueron descritas a fines del siglo XVIII y principios del XIX, muchos de los nombres no han vuelto a ser retomados, ni siquiera en tratamientos florísticos de las zonas donde fueron descritas las especies. Este, sin duda, ha sido un factor importante para la generación de la sinonimia.

Por otro lado, como se detallará más adelante, las especies del género *Coutarea* presentan una enorme variación, tanto en características vegetativas como en reproductivas. En consecuencia, se ha favorecido el reconocimiento de varios taxa infraespecíficos que incluyen, tanto la reducción de especies a nivel de variedad o forma, como la descripción de nuevas variedades y formas.

Así, en total existen 12 nombres para especies del género *Coutarea*, sin incluir

sinónimos nomenclaturales y los que antes de este trabajo fueron transferidos a otros géneros en la actualidad reconocidos (ver el capítulo de Nombres Excluidos), además de 5 para variedades y 4 para formas.

El estudio basado en morfología de ejemplares de herbario sólo permite reconocer a tres especies sin categorías infraespecíficas.

UBICACION EN LAS TRIBUS.

El género *Coutarea* fue inicialmente incluido en la tribu Cinchoneae, ante todo por presentar frutos capsulares con semillas aladas (Tabla IV). Sin embargo, Baillon (1879) ya había mencionado la estrecha relación de *Coutarea* con *Portlandia*, este último perteneciente a la tribu Condamineae, sin semillas aladas, por lo que discutió la naturalidad de este carácter para definir tribus.

No obstante los comentarios de Baillon, aún un siglo después, Aiello (1979), tras un minucioso estudio del género *Portlandia* y sus afines, mantiene a *Coutarea* dentro de la tribu Cinchoneae. Es curioso que esta autora, a pesar de reconocer la gran afinidad entre los 12 géneros que trabajó, los mantuvo en 3 tribus diferentes, como se podrá observar en la discusión de relaciones genéricas.

Robbrecht (1988), en su importante contribución a la clasificación de Rubiaceae, también considera que *Coutarea* pertenece a la tribu Cinchoneae.

Posteriormente, Andersson y Persson (1991) realizaron un análisis cladístico basado en caracteres morfológicos, donde proponen una nueva circunscripción de la tribu Cinchoneae, excluyendo a *Coutarea* junto con otros géneros y transfiriéndolo a la tribu

Condamineae, cuyas características fundamentales se presentan en la tabla IV. Pese a esto, existen tratamientos florísticos posteriores, como el de las Rubiaceae de Costa Rica (Burger y Taylor, 1993), en los que se considera al género *Coutarea* dentro de la tribu Cinchoneae.

Un año después del trabajo de Andersson y Persson, Bremer (1992), basándose en estudios anteriores sobre filogenia de Rubiáceas (Bremer y Struwe, 1992) y efectuando un análisis cladístico, sugiere que *Coutarea* y sus afines deben incluirse en la tribu Chiococceae (Tabla IV). Bremer (1992) redefine la tribu considerando 7 supuestas apomorfias: 1) corola infundibuliforme o rotada; 2) estivación imbricada; 3) estambres insertados en la base de la corola; 4) filamentos fusionados en un anillo basal; 5) anteras lineares; 6) anteras basifijas y 7) estigma entero. La autora trata de justificar las diferencias tan contrastantes entre el fruto capsular, multiseminado, de los géneros que incluye en la tribu, con el carnoso con una semilla por lóculo de los anteriormente ubicados en la tribu Cinchonoeae como adaptaciones a diferentes mecanismos de dispersión. Esta propuesta, sin embargo, no ha sido bien acogida por los taxónomos de Rubiaceae y vale la pena mencionar que algunas de las características que aquí se consideran como apomórficas de la tribu Chiococceae se presentan en otros grupos o, algunas, al menos para *Coutarea*, parecen estar mal interpretadas.

En octubre de 1993, durante la Conferencia Internacional Sobre Sistemática de Rubiaceae, llevada a cabo en Saint Louis, Missouri, E.U.A., Delprete (*ined.*) propone de manera informal una nueva tribu, Portlandieae (Tabla IV), en la que incluye a *Coutarea* junto con los otros 11 géneros estudiados por Aiello (1979) y con *Bikkia*, *Catesbaea*, *Exostema*, *Morierina*, *Phyllacanthus* y *Wernhamia*.

Finalmente, Robbrecht (1993) sugiere un grupo informal dentro de la tribu

Condamineae en el que incluye a *Coutarea*. Este grupo contiene además a 7 (*Ceuthocarpus*, *Cubanola*, *Isidorea*, *Nernstia*, *Osa*, *Portlandia* y *Thogsennia*) de los restantes 11 géneros trabajados por Aiello (1979); a *Badusa*, *Bikkia*, *Exostema*, *Molopanthera*, *Morierina*, *Syringantha* y *Wernhamia*.

En resumen, aún no existe consenso sobre la tribu en la que debe incluirse a *Coutarea*, lo cual no es sólo reflejo de la problemática en la clasificación de la familia, sino también se ve favorecido por la falta de información relacionada con el género. Actualmente, parece inaceptable incluir a *Coutarea* dentro de las Cinchoneae y quedan por discutirse de manera más fundamentada las propuestas de Bremer (1992), Delprete (*ined.*) y Robbrecht (1993).

TABLA IV. Resumen de las características diagnósticas de las tribus en las que se ha ubicado a *Coutarea* (basada en la información proporcionada por Robbrecht, 1988 y por Delprete, *ined.*).

Carácter \ Tribu	Cinchoneae DC.	Condamineae Hook.	Chlococeae Hook.	Portlandiae Delprete <i>ined.</i>
SUBFAMILIA	Cinchonoideae	Cinchonoideae	Antirheoideae	?
Estipulas	interpeciolares; enteras (-bífidas)	la mayoría interpeciolares; enteras (-bífidas)	interpeciolares; enteras	interpeciolares
Rafidios	ausentes?	ausentes	ausentes	?
Inflorescencia	terminal con muchas flores	la mayoría terminal y con muchas flores	axilar y pareada en los nudos (-terminal)	axilar (-terminal) 1-3 (-5) flores
Estivación de la corola	?	valvada (-imbricada)	valvada (-imbricada)	imbricada
Ovario	bilocular	bilocular	bilocular	bilocular
Ovulos por lóculo	numerosos	numerosos, horizontales	1, pendular	pocos a muchos; horizontales o imbricados-descendentes

Carácter \ Tribu	Cinchoneae DC.	Condamineae Hook.	Chlococeae Hook.	Portlandiense Delprete ined.
Fruto	cápsula	cápsula	caroso, tipo baya	capsula o baya indehiscente
Semillas	aladas	no aladas	no aladas	aladas
Escultura de la semilla	reticulada con engrosamientos	con engrosamientos cóncavos en las paredes tangenciales internas	con aberturas intercelulares; células tipo parénquima o con delicados engrosamientos a lo largo de las paredes radiales y tangenciales internas	reticulada
Polen	frecuentemente tricolpado	tricolpado (-triporado)	tricolpado	?

Toda esta problemática en la clasificación de *Coutarea* ha traído como consecuencia que, en las pocas floras existentes que incluyen a este género, las cuales muy comúnmente separan de manera inicial a los géneros en tribus, *Coutarea* aparece tanto en la tribu Cinchonoideae (en la mayoría de los casos) como en Condamineae (Andersson, 1993). Así mismo, se pueden encontrar bajo *Coutarea* especies ahora asignadas a *Hintonia*, por lo que la sinonimia ahí presentada es confusa y remarca la necesidad de la revisión taxonómica del género.

OBJETIVOS

1. Establecer la delimitación genérica de *Coutarea*.
2. Definir y describir las especies pertenecientes a *Coutarea* con base en características morfológicas observadas en ejemplares de herbario.
3. Discutir los caracteres de valor taxonómico para el género.
4. Analizar las propuestas y posibles hipótesis de filogenia de las especies de *Coutarea*, así como de éste con sus afines.
5. Contribuir al conocimiento de la flora neotropical.

METODOLOGIA

Morfología.

Se realizaron tres salidas al campo con el objeto de recolectar material y hacer observaciones de *Coutarea* y de algunos de los géneros relacionados (*Coutaportia*, *Hintonia* y *Nemstia*). Durante los recorridos se visitaron localidades en los estados de Coahuila, Hidalgo, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, Quintana Roo y Chiapas. Desafortunadamente sólo se encontró una población en floración de *Coutarea* en Quintana Roo, además de una de *Coutaportia* y de *Nemstia*, ambas en Hidalgo. Por esta razón, la mayor parte del trabajo se realizó con material de herbario. Se recibieron más de 1700 ejemplares en préstamo de herbarios en Estados Unidos y en total se consultaron los siguientes:

A Arnold Arboretum, Harvard University Herbaria, Cambridge, Massachusetts.
CAS Herbarium, California Academy of Sciences, San Francisco, California.

DS	Dudley Herbarium of Stanford University, California Academy of Sciences, San Francisco, California.
ENCB	Herbario, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México D.F.
F	Herbarium, Field Museum of Natural History Chicago, Illinois.
GH	Gray Herbarium, Cambridge, Massachusetts.
LL	C.L. Lundell Herbarium, University of Texas, Austin, Texas.
MEXU	Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
MO	Herbarium, Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri.
NY	Herbarium, New York Botanical Garden, New York.
RSA	Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, California.
TEX	Herbarium, University of Texas, Austin, Texas.
UC	University Herbarium, University of California, Berkeley, California.
US	United States National Herbarium, Smithsonian Institution, Washington, D.C.
XAL	Herbario, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz.

De los datos consignados en las etiquetas de herbario se obtuvo la información de forma de vida, tamaño de la planta, color de flor, hábitat y época de floración y fructificación. Con observaciones sobre los ejemplares se realizaron los estudios de morfología, utilizando para las descripciones la nomenclatura propuesta en Radford *et al.* (1974), traducida al español.

Las localidades de los ejemplares que se mencionan en la parte de "Resultados y Discusión", así como los herbarios en que se encuentran depositados, se pueden encontrar en "Ejemplares Examinados", bajo cada especie; de lo contrario, se especifican entre paréntesis, inmediatamente después de las citas.

Arquitectura foliar.

Con el objeto de buscar evidencias taxonómicas se realizó un estudio exploratorio de arquitectura foliar de *Coutarea hexandra*, *Coutaportla ghiesbreghtiana*, *Coutaportla*

guatemalensis, *Hintonia octomera* y *Nernstia mexicana*. La técnica de aclaramiento que se utilizó fue la siguiente:

- Se colocaron hojas frescas y obtenidas de ejemplares de herbario en NaOH al 2% durante 6 semanas con calentamiento en Baño María por aproximadamente una hora cada dos semanas.
- Se deshidrataron en alcoholes graduales - 50% - 70% - 96% - con cambios cada media hora.
- La tinción se efectuó en safranina disuelta en alcohol absoluto durante media hora.
- Se eliminó la sobretinción por 3-5 minutos.
- Se prepararon para el montaje colocándolas en Alcohol Absoluto - xilol por 5 minutos y Xilol por 5 otros minutos.
- Se elaboraron preparaciones permanentes con Bálsamo de Canadá.

Aclaramiento de semilla.

Para tratar de observar algunas de las características de la testa de la semilla se realizó un estudio exploratorio de aclaramiento con semillas de *Coutarea hexandra*, *Coutaportia guatemalensis* y *Hintonia octomera* siguiendo la misma técnica señalada para los estudios de arquitectura foliar.

Nomenclatura.

Debido a que, como ya se mencionó, los nombres que se han dado para especies dentro del género *Coutarea* fueron publicados principalmente a fines del siglo XVIII y principios del XIX, gran parte de la literatura en la que se describen las especies sólo pudo conseguirse hasta recientemente, por lo que aún es necesario hacer averiguaciones sobre la existencia

y ubicación de algunos ejemplares tipo. Por tal motivo, cuando no se contó con este material, las decisiones se tomaron con base en las ilustraciones o las descripciones, quedando pendiente la localización y consulta de los ejemplares tipo. Cuando éstas no proporcionaron evidencias suficientes, los nombres se manejaron como dudosos pero, en todo caso, se da una breve explicación de los problemas.

En este trabajo se indica, en su caso, la necesidad de designar lectotipos, lo cual se hará formalmente en una publicación posterior.

Relaciones genéricas.

Con el objeto de plantear hipótesis filogenéticas de los géneros relacionados y de las especies de *Coutarea*, así como de aportar evidencias para su clasificación, se hizo una lista de las posibles características de importancia evolutiva, las cuales trataron de observarse en todos los géneros en ejemplares de herbario. Cuando esto no fue posible, los datos se obtuvieron de descripciones bibliográficas. Se probaron varios grupos externos, tales como *Henriquezia* y *Exostema*. En el primer caso, el género resulta ser poco relacionado filogenéticamente, por lo que no es muy adecuado para polarizar los estados de carácter. Por su parte, *Exostema* parece ser polifilético (McDowell, 1994), por lo que finalmente se eligió a *Morierina* por estar cercanamente relacionado y ya que se pudo ver material de herbario, lo cual garantizó la correcta observación de los caracteres. La matriz así creada se trabajó en una computadora Apple, McIntosh, usando los programas PAUP 3.0 (Swofford, 1991) para la construcción de los cladogramas y MacClade 3.0 (Maddison y Maddison, 1992) para su presentación y para el análisis de evolución de caracteres.

RESULTADOS Y DISCUSION

Características del género

FORMA DE VIDA.

Las especies del género *Coutarea* pueden ser arbustos o árboles, erectos, trepadores o reclinados sobre otros árboles, o bien lianas. Estas características son muy variables dentro de una misma especie por lo que carecen de valor taxonómico. Así mismo, las plantas trepadoras leñosas no son raras entre las Rubiaceae (Robbrecht, 1988), por lo que no es muy sobresaliente el hecho de que no todas ellas sean erectas.

Vale la pena comentar que no se han hecho estudios acerca de la arquitectura de las plantas en este grupo y que ello podría representar un objeto de estudio para el futuro, más aún considerando la observación de Robbrecht (1988) acerca del valor de este carácter para el reconocimiento de géneros en Rubiaceae. Debido a que fue posible realizar observaciones comparativas en el campo entre los géneros *Coutarea*, *Coutaportia* y *Nernstia*, existen indicios para pensar que este carácter podría ser de interés si se trabajara a profundidad. Así, se vieron diferencias entre las poblaciones de los tres géneros, siendo *Coutaportia* árboles más esbeltos y con las ramas erguidas, mientras que en *Nernstia* son más robustos y con las ramas más desordenadas y en *Coutarea* presentan las ramas muy extendidas; no obstante, la constancia de estas características obviamente está por evaluarse.

MORFOLOGIA.

Tallo.

Aunque es difícil dar conclusiones observando sólo las ramas terminales, que son las que se

presentan en los ejemplares de herbario, aparentemente existen diferencias entre la corteza de las tres especies de *Coutarea*, siendo la de *C. alba* más blanquecina y menos rugosa, según las observaciones personales y las notas en las etiquetas. No obstante, las características del tallo que podrían resultar de mayor interés taxonómico deberán evaluarse en el futuro a nivel anatómico.

En cuanto a la anatomía de madera, ya Koek-Noorman (1970) había señalado al estudiar la de géneros representativos de las tribus Cinchoneae, Coptosapelteae y Naucleaeae, que en la primera tribu había ciertos caracteres comunes a excepción de 5 géneros, entre los que se encuentran *Coutarea* y *Exostema*, lo que refuerza la propuesta de Andersson y Persson (1991) de excluir a ambos géneros de la tribu Cinchoneae. A pesar de ello, aún no se ha evaluado la importancia de esta información a nivel de especie o entre géneros muy estrechamente relacionados.

Tricomas.

Los tricomas en el género *Coutarea* pueden ser cónicos o en forma de aguijón. Ambas formas se encuentran tanto en *C. alba*, como en *C. hexandra*; sin embargo, en la primera especie siempre se hallan los tricomas en forma de aguijón, mientras que en la segunda pueden faltar. Este tipo de tricomas no se observó en *C. andrei*, pero el limitado número de colectas de la especie no permite concluir definitivamente que no existan.

Hay algunos ejemplares en los que la base de los tricomas, comúnmente del envés pero en algunos casos también del haz de las hojas, se aprecia algo engrosada y de color rojo cristalino, como en *Antonio 1255, Curran 39, Degen 699, Ekman 1386, Gentry 9193, Hatschbach 20625, Hoenz 32761, Llanos 456, Montes 11126, Soares Santos 2247, Smith 14076,*

Vavrek 518. Esto ocurre únicamente en *C. hexandra*, pero no es constante dentro de la especie, por lo que no tiene valor taxonómico. El estudio más detallado de estos tricomas es importante pues, según Robbrecht (1988), los tricomas glandulares faltan por completo en la familia Rubiaceae, a excepción de los coléteres (tricomas secretores de mucílago).

Las observaciones aquí señaladas conducen a la necesidad de realizar futuros estudios de microscopía electrónica que permitan describir de manera más adecuada las características morfológicas de los tricomas.

Hoja.

Los resultados de las observaciones de aclaramiento de hoja sugieren que no existen diferencias importantes en cuanto a la arquitectura foliar, ni siquiera entre los géneros *Coutarea*, *Coutaportia*, *Hintonia* y *Nernstia*. En todos los casos la venación es de tipo broquidódroma, siendo de carácter simple la terminación de las vénulas.

Las células marginales de *Coutarea* son más delgadas que las de la lámina, lo que tal vez esté relacionado con la característica de presentar márgenes ligeramente revolutos, común a todas las especies. No obstante, éste no parece ser un carácter único de *Coutarea* pues en los demás géneros se observó algo similar.

Existe gran variación en la forma y tamaño de las hojas, siendo de elíptica a circular y de 0.9 a 16.5 cm de longitud. Aunque hay un alto grado de traslapamiento de estos caracteres entre las especies, en *Coutarea alba* y *C. andrei* predominan las hojas elípticas y en general son las de menor tamaño; no obstante, existe una variación extrema en *C. hexandra* que tiene características similares y que fue reconocida por Schumann (1889) como la variedad *fluminensis*.

En cuanto al ápice de las hojas, en el género *Coutarea* es variable, desde agudo hasta caudado. Puede ser agudo o acuminado en *C. alba* y *C. andrei* o también mucronato en la última, mientras que en *C. hexandra* es mucho más diverso: agudo, acuminado, cuspidado o caudado, siendo más comúnmente como las dos últimas formas. Ocasionalmente se observaron ápices obcordados, como ocurre por ejemplo en *Ducke 1232*, *Hauman 5551*, *Saer 815* o *Schini 19555* (*C. alba*); en *Harling 15253* (*C. andrei*); o en *Bertoni 3123*, *D'Arcy 16240*, *Hoenz 32761*, *Soares Santos 3710* o *Steyermark 107844* (*C. hexandra*).

La base de las hojas puede ser simétrica o asimétrica. En este último caso, un lado es decurrente, con lo que se vuelve difícil delimitar el comienzo de los pecíolos. Esta característica es variable dentro de las especies por lo que carece de valor taxonómico.

La textura de las hojas también es muy variable, de membranosa a coriácea. Nuevamente, en *Coutarea hexandra* se presenta la mayor diversidad.

La domacia (conjunto de tricomas en las axilas de las nervaduras principales que se supone aloja ácaros) falta en *Coutarea andrei* y se halla en *C. alba*, pero en *C. hexandra* puede o no existir, por lo que carece de valor taxonómico.

En *Coutarea alba* se presentan engrosamientos blanco-amarillentos irregulares sobre las venas de último orden y en ocasiones también sobre las de primer orden, cuyo origen aún es desconocido, por lo que futuros estudios deberán encaminarse en este sentido.

Estípulas.

La posición de las estípulas en todas las especies del género *Coutarea* es interpeciolar, sin embargo, pueden ser libres o fusionadas por arriba de los pecíolos y por abajo de la yema.

Burger y Taylor (1993) señalan que el género *Coutarea* tiene estípulas interpeciolares,

no obstante que la descripción de *C. hexandra* indica que son intrapecioloares, formando un corto tubo por arriba del pecíolo. Esto puede deberse a que las características de las estípulas en el género se transforman durante el desarrollo ontogenético. Es interesante comentar que, aunque no de manera constante, muchas veces conforme las estípulas se van desarrollando comienzan a romperse desde la base hacia el ápice. Cuando este proceso se completa, si las estípulas están fusionadas, dan la apariencia de ser intrapecioloares y bífidas (Fig. 2), como quizá Burger y Taylor (1993) las interpretaron.

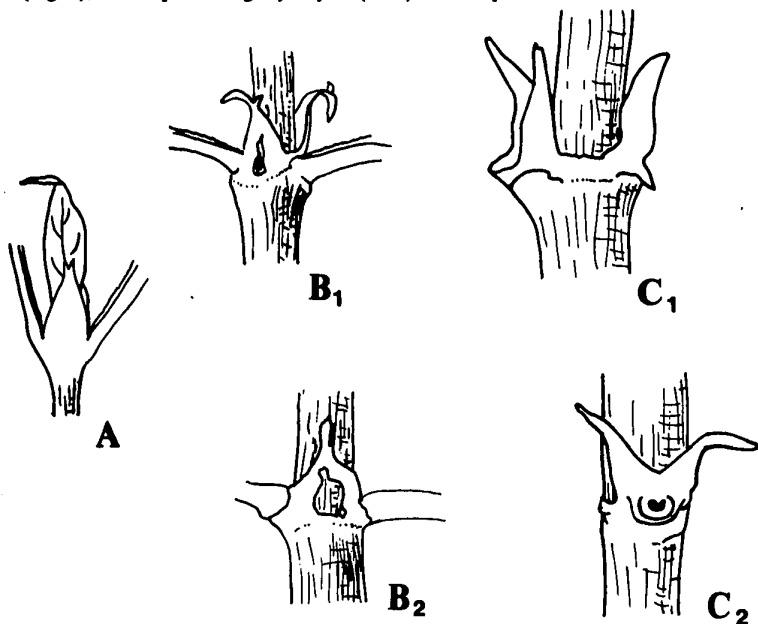


Fig. 2. Estípulas de *Coutarea* durante el desarrollo ontogenético. A. Etapa joven en la que aún se observan los primordios foliares del siguiente nudo encerrados por las estípulas. B₁-B₂. Estípulas en una porción más vieja del tallo en las que se observa de manera lateral (B₁) y frontal (B₂) cómo se comienzan a dividirse desde la base. C₁-C₂. Estípulas en una rama vieja. C₁ Vista frontal del tallo. C₂ vista lateral.

Inflorescencias.

En el género *Coutarea* las inflorescencias pueden ser variables aun en un mismo individuo, aunque la mayoría de ellas tiene características comunes, de tal manera que las diferencias pueden explicarse.

Algunos autores, como Dwyer (1980), han señalado que el género puede presentar inflorescencias terminales o axilares, sin embargo, esto parece ser un error de interpretación. En esta revisión se observó que las inflorescencias siempre son terminales, pero pueden desarrollarse en ramas laterales, las cuales en ocasiones están muy reducidas, dando la apariencia de ser axilares.

Parece ser que el tipo básico de inflorescencia en este género lo constituyen los dicasios simples, en los cuales la flor central, que madura primero, comúnmente es sécil o, menos frecuentemente, con un pedicelo mucho más corto que el de las laterales. No obstante, este tipo de inflorescencia no es el más frecuente. En la mayoría de los casos la inflorescencia está constituida por la suma de un dicasio y un par de flores axilares solitarias, con lo que la estructura queda integrada por 5 flores. Este hecho es muy interesante porque en géneros relacionados, como *Hintonia* o *Nernstia*, las flores son solitarias y axilares. Una enorme diferencia entre estos géneros y *Coutarea* es que en el último las flores solitarias axilares nunca se presentan si no están acompañadas de un dicasio. No ocurre así cuando la posición de las flores es terminal, pues hay varios ejemplos en los que se presentan de manera aislada en las ramas, tal como ocurre en los ejemplares *Degen 699*, *Dussen 17505*, *Vavrek 518* y *Zuloaga 2819*.

El origen de las flores solitarias axilares podría explicarse en este caso como una

reducción de dicasios terminales en ramas laterales por lo siguiente:

- existen varios ejemplos de individuos con dicasios terminales sumados a dicasios en ramas laterales opuestas, dando como resultado estructuras similares a dicasios compuestos pero con nueve flores. Entre ellos está, por ejemplo, *Breedlove 25621*;
- se han observado inflorescencias con botones abortivos, con el consecuente resultado de tener dicasios que funcionalmente sólo desarrollan dos flores o aun una, como en *Uribe 3892*;
- hay numerosos ejemplos de individuos con monocasios, tales como *Bertoni 3123*, *Gurgel 22056*, *Pereira 4855* o *Smith 14076*.

Lo anterior coincide con la idea de Robbrecht (1988), quien comenta que las inflorescencias axilares se pueden explicar a partir de terminales en ramas laterales contraídas.

Las combinaciones de tipos de inflorescencia en el género *Coutarea* pueden dar como resultado estructuras con dos flores (monocasios simples); con tres (dicasios simples o dicasio con la flores laterales abortivas más dos flores solitarias); con cuatro (monocasios más un par de flores axilares); con cinco (dicasio más flores solitarias); con siete (dicasio más dos pares de flores solitarias o bien, verdaderos dicasios compuestos); con nueve (dicasio más flores solitarias, más dos monocasios opuestos o bien "dicasios pseudocompuestos"); o con 11 (dicasios más flores axilares, más dicasios opuestos). Muy raras veces las inflorescencias sostienen a 15, 17 o 23 flores. Aunque este último es el número máximo de flores que se registró para una inflorescencia, en ocasiones las de las ramas laterales se encuentran en una posición tan cercana que podrían confundirse como

parte de una misma estructura; sin embargo, ellas pueden definirse muy bien como inflorescencias independientes por el orden de maduración de las flores. De esta manera, aunque la primera flor en madurar sea la terminal, cuando el conjunto de flores forma parte de la misma inflorescencia siempre hay flores de la parte baja más maduras que otras de la parte alta en ramas adyacentes. Esto concuerda con lo postulado por Weberling (1977) acerca de que el tipo básico de inflorescencia en las Rubiaceae corresponde a un tirso cuya parte apical termina en una flor.

La constancia de cierto tipo de inflorescencia a nivel específico está aún por demostrarse, pues aunque en *Coutarea andrei* el número máximo observado es de 5 flores, esta especie ha sido tan poco recolectada, que no se puede asegurar que en el futuro no se registre cualquier otro de los patrones aquí descritos.

Una ligera modificación sobre estos tipos de inflorescencia en *Coutarea* consiste en el acortamiento de los entrenudos entre las ramas portadoras de flores, lo que conduce a que todas ellas surjan prácticamente del mismo punto, como ocurre en *Pickel 3253*.

Hay que destacar el hecho de que el tipo más común de inflorescencia en *Coutarea*, constituido por cinco flores, se presenta también en *Coutaportia*; sin embargo, en este último género la repetición de dicho patrón en numerosas ramas adyacentes provoca que las estructuras tengan un número casi ilimitado de flores, siendo por ello mucho más llamativas.

Brácteas y bractéolas.

Existen ejemplares en los que se puede distinguir muy bien la presencia de hojas modificadas en la base de los dicasios simples, siendo de forma linear y sin pecíolo. No obstante, en muchos casos la diferencia con las hojas sólo estriba en el tamaño, por lo que,

después de numerosas observaciones, se decidió definir a las brácteas por la posición. Tanto la forma como el tamaño de las brácteas es variable en las especies por lo que carecen de valor taxonómico.

Así mismo, las flores de todas las especies presentan bractéolas en pares, en la base del hipanto, cuyo tamaño varía de 1 a 8 mm, sin correlación específica.

Flor y biología floral.

La simetría de la flor en el género se ha definido como bilateral y gibosa; sin embargo, es regular en *Coutarea andrei*. Aparte de esta especie, *C. alba* y *C. hexandra* sí tienen las características indicadas y en ambas especies es de forma similar, siendo en general más asimétrica en la segunda.

El número de partes florales es comúnmente de 6, aunque en *C. andrei* las flores son pentámeras. Algunos ejemplares, como *Bertoni 3123*, presentan flores heptámeras, mientras que en otros, como *Hoenz 32761*, hay pentámeras, pero siempre se trata de flores únicas, pues en cada caso la mayor parte de ellas es hexámera.

La flor es muy variable en cuanto a tamaño, con el tubo de 1.9 a 6 cm de longitud. Steyermark (1972) redujo a variedad de *Coutarea hexandra* a *C. campanilla* DC., tomando en cuenta el pequeño tamaño de la flor. A pesar de ello, el mismo autor señaló, tanto en esa publicación como posteriormente (Steyermark, 1974), la existencia de varios ejemplares intermedios y resaltó la considerable variación en el tamaño de las corolas. Al tomar en cuenta todo el área de distribución de la especie, el número de ejemplares intermedios se incrementa, con lo que éste se vuelve un carácter muy artificial, cuya validez taxonómica se rechaza en el presente trabajo.

Un carácter que definitivamente es constante en el género y apomórfico es la forma recurvada (ligeramente sigmoide) de los filamentos de los estambres. Aunque *Coutarea andrei* tiene flores actinomorfas, los estambres también son recurvados. Esta condición provoca que todos ellos surjan en el mismo lado de la corola (Fig. 3), contrario a lo que ocurre en otros géneros relacionados, como *Coutaportia*, *Hintonia*, *Nemstia* o *Portlandia*, en donde los estambres se encuentran alrededor del tubo de la corola. Esta característica podría estar relacionada con los mecanismos de polinización, los cuales aún distan mucho de ser conocidos.

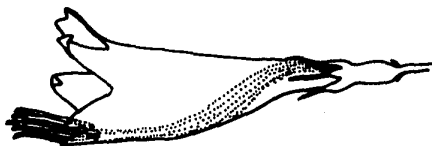
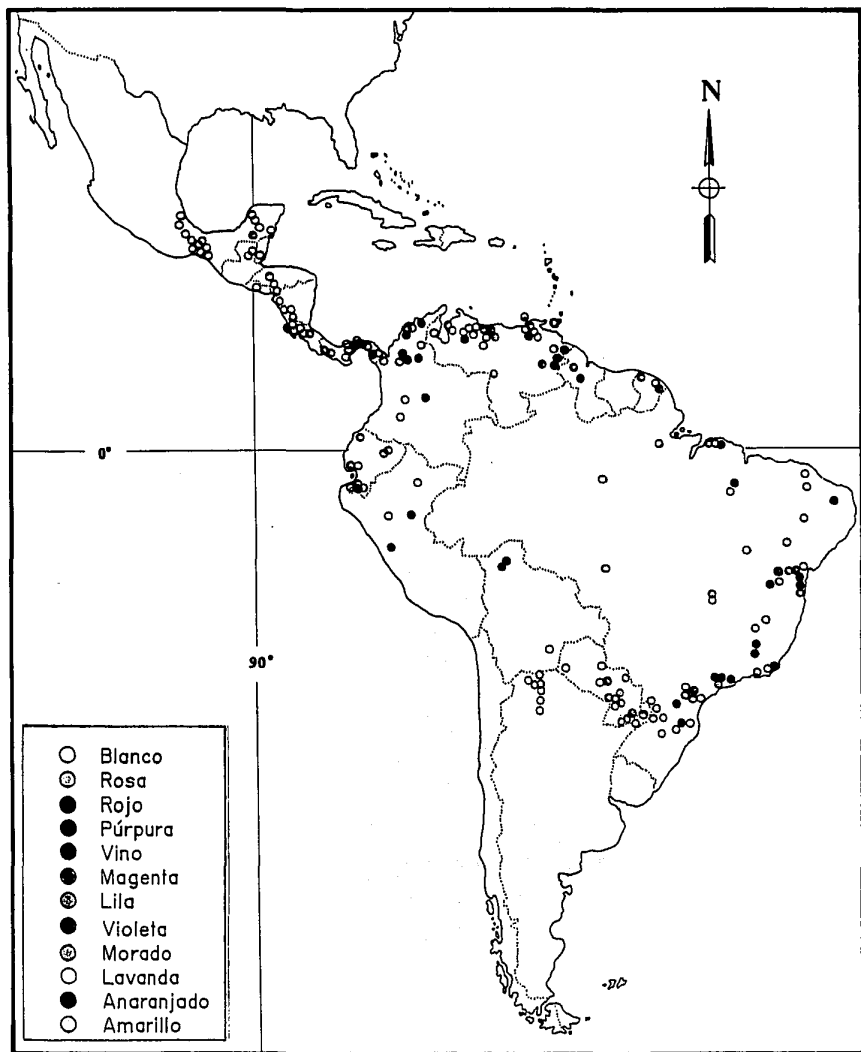


Fig. 3. Flor en anthesis de *Coutarea hexandra*, mostrando los estambres recurvados.

Resulta de interés considerar el color de la corola, que parece ser constante en *Coutarea andrei*, siendo rojo a rosado, lo que, aunado a la forma de la corola, representa un típico síndrome de polinización por colibríes. Por su parte, *C. alba* tiene flores blancas (a excepción del ejemplar *Meyer 18964* que se discute bajo dicha especie), asimétricas y con el tubo de la corola relativamente angosto (0.8-1.7 cm de ancho máximo), lo que hace pensar en un síndrome de polinización por lepidópteros. El caso de *C. hexandra* es más complejo

ya que presenta una gran diversidad de colores (blanco, lavanda, lila, morado, violeta, púrpura, rosado oscuro, rojo claro, rojo, vino tinto o magenta) y el tubo de la corola puede ser más ancho (0.8-3.6 cm). Hay que destacar que la mayor diversidad en colores, como ocurre con otras características, se presenta en Panamá y Sudamérica (Mapa 1), siendo blancas en el resto de Centroamérica y México (con excepción de un registro de flor morada en Quintana Roo). Haber y Frankie (1989), al realizar un estudio de polinización por palomillas en una región de Costa Rica, encontraron que *Coutarea hexandra* es una de las pocas especies con corolas llamativas visitada por 13 especies de mariposas nocturnas (Sphingidae). Por otro lado, Croat (en Dwyer, 1980) señaló que esta especie es polinizada por murciélagos. Ambas observaciones se refuerzan con las anotaciones de algunos ejemplares de herbario que señalan una floración nocturna (*Matuda 2744*) y que las flores son péndulas (*Burger 7757* y *Janzen 11769*). La considerable variación en el color de la flor en Sudamérica (Mapa 1) podría estar estrechamente relacionada con el tipo de polinizadores y nuevas interrogantes que deberán ser contestadas en el futuro realizando una gran cantidad de trabajo de campo y aplicando metodologías tendientes al conocimiento de la biología floral y polinización.



Mapa 1. Distribución de los colores de la corola de *Coutarea*. La información fue obtenida de todas las etiquetas en los ejemplares de herbario que lo indicaron.

No se pueden dejar de mencionar las características del estigma del género *Coutarea*; en trabajos anteriores (i.e., Bremer, 1992) se ha señalado que, al igual que como ocurre en los géneros relacionados y que no es común en las Rubiaceae (Robbrecht y Puff, *com. pers.*), el estigma está constituido por dos líneas paralelas que recorren parcialmente el estilo, el cual es espiralado (Fig. 4A); no obstante, no existen estudios serios que demuestren esto. Es cierto que el estilo presenta estas dos líneas de textura y coloración distintas; sin embargo, la parte terminal puede presentar numerosas formas (Fig. 4). Esta característica hace pensar en la posibilidad de que las líneas laterales en el estilo pudieran representar un mecanismo de recolección de polen (un tipo de presentación secundaria), pues hay que tomar en cuenta que las anteras liberan el polen en estado de botón, como se puede apreciar en los ejemplares de herbario y como fue consignado por Haber y Frankie (1989). Es también notable la variación en la textura interna de los lóbulos de la corola, los cuales pueden ser muy papilosos y pubescentes, condición que permite la retención del polen.

Las características aquí descritas de la variación en la morfología, tamaño y color de la flor, así como la suposición de un mecanismo de presentación secundaria de polen, aunado a lo señalado por Haber y Frankie (1989), hacen pensar en mecanismos poco específicos de polinización, en donde una gran cantidad de especies podrían llevar a cabo la transferencia de polen de una flor a otra, pero para poder llegar a conclusiones definitivas es necesario realizar más estudios, tanto en el campo como de microscopía electrónica.

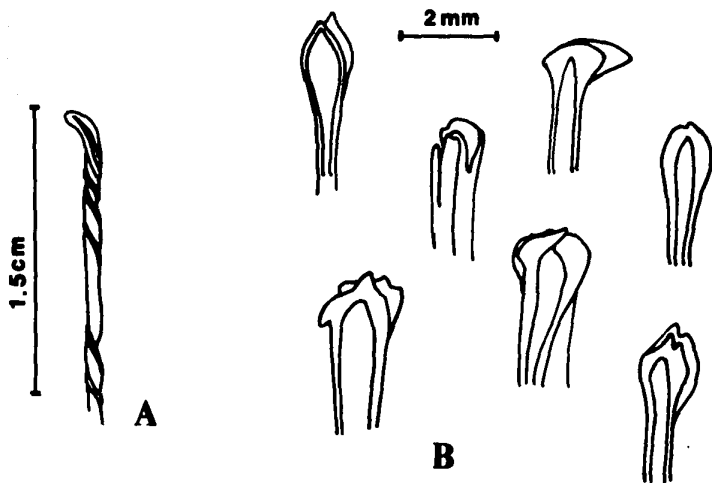


Fig. 4. Diferentes formas del estigma en el género *Coutarea*. A. Forma común a todas las especies. B. Variación dentro de *C. hexandra*.

Fruto.

El fruto, fuertemente comprimido de manera perpendicular al septo, es sólo compartido, entre los géneros afines, por *Coutaportia*, pero en este último la placentación no es vertical imbricada, hay menor número de semillas por lóculo (hasta 4) y las semillas no son aladas.

Es muy variable en cuanto al tamaño, color, forma, pubescencia, presencia de costillas y de lenticelas, así como en la persistencia del cáliz. En *Coutarea andrei* hay una colecta en fruto que nada más puede reconocerse por tener 5 lóbulos del cáliz persistentes, pues el resto de las características cae dentro de la variación de *C. hexandra*. Tan sólo en *C. alba*

parece tener significado taxonómico, siendo típicamente rojizo, con numerosas lenticelas y por lo general con el cáliz persistente. De hecho, esta especie es distinguible cuando los ejemplares presentan fruto, pero es muy similar a *C. hexandra* cuando tiene flores.

Los frutos de mayor tamaño se presentan en *C. hexandra*, en Panamá, donde alcanzan 7 cm.

Semilla.

Entre los géneros relacionados, exclusivamente *Coutarea*, *Exostema* y *Hintonia* tienen semillas aladas.

Dentro de *Coutarea*, no se presentan más de 50 semillas por lóculo y, aunque hay variación considerable en este sentido (algunos frutos tienen sólo 11), hay también una gran relación entre el tamaño del fruto y la dimensión del ala. No obstante, estas características son muy variables dentro de *C. hexandra*, por lo que carecen de valor taxonómico.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA.

El género *Coutarea* se distribuye en los Neotrópicos, desde México (centro de Veracruz) hasta el norte de Argentina, teniendo su mayor diversidad en Sudamérica, donde se localizan las tres especies (Mapa 2).

La especie *Coutarea andrei* se halla únicamente en Ecuador y Perú, a mayores altitudes que las otras dos especies, desde casi 2000 m.s.n.m. hasta poco más de los 3000. Por el contrario, *C. alba* no tiene una distribución tan definida, pues está presente en Venezuela, Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina, en un intervalo altitudinal que se sobrepone al de *C. hexandra*. Por su parte, *C. hexandra* está en todos los países de

Sudamérica (excepto Chile y Uruguay), Centroamérica y en México. Existen algunas colectas de esta última especie en las Antillas menores, pero, como se discute bajo la misma, su presencia en estas islas de manera natural es dudosa.

A pesar de que en Sudamérica *Coutarea hexandra* ocupa tanto comunidades húmedas como xerófitas, en México únicamente se localiza en selvas medianas o altas. Esta restringida distribución en México y la gran diversidad en Sudamérica hacen pensar que quizá se trate de una incursión relativamente reciente a nuestro país.

ETNOBOTANICA.

El género *Coutarea* es conocido por su uso en la medicina tradicional (Mabberley, en Burger y Taylor, 1993), tanto en México como en Centro y Sudamérica. Así, en el ejemplar colectado por *Sobrinho 1* se menciona para *C. alba*, en Brasil, uso medicinal (no especifica cuál), en tanto que el exudado del tallo de *C. hexandra* se toma en Bolivia contra la diarrea (*Boom 4536*). En Brasil, es un febrífugo local (*Fróes 20106*) y la corteza se emplea contra la malaria (*Fróes 12643*). En Guatemala, *Standley 75974* y *Steyermark 51370* también citan este último uso, mientras que para México, *Sousa 7980* indica que se toma contra el paludismo y la fiebre. Por su parte, en El Salvador, la corteza cocida también se ingiere como remedio para la malaria (*Standley 21048*), contra la fiebre (*Standley 21664*) y contra ésta así como para sanar heridas (*González 212; González 204; Calderón 928*).

Aparte del uso medicinal, *Schmeda 1461* señala en un ejemplar de *C. alba* colectado en Paraguay, que "los viejos usan las flores como adorno en el pelo, como hebilla, cuando cantan y están contentos", mientras que *C. hexandra* se cultiva en Martinica como planta de

ornato, según datos de *Duss 1462*.

La importancia local de *Coutarea* se refleja en la gran cantidad de nombres comunes que recibe a lo largo de su área de distribución, varios de ellos derivados de "quina". Originalmente, este nombre fue conocido para las especies del género *Cinchona*, populares por su eficacia en el tratamiento de la malaria y el paludismo. A pesar de que en México no se distribuye de manera natural este género, Anaya Dávila Garibi (1991) señala que existen 12 especies que comparte características morfológicas y aromáticas, con cortezas medicinales amargas, empleadas comúnmente contra la malaria y como febrífugas, pertenecientes al "complejo quina" o a las "quinas falsas".

Coutarea alba es conocida con los siguientes nombres comunes:

- **Derivados de "quina"**. En Argentina: Cascarilla quina, *Legname 3044*. En Brasil: Quina-quina, *Leite 4287, Sobrinho 1, Pinto 110/83*; Quinino, *Lima 211*.
- **No derivados de "quina"**. En Paraguay: Kopitahae, *Schmeda 1383*; Porehe-poná, *Schmeda 1461*. En Venezuela: Cachimbo, *Smith 100*.

A su vez, *C. hexandra* recibe los siguientes nombres:

- **Quina**. En Brasil: *Fróes 12643, Lindeman 1317, Reitz 2801*. En Guatemala: *Standley 74985, 75974, Steyermark 51370*. En México: *Matuda 16440, Sousa 7980*. En El Salvador: *Calderón 928, Current 47, Fassett 28918, González 204, 212, Standley 20892, 21048, 21664, T.S.F. s.n.*
- **Derivados de "quina"**. En Brasil: Quina de vara, *Fróes 20228*; Quina-quina, *Cohelo de Morais 861, Maia 6687, Ducke 369, Pires 186*; Quinarana, *Guedes 541*; Quineira, *Reitz 4712*. En Colombia: Falsa quina, *Elias 1087*. En México: Palo de quina, *Matuda 18741*. En El Salvador: Quinita, *Calderón 928*.

- No derivados de "quina". En Argentina: Jazmín de monte, *Bertoni* 3123. En Belice: "White mayflower", *Gentle* 4720; 4823. En Bolivia: Nishiraexo (nombre Chacobo), *Boom* 4536. En Brasil: Murta do mato, *Hoehne* 2056; Papa-terra, *Pires* 52289; Tapícurao, *Mexía* 5560. En Colombia: Guacharaco? [sic], *Dugand* 509; Madiagola, *Killip* 14198; María angola, *Dugand* 464, 1102; Mariangola, *Dugand* 629, 3440, 4538, 5783, 6465; Mariangolo, *Dugand* 1102, 1123; María angola macho, *Romero Castañeda* 9366. En Ecuador: Gallito, *Little* 6250. En México: 6-Yuzui, *Matuda* 2744; Chak sabak ché, *Chan* 761; Escobillo, *Fernández* 386; Iuinina, *Matuda* 18760; Tulubalam tatsi, *Téllez* 3612; X-goch-che, *Chan* 333. En Panamá: Ikonasi (nombre Kuna), *Nevers* 5746. En Venezuela: Campanilla, *Berry* 3776, *Falcón* 76, *Vargas s.n.*; Cabrito negro, *Falcón* 76, *Pittier* 7919, *Rodríguez* 62; Guatacare amarillo, *Blanco* 592, *Falcón* 76, *Meijeraan* 21, *Rodríguez* 62.

TRATAMIENTO TAXONOMICO

COUTAREA Aublet, Pl. Guian. 1:314, Fig. 122. 1775.

Especie tipo: *Coutarea hexandra* (Jacq.) Schumann, in C. Martius Fl. Bras. 6(6): 186. 1889.
Basónimo: *Portlandia hexandra* Jacquin, Selectarum Stirpium Americanarum Historia, p. 63, 1763.

Arboles o arbustos, erectos o trepadores o lianas. Pubescencia con **tricomas** cónicos o en forma de aguijón, algunas veces con la base engrosada y rojiza. **Estípulas** triangulares, erectas, persistentes, libres o connatas en la base formando una vaina ocasionalmente conspicua. **Hojas** opuestas, pecioladas o subsésiles; lámina elíptica a circular; base simétrica o con un lado decurrente; ápice agudo a cuspidado; margen entero, ligeramente revoluto; textura membranosa a coriácea; glabras a densamente pubescentes; superficie rugosa o lisa; venas secundarias amarillentas y sobresalientes en el envés; con domacia barbada en las axilas de las venas secundarias formada por tricomas largos o cortos o sin domacia. **Inflorescencia** terminal, en las ramas principales o en las laterales, con 3-15 (-23) flores. **Flores** actinomorfas o zigomorfas, 5-6 (-7)-meras; hipanto con o sin lenticelas, con o sin costillas, angulado o cupuliforme. **Cáliz** con coléteres en la parte basal del margen de los lóbulos o en las axilas; lóbulos erectos o recurvados hacia el interior o hacia el exterior, textura rugosa. **Corola** glabra a densamente pubescente; tubo 1.9-6 cm de largo, 0.8-3.6 cm de ancho. **Androceo** con 6 (-7) estambres, insertos o exertos; filamentos recurvados, ligeramente fusionados en la base y epipétalos, pubescentes en la base, a menos de 1/3 de su longitud o totalmente. **Gineceo** con estilo filiforme, espiralado; estigma constituido por

dos líneas paralelas que recorren parcialmente el estilo, recurvado o de forma variable en su parte apical (Fig. 4). Fruto comprimido perpendicularmente al septo, en vista perpendicular a éste elíptico a circular, 1.2-7 cm de largo, tubo y lóbulos del cáliz persistentes o caedizos, base atenuada a redondeada. Semillas aladas, transversalmente elípticas a casi circulares, 5-19 mm de ancho, 3.5-8 mm de alto, testa reticulada.

Clave para la determinación de las especies

Flores actinomorfas; pentámeras; estambres insertos. Fruto con 5 lóbulos del cáliz persistentes *C. andrei*

Flores sigomorfas; hexámeras, rara vez pentámeras o heptámeras, pero nunca en todas las flores de la inflorescencia; estambres exertos. Fruto con lóbulos del cáliz caedizos o persistentes, pero entonces 6.

Fruto pardo-rojizo; lenticelas numerosas, circulares, muy llamativas. Corola ligeramente gibosa a casi cónica. Tallos con corteza blanquecina a grisácea *C. alba*

Fruto gris o pardo a negro, menos comúnmente marrón; lenticelas ausentes a escasas, cuando son más abundantes entonces alargadas. Corola notablemente gibosa, rara vez cónica. Tallos con corteza parda, rara vez grisácea *C. hexandra*

Coutarea alba Grisebach, Symb. Fl. Arg., 153. 1879. SINTIPOS: BOLIVIA. Cuesta de Aguirenda entre Itaperenda y Yucaiva. *Lorentz 613* y *Hieronymus* (CORD, FOTO: MEXU!). ARGENTINA. San Lorenzo. *Lorentz 217* y *Hieronymus* (CORD, FOTO: MEXU!, FI). En las cercanías de Orán. *Lorentz 484* y *Hieronymus* (CORD, FOTO: MEXU!, DC, FOTO: FI, GHI, MO!, FI). Grisebach mencionó de manera simultánea tres colectas por lo que es necesario designar a una de ellas como el Lectotipo. Antes de seleccionar una colecta es deseable conocer si existen ejemplares en donde trabajaba Grisebach. Por lo pronto, sería preferible elegir la colecta *Lorentz 613* y *Hieronymus* por presentar frutos, los cuales tienen las principales características diagnósticas de la especie.

Arboles o arbustos, 1-7 m de altura; troncos hasta 15 cm de diámetro. Tallos glabrescentes, con tricomas cónicos o en forma de aguijón; lenticelas blancas, generalmente más abundantes y notorias en los tallos jóvenes; características de la madera desconocidas; corteza lisa a rugosa, con pequeñas fovéolas observada bajo el microscopio (40x); color blanquecino a grisáceo cuando jóvenes y al envejecer. Estípulas connatas basalmente, enteras, 1-2 mm de largo, 0.6-1.5 mm de ancho, ápice agudo, caudado o bifido, externamente glabras o con tricomas cónicos, cortos, o en forma de aguijón, dispersos, o bien furfuráceas, internamente furfuráceas o con tricomas largos y adpresos, densos, con o sin coléteres, 2 apicales o más de 5 en la cara adaxial; las estípulas en la base de las inflorescencias enteras o partidas hasta la base, similares a las de los tallos estériles. Hojas pecioladas a subsésiles; peciolo de 2-5 mm, densamente pubescentes a casi glabros, los tricomas en forma de aguijón apuntando hacia el ápice de las hojas; lámina lanceolada o ampliamente ovada a muy ampliamente ovada, 1.1-7.5 (-9.5) cm de largo, 0.6-4.0 (-4.7) cm de ancho, base atenuada, ápice agudo a acuminado, textura membranosa, rara vez cartácea, bifaciada, con el haz nunca brillante, más oscuro y el envés más pubescente, densamente pubescente, ciliada y esparcidamente estrigosa o casi glabra, superficie rugosa u ocasionalmente lisa, 3-6 pares de venas secundarias, las venas de tercer-quinto orden y a veces las de primero y

segundo, con pequeños engrosamientos blanco-amarillentos, con domacia a veces sólo en las axilas de las nervaduras secundarias basales de las hojas más viejas. **Inflorescencia** en dicasios simples o hasta de 11 flores; flores solitarias terminales presentes sólo algunas veces. **Brácteas** lineares, triangulares o similares a las hojas pero de menor tamaño, sésiles o pecioladas; pecíolo de hasta 2 mm de largo; 0.55-2 cm de largo, 0.08-1.3 cm de ancho. **Flores** zigomorfas, la lateral en el dicasio con pedicelos de 2-4 mm de largo, laxa a densamente pubescentes. **Bractéolas** 2-2.5 mm de largo, con o sin coléteres. **Pedículo** 1-2 mm de largo, densa a muy densamente pubescente. **Hipanto** cupuliforme, lenticelas muy evidentes a poco evidentes, 2.5-3 mm de largo, 0-8 costillas, pubescencia densa, con tricomas en forma de gancho o cónicos. **Cáliz** con el tubo de 0.5-1 mm de largo; lóbulos 6, lineares, base atenuada, enrollados hacia el interior desde la tercera parte basal o únicamente en la base, 4-7 mm de largo, (0.3-) 0.5-8 (-1.1) mm de ancho en la parte media, subiguales, erectos o recurvados hacia el exterior, rara vez recurvados hacia el interior, pubescencia externa ciliada, casi glabros a estrigosos, internamente con tricomas largos y adpresos o con apariencia lanosa, más densos en la base, coléteres 0-4, en la parte basal del margen o en las axilas, textura rugosa. **Corola** blanca (sólo un ejemplar con la flor lila), pubescencia exterior escasa a más o menos densa; botón delgado, asimétrico a rara vez simétrico; en la anthesis infundibuliforme, ligeramente gibosa a casi cónica, casi simétrica, con la poción más ancha en la base de los lóbulos; tubo (2.2-) 3-5 cm de largo, hasta 0.8-1.7 cm de ancho; lóbulos 6, algunas flores con hasta 8 pero nunca como número único o dominante, a veces fusionados dando la apariencia de ser menos y entonces con el ápice bifurcado, subiguales, angosta a anchamente triangulares, (0.7-) 0.9-1.5 cm de largo, (0.2-) 0.65-0.9 cm de ancho, textura

interna rugosa a lisa con las nervaduras muy prominentes a ligeramente prominentes, glabras o pubescentes. **Androceo** con 6 (-7) estambres; filamentos pubescentes hasta 1/4 de su longitud, rara vez totalmente, 4.2-4.5 cm de largo; anteras glabras o pubescentes, 0.7-1.0 cm de largo, basifijas o subbasifijas, amarillas; anteras o anteras y filamentos exsertos, en el primer caso sobresaliendo del tubo de la corola 0.2-1.0 cm, en el segundo (1.2-) 2.1-2.5 cm. **Gineceo** con estilo de (3.2-) 4.9-5.0 cm de largo, glabro o pubescente, 0.9-0.5 cm más corto que los estambres hasta 0.2 cm más largo; estigma recurvado en la parte apical (Fig. 4A). **Fruto** en vista perpendicular al septo obovado a circular, 1.0-2.3 cm de largo, hasta 1.1-1.4 cm de ancho, 1-5 por rama, tubo del cáliz (0.5 mm de largo) y lóbulos persistentes a, rara vez caedizos, base atenuada a redondeada, color pardo rojizo en los ejemplares de herbario; lenticelas numerosas, muy llamativas, circulares; 1-2 costillas por valva, evidentes. **Semillas** 15-19 por lóculo, 7-9 mm de ancho, 4-5 mm de alto, lado más largo del ala 2-4 mm, porción por arriba del embrión 0.8-2 mm de largo.

Distribución general. Esta especie se encuentra únicamente en Sudamérica, en Venezuela, Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina (Mapa 2).

Altitud. 120 a 800 m.s.n.m.

Hábitat. Caatinga; selvas; bosques secos, de galerías, espinosos, altos o bajos caducifolios. Suelo calcáreo o arenoso.

Epoca de floración. Las poblaciones del sur (Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina) florecen de octubre a marzo; las de Venezuela en junio y julio.

Epoca de fructificación. Aunque los individuos rara vez presentan flor y fruto simultáneamente, lo cual ha sido destacado por varios colectores, la época de fructificación es igual o similar a la de floración, siendo para las poblaciones del sur (Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina) de octubre a marzo, mientras que en las de Venezuela es de mayo a julio.

Ejemplares examinados.

VENEZUELA. **Carabobo.** Río Guataparó. *Saer d'Heguer* 815 (NY; US). **Cojedes.** Distrito Tinaco. *Benítez* 2211 (F; MO). **Guarico.** 15 km SW Tamaco along main Hwy. between Altagracia de Orituco and Chaguaramas. *Davidse* 4206 (MEXU; MO). Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Ubicada aproximadamente a 12 km SE de Calabozo. Latitud: 8°56'N. Longitud: 67°25'W. *Ramírez* 2014 (MO; NY). **Monagas.** Caicara. *Smith* 100 (US). **Portuguesa.** Región de Agua Blanca. *Fernández Lepez* 22 (F; US). **Trujillo.** Agua de Obispo. *Engel s.n.* (F). **Sin Estado.** La Victoria; Colonia Tovar. *Fendler* 1980 (F). **BRASIL.** **Bahía.** Provincia: Serra de Itiuba. About 6 km E Itiuba. Latitud: 10°41'S. Longitud: 39°48'W. *Harley* 16174 et al. (NY; US). Basin of the Upper Sao Francisco River, ca 28 km SE Bom Jesus da Lapa, on the Caatité road. Latitud: 13°23'S. Longitud: 43°13'W. *Harley* 21435 et al. (NY). Basin of the Upper Sao Francisco River, 4 km N Bom Jesus da Lapa, on the main road to Ibotirama. Latitud: 13°13'S. Longitud: 43°24'W. *Harley* 21601 et al. (NY; US). Chapada Ocidental da Bahía. 5 km to the N of Tabocas, which is 10 km NW of Serra Dourada. Latitud: 12°39'S. Longitud: 44°02'W. *Harley* 22006 et al. (NY). Município: Manoel Vitorino. Rod. M. Vitorino / Caatingal, km 26-30. Regiao de Caatinga. *Mattos Silva* 297 et al. (NY). Município: Itiúba. Fazenda Experimental da EPABA. Latitud: 10°43'S. Longitud: 39°50'W. *Pinto* 110/83 y *Bautista* (NY). Município: Feira de Santana. 10 km NW Jaguara. Latitud: 12°05'S. Longitud: 39°10'W. *Queiroz* 1735 et al. (NY). Rod. Río Bahía Manoel Vitorino "Caatinga". *Soares dos Santos* 2564 (US). 6 km SW Maracás. *Sobral* 5912 y *Mattos Silva* (NY). **Ceará.** Município: Baturite. (Estacao Castingas). *Ducke* 1232 (F). Município: Quixerá. *Leite* 4287 (F). Caminho Aurora. *Löfgren* 696 (F). **Mato Grosso do Sul.** Município: Ladário par:anal. *Elias de Paula* 1622 y *Conceicao* (MO; NY). Município: Corumbá. *Malme* 2762 (F). **Minas Gerais.** Saída de Virgem da Lapa para Aracuaí. *Duarte* 8560 (US). **Pernambuco.** Russinha, Tapera. *Pickel* 3253 (CAS; F; GH; UC). Sao José de Belmonte. Fazenda Bonito. *Sobrinho* 1 (US). **Río de Janeiro.** *Lima* 211 (NY). Itaocara, Ibipecta. *Carauta* 3645 et al. (MO). Vic. Río de Janeiro. *Glaziou* 12770 (F). **Sin Estado.** Provincia: Bahía Serra de Acurua. *Blanchet* 2838 (NY). Circa Igreja Vchla. *Blanchet* 3275 (F; NY). **BOLIVIA.** **Cordillera.** Departamento Santa Cruz. Alto Parapeti. *Michel* 50 (MO). **Gran Chaco.** Departamento Tarija. Villa Montes. *Meyer* 18102 (CAS). **Sin Provincia:** Villamontes, Talnarda. *Pflanz* 2108b (US). **PARAGUAY.** Chaco. Parque Nacional Defensores del Chaco. Cerro León. Misión Tribu Nueva. *Duré* 444 y *Brunner* (MO). Parque Nacional Defensores del Chaco, cerca de la casa forestal de Aguadulce. *Fernández Casas* 4336 y *Molero* (NY). Fuerte

Olimpo. *Rojas 13651* (TEX). Puerto Casado, montes ribereños, Obraje Mosquito. *Rojas 2330* (F). Agua Dulce. Latitud: 20°07'S. Longitud: 60°07'W. *Schinini 18108* y *Bordas* (MO). Coceplón. Puerto Riso, Alto Paraguay. *Meyer 18964* y *Schulz* (NY). Sin Departamento. Chovoreca, Alto Paraguay. *Schmeda 1383* (MO; US). Olimpo, Alto Paraguay. *Schmeda 1461* (US). ARGENTINA. Jujuy. Departamento Jujuy. Jujuy. *Lorentz s.n.* y *Hieronymus* (NY). Departamento: Ledesma. Camino de Ledesma a Caimancito. *Legname 3068* y *Vaca* (UC; US). Pasando el desvío a Yuto, entrando a la izquierda más o menos 5 km. *Legname 5886c* y *Cuezzo* (GH). 100 m antes de llegar al Ac Quemado, entrando a la izquierda 5 km. *Legname 6020c* y *Cuezzo* (GH). Ledesma. *Spegazzini 14455* (F); *Spegazzini 436* (F). Sierra de Calilegua. *Venturi 5219* (A; F; GH; MO; US). Departamento Santa Bárbara. 20 km antes de llegar a Palma Sola. *Legname 5012c* y *Cuezzo* (NY; UC). Santa Cornelia, Sierra de Santa Bárbara. *Spegazzini 437* (F). La Quinta, subiendo el camino al SW. *Türpe 4674L et al.* (LL). Camino a Aguas Calientes, a 7 km de Ruta Nac. 34. *Zuloaga 2819 et al.* (MO). Salta. Departamento General San Martín. Entre Gral. Ballivián y el Río Seco. *Charpin 20487* y *Eskuche* (NY). Departamento José de San Martín. Coronel Cornejo. *Maruñak 579 et al.* (MO; UC). Departamento San Martín. Río Caraparí. *Meyer 18160* (US). Senda Hachada. *Schinini 19555* (A). Departamento Orán. Caraparí. *Bridarollo 3268* (F; GH). W Embarcación. *Eyerdam 22923* y *Beetle* (GH; UC). *Hauman 5551* (F). Camino de Tartagal a Zanja Honda. *Legname 3044* y *Vaca* (NY; UC). Camino de Tartagal a Embarcación, prox. a Embarcación. *Legname 9076c* y *Cuezzo* (GH). Tartagal. *Meyer 925* (GH). El Tabacal a Santa María. *Meyer 4536* (F; UC; US). El Tabacal a Bermejo. *Meyer 4537* (F; UC). El Tabacal a Pichanal Pescado. *Meyer 4538* (F; UC). Campamento Y.P.F. Río Pescado. *Meyer 4812* (F; UC). Entre Urundel y Río Seco. *Meyer 8426* (A; NY). Aguas Blancas, 500 m antes de llegar al Puente Interno del Río Bermejo. *Meyer 23045 et al.* (NY; UC). Tartagal *Parodi 9238* (GH). *Rodríguez 1160* (F). Tartagal a Yariaguarenda. *Schreiter 3777* (F). Embarcación. *Schreiter 5423* (F). Quebrada de Capiasuti (Aguaray). *Schreiter 11169* (F). *Schulz 5065* y *Varela* (A). Laguna Miraflores. *Steinbach 1728* (A). 4 km NW Embarcación. *West 8441* (GH; MO; UC). Vado Hondo. *Willink 223* (NY; UC). Sin Departamento: Saladillo Camp, Y.P.F. 30 km SSE of Yuto, P.C.C.N.A. *West 8467* (MO; UC).

Esta especie se puede reconocer por los frutos relativamente pequeños, color rojizo, con numerosas lenticelas circulares y los lóbulos del cáliz persistentes y rugosos. Sin embargo, cuando se presenta en flor se puede confundir con ciertas poblaciones de *Coutarea hexandra*, que podrían asignarse a variedades reconocidas por algunos autores (*C. hexandra* var. *fluminensis* Schumann; *C. hexandra* var. *pubescens* (Pohl) Schumann y *C. hexandra* var. *campanilla* (DC.) Steyermark). Inclusive vale la pena señalar que el ejemplar *Glaziou 12770* (F) corresponde a un sintipo de la variedad *fluminensis*. Pese a lo anterior, la forma peculiar de los lóbulos del cáliz, los filamentos tan delgados de los estambres y la corteza blanquecina, le dan en conjunto un aspecto característico a esta especie. Como se muestra en el análisis filogenético, ambas especies parecen ser hermanas.

El ejemplar *Duarte 7510* (BRASIL. Minas Gerais. Varzea da Palma, Faz. Mae

d'Agua. F; NY; US) es particularmente dudoso pues tiene hojas atípicas, muy anchas, oscuras, con las nervaduras de 3ª y 4ª orden muy evidentes y sin los engrosamientos blanco-amarillentos. Tampoco la corteza es muy típica de esta especie pues es más bien furfurácea. No obstante que la flor tiene un aspecto muy parecido a las de *Coutarea alba*, es interesante destacar que algunas de ellas son heptámeras. Por su parte, el ejemplar *Duarte 8560*, aunque menos dudoso, también tiene algunas peculiaridades; la corteza no es muy característica y los lóbulos del cáliz son muy angostos, presentando, además, flores octámeras. Ambos se distribuyen en una zona de Brasil al norte de Río de Janeiro en la que confluyen la forma típica de *hexandra*, *fluminensis* y *pubescens* (Mapa 2).

La colecta de *Fendler 544* (VENEZUELA. Colonia Tovar. F; GH; MO) resulta también sumamente dudosa pues el ejemplar parece intermedio entre *Coutarea hexandra* y *C. alba*. La rama con flores tiene los lóbulos del cáliz muy similares a los de la última, y el hipanto es rojizo, de un tono similar al de los frutos de *C. alba* y con lenticelas evidentes; sin embargo, una rama independiente con frutos muy inmaduros puede asignarse más claramente a *C. hexandra* por las hojas grandes y brillantes en el haz, así como por las características de los hipantos. En este caso, la localidad, al E de Caracas, presenta confluencia de la forma típica de *hexandra*, de *campanilla* y de *fluminensis* (Mapa 2.), por lo que cabe la posibilidad de que se hayan mezclado colectas de especies diferentes.

También merece una mención especial el ejemplar de Venezuela *López 1423* y *Guerra* (Distrito: Pao. Vía el Playón-la yegüita. MO), que siendo muy parecido a *C. alba* tiene las dimensiones de los frutos (2.7 cm de largo y 1.7 cm de ancho) y de las hojas (10 cm de largo y 5.1 cm de ancho) correspondientes a las de *C. hexandra*. Además de esto, en el sobre

adjunto al ejemplar hay un fruto suelto muy diferente a los de las rama, el cual definitivamente no corresponde a *C. alba*.

En el ejemplar *Ramírez 2014* llama la atención el gran tamaño de las lenticelas en el fruto; en *Davidse 4206* el de las hojas. En *Malme 2762* las hojas son más gruesas y los lóbulos del cáliz más cortos y más bien triangulares, pero la flor es similar, el hipanto rojizo y con lenticelas, las hojas rugosas y con engrosamientos blanco-amarillentos en las nervaduras.

También es interesante el ejemplar *Meyer 18964* por el color lila de la corola, único registro para esta especie diferente al blanco y es importante mencionar que de una región próxima, procede el ejemplar *Schmeda 1461* que tiene una flor con 12 estambres y los frutos de la estación anterior no muy rojizos.

Vale la pena comentar las peculiares características fenológicas de la especie. En primer lugar, hay un desfase en la época de floración y fructificación de las poblaciones de Venezuela, el cual las vuelve casi sincrónicas con las de *Coutarea hexandra* de la misma región. Por otro lado, el hecho de que la época de floración y fructificación sea la misma y de que prácticamente no haya individuos con flores y frutos plantea incógnitas interesantes. Podría ser que los frutos tardaran casi un año en desarrollarse y que los individuos florecieran cada dos años o bien tratarse de un problema de muestreo.

Coutarea andrei Standley, Field Mus. Nat. Hist. Bot. 7: 202. 1931. **TIPO: ECUADOR.** Chuquiribamba, 16 de noviembre de 1876. *André 4443* (Holotipo, F!; isotipos, GH!, KI, NY!, US!, Y)

Arboles o arbustos, 3-6 m de altura; troncos de diámetro desconocido. **Tallos** glabrescentes, con tricomas cortos y cónicos; lenticelas pardo-grisáceas, poco evidentes a muy evidentes, más abundantes y notorias en los tallos viejos; características de la madera desconocidas; corteza rugosa, estriado-foveolada observada bajo el microscopio (40x); color verdoso cuando jóvenes, pardo-verdoso a pardo cuando viejos. **Estípulas** libres, enteras a partidas hasta la base al envejecer, 2.5-4 mm de largo, 1-2 mm de ancho, ápice agudo a caudado, externa e internamente con tricomas cónicos dispersos, internamente cubiertas por coléteres y también en los márgenes; las estípulas en la base de la inflorescencia enteras o partidas hasta la base, muy pubescentes al interior, con tricomas largos y adpresos. **Hojas** pecioladas a subsésiles; pecíolos de 2-4 mm, casi glabros a glabros, tricomas cónicos; lámina angostamente elíptica a ampliamente ovada, 0.9-6.2 cm de largo, 0.3-3.3 cm de ancho, base atenuada, ápice agudo o acuminado, textura cartácea, bifaciada, brillante en el haz, glabra en el haz, el envés con tricomas muy cortos, dispersos y en las venas de mayor orden o glabro, superficie lisa, 0-4 (-6) pares de venas secundarias, sin domacia. **Inflorescencia**, dicasios simples o hasta de 5 flores; flores solitarias ausentes. **Brácteas** similares a las hojas pero de menor tamaño, sésiles a subsésiles, 2-3.2 cm de largo, 1-2.3 cm de ancho. **Flores** actinomorfas, la lateral en el dicasio con pedicelos de 0.5 mm de largo, laxamente pubescentes. **Bractéolas** 5-6 mm de largo, fusionadas basalmente al hipanto, diferenciables por el color y por ser protuberantes, después adpresas, la porción libre de 1 mm o un poco más, a veces con coléteres. **Pedículo** 0-3 mm de largo, densamente pubescente. **Hipanto** con

4 ángulos muy evidentes o casi ausentes, sin lenticelas evidentes, 3.5-4 mm de largo, sin costillas, pubescencia laxa, con tricomas cónicos cortos. **Cáliz** con el tubo de 1 mm de largo; lóbulos 5, lineares, base atenuada, enrollados hacia el interior desde la base, 5-6 mm de largo, 0.3-0.6 mm de ancho en la parte media, subiguales, erectos, a veces abriéndose hacia el exterior, pubescencia externa ciliada, internamente con tricomas largos y adpresos, coléteres 1-3 en la parte basal del margen, textura rugosa. **Corola** roja a rosada, pubescencia exterior escasa, principalmente entre los lóbulos; botón delgado, simétrico; en la antesis tubular, simétrica, con la porción más ancha en la parte media; tubo 2.5 cm de largo, hasta 0.7 cm de ancho; lóbulos 5, iguales, anchamente triangulares, 0.4 cm de largo, 0.4 cm de ancho, textura interna rugosa, glabros. **Androceo** con 5 estambres; filamentos pubescentes hasta 1/3 de su longitud, 2.4 cm de largo; anteras glabras, 0.7 cm de largo, basifijas, amarillas; insertos. **Gineceo** con estilo 2.3 cm de largo, a la altura de las anteras, más o menos 1 mm más corto que éstas; estigma recurvado en la parte apical (Fig. 4A). **Fruto** en vista perpendicular al septo elíptico, 1.4-1.6 cm de largo, hasta 1.1 cm de ancho, 1-5 por rama, tubo del cáliz (1-1.2 mm de largo) y lóbulos persistentes, base atenuada, color pardo-oscuro en los ejemplares de herbario, lenticelas escasas, pequeñas, circulares, 2 costillas por valva, poco evidentes. **Semillas** menos de 25 por lóculo, 5-6.5 mm de ancho, 3.5-4.5 mm de alto, lado más largo del ala 1 mm, porción por arriba del embrión 1 mm de largo.

Distribución general. Ecuador y Perú (Mapa 2).

Altitud. 1970-3333 m.s.n.m.

Hábitat. Pastizal y bosque montano con *Barnadesia* y *Escallonia micrantha*. En laderas rocosas y secas.

Epoca de floración. Octubre a febrero.

Epoca de fructificación. Marzo y agosto.

Ejemplares examinados.

ECUADOR. Azuay. Slopes bordering Río León towards Oña, on N side of Río León. *Steyermark 53711* (F; US). Loja. Road Loja - Catacocha, ca. 10 km N Catacocha. *Harling 11253 et al.* (US). Carretero Valacruz - Catacocha. *Romoleroux 748* (NY). PERU. Ancash. Entre Llamellín y el Marañón. *Raimondi 8541* (F).

Esta especie ha sido muy poco colectada. Es particularmente interesante pues presenta grandes diferencias con las otras especies del género *Coutarea*, en especial por la corola de simetría radial, pentámera y con los estambres insertos. También hay que resaltar el color rojo de la flor que, junto con las características mencionadas, define un síndrome de polinización por colibríes. El fruto, sin embargo, podría confundirse con algunos de *C. hexandra* y sólo se reconoce por los 5 lóbulos del cáliz persistentes.

Coutarea hexandra (Jacq.) Schumann, in C. Martius, Fl. Bras. 6(6): 186. 1889.

Portlandia hexandra Jacquin, Selectarum Stirpium Americanarum Historia, p. 63, 1763. **TIPO: COLOMBIA.** Cartagena. (**Holotipo**, posiblemente en BM). Aunque no se observó el ejemplar tipo, la publicación de Jacquin presenta una buena ilustración que permite reconocer las características diagnósticas.

Coutarea speciosa Aublet, Histoire des Plantes de la Guiane Française, p. 314, Fig. 123. 1775. Aublet pone abajo de "COUTAREA (*speciosa*)" el nombre y la cita de Jacquin, quedando indicado, entonces, como sinónimo. En esta publicación describe el género, pero, al no utilizar el mismo epíteto específico que el dado por Jacquin, el nombre de la especie no puede ser válido. Bajo esta especie, Aublet señala como hábitat "Caliennae & in sylvis Guianae", pero no indica ningún ejemplar de referencia por lo que habría que revisar los herbarios P y BM, donde se encuentran depositados los ejemplares de Aublet, para localizarlos. La ilustración de Aublet presenta algunas diferencias con respecto a la de Jacquin, en la forma del cáliz y en el fruto sin lenticelas. Más tarde, Baillon (1880) considera que la especie mencionada por Aublet en realidad pertenece a *Portlandia*, con lo que reconoce a *Portlandia speciosa*. Schumann (1889) también utiliza el epíteto específico dado por Aublet al reconocer la variedad *speciosa* de *C. hexandra* y bajo esta nueva combinación menciona una cita de Guayana Francesa de Martin, seguida del ejemplar *Leprieur 389*, además de la cita de Aublet, sin ejemplar de referencia.

Portlandia acuminata Willdenow ex Roemer et Schultes, Syst. Veg. 5: 23. 1819. **TIPO: VENEZUELA.** Caracas, s.f. *Bredemeyer s.n.* (**Holotipo**, Herb. Willd.; fotografías del holotipo: A!)

Coutarea campanilla DC., Prodromus 4: 350. 1830. **TIPO: VENEZUELA.** circa Caracas detexit cl. *Vargas s.n.* (**Holotipo**, Herbario DC; fotografías del holotipo: A!, F!, GH!, MO!, NY!).

Coutarea pubescens Pohl, Pl. Bras. Desc. 2: 148 t.200. 1833. **TIPO: BRASIL.** In sylvis capitaniaca Río de Janeiro, praesertim ad Río Parahyba. Septembri, 1819. *Pohl s.n.* (**Holotipo**: posiblemente en K). En la publicación Pohl señala que esta especie corresponde a *Coutarea hexandra* Vellozo, no la de Jacquin. Inmediatamente después de la localidad aquí mencionada, Pohl comenta: "et in sylvis prope littora maris juxta Velloso in Capitania Pernambuco". Aparentemente, Pohl hace referencia a Vellozo (Quinogr. Portug. 161: t9. 1799) pues su nueva especie corresponde a lo que él vio, pero el trabajo de Vellozo es únicamente un catálogo en el cual se menciona a *Coutarea hexandra*, por lo cual Vellozo no debe ser reconocido como autoridad de ningún nombre. A pesar de ello en la sinonimia de *Coutarea*, comúnmente aparece *C. hexandra* Vellozo. Hay un ejemplar depositado en NY con la localidad "Río Parahyba", colectado por Pohl y Schott; según la localidad y por haber sido colectado por el autor de la especie, podría tratarse de un isotipo, sin embargo, al carecer de fecha y tener un colector adicional, esto no es seguro.

Coutarea mollis Chamisso, Linnæa 9: 259. 1834. **TIPO: BRASIL.** E Brasilia aequinoctialis. *Sellow s.n.* (**Holotipo**, posiblemente en LE). Hay un ejemplar depositado en F colectado en Brasil por Sellow que podría ser un isotipo pero tiene el número 5301, pero para confirmarlo es importante ver el ejemplar de LE.

Coutarea scherffiana André, Illustr. Hort. 25: 120, t.321. 1878. **TIPO: NUEVA GRANADA [=COLOMBIA].** Provincia de Pasto, *M. Fritz de Scherff s.n.* (**Holotipo**, posiblemente en P). Aunque no se vio el tipo, en la publicación hay una ilustración que permite situar a este nombre como sinónimo de *C. hexandra*.

Coutarea hexandra var. *typica* Schumann, in C. Martius, Fl. Bras. 6(6): 197. 1889. Al reconocer 5 variedades dentro de *C. hexandra*, en realidad ésta corresponde a lo que, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter *et al.*, 1988) debería llamarse *Coutarea hexandra* (Jacquin) Schumann var. *hexandra* y el tipo nomenclatural corresponde, entonces, al de *Portlandia hexandra* Jacquin.

Coutarea hexandra var. *amazonica* Schumann, in C. Martius, Fl. Bras. 6(6): 197. 1889. **TIPO. BRASIL.** Ad flumen Amazonum prope Ega. *Poepping 2920.* (**Holotipo**, posiblemente en K). Aunque no se observó el ejemplar tipo, por la descripción puede verse que las características de esta variedad caen dentro de la variación de *Coutarea hexandra*.

Coutarea hexandra var. *fluminensis* Schumann, in C. Martius, Fl. Bras. 6(6): 197. 1889. Al describir esta variedad, Schumann hace referencia a 23 ejemplares de herbario (SINTIPOS), de los cuales se pudieron ver los siguientes (en orden de aparición en la publicación): *Vauier 234* (GH), *Weddell 93* (NY), *Glaziou 12770* (F), *Schüch s.n.* (NY), *Martius 110* (MO); *995* (F; NY); *Riedel 370* (F); *Gardner 2195* (F; GH; NY); *Blanchet 3724* (F; MO). Evidentemente existe la necesidad de designar un lectotipo, por lo que será seleccionado para la publicación.

Coutarea hexandra (Jacquin) Schumann var. *pubescens* (Pohl) Schumann, Mart. Fl. Bras. 6(6): 198. 1889.

Coutarea hexandra (Jacquin) Schumann var. *pubescens* (Pohl) Schumann forma *tarapotensis* Schumann, Mart. Fl. Bras. 6(6): 198. 1889. **TIPO: PERU.** Peruviae orientalis, [**San Martín. Departamento San Martín**]. Prope Tarapoto, 1855-6. *Spruce 4943* (**Holotipo**, K?; isotipos, GH!, NY!)

Coutarea hexandra (Jacquin) Schumann var. *pubescens* (Pohl) Schumann forma *albiflora* Chodat et Hassler, Bull. Herb. Boiss. Ser.II 4: 92. 1904. **SINTIPOS: PARAGUAY.** 1900. *Hassler 6566* (F!, G?, NY!); *6566a* (G?, NY!, UC!). Por alguna razón Hassler le puso subíndice a una de sus colectas, por lo que técnicamente deben considerarse como números diferentes. Siendo éste el caso, habría dos números mencionados de manera simultánea en la publicación (Sintipos) por lo que deberá seleccionarse a uno de ellos como lectotipo.

Coutarea hexandra (Jacquin) Schumann var. *pubescens* (Pohl) Schumann forma *roseiflora* Chodat et Hassler, Bull. Herb. Boiss. Ser.II 4: 92. 1904. **TIPO: PARAGUAY.** Ativa. Nov. 1895-1902. *Hassler 3497* (**Holotipo**, posiblemente en G; isotipos, A!, MO!, NY!, UC!).

Coutarea hexandra (Jacquin) Schumann var. *pubescens* (Pohl) Schumann forma *grandiflora* Chodat et Hassler, Bull. Herb. Boiss. Ser.II 4: 92. 1904. **SINTIPOS:**

PARAGUAY. Cordillera de Altos. Dic. 1895-1902. *Hassler 3636* (A!, G?, NY!, UCI); in regione cursus superioris fluminis Apa. Nov. 1901-1902. *Hassler 7819* (A!, F!, G?, NY!); ad ripam fluminis Apa. Nov. 1901-1902. *Hassler 7819a* (G?, NY!, UCI); inter rupes in colle Tobaty. 1900. *Mart. 4037* (M?, NY!, UCI!). En su publicación Chodat y Hassler demuestran bastante inconsistencia para la descripción de estas formas. En las dos anteriores el criterio fue el color de flor y en ésta, el tamaño de la misma, aunque dentro de esta variedad contemplan ejemplares con flores rosadas y blancas. Al mencionar en la publicación a más de una colecta para esta forma, también se hace necesario designar a una de ellas como lectotipo.

Coutarea hexandra (Jacquin) Schumann var. *calycina* Chodat et Hassler, Bull. Herb. Boiss. Ser. II 4: 92. 1904. **SINTIPOS: PARAGUAY.** In regione cursus superioris fluminis Apa. Nov. 1901-1902. *Hassler 8021* (G?, NY!, UCI!); eod. loc. Nov. 1901-1902. *Hassler 8021a* (A!, G?, MO!, NY!). La asignación de un subíndice en uno de los números de colecta en este caso se debe a la diferencia del color de la flor, que en el primer caso es rosado y en el segundo blanco. Para esta variedad se aplican, por lo tanto, los comentarios que aquí se hacen para las formas *albiflora* y *grandiflora*.

Coutarea hexandra var. *campanilla* (D.C.) Steyermark, Mem. N.Y. Bot. Gard. 23: 298. 1972.

Arboles, arbustos, o lianas, 1-30 m de altura; troncos hasta 30 cm de diámetro. **Tallos** glabros, glabrescentes o hirsutos, con tricomas cónicos o en forma de aguijón; lenticelas crema, pardas o rojizas, abundantes a más o menos dispersas; madera dura, o de dureza media, homogénea, blanca, crema, amarillo-dorada o amarilla tornándose a salmón, amarga; corteza lisa a rugosa, estriado-foveolada observada bajo el microscopio (40x) o furfurácea, color pardo oscuro, negro o rojizo cuando jóvenes a pardo claro o rojizo al envejecer, rara vez gris, a veces exfoliante en placas irregulares, amarga. **Estípulas** connatas basalmente, o libres, enteras o partidas hasta la base al envejecer, 1.5-3.5 mm de largo, 1-4 mm de ancho, ápice agudo, caudado, apiculado o bífido, externamente glabras o con tricomas cónicos cortos y dispersos, o con tricomas cónicos y en forma de aguijón densos, internamente con tricomas largos y adpresos, densos, sobresaliendo o no, con coléteres numerosos en la cara

adaxial a escasos o en los márgenes, en ocasiones apicales; las estípulas en la base de las inflorescencias enteras a partidas hasta la base, similares a las de los tallos estériles. **Hojas** pecioladas; pecíolos de 1.5-12 mm densamente pubescentes a glabros, los tricomas en forma de aguijón apuntando hacia el ápice de las hojas; lámina lanceolada, ampliamente ovada a muy ampliamente ovada o circular, 1-16.5 cm de largo, 0.5-10 cm de ancho, base atenuada o redondeada, ápice comúnmente acuminado o caudado, rara vez agudo, textura membranosa, papirácea, cartácea o coriácea, bifaciada o no, en el primer caso con el haz más oscuro y el envés más pubescente, brillante en el haz, en ambas caras o no, densamente pubescente, esparcidamente estrigosa o casi glabra, superficie rugosa o lisa, 3-12 pares de venas secundarias, con o sin domacia. **Inflorescencia** en dicasios simples o hasta de 15 (-17-23) flores; flores solitarias terminales presentes sólo algunas veces. **Brácteas** lineares o similares a las hojas pero de menor tamaño, sésiles o pecioladas, pecíolo de hasta 8 mm de largo, 0.1-4 cm de largo, 0.03-1.6 cm de ancho. **Flores** zigomorfas, la lateral en el dicasio con pedicelos de 2-25 mm de largo, glabros a densamente pubescentes. **Bractéolas** 1-8 mm de largo, con o sin coléteres. **Pedículo** 0-4 mm de largo, hirsuto a muy densamente pubescente. **Hipanto** cupuliforme, sin lenticelas evidentes, 0.3-0.6 cm de largo, 0-6 costillas, pubescencia densa a casi glabro, con tricomas en forma de gancho o cónicos. **Cáliz** con el tubo de 0.8-15 mm de largo; lóbulos 6 (-7), lineares a triangulares, base atenuada o triangular, enrollados hacia el interior desde la base o no, 3-16 mm de largo, 0.2-1 mm de ancho en la parte media, iguales a subiguales, erectos o recurvados hacia el interior, pubescencia externa ausente a densa, internamente con tricomas largos y adpresos, coléteres 2-4, en la parte basal del margen o en las axilas, textura rugosa. **Corola** blanca, con o sin tintes, manchas,

rayas o la parte superior de color verdoso, rosado, rosado oscuro, morado, lila o francamente lavanda, lila, morado, violeta, púrpura, rojo claro, rojo, vino tinto o magenta, pubescencia exterior escasa (casi glabra) a densa, botón delgado a muy ancho, asimétrico; en la antesis infundibuliforme, notablemente gibosa a rara vez cónica, asimétrica, con la porción más ancha en la base de los lóbulos; tubo 1.9-6 cm de largo, hasta 0.8-3.6 cm de ancho; lóbulos 6, algunas flores a veces con 5 ó 7, pero nunca como número único, subiguales, angosta a anchamente triangulares, 0.6-2.3 cm de largo, hasta 0.4-1.5 cm de ancho, textura interna rugosa a lisa, glabros o pubescentes. **Androceo** con 6 (-7) estambres; filamentos pubescentes a menos de 1/3 de su longitud, 2.6-6.2 cm de largo; anteras glabras, 1.0-1.7 cm de largo, basifijas o subbasifijas, comúnmente amarillas, rara vez rojo-pardo o violeta; anteras o anteras y filamentos exertos, en el primer caso sobresaliendo del tubo de la corola 0.4-1.5 cm, en el segundo 1.2-2.5 cm. **Gineceo** con estilo de 3-9 cm de largo, glabro o pubescente, 1.0-0.2 cm más corto que los estambres hasta 0.8 cm más largo; estigma de forma muy variada en la parte apical (Fig. 4B). **Fruto** en vista perpendicular al septo elíptico, obovado a circular, 1.2-7 cm de largo, hasta 0.9-2.4 cm de ancho, 1-12 por rama, tubo del cáliz (1-2 mm de largo) y lóbulos persistentes a caedizos, base atenuada a redondeada, color gris, pardo a negro, menos comúnmente marrón frescos y en los ejemplares de herbario; lenticelas ausentes a escasas, circulares o cuando son más abundantes entonces alargadas; 0-3 costillas por valva, evidentes o no. **Semillas** 11-47 por lóculo, 6-19 mm de ancho, 4-8 mm de alto, lado más largo del ala 2-5 mm, porción por arriba del embrión 0.5-2 mm de largo.

Distribución general. Esta especie tiene una distribución geográfica muy amplia, desde México hasta el norte de Argentina (Mapa 2). Se halla en casi todos los países de Sudamérica, excepto en Chile y Uruguay y hay colectas de las Antillas Menores, aunque entre ellas hay algunas que especifican que se trata de plantas introducidas de la Guayana Francesa y cultivadas, con lo que cabe la posibilidad de que esta distribución no sea natural.

Altitud. Desde el nivel del mar hasta los 1400 m.s.n.m.

Hábitat. Esta especie ocupa una gran diversidad de hábitats. Se le encuentra en bosques altos, de 20-25 m, bajos o enanos; perennifolios, tropófilos, semidecuidos o deciduos; espinosos o no; secos, subxerofíticos, semihúmedos, húmedos o muy húmedos; tropicales o subtropicales; litorales, riparios, de galerías, o premontanos. En la playa, manglares, ramonales, bosques de *Araucaria*, de pinos o de encinos. En selvas altas, medianas o bajas; perennifolias, tropofíticas, subperennifolias o caducifolias; veraneras. En comunidades características de ciertas regiones, como la llamada "Caatinga". En "Capoeira", que aparentemente corresponde a matorrales o bien en "Mata de cipo" o simplemente "Mata" (parece ser que en Sudamérica llaman así a grupos de arbustos o árboles, "islas", en medio de pastizales). En matorrales, caducifolios o no; húmedos, subxerofíticos o xerófitos; densos o abiertos, con algunos árboles pequeños o con *Acacia*; marginales o costeros. En sabanas abiertas con árboles o arbustos. En pastizales.

Puede presentarse tanto como parte de la vegetación primaria como de la secundaria, ruderal o arvense.

Se establece en suelos pedregosos, arenosos, arenoso-arcillosos, arcillosos, o limosos; drenados; amarillentos, rojizos, rojos, pardos o negros. Sobre calizas conchíferas y madreporíticas, calizas, areniscas, margas, rocas volcánicas o aluviales, con una capa de grava laterítica o de suelo orgánico.

Epoca de floración. Todo el año.

Epoca de fructificación. Todo el año.

Ejemplares examinados.

MEXICO. Campeche. Municipio: Calkiní. 8.5 km E Tancuche, sobre el camino Calkini-Punta Arenas. *Cabrera 13926* y *Cabrera* (MO). Municipio: Carmen. Alrededores de Escárcega. *Bravo 1149* (MEXU). Municipio: Champotón. 8 km N Champotón, sobre la carretera Cd. del Carmen-Campeche. *Cabrera 11799* y *Cabrera* (MO; XAL). 10 km S Conhuas, sobre el camino al centro ceremonial de Kalakmul, entrando por el km 98 de la carretera Escárcega-Chetumal. *Cabrera 11854* y *Cabrera* (MEXU; MO). Yohaltún, última brecha. Latitud: 19°09'N. Longitud: 90°10'W. *Chan 333 et al.* (XAL). Camino a Pustunich/Yacsay. Latitud: 19°11'N. Longitud: 90°27'W. *Chan 761* (XAL). Municipio: Othón P. Blanco. 10 km E Ucum, sobre la carretera Escárcega-Chetumal. *Cabrera 14177* y *Cabrera* (MO). **Chilapas.** Municipio: Acala. SW Acala. *Breedlove 39706* (MO). Along Río Grijalva, 20 km N Acala. *Breedlove 51882* (CAS). Municipio: Arriaga. 6 km N Arriaga. *Breedlove 25641* (DS; LL; MEXU; MO; NY). Municipio: Chiapilla. 22 km SE Acala por camino a Venustiano Carranza. *Hernández 563* y *Ton* (LL; MEXU; NY). Municipio: Chicomucelo. 8 km NW Frontera Comalapa, camino a Chicomucelo. *Martínez 8653 et al.* (LL; MEXU). Municipio: Comalapa. Ejido Portal. *Calzada 3862 et al.* (XAL). Municipio: Comitán. 35 mi S Comitán, along Hwy. *Gentry 12183* (LL; MEXU). Municipio: La Concordia. 96 km S of Mexican Hwy 190 on road to Nuevo Concordia. *Breedlove 38476* (DS; MEXU; MO). 96 km S of Mexican Hwy 190 on road to Nueva Concordia. *Breedlove 48549* (MEXU; MO). Municipio: Ocozacoautla de Espinosa. At the head of the Río La Venta at Chorreadero near Derna. *Breedlove 36575a.* (DS; MEXU; MO). Municipio: Pijijiapan. Pijijiapan. *Matuda 18741* (MEXU; NY). Municipio: Tonalá. NW Puerto Arista. *Breedlove 20870* y *Thorne* (DS; F; LL; MEXU; MO; NY). NW side of Cerro Vernal 25-30 km SE Tonalá. *Breedlove 25621* (DS; F; LL; MEXU; MO; NY). Mojarra. *Matuda 17140* (F; MEXU). Rancho La Lanza (cerca Tliltepec, W Tonalá). *Miranda 18760* (MEXU); *7271* (MEXU). Road to microwave tower, about 0.3 mi from Hwy 200, Hwy entrance about 5.5 mi NW Tres Picos. *Stevens 2416 et al.* (GH; MO). Municipio: Venustiano Carranza. Río Blanco, between Pugilitic and Venustiano Carranza. *Breedlove 41170* (DS). Municipio: Villa Corzo. Near Colonia Vicente Guerrero on road to Finca Cuxtepec. *Breedlove 52140* (CAS; LL; MEXU; MO; NY). Sin Municipio. Piñuela, Escuintla. *Matuda 18760* (MEXU). N Chicomuselo. *Miranda 7081* (MEXU). Río Cacalutla, Cacalutla, Escuintla. *Matuda 16440* (F; MEXU). Escuintla. *Matuda 2744* (A; F; LL; MEXU; MO; NY; UC). **Oaxaca.** Distrito: Tuxtepec. 5 mi E Temascal (10 mi W of Vera Cruz border). Coastal plain. *Janzen s.n.* (C). Aserradero a 5 km E de Acatlán de Pérez. *Sousa 7980 et al.* (CAS; MEXU; MO; UC). Sin Municipio. 2 km E Zanatepec, along Pan-American Hwy (Route 190). Isthmus of Tehuantepec. *King 1885* (NY; TEX; UC; US). Between Topana, Oax. and Tonalá, Chis. *Nelson 2370* (US); *2870* (F). **Quintana Roo.** Municipio: Othón P. Blanco. Ejido Tres Garantías. Latitud: 18°05'N. Longitud: 89°10'W. *Chan 3084* (XAL). Sin Municipio. 22 km NW Tomás Garrido, al NW de Chetumal. *Ochoterena-Booth 122* y *Flores* (MEXU). 18 km de la carretera Chetumal-Escárcega, sobre camino de terracería a Ingenio Alvaro Obregón. *Téllez 2644* y *Cabrera* (MEXU). 11 km N Tres Garantías. *Téllez 3128* y *Cabrera* (MEXU). 8 km N Estero

Franco, sobre el camino en construcción a Tomás Garrido. *Cabrera 6920 y Cabrera* (MO). 4 km S Tres Garantías, sobre el camino a Tomás Garrido. *Téllez 3075 y Cabrera* (CAS; MEXU). 7 km SW Tomás Garrido, camino a Dos Aguas. *Téllez 3083 y Cabrera* (CAS; MEXU). 1 km S San José, sobre el camino a Tomás Garrido. *Téllez 3612 et al.* (MEXU; MO). **Tabasco.** Municipio: Balancán. 3 km del C-30 sobre la brecha W-0 (Norte 33). Balancán. *Fernández 386 et al.* (CAS; MEXU; MO). 100 m N de la 15-N y 1.5 km W de la W-0, Balancán. *Novelo 210 et al.* (F; MO; TEX; XAL). **Veracruz.** Municipio: Actopan. Raya la Tempestad (Sierra Manuel Díaz). Latitud: 19°32'N. Longitud: 96°27'W. *Acosta 130 y Acosta* (XAL). Municipio: Cardel. 17 km de Palma Sola hacia Cardel. *Chiang 331* (CAS; F; GH; MEXU). 2 km W Cardel. *González 35* (GH; MEXU). Municipio: Cosamalopan. Cosamalopan, Playa Vicente. *Martínez Calderón 1993* (A; CAS; F; MEXU; MO). Municipio: Cuitláhuac. 8 km E Cuitláhuac along gravel road. Latitud: 18°48'N. Longitud: 96°40'W. *Hansen 7542 y Nee* (F; MO; XAL). Sin Municipio. 20 mi W Vera Cruz [sic]. *Paxson 17M649 et al.* (F; MEXU; TEX; UC). **GUATEMALA.** **Guatemala.** *Aguilar 549* (F). **Huehuetenango.** Between Santa Ana Huista and woods of Rancho Lucas, Sierra de los Cuchumatanes. *Steyermark 51370* (F; NY; US). **Jutiapa.** 1 km W San Cristobal. *Harmon 3336 y Dwyer* (MO; US). 7 km NE Jutiapa on CA-1. *Harmon 3346 y Dwyer* (MO). Vicinity of Jutiapa. *Standley 74985* (F). Between Jutiapa and La Burrera, NE Jutiapa. *Standley 75974* (A; F; MO). **Petén.** Tikal National Park, 6 km on Uaxactún Road. *Contreras 7653* (CAS; F; MO). Tikal National Park, bordering Aguada Ceibal. *Contreras 7696* (CAS; LL). Lake Yaxhá. *Gentry 8282* (GH; LL; MO). Tikal, in tinal, Aguada Pucte in Bajo de Santa Fe. *Lundell 15645* (CAS; F; LL; MO). **Santa Rosa.** Estanzuela. *Heyde 4017 y Lux* (F; GH; MO; NY; US). Plains of Llano Entero, SE Chiquimulilla. *Standley 78738* (A; F). Vicinity of Chiquimulilla. *Standley 79270* (F). **Sololá.** Patulul. *Heyde 6341 y Lux* (A; F; GH; MO; NY; US). **Sin Departamento.** *Heyde 794* (US). **EL SALVADOR.** **Ahuachapán.** Zalás. *Padilla 116* (US). **La Libertad.** Deiningering - on ridge. *Current 47* (MO). **La Paz.** San Juan Talo. *T.S.F. s.n.* (UC). **La Unión.** Vicinity of La Unión. *Standley 20892* (GH; MO; NY; US). **San Miguel.** Laguna de Olomega. *Standley 21048* (GH; US). **San Salvador.** San Salvador. *Calderón 928* (GH; MO; NY; US); *Fassett 28918* (F; GH; MO; US). Cantón Veracruz, Tonacaltepeque. *González 204 y Pérez* (MEXU). Tonacaltepeque. *González 212 y Pérez* (MEXU). **San Vicente.** Vicinity of San Vicente. *Standley 21664* (GH; US). Vicinity of San Vicente. *Standley 3480 y Padilla* (F). **Santa Ana.** Metapán, on road to Lago de Güija. *Carlson 1055* (F). Vicinity of Metapán. *Standley 3056 y Padilla* (F). Metapán. *Schwabe s.n. y Kailing* (MEXU). **Sin Departamento.** *Allen s.n.* (LL). **BELICE.** **Belize.** Gracie Rock, 1.5 mi S of Mile 22, Western Hwy. *Dwyer 10960* (CAS; F; MO; NY). Vicinity of Altún Ha, 35 mi N Belize on northern Hwy. *Long 3258* (MO). **Toledo.** Río Grande. *Gentle 4720* (LL; TEX). Río Grande. *Gentle 4823* (CAS; F; LL; MO). **Sin Distrito.** *Winzerling XI* (F; NY; US). Vicinity of Tower Hill. *Karling 33* (F; US). Honey Camp; Coastal Region. *Lundell 551* (DS; F; GH; MO; NY; UC; US). **HONDURAS.** **Choluteca.** 3 km W Yusguare. *Davidse 2420 y Pohl* (F; MO; NY). 8 km NE de Isla Zacate Grande. *Harlett 924* (MO). Llano de Choluteca, 2 km de ciudad Choluteca. *Molina 5486* (GH). Above Pespire. *Williams 15771 y Molina* (F; GH; NY). **Comayagua.** 14 mi SE Comayagua. *Webster 12571 et al.* (F; MEXU). **Isla de la Bahía.** Isla de Roatán. *Nelson 8750 y Cruz* (MO). **Valle.** Rocky canyon along Hwy CA-5 about 25 mi N San Lorenzo. *Dzieskanowski 3194 et al.* (MEXU; MO; NY; TEX). **Ratón Island beach.** *Molina 22785 y Molina* (F; NY). Planada del Puerto de San Lorenzo. *Molina 5399* (GH; US). Breñales secos de Goascorán. *Molina 5898* (F). **Amapala, Isla Tigre.** *Nelson 7740 y Martínez* (MO). **NICARAGUA.** **Boaco.** Boaquito, 2 km al N camino a Santa Lucía, carretera 47. Latitud: 12°28'N. Longitud: 85°44'W. *Moreno 10124* (MO). 2 km N Boaquito, camino a Santa Lucía. Latitud: 12°28'N. Longitud: 85°44'W. *Moreno 18109* (MO). **Granada.** Isla Zapatera, hacienda San Fernando, costado W de la isla. *Grijalva 2875 et al.* (MO). **León.** La Paz Centro, km 59 carretera nueva a León. Latitud: 12°18'N. Longitud: 86°42'W. *Moreno 24239* (MO). Along Hwy 12 ca 1 km SE of junction with Hwy 28 (first quebrada SE of junction). Latitud: 12°15'N. Longitud: 86°43'W. *Stevens 17265 et al.* (MO). Along Hwy 12 ca 1 km SE of Empalme Izapa. Latitud: 12°15'N. Longitud: 86°43'W. *Stevens 22876 y Krukoff* (MO). **Managua.** km 38 carretera al Rama, San Martín. Latitud: 12°18'N. Longitud: 86°01'W. *Moreno 10013* (MO). Camino a San Francisco Libre, entrada a la hacienda San Ramón. Latitud: 12°21'N. Longitud: 86°09'W. *Moreno 17926* (MO). Ca 4 km from Hwy 12 (Carretera vieja a León) on Hwy 10, near bridge of Río La Aduana. Latitud: 12°02'N. Longitud: 86°31'W. *Stevens 3361 y Krukoff* (MEXU; MO; NY). 20 mi NE Managua. *Webster 12465 et al.* (F; GH; MO). **Río San Juan.** Río Sábalo, 2 km W Santa Eduvigis. Latitud: 11°03'N. Longitud: 84°29'W. *Moreno 23078* (MO). **Zelaya.** ca 3 km N San Antonio and 1-2 km S San Martín. NE Nueva Guinea. Latitud: 11°45'N. Longitud: 84°21'W.

Nee 27805 y *Vega* (MO; NY). 0.5 km E San Antonio on trail to and nearly reaching San Miguel. Latitude: 11°45'N. Longitud: 84°21'W. *Nee 27867* y *Vega* (MO; NY). COSTA RICA. Alajuela. Los Loros, Costa del Pacífico. *Brenes 22043* (F; NY). Los Loros, Costa del Pacífico. *Brenes 22555* (NY). San Carlos, Florencia. *Haber 1853* et al. (CAS; F; MO; NY; TEX). 40 km N Bagaces, 4 km SW Agua Clara. Latitude: 10°48'N. Longitud: 85°09'W. *Liesner 3465* et al. (MO). Florencia-Ciudad Quesada. *Poveda 3946* y *Castro* (F). Cantón Aleñas; Concepción de Atenas. Región Pacífico tropical. *Smith P2484* (A; UC; US). 2 km S Bajo Rodríguez along new roadcut. *Uiley 5126* y *Uiley* (CAS; F; GH; MO; NY; US). Cartago. Terrenos del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba. *León 1595* (US). Puente Cajón, I.C.A., Turrialba. *Poveda 47* (MO). Guanacaste. Ca 10-12 km beyond Guayabo on road to Aguas Claras. At the base of the W flank of Volcán Miravalles. *Almeda 3144* et al. (CAS). Bahía El Coco, Bahía Playa Hermosa, and Sardinal. Latitude: 10°32'N. Longitud: 85°40'W. *Burger 7757* y *Burger* (F; MO; NY). Río Villa Viejo at Pan-American Hwy. *Haber 111* (MO; NY). NE-facing slope of Volcán Orosi. *Hatheway 1670* (NY). Parque Rincón de la Vieja. Hacienda Santa María; de la planta hidroeléctrica siguiendo el canal hasta "El Chaguite". Latitude: 10°48'N. Longitud: 85°19'W. *Herrera 849* (F). Santa Rosa National Park, 30 km NW Liberia. Latitude: 10°50'N. Longitud: 85°35'W. *Janzen 11728* (MO); *11769* (MO); *12142* (MO). Santa Rosa National Park. Río Guapote. Latitude: 10°50'N. Longitud: 85°36'W. *Liesner 4523* (MO). Hacienda La Pacifica, near Canas. *Seigler 12776* (NY). 12 mi S La Paz. *Spellman 514* et al. (F; GH; MO). P.N. Santa Rosa, camino a playa Naranjo. *Zamora 1053* y *Chavarría* (F). Heredia. Finca la Selva, the OTS Field Station on the Río Puerto Viejo just E of its junction with the Río Sarapiquí. SW trail about 1900 m S. *Hammel 11145* y *Trainer* (CAS; F; MO; NY). Puntarenas. La Garavita, route de Puntarenas a San Mateo. *Biolley 2641* (US). Helechales, Potrero Grande, Buenos Aires. *Gómez-Laurito 10838* (F). Near SE side of estuary of Río Barranca, Golfo de Nicoya. *Rosbach 3363* (GH). Near Río Aranjuez, about 10 km N Puntarenas. *Sauer 5345* y *West* (F). Jesús María. *Stork 3321* (F; UC). San José. El General Valley, vicinity of San Isidro el General. Thickets along Río Pejibaye, edge of Pejibaye town. *Molina 18241* et al. (F; NY). Basin of El General. *Skutch 5051* y *Barrantes* (CAS; F; MO; NY; US). Basin of El General. *Skutch 5203* (F; MO; NY; US). Zona Protectora La Cangreja Santa Rosa de Puriscal, from foot trail across Río Negro uphill to next quebrada and across. Latitude: 9°43'N. Longitud: 84°23'W. *Taylor 9734* et al. (MO). San Luis de Turribales. *Valerio 649* (F). Sin Provincia. Between Coyolar and Tárcoles. *Lanckester s.n.* (F). Tuis. *Pittier 12417* (NY; US). El Rosario, Santa Clara. *Pittier 13454* (F; GH; NY; US). San Joaquín de Cutras San Carlos. *Poveda 3641* et al. (F). PANAMA. Canal Zone. Barro Colorado Island. *Aviles X5* (F; MO). Govt. Reservation Ancon. *Bangham 607* (A; F). Pipeline route 6 mi from Gamboa cove. *Croat 16683* (F; GH; MO; NY). Barro Colorado Island, N Chapman Cove. *Croat 17031* (MO). Barro Colorado Island, large cove E Slothia I. *Croat 4937* (MO). Barro Colorado Island, cove N of present Chapman end. *Croat 5165* (F; MO; NY). Barro Colorado Island, large cove SW Slothia Is. *Croat 7354* (F; MO; NY). Barro Colorado Island, deep cove between Slothia Island and Colorado point. *Croat 8700* (F; MO; NY). Isla Perico. *D'Arcy 16240* (MO). On island beyond Fort Amador. *D'Arcy 6119* y *D'Arcy* (F; MO). Coastal Island beyond Fort Amador. *D'Arcy 9264* (NY). Ft. Kobbe. *Duke 4257* (MO). Madden Dam; Boy Scout Camp. *Dwyer 10* y *Hayden* (MO). Farfan Beach. *Dwyer 3067* (MO); *4693* (MO); *547* et al. (F; MO; NY); *7524* y *Hayden* (MO; UC); *Gentry 5501* (F; MO; NY); *Sullivan 575* (MO). Barro Colorado Island. First inlet S Barbour Point. *Foster 1074* (F; MO). Pipeline road. *Gentry 1447* (MO). Barro Colorado Island; near Slothia Island. *Gentry 1988* (MO; NY). Ancon Hill. *Holdridge 6534b*. (MO). Juan Díaz. *Hunter 252* (MO). Farfan Beach, from Thatcher Hwy to Palo Seco. *Lewis 308* et al. (GH; MO; NY; UC). Along the Trinidad river. *Pittier 3977* (GH; NY; US). Las Sabanas. *Pittier 6757* (F; GH; MO; NY; US). Balboa. *Standley 26084* (US). Farfan Beach area; Fort Clayton. *Tyson 1814* (MO). Barro Colorado Island, near new finca also flowers. *Zetek Z3904* (F; MO; US). Chiriquí. Trail from San Felix to Cerro Flor. *Allen 1953* (F; GH; MO; US). Coclé. Nueva Gorgona. *D'Arcy 6283* y *D'Arcy* (F; MO; NY). Along road from El Cope to the Panamerican Hwy. *Maas 2792* et al. (MO; NY). Aguadulce, vicinity Puerto Aguadulce. *McDaniel 14807* y *Cooke* (MO). Agua Dulce. *Pittier 4992* (US). Between Agua Dulce and the Chico river. *Pittier 5007* (GH; US). 5 mi S Anton on old road leading to coast. *Tyson 2572* y *Blum* (MO). Vicinity of La Venta. *Woodson 1706* et al. (A; F; MO; NY). Colón. Along dirt trail, 4 km NW of Salamanca, 13 km NE Buenos Aires. *Nee 9067* (F; MO). Between France Field, Canal Zone and Catival. *Standley 30291* (US). Darlén. Río Tuqueza below Quebrada Venado. *Bristan 1978* (MO). Isla Saboga. *Duke 10357* (MO; US). Near Punta Garachine. *Duke 10490* (MO). 1-4 mi N Pucro. *Duke 13028* (MO). Trail from Río Pucro to Quebrada

Maskia. *Duke 13071* (F; GH; MO; NY; TEX). Pueblo de Garachine; carretera entre Garachine-Sambu. Latitud: 8°05'N. Longitud: 78°20'W. *Herrera 829* (MO). **Herrera**. Pese. *Allen 796* (F; GH; MO; NY; US).

Panamá. Cerro Campana. *Antonio 1255* (MEXU; NY). Cerca de Burunga. *Austin 28* (MEXU; MO). Veracruz. *Blandón 3* (MO); *Bristan P19* (F; MO). A 50 m de la orilla de la carretera de Río Congo, una vez pasando el puente sobre este río. *Carrasquilla 201 et al.* (MO). Morro Island (off Tobago). *D'Arcy 6785* y *D'Arcy* (MO). Near top of Morro Island (off Taboga). *D'Arcy 6786* y *D'Arcy* (MO). Nueva Gorgona. *Duke 4532* (GH; MEXU; MO; UC). Interam Hgy. just E Bejuco. *Duke 4548* (GH; MO; UC). Taboga Island; sea wall opposite new hotel. *Dwyer 2808* (MO). Near road wash-out on Hwy up Cerro Azul. *Gentry 5508* y *Dwyer* (F; MO; NY). Cerro Campana. Latitud: 8°40'N. Longitud: 79°55'W. *Hamilton 4058 et al.* (MO). Bella Vista. *Killip 12036* (US). Farfan Beach area, Ezra Hurwitz Rd. ca. 1 mi from junction with Farfan Rd. Latitud: 8°50'N. Longitud: 79°32'W. *Knapp 2742* (MO). A 100 m de la Playa de Venado. *Mejía 2* (GH; MO). Morro Isl., just off N shore of Taboga Isl. *Mori 4079a et al.* (MO). Altos de Campana; a unos 435 m del Motel Sulin. *Méndez 227* (F; MO). Cerro Cabra above Vera Cruz. *Nee 10415* (MO; NY). 6 km SW Arraijan along old road to Bique. *Nee 6898* (F; GH; MO). Nuevo Emperador, entrada a Bulunga. *Peralta 25* (F). Sabana de Juan Corso, near Chepo. *Pintier 4513* (NY; US). Carretera de Nuevo Emperador, cerca de Arraiján. *Rivas de De Hoyos 8* (MO). Bella Vista. *Standley 25361* (US). Taboga Island. *Standley 27061* (MO; US). N Chorrera, along road to water falls. *Tyson 5936* (MO). Just S La Capitana. *Tyson 6765* (MO). Chepo. *Tyson 6775* (MO); *6776* (MO). Near Arraiján. *Woodson 1386 et al.* (A; F; MO; NY). Isla Taboga. *Woodson 1495 et al.* (A; F; MO; NY). Between Pacora and Chepo. *Woodson 1668 et al.* (A; F; MO; NY). **San Blas**. Frente a Isla Miria Ubigandup, camino Sangandi. Latitud: 9°26'N. Longitud: 78°54'W. *Herrera 314* y *Harris* (MO). Cangandí, upstream of village. Latitud: 9°24'N. Longitud: 79°24'W. *News 5746 et al.* (MEXU; MO). **Sin Provincia**. *Hayes 309* (NY). Vicinity of El Llano. *Duke 5864* (MO). Taboguilla Island. *Miller 2016* (US). Penonome and vicinity. *Williams 348* (NY; US). **COLOMBIA**. *Lehmann 8651* (A; F; GH; NY). *Muis 989* (F). Antioquia. **Municipio: Anorí**. Vía Providencia - Toma de Algibes, a lo largo del Río Anorí. Latitud: 7°18'N. Longitud: 75°08'W. *Callejas 4587 et al.* (MO; NY; US). Corregimiento de Providencia, Valle del Río Anorí, entre Dos Bocas y Anorí; between Providencia and Charcón, Providencia hydroelectric station. *Soejarto 2956* (F; GH). **Municipio: Caucaasia**. Road to Nechí; ca 14 km from Caucaasia-Planeta Rica road; Hacienda Candelaria; remaining patches of secondary forest and pasture ca 0.5 km N of house. Latitud: 8°02'N. Longitud: 75°11'W. *Brant 1252* y *Escobar* (MO; NY). Vía Caucaasia-El Bagre. km 46 de Caucaasia SE, vereda La Ilusión. Latitud: 7°60'N. Longitud: 74°50'W. *Callejas 4445 et al.* (MO; NY). **Atlántico**. Bellavista, Barranquilla. *Dugand 1102* (F; US). La Florecilla Hill, near Usiacurí. *Dugand 1123* (F). Costa del Caribe, entre Baranoa y Galapa. *Dugand 3440* (NY; US). Entre Palmar de Varela y Ponedera, hacienda "El Paraíso", orillas del río Magdalena. *Dugand 4538* (US). Near Barranquilla. *Dugand 464* (F). Costa del Caribe, entre Baranoa y Galapa. *Dugand 5783* (NY). Costa del Caribe, Barranquilla, barrio "Altos del Prado". *Dugand 6085* (US). Puerto Colombia. *Dugand 629* (F). Costa del Criba, carretera a Puerto Colombia, km 6. *Dugand 6465* (US). Costa del Caribe, entre Las Flores y La Playa. *Dugand 6532* (US). Usiacurí, Barranquilla and vicinity. *Elias 279* (GH; NY). Barranquilla. *Elias 1087* (F; NY; US). Road between Puerto Colombia and Barranquilla. *Niemeyer 219* (US). Barranquilla. *Paul 24* (US). **Bolívar**. **Municipio: Arjona**. N Arjona. *Killip 14553* y *Smith* (GH; NY). 2 km ESE of Arjona on road to Piedras. Latitud: 10°15'N. Longitud: 75°21'W. *Zarucchi 4136* y *Cuadros* (MO; NY). **Municipio: Cartagena**. Vicinity of Cartagena. *Heriberto 101* (NY; US). ca 7 km SW of Arroyo Grande. Latitud: 10°36'N. Longitud: 75°24'W. *Zarucchi 3882* y *Cuadros* (MO; NY). **Municipio: Turba**. *Cuadros 1387* (MO). **Sin Municipio**. Vicinity of Turbaco. *Heriberto 466* (F; US); *Killip 14198* y *Smith* (A; GH; NY). Buenavista, E Sincé. *Pennell 4008* (F; GH; NY; US). Alrededores de Corozal: Palmito. *Romero Castañeda 9366* (NY). **Chocó**. **Municipio: Acadí**. Corregimiento de Unguía. Reserva indígena Cuna de Arquia. *Forero 1905 et al.* (MO; NY). **Municipio: Riosucio**. Parque Natural Nal. Los Katyos. Camino Tilupo, Alto vía Sautatá, desviando por el camino a Tilupo salto parte baja. *León 532* (MO). Parque Natural Nal. Los Katyos. Cacarcas camino a Cristales. *León 637* (MO). **Gaujira**. Arroyo Paula, Serranía de Macuira. Latitud: 12°00'N. Longitud: 71°00'W. *Bernal 70* y *Sugden* (US). Vía Río-hacha-Cuestecitas, km 15. *Cuadros 2378* (MO). En la vecindad de la rancharía "Napaipa". *Saravia 582* y *Johnson* (US). **Hulla**. **Municipio: Baraya**. Carretera a La Troya, quebrada La Nutria. *Llanos 3b.* (MO). **Municipio: Villavieja**. Quebrada La Tatacoa. *Llanos 458* (MO). **Sin Municipio**. 11 km S Gigante. *Gentry 9193 et al.* (MO; NY). Río Cabrera to Villavieja. *Rusby 370* y *Pennell* (F; NY). **Magdalena**. Lindación. *Castaneda*

363 (MO). Chimichagua, 30 km NE El Banco. *Haught 2227* (F; US). Becerril. *Haught 3673* (US). On road from Richacha to Camarones. *Haught 3881* (A; F). Santander. Vicinity of Barra Bermeja (El Centro). *Haught 2843* (DS; F; MO; US). **Tollma**. Guamo, vereda La Chamba, junto a la quebradita Inga. *Uribe Uribe 3892* (NY). **Sin Departamento**. **Provincia: Mariquita**. Melgar. *Triana 3278* (F). **Provincia: Panamá**. Paillilla. *Sucre 122* (US). Río Guachicono, Cauca. *André 2923* (F; NY). Honda. *Ariste-Joseph A362* (US). Coqueta: Florencia. *Camilo 76* (GH). Between Carapa and Balanca, vicinity of Arroyo Jubilado. *Dugand 509* (A; F). Villeta, Cundinamarca. *Kalbreyer 2039* (F). Tolima, Río Cabrera. *Lehmann 2366* (F; US). Intendencia Meta, Villavicencio. *Pennell 1401* (F; GH; NY). Nariño (Cund-ca). *Pérez Arbeláez 402* (US). Santa Marta. *Smith 349* (A; F; GH; MO; NY; TEX; UC). **PERU**. **Pachitea**. **Departamento: Huánuco**. **Distrito: Puerto Inca**. Carretera marginal ca 14 km from a point across the Río Pachitea from Puerto Inca. Latitud: 9°31'S. Longitud: 74°58'W. *Smith 1305* (F; MO). **Tambopata**. **Departamento: Madre de Dios**. Más arriba de Moho en la quebrada Juliaca e inicio al W de las pampas del Río Heath en la frontera con Bolivia. Latitud: 12°30'S. Longitud: 68°40'W. *Núñez 9753 et al.* (MO). **San Martín**. **Departamento: San Martín**. Tarapoto. *Woytkowski 35081* (F; MO). **Sin Provincia**. **Departamento: Loreto**. Varadero de Mazan from Río Amazonas to Río Napo. *Croat 19370* (MO). Along Río Itaya, Río Masana. *Williams 158* (F). **Departamento: Cajamarca**. Camino entre Chinama y la Hda. de Succha. *Raimondi 92341* (F). **ECUADOR**. El Oro. Below Piñas. *Asplund 15836* (NY). Along the Río Ambocas (a br. of the Río Puyango). About 20 km S Zaruma near the El Oro - Loja border. *Camp E142* (NY). Zaruma basin; Río Luis near Puente F. Paez, 10 km S Portovelo. *Fosberg 22968* y *Giler* (NY; UC; US). Road Zaracay - Las Piedras. *Harling 15638 et al.* (US). At Piedras, about 3 km along new trail. *Little 6624* (F; UC; US). along Río Amarillo, upstream from Portovelo. *Steyermark 54031* (A; F; MO). **Esmeraldas**. Trip across Río Quinde. *Little 6250* (F; NY; UC; US). Guayas. Capeira, km 21 Guayaquil to Daule. *Dodson 12657* y *Gentry* (MO; US). Capeira, km 21 Guayaquil to Daule. *Dodson 12886* y *Dodson* (MO; US). Capeira, km 21 Guayaquil-Daule. El Limonal, below La Toma. In Matapalo Creek. *Dodson 13124* y *Embree* (F; MO; US). Capeira, 22 km N Guayaquil from the border to El Oro. Latitud: 2°00'S. Longitud: 79°58'W. *Gentry 54846* y *Dodson* (MO; NY). Loja. Road Loja-Zaruma, ca. 2 km from the border to El Oro. *G. Harling 15468 et al.* (US). **Napo**. Cantón Archidona. Región al SE del Volcán Sumaco. Carretera Hollín-Loreto, km 65. Cerca al pueblo de Huaticocha. Latitud: 0°44'S. Longitud: 77°28'W. *Alvarado 294* (MO). Pastaza. Vía Auca, 115 km S Coca, 10 km S de la frontera Napo-Pastaza; cerca del río Tigüino. Carretera de Petro-Canada en construcción. Latitud: 1°15'S. Longitud: 76°55'W. *Hurtado 1363 et al.* (MO). 10 km S del límite Napo-Pastaza. Vía Auca cerca del Río Tigüino, al S del Pozo Tigüino 2. Latitud: 1°15'S. Longitud: 76°55'W. *Palacios 3495* (GH; MEXU; MO; NY). **Pichincha**. Reserva Forestal ENDESA, Río Silanche: "Cooperación Forestal Juan Manuel Durini", km 113 de la carr Quito-Pto. Quito, 10 km N de la carr principal. Latitud: 0°05'N. Longitud: 79°02'W. *Jaramillo 6577* (F; MO). **VENEZUELA**. **Territorio Federal Amazonas**. **Departamento: Atures**. Afloramiento granítico al N de Caño Garcitas, unos 20 km S Pto. Ayacucho. Latitud: 5°33'N. Longitud: 67°33'W. *Carnevali 1478* y *Guanchez* (MO; US). **Territorio Federal de Amazonas: Serranía de Coromoto**. Sector El Tobogán, a 37 km S de Pto. Ayacucho. Entre afloramientos graníticos de la formación Parguaza. Latitud: 5°24'N. Longitud: 67°35'W. *Cuello 357* (MO). **Anzoátegui**. Entre Barcelona y Cumaná. *Aristeguieta 4713* (NY). **Aragua**. Camino entre San Sebastián y Camatagua / Maracay. *Montaldo 3493* (F; US). **Bolívar**. **Distrito: Heres**. Campamento Guri, cerca del cerro Arimagua. *Fernández 1029* (MO). **Distrito: Piar**. Isla redonda. Lago de Guri (Sector las Carolinas). 15 km E Presa R. Leoni. Latitud: 70°40'N. Longitud: 62°51'W. *Aymard 10132 et al.* (NY). Vía San Pedro de las Bocas. NW El Manteco. *Delascio 7298* y *Liesner* (MO; NY). **Sin Distrito**. Entre el pueblo de El Dorado y caserío del km 88. A lo largo de las tronchas que conducen a las minas La Lira y Corazón de Jesús. *Blanco 592* (MO; NY; US). A lo largo de la pica maderera entre el Caño Maracayra y el Campamento La Esperanza. Reserva Forestal La Parguaza. *Blanco 754* (US). 20 km S El Dorado. *Meijeraan 21* (US). Reserva Forestal Imataca. Carretera Casa Blanca-San Martín de Turumbán (sector río Cuyuni, Anacoco). *Stiergios 5891 et al.* (MO; NY). 1 km S Quebrada la Flore, affluent of Río Ore, affluent of Río Parguaza. Latitud: 6°17'N. Longitud: 67°05'W. *Steyermark 131645 et al.* (MO). Vicinity of Los Patos, 2 km SE of Los Patos, N Río Hacha, about 15 km N Río Supamo, 30 km S El Manteco. *Steyermark 86987* (NY). Between Rancho Alegre and base of Aльтиplanicie, on trail to Quebrada Cabeza Burro, 5 km E Las Chicharras, 47 km N Tumeremo. Aльтиplanicie de Nuria. *Steyermark 89360* (F; NY). **Carabobo**. Carretera Trincheras - El Cambar. *Bentlez de Rojas 329* (F). Serranías de San Joaquín. *Ferrari 433* (NY). Hacienda de

Cura, near San Joaquín. *Pittier 7919* (GH; US). Hacienda Marturet, entre La Entrada las Mucheras y Las Trincheras. *Williams 346* y *Alston* (F; MO; NY). Distrito Federal. Caracas Botanical Garden. *Berry 410* (MO); *521* (MO). Arriba de Antimano. *Carreño s.n.* (F). La Guayra - Caracas. *Kuntze 1372* (NY). Cerro Naiguatá, arriba del puebl de Naiguatá: vecindad de Quebrada Basenilla, 6 km SW de los tanques de la electricidad de Caracas (Cocuizal). *Steyermark 91897* (NY). SW Valle de Caracas, Escuela de Biología, Arboretum. Latitud: 10°30'N. Longitud: 66°53'W. *Vidal 6* (NY). *Guarico*. 10 km S de Sombrero. *Aristeguieta 2303* y *Hernande* (F). Altagracia de Orituco - Taguay (Carretera hacia Carmen de Cura). *Aristeguieta 6396* y *Agostini* (F; NY). El Sombrero. *Curran 171m.* (NY). Cercanías de Ortiz. *Rodríguez 62* (F). Lara. Distrito: *Palavecino*. Entre Terapeima y Cabudare. *Steyermark 103431 et al.* (F; NY; US). Miranda. Distrito: *Brión*. Bordeando Laguna Grande, área del terminal planeado según Proyecto S.A.A.M. (LAGOVEN). Latitud: 10°33'N. Longitud: 66°04'W. *Berry 3776 et al.* (MEXU; MO). Distrito: *Federal*. Colinas de Bello Monte, Arboretum de la Escuela de Biología. Latitud: 10°28'N. Longitud: 66°53'W. *Castillo 1102* (MO). Petare and vicinity, near Caracas. *Pittier 9784* (GH; NY; US). *Sin Distrito*. Cerca de El Hatillo. Latitud: 10°27'N. Longitud: 66°48'W. *Colella 1050 et al.* (MO). Monagas. Just S Caicara on road to Josepin. *Gentry 14930* y *Berry* (MEXU; MO; NY). Paraguaná. Cerro Sta. Ana, arriba del puebla Sta. Ana. *Falcón 76* (MO). Portuguesa. Distrito *Guanare*. Mesa Alta, terrenos de la UNELLEZ. Latitud: 9°40'N. Longitud: 69°49'W. *Ortega 1126 et al.* (MO). *Sin Distrito*. Alrededores de Acariagua. *Cardona 4005* (US). Acariagua, Pozo Blanco, Estación Biológica. *Ortega 640* (F). Sucre. Distrito: *Sucre*. Bordeando el Golfo de Santa Fé, W de Santa Fé, en el sitio Punta Cochaima. *Steyermark 107844 et al.* (F; MO; NY). *Sin Distrito*. Península de Araya, ca. 4 km W Caimancito to close to divide. Latitud: 10°36'N. Longitud: 63°57'W. *Liesner 12151* y *González* (MO). Isla Los Venados: lado occidental, S Playa las Barracas Azules. *Steyermark 108311 et al.* (F). Lado oriental de la carretera, 4 km SW Gamero, entre la Quebrada Elvira en el Cerro La Europa y Quebrada Buena Vista, ca. 20 km SE Cumaná. *Steyermark 108653 et al.* (MO; NY; US). *Táchira*. Distrito: *Capacho*. Arriba de Peribeca, hacia el Topón. *Bono 4949* (MO). Yaracuy. Distrito: *Nirgua*. Picacho de Nirgua. *Bentley 2359* (F; MO). *Sin Distrito*. Above Salom. *Steyermark 114173 et al.* (MO). Zulia. Distrito: *Baralt*. Carretera Maracaibo-Carora, alrededores de El Venado, en la finca del señor Jesús Salas. *Bunting 5343* (NY). Distrito: *Bolvivar*. Parque Las Yaguazas, W de la carretera internacional, entre Cabimas y Ulé. *Cooper-Smith 929* (NY). Distrito: *Mara*. Vía que conduce entre Carrasquero y Playa Bonita. *Bunting 9967* (NY). Distrito: *Maracaibo*. Carretera La Concepción-Las Cuatro Bocas-Carrasquero, entre km 19 y 22 hacia Las Cuatro Bocas (km 27). *Bunting 5905* (NY). Distrito: *Miranda*. Carretera Maracaibo-Altagracia, en km 8 N del desvío de la carretera Maracaibo-Coro. *Bunting 5489* (NY). *Sin Distrito*. Vicinity of Perijá. *Tejera 23* (US). Sin Estado. *Moritz s.n.* (GH). *Pittier 9787* (A). Isla Margarita: Macaúo - Cerro Soledad. *Bermerdi 2505* (F; MO). Nueva Esparta. Guayamin. *Gines 3206* (US). Nueva Esparta. Tragafete. *Gines 3536* (US). Las Cujobas. *Saer 525* (F). ANTILLAS. Nueva Grenada. *Triana s.n.* (MO; NY). *Martinica*. *Duss 1462c.* (NY). *Hahn 1549* (UC). *Trinidad*. *Prestoe s.n.* (NY). *Sieleer 35* (F). *Sin colector 1037* (US); *2477* (US); *423* (US). Chacachacare Island. *Britton 1724* y *Hazen* (GH; NY). Chacachacare. *Britton 2686 et al.* (GH; NY; US); *Sin colector s.n.* (NY). W end of Monos Island. *Britton 2729 et al.* (GH; NY). Gasparre Island. *Broadway 9421* (NY). Pt. Gourde. *Ramcharan 604* (NY). Island of Monos, Domus Bay. *Skovsted 27* (MO). GUAYANNE FRANCESA. *Gabriel s.n.* (F). *Leprieur 389?* (A; F; GH). *Poiteau s.n.* (F). *Prieur s.n.* (NY). Vicinity of Cayenne. *Broadway 252* (GH; NY). Matabon Hill, Grant's Road, Vicinity of Cayenne. *Broadway 642* (GH; NY). Pied du versant SE Monts de l'Observatoire, a 1 km env. l'Ouest de Ouanary. *Granville 6715* (MO). Camp. No.3 - Roche No.1 Akouba Booka goo Soula - Bassin du Ha 500m au SW. Latitud: 2°36'N. Longitud: 54°01'W. *Granville 9774a et al.* (NY; US). Camp. No.4 - Roche No.3 Monpé Soula - Bassin du Haut- Marouini 5km a l'Ouest. Latitud: 2°39'N. Longitud: 54°05'W. *Granville 9931 et al.* (NY; US). Ile de Cayenne, route de Cabassou. *Hallé 853* (US). Mont Baduel - Ile de Cayenne. Latitud: 4°55'N. Longitud: 52°19'W. *Hoff 5155* (NY). Montagne du Mahury. *Moretti 465* (US). Talus de la route du Tigre, à gauche dans les 1.º et 2.º me virage en venant de Cayenne. *Oldeman 3218* (NY). Route de Larivot - Ile de Cayenne. *Oldeman B2877* (NY). Carrière, km 4 route de la Madeleine, Ile de Cayenne. *Oldeman B2904* (NY). Route de Stoupan, Ile de Cayenne. *Oldeman B3487* (US). Cayena. *Poiteau s.n.* (F). Cayenne. *Prieur s.n.* (F). Entre Saint Laurent et Garra. *Schnell 11310* (MO; NY; US). SURINAM. *Schmeuní s.n.* (NY). Charlesburg, N Paramaribo. *Florschütz 1685* y *Florschütz* (NY). Charlesburg Rift, 3km N Paramaribo. *Maguire 22726* y *Stahel* (A; F; MO; NY; US). Charlesburg Rift, 3km N Paramaribo. *Maguire 22783* (F; NY). Zanderij I. *Utrecht 217* (NY; US).

GUYANA INGLESA. *Richard s.n.* (GH). *Schomburgk 813* (NY; fotografia de KEW). Stand 6. S bank of Ikuwalli R. *Goodland 415* y *Maycock* (NY; US). *Rupununi River*; *Karanambo*. Latitud: 3°45'N. Longitud: 59°20'W. *Maas 7178* et al. (F; NY). **BRASIL.** *Glaziou 18309* (F). *Martii 110* (MO). *Martius 995* (F; NY). *Ridel 370* (F). *Schüch s.n.* (NY). **Amapá.** Município: Macapá. Vila de Maruanum. *Rabelo 1145* (NY). **Sin Município.** Road to Amapá, km 134, Agua Azul. *Pires 52289* y *Cavalcante* (MO; NY; US). Quadrícula SB-22-VA- Ponto 44, próximo Santana. *Rosa 4284* y *Santos* (NY). **Amazonas.** Município: Manaus. Manaus, loco Cachoeira Grande. *Ducke 143* (A; F; MO; NY); *Ducke 369* (A). Cachoeira Grande. *Ducke 143a* (UC). Along road to Aleixo. *Krukoff 7919* (A; F; MO; NY). **Bahia.** Município: Itirucu. Rodovia-BA 250, que liga o entroncamento de Jaguaguara (BR 116) a Maracás, km 6. *Mattos Silva 2224* et al. (NY; US). Município: Santa Cruz Cabralia. Estação Ecológica Pau Brasil, 14 km NW Porto Seguro. Latitud: 16°23'S. Longitud: 39°15'W. *Webster 25049* (TEX). Município: Uná. BR 101 km 9 de São José a Uná. *Santos 3710* y *Silva* (F). **Sin Município.** Espigão Mestre, ca 100 km WSW of Barreiras. *Anderson 36816a* et al. (NY; US). Entre Itirucu e Maracas. Zona da mata. *Belém 222* y *Mendes* (NY). Cerca Igreja Vilha. *Blanchet 3259* (F; NY). 40 km da estrada de Itambé para Encruzilhada. Região da Mata de Cipó. *Carvalho 2119* y *Chautems* (NY; US). Santa Cruz Cabralia. Res. Bio. Pau-Brasil. *Eupunino 161* (US). Ibyguara, Serra Sincora. *Frões 12643* (A; NY). Estrada de Ibyguara a Mucugê. *Frões 20106* (NY; US). Entre Ibyguara a Mucugê, Serra Sincorá; Caatinga. *Frões 20228* (F; NY). Serra do Rio do Contas. On road to Abaira, ca 8 km to N of the town of Rio do Contas. Latitud: 13°33'S. Longitud: 41°47'W. *Harley 15247* et al. (MO; NY). Basin of the Upper São Francisco River, fazenda Imbuzeiro da Onca, ca 8 km Bom Jesus da Lapa, on by-road to Calderão. Latitud: 13°09'S. Longitud: 43°22'W. *Harley 21542* et al. (NY). Coastal Zone. Just S of Maracá. Latitud: 14°10'S. Longitud: 39°00'W. *Harley 22121* et al. (NY). Conquista km 5 a 10da rod. Rio-Bahia ão N. *Santos 2247* (US). Ceará. Município: Pacatuba. Sítio Pitaguari, serra. *Elias de Paula 1262* y *Mendoza* (F). **Sin Município.** Serra de Meruêca, parte baixa. *Guedes 541* (US). Serra Grande. *Löffgen 229* (F). **Distrito Federal.** Bacia do Rio São Bartolomeu. Altos do Riveirão Papuda. *Heringer 6903* et al. (MO). Fundação Zoobotânica, Brasília. *Heringer 8869* (US). Corrego Landim, ca 25 km N Brasília. *Irwin 13980* et al. (F; NY). Perto do Rio das Salinas. Latitud: 15°31'S. Longitud: 47°57'W. *Kirkbride 3931* (F; NY). Perto do Rio das Salinas. Latitud: 15°31'S. Longitud: 47°57'W. *Kirkbride 3945* (F; NY). Córrego Lage. *Pereira 17* (MO). Córrego Rajadinha, margem da rodovia DF-15. *Pereira 255* (MO; US). Córrego Rajadinha, margem da rodovia DF-15. *Pereira 256* (MO). Bacia do rio São Bartolomeu, braco direito córrego Rajadinha. *Pereira 306* (MO). Jacarepaguá, Estrada da Boiuna Sítio S. José. *Pereira 4855* (F; NY; OA?). **Guanabara.** *Plowman 2788* y *Sucre* (GH). Mata do Jardim Botânico. *Constantino 24393* (F). Fondos do Palacio das Larangeiras. *Duarte 6262* (F). Monte Corcovado. Estr. da Vista Chinesa. *Lanna Sobre 1897* (F). Subida para o Pico da Tijuca. *Sucre 7519* (US). **Maranhão.** Município: Barra do Corda. Suja-pé, 12 km S Barra do Corda, W bank and slopes above the Rio Corda. Latitud: 5°34'S. Longitud: 45°15'W. *Schatz 860* et al. (F; MO; NY). Município: Santa Luzia. 27 km S Entroncamento, the intersection of Hwy 006 and Hwy 222, along Hwy 006. Latitud: 4°23'S. Longitud: 46°14'W. *Schatz 942* et al. (F; GH; MO; NY). **Mato Grosso.** Fazenda Cachimbo. *Cordeiro 1211* (US). Pantanal. Rio Paraguai, Fazenda Acurizal. *Schaller 109* (NY). Rio Jurueña, Aripuaña, Fentanilha, estrada para Aripuaña. *Silva 3226* y *Maria* (MO; NY). Aripuaña 245 da BR 174 Projeto Juina. Linha 4. *Silva 4310* y *Pinheiro* (MO). **Minas Gerais.** *Claussen s.n.* y *Delemart* (DS). *Regnell I:293* (F; US). Município: Caparaó. Vale Verde, Rio Caparaó. *Hatschbach 55443* et al. (US). Município: Corinto. Fazenda do Diamante; Corrige Manuel Agustin. *Mexia 5560* (A; CAS; F; GH; MO; NY; TEX; UC). Município: Bello Horizonte. Cardoso. *Mello Barreto 3573* (F). Serra do Taquaril. *Mello Barreto 3581* (F). Estação Experimental. *Mello Barreto 3582* (F). Freitas. *Mello Barreto 3629* (F). Engenho Nogueira. *Mello Barreto 10368* (F). Bello Horizonte, Jardim Botânico. *Krapovickas 33394* y *Cristóbal* (MO). Município: Itujubá. Hiassó, Estrada. *Macedo 3818* (MO; US). Município: Nova Lima. Campinas. Serra da Mutuca. *Assis 5715* (GH). Serra da Mutuca. *Assis 5723* (F; GH). **Jambreiro.** *Williams 5009* (F; GH). **Jambreiro.** *Williams 5011* (F; GH). Município: Vicosá. Fazenda do Paraíso; Pau de Páina. *Mexia 5471* (A; CAS; F; GH; MO; NY; TEX; UC). **Sin Município.** *Claussen 1356* (NY). Carandaí. *Duarte 6347* (NY). Lavras. *Heringer 40414* (F). State Agricultural School, Vicosá. *Irwin 2105* (NY; UC). State Agricultural School, Vicosá. *Irwin 2672* (DS; F; NY; TEX; UC). **Paraliba.** Areita; Escola de Agronomia do Nordeste. *Cohelo de Moraes 861* (GH; US). **Pará.** Município: Bragança. 13 km N Bragança by road; Campo de Baixo. Latitud: 0°59'S. Longitud: 46°15'W. *Davidse 18041* et al. (GH; MO; NY). Bragança, capoeira. *Silva 59730* (F; GH; LL). Município: Conceição do Araguaia. Range of low hills ca 20 km W of

Redenção, near Corrego São João and Troncamento Santa Teresa. Latitud: 8°03'S. Longitud: 50°10'W. *Plowman 8560 et al.* (NY; MO). Range of low hills ca 20 km W of Redenção, near Corrego São João and Troncamento Santa Teresa. Latitud: 8°03'S. Longitud: 50°10'W. *Plowman 8796 et al.* (GH; MO; NY). **Município:** Tapary on the Tapajós river. *Dahlgren 20* and *Sella* (F; GH; US). Tucuruí, margem esquerda do Rio Tocantins, BR 422, km 45, antiga estrada de ferro Alcobaca. *Lisboa 1343 et al.* (NY). Estrada de Ferro Belém-Bragança: Traqueateua. *Pires 186* (NY). Itaituba, Rio Tapajós. *Pires 4056* (NY). Quatipurú, margem da estrada Capanema-Quatipurú. *Rodrigues 5127* (US). Río Tocantins, Tucuruí, Breu Branco. *Silva 3484* y *Bahia* (NY). **Paraná. Município: Cerro Azul.** Río do Turvo. *Hatschbach 10833* (US). Cab. do Rib. do Tigre. *Kummrow 1680* (CAS; TEX). Road from Cerro Azul to Mato Preto. Latitud: 24°50'S. Longitud: 49°10'W. *Landrum 4089* (MO; NY). **Município: Laranjeiras do Sul.** km 127. *Hatschbach 20625* y *Guimaraes* (NY; UC; US). **Município: Rio Branco do Sul.** Ribeirinha. *Hatschbach 18087* (F; GH; MO; NY; UC; US). **Município: S. José dos Pinhães.** Malhada. *Hatschbach 6646* (NY). **Sin Município.** Jaguariyahya. *Dusén 17102* (F). Tres Barras. *Dusén 17505* (GH; MO). Marechal mallet (Gisenbahust). *Dusén 3052* (F). *Dusén 3204* (NY). Near Tigre Preto, ca 25 km S Marmeleiro. *Lindeman 1317* y *Hass* (NY). **Pernambuco.** Tapera. *Pickel 3248* (F; GH). 90 km W Recife. *Steyermark 53893 et al.* (NY). **Río Grande do Sul. Leite 2220** (F). Palmeira, Boipreto. *Bornmüller 732* (A; GH). Vila Oliva, S. Fr. de Paula. *Buck 35421* (MO). San Salvador, Montenegro. *Henz 35646* (MO; NY). Nova Prata - Horto Florestal. *Longhi 6029* (NY; US). Farrroupilha - São Roque. *Wasum 4054 et al.* (NY); *Wasum 5169 et al.* (F; NY). **Río de Janeiro.** Parque Nacional do Itatiaia. *Lindeman 4187* y *Hass* (NY). Río de Janeiro. *Martius s.n.* (GH). Near Hotel Internacional, Río de Janeiro. *Popenve 143b.* (GH; NY). Río de Janeiro. *Vauthier 234* (GH). Environs de Río de Janeiro. *Weddel 93* (NY). Near Río de Janeiro. *Wilkes s.n.* (NY). **Santa Catarina. Município: Caxambu do Sul.** Near Caxambu do Sul. Latitud: 27°11'S. Longitud: 52°52'W. *Smith 14076* y *Klein* (TEX). **Município: Chapecó.** Dionísio Cerqueira. *Reitz 4712* (NY; US). **Município: Curitiba.** 49 km W Curitiba and Campos Novos toward Campos Novos. *Smith 8337* y *Klein* (NY; US). **Município: Dionísio Cerqueira.** Tracotinga, 20 km W Río Capetinga on road to Dionísio Cerqueira. *Smith 9636* y *Klein* (F). **Município: Lajes.** Morro do Pinheiro Seco. *Reitz 14922* y *Klein* (NY). Morro do Pinheiro Seco. *Reitz 6586* (NY). **Município: Porto União.** 30 km S Porto União. *Smith 10835* y *Klein* (UC). **Município: São Miguel do Oeste.** 2 km NW São Miguel do Oeste. Latitud: 26°42'S. Longitud: 53°32'W. *Smith 14141* y *Klein* (GH; MO; NY; UC). **Sin Município.** Trindade - Fundo Campos - Tercasa, Fplis. *Bresolin 1140* (US). Ibirama. *Geviski 95* (NY; UC). Ouro Verde (cir. Santa Catarina). *Gurgel 22056* (US). Jordão, Governador Celso Ramos. *Klein 10003* y *Bresolin* (US). Riosinho, Bom Retiro. *Reitz 2801* (F; NY; UC; US). Ibirama. *Reitz 3738* y *Klein* (GH; NY; UC). **São Paulo. Município: Ubatuba.** 10 km do Río Acaraú e 2 km do Instituto Oceanográfico. *Fontella 108* y *Moura* (US). **Sin Município.** São Paulo (Loreto) Forestry Service. *Andrade 177* (F). Forest at camping facility, Represa Atabainha Lake, ca 21 km W Igaratá off Dom Pedro Hwy between Campinas and Jacarei. Latitud: 23°25'S. Longitud: 46°05'W. *Gentry 49228* y *Zardini* (NY). Vila Cerqueira. *Hoehne 2056* (F; GH; NY). Itú. *Hoehne 31415* (F). São Sebastião. *Löfgren 11451* (F). Franca. *Löfgren 11452* y *Edwall* (F). Pau a Pique, Capivari. *Maia 6687* (UC). Campinas, rua Paula Bueno. *Santoro 864* (UC). Campinas. *Viegas 4196* (CAS). **Sin Estado. Provincia: Piauí.** *Gardner 2195* (F; GH; NY). **Município: Jaboticatubas.** Encruzilhada para Jaboticatubas - entrada do Cipó. *Mello Barreto 10571* (F). Bahía ad Jacobine. *Blanchet 3724* (F; MO). Serra dos Orgãos. *Gardner 450* (GH; NY). Restingas de coccaia pres de lac de Marica. *Guillemin 204* (NY). Horto Botánico, Cantareira. *Hammar 11450* (F). Montenegri Pareci Novo. *Henz 32761* (LL). Serra dos Orgos. *Ridel s.n.* y *Luschnath* (F). **BOLIVIA. Vaca Díez. Departamento: Beni.** 5-10 km NW Guayamerín on road to Cachuella Esperanza. *Anderson 11930* (NY; US). Vicinity of the Chacobo village Alto Ivón. Latitud: 11°45'S. Longitud: 66°02'W. *Boom 4536* (F; GH; MO; NY). 3 km E Riberalta on road to Guayamerín, then 2 km SE of side road. Latitud: 11°00'S. Longitud: 66°05'W. *Solomon 7973* (MO; NY). S. Yungas. **Departamento: La Paz.** Basin of Río Bopi, San Bartolome (near Calisaya). *Krukoff 10544* (A; F; MO; NY). **PARAGUAY. Balansa s.n.** (F). *Hassler 12191* (F). **Amabay.** In nemore subcollino ad septentrionem Cerro Corá monumenti. *Bernardi 19175* (F; NY). In altiplanitie et declivibus Sierra de Ambambay. *Hassler 9934* (A; NY). **Central.** Jaguarón, base del monte Oratorio. *Krapovickas 12282 et al.* (MO; UC). Jardín Botánico y Zoológico, Trinidad, Asunción. Reserva Natural. Latitud: 25°20'S. Longitud: 57°28'W. *Pérez 33* (MO). Tarumandy, camino bosque A San Bernardino. *Schinini 4722* (UC). Jardín Botánico de Asunción. *Schinini 4725* (GH). Nembu, Loma con Pozo de Senasa. Latitud: 25°22'S. Longitud: 57°36'W. *Vavrek 518* y *Vavrek* (MO; US).

Cordillera. Tobatí, Cerro Tobatí. *Degen 718* (MO). 10 km W Arroyos y Esteros. Latitud: 25°08'S. Longitud: 57°10'W. *Zardini 16295* y *Veldsquez* (MO). Cerro Tobatí. *Zardini 4257* y *Degen* (MO). Cerro Zanja Jhú, 1 km E road from Route 1 to Atyra, 3 km before Atyra. Latitud: 25°13'S. Longitud: 57°09'W. *Zardini 5126* (MO). Cerro Zanja Jhú, 1 km E road from Route 1 to Atyra, 3 km before Atyra. Latitud: 25°13'S. Longitud: 57°09'W. *Zardini 6215* (MO). *Gualra*. A 6 km de Melgarejo hacia cerro Acatí. Bosque ribereño del arroyo Tacuara. *Aguayo 455* (MO). Tororo. Prop. fin. Fernández. Latitud: 22°55'S. Longitud: 56°15'W. *Degen 1061* (MO). Tororo. Cerro Mymy. Latitud: 22°55'S. Longitud: 56°15'W. *Degen 1204* (MO). Iturbe (Monte de Santa Clara). *Montes 15833* (GH; UC). Cordillera Ybytyruzú. Cerro Perú, 1 km W Destacamento Tororo. Latitud: 25°55'S. Longitud: 56°15'W. *Zardini 11001* (MO). Cordillera de Ybytyruzú. Base del Cerro Mymy, camino a Cerro Polilla. Latitud: 25°55'S. Longitud: 56°10'W. *Zardini 13735* (MO). *Paraguari*. Costa II Cerro Palacios. *Degen 699* y *Basualdo* (MO). Ybycuí, Parque Nacional Ybicuí. *Duré 252* y *Hahn* (MO). Ybycuí National Park, Arroyo Minas, near administration building. Latitud: 26°00'S. Longitud: 56°50'W. *Gentry 51882 et al.* (MO). Parque Nacional Ybycuí. Latitud: 26°03'S. Longitud: 56°50'W. *Hahn 1986* (MO); *2665* (MO). Cerro Mbotari. *Soria 1839* y *Zardini* (MO); *2074* y *Basualdo* (MO); *2137* y *Zardini* (MO); Latitud: 25°25'S. Longitud: 57°07'W. *Zardini 5415* y *Veldsquez* (MO); *9876* y *Veldsquez* (MO); *9932* y *Veldsquez* (MO); *10015* y *Veldsquez* (MO); *13058* y *Veldsquez* (MO); *13091* y *Veldsquez* (MO). Cerro Palacios. Latitud: 25°25'S. Longitud: 57°10'W. *Zardini 5627* (MO). Cordillera de Ybytyruzú. Valley between Cerro Perú, Cerro Acatí and Cerro Muy Muy. Latitud: 25°55'S. Longitud: 56°15'W. *Zardini 9428* (MO). Cordillera de Ybytyruzú. Cerro Perú, 1 km W Destacamento Tororo. On W side of Cerro Perú, on trail to cave. Latitud: 25°55'S. Longitud: 56°15'W. *Zardini 9554* y *Aguayo* (MO). San Pedro. Alto Paraguay: Primavera. *Woolston 1068* (NY; US); *1559* (NY). Sin Departamento. Cordillera de Altos. *Fiebrig 485* (A; F). Paraguaria centralis: in regione lacus Ypacaray. *Hassler 12190a* (A; GH; MO; NY; UC; US). Paraguaria centralis: in regione lacus Ypacaray. *Hassler 12190* (A; GH; MO; NY; UC; US). Alto Paroná, Irola. *Montes 11126* (US). Sierra de Amambay. *Rojas 9934* (A; F; NY). ARGENTINA. Misiones. Departamento: Candelaria. Santa Ana. *Montes 1473* (US). Loreto. *Montes 447* (NY). Departamento: Posadas. Vicinity of Posadas. *Curran 39* (A; F; GH; MO; NY; US). La Granja. *Ekman 1386* (F; MO; NY). Posadas. *Spegazzini 19344* (F). Departamento: San Ignacio. San Ignacio. *Cabral 350 et al.* (F; GH; UC). San Ignacio, casa de H. Quiroga. *Krapovickas 28731* y *Cristóbal* (F; MO). San Ignacio. *Quiroga 5547* (F). San Ignacio, camino al Puerto. *Schultz 7138* (F; TEX). Departamento: San Javier. Acaraгуá (Alto Uruguay). *Bertoni 3123* (US). Sin Departamento. Teyucuaré. *Burkart 15365* (NY). Bonpland. *Hansen 31584* (F); *Rodríguez 341* (F). Santa Ana. *Llamas 13276* (F). Santa Ana y alrededores. *Llamas 26665* (F). Santa Ana. *Rodríguez 34* (F; MO). Corrientes. Departamento: Ituzaingo. Ea. Santa Rita. Latitud: 27°03'S. Longitud: 56°04'W. *Tressens 3929 et al.* (GH). SIN PAIS. Sebastianop, ad montem Corcovado. *Six,colector 42* (NY).

La gran diversidad de hábitats, así como la amplia distribución geográfica de esta especie, hacen que presente una enorme variación morfológica. Los extremos de ésta han sido reconocidos por algunos autores a rango de variedades o formas. Sin embargo, existe una gran cantidad de individuos intermedios, por lo que en este trabajo se consideró que reconocer categorías infraespecíficas resultaría muy artificial y en lugar de resolver problemas complicaría más la taxonomía del género.

Los ejemplares que de alguna manera podrían asignarse a variedades por sus características extremas (*Coutarea hexandra* var. *campanilla*, *fluminensis* y *pubescens*), se han destacado en el mapa de distribución (Mapa 2). Ahí podemos observar que la variedad *campanilla* se presentaría sólo en el norte de Sudamérica, en Venezuela y Perú, mientras que la variedad *fluminensis* ocurriría mayoritariamente en la parte sureste de Brasil, con algunas colectas en Venezuela y Bolivia. Por su parte, la variedad *pubescens* presentaría una distribución menos definida, estando en Colombia, Venezuela, Guyana Inglesa, Brasil y Perú. En toda esta área distribución, excepto la porción más sureña, se encuentra la variedad *hexandra*, que es la que penetraría a Centroamérica y México. En otras palabras, aunque existen ciertas tendencias en la distribución, no hay patrones claros que ayuden al reconocimiento de estos taxa.

Por otro lado, es importante mencionar que un mismo ejemplar podría asignarse a diferentes variedades si se siguieran distintos criterios. Para ejemplificar esto, se discuten a continuación algunos ejemplos. Es necesario destacar que no son los únicos casos y puesto que son muy numerosos, por razones de espacio, se han elegido sólo algunos representativos.

Reitz 2801: tiene la forma lanceolada de las hojas, el botón angosto y el cáliz glabro, con los lóbulos delgados y largos, características de *fluminensis*; sin embargo, presenta domacia y tanto el hipanto como la corola en botón son densamente pubescentes, tal como ocurre en *pubescens*.

Rabelo 1145: por las características de la flor, angosta y con los filamentos delgados y pardos, podría asignarse a la variedad *fluminensis*; sin embargo, los lóbulos del cáliz y las hojas son como los de *hexandra*.

Goodland 415: que es raro por tener botones, flores en antesis, frutos maduros y frutos de la estación anterior; correspondería a la variedad *campanilla* por el tamaño de su flor, de menos de 3.5 cm; sin embargo, por la pubescencia debería ser asignado a la variedad *pubescens*.

Aristeguieta 4713: fue determinado como *campanilla* por Steyermark (quien redujo a variedad a la especie descrita por De Candolle) debido al tamaño de la flor (3.5 cm); sin embargo, la flor es de las más grandes en la variedad y el aspecto de la planta podría corresponder al de la variedad *fluminensis*.

Steyermark 108653: según el tamaño de la flor correspondería a la variedad *campanilla*, pero las hojas, la forma de la corola, y de los lóbulos del cáliz no pueden distinguirla de *hexandra*.

Palacios 3495: el hipanto y las hojas son muy pubescentes y la corola es angosta, como en *pubescens*, pero los lóbulos del cáliz son como los de *hexandra*. Además, hay un ejemplar de una localidad cercana, que no es pubescente y que siendo muy similar a éste, claramente se puede asignar a la variedad *hexandra*.

El ejemplar *Lewis 40719* y *Kuno* (BOLIVIA. Inquisivi. Departamento: La Paz. "Chullpa Marka" - this is the spine-like ridge S of junction of the Río Aguilani and Río Miguillas where we first discovered the ruins of Choquecamiri. 19 km N Choquetanga. Latitud: 16°41'S. Longitud: 67°20'W. (MO)), es de sumo interés pues sus características morfológicas permiten separarlo de toda la variación presente en *Coutarea hexandra* e incluso podría corresponder a una nueva especie. Tiene tricomas rojizos en toda la planta, incluyendo la corola; esta última se ensancha notoriamente a nivel de los lóbulos, que son

más bien elípticos que triangulares y dos de ellos quedan por abajo de los otros cuatro, tienen una textura peculiar y son de color blanco-verdoso. A pesar de que las flores parecen a simple vista estar en estado de botón (incluso en la etiqueta dice que están "inmaduras"), hay algunas corolas que se ven algo abiertas pero con los lóbulos no reflexos y al hacer un corte del ovario parece tener semillas inmaduras con el ala diferenciándose. Debido a que únicamente hay un ejemplar, por la enorme variación de *Coutarea hexandra* y puesto que no se han observado todos los ejemplares tipo de las especies ya descritas en el género, sería inadecuado describirla como nueva. Así mismo, sería importante contar con material con frutos maduros antes de tomar esta decisión, lo cual permitirá incluso corroborar su ubicación genérica, pues no se puede apreciar si los estambres están recurvados o no.

NOMBRES DUDOSOS

Coutarea corymbosa Brign., Mem. Soc. Ital. Mod. Ser II t.69. 1862. = *nom. nud.* ? Aunque esta cita (obtenida del *Index Kewensis*) se buscó en repetidas ocasiones, tanto en México como en el extranjero, no pudo encontrarse. Existe una incongruencia entre el año y la serie por lo que es posible que en realidad el nombre nunca haya sido publicado.

Coutarea diervilloides Planchon et Linden, Cat. N. 9: 3. 1854. = *nom. nud.* ? Aparentemente, en este caso se trata de un catálogo nunca publicado pues la cita (obtenida del *Index Kewensis*) no pudo encontrarse y resulta muy incompleta.

Exostema souzanum Martius, Linnaea 5: 45. 1830. TIPO: BRASIL. (Holotipo, probablemente M). Este nombre fue considerado por Schumann (1889) como sinónimo de *Coutarea hexandra*. Aunque la descripción proporcionada por Martius es demasiado breve parece acertada su asignación en el género *Coutarea* pero en tanto no se pueda ver el holotipo es difícil saber si en realidad corresponde a un sinónimo de *C. hexandra*.

NOMBRES EXCLUIDOS

Coutarea acamptoclada Robinson et Millsp., Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern 36(80):28. 1905. SINTIPOS: [MEXICO, Yucatán] im Walde bei Umán, 7. April 1902, *Seler 4044* (posiblemente en F o GH); bei Itzimmá unweit Mérida, 14. März 1902, *Seler 3944* (posiblemente en F o GH) = *Hintonia octomera* (Hemsley) Bullock. Aunque no se vió ninguno de los ejemplares citados en la publicación, la descripción no deja duda de que esta especie debe ser considerada como un sinónimo de *Hintonia octomera*. De cualquier manera, es obvia la necesidad de designar un lectotipo por haber dos colectas simultáneas, lo cual deberá hacerse en el futuro.

Coutarea flavescens DC., Prodrómus 4: 350. 1830. TIPO: MEXICO. *Sessé et Mociño s.n.* (Holotipo, calcas iconográficas inéditas de Sessé y Mociño; copias de las calcas: Biblioteca MEXU!) = *Hintonia*.

Coutarea latiflora DC., Prodrómus 4: 350. 1830. TIPO: MEXICO. *Sessé et Mociño s.n.* (Holotipo, calcas iconográficas inéditas de Sessé y Mociño; copias de las calcas: Biblioteca MEXU!) = *Hintonia latiflora* (DC.) Bullock.

Coutarea lindeniana Baillon, Adansonia 12: 301. 1879. TIPO: VENEZUELA. Entre Caracas, et Mérida. Abril, 1842. *Linden 376* (Holotipo, P; fotografías del holotipo, F!, MEXU!, MO!) = *Coutaportia*. Esta especie es muy interesante. Algunos autores, como Steyermark (1974), la han considerado como sinónimo de *Coutarea campanilla* DC. (para Steyermark reducida a variedad de *hexandra*). Sin embargo, las colectas que pueden asignarse a ella (*Cuatrecasas 28552 et al.*: Venezuela. Trujillo. Hacia Cañada de El Tumul, a unos 14 km de Carache, Mesa de Abajo (F; US); *Garcla-Barriga 29956* y *Jaramillo Mejía*: Colombia. Departamento Santander del Norte. Carretera de Abrego a Sardinata, Río Tarra (GH; US); *Jameson s.n.*: Ecuador (F); *Prudie s.n.*: Colombia. Espíritu Santo, Ocaña (F)) permiten incluirla más adecuadamente en el género *Coutaportia*. Incluso la colecta *Cuatrecasas 28552*

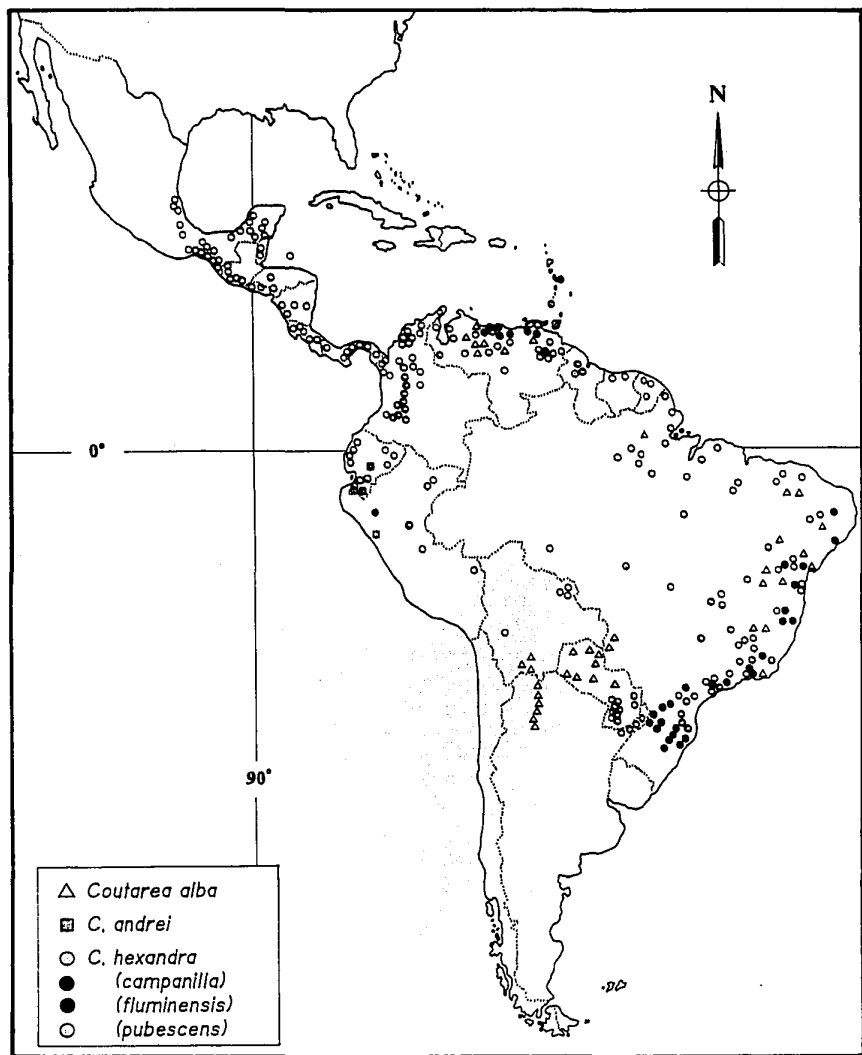
presenta frutos sumamente pequeños y aunque en realidad podrían estar inmaduros, se puede distinguir que tienen muy pocas semillas por lóculo, las cuales claramente carecen de ala. Esta asignación en el género *Coutarea*, que deberá publicarse como una nueva combinación, deja a dicho género constituido por cuatro especies de distribución restringida, al menos dos de ellas en cañones, lo que hace pensar en una condición relictual y plantea un interesante foco de estudios biogeográficos para el futuro.

Coutarea lumaeana Baillon, Adansonia 12: 301. 1879. TIPO: GUATEMALA. *Luma* s.n. (Holotipo, posiblemente en P) = *Hintonia lumaeana* (Baillon) Bullock.

Coutarea mexicana Zucc. et Mart. ex DC., Prodrum 4: 350. 1830. TIPO: MEXICO. Tolima. *Karwinski* s.n. (Holotipo, Herb. DC.; microfichas, MEXU!) = *Nerestia mexicana* (DC.) Urban

Coutarea octomera Hemsley, Biol. Centr. Amer. 4: 101. 1886. TIPO: MEXICO. Yucatán, Cozumel Is., April, 1895. *Gaumer 148* (Holotipo, probablemente en K) = *Hintonia octomera* (Hemsley) Bullock.

Coutarea pterostema (Watson) Standley, N. Amer. Fl. 32: 1227. 1921. (*Portlandia pterosperma* Watson, Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences 24: 52. 1889). TIPO: [México, Sonora], in deep cañons near Guaymas. *Watson 298* (Holotipo, posiblemente en US) = *Hintonia latiflora* (D.C.) Bullock. Por la descripción esta especie puede ubicarse dentro del género *Hintonia* y Bullock (1929) la consideró como sinónimo de *H. latiflora*, por lo que se decidió manejarla de esta manera a reserva de que esto se debe confirmar en el futuro cuando se haga una revisión taxonómica de dicho género.



Mapa 2. Mapa de distribución de las especies de *Coutarea* y de las variaciones morfológicas de *C. hexandra* que han sido consideradas por algunos autores para reconocer taxa infraespecíficos.

Relaciones genéricas.

En su trabajo, Aiello (1979) mencionó de manera detallada varios caracteres morfológicos de especies representativas de los 11 géneros relacionados con *Portlandia* (*Ceuthocarpus*, *Coutaportia*, *Coutarea*, *Cubanola*, *Hintonia*, *Isidorea*, *Cigarrilla* (= *Nernstia*), *Osa*, *Schmidtottia*, *Siemensia* y *Thogsennia*); sin embargo, no aportó una interpretación filogenética. A partir de la información proporcionada por esta autora en las discusiones genéricas, se elaboró un esquema que refleja su posible concepción acerca de las relaciones entre los géneros que trabajó (Fig. 5).

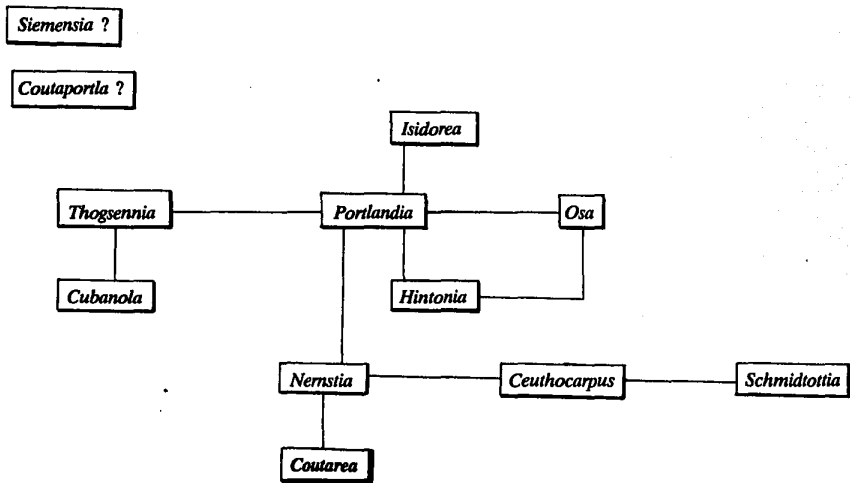


Fig. 5. Esquematzación de las relaciones entre los géneros considerados en el estudio de Aiello (1979), construida a partir de las discusiones que de cada uno hizo la autora.

Andersson y Persson (1991), al realizar análisis cladísticos basados en caracteres morfológicos de la tribu Cinchoneae, presentan tres árboles de consenso estricto en los cuales, al usar a *Antonia* como grupo externo, *Coutarea* queda como grupo hermano de *Exostema* y ambos en el mismo clado (rama) que *Cephalodendron* (Cinchoneae) y *Nauclea* (Naucleae). Al usar a *Gelsemium* (Loganiaceae) como grupo externo, *Coutarea* queda como grupo hermano del resto de los géneros de la tribu y al crear un grupo externo hipotético, *Coutarea* vuelve a presentarse como grupo hermano de *Exostema*, pero esta vez en un clado independiente. Finalmente, discuten un árbol (Fig. 6) en el que *Coutarea* y *Exostema* quedan sostenidos en un mismo clado por 4 caracteres: 1) filamentos insertos a menos de 1/3 de la base del tubo de la corola y connados en la base; 2) tan largos o más largos que las anteras; 3) anteras lineares y 4) polen con espinas supratectales. La conclusión de estos autores es que ambos géneros deben ser transferidos a la tribu Condamineae y que están, como ya se percibía desde mucho tiempo atrás, más relacionados con *Portlandia*. Como resulta obvio después de la reubicación de *Coutarea* y *Exostema* en la tribu Condamineae, su estrecha relación filogenética no puede aceptarse de manera definitiva pues los análisis de Andersson y Persson (1991) no incluyen a todos los géneros que entonces resultan emparentados.

Bremer y Jansen (1991), basándose en estudios de sitios de restricción de ADN de cloroplastos en las Rubiaceae, al igual que Bremer y Strowe (1992), con caracteres morfológicos y moleculares, muestran a *Coutarea* y *Exostema* como grupos hermanos formando un mismo clado con *Chiococca* y *Erithalis*, ambos de la tribu Chiococceae. Hay que señalar que estos estudios no incluyen sino a géneros representativos de la familia. A partir de esas observaciones, Bremer (1992) presenta una interpretación filogenética de la

tribu Chiococceae, incluyendo, además de los géneros pertenecientes a esta tribu, a los 12 tratados por Aiello (1979) y a *Badusa*, *Bikkia*, *Exostema* y *Morierina* (Fig. 7). En todos los cladogramas de consenso estricto que presenta la autora, *Coutarea* resulta ser el grupo hermano de *Hintonia*, compartiendo: 1) la inflorescencia terminal (*Hintonia* tiene flores solitarias axilares); 2) lóbulos de la corola triangulares (comunes a los 12 géneros trabajados por Aiello y a *Bikkia*); 3) corola en corte transversal distintamente angulada, 4) filamentos de los estambres pubescentes, 5) anteras exertas y 6) estigmas en dos líneas torcidas (3,4 y 6 también presentes en otros géneros). Esta clasificación no ha sido muy aceptada por la comunidad de estudiosos de las Rubiaceae, entre otras cosas porque las diferencias morfológicas del fruto son difíciles de aceptar, amén de las observaciones que aquí se hacen.

Durante la Conferencia Internacional Sobre Sistemática de Rubiaceae, en septiembre de 1993, Delprete presenta en un análisis cladístico de las tribus Chiococceae, Condamineae y Catesbaeeae, basado en caracteres morfológicos (Fig. 8). En él, 10 de los géneros (*Ceuthocarpus*, *Coutaportia*, *Coutarea*, *Cubanola*, *Hintonia*, *Isidorea*, *Nemstia*, *Portlandia Schmidtottia* y *Thogsennia*) trabajados por Aiello (1979) se reúnen tanto con *Bikkia* como con los dos géneros que constituyen a la tribu Catesbaeeae (*Catesbaea* y *Phyllacanthus*) en un clado sostenido por 9 caracteres (Delprete sólo indica en el cladograma el número de pasos que sostienen a cada clado pero no menciona qué tipo de cambios representan; tampoco incluyó a *Osa* ni a *Siemensia*). Aquí también *Coutarea* queda como grupo hermano de *Hintonia*. Estos 13 géneros se agrupan en un clado sostenido por 2 cambios con *Exostema* y a su vez en otro sostenido por 9 con *Badusa* y *Morierina*. Con base en sus resultados, Delprete (ined.) propone una nueva tribu Portlandieae, con dos subtribus,

Portlandiinae y Exosteminae. Al igual que con los análisis de Bremer (1992), hay diferencias muy notables entre la tribu Catesbaea y el resto de los géneros considerados, entre las que se encuentran los frutos que son carnosos en en la primera, por lo que es necesario un estudio crítico de esta propuesta antes de poder aceptarla.

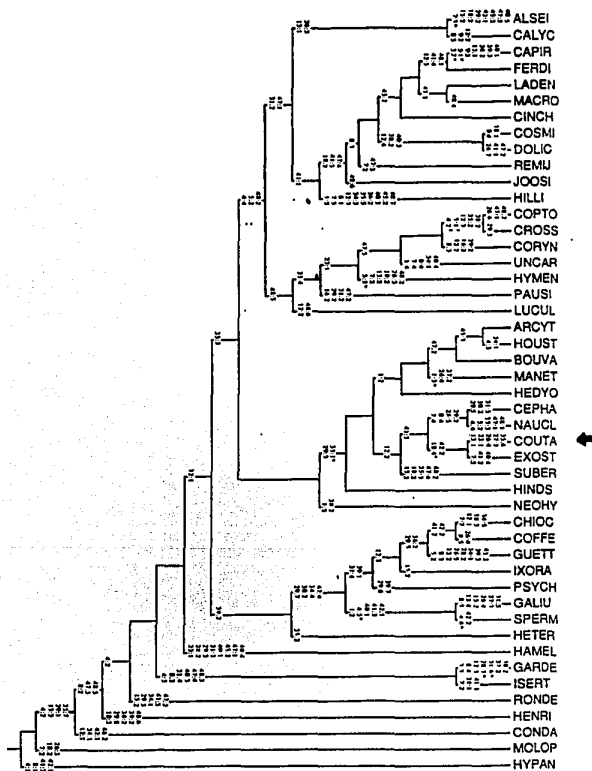


Fig. 6. Uno de los cladogramas presentados por Andersson y Persson (1991), que muestra, entre otras cosas, a *Exostema* y *Coutarea* como grupos hermanos.

En la Tabla V, se presentan todos los géneros que en algún momento han sido relacionados con *Coutarea*, tanto de manera estrecha como laxa; los autores que los han contemplado en sus trabajos (no se incluyen los florísticos pues en este caso únicamente han retomado las propuestas de clasificación de otros autores) y la tribu a la cual los han asignado.

TABLA V. Ubicación en tribus de los géneros que se han relacionado con *Coutarea* (estrecha o laxamente) y cómo han sido considerados por los autores.

GENERO	AIELLO 1979	ROBBRECHT 1988	ANDERSSON Y PERSSON 1991	BREMER 1992	DELPRETE Ined.	ROBBRECHT 1993
<i>Asemnanantha</i>		Chio		Chio		Chio
<i>Badusa</i>		Cond	?	Chio	Port-E	Cond (Port)
<i>Bikkia</i>		Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Catesbaea</i>		Cate			Port-P	Cate
<i>Ceratopyxis</i>		Chio		Chio		Chio
<i>Ceuthocarpus</i>	?	Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Chiococca</i>		Chio		Chio		Chio
<i>Coutaportia</i>	?	? no Cond		Chio	Port-P	ins. sed. no Cond
<i>Coutarea</i>	Cinc	Cinc	Cond	Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Cubanola</i>	Cond	Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Erithalis</i>		Chio		Chio		Chio
<i>Exostema</i>		Cinc	Cond	Chio	Port-E	Cond (Port)
<i>Hintonia</i>	?	? no Cond		Chio	Port-P	ins. sed. no Cond
<i>Isidorea</i>	Cond	Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Molopanthera</i>						Cond (Port)
<i>Morierina</i>		Cond		Chio	Port-E	Cond (Port)
<i>Nernstia</i>	?	Cinc/Hed	Cond	Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Osa</i>	Cond?	Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)

<i>Phyllacanthus</i>		Cate			Port-P	Cate
<i>Portlandia</i>	Cond	Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Salzmannia</i>		Chio		Chio		Chio
<i>Schmidtia</i>	?	? no Cond		Chio	Port-P	<i>ius. sed.</i> no Cond
<i>Scolosanthus</i>		Chio		Chio		Chio
<i>Siemensia</i>	Hed	Hed?		Chio	Port-P	Hedy ? no Cond
<i>Syringantha</i>						Cond (Port)
<i>Thogrennia</i>	Cond	Cond		Chio	Port-P	Cond (Port)
<i>Wernhamia</i>		Cinc	Cond?		Port-E	Cond (Port)

En la actualidad resulta evidente que existe un complejo de géneros muy relacionados y que ello debe reflejarse en la clasificación. Con esto en mente y tratando de cumplir con los objetivos planteados, se hicieron análisis filogenéticos para los 12 géneros incluidos en la investigación de Aiello (1979).

Primero se elaboró una lista de caracteres cuyos estados pudieran conocerse para todos los géneros y por lo tanto fueran comparables y que, además, tuvieran cierto significado evolutivo.

Después se buscó un grupo externo adecuado. Se pensó primero *Henriquezia*, pues es un género que obviamente no puede incluirse en el grupo, sin embargo, resultó demasiado alejado para poder polarizar de manera confiable los caracteres. Después, se pensó en *Exostema* por su ya citada relación; sin embargo, dada la heterogeneidad de este género y que actualmente está siendo revisado por Timothy McDowell (Universidad de Duke, en Estados Unidos), se decidió posponer su inclusión. Por otro lado, casi todos los caracteres seleccionados en este análisis se presentan en *Exostema* en multiestado, lo que

permite pensar en dos posibles problemas: o los caracteres no han sido adecuadamente seleccionados o en realidad *Exostema* corresponde a un grupo polifilético. El primer planteamiento no parece muy atinado para muchos de los caracteres, los cuales, como es evidente, deben tener cierto significado evolutivo. El segundo caso no podrá resolverse en tanto no se haya completado la revisión taxonómica. Cabe destacar que recientemente McDowell (1994) menciona en un resumen la existencia de tres grupos monofiléticos dentro de *Exostema*, dándole al género un carácter polifilético y por ende difícil de manejar. Así pues, habrá que esperar sus resultados antes de considerar a este género en el análisis para así evitar mayores errores.

Retomando las propuestas de Delprete (*ined.*) y de Robbrecht (1993) se consideró incluir en el análisis a *Badusa*, *Bikkia* y *Morierina*, que según ambos autores están relacionados.

En cuanto la sugerencia de Delprete (*ined.*) de relacionar a los géneros de la tribu Catesbaeae, como ya se mencionó parecen estar más lejanamente relacionados, por lo que no se tomaron en cuenta en este trabajo, aunque es necesario hacer una nueva evaluación crítica de la propuesta para futuros estudios. Por otro lado, no hay mucha información disponible (incluyendo la completa falta de ejemplares en herbarios mexicanos) que permita obtener los caracteres comparativos.

El conjunto de géneros así seleccionados corresponde al grupo informal recién propuesto por Robbrecht (1993) dentro de la tribu Condamineae, excepto por la inclusión de *Molopanthera*, *Syringantha* y *Wernhamia*, que también deberán considerarse en el futuro.

Desafortunadamente, debido a que *Badusa*, *Bikkia* y *Morierina* se distribuyen de

Malasia a Nueva Caledonia, existe muy poca información disponible y sólo se pudieron obtener los datos comparativos para *Morierina*.

Todos estos géneros comparten los estambres insertados hasta la base de la corola y fusionados entre sí, el estilo espiralado y el fruto capsular.

El género *Morierina* es muy similar a *Exostema* y en ese sentido parece lógica la propuesta de Delprete de incluirlos en una subtribu independiente, compartiendo el tubo de la corola angosto y los lóbulos relativamente largos y angostos (no triangulares). Cabe destacar que, de acuerdo con McDowell (*com. pers.*) estos dos estados de carácter parecían ser las dos únicas apomorfías de *Exostema*, lo cual también pone en duda que este género sea natural. Por otro lado, estas mismas razones hacen de *Morierina* un grupo adecuado para ser considerado como externo de los 12 géneros en cuestión.

Es importante señalar que *Bikkia* y *Badusa* comparten las características del tubo de la corola y los lóbulos de la misma con el complejo estudiado por Aiello, por lo que ulteriores estudios deberán incluirlos en los análisis. Igualmente, hay que mencionar que en el futuro deberán realizarse más análisis que incluyan nuevos caracteres, sobre todo debido a que algunos géneros, tales como *Isidorea* o *Hintonia*, requieren de una revisión taxonómica, lo cual tal vez conlleve a ajustes en las observaciones.

La lista de caracteres, con sus estados polarizados usando a *Morierina* como grupo externo es la siguiente:

1. Pubescencia de la hoja
 - 0: con tricomas simples
 - 1: glabra
 - 2: con tricomas multicelulares
2. Forma de las estípulas
 - 0: truncadas

- 1: triangulares
- 3. Flores solitarias
 - 0: presentes
 - 1: ausentes
- 4. Posición de la flor/inflorescencia
 - 0: axilar
 - 1: terminal
- 5. Posición de los estambres
 - 0: exertos
 - 1: insertos
- 6. Persistencia del cáliz en fruto
 - 0: caedizo
 - 1: persistente
- 7. Coléteres en cáliz
 - 0: ausentes
 - 1: presentes

(Esta característica no se observó para *Morierina*, por lo que la polaridad fue obtenida usando el criterio de parsimonia)

- 8. Número de pétalos
 - 0: 5
 - 1: más de 5
 - 2: menos de 5
- 9. Tamaño de la corola
 - 0: menos de 10 cm
 - 1: más de 10 cm
- 10. Forma de la cápsula en corte transversal
 - 0: elipsoide
 - 1: fuertemente comprimida
- 11. Número de semillas por lóculo
 - 0: menos de 50
 - 1: de 50 a 100
 - 2: más de 100
- 12. Ala en semilla
 - 0: ausente
 - 1: presente
- 13. Ornamentación de la testa
 - 0: reticulada
 - 1: tuberculada

Todos los caracteres fueron tratados como desordenados y no se le dio peso a ninguno de ellos.

Aunque, como ya se mencionó, es importante realizar nuevos estudios que consideren mayor número de caracteres, el uso de 13 caracteres con 29 estados para inferir las relaciones entre 12 géneros es suficiente si los caracteres tienen un significado evolutivo y son poco plásticos, lo que resulta en cladogramas con altos índices de consistencia y retención y buena definición, es decir, con pocas politomías, tal como ocurrió en este caso.

Se crearon dos matrices, una en la que se consideró a *Coutarea* como género y otra en la que se manejaron sus especies como taxa terminales. Únicamente se presenta esta última (Tabla VI) pues de ella se pueden desprender las características del género *Coutarea* para la otra matriz.

TABLA VI. Matriz de estados de carácter (polarizados usando a *Morierina* como grupo externo) para los géneros bajo estudio.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Ceuthocarpus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coutaportia</i>	0	1	0	1	1	1	1	0/2	0	1	0	0	0
<i>Coutarea alba</i>	0	1	0&1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>C. andrei</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>C. hexandra</i>	0	1	0&1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Cubanola</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0
<i>Hintonia</i>	0	1	1	0	0	1	0	0/1	0	0	1	1	0
<i>Isidorea</i>	1	1	1	0	1	1	0/1	0/2	0	0	0	0	1
<i>Nernstia</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Osa</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Portlandia</i>	1	1	0	0	1	1	0/1	0	0/1	0	2	0	1
<i>Schmidottia</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Siemensia</i>	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Thogsennia</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0
<i>Morierina</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0

No se incluyeron las autoapomorfias de los géneros, pues éstas no dan información a cerca de las relaciones filogenéticas y, por lo tanto, no afectan la topología de los cladogramas. Es importante recalcar que, a pesar de que no se manejó el carácter apomórfico de *Coutarea* (estambres recurvados), las especies se mantuvieron en un clado monofilético. *Ceuthorcarpus* puede definirse cladísticamente por tener estípulas intrapeiolares e invólucro; *Cubanola* por el fruto alado; *Isidorea* por las hojas con el ápice punzante y numerosas venas secundarias paralelas y muy cercanas entre sí; *Siemensia*, por el fruto péndulo y *Thogsennia* por el fruto indehiscente.

Cuando se manejó a *Coutarea* como taxa terminal se obtuvieron tres cladogramas igualmente parsimoniosos, uno de los cuales es idéntico al de consenso estricto. Por su parte, cuando se incluyeron las especies de *Coutarea*, se obtuvieron sólo dos cladogramas igualmente parsimoniosos (Figs. 9 y 11). Uno de ellos es idéntico a los de consenso estricto de ambos análisis, por lo que éste es el que se discutirá con más detalle.

En todos los casos se ve muy buena resolución de los clados, pues sólo en el de consenso estricto hay una politomía. En todos los cladogramas se mantiene la topología para las ramas que sostienen, progresivamente a *Cubanola* y *Thogsennia* más *Portlandia*, más *Osa*, más *Isidorea*, más *Nernstia*; *Ceuthorcarpus* como grupo hermano de todos ellos y *Hintonia* también en este mismo clado. Las diferencias entre los cladogramas se presenta en las relaciones con *Schmidtottia* y *Siemensia*. Es muy interesante ver que en este análisis el grupo hermano de *Coutarea* es *Coutaportia*, y a su vez el de ellos *Schmidtottia* y *Siemensia*.

Estos resultados no se pueden comparar completamente con los de Bremer (1992), pues ella incluyó a los géneros de la tribu Chiococcae; pero, además, sus árboles de

consenso presentan una gran politomía, y sólo se definen *Coutarea* y *Hintonia* en un clado y *Osa* con (*Portlandia*, *Cubanola* y *Thogsennia*) en otro (Fig. 7).

Por otro lado, la inclusión de *Catesbaea* y *Phyllacanthus* en el análisis de Delprete (*ined.*), también complica la comparación. En este caso *Portlandia*, *Isidorea* y *Thogsennia* conforman un mismo clado; *Coutarea* y *Hintonia* otro y *Ceuthocarpus*, *Schmidtottia* y *Bikkia* un tercero. Los demás géneros se presentan en forma de politomía (Fig. 8).

Portlandia, *Cubanola* y *Thogsennia* parecen tener mucha relación según los resultados de Aiello (1979), Bremer (1992) y los que aquí se presentan. La relación de estos tres géneros con *Osa* también es similar en estos mismos trabajos. Así mismo, Aiello (1979) relaciona a *Portlandia* con *Isidorea*, género que según este análisis también resulta cercanamente emparentado. Una importante diferencia la constituye la ubicación de *Hintonia*, que para Bremer (1992) y Delprete (*ined.*) se relaciona con *Coutarea*, para Aiello (1979) con *Osa* y *Portlandia* y según este estudio es el grupo hermano de *Cubanola*, *Thogsennia*, *Portlandia*, *Osa*, *Isidorea*, *Nernstia* y *Ceuthocarpus*. Estas discrepancias podrían deberse, en parte, a la poca información que existe sobre *Hintonia*, género que como ya se mencionó, requiere de una revisión.

La posición incierta de *Siemensia* y *Coutaportla* así presentada por Aiello (1979) se resuelve con el presente análisis.

Schmidtottia resulta ser otro género controvertido, pues según Delprete (*ined.*), debe relacionarse con *Ceuthocarpus* y *Bikkia*; para Aiello (1979) también es más afin a *Ceuthocarpus*, pero en este estudio se mantiene en el mismo clado que *Coutarea*, *Coutaportla* y *Siemensia*.

Usando el árbol de consenso estricto de ambos análisis, que como ya se mencionó es el mismo, se realizó un estudio de evolución de caracteres. El Arbol 1 (Fig. 10) muestra cómo el clado 19 comparte, con excepción de *Cubanola*, la característica de tener hojas glabras, mientras que los tricomas multicelulares aparecieron de manera única en *Siemensia*. Sería interesante considerar los factores ecológicos y ambientales para tratar de explicar la regresión hacia la característica pubescente de las hojas en *Cubanola*.

Debido a que *Siemensia* se agrupa con *Coutaportia*, *Coutarea* y *Schmidtottia* y éstos a su vez forman un clado monofilético con el resto de los géneros y puesto que este género comparte la forma de las estípulas con *Morierina*, resulta equívoco o incierto el estado de carácter para la forma de las estípulas del grupo ancestral de los 12 géneros (Fig. 10, Arbol 2). En realidad *Siemensia* presenta bastantes estados plesiomórficos, por lo que habría que reconsiderar el valor de este carácter para relacionarlo más con el grupo externo. Este género no fue incluido en el trabajo de Delprete (*ined.*) y, como podemos ver en la tabla V, su posición ha sido incierta, pues lo han ubicado en las tribus Hediotidae, Condaminae, Chiococcae y finalmente Portlandieae.

El nodo 18 está sostenido porque todos los taxa que ahí se incluyen, excepto *Portlandia*, presentan flores solitarias (Fig. 10, Arbol 3), lo cual se complementaría muy bien con la posición terminal de la inflorescencia de los demás géneros, agrupados por el nodo 25 (Fig. 10, Arbol 4), de no ser porque *Ceuthocarpus* también tiene esta característica, lo que vuelve equívoco su origen por arriba del nodo 17. En ocasiones no es simple definir la posición de las estructuras reproductivas, pues ellas pueden ser terminales en ramas laterales, lo que provoca que se confundan con axilares. Sin embargo, aunque es evidente

la necesidad de profundizar en el estudio de la arquitectura de las inflorescencias, hay patrones que se repiten y que parecen ser muy significativos. Así, la arquitectura básica de las inflorescencias de *Coutarea* y *Coutaportia* es muy similar y completamente diferente a la de *Hintonia* o *Nernstia*, lo que refuerza esta hipótesis de filogenia.

El clado 20 se sostiene por la posición inserta de los estambres, aunque parece ser un carácter muy homoplástico según se aprecia en el Arbol 5 (Fig. 10bis). Es evidente que ello tiene una estrecha relación con los mecanismos de polinización, pues como fue señalado por Haber y Frankie (1989), los estambres insertos en flores polinizadas por mariposas, provocan que el polen sea depositado sólo en la probóscide del insecto, mientras que los estambres exertos depositan el gametofito masculino en varias partes del cuerpo del animal. Antes de concluir sobre la posibilidad de que este estado de carácter se haya desarrollado en varias líneas independientes, sería importante realizar estudios detallados de polinización en todos los géneros.

La persistencia del cáliz en el fruto (Fig. 10bis, Arbol 6) es uno de los caracteres que podría ser más discutido. Varios autores han señalado que en *Coutarea*, *Coutaportia* o *Hintonia*, por ejemplo, es caedizo; sin embargo, las observaciones realizadas durante el presente trabajo apuntan a lo contrario. No obstante este comentario, parece ser uno de los caracteres más débiles del análisis y requiere de mayores observaciones, tanto en ejemplares de herbario, como en el campo, antes de poder ser definitivo.

El clado 20 vuelve a sostenerse con una homoplasia compartida por el clado 26: los coléteres presentes en el cáliz (Fig. 10bis, Arbol 7). Esta convergencia resulta interesante pues la función de dichas estructuras en el cáliz aún es incierta.

El clado 28, correspondiente a *Coutarea alba* y *C. hexandra* (Fig. 10bis, Arbol 8), se sostiene por la presencia de flores con más de 5 partes (6). Esta condición, aunque aquí se ha manejado en la forma típica de las especies, es bastante variable, como se puede rescatar de las discusiones de ambas especies en el capítulo de tratamiento taxonómico. Así, en el género *Coutarea* es posible observar tanto una tendencia a la multiplicación de partes (con 7 u 8 pétalos), como a la fusión. Esto mismo se aprecia en *Hintonia* y *Osa*, por ejemplo, donde hay individuos con flores de 6 pétalos. No obstante, en otras especies es muy constante. Hay también géneros cuyas especies varían en cuanto a este carácter, es decir, géneros polimórficos. Un ejemplo de ello sería también *Coutarea*, ya que *C. andrei* es pentámera. Otro caso es *Hintonia*, en donde la mayoría de sus especies presentan 5 pétalos, sin embargo, como su nombre lo indica, *H. octomera* tiene 8.

También directamente relacionado con los mecanismos de polinización, el tamaño de la corola, aunque es polimórfico en *Portlandia*, parece definir bastante bien al clado 22 (Fig 10bis2, Arbol 9). De nuevo, sería interesante profundizar en los estudios de polinización para todos los géneros.

La forma de la cápsula en corte transversal, fuertemente comprimida, es fundamental para el agrupamiento de *Coutaportia* y *Coutarea* (Fig. 10bis2, Arbol 10). Este parecería ser un estado poco significativo desde el punto de vista evolutivo-funcional; sin embargo, es de sumo interés. Parece estar correlacionado con la posición vertical de las semillas, única en ambos géneros dentro del complejo y, aparentemente, resulta un factor limitante para el número de semillas por lóculo. Las observaciones sobre la dehiscencia de los frutos, así como de la forma en que las semillas son liberadas, juegan un papel trascendente en esta

discusión. Parece ser que las semillas de *Coutarea* se liberan con un fragmento de la placenta, lo que permite que salgan del fruto en grupos. Además, el hecho de que el fruto abra por una línea sobre el septo y otra hacia los lóculos condiciona que las semillas salgan sólo por la porción apical del fruto. En consecuencia, parecería lógico esperar que la dispersión con el mecanismo aquí descrito, junto con la posición de las semillas, conlleve a notables diferencias con respecto a lo que ocurre en *Hintonia*, por ejemplo. Así, este ha sido un carácter muy subestimado que podría ser clave, aunado a otros, en el entendimiento de la filogenia de estos géneros.

La Figura 10bis2, Arbol 11, muestra los estados de carácter para el número de semillas por lóculo. Como se ve, el clado 23 queda sostenido por tener más de 100 semillas por lóculo, mientras que *Hintonia* y *Siemensia* presentan una convergencia al tener entre 50 y 100 semillas. Este carácter no puede deslindarse del anterior, pero tampoco del siguiente, es decir, de la presencia de ala bien desarrollada en la semilla (Fig. 10bis2, Arbol 12), pues los tres tienen que ver con la dispersión de las diásporas. La presencia de la semilla alada ha sido decisiva para el agrupamiento de *Coutarea* y *Hintonia* en otros análisis; sin embargo, resulta más fácil explicar el hecho de que haya aparecido el ala en dos ocasiones en líneas independientes, que el fruto comprimido. Basta tan sólo recordar grupos que innegablemente tienen antecesores inmediatos diferentes y que presentan este tipo de estructuras, ya sea homólogas o análogas.

El Arbol 13 (Figura 10bis3), es también muy interesante pues las características de las ornamentaciones de la testa parecerían ser bastante importantes. Sin embargo, según esta hipótesis de filogenia habría que considerar una regresión hacia la ornamentación reticulada

en el clado 24. Vale la pena mencionar que la característica fue estudiada por Aiello (1979) para todos los géneros, pero únicamente en especies representativas y que, por lo tanto, sería importante realizar estudios más extensivos.

En el afán de incluir otras características que se consideran importantes pero que son difíciles de polarizar por presentar numerosos estados, se utilizó el árbol de consenso estricto para sobreponer la placentación, la forma de la placenta, el tipo y tamaño de las flores y la distribución geográfica (las ilustraciones fueron tomadas de Aiello, 1979). Esta idea arrojó resultados interesantes. Como se puede apreciar en la Fig. 11, la topología por arriba del clado 19 coincide de manera casi ideal con las características de la semilla y de su implantación en el fruto. Si la hipótesis fuera cierta, el grupo ancestral del clado debió haber tenido semillas ascendentes; a partir del clado 21, cambian de posición a horizontales y en el género *Osa* hay un nuevo paso hacia las semillas descendentes. Además de que existe una buena concordancia entre la topología de esta parte del árbol y la distribución del carácter, es notoria la tendencia evolutiva que así se vislumbra. A diferencia de la propuesta de Robbrecht (1993), en la que coloca a *Hintonia* como *ins. sed.*, aquí se relaciona con las especies sostenidas por el clado 19 pero, al contrario de todas ellas, tiene semillas descendentes, lo que no permite deducir el posible estado ancestral en el clado 18.

En el clado 25 la complejidad de la placentación es difícil de explicar. Hay que hacer notar que *Coutaportia* y *Schmidtottia* (ambos considerados como *ins. sed.* por Robbrecht, 1993) tienen un tipo similar de placentación y muy distinto a de los demás, pero éste, aparentemente no tiene nada que ver con el de *Coutarea* o *Siemensia*.

Observando la forma de la placenta, ilustrada arriba de los taxa, hay un lógico

agrupamiento por arriba del clado 18. Así, el género *Siemensia* podría incluirse en el grupo y, por otro lado, *Osa* resulta algo similar a *Coutarea*. De igual forma, *Schmidtottia* y *Coutaportia* son más o menos similares.

En cuanto a la forma de la corola, resulta un carácter más complicado de interpretar pues evidentemente está relacionado con los mecanismos de polinización, de los cuales, como ya se ha mencionado, se sabe muy poco. Por razones de espacio, no es posible representar en el esquema toda la variación en las formas y tamaños de la corola en cada género. Aunque en algunos, como *Coutaportia*, *Cubanola* o *Isidorea*, es muy constante, en otros presenta diferencias notables, esto no incluye, por supuesto, a los géneros monotípicos (*Ceuthocarpus*, *Nernstia*, *Osa*, *Thogsennia*). Para aquellos géneros se eligió la forma de la corola más común (i.e., en *Coutarea*, la de *C. hexandra*) o la de características intermedias en la variación (i.e. la de *Portlandia harrisii*). En este sentido, también es bastante lógico el resultado del cladograma. La forma de la corola de *Portlandia* conecta a las de *Cubanola* y *Thogsennia* (con cierto parecido entre sí) con la de *Nernstia*. El patrón de la de *Isidorea* y *Osa* también es similar, aunque aquí hay una notable diferencia en el tamaño. La de *Hintonia* es, en cierto modo, intermedia entre las de *Ceuthocarpus* y *Nernstia*. En el clado 25, la corola de *Schmidtottia* y la de *Coutaportia* son las más semejantes. La de *Coutarea* que se ilustra, no se parece a ninguna de las otras, pero la de *C. andrei*, tubular y simétrica, tiene cierto grado de similitud con algunas de *Isidorea*, como la de *I. pungens*. La que aquí se representa de *Siemensia* es relativamente más parecida a algunas de la corolas del otro clado (19), compartiendo características con las de *Ceuthocarpus*, *Hintonia* y *Portlandia*, sin embargo, algunas son más parecidas a las de *Coutaportia*, como es el caso de *S. pendula*.

En cuanto a las relaciones geográficas, como se aprecia en la parte superior del cladograma, ilustrado con colores, si la hipótesis de filogenia que aquí se discute fuera la correcta, habríamos de aceptar una repetida invasión de los géneros hacia las islas de las Antillas o en otro sentido de las Antillas hacia el continente. Por un lado, el clado 25, que contiene a *Coutarea* y *Coutaportia*, ambos continentales, incluye a dos géneros al menos actualmente restringidos a Cuba. Por otro lado, *Hintonia*, presente en México y Guatemala, es el grupo hermano del clado 19, el cual contiene a *Nernstia*, endémica de México, a *Osa*, restringida a la península del mismo nombre en Costa Rica y al resto de los géneros, restringidos a las Antillas (Cuba, Jamaica y Antillas en general).

Vale la pena retomar el hecho de que *Morierina*, *Badusa* y *Bikkia* se distribuyen en la región de Oceanía y es interesante comentar que *Exostema* existe de manera natural tanto en el continente (desde México a Sudamérica) como en las Antillas. Ello haría pensar en una relación muy antigua y en un posible origen Gondwánico del grupo.

También, si aceptáramos esta hipótesis de filogenia, resulta obvio que las especies más derivadas dentro del género *Coutarea* son *C. alba* y *C. hexandra*, con lo que la limitada distribución de *C. andrei*, amén de los problemas de colecta y muestreo, podría interpretarse como relictual. Con esta suposición, resultaría inmediato pensar que el género se originó en Sudamérica y que llegó hasta nuestro país posteriormente.

La propuesta aquí presentada de transferir a *Coutarea lindneniana* al género *Coutaportia*, hace importante una mejor comprensión de este último género, que quedaría conformado por 4 ó 5 especies de distribución restringida y discontinua, desde el norte de México hasta el norte de Sudamérica. Esta distribución relaciona también desde el punto

de vista geográfico a ambos géneros, pues son los únicos que se encuentran en Sudamérica.

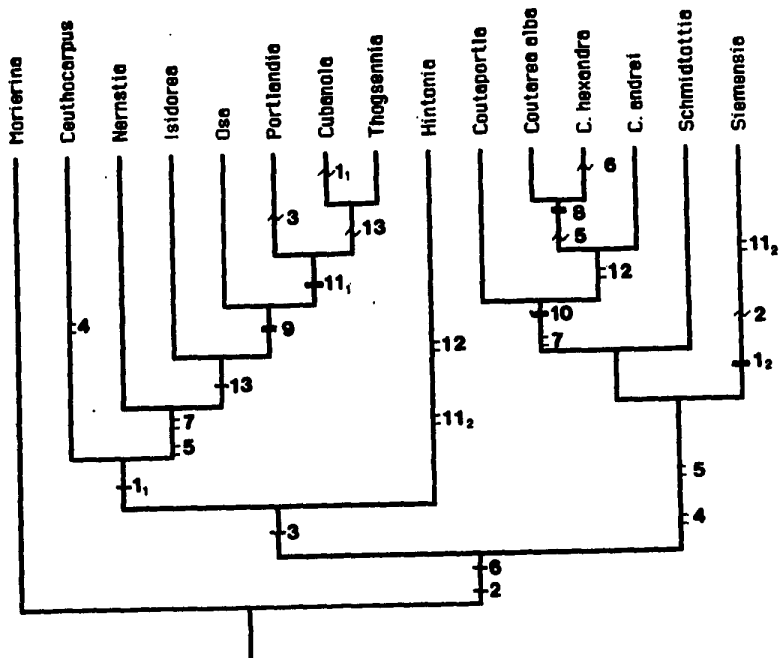
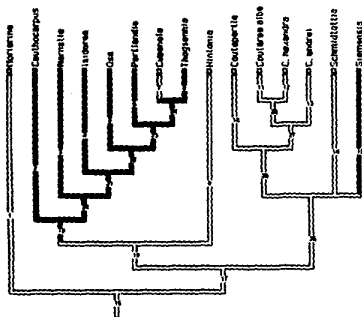


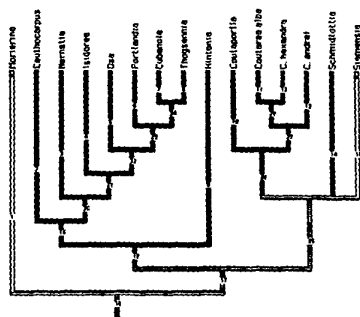
Fig. 9. Uno de los dos cladogramas igualmente parsimoniosos, resultado del análisis incluyendo a las especies de *Coutarea* como taxa terminales (IC=0.61; IR=0.72). En él se muestran todos los cambios en los estados de carácter.



Arbol 1. Análisis de evolución de caracteres

Pubescencia de las hojas
unorderad

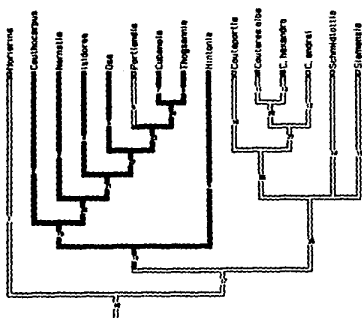
- Con tricomas simples
- Glabras
- ▨ Con tricomas multicelulares



Arbol 2. Análisis de evolución de caracteres

Forma de las estípulas
unorderad

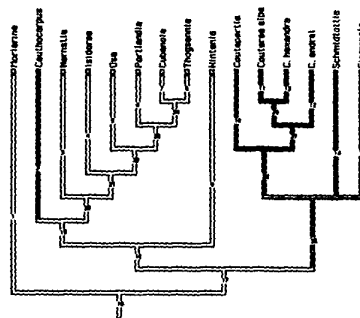
- Truncadas
- Triangulares
- ▨ equivocal



Arbol 3. Análisis de evolución de caracteres

Inflorescencia
unorderad

- Presente
- Ausente
- ▨ polymorphic

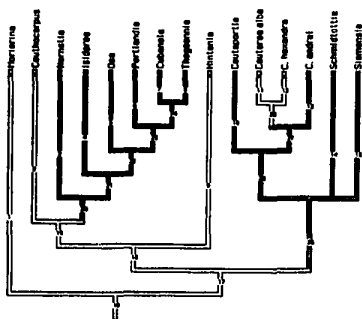


Arbol 4. Análisis de evolución de caracteres

Posición de la flor/infloresc.
unorderad

- Axilar
- Terminal
- ▨ equivocal

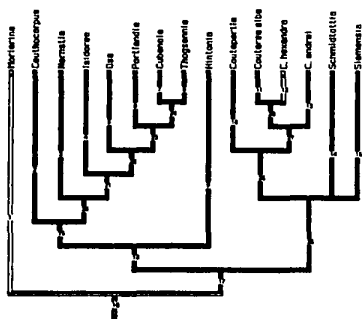
Fig. 10. Distribución de los estados de carácter en el árbol de consenso estricto. (IC=0.61; IR=0.72).



Arbol 5. Análisis de evolución de caracteres

Posición de los estambres unordered

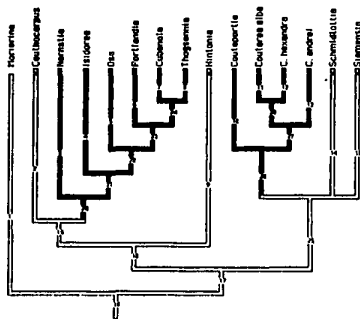
□	Exeritos
■	Inseritos
▨	equivocal



Arbol 6. Análisis de evolución de caracteres

Persistencia del cáliz unordered

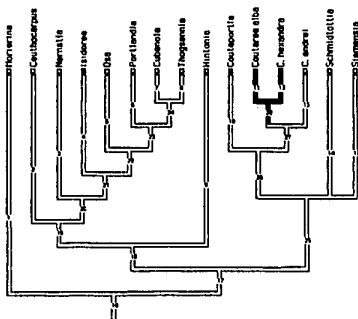
□	Caedizo
■	Persistente
▨	equivocal



Arbol 7. Análisis de evolución de caracteres

Cáliz unordered

□	Ausentes
■	Presentes
▨	uncertain

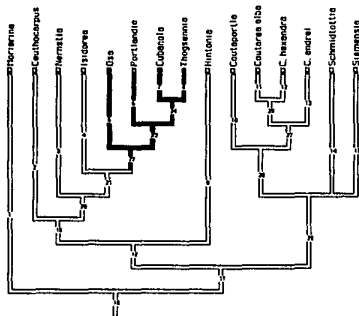


Arbol 8. Análisis de evolución de caracteres

Número de pétalos unordered

□	5
■	Más de 5
▨	Menos de 5
▩	uncertain

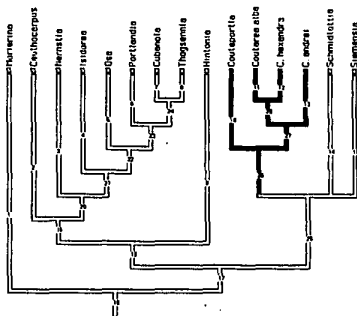
Fig. 106a. Distribución de los estados de carácter en el árbol de consenso estricto. (IC=0.61; IR=0.72).



Arbol 9. Análisis de evolución de caracteres

Tamaño de la corola
unordered

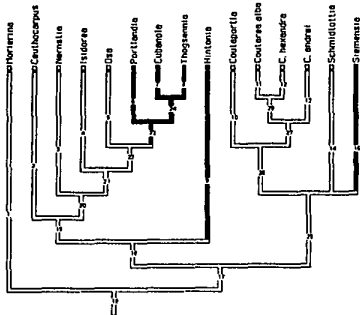
- Menos de 10 cm
- Más de 10 cm
- uncertain



Arbol 10. Análisis de evolución de caracteres

Forma de la cápsula
unordered

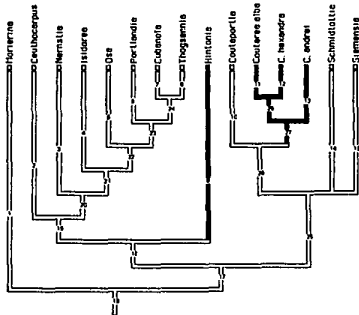
- Elipsoidal
- Fuertemente comprimida



Arbol 11. Análisis de evolución de caracteres

No. de semillas por lóculo
unordered

- Menos de 50
- De 50 a 100
- Más de 100

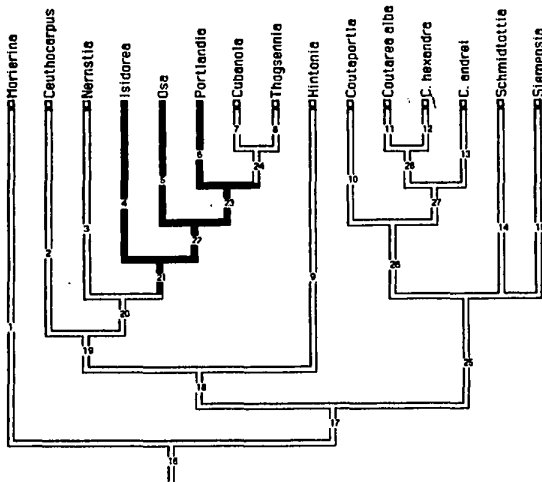


Arbol 12. Análisis de evolución de caracteres

Az en semilla
unordered

- Ausente
- Presente

Fig. 10bis2. Distribución de los estados de carácter en el árbol de consenso estricto. (IC=0.61; IR=0.72).



Arbol 13. Análisis de evolución de caracteres

Ornamentación de la testa
unordered

□ Reticulada

■ Tuberculada

Fig. 10bis3. Distribución de los estados de carácter en el árbol de consenso estricto. (IC=0.61; IR=0.72).

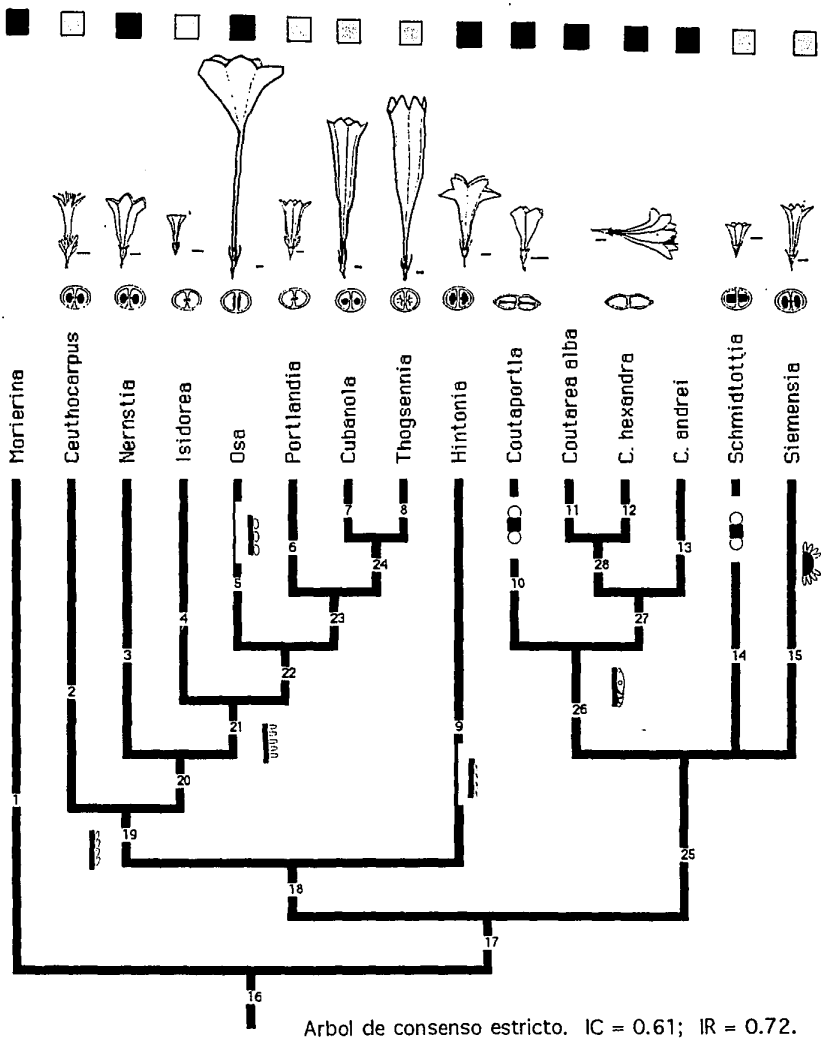


Fig. 11. Cladograma que muestra de manera sobrepuesta a las ramas el tipo de placentación. Por arriba de los taxa la forma de la placenta y la forma y tamaño de las flores. En los cuadros superiores la distribución geográfica: azul=Oceania; amarillo=Indias Occidentales; rojo=México; café=Centroamérica; verde=Sudamérica.

CONCLUSIONES

El género *Coutarea* debe reconocerse como un género válido, caracterizado como condición apomórfica por los estambres recurvados, además de presentar una combinación única de caracteres: fruto comprimido perpendicularmente al septo, con semillas aladas de placentación vertical e imbricadas.

Su estrecha relación con *Hintonia* se cuestiona al considerar las semillas aladas como una convergencia y se propone al género *Coutaportia* como grupo hermano, compartiendo el fruto comprimido de manera perpendicular al septo.

El género debió haberse originado en Sudamérica, donde se presenta la mayor diversidad y su incursión a Centroamérica y México debió ser relativamente reciente.

Con base en el estudio morfológico de ejemplares de herbario se pueden reconocer tres especies: *Coutarea andrei*, *C. alba* y *C. hexandra*, a demás de una posible nueva especie de Bolivia, la cual no se describe por falta de colectas. Se propone a la primera como grupo hermano de las dos últimas. La especie *C. andrei* puede distinguirse por la corola tubular, pentámera y actinomorfa. La especie *C. alba* puede distinguirse de *C. hexandra* por los frutos de color pardo-rojizo con numerosas lenticelas circulares.

Es necesario realizar mayores estudios en el género y en los grupos relacionados, que permitan comprender la enorme variación morfológica de las especies, particularmente de *Coutarea hexandra*. Entre los más importantes destacan aquellos relacionados con la biología de la reproducción.

Los problemas en la clasificación de este género y sus afines plantean interesantes

interrogantes por resolver, que podrán aclararse al comprender mejor las relaciones genéricas y los patrones biogeográficos. Para ello es importante realizar más estudios que incluyan a otros géneros, tales como *Badusa*, *Bikkia*, *Molopanthera*, *Syringantha* y *Wernhamia*, además de los pertenecientes a la tribu Catesbaeae (*Catesbaeae* y *Phyllacanthus*).

BIBLIOGRAFIA

- Aiello, A. 1979. A reexamination of *Portlandia* (Rubiaceae) and associated taxa. *J. Arnold Arb.* 60: 38-126.
- Anaya Dávila Garibi, M.I. 1991. *Estudio Etnobotánico del Complejo Quina en México*. TESIS, Biólogo, Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F., 171 p.
- Andersson, L. 1993. 162. Rubiaceae- Introduction. In: G. Harling y L. Andersson (Eds.). *Flora of Ecuador. x* Univ. Göteborg. Göteborg, Sweden. pp. 3-11.
- Andersson, L. y C. Persson. 1991. Circumscription of the tribe Cinchoneae (Rubiaceae)- a cladistic approach. *Pl. Syst. Evol.* 18: 65-94.
- Aublet, M.F. 1775. *Histoire des Plantes de la Guiane Française*. Reimpresión, 1977. J. Cramer, Vaduz. pp. 314-317, pl. 122.
- Baillon, H. 1879. Recueil d'observations botaniques. Sur les ailes séminales de certaines rubiacées. *Adansonia* 12: 296-302.
- Baillon, H. 1880. *Histoire des Plantes* . Hachette, Paris.
- Bremekamp, C. E. B. 1966. Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the Rubiaceae. *Acta Bot. Neerl.* 15: 1-33.
- Bremer, B. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae (Chiococceae) based on molecular and morphological data- useful approaches for classification and comparative ecology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 9: 380-387.
- Bremer, B., y R.K. Jansen. 1991. Comparative restriction site mapping of chloroplast DNA implies new phylogenetic relationships within Rubiaceae. *Amer. J. Bot.* 8: 198-213.
- Bremer, B., y L. Struwe. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae and the Loganiaceae: congruence or conflict between morphological and molecular data. *Amer. J. Bot.* 9(10): 1171-1184.
- Bullock, A.A. 1935. *Hintonia latiflora* var. *laiantha* Bullock. Rubiaceae. Tribus Condamineae. *Hooker's Ic. Pl.* 33: 1-7. t.3295.
- Burger W., y C.M. Taylor. 1993. Family 202. Rubiaceae. In: W. Burger (Ed.) *Flora Costaricensis. Fieldiana: Botany n. s.* 33: 1-333
- Delprete, P.G. *Inedito*. Proposed circumscription of the tribes Chiococceae, Condamineae, and Catesbaeae using morphological characters. (Trabajo presentado durante la

- primera conferencia internacional sobre sistemática de Rubiaceae, Missouri, 1993).
- Dwyer, J.D. 1980. Family 179. Rubiaceae. In: R.E. Woodson, Jr. y W. Schery (Eds.). *Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 6 (1)*: 1-255.
- Greuter, W., H.M. Burdet, W.G. Chaloner, V. Demoulin, R. Grolle, D.L. Hawks-Worth, D.H. Nicolson, P.C. Silva, F.A. Stafleu, E.G. Voss y J. McNeill (Eds.). 1988. *International Code of Botanical Nomenclature*. Coeltz Scientific Books, Königstein, 328 p.
- Haber, W.A., y G.W. Frankie. 1989. A Tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica 21(2)*: 155-172.
- Heywood, V. H. 1985 (1ª edición en español). *Las Plantas con Flor*. Reverté, S.A. México, D.F., pp. 253-255.
- Hooker, J.D. 1873. Ordo LXXXIV. Rubiaceae. In: G. Bentham y J.D. Hooker (Eds.). *Genera Plantarum 2*: 7-151.
- Jacquin, N.J. 1763. *Selectarum Stirpium Americanarum Historia*. Edición facsimilar, 1971. Vols. 1 y 2. Hafner Publishing Co., Inc., New York, pp. 63-64 y 182.
- Koek-Noorman, J. 1970. A contribution to the wood anatomy of the Cinchoneae, Coptosapelteae and Naucleae (Rubiaceae). *Acta Bot. Neerl. 19(2)*: 154-164.
- Maddison, W.P., y D.R. Maddison. 1992. *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Version 3.0*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 398 p.
- McDowell, T.D. 1994. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the Neotropical genus *Exostema* (Rubiaceae). (Abstract). *Amer. J. Bot. 81(6)*: 172-173.
- Radford, A.E., W.C. Dickison, J.R. Massey y C.R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper and Row Publishers, New York, 891 p.
- Robbrecht, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Bot. Belg. 1*: 1-271.
- Robbrecht, E. 1993. Supplement to the 1988 outline of the classification of the Rubiaceae Index to genera. In: E. Robbrecht (Ed.). *Advances in Rubiaceae macrosystematics. Opera Bot. Belg. 6*: 173-196.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex. 14*: 14-21.
- Rzedowski, J. 1985. Rubiaceae. In: J. Rzedowski y G. C. de Rzedowski (Eds.). *Flora*

Fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-Instituto de Ecología. México, D.F., pp. 390-402.

Schumann, K. 1889. *Coutarea*. In: C. Martius, *Fl. Bras.* 6(6): 186.

Schumann, K. 1891. Rubiaceae. In: A. Engler y K. Prantl (Eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4(4): 1-156.

Standley, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 23(1-5): 1-1721.

Steyermark, J.A. 1972. The botany of the Guyana highland. Part IX. *Mem. New York Bot. Gard.* 23: 297-299.

Steyermark, J.A. 1974. Rubiaceae Vol.IX(1). In: T. Lasser y J.A. Steyermark (Eds.). *Flora de Venezuela*. Edición Especial, Instituto Botánico, Caracas, pp 7-32 y 203-209.

Swofford, D.L. 1991. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP), version 3.0*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Urban, I. 1928. Plantae cubense novae vel rariores a Clq. Er. L. Ekman lectae. I. *Symb. Antill.* 9: 135-171.

Verdcourt, B. 1958. Remarks on the classification of the Rubiaceae. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 28: 209-290.

Weberling, F. 1977. Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd.* 90: 191-209.