



## MORFOLOGÍA COMPARADA DE DIEZ TAXONES DEL GÉNERO *CELTIS* (CANNABACEAE) DEL CONO SUR SUDAMERICANO

Débora C. Chamorro<sup>1,2,\*</sup> , Henrique B. Zamengo<sup>3,\*</sup> , Virginia Y. Mogni<sup>2</sup> , Roseli B. Torres<sup>4</sup>,  
André L. Gaglioti<sup>6,7</sup> , Paulo R. Da-Silva<sup>7</sup> , Flávia M. Leme<sup>8</sup> ,  
Darién E. Prado<sup>1,2</sup>  & Luis J. Oakley<sup>2,5</sup> 

<sup>1</sup> IICAR (Instituto de Investigaciones en Ciencias Agrarias de Rosario), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET); \* [chamorro@iicar-conicet.gob.ar](mailto:chamorro@iicar-conicet.gob.ar) (autora corresponsal).

<sup>2</sup> Cátedra de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias, UNR, Campo Experimental Villarino, C.C. N° 14, S2125ZAA Zavalla, Santa Fe, Argentina.

<sup>3</sup> Escola Nacional de Botânica Tropical, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Diretoria de Pesquisa DIPEQ, Sala 307, Rio de Janeiro, Brazil.

<sup>4</sup> Instituto Agronômico de Campinas, Departamento de Botânica, São Paulo, Campinas, Brazil.

<sup>5</sup> Temperate South American Plant Specialist Groups, International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland, Switzerland.

<sup>6</sup> Instituto de Botânica, Herbarium SP, Avenida Miguel Stefano 3687, São Paulo, São Paulo 04301-902, Brazil.

<sup>7</sup> Laboratório de Genética Vegetal e Biologia Molecular, Universidade Estadual do Centro-Oeste, Rua Salvatore Renna, 1606-1730, Santa Cruz, Guarapuava, Paraná 85015-430, Brazil.

<sup>8</sup> Laboratório de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Cidade Universitária, Caixa Postal 549, Campo Grande, MS 79070-900, Brazil.

\* *Ex-aequo*.

**Abstract.** Chamorro, D. C.; H. B. Zamengo, V. Y. Mogni, R. B. Torres, A. L. Gaglioti, P. R. Da-Silva, F. M. Leme, D. E. Prado & L. J. Oakley. 2021. Comparative Morphology of ten taxa of the genus *Celtis* (Cannabaceae) of South American Southern Cone. *Darwiniana*, nueva serie 9(1): 217-244.

The genus *Celtis* L. (Cannabaceae) comprises around 73 species distributed in temperate and tropical regions of both hemispheres. Most South American species belong to the subgenus *Mertensia* Planch., and they are characterized by showing high morphological plasticity. A recent taxonomic revision of this group was carried out with an excessively reductionist criterion regarding the number of accepted species and that does not clearly reflect the morphological differences among them. In order to contribute to the correct delimitation of the specific entities, a morpho-descriptive approach is presented for ten taxa of the genus *Celtis* (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* and *C. tala*) growing in South American Southern Cone. The morphology was analyzed through the use of a stereomicroscope and/or the tpsDig program for digital images of specimens. As a result, a key is provided for the determination of the aforementioned species and a detailed morphological description of the vegetative (habit, bark, branches, spines, brachyblasts, indumentum and leaves) and reproductive structures (inflorescences, flowers, fruits and endocarp -pyrene-). In addition, a specimen collection guide is proposed with a list of the main morphological characters that should be observed in the field, to facilitate future identifications.

**Keywords.** Morpho-descriptive analysis; *Mertensia*; Rosales.

**Resumen.** Chamorro, D. C.; H. B. Zamengo, V. Y. Mogni, R. B. Torres, A. L. Gaglioti, P. R. Da-Silva, F. M. Leme, D. E. Prado & L. J. Oakley, 2021. Morfología comparada de diez taxones del género *Celtis* (Cannabaceae) del Cono Sur Sudamericano. *Darwiniana*, nueva serie 9(1): 217-244.

El género *Celtis* L. (Cannabaceae) posee unas 73 especies distribuidas en regiones templadas y tropicales de ambos hemisferios. La mayoría de las especies sudamericanas pertenecen al subgénero *Mertensia* Planch., y se caracterizan por presentar una alta plasticidad morfológica. Una reciente revisión taxonómica

del grupo fue realizada con un criterio excesivamente reduccionista en cuanto al número de especies aceptadas y que no refleja claramente las diferencias morfológicas entre ellas. Con el objetivo de contribuir a la correcta delimitación de las entidades específicas, se presenta una aproximación morfodescriptiva para diez taxones del género *Celtis* (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clausseana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*) que crecen en el Cono Sur de Sudamérica. La morfología se analizó mediante el uso de estereomicroscopio y/o el programa tpsDig para las imágenes digitales de especímenes. Como resultado, se provee una clave para la determinación de las especies mencionadas y una descripción morfológica detallada de las estructuras vegetativas (hábito, corteza, ramas, espinas, braquiblastos, indumento y hojas) y reproductivas (inflorescencias, flores, frutos y endocarpo -pireno-). Además, se propone una guía de colecta listando los principales caracteres morfológicos posibles de observar a campo, para facilitar futuras identificaciones.

**Palabras clave.** Análisis morfodescriptivo; *Mertensia*; Rosales

## INTRODUCCIÓN

El género *Celtis* L. (Cannabaceae) posee unas 73 especies distribuidas en regiones templadas y tropicales de ambos hemisferios (Sattarian, 2006; Yang et al., 2013). Dentro de la diversidad morfológica del género se encuentran taxones arbóreos o arbustivos, monoicos, andro-monoicos o polígamo-monoicos, espinosos (subg. *Mertensia* Planch.) o inermes (subgéneros *Celtis* Planch., *Sponioceltis* (Endl.) Planch. y *Solenostigma* Planch.) (Planchon, 1848).

La mayoría de las especies sudamericanas de *Celtis* pertenecen al subg. *Mertensia* y se caracterizan por presentar hojas alternas, simples, trinervadas, con márgenes enteros o con dientes. Generalmente se encuentran domacios en la superficie foliar abaxial, distribuidos entre las bifurcaciones de las tres nervaduras principales y también a lo largo de las nervaduras secundarias y terciarias. Las flores son pequeñas, verde-amarillentas, de dos tipos: estaminadas y perfectas. El fruto es una drupa elipsoide, globosa a ovada, uniseminada, compuesta de un endocarpo calcificado comúnmente llamado pireno (Planchon, 1848; Miquel, 1853; Baehni, 1936; Souza, 2019; Zamengo et al., 2020). En el género, la morfología de los pirenos tiene alto valor taxonómico, debido a que las características relacionadas al tamaño, coloración, presencia de apículo y la ornamentación de su superficie, varían entre las distintas especies (Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978; Dottori & Hunziker, 1994; Sattarian, 2006; Novara, 2009; Souza, 2019; Chamorro et al., 2020; Zamengo et al., 2020).

El subgénero *Mertensia* presenta importantes problemas taxonómicos; los criterios utilizados

por los botánicos para diferenciar las especies han cambiado notoriamente a lo largo de los años (Miquel, 1853; Baehni, 1937; Hunziker & Dottori, 1976; Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978; Dottori & Hunziker, 1994 y Berg & Dahlberg, 2001). Uno de los casos más notorios es el de *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm.; según el criterio de Berg & Dahlberg (2001) es un taxón amplio que abarca a *C. tala* Gillies ex Planch. y a *C. pallida* Torr. var. *pallida* en su sinonimia. Sin embargo, de acuerdo a los estudios de Henrickson (2010) y Asmus et al. (2018) estos dos taxones son claramente diferenciables e independientes. Otra problemática es la del taxón *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., nombre ampliamente usado en todo el Neotrópico, que según Zamengo et al. (2020) corresponde estrictamente a arbustos típicos de Curazao y otras islas vecinas del Caribe. Estos autores estudiaron en detalle el material tipo. Luego de observar individuos identificados como pertenecientes a este taxón, se encontraron importantes diferencias morfológicas con respecto a aquellos usualmente determinados como *C. iguanaea* para Sudamérica por numerosos autores (e.g. Baehni, 1936; Dottori & Hunziker, 1994; Leme et al., 2020). Gran parte de estos individuos erróneamente identificados como *C. iguanaea* en realidad se corresponden a *C. spinosa* Spreng. (Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978) o a *C. spinosissima* (Wedd.) Miq. (Zamengo et al., 2020).

De acuerdo a todo lo anteriormente expuesto, queda en evidencia que las estructuras morfológicas tanto vegetativas como reproductivas que se utilizaron a lo largo de la historia taxonómica para diferenciar los taxones, fueron interpretadas con distintos criterios por los numerosos autores

que los estudiaron (Kunth, 1817; Sprengel, 1825; Planchon, 1848; Klotzsch, 1847; Liebmann, 1851; Weddell, 1852; Miquel, 1853; Baehni, 1936, 1937; Hunziker & Dottori, 1976; Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978; Dottori & Hunziker, 1994; Berg & Dahlberg, 2001; Henrickson, 2010; Oakley & Prado, 2013; Asmus et al., 2018; Souza, 2019; Chamorro et al., 2019; Zamengo et al., 2020) dificultando así la identificación certera de las entidades. Tomando en consideración la ausencia de un criterio homogéneo en la literatura en general y en la revisión de Berg & Dahlberg (2001) en particular, que llevó a esos autores a establecer numerosas sinonimias sin fundamentación explícita, sumado a los fuertes cuestionamientos realizados a dicha revisión (Torres & Luca, 2005; Henrickson, 2010; Oakley & Prado, 2013; Asmus et al., 2018; Souza, 2019 y Zamengo et al., 2020), se presenta aquí un análisis morfodescriptivo de las estructuras vegetativas y reproductivas con importancia taxonómica para las especies nativas del Cono Sur Sudamericano.

Los diez taxones considerados son: *Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch., *Celtis chichape* (Wedd.) Miq., *Celtis clauseniana* (Wedd.) Miq., *Celtis fluminensis* Carauta, *Celtis pallida* Torr. var. *discolor* Hunz. & Dottori, *Celtis pallida* Torr. var. *pallida*, *Celtis serratissima* Zamengo, R.B. Torres, Gaglioti & Romaniuc, *Celtis spinosa* Spreng., *Celtis spinosissima* (Wedd.) Miq. y *Celtis tala* Gillies ex Planch., todos pertenecientes al subg. *Mertensia*. Dos de estos últimos (*C. clauseniana* y *C. fluminensis*) hasta ahora no han sido citados en el catálogo más importante a nivel regional (Zuloaga et al., 2019; Zuloaga & Belgrano, 2021); sin embargo, se han incluido porque se ha verificado la presencia del primero en la Argentina y en el sur de Brasil, y del segundo hay evidencia de que su área de distribución alcanza el estado de Paraná (ver Anexo 1: material examinado).

En la presente contribución se realiza un análisis morfológico exhaustivo de las principales estructuras vegetativas y reproductivas en forma comparada, se ofrece una clave de identificación de los diez taxones analizados acompañado de una tabla comparativa, así como también se propone una guía de campo que contempla las principales características posibles de ser observadas a campo, para facilitar el proceso de identificación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo está basado en un completo análisis de ejemplares de herbario de colecciones propias o de otros colectores, y se basa además en la amplia experiencia de campo de los autores sobre un importante número de individuos de todas las especies aquí consideradas (Anexo 1). Además, se visitaron las colecciones y/o se analizaron imágenes digitales, de los siguientes herbarios: herbarios visitados: CORD, CTES, E, FACEN, FCQ, FUEL, IAC, K, LIL, LP, P, PEUFR, PMSP, R, RB, SI, SP, SPF, SPSF, UFP y UNR; herbarios consultados virtualmente: ALCB, B, DVPR, ECT, EFC, ESA, F, FLAS, FLOR, FURB, HDCE, HUEFS, INPA, MA, MBM, NY, PACA, S, U, UEC y US (acrónimos de acuerdo a Thiers, 2021).

Tanto para los análisis de las estructuras como para la obtención de medidas, se utilizó estereomicroscopio, calibre o el programa tpsDig (Rohlf, 2006) en el caso del análisis de las imágenes digitales de especímenes. Todas las medidas citadas corresponden a los límites mínimo y máximo de cada estructura (Chamorro et al., 2019; Souza, 2019).

Para el análisis de los endocarpos, fueron seleccionados frutos maduros, debido a que se ha comprobado de manera empírica que el grado de maduración influye directamente en el tamaño, rigidez, ornamentación y formación o no de apículos en los pirenos. Los frutos fueron hervidos por aproximadamente 3-5 minutos en agua para desprender el epicarpo y el mesocarpo. Luego fueron descascarados cuidadosamente con la ayuda de pinzas. Para el proceso de limpieza de los pirenos se utilizó Cloro (Cl) puro en el caso de las especies con pirenos blancos; en el caso de las que presentan pirenos de color castaño o crema, fueron lavados con agua para preservar así su coloración natural (Zamengo et al., 2020).

Para estandarizar la caracterización de las estructuras vegetativas y reproductivas, se adoptaron los siguientes criterios en cuanto a la terminología: en lo referente a forma, ápice y base de las láminas foliares se siguió a Hickey (1973) y a Radford et al. (1974); para los tipos de indumento y superficie foliar a Radford et al. (1974) y Gonçalves & Lorenzi (2011); para los domacios a O'Dowd & Willson (1989); para la caracterización del estigma, grados de incisión

de las ramas estigmáticas, color de flores, drupa y endocarpo a Beentje (2010) y por último, para las ornamentaciones de los pirenos se siguió a Font Quer (2001).

## RESULTADOS

### HÁBITO (Fig. 1 A-F, Tabla 1)

Las especies de *Celtis* pueden ser clasificadas en dos tipos conforme al hábito: arbustivas o arbóreas. Los arbustos se caracterizan por poseer muchas ramificaciones desde la base y no formar un tronco definido. En el género *Celtis* los arbustos pueden variar desde 1,5 a 6 m de altura, y existen dos tipos: arbustos escandentes (*C. spinosa* y *C. spinosissima*) y arbustos no escandentes (*C. pallida*). Los primeros presentan ramas que emergen sin un patrón definido, sin poder diferenciarse claramente cuáles son las ramas basales y apicales y, por lo general, crecen apoyados sobre las especies leñosas vecinas. Por otra parte, los arbustos no escandentes ramifican siguiendo un patrón ordenado, diferenciándose ramas basales y apicales y por lo general no se apoyan sobre otras especies.

Las especies arbóreas pueden variar desde 5 a 12 m de altura, presentan un tronco definido y desarrollan una copa bien característica (*C. tala*). Frecuentemente, después de un corte accidental o la poda de algunas ramas, surgen nuevos brotes vigorosos ('chupones') con características morfológicas diferentes a las ramas normales, por ejemplo: tipo de espinas, forma y tamaño de las hojas (*C. tala*) y densidad de tricomas. Ocasionalmente, algunos individuos de especies descritas como arbustos escandentes, pueden presentar un tronco definido, siendo así árboles escandentes (*C. chichape*, *C. clauseniana*).

### CORTEZA

En algunas especies de *Celtis* la textura de la corteza puede ser importante para la identificación preliminar de los taxones. Por lo general en *C. brasiliensis*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida*, *C. serratissima*, *C. spinosa* y *C. spinosissima* la corteza es lisa, mientras que en *C. tala* es rugosa con fisuras longitudinales.

### RAMAS

Las ramas del género son siempre lenticeladas, con lenticelas conspicuas (blancas o amarillentas) o inconspicuas. En cuanto a la morfología de las ramas, se presentan diferencias muy notables entre las juveniles y las más antiguas. En las ramas juveniles y/o en los 'chupones' las coloraciones de la corteza varían de grisáceas (*C. chichape*, *C. spinosa*, *C. tala*), amarillentas (*C. clauseniana*, *C. serratissima*) a castañas (*C. fluminensis*, *C. spinosissima*). Esta característica puede ser utilizada para la identificación de algunos taxones, tanto en el campo como en material de herbario.

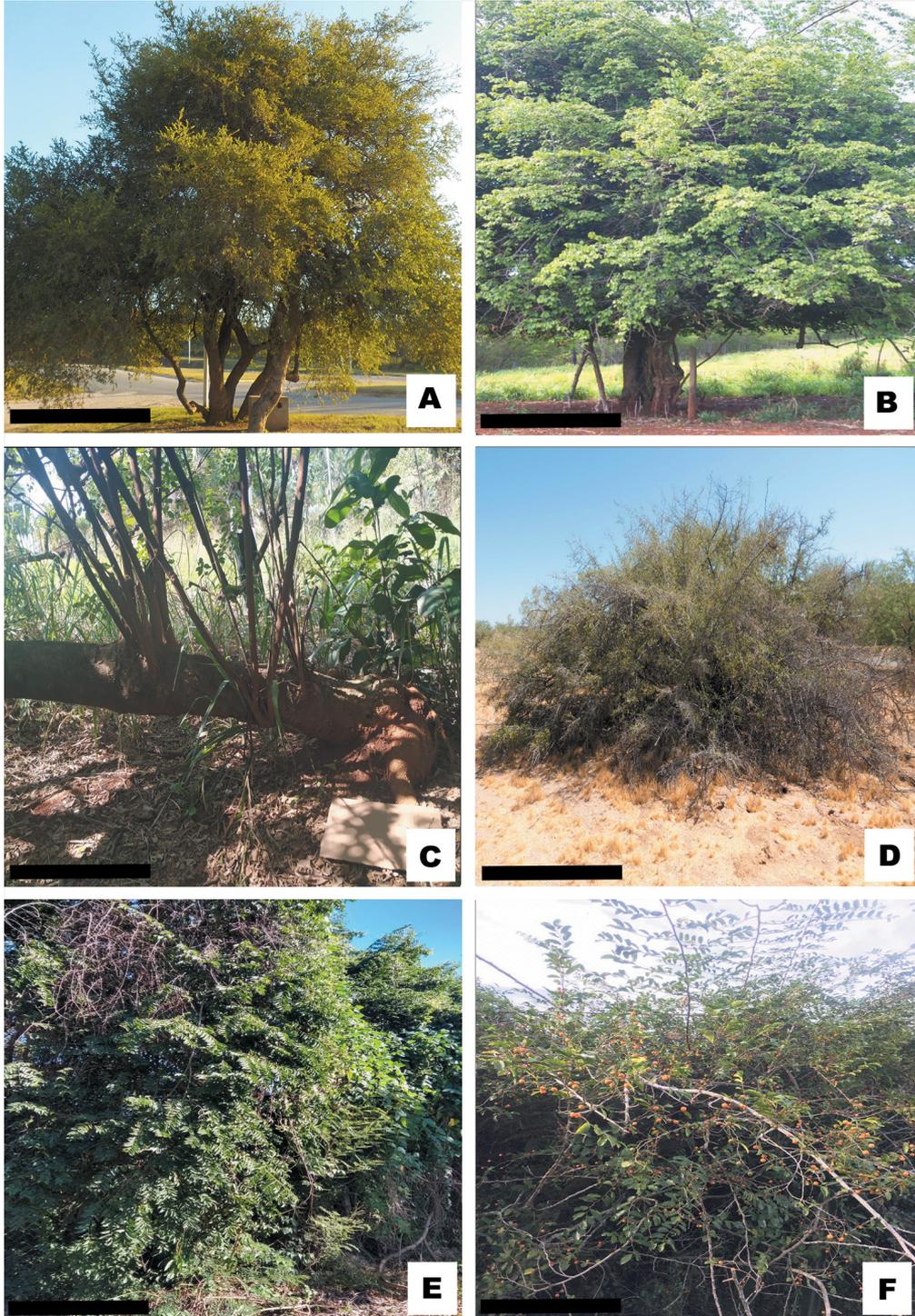
### ESPINAS (Fig. 2 A-F)

La presencia de espinas en las ramas es una característica exclusiva de las especies del subg. *Mertensia*.

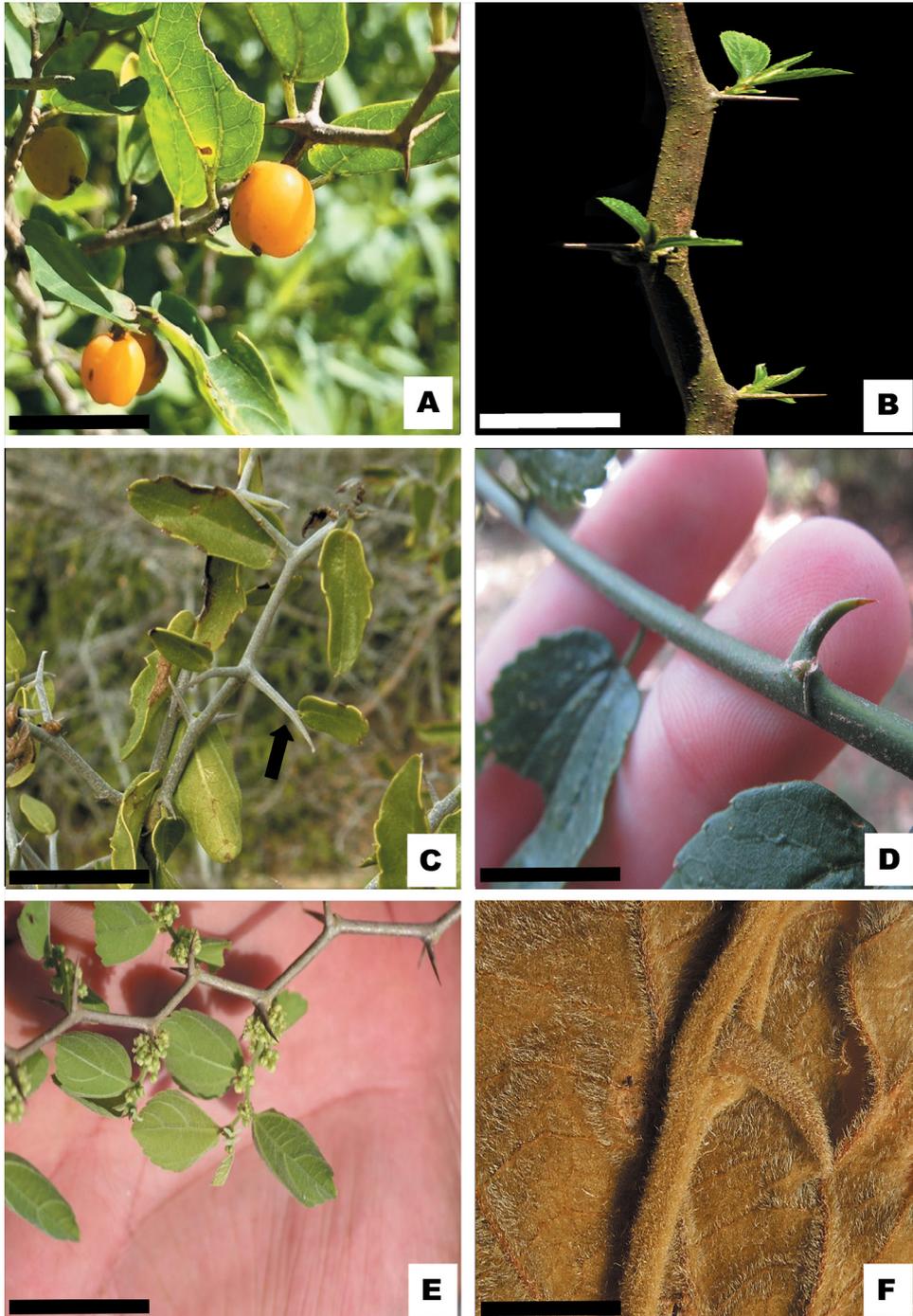
**Tipo de espinas.** Las espinas pueden ser de origen caulinar, que en realidad son braquiblastos con ápice espinoso (*C. pallida*), o de origen estipular (foliar) como ocurre en el resto de las especies. **Braquiblastos con ápice espinoso.** Una característica exclusiva de *C. pallida* es la presencia de braquiblastos cuyo ápice remata en una espina. **Espinass de origen estipular.** Las espinas de origen estipular pueden presentar dos patrones de emergencia: **geminadas**, cuando las espinas emergen a ambos lados de la base foliar (*C. tala*); **solitarias**, cuando sólo una espina emerge (semejando agujijones), las que en muchos casos persisten luego de la caída de la lámina foliar o esta última no desarrolla (*C. spinosissima*).

**Coloración y curvatura de espinas.** Las espinas pueden presentar tres coloraciones, observables tanto a campo como en materiales herborizados: verdes (en ramas jóvenes); grisáceas (*C. chichape*, *C. pallida*, *C. spinosa* y *C. tala*); castañas (*C. clauseniana*, *C. fluminensis* y *C. spinosissima*).

En cuanto al grado de curvatura, en las ramas adultas, las espinas pueden ser clasificadas en tres tipos: **curvas**, de forma arqueada en relación al eje principal (*C. fluminensis* y *C. spinosissima*); **rectas**, horizontales o verticales en relación al eje principal (*C. clauseniana* y *C. tala*); **semi-curvas**, las espinas son rectas pero su ápice es curvo en relación al eje principal (*C. serratissima*).



**Fig. 1.** Hábitos en *Celtis*. **A**, *C. tala*, árbol no escandente. **B-C**, *C. clauseniana*. **B**, árbol escandente. **C**, detalle del tronco principal y de sus ‘chupones’. **D**, *C. pallida* var. *pallida*, arbusto no escandente. **E**, *C. spinosissima*, arbusto escandente. **F**, *C. spinosa*, arbusto escandente. Escalas: A, 3,5 m. B, 4 m. C, 1 m. D, 2 m. E, 2m. F, 2m. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>



**Fig. 2.** Espinas en *Celtis*. **A**, *C. tala*, espinas estipulares, rectas, geminadas, grisáceas y glabras. **B**, *C. clauseniana*, espinas estipulares, rectas, solitarias, castañas y glabras. **C**, *C. pallida* var. *pallida*, espinas caulinares (braquiblastos foliados), rectos, grisáceos. **D**, *C. spinosissima*, espina estipular, solitaria, curva, verde y pilosa. **E**, *C. serratissima*, espinas estipulares, rectas y semi-curvas, geminadas, castañas, pubescentes con tricomas blancos. **F**, *C. fluminensis*, espina estipular, curva, castaña, velutina, tricomas ferrugíneos. Escalas: A, 1 cm. B, 1 cm. C, 2 cm. D, 1 cm. E, 1 cm. F, 1 cm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>

**Indumento de las espinas.** Las espinas en las ramas adultas presentan cinco grados de indumento: **glabro**, con ausencia total de tricomas, común en *C. chichape*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. spinosa* y *C. tala*; **subglabro**, con escasos tricomas, observado en *C. brasiliensis* y *C. pallida* var. *discolor*; **piloso**, con tricomas uniformemente esparcidos, característica observada en *C. clauseniana* y *C. spinosissima*; **pubescente**, con tricomas densos dispuestos uniformemente, siendo posible observar la superficie de la espina, carácter que puede ser observado en las ramas juveniles de *C. clauseniana*, *C. pallida* var. *pallida* y *C. serratissima*; **velutino**, con tricomas densos dispuestos uniformemente, siendo dificultoso observar la superficie de la espina, como en *C. fluminensis*.

## HOJA (Tabla 1)

**Formas y Tamaños de las hojas.** Las láminas foliares pueden ser: elípticas, suborbiculares, ovadas a oval-lanceoladas, variando de 1,5-12 x 0,5-6 cm.

**Indumento y Superficie foliar** (Fig. 3 A-F). Los patrones del indumento son equivalentes a los definidos anteriormente para las espinas. La cara adaxial puede presentar cuatro patrones básicos: **glabra** (*C. tala*), **subglabra** (*C. chichape*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. spinosa* y *C. spinosissima*), **pilosa** (*C. brasiliensis*, *C. pallida* var. *discolor*) y **pubescente** (*C. clauseniana*, *C. fluminensis* y *C. serratissima*). La cara abaxial puede presentar cinco patrones: **glabra** (*C. tala*), **subglabra** (*C. chichape*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. spinosa*), **pilosa** (*C. brasiliensis* y *C. spinosissima*), **pubescente** (*C. clauseniana*) y **velutina** (*C. fluminensis*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. serratissima*). Tanto en material vivo como herborizado, los tricomas pueden ser: blancos, amarillentos o ferrugíneos. En las hojas, los tricomas se distribuyen siguiendo dos patrones: a lo largo de toda la superficie de la lámina, incluyendo las nervaduras y los márgenes (*C. clauseniana*) o concentrados a lo largo de las nervaduras, siendo escasos en el resto de la lámina (*C. chichape*).

Para las superficies foliares, se destacan tres patrones relativos al tacto: **escabroso** como en la superficie adaxial de *C. brasiliensis*; *C. clauseniana*,

*C. fluminensis* (in sico) y *C. serratissima*; **aterciopelado** como en la superficie abaxial de *C. brasiliensis*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. serratissima*; **liso** como en la superficie adaxial y abaxial de *C. chichape*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*.

De acuerdo con estos patrones de indumento, las hojas (en materiales herborizados o no) también se clasifican en relación al contraste de las caras adaxial y abaxial. Las hojas **concoloras** no presentan diferencia de coloración entre el haz y el envés (pudiendo ser ambas verdes, o como en *C. fluminensis* ambas ferrugíneas) y las hojas **discoloras** presentan diferencia de coloración entre el haz y el envés (*C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*).

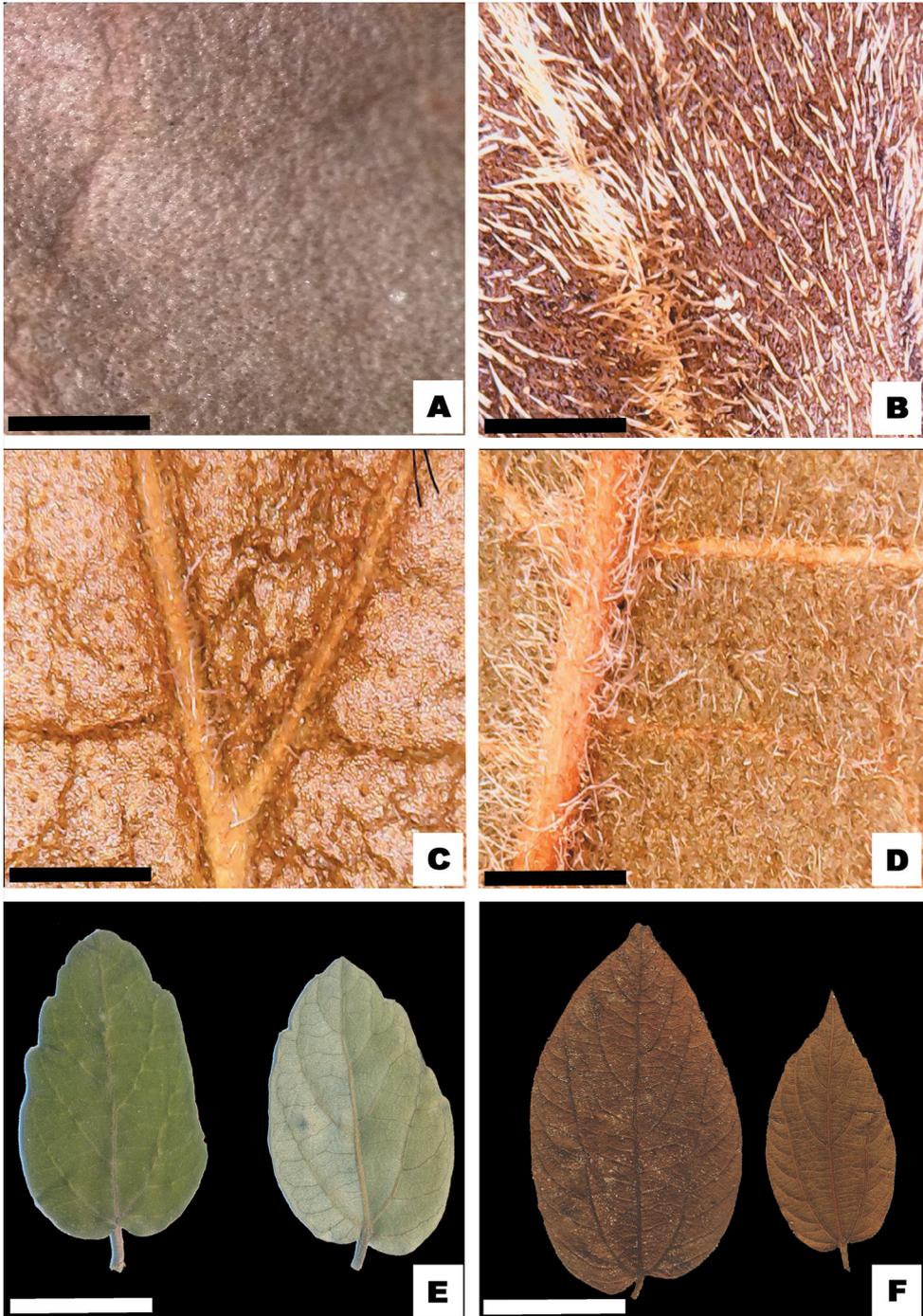
Una característica notable, observada en ejemplares herborizados, es la presencia de brillo (lustre) en la cara adaxial de algunas especies. De este modo, la superficie adaxial puede ser lustrosa (como en *C. spinosa*) u opaca (mayoría de las especies).

**Nervaduras.** Las nervaduras de las hojas se pueden clasificar en: **planas** (al mismo nivel que el resto de la lámina) o **prominentes**.

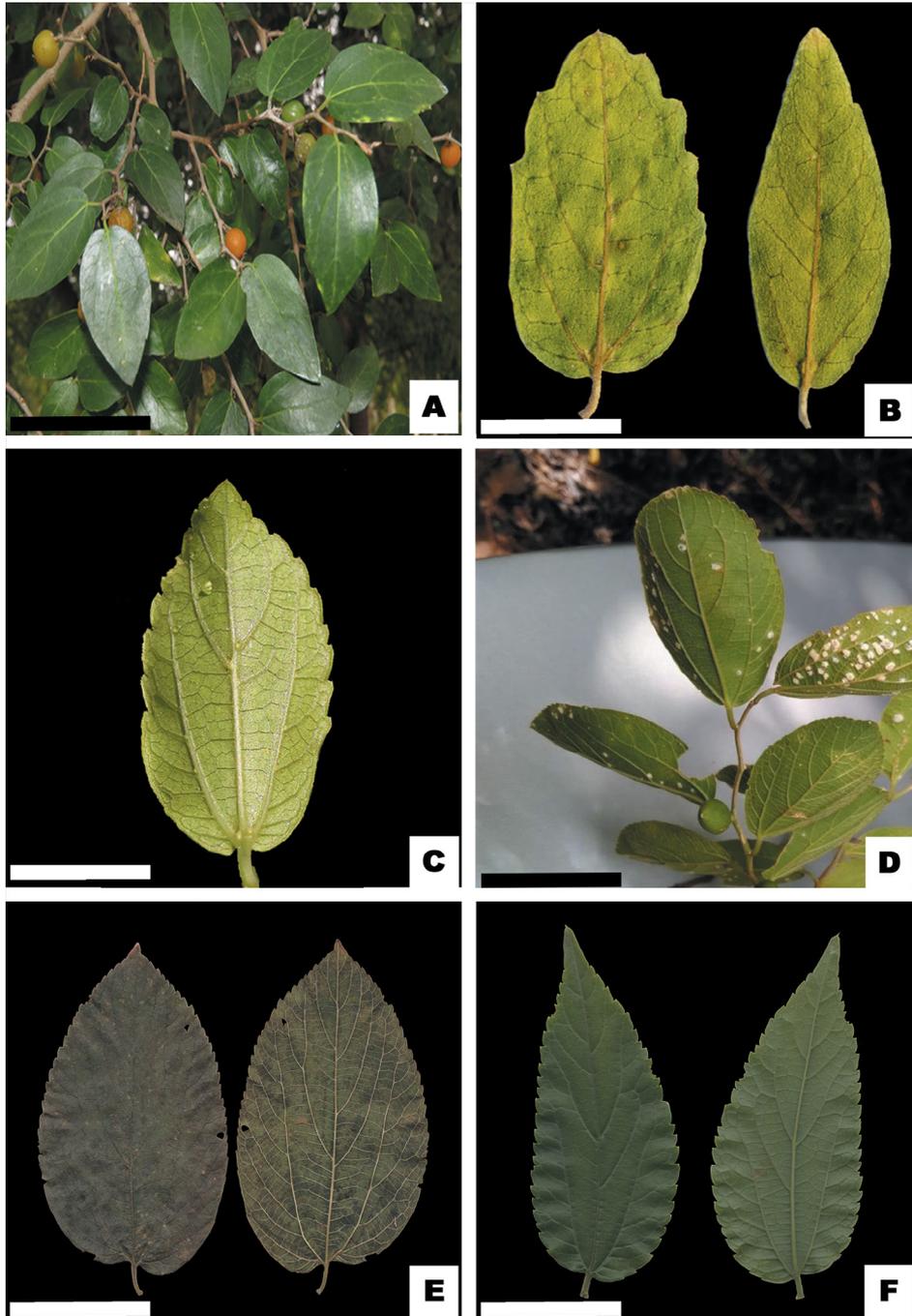
**Márgenes foliares.** (Fig. 4 A-F). Para facilitar la delimitación de los taxones, se adoptó el criterio de dividir las láminas en tres porciones: tercio inferior (cercano a la inserción del pecíolo), tercio medio y tercio superior (o apical).

Los márgenes foliares pueden ser: **enteros** (algunas hojas de *C. pallida* y *C. tala*) o **con dientes**, que pueden aparecer en cualquiera de las porciones laminares. Estos últimos pueden tener dientes a lo largo de todo el tercio medio y superior (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. fluminensis*, *C. pallida*, *C. spinosa* y *C. tala*) o estar completamente provistos de dientes, desde la porción inferior hasta el tercio superior incluido (*C. clauseniana*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*).

Además, los márgenes con dientes pueden ser: **crenado-serrados**, con algunos dientes de borde redondeado y otros con ápice puntiagudo, característica comúnmente observada en *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. spinosissima*; **serrados**, con dientes con ápice puntiagudo y uniformemente espaciados (*C. brasiliensis*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. serratissima*, *C. spinosa* y *C. tala*);



**Fig. 3.** Superficies foliares. **A,** *C. tala*, superficie adaxial glabra, lisa al tacto. **B,** *C. clauseniana*, superficie adaxial pubescente, tricomas blancos, escabrosa, áspera al tacto. **C,** *C. chichape*, superficie abaxial subglabra, tricomas blancos concentrados en las nervaduras. **D,** *C. clauseniana*, superficie abaxial pubescente, tricomas blancos distribuidos por toda la superficie laminar incluyendo las nervaduras, suave al tacto. **E,** *C. pallida* var. *discolor*, superficies discoloras, tricomas blancos. **F,** *C. fluminensis*, superficies concoloras, tricomas castaños. Escalas: A, 1,5 cm. B, 1,5 cm. C, 1,5 cm. D, 1,5 cm. E, 2,5 cm. F, 2,5 cm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>



**Fig. 4.** Márgenes de la lámina, posición de los dientes. **A,** *C. tala*, márgenes foliares enteros. **B,** *C. pallida* var. *pallida*, márgenes con dientes restringidos al tercio superior. **C,** *C. spinosa*, márgenes foliares con dientes a partir de la porción mediana de la lámina foliar hasta el tercio superior. **D,** *C. brasiliensis*, márgenes foliares con dientes a partir de la porción mediana de la lámina foliar hasta el tercio superior. **E,** *C. clauseniana*, márgenes foliares crenado-serrados, dientes desde la porción inferior hasta el tercio superior. **F,** *C. spinosissima*, márgenes foliares enteramente provistos de dientes, crenado-serrados. Escalas: A, 5 cm. B, 2,5 cm. C, 2,5 cm. D, 5 cm. E, 3 cm. F, 3 cm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>

**serrulado**, con dientes más próximos unos de otros en comparación con los anteriores, y el ápice de los dientes es puntiagudo (*C. fluminensis*).

**Ápice y Base foliar.** El ápice foliar puede ser agudo (*C. tala*) u obtuso (*C. chichape*). Además, puede haber cuatro tipos de acuerdo a su forma: **acuminado** (*C. fluminensis*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*), **atenuado** (*C. tala*), **cuspidado** (*C. clauseniana* y *C. spinosa*) o **redondeado** (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. pallida*). Ocasionalmente suelen encontrarse hojas con ápice emarginado, debido a que aún no están totalmente desarrolladas.

En cuanto a la base foliar, puede ser simétrica o asimétrica y puede clasificarse en cuatro tipos: **cuneada** (*C. tala*), **obtusa** (*C. spinosa*), **redondeada** (*C. brasiliensis*, *C. chichape* y *C. pallida*) o **subcordada** (*C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*).

#### **DOMACIOS** (Fig. 5 A-F, Tabla 1)

Los principales caracteres de los domacios son: tipo, densidad y disposición de tricomas.

**Tipo de domacio.** Usualmente se los denomina ‘**Bolsillo**’ caracterizados por formar una especie de saco. Los ‘bolsillos’ pueden ser **conspicuos** (mayoría de las especies) o **inconspicuos** (*C. pallida* var. *discolor*). La densidad de tricomas determina la visibilidad del bolsillo, ya que en las hojas pubescentes y velutinas, los domacios quedan casi totalmente cubiertos por el indumento.

**Densidad de tricomas.** Los domacios pueden ser: **glabros** (*C. tala*), **subglabros** (*C. pallida* var. *pallida*, *C. spinosa* y *C. tala*), **pilosos** (*C. brasiliensis*, *C. chichape* y *C. spinosissima*) o **pubescentes** (*C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *discolor* y *C. serratissima*).

**Disposición de tricomas.** Los domacios pueden ser: **ciliados**, con tricomas sólo en el margen superior (*C. pallida* var. *pallida*, *C. spinosa* y *C. spinosissima*); **no ciliados**, con tricomas distribuidos por toda la superficie del bolsillo (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima* y *C. tala*).

#### **ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS** (Tabla 1)

##### **INFLORESCENCIAS** (Fig. 6 A-D)

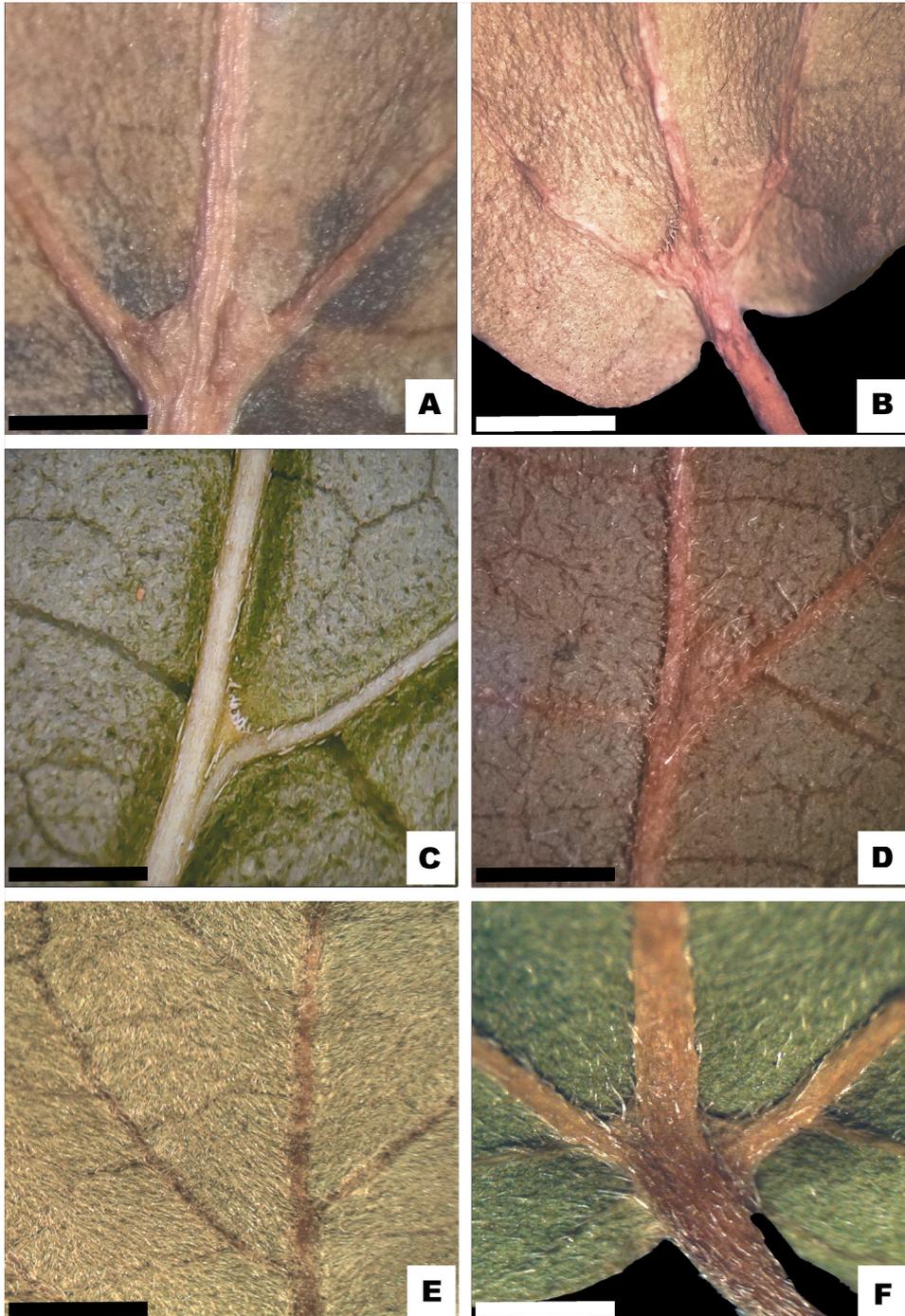
Son cimas pedunculadas axilares, glabras a velutinas. Pueden ser glomérulos constituidos por flores estaminadas y perfectas, estas últimas en posición apical (*C. pallida* var. *pallida*, *C. tala*), o presentar exclusivamente flores estaminadas mientras que las flores perfectas son solitarias (*C. spinosissima*).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

##### **FLORES** (Fig. 7 A-F)

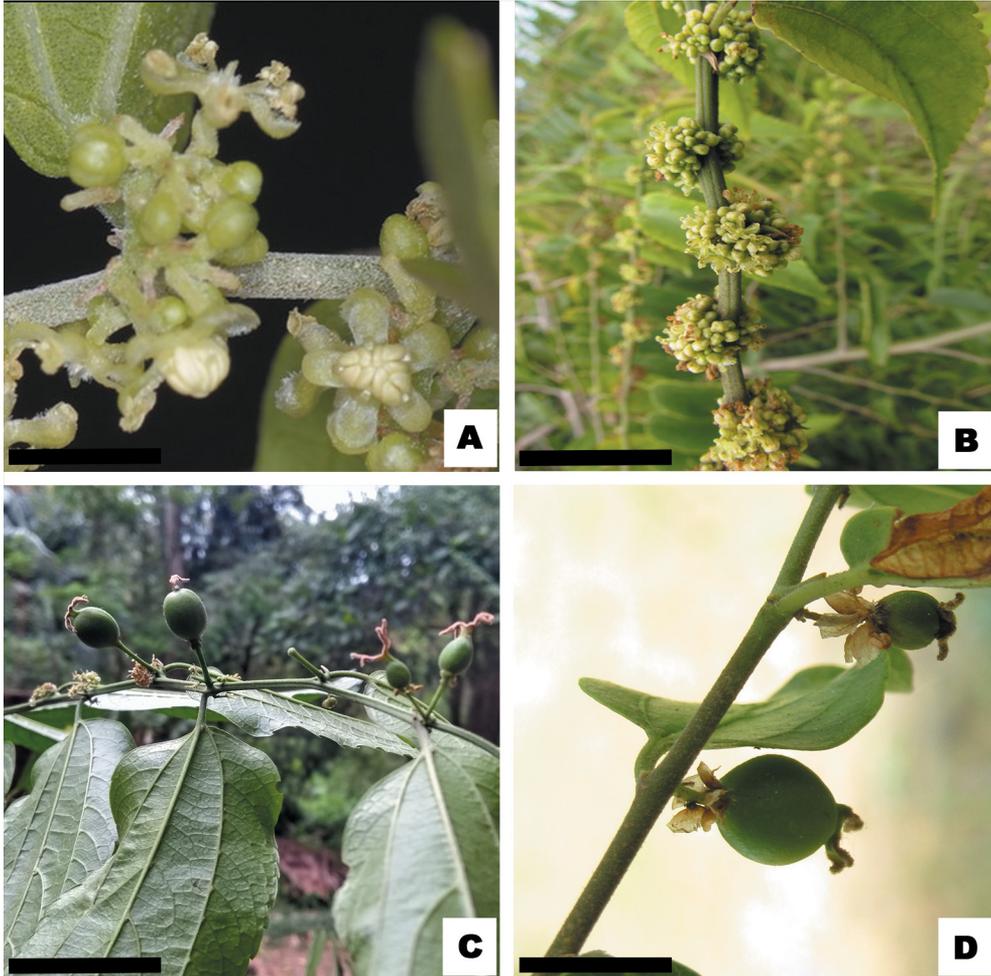
Con respecto a la morfología y funcionalidad de los dos tipos de flores (estaminadas y perfectas) se pueden detallar las siguientes características:

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

**Flores perfectas.** El ovario, según la pilosidad puede ser: **glabro** (*C. pallida* var. *pallida* y *C. tala*), **subglabro** (*C. pallida* var. *discolor* y *C. spinosa*), **piloso** (*C. brasiliensis*, *C. chichape* y *C. spinosissima*), **pubescente** (*C. clauseniana*) o **velutino** (*C. fluminensis* y *C. serratissima*). Para caracterizar el estilo se definen tres patrones según su longitud: **estilo nulo** -0 mm de long.- (*C. pallida*); **estilo inconspicuo** -0,1-0,5 mm de long.- (*C. chichape*, *C. spinosa* y *C. tala*); **estilo conspicuo** -0,6-2 mm de long.- (*C. brasiliensis*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*). El estigma es bipartido conformado por dos ramas estigmáticas que, según el grado de incisión de cada una, se pueden clasificar en: **bilobuladas** -la incisión llega a menos de la mitad de la rama- (*C. pallida* y *C. tala*) o **bífidas** -la incisión llega a la mitad de la rama- (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima*, *C. spinosa* y *C. spinosissima*).



**Fig. 5.** Domacios del tipo bolsillo. **A,** *C. tala*, bolsillo glabro. **B,** *C. pallida* var. *pallida*, bolsillo ciliado, tricomas blancos. **C,** *C. spinosissima*, bolsillo ciliado, tricomas blancos. **D,** *C. clauseniana*, bolsillo inconspicuo, pubescente, tricomas ferrugíneos distribuidos por toda la superficie del bolsillo. **E-F,** *C. pallida* var. *discolor*. **E,** superficie abaxial velutina. **F,** bolsillos inconspicuos, velutinos, tricomas blancos dispersos por toda la superficie del bolsillo. Escalas: A, 2 mm. B, 2 mm. C, 2 mm. D, 2 mm. E, 2 mm. F, 2 mm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>



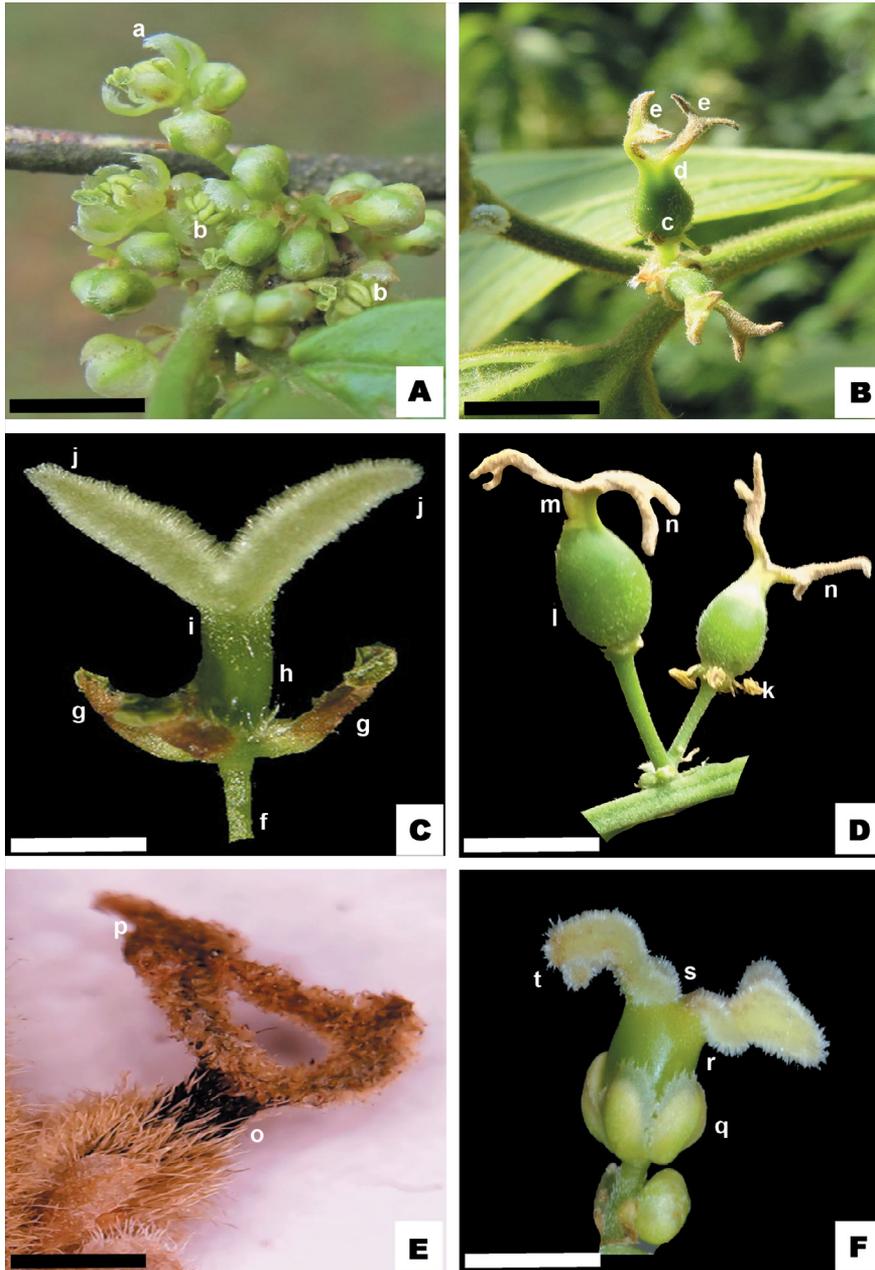
**Fig. 6.** Inflorescencias. **A.** *C. pallida* var. *pallida*, flores estaminadas, sépalos verdes, ciliados. **B-C.** *C. spinosissima*. **B,** glomérulos estaminados. **C,** flores perfectas solitarias axilares, ovario piloso, ramas estigmáticas bifidas. **D.** *C. tala*, flores perfectas, ovario glabro, ramas estigmáticas bilobuladas. Escalas: A, 2 mm. B, 2 mm. C, 2 mm. D, 2 mm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>

### FRUTO (Fig. 8 A-F, Tabla 1)

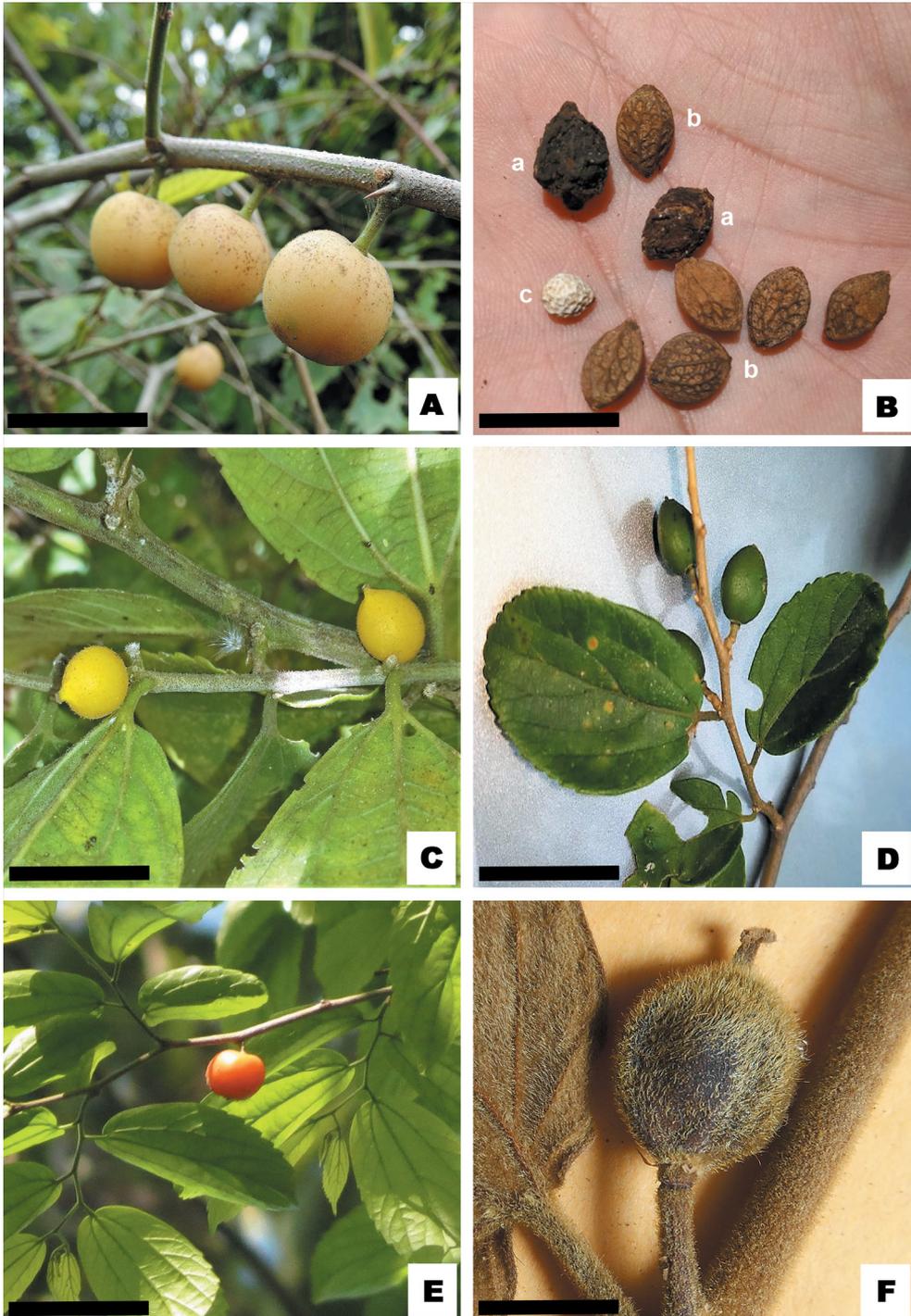
El fruto es una drupa esférica, apiculada o no, de tamaño variado (5-13 mm de long.), glabra a velutina, con tricomas blancos, amarillentos, o ferrugíneos al secarse como en *C. fluminensis*. El epicarpo puede presentar cinco coloraciones posibles: amarillo brillante “lemon” con tonalidades verdosas (*C. clauseniana*); amarillo pálido “primrose” (*C. brasiliensis*, *C. fluminensis* y *C. spinosissima*); amarillo-anaranjado “saffron” (*C. chichape* y *C. tala*), anaranjado “fulvous” (*C. pallida*, *C. serratissima*, *C. spinosa*) y marrón

oscuro “terracotta” que solo se observa en los frutos secos (en material de herbario) de *C. fluminensis*.

Respecto al mesocarpo, este puede ser **homogéneo**, parenquimático, de textura carnosa (conocido como ‘pulpa’ en la mayoría de las especies) o **heterogéneo**, que además de la pulpa posee una capa interna bien diferenciada, cartácea y ornamentada que cubre al pireno (*C. spinosissima*). En el mesocarpo de los frutos maduros de *C. brasiliensis*, *C. fluminensis* y *C. spinosissima* es común observar un líquido viscoso evidente.



**Fig. 7.** Flores perfectas. **A-B**, *C. clausсенiana*. **A**, flor estaminada; **a**, 5-mera, sépalos ciliados, pubescentes, tricomas amarillentos dispuestos en ambas superficies de cada sépalo; **b**, estambres isostémonos, anteras con dehiscencia longitudinal. **B**, pistilo de una flor perfecta; **c**, ovario pubescente; **d**, estilo inconspicuo; **e**, estigma bipartido, ápice de las ramas estigmáticas bifido. **C**, *C. australis*, flor perfecta con estaminodios removidos del subg. *Celtis*; **f**, pedicelo; **g**, sépalos; **h**, ovario piloso; **i**, estilo nulo, estigma bipartido plumoso; **j**, ápice de las ramas estigmáticas entero. **D**, *C. spinosissima*; **k**, estaminodios; **l**, ovario piloso; **m**, estilo conspicuo, estigma bipartido; **n**, ápice de las ramas estigmáticas bifido. **E**, *C. serratissima*, flor perfecta con estaminodios removidos; **o**, ovario velutino con tricomas blancos; **p**, estigma bipartido con ramas estigmáticas pediceladas, ápice de las ramas estigmáticas bifido. **F**, *C. tala*; **q**, sépalos ciliados; **r**, ovario glabro; **s**, estigma bipartido con ramas estigmáticas sésiles; **t**, ápice de las ramas estigmáticas bilobulado. Escalas: A, 1 mm. B, 1 mm. C, 1 mm. D, 1,5 mm. E, 1 mm. F, 1 mm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>



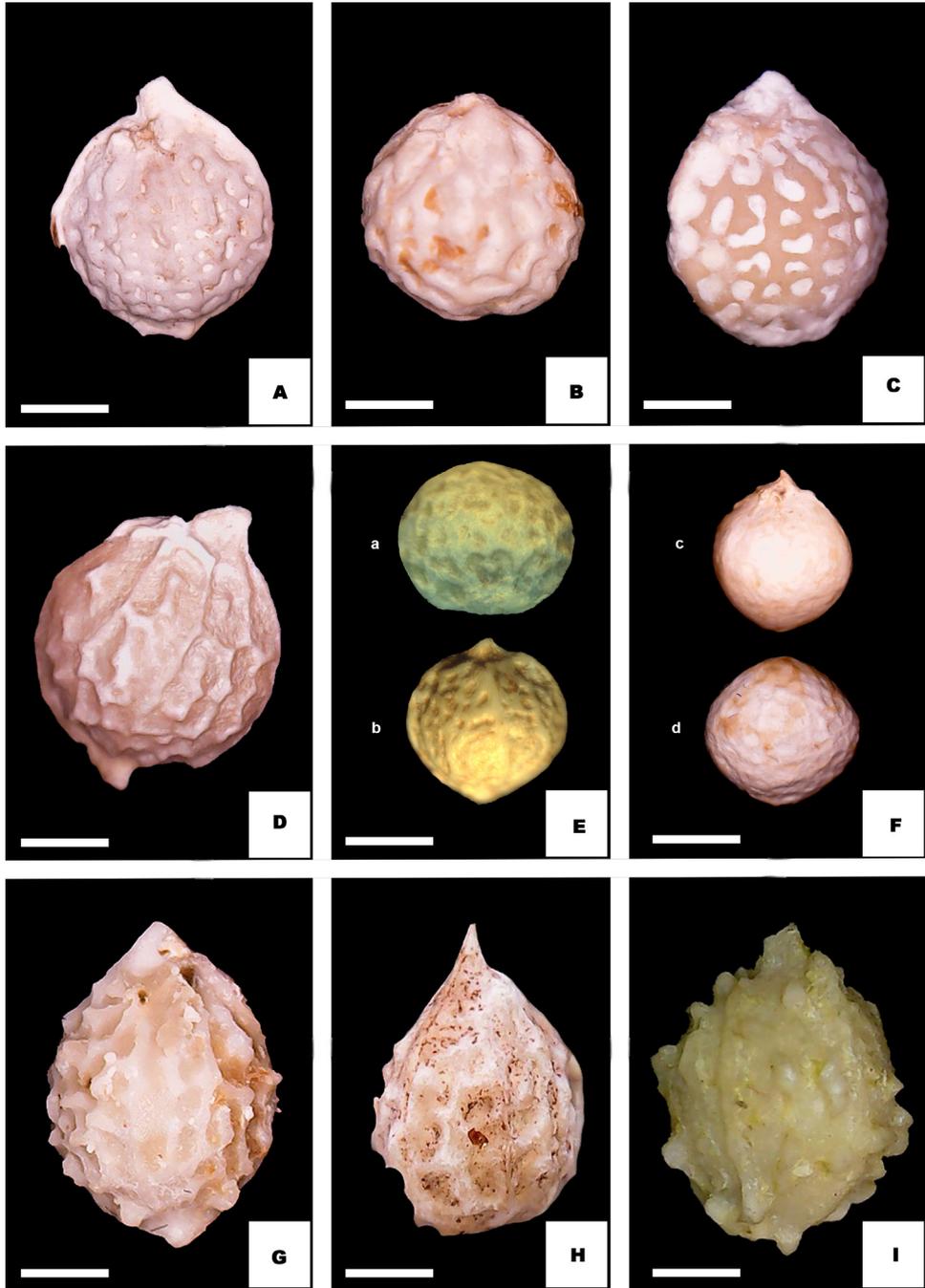
**Fig. 8.** Frutos. **A-B**, *C. spinosissima*. **A**, frutos esféricos, amarillo pálido “primrose”, pilosos. **B**, **a**, frutos secos, **b**, capa interna del mesocarpo, ornamentada, **c**, pireno. **C**, *C. clauseniana*, frutos esféricos, apiculados, amarillos brillantes “lemon”, pilosos a pubescentes. **D**, *C. brasiliensis*, frutos inmaduros verdes, glabros. **E**, *C. spinosa*, fruto esférico, anaranjado “fulvous”, glabro. **F**, *C. fluminensis*, fruto ferrugíneo “terracotta”, velutino. Escalas: A, 1 cm. B, 1 cm. C, 1 cm. D, 1 cm. E, 1 cm. F, 1 cm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>

El endocarpo (Fig. 9 A-I, Tabla 1) siempre es duro, lignificado, comúnmente llamado ‘pireno’. Los pirenos pueden ser clasificados de acuerdo a su tamaño, forma, ornamentación, presencia o ausencia de apículos y distintas coloraciones. Con relación al tamaño, se clasifican en: **pequeños** (3-5 mm de long.), **medianos** (6-9 mm de long.) y **grandes** (10-12 mm de long.). En cuanto a la forma, el pireno puede ser: **globoso** (*C. brasiliensis* y *C. chichape*) u **ovado** (*C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*). El pireno globoso no presenta apículo, mientras que el ovado puede o no ser apiculado; los apículos generalmente están presentes en el ápice del pireno (*C. spinosissima*), aunque en *C. fluminensis* se observaron apículos tanto en la base como en el ápice. Respecto a la

ornamentación, el pireno puede ser: **alveolado**, superficie con huecos suaves (*C. pallida* y *C. serratissima*); **alveolado crateriforme**, superficie con hundimientos o cráteres más profundos que los huecos (*C. brasiliensis*, *C. clauseniana* y *C. chichape*); **verrugoso**, superficie provista de prominencias (crestas, verrugas) redondeadas o puntiagudas que pueden estar más o menos regularmente distribuidas en relación a su altura y disposición (*C. fluminensis*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*). Con relación a la coloración, el pireno puede ser: blanquecino-marfil “ivory” (*C. brasiliensis*, *C. clauseniana*, *C. chichape*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*), rosa crema “cream” (*C. pallida* var. *discolor* y *C. pallida* var. *pallida*) o marrón “tawny” (*C. fluminensis*).

### Clave de identificación para diez taxones del género *Celtis* del cono sur sudamericano

1. Espinas de origen caulinar (ápice de braquiblastos espinosos), foliosas o provistas de yemas ..... 2
1. Espinas de origen estipular, no foliosas y desprovistas de yemas ..... 3
- 2(1). Hojas discolores, superficie abaxial pubescente a velutina, sericea; tricomas distribuidos por toda la superficie de la lámina, incluyendo las nervaduras; domacios inconspicuos, pubescentes ..... *C. pallida* var. *discolor*
2. Hojas concolores, superficie abaxial glabra a subglabra; tricomas concentrados en las nervaduras; domacios conspicuos, glabros a ciliados ..... *C. pallida* var. *pallida*
- 3(1). Superficie abaxial pubescente a velutina; tricomas distribuidos a lo largo de toda la superficie de la lámina incluyendo las nervaduras ..... 4
3. Superficie abaxial glabra a pilosa; tricomas, cuando presentes, concentrados a lo largo de las nervaduras foliares y escasos a lo largo de la superficie de la lámina ..... 7
- 4(3). Ramas, superficie foliar abaxial, flores y frutos con tricomas ferrugíneos ..... *C. fluminensis*
4. Ramas, superficie foliar abaxial, flores y frutos con tricomas blancos a amarillentos ..... 5
- 5(4). Frutos velutinos, suaves al tacto ..... *C. serratissima*
5. Frutos glabros o pilosos y ásperos al tacto ..... 6
- 6(5). Arbustos escandentes de 3-7 m de alto. Láminas foliares de 3-7 x 1,2-4,5 cm. Frutos subglabros ..... *C. brasiliensis*
6. Árboles escandentes de 6-10 m de alto. Láminas foliares de 6-12 x 3-6 cm. Frutos pilosos a pubescentes ..... *C. clauseniana*
- 7(3). Flores perfectas con ramas estigmáticas con lóbulos bífidos ..... 8
7. Flores perfectas con ramas estigmáticas con lóbulos bilobulados ..... 9
- 8(7). Ápice foliar cuspidado a obtuso, márgenes foliares con dientes a partir del tercio mediano, superficie adaxial lustrosa; flores perfectas con ovario glabro; drupa anaranjada, glabra, mesocarpo homogéneo ..... *C. spinosa*
8. Ápice foliar acuminado, márgenes foliares enteramente provistos de dientes, superficie adaxial opaca; flores perfectas con ovario piloso a pubescente; drupa amarilla pálida, pilosa a pubescente, mesocarpo heterogéneo ..... *C. spinosissima*
- 9(7). Arbustos o árboles escandentes, láminas foliares suborbiculares, ápice foliar obtuso, redondeado; pireno alveolado-crateriforme ..... *C. chichape*
9. Árboles no escandentes y nunca arbustivos; láminas foliares oval a oval-lanceoladas, ápice foliar agudo, atenuado; pireno verrugoso ..... *C. tala*



**Fig. 9.** Pirenos. **A**, *C. brasiliensis*, pireno globoso, alveolado-crateriforme. **B**, *C. chichape*, pireno globoso, alveolado-crateriforme. **C**, *C. clauseniana*, pireno ovado, alveolado crateriforme, apiculado-atenuado. **D**, *C. fluminensis*, pireno ovado, verrugoso, biapiculado. **E**, *C. pallida*; **a**, *C. pallida* var. *discolor*, pireno globoso, alveolado; **b**, *C. pallida* var. *pallida*, pireno ovado, alveolado, apiculado. **F**, *C. serratissima*; **c**, pireno inmaduro, ovado, apiculado, liso; **d**, pireno maduro, ovado, no apiculado, alveolado. **G**, *C. spinosa*, pireno ovado, apiculado, verrugoso. **H**, *C. spinosissima*, pireno ovado, apiculado, verrugoso, crestas puntiagudas. **I**, *C. tala*, pireno globoso, verrugoso. Escalas: A, 2 mm. B, 1,5 mm. C, 2 mm. D, 2,5 mm. E, 2 mm. F, 1,5 mm. G, 1,5 mm. H, 1,5 mm. I, 2,5 mm. Figura en color en la versión en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/936/1223>

**Tabla 1.** Diferencias morfológicas comparativas entre los diez taxones del género *Celtis* estudiados.

Caracteres morfológicos diferenciales	Taxones									
	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. chichape</i>	<i>C. clauseniana</i>	<i>C. fluminensis</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	<i>C. serratissima</i>	<i>C. spinosa</i>	<i>C. spinosissima</i>	<i>C. tala</i>
Hábito de crecimiento	Arbusto o árbol escandente	Arbusto o árbol escandente	Arbusto o árbol escandente	Arbusto escandente	Arbusto	Arbusto escandente	Árbol escandente	Árbol escandente	Arbusto escandente	Árbol
Color de corteza	Gris	Gris	Castaña	Castaño	Gris	Gris	Gris	Gris	Castaña	Gris
Tipo de corteza	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Rugosa
Tipo de espinas	Estipulares solitarias	Estipulares solitarias	Estipulares solitarias	Estipulares solitarias	Caulinares	Caulinares	Estipulares solitarias y geminadas	Estipulares solitarias y geminadas	Estipulares solitarias	Estipulares geminadas
Forma de las espinas	Rectas y semicurvas	Rectas y semicurvas	Rectas y semicurvas	Curvas	Rectas	Rectas	Rectas y semicurvas	Rectas y semicurvas	Curvas	Rectas
Color de las espinas	Castañas	Gris	Castañas	Castañas	Gris	Gris	Gris	Gris	Castañas	Gris
Indumento de las espinas	Subglabra	Glabra	Pilosa	Velutina	Glabra	Subglabra	Velutina	Glabra	Pilosa	Glabra
Forma de las hojas	Oval a oval lanceolada	Suborbicular	Elíptica	Oval lanceolada	Oval	Oval	Oval a oval lanceolada	Oval a oval lanceolada	Oval lanceolada	Oval a oval lanceolada
Pilosidad haz foliar	Pilosa	Subglabra	Pubescente	Pubescente	Subglabra	Pilosa	Subglabra	Subglabra	Subglabra	Glabra
Pilosidad envés foliar	Pilosa	Subglabra	Pubescente	Velutina	Subglabra	Velutina	Subglabra	Subglabra	Pilosa	Glabra
Coloración tricomas foliares	Amarillentos	Blancos	Amarillentos	Ferrugineos	Blancos	Blancos	Blancos	Blancos	Blancos	Blancos
Ubicación tricomas foliares	Nervaduras	Nervaduras	Lámina y nervaduras	Lámina y nervaduras	Nervaduras	Lámina y nervaduras	Nervaduras	Nervaduras	Nervaduras	Nervaduras
Textura foliar adaxial	Escabrosa	Lisa	Escabrosa	Escabrosa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa
Contraste haz/envés	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor	Concolor
Apariencia superficie adaxial	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Opaca	Lustrosa	Opaca	Opaca	Opaca
Tipos de márgenes foliares	Con dientes, serrado	Con dientes, crenado serrado	Con dientes, crenado-serrado	Con dientes, serrado o serrulado	Entero o con dientes, serrado	Con dientes, crenado	Con dientes, serrado	Con dientes, serrado	Con dientes, crenado-serrado	Entero o con dientes, serrado
Forma del ápice foliar	Redondeado	Redondeado	Cuspidado	Acuminado	Redondeado	Redondeado	Cuspidado	Acuminado	Acuminado	Atenuado
Forma de la base foliar	Redondeada	Redondeada	Subcordada	Subcordada	Redondeada	Redondeada	Obtusa	Subcordada	Subcordada	Cuneada
Contraste nervadura/lámina	No contraste	Contraste	No contraste	No contraste	No contraste	No contraste	Contraste	Contraste	No contraste	Contraste
Domacios conspicuos	Sí	Sí	Sí	No	Sí	No	Sí	Sí	Sí	Sí
Pilosidad domacios	Pilosos	Pilosos	Pubescentes	Pubescentes	Subglabros	Pubescentes	Subglabros	Pilosos	Pilosos	Glabros
Domacios ciliados	No	No	No	No	Sí	No	Sí	Sí	Sí	No
Pilosidad del ovario	Piloso	Piloso	Pubescente	Velutino	Glabor	Subglabro	Velutino	Subglabro	Piloso	Glabor

**DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES**

En este trabajo se analizaron los siguientes diez taxones del Cono Sur Sudamericano: *Celtis brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. pallida* var. *pallida*, *C. pallida* var. *discolor*, *C. serratissima*, *C. spinosa*, *C. spinosissima* y *C. tala*. En la revisión del subg. *Mertensia*, Berg & Dahlberg (2001) sinonimizaron seis de estos taxones: *C. fluminensis* en *C. brasiliensis*; *C. pallida* var. *discolor* en *C. chichape*; *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala* en *Celtis ehrenbergiana*; *C. spinosa* y *C. spinosissima* en *C. iguanaea*. Sin embargo, al estudiar todos los materiales tipo y numerosas exsiccata de los taxones sinonimizados, se verificaron claras diferencias morfológicas entre estos, que permiten considerarlos como entidades independientes.

Como se dijo más arriba, en esta contribución no se incluye al taxón *C. ehrenbergiana* (sensu stricto) dado que no se encuentra en el Cono Sur (Asmus et al., 2018; Zamengo et al., 2020) y su área de distribución estaría restringida a Norteamérica (Henrickson, 2010). Así, todos los individuos que se han considerado bajo este nombre en el Cono Sur hacen referencia a *C. pallida* var. *pallida* o a *C. tala*, que en realidad son entidades claramente diferentes e independientes (Asmus et al., 2018). Tampoco se incluye al taxón *Celtis iguanaea*, ampliamente citado como nativo en todo el Neotrópico, porque luego de analizar el lectotipo (*C. Commelijn*, *Horti Med. Amstelod. 1: 141, t. 73, 1697!*) y de observar individuos identificados como pertenecientes a esta especie, oriundos de su localidad tipo (isla de Curazao), se encontraron importantes diferencias morfológicas con los individuos hasta ahora identificados como *C. iguanaea* por numerosos autores (Baehni, 1936; Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978; Dottori & Hunziker, 1994; Leme et al., 2020, etc.). Los individuos de la localidad tipo poseen espinas pequeñas (< 1 cm de long.) y rectas o semi curvas, solitarias o geminadas en su mayoría, hojas pequeñas (3-6 cm de long.), glabras en ambas superficies, con dientes ausentes o restringidos al tercio superior de la lámina, flores perfectas, glabras y frutos pequeños (4-7 mm de long.). Todo esto último, se contrapone con lo afirmado por muchos autores cuando describieron *C. iguanaea*: espinas grandes (> 1 cm de long.) y

**Tabla 1.** (Continuación). Diferencias morfológicas comparativas entre los diez taxones del género *Celtis* estudiados.

Caracteres morfológicos diferenciales	Taxones									
	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. chichape</i>	<i>C. clauseniana</i>	<i>C. fluminensis</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>pallida</i>	<i>C. pallida</i> var. <i>discolor</i>	<i>C. serratissima</i>	<i>C. spinosa</i>	<i>C. spinosissima</i>	<i>C. tala</i>
Tipo de estilo	Conspicuo	Inconspicuo	Conspicuo	Conspicuo	Nulo	Nulo	Conspicuo	Inconspicuo	Conspicuo	Inconspicuo
Tipo de ramas estigmáticas	Bifidas y pediceladas	Bifidas y pediceladas	Bifidas y pediceladas	Bifidas y pediceladas	Bilobuladas y sétiles	Bilobuladas y sétiles	Bifidas y pediceladas	Bifidas y pediceladas	Bifidas y pediceladas	Bilobuladas sétiles
Pilosidad del fruto	Subglabro	Glabro	Piloso a pubescente	Velutino	Glabro	Glabro	Pubescente	Glabro	Piloso	Glabro
Color del fruto	Amarillo pálido	Amarillo amaranzado	Amarillo brillante	Amarillo pálido	Anaranjado	Anaranjado	Anaranjado	Anaranjado	Amarillo pálido	Amarillo amaranzado
Tipo de mesocarpio	Heterogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Homogéneo	Heterogéneo	Homogéneo
Tamaño de pirenos	Mediano (6-9mm)	Mediano (6-9mm)	Mediano (6-9mm)	Grande (10-12mm)	Pequeño (3-5mm)	Pequeño (3-5mm)	Mediano (6-9mm)	Mediano (6-9mm)	Grande (10-12mm)	Mediano (6-9mm)
Forma de pirenos	Ovado	Globoso	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Ovado	Globoso
Apículos en pirenos	Apiculado	No apiculado	Apiculado	Bi-apiculado	Apiculado	Apiculado	Apiculado	Apiculado	Apiculado	No apiculado
Ornamento de pirenos	Alveolado crateriforme	Alveolado crateriforme	Alveolado crateriforme	Verrugoso	Alveolado	Alveolado	Alveolado	Verrugoso	Verrugoso	Verrugoso
Color de los pirenos	Blanco marfil	Blanco marfil	Blanco marfil	Marrón	Rosa crema	Rosa crema	Blanco marfil	Blanco marfil	Blanco marfil	Blanco marfil

curvas, hojas relativamente grandes (8-15 cm de long.), superficie foliar abaxial glabra a velutina, con dientes desde la base o a partir de la mitad de la lámina hasta el ápice, flores perfectas, glabras a velutinas y frutos grandes (> 1 cm de long.). Además, hay que considerar que en el trabajo de Berg & Dahlberg (2001) son evidentes ciertas incongruencias geográficas y morfológicas cuando se interpreta a este taxón. Éstas quedan en evidencia cuando se comparan los especímenes atribuidos a *C. iguanaea* colectados en Sudamérica con los siguientes elementos: el protólogo de *Rhamnus iguanaea* Jacq., las características morfológicas observadas en el tipo y los especímenes oriundos de las islas caribeñas. Por ejemplo, para el Cono Sur, se han identificado como *C. iguanaea* individuos que en realidad se corresponden con *C. spinosa* (Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978) o con *C. spinosissima* (Baehni, 1936; Zamengo et al., 2020). Es de destacar que serían necesarios análisis morfológicos más detallados y estudios filogenéticos para determinar la verdadera afinidad de *C. ehrenbergiana* y *C. iguanaea* (sensu stricto) con el resto de las especies del subg. *Mertensia*.

Además, como se mencionó en la introducción, se han incorporado a este estudio los taxones *C. clauseniana* y *C. fluminensis*. Esto obedece a que se han identificado especímenes correspondientes a *C. clauseniana* -anteriormente considerados como *C. brasiliensis*- en el norte de Argentina (Corrientes, Jujuy, Misiones y Tucumán) y en el sur de Brasil (Paraná) (ver Anexo 1). También se incorporó al taxón *C. fluminensis* al listado de especies del género para el Cono Sur, dado que existe evidencia de que su área de distribución alcanza el estado de Paraná.

Con respecto a los caracteres morfológicos empleados para diferenciar a las especies (ver Tabla 1), a continuación se detallan y discuten algunas consideraciones sobre esas características.

Como ya quedó establecido, las especies de *Celtis* pueden clasificarse por tener hábito arbustivo o arbóreo. Esto resulta particularmente patente para diferenciar a *C. tala*, de hábito arbóreo y con corteza rugosa con fisuras longitudinales, del resto de las especies aquí estudiadas y particularmente de *C. pallida*, todas arbustivas con corteza lisa. En este contexto, la sinonimización realizada por Berg & Dahlberg (2001) de *C. tala* y *C. pallida* var.

*pallida* bajo una misma entidad (*C. ehrenbergiana*) ha sido considerado erróneo (Asmus et al., 2018). La particularidad de generar ramas llamadas ‘chupones’ en la mayoría de las especies del Cono Sur, ha provocado muchas confusiones. En muchas ocasiones, estos ‘chupones’ presentan diferencias morfológicas muy notables con respecto a las ramas típicas de una determinada especie (e.g. en *C. tala*, hojas mayores y espinas semi-curvas en ‘chupones’, mientras que en todo el resto del individuo las hojas son menores y las espinas rectas). Debido a este fenómeno, es conveniente indicar en las observaciones de campo las características de los ‘chupones’ para no incurrir en errores cuando se realizan determinaciones sobre material de herbario.

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

Esta variación en distribución, disposición y tipo de espinas está aparentemente asociada a la edad y al hábito de la planta (Souza, 2019).

Las hojas en *Celtis* son simples, alternas, trinervadas, con venación broquidódroma y pecioladas; los peciolos pueden ser enteros o surcados, y glabros a velutinos (Dottori, 1976). A partir del análisis morfodescriptivo de los caracteres foliares de las especies tratadas aquí, se evidencia la plasticidad de los mismos. Es por esta razón que se han propuesto muchos taxones infraespecíficos, como por ejemplo a nivel variedad (*Celtis tala* var. *gaudichaudiana* Planch., *Celtis tala* var. *gilliesiana* Planch., *Celtis tala* var. *sellowiana* (Miq.) Kuntze, *Celtis tala* var. *weddeliana* Planch.). También fueron propuestos varios taxones a nivel del rango forma tomando en consideración la morfología de la lámina (*Celtis tala* f. *hirsuta* Herzog, *Celtis tala* f. *obtusata* Chodat & Hassl.) o la densidad de tricomas en la superficie abaxial de las láminas foliares en los ‘chupones’ (*Celtis tala* f. *subpilosa* Kuntze, *Celtis tala* f. *subtomentosa* Kuntze y *Celtis tala* f. *velutina* Herzog). Otro ejemplo de variabilidad son los márgenes foliares, que pueden presentar más de un patrón dependiendo de las ramas examinadas (antiguas, juveniles o ‘chupones’).

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

En cuanto a la pubescencia de las hojas, éstas pueden ser muy variables según el tipo de tricomas y el grado de indumento que presenten. Por ejemplo, Nascimento (2017) identificó para la familia Cannabaceae dos morfotipos de tricomas curvos con pedúnculo uniseriado: capitados, conteniendo 4-8 células, cabeza pluricelular con 4-6 células (coincidiendo con un estudio anterior de Dottori, 1976, para *C. tala* y *C. pallida*) y filiformes, conteniendo 6-10 células, cabeza uniseriada sin distinción entre el pedúnculo y la cabeza. En ambos morfotipos, Nascimento (2017) caracterizó como granulócrica la liberación de un exudado a partir de vesículas. Estudios como éste

son escasos para las especies de *Celtis* de la región neotropical, a pesar de que se ha demostrado la importancia de los tricomas como carácter taxonómico en familias afines como Urticaceae (Gaglioti, 2015). Asimismo, las superficies foliares pueden variar ampliamente desde glabras a velutinas; un caso especial de pubescencia velutina es el correspondiente a *C. pallida* var. *discolor*, cuya apariencia brillante y sedosa ha llevado a que algunos autores denominen como ‘seríceo’ a este tipo de pilosidad (Romanczuk, 1976).

Otro carácter foliar diagnóstico que permite diferenciar fácilmente grupos de especies es el patrón relativo al tacto de la superficie foliar adaxial. En *C. brasiliensis*; *C. clauseniana*, *C. fluminensis* y *C. serratissima* es escabroso, mientras que en el resto es liso. Según Zamengo et al. (2020), las dos primeras especies mencionadas aquí (*C. brasiliensis* y *C. clauseniana*) fueron identificadas erróneamente como *Celtis pubescens* Spreng. en la literatura sobre el género para la Argentina (Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978; Dottori & Hunziker, 1994). Es de destacar que tanto en Zuloaga et al. (2019) como en algunas bases de datos (Instituto de Botánica Darwinion -www.darwin.edu.ar- y Tropicos -www.tropicos.org-), solo se hace referencia como aceptada a *C. brasiliensis* ya que *C. clauseniana* fue rehabilitada recientemente (Zamengo et al., 2020). Es por esto, que bajo el nombre *C. brasiliensis* además de las poblaciones de este taxón, se incluían todas las de *C. clauseniana*. Todo esto demuestra que es muy importante, que al analizar un individuo, se observe la morfología de las espinas y de las hojas tanto en las ramas basales como apicales y en los posibles ‘chupones’, para abarcar toda su plasticidad morfológica. Así como también, al coleccionar, tomar muestras representativas de toda la variabilidad foliar.

Otro carácter fundamental a tener en cuenta para la identificación de muchas especies es la cantidad, morfología y el grado de pilosidad de los domacios. La primera cita de estas estructuras en el género *Celtis* fue de Miquel (1853) cuando describió *Celtis sellowiana* Miq.: “*basi subtus nervorum conjunctura basilari tumidula (et pariter ac axillis) perforata*”. El término domacio (del latín ‘*domatium*’ – pequeña casa) fue utilizado por primera vez por Lundstroem (1887) para referirse a ese tipo de formaciones presentes en la superficie

abaxial de las láminas foliares. Posteriormente, otros autores también identificaron la presencia de domacios en especies del género, pero se destaca el trabajo publicado por Dottori (1976) donde se describen en profundidad estas estructuras para *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala* e indica la presencia de artrópodos en su interior. Por ejemplo, es muy fácil observar las diferencias entre *C. pallida* var. *pallida* y *C. tala* a nivel de domacios, dado que los de la primera son ciliados y los de la segunda no ciliados o totalmente glabros; esto refuerza -entre otros caracteres como la cantidad- la delimitación correcta entre ambos taxones (Asmus et al., 2018). Queda por establecer el carácter y tipo de asociación biológica que se pudiera establecer entre los artrópodos presentes en los domacios y si hubiera correspondencia taxonómica de éstos con alguna especie de *Celtis* en particular.

Referido a los caracteres reproductivos en el subgénero *Mertensia*, los individuos son andromonoicos y se caracterizan por presentar tanto flores estaminadas como perfectas (Leme et al., 2020). Las flores son monoclamídeas con el cáliz y sus sépalos como el único verticilo floral estéril presente. Esto ocurre debido a que los pétalos de la corola están ausentes desde el inicio del desarrollo floral (Leme et al., 2020). Por lo tanto, no se debe usar el término ‘tépalos’ para las especies del género, aunque haya sido usualmente empleado por otros autores (Berg & Dahlberg, 2001; Torres & Luca, 2005; Souza, 2019). El perianto es pentámero con sépalos obovados, blancos verdosos a castaños, caducos o no, con márgenes ciliados (*C. tala*) o no ciliados (*C. spinosissima*). Los análisis anatómicos realizados por Leme et al. (2020) sobre individuos atribuidos a *C. iguanaea*, revelaron que las flores perfectas son en realidad flores pistiladas con el androceo no funcional, dado que las anteras no se abren durante la antesis, no producen polen y si lo hacen, éste no es viable. Por lo tanto, los estambres presentes en las flores perfectas son en realidad estaminodios (Arruda & Sazima, 1988; Leme et al., 2020). El gineceo se considera que es del tipo pseudomonómero, es decir aparentemente formado por un carpelo, pero cuya estructura real es bicarpelar en la que solo uno desarrolla un lóculo fértil (Eckardt, 1937; Omori & Terabayashi, 1993; Leme et al., 2020). Sin embargo, la vía de desarrollo de los dos carpelos,

en las etapas iniciales, se muestra conservada en el género y al completarse forma ambas ramas estigmáticas. La sincronización de la apertura y desarrollo de los sépalos, estambres y pistilodio parece ser importante en el mecanismo explosivo de liberación de polen (Pedersoli et al., 2019). En cuanto a las características del pistilo son de suma importancia porque permiten la diferenciación de los subgéneros de *Celtis* presentes en América: **Subgéneros *Celtis* y *Sponioceltis*** - El pistilo está compuesto por un ovario glabro a pubescente, estilo nulo y estigma plumoso (blanco o castaño después de la fecundación), con ramas estigmáticas con ápices enteros (Planchon, 1848) como en *Celtis schippii* Standl. y en la especie ampliamente cultivada de origen euroasiático *Celtis australis* L. (ambas del subgénero *Celtis*) y en *Celtis trinervia* Lam (subgénero *Sponioceltis*). **Subgénero *Mertensia*** - El pistilo está compuesto por un ovario glabro (*C. pallida* var. *pallida* y *C. tala*), subglabro (*C. pallida* var. *discolor* y *C. spinosa*), piloso (*C. brasiliensis*, *C. chichape* y *C. spinosissima*), pubescente (*C. clauseniana*) o velutino (*C. fluminensis* y *C. serratissima*). El estilo puede ser nulo (*C. pallida*) o estar presente, variando de conspicuo (*C. brasiliensis*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima* y *C. spinosissima*) a inconspicuo (*C. spinosa*, *C. chichape* y *C. tala*). Las ramas estigmáticas pueden ser bífidas (*C. brasiliensis*, *C. chichape*, *C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. serratissima*, *C. spinosa* y *C. spinosissima*) o bilobuladas formando cuatro lóbulos apicales, dos de cada lado (*C. pallida* y *C. tala*) (Kunth, 1817; Planchon, 1848). A su vez, las ramas estigmáticas se pueden clasificar en sésiles o pediceladas (Dottori & Hunziker, 1994); las primeras asociadas a un estilo nulo o a estilos inconspicuos (*C. tala*) y las segundas asociadas a un estilo conspicuo (*C. fluminensis*) (ver Tabla 1).

Con respecto a los frutos, se trata de drupas donde el mesocarpo puede ser homogéneo, pero cuyos estratos internos pueden mineralizarse como en *C. tala* (Dottori, 1990) o heterogéneo. El endocarpo puede ser clasificado de acuerdo a su textura en membranáceo (característico de *Celtis schippii*, especie endémica de las regiones amazónicas de América Central y del norte de América del Sur; Souza, 2019) o duro, lignificado, comúnmente llamado ‘pireno’ (presente en el resto de las especies sudamericanas).

En el género *Celtis* los pirenos fueron mencionados por primera vez por Klotzsch (1847) cuando describió *Momisia triflora* Ruiz ex Klotzsch: “*endocarpio osseo, albido, crasso, extus irregulariter, alveolato-lacunoso. Semen pendulum globosum, arcuatum, 3 lin. crassum*”. Cabe aclarar que aquí consideramos únicamente como pireno al endocarpio lignificado, a diferencia de otros autores que incluyen también a los estratos internos mineralizados del mesocarpio, por ejemplo Dottori (1990). La importancia de los pirenos como una de las herramientas fundamentales para la identificación de los taxones, fue destacada por primera vez por Hunziker & Dottori (1976) en el tratamiento de cinco especies distribuidas en la Argentina (*C. chichape*, *C. iguanaea* -aquí considerada una identificación errónea de *C. spinosissima* o de *C. spinosa*-, *C. pallida*, *C. pubescens* -aquí considerada una identificación errónea de *C. brasiliensis* o *C. clauseniana*- y *C. tala*). En cuanto a las características del pireno, éstas pueden emplearse para diferenciar por ejemplo a *C. chichape*, con pireno de menores dimensiones y ornamento alveolado crateriforme, de *C. spinosissima* cuyo pireno es mayor y de ornamentación verrugosa y que además está rodeado de una capa cartácea muy característica. Para evaluar este carácter hay que tener en cuenta que se basa en observaciones hechas a ojo desnudo de pirenos ya procesados; en cambio, cuando se los observa bajo la lupa la coloración fluctúa de acuerdo a la técnica de limpieza, la forma de conservación (Hunziker & Dottori, 1976) y a la luz artificial incidente. Todos los caracteres citados para los pirenos (tamaño, forma, ornamentación y coloración) varían de acuerdo con el grado de maduración de los frutos (Chamorro et al., 2020; Zamengo et al., 2020), por lo que es recomendable coleccionar los frutos totalmente maduros a senescentes, para asegurar la homogeneidad en los análisis.

Por todo lo expuesto anteriormente, dentro del subg. *Mertensia*, tanto las características del pistilo como las de la drupa y los pirenos, son cruciales para la correcta delimitación de las especies y particularmente en el caso de aquellas que presentan muchas similitudes a nivel vegetativo (Romanczuk & del Pero de Martínez, 1978;

Dottori & Hunziker, 1994; Chamorro et al., 2019; Zamengo et al., 2020). Uno de los casos más notables es la diferenciación entre *C. spinosa* y *C. spinosissima*, ya que la primera tiene ovario subglabro y mesocarpio homogéneo y la segunda ovario piloso y mesocarpio heterogéneo. También es posible distinguir claramente *C. pallida* var. *pallida* que tiene ovario glabro, estilo nulo y ramas estigmáticas bilobuladas, de *C. spinosissima* que tiene ovario piloso, estilo conspicuo y ramas estigmáticas bifidas.

A partir de la observación de numerosos materiales, habría evidencia empírica de que la coloración de los frutos maduros tiene relación con la distribución de las especies en el Cono Sur. Así, los taxones típicos de la Mata Atlántica, el Cerrado y los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (según Prado, 2000) poseen frutos amarillentos (*C. clauseniana*, *C. fluminensis*, *C. spinosissima*), con la excepción de *C. serratissima* con frutos anaranjados (Zamengo et al., 2020). En cambio, en el caso de las especies típicas de las provincias biogeográficas Chaqueña, Espinal y Pampeana (según Cabrera & Willink, 1973), los frutos son anaranjados (*C. pallida* y *C. spinosa*) o amarillo-anaranjados (*C. chichape* y *C. tala*). Existen estudios para la familia Cannabaceae que relacionan a los posibles dispersores de los frutos con sus respectivas rutas de migración (Jin et al., 2020), por lo cual sería deseable estudiar con más profundidad si la coloración de los frutos maduros está realmente relacionada con la distribución geográfica de las especies del género *Celtis*.

Considerando la notable variabilidad morfológica intraespecífica del género y las consecuentes dificultades para la posterior identificación del material, es conveniente adoptar una guía de observaciones para nuevas colectas. Para esto último, se presenta un modelo de guía de campo (Anexo 2) que contempla los principales caracteres vegetativos y reproductivos que deberían ser observados a campo.

Finalmente, como ya fue planteado por Henrickson (2010), Oakley & Prado (2013), Asmus et al. (2018), Souza (2019), Chamorro et al. (2019) y Zamengo et al. (2020), son necesarias nuevas revisiones del género *Celtis* que abarquen análisis morfológicos completos y particularmente filogenéticos.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los revisores y al editor responsable, cuyos aportes mejoraron sustancialmente este trabajo. Se agradece a todos los curadores de los herbarios visitados física y virtualmente, y las importantes contribuciones de Erik Houtepen (CARMABI) con material de la isla de Curazao. Los autores HBZ y ALG agradecen al Instituto de Botânica y Universidade Estadual do Centro-Oeste, Brasil. El autor HBZ agradece a CAPES (88887.145285/2017-00) por la Beca concedida. Los autores DCC, VYM, DEP y LJO agradecen a la Universidad Nacional de Rosario (UNR, proyectos AGR-289 y AGR-290); los autores DCC y DEP también agradecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina (proyecto PUE 22920160100043CO).

## BIBLIOGRAFÍA

- Arruda, V. L. V & M. Sazima. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae), uma espécie anemófila. *Revista Brasileira de Botânica* 11: 113-122.
- Asmus, J.; D. Chamorro, V. Y. Mogni, L. J. Oakley & D. E. Prado. 2018. Identidad Taxonómica de los “Talas”: Análisis morfológico de *Celtis tala* y *Celtis pallida* (Celtidaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 53: 653-664. DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n4.22117>
- Baehni, C. 1936. Les *Celtis* Sud-Américains. *Candollea* 7: 189-214.
- Baehni, C. 1937. Ulmaceae. En: J.F. Macbride & B. E. Dahlgren (eds.). *Flora of Peru Part VI, n° 2*. Publications of the Field Museum of Natural History. Botanical series 13: 268-274.
- Beentje, H. 2010. The Kew Plant Glossary an illustrated dictionary of plant terms. Royal Botanical Gardens, Kew. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01099.x>
- Berg, C. C. & S. V. Dahlberg. 2001. A revision of *Celtis* subg. *Mertensia* (Ulmaceae). *Brittonia* 53: 66-81. DOI: <http://doi.org/10.1007/BF02805398>
- Cabrera, A. L. & A. Willink. 1973. Biogeografía de América latina. Washington: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Chamorro, D.; V. Mogni, L. J. Oakley, J. P. Ortiz & D. E. Prado. 2019. “Advances in the phylogenetic and biogeographical study of the genus *Celtis* (Celtidaceae) for Southern South America”, *Biocell* 43 (2): A67. ISSN 1667-5746.
- Chamorro, D.; L. Almirón, M. Ambrogio, W. Brasil, D. Daffada, A. Garagnon, G. Rocci Mey & H. Maturo. 2020. “Morfología de los frutos como potencial carácter de valor taxonómico para diferenciar especies del género *Celtis* (“talas”) en Argentina”, *Revista de la Sociedad de Biología de Rosario*: 29. ISSN 2314-1484.
- Dottori, N. M. 1976. Morfología foliar en *Celtis tala* y *Celtis pallida* con especial referencia a los domacios. *Kurtziana* 89: 63-80.
- Dottori, N. M. 1990. Anatomía reproductiva en Ulmaceae—sensu lato “II. Estructura y desarrollo del fruto de *Celtis tala* y *Trema micrantha*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 26: 247-257.
- Dottori, N. M. & A. Hunziker. 1994. Celtidaceae. *Flora Fanerogámica Argentina* 2: 5-11.
- Eckardt, T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina* 5: 1-112.
- Font Quer, P. 2001. Diccionario de Botánica, 2ª edición. Ediciones Península. Barcelona, España.
- Gaglioti, A. L. 2015. Sistemática, Filogenia e Biogeografía de *Pourouma* Aubl. (Urticaceae). Tese de Doutorado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Gonçalves E. G. & H. Lorenzi. 2011. Morfología vegetal organografía e dicionário ilustrado de morfología das plantas vasculares. Instituto Plantarum, São Paulo, Nova Odessa. Ed. 2. 512p.
- Henrickson, J. 2010. Coments on a revision of *Celtis* subgenus *Mertensia* (Celtidaceae) and the recognition of *Celtis pallida*. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 4: 287-293.
- Hickey, L. J. 1973. A revised classification of architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-33.
- Hunziker, A. T. & N. M. Dottori. 1976. Contribución al conocimiento sobre los talas (*Celtis* Ulmaceae) de Argentina, con especial referencia a la región mediterránea. I. Sobre una especie Austro-sudamericana y sobre otra de área disyunta. *Kurtziana* 9: 103-140.
- Instituto de Botánica Darwinion. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Versión base de datos en sitio web, URL: <http://www.darwin.edu.ar> (Consulta enero 2021).
- Jin, J. J., M. Q. Yang, P. W. Fritsch, R. van Velzen, D. Z. Li & T. S. Yi. 2020. Born migrators: Historical biogeography of the cosmopolitan family Cannabaceae. *Journal of Systematics and Evolution*, 58(4), 461-473. DOI: <http://doi.org/10.1111/jse.12552>
- Klotzsch, J. F. 1847. Beiträge zu einer Flora der Aequinoctial-Gegenden der Neuen Welt. *Linnaea* 20: 337-542.
- Kunth, C. S. 1817. *Mertensia*. En: E.W.H.A. von Humboldt & A.J.A. Bonpland, (eds.) *Nova genera et species plantarum*. Libreria Graeco-Latino-Germanica, Paris, v. 2, 30-32, t. 103.

- Leme, F. M., J. Schöenberger, Y. M. Staedler & S. P. Teixeira. 2020. Comparative floral development reveals novel aspects of structure and diversity of flowers in Cannabaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 193(1): 64-83. DOI: <http://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa004>
- Liebmann, F. M. 1851. Kongelige Danske videnskabernes Selskabs Skrifter, Naturvidenskabeli Mathematisk Afdeling 2: 337-339.
- Lundstroen, A. N. 1887. Pflanzenbiologische studien II. Die Anpassungen der Pflanzen an Thiere. Domatienführende Pflanzen. En: Mariani, M. J. (Ed.). *Les Caféiers*. Paris: L' Université, 1-88.
- Miquel, F. A. W. 1853. Urticineae. En: C.F.P. von Martius (ed.). *Flora Brasiliensis*. Typographia Regia, Monachi, v. 4, pp. 88-222, t. 25-70.
- Nascimento, I. C. 2017. Tricomas secretores em espécies de Cannabaceae e Ulmaceae. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Novara, L. J. 2009. Flora del Valle de Lerma (Salta, Argentina): Celtidaceae. *Aportes botánicos de Salta - Ser. Flora* 9 (3): 1-20.
- Oakley, L. J. & D. E. Prado. 2013. Consideraciones sobre la identidad y delimitación de *Celtis chichape* (Wedd.) Miq. (Celtidaceae). *Rojasiana* 12 (1-2): 117-124.
- O'Dowd, D. J. & M. F. Willson. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 37(3): 191-236. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01901.x>
- Omori, Y. & S. Terabayashi. 1993. Gynoeceal vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *Journal of Plant Research* 106(3): 249-258. DOI: <http://doi.org/10.1007/BF02344593>
- Pedersoli, G. D., F. M. Leme, V. G. Leite & S. P. Teixeira. 2019. Anatomy solves the puzzle of explosive pollen release in wind-pollinated Urticalean Rosids. *American Journal of Botany* 106: 489-506. DOI: <http://doi.org/10.1002/ajb2.1254>
- Perrota, V. G. & A. M. Arambarri. 2010. *Celtis ehrenbergiana* (Celtidaceae): meristematic tissue in the thorns. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, 9(3), 228-231.
- Planchon, J. E. 1848. Sur les Ulmacées (Ulmacées et Celtidées de quelques auteurs) considérées comme tribu de la famille des Urticées. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, sér. 3, 10: 244-341.
- Prado, D. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437-461.
- Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey & C. R. Bell. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- Rohlf, F. J. 2006. *TpsDig2*, Version 2.10. New York: Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook.
- Romanczuk, M. C. 1976. Nota sobre algunas especies de *Celtis* de la Argentina. *Hickenia* 1(2): 5-11.
- Romanczuk, M. C. & M. A. del Pero de Martínez. 1978. Las especies del género *Celtis* (Ulmaceae) en la flora argentina. *Darwiniana* 21: 541-577.
- Sattarian, A. 2006. Contribution to the biosystematics of *Celtis* L. (Celtidaceae) with special emphasis on the African species. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, 150 pp.
- Souza, H. B. Z. 2019. *Celtis* L. (Cannabaceae) do Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Sprengel, C. P. J. 1825. *Systema vegetabilium* [Caroli Linnaei ...]. Editio decima sexta. Sumtibus Librariae Dieterichianae 1: 931-932.
- Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta enero 2021] *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih>
- Torres, R. B. & A. Q. Luca. 2005. Ulmaceae. En: M.G.L. Wanderley, G. Shepherd, A.M. Giulietti & T.S. Melhem (eds.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Rima, São Paulo, v. 4, pp. 361-370.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Consulta enero 2021, <http://www.tropicos.org>
- Weddell, H. A. 1852. Additions a la flore de l'Amérique du Sud. Celtideae. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, sér. 3, 17: 193-196.
- Yang, M., R. van Velzen, F. Bakker, A. Sattarian, D. Li & T. Yi. 2013. Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon* 62: 473-485. DOI: <http://doi.org/10.12705/623.9>
- Zamengo, H. B., A. L. Gaglioti, D. Chamorro, V. Moggi, L. Oakley, D. Prado, R. B. Torres, L. Mattos, P. R. Da-Silva & S. Romaniuc-Neto. 2020. Nomenclatural novelties in *Celtis* (Cannabaceae) and a preliminary phylogeny of the genus with emphasis on the South American species. *Brazilian Journal of Botany* 43: 947-960. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00656-x>
- Zuloaga, F. O.; M. J. Belgrano & C. A. Zanotti. 2019. Actualización del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. *Darwiniana*, nueva serie 7(2): 208-278.
- Zuloaga, F. O. & M. J. Belgrano. 2021. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay) [Consulta permanente]. Disponible en: <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/BuscarEspecies.asp>

**ANEXO 1.** Material Examinado.

*Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch.

BRASIL. **Paraná.** Assaí, Torre, 4-XI-1999 (fr), *R. A. G. Viani et al.* 56 (FUEL). **Rio de Janeiro.** Cabo Frio, Praia do Perú, *Carauta* 7349 et al. (R); Restinga do Perú, 17-IX-1968, *D. Sucre* 3675 (GUA, RB). Mangaratiba, Restinga de Marambaia, 6-V-2008, *L.C. Pederneiras* 428, 429 et al. (R). Niterói, Jurujuba, 14-VIII-1881, *J. Saldanha* 5808 (R). Rio das Ostras, Restinga da Praia Virgem, 25-IX-1999, *H.N. Braga* 568 (RB). Rio de Janeiro, Restinga da Barra da Tijuca, 16-V-1932, *J.G. Kuhlmann s.n.* (RB 55416); Restinga de Jacarepaguá, 15-X-1958, *E. Pereira* 4411 et al. (GUA, RB). Saquarema, R.E.E. Jacarepiá, 9-III-1993, *V.S. Fonseca* 20 et al. (RB). Teresópolis, Serra dos Órgãos, III-1837, *George-Gardner* 347 (Holótipo de *Mertensia brasiliensis* Gardner, K 000512924!).

*Celtis clausseniana* (Wedd.) Miq.

ARGENTINA. **Corrientes.** Dpto. San Cosme, Ensenada Grande, Ruta 12, 6-X-1971, *A. Krapovickas et al.* 20004 (CTES). **Jujuy.** Dpto. San Pedro, Yaquiame Ao Quisto, 29-XI-1974, *P.R. Legname* 4939 (LIL). **Misiones.** Dpto. San Ignacio, 21-IX-2009, *H.A. Keller* 7505 (CTES). **Tucumán.** Dpto. Tafí Viejo, 01-XII-2016, *D.C. Chamorro et al.* 29 (UNR).

BOLIVIA. **Santa Cruz.** Prov. Andrés Ibáñez, Laguna El Urubó, 22-I-1995, *B. Mostacedo & L. Paredes* 2621 (CTES).

BRASIL. **Minas Gerais.** Sin ubicación, 1838, *M. Claussen* 1067 (Holótipo de *Momisia clausseniana* Wedd., P 00089377). **Paraná.** Santo Antonio de Cauia, Rio Parapanema, 13-VI-1966 (fr), *G. Hatschbach* 14489 (US). **São Paulo.** Itú, Estrada para porto feliz, 20-IV-1995, *C.Y. Kiyama et al.* III (SP). Jales, Pastos do Retiro, 24-X-1951, *W. Hoehne s.n.* (SP350256). Teodoro Sampaio, Parque Estadual Morro do Diabo, 18-V-1995, *M. Kirizawa & E.A. Lopes* 3148 (SP).

*Celtis chichape* (Wedd.) Miq.

ARGENTINA. **Chaco.** Dpto. San Fernando, Camino de la Ruta 11, 5 Km al Oeste de Basail 1, 14-XII-2016, *D.C. Chamorro et al.* 59 (UNR). **Corrientes.** Dpto. Empedrado, 10-III-1950,

*G. J. Schwarz* 10129 (LIL). **Formosa.** s.d. *P. Jørgensen* 2189 (LIL). **Salta.** Dpto. Orán, 2-III-1943, *T. Meyer* 5046 (LIL).

BOLIVIA. **Cordillera.** XII-1845, *H. A. Weddell* 3610 (Holótipo de *Momisia chichape* Wedd., P 00089374!); Around highway and railroad bridges over Río Seco on N side of settlement of Río Seco, along new highway from Santa Cruz to Abapó, 24-V-1998, *M. Nee & L. Bohs* 49465 (LPB). **Santa Cruz.** Prov. Andrés Ibáñez, ca. 12 km E of center of Santa Cruz, on road to Cotoca, 13-II-1988, *M. Nee*. 36289 (P, SP). **Tarija.** Munic. Villamontes, entrando 6 Km aprox. de la carretera que va a Santa Cruz, 12-II-2006, *I. Linneo & M. Nee* 230 (FLAS).

BRASIL. **São Paulo.** Presidente Epitácio, Reserva Estadual Lagoa São Paulo, 23-XI-1992, *I. Cordeiro et al.* 1167 (SP, IAC).

PARAGUAY. **Concepción.** IX-1901, *E. Hassler* 7295 (Isótipo de *Celtis tala* f. *obtusata* P 00722010!).

*Celtis fluminensis* Carauta

BRASIL. **Bahia.** Medeiros Neto, Comunidade agrovila Panorama, Núcleo Jacarandá, Matriz 05, 16-IX-2013, *Grupo de coletores do Núcleo Jacarandá* 5 (RB). **Espírito Santo.** Santa Teresa, encosta do jardim da montanha, 13-VIII-1985, *H. Q. B. Fernandes* 1384 (SP). **Minas Gerais.** Descoberto, Reserva biológica da Represa do Gama, 03-IX-2002, *L. C. S. Assis et al.* 614 (RB). Caratinga, Estação Biológica de Caratinga, 11-X-1987, *I.R. Andrade* 241 (NY); Mata do Jaó, 30-V-2003, *J.P. Boubli s.n.* (ESA85798). Juiz de Fora, Caetés, 18-V-1982, *L. Krieger s.n.* (SP304097). **Paraná.** Rio bonito do Içuaçu, Fazenda Giacomet-Marodin, Pinhal Ralo, 23-VI-1995 (fr), *C. B. Poliquesi & J. Cordeiro* 358 (MBM, SPSF, US). **Rio de Janeiro.** Botafogo, 20-XII-1922, *J.G. Kuhlmann s.n.* (K000964227, RB00438815). Rio de Janeiro, 1832, *C. Gaudichaud-Beaupré* 91 (Holótipo de *Momisia ferruginea* Wedd., P 00089350!). **São Paulo.** Mogi das Cruzes, Estrada Cinco Estrelas, 28-VII-2015, *F.A.R.D.P. Arzolla et al.* 1737 (SPSF), São Luiz do Paraitinga, 10-X-1985 (fl), *M.E.B. Montrigaud s.n.* (IAC34690, ESA3200).

*Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.

BOINAIRE. Along the road north of BOPEC, 27-II-1999, *A. S. J. van Proosdij et al.* 858 (U). Munic. Columbia. 04-XI-1952, *A. L. Stoffers* 527 (U). Playa Foentchi, 14-XII-1952, *A. L. Stoffers* 997 (U). CURAÇAO. 1909-1910, *I. Boldingh* 4970 (U). Near Piedra Mulina, between Mt. Christoffel and Mt. Garcia, 31-III-1997, *A. S. J. van Proosdij* 398 (U). Rooi Beru, 05-X-1952, *A. L. Stoffers* 208 (U); *A. L. Stoffers* 210 (U). Sin localidad, *I. Boldingh* 5113 (U); III-1913, *N. L. Britton & J. A. Shafer* 3104 (U). Sta. Barbara, 18-X-1952, *A. L. Stoffers* 400 (U).

*Celtis pallida* var. *pallida* Torr.

ARGENTINA. **Catamarca.** Dpto. La Paz, 09-XII-1946, *Brizuela* 403 (CTES, LIL). **Chaco.** Dpto. 12 de octubre, 03-I-1975, *A. Krapovickas & C. L. Cristóbal* 27168 (CTES). **Corrientes.** Dpto. Mercedes, 13-IV-1979, *T. M. Pedersen* 12450 (HUEFS); Sauce, 35 Km N Sauce, Ruta 12, 21-X-1977, *O. Ahumada et al.* 1203 (CTES). **Santiago del Estero.** Dpto. Avellaneda, 25/III/2017, *D. C. Chamorro & L. J. Oakley* 93 (UNR).

BRASIL. **Rio Grande do Sul.** Uruguaiana, Barra do Quaraí, Parque Espinillo, 27-X-2004, *J. N. C. Marchiori et al. s.n.* (PACA87681); 01-X-1982, *J. N. C. Marchiori & S. J. Longhi s.n.* (HDCF728).

PARAGUAY. **Boquerón.** Filadelfia, 06-XII-1983, *W. Hahn* 1846 (RB, SP); 10-XII-1992, *A. Krapovickas & C. L. Cristóbal* 44298 (F); 54 Km al S de Madrejón, Parque Nacional Defensores del Chaco, 12-III-2005, *R. H. Fortunato et al.* 8738 (BAB, CTES).

*Celtis pallida* var. *discolor* Hunz. & Dottori

ARGENTINA. **Catamarca.** Dpto. Capayán, Quebrada de San Jerónimo, unos 5 Km al NO de Chumbicha, 19-II-1975, *A. T. Hunziker et al.* 22774 (Holótipo de *Celtis pallida* var. *discolor*, CORD 00002283!). **Jujuy.** Dpto. San Pedro, Perico, Río Perico, 06-I-1971, *A. Krapovickas & C. L. Cristóbal* 17528 (CTES); San Lucas, 23-I-1976, *A. L. Cabrera et al.* 27532 (Isótipo de *Celtis sericea* Romanczuk, P 00722008!). **Salta.** Dpto. Orán, Ruta prov. 13 al Oeste de Ruta prov. 5, 04-XII-2016, *D. C. Chamorro et al.* 41 (CTES, IAC, UNR); Dpto. La Viña, Coronel Moldes, ca. 5 km al N de la ciudad, 25-I-2007, *J. Paula-Souza et al.* 7839 (SPF). **Santiago del Estero.** Dpto. Copo, Ruta 16, 15 Km NW de los Tigres 28-I-2007, *J. Paula-Souza et al.* 8052 (ESA, SPF).

BOLIVIA. **Tarija.** s.d. *Herzog* 1071 (Holótipo de *Celtis tala* f. *velutina* Herzog Z 000028631!); Prov. Gran Chaco, A 58,1 Km E de Villa Montes, rumbo a Paraguay, 10-I-2005, *Seijo et al.* 3396 (CTES).

PARAGUAY. **Boquerón.** P. N. Teniente Enciso, 23-II-2006, *Peña-Chocarro et al.* 2538 (BM, CTES, FCQ, MO). **Concepción.** XI-1901, *E. Hassler* 7463 (P).

*Celtis serratissima* Zamengo, Torres, Gaglioti & Romaniuc.

BRASIL. **São Paulo.** Araçatuba, Fazenda Santo Antônio, 11-X-1993 (fl), *A. A. Rezende* 112 (SJRJ). Barretos, Fazenda Vista Bonita, 18-X-2012 (fl), *A. A. Rezende & N. T. Ranga* 1389 (SJRJ); *A. A. Rezende & N. T. Ranga* 1396 (SJRJ). Rio Preto, Cachoeira do Marimbomdo, 17-VIII-1965 (fl), *G. D. Marinis* 366 (SJRJ). Suzanápolis, Estância Califórnia, 04-VIII-1995, *M. R. Pereira-Noronha et al.* 1546 (IAC!, SP!).

PARAGUAY. **Alto Paraguay.** Estancia Chovoreca, II-1991, *G. Schmeda* 1379 (US). **Amambay.** Estancia Carmen de La Sierra, Potrero Lili, 22-X-1991 (fr), *N. Soria* 4770 (CTES!); Estancia Santa Tereza, Potrero Nagoa, 24-10-1991 (fl, fr), *N. Soria* 4903 (FCQ!); Ruta 3, 30 Km S de Bella Vista, Arroyo Neglia, Camino a San Carlos, 24-VIII-1980 (fl), *A. Schinini & E. Bordas* 20602 (CTES!). Ruta 3, 30 Km S de Bella Vista, Arroyo Neglia, Camino a San Carlos, 24-VIII-1980 (fl), *A. Schinini & E. Bordas* 20609 (CTES!).

*Celtis spinosa* Spreng.

ARGENTINA. **Corrientes.** Dpto. San Martín, 5 Km E Guaviraví, costa del Río Uruguay, 13-II-1979, *A. Schinini et al.* 17023 (CTES, FUEL) **Misiones.** Dpto. Cainguás, 11-VII-1993, *J. Daviña et al.* 138 (CTES). **Santa Fe.** Dpto. San Javier. Entre Romang y Alejandra, 16-I-1937, *Ragonese* 2559 (LPAG).

BRASIL. **Rio Grande do Sul.** Cidreira, Fazenda da Azaléia, 10-I-2012, *F. Gonzatti* 318 (FURB). Mostardas, Lago dos Barros, 16-XI-2007, *L. Crippa* 49 (MBM). Osório, Lagoa da Emboaba, 18-IV-2015, *F. Gonzatti & E. Valduga* 1742 (R, MBM, FURB). Sin localidad, 1833, *C. Gaudichaud* 1732 (Holótipo de *Celtis tala* var. *gaudichaudiana* Planch., P 00089382!); s.d. *F. Sellow s.n.* (Holótipo de *Celtis spinosa*, B 100247968!).

PARAGUAY. **Amambay.** Estancia Aramburu, Potrero Cué 9, 21-X-1991, *N. Soria 4642* (CTES).

URUGUAY. **Cerro Largo.** 45 km E of Melo, on road to Rio Branco, 19-III-1984, *T. M. Pedersen 13858* (CTES).

*Celtis spinosissima* (Wedd.) Miq.

ARGENTINA. **Misiones.** Dpto. Iguazú, 8-V-1996, *L. Amarilla et al. 40* (CTES); Dpto. San Pedro, 22-IX-1993, *I. Rodriguez et al. 663* (CTES).

**Tucumán.** Dpto. Chicligasta, Puesto Las Pavas, 16-VI-1949, *T. Meyer 15124* (LIL).

BRASIL. **Paraná.** São Pedro do Ivaí. Fazenda Barbacena, 15-X-2003, *O. S. Ribas et al. 5621* (RB). **Rio de Janeiro.** Sin localidad, VIII-1838, *C. Gay s.n.* (Holótipo de *Momisia spinosissima* Wedd., P 00089383!). **Rio Grande do Sul.** Alto Matador, 16-X-1958, *Reitz & Klein 7266* (US). **Santa Catarina.** Rodeio. Nova Brasília, 29-IX-2016, *L. A. Funez 5561* (FURB). **São Paulo.** São Paulo, Parque do Tizo, 14-VI-2005, *S. J. De Sordi et al. 67* (PMSP).

PARAGUAY. **Alto Paraná.** Reserva biológica Itabó, 24-V-1989, *A. Krapovickas & C. L. Cristóbal 43190* (CTES). **Cordillera.** Caacupé, 26-IX-1967, *A. Krapovickas & C. L. Cristóbal 13524* (CTES).

*Celtis tala* Gillies ex Planch.

ARGENTINA. **Buenos Aires.** Pdo. Magdalena, Ruta 11 a metros de la entrada de Magdalena, 14-X-2019, *D. C. Chamorro 100* (UNR). **Catamarca.** Dpto. Fray M. Esquiú. Jardín Zoológico y Botánico San Antonio, 20-IX-1991, *M. S. Ferrucci et al. 807* (ASU, CTES). **Córdoba.** Dpto. Capital, Alrededores de la ciudad de Córdoba, la Carolina a orillas de Rio Primero, 25-X-1964, *A. T. Hunziker 17653* (CTES, SI). **Salta.** Dpto. Chicoana, Ruta 68 próximo a la división con el departamento La Viña, *J. Paula-Souza 7756* (CTES, SPF). **San Luis.** s.d. *J. Gillies s.n.* (Lectótipo de *Celtis tala*, K 000512939!). **Santiago del Estero.** Dpto. Robles, Ventura Huañuna, 26-II-2017, *D. C. Chamorro & L. J. Oakley 96* (UNR).

BRASIL. **Paraná.** Guarapuava, 26-XII-1944, *Schulz 184* (LIL, WU). **Rio Grande do Sul.** Bagé, estrada que liga Bagé a D. Pedrito, 20-XI-1980, *R. M. Klein & U. Pastore 11980* (MBM). Quaraí, 13-II-1972, *Andrade-Lima 72-6847* (SP).

URUGUAY. **Montevideo.** 19-IX-1985, *C. Osten 11619* (SP). **Tacuarembó.** Road ROU-31, About 15 Km W of Tacuarembó, 22-I-1995, *T. M. Pedersen 16224* (CP, CTES).

**ANEXO 2.** Guía de campo para colectas de especies de *Celtis*.

Fecha: ...../...../.....  
 Colector y N° de colecta:..... N°.....  
 Provincia/Ciudad/Municipio:...../...../.....  
 Coordenadas: lat:..... long:.....  
 Elevación al nivel del mar: .....m  
 Fitofisionomía:.....  
 Tipo de Suelo:.....  
 Hábito y altura:.....m     árbol     árbol escandente     arbusto     arbusto escandente

**Corteza tronco**

lisa                       rugosa

**Rama**

Color:                       grisáceo                       amarillento                       castaños  
 Lenticelas:               conspicuas                       inconspicuas                       blancas                       amarillentas

**Espinas**

Origen:                       caulinar (ápice de braquiblastos espinosos)                       estipular (foliar)  
 Distribución:               base de tronco     a lo largo de las ramas 2°     ápice ramas  
 Disposición:               geminadas                       solitarias  
 Tipo:                       rectas     curvas     semi-curvas  
 Indumento de las espinas:     glabro     subglabro     piloso     pubescente     velutino

**Hojas** (analice caracteres foliares separadamente para: ramas basales, apicales y ‘chupones’)

Tamaño Hojas:.....cm  
 Forma:                       elípticas                       suborbicular                       ovadas                       oval-lanceoladas  
 Indumento Hojas  
 Cara adaxial:               glabro     subglabro     piloso     pubescente  
 Cara abaxial:               glabro     subglabro     piloso     pubescente     velutino  
 “Tacto adaxial”:     liso     escabroso     aterciopelado  
 Contraste de colores lámina/nervaduras:     si     no  
 Domacios:                       conspicuos                       inconspicuos                       ciliados                       no ciliados  
 Márgenes:                       enteros     sub-enteros     crenados-serrados     serrados     serruladas  
 Ápice:                       acuminado                       atenuado                       cuspidado                       redondeado  
 Base:                       cuneada                       obtusa                       redondeada                       subcordada

**Inflorescencias**

laxas (pediceladas)                       comprimidas  
 Flores:     ♀     ♂     glabras                       pilosas  
                      estilo nulo     estilo inconspicuo     estilo conspicuo  
                      ramas estigmáticas sésiles                       ramas estigmáticas pediceladas  
                      ramas estigmáticas bilobuladas                       ramas estigmáticas bifidas

**Frutos**

Tamaño.....cm  
 Color:     verdes (frutos inmaduros)                       amarillo “lemon”                       amarillo “primrose”  
                      amarillo-anaranjados “saffron”                       anaranjados “fulvous”                       marrón “terracotta”  
 Indumento fruto:     glabro     subglabro     piloso     pubescente     velutino

**Endocarpo** (Pireno)

Forma:                       globoso (no apiculado)                       ovals  
                      apiculados                       no apiculados  
 Ornamento:     liso     alveolado                       alveolado crateriforme                       verrugoso  
 Color:                       blanco-marfil “ivory”                       crema “cream”                       marrón “tawny”