Universidad Autónoma de Chiriquí

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas

Escuela de Biología

Programa de Maestría en Biología con especialización en Biología Vegetal

Revisión taxonómica del "Complejo *Eugenia feijoi*" (Myrtaceae) mediante análisis morfológico

Presentado por Rodolfo Flores 4-731-2245

Asesores:

Alicia Ibáñez (Investigadora Independiente, Panamá)

María S. de Stapf (Universidad de Panamá)

Osiris Murcia (Universidad Autónoma de Chiriquí)

Asesor principal externo:

Bruce Holst (Selby Botanical Garden, Florida, USA),

Dedicatoria

A mis padres, Marisol Jiménez de Flores y Rodolfo Flores Bethancourt quienes han sido los pilares en mi educación.

A mis tíos, Vielka Flores y Roberto Flores, quienes en el transcurso de mi vida académica me brindaron de alguna forma su apoyo incondicional.

RJJT 4532

Agradecimientos

A la Secretaria Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT) por proporcionar el fondo que permitió realizar este programa de maestría del cual formé parte. A la Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI) por coordinar y ejecutar el mencionado programa y brindarme la preparación académica y el espacio físico necesario para la ejecución de la maestría. Al Jardín Botánico Marie Selby (Florida, USA), por facilitarme el apoyo económico total en mi pasantía a mencionada institución, lo cual fue clave para desarrollar parte de este trabajo. A la Asociación ADOPTA el bosque Panamá, a la UNACHI y a la Alcaldía de Dolega, por el apoyo económico para viajar a diferentes herbarios de los Estados Unidos (MO, NY) y Colombia (COL), y poder así realizar parte de mi trabajo final. A los herbarios COL, MO, NY, SEL por recibirme en sus instalaciones y permitirme revisar el material botánico que posteriormente me fue enviado en calidad de préstamo para continuar el estudio, a través de los herbarios UCH de la Universidad Autónoma de Chiriquí y PMA de la Universidad de Panamá. Agradezco al herbario K por enviarme importante material escaneado de una de las especies claves en este trabajo. A los herbarios UCH y PMA por brindar el espacio y equipo que me permitió desarrollar este trabajo. A Gregory M. Plunkett, por su hospitalidad y orientación en mi visita al New York Botanical Garden. A mis asesores, Bruce Holst, Alicia Ibáñez y María Sánchez de Stapf, por ofrecer su tiempo, comentarios y sugerencias, que fueron indispensables para culminar este trabajo. A Lucy Villarreal, por su apoyo en ordenar las muestras en el herbario mientras realizaba el estudio. A Ángel Romero, por la elaboración de los dibujos que fueron usados en las descripciones taxonómicas. Y finalmente, a Mario Blanco por la recomendación de la literatura pertinente que me fue muy útil en este trabajo.

Índice

Dedicatoria	II
Agradecimientos	III
Resumen	VI
Abstract	VII
Índice de Figuras	VIII
Lista de abreviaturas	XI
Introducción	1
Materiales y métodos	10
Resultados y Discusión	13
Tratamiento taxonómico del "Complejo Eugenia feijoi"	14
Nomenclatura	18
Interpretación filogenética	23
Clave artificial del "Complejo Eugenia feijoi"	27
Descripciones y comentarios de las especies	28
Eugenia chartacea McVaugh	28
Eugenia cuspidifolia DC	32
Eugenia feijoi O. Berg	36
Eugenia joseramosii M.A.D. Souza & Scudeller	41
Eugenia marlierioides Rusby	45
Eugenia schunkei McVaugh	48
Eugenia sp. A	52
Eugenia sp. B	55
Eugenia moschata (Aubl.) Nied. ex T. Durand & B.D. Jacks	59
Eugenia sp. C	63
Eugenia sp. D	
Eugenia sp. E	69
Eugenia sp. F	72
Eugenia solimoensis O. Berg	75

Conclusiones	78
Recomendaciones	79
Bibliografía	80

Resumen

El "Complejo Eugenia feijoi" (Myrtaceae) ha sido un enigmático grupo de especies que desafía hasta cierto punto la definición del género Eugenia. El complejo se encuentra restringido a la Amazonía y Escudo Guayanés, pero con una sorpresiva presencia en Panamá. La falta de una delimitación clara de las especies y su amplia distribución geográfica ha convertido a este grupo en un reto taxonómico y nomenclatural. Con el propósito de validar y reconocer las especies que actualmente forman parte de este complejo y de saber cuál es su riesgo de extinción o qué tan amenazadas se encuentran, se llevó a cabo un análisis morfológico, geográfico, nomenclatural y de conservación. Se reconocieron dos grupos de especies de acuerdo a la morfología del botón floral: "Complejo Eugenia feijoi" Grupo 1, para especies con sépalos en el botón floral evidentemente imbricados y el "Complejo Eugenia feijoi" Grupo 2, para las especies con los sépalos en el botón floral no evidentemente imbricados. Se delimitaron como parte del complejo un total de catorce especies, lo que incluye seis nuevas especies para la ciencia y una especie dudosa de su inclusión en el complejo Eugenia feijoi. Se encontraron además cuatro especies posiblemente nuevas para la ciencia, las cuales todavía no se pueden describir por falta de recolecciones (una de Perú, una de Ecuador y dos de Panamá). Se aclaró el estado nomenclatural inconcluso de Eugenia feijoi y Eugenia moschata. Se reconocen y declaran siete especies con algún riesgo de extinción.

Palabras clave: Amazonía, *Catinga moschata*, Escudo Guayanés, *Eugenia feijoi*, Panamá, Sur América.

Abstract

The "Complex Eugenia feijoi" (Myrtaceae) has been an enigmatic group of species that challenges to some extent the historic definition of the genus Eugenia. The complex is restricted to the Amazon and Guiana Shield, but with a surprising presence in Panama. The lack of a clear delimitation of the species and their wide geographic distribution has turned this group into a taxonomic and nomenclatural challenge. In order to validate and recognize the species that are currently part of this complex and know what their risk of extinction is or how threatened they are, analyses of morphology, geography, nomenclature, and conservation were carried out. Two groups of species are recognized, based on the morphology of the flower bud: "Complex Eugenia feijoi" Group 1 for species with the flower bud with not clearly imbricated sepals and "Complex Eugenia feijoi" Group 2 exclusively for species with the flower bud with sepals obviously imbricated. A total of fourteen species were delimited as part of the complex, which includes six new species for science and one dubious. Four potential new species that cannot be described due to lack collections (one from Peru, one from Ecuador and two from Panama) were found. The unfinished nomenclatural status of Eugenia feijoi and Eugenia moschata was defined. Seven species are recognized and declared as having some risk of extinction.

Índice de Figuras

Figura 1. Desarrollo	comparativo d	e los sépalos	A-C. Sépalos	evidentemente
imbricados (A, B)	y sépalos no	evidentemen	ite imbricados	(C). Eugenia
joseramosii (A), Eug	enia pisonis? (B)	, Eugenia mos	schata y memb	rana de sépalos
internos	señalada	por	la	flecha
(C)				16
				,
Figura 2. Detalle	del tejido men	nbranoso en	Eugenia mos	schata=Eugenia
fasciculiflora	señala	ado	por	la
flecha				17
Figura 3. Holotipo de	e Catinga aroma	tica, J. B. C. F	. Aublet, #s.n.	(BM). Tomado
de		STOR		(2019)
				20
F: 4 11 1				
Figura 4. Holotipo de			E. Aublet, #s.n.	
de		STOR		(2019)
				20
Figure F. Huster etter	1-1-1-1-1			
Figura 5. Ilustración o	te la descripcion	original de <i>Ca</i>	tınga moschata	
				21
Figura 6. Imagen de	Fugenia mosch:	ata (espécimer	n dile se lisará	como Neotino)
Tomado	de		YBG	(2019)
	GC .	IV	100	(2019)

Figura 7.	Árbol fil	ogenético	basado en a	nálisis moleci	ular		25
				basado			
JSTOR				ea, <i>B.</i> A. Krul			(2019)
de			JSTO	lia, Martius s.			(2019)
JSTOR				fartius s.n.; 1			(2019)
de			Reflo	osii, Vicentini ra			(2020)
Figura 13 Tomado	. Isotipo		enia marlieri de	oides, R. S. Y JSTC		218; B	olivia (NY). (2019)

	Isotipo de <i>E</i>			1. Schunke	184; Peru	ú (NY).	
de			ISTOR				(2019)
					-		51
Figura 15.	Eugenia sp	. A. R. Calle	ejas et al	. 4196; Co	lombia (N	IY). Tom	ado de
NYBG							(2019)
							54
	Eugenia s						
	Especimen q						
Francesa		mado 	de 		NYBG		,
Figura 18. <i>E</i> (2019)	E <i>ugenia</i> sp. (C, H. Medeire	os et al.,	1386; Brasi	il (NY). To	mado de	NYBG
							65
Figura 19. <i>L</i> NYBG	Eugenia sp. L			uijano 294			(2019)
Figura 2	0. Eugenia						

Figura	21.	Euger	nia	sp.	F,	P.	Palacio	s e	t al.,	2904;	Colom	bia	(SEL)
													74
Figura	22. Is	sotipo d	de E	uger	nia	solin	noensis,	C. F	P vo	n Marti	us s.n;	Bras	sil (M).
Tomado	0			d	е			,	JSTOR	1			(2019)
													77

Lista de abreviaturas

Abr.= abril

Ago.= agosto

cm= centímetros

Dic.= diciembre

Ene.= enero

est. = estéril

Feb.= febrero

Fig.= Figura

Jun.= junio

Jul.= julio

Km= kilómetros

m= metros

Mar.= marzo

May.= mayo

Nov.= noviembre

Oct.= octubre

Sept.= septiembre

sn. = sin número

vs.= versus

Introducción

La familia Myrtaceae se distribuye principalmente en el hemisferio sur, siendo un grupo de alta diversidad en América del Sur, América Central, Asia tropical y Australia (Ladiges *et al.* 2003 y Govaerts *et al.* 2008) y con menos especies en África, Madagascar, el Mediterráneo, China, India, México y Florida (Wilson 2011). Se encuentra en una gran variedad de hábitats, que incluyen áreas secas, arenas costeras, bosques húmedos tropicales, bosque montano, sabanas y manglares (Biffin *et al.* 2010, Wilson 2011).

La familia se distingue por tener hojas enteras, mayormente opuestas (en especies americanas), con glándulas de aceites; flores en su mayoría bisexuales, actinomorfas; ovario semi-ínfero a ínfero; estambres generalmente numerosos; los frutos habitualmente carnosos (bayas) o secos (capsulares), pero también existen de otros tipos (drupas) (Conti *et al.* 1997, Wilson 2001, Wilson 2011 *et al.*).

Los primeros estudios de la familia Myrtaceae y los intentos de dividirla fueron realizados por De Candolle (1826), en su concepto, la familia posee cinco tribus (Schlechtendahl, 1827): Leptospermeae, Myrteae, Chamaelaucieae, Barringtonieae y Lecythideae.

Según De Candolle (1828), las especies de Myrtaceae de América, pertenecen a la tribu Myrteae, excepto el género monotípico chileno *Tepualia*. Posteriormente, Berg (1856) basado en el énfasis que tuvo De Candolle con el uso de la morfología del embrión, separó esta tribu en tres subtribus: Myrciinae con cotiledones anchos y delgados, foliáceos, muy plegados o contortuplicados, Eugeniinae con el embrión grueso y carnoso y Pimentinae (=Myrtinae) con el embrión en espiral, uncinado-curvado o en forma de herradura. Con base en esos caracteres, Berg (1856) ubicó el género *Eugenia* en la subtribu Eugeniinae (Myrteae, Myrtoidea), junto con los géneros *Calycorectes* O. Berg, *Hexachlamys* O. Berg, *Myrcianthes* O. Berg, *Siphoneugena* O. Berg, *Neomitranthes* D. Legrand, *Plinia* L. y *Myrciaria* O. Berg.

Sin embargo, al pasar de los años algunas de estas consideraciones e intentos de separación infra-familiar han sufrido algunos cambios de acuerdo a Niendenzu (1893), Briggs y Johnson (1979), Schmid (1980) y Wilson et. al (2005).

Por ejemplo, Niedenzu (1893), reduce la familia en dos subfamilias, Myrtoideae (incluye la tribu Myrteae) de frutos carnosos principalmente neotropicales y Leptospermoideae (incluye la tribu Leptospermeae y Chamaelaucieae) casi exclusivamente Paleotropical, de frutos secos y capsulares. No obstante, la clasificación infra-familiar más acogida es la de Wilson et. al (2005), quien usando herramientas moleculares en combinación con datos morfológicos reconoce dos subfamilias: Myrtoideae Sweet con flores bisexuales, rara vez andromonoicas y Psiloxyloideae (Croizat) Schmid que incluye plantas dioicas y 17 tribus (15 en Myrtoideae y 2 en Psiloxyloideae). Por otro lado, los estudios de McVaugh (1956b, 1968), quien hizo un trabajo detallado de las inflorescencias, permitieron la caracterización de los géneros americanos de Myrtaceae, abriendo el camino para el estudio de este grupo en el Neotrópico.

La familia comprende en la actualidad 133 géneros y más de 3800 especies a nivel mundial. *Eugenia* L. está ubicada dentro de la subfamilia Myrtoideae, tribu Myrteae y subtribu Eugeniinae, y es el género con más especies en el Neotrópico (ca.1100) (sensu Berg 1856, WCSP 2017, Wilson *et al.* 2001, 2005). Se distribuye desde el sur de México, Cuba y las Antillas a Uruguay y Argentina. Posee ca. 60 especies en África y una menor representación en el Sudeste Asiático (ca.14) y el Pacífico (ca.35) (Mazine *et al.*, 2014). Es el único género de Myrtaceae que tiene una distribución nativa que abarca todo el rango geográfico de la familia (Bünger *et al.* 2015).

Eugenia se distingue fácilmente de los demás géneros que forman parte de la tribu Myrteae según McVaugh (1968), Landrum y Kawasaki (1997), Holst *et al.* (2003) y Mazine *et al.* (2016), por la combinación de los siguientes caracteres: hábito arbustivo o arbóreo, flores generalmente 4-meras, sépalos libres, separados en el botón floral, hipanto no prolongado ni tubular más allá de la cima del ovario, ovario

bilocular, de poco a con muchos óvulos por lóculo, fruto con los sépalos persistentes en forma de corona o caducos dejando una cicatriz circular, 1-2 semillas, capa de la semilla membranosa o crujiente, embrión con cotiledones fusionados en una masa sólida y homogénea. Existen excepciones ocasionales a algunos de estos puntos; aunque el ovario es muy consistentemente bilocular.

Dentro de la subtribu Eugeniinae según Landrum y Kawasaki (1997), *Eugenia* se diferencia de los demás géneros por la combinación de los siguientes caracteres: embrión con cotiledones gruesos y carnosos, más o menos plano-convexos y separados o ligeramente conados, o fusionados en una masa homogénea y el hipocótilo indistinto o distinto y mucho más corto que los cotiledones.

Sin embargo, la clasificación tradicional de los géneros dentro de la subtribu Eugeniinae fue cuestionada por varios autores, por ejemplo, Niedenzu (1893), Proença (1991), Landrum & Kawasaki (1997), Sobral (2003), consideraron el género Hexachlamys como un sinónimo de Eugenia. Por otro lado, otro de los géneros cuestionados fue Calycorectes, un género delimitado y diferenciado de Eugenia según Berg (sensu 1856) por la combinación de un ovario bilocular, muchos óvulos por lóculo, un hipanto prolongado por encima del ovario, botones florales con los sépalos totalmente soldados que al abrir rompen o rasgan de manera irregular y forman de 4-6 sépalos. Esta delimitación no es muy distinta a la del género Eugenia y que McVaugh (1968, 1969) discute y pone en duda ya que la especie Eugenia feijoi O. Berg y otras especies presumiblemente emparentadas a ésta (conocidas en conjunto como "Complejo Eugenia feijoi") tienen anteras lineares, oblongas o alargadas, un carácter que según la experiencia de McVaugh (1968), se veía en todas las especies de Calycorectes hasta entonces. De la misma manera, McVaugh señala que en algunas especies de Calycorectes, pueden encontrarse lóculos con 3-5 óvulos como pasa en algunas especies del género Eugenia.

Las especies conocidas, que forman parte del "Complejo Eugenia feijoi", tienen los sépalos parcialmente unidos en el botón floral, incluso casi en la totalidad de

su longitud, quedando libre solo las puntas de los mismos McVaugh (1968). Desde el punto de vista de McVaugh (1968), la principal diferencia entre *Calycorectes* y las especies del "Complejo *E. feijoi*" es que en estas últimas los sépalos, aunque estén unidos en el botón floral, se les puede distinguir la línea que separa un sépalo de otro y es la línea por donde empiezan a separarse los sépalos al abrirse el botón floral, mientras que en *Calycorectes* los sépalos, cuando el botón floral empieza a abrir, se dividen sin seguir un patrón o una línea de división, es decir, rasgan sin dirección, sin hacer referencia a la posición apropiada de los sépalos.

Como han señalado Landrum (1986) y McVaugh (1958b, 1968, 1969), el grado de fusión de los sépalos sobre un hipanto para delimitar géneros no es confiable y este carácter parece haber evolucionado por separado en varios géneros de la familia Myrtaceae.

Recientemente, Mazine et al. (2014, 2016, 2018), mediante análisis morfológicos y moleculares realizaron el estudio infragenérico de Eugenia y reconocieron 3 subgéneros: Eugenia L. subg. Eugenia, Eugenia subg. Hexachlamys (O. Berg) Mattos y Eugenia subg. Pseudeugenia (Mazine & Faria) Mazine & Faria, así como 11 secciones distribuidas dentro de los 3 subgéneros: Eugenia sección Eugenia, Excelsae Mazine & E. Lucas, Hexachlamys (O. Berg) Mazine, Jossinia (DC.) Nied., Phyllocalyx Nied., Pilothecium (Kiaersk.) D.Legrand, Pseudeugenia Mazine & Faria, Racemosae O. Berg, Schizocalomyrtus (Kausel) Mattos, Speciosae Bünger & Mazine y Umbellatae O. Berg, siendo esta última la más grande, con más de dos tercios de las especies del género. En el mismo sentido Mazine et al. (2014) demostraron que la única manera de que el género Eugenia pudiese ser considerado como un género monofilético sería incluyendo dentro del mismo los géneros Calycorectes, Hexachlamys, Phyllocalyx y Stenocalyx. Esto sustenta lo discutido por McVaugh (1958b, 1968, 1969) quien consideró a Calycorectes como un sinónimo de Eugenia.

A pesar de que recientemente ha aumentado el conocimiento de las relaciones evolutivas infra-familiares y genéricas de la familia Myrtaceae, apareciendo

hipótesis filogenéticas más aceptables, así como el entendimiento de la legitimidad de los géneros, por ejemplo, Eugenia-Calycorectes en Mazine et al. (2014, 2016 y 2018), aún las especies del "Complejo Eugenia feijoi" continúan siendo un reto. Se necesita una delimitación taxonómica tradicional clara de las especies para poder realizar un estudio de carácter evolutivo que incluya una muestra representativamente alta de las especies y poder así tener filogenias robustas. Según Holst (2002) el "Complejo Eugenia feijoi" está limitado a la cuenca amazónica y al Escudo Guayanés y está conformado por las siguientes 16 especies: E. chartacea McVaugh, E. costata O. Berg, E. cuspidifolia DC., E. diplocampta Diels, E. fasciculiflora O. Berg, E. feijoi O. Berg, E. marlierioides Rusby, E. media Sagot, E. pisonis O. Berg, E. pleurosiphonea Diels, E. percrenata McVaugh, E. schunkei McVaugh, E. sigillata Amshoff, E. solimoensis O. Berg, E. subterminalis DC., y E. yatuae (McVaugh). Estas especies se caracterizan por tener frecuentemente tricomas dibraquiales, hojas con la vena media elevada en una línea vertical estrecha; sépalos (en botón floral) parcialmente o casi totalmente conatos en su longitud; anteras lineares a lanceoladas, secando a menudo de color grisáceo.

Adicional, De Souza *et al.* (2016) describen a *E. joseramosii M.A.D. Souza* & *Scudeller*, una especie de Brasil, la que, por todas sus características, parece formar parte del "Complejo *E. feijoi*":

Un trabajo reciente (Giaretta et al. 2019) incluye en sus filogenias moleculares y morfológicas nombres basados en especies que son reconocidos como miembros del "Complejo Eugenia feijoi" y otras especies recién descritas de Brasil no antes reconocidas como parte del complejo. Las filogenias propuestas apuntan a que el "Complejo Eugenia feijoi" es un grupo natural, sin embargo, es necesario la inclusión de más especies dentro del estudio para tener hipótesis más confiables y aceptables.

También Mazine et al. (2018) incluyó dentro de sus filogenias, Eugenia pisonis, una especie que actualmente forma parte del "Complejo Eugenia feijoi" (Holst

2002). Según Mazine et al. (2018) E. pisonis está "estrechamente relacionada" a E. spruceana O. Berg, una especie que posiblemente no forme parte del "Complejo feijoi" pero que comparte con E. pisonis el carácter de tener los sépalos en el botón floral parcialmente conatos. La consideración de "estrecha relación" puede ser prematura ya que para entender las relaciones evolutivas solo utilizaron estas dos especies, que, por compartir el carácter de unión de los sépalos en el botón floral, quizá tengan algún tipo de parentesco más no están estrechamente relacionadas. Esta suposición se sustenta con el valor bajo de "bootstrap" (MLBS 24%; PP 0.74) observado en el mencionado estudio. Además, en dicho trabajo se indica que E. pisonis es actualmente un sinónimo de Eugenia moschata (Aubl.) Nied. ex T. Durand & B.D. Jacks pero que ahora, en esta tesis E. pisonis es considerada sinónimo dudoso de E. feijoi. Estos resultados de Mazine et al. (2018) no pueden ser del todo creíbles, sobre todo si nos basamos en los nombres de las especies, debido a que la nomenclatura de las especies que forman parte del Complejo "feijoi" no está aún del todo resuelta, especialmente porque lo que en la actualidad se reconoce como Eugenia moschata es según Flora do Brasil (2020) y The Plant List (2019) el nombre legítimo para 13 especies.

Aublet (1775) describe de la Guayana Francesa el género *Catinga* Aubl. con dos especies, *C. moschata* Aubl. y C. *aromatica* Aubl. Según McVaugh (1958a) en el año 1947 G. Amshoff estudió entre las colecciones de Aublet en el Museo Británico, lo que ella entendió eran los especímenes tipos de *Catinga aromatica* y *C. moschata*. Con base a esto reconoció el género *Catinga* para la *Flora de Surinam* (Amshoff 1951). Sin embargo, Amshoff tuvo dudas ya que el material examinado estaba estéril (McVaugh 1958a). Más tarde, McVaugh (1968) examina los mismos especímenes estériles de ambas especies, pero con una supuesta ilustración existente de las hojas y frutos, como parte de la descripción original de Aublet (Figura 5). Mcvaugh (1968) consideró que *C. moschata* y *C. aromatica* son la misma especie (sinónimos) y que éstas a su vez son lo mismo que *Eugenia feijoi* O. Berg, una especie cuya localidad tipo es Pará-Santarem (Brasil). De estar McVaugh en lo correcto, el nombre verdadero por antigüedad correspondería al

género *Eugenia* por haberse descrito antes que *Catinga* y la nueva combinación sería *E. moschata* (Aubl.) McVaugh. Sin embargo, ya esta combinación había sido considerada por Durand & Jacks. (1902), por tanto, el nombre correspondiente o actual y aceptado debería ser *Eugenia moschata* (Aubl.) Nied. ex T. Durand & B.D. Jacks.

A pesar de esto, McVaugh (1969) discute sobre E. feijoi O. Berg y considera a Catinga aromatica Aubl.? Eugenia fasciculiflora O. Berg?, Eugenia leucanthera O. Berg y a Eugenia paraensis O. Berg, como sinónimos de E. feijoi. En este caso el nombre legítimo debe ser el que se publicó primero, es decir, el más antiguo, por lo cual debió salir de la combinación entre Catinga aromatica (por ser el más antiguo entre todos las que McVaugh consideró sinónimo) y el género Eugenia (por estar descrito antes que Catinga), y tendría como producto la combinación Eugenia aromatica, más no el nombre de E. feijoi. Probablemente McVaugh no siguió este paso o prefirió no usar el nombre más antiguo y conservar E. feijoi, una práctica que las leyes nomenclaturales botánicas aceptan si son bien sustentadas. aunque el nombre considerado por antigüedad sea otro (por ejemplo, si una especie es muy mencionada durante décadas, es decir "famosa"). Como se puede ver, McVaugh tenía dudas sobre la sinonimia de C. aromatica y E. fasciculiflora. Probablemente para él fue más oportuno usar C. aromatica como sinónimo (aún con dudas) y excluir esta vez de su suposición a C. moschata, cambiando así su opinión mencionada en McVaugh (1968) (que Catinga aromatica y C. moschata eran sinónimos). McVaugh (1969) juzgó y cambió su opinión de que ambas Catinga eran sinónimos, probablemente porque los tipos estériles de las dos especies de Catinga representados por una ilustración del fruto mostraban en C. aromatica un fruto más o menos elipsoidal con un pequeño cuello en el extremo superior del mismo (vs un fruto totalmente globoso en C. moschata) y esta misma descripción del fruto (elipsoide con un pequeño cuello) la hace McVaugh (1969) para E. feijoi, lo que indica que vio este carácter en los especímenes que revisó, al tal punto que consideró que ambas (E. feijoi y C. aromatica) eran posiblemente la misma especie. De esta misma manera, descartó que Catinga moschata (de

fruto globoso) fuese un sinónimo de *E. feijoi*. Esta fue la posible razón por la que McVaugh (1969) decide usar *Catinga moschata* como un sinónimo dudoso (*C. moschata*?) para otra especie descrita en mencionado trabajo: *Calycorectes bergii*. Sandwith.

Por otro lado, la duda de la sinonimia de *Eugenia fasciculiflora* bajo el nombre de *E. feijoi* radica en que el espécimen tipo de *E. fasciculiflora* (Schomburgk 1854) fue destruido con el Herbario de Berlín durante la segunda guerra mundial (Mcvaugh 1968-1969) pero aparentemente el duplicado (isotipo sin designar) está en el Herbario de Kew (Schomburgk sn.). Amshoff (1951) en la Flora of Surinam cita el nombre de *E. fasciculiflora* como un sinónimo de *Catinga aromatica* y al mismo tiempo cita a *Catinga moschata* como nombre legítimo y como sinónimos a *Calycorectes oblongifolia, C. latifolius y C. bergii*. Con base en esto, McVaugh (1969) estudió el espécimen de Schomburk junto con la descripción original de *E. fasciculiflora* y supuso que ésta es también un sinónimo *de E. feijoi*.

Con todo lo descrito anteriormente, la incertidumbre que requiere más atención es que los dos especímenes "tipo" del género *Catinga*, aparte de estar estériles, ninguno tiene número de colección y nadie ha estado seguro si son realmente los tipos originales. Todos estos argumentos demuestran además que estos especímenes no son confiables para propósitos nomenclaturales.

Por lo anterior es claro y notable que la búsqueda de aproximaciones filogenéticas de las especies del "Complejo *feijoi*" sin antes resolver la taxonomía tradicional y la nomenclatura, trae confusiones e interpretaciones erróneas de la historia e inferencias evolutivas de las especies, que además de ser erróneas o equivocadas, trae repercusiones y consecuencias graves en las gestiones de la biodiversidad y la conservación.

Evidentemente, el "Complejo Eugenia feijoi" es un grupo que requiere un estudio profundo, ya que hay un sin número de dudas incluso en la literatura existente, además de entidades con sinonimia incierta y especies no descritas (Mc Vaugh 1969, Holst 2002, Holst 2018 com. pers). Como menciona McVaugh (1969) la

taxonomía y nomenclatura en estas especies necesita más atención. Además, otro punto clave es lo mencionado por Giaretta *et al.* (2019): "los caracteres morfológicos investigados de manera insuficiente producen clasificaciones que carecen de previsibilidad y la percepción morfológica puede aportar la información necesaria para el entendimiento de las filogenias moleculares".

En esta tesis se hace una revisión taxonómica de las diferentes entidades reconocidas del "Complejo *Eugenia feijoi*". Además, se realizó un análisis de conservación que nos permitió conocer el grado de peligro de extinción de cada especie.

Materiales y métodos

Se estudió la morfología y distribución geográfica (incluyendo los tipos) de todas las especies que habían sido citadas con anterioridad de manera formal o informal como parte del "Complejo Eugenia feijoi", además, de algunas especies recién descritas, de supuestos sinónimos previamente citados en la literatura y de todo el material sin identificar en los herbarios de las siguientes instituciones: Instituto Smithsonian (US), Jardín Botánico Marie Selby (SEL), Jardín Botánico de Missouri (MO), Jardín Botánico de Nueva York (NY), Real Jardín Botánico de Kew (K), Universidad Nacional de Colombia (COL) y Universidad de Panamá (PMA). Todos los especímenes estudiados y seleccionados, posteriormente fueron enviados en función de préstamo, por las mencionadas instituciones, al herbario UCH de la Universidad Autónoma de Chiriquí para el seguimiento del estudio. Las muestras de COL fueron recibidas en el herbario PMA para ser estudiadas junto a las muestras que forman parte de la colección de esta última Institución. Los especímenes tipo que no pudieron ser vistos en físico, fueron estudiados por medio de imágenes de alta resolución en la página de JSTOR Global Plants (https://plants.jstor.org/) y Flora do Brasil 2020 (http://floradobrasil.jbrj.gov.br). En caso de especímenes para lectotipificación que no estaban en la web (por ejemplo, Eugenia fasciculiflora), se pidieron imágenes en alta resolución al jardín botánico de Kew.

De igual manera, se estudiaron muestras de otros herbarios no visitados, a las cuales se accedió a través páginas virtuales de Flora do Brasil 2020, L'Herbier Ird de Guyane (http://herbier-guyane.ird.fr/) y Cooperative Taxonomic Resource for American Myrtaceae (https://cotram.org/).

Para la delimitación práctica se adoptó el concepto morfológico de especie (es decir, un concepto fenético de especie sensu Judd *et al.* 2016) de tal manera que, para distinguir las mismas se usaron atributos o diferencias de morfología, especialmente si estas están asociadas con disyunción geográfica. Las especies delimitadas resultantes fueron comparadas con los especímenes tipo y con las

descripciones originales o protólogos con el fin de verificar la aplicación adecuada de los nombres. Dichas delimitaciones se supone que corresponden a linajes evolutivos independientes (es decir un concepto de especie evolutivo o filogenético, sensu Judd *et al.* 2016).

Para las descripciones morfológicas de las especies ya descritas y no descritas para la ciencia, se complementó o se usaron los trabajos de McVaugh (1958a, 1969) y Holst (2002). Además, se usaron imágenes de Microscopía Electrónica de Barrido (Giaretta *et al.* 2019), imágenes de JSTOR Global Plants 2019 y Flora do Brasil 2020 y se realizaron ilustraciones (dibujos).

Para la legitimidad de los nombres de las especies, sinonimias, lectotipificación, neotipificación, y conservación de nombres se usaron los artículos correspondientes al código Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (Greuter y Rodríguez 2018).

Se realizó el análisis de conservación de las especies según la metodología de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (IUCN Standards and Petitions Subcommittee 2017) para determinar su nivel de riesgo de extinción bajo las Categoría y Criterios de la Lista Roja de la UICN (IUCN Species Survival Commission 2012). Los aspectos geográficos para determinar el Área de Ocupación (AOO siglas en inglés) y la Extensión de Ocurrencia (EOO siglas en inglés) se evaluaron mediante el software GeoCAT (Bachman *et al.* 2011) usando coordenadas geográficas (estandarizadas a grados decimales) de los especímenes estudiados.

Una parte de los resultados taxonómicos de esta tesis fueron utilizados para la interpretación filogenética molecular y morfológica del artículo ya publicado, en cual figuro como coautor, *Calyx (con)fusion in the hyper-diverse genus Eugenia (Myrtaceae): homoplastic evolution of unusual flower patterns* (Augusto Giaretta, Thais Vasconcelos, Fiorella Fernanda Mazine, Jair Eustáquio Quintino Faria, **Rodolfo Flores**, Bruce Holst, Paulo Takeo Sano, Eve Lucas) (Giaretta *et al.* 2019).

Para el estudio molecular se utilizaron los espaciadores internos transcritos (ITS) del núcleo ribosomal y de las regiones psbA-trnH, rpl16, trnL-rpl32 y trnQ5'-rps16 de los plastidios, mientras que en el estudio morfológico se usaron exclusivamente los botones florales de diferentes especies.

Para la filogenia molecular se combinaron cuatro regiones de ADN de cloroplasto (ADNcp) dando como resultado una matriz de 3185 pares de bases; la partición ITS nuclear comprendía 671 pares de bases. Se realizaron inferencias bayesianas independientes (BI) en las regiones de cpDNA como nuclear ITS.

Para la filogenia morfológica se implementó un enfoque de máxima verosimilitud (MLA) utilizando el paquete ape v4.1 (Paradis et al., 2004) y la función "ace". El mapeo de caracteres estocásticos bayesianos (BSC) (Huelsenbeck et al., 2018) se realizó utilizando la función "make.simmap" disponible en phytools v0.5–64 (Revell, 2012). Ambos análisis se implementaron en R (R Core Team, 2018) utilizando un modelo de "tasas iguales" para recuperar la evolución historica de los patrones de desarrollo bajo investigación.

Además, el nombre tradicional para llamar este complejo como "Complejo Eugenia feijoi" fue cuestionado informalmente por estudiosos neotropicales de la familia Myrtaceae, los cuales propusieron usar otro nombre debido al respeto que se le debe tener a las especies por antigüedad de publicación (com. pers Giaretta, Vasconcelos, Mazine, Faria, Sano, Lucas 2019). Los resultados obtenidos en mi trabajo, también fueron usados en este artículo publicado, para demostrar por qué el nombre de "Complejo Eugenia feijoi" se debe mantener.

Esta colaboración se hizo en conjunto con investigadores de la Universidad de São Paulo, Universidad de Federal de São Carlos, Universidad de Brasília, Royal Botanic Gardens Kew y Marie Selby Botanical Gardens.

Resultados y Discusión

Partiendo del reciente trabajo de Holst (2002), quien reconoce 16 especies como parte del "complejo *E. feijoi*", se estudiaron 372 especímenes de herbario y 43 imágenes en alta resolución. Tras un estudio detallado de los especímenes e imágenes, se reconocieron, según la morfología de la flor, dos grupos que forman el "Complejo *Eugenia feijoi*":

- 1. "Complejo Eugenia feijoi" Grupo 1 con las siguientes especies: E. chartacea, E. cuspidifolia, E. feijoi, Eugenia joseramosii, E. marlierioides, E. schunkei, Eugenia sp. A, Eugenia sp. B., E. solimoensis (dudosa).
- 2. "Complejo Eugenia feijoi" Grupo 2 con las siguientes especies, E. moschata, Eugenia sp C., Eugenia sp. D, Eugenia sp. E, y Eugenia sp. F.

Al no poseer las características morfológicas que usamos en esta tesis (discutidas y evaluadas abajo) para separar los grupos, las especies *Eugenia diplocampta*, *Eugenia percrenata*, *E. sigillata*, *E. subterminalis* y *E. yatuae* quedan excluida como parte del "complejo *E. feijoi*". Además, *E. pleurosiphonea* es reconocida como un sinónimo de *E. moschata* y *E. costata*, *E. pisonis*, como sinónimos dudosos de *E. feijoi*. La especie *E. media*, es posiblemente una especie no válida, que excluí de este estudio por no haber encontrado la publicación original de su descripción.

Se reconocen 14 especies como parte del Complejo, de esas, 8 ya tenían nombre o habían sido formalmente publicadas y 6 son especies nuevas o no descritas.

En segunda instancia, el análisis molecular y morfológico realizado como parte de Giaretta et al. (2019), con base principalmente en las especies que forman parte del "Complejo *Eugenia feijoi*" y usando exclusivamente especies de Brasil y una especie de Guayana Francesa, nos permitió reconocer que el "complejo *E. feijoi*" es aparentemente un grupo de origen natural, es decir, monofilético.

Tratamiento taxonómico del "Complejo Eugenia feijoi"

Eugenia L. (1753: 470)

Landrum, L.R., Barrie, F.R., Kawasaki, M.L. & Holst, B.K. (2009) Myrtaceae. In: Davidse, G., Sousa, M., Knapp, S. & Chiang, F. (Eds.) Flora Mesoamericana, Volumen 4, parte 1. Cucurbitaceae a Polemoniaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 66–150.

McVaugh, R. 1968. The genera of American Myrtaceae – an interim report. – Taxon 17: 354-418

Arbustos o árboles pequeños a grandes; crecimiento joven glabro o comúnmente densamente cubierto de pelos simples o dibraquiales. Hojas opuestas, enteras, rara vez crenadas, mayormente persistentes, cartáceas a coriáceas, las glándulas conspicuas a inconspicuas en una o en ambas superficies. Inflorescencias axilares o caulifloras, sésiles o racemosas, o las flores solitarias. Flores 4-meras; bractéolas persistentes o deciduas en la antesis, separadas o fusionadas y formando un involucro por debajo del botón floral y la flor; hipanto prolongado o no más allá de la punta superior del ovario; cáliz 4-lobado, los lobos dispuestos en 2 pares opuestos iguales a marcadamente desiguales, libres o unidos parcial o totalmente en botón floral, frecuentemente persistentes en el fruto; pétalos 4, conspicuos; estambres numerosos, las anteras elipsoidales o lineares; ovario 2locular, los óvulos numerosos, rara vez 2. Frutos en bayas; pericarpo delgado o carnoso; semillas 1, rara vez 2 o 3, la cubierta de la semilla membranácea o raramente coriácea, el embrión Eugenioide, los cotiledones, radícula y plúmula fusionados. Aprox. 900 spp. La mayoría de Florida, México, Mesoamérica, Sudamérica y las Antillas, también en África y el SE de Asia (Landrum *et al.* 2009)

Según McVaugh (1968), "las especies americanas de *Eugenia*, como la mayoría de los autores han entendido los límites del género, son parecidas al tener el

hipanto poco o no prolongado más allá de la cima del ovario; el ovario bilocular con varios o muchos óvulos en cada lóculo; el embrión aparentemente homogéneo sin una clara división entre los cotiledones; el cáliz dividido en 4 partes; y las flores en racimos o solitarias en los nodos (sin hojas) de las ramitas. Hay tantas especies, y son tan diversas en su hábito y características, que se hace imposible caracterizar el género brevemente, excepto por los puntos más o menos técnicos mencionados anteriormente. Casi sin excepción, las flores nacen en pares opuestos y decusados, sobre pedicelos sostenidos por pequeñas brácteas. Por lo general, hay varios o muchos pares de flores que surgen del mismo eje no ramificado, que es morfológicamente una rama que surge en la axila de una hoja, o en un nodo que llevaba una hoja en una estación de crecimiento anterior. A veces el eje es tan corto que las flores parecen estar umbeladas o agrupadas en la axila; algunas veces (como en *E. punicifolia*, una especie sudamericana de amplia distribución), las flores están reducidas a un solo par".

"Complejo Eugenia feijoi"

Holst, B. K. (2002). New species and notes on Myrtaceae from Northern South America. Selbyana, 137-180.

Hábito arbóreo o arbustivo, tricomas frecuentemente dibraquiales, hojas con la vena media elevada en una línea vertical estrecha; venas secundarias inferiores fuertemente ascendentes, la primera y a veces la segunda se alarga para formar la vena marginal, no anastomosadas; inflorescencia en racimos cortos, las flores aparecen a veces solitarias, fasciculadas o umbelares; flores glabras o pubescentes, sépalos (en botón floral) parcialmente o casi totalmente conados en su longitud; anteras lineares a lanceoladas, secando a menudo de color grisáceo; frutos elípticos, oblongos o globosos, ocasionalmente estriados.

Con base a Giaretta *et al.* (2019) las flores de las especies del Complejo *E. feijoi* en Brasil y *Eugenia moschata* de Guayana Francesa tienen cuatro lóbulos de cáliz visibles en el botón floral que están parcialmente fusionados en el tercio inferior

del mismo (Figura 1 A, B, C) y poseen una membrana en los sépalos internos (Figura 1 C; S).

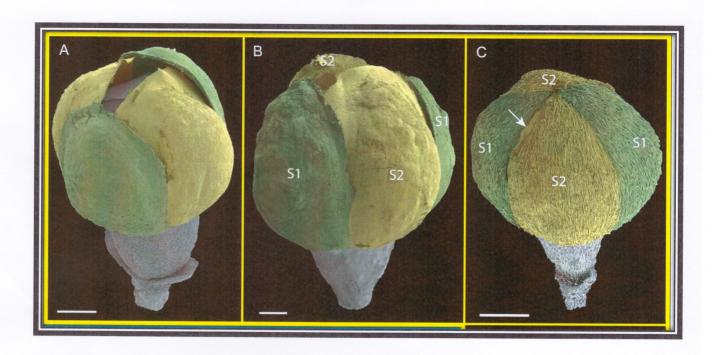


Fig. 1. Desarrollo comparativo de los sépalos A-C. Sépalos evidentemente imbricados (A, B) y sépalos no evidentemente imbricados (C). *Eugenia joseramosii* (A), *Eugenia pisonis*? (B), *Eugenia moschata* y membrana de sépalos internos señalada por la flecha (C). Giaretta et. al 2019.

Diagnósticamente podemos definir el "Complejo *Eugenia feijoi*" como aquel grupo de especies "Membranisépalo" con cuatro sépalos parcialmente conados en botón floral y que éstos están evidentemente imbricados o no (Figura 1). El argumento para delimitar en dos grupos se definió con base en la posición de los sépalos en el botón floral. El Grupo 1, se definió con base en la morfología floral de la especie *E. feijoi* (especie tipo del complejo) que posee los sépalos en botón evidentemente imbricados, similar a Figura 1; A, B y el Grupo 2 con base en la especie *E. moschata* la cual tiene los sépalos en botón, no evidentemente imbricados (Figura 1; C, Figura 2).

Considerando estos patrones florales reducimos el número de especies que pertenecen al "Complejo *E. feijoi*". En este sentido, reconocemos seis (6) de las 16 especies anteriormente propuestas por Holst (2002) y una recién descrita de Brasil, *E. joseramosii* (De Souza *et al.* 2016; 2017), se incluye además *E. moschata,* más seis nuevas especies inéditas de Bolivia, Brasil, Colombia y Perú. La especie *Eugenia solimoensis* se ha considerado un taxón dudoso dentro del "Complejo *Eugenia feijoi*" debido a la ausencia de flores.

Al menos unas 4 morfoespecies resultaron ser potenciales especies nuevas para la ciencia, sin embargo, la falta de flores o frutos nos mantuvo restringidos a su descripción.

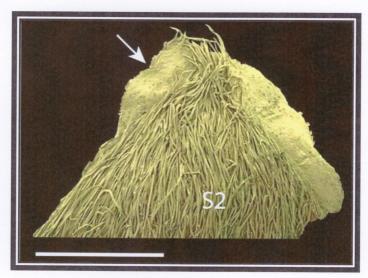


Figura 2. Detalle del tejido membranoso en Eugenia moschata=Eugenia fasciculiflora señalado por la flecha

Nomenclatura

Para efecto de un mejor entendimiento nomenclatural se explican algunas consideraciones sobre *Catinga moschata*, *Catinga aromatica*, *Eugenia feijoi* y *Eugenia moschata* ya que han sido los nombres más controversiales durante décadas. Los problemas nomenclaturales básicos de las otras especies serán explicados en la discusión o comentarios de cada especie.

Partimos del primer argumento que los especímenes de Aublet que Amshoff (1951) y McVaugh (1968, 1969) usaron para designar como posibles tipos de las especies de la Guayana Francesa, *Catinga moschata y C. aromatica*, no tienen número de colecta. En segunda instancia, en el protólogo de ambas especies no se cita el herbario ni tampoco un número de colección de referencia que pueda presentar evidencia de dónde fue depositado el espécimen y cuál puede ser el espécimen que represente realmente a cada una de estas dos entidades. Sin embargo, esto no es el mayor problema ya que una de las formas o pasos para reconocer especímenes no citados en protólogos es estudiando la caligrafía de los colectores y la historia de sus colecciones, es decir, revisando las colecciones de herbario donde los colectores depositaban sus muestras.

La mayor parte de la colección de Aublet está principalmente en el herbario del Museo de Historia Natural de Lóndres (BM) (Delprete 2015). Estos especímenes fueron estudiados por Amshoff (1951) y McVaugh (1968, 1969) como se mencionó anteriormente, y actualmente, ambos, están accesibles en la página de JSTOR Global Plants (https://plants.jstor.org/). Tanto Amshoff como McVaugh concluyeron, con dudas, que estos representaban o eran los tipos de ambas especies de *Catinga* mencionadas.

A mi juicio, tanto *Catinga moschata* como *C. aromatica* corresponden a un mismo taxón, de esta forma, el nombre legítimo por antigüedad sería *Catinga moschata* y basado en la sinonimia de *Catinga* bajo el género *Eugenia* daría como resultado

la combinación propuesta por Durand & Jacks (1902): *Eugenia moschata* (Aubl.) Nied. ex T. Durand & B.D. Jacks.

Un muestreo exhaustivo de ejemplares de herbarios me permitió concluir que bajo el nombre *Eugenia moschata* están las especies *Catinga aromatica*, *C. moschata*, *E. fasciculiflora*, *E. media*, *E. paraensis* y *Eugenia pleurosiphonea*. Esto no significa que hemos validado o revivido ocho de las trece especies que según The Plant List (2019) y Flora do Brasil (2020) están en la sinonimia bajo el nombre de *E. moschata*, sino que el nombre estaba siendo mal utilizado por el desconocimiento de la nomenclatura. Lo que antes era reconocido y mal utilizado como *E. moschata* corresponde realmente al nombre *E. feijoi*, y para esta última especie, bajo datos moleculares y morfológicos (Giaretta *et al.* 2019) se demostró que es una especie distinta de *E. fasciculiflora=E. moschata* (ver discusión ampliada en la descripción de estas especies).

Sin lugar a dudas, el problema más importante es que ambas especies de *Catinga* consideradas como posibles tipos, están estériles (Figs. 3, 4) y de esta forma no son especímenes apropiados para fines nomenclaturales. Solo existe una ilustración (Figura 5), la cual no es muy representativa, por tal razón proponemos una lectotipificación donde designamos un Neotipo (Figura 6). Esta neotipificación irá acompañada de la ilustración existente (Figura 5).



Figura 3. Holotipo de *Catinga moschata*, *J. B. C. F. Aublet, #s.n.* (BM). Tomado de JSTOR (2019)



Figura 4. Holotipo de *Catinga aromatica, J. B.* (*F. Aublet, #s.n.* (BM). Tomado de JSTOR (2019)

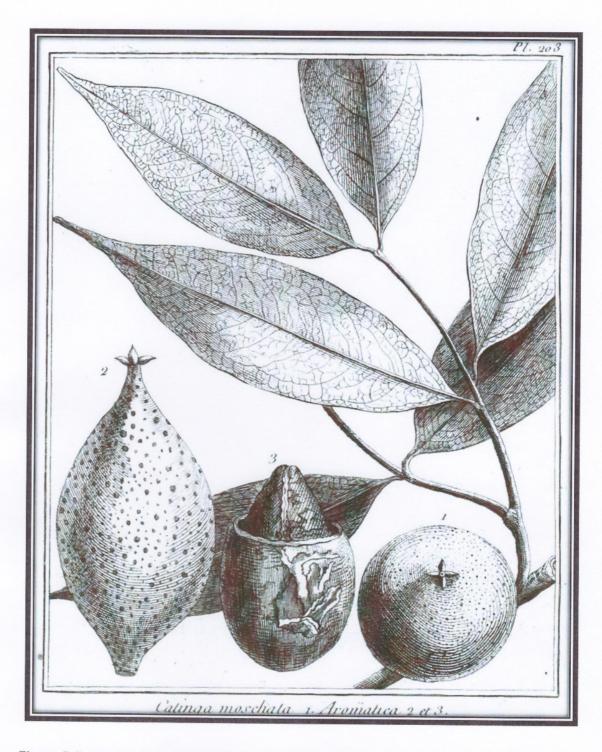


Figura 5. Ilustración de la descripción original de Catinga moschata y C. aromatica (Aublet 1775)

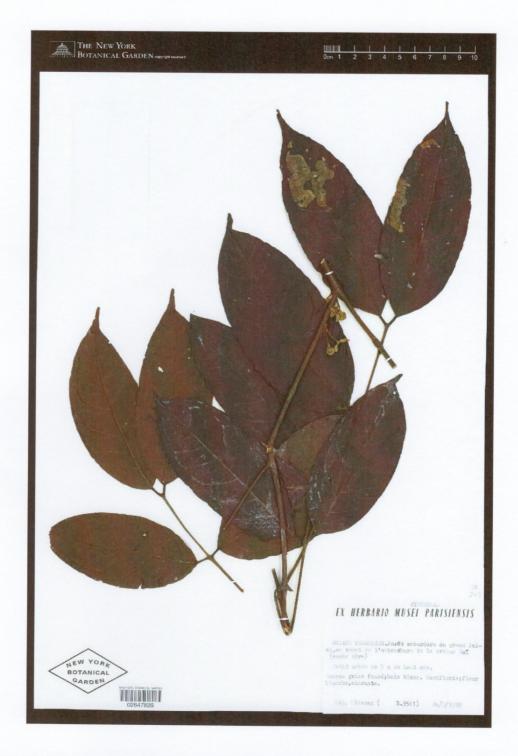


Figura 6. Especimen seleccionado como Neotipo, Oldeman B.3581. Tomado de NYBG (2019).

Interpretación filogenética

Basado en Giaretta et al. (2019)

Como parte del estudio de Giaretta et al. (2019), el cual trata de entender las relaciones evolutivas entre las especies, brasileñas y de la Guayana Francesa, que poseen algún grado de fusión en los lóbulos del cáliz. Bajo este concepto, el complejo *Eugenia feijoi* estuvo representado por 8 morfotipos, de los cuales 6 están incluidos en esta tesis. Dichas especies fueron elegidas con base en la supuesta presencia de las especies en ambos países. Cabe resaltar que las especies *Eugenia costata* y *E. pisonis* consideradas en el presente estudio como sinónimas de *E. feijoi*, aparecen como especies válidas en el clado "Grupo *E. feijoi*". Sin embargo, el ADN usado para las mismas no fue extraído del material tipo, sino de muestras de herbario que no he verificado. La especie *E. joseramosii*, aparece dos veces en el mismo clado, indicando que bajo este nombre existe una posible especie no descrita, dichas muestras, tampoco fueron enviadas para mi revisión.

Interpretación filogenética molecular: para fines de esta tesis, nos interesa conocer el estado o historia evolutiva de las especies que forman parte del Complejo *E. feijoi*. En este sentido, tras evaluar el árbol filogenético obtenido por Giaretta et. al (2019) (Figura7), podemos observar que el nodo A que emerge dentro de la sección Umbellatae corresponde al "grupo *Eugenia feijoi*". En este caso la monofilia es demostrada exclusivamente con especies de Brasil y la Guayana Francesa. He optado por resaltar este clado con dos objetivos: para demostrar que realmente el complejo *E. feijoi* es monofilético al menos con un número pequeño de especies y que la mala identificación de los nombres, puede traer malas interpretaciones. La especie *E. abunan* M.A.D. Souza & Sobral no la consideré como parte de esta tesis ya que pienso que, aunque tenga la membrana característica en los sépalos que distingue a las especies del "Complejo *Eugenia*

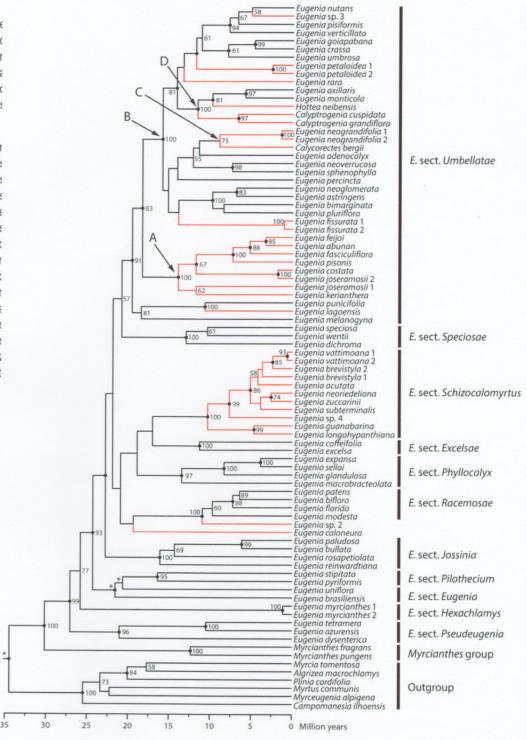
feijoi", los sépalos en botón abren similar a las especies de "Calycorectes". Pienso que si en esta filogenia actual, donde *E. abunan* se muestra como hermana de *E. moschata*, se incluyeran más especies y no solo las de Brasil, se tendría que hacer otras interpretaciones morfológicas para explicar el clado que conforman a las especies del "Complejo *E. feijoi*" ya que probablemente esta posible relación existente entre estas dos especies y otras, cambiarían. Esto es solo una suposición personal considerando la relación morfológica entre una especie ecuatoriana: *E yasuniana* B. Holst & M.L. Kawas., la cual posee las hojas, anteras, botones y su apertura, muy parecida a *E. abunan*.

Interpretación filogenética morfológica basada en la morfología floral: (Fig. 8 A), la condición de cáliz fusionado la cual es homoplástica y evolucionó independientemente y varias veces en Eugenia, al igual que los diferentes patrones de desarrollo (Figura 8 B). La única excepción es la membrana que es exclusiva del "Grupo Eugenia feijo" (Figura 8 B-color amarillo). A este grupo Giaretta et al. (2019) le llamó "Membranisépalo". Una línea de fusión entre los sépalos externos e internos se forma a lo largo del límite de los sépalos externos, pero dentro del borde de la cara dorsal de los sépalos internos, dejando tejido membranoso libre debajo de la unión entre sépalos (Figs. 1C; S2). En la antesis se produce un desgarro en este tercio inferior del cáliz y el tejido membranoso es evidente en flores abiertas. En algunos casos, por ejemplo, Eugenia moschata, la fusión puede aparecer completa hasta el ápice del botón floral (Figs. 1 C). Sin embargo, las partes membranosas de los lóbulos libres son tan frágiles que, en lugar de abrirse libremente, las presiones internas hacen que estas regiones membranosas se dividan de manera desigual. A través de estos caracteres, interpretando la filogenia morfológican, se demuestra que el "Grupo E. feijoi" es monofilético.

Árbol filogenético basado en análisis molecular

Figura 7. Clado de máxima credibilidad (MCC por sus siglas er inglés), filogenia calibrada en el tiempo resultando del análisis de BEAST.

Los nodos que reciber probabilidades mayores de 0.95 están marcados con puntos negros. Los porcentajes bootstrap recuperados por máxima similituo (ML por sus siglas er inglés) iguales superiores a 50 estár sobre las ramas. * indica nodos no recuperados en ML. Ramas rojas indican linajes con cáli; fusionado (Giaretta et al 2019).



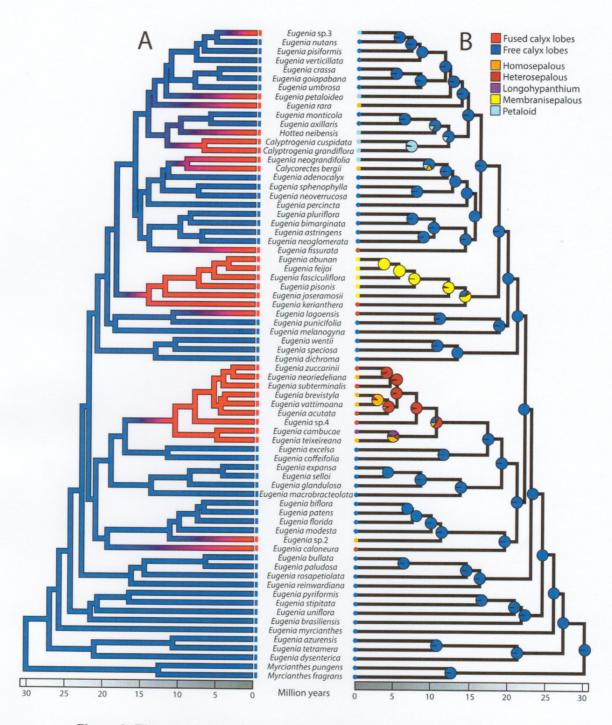


Figura 8. Filogenia de los patrones de desarrollo de la fusión del cáliz en Eugenia.

Filogenia calibrada en el tiempo de los patrones de desarrollo de la fusión del cáliz en *Eugenia* como resultado de la agregación de 10,000 mapas de caracteres estocásticos. (A) especies de *Eugenia* con lóbulos del cáliz libres, en azul y lóbulos del cáliz fusionado en rojo; el grado de tonos de color indica la frecuencia relativa a través del mapeo estocástico (probabilidad posterior). (B) Especies de *Eugenia* con los lóbulos del cáliz fusionado; colores en los pasteles proporcionan probabilidades posteriores. Giaretta et. al 2019.

Clave artificial del "Complejo Eugenia feijoi"

1. Botones florales con sépalos evidentemente imbricados (Grupo 1)
2
2. Hojas grandes, de ca (10-) 18-23 cm de largo
2. Hojas pequeñas o de tamaño medio de ca. 3-15 (-19) cm
3. Hojas oblongo-lanceoladas u obovadas, secando color negro, glándulas de las hojas grandes y evidentes, botones florales 12-15 mm de largo E. schunkei
3.Hojas elípticas a ovadas, secando de color verdoso o chocolate claro, glándulas de las hojas no evidentes, botones florales 15-18 mm de largo
4. Botones florales totalmente glabros5
4. Botones florales pubescentes a ligeramente tomentosos6
5. Hojas ovadas a obovadas, 10-15 cm de largo, botones florales 6-7 mm de largo
5. Hojas lanceoladas, 3-9 (-19) cm de largo, botones florales 3-4 mm de largo
6. Botones florales de 2-3 mm de largo
7. Hojas elípticas u oblongas secando de color negro con margen hialino, botones florales hasta 2 mm de largo
7. Hojas elípticas u ovadas secando de color chocolate, botones florales hasta 3 mm de largo

6. Botones florales de 4-7 mm de largo8
8. Hojas conduplicadas secando color marrón brillante, hipanto generalmente estriado
8. Hojas no conduplicadas secando de color verde o chocolate oscuro o negro, hipanto generalmente liso
1. Botones florales con sépalos no evidentemente imbricados (Grupo 2)
9
9.Botones florales tomentosos, pubescentes o seríceos
10. Botones florales fuertemente tomentosos
10. Botones pubescentes a seríceos
9. Botones florales ligeramente pubescentes, pubescentes o glabros11
11. Botones florales totalmente glabros con penacho de pelos en la punta de los sépalos
11. Botones pubescentes sin penacho de pelos en la punta de los sépalos12
12. Hipanto liso, fruto elipsoidal a ovoide, 2.5-3 cm de diámetroE. sp. C (Brasil)
12. Hipanto estriado, fruto redondo, grande (6 cm de diámetro)

Descripciones y comentarios de las especies

1. Flores con los sépalos evidentemente imbricados

Eugenia chartacea McVaugh., Fieldiana, Bot. 29(3): 206. 1956. Tipo: Brasil, Amazonas, Basin of Rio Jurua 21 Jun 1933 (fl), *B. A. Krukoff 4951* (Holotipo: NY; IT: US [imagen vista]). (Figura 9).

Árbol hasta 15 m; hojas pecioladas, los peciolos de ca. 10 x 1.5-2 mm; hojas elípticas a ovadas, 11-21 x 8-14 cm, cartáceas, glándulas en las hojas conspicuas o visibles; ápice agudo, base redondeada; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 7-8 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 1-5 mm del margen. Inflorescencia racemosa, 1-2 pares de flores por inflorescencia; brácteas diminutas; pedicelos 10-15 x 1-5 mm long; bractéolas ovadas, cartilaginosas, triangulares 1.5 x 0.7 mm, persistentes. Flores 4-meras, botones florales ca. 12-18 x 6-8 mm, globoso; hipanto urceolado ca. 5 mm en botón floral; disco cuadrangular esparcidamente piloso, 4-5 mm de ancho; sépalos glandulares (glándulas evidentes), evidentemente imbricados, unidos 1/4 de su longitud, ca. 10-12 x 8-10 mm, cóncavos, glabros en ambas superficies, redondeados u obovados, ápice redondeado, con cilios en los bordes; pétalos 4, ca. 12 x 11 mm, ovados, cóncavos, ciliados en los bordes. Estambres ca. 250-300; anteras lineares, ca. 2-2.3 mm; filamentos ca. 10 mm longitud. Ovario bilocular, ca. 20 óvulos por lóculo; estilo ca. 12-15 mm; estigma puntiagudo, anillo estaminal con tricomas en la base del estilo. Frutos no vistos.

Distribución y hábitat: Brasil (Estado de Amazonas). Bosque húmedo tropical de tierras bajas.

Fenología: Florece en junio.

Estado de conservación: Debido al área de ocupación (AOO) estimada en 4 kilómetros cuadrados, la ausencia de un área protegida que resguarde esta especie y la existencia de una sola recoleción, consideramos que *E. chartacea* se ajusta a la categoría de CR (Peligro crítico) [CR B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: **Brasil. Amazonas**: Basin of Rio Jurua, on high terra firma, near mouth of Rio Embira, 21 Jun 1933 (fl), *B. A. Krukoff* 4951 (NY!)

Comentarios: Eugenia chartacea corresponde a una especie endémica de Brasil (Estado de Amazonas) restringida a los bosques húmedos de tierras bajas,

conocida solo de la colección tipo. Es la única especie conocida dentro del complejo con flores cartáceas. Junto con *E. schunkei*, son las dos especies con hojas y flores más grandes pero muy distintas en varios aspectos (ver comentarios en *E. schunkei*).



Figura 9. Holotipo de Eugenia chartacea, B. A. Krukoff 4951 (NY). Tomado de JSTOR (2019)

Eugenia cuspidifolia DC., Prodr. (DC.). 3: 279. 1828. Tipo: Brasil, Brasilia ad ripas flum Nigri (fl), *Martius s.n* (Holotipo: M) [imagen vista]). (Figura 10)

Arbustos de 3-4 m; hojas, ramitas y peciolos con tricomas esparcidos, inflorescencia con tricomas adpresos, amarillentos; tricomas dibranquiados; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 3-5 x 1 mm; hojas elípticas, oblongas, 5-6 x 3-4 cm, membranáceas, fuertemente discolores, superficie adaxial negro (cuando secan), superficie abaxial chocolate claro (cuando secan), glándulas en las hojas conspicuas o visibles a 10 x, ápice cuspidado, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 5 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 4-7 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 1.5-2 mm, ocasionalmente no visible; brácteas persistentes, ca. 0.5-1 x 0.5-1 mm, ovadas a elípticas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescentes, 5-7 mm long; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1.5-2.5 x 1.0-2, pubescentes en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 2 x 3 mm, piriformes; hipanto ca. 1 mm en botón floral, tomentoso; disco plano, esparcidamente pubescente; sépalos glandulares, unidos casi hasta la mitad de su longitud, en pares de igual tamaño, ca. 1.5 x 1.5 mm, cóncavos, triangulares, ápice redondeado; pétalos 4, ciliados, reflexos, ca. 2 x 1.5 mm, oblongos. Estambres ca. 50; anteras oblongas, 0.7-0.3 mm; filamentos ca. 2 mm longitud. Ovario bilocular, 3 óvulos por lóculo; estilo ca. 2.5 mm; estigma redondeado. Frutos no vistos.

Distribución y hábitat: Brasil (Estados de Amazonas y Pará). Bosque húmedo de tierras bajas, a orilla de ríos.

Fenología: La floración se registra en mayo-agosto. Fructificación noviembreenero. **Estado de conservación**: Debido al área de ocupación (AOO) estimada en 8 kilómetros cuadrados, la ausencia de un área protegida que resguarde esta especie, y el escaso número de recolección (2 especímenes) consideramos que *E. cuspidifolia* se ajusta a la categoría de CR (Peligro crítico) [CR B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: **Brasil. Amazonas**: Brasilia ad ripas flum Nigri, 01 En. 1820 (fl), *Martius s.n* (M!). **Pará:** Rio Caraipé, approx. 60km from Tucuruí, SW on road serving Fazendas, 08 Nov 1981 (fl), *D. C. Daly et al.* 1265 (MO, NY, SEL).

Comentarios: Eugenia cuspidifolia corresponde a una especie de Brasil (Río Negro y Pará) restringida a los bosques ribereños de tierras bajas. Este taxón forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos evidentemente imbricados. Probablemente esta especie está relacionada a Eugenia sp. B de Perú con la cual comparte su hábito arbustivo y las flores más pequeñas de todas las especies que son parte del "Complejo E. feijoi", sin embargo, en E. cuspidifolia las flores son de menor tamaño (ca. 1.5 mm en botón floral) que las de Eugenia. sp. B (ca. 2.5 mm). Además, en E. cuspidifolia las hojas son elípticas a oblongas y secan totalmente negro con un margen hialino al borde de la hoja vs ovadas a anchamente elípticas que secan marrón o chocolate sin borde hialino en Eugenia sp. B.

McVaugh (1958) menciona que *E. cuspidifolia* es una especie con presencia en Perú, para este argumento se basó en el material recolectado por Klug (2132) el cual comparó con *E. cuspidifolia* y concluyó que por sus flores pequeñas el material correspondía a la misma especie.

En esta tesis reconocemos que el material de Klug, mencionado arriba, corresponde a una especie distinta (*Eugenia* sp. B), la cual es ligeramente parecida a *E. cuspidifolia* por el tamaño de las flores, aunque ligeramente más grandes en *Eugenia* sp. B, sin embargo, las hojas de esta última tienen una

venación mucho más marcada y a la vez la forma de sus hojas, diferente a las de *E. cuspidifolia.*

Eugenia sp. B, tiene hojas parecidas a *E. diplocampta* y por esta razón, todo el material que realmente corresponde a *E. diplocampta* estaba siendo erróneamente identificado con el nombre de *E. cuspidifolia*. Este error de identificación surgió por seguir el espécimen de Klug (*Eugenia* sp. B) y no el espécimen tipo real de *E. cuspidifolia*.

Esta aclaración me permitió identificar con certeza lo siguiente:

- Casi todo lo que estaba identificado como *E. cuspidifolia* fue transferido a *E. diplocampta* y a *Eugenia* sp B.
- E. cuspidifolia se reduce a una especie con solo dos coleciones.
- lo que estaba identificado con el nombre de *E. diplocampta* corresponde a *E. joseramosii*, una especie de Brasil recién descrita por De Souza *et al.* (2016).



Figura 10. Holotipo de Eugenia cuspidifolia, Martius s.n.; 1820; Brazil (M). Tomado de JSTOR (2019)

Eugenia feijoi O. Berg, Fl. Bras. 14(1): 283. 1857. Tipo: Brasil, Brasilia ad ripas flum Nigri (fl), *Martius s.n* (Holotipo: M) [imagen vista]; Isotipo: F, BM, F, G, GH, K [3] MICH, NY, P, [imagen vista en todos los isotipos]). (Figura 11)

Eugenia leucanthera O. Berg Fl. Bras. 14(1): 277. 1857. Tipo: Brasil, Pará (fl), F. W. Sieber s.n (Holotipo: BR) [imagen vista]).

?Eugenia pisonis O. Berg Fl. Bras. 14(1): 228. 1857. Tipo: Brasil, "Certe Najas" (fr), *Martius s.n* (Holotipo: M) [imagen vista]).

?Eugenia costata O. Berg Fl. Bras. 14(1): 577. 1859. Tipo: Brasil, Río Negro (fl), Riedel s.n (Holotipo: P)

Árbol o arbusto, 4-10 m; hojas, ramitas jóvenes y botones florales ligeramente estrigosos con hipanto fuertemente pubescente; hojas con pelos rojizos, dibranquiados y sésiles en el envés de las hojas y tricomas simples esparcidos en la vena media del haz; inflorescencia con tricomas adpresos, amarillentos; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 5-10 x 1-1.5 mm; hojas mayormente elíptico-lanceoladas, 8-14 x 3-5 cm, cartáceas, discolores, superficie adaxial chocolate oscuro, negro o verde (cuando secan), superficie abaxial chocolate claro (cuando secan), glándulas en las hojas conspicuas o visibles, ápice cuspidado-acuminado, base redondeada o aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha; 6-10 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 3-5 (-8) mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 2-3 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 4-5 mm, ocasionalmente no visible; pedicelos 3-6 mm, brácteas deciduas, ca. 1 mm, ovadas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescentes, 5-7 mm largo; bractéolas persistentes, triangulares, ca. 1.5-2 x 1.0-1.5 pubescentes en ambas superficies. Flores 4meras, botones florales ca. 4-5 x 5-6 mm (flores abiertas ca. 1.8 cm), piriformes, pubescentes a ligeramente pubescentes; hipanto ca. 2 mm en botón floral, liso,

adpreso-pubescente; disco ligeramente hundido, esparcidamente pubescente con anillo evidente; sépalos evidentemente glandulares, unidos hasta menos de la mitad de su longitud, evidentemente imbricados, ca. 5-6 x 3.5-4 mm, cóncavos y oblongos, ligeramente pubescentes externamente y glabros internamente, pelos en los bordes, ápice redondeado; pétalos 4, glabros, reflexos, ca. 5 x 4 mm, oblongos. Estambres > 175; anteras lineares, ca. 2 mm; filamentos ca. 10 mm longitud. Ovario bilocular, 5 óvulos por lóculo; estilo ca. 7 mm, pubescente en la unión de la base; estigma puntiagudo. Fruto elipsoide a ovoide, 2-2.5 cm de diámetro, 2.5-3.5 cm de largo, glabrescente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Brasil (Estados de Amazonas, Pará y Rondonia). En bosques húmedos y sabanas.

Fenología: La floración se registra en los meses de marzo, julio, octubrediciembre. Fructificación marzo, octubre.

Estado de conservación: Consideramos que *E. feijoi* es una especie no amenazada ya que está distribuida en diferentes áreas de Brasil, incluyendo áreas protegidas.

Especímenes examinados: BRASIL. Amazonas: Manaus, In vicinibus Barra, Prov. Rio Negro, Dic 1850 - Mar 1851 (estéril), R. Spruce s.n. (NY); Manaus-Porto Velho Road, Km. 245. 3 Km. South of Igapó Açu, 13 Mar. 1974 (fl, fr), G. T. Prance 20462 (NY); Alter do Chão, Rio Tapajós, 9 Nov. 1979 (fl) *G. T. Prance* P 26332 (NY [3 Dupl.]); Anajás. Ilha do Marajó. Repartimento at mouth of Igarapé Francés on Rio Mocões, 29 Oct. 1984 (fr), *G. L. Sobel et al.* 4881 (NY); Pará: In vicinibus Santarem, Jul. 1850 (fl), *R. Spruce* 820 (NY!); Santarém. Estrada que liga Alter do Chão-Santarém. Praia do lago, 13 Dic. 1978 (fl), *R. Vilhena et al.* 257 (NY); Rondonia: Porto Velho AO longo da BR- 364, 5 Km oeste de Mutum Paraná, 83 m, 16 Oct. 2010 (fl, fr), *M. F. Simon et al.* 971 (CEN, NY); Porto Velho, Margem

direita do rio Madeira, 5 km W do porto da balsa para vila Sâo Lourenco. Parcela T5P1, 109 m, 22 Nov., 2013 (fr), *M. F. Simon et al.* 2032 (NY);

Comentarios: *E. feijoi* se caracteriza por su hábito arbustivo o pequeños árboles y por tener los sépalos en botón floral totalmente imbricados, unidos hasta menos de la mitad de su longitud y con glándulas muy evidentes. El hipanto pubescente que contrasta con los sépalos en botón floral que se muestran ligeramente pubescentes, es distintivo en esta especie. Por la morfología floral se puede confundir con *Eugenia* sp. B de Perú sin embargo en *E. feijoi* sus flores son más grandes (hasta ca. 1.8 cm de longitud cuando están abiertas vs flores en su mayoría de menos de 1 cm de longitud en *Eugenia* sp. B). Las hojas de *E. feijoi* son angostamente elípticas con la venación secundaria evidente pero no prominente vs ovadas o anchamente elípticas y venación secundaria prominente en *Eugenia* sp. B.

E. feijoi junto a 12 especies más, eran consideradas un sinónimo de E. moschata. Durante años, el nombre Eugenia feijoi fue usado en las identificaciones de herbarios para muchos morfotipos que tuviesen las flores con los sépalos parcialmente conados, algo que en taxonomía se le llama vulgarmente, "nombre basurero", un nombre usado para identificar cualquier morfotipo parecido. Según las identificaciones de herbarios, E. feijoi se distribuía desde Brasil hasta Panamá, pero este trabajo restringe esta especie a los bosques húmedos de tierras bajas de Brasil.

Por prioridad de publicación, el nombre de esta especie debería ser *E. leucanthera*, ya que se publicó en el mismo año y en el mismo trabajo (Fl. Bras.) de Berg (1857) donde se publicó *E. feijoi*, en una posición anterior dentro del trabajo, sin embargo, tomé la decisión de conservar el nombre *E. feijoi* ya que este nombre ha sido objeto de uso en muchos trabajos, es decir, ha sido más conocido.

La decisión de la sinonimia dudosa de *E. pisonis* y *E. costata* se basa en que el tipo de la primera está en fruto, y el de la segunda, con poco material para emitir una decisión contundente, de esta manera la labor de identificación suele ser muy

complicada, aunque sus hojas son hasta cierto punto parecidas a *E. feijoi*, al igual que las glándulas de las mismas.



Figura 11. Holotipo de Eugenia feijoi, Martius s.n.; 1820; Brasil (M). Tomado de JSTOR (2019)

Eugenia joseramosii M.A.D. Souza & Scudeller, Phytotaxa. 289 (2): 167–174; 298 (3): 300–300 (Erratum). Tipo: Brasil, Amazonas: mun. Manaus, Reserva Florestal Adolpho Ducke (fl), *J.E.L.S. Ribeiro et al. 1767* (Holotype: INPA! [imagen vista]; Isotypes: G!, K!, MBM!, MG!, SEL!, SP!, U!, UEC!) (Figura 12)

Árbol de 6-20 m. Plantas vegetativamente glabras. Ramitas angulares o aplanadas, de color marrón, glandulosas, glabras o glabrescentes. Hojas con pecíolos 6-12 mm, ranurados adaxialmente; hojas elípticas a oblongas o ligeramente ovadas, 5-15 × 2-5.5 cm, coriáceas; ápice acuminado; base cuneada o redondeada, marrón cuando secan, la cara adaxial brillante, la cara abaxial con numerosos puntos glandulares elevados; venación campto-bronquidodroma, venas secundarias adaxialmente convexas, las venas secundarias arqueadas y elevadas, las venas terciarias impresas y la vena intramarginal arqueada, 3.5-5 mm del margen. Inflorescencias en fascículos superpuestos, ocasionalmente racemiformes en el mismo, axilares o ramifloras; brácteas escamosas, 0.5 × 0.5 mm, bracteolas 1.5 × 1.2-1.5 mm, deltoides o escamosas con ápice agudo, piloso; pedicelos 4-27 mm. Inflorescencia estrigosa con tricomas pardos o ferruginosos. Flores ca. 2 cm de diámetro, botones ca. 5 mm de largo, tricomas estrigosos o aracnoideos; hipanto ferruginoso, oblongo, campanulado o ligeramente urceolado, ocasionalmente estriado cuando está seco, 2.5-3 × 2-2.5; sépalos unidos hasta la mitad de la longitud del botón floral, orbiculares, coriáceos, subglabros, en dos pares subiguales, 4.5-7 × 3-4 mm, imbricados, cuculados en la antesis; pétalos subobovados o elípticos-oblongos, 6-8 × 4 mm, blancos, glabros; anillo estaminal cuadrangular, piloso; estambres ca. 10 mm, > 150, anteras oblongas a setáceas, 1-1.2 × 0.5 mm, basifijadas, rimosas, con una glándula apical conspicua; ovario bilocular, con ca. 8 óvulos por lóculo; estilo 6-10 mm, piloso. Frutos, elipsoides, 15-18 × 11-12 mm, naranja cuando está maduro, glandular, el pericarpio subcarnoso, constreñida en los extremos apicales. Semilla una por fruto, elipsoide.

Distribución y hábitat: Brasil (Estado de Amazonas). En bosques de mesetas y laderas o en vegetación abierta con suelo arenoso ("campinarana").

Fenología: La floración se registra en los meses de octubre-diciembre, noviembre. Frutos maduros en abril y mayo.

Estado de conservación: *E. joseramosii* es una especie que no está en peligro, ya que se encuentra en diferentes áreas del Estado de Amazonas, incluyendo áreas protegidas.

Especímenes examinados: Brasil. Amazonas: Próximo ao alojamento, 24 May 1996 (fr), Hopkins 1588 (MO); Reserva Forestal Ducke, 11 Dic. 1990 (fl), G. T et al., 3631 (COL); Reserva Florestal Ducke, Manaus-Itacoatiara, km 26. Igarapé do Tinga, 15 Nov 1995 (fl), A. Vicentini et al. 1141 (NY); Manaus. Itacoatiara Highway, km 26, Reserva Florestal Ducke, 21 Dic 1966 (fl), G. T. Prance et al., 3772 (NY); Manaus-Itacoatiara highway, km 202, near Rio urubú, 19 Dic 1966 (fl), G. T. Prance et al., 3711 (NY); Amazonas. Manaus. Reserva Florestal Ducke-Próximo ao alojamento, 24 May 1996 (fr), M. J. G. Hopkins, C. F. da Silva 1588 (NY); Tonantins. Rio Tonantins, afluente da margem esquerda do rio Solimões, atrás do lugar Uitinga-Pará, 18 Nov 1986 (fr), C. A. Cid Ferreira et al. 8470 (NY); Rio Uneiuxi, 200-300 km above mouth, 22 Oct 1971 (fl), G. T. Prance et al., 15529 (NY).

Comentarios:

Eugenia joseramosii, especie endémica de Brasil (Amazonas), forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos imbricados. Según la reciente descripción (De Souza et al. 2016), esta especie es similar a E. diplocampta, sin embargo, esta última no tiene los sépalos unidos en el botón floral. Anteriormente, por error, todo el morfotipo que hoy es E. joseramosii estaba incluido dentro de E. diplocampta. Este error se basó en que las hojas de E. diplocampta se ven conduplicadas al secar, una característica no única, pero si

distintiva de esta especie y que en *E. joseramosii* también se ve al secar sus hojas. Ver más comentarios en la descripción de *E. cuspidifolia*.

La imagen del holotipo de *E. diplocampta* muestra solamente un botón floral pero es suficiente para corroborar que todo el material de Brasil que estaba identificado erroneamente bajo el nombre de *E. cuspidifolia*, pertenece, a mi juicio, a *E. diplocampta*. Según Holst (2002), *E. diplocampta* forma parte del "Complejo *E. feijoi*" pero sus botones florales tienen los sépalos libres (no conados) y sin membrana en los sépalos internos. De esta forma se puede dejar de considerar esta especie como parte del "Complejo *E. feijoi*".

En este trabajo relaciono, por la morfología floral y tamaño de las flores a *E. joseramosii* con *E. feijoi*, sin embargo, difieren en varios aspectos. *E. joseramosii* alcanza ca. 20 m de alto vs ca. 10 m en *E. feijoi*, por sus inflorescencias fasciculadas o largamente racemosas vs fasciculadas o cortamente racemosas, hojas conduplicadas y verde o de color chocolate brilloso al secar vs hojas no conduplicadas y negras o chocolate no brilloso al secar.



Figura 12. Holotipo de Eugenia joseramosii, Vicentini 1141; Brasil (NY). Tomado de Reflora (2020)

Eugenia marlierioides Rusby, Bull. New York Bot. Gard. 8 (28): 108-109. 1912. Type: Bolivia. San Juan. 1902. R.S. Williams 218 (Holotype: US! [imagen vista]; Isotype: K! [imagen vista], NY!). (Figura 13).

Árbol o arbusto, 2-6 m; hojastotalmente glabras o con tricomas dibranquiados dispersos en las hojas; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 3-4 x 1-2 mm; hojas lanceoladas, 3-19 x 5-18 cm, cartáceas, glándulas en las hojas conspicuas o visibles, ápice acuminado, base obtusa; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha; 6-7 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 3 mm del margen. Inflorescencias pseudo-fasciculadas, axilares o terminales, 5-8 flores por inflorescencia, pedicelo ca. 8-12 mm; brácteas deciduas, ca. 1 mm, ovadas, ápice agudo; bractéolas deciduas. Flores 4-meras, botones florales ca. 3-4 x 4-5 mm, subtruncados en la punta; hipanto turbinado, ca. 2 mm en botón floral; disco plano, con anillo evidente; sépalos evidentemente glandulares, unidos hasta más de la mitad de la longitud del botón floral, evidentemente imbricados, ca. 2-3 x 2-3 mm, cóncavos, ciliados, semicirculares, ápice redondeado; pétalos 4, glabros, reflexos, ca. 2.5 x 2.5 mm, oblongos. Estambres > 100; anteras lineares, ca. 2 mm; filamentos ca. 8 mm longitud. Ovario bilocular, 5 óvulos por lóculo; estilo ca. 7 mm, pubescente en la unión de la base; estigma puntiagudo. Frutos no vistos.

Distribución y hábitat: Venezuela (Amazonas), Bolivia (Departamento de Beni, Departamento de La Paz), Brasil (Estado de Amazonas). En bosques húmedos de tierras bajas, a orilla de ríos y áreas abiertas.

Fenología: La floración se registra en los meses de marzo-julio, noviembre.

Estado de conservación: Consideramos que *E. marlieriodes* es una especie que no está en peligro. Se distribuye desde Venezuela y Brasil hasta Bolivia, incluendo áreas protegidas.

Especímenes examinados: Bolivia. Beni: Ballivián. Río Beni, confluyendo con el Río Quiquibey, 3.5 hr arriba de Rurrenabaque, 320 m, 23 May 1990 (fl), *D. C. Daly et al.*, 6595 (NY); La Paz: San Juan, 975.4 m, 22 Mar 1902 (fl), *R. S. Williams 218* (NY!); Brazil. Amazonas: Manaus. Mindú, 19 Nov 1943 (fl), W. A. Ducke 1437 (NY); Río Negro, Comunidad de Tatú, 6 Dic. 1997 (fl), P. S. *Câmara et al.*, 428 (UNIP); Venezuela, Amazonas: 0 to 0.3 km NO de San Carlos de Río Negro, 120 m, 8 Abr 1979 (fl), *R. L. Liesner 6380* (MO); Río Negro 0-0.5 km NO de San Carlos de Río Negro, 120 m, 28 Nov 1977 (fl), *R. L. Liesner 3979* (MO).

Comentarios:

Eugenia marlierioides forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos imbricados. Se caracteriza por ser arbusto o árbol pequeño, por tener los sépalos en botón floral, unidos hasta más de la mitad de su longitud y con glándulas muy evidentes. Sus flores pseudo fasciculadas con pedicelos largos y delgados son una característica muy distintiva. Está relacionada con *E. feijoi*, pero se diferencia de ésta por tener pedicelos más largos (8-12 en *E. marlierioides* vs 3-6 mm en *E. feijoi*), flores totalmente glabras y sépalos unidos hasta más de la mitad de la longitud del botón floral.

El material de Venezuela tiene hojas más grandes que el material tipo de Bolivia, sin embargo, algunas otras colecciones de Bolivia (*Daly et al.* 6595) tienen hojas grandes, parecidas a las de Venezuela.



Figura 13. Isotipo de Eugenia marlierioides, R. S. Williams 218; Bolivia (NY). Tomado de JSTOR (2019)

Eugenia schunkei McVaugh, Fieldiana, Bot. 29(3): 218. 1956. Tipo: Perú Loreto: Rio Mazan, Quebrada Luno (fl), *J. M. Schunke 184* (Holotipo: US, Isotipo: A, F, NY, UC). (Figura 14)

Árbol, 3-13 m; hojas glabras, tricomas estrigosos en las yemas, bractéolas y sépalos ciliados, disco con tricomas esparcidos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 10-12 x 2 mm; hojas oblongo-lanceoladas u obovadas, 14-23 x 5-6.5 cm, cartáceas, glándulas en las hojas conspicuas o visibles; ápice agudo, base redondeada; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 10 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 3.6 mm del margen. Inflorescencia racemosa, 5-6 pares de flores por inflorescencia; brácteas no vistas; pedicelos 5-7 mm long; bracteolas ovadas, no conadas, 1-2.5 mm. largo, persistentes. Flores 4-meras, botones florales ca. 12-15 x 6-7 mm, piriforme; hipanto ca. 5 mm en botón floral, obcónico; disco 5 mm de ancho, plano, glabro; sépalos glandulares (glándulas evidentes), imbricados, unidos hasta la mitad de su longitud, ca. 8-10 x 5-6 mm, cóncavos, glabros en ambas superficies, oblongos, ápice redondeado; pétalos 4, ca. 15 x 10 mm, ovados. Estambres ca. 300; anteras lineares, ca. 1.5 mm; filamentos ca. 12 mm longitud. Ovario bilocular, ca. 12 óvulos por lóculo; estilo ca. 12 mm; estigma puntiagudo. Fruto ovado-elíptico, 4 cm diam. 4.5 cm glabrescente, una semilla.

Distribución y hábitat: Ecuador (Provincia de Napo) y Perú (Departamento de Loreto). Bosque húmedo tropical de tierras bajas.

Fenología: La floración se registra en noviembre-enero. Fructificación en febrero.

Estado de conservación: Consideramos que *E. schunkei* es una especie que no está en peligro. Se encuentra ampliamente distribuida en Ecuador y Perú, incluyendo áreas protegidas.

Especímenes examinados: Peru. Loreto: Departamento Indiana. Amazonas, Quebrada de Yanayacu, 20 July 1977 (estéril), M. Rimachi Y 3151 (IBE, MO); Maynas, Indiana, Explorama Reserve, 108 m., 15 Feb. 1990 (fr), R. Vásquez & N. Jaramillo 13514 (MO); Rio Mazan; Quebrada Luno, 100 - 125 m., 07 Feb 1935 (fl), J. M. Schunke-Vigo 184 (NY!); Madre de Dios: Tambopata Tourist Camp, junction of Río La Torre and Río Tambopata, 260 m., 19 Dic. 1992 (estéril), A. H. Gentry & R. Ortiz 78254 (MO); Tambopata Tourist Camp, junction of Río La Torre and Río Tambopata, 260 m., 20 Dic. 1992 (estéril), A. H. Gentry & R. Ortiz 78359 (MO); San Martín: Puerte Pizana, margen derecha del rio Hualalga, 350 m., 4 Jun 1974 (fl), J. Schunke V. 6903 (MO); Ecuador. Napo: Cantón Archidona. Avila Nueva. Al pie del Volcán Sumaco, al lado del Río Huataraco. Carretera Hollín-Loreto, km 70, 400 m, 10 Nov 1989 (fl), F. Hurtado, 2628 (MO, NY); Ecuador; La Joya de los Sachas, Parque Nacional Yasuní. Carretera y oleoducto de Maxus, en construcción. Kilómetro 10-13, 250 m, 19 Feb 1993, E. Gudiño, G. Grefa & N. Andi 2238 (MO); Parque Nacional Yasuni. Pozopetrolero Amo 2, 230 m, 9-13 En. 1988 (fl), W. Palacios 2387 (NY).

Comentarios: Eugenia schunkei es una especie de Ecuador (Napo) y Perú (Loreto) restringida a los bosques húmedos de tierras bajas. Este taxón, dentro del "Complejo Eugenia feijoi" forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos evidentemente imbricados. Es la especie junto con E. chartacea de flores y hojas más grandes dentro del "Complejo E. feijoi" sensu stricto. Sin embargo, se diferencia de E. chartaceae ya que sus hojas secan de color negro y presentan glándulas grandes y evidentes (E. schunkei) vs secado verde olivo a chocolate claro y glándulas pequeñas y no evidentes (E. chartacea). La especie morfológicamente más parecida es probablemente una especie de

Perú que no ha sido incluida en este estudio por la falta de flores. Esta especie posee hojas muy grandes y el color del secado como *E. schunkei*, muy probablemente corresponda a una especie no descrita.

En *E. schunkei* existe una leve variación en la forma de la hoja, la especie tipo de Ecuador posee hojas oblongas pero la forma obovada, y ampliamente elíptica, es consistente en las colecciones de Perú e incluso en las de Ecuador, pero sus grandes flores y glándulas prominentes son evidentes y propias de *E. schunkei*.



Figura 14. Isotipo de Eugenia schunkei, J. M. Schunke 184 Perú (NY). Tomado de JSTOR (2019) 51

Eugenia sp. A (Figura 15)

Árbol de hasta 10 m; hojas pecioladas, los peciolos de ca. 4-8 x 1-1.5 mm; hojas mayormente ovadas u obovadas, 10-15 x 3-5 cm, cartáceas, totalmente glabras, glándulas en las hojas conspicuas o visibles, ápice acuminado, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha: 5-7 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 2 mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 2 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 2-3.5 mm; brácteas deciduas; pedicelos ca. 8 mm de largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1-2.5 x 1-2.5 pubescentes en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 6-7 x 4-5 mm, piriformes, glabros; hipanto ca. 3 mm en botón floral, glabro; disco plano, con 4 septos, pubescente a lo largo de cada septo, anillo pubescente; sépalos glandulares (glándulas evidentes), unidos hasta tres cuartas partes de su longitud, en pares iguales imbricados, ca. 6-7 x 4-5 mm, cóncavos, glabros en ambas superficies, oblongos, ápice redondeado; pétalos 4, reflexos, ca. 6 x 5 mm, oblongos, internamente con tricomas cobrizos. Estambres > 150; anteras lineares, ca. 2 mm; filamentos ca. 10 mm longitud. Ovario bilocular, 5-6 óvulos por lóculo; estilo ca. 5.5 mm, pubescente en la unión de la base; estigma puntiagudo. Fruto elipsoide, 3 x 2 cm, glabrecente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Colombia (Departamento de Antioquia). Bosques premontanos.

Fenología: La floración se registra en junio. Fructificación en octubre.

Estado de conservación: Debido al área de ocupación (AOO) estimada en 8 kilómetros cuadrados, la ausencia de un área protegida que resguarde esta especie, y el escaso número de colecciones (2 especímenes) consideramos que *Eugenia* sp. A se ajusta a la categoría de CR (Peligro crítico) [CR B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: Colombia. Antioquia: Municipio de San Luis, 16 Km., S.O. de las partidas sobre la vía Medellin-Bogotá, Vereda la Josefina 800 m, 25 Jun. 1987 (fl), *R. Callejas et. al* 4196 (NY, MO [2]); Municipio de San Carlos, Corregimiento Alto Samaná, Vereda Miraflores, Finca "El Desespero", de Ramón Giraldo, 6 horas SO de alto Samaná, 880-929 m, 25 Oct. 1989 (fr), *R. Callejas et al.* 8544 (NY).

Comentarios: Eugenia sp. A corresponde a una nueva especie de Colombia restringida a los bosques premontanos de los municipios de San Carlos y San Luis en Medellín. Esta especie forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos evidentemente imbricados. Morfológicamete está relacionada con Eugenia feijoi, con la cual comparte su hábito arbóreo, sin embargo, Eugenia. sp. A se diferencia principalmente por su botón floral (incluyendo el hipanto) más grande (6-7 mm) y totalmente glabro que al secar tiene un aspecto lustroso (vs botón floral de 4-5 mm y pubescente en el hipanto). Además, su distribución altitudinal es de bosques premontanos vs bosques de tierras bajas o sabanas.



Figura 15. Eugenia sp. A. R. Callejas et al. 4196; Colombia (NY). Tomado de NYBG (2019)

Eugenia sp. B (Figura 16)

Arbusto de 2-7 m; hojas, ramitas y peciolos con tricomas esparcidos, inflorescencia con tricomas adpresos, amarillentos; tricomas dibranquiados; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 5-10 x 1-1.8 mm; hojas mayormente ovadas o elípticas, 5-10 x 3.3-4.2 cm, cartáceas, discolores, superficie adaxial de color chocolate oscuro (cuando secan), superficie abaxial chocolate claro (cuando secan), glándulas en las hojas conspicuas o visibles a 10 x, formando una hilera en las venas secundarias; ápice agudo, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 6-7 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 1-2 mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 2-5 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 1.5-3.5 mm, ocasionalmente no visible; brácteas persistentes, ca. 0.7-1.5 x 0.5-1.3 mm, ovadas a elípticas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescentes, de 5-7 mm largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1.5-2.5 x 1.0-2 mm, pubescentes en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 2.5-3 x 3-4 mm (flores abiertas ca. 0.8 cm long.), piriformes; hipanto ca. 2 mm en botón floral, ligeramente tomentoso; disco plano, esparcidamente pubescente; sépalos glandulares, unidos 1/4 de longitud, fuertemente imbricados, en pares de igual tamaño, ca. 3-3.5 x 2 mm, cóncavos, oblongos, ápice redondeado; pétalos 4, ciliados, reflexos, membranáceos ca. 5 x 3 mm, elípticos. Estambres ca. 75; anteras lanceoladas, apiculadas, 1-1.4 mm; filamentos ca. 6 mm longitud. Ovario bilocular, 6 óvulos por lóculo; estilo ca. 6-7 mm, pubescente en la base; estigma puntiagudo. Fruto globoso, 2.5- x 2-2.5 cm, glabrescente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Perú (Departamento de Loreto). Bosques húmedos de tierras bajas.

Fenología: La floración se registra en mayo-agosto. Fructificación en noviembreenero.

Estado de conservación: Con un área de ocupación (AOO) estimada en 12 kilómetros cuadrados y con presencia en áreas protegidas de Perú, consideramos esta especie con la categoría de LC (Least Concern-Preocupación menor).

Especímenes examinados: PERÚ. Loreto: Maynas. Alpahuayo, C. I. IIAP, carretera Iquitos-Nauta, km 20, 125 m, 21 Nov. 1986 (fr), C. A. Grández & N. Jaramillo 763 (MO); Maynas. Alpahuayo (Estación IIAP), 14 Nov. 1984 (fr), R. Vásquez & et al. 5955 (MO [2]); Allpahuayo, km 20 Iquitos-Nauta, ca. 35 km Southwest of Iquitos, 130 m, 17 February 1987 (Estéril), A. H. Gentry, et. al. 56088 (MO); Maynas. Altura de Piña Negra. Swof Iquitos ca. 3-4 km past Quistococha Lowland, 600ft, 19 Nov. 1975 (fr), C. Davidson 3610 (MO); Maynas. C.I. Alpahuayo, 122 m, 17 Ago. 1994 (fl), C. A. Grández & J. Devlin 5799 (MO); Maynas, Dpto. Iquitos. Carretera de Pena Negra, trocha del fundo del Sr. Pena, hasta el Rio Itaya, 150 m, 9 December 1982 (fr), M. Rimachi Y. 6474 (MO); Maynas. Estación Biológica Callicebus, Rio Nanay-Mishana, 130 m. 1 En. 1982 (fr), R. Vásquez & et al. 2839 (MO); Maynas. Iquitos, Allpahuayo. Estación Experimental del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), 150-180 m, 27 May. 1991 (Estéril), R. Vásquez & N. Jaramillo 16593 (MO); Maynas. Florída, Rio Putumayo, at mouth of Río Zubineta, 180 m, May-Jul 1931 (fl), G. Klug 2132 (MO, NY); Maynas. Mishana. Rio Nanay halfway between Iquitos and Santa Maria de Nanay, 140 m, 06 Jan. 1983 (fr), A. H. Gentry, R. Vásquez & N. Jaramillo 39214 (MO); Maynas. Quisto Cocha, 140 m, 16 Nov. 1977 (fr), A. H. Gentry 20720 (MO); Ucayali: Distrito Puinahua. Reserva Nacional Pacaya-Samiria. Trocha para llegar a Campamento (2), entrando a Ovinos, 120 m, 19 Nov 1986 (fr), C. A. Grández & N. Jaramillo 750 (MO).

Comentarios: Eugenia sp. B corresponde a una nueva especie de Perú restringida a los bosques de tierras bajas de los Departamentos de Loreto y Ucayali. Este taxón, dentro del "Complejo Eugenia feijoi" forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos evidentemente imbricados. Probablemente esta especie, por el tamaño y forma de sus flores, está relacionada a Eugenia cuspidifolia. McVAugh (1958) alegó que lo que en esta tesis hemos considerado como Eugenia sp. B de Perú, era similar al tipo de E. cuspidifolia de Pará (Río Negro), principalmente por el tamaño pequeño de sus flores, sin embargo, la recolección de más material demuestra que el tamaño de las flores es constante y diferente para las colecciones de Perú con respecto a las de E. cuspidifolia y que la forma de las hojas (elíptica-oblongas en E. cuspidifolia vs ampliamente ovadas en Eugenia sp. B) es un carácter distintivo.

La venación secundaria de las hojas en *Eugenia sp.* B es muy parecida a la venación de las hojas de *E. diplocampta* de Brasil, pero difieren en la forma de las hojas y en el tamaño e indumento de sus flores. (Ver más comentarios en la descripción de *E. cuspidifolia*)



Figura 16. Eugenia sp. B, G. Klug 2132; Perú (NY) Tomado de NYBG (2019)

2. Flores con los sépalos no evidentemente imbricados

Eugenia moschata (Aubl.) Nied. ex T. Durand & B.D. Jacks., Index Kew. 1: 164. 1902. (Figura 17)

Catinga aromatica Aubl., Hist. Pl. Guiane, 1: 512, t. 203, f. 1–2. 1775. Tipo: French Guiana (fr), *J. B. C. F. Aublet, #s.n.* (Holotipo: ? BM [imagen vista]).

Catinga moschata Aubl., Hist. Pl. Guiane, 1: 511, t. 203, f. 1. 1775. Tipo: French Guiana (fr), J. B. C. F. Aublet, #s.n. (Holotipo: ? BM [imagen vista]).

Eugenia fasciculiflora O. Berg, Linnaea, 27(2–3): 233–234. 1854[1856]. Tipo: Corentyn in Guiana Anglica (fl), *R. Schomburgk 1584* (Holotipo: B [destruido], Isotipo: ? K [imagen vista]).

Eugenia paraensis O. Berg, Fl. Bras., 14(1): 301. 1857. Tipo: Pará Brasil (fl), S. Friedrich W., #s.n. (Holotipo: BR)

Eugenia pleurosiphonea Diels., Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg, 48: 191. 1907. Ule 5824 (Holotipo: G [imagen vista])

Árboles de 5-15 m; hojas, ramitas y peciolos con tricomas esparcidos; dibranquiados en las hojas; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 5-8 x 1-1.5 mm; hojas mayormente oblongas o elípticas, 12-20 x 5-9 cm, cartáceas, glándulas en las hojas conspicuas o visibles a 10 x; ápice acuminado, base obtusa o aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 8-10 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 1-3 mm del margen. Inflorescencia cortamente racemosa, pubescente a sericea, tricomas amarillentos al secar, 4-6 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 1-3 mm, ocasionalmente no visible; brácteas persistentes, ca. 0.8-1.8 x 0.5-1.5 mm, elípticas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescentes o sericeos, 5-

9 mm de largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1.5-2.5 x 1.0-2 pubescentes en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 4-6 x 3-3.5 mm (flores abiertas ca. 1.5 cm de largo), piriformes a subglobosos; hipanto ca. 1.8-2.5 mm en botón floral, pubescente o seríceo; disco plano, esparcidamente pubescente; sépalos glandulares, unidos casi en su totalidad de la longitud del botón floral, en pares de igual tamaño, ca. 3-3.3 x 2 mm, cóncavos, oblongos, ápice redondeado; pétalos 4, ciliados, reflexos, cartáceos, ca. 8 x 4 mm. Estambres ca. 150; anteras lanceoladas, apiculadas, 1.5 mm; filamentos ca. 7 mm longitud. Ovario bilocular, 8 óvulos por lóculo; estilo ca. 8 mm, pubescente en la base; estigma puntiagudo. Fruto oblongo o elipsoidal, 2.5-3 x 2-2.5 cm, glabrescente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Guyana (Essequibo), Guayana Francesa. Bosque húmedo tropical de tierras bajas.

Fenología: La floración se registra en agosto-septiembre. Fructificación en septiembre.

Estado de conservación: Una especie ampliamente distribuida por las Guayanas incluyendo áreas protegidas, esta especie se considera como LC (Least Concern-Preocupación menor).

Especímenes examinados: Guyana. Cayenne: Crique Saï - 1, Bassin de l'Inini, 26 Ago 1970 (fl), *R.A.A. Oldeman 3581* (CAY, SEL); Grand Inini, 26 Ago. 1970 (fl), *Oldeman 3581* (CAY, SEL); Saint-Laurent-du-Maroni. Saül and vicinity, 280 - 300 m., 13 Sep 1994 (fl), *S. A. Mori 23910* (NY, SEL); Upper Essequibo región, Rewa River, near Camp 2 at foot of Spider Mountain, 220 m, 13 Sept. 1999 (fr), *M. J. Jansen-Jacobs et al., 5878* (MO); U. Takutu-U. Essequibo. Rewa River, foot of Spider Mountains, 450 m, 23 Sept. 1999 (fl), *M. J. Jansen-Jacobs et al., 6100* (CAY, MO SEL).

Comentarios: *E. moschata* se caracteriza por su hábito arborescente (de pequeños árboles a mediana altura) y por tener los sépalos en botón floral no evidentemente imbricados, unidos hasta casi la totalidad de su longitud y con glándulas muy evidentes o no. El hipanto pubescente o seríceo es distintivo en esta especie. Por la morfología floral se puede confundir con *Eugenia* sp. E de Perú, sin embargo, en *E. moschata* las flores son totalmente pubescentes o seríceas (ver comparación en *Eugenia* sp. E).

El nombre *E. moschata* ha sido uno de los nombres más controversiales entre las especies que han sido consideradas parte del "Complejo *Eugenia feijoi*". Partimos de la propuesta de Amshoff (1951) en considerar a *E. fasciculiflora* como un sinónimo de *Catinga aromatica*, posteriormente McVaugh (1969) considera tanto a *C. aromatica* y a *E. fasciculiflora* como sinónimos dudosos de *E. feijoi*. La duda recae en que el supuesto espécimen tipo de *C. aromatica* está estéril y el de *E. fasciculiflora* fue destruido durante la segunda guerra mundial en Berlín, pero con un posible isotipo en K (ver más explicación en el capítulo de nomenclatura e introducción). Posterior a esto, el nombre *E. feijoi* fue usado comúnmente como el nombre legítimo para una gran cantidad de especies consideradas como parte del Complejo *E. feijoi* (The Plant List 2019 y Flora de Brasil 2020. Con base en todas estas suposiciones, The Plant List (2019) y Flora de Brasil (2020) reconocen que todas estas especies mencionadas y otras (13 en total), debían estar bajo el nombre de *E. moschata* por ser el nombre más antiguo.

En esta tesis se considera a *E. feijoi* como una especie válida para un grupo de estas 13 especies y *E. moschata* para otro pequeño grupo.

Nuestra finalidad es una lectotipificación para la especie *E. fasciculiflora* y posterior a ello una Neotipificación para *Catinga moschata*, es decir *E. moschata*. Con base en esto, el neotipo será elegido de una colección cercana al sitio donde fue recolectada "*Catinga moschata*".

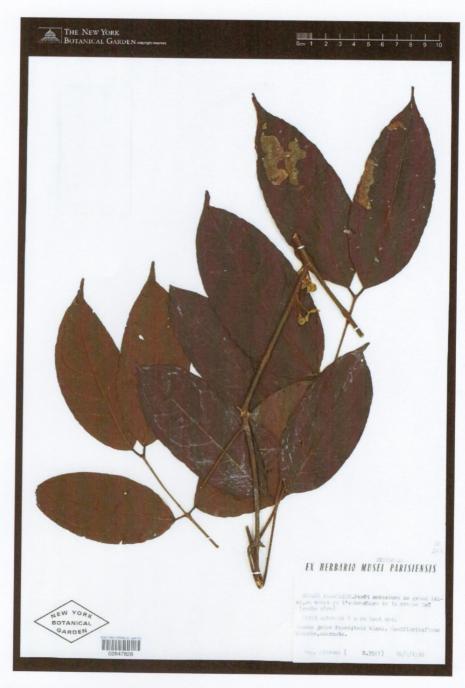


Figura 17. Especimen que funcionará como Neotipo. Oldeman B.358. Tomado de NYBG

Eugenia sp. C

(Figura 18)

Árbol de 5-15 m; peciolos hojas y ramitas con tricomas esparcidos, venas secundarias e inflorescencia con tricomas dibranquiados esparcidos y adpresos, botones florales ligeramente tomentosos; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 8-14 x 2-3 mm; hojas mayormente ovadas o elípticas, 10-12 x 3-4 cm, cartáceas, discolores, superficie adaxial de color chocolate oscuro (cuando secan), superficie abaxial chocolate claro (cuando secan), glándulas en las hojas conspicuas o visibles a 10 x, formando una hilera en cada vena secundaria por el envés; ápice agudo, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha; 6-7 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 1-2 mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 2-5 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 1.5-3.5 mm, ocasionalmente no visible; brácteas persistentes, ca. 0.7-1.5 x 0.5-1.3 mm, ovadas a elípticas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescentes, 5-7 mm de largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1.5-2.5 x 1.0-2 mm, pubescentes en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 3-5 x 4-5 mm, piriformes, pubescentes a esparcidamente pubescentes; hipanto ca. 2 mm en botón floral, liso, adpreso-pubescente; disco plano, esparcidamente pubescente, sin anillo evidente; sépalos glandulares (glándulas poco evidentes), unidos aparentemente en toda su totalidad, ca. 3.5-4 x 3-4 mm, cóncavos, glabros en ambas superficies, más o menos orbiculares, ápice redondeado; pétalos 4, glabros, reflexos, ca. 6 x 4 mm, obovados. Estambres ca. 175; anteras lineares, ca. 2 mm; filamentos ca. 12 mm longitud. Ovario bilocular, 5 óvulos por lóculo; estilo ca. 7 mm; estigma puntiagudo. Fruto elipsoide a ovoide, ca. 2.5-3 cm de diámetro, 3.5-4 cm de largo, glabrescente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Brasil (Estado de Acre). Principalmente en bosques húmedos a orilla de ríos.

Fenología: La floración se registra en los meses de junio-septiembre. Fructificación en octubre.

Estado de conservación: Con un área de ocupación (AOO) estimada en 8 kilómetros cuadrados y bajo el resguardo de áreas protegidas dentro de Acre, esta especie se considera como LC (Last Concern-Preocupación menor).

Especímenes examinados: Brasil. Acre: Brasileia, Estrada para Assis Brasil Km 26, Projeto Quixada, próximo a la frontera Brasil-Bolívia, 21 Ago. 1991 (fl), C. A. Cid et. al 10,214 (NY); Manoel Urbano. Rio Chandless (tributary of Rio Purus), margen derecho, Canamari, aguas arriba hacia Igarapé Canamari, 31 Oct. 2001 (fr), D. C. Dally et al. 11247 (NY); Marechal Thaumaturgo. Bacia do Rio Juruá. Rio Amônia, ca. 6km de la ciudad de Marechal Thaumaturgo. Colônia de Sr. Pedro Borges., 15 jun. 2013 (fl), H. Medeiros et. al 1386 (NY); Tarauacá, Cuenca del Río Juruá, Río Muru, Seringal Vitória Velha, Colocacão, Extrema, margen derecho, 27 Sept. 1994 (fl), M. Silveira et al. 924 (NY); Tarauacá, Río Tarauacá, river at low water. Seringal Universo, Colocação Cumaru, 21 Sept. 1994 (fl), D. C. Dally. et. al 8291 (NY);

Comentarios: *Eugenia* sp. C es una especie nueva. Este taxón, dentro del "Complejo Eugenia feijoi" forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos no evidentemente imbricados y unidos casi en su totalidad. Todo el material correspondiente a esta nueva especie estaba identificado bajo el nombre de *E. feijoi*, sin embargo *E. feijoi* posee botones florales con los sépalos imbricados y unidos hasta la mitad de su longitud. Se diferencia de las demás especies del complejo, en que en botón floral poseen los sépalos unidos casi en su totalidad, por sus flores más pequeñas y la peculiaridad de tener en las venas secundarias del envés de las hojas una hilera uniforme de glándulas.



Figura 18. Eugenia sp. C, H. Medeiros et al., 1386; Brasil (NY). Tomado de NYBG (2019)

Eugenia sp. D (Figura 19)

Árbol de 12-30 m; hojas, ramitas y peciolos con tricomas esparcidos, inflorescencia con tricomas adpresos, amarillentos; tricomas dibranquiados; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 6-12 x 1-2.5 mm; hojas mayormente lanceoladas, 10-15 x 3-4 cm, cartáceas, glándulas en las hojas conspicuas o visibles a 10 x, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha; 8 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 2-3 mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 3 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 2-4 mm, ocasionalmente; brácteas persistentes, ca. 1-1 x 1-1.5 mm, ovadas a elípticas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescente, 4-5 mm de largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1.7-2.2 x 1.0-2 pubescente en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 4-5 x 5-6 mm, piriformes, esparcidamente pubescentes; hipanto ca. 2 mm en botón floral, adpreso-pubescente, acostillado; disco ligeramente hundido, esparcidamente pubescente con anillo ligeramente evidente; sépalos glandulares (glándulas poco evidentes), unidos casi en su totalidad, en pares de igual tamaño, ca. 5-6 x 3.5-4 mm, cóncavos, glabros en ambas superficies, pero con pelos en los bordes, oblongos, ápice redondeado; pétalos 4, reflexos, ca. 5 x 4 mm, oblongos. Estambres > 175; anteras lineares, ca. 2 mm; filamentos ca. 10 mm longitud. Ovario bilocular, 5-6 óvulos por lóculo; estilo ca. 7 mm; estigma puntiagudo. Fruto globoso, 6 cm de diámetro, 6 cm de largo, glabrescente, una semilla.

Distribución y hábitat: Perú (Departamento de Pasco). Bosque siempre verde de tierras bajas.

Fenología: La floración se registra en los meses de mayo. Fructificación en febrero.

Estado de conservación: Con un área de ocupación (AOO) estimada en 4 kilómetros cuadrados, la presencia en un área protegida que resguarda esta especie y el escaso número de recolecciones consideramos que *Eugenia* sp. D se ajusta a la categoría de EN (En peligro) [EN B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: PERÚ. Pasco: Central Selva Cerro de Pasco Department, 300-600 m, 20 May 1986 (fl), *G. Hartshorn & J. Quijano* 2949 (MO, NY); Oxapampa, Dist. Palcazu, Comunidad Nativa Alto Lagarto, Reserva Comunal Yanesha, Ataz. 698 m, 20 May. 2009 (fl), *L. Valenzuela et. al*, 12728 (MO); Oxapampa, Dist. Palcazu, Comunidad Nativa Alto Lagarto, Reserva Comunal Yanesha, 500 m, 10 Feb. 2012 (fr), *R. Rojas & G. Ortiz* 8175 (MO).

Comentarios: Eugenia sp. D. corresponde a una nueva especie de Perú restringida al Distrito de Palcazu. Este taxón forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos no evidentemente imbricados y unidos casi en su totalidad. Probablemente esta especie está relacionada a Eugenia moschata y a Eugenia sp. A con las cuales comparte su hábito arbóreo y una morfología floral muy parecida, sin embargo, se diferencia principalmente por las evidentes estrías o costillas en el hipanto y por tener el fruto mucho más grande y redondeado vs elipsoidal en las demás especies o redondos, pero mucho más pequeños.



Figura 19. Eugenia sp. D, G. Hartshorn y J. Quijano 2949; Perú (NY). Tomado de NYBG (2019)

Eugenia sp. E (Figura 20)

Árbol de ca. 10 m; inflorescencia fuertemente amarillo-tomentosa cuando secas; ramitas comprimidas en los nudos. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 4-7 x 1-1.5 mm; hojas mayormente lanceoladas, 5-7 x 2-3.5 cm, cartáceas, discolores, superficie adaxial de color chocolate oscuro (cuando secan), superficie abaxial chocolate claro (cuando secan), glándulas en las hojas conspicuas o visibles a 10 x, ápice agudo, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 5 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 2 mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 4 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 1.6-3.5 mm, ocasionalmente no visible; brácteas persistentes, ca. 0.8-1.2 x 1-1.3 mm, ovadas a elípticas, ápice agudo, tomentosas en ambas superficies; pedicelos tomentosos, 6-7 mm de largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1-2.2 x 1.0-1.5 mm, tomentosas en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 4-5 x 5-6 mm, piriformes, totalmente tomentosos, pelos amarillos cuando secan; hipanto ca. 1.5 mm en botón floral, tomentoso; disco plano, esparcidamente pubescente con anillo ligeramente evidente; sépalos glandulares (inconspicuos por la pubescencia tomentosa), unidos casi en su totalidad, en pares de igual tamaño, ca. 5-6 x 3.5-4 mm, cóncavos, tomentosos en la superficie externa, glabros internamente, oblongos, ápice redondeado; pétalos 4, reflexos, membranáceos ca. 6 x 5.5 mm, semicirculares. Estambres > 175; anteras lineares, ca. 2 mm; filamentos ca. 10 mm longitud. Ovario bilocular, 6 óvulos por lóculo; estilo ca. 7 mm; estigma puntiagudo. Fruto elipsoide, 3 x 2.5 cm, pubescente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Perú (Departamento de Madre de Dios). Bosque subtropical secundario.

Fenología: La floración se registra en el mes de septiembre. Fructificación en enero.

Estado de conservación: Debido al área de ocupación (AOO) estimada en 4 kilómetros cuadrados, la presencia en una sola área protegida que resguarda esta especie y la existencia de una sola recoleción, consideramos que *Eugenia* sp. E se ajusta a la categoría de EN (En peligro) [EN B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: PERÚ. Madre de Dios: Tambopata, Reserva de Tambopata, 260 m, 23 Sept 1993 (fl), *F. Cornejo et al., 1146* (SEL); Tambopata, río Tambopata, 260 m, 17 En 1991 (fr), *M. Alexiades & V. Pesha B. 1104* (MO)

Comentarios: Eugenia sp. E. corresponde a una nueva especie de Perú restringida a la provincia de Tambopata. Este taxón forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos no evidentemente imbricados y unidos casi en su totalidad. Es la única especie conocida dentro del "Complejo Eugenia feijoi" que tienen las inflorescencias fuertemente tomentosas en su totalidad. Probablemente esta especie está relacionada a Eugenia moschata sin embargo difieren en los siguientes caracteres: arbustos pequeños en Eugenia sp. E vs árboles pequeños a de mediana altura en E. moschata, inflorescencias fuertemente tomentosas vs inflorescencia pubescente a seríceo, hojas, venación primaria y secundaria secando de color blanco vs chocolate.

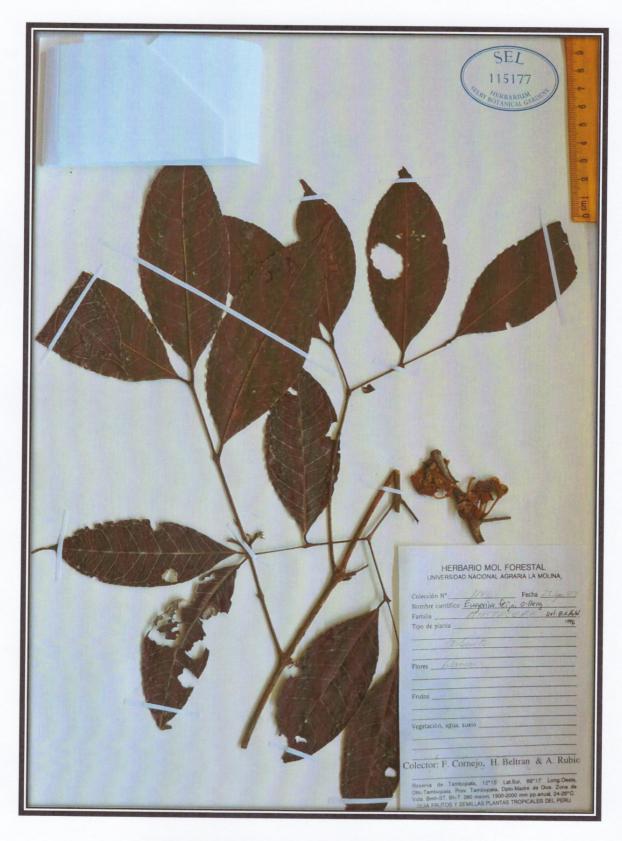


Figura 20. *Eugenia* sp. E, F. Cornejo 1146; Perú (SEL)

Eugenia sp. F (Figura 21)

Árbol de 11 m; ramitas comprimidas en los nudos, glabras. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 4-9 x 1-2 mm; hojas mayormente ovadas o elípticas, 10-11 x 3-4 cm, cartáceas, discolores, superficie adaxial chocolate oscuro (cuando secan), superficie abaxial chocolate claro (cuando secan), glándulas en las hojas conspicuas o visibles; ápice acuminado, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha, pelos esparcidos; 10 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 2-4 mm del margen. Inflorescencia racemosa, ramiflora, 2-5 flores por inflorescencia, pedúnculo ca. 3-3.5 mm; brácteas persistentes, ca. 0.7-1.5 x 0.5-1.2 mm, ovadas a elípticas, ápice agudo, pubescentes en ambas superficies; pedicelos adpreso pubescentes, 5-7 mm de largo; bracteolas persistentes, triangulares, ca. 1.5-3 5 \times 1.0-2 mm, pubescentes en ambas superficies. Flores 4-meras, botones florales ca. 4 x 5 mm, piriformes; hipanto ca. 1.5 mm en botón floral, glabro; disco plano, glabro; sépalos glandulares, unidos casi en la totalidad de su longitud, no imbricados, en pares de igual tamaño, ca. 4 x 3 mm, cóncavos, triangulares, ápice acuminado con penacho de pelos; pétalos 4, reflexos, ca. 4.5 x 3.5 mm, semiorbiculares. Estambres >175; anteras oblongas, ca. 1 mm; filamentos ca. 7 mm de largo. Ovario bilocular, 6 óvulos por lóculo; estilo ca. 8 mm; estigma redondeado. Fruto elipsoide, 2 x 3 cm, glabrescente, cáliz persistente, una semilla.

Distribución y hábitat: Colombia (Departamento de Caquetá). Bosque húmedo tropical en suelos rocosos.

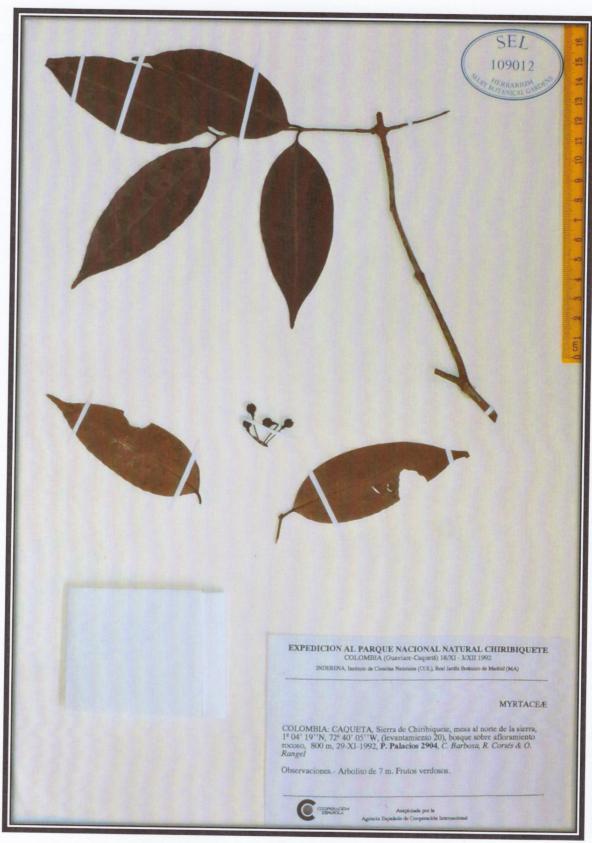
Fenología: La floración se registra en mayo-agosto. Fructificación en noviembreenero.

Estado de conservación: Debido al área de ocupación (AOO) estimada en 4 kilómetros cuadrados, la ausencia de un área protegida que resguarde esta

especie y la existencia de una sola recoleción, consideramos que *Eugenia* sp F se ajusta a la categoría de CR (Peligro crítico) [CR B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: Colombia. Caquetá: Sierra de Chiribiquete, Campamento Norte, 500-550 m, 8 Dic. 1990 (fl), *G. Galeano et al.* 2210 (COL); Sierra de Chiribiquete, mesa al norte de la sierra, 800 m, 18 Nov. al 3 Dic. 1992 (fl), *P. Palacios et al. 2904* (SEL).

Comentarios: Eugenia sp. F corresponde a una nueva especie de Colombia restringida a los bosques húmedos de mediana elevación de la Sierra de Chiribiquete, en el Departamento de Caquetá. Este taxón, dentro del "Complejo Eugenia feijoi" forma parte del grupo de especies que poseen el botón floral con los sépalos no evidentemente imbricados y unidos casi en su totalidad. Probablemente esta especie, está relacionada a Eugenia moschata y las demás especies con sépalos no evidentemente imbricados en el botón floral. Sus flores son totalmente glabras con aspecto lustroso y sus sépalos tienen un penacho de pelos que sale de la parte interna y sobresale de la punta de cada uno, esto la diferencia de las demás especies que están dentro del "Complejo E. feijoi". Su aspecto lustroso y la ausencia de pubescencia la podría confundir con Eugenia sp. E de Colombia, pero la morfología floral de esta última es muy distinta (sépalos imbricados evidentemente). Sus hojas son estrictamente ovadas a diferencia de todas las demás especies que forman parte del "Complejo Eugenia feijoi".



74 Figura 21. Eugenia sp. F, P. Palacios et al., 2904; Colombia (SEL)

Eugenia solimoensis O. Berg, Flora Brasiliensis 14(1): 293. 1857. (Figura 22). Tipo: Brasil (fl), *Martius s.n* (Holotipo: M) [imagen vista]).

Árbol de ca. 13-15 m; ramitas pilosas. Hojas pecioladas, los peciolos de ca. 6-8 mm; hojas ovado-oblongas, 7-8 x 4-4.7 cm, membranáceas, glándulas en las hojas inconspicuas, visibles a 10 x; ápice caudado o cuspidado, base aguda; vena media convexa, pero con una línea vertical estrecha; 8-9 venas laterales por lado, la segunda vena secundaria se alarga para formar la vena marginal ca. 2 mm del margen. Fruto depreso globoso, pedicelo 4-6 mm; sépalos lanceolados.

Distribución y hábitat: Brasil (Estado de Amazonas). Bosque húmedo tropical de tierras bajas.

Fenología: Fructifica en octubre-diciembre

Estado de conservación: Debido al área de ocupación (AOO) estimada en 8 kilómetros cuadrados, la ausencia de un área protegida que resguarde esta especie y la existencia de solo cuatro recolecciones, consideramos que *E. solimoensis* se ajusta a la categoría de CR (Peligro crítico) [CR B2ab (ii, iii, iv)].

Especímenes examinados: Brasil. Amazonas: Manaus. Ca. 90 km N de Manaus, Distrito Agropecuário da SUFRAMA, Rodovia BR-174, km 64, depois 7 km leste na ZF3, Fazenda Porto Alegre, Nov. 11, 1989 (fr), *C. F. da Silva* s.n (NY); Municipality Humayta, near Livramento, on Rio Livramento. Onv arzea land, Oct. 12, 1934 - Nov. 6, 1934 (fr), *B. A. Krukoff* 6719 (MO); Municipality Humayta, near Livramento, On Rio Livramento, Oct. 12, 1934 - Nov. 6, 1934 (fr), *B. A. Krukoff* 6852 (MO); Municipality Sao Paulo de Olivenca; basin of creek Belem, Oct. 26, 1936 (fr), *B. Krukoff* 9016 (MO, NY); Near Calama, Madeira River Region, Nov. 1931 - Dec. 1931 (fr), *B. A. Krukoff* 1303 (MO).

Comentarios: Eugenia solimoensis es una especie endémica de Brasil. De la misma solo se conocen los frutos y es la única especie dentro del complejo que posee frutos adpreso-globosos. Sus sépalos lanceolados, aparentemente membranáceos y persistentes en el fruto, son una característica distintiva. Se necesitan recolecciones en flor, lo que nos podríaindicar con cuáles, dentro del complejo, podría estar morfológicamente relacionada esta especie.



Figura 22. Isotipo de Eugenia solimoensis, C. F. P von Martius, #s.n.; Brasil (M). Tomado de JSTOR (2019)

Conclusiones

Los resultados de esta revisión taxonómica dejan claro que a pesar que hubo con anterioridad intentos de estudiar el "Complejo Eugenia feijoi", el mismo no fue interpretado de la manera correcta. Queda demostrado que la disposición de los sépalos o la evidente o no posición imbricada de los mismos, es característica importante para reconocer el grupo al que pertenecen las especies y que estos caracteres permitieron un mejor entendimiento y desarrollo de nuestra revisión taxonómica. Existe un grado de complejidad en el reconocimiento de las especies, ya que sus flores tienden a ser muy similares dentro de cada grupo (con sépalos evidentemente imbricados o no), sin embargo, es crucial la combinación del uso de caracteres, por ej. flores, frutos, forma de la hoja, hábito, hábitat y distribución geográfica, para la correcta delimitación de las mismas.

En este estudio morfológico detallado se reconocieron 6 especies nuevas para la ciencia y se evaluó el grado de peligro de extinción en el que se encuentran las especies del "Complejo Eugenia feijoi".

La filogenia molecular y morfológica, así como el estudio de caracteres en *Giaretta* et al. (2019), cuya interpretación fue apoyada con los resultados de esta tesis, demuestran que los estudios moleculares no deben estar separados de los estudios morfológicos y de la nomenclatura tradicional, ya que las especies en los clados pueden estar mal nombradas y las relaciones filogenéticas entre especies pueden estar siendo interpretadas de la manera equivocada, principalmente al tratar de reconocer especies hermanas.

La fusión de los sépalos del cáliz no es un carácter natural para el "Complejo *E. feijoi*", sin embargo, todas las especies hasta el momento reconocidas como parte del complejo presentan este carácter y junto con la membrana a lo largo de los sépalos internos hace que este grupo sea reconocido como monofilético.

La pérdida de hábitat se puede convertir en la principal amenaza para especies como *E. chartaceae*, *E. cuspidifolia*, y las no descritas *Eugenia* sp. A, B, D, E, F,

las cuales no se encuentran en áreas protegidas y aparecen prácticamente en una sóla localidad, es decir de forma muy sectorizada.

Recomendaciones

Se hace de especial interés una caracterización numérica de las especies, es decir, un análisis morfométrico que nos ayude a evidenciar diferencias entre especies, a través de medidas de algunas variables. Se hace necesario realizar más recolecciones en flores o frutos que nos permitan reconocer el estatus de otros morfotipos potencialmente nuevos para la ciencia que son parte del "Complejo *Eugenia feijoi*".

Se recomienda realizar un análisis filogenético molecular y morfológico que incluya a todas las especies reconocidas como parte del "Complejo *Eugenia feijoi*", que nos permita entender su historia y las relaciones evolutivas de las especies.

Se recomienda apoyar más estudios de taxonomía tradicional para que estos sean un complemento y ayuda en estudios ecológicos, fisológicos y evolutivos.

Apoyar más estudios de taxonomía tradicional para que estos sean un complemento y ayuda en estudios ecológicos, fisológicos, evolutivos.

Más recolecciones de flores o frutos que nos permitan reconocer el estatus de otros morfotipos potencialmente nuevos para la ciencia que son parte del "Complejo Eugenia feijoi".

Bibliografía

Amshoff, G.J.H. 1951. Myrtaceae, in: Pulle, A. (Ed.), Flora of Suriname. The Royal Institute for the Indies, Utrecht, 56–158.

Aublet, F. 1775. Histoire des plantes de la Guiane françoise, rangées suivant la méthode sexuelle. (Vol. 4). Didot.

Bachman, S., Moat, J., Hill, A.W., de la Torre, J. & Scott, B. (2011) Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. ZooKeys 150: 117–126. https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109

Berg, O. 1855-1856 [1854]. Revisio Myrtacearum Americae huc usque cognitarum Klotzschii "Flora Americae aequinoctialis" exhibens Myrtaceas. – Linnaea 27: 1-472.

Berg, O. 1856. Revisio Myrtacearum Americae. Linnaea 27 (2, 3): 140-345.

Berg, O. (1854–1856) Revision Myrtacearum Americae. Linnaea 27: 1–472.

Biffin, E., Lucas, E., Craven, L., Ribeiro da Costa, I., Harrington, M., Crisp, M. 2010.

Evolution of exceptional species richness among lineages of fleshy-fruited Myrtaceae. Annals of Botany 106: 79-93.

Briggs, B. G. & Johnson, L. A. S. 1979. Evolution in the Myrtaceae. Evidences from inflorescence structure. – Proc. Linn. Soc. New South Wales 102: 157-256.

Bünger, M. D. O., Einsehlor, P., Figueiredo, M. L. N. & Stehmann, J. R. 2016. Resolving Species Delimitations in the Eugenia involucrata Group (Eugenia sect.

Phyllocalyx-Myrtaceae) with Morphometric Analysis. Systematic Botany, 40(4), 995-1002.

Conti, E., Litt, A., Wilson, P., Graham, S., Brigss, B., Johnson, L., Sytsma, K. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: Molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. Systematic Botany 22(4): 629-647.

Durand, T. & Jackson, B.D. (1902) Nomina et synonyma omnium generum et specierum ab initio anni MDCCCLXXXVI usque ad finem anni MDCCCXCV complectensconfecerunt. Index Kewensis, Suppl. 1: 164.

De Candolle, A.P. 1826. Dictionaire classique d'histoire na-turelle, vol. 11. Rey et Gravier, Paris.

De Candolle, A.P. 1828 Myrtaceae. In: de Candolle, A.P. (Ed.) Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis 3. Treuttel et Würtz, Paris, pp. 1–494.

De Souza, M. A. D., Scudeller, V. V., & De Mendonca, M. S. (2016). Two new species of Eugenia (Myrtaceae) from Central Amazonia, Brazil. Phytotaxa, 289(2), 167-174.

De Souza, M. A. D., Scudeller, V. V., & De Mendonca, M. S (2017). Erratum for "Two new species of Eugenia (Myrtaceae) from Central Amazonia, Brazil". Phytotaxa, 298(3), 300-300.

Delprete, P. G. 2015. Typification and etymology of Aublet's Rubiaceae names. Taxon, 64(3), 595-624.

Flora do Brasil 2020. Disponible en: http://floradobrasil.jbrj.gov.br (consultado el 22 de marzo 2019).

Greuter, W., & Rodríguez, R. R. (2018). Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (Código de Shenzhen). Occasional papers from the Herbarium Greuter–4, Berlín.

Giaretta, A., Vasconcelos, T. N., Mazine, F. F., Faria, J. E. Q., Flores, R., Holst, B., ... & Lucas, E. 2019. Calyx (con) fusion in a hyper-diverse genus: Parallel evolution of unusual flower patterns in Eugenia (Myrtaceae). Molecular phylogenetics and evolution, 139, 106553.

Govaerts, R., Sobral, M., Ashton, P., Barrie, F., Holst, B. K., Landrum L. L., Matsumoto, K., Mazine, F. F., Lughadha, E. N., Proneça, C., Soares-Silva, L. H., Wilson, P. G., Lucas, E. 2008. World checklist of Myrtaceae. Royal Botanic Gardens.

Holst, B. K. 2002. New species and notes on Myrtaceae from Northern South America. Selbyana, 137-180.

Holst, B.K., Landrum, L. & Grifo, F. 2003. Myrtaceae. *In*: Berry, P.E., Yatskievych, K. & Holst, B. (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana vol.* 7. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1–99.

JSTOR. Disponible en: https://www.jstor.org/ (consultado el 5 de marzo 2019).

Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2016. Plant systematics: A phylogenetic approach. 4th Ed. Sinauer Associates, Sunderland, 677.

Ladiges, P., Udovicic, F., Nelson, G. 2003. Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae. Journal of Biogeography 30: 989-998.

Landrum, L. R., & Kawasaki, M. L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. Brittonia, 49(4), 508-536.

Landrum, L.R., Barrie, F.R., Kawasaki, M.L. & Holst, B.K. 2009 Myrtaceae. In: Davidse, G., Sousa, M., Knapp, S. & Chiang, F. (Eds.) Flora Mesoamericana, Volumen 4, parte 1. Cucurbitaceae a Polemoniaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, 66–150.

Landrum, L. 1986. A monograph of the genus Myrceugenia (Myrtaceae). Fl. Neotrop. 29:1-37.

Linnaeus, C. 1753. Species Plantarum 1. 560.

Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum.* Stockholm: Impensis Laurentii Salvii, 471. Mazine, F. F., Souza, V. C., Sobral, M., Forest, F., & Lucas, E. 2014. A preliminary phylogenetic analysis of Eugenia (Myrtaceae: Myrteae), with a focus on Neotropical species. Kew Bulletin, 69(2), 9497.

Mazine, F. F., Bünger, M. O., De Faria, J. E. Q., Lucas, E., & Souza, V. C. 2016. Sections in Eugenia (Myrteae, Myrtaceae): nomenclatural notes and a key. *Phytotaxa*, 289(3), 225-236.

Mazine, F. F., Faria, J. E. Q., Giaretta, A., Vasconcelos, T., Forest, F., & Lucas, E. 2018. Phylogeny and biogeography of the hyper-diverse genus Eugenia (Myrtaceae: Myrteae), with emphasis on E. sect. Umbellatae, the most unmanageable clade. Taxon, 67(4), 752-769.

McVaugh, R. 1956a. Nomenclatural notes on Myrtaceae and related families. Taxon 5: 133-147, 162-167.

McVaugh, R. 1956b. Tropical American Myrtaceae; notes on generic concepts and descriptions of previously unrecognized species.

McVaugh, R. 1958a. Myrtaceae. *JF Macbride, Flora of Peru. Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser*, 13, 569-819.

McVaugh, R. 1958b. Myrtaceae (Calyptranthes and Marlierea). Memoirs of The New York Botanical Garden, 10(1), 61-91.

McVaugh, R. 1968. The genera of American Myrtaceae – an interim report. – Taxon 17: 354-418.

McVaugh, R. 1969. Botany of the Guyana highland. Part VIII. Mem NY Bot Gard, 18(2), 55-286.

Niedenzu, F. 1893 Myrtaceae. In: Prantl, K. & Engler, A. (Eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Vol 3. Leipzig: Engelmann Press, 57–105.

NYBG. Disponible en: https://www.nybg.org/ (consultado el 10 de abril 2019). Schlechtendahl, D.F.L. 1827. De plantis in expeditione spe-culatoria Romanzoffiana observatis disserere pergunt Adelbertus de Chamisso et Diedericus de Schlechtendal. Linnaea 2: 504.

Schmid, R. 1980. Comparative anatomy and morphology of Psiloxylon and Heteropyxis, and the sufamilial and tribal classification of Myrtaceae. – Taxon 29: 559-595.

Sobral, M. 2003. A família Myrtaceae no Rio Grande do Sul. Editora Unisinos, São Leopoldo.