

EVALUACIÓN DE CARACTERES DEL CÁLIZ Y DE LOS ESTAMBRES EN LA TRIBU MERIANIEAE (*MELASTOMATACEAE*) Y DEFINICIÓN DE HOMOLOGÍAS

Por

Humberto Mendoza-Cifuentes¹ & José Luis Fernández-Alonso^{1,2}

Resumen

H. Mendoza-Cifuentes & J. L. Fernández-Alonso: Evaluación de caracteres del cáliz y de los estambres en la tribu Meranieae (*Melastomataceae*) y definición de homologías. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **34** (131): 143-172, 2010. ISSN 0370-3908.

Los caracteres del cáliz y de los estambres se han utilizado clásicamente para diferenciar géneros y establecer secciones dentro de géneros en la tribu Meranieae (*Melastomataceae*), pero no se han analizado integralmente desde el punto de vista de homologías. Se estableció una lista completa de especies para la tribu y se evaluó la variación de los caracteres del cáliz y los estambres. En total se registran 15 géneros y 277 especies en Meranieae, el 78% de las cuales fueron evaluadas completamente y el resto de ellas parcialmente en lo referente a los caracteres estudiados. Se establecieron 23 caracteres, cinco asociados al cáliz y 18 a los estambres. En Meranieae se presenta gran variación en el desarrollo de los lóbulos y del diente dorsal del cáliz y en la apertura de la caliptra. Las flores son diplostémonas en todos los géneros. Se encontró que en cinco de los géneros (el 80% de las especies de la tribu) los estambres son no geniculados. Se plantea que la ausencia de geniculación en los estambres se originó por fusión de tejidos del conectivo y del filamento, que impide que los estambres se descontorsionen en la antesis. Se cuantifica la variabilidad de los caracteres en los géneros más diversificados y se documentan los problemas de circunscripción existentes entre los géneros *Centronia*, *Graffenrieda* y *Meriania*.

Palabras clave: cáliz, estambres, homología, *Melastomataceae*, Meranieae, morfología.

Abstract

Calyx and stamen characters have been used traditionally to separate genera and also to establish sections within genera in the tribe Meranieae (*Melastomataceae*). However, they have not been analyzed integrally from the point of view of homologies. In this study, a complete species list for

¹ Instituto de Ciencias Naturales, Apart. 7495, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. Colombia, Correo electrónico: hummendoza@gmail.com

² Real Jardín Botánico CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, España. Correo electrónico: jlfernandeza@rjb.csic.es

the tribe is presented. We evaluated the variation of calyx and stamens characters. In the tribe Merianieae, there are 15 genera and 277 species; of these, 78 % of the species was completely evaluated for these characters, and the other 22% was partially evaluated. Twenty-three characters were established; five of them were associated with the calyx and 18 with the stamens. In Merianieae, there are many combinations in the development of calyx lobes, the dorsal tooth, and the opening of the calyptra. The flowers are diplostemonous. We found that in five of the genera (80% of the overall species of the tribe) there are nongeniculate stamen. We conclude that in the group with nongeniculate stamens, there was a merger of tissues of the connective and the filament. This fusion does not allow the stamens to untwist during anthesis. The variability of the characters is quantified in the most diverse genera, and the causes of problems of circumscription between the genera *Centronia*, *Graffenrieda* and *Meriania* are documented.

Key words: calyx, homology, *Melastomataceae*, Merianieae, morphology, stamens.

Introducción

La tribu Merianieae fue establecida por Triana hace cerca de 140 años, y desde entonces ha permanecido estable a los cambios propuestos por diferentes autores, excepto por la exclusión o incorporación de algunos géneros (**Triana**, 1871; **Cogniaux**, 1891; **Renner**, 1993; **Clausing & Renner**, 2001). Es un grupo neotropical y se caracteriza por la presencia de apéndices conectivos dorsales, tálamo del hipanto libre del ovario o parcialmente unido (súpero a medio ínfero), fruto cápsula redondeada (no angulada) y semillas rectas (**Renner**, 1993; **Mendoza & Ramírez**, 2006).

La forma del cáliz y en especial de los estambres son caracteres taxonómicos importantes dentro de la tribu y se han utilizado para establecer subdivisiones seccionales dentro de los géneros, para separar los géneros más diversificados como *Graffenrieda* DC., *Axinaea* Ruiz & Pav. y *Meriania* Sw. y para circunscribir otros géneros como *Centronia* D. Don (**Don**, 1823; **Triana**, 1871; **Wurdack**, 1973, 1980a; **Almeda**, 1993).

A pesar de su importancia taxonómica dentro de Merianieae y en la familia, los caracteres de estas estructuras florales han sido poco evaluados para establecer homologías. **Wilson** (1950) fue el primero que realizó un trabajo comparativo sobre la vascularización de los estambres de Melastomataceae, que incluyó varios géneros de Merianieae. Al nivel filogenético el único trabajo en Merianieae que ha incorporado homologías de caracteres del cáliz o de los estambres es el de **Schulman & Hyvonen** (2003), quienes trabajaron en la filogenia del género *Adelobotrys* DC. Otros trabajos, pero en tribus distintas, que han considerado homologías de estas estructuras son los de **Michelangeli** (2000) en *Tococa* Aubl. (Miconieae), **Fritsch et al.** (2004) en la tribu Microlicieae, **Penneys** (2007) en la tribu Blakeeae y **Becquer** (2008) en *Pachyanthus* Rich. (Miconieae). **Goldenberg et al.** (2008) analizaron la variación de caracteres de los estambres en el género *Miconia* Ruiz & Pav. con base en una filogenia realizada con caracteres moleculares.

El uso de caracteres del cáliz y de los estambres para establecer géneros dentro de Merianieae ha generado algunos problemas de circunscripción (**Wurdack**, 1973; **Almeda**, 1993) por lo que es importante establecer hasta que punto estos caracteres son filogenéticamente informativos dentro de la tribu. En este contexto, este trabajo pretende evaluar de forma integral la variabilidad de los caracteres del cáliz y de los estambres en el mayor número de especies de Merianieae con la finalidad de establecer homologías que puedan ser utilizadas en futuros análisis filogenéticos. También se pretende presentar una lista actualizada de referencia de los géneros y especies que componen la tribu Merianieae.

Métodos

Lista de especies

Para la obtención de una lista completa de nombres válidos de especies de los géneros de la tribu Merianieae se consultó una serie de fuentes como: las colecciones de algunos herbarios de EEUU (F, MO, NY, US), de Colombia (COL, FMB) y Ecuador (QCA, QCNE); bases de datos como el MelList y W3Tropicos, literatura en general y fotografías de los tipos de especies de la tribu depositados en los herbarios P y K.

Evaluación de caracteres

Para la evaluación de caracteres se utilizaron o bien en flores rehidratadas procedentes de ejemplares de herbario o bien muestras frescas recolectadas en campo durante esta investigación y conservadas en alcohol al 70%. En algunos casos, como complemento se utilizaron descripciones de la literatura y en especial las notas e ilustraciones inéditas de Gleason y Wurdack depositadas en el herbario NY.

Se procedió a evaluar la variabilidad de los caracteres del ápice del cáliz y de los estambres en la mayor cantidad posible de géneros y especies considerados para la tribu. Con fines comparativos, en la evaluación se incluyeron

especies de géneros de otras tribus: Miconieae (*Miconia* y *Clidemia* D. Don), Melastomeae (*Tibouchina* Aubl.) de acuerdo a lo propuesto por **Clausing & Renner** (2001) y Cyphostyleae (*Allomaieta* Gleason), siguiendo el criterio de **Lozano & Becerra** (1999a). También se consideró la totalidad de las especies del género *Wurdastom* B. Walln., de posición tribal incierta pero con caracteres de las semillas y de los estambres que permiten asociarlo a Merianieae (**Mendoza & Ramírez**, 2006).

Del cáliz se evaluaron los siguientes caracteres: el desarrollo de lóbulos calicinos y la dehiscencia y textura de la caliptra. Del androceo y de los estambres se evaluaron su número con respecto a los pétalos, la simetría entre verticilos, el desarrollo y forma del filamento, la disposición de las anteras con respecto al filamento, la forma y posición de los apéndices del conectivo y la disposición del poro de la antera. Para evaluar el desarrollo de los es-

tambres y determinar caracteres como el desarrollo del filamento y aspectos de dimorfismo entre verticilos, se realizaron cortes de botones florales en diferentes etapas de desarrollo de varias especies de los géneros *Meriania*, *Adelobotrys*, *Centronia*, *Graffenrieda*, *Wurdastom* y *Miconia*. También se realizaron cortes de estambres para evaluar la forma del haz vascular del conectivo dorsal.

Los caracteres evaluados se tabularon y se establecieron homologías. Finalmente se sintetizaron las tendencias de cambio de los caracteres dentro de los géneros más diversificados de la tribu.

Resultados y discusión

En total se documentan 15 géneros y 277 especies para la tribu (Apéndice 1). Nombres no considerados por ser sinonimias o que se identificaron en este trabajo que deben

Tabla 1. Diversidad y distribución de los géneros de la tribu Merianieae y número de taxones evaluados.

Tribu / Género	Distribución	No. Total de especies	No. de especies evaluadas > 90%
Tribu Merianieae Triana			
<i>Adelobotrys</i> DC.	Neotrópico	31	22
<i>Axinaea</i> Ruiz y Pavon	Costa Rica hasta Bolivia	39	39
<i>Behuria</i> Chamizo	SE Brasil	14	0
<i>Bisglaziovía</i> Cogniaux	SE Brasil	1	1
<i>Centronia</i> D. Don	Venezuela hasta Perú	15	15 + 1 sp. ined.
<i>Dolichoura</i> Brade	SE Brasil	2	2
<i>Graffenrieda</i> A. P. DC.	Neotrópico	54	46
<i>Huberia</i> A.P. DC.	SE Brasil	16	9
<i>Meriania</i> O. Swartz	Neotrópico	84	70
<i>Merianthera</i> Kuhlmann	SE Brasil	3	3
<i>Neblinathera</i> Wurdack	Venezuela – NE Brasil	1	1
<i>Ochthephilus</i> Wurdack	Venezuela	1	1
<i>Pachyloma</i> A. P. DC.	Colombia, Venezuela, Guyanas y N. de Brasil	4	3
<i>Phainantha</i> Gleason	Guyanas, Venezuela y Ecuador	5	1
<i>Tessmannianthus</i> Markgraf	Panamá hasta Perú	7	4
Total		277	218
Tribu Miconieae DC.			
<i>Clidemia</i> D. Don	Neotrópico	ca. 175	2
<i>Miconia</i> Ruiz & Pavon	Neotrópico	ca. 1056*	2
Tribu Melastomeae Renner			
<i>Tibouchina</i> Aublet	Neotrópico	ca. 350*	2
Tribu Cyphotyleae Gleason			
<i>Allomaieta</i> Gleason	Colombia	8*	8
Tribu no asignada			
<i>Wurdastom</i> Wallnöfer	Colombia, Ecuador	8*	8

* Datos basados en Todzia & Almeda 1991 (*Tibouchina*), Wallnöfer 1996 (*Wurdastom*), Lozano & Becerra 1999b (*Allomaieta*), Goldenberg 2000 (*Miconia*).

ser sinonimizados se presentan en el Apéndice 2. Del total de especies, 78% fueron evaluadas en la totalidad o la mayoría de los caracteres establecidos para el cáliz y los estambres. El grupo restante sólo se evaluó parcialmente, ya sea por la escasez de colecciones, por la ausencia de flores en anthesis en los ejemplares, o por contar con sólo las colecciones tipo.

Caracteres y homología

Cáliz (caracteres 0-4)

Se establecieron cinco caracteres, uno de los caracteres fue binario y los restantes multiestado (Apéndice 1, Figura 1).

Caracter 0. Forma ápice del cáliz

El primer carácter obedece a la forma de lóbulos calicinos y que se asocia al desarrollo del tálamo del ápice del cáliz y de zonas o líneas de abscisión que permiten que se separen los lóbulos. La caliptra se interpreta como un cáliz con lóbulos fuertemente desarrollados pero en donde no existen los bordes de división de éstos. Una evidencia de lo anterior es la presencia en el interior de las caliptras del género *Centronia* de líneas relictuales de separación de los lóbulos adicionales a las líneas de los haces vasculares asociadas a cada lóbulo. En el extremo de variación de este carácter se encuentran los lóbulos plenamente separados y desarrollados, pero se observaron variaciones intermedias entre éstos. Estados:

- 0 *Lobulado*. Con lóbulos evidentes ya sean triangulares, redondeados, subulados o lineares (Figuras 1a, 1e, 1i)
- 1 *Truncado*. Ápice abierto pero con tálamo de los lóbulos poco desarrollado y sin zonas de abscisión como en *Meriania pastazana* Wurdack; aquí también se consideran aquellos talamos calicinos con lóbulos anchamente triangulares poco desarrollados, como ocurre en la mayoría de las especies de *Adelobotrys* (Figuras 1b, 1f, 1j).
- 2 *Subcaliptrado*. El cáliz es levemente cerrado pero en el ápice sobresalen los pétalos y durante la anthesis hay rompimiento parcial del cáliz, como en *Meriania versicolor* L. Uribe (Figuras 1c, 1g, 1k)
- 3 *Caliptrado*. Cuando el ápice del cáliz es completamente cerrado formando una capucha como en las especies de *Centronia* (Figuras 1d, 1h, 1l)

Caracter 1. Desarrollo de los dientes dorsales del cáliz

Esta estructura en la literatura se conoce como lóbulo externo o diente externo (Gleason, 1931, 1939; Wurdack,

1973, 1980a, 1993; Michelangeli, 2000) y regularmente se ha considerado como un verticilo o confundido con el lóbulo calicino. En este trabajo se considera que es una estructura accesoria que puede desarrollarse en el dorso del lóbulo y en algunos casos ser más grande que éste, pero no se considera como un verticilo. El desarrollo del “diente dorsal” calicino presentó una variación casi continua dentro de la tribu, por lo que se establecieron tres estados que van desde conspicuamente desarrollados hasta no desarrollados. Regularmente los dientes dorsales se asocian a los cálices con lóbulos conspicuos; no obstante, se encontraron casos de cálices caliptrados con dientes externos en la base (*Centronia sessilifolia* Cogn., *Graffenrieda gracilis* (Triana) L. O. Williams). Estados:

- 0 Dientes dorsales conspicuamente desarrollados (figuras 1a, 1b, 1c, 1d)
- 1 Dientes dorsales poco desarrollados y a manera de protuberancias, como en *Meriania maxima* Marcgr. (Figuras 1e, 1f, 1g, 1h)
- 2 Sin dientes dorsales (Figuras 1j, 1j, 1k, 1l)

Caracter 2. Dehiscencia de la caliptra o subcaliptra

Este carácter y los siguientes se asocian a variaciones del cáliz caliptrado o subcaliptrado y no aplican a cálices con lóbulos evidentes o truncados. El carácter corresponde a la forma de dehiscencia de los cálices y que se observó que puede ocurrir por fisuras irregulares, por fisuras que forman lóbulos regulares en igual número que pétalos, o circuncísil. Las observaciones indican que las rupturas se dan por las zonas más delgadas de las caliptras pero no se puede decir que existan ejes definidos longitudinales o verticales de rompimiento. En las caliptras en donde se presentan dientes dorsales, éstos ocasionan que las rupturas se generen en sus lados que son menos gruesos generando lóbulos en igual número que pétalos. En las caliptras apiculadas, las paredes tienden a ser más gruesas hacia el ápice y más delgadas hacia el torus, por lo que la ruptura se da cerca de esta última zona pero irregularmente. Estados:

- 0 *Apertura por fisuras regulares* que genera lóbulos en igual número que pétalos como en *Meriania versicolor* (Figura 1m)
- 1 *Apertura por fisuras irregulares* (Figura 1n). La dehiscencia irregular de la caliptra, en ocasiones, ha sido mal interpretada, ya que por factores mecánicos regularmente genera un cáliz truncado similar a como ocurre con la dehiscencia circuncísil. No obstante, este carácter hace referencia a un proceso de apertura del cáliz y no de daño mecánico secundario.

- 2 *Dehiscencia circuncisil*, o cuando la caliptra cae de forma íntegra (Figura 1o)

Caracter 3. Forma de la caliptra

Se encontraron tres variantes o estados que se puede considerar homólogos:

- 0 Caliptras apicalmente *redondeadas* como en *Meriania maguirei* Wurdack y *Centronia sessilifolia* (Figura 1p)
- 1 Caliptras apicalmente *obtusas* como en *Graffenrieda limbata* Triana (Figura 1q)
- 2 Caliptras apicalmente *agudas o apiculadas* como en *Centronia brachycera* (Naudin) Triana (Figura 1r)

Caracter 4. Textura de la caliptra

Se observaron variaciones en este carácter que comprende dos estados:

- 0 Caliptras *papiráceas o cartáceas*
- 1 Caliptras *membranáceas* transparentes y muy delgadas como ocurre en las especies de *Phainantha* Gleason

Estambres (caracteres 5-17)

De los estambres se establecieron 18 caracteres; nueve fueron binarios, siete con tres estados y dos con cuatro a cinco estados. Los caracteres se abordaron de la siguiente forma:

- **Verticilos estaminales (número y presencia):** caracteres 5-6
- **Diferencias entre verticilos estaminales (dimorfismo):** caracteres 7-9
- **Caracteres del estambre (disposición filamento-antera):** carácter 10
- **Caracteres del conectivo (ubicación, haz vascular, forma de los apéndices):** caracteres 11-12
- **Caracteres del conectivo-antera (lugar de conexión):** carácter 13
- **Caracteres de la antera (ubicación del poro, forma, textura):** caracteres 14-17

Caracter 5. Verticilos - Número de estambres

Corresponde al número de estambres con relación al número de pétalos. Estados:

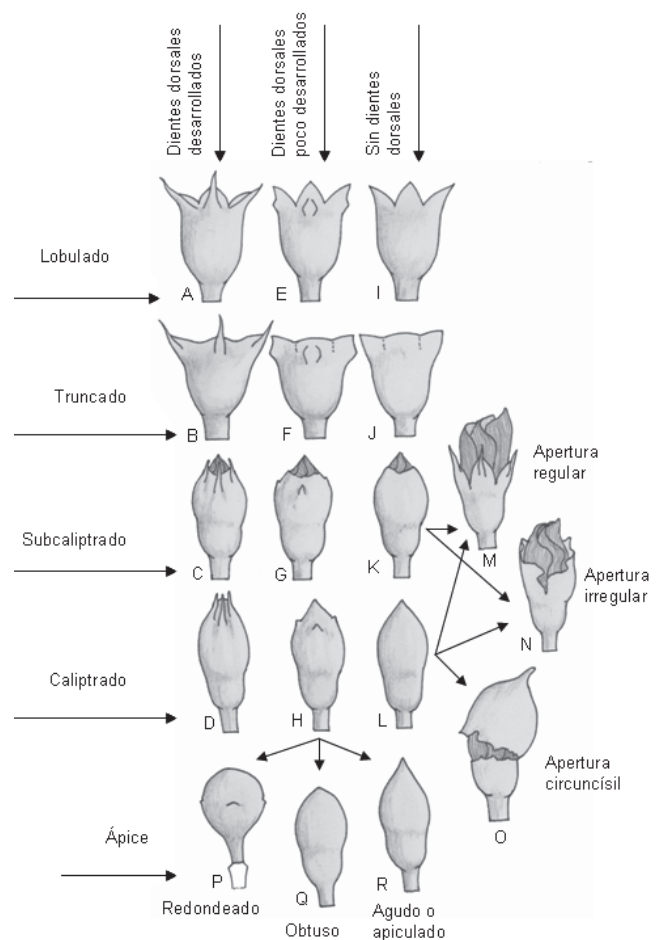


Figura 1. Variación de los caracteres del cáliz en la tribu Merianieae. Tipos de desarrollo de los lóbulos calicinos, forma y dehisencia de la caliptra (explicaciones complementarias en el texto).

- 0 *Diplostemonia*, o doble número de estambres que de pétalos.
- 1 *Haplostemonia*, o igual número de estambres que de pétalos; sólo se documentó para los géneros *Wurdastom* y *Allomaieta* y la especie *Centronia ruizii* Lozano.

Este carácter fue bastante estable entre taxones y puede utilizarse inclusive para establecer divisiones al nivel de tribu. Merianieae presentó exclusivamente flores diplostémonas excepto por una especie de *Centronia*, que posiblemente corresponda a una inadecuada ubicación genérica.

Caracter 6. Verticilos - Presencia de estambres

Este carácter sólo aplica a flores haplostémonas o con igual número de estambres que pétalos y en donde un

verticilo ha desaparecido por completo. Se establecen dos estados:

- 0 Estambres *opositipétalos* presentes
- 1 Estambres *opositisépalos* presentes

En la totalidad de las especies haplostémonas consideradas en este estudio, los estambres opositipétalos no existen, por lo que este carácter no varía y puede ser omitido. No obstante, es importante mantenerlo como carácter hasta que sea evaluado en la totalidad de las tribus y los géneros de la familia.

Caracter 7. Diferencias entre verticilos - Dimorfismo estaminal

Corresponde a la simetría en forma-tamaño o variaciones en función entre verticilos de los estambres opositipétalos y laterales a éstos en flores diplostémonas. Este carácter en Meranieae presentó mucha variación y estados intermedios entre la isomorfía y el dimorfismo fuerte, por lo que se estableció un solo carácter con tres estados. Es posible establecer dos caracteres de aquí como sería verticilos isomórficos o dimórficos, y de los dimórficos establecer otro carácter con los diferentes grados de variación entre los verticilos. Sin embargo, no se estableció de esta forma, puesto que se observó que en algunos géneros, como *Axinaea* y *Pachyloma* DC., la variación entre isomorfismo y el dimorfismo puede llegar a ser continua y algunas veces difícil de establecer, por lo que se puede pensar que no es necesario fuertes cambios evolutivos para variar entre el isomorfismo y el dimorfismo leve. Estos (Figura 2):

- 0 *Verticilos isomórficos*. La isomorfía se consideró entre verticilos y no entre estambres; esto es importante, pues en Meranieae es constante que el androceo durante la antesis adopte un diseño zigomorfo, con estambres de diferente longitud del filamento y ubicados a un lado específico de la flor.
- 1 *Verticilos levemente dimórficos*. En géneros como *Adelobotrys*, *Axinaea* y *Meriania* se encontraron verticilos de estambres levemente disímiles, ya sea por la longitud del filamento, de la antera o forma del conectivo, pero no hay diferenciación en función. Las diferencias en forma y tamaño no necesariamente son muy conspicuas a simple vista; las funciones se asumen similares.
- 2 *Verticilos fuertemente dimórficos*. Este estado se aplicó cuando desde la etapa de botón floral se puede percibir diferencias entre los verticilos de estambres;

los verticilos presentan diferencias en función, en forma y algunas veces en color. Un ejemplo de este estado se observa en *Meriania peltata* L. Uribe y *M. nobilis* Triana. Este estado también aplica cuando se encuentran verticilos con diferente orientación del poro de la antera, ya que esto se considera como un indicio de variación en función.

Este carácter aún demanda mayor estudio y evaluación en la tribu. La variación en forma-tamaño entre los verticilos puede obedecer a diferentes estructuras como el filamento, la antera y el conectivo o una combinación de los tres, por lo que es posible que se pueda desglosar con detalle el carácter de dimorfismo leve. No obstante, esto es algo bastante difícil de establecer por la configuración zigomorfa que adopta el androceo en la antesis y también por su dificultad de hacer observaciones detalladas en flores secas. La variación leve entre verticilos de estambres en Meranieae posiblemente obedece a efecto de la compactación de las estructuras florales durante su desarrollo en el botón floral. En la mayoría de los casos, este carácter se presentó en especies con flores fuertemente compactadas en la fase de botón floral, mientras que en géneros como *Graffenrieda*, con verticilos isomórficos, los botones florales tienden a tener espacios laxos y el hipanto paredes delgadas. No obstante, esto demanda un mayor estudio.

Las variaciones funcionales entre verticilos y que se considera en este trabajo como dimorfismo fuerte, también demanda mayor evaluación. En *Adelobotrys*, por ejemplo, se encontró una tendencia de variación en la orientación del poro de la antera entre verticilos; no obstante, algunas especies típicas del género no presentaron esta variación y fueron clasificadas como levemente dimórficas. En *Meriania peltata*, se encuentra un verticilo atrofiado y se clasificó en este estado; no obstante, consideramos que no es homologable al dimorfismo fuerte considerado para la mayoría de las especies de *Adelobotrys*. Lo anterior muestra que el carácter de dimorfismo fuerte es posible desglosarlo en varios caracteres como se plantea a continuación, pero cuya evaluación no se abordó en este trabajo.

7.2. A- Verticilos fuertemente dimórficos- Fertilidad

Este carácter hace referencia a las diferencias en fertilidad de las anteras:

- 0 *Los dos verticilos funcionales* en producción de polen (como en *Adelobotrys* y algunas especies de *Tibouchina*)

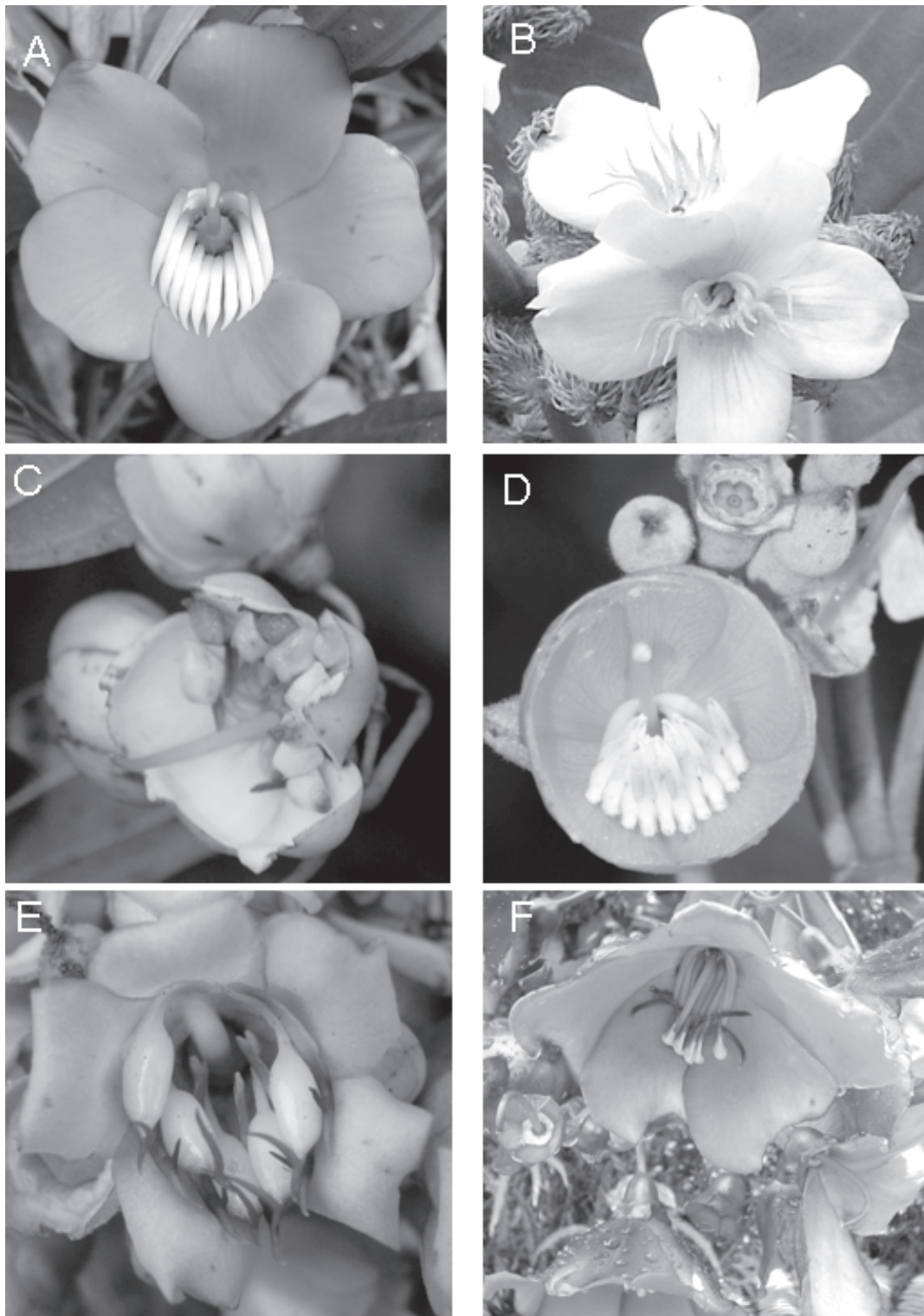


Figura 2. Flores representativas de la variación entre verticilos estaminales en la tribu Merianieae. **A-B**, estambres isomórficos; **A**, *Meriania longifolia* (Naud.) Cog. (Colombia); **B**, *Centronia laurifolia* D. Don (Ecuador); **C-D**, estambres levemente dimórficos; **C**, *Axinaea* sp. (Ecuador); **D**, *Meriania tomentosa* (Cog.) Wurdack (Ecuador). **E-F**, estambres fuertemente dimórficos; **E**, *Meriania peltata* L. Uribe (Colombia); **F**, *Meriania nobilis* Triana (Colombia). Fotografías A, F: de William Ariza; B: de Wilson Quishpe; C: de Robin Foster; D y E: de Humberto Mendoza.

- 1 *Uno de los verticilos sin función polínica, atrofiado por completo en función (como en Meriania peltata)*

7.2. B- Verticilos fuertemente dimórficos – variación en función

Se observaron diferencias notables entre géneros con dimorfismo fuerte, que presentan los dos verticilos funcionales. Aplica sólo a los taxones en donde los dos verticilos son funcionales en producción de polen (estado 0 del anterior caracter):

- 0 Los verticilos con diferencias muy conspicuas en forma y color, pueden tener igual o distinta orientación del poro. La variación en color puede darse al nivel de las tecas, como en *Tibouchina triflora* Gleason, o del conectivo como ocurre en *Meriania nobilis*.
- 1 Los verticilos difieren en tamaño y orientación del poro, pero de igual color y más o menos de igual forma (como en muchas especies de *Adelobotrys*)

Este caracter referencia principalmente el tipo de diferencias entre verticilos, ya sea por orientación del poro de la antera o por otro tipo de diferencias. Es un caracter complejo y amerita mayor estudio para desglosarlo, pues las variaciones entre verticilos del estado “0” pueden darse por color o forma. No obstante, esto es difícil de establecer en muestras secas y es necesario contar con flores frescas o con buenas anotaciones de campo.

Otro caracter que se puede considerar referente al dimorfismo funcional es la disposición de los estambres en flores abiertas. Por ejemplo: en *Arthrostemma primaevum* Almeda, los estambres del verticilo menor se disponen en el centro de la flor, mientras que los estambres mayores se disponen de forma zigomorfa a un lado de la flor (Almeda, 1994); en *Meriania nobilis*, con dimorfismo funcional pero ambos verticilos poliníferos, los estambres de los dos verticilos se disponen en una misma orientación zigomorfa a un lado de la flor.

El dimorfismo funcional implica una suposición de diferencias en función inferidas a partir de diferencias en la morfología. En algunos casos, como sucede en *M. peltata* y *M. nobilis*, la diferenciación funcional es evidente, pero en otros casos, como en *Adelobotrys*, es simplemente una inferencia.

La diferenciación funcional (de labores) entre verticilos fue planteada por Darwin (1862); no obstante, los experimentos realizados desde esa época no fueron efectivos en la comprobación de esta hipótesis (Müller, 1881; Forbes, 1882). Recientemente, Luo *et al.* (2008, 2009) lo-

garon evaluar positivamente la hipótesis de Darwin en varias especies asiáticas de los géneros de Melastomataceae, *Melastoma* L. y *Fordiophyton* Stapf. Estos autores encontraron diferencias en la proporción de producción de polen, la viabilidad del grano de polen y aspectos de polinización entre los verticilos, concluyendo que hay diferenciación funcional entre los dos tipos de estambres.

Caracter 8. Diferencias entre verticilos - Tamaño

Este caracter aplica a androceos dimórficos y en donde se establecen tres estados:

- 0 Estambres *opositipétalos* más grandes que los opositisépalos
- 1 Estambres *opositisépalos* más grandes que los opositipétalos
- 2 Estambres entre verticilos *sin diferencias* notables en tamaño

En la mayoría de las especies en Meranieae, las diferencias en tamaño de los verticilos obedece al tamaño de la antera, por esto, este caracter podría hacer alusión a la longitud y robustez de la antera. Es importante aclarar que no necesariamente los estambres más altos en fases de botón o en flores abiertas son los mayores. En el 81% de los taxones con estambres dimórficos, y en los que se pudo evaluar este caracter, los estambres mayores fueron los opositipétalos, en el 14% fueron los estambres opositisépalos y en el 5% los verticilos fueron de igual tamaño o con diferencias muy leves y en donde difícilmente se puede establecer qué verticilo es mayor. Los únicos géneros que presentaron estambres mayores opositisépalos fueron *Huberia* DC. y *Tessmannianthus* Markgr.

Este caracter fue el más difícil de evaluar en flores rehidratadas y en general en la literatura existen ambigüedades e indefiniciones sobre que verticilo es de mayor tamaño.

Caracter 9. Diferencias entre verticilos - Anteras divergentes en el ápice

Este caracter aplica a taxones en donde las tecas se separan en los ápices en la etapa de anthesis. Esta condición en las especies evaluadas sólo se presenta en uno de los dos verticilos estaminales, por lo que se establecen dos estados:

- 0 Estambres *opositisépalos* con los ápices de las tecas separados
- 1 Estambres *opositipétalos* con los ápices de las tecas separados

Las tecas divergentes sólo se presentaron en un grupo de especies de *Meriania* de las Antillas y en el género *Tessmannianthus*. La diferencia entre los dos géneros radicó en que en el primero se presentan en los estambres opositisépalos y el último en los opositipétalos. Este carácter también se reporta para una especie de *Henriettella* Naudin de Colombia (Mendoza & Ramírez, 2006).

Caracter 10. Estambre - Disposición filamento-antera

Este carácter hace referencia a la forma del estambre y disposición de la antera con respecto al filamento. En *Meriania*, *Centronia*, *Axinaea*, *Graffenrieda* y *Adelobotrys*, se observó que el filamento estaminal en fase de botón siempre es recto y no presenta ninguna clase de flexionamiento en el ápice como sí ocurre con muchas especies de *Miconia* y *Clidemia*. Cotton (2003) observó esta característica en *Axinaea* y estableció en su descripción genérica que la antera se dispone en ángulo de 90° con respecto al filamento. Penneys (2007) también utiliza este carácter para la tribu Blakeeae, desglosando diferentes grados de orientación de la antera con respecto al filamento.

El codo estaminal en Meranieae. Cortes de los estambres en botones florales y en flores en antesis muestran que en el ápice del filamento en especies de *Meriania*, *Adelobotrys*, *Axinaea*, *Centronia* y *Graffenrieda* se encuentra un flexión del haz vascular (que denominamos con el término “*codo*”) rodeado de tejido proveniente tanto del filamento como de la parte basal del conectivo. En especies del género *Miconia* esta curvatura apical es completamente libre y no tiene ninguna fusión de tejidos con el conectivo, generando lo que algunos autores referencian como anteras geniculadas (Figura 3). En las ilustraciones 19, 21 y 22 que representan la vascularización de estambres documentada por Wilson (1950), también se observa esta curvatura del haz vascular inmersa en tejidos en géneros de Meranieae. La hipótesis que planteamos al respecto en los principales géneros de Meranieae, es que en el ápice del filamento ocurrió una fusión de tejidos del filamento con tejidos de la base del conectivo, que origina que la antera no se pueda desdoblarse y los estambres no sean geniculados. Schulman & Hyvonen (2003) plantean este carácter (no. 81) en su trabajo, pero no lo esclarecen completamente al igual que Penneys (2007) (carácter 72).

Esta fusión de tejidos origina una estructura subulada o “*codo*” de carácter ambiguo, pues es producto de tejidos de dos estructuras: el filamento y el conectivo. La homologación de esta estructura en Meranieae con la de otros géneros de otras tribus de Melastomataceae se muestra en la Figura 4, donde se retoman las ilustracio-

nes de Wilson (1950). Esta homologación primaria se basa en el criterio de posición espacial del ápice del filamento del estambre, pero también cumple el criterio de conjunción (De Pinna, 1991), pues los dos estados de carácter propuestos a continuación no se presentan en una misma especie o género.

Para este carácter se plantean dos estados (Figura 5):

- 0 Estambres *no geniculados*; filamento recto en el botón floral, antera en la antesis orientada en ángulo agudo a recto con respecto al filamento.
- 1 Estambres *geniculados*; filamento inflexo hacia el ápice en el botón floral, se endereza en la antesis; antera dispuesta en el mismo eje del filamento o levemente diferente pero o no en ángulo recto o agudo.

Caracter 11. Conectivo - Ubicación de los apéndices en estambres opositipétalos

En toda la tribu se observó poca variación en la posición del apéndice conectival. En términos generales predominaron los apéndices dorsales; no obstante, en el género *Phainantha* se encuentra un apéndice conectival basal panduriforme que difícilmente se le puede asignar una orientación. La presencia de apéndices mostró variación entre verticilos, por lo que este carácter sólo se analizó en los estambres opositipétalos. Estados:

- 0 Apéndices *dorsales* (toda la tribu presenta apéndices dorsales)
- 1 Apéndices *ventrales*
- 2 Apéndices *basales* sin orientación definida

Caracter 12. Conectivo dorsal - Forma del apéndice en estambres opositipétalos

El conectivo dorsal en muchos géneros de melastomáceas neotropicales siempre tiene asociado un haz vascular (Wilson, 1950). En Meranieae el conectivo dorsal reviste mayor complejidad dada la fusión planteada anteriormente con el flexionamiento del ápice del filamento y las variaciones de la orientación y división del haz vascular, lo que hace difícil establecer homologías. Esto implica que no se puede considerar sólo la forma externa de los apéndices para establecer homologías, sino que debe considerarse la forma del haz vascular. En la Figura 6, se representa la variación de esta estructura y del haz en los principales géneros de la tribu. Se observa que hay haces vasculares conspicuamente divididos y otros no, unos

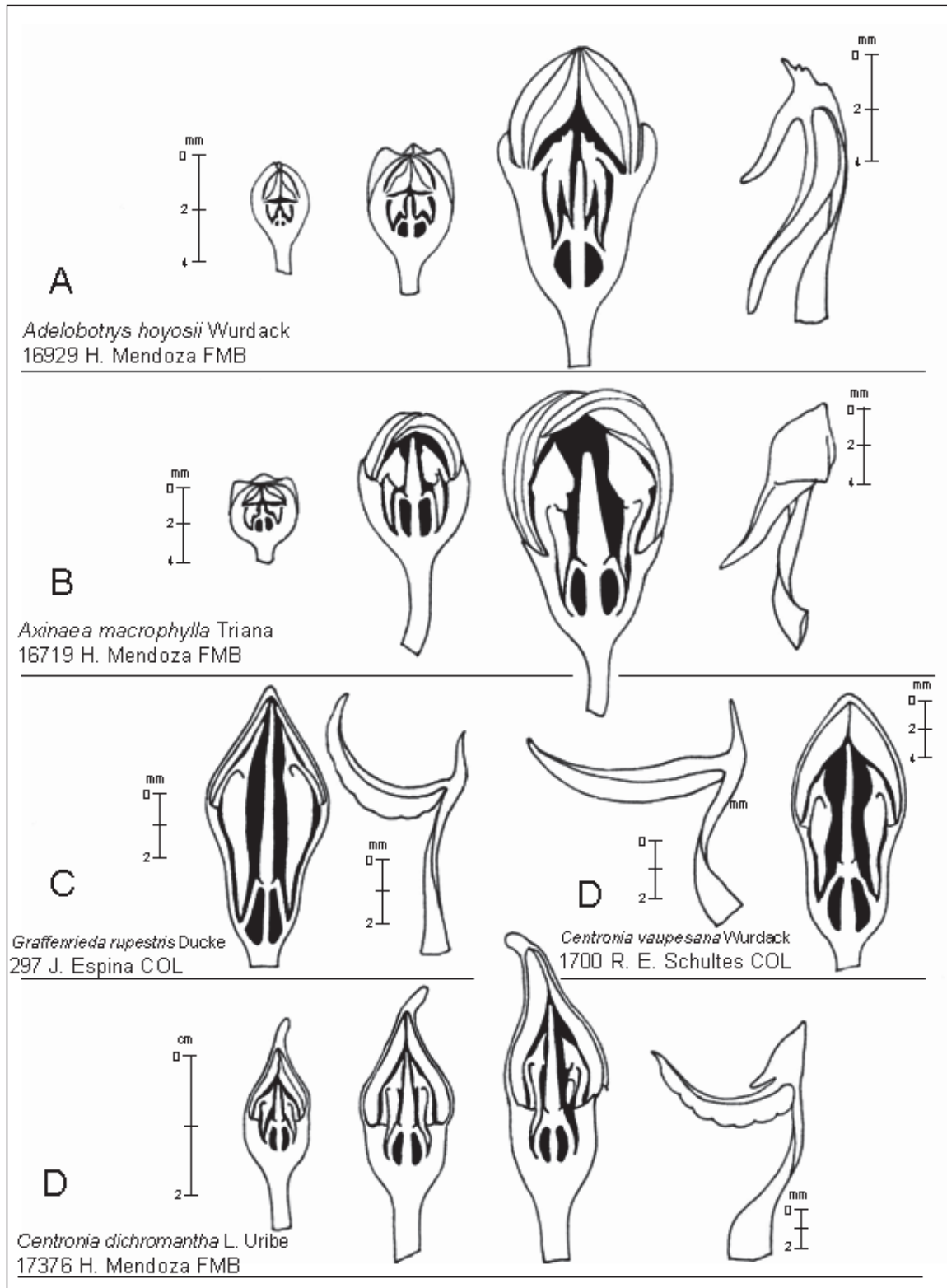


Figura 3-1. Desarrollo de los estambres en diferentes etapas florales en los grupos estudiados de la tribu Merianieae. Al final de cada secuencia de desarrollo se representa un estambre completamente desarrollado. **A-D,** Especies con estambres no geniculados.

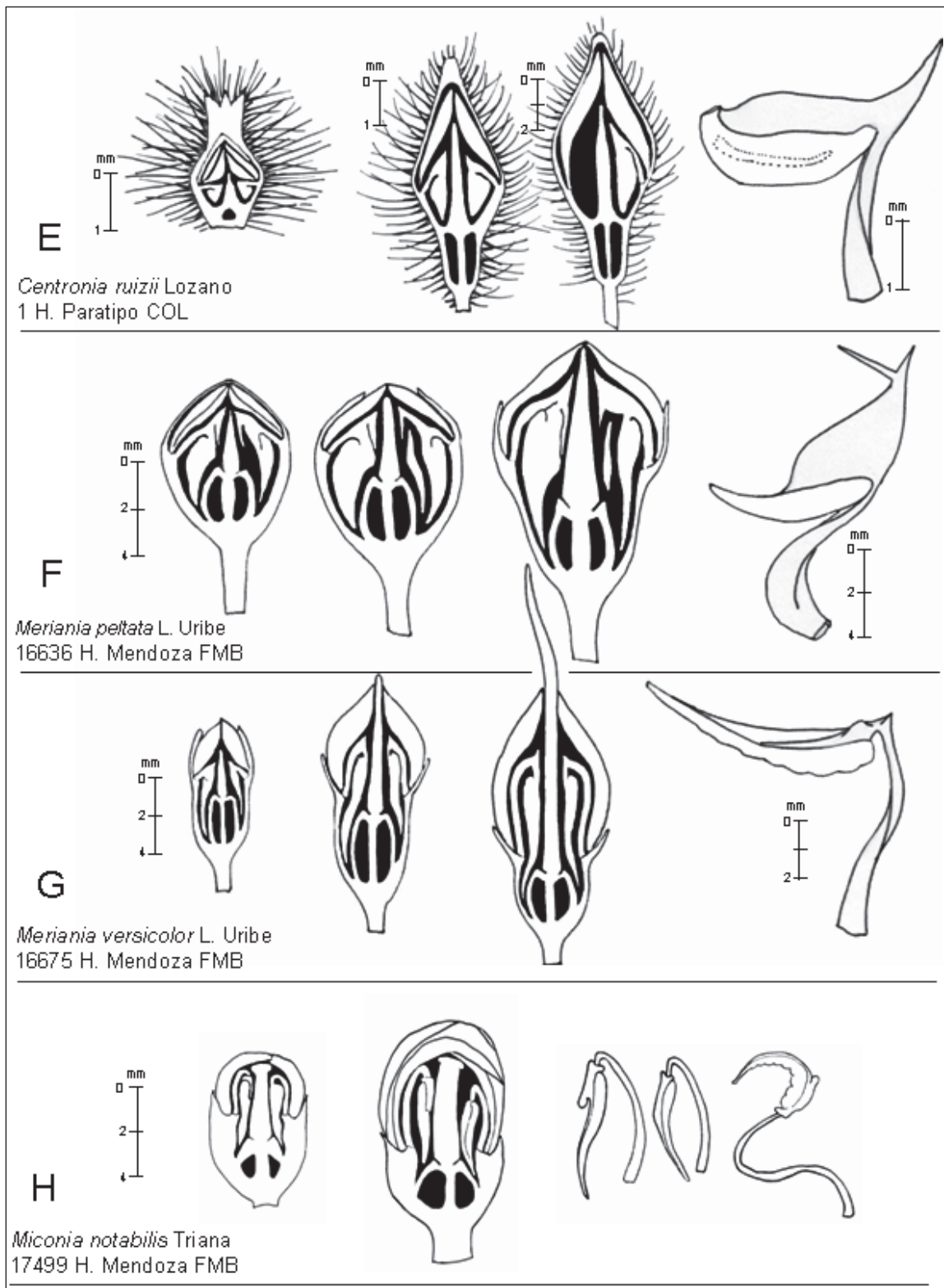


Figura 3-2. Desarrollo de los estambres en diferentes etapas florales en los grupos estudiados de la tribu Meranieae. Al final de cada secuencia del desarrollo se representa un estambre completamente desarrollado. **E-F**, especies con estambres no geniculados; **H**, con estambres geniculados.

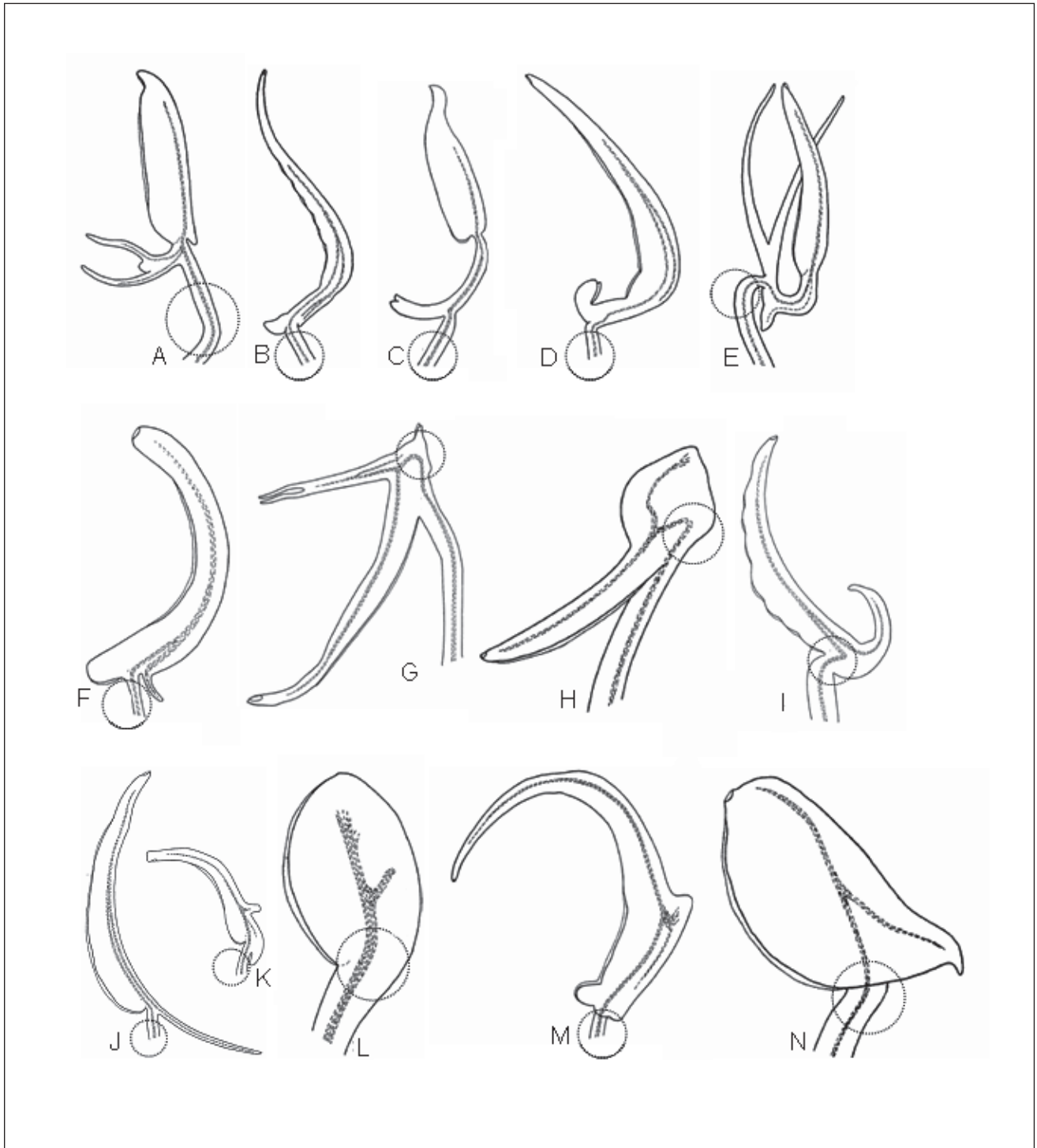


Figura 4. Homología del ápice del filamento en estambres de diferentes grupos de Melastomataceae. Ilustraciones tomadas de Wilson (1950). **A**, *Arthrostemma grandiflorum* Markg. (opositipétalo); **B**, *Tibouchina semidecandra* (Shr. & Mart.) Cogn. (opositipétalo); **C**, *Microlícia fulva* (Speng.) Cham. (opositipétalo); **D**, *Comolia vernicaefolia* Benth. (opositipétalo); **E**, *Ernestia cuadrisetosa* Berg. (opositipétalo); **F**, *Rhexia virginica* L.; **G**, *Adelobotrys ciliata* (Naud.) Triana; **H**, *Axinaea lepidota* (Benth.) Triana (opositipétalo); **I**, *Graffenrieda limbata* Triana; **J**, *Huberia semiserrata* DC; **K**, *Salpinga margaritacea* Triana; **L**, *Bellucia weberbauerii* Cog.; **M**, *Miconia dodecandra* Cogn.; **N**, *Blakea repens* (R. & P.) D. Don. Nota: El círculo punteado representa las estructuras homólogas del ápice del filamento.

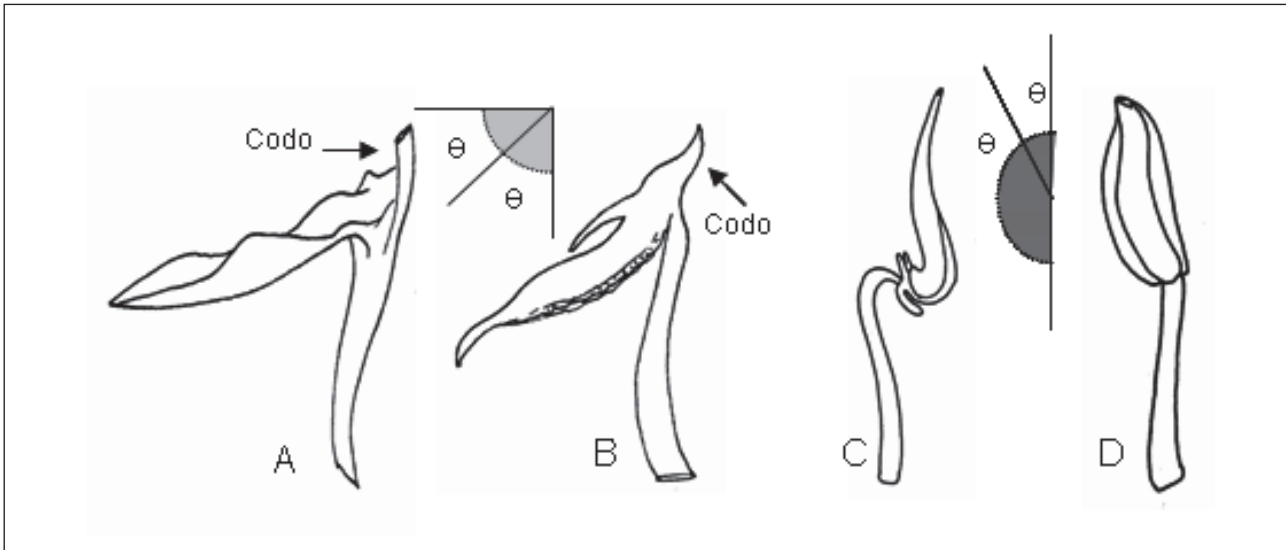
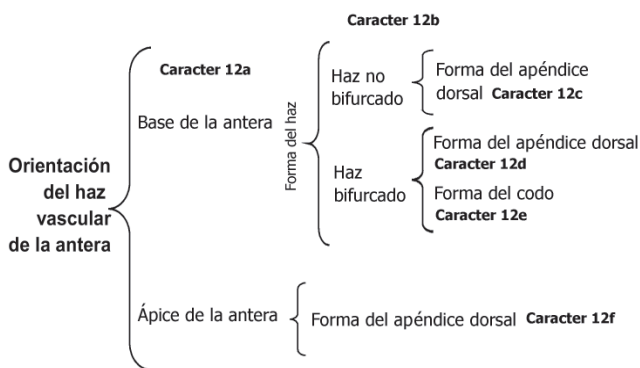


Figura 5. Caracter 10. Tipos de disposición de filamento-antera en la tribu Merianieae. **A,B**, estambre no geniculado, antera en ángulo agudo a recto con respecto al filamento; **C, D**, estambre geniculado, antera dispuesta en ángulo de 180° o no recto con respecto al filamento.

orientados plenamente hacia la base de la antera y otros, como en *Adelobotrys*, orientados hacia el ápice. Considerando esta variación, los caracteres del apéndice conectival dorsal se abordan de acuerdo al siguiente esquema:



Los siguientes son los caracteres del esquema anterior y sólo se establecen para los estambres opositipétalos.

Caracter 12a. Conectivo dorsal - Orientación del haz vascular:

- 0 *Hacia el ápice de la antera.* *Adelobotrys* en general se caracteriza por este tipo de orientación y este caracter se puede asociar con anteras esbeltas con el dorso del conectivo delgado, el apéndice cilíndrico alargado cerca del ápice del filamento, y codo del ápice del filamento corto (Figura 6A).

- 1 *Hacia la base de la antera.* Los estambres no geniculados con este caracter generalmente tienen el conectivo engrosado en el dorso o el codo del ápice del filamento muy subulado como en *Graffenrieda*; el grupo asociado a *M. tomentosa* (Cogn.) Wurdack es una excepción, ya que no presenta ambos aspectos morfológicos, y en este caso las tecas son seudore-supinadas. En los estambres geniculados, como en *Huberia*, es más fácil de establecer este caracter considerando sólo el aspecto externo de la antera (la orientación del filamento dorsal) (Figura 6B-I).

Caracter 12b. Conectivo dorsal - Forma del haz vascular:

- 0 *Conspicuamente bifurcado.* Aquí se consideran múltiples especies de *Meriania* y *Centronia* (Figuras 6C, 6E, 6G, 6H, 6I). En estambres no geniculados este caracter también se puede aplicar pero difícilmente se puede asociar a una morfología externa del conectivo.
- 1 *Sin bifurcación conspicua.* Aquí se considera a *Axinaea* (Figura 6B), *Graffenrieda* (Figura 6D), algunas especies de *Meriania* (Figura 6F), *Huberia* y *Pachyloma*. En *Axinaea* es posible encontrar un haz muy ramificado dendríticamente (Wilson, 1950), pero los brazos de ramificación no son conspicuos.

Caracter 12c. Conectivo dorsal - Forma del apéndice

Para estambres con el haz orientado hacia la base de la antera y con el haz vascular no bifurcado:



Figura 6. Representación de cortes seccionales de estambres opositipétalos y opositisépalos en los principales géneros de la tribu Meranieae. Línea discontinua representa el haz vascular. **A-H:** estambres opositipétalos; **I:** Estambre opositisépalo. **A,** *Adelobotrys hoyosii* Wurdack (*H. Mendoza 16884 FMB*); **B,** *Axinaea macrophylla* Triana (*H. Mendoza 16719 FMB*); **C,** *Centronia dichromantha* L. Uribe (*H. Mendoza 17376 FMB*); **D,** *Graffenrieda caryophylla* Triana (*B. Maguirre 4159 COL*); **E,** *Meriania phlomoides* (Triana) Almeda (*H. Mendoza 17303 FMB*); **F,** *Meriania pastazana* Wurdack (*C. González 961 COL*); **G,** *Meriania peltata* L. Uribe (*H. Mendoza 16663 FMB*); **H-I,** *Meriania nobilis* Triana (de plantas cultivadas en el Jardín Botánico de Bogotá).

- 0 *Globoso* (como en *Axinaea*) (Figura 7A)
- 1 *Subulado* (como en *Graffenrieda*) (Figura 7B)
- 2 *Almohadillado*, manera de almohadilla corta (Figura 7C)
- 3 *Filiforme* (como en *Huberia*) (Figura 7D)
- 4 *Linguiforme*, en forma de lengua (Figura 7E)

Caracter 12d. Conectivo dorsal - Forma del apéndice

Para estambres con el haz orientado hacia la base de la antera y con el haz vascular bifurcado:

- 0 *Romo a dentiforme* (Figura 7F)
- 1 *Subulado* (Figura 7G)
- 2 *Bífido* (Figura 7H)
- 3 *Cilíndrico* (Figura 7I)

Caracter 12e. Conectivo dorsal - Forma del codo

Para estambres con el haz bifurcado y orientado hacia la base de la antera. En taxones con este caracter el conectivo dorsal es complejo y por eso se separa la forma del codo de la forma del apéndice conectival del caracter anterior. Aplica sólo a estambres no geniculados, ya que en éstos es donde se presenta el codo del ápice del filamento:

- 0 Conspicuamente *subulado* (como en *Centronia dichromantha* L. Uribe) (Figura 7K)
- 1 *Truncados e irregularmente rugosos o dentiformes* (como en *Meriania tomentosa* y *M. phlomoides* (Triana) Almeda) (Figura 7J)

Caracter 12f. Conectivo dorsal - Forma del apéndice

Para estambres con el haz vascular orientado hacia el ápice de la antera (como en *Adelobotrys*):

- 0 *Cilíndrico a subulado* (Figura 7L)

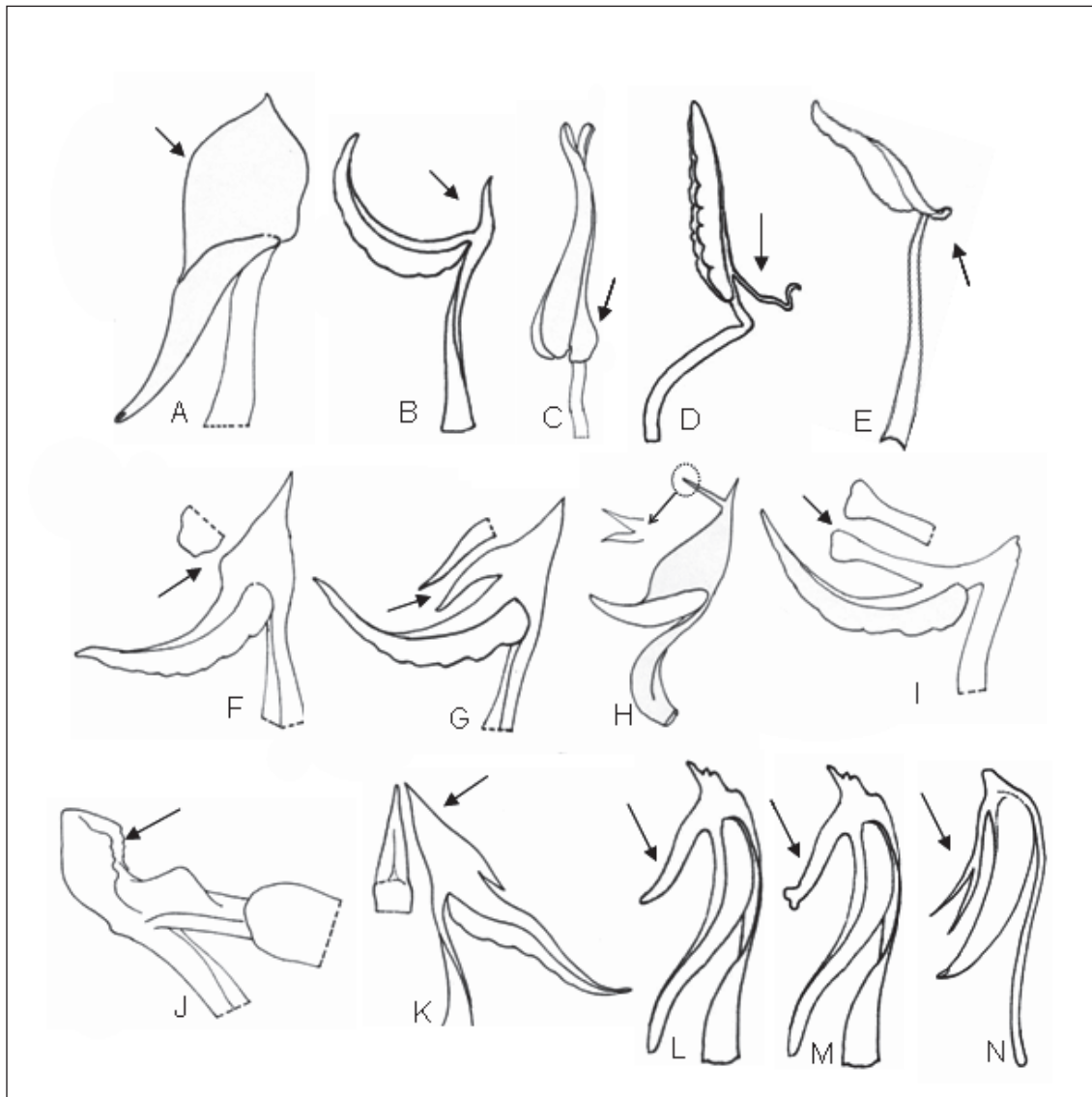


Figura 7. Caracteres del conectivo dorsal de la antera en estambres opositipétalos en géneros de la tribu Meranieae. **A-E,** Caracter 12c; **A,** apéndice globoso (*Axinaea*); **B,** subulado (*Graffenrieda*); **C,** a manera de almohadilla (*Tessmannianthus*); **D,** filiforme (*Huberia*); **E,** linguiforme (*Neblinantha*); **F-I,** Caracter 12d; **F,** apéndice romo o dentiforme (*Meriania*); **G,** subulado (*Meriania*); **H,** bifido (*Meriania*); **I,** cilíndrico (*Adelobotrys*); **J-K,** Caracter 12e; **J,** codo del ápice del filamento truncado e irregular (en forma de tacón de zapato) (*Meriania*); **K,** de forma subulada (*Centronia*); **L-M,** Caracter 12f; **L,** apéndice subulado (*Adelobotrys*); **M,** ensanchado en el ápice (*Adelobotrys*); **N,** bifido (*Adelobotrys*).

- 1 *Cilíndrico ensanchado en el ápice*, algunas veces levemente bifido (Figura 7M)
- 2 *Conspicuamente bifidos en el ápice*, ramas subuladas (Figura 7N)

En síntesis se puede decir que el conectivo dorsal en Meranieae siempre presenta un haz vascular, por lo que la presencia de apéndices dorsales es un buen carácter para la tribu. Estos apéndices pueden ser sencillos o complejos

y dependen de la forma y orientación del haz vascular que los sustenta. Los anteriores seis caracteres abarcan la mayor parte de la variabilidad observada en la tribu para estambres opositipétalos, y es posible aplicarlos tanto a estambres geniculados como no geniculados. En la mayoría de las especies los caracteres del haz vascular se infirieron considerando una morfología externa; en estos casos se colocó un “?” al lado del número del estado (Apéndice 1). Esto quiere decir que, aunque se logró codificar

para la mayoría de las especies, es necesario realizar estudios más detallados de forma y orientación del haz vascular del conectivo.

En este trabajo no se abordaron caracteres del apéndice dorsal en estambres opositisépalos y forma del conectivo ventral en ambos verticilos estaminales. Estos caracteres son muy importantes en el género *Tessmannianthus*, pues los estambres opositisépalos son los de mayor tamaño y presentan apéndices ventrales conspicuos y no tienen apéndices dorsales. En toda la tribu, sólo se documentan apéndices ventrales en estambres opositipétalos en *Pachyloma*, en donde se desarrollan dos lóbulos subulados cortos en la base de la antera. *Pachyloma* es un género mal ubicado en Merianieae, pues además de presentar diferencias notables en caracteres de los estambres, presenta semillas subcoqueadas a cocleadas de paredes muy ornamentadas, caracteres ausentes en Merianieae.

La función del apéndice conectival dorsal aun no se conoce ni se ha estudiado con detalle. **Renner** (1989) menciona que en algunas especies tiene la función de secretar olores o como plataforma para el aterrizaje de los insectos visitantes. En el trabajo de **Varasin et al.** (2008), se encontró que en *Meriania tomentosa* y *M. phlomoides* los apéndices son nectaríferos. Las observaciones en campo muestran que con mucha frecuencia estas estructuras son comidas por los insectos visitantes, por lo que consideramos que estos apéndices, en los principales géneros de Merianieae de corolas no tubulares, tienen la función de ofrecer tejidos alimenticios a los insectos.

Caracter 13. Lugar de conexión de las tecas y el conectivo

En Merianieae el conectivo de la antera regularmente sobresale por el dorso de las tecas y no se observa por el vientre de éstas. Pero hay un grupo de *Meriania* asociado a *M. tomentosa* en el cual las tecas se separan ampliamente, el conectivo las une por su parte media o ventral y regularmente se puede observar por el vientre de las tecas. Algunos autores se refieren a esta condición como anteras pseudoresupinadas. Estados:

- 0 Conectivo uniendo las tecas *cerca o sobre su parte dorsal*. El conectivo es conspicuo sobre el dorso de la antera y no es visible por el vientre de las tecas.
- 1 Conectivo uniendo las tecas *cerca de la parte abaxial y medial* de éstas. Esto ocasiona que las anteras tengan apariencia resupinada como en *Meriania versicolor* y *Meriania tomentosa*.

Caracter 14. Antera - Orientación del poro

Para estambres opositipétalos:

- 0 *Ventral*
- 1 *Dorsal*
- 2 *Apical* o cuando difícilmente se puede definir su orientación

Este caracter también fue planteado por **Penneys** (2007) con estados similares.

Caracter 15. Antera - Orientación del poro

Para estambres opositisépalos:

- 0 *Ventral*
- 1 *Dorsal*
- 2 *Apical* o cuando difícilmente se puede definir su orientación

En la mayoría de las flores examinada en botón y antes de la antesis mostraron anteras cerradas. En algunos casos se encontraron flores en proceso de antesis o recién abiertas en donde aun el poro de la antera no se había desarrollado. Esta apertura en la mayoría de los casos evaluados se desarrolló durante la antesis y su orientación está plenamente asociada a la orientación del estilo. En la mayoría de las especies de *Meriania* y *Centronia*, en donde las anteras son sigmoides o rectas, el poro se orientó dorsalmente hacia el lado donde se encontraba el estilo. Por otro lado, en *Graffenrieda*, la gran mayoría de especies presentaron anteras muy arqueadas hacia el dorso y el poro de la antera se orientó ventralmente justo en dirección del estilo.

La orientación del poro en estambres opositipétalos es posible considerarlo como un buen caracter para separar a *Meriania* de *Graffenrieda* si se depura el primer género, pero no es posible considerarlo como caracter diagnóstico de las especies actuales de *Centronia*.

Caracter 16. Antera - Forma

Se establecieron tres estados en cuanto a la forma de la antera en su conjunto:

- 0 *Subulada* (se adelgaza hacia el ápice)
- 1 *Oblonga u oblongo-obovada*
- 2 *Oblongo-lineal*

Caracter 17. Antera – Apariencia externa de las paredes de las tecas

En tres especies de *Meriania* procedentes de Bolivia se encontró que las tecas son fuertemente ruminadas, a diferencia del resto de la totalidad de las especies consideradas en este estudio. Estados:

- 0 Tecas con *paredes ruminadas*
- 1 Tecas con *paredes lisas*

En Melastomataceae, las tecas ruminadas hasta ahora sólo se conocen en varias especies de los géneros *Chaetostoma* DC. y *Microlicia* D. Don de Brasil y corresponde a un fenómeno de proliferación de tabiques internos que origina anteras multiesporangiadas (Baumgratz *et al.*, 1996). Aunque no es concluyente, las tecas ruminadas en las tres especies de *Meriania* posiblemente corresponden a este mismo fenómeno, siendo la primera vez que se documenta para Meranieae.

Variación de caracteres en la tribu y dentro de los géneros

Los caracteres del cáliz y los estambres mostraron un comportamiento irregular dentro de los géneros considerados en Meranieae (Tablas 2 y 3). En algunos casos un carácter fue estable para un género pero no para otros. Se puede decir que Meranieae, con los géneros actuales, presenta flores diplostémonas y dos grupos de géneros: los que tienen estambres no geniculados (cinco géneros y el

80% de las especies) y los que tienen estambres geniculados (10 géneros y el 20% de las especies). El 41% de las especies de la tribu presentan estambres dimórficos; de éstos, en el 77% los estambres mayores son los opositipétalos. Todos los géneros, excepto *Phainantha*, presentan apéndices dorsales; ninguno de los géneros de la tribu mostró apéndices ventrales en los estambres opositipétalos. Predomina la orientación hacia la base de la antera del haz vascular asociado al conectivo dorsal de la antera. Se encontraron caracteres excepcionales como la separación de las tecas en el ápice y las tecas ruminadas.

Las siguientes son las variaciones encontradas para los géneros más diversificados.

Adelobotrys

El cáliz en este género se caracteriza por no presentar lóbulos evidentes, no desarrollan caliptras y el diente dorsal puede variar entre desarrollado a inexistente. En la totalidad de las especies se presenta un dimorfismo leve o fuerte entre verticilos de estambres. Los estambres mayores son los opositipétalos; el poro de la antera en los estambres opositipétalos se localiza en la parte dorsal y en los opositisépalos varía entre apical y ventral. El conectivo dorsal se caracteriza por un codo del ápice del filamento muy corto, anteras esbeltas y haz vascular del conectivo orientado hacia el ápice de la antera. El desarrollo de un apéndice dorsal conspicuo y alargado es otro carácter constante. No todas las especies evaluadas presentaron el ápice bifido del apéndice, encontrándose variación en el grupo de *A. hoyosii*

Tabla 2. Síntesis de la variación de los caracteres del cáliz en la tribu Meranieae.

Genero	Caracter 0					Carácter 1				Carácter 2				Carácter 3			4		Porcentaje Evaluado
	0	1	2	3	Pol	0	1	2	Pol	0	1	2	Pol	0	1	2	0	1	
<i>Adelobotrys</i>	4	89	4		3	25	46	18	11	100	-	-	-	-	-	-	-	-	88
<i>Axinaea</i>	3	92	3		3	3	33	46	18	67	33	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Behuria</i>																			
<i>Bisglaziovía</i>	100					100				-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Centronia</i>				100			6	94			38	63		6	13	81	100		100
<i>Dolichoura</i>		50			50		50		50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Graffenrieda</i>	2	6	52	32	8	24	8	67		13	49	18	18		11	89	50	50	91-93
<i>Huberia</i>		100				100				-	-	-	-	-	-	-	-	-	56
<i>Meriania</i>	6	43	32	13	5	35	29	30	6	38	53			36		64	91	9	90
<i>Merianthera</i>			67	33				100		33	67				100			100	100
<i>Neblianthera</i>	100							100		-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Ochtheophilus</i>	100					100				-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Pachyloma</i>		100					67	33		-	-	-	-	-	-	-	-	-	75
<i>Phainantha</i>		20		80			100				100				100			100	100
<i>Tessmannianthus</i>	50	17	33				33	67		100				-	-	-	-	-	86

Notas: Los datos de la matriz corresponden al porcentaje de especies evaluadas dentro de cada estado de carácter. Caracteres con polimorfismo se adicionan en la columna (Pol).

Tabla 3. Síntesis de la variación de caracteres de los estambres en la tribu Merianieae. Nota: Los datos de la matriz corresponden al porcentaje de especies evaluadas dentro de cada estado de caracter. Caracteres con polimorfismo se adicionan en la columna (Pol).

Género	5		6		7			8			9		10		11			Pol
	0	1	0	1	0	1	2	0	1	2	0	1	0	1	0	1	2	
<i>Adelobotrys</i>	100	-	-	-	14	86	-	100	-	-	-	100	100	-	-	-	-	-
<i>Axinaea</i>	100	-	-	-	13	87	-	100	-	-	-	100	100	-	-	-	-	-
<i>Behuria</i>	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-
<i>Bisglaziovía</i>	100	-	-	-	100	-	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-
<i>Centronia</i>	94	6	-	100	93	7	-	100	-	-	-	100	100	-	-	-	-	-
<i>Dolichoura</i>	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	-	-	-	-
<i>Graffenrieda</i>	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-
<i>Huberia</i>	100	-	-	-	100	-	-	100	-	-	-	100	100	-	-	-	-	-
<i>Meriania</i>	100	-	-	-	31	31	38	79	2	19	100	100	100	-	-	-	-	-
<i>Merianthera</i>	100	-	-	-	-	100	-	100	-	-	-	100	100	-	-	-	-	-
<i>Neblinantha</i>	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	-	-	-	-
<i>Ochthephilus</i>	100	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-
<i>Pachyloma</i>	100	-	-	-	50	50	-	?	?	?	-	-	100	-	-	-	-	100
<i>Phainantha</i>	100	-	-	-	100	-	-	100	-	-	-	100	100	-	-	-	-	100
<i>Tessmannianthus</i>	100	-	-	-	-	100	-	100	-	-	100	100	100	100	-	-	-	-

Género	12a		12b		12c				12d				12e		12f			13		
	0	1	0	1	0	1	2	3	4	0	1	2	3	0	1	0	1	2	0	1
<i>Adelobotrys</i>	100	-	100?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38	8	54	100	-
<i>Axinaea</i>	100	-	100	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
<i>Behuria</i>	100	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bisglaziovía</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Centronia</i>	100	44	56	-	100	-	-	-	-	18	82	-	-	91	9	-	-	-	94	6
<i>Dolichoura</i>	100	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Graffenrieda</i>	100	2	98	-	100	-	-	-	-	*	-	-	-	*	-	-	-	-	-	100
<i>Huberia</i>	100	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Meriania</i>	22	78	58	42	-	100	-	-	-	62	32	3	3	57	43	31	69	-	72	28
<i>Merianthera</i>	100	-	100?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	67	33	-	100
<i>Neblinantha</i>	100	-	100?	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Ochthephilus</i>	100	-	?	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Pachyloma</i>	100?	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Phainantha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
<i>Tessmannianthus</i>	100?	-	?	-	-	100?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100

Género	14				15				16				17		Porcentaje Evaluado
	0	1	2	Pol	0	1	2	Pol	0	1	2	Pol	0	1	
<i>Adelobotrys</i>	-	-	-	-	19	19	63	-	100	-	-	-	-	100	100
<i>Axinaea</i>	-	100	-	-	-	-	100	-	100	-	-	-	-	100	100
<i>Behuria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bisglaziovía</i>	100	-	-	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	100	100
<i>Centronia</i>	20	66	10	10	19	69	12,5	-	94	6	-	-	-	100	100
<i>Dolichoura</i>	50	-	50	-	50	-	50	-	100	-	-	-	-	100	100
<i>Graffenrieda</i>	87	-	11	2	87	-	11	2	94	-	6	-	-	100	87-89
<i>Huberia</i>	100	-	-	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	100	56
<i>Meriania</i>	-	94	6	-	24	61	14	2	100	-	-	-	4	96	74-91
<i>Merianthera</i>	-	-	100	-	50	-	50	-	-	33	67**	-	-	100	100
<i>Neblinantha</i>	-	-	-	100	-	-	-	100	-	100	-	-	-	100	100
<i>Ochthephilus</i>	-	100	-	-	-	100	-	-	100	-	-	-	-	100	100
<i>Pachyloma</i>	100	-	-	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	100	100
<i>Phainantha</i>	100	-	-	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	100	20-100
<i>Tessmannianthus</i>	75	25	-	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	100	57-100

* Solo presente en una especie.

** El polimorfismo en estos grupos considera dos caracteres presentes en un estambre o una misma flor y no a variaciones entre individuos.

Wurdack y *A. antioquiensis* Wurdack, con ápices redondeados o engrosados. Estas últimas especies no constituyen el grupo de *Adelobotrys sensu stricto* de acuerdo con Schulman & Hyvonen (2003) y las comparaciones en este trabajo indican que se asocian a las especies de *Meriania* de la Mata Atlántica de Brasil.

Axinaea

En este género hay poca variación en los caracteres del cáliz y los estambres. En general predominan los cálices truncados, nunca presenta caliptra y el diente dorsal es inexistente o levemente desarrollado. Predominan los estambres levemente dimórficos por condiciones de longitud del filamento; el apéndice conectival siempre es globoso. Los estambres opositipétalos son más largos. En una especie, *A. fallax* Gleason, el apéndice no es tan ensanchado como las otras especies y al parecer comparte más caracteres con *Meriania*.

Centronia

La circunscripción tradicional de este género comprende caliptras circuncísiles y estambres con poro ventral (Wurdack, 1973); no obstante, se encontraron variaciones e inconsistencia de estos caracteres que explica los problemas de circunscripción con taxones cercanos como *Graffenrieda* y *Meriania* mencionados por Wurdack (1973) y Almeda (1993).

Todas las especies del género presentan caliptras; no obstante, la forma del ápice es variable, al igual que el tipo de dehiscencia (Tablas 2 y 3). La orientación del poro, que se ha utilizado clásicamente para separar este género de *Meriania*, resultó ser polimórfico, pues el 67% de sus especies presentaron poros dorsales, el 26% ventrales y cerca del 7% apicales. *Centronia* es el único género en Meranieae con un taxón con flores haplostémonas y con caracteres que se asocian al género *Wurdastom* por la presencia de ovario ínfero y tricomas barbelados.

Respecto a la forma del conectivo dorsal de la antera se encontraron dos grupos de especies: el que tiene el haz del conectivo dorsal no bifurcado como en *Graffenrieda*, y un grupo en donde el haz es bifurcado como en algunas especies de *Meriania*. Estas variaciones e inconsistencias en los caracteres diagnósticos son un indicio de que *Centronia* no es un grupo natural y amerita su evaluación filogenética.

Graffenrieda

Este género fue variable en caracteres del cáliz pero homogéneo en caracteres de los estambres (Tablas 2, 3). Predominan los cálices subcaliptrados y caliptrados, sin dientes dorsales y con dehiscencia irregular. Los estambres siempre

son isomórficos y se encontraron apéndices dorsales sencillos excepto por una especie, *G. caudata*. Los estambres tienen una forma similar en la mayoría de las especies evaluadas, por lo que con su apariencia fácilmente se puede reconocer el género: filamento con "codo" subulado, anteras subuladas curvas hacia el dorso y con poro ventral o apical. Con frecuencia se encuentra una pequeña fracción en la parte basal del conectivo libre de las tecas.

Meriania

Este género fue ampliamente variable en caracteres del cáliz y de los estambres (Tablas 2, 3). En el género predominan los cálices truncados, pero presenta todos los estados de carácter documentados para esta estructura excepto por la dehiscencia circuncísil de las caliptras.

De caracteres de los estambres, se encuentra en proporciones similares del número de especie el isomorfismo, el dimorfismo leve y el dimorfismo fuerte. También se encontró amplia variabilidad en los apéndices dorsales, encontrándose un grupo con anteras y conectivo muy similar al de *Adelobotrys*, y otro grupo con estambres con el haz vascular dividido y orientado hacia la base de la antera. En el 96% de los taxones evaluados, en los estambres opositipétalos el poro se orienta dorsalmente. En taxones con dimorfismo estaminal predominan los estambres mayores opositipétalos. Este es el único género que presentó variaciones en caracteres excepcionales como la pseudore-supinación de las tecas y anteras ruminadas. También se presentaron taxones con tecas divergiendo en el ápice. Igual como sucede en *Centronia*, esta variación es indicio de que *Meriania* no es un grupo natural y amerita una evaluación filogenética.

Agradecimientos

Este proyecto (Núm. 201010011273) contó con la financiación de la Dirección de Investigación (DIB) de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá a quien expresamos nuestro agradecimiento. Del mismo modo, nuestros sinceros agradecimientos a las siguientes instituciones por la ayuda prestada para el desarrollo de este trabajo: Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia; Instituto Alexander von Humboldt; Field Museum de Chicago; los herbarios COL, FMB, CUVC, HUQ, CAUP, QCA, QCNE, MO, F, NY, US. A los colegas Fabián Michelangeli, Carmen Ulloa, Corine Vriecendrop, Tyana Wachter, Robin Foster, William Ariza, Iván Gil, Wilson Quishpe, Gorky Villa y Janet Muñoz quienes contribuyeron de forma variada, sumistrando imágenes, ejemplares o facilitando el apoyo logístico. A Fernando Alzate, Carlos Parra y a dos evaluadores anónimos por sus valiosas observaciones al manuscrito.

Literatura citada

Considera la literatura citada en el Apéndice 1.

- Almeda, F.** 1981. The Mexican and Central American species of *Adelobotrys* (Melastomataceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**(1): 204-212.
- _____. 1984. New and noteworthy additions to the Melastomataceae of Panama. *Proc. Calif. Acad. Sci.* **43**(17): 269-282.
- _____. 1989. *Tessmannianthus*, an arborescent genus of Melastomataceae new to Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **76**(1):1-6.
- _____. 1990. A third species of *Tessmannianthus* (Melastomataceae: Merianieae) from Panama. *Brittonia* **42**(1):7-11.
- _____. 1993. An evaluation of the Mesoamerican species of *Meriania* (Melastomataceae: Merianieae). *Proc. Calif. Acad. Sci.* **48**(7):141-152.
- _____. 1994. *Arthrostemma primaevum* (Melastomataceae): a new species endemic to southeastern Mexico. *Brittonia* **46**:75-80.
- Baumgratz, J. F. A.** 1999. Duas novas espécies de *Huberia* DC. (Melastomataceae) para o Brasil. *Rodriguésia* **50**(76/77):39-47.
- _____. 2004. Sinopse de *Huberia* DC. (Melastomataceae: Merianieae). *Rev. Brasil. Bot.* **27**(3):545-561.
- _____, **M. L. D. R. Souza, E. M. Woodgyer & E. M. Nic Lughadha.** 1996. Polysporangiate anthers: described for the first time in Melastomataceae. *Kew Bull.* **51**(1):133-144.
- _____, **M. L. D'ElRei Souza & R. dos Anjos M. Tavares.** 2004. *Bizglaziovia* Cogn. (Merianieae, Melastomataceae): Considerações taxonômicas e biogeográficas. *Bradea* **10**(2): 75-80.
- _____, **M. L. D'ElRei Souza & R. dos Anjos M. Tavares.** 2007. Melastomataceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brasil. I – Tribos Bertoloieae, Merianieae e Microlicieae. *Rodriguésia* **58**(4):797-822.
- Becquer, E. R.** 2008. Taxonomía y filogenia del género *Pachyanthus* (Melastomataceae: Miconieae). Universidad de la Habana, Jardín Botánico Nacional, Cuba. Tesis de Doctorado.
- Brade, A.C.** 1935. Melastomataceae Novae. *Arq. Inst. Biol. Veg.* **2**(1):13-18.
- _____. 1956. Melastomataceae Novae IV. *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* **14**:213-240.
- _____. 1958. Melastomatáceas novas de região amazônica. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. Rio de Janeiro. Pags. 12-16.
- _____. 1959. Melastomataceae Novae VI. *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* **16**:7-16.
- Brako, L. & J. L. Zarucchi** 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **45**:1-1286.
- Calderón, E. & H. Mendoza.** 2000. Melastomatáceas de los géneros *Axinaea*, *Blakea*, *Castratella*, *Centronia*, *Killipia*, *Meriania*, *Monochaetum*, *Ossaea* y *Tibouchina* en Colombia. *Biota Colomb.* **1**(3):336-357.
- Chiavegatto, B. & J. F. A. Baumgratz.** 2008. *Meriania* (Melastomataceae; Merianieae) no Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* **59**(4):899-913.
- Clausing, G. & S. Renner.** 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *Amer. J. Bot.* **88**(3):486-498.
- Cogniaux, A.** 1886. Melastomataceae. En C. F. P de Martius (ed.), *Fl. Bras.* **14**(4): 13, pl. 3, f.2.
- _____. 1891. Melastomatacées. (p 425). En: de Candolle (ed.), *Monogr. Phan.* **7**. Paris.
- _____. 1908. Melastomataceae peruviana. Pas 131-148. En: Ign. Urban (edit.). *Plantae novae andinae imprimis Weberbauerianae IV. Systematik, Pflanzengeschichte.*
- Cotton, M. E.** 2003. A taxonomic revision of the genus *Axinaea* Ruiz & Pav. (Melastomataceae). Tesis de M.Sc. Departamento de Botánica Sistemática Universidad de Aarhus, Dinamarca.
- _____, **R. W. Bussmann & P. Lozano.** 2004. Three new Ecuadorian species of *Axinaea* (Melastomataceae). *Nord. J. Bot.* **23**:49-55.
- Darwin, C.** 1862. Letter to Asa Gray, 22 January. Disponible en URL: <http://www.darwinproject.uk/con-tent/28/38>
- De Pinna, M. C.** 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistic* **7**:367-391.
- Don, D.** 1823. An Illustration of the natural family of plants called Melastomataceae. *Mem. Wern. Nat. Hist. Soc. Edinburgh.*
- Fritsch, P. W., F. Almeda, S. Renner, A. B. Martins & B. C. Cruz.** 2004. Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *Amer. J. Bot.* **91**(7):1105-1114.
- Forbes, H.** 1882. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. *Nature* **26**:386.
- Foster, R. C.** 1958. A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. *Contr. Gray Herb.* **184**:1-223.
- Gleason, H. A.** 1931. The relationship of certain myrmecophilous melastomes. *Bull. Torrey Bot. Club* **58**:73-85.
- _____. 1932. Some undescribed flowering plants from South America. *Am. Jour. Bot.* **19**:741-742.
- _____. 1936. Seven American melastomes. *Bull. Torrey Bot. Club* **63**:533-537.
- _____. 1939. The genus *Clidemia* in Mexico and Central America. *Brittonia* **3**:97-130.
- _____. 1950. Observations on tropical American melastomes. *Phytologia* **3**(7):345-360.
- Goldenberg, R.** 2000. O gênero *Miconia* Ruiz & Pav. Melastomataceae. I. Listagens analítica. II. Revisão taxonômica da seção *Hypoxanthus* (Rich. ex DC.) Hook. Tesis de Doctorado. Universidad de Campinas, Campinas, Brasil.
- _____, **& A. B. Martins.** 1999. Two new Melastomataceae from São Paulo, Brasil. *Kew Bull.* **54**:465-470.

- _____. & **M. Reginato**. 2006. Sinopse da família Melastomataceae na Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão (N. Ser.)* **19**:31-56.
- _____. & **R. dos Anjos M. Tavares**. 2007. A new species of *Dolichoura* (Melastomataceae) and broadened circumscription of the genus. *Brittonia* **59**(3):226-232.
- _____. **D. S. Penneys, F. Almeda, W. S. Judd & F. Michelangeli**. 2008. Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversifications in a megadiverse neotropical genus. *Inst. J. Plant Sci.* **169**(7):963-979.
- Hokche, O., P. E. Berry & O. Huber (eds)**. 2008. Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Judd, W. S. & J. D. Skean jr.** 1987. Two new species of *Meriania* (Melastomataceae) from Hispaniola. *Syst. Bot.* **12**(3):374-380.
- Luo, Z., D. Zhang & S. S. Renner**. 2008. Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Funct. Ecol.* **22**:794-800.
- _____. **L. Gu & D. Zhang**. 2009. Intrafloral differentiation of stamens in heterantherous flowers. *J. Syst. Evol.* **47**(1): 43-56.
- Lozano, G. & M. Alvear**. 2002. Novedades en *Axinaea* y *Meriania* (Melastomataceae) de Colombia. *Caldasia* **23**(1): 147-152.
- _____. **G. & Becerra de Lozano, N.** 1999a. Los géneros *Allomaieta* y *Cyphostyla* (Melastomataceae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **23**(86): 5-18.
- _____. & **N. Becerra**. 1999b. Notas sobre el género *Centronia* (Melastomataceae) en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **23**:79-83.
- McBride, J. F.** 1941. Melastomataceae - Flora of Peru. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot Ser.* **13**(4/1):327.
- Mendoza, H. & B. Ramírez**. 2006. Guía ilustrada de géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Universidad del Cauca, Bogotá D.C. 288 p. http://www.humboldt.org.co/humboldt/homeFiles/inventarios/publicaciones_inventa.pdf
- Michelangeli, F.** 2000. A cladistic analysis of the genus *Tococa* (Melastomataceae) based on morphological data. *Syst. Bot.* **25**(2):211-234.
- Muller, H.** 1881. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. *Nature* **24**:307-308.
- Penneys, D. S.** 2007. Phylogeny and character evolution in the Blakeaceae (Melastomataceae). Tesis de Doctorado, University of Florida. 176 pag.
- Renner, S.** 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **76**(2): 496-518.
- _____. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nord. J. Bot.* **13**(5):519-550.
- _____. **F. Almeda & E. Cotton**. 1999. Melastomataceae. Pags. 561-585. En: P. M. Jørgensen & S. Leon-Yáñez (eds). *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. Missouri Botanical Garden.
- Schulman, L.** 2003. A geo-ecologically specialized new species of *Adelobotrys* (Melastomataceae: Merianieae) from Peruvian Amazonia. *Kew Bull.* **58**:459-466.
- _____. 2008. *Adelobotrys atlantica* (Melastomataceae: Merianieae): the first species of *Adelobotrys* from Brazil's Mata Atlântica. *Kew Bull.* **63**:457-461.
- _____. & **J. Hyvonen**. 2003. A cladistic analysis of *Adelobotrys* (Melastomataceae) based on morphology, with notes on generic limits within the Tribe Merianieae. *Syst. Bot.* **28**(4):738-756.
- Tavares, R. dos Anjos M.** 2005. Revisão taxonômica do gênero *Behuria* Cham. (Melastomataceae; Merianieae). Tesis de M.SC. Universidad Federal de Rio de Janeiro, Museo Nacional, Rio de Janeiro, Brasil.
- _____. **J. F. A. Baumgratz & R. Goldenberg**. 2008. A new species of *Behuria* Cham. (Melastomataceae: Merianieae) from Brazil. *Bot. J. Linn. Soc.* **158**:489-492.
- Todzia, C. A. & F. Almeda**. 1991. A revision of *Tibouchina* section *Lepidotae* (Melastomataceae: Tibouchineae). *Proc. Calif. Acad. Sci.* **47**:175-206.
- Triana, J.** 1871. Les Melastomacées. *Trans. Linn. Soc. London, Bot.* **28**: 1-188.
- Ulloa, C. & D. Neill**. 2006. *Phainantha shuariorum* (Melastomataceae), una especie nueva de la Cordillera del Condor, Ecuador, disyunta de un género guayanés. *Novon* **16**:281-285.
- _____. **D. F. Fernández & D. Neill**. 2007. *Meriania aurata* (Melastomataceae), una nueva especie de los Llangates, Ecuador. *Novon* **17**:525-528.
- _____. & **J. Homeier**. 2008. *Meriania franciscana* (Melastomataceae), una especie nueva de los Andes de Ecuador. *Anales Jard. Bot. Madrid* **65**(2):383-387.
- Uribe, L.** 1962. Sertula Florae Colombiae V. *Caldasia* **8**(3):532.
- _____. 1969. Sertula Florae Colombiae XI. *Caldasia* **10**(48): 293-295.
- Varassin, I. G., D. Penneys & F. Michelangeli**. 2008. Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Ann. Bot.* **102**:899-909.
- Wallnöfer, B.** 1996. A revision of the genus *Alloneuron* Pilg. and segregation of *Wurdastom* gen. n. (Melastomataceae). *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **98B** Suppl.: 447-462.
- Wilson, C. L.** 1950. Vasculature of the stamen in the Melastomataceae, with some phyletic implications. *Amer. J. Bot.* **37**(6): 431-444.
- W3 Tropicos / Missouri Botanical Garden. Nomenclatural Data Base.** 2009. Available for Internet <URL: <http://mobot.mobot.org/W3T/vast.html>.
- Wurdack, J. J.** 1964. Certamen Melastomataceis VIII. *Phytologia* **9**(7):411-412.
- _____. 1966. Certamen Melastomataceis X. *Phytologia* **13**(20):71-73.

- _____. 1971a. Certamen Melastomataceis XVI. *Phytologia* **21**(2):118-119.
- _____. 1971b. Certamen Melastomataceis XVII. *Phytologia* **21**(6):353-354.
- _____. 1972. Certamen Melastomataceis XX. *Phytologia* **24**(3):197-196.
- _____. 1973. Melastomataceae (Memecylaceae by T. Morley). P 1-819. En: T. Lasser (ed.). *Flora de Venezuela*. No. 8. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- _____. 1975. Certamen Melastomataceis XXIV. *Phytologia* **31**(6):492.
- _____. 1976a. Endemic Melastomataceae of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Brittonia* **28**(1):138-143.
- _____. 1976b. Certamen Melastomataceis XXV. *Phytologia* **35**(1):5-6.
- _____. 1979. Certamen Melastomataceis XXX. *Phytologia* **43**(4):339-340.
- _____. 1980a. Melastomataceae. En: G. Harling & B. Sparre (eds.). *Flora of Ecuador*. No. 13. Univ. Göteborg & Riksmuseum, Stockholm.
- _____. 1980b. Certamen Melastomataceis XXXI. *Phytologia* **45**(4):324-325.
- _____. 1984. Certamen Melastomataceis XXXVII. *Phytologia* **55**(3):133-134.
- _____. 1987a. Notes on Melastomataceae of the Guianas. *Brittonia* **39**(2):159-264.
- _____. 1987b. A new *Meriania* from Serra Aracá. *Acta Amazoniaca* **16/17**:223-224.
- _____. 1989. Una nueva especie colombiana de *Tesmanianthus*. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **27**(65):247-248
- _____. 1993. Melastomataceae. *Flora of the Guianas. Series A Phanerogams* **13**:3-301.
- _____. & S. Renner. 1993. Melastomataceae. Pags. A. R. A. Görts – van Rijn. *Flora of the Guianas. Fascículo 13*. Koeltz Scientific Books. Alemania.

Recibido: septiembre 31 de 2009.

Aceptado para su publicación: mayo 18 de 2010.

Continuación Apéndice 1

Género	Epíteto Específico	Autor	Estambre												Emparejamiento o referencias	Referencia del nombre											
			Cáliz			5	6	7	8	9	10	11	12a	12b			12c	12d	12e	12f	13	14	15	16	17		
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12a	12b	12c	12d	12e	12f	13	14	15	16	17		
<i>Merianthera</i>	<i>spoliif</i>	(Glaz. & Cogn.) Wurdack	100	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	2	0	2	2	0	2	1884	
<i>Merianthera</i>	<i>paliflora</i>	Kuhlmann	90	3	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	0	2	Wurdack & Renner 1993	
<i>Nebelianthera</i>	<i>curticornis</i>	Wurdack	100	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	Hochste et al. 2008	
<i>Ochthephloa</i>	<i>repentans</i>	Wurdack	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Pachyloha</i>	<i>coriacea</i>	DC.	100	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Pachyloha</i>	<i>huberiflora</i>	(Naudin) Triana	100	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Pachyloha</i>	<i>pustillum</i>	Wurdack	100	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Pachyloha</i>	<i>setosum</i>	Wurdack	100	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Phaianthera</i>	<i>laeflora</i>	(Triana) Gleason	81	3	2	2	2	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Wurdack 1973	
<i>Phaianthera</i>	<i>maguirei</i>	Wurdack	81	3	2	2	2	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Phaianthera</i>	<i>myricoides</i>	Wurdack	81	3	2	2	2	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Phaianthera</i>	<i>shuenianum</i>	C. Ulloa & D.A. Neill	90	3	2	2	2	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hochste et al. 2008	
<i>Phaianthera</i>	<i>steyermarkii</i>	Wurdack	90	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Ulloa & Neill 2006	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>calcaratus</i>	(Gleason) Wurdack	71	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	J. Steyermark 10884 (Tipo US), Gleason & Wurdack nota ined.	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>caninus</i>	Almeida	100	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	Wurdack 1975	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>cepaensis</i>	Wurdack	76	2	2	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	Almeida 1959	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>cardifolius</i>	Almeida	100	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Renner et al. 1999	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>gordonii</i>	Almeida	100	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Almeida 1990	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>heterostemon</i>	Markgr.	43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Almeida 1989	
<i>Tessmannianthus</i>	<i>quadridomus</i>	Wurdack	100	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Renner et al. 1999	
Miconiteae																											
<i>Miconia</i>	<i>bubalina</i>	(D. Don) Naudin	100	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	H. Mendoza 1941 (FMB)
<i>Miconia</i>	<i>dodecandra</i>	Cogn.	100	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	J. Cuatrecasas 13069 (COL)
<i>Clethra</i>	<i>epiphytica</i>	(Triana) Cogn.	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C. Bonacas 6441 (FMB)
<i>Clethra</i>	<i>dentata</i>	D. Don	100	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	H. Mendoza 2161 (FMB)
Melastomeae																											
<i>Tibouchina</i>	<i>leptóloa</i>	(Bonpl.) Bail.	100	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	J. Luleyn 7171 (COL)
<i>Tibouchina</i>	<i>triflora</i>	Gleason	100	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	H. Mendoza 13238 (FMB)
Cypostyleae																											
<i>Albomaieta</i>	<i>caucana</i>	Lozano	100	3	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	C. Alvarez 90 (Helspe COL)
<i>Albomaieta</i>	<i>ebojocarsina</i>	Lozano	100	3	2	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L. Albert de Eozobar 6378 (Hobolpo COL)
<i>Albomaieta</i>	<i>grandiflora</i>	Gleason	100	3	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	OR 15396 (COL)
<i>Albomaieta</i>	<i>hisida</i>	(Gleason) Lozano	100	3	1/2	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	A. Rojas 79 (FMB)
<i>Albomaieta</i>	<i>pancurana</i>	Lozano	100	3	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	R. Calleja 4165 (Hobolpo COL)
<i>Albomaieta</i>	<i>stiposa</i>	(Gleason) Lozano	100	3	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	G. Lozano 4994 (COL)
<i>Albomaieta</i>	<i>villosa</i>	(Gleason) Lozano	100	3	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Toro 1038 (Tipo NY)
<i>Albomaieta</i>	<i>zenúfamasana</i>	Lozano	100	3	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	D. Tuberaque 139 (Hobolpo COL)
Tribu incerta																											
<i>Wurdston</i>	<i>bulbata</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	J. Cuatrecasas 2475 (Tipo US)
<i>Wurdston</i>	<i>cuatrecasasi</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	2	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L. Garcia 96 (FMB)
<i>Wurdston</i>	<i>dorri</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L.J. Dorr 6904 (Tipo US)
<i>Wurdston</i>	<i>duleyi</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	2	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T. Kohn 52 (Q.C.N.E.) T. Mallon 10101 (Tipo US)
<i>Wurdston</i>	<i>ecudorensis</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	3	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	H. Mendoza 869 (FMB), G.J. Ziz (FMB)
<i>Wurdston</i>	<i>hexamera</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	3	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Foto Tipo K. von Sieberlein 6338 (US) Gleason & Wurdack nota ined.
<i>Wurdston</i>	<i>snoedonii</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	3	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Foto Tipo K. von Sieberlein 9051 (US) Gleason & Wurdack nota ined.
<i>Wurdston</i>	<i>subglabra</i>	(Wurdack) B. Walp.	100	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	J. Cuatrecasas 1594 (Tipo US)

Notas: *género considerado como una sinonimia de Behuria según Lavares 2005; **En un mismo estambre.

Apéndice 2. Lista de nombres de la tribu Merianieae no incluidos en el apéndice I.

Los nombres de taxones que se listan a continuación corresponden en su mayoría a binomios reconocidos hoy como sinónimos de otros taxones incluidos en el apéndice I. También se incluyen nombres que no cuentan con suficiente información que los respalde y otros no publicados válidamente (nombres de herbario, nombres inválidos, etc.). Se incluyen por último algunos nombres de taxones de los cuales se pudieron observar los tipos o sus fotografías, lo que permitió sugerir algunas sinonimias aún no establecidas formalmente (se coloca probable=). En la lista que se presenta a continuación y para el caso de sinonimias nomenclaturales o taxonómicas, se indica en la columna derecha el nombre correcto aceptado en la actualidad.

Adelobotrys

A. guianensis (DC.) Gleason = *A. adscendens* (Sw.) Triana

A. laxiflora Triana = *Phainantha laxiflora* (Triana) Gleason

A. linearifolia L.Uribe – probable = *A. subsessilis* Gleason

A. multiflora Pilger = *A. adscendens* (Sw.) Triana

Axinaea

A. pupurea Ruiz & Pav. = *Meriania radula* (Benth.) Triana

A. rugosa Ruiz & Pav. = *A. dependens* Pav. ex D.Don

A. speciosa Britton = *Meriania brittoniana* Wurdack

A. tovarii Wurdack = *A. tomentosa* Cogn.

Benevidezia Saldanha & Cogn. = *Behuria* Cham. (Tavares *et al.* 2008)

Caliptrella

C. litoralis Gleason – probable = *Graffenrieda anomala* Triana

Centronia

C. crassiramis (Naudin) Triana = *Meriania crassiramis* (Naudin) Wurdack

C. excelsa (Bonpl.) Triana = *Meriania tomentosa* (Cogniaux) Wurdack

C. grandiflora Standl. = *Meriania grandifolia* (Standl.) Almeda

C. lehmannii Cogn. – sp. inédita

C. phlomoides Triana = *Meriania phlomoides* (Triana) Almeda

C. subrotundifolia Cogn. – sp. inédita = probable = *Axinaea pauciflora* Cogn.

C. tomentosa Cogn. = *Meriania tomentosa* (Cogn.) Wurdack

C. tunguraguae S.F.Blake = *Meriania tomentosa* (Cogn.) Wurdack

Graffenrieda

G. acida Markgr. = *Meriania acida* (Markgr.) Wurdack

G. barahonensis Urban – No se encontraron ejemplares, falta de información

G. boliviensis Cogn. – probable = *G. limbata* (Naudin) Triana

G. brevicealcarata Markgr. = *Miconia jucunda* (DC.) Triana

G. cordifolia Alain = *Miconia javorkaeana* Borhidi

G. curta Gleason = *Miconia curta* (Gleason) Wurdack

G. gentlei Lundell – No se encontraron ejemplares, falta de información

G. ovalifolia Naudin = *G. weddellii* Naudin

- G. parviflora* Triana – No se encontraron ejemplares, falta de información
G. pendulifolia Cogn. – No se encontraron ejemplares, falta de información; probable *Axinaea*
G. phoenicia Markgr. – No se encontraron ejemplares ni el tipo, falta de información
G. stellipilis Gleason= ***Miconia amissa*** Wurdack
G. stenopetala Ule= ***G. intermedia*** Triana

Meriania

- M. arborea* Triana - probable = *M. quintuplinervis* Naudin
M. barbinervis Naudin = ***M. longifolia*** (Naudin) Cogn.
M. bifrons Naudin= ***M. pupurea*** Sw.
M. candollei Cogn. - probable = *M. longifolia* (Naudin) Cogn.
M. capitata Cogn. - No hay fotos ni ejemplares, no se sabe donde está el tipo
M. colombiana Gleason - probable = *M. quintuplinervis* Naudin
M. cordifolia (Karst.) Cogn. - probable = *M. longifolia* (Naudin) Cogn.
M. dentata Cogn. = ***M. clausenii*** Cogn.
M. grandidens Triana = ***M. longifolia*** (Naudin) Cogn.
M. intonsa Gleason = ***Adelobotrys intonsa*** (Gleason) Wurdack
M. karstenii Naudin = ***M. longifolia*** (Naudin) Cogn.
M. lindenii Cogn. - probable = *M. longifolia* (Naudin) Cogn.
M. oblongifolia Cogn. = ***Axinaea oblongifolia*** (Cogn.) Wurdack
M. obtusifolia DC. = ***M. involucriata*** Naudin
M. paraensis Ducke = ***M. urceolata*** Triana
M. pergamentacea Cogn. = ***M. robusta*** Cogn.
M. pulcherrima Herzog = ***M. axineoides*** Gleason
M. rosea Tuss. = ***M. leucantha*** (Sw.) Sw.
M. simsiana Gleason= ***Axinaea sessilifolia*** Triana
M. spruceana Cogn. - probable= *M. longifolia* (Naudin) Cogniaux
M. stellata (Gleason) Wurdack– No se encontraron ejemplares, falta de información
M. tetraquetra Triana – No se encontraron ejemplares, falta de información
M. tolimana Cuatrec. – No se encontraron ejemplares, falta de información
M. trianae (Karst.) Cogn. - probable = *M. longifolia* (Naudin) Cogn.
M. umbellata Karst. - probable = *M. longifolia* (Naudin) Cogn.

Pachyloma

- P. scandens* Ducke = ***P. huberoides*** (Naudin) Triana
P. nanum Wurdack = ***P. pusillum*** Wurdack

