



UNIVERSIDAD DE
COSTA RICA

SEP

Sistema de
Estudios de Posgrado

PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGÍA

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL ORDEN NYMPHAEALES PARA COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Posgrado en Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología

Luiz Eduardo Bezerra Silva

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

Enero, 2025

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo a Jesucristo, fuente de fortaleza y guía en mi vida, cuya gracia ha hecho posible cada paso de este camino. A mi madre, Lucivânia Bezerra Silva, por su apoyo incondicional en mis estudios y su constante ejemplo de dedicación y esfuerzo.

Agradezco profundamente a mi tutor, Rafael Acuña, por su constante orientación, apoyo académico y supervisión durante el desarrollo de esta tesis. Sus conocimientos y sugerencias fueron fundamentales para alcanzar los objetivos planteados.

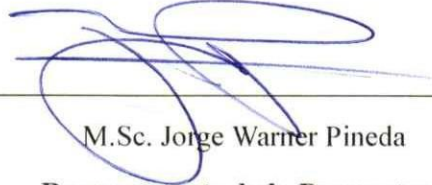
Expreso mi gratitud a Hannia Ramírez por su colaboración en los procesos administrativos relacionados con este trabajo, facilitando el cumplimiento de los trámites requeridos con paciencia y eficiencia. Reconozco el valioso aporte de los profesores Diego Bogarín y Mario Blanco, quienes contribuyeron con observaciones y revisiones detalladas que enriquecieron esta tesis.

Extiendo un agradecimiento especial al Centro de Investigación Jardín Botánico Lankester y a su anterior director Jorge Warner Pineda, al Coordinador de Zonas Verdes Juan Carlos Cervantes y José Esteban Jiménez por el apoyo logístico en las giras realizadas por Costa Rica, lo cual fue esencial para la recolección de datos y el cultivo de plantas en los terrenos del Jardín durante el desarrollo de esta tesis, los cuales fueron esenciales para el avance de este estudio.

Finalmente, agradezco a la Escuela de Biología, al Programa de Posgrado en Biología y a la Vicerrectoría de Investigación por proporcionar el marco académico y los recursos necesarios para llevar a cabo esta investigación.

Este trabajo es el resultado del esfuerzo colectivo de múltiples personas e instituciones, a quienes expreso mi más sincero reconocimiento.

“Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica en biología.”



M.Sc. Jorge Warner Pineda

**Representante de la Decanatura
Sistema de Estudios de Posgrado**



Dr. Rafael Acuña Castillo

Director de tesis



Dr. Mario Blanco Coto

Asesor



Dr. Diego Bogarín Chaves

Asesor



Dr. Gerardo Avalos Rodríguez

**Representante del Director del
Programa de Posgrado**



Luiz Eduardo Bezerra Silva

Candidato

ÍNDICE

RESUMEN	vi
ABSTRACT.....	viii
1	
HISTORIA TAXONÓMICA.....	23
2	
3	
4	
FÓSILES Y DISTRIBUCIÓN ANCESTRAL DE NYMPHAEALES.....	66
12	
MECANISMOS DE POLINIZACIÓN Y DISPERSIÓN EN NYMPHAEALES.....	1315
14	
15	
16	
16	
16	
17	
18	
18	
24	
24	
Erro! Indicador não definido.	
Erro! Indicador não definido.	
22	
23	
71	
72	
73	
ABSTRACT.....	74
75	
77	

79

80

80

80

Erro! Indicador não definido.

87

BIBLIOGRAFIA..... 88

Apêndice 1: capítulo 1.....101

Apêndice 2: capítulo 2.....146

RESUMEN

El orden Nymphaeales, que incluye las familias Cabombaceae, Nymphaeaceae e Hydatellaceae, constituye un grupo de plantas acuáticas con amplia distribución cosmopolita, abarcando desde zonas tropicales hasta regiones templadas. Nymphaeaceae destaca por sus flores vistosas y grandes, que pueden ser flotantes o emergentes, y por sus hojas flotantes. En Costa Rica el género *Nymphaea* está ampliamente distribuido. Por otro lado, Cabombaceae incluye plantas acuáticas con hojas que pueden ser solo flotantes, o sumergidas y flotantes, sus flores son pequeñas y discretas. Los géneros *Cabomba* y *Brasenia* están representados en Costa Rica. A pesar de su importancia ecológica y evolutiva, muchas especies dentro de este orden han sido insuficientemente estudiadas en Costa Rica y los especímenes de herbario están frecuentemente mal determinados. La diversidad y distribución de estas plantas en el país no había sido revisada en profundidad desde los trabajos sinópticos de Crow en 2007 y 2020. En este estudio se proporciona una revisión taxonómica detallada y actualizada de las especies de Nymphaeales presentes en Costa Rica, empleando un enfoque basado en morfología. Para ello entre 2021 y 2023, se llevaron a cabo 29 giras de campo en todas provincias de Costa Rica. Se seleccionaron sitios basándose en registros de especímenes de herbarios locales y bases de datos internacionales como Tropicos y GBIF. Los ejemplares recolectados fueron preservados en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ) y complementados con observaciones en vivo realizadas en el Centro de Investigación Jardín Botánico Lankester. El análisis morfológico incluyó características como hojas, flores, rizomas, androceo y gineceo, documentadas mediante fotografía digital y microscopía. Además, se elaboraron claves dicotómicas para la identificación de especies y mapas de distribución geográfica utilizando el software QGIS. La circunscripción taxonómica se basó en referencias clásicas y recientes. Se identificaron y describieron morfológicamente todas las especies de Nymphaeales presentes en Costa Rica, con varios hallazgos destacados. Entre ellos, se registró por primera vez la presencia de *Nymphaea odorata* en el país. Esta especie, conocida por sus flores fragantes y su importancia ornamental, fue hallada en cuerpos de agua de bajo flujo. También se reporta la presencia del género *Victoria* para el país como una planta ornamental introducida. Asimismo, se identificó la posible ocurrencia de *Nymphaea rubra*, otra especie ornamental ampliamente cultivada internacionalmente, pero cuya presencia en Costa Rica requiere confirmación mediante estudios genéticos. En

Nymphaea amazonum, se observó una notable variación en los tricomas presentes en el peciolo. Estos tricomas, cuya densidad y posición en el peciolo variaron significativamente entre individuos, podrían representar adaptaciones microclimáticas o diferenciación intraespecífica, lo cual podría abrir nuevas líneas de investigación. Se documentó también un posible híbrido entre *Nymphaea amazonum* y *Nymphaea prolifera*, evidenciado por individuos que exhiben características intermedias, las estructuras florales sexuales y asexuales, típicas de *Nymphaea prolifera* además del anillo de tricomas, típico de *Nymphaea amazonum*. Este hallazgo plantea interrogaciones sobre la hibridación natural en el género y sus implicaciones evolutivas. En términos elevacionales, las especies de Nymphaeales en Costa Rica se encuentran principalmente entre los 0 y 800 metros sobre el nivel del mar, aunque algunas especies introducidas y ornamentales, como *Nymphaea lotus*, han sido encontradas a mayores altitudes debido a su adaptabilidad.

La documentación digital fue un componente crucial del estudio. Se generaron láminas fotográficas para cada especie, utilizando técnicas como el apilamiento de imágenes para capturar detalles de estructuras pequeñas como anteras y estigmas. Estas láminas no solo complementan las descripciones taxonómicas, sino que también facilitan el acceso a información visual para investigadores y población en general. La revisión taxonómica realizada constituye una contribución significativa al conocimiento del orden Nymphaeales en Costa Rica. Este trabajo no solo representa un tratamiento florístico exhaustivo de las especies presentes, sino que también proporciona herramientas útiles para investigadores y gestores de recursos naturales. Los hallazgos enfatizan la relevancia de estos taxones en los ecosistemas acuáticos y la necesidad de preservar sus hábitats ante posibles amenazas ambientales. Finalmente, el estudio destaca el potencial de futuras investigaciones para explorar aspectos evolutivos y ecológicos de este grupo de plantas.

Palabras clave: Documentación digital, *Nymphaea*, Plantas de humedales, Taxonomía vegetal.

ABSTRACT

The order Nymphaeales, which includes the families Cabombaceae, Nymphaeaceae, and Hydatellaceae, represents an ancient group of aquatic plants with a wide cosmopolitan distribution, ranging from tropical to temperate regions. Nymphaeaceae is notable for its showy, large flowers, which can be floating or emergent, and for its floating leaves. In Costa Rica, the genus *Nymphaea* is widely distributed. On the other hand, Cabombaceae includes aquatic plants with leaves that can be either only floating, or both submerged and floating; its flowers are small and inconspicuous. The genera *Cabomba* and *Brasenia* are represented in Costa Rica.

Despite their ecological and evolutionary significance, many species within this order have been insufficiently studied in Costa Rica, and herbarium specimens are often misidentified. The diversity and distribution of these plants in the country had not been thoroughly reviewed since Crow's synoptic treatments in 2007 and 2020. This study provides a detailed and updated taxonomic revision of the Nymphaeales species present in Costa Rica, employing a morphology-based approach.

Between 2021 and 2023, 29 field expeditions were conducted across all provinces of Costa Rica. Sampling sites were chosen based on local herbarium records and international databases such as Tropicos and GBIF. The collected specimens were preserved at the Herbarium of the University of Costa Rica (USJ) and supplemented with live observations conducted at the Lankester Botanical Garden Research Center. The morphological analysis included characteristics such as leaves, flowers, rhizomes, and both androecium and gynoecium, documented through digital photography and microscopy. Additionally, dichotomous keys for species identification and geographic distribution maps were created using QGIS software. Taxonomic circumscription was established based on both classical and recent references.

All Nymphaeales species present in Costa Rica were identified and morphologically described, with several noteworthy findings. Among them, *Nymphaea odorata* was recorded for the first time in Costa Rica. This species, known for its fragrant flowers and ornamental importance, was found in low-flow water bodies. Additionally, the genus *Victoria* was reported in the country as an introduced ornamental plant. The possible occurrence of *Nymphaea rubra*, another widely cultivated ornamental species, was also

identified; however, its presence in Costa Rica requires confirmation through genetic studies.

A remarkable variation in trichomes was observed in *Nymphaea amazonum*, particularly in the petiole. These trichomes varied significantly in density and position among individuals, potentially representing microclimatic adaptations or intraspecific differentiation, opening new research avenues. A potential hybrid between *Nymphaea amazonum* and *Nymphaea prolifera* was also documented, evidenced by individuals displaying intermediate characteristics, including both sexual and asexual floral structures, typical of *Nymphaea prolifera*, as well as the trichome ring, characteristic of *Nymphaea amazonum*. This finding raises important questions regarding natural hybridization within the genus and its evolutionary implications.

In terms of elevational distribution, Nymphaeales species in Costa Rica are mainly found between 0 and 800 meters above sea level. However, some introduced and ornamental species, such as *Nymphaea lotus*, have been found at higher elevations due to their adaptability.

Digital documentation was a crucial component of this study. Photographic plates were generated for each species, using techniques such as image stacking to capture details of small structures like anthers and stigmas. These plates not only supplement taxonomic descriptions but also enhance visual accessibility for researchers and the general public.

The taxonomic revision conducted represents a significant contribution to the knowledge of Nymphaeales in Costa Rica. This work not only provides a comprehensive floristic treatment of the species present but also offers valuable tools for researchers and natural resource managers. The findings highlight the ecological relevance of these taxa in aquatic ecosystems and the need to preserve their habitats in the face of potential environmental threats. Finally, the study underscores the potential for future research to explore the evolutionary and ecological aspects of this plant group.

Keywords: Digital documentation, *Nymphaea*, Wetland plants, Plant taxonomy.

Lista de cuadros

Cuadro 1 – Localidades y fechas de realización de giras en el periodo del 2021 al 2023. *Las giras al inicio de 2021 fueron interrumpidas debido a la pandemia de COVID-19.....	147
--	-----

Lista de Figuras

Figura 1 - Ilustración de <i>Trithuria submersa</i> . Figura tomada de Hooker (1858).....	4
Figura 2 – Distribución actual y registro fósil de Nymphaeales. Figura tomada de Löhne et al. (2008). La distribución actual representada en sombreado gris oscuro; las localidades de fósiles están marcadas con asteriscos. Se conocen varias localidades fósiles de <i>Brasenia</i> , <i>Nuphar</i> y <i>Euryale</i> en Europa y Rusia, pero solo se han incluido símbolos únicos.....	10
Figura 3 – Distribución de <i>Brasenia schreberi</i> en Costa Rica.....	101
Figura 4 – Distribución de <i>Cabomba furcata</i> en Costa Rica.....	102
Figura 5 – Distribución de <i>Cabomba haynesii</i> en Costa Rica.....	103
Figura 6 – Distribución de <i>Cabomba palaeformis</i> en Costa Rica.....	104
Figura 7 – Distribución de <i>Nymphaea amazonum</i> en Costa Rica.....	105
Figura 8 – Distribución de <i>Nymphaea ampla</i> en Costa Rica.....	106
Figura 9 – Distribución de <i>Nymphaea caerulea</i> en Costa Rica.....	107
Figura 10 – Distribución de <i>Nymphaea capensis</i> en Costa Rica.....	108
Figura 11 – Distribución de <i>Nymphaea conardii</i> en Costa Rica.....	109
Figura 12 – Distribución de <i>Nymphaea glandulifera</i> en Costa Rica.....	110
Figura 13 – Distribución de <i>Nymphaea jamesoniana</i> en Costa Rica.....	111
Figura 14 – Distribución de <i>Nymphaea lotus</i> en Costa Rica.....	112
Figura 15 – Distribución de <i>Nymphaea odorata</i> en Costa Rica.....	113
Figura 16 – Distribución de <i>Nymphaea prolifera</i> en Costa Rica.....	114
Figura 17 – Distribución de <i>Nymphaea pulchella</i> en Costa Rica.....	115
Figura 18 – Distribución de <i>Nymphaea cf rubra</i> en Costa Rica.....	116
Figura 19 – Distribución de <i>Victoria amazonica</i> en Costa Rica.....	117
Figura 20 – Distribución de la familia Cabombaceae en Costa Rica.....	118
Figura 21 – Distribución de la familia Nymphaeaceae en Costa Rica.....	119
Figura 22 – <i>Brasenia schreberi</i> . A. Lámina foliar por el haz y B. envés, evidenciando su coloración y nervios. C. Flor en vista lateral D. flor en vista frontal. Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo. Bezerra-Silva, L. E. 093.....	120
Figura 23 – <i>Cabomba furcata</i> . A. Vista de la región distal de una rama con flores. B. Gineceo en vista lateral. C. flor madura en vista frontal. D. Hoja sumergida destacando su ramificación. Limón, Pococí, Barra del Colorado. Bezerra-Silva, L. E. 088.....	121

Figura 24 – <i>Cabomba haynesii</i> . A-B. Flor, pétalos y sépalos, evidenciando su coloración y aurículas. C. Estambres y estigmas, destacando la cantidad de estigmas (02) y de anteras (03) D. Lámina foliar de hoja sumergida destacando su ramificación. Cartago, Paraíso. Bezerra-Silva, L. E. 077.....	122
Figura 25 – <i>Nymphaea amazonum</i> . A – B. flor abierta y cerrada, destacando la coloración de sus sépalos y pétalos. C. Apéndice estigmático, note la forma claviforme. D. Cámaras de aire del pedúnculo floral. Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 072.....	123
Figura 26 – <i>Nymphaea amazonum</i> . A. Anillo de tricomas en el ápice del peciolo. B. Alas en la base del peciolo, nótese que se unen en su ápice. C. Morfología y coloración de la lámina foliar por el haz. D. Cámaras de aire del peciolo. Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 072.....	124
Figura 27 – <i>Nymphaea amazonum</i> . A. Fruto, destacando su coloración y forma. B. Hábito, con flor cerrada y emergente. C. Caracol no identificado en un turión. D. Especies de caracoles no identificados encontrados en el sistema radicular. Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 072.....	125
Figura 28 – <i>Nymphaea ampla</i> . A. Flor, destacando su forma y coloración. B. Morfología de la lámina foliar en su hábitat. C. Cámaras de aire del pedúnculo floral. D. Fruto, destacando su forma y coloración. Limón, Pococí, Barra del Colorado. Bezerra-Silva, L. E.091.....	126
Figura 29 – <i>Nymphaea ampla</i> . A. Corte del fruto presentando sus semillas en estado inmaduro. B. Sistema radicular y rizoma. C. Lámina foliar por el envés destacando sus manchas. D. Base alada del peciolo, nótese que se unen en su ápice. Limón, Pococí, Barra del Colorado. Bezerra-Silva, L. E. 091.....	127
Figura 30 – <i>Nymphaea caerulea</i> . A-B. Flor en vista lateral y frontal, evidenciando el tono azul en el ápice de los pétalos. C. Haz y envés de la lámina foliar. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Corte longitudinal del gineceo. F. Estambres, destacando su coloración. G. Vista del conjunto de estambres rodeando al gineceo. Alajuela, Boca Tapada, Hotel Laguna del Lagarto Eco Lodge. Bezerra-Silva, L. E. 087.....	128
Figura 31 – <i>Nymphaea cf capensis</i> . A-B. Flor en vista lateral y frontal. C. Haz y envés de la lámina foliar. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Corte longitudinal del gineceo. F. estambres, destacando su coloración. G. Vista lateral del gineceo.....	129
Figura 32 – <i>Nymphaea conardii</i> . A. Morfología de la lámina foliar por el envés, destacando su forma de telaraña. B. Cámaras de aire del peciolo. C. Base alada del peciolo. D. Sistema radicular.....	130
Figura 33 – <i>Nymphaea glandulifera</i> . A. Flor, destacando la coloración de sépalos y pétalos. B. Morfología de la lámina foliar por el envés. C. Base alada del peciolo. D. Cámaras de aire del peciolo. Bezerra-silva, L. E. 099.....	131
Figura 34 – <i>Nymphaea jamesoniana</i> . A. Morfología del envés de la lámina foliar, destacando su forma. B. Morfología del haz de la lámina foliar. C. Base alada del peciolo. D. Detalles de la nervadura en forma de telaraña. Bezerra-Silva, L. E. 073.....	132

Figura 35 – <i>Nymphaea lotus</i> . A-B. Flor en vista lateral y frontal, destacando la forma y coloración de sépalos y pétalos. C. Haz y envés de la lámina foliar, destacando su forma, nervadura y coloración. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Corte longitudinal del gineceo, con los apéndices estigmáticos removidos. F. Estambres, destacando sus manchas y coloración. G. Vista del conjunto de estambres rodeando al gineceo. H. Base del peciolo destacando sus alas. Bezerra-Silva, L. E. 083.....	133
Figura 36 – <i>Nymphaea pulchella</i> . A-B. Has y envés de la lámina foliar, destacando su forma y coloración C. Fruto en desarrollo y pedúnculo floral, evidenciando la torción que puede sufrir el pedúnculo en ese proceso. D. Flores en vista lateral evidenciando la variación en la coloración del pedúnculo floral. Bezerra-Silva, L. E. 068.....	134
Figura 37 – <i>Nymphaea cf rubra</i> . A-B. Flor en vista lateral y frontal, destacando la coloración y forma de sépalos y pétalos. C. Haz y envés de la lámina foliar, destacando su forma. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Vista lateral del fruto. F. estambres, destacando su coloración. G. Corte longitudinal del gineceo. H. Corte longitudinal del fruto. Bezerra-Silva, L. E. 082.....	135
Figura 38 – <i>Victoria amazonica</i> . A – C. Flor en diferentes fases, destacando su coloración y forma. D. Hábito, evidenciando la flor en su primer día de anthesis. Bezerra-Silva, L. E. 095.....	136
Figura 39 – <i>Victoria amazonica</i> . A. Comparación del tamaño de la lámina foliar con un ser humano. B. Hábito, evidenciando los bordes de la lámina foliar. C. Envés de la lámina foliar de una hoja joven, evidenciando la variación de coloración que hay entre diferentes partes de la lámina. D. Proceso de apertura de una nueva hoja, evidenciando los agujones. Bezerra-Silva, L. E. 095.....	137
Figura 40 – <i>Victoria amazonica</i> . A. Hojas jóvenes sin bordes elevados. B. Cámaras de aire del peciolo. C. Abolladuras de la lámina foliar. D. textura con poros en una hoja madura. Bezerra-Silva, L. E. 095.....	138
Figura 41 – <i>Victoria amazonica</i> . A. Fruto en su hábitat, evidenciando que no se queda totalmente sumergido. B. Corte transversal de un fruto, evidenciando semillas maduras e inmaduras. C-D. Semillas con y sin arilo. Bezerra-Silva, L. E. 095.....	139
Figura 42 –Especie no identificada del subg. <i>Hydrocallis</i> . A-B. Flor en vista frontal y posterior. C. Vista del conjunto de estambres rodeando al estilo, destacando su forma, coloración y manchas. D. Vista de los dos tipos de flores (sexuales y asexuales).....	140
Figura 43 –Especie no identificada del subg. <i>Hydrocallis</i> . A-B. Haz y envés de la lámina foliar, evidenciando manchas que pueden estar en el envés. C. Turiones, evidenciando la formación de otros turiones en su extremidad o, incluso, de nuevas hojas. D. Corte longitudinal del gineceo con los apéndices estigmáticos removidos.....	141
Figura 44 – A. Coleópteros no identificados visitando una flor de <i>Nymphaea pulchella</i> . B. hongo no identificado en una hoja de <i>N. pulchella</i> . flor. C-D. Sanguijuelas no identificadas encontradas en las hojas de <i>N. cf capensis</i>	142

Figura 45 –Moluscos no identificados encontrados en <i>Nymphaea lotus</i> . A-B. Ancyliidae. C. Lymnaeidae. D. Thiaridae.....	143
Figura 46 –Variación de la distribución de los tricomas en individuos de diferentes poblaciones de <i>Nymphaea amazonum</i> en Costa Rica. Limón, Siquirres, Laguna Bonilla. Bezerra-Silva, L. E. 085.....	144
Figura 47 - Distribución de <i>Utricularia breviscapa</i> en Latinoamérica	147
Figura 48 - Distribución de <i>Nymphaea odorata</i> en Latinoamérica.....	148
Figura 49 - Distribución de <i>Eleocharis confervoides</i> en Latinoamérica.....	149
Figura 50 - Distribución de <i>Pseudolycopodiella meridionalis</i> en Latinoamérica.....	150
Figura 51 - <i>Utricularia breviscapa</i> – A-B. hábito. Planta en el ambiente en que fue registrada. Se notan claramente sus ramas flotantes y la inflorescencia que emerge del agua. C. Utrículos utilizados por la planta para captura de pequeños organismos acuáticos; D. Comparación de tamaño entre estructuras flotantes y sumergidas de una sola planta. Fotografías por Esteban Jiménez.....	151
Figura 52 - <i>Nymphaea odorata</i> – A. Flor madura en antesis; B. Hábito, evidenciando la gran cantidad de hojas que puede llevar a tener una sola planta; C. Rizoma horizontal de gran longitud característico de la especie; D. Sección longitudinal del fruto con algunas semillas. Fotografías por Luiz Bezerra.....	152
Figura 53 - <i>Eleocharis confervoides</i> – A-B. Vista detallada de las hojas filiformes agrupadas de E. confervoides.C-D. Plantas creciendo en el ambiente donde fueron recolectadas.....	153
Figura 54 - <i>Pseudolycopodiella meridionalis</i> – A. Estróbilo. B. hábito, con las raíces que pueden crecer a un tamaño considerable; C-D. Planta en el ambiente en que fue registrada.....	154

Lista de abreviaturas y acrónimos

APSC: Herbarium Appalachian State University.

BM: Herbarium The Natural History Museum, Londres.

BNRH: Buffelskloof Herbarium.

BRIT: Botanical Research Institute of Texas.

COI: Herbário da Universidade de Coimbra

COL: Herbario Nacional Colombiano.

CR: Herbario Nacional de Costa Rica.

G: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève.

GBIF: Global Biodiversity Information Facility.

GH: Harvard University Herbaria.

GOET: Herbario de la Universidad de Göttingen (Alemania).

HLDG: Las Cruces Biological Station, Organization for Tropical Studies.

INB: Instituto Nacional de Biodiversidad (Costa Rica).

IUCN: International Union for Conservation of Nature.

JVR: Herbario de la Universidad Nacional de Costa Rica.

K: Royal Botanic Gardens, Kew.

L: Herbarium Leiden, Naturalis Biodiversity Center (Países Bajos).

LCDP: Láminas de Disección Compuesta Lankester (Lankester Composite Dissection Plates).

LSCR: Herbario La Selva Biological Station, Organization for Tropical Studies.

MEXU: Herbario Nacional de México.

MO: Missouri Botanical Garden (herbario y base de datos).

MPU: Herbario Université de Montpellier.

NCU: Herbario de la Universidad de Carolina del Norte.

nom. cons.: del latín nomen conservandum, "nombre conservado".

nom. illeg.: del latín nomen illegitimum, "nombre ilegítimo".

Nom. superfl.: del latín nomen superfluum, "nombre superfluo".

NY: New York Botanical Garden (herbario y base de datos).

P: Herbarium Muséum National d'Histoire Naturelle Paris.

QGIS: Quantum Gis.

RNVSMM: Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque.

SINAC: Sistema Nacional de Áreas de Conservación.

USJ: Herbario de la Universidad de Costa Rica Dr. Luis Fournier Origgí.

Capítulo 1

Revisión taxonómica del orden Nymphaeales para Costa Rica

INTRODUCCIÓN

Nymphaeales es un orden de plantas que incluye Cabombaceae, Hydatellaceae y Nymphaeaceae (Angiosperm Phylogeny Group IV, 2016). Este orden se ubica dentro del grupo artificial de las “Angiospermas Basales” (Grado ANA), debido a varias características plesiomórficas, como la poca diferenciación entre anteras y filamentos, el polen monosulcado con columelas ausentes y carpelos sellados por secreción (Judd *et al.*, 2009; Simpson, 2010).

Nymphaeales es un grupo monofilético, por lo tanto, incluye un único ancestro y todos los descendientes de este, es decir las especies incluidas en el orden están más relacionadas entre sí que con las especies de cualquier otro orden de angiospermas. Es un clado con alto soporte en la mayoría de los análisis filogenéticos moleculares (Borsch *et al.*, 2003).

Hydatellaceae es una familia monogénica que incluye actualmente 13 especies clasificadas en *Trithuria* Hook.f. Estas especies habitan en humedales estacionales de India, Australia y Nueva Zelanda (Cooke, 1987; Yadav & Janarthanam, 1994; Hamann, 1998; Sokoloff *et al.*, 2008, 2019). Cabombaceae comprende cerca de siete especies distribuidas en dos géneros, *Cabomba* Aubl. y *Brasenia* Schreb. (Fassett, 1953; Wiersema, 1989; Ørgaard, 1991; Schneider & Williamson, 1993; Barbosa *et al.*, 2018). La familia es principalmente americana, excepto *Brasenia* que se distribuye también de forma nativa en el Viejo Mundo.

Nymphaeaceae es la tercera familia del orden y la más rica en especies, con cerca de 90 especies repartidas en cinco géneros: *Barclaya* Wall., *Euryale* Salisb., *Nuphar* Sm., *Nymphaea* L., y *Victoria* R.H.Schomb. Las especies se distribuyen en todos los continentes, excepto la Antártida (POWO, 2024). Sin embargo, investigadores como Schneider & Williamson (1993), Padgett & Les (2004) y Sousa & Matias (2012) consideran que esta familia incluye un número menor de especies.

Nymphaeales es un orden con distribución cosmopolita, que abarca desde regiones tropicales hasta templadas (Schneider & Williamson, 1993; Sousa & Matias, 2012). Los hábitats más comunes donde se encuentra incluyen áreas con aguas lénticas, es decir, cuerpos de agua con poca o nula corriente, como lagunas y charcos, e incluso ocasionalmente en caños o en la orilla de caminos. Las especies de Cabombaceae habitan

en aguas dulces estancadas o con corrientes leves, principalmente en lagos y ríos (Lima *et al.*, 2014). Se cree que el orden es ancestralmente acuático; sus especies pueden ser perennes o anuales y generalmente poseen flores entomofílicas (polinizadas por insectos) (Taylor *et al.*, 2010). Este grupo tuvo una amplia distribución en América del Norte y Eurasia durante el período Eoceno (Anzótegui, 2004). Sin embargo, los datos del registro fósil son escasos para las familias Cabombaceae e Hydatellaceae (Löhne *et al.*, 2008; Iles *et al.*, 2014).

Nymphaeales es un grupo que aún ha sido poco estudiado en algunas regiones. Por ejemplo, los trabajos realizados por Crow (2007, 2020) son los únicos que incluyen todas las especies conocidas de Cabombaceae y Nymphaeaceae en Costa Rica, tratándose de tratamientos sinópticos. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es proveer una revisión taxonómica detallada y actualizada, basada en morfología, de todas las especies del orden Nymphaeales presentes en Costa Rica.

HISTORIA TAXONÓMICA

Cabombaceae

Cabomba fue descrito por Aublet en 1775, basándose en sus propias recolecciones realizadas en la Guayana Francesa. El tipo del género es *C. aquatica* Aubl. Schreber (1789) propuso cambiar el nombre *Cabomba* a *Nectris* Schreb. A pesar de que la confusión sobre el nombre correcto persistió durante varios años (Michaux, 1803), *Cabomba* se restableció como el nombre genérico correcto para este grupo.

Cabombaceae fue establecida por Richard en 1822, incluyendo el tipo, *Cabomba* Aubl., como a *Hydropeltis* Michx., actualmente considerado sinónimo de *Brasenia* Schreb. En 1830, se describió *C. furcata* Schultes & Schultes f. Posteriormente, en 1837, *C. caroliniana* A. Gray fue descrita, seguida por *C. piauhyensis* Gardner en 1844.

El segundo género de Cabombaceae, *Brasenia*, fue propuesto por Schreber en 1789. En 1844, Gardner trató a *Cabomba* y *Brasenia* como una tribu (Cabombeae) dentro de la familia Ranunculaceae. En 1862, Bentham & Hooker consideraron a *Cabomba* y *Brasenia* como una subfamilia dentro de Nymphaeaceae, una opinión que

también fue respaldada por Caspary (1878). Durante ese período, se describió *C. warmingii* Caspary en 1878 y, poco después, *C. australis* Spegazzini en 1880. Ya en el siglo XX, se describieron nuevas especies como *C. pubescens* Ule en 1915a, *C. pulcherrima* (Harper) Fassett y *C. palaeformis* Fassett en 1953, *C. schwartzii* Rataj en 1977, y *C. haynesii* Wiersema en 1989.

Algunos investigadores han seguido considerando Cabombaceae como estrechamente relacionada con Nymphaeaceae, y actualmente ambas son consideradas familias hermanas dentro del mismo orden (Angiosperm Phylogeny Group IV, 2016). La taxonomía de *Cabomba* ha resultado algo confusa debido a las grandes similitudes en la morfología externa de sus especies (Ørgaard, 1991).

Hydatellaceae

La familia Hydatellaceae fue publicada por Hamann en 1976. Dentro de la historia de clasificación de esta familia, varios investigadores desempeñaron un papel importante en el descubrimiento y la descripción de nuevas especies. Hooker (1858), por ejemplo, nombró a la planta sumergida *Trithuria* Hook.f. y presentó una descripción detallada de la misma acompañada de una ilustración (Figura 1).

Posteriormente, Hieronymus (1888) propuso *Juncella* F.Muell. ex Hieron. y lo prefirió sobre *Trithuria*. Sin embargo, *Trithuria* tiene prioridad sobre *Juncella*. En el pasado, se consideraba que la familia incluía dos géneros: *Hydatella* Diels (género tipo de la familia Hydatellaceae), con cinco especies (cuatro australianas y una, *H. inconspicua* Cheeseman, de Nueva Zelanda), y *Trithuria* Hook., con cuatro especies (tres de Australia y una, *T. konkanensis* S. R. Yadav & Janarth., de India) (Cooke, 1987; Yadav & Janarthanam, 1994; Hamann, 1998).

Posteriormente, Sokoloff *et al.* (2008) propusieron que la familia es monogénica, reconociendo la prioridad de *Trithuria*, que comprende unas 13 especies (Sokoloff *et al.*, 2019).

Históricamente, Hydatellaceae se consideró parte del grupo de monocotiledóneas, dentro de Poales. Sin embargo, análisis filogenéticos recientes han demostrado que pertenece al orden

Nymphaeales (Saarela *et al.*, 2007). En este contexto, Hydatellaceae es la familia hermana del clado formado por Nymphaeaceae y Cabombaceae.

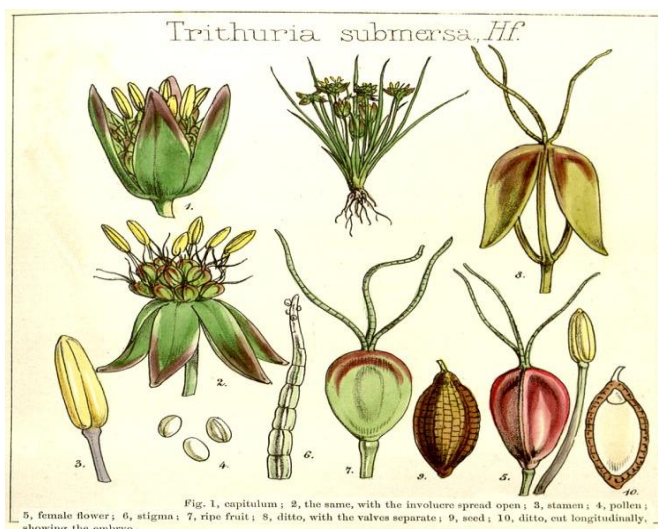


Figura 1 - Ilustración de *Trithuria submersa*. Figura tomada de Hooker (1858).

Nymphaeaceae

El nombre “Nymphaeaceae” fue publicado por Salisbury en 1805. Antes de esa publicación, el orden había sido objeto de numerosas discusiones taxonómicas, particularmente en torno al género *Nymphaea*. Este género fue creado originalmente por Linnaeus en 1753 para incluir tres grupos de plantas acuáticas: los nenúfares amarillos (actualmente *Nuphar* Sm.), los nenúfares blancos (actualmente *Nymphaea* L.) y los lotos acuáticos (actualmente *Nelumbo* Adans.).

En 1806, Salisbury asignó *Nymphaea* para los nenúfares amarillos (actualmente *Nuphar*) y al introducir *Castalia* Salisb. para los nenúfares blancos (actualmente *Nymphaea*). En respuesta, Smith (1809) rechazó la nomenclatura de Salisbury, asignando *Nuphar* a los nenúfares amarillos y conservando *Nymphaea* para los nenúfares blancos en su sentido moderno. Smith también desestimó *Nymphozanthus* Rich., propuesto por Richard en 1808 para los nenúfares amarillos, aunque este antecedió a *Nuphar*. *Nuphar* se mantuvo para referirse al nenúfar amarillo europeo *N. lutea* (L.) Sm. (Lanjouw, 1952; Rickett & Stafleu, 1959). Posteriormente, se propuso que *Nuphar* fuera tratado como un género neutro (Pactl,

1998), pero esta propuesta fue rechazada (Brummitt, 2000), conservándose como género femenino, tal como lo había tratado Smith desde 1809.

En 1821, De Candolle realizó el primer tratamiento taxonómico formal para especies que hoy se reconocen como parte de *Nymphaea* subg. *Hydrocallis* (Planch.) Conard. Algunas de estas especies, como *N. rudgeana* G. Meyer y *N. blanda* G. Meyer, fueron ubicadas en las secciones *Lotos* De Candolle y *Castalia* Salisb., respectivamente. En 1842, *N. amazonum* Mart. & Zucc. y *N. lasiophylla* Mart. & Zucc. fueron incorporadas al subgénero *Castalia* (Walpers, 1842).

Planchon (1852) estableció el subgénero *Hydrocallis* dentro de *Nymphaea*, caracterizándolo por sus anteras exteriores cortamente apendiculadas y procesos estigmáticos alargados. Finalmente, en 1916, Conard, utilizando el nenúfar blanco *Nymphaea alba* L. como tipo de *Nymphaea*, logró resolver más de un siglo de discusiones nomenclaturales. Desde entonces, *Nymphaea* fue oficialmente conservado (Conard, 1916; Wiersema, 1987).

En estudios posteriores, se usaron caracteres fenotípicos para inferir relaciones entre géneros dentro de Nymphaeales. *Nymphaea* fue dividido en dos grupos, Apocarpiae y Syncarpiae (Conard, 1905), basados en el grado de fusión de las paredes de los carpelos. Los subgéneros *Anecphyra* (Casp.) Conard y *Brachyceras* (Casp.) Conard fueron agrupados en Apocarpiae debido a su fusión parcial de las paredes carpelares, mientras que las secciones *Hydrocallis*, *Lotos* y *Nymphaea* fueron agrupadas en Syncarpiae, caracterizadas por una fusión completa de las paredes carpelares. Sin embargo, estudios moleculares sugieren que, aunque Apocarpiae podría ser un grupo natural, la condición ancestral en Nymphaeaceae es la fusión completa de los carpelos de manera postgénita (Borsch *et al.*, 2008). Esto demuestra que los grupos basados en morfología no siempre reflejan relaciones evolutivas naturales o grupos monofiléticos (Borsch *et al.*, 2007).

Actualmente, el género *Nymphaea* se divide en cinco subgéneros ampliamente aceptados, basados en estudios morfológicos y filogenéticos: *Anecphyra*, *Brachyceras*, *Hydrocallis*, *Nymphaea*, y *Lotos* (Borsch *et al.*, 2007; Borsch *et al.*, 2008; Wiersema, 1987).

FÓSILES Y DISTRIBUCIÓN ANCESTRAL DE NYMPHAEALES

El registro fósil de Cabombaceae es escaso. Según datos moleculares, la separación entre los géneros *Cabomba* y *Brasenia* ocurrió durante el período Oligoceno. Se ha propuesto que el género *Cabomba* ingresó a América del Sur después de la reconexión entre este continente y América del Norte en el Mioceno (Löhne *et al.*, 2008). En Eurasia, se han encontrado especies fósiles correspondientes a períodos que abarcan desde el Eoceno hasta el Pleistoceno, evidenciando que *Brasenia* fue muy frecuente en la vegetación de agua dulce europea (Dorofeev, 1984).

La familia Hydatellaceae es considerada un linaje antiguo dentro de las angiospermas, con algunos fósiles asignados a este grupo (Sokoloff *et al.*, 2011; Doyle, 2008; Endress & Doyle, 2009; Hofmann & Zetter, 2010). En 2007, se propuso por primera vez una posible relación entre Hydatellaceae y *Archaeofructus* Sun, Dilcher, Zheng & Zhou (Saarela *et al.*, 2007). Esta relación sugiere que Hydatellaceae y *Archaeofructus* podrían compartir una posición basal en la evolución de las angiospermas (Saarela *et al.*, 2007; Sokoloff *et al.*, 2011; Friis *et al.*, 2011). Las estructuras reproductivas de *Archaeofructus* han sido interpretadas como flores o pre-flores (Sun *et al.*, 2002), lo que apoya las teorías multiaxiales sobre el origen de las flores (Rudall & Bateman, 2010). Ambas plantas presentan estructuras reproductivas simples, como inflorescencias sin brácteas ni perianto, y mezclan elementos masculinos y femeninos en las inflorescencias. Sin embargo, diferencias morfológicas significativas complican esta conexión, destacando la necesidad de más datos fósiles para esclarecer su relación evolutiva.

Las especies más antiguas del orden Nymphaeales probablemente formaron parte de la flora boreotropical, que ocupó gran parte del hemisferio norte durante el Paleoceno y el Eoceno (Löhne *et al.*, 2008). Esto concuerda con los registros fósiles de Nymphaeales encontrados en América del Norte y Eurasia (Dorofeev, 1974; Cevallos-Ferriz & Stockey, 1989; Anzotegui, 2004). Sin embargo, este patrón también podría deberse a un muestreo más intensivo en esos continentes comparado con los del hemisferio sur.

Recientemente, se describió el fósil *Cecilanthus polymerus* Herendeen, Doyle, Endress & Takahashi, del Cretácico Medio en la región de Maryland (EE. UU.). Este fósil comparte

varias características con Nymphaeaceae, como filotaxis floral en espiral y estambres cuneados, rasgos que también se encuentran en *Nuphar*. Se sugiere que *C. polymerus* pudo divergir de un linaje de Nymphaeaceae en el que los carpelos habían aumentado en número, pero aún permanecían libres (Herendeen *et al.*, 2016).

Otro fósil relacionado con Nymphaeales proviene de Portugal, del período Cretácico Temprano, y fue denominado *Monetianthus mirus* E. M. Friis, K. R. Pedersen, Balthazar, G. W. Grimm & P. R. Crane. Este fósil se propuso como una planta hermana de *Barclaya* Wall., basado en características como el ovario inferior, la disposición estrellada de los carpelos alrededor de un eje floral extendido, la presencia de hendiduras septales, placentación laminar, varios óvulos anatópos por carpelo y cavidades locales que no son completamente llenadas por los óvulos (Friis *et al.*, 2009). *Monetianthus mirus* tiene una flor pequeña, actinomorfa y probablemente bisexual, con un perianto compuesto por nueve o diez tépalos, un androceo de 20 estambres, y un gineceo sincárpico con 12 carpelos fusionados dispuestos radialmente en una sola espiral alrededor de una columna central. Los carpelos están mayormente fusionados, con regiones apicales libres y placentación laminar con seis óvulos por carpelo. En contraste, *Cecilianthus polymerus* presenta una estructura floral más compleja y multipartita, con más de 20 tépalos alargados y alrededor de 50 estambres espatulados. Su gineceo incluye aproximadamente 100 carpelos con lóculos probablemente uniovulados, dispuestos en varios verticilos, lo que sugiere un patrón más tridimensional y complejo (Friis *et al.*, 2009; Herendeen *et al.*, 2016).

Ninguna especie conocida dentro de Nymphaeales presenta características similares a *Cecilianthus polymerus*, que posee varios carpelos libres en varias espirales. Cabombaceae, por ejemplo, posee desde tres hasta dieciocho carpelos libres, mientras que los carpelos en Nymphaeaceae están organizados en una única espiral y son sincárpicos (Herendeen *et al.*, 2016). De esta forma, Herendeen *et al.* (2016) propusieron la hipótesis de que *C. polymerus* es un fósil de Magnoliales en lugar de Nymphaeales. No obstante, descartaron la posibilidad de que estuviera más estrechamente relacionado con otros linajes, como Laurales (Coiffard *et al.*, 2013).

El patrón de venación de *Jaguariba wiersemana* se asemeja más al de Nymphaeaceae, ya que presenta múltiples capas de parénquima en empalizada bajo el haz y capas de

aerénquima próximas a la cara abaxial. Las células descritas por Carpenter (2006) son muy similares a las observadas en la epidermis abaxial de *J. wiersemana*, aunque supuestamente difieren por la ausencia de estrías cuticulares. En este contexto, *Euryale* Salisb. y *Victoria* Lindl. también se diferencian de *J. wiersemana* por sus hojas peltadas centralmente y por la presencia de espinas a lo largo de las venas, e incluso en la lámina foliar (Kaul, 1976). De esta manera, *J. wiersemana* fue incluida en Nymphaeaceae como un taxón extinto, identificado como grupo hermano de *Barclaya* en el 77% de los árboles filogenéticos analizados.

En 2004 Gandolfo *et al.* describieron el fósil *Microvictoria svitkoana* Nixon, Gandolfo, & Crepet, del Turoniano del Cretácico tardío, encontrado en Sayreville, Nueva Jersey. El nombre del género deriva de las similitudes entre este fósil y el género *Victoria*. Ambos taxones poseen algunas características en común; por ejemplo, las flores actinomorfas, perfectas, epíginas y compuestas por numerosas partes florales. Aunque la morfología del fósil sugiere un sistema de polinización similar al de *Victoria*, el tamaño reducido de los fósiles indica que los polinizadores probablemente eran más pequeños que los que actualmente polinizan especies de Nymphaeaceae. Los análisis sugieren que *Microvictoria svitkoana* es un taxón dentro de Nymphaeales, hermano de *Victoria* o del clado más amplio que incluye a *Victoria* y *Euryale* (Gandolfo *et al.*, 2004).

Fósiles encontrados en el hemisferio norte muestran que los géneros *Brasenia* y *Nymphaea* tuvieron una gran diversidad de especies en esta región durante el Mioceno (Mai, 1988; Cevallos-Ferriz & Stockey, 1989). Además, se conocen fósiles de *Nuphar* anteriores al Paleoceno en América del Norte (Chen *et al.*, 2004), y recientemente se analizó una semilla fósil de *Nuphar* del Eoceno temprano, procedente de China (Chen *et al.*, 2004). Estos registros indican que *Nuphar* ya estaba presente en América del Norte en el Eoceno temprano. Igualmente, existen fósiles de *Euryale* en Eurasia (Miki, 1960; Cevallos-Ferriz & Stockey, 1989; Dorofeev, 1974).

La dispersión del género *Nymphaea* pudo haber ocurrido de varias maneras. Es posible que estuviera ampliamente distribuido en América del Norte, Europa y Asia, ya que se han reportado fósiles de este género en América del Norte y Eurasia (Cevallos-Ferriz & Stockey, 1989; Dorofeev, 1974). También se plantea que *Nymphaea* pudo haber migrado desde América del Norte hacia América del Sur a través de América Central. Un fósil del

Mioceno tardío encontrado en la Formación Chiquimil, en Catamarca, Argentina, apoya esta idea, ya que indica la presencia de *Nymphaea* en América del Sur (Anzotegui, 2004). Asimismo, otra hipótesis sugiere que *Nymphaea* se dispersó desde Eurasia hacia África y Australia durante el Mioceno. La distribución global actual de este género probablemente se debe a su capacidad para adaptarse a diferentes temperaturas, superando a otros géneros de Nymphaeales (Yoo *et al.*, 2005).

Friis *et al.* (2001) mencionan un fósil atribuido a Nymphaeaceae con una antigüedad estimada de 120-115 millones de años. Este fósil sugiere que Nymphaeales es un linaje antiguo. Friis *et al.* (2001) lo identificaron como parte de Nymphaeales debido a características como un perianto perígino o epígino, un gineceo sincárpico y la presencia de varios óvulos por carpelo. Sin embargo, Gandolfo *et al.* (2004) argumentaron que este fósil corresponde a *Illicium*. Gandolfo *et al.* (2004) también describieron una flor fósil de la Formación Raritan, en Nueva Jersey, del Cretácico medio, que asignaron a Nymphaeaceae. En cuanto al fósil mencionado por Friis *et al.* (2001), se ha sugerido que pudo haber pertenecido a un clado que incluía tanto a Nymphaeales como a Austrobaileales (Yoo *et al.*, 2005).

En la Figura 2 se presentan las localidades de los sitios fósiles de algunos géneros de Nymphaeales. No se tienen registros fósiles para los géneros *Cabomba*, *Victoria*, *Barclaya* y *Ondinea* Hartog (actualmente sinónimo de *Nymphaea*). Sin embargo, en las regiones del norte de Sudamérica, el Caribe, la región zambeziana de África y el norte de Australia se identifican centros de diversidad del orden Nymphaeales (Löhne *et al.*, 2008). Biogeográficamente, cuando la "corona" de Nymphaeales comenzó su diversificación, Gondwana ya estaba fragmentada, y sus continentes constituyentes estaban separados entre sí y de Laurasia. Es probable que la diversificación inicial de Nymphaeales ocurriera en Laurasia, con una expansión temprana hacia América del Sur (Löhne *et al.*, 2008).

Una hipótesis sobre la divergencia del subgénero neotropical *Hydrocallis* es que ocurrió antes del cierre definitivo del Istmo de Panamá en el Plioceno. La dispersión hacia el sur probablemente se dio a través de un arco de islas, como sucedió en otros grupos de plantas (Bell & Donoghue, 2005).

La distribución de los linajes centrales en Nymphaeaceae, como los subgéneros *Hydrocallis* y *Lotos* de *Nymphaea*, podría explicarse por un origen en el hemisferio norte seguido de

una posterior divergencia en el hemisferio sur, más que por dispersión a larga distancia a través de océanos (Löhne *et al.*, 2008).

El género *Barclaya* divergió tempranamente en el Cretácico y actualmente incluye cuatro especies restringidas al sudeste asiático tropical. No se cuenta con registros fósiles para este género que permitan reconstruir su historia evolutiva (Löhne *et al.*, 2008).

La familia Cabombaceae tuvo una distribución ancestral en América y Eurasia. Mientras que el género *Cabomba* se restringió a América y probablemente se extinguió en Eurasia, pero se trata de una hipótesis a razón de que no existen fósiles que permitan interpretar su historia evolutiva. En contraste, la ocurrencia de *Brasenia* en Australia puede explicarse por dispersión desde el sudeste asiático, mientras que su presencia en África sigue siendo ambigua (Yoo *et al.*, 2005).

El género *Brasenia* se distribuyó en Europa desde el Eoceno hasta el Oligoceno (Collinson, 1980). Según Yoo *et al.* (2005), Cabombaceae se diversificó durante el Mioceno. Esto sugiere que la presencia de *Brasenia* en África se explica mejor por dispersión desde Europa hacia África que desde Sudamérica.

La familia Hydatellaceae probablemente divergió de Nymphaeaceae y Cabombaceae en el Cretácico inferior, hace aproximadamente 126.7 millones de años. Su distribución disyunta, tanto dentro como fuera de Australia, podría explicarse por dispersión a larga distancia (Iles *et al.*, 2014). Además, se ha planteado que esta familia podría estar más ampliamente distribuida de lo que los registros actuales indican (Hamann, 1998; Saarela *et al.*, 2007; Sokoloff *et al.*, 2011).

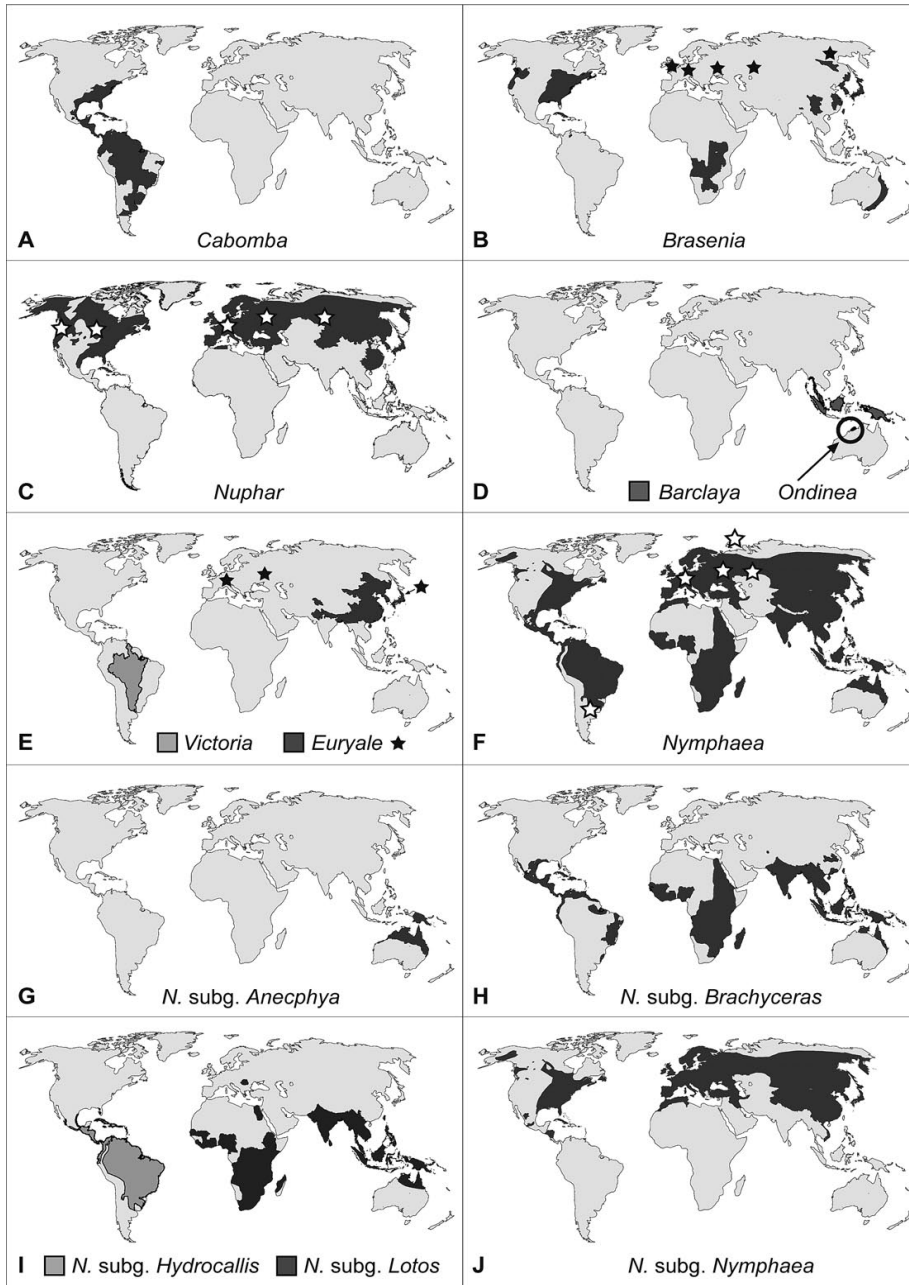


Figura 2 – Distribución actual y registro fósil de Nymphaeales (excluyendo Hydatellaceae). Figura tomada de Löhne *et al.* (2008). La distribución actual representada en sombreado gris oscuro; las localidades de fósiles están marcadas con estrellas. Se conocen varias localidades fósiles de *Brasenia*, *Nuphar* y *Euryale* en Europa y Rusia, pero solo se han incluido símbolos únicos.

La radiación del núcleo de Nymphaeaceae, que incluye los géneros *Nymphaea*, *Victoria* y *Euryale*, ocurrió entre el Oligoceno tardío y el Mioceno medio. Es plausible que los efectos climáticos, junto con el aumento de barreras migratorias, hayan sido las principales causas de la notable diversificación de este núcleo en Nymphaeaceae. Sin embargo, esta

diversificación también estuvo acompañada de adaptaciones ecológicas, como las diferentes estrategias de polinización presentes en el grupo (Löhne *et al.*, 2008).

MONOFILIA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS

El clado que constituye la familia Cabombaceae (*Cabomba* y *Brasenia*) se confirma como monofilético y bien respaldado (Löhne, 2007). Esta afirmación, basada en evidencia molecular, coincide con hipótesis anteriores basadas en caracteres morfológicos y anatómicos (Schneider & Williamson, 1993), reforzando la validez del grupo como un clado cohesionado.

En contraste, la familia Nymphaeaceae (*Barclaya*, *Euryale*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Ondinea* [ahora *Nymphaea ondinea* Löhne, Wiersema & Borsch] y *Victoria*) no tiene una monofilia completamente respaldada. Los datos filogenéticos no proporcionan suficiente apoyo inequívoco para agrupar a todos los miembros de la familia en un único linaje exclusivo descendiente de un ancestro común (Löhne, 2007). Estudios posteriores también han sugerido que Nymphaeaceae podría ser un grupo parafilético (Gruenstaeudl, 2019).

Por un lado, la posible parafilia para Nymphaeaceae se debe a las relaciones filogenéticas de *Nuphar*, que siguen sin resolverse respecto al resto de Nymphaeaceae y de Cabombaceae. La posición filogenética de *Nuphar* ha mostrado variabilidad significativa según el enfoque metodológico utilizado (Gruenstaeudl, 2019). Algunos estudios han sugerido que *Nuphar* es hermano del resto de Nymphaeaceae, una hipótesis respaldada por datos filogenéticos, anatómicos, morfológicos y moleculares (Ito, 1987; Les *et al.*, 1999). Sin embargo, esta interpretación asume la monofilia de Nymphaeaceae, lo cual sigue siendo debatido. Por otro lado, hay una posible parafilia *Nymphaea* con respecto al clado formado por *Victoria* y *Euryale*, lo que significa que *Nymphaea* podría tampoco ser monofilético (Löhne, 2007)

Barclaya se ha establecido como hermano del clado compuesto por *Nymphaea*, *Victoria* y *Euryale* (Löhne, 2007), en línea con lo propuesto por Les *et al.* (1999). Dentro de este clado, *Victoria* y *Euryale* forman un subclado respaldado tanto por análisis filogenéticos (Löhne, 2007) como por estudios basados en la morfología de semillas y la presencia de espinas (Caspary, 1891).

Sin embargo, muchos estudios no han considerado un muestreo representativo de todos los subgéneros de *Nymphaea* o no han logrado un soporte sólido para su monofilia (Ito, 1987; Moseley *et al.*, 1993; Les *et al.*, 1999). Es relevante destacar que varios de estos estudios trataban a *Ondinea* como un género independiente. No obstante, los resultados de Löhne *et al.* (2009) indicaron que *Ondinea purpurea* Hartog pertenece al subgénero *Anecphya*, siendo ahora reconocida como *Nymphaea ondinea*.

Por ello, es fundamental incluir un muestreo representativo de los subgéneros dentro de *Nymphaea* y realizar análisis que utilicen diferentes conjuntos de datos y metodologías para resolver esta relación de manera definitiva. Incluso, Gruenstaeudl (2019) destaca que aún es prematuro llegar a una conclusión definitiva sobre la monofilia o parafilia de Nymphaeaceae.

MECANISMOS DE POLINIZACIÓN Y DISPERSIÓN EN NYMPHAEALES

La polinización de en Nymphaeales suele ser realizada por abejas, avispas, moscas o escarabajos, aunque puede o no haber autofecundación (Endress, 2001; Warner *et al.*, 2008; Lima, 2011; Lima *et al.*, 2012). Existen diferencias en los mecanismos de polinización entre los subgéneros dentro *Nymphaea*. En los subgéneros con una floración diurna, como *Anecphya*, *Brachyeras* y *Nymphaea*, la polinización ocurre especialmente por himenópteros, dípteros y coleópteros. En los subgéneros de floración nocturna, como *Hydrocallis* y *Lotos*, la polinización es realizada principalmente por coleópteros. La dispersión de las semillas puede ocurrir a través de animales o por el agua (Cook, 2004).

Por ejemplo, *Nymphaea caerulea* presenta diversos mecanismos para atraer sus polinizadores, como la vistosa coloración de sus pétalos, la antesis diurna, osmóforos y gran cantidad de polen (Lima, 2011). Lima (2011) también observó que la planta presenta partes florales comestibles, una recompensa que la planta brinda a sus polinizadores. Sin embargo, dos Santos Kaeser *et al.* (2017) reportaron autopolinización para esa especie. Aunque la cantidad de semillas producidas por autopolinización es inferior respecto a polinización cruzada, se considera que la autopolinización puede garantizar la formación del fruto y dispersión de las semillas en ausencia de polinizadores y dispersores y en condiciones de ambientales desfavorables.

Thien *et al.* (2009) observaron que, además de los atractivos visuales, las flores de las especies de *Cabomba* muestran dos glándulas de néctar en la base de los pétalos. Estas flores ofrecen néctar y granos de polen como recompensas para posibles polinizadores.

Por ejemplo, *Cabomba caroliniana* las flores no emiten olores perceptibles, son autocompatibles y ofrecen polen y néctar como recompensa, pero su producción de néctar es muy limitada (Schneider & Jeter, 1982). En *Cabomba* se han registrado muchos visitantes florales, como por ejemplo los de *C. aquatica*, que incluyen Apidae (*Apis mellifera* y *Trigona spinipes*), Halictidae, una especie de mosca no identificada y una especie de avispa (*Polybia* sp.) (Silva & Leite, 2011).

En Hydatellaceae, *Trithuria inconspicua* es polinizada por viento (anemofilia) y autogamia gravitacional. Morfológicamente, es similar a *Trithuria filamentosa* Rodway de Tasmania, su especie hermana en análisis filogenéticos (Cheeseman, 1906). La polinización de *T. filamentosa* también puede realizarse por anemofilia o autogamia gravitacional (Smitsen *et al.*, 2019).

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el periodo 2021-2023 se realizaron 29 giras de campo en Costa Rica, destinadas a recolectar y registrar especies de Nymphaeales (Cuadro 1). Estas giras abarcaron sitios previamente documentados con especies del orden, así como áreas prometedoras no exploradas anteriormente. Las localidades visitadas se distribuyeron en varias provincias del país, de la siguiente manera: en Heredia se incluyeron Vuelta Cabo de Hornos (cerca del RVSM) y otras localidades en Sarapiquí; en Cartago, Turrialba; en Limón, Siquirres y Barra del Colorado (en Pococí); en Alajuela, Los Chiles, Río Cuarto y Pital (San Carlos); en Guanacaste, Bagaces, Santa Cruz y La Cruz; en Puntarenas, Las Vueltas (Buenos Aires) y Corredores; en San José, Pérez Zeledón.

La selección de sitios se basó en información de las bases de datos de herbarios como CR (Ecobiosis: <https://www.museocostarica.go.cr/nuestro-trabajo/historia-natural/>), MO (www.tropicos.org) y GBIF—The Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.org), además de etiquetas de ejemplares de los herbarios CR, HLDG, JVR,

LSCR y USJ. Esto permitió identificar especímenes potenciales que no estaban registrados en bases de datos en línea.

Los especímenes recolectados durante las giras fueron preservados y depositados en el herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ). Adicionalmente, algunos especímenes fueron cultivados en el Jardín Botánico Lankester de la Universidad de Costa Rica para facilitar el estudio de estructuras vivas, como flores, frutos y semillas.

En este estudio la circunscripción de las especies estudiadas se basó en caracteres morfológicos. El estudio morfológico se llevó a cabo tanto *in situ* durante las giras de campo como en el laboratorio. En el campo, se registraron características morfológicas clave de las especies, mientras que en el laboratorio se revisaron especímenes de herbario de diferentes instituciones y se documentaron plantas con fotografía digital. Para garantizar la preservación de estructuras tridimensionales, se conservaron muestras botánicas en etanol al 70%, incluyendo flores y frutos de Nymphaeaceae, así como ramas fértiles o plantas completas de Cabombaceae. Este enfoque permitió un análisis detallado y un manejo óptimo de las estructuras para su estudio posterior.

Análisis morfológico

Para este estudio se utilizó el concepto fenético de especie (De Queiroz, 2007). Las estructuras macroscópicas, como flores, hojas y rizomas, se documentaron utilizando una cámara digital Nikon D7100 equipada con un objetivo Nikon Micro NIKKOR 105 mm f/2.8G AF-S VR IF-ED. Además, se empleó un microscopio estereoscópico para analizar en detalle estructuras pequeñas, tales como la pubescencia y los caracteres del gineceo y androceo.

Se elaboraron láminas con las fotografías tomadas, las cuales fueron diagramadas en Adobe Photoshop® CS6. Durante el análisis, se identificaron los caracteres discretos útiles para la delimitación de especies, así como aquellos caracteres variables que, aunque no son útiles para separarlas, contribuyen a reforzar las interpretaciones taxonómicas y descartar el uso de rasgos inconsistentes reportados en la literatura.

Una vez delimitadas las especies morfológicamente, se redactaron descripciones taxonómicas basadas en especímenes vivos y muestras de herbario. Para estas

descripciones, se tomaron medidas detalladas de las principales estructuras de las plantas utilizando todos los especímenes disponibles. Finalmente, se generaron claves dicotómicas que incluyen todos los taxa presentes en Costa Rica.

Como referencias principales para la identificación, se consultaron los trabajos de Conard (1905), Wiersema (1984, 1987 y 1989), Wiersema & Hellquist (1994), Ørgaard (1991), Crow (2007, 2020) y Lima *et al.* (2014, 2021), además de los protólogos disponibles de las especies registradas en Costa Rica.

Fenología y estado de conservación

Con base en los registros disponibles en los herbarios estudiados y los datos obtenidos en campo, se identificaron los meses en que cada especie ha sido registrada con flores y/o frutos en Costa Rica.

Distribución geográfica

A partir de especímenes recolectados durante las giras y los datos asociados a los especímenes de herbario estudiados, se generaron mapas de distribución geográfica de las especies. Para la elaboración de los mapas se utilizaron tres tipos de datos:

1. Coordenadas geográficas indicadas en las etiquetas de los especímenes de herbario consultados.
2. Datos de GPS obtenidos durante las giras, respaldados con especímenes de herbario recolectados en esas mismas giras.
3. Registros de iNaturalist y Tropicos, siempre y cuando los datos fueran verificables y con asignación geográfica precisa.

Los mapas fueron generados utilizando el software Quantum GIS (QGIS) (Graser, 2016).

Tratamiento taxonómico

Los materiales tipo fueron analizados para la identificación de las especies mediante imágenes disponibles en las bases de datos de JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>), Royal Botanic Garden Edinburgh (E), Naturalis Biodiversity

Center (L), Missouri Botanical Garden (MO), New York Botanical Garden (NY), Museo Nacional de Historia Natural de París (P) y Smithsonian Institution (US), siempre y cuando el material estuvo disponible.

En Costa Rica, se realizó una amplia revisión de los especímenes presentes en los herbarios CR (incluyendo el antiguo Herbario INB), HLDG, JVR, LSCR y USJ. Además, se llevó a cabo un análisis exhaustivo de las descripciones originales (protólogos) de todos los nombres aplicados a las especies presentes en Costa Rica, incluyendo nombres aceptados, sinónimos heterotípicos y homotípicos (cuando los hubiera).

Los especímenes tipo examinados se indican con el símbolo de exclamación (!), de acuerdo con la convención botánica (Stearn, 2004). Para definir la prioridad y sinonimia de los nombres, se siguió el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (Código de Shenzhen, Turland *et al.*, 2018).

Finalmente, se organizó la información nomenclatural en un nomenclátor (Apéndice 3), que incluye datos como autor, año de publicación, título de la publicación original, ubicación del protólogo, material tipo, localidad tipo y sinónimos heterotípicos y homotípicos.

Documentación digital

Se elaboró una lámina fotográfica para algunas especies encontradas, siguiendo el modelo de Láminas de Disección Compuesta Lankester (LCDP, por su sigla en inglés) del Jardín Botánico Lankester. Para esto, se fotografiaron las estructuras tradicionalmente utilizadas como características diagnósticas en tratamientos taxonómicos de referencia, como los de Conard (1905), Wiersema (1984, 1987 y 1989), Wiersema & Hellquist (1994), Ørgaard (1991), Crow (2007, 2020) y Lima *et al.* (2014, 2021).

Las láminas para las especies de Nymphaeaceae incluyeron, en la medida de lo posible, los siguientes caracteres: morfología del limbo foliar en las caras adaxial y abaxial (dado que la coloración y nervadura presentan diferencias entre las especies); flor; estambres y gineceo (estos últimos separados del perianto), y fruto. Las semillas no fueron documentadas debido a la dificultad de encontrar frutos maduros. Para las especies de Cabombaceae, las láminas incluyeron, en la medida de lo posible: morfología de las hojas sumergidas y flotantes (estas últimas son un carácter distintivo importante entre especies; Lima *et al.*,

2014); flor; estambres; gineceo y fruto. Para las plantas de Nymphaeaceae y Cabombaceae que no fue posible generar una lámina LCDP se generó una tabla con cuatro fotos con estructuras como: limbo foliar, flores y frutos, además del hábito.

Las fotografías se tomaron *in situ* siempre que fue posible, utilizando una cámara digital. Adicionalmente, se fotografiaron en laboratorio los especímenes cultivados en el Jardín Botánico Lankester. Para estructuras pequeñas, como anteras y estigmas, se empleó la técnica de apilamiento con el software Zerene®. Esta técnica consiste en capturar una serie de imágenes a diferentes distancias focales, que luego se apilan para obtener una única imagen con mayor profundidad de campo, permitiendo una mejor visualización de los detalles estructurales. Todas las imágenes fueron procesadas y diagramadas con el software Adobe Photoshop® (Bogarín *et al.*, 2014), organizándolas según el modelo propuesto en esta investigación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Morfología general de Nymphaeaceae y Cabombaceae con énfasis en los taxa presentes en Costa Rica

Hábito: Plantas acuáticas arraigadas. Tallos rizomatosos enterrados o emergentes en el sustrato (*Nymphaea*) o con una porción flotante en la columna de agua (Cabombaceae). Hojas flotantes siempre presentes en Costa Rica. Las hojas sumergidas están presentes solo en *Cabomba* (en Costa Rica). Sin embargo, las plántulas y juveniles de *Nymphaea* pueden producir hojas sumergidas.

Raíces: En Nymphaeaceae y Cabombaceae las raíces son muy numerosas. En Cabombaceae pueden desarrollarse raíces adventicias producidas en los nudos, lo que ayuda en la propagación o reproducción vegetativa de la planta. En los rizomas de Nymphaeaceae las raíces suelen salir de la porción media hacia abajo, de la porción media del tallo hacia arriba salen las hojas y pedúnculos. En esta familia, las raíces son blancas y suelen ser esponjosas, debido al aerénquima que contienen, además presentan canales de aire.

Tallos: Los tallos de Nymphaeales son órganos modificados de diversas maneras. Pueden ser ejes alargados, proporcionalmente delgados, o pueden ser cortos, engrosados, verticales, llenos de bases de hojas y de pedúnculos, con flores axilares, como en el género *Victoria*. En *Nymphaea* los tallos son rizomas que pueden ser tuberosos, erectos u horizontales con el ápice hacia afuera del sustrato, a veces estoloníferos. En algunos individuos de *Nymphaea* para Costa Rica se han encontrado turiones, que son estructuras que salen del rizoma y generan nuevos rizomas, pudiendo generar varias plántulas.

En Cabombaceae los individuos se pueden propagar por desprendimiento de partes del tallo de la planta madre. El tallo está compuesto de una parte basal horizontal y otra parte más erecta que alcanza la superficie durante la producción de flores. En las especies de *Cabomba*, el tallo tiene un crecimiento monopodial, es flexible y erecto, con nudos prominentes (Lima *et al.*, 2014).

Hojas: Las hojas y peciolo pueden variar bastante en este orden, en general poseen filotaxis alterna y espiralada. La lámina foliar de las hojas flotantes de plantas maduras puede variar de 14 cm, como *Nymphaea conardii*, hasta 55 cm de largo como en *N. ampla*, o bien pueden ser bastante pequeñas, como *Cabomba haynesii*, con hojas flotantes que van de 5 a 8 mm de largo. Los bordes pueden ser dentados y prominentes como en *N. lotus* y *N. ampla*, fuertemente sinuados como en *N. pulchella*, *N. capensis* o *N. rudgeana*, o pueden ser lisos y enteros como en *N. jamesoniana*, *N. amazonum* y *N. caerulea*. Las manchas (de color morado oscuro, café o negruzco) en el haz y envés de las hojas es un carácter bastante frecuente en especies como como *N. amazonum*, *N. lotus* y *N. ampla*, pero en otras especies como *N. jamesoniana* y *N. conardii* no se han registrado en el país. La nervadura también es otro factor bien distintivo entre las especies, como *N. jamesoniana*, que posee nervios terciarios en forma de telaraña, o por ejemplo como en *N. lotus* y *N. ampla*, que tienen el nervio principal bastante levantado por el envés. En el peciolo, la cantidad de canales de aire es un factor marcado en las diferentes especies de *Nymphaea* en Costa Rica. Estos pueden variar de dos canales centrales hasta seis (como *N. lotus* y *N. amazonum* por ejemplo). Un dato curioso es que la cantidad de canales de aire puede variar entre el peciolo de la hoja y el pedúnculo floral en la misma planta. *Nymphaea caerulea*, por ejemplo, tiene

cinco canales de aire centrales en el pedúnculo floral, mientras el peciolo tiene cuatro canales de aire. Los peciolos pueden o no tener tricomas, como el anillo de tricomas en el ápice del peciolo que presenta *N. amazonum*, o los tricomas cortos y dispersos en *N. lotus*, además de que pueden tener espinas como en *Victoria*.

En Cabombaceae las hojas flotantes de *Cabomba* pueden tener una morfología peltada, elíptica o ligeramente sagitadas, con filotaxis alterna y ayudan a sostener las flores para que puedan emerger del agua. La coloración de estas hojas puede ir de verde hasta rojizo. Las hojas sumergidas tienen filotaxis opuesta o verticilada, coloración rojiza a verde, láminas reniformes a semicirculares (hojas flotantes) o divididas dicotómicamente en numerosos segmentos lineares (hojas sumergidas). Peciolos desde 1 hasta 1.5 cm. En la familia, las hojas también pueden ser exclusivamente flotantes, ovaladas, verdes en la cara adaxial y moradas abaxialmente y presentar mucilago abundante por el envés y el peciolo y tallos, como es el caso de *Brasenia*.

Flores: En Nymphaeaceae, las flores son generalmente vistosas y solitarias, emergentes (es decir cuando el ápice del pedúnculo está encima del nivel del agua y la flor no descansa en la superficie) o flotantes (cuando la flor descansa en la superficie del agua), bisexuales (perfectas) y protogínicas con antesis diurna o nocturna. Los sépalos son coriáceos y con espinas en *Euryale* y *Victoria*; en *Nuphar* y *Nymphaea* los sépalos pueden tener manchas. Los pétalos presentan una variación de tamaño en desde el verticilo más externo hacia el más interno, siendo los más anchos generalmente los más externos; a veces esa diferencia no es tan fuerte, siendo más gradual en algunas especies. Los estambres, en algunos táxones, se asemejan a los pétalos más internos, debido a su forma laminar. Las anteras son dehiscentes y se abren al segundo, tercer o cuarto día de antesis. El gineceo puede estar constituido de tres a cuarenta y siete carpelos, puede ser sincárpico (carpelos connados) (Nymphaeaceae) o apocárpico (carpelos libres) (Cabombaceae y parcialmente en Nymphaeaceae). El ovario puede ser ínfero o súpero; los óvulos son anátropos, o bien pueden ser ortótropos (*Barclaya*), con placentación parietal o laminar (Hoehne, 1948; Prance & Anderson, 1976; Prance, 1980; Wiersema, 1987; Schneider & Williamson, 1993; Les *et al.*, 1999; Endress, 2001; Warner *et al.*, 2008; Lima, 2011; Lima *et al.*, 2012; Tozin & Rodrigues, 2020).

En Nymphaeaceae las flores suelen ser grandes, pueden llegar hasta 35 cm de diámetro como en *Victoria*. Pueden tener de cuatro hasta 14 sépalos, de cuatro hasta 70 pétalos, de 14 hasta 750 estambres y tres hasta 40 carpelos. Las flores en esta familia, por lo general, tienen estambres petaloides y estigmas alargados (Les, 2002).

En Cabombaceae las flores son muy diferentes, pequeñas, de 2 a 8 mm (Acuña-Castillo *et al.*, 2021). El perianto está formado por solamente dos verticilos siendo ambos trímeros, pero en *Brasenia* pueden ser trímeros o tetrámeros. Los sépalos son glabros. Los pétalos son ovados en *C. aquatica* Aubl., oblongos en *C. caroliniana* A. Gray y *C. haynesii*, y obovados en *C. furcata*. La corola muestra coloración diferente entre algunas especies: amarilla en *C. aquatica*; lilas con un tinte magenta en las venas principales de *C. furcata*; blancas en *C. caroliniana*; blancas con un ligero tono lila en *C. haynesii* y color vino en *Brasenia* (Lima *et al.*, 2014; Acuña-Castillo *et al.*, 2021).

En ambos géneros de Cabombaceae, las flores son emergentes y están justo por encima del agua. En el género *Cabomba*, los pétalos son auriculados en la base; las aurículas son nectaríferas para atracción de polinizadores. Pueden tener de 3 a 6 estambres. El pistilo es apocárpico (1-3) y súpero. *Brasenia* puede tener hasta 51 estambres, pistilo apocárpico, puede llegar a seis carpelos libres.

Frutos: Algunos investigadores coinciden en que los frutos de Nymphaeaceae son carnosos, del tipo baya (Les, 2002). Sin embargo, se han realizado varias descripciones diferentes de frutos, como “fruto tipo baya con forma globosa, con cerca de 14 cm de diámetro” (Arber, 1920; Pio Corrêa, 1952), “fruto simple plurilocular que se puede romper en la madurez” (Barroso *et al.*, 1999), “fruto tipo baya o cápsula carnosa que se abre de manera irregular” (Judd *et al.*, 2002). Otros autores los consideran tipo hesperidio, que son frutos simples indehiscentes con placentación axial y de pericarpo carnoso y coriáceo, o tipo “ceratium”, frutos capsulares que se abren por separación o rompimiento de capas del pericarpio (Spjut, 1994), sin embargo, en *Nymphaea* la placentación es parietal, entonces esto no aplicaría.

Para efectos de esta investigación, se considera como fruto la estructura que se genera luego de la fertilización de una sola flor, independientemente del número de carpelos; por eso se considera que Nymphaeaceae tiene frutos simples y pluriloculares. Por lo tanto, la

placentación en Nymphaeaceae es laminar con óvulos anátropos, que cuando están desarrollándose forman baya. Estas bayas pueden tener una dehiscencia irregular, con varias semillas, pero pueden ocurrir variaciones en los géneros y especies (Simpson, 2010). En Cabombaceae, los frutos son apocárpicos, verdes o marrón oscuro y liberan las semillas al descomponerse. La pared del fruto se descompone entre 14 y 30 días tras la antesis (Ørgaard, 1991). Los frutos pueden tener forma botuliforme (forma rolliza con los extremos redondeados de pared delgada) (Barbosa *et al.*, 2018).

Distribución en Costa Rica

Las especies de la familia Cabombaceae tienen una presencia significativa en diferentes regiones del país, aunque su distribución parece concentrarse más en el norte y en áreas específicas del sur (Figura 20). La mayor densidad de registros está en la zona del Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque en el norte. También se identifican registros en el sur del país, lo que sugiere que las áreas cercanas al Humedal Térraba-Sierpe podrían ser importantes para estas especies. Es notable la ausencia de registros en el centro del país, lo que podría deberse a la menor disponibilidad de hábitats acuáticos adecuados o bien a la ausencia de registros en esa zona. La familia Cabombaceae en Costa Rica se distribuye en regiones con cuerpos de agua someros, en altitudes bajas o intermedias (Crow, 2020), lo cual concuerda con su preferencia por ambientes de agua dulce y exposición a la luz solar. Para Nymphaeaceae la mayor cantidad de registros, tanto de datos de investigación como de especímenes de herbario, se encuentra en el norte y centro del país (Figura 21). Esto incluye áreas protegidas, como el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro y el Parque Nacional Palo Verde. Esto resalta la importancia de las áreas protegidas como refugios para estas especies, garantizando su conservación frente a amenazas como la pérdida de hábitat y la contaminación. Estas áreas son conocidas por su riqueza en ecosistemas acuáticos (Córdoba *et al.*, 1998), lo que sugiere que Nymphaeaceae está particularmente bien representada en humedales de estas regiones, que ofrecen condiciones ideales como cuerpos de agua permanentes y buena calidad de hábitat. En el sur de Costa Rica, los registros son menos abundantes, pero también están presentes en áreas importantes como humedales costeros y lagunas pequeñas. Esto podría indicar una

menor presión de muestreo en estas áreas o bien condiciones menos favorables para la familia en comparación con el norte.

Relación con otros organismos

Las características estudiadas en las especies del género *Cabomba* indican interacciones ecológicas significativas con otros organismos, como la presencia de glándulas de néctar, y variaciones en la coloración de pétalos. La coloración más intensa en sépalos y pétalos, por ejemplo, podría actuar como señal visual para polinizadores en hábitats donde la luz solar está limitada (Chittka & Menzel, 1992). En términos de polinización, estas plantas exhiben adaptaciones morfológicas y reproductivas que facilitan la polinización cruzada. Las flores de *Cabomba aquatica* y *C. furcata*, por ejemplo, tienen protoginia (Lima, 2011) (estructuras femeninas maduran antes que las masculinas), lo que sugiere una dependencia de vectores externos.

Por otro lado, en *Nymphaea pulchella* se encontraron individuos en los cuales el pedicelo de la flor estaba torcido durante la formación del fruto, permitiendo que éste permaneciera bajo el agua. Dicha adaptación podría estar relacionada con la reducción de la depredación de semillas por aves o insectos, haya vista que fueron avistadas aves buscando alimento entre hojas de plantas de este género y del género *Victoria* en esta investigación. En *N. pulchella* se han encontrado insectos del orden Hemiptera en las flores. Estos insectos podrían jugar dos posibles roles en las flores de esta especie: 1. Podrían consumir néctar o polen (Schuh & Slater, 1995), generando una relación antagonista o neutral dependiendo del impacto en la polinización; 2. Podrían actuar como posibles polinizadores, auxiliando en la polinización cruzada de dicha especie.

Otra especie de *Nymphaea* con relaciones ecológicas destacadas es *N. lotus*. La presencia de moluscos de las familias Lymnaeidae y Ancyliidae en sus raíces y hojas podría influir en el crecimiento de las plantas, ya que estos organismos suelen incluir tejidos de plantas acuáticas en su dieta (Reef Central, 2025).

En algunos casos, se considera que estructuras como tricomas o cámaras de aire podrían proporcionar refugio para pequeños invertebrados acuáticos. Estos invertebrados, a su vez, podrían contribuir al control de organismos dañinos. Aunque esta relación no está

documentada en detalle, durante esta investigación se encontraron gusanos en desarrollo en las cámaras de aire de *Nymphaea ampla*, lo que resalta la necesidad de realizar estudios locales que evalúen el papel de estos organismos en la ecología de estas especies.

Variación elevacional de Nymphaeales en Costa Rica

El gradiente altitudinal en el que se encuentran naturalmente especies de Nymphaeales en Costa Rica es bajo, generalmente entre 0 y 800 m (Crow, 2007; 2020). Las plantas registradas a mayores elevaciones suelen pertenecer a especies introducidas en determinados ambientes, como la Laguna Hule o cuerpos de agua artificiales.

Especies como *Nymphaea amazonum*, *N. ampla* (Salisb.) DC., *N. caerulea* Savigny, *N. jamesoniana* Planch., *N. prolifera* Wiersema, *N. rudgeana*, *Cabomba haynesii* y *C. palaeformis* se distribuyen en un rango altitudinal que va de 0 a 50 m. Por otro lado, *Nymphaea conardii* Wiersema, *N. glandulifera* Rodschied y *N. pulchella* DC. se encuentran entre los 0 y 100 m. En contraste, especies como *N. capensis* Thunb., *N. lotus* L. y *N. × thiona* D.B. Ward se han registrado entre los 700 y 750 m (éstas tres son plantas no nativas a Costa Rica), mientras que *C. furcata* Schult. & Schult. se distribuye entre los 350 y 800 m (Crow, 2007; 2020).

Especies ornamentales como *Nymphaea capensis* y, especialmente, *N. lotus* son relativamente comunes. Por esta razón, se considera probable que puedan encontrarse introducidas a altitudes aún mayores. Esto podría explicarse por la capacidad adaptativa de estas plantas en ambientes modificados por actividades humanas, como embalses o lagunas artificiales.

Otro factor que posiblemente influye en la variación elevacional de estas plantas es la condición climática local, como microclimas específicos en zonas húmedas o secas. Estos microclimas podrían permitir que ciertas especies crezcan fuera de sus rangos tradicionales de distribución.

Tratamiento taxonómico

Clave para las familias de Nymphaeales de Costa Rica

1. Hojas todas flotantes y alternas o algunas flotantes y alternas y otras sumergidas y opuestas o verticiladas. Láminas (en hojas flotantes) ovaladas, centralmente peltadas, con base estrechamente elipsoide o hastada, o (en hojas sumergidas) divididas en segmentos lineares (dicotómica o tricotómicamente), siempre inermes. Flores <2 cm de diámetro, pétalos usualmente 3, estambres 3-51, gineceo obviamente apocárpico

Cabombaceae

1'. Hojas todas flotantes alternas, hojas sumergidas siempre ausentes (en Costa Rica). Láminas sagitadas, cordadas, orbiculares o elípticas, generalmente basifijas o si centralmente peltadas, con espinas abaxialmente. Flores ≥ 4 cm de diámetro, pétalos ≥ 7 , estambres 24-200 y gineceo sincárpico o aparentemente así
 Nymphaeaceae

Cabombaceae Rich. ex A. Rich. Dict. Class. Hist. Nat. [Bory] 2: 608. 1822. TIPO: *Cabomba* Aubl., Hist. Pl. Guiane 1: 321. 1775.

Hierbas acuáticas perennes, con rizomas horizontales que actúan como ramas de brotes erectos, cortos, enterrados en el sustrato y de fácil fragmentación, favoreciendo la propagación vegetativa. Tallos delgados. Hojas sin estípulas, las sumergidas (cuando presentes) opuestas decusadas o verticiladas, pecioladas, flabeladas, divididas dicotómica o tricotómicamente en segmentos lineares. Hojas flotantes alternas, pecioladas, peltadas, elípticas a ovales, con venación radial que diverge desde un punto central. Flores solitarias, elevadas sobre el agua, hermafroditas, actinomorfas, con perianto hipógino, generalmente trímero dispuesto en dos verticilos. Pedicelo largo, pubescente, axilar o extra axilar. Sépalos tres, pétalos tres, poco diferenciados morfológicamente entre sí. Estambres 3-51, libres, filamento filiforme, conectado a la base de la antera. Carpelos claviformes, 2-18, apocárpico, estigmas densamente papilosos. Óvulos 1-3 por carpelo, anátropo. Frutos agregados, formados por varios folículos o aquenios, con pericarpio coriáceo; indehiscentes o dehiscentes, cada unidad con 1-3 semillas operculadas.

Clave de identificación para los géneros de Cabombaceae en Costa Rica

1. Hojas sumergidas ausentes. Hojas todas flotantes, alternas, ampliamente ovaladas. Mucílago conspicuo presente en tallos, pecíolos y cara abaxial de las hojas. Sépalos y pétalos color púrpura oscuro o rojizo; estambres 10 - 51, carpelos 4-18.....

Brasenia

1'. Hojas sumergidas presentes. Hojas flotantes alternas, estrechamente elipsoides o hastadas (en Costa Rica), hojas sumergidas opuestas o verticiladas, divididas en segmentos lineares (dicotómica o tricotómicamente). Mucílago inconspicuo. Sépalos y pétalos blancos, amarillos o púrpura pálidos; estambres 3-6, carpelos 1-7.....

Cabomba

Brasenia Schreb., Gen. Pl., ed. 8[a]. 1: 372. 1789. TIPO: *Brasenia schreberi* J. F. Gmel.

Hydropeltis Michx., Fl. Bor.-Amer. (Michaux) 1: 323. 1803. TIPO: *Hydropeltis purpurea* Michx.

Plantas acuáticas perennes. Rizomas horizontales, alargados y delgados. Pecíolos delgados y alargados, extendiéndose desde los rizomas y tallos flotantes hasta la superficie del agua, donde sostienen las hojas flotantes. Tallos, pecíolos y cara abaxial de las hojas recubiertos por una capa de mucílago conspicua. Hojas simples, alternas, elípticas a ovadas, con un marcado contraste de color: cara adaxial verde oscuro brillante, cara abaxial tiene un tono de vino o rojo oscuro. Flores solitarias, actinomorfas, pequeñas y emergentes, en pedúnculos largos que se extienden por encima de la superficie del agua, perianto en dos verticilos, tres sépalos y tres pétalos similares de color púrpura oscuro o rojizo. Estambres numerosos y carpelos libres. Fruto agregado de aquenios secos, con un pericarpio duro y recubierto de mucílago. Cada aquenio con una única semilla. Género monotípico. Amplia pero irregularmente distribuido excepto en Eurasia occidental y el norte de África

Brasenia schreberi J. F. Gmel., Syst. Nat., ed. 13[bis]. 2(1): 853. 1791. TIPO: ESTADOS UNIDOS, New Jersey: [Warren Co.], Hope [Township?], s.d., *Floyd 1* (Holotipo: M 0110828!).

Hydropeltis purpurea Michx., Fl. Bor.-Amer. (Michaux) 1: 324, t. 29. 1803. *Brasenia peltata* Pursh, Fl. Amer. Sept. (Pursh) 2: 389. 1813. Nom. superfl. *Brasenia nymphoides* Baill., Hist. Pl. (Baillon) 3: 82, footnote. 1871. Nom. superfl. *Brasenia purpurea* (Michx.) Casp., Journ. Sci. Math. Phys. Nat. 4(16): 312. 1873. Nom. illeg. *Cabomba peltata* (Pursh) F. Muell., Fragm. (Mueller) 10(85): 77. 1876. Nom superfl. Probable material original: [Estados Unidos: Carolina] In Aquis Carolinae, s.d., *A. Michaux s.n* (P 00752297); Amer. Sept., s.d., *A. Michaux s.n* (P 00752298).

Hydropeltis pulla Salisb., Ann. Bot. [König & Sims] 2(1): 74. 1805. TIPO: CANADÁ, 1800, *F. Masson s.n.* (BM 000574916).

Brasenia hydropeltis Muhl., Cat. Pl. Amer. Sept.: 55. 1813. Probable material original: United States, Pennsylvania, Lancaster, 1799, *H. Muhlenberg 671* (LINN HS925-1) (LINN!); *H. Muhlenberg* [?] 795 (PH 00034888).

Rizomas con hojas foliáceas en cada nudo. Pecíolo hasta 80 cm de longitud, médula interna rodeada por 10-11 cámaras de aire. Hojas alternas u opuestas, láminas jóvenes enrolladas sobre sí mismas, cubiertas de mucílago, láminas foliares ovaladas, enteras, centralmente peltadas y flotantes, de 6-12 cm × 4-6 cm, verde claro por el haz y rojo oscuro por el envés, nervios más evidentes que corren hacia las dos puntas de la lámina, parte central de la hoja a veces amarillenta. Flores solitarias y axilares, protóginas, 2 cm de diámetro. Pedúnculo rojo oscuro. Sépalos 3, rojo oscuro por las dos caras, ocasionalmente con una línea negra en el envés desde la base hasta el ápice. Pétalos 3, rojo oscuro por las dos caras, ligeramente más claros que los sépalos. Estambres de 10-51, filamentos lineares rojo oscuro, anteras de rojo oscuro a púrpura. Gineceo apocárpico, de 4-18 carpelos libres, rojo oscuro, ovarios más claros.

Hábitat y Distribución:

Suele encontrarse en cuerpos de agua con pH ácido (Les, 2004; Kim *et al.*, 2008, 2012), aunque también es capaz de adaptarse a condiciones alcalinas (Les, 2018). Esta planta prefiere aguas someras, de hasta tres metros de profundidad, en zonas completamente expuestas a la luz solar. Cuando las condiciones ambientales son favorables esta especie puede expandirse rápidamente, ya que sus tallos rastreros generan nuevos brotes con facilidad (Rahayu & Magandhi, 2018).

Ha sido registrada en varios países latinoamericanos: Belice, Colombia, Costa Rica (registro reciente), Cuba, El Salvador, Guatemala, Guyana, Honduras, Jamaica, México, República Dominicana y Venezuela. En México, habita tanto en tierras bajas como en altitudes medias. En Colombia, se encuentra principalmente en los Andes. En Venezuela, está presente en varios estados del noroeste del país, y en Guyana, ha sido reportada en el Lago Tapakuma, también conocida de la Guayana Francesa (Acuña-Castillo *et al.*, 2021). En Costa Rica ha sido registrada en un área protegida, el Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque (Figura 3).

Fenología:

En Costa Rica esta especie se encontró con flores los meses de noviembre, diciembre y enero (Figura 22).

Estado de conservación:

Especie recolectada en Costa Rica en zona protegida, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque. A escala global es considerada como de menor preocupación en cuestión de su preservación (Maiz-Tome, 2016).

Material representativo examinado:

Belize, Toledo, 16°33'N, 088°42'W, 45-75 m, 15 de octubre de 2005, *Caroline Whitefoord & V. Quiroz 106118* (MO). **El Salvador**, Ahuachapán, 13°53'N, 089°47'W, 1829 m, 28 de diciembre de 1998, *N. Herrera 3835* (MO). Ahuachapán, 13°52'38"N, 089°47'56"W, 5430 ft, 28 de enero de 1951, *Norman C. Fassett 28702* (F, MO). **Costa Rica**, Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 08 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 093* (USJ). **Guatemala**, Santa Rosa, 14°27'54"N,

090°22'48"W, 5000 ft, mayo de 1892, *Enrico T. Heyde & Ernesto Lux 3062* (MO). **México**, Chiapas, 17°09'00"N, 092°53'24"W, 1700 m, 26 de octubre de 1971, *Dennis E. Breedlove & Robert F. Thorne 21529* (MO). **Estados Unidos**, Missouri, 38°45'58"N, 092°12'22"W, 800 ft, 18 de junio de 1991, *George Yatskievych 91-160* (MO). Missouri, 37°03'23"N, 090°05'29"W, 105 m, 19 de junio de 2022, *Alan E. Brant & William Teeters 10016* (APSC, BRIT, MNH, MO, NCU).

Comentarios:

La principal diferencia entre los sépalos y los pétalos radica en que los sépalos suelen ser ligeramente más gruesos, rígidos y presentan el ápice curvado hacia abajo, mientras que los pétalos tienden a tener el ápice levemente curvado hacia afuera.

Estas plantas pueden encontrarse ocasionalmente flotando libremente, aunque con mayor frecuencia están adheridas al sustrato mediante sus raíces, que actúan como anclas. Las partes sumergidas suelen estar cubiertas por un mucílago translúcido.

Cabomba Aubl., Hist. Pl. Guiane 1: 321, pl. 124. 1775. *Nectris* Schreb., Gen. Pl., ed. 8[a]. 1: 237. 1789. *Nom. illeg. superfl.* *Villarsia* Neck., Elem. Bot. 2: 110. *Nom. Inval.* 1790. TIPO: *Cabomba aquatica* Aubl.

Plantas herbáceas acuáticas con tallos delgados y ramificados. Hojas sumergidas opuestas o verticiladas, flabeladas, palmeadamente, dicotómica o tricotómicamente divididas en segmentos lineares. Hojas flotantes pocas, alternas y con base peltada, estrechamente elipsoides o hastadas. Flores solitarias, pequeñas, axilares o extra axilares. Perianto en dos verticilos trímeros. Sépalos y pétalos similares entre sí, blancos, amarillos o purpúreo pálidos. Los pétalos laminares con dos aurículas basales, una de cada lado. Estambres 3-6, anteras amarillas. Carpelos 1-7, mayormente libres, ocasionalmente fusionados en la base. Frutos agregados, formados por folículos dehiscentes, cada uno conteniendo de dos a tres semillas. Género con 6 especies aceptadas, nativo solo de América.

Clave de identificación para *Cabomba* en Costa Rica

1. Hojas sumergidas opuestas y verticiladas en la misma planta; hojas flotantes de lanceoladas a lineares; sépalos morados o lilas con rayitas morado oscuro en el envés; estambres de 4 a 6 *Cabomba furcata*
 1'. Hojas sumergidas opuestas (rara vez verticiladas); hojas flotantes angostamente lineares; sépalos blancos por el haz, estambres de 3 a 6 2
2. Sépalos blancos con base verde claro; pétalos blancos o rosados con base verde o amarillenta; estambres de 3 a 6..... *Cabomba haynesii*
 2'. Sépalos blancos con base amarilla; pétalos blancos con base amarilla; estambres 3 *Cabomba palaeformis*

Cabomba furcata Schult. & Schult. f., Syst. veg. 7: 1379. 1830. *Nectris furcata* (Schult. & Schult. f.) Andrews ex Steud. Nomencl. Bot. Stuttgartiae. Editio secunda 2: 188. 1841. TIPO: BRASIL, “in stagnis ad Macacu Brasiliae”. *Leandro do Sacramento s.n.* (Lectotipo: M 0171659!). Designado por Ørgaard, M. 1991).

Cabomba pubescens Ule. Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 6(59): 293. 1915. TIPO: BRASIL. *Ule 7633* (Lectotipo: B, designado por Ørgaard, M. 1991).

Cabomba warmingii Casp. Fl. Bras. 4(2): 142. TIPO: BRASIL, “plantam in lacu minori Lappinha prope Lagoa Santa in provincia Minas Geraës Brasiliae”. *Warming 1842* (Lectotipo: C, designado por Ørgaard, M. 1991).

Cabomba piauhyensis Gardner. Icon. Pl. 7: t. 641. 1844. TIPO: BRASIL, habitat in the stagnant waters of a large lake at “Algadões”, in the southwest of the province of Piauhy. *Gardner 2478* (Holotipo: BM 000574911!).

Tallos glabros o puberulentos, café, rojizo o verde claro. Hojas sumergidas opuestas y verticiladas en la misma planta, de 1,8-2,1 cm × 2-2,3 cm, peciolo de 1-1.5 cm de largo, lámina de tres a cinco divisiones principales. Hojas flotantes de 0.7-1,2 cm × 0.1 a 0.2 cm,

de lanceolada a linear. Pedúnculo floral de 3-4.5 cm de largo. Flores solitarias, axilares, pedúnculo floral morado oscuro, puberulento. Sépalos 3, morado o lila en las dos caras, verde claro o amarillento en la base por el envés, con rayitas morado oscuro por el envés, nervios evidentes en las dos caras, de 6-8 cm × 3-4 cm. Pétalos 3, rosados, lila o púrpura, verde claro en la base por el envés, de 0.5-0.8 cm × 3 cm, con una lámina auriculada en la base, nervios evidentes en las dos caras. Estambres de 4-6, carpelos de 1-3, con tricomas. Semillas elipsoides a globosas.

Hábitat y Distribución:

Se encuentra registrada en las Antillas Mayores, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica (Figura 5), Ecuador, El Salvador, Guayanas, Honduras, México, Trinidad y Tobago, Venezuela. No hay registros confirmados de su presencia en Perú. Habita aguas tranquilas y poco profundas, como lagos, lagunas y ríos de corriente lenta.

Fenología:

Las observaciones hechas en esa investigación y los datos de la literatura (Crow, 2020) indican que las plantas podrían producir flores todo el año en Costa Rica.

Estado de conservación:

Ninguna especie del género *Cabomba* ha sido evaluada para la *International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species* (IUCN, 2025). En Costa Rica se ha registrado en un área protegida: el Humedal Terraba-Sierpe.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Puntarenas, Osa, Boca Chocuaco, Sierpe, 8°47'48"N, 83°24'07"W, 10 m, 9 de septiembre de 2014, *I. F. Chinchilla 2124* (CR). Puntarenas, Buenos Aires, Laguna de Buenos Aires, 400 m, 22 de septiembre de 1984, *Jorge Gómez-Laurito 10126* (CR). Puntarenas, Buenos Aires, Aires, shallow pond, 23 de noviembre de 1984, *Garrett Eugene Crow 6240* (CR). Puntarenas, Osa, Sierpe, Marais de Sierpe, Humedal Terraba-Sierpe,

marzo de 1892, *Henri Francois Pittier 6836* (CR). Puntarenas, Buenos Aires, Buenos Aires de Osa, ca. 500 m de la carretera Interamericana hacia Buenos Aires de Osa, 385 m, 10 de agosto de 1980, *Jorge Gómez-Laurito 5766* (CR). Limón, Pococí, Barra del Colorado, 10.8209524 -83.6113501, 8 m, 17 de marzo de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 088* (USJ). San José, Pérez Zeledón, San Isidro de El General, 9°19'46"N, 83°41'48"W, 700 m, 19 de enero de 2001, *Luis González 1288* (CR). San José, Pérez Zeledón, San Isidro, found along margin of man-made pond near San Isidro (4 km S.E.), 650 m, 7 de febrero de 1973, *M. J. Bumby 289* (CR).

Comentarios

Cabomba furcata se distingue por presentar hojas sumergidas tanto opuestas como verticiladas en la misma planta, con láminas de tres a cinco divisiones principales, posee pétalos rosados, lilas o púrpuras con una lámina auriculada en la base.

Cabomba haynesii Wiersema, Ann. Missouri Bot. Gard. 76: 1167. 1989. TIPO: PANAMÁ, Zona del Canal, Gamboa, río Chagres, aproximadamente 1/4 de milla río arriba desde el edificio de control de jacintos cerca del muelle. *H. Kennedy, C. von Chong & J. Steiner 2323* (Isotipo: PMA A39581!).

Cabomba piauhyensis f. *albida* Fassett, Castanea 18(4): 123. 1953. TIPO: PUERTO RICO, Vega Baja. *Nathaniel L. Britton 6761* (Holotipo: NY 00073718!).

Tallo glabro o puberulento, verde o café rojizo. Hojas sumergidas opuestas a rara vez verticiladas, de verdes a rojizas, de 1.7-2.2 cm × 2.0-2.2 cm, peciolo de 0.5-0.8 cm de largo, lámina foliar con cinco o seis divisiones principales. Hojas flotantes de 0.5-0.8 cm × 0.1 cm, angostamente lineares, un lado más corto agudo en el ápice, verdes con los bordes morado oscuro o rojizo. Pedúnculo floral puberulento, de 3-5 cm de largo. Sépalos 3, blancos y verde claro en la base, nervios evidentes en las dos caras, ovalados, de 0,5-0,6 cm × 0,3cm de ancho. Pétalos 3, ovalados, blancos o rosados, de 0,4-0,5 cm × 0,2 a 0,3, base auriculada, amarilla, base verde o amarillento por el envés, nervios evidentes en las dos caras. Estambres de 3-6, 1 pistilo o más frecuente de 2-3. Frutos puberulentos, verde o amarillento, manchas circulares, morado o rojizo. Semillas subelipsoides a globosas.

Hábitat y Distribución:

Habita en lagunas que se inundan estacionalmente, así como en cuerpos de agua permanentes o temporales. Se encuentra distribuida en Nicaragua, Panamá, Costa Rica, Honduras, Ecuador, El Salvador, Colombia, Venezuela, Perú, Brasil, Guyana, Cuba, Jamaica, República Dominicana y Puerto Rico.

Fenología:

De acuerdo con esta investigación y a la literatura, esta especie se ha recolectado en floración en agosto y de octubre a enero (Crow, 2020).

Estado de conservación:

En Costa Rica se ha encontrado en regiones protegidas Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Caño Negro.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Alajuela, Los Chiles, R.N.V.S. Caño Negro, Payuelitas, 10°54'50"N, 84°46'05"W, 40 m, 14 de enero de 1993, *Katia Martinez 29* (CR). Alajuela, Los Chiles, charcas a la orilla de la carretera, 10°59'51"N, 84°41'04"W, 35-40 m, 14 de octubre de 2009, *Jorge Gómez-Laurito 15030* (USJ). Alajuela, Los Chiles, Llano Medio Queso, 11°01'51"N, 84°41'32"W, 35-40 m, 15 de octubre de 2009, *Jorge Gómez-Laurito 15101* (USJ). Alajuela, Los Chiles, orilla inundada de yolillal al final de la pista de aterrizaje, 11°02'30"N, 84°42'05"W, 40-50 m, 19 de agosto de 2001, *Jorge Gómez-Laurito 13654* (USJ). Alajuela, Los Chiles, área palustre en el Río Frío, cercana al muelle, 11°01'50"N, 84°42'43"W, 40-45 m, 12 de diciembre de 1980, *Jorge Gómez-Laurito 12558* (USJ). Cartago, Paraíso, 9.8900972, -83.6548376, 1300 m, 31 de agosto de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 076* (USJ).

Comentarios:

Cabomba haynesii puede reconocerse por sus hojas sumergidas generalmente opuestas y ocasionalmente verticiladas, con láminas de cinco o seis divisiones principales. Las hojas flotantes son angostamente lineares. Sus flores tienen pétalos blancos o rosados con una base auriculada amarilla.

Cabomba palaeformis Fassett, Castanea 18: 127. 1953. TIPO: MÉXICO, Tampico. *Edward Palmer 311* (Tipo: GH 00038030!).

Tallos glabros o pubescentes, verde o café. Hojas sumergidas opuestas, peciolo de 1,2-2 cm de largo, lámina foliar con cinco divisiones principales. Hojas flotantes de 0,5-0,7 cm × 0,1 cm, de lineares a angostamente lineares, el lado más corto va de obtuso a bífido. Pedúnculos de 3,5-4,5 cm de largo. Sépalos 3, blancos y amarillos en la base, de 0,5-0,6 cm × 0,3 cm. Pétalos 3, blancos y amarillos en la base, lámina truncada a subcordada en la base, parte amarilla nectarífera, de 0,4-0,5 cm × 0,3 cm. Estambres 3, pistilo 1. Semillas elipsoides a globosas.

Hábitat y Distribución:

Se encuentra en México, Belice, Guatemala, Nicaragua y Costa Rica (Figura 6). Se encuentra en lagos poco profundos, canales y lagunas de agua dulce.

Fenología:

Florece casi todo el año, principalmente de enero a octubre (Crow, 2020).

Estado de conservación:

Esta especie del género *Cabomba* no ha sido evaluada para la *International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species* (IUCN, 2025). Se ha encontrado en áreas de protección en Costa Rica, como Tortuguero y el Parque Nacional Corcovado.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Puntarenas, Puerto Jiménez, P.N. Corcovado, Estación Sirena, Península de Osa, 8°30'00"N, 83°35'30"W, 30 de octubre de 1997, *Reinaldo Aguilar 5321* (CR). Puntarenas, Puerto Jiménez, P.N. Corcovado, confluencia de los ríos Sirena y Pavo, 8°28'38"N, 83°35'40"W, 7 de enero de 2001, *Reinaldo Aguilar 6380* (CR).

Comentarios:

La descripción de esta especie fue hecha basada en especímenes de herbario y en el trabajo de Crow (2020), debido a que no se encontraron individuos *in situ* con las características descritas para esta especie.

Cabomba palaeformis se caracteriza por sus hojas sumergidas siempre opuestas, con láminas de cinco divisiones principales. Las hojas flotantes son lineares a angostamente lineares y presentan un lado corto obtuso o bifido. Las flores tienen pétalos y sépalos blancos con bases amarillas, y la lámina basal de los pétalos es truncada a subcordada, mostrando una parte nectarífera amarilla.

Nymphaeaceae Salisb. Ann. Bot. (König & Sims) 2: 70. 1805. TIPO: *Nymphaea* L.

Plantas acuáticas herbáceas anuales o más comúnmente perennes. Rizomas horizontales o verticales. Hojas simples, alternas, flotantes o emergentes, pecíolos largos. Láminas sagitadas, cordadas, orbiculares u elípticas. Flores axilares o extra axilares, solitarias, generalmente emergentes, actinomorfas, perfectas, hipóginas o epíginas. Sépalos verde claro u oscuro, pueden tener algo de blanquecino, rosado o azul. Pétalos blancos, rosados, azules, amarillos o color crema, disminuyen de tamaño centripetamente. Estambres laminares, a menudo gradúan centrífugamente a estaminodios y centripetamente a estambres más convencionales y luego estaminodios. carpelos de tres a 35, fusionados parcialmente a sincarpos y de apariencia sincárpica. ovario multilocular, placentación laminar. Óvulos generalmente anátropos, raramente ortótropos. Fruto baya esponjosa con muchas semillas. semillas ovoides a subvoidales.

Clave de identificación para los géneros de Nymphaeaceae en Costa Rica

1. Hojas peltadas, orbiculares, con 2 hendiduras superficiales que apenas cortan el margen; márgenes de hojas maduras verticales y elevados; pecíolos, envés foliar, sépalos y frutos espinosos..... *Victoria*
2. Hojas basifijas, elípticas, con una hendidura profunda que alcanza el peciolo: márgenes de hojas maduras siempre planos, horizontales o apenas un poco ondulados; pecíolos, envés foliar, sépalos y frutos inermes..... *Nymphaea*

Nymphaea L. Sp. Pl. 1: 510. 1753. *Leuconymphaea* Ludw. ex Kuntze. Revis. Gen. Pl. 1: 11. 1891. *Leuconymphaea* Ludw. ex Kuntze. TIPO: *Nymphaea alba* L.

Castalia Salibs., Ann. Bot. (Konig & Sims) 2: 71. 1805. TIPO: *Castalia ampla* Salisb.

Ondinea H. Blumea 18: 413. 1970. TIPO: *Ondinea purpurea* Hartog

Rizomas horizontales o verticales. Hojas principalmente flotantes, con láminas orbiculares, sagitadas, cordadas o elípticas, márgenes planos, enteros, sinuados o dentados, con una hendidura profunda que alcanza al peciolo. Flores con sépalos libres, pétalos perígino. Estambres comúnmente petaloides (los más externos) y los más internos convencionales, de forma laminar, con dehiscencia introrsa. Ovario basalmente sincárpico, apicalmente apocárpico a sincárpico, apéndices carpelares, cuando presentes, triangulares, oblongos o claviformes rodeando la copa estigmática. Fruto globular a elipsoidal, con dehiscencia irregular, con numerosas semillas ovoides ariladas, incrustadas en mucílago. Género con ca. 65 especies, cosmopolita.

Clave de identificación de especies para el género *Nymphaea* en Costa Rica.

1. Flores con antesis diurna o si antesis nocturna, que permanecen abiertas hasta tarde en las mañanas; apéndices estigmáticos cortamente triangulares a lineares (más gruesos basal que distalmente) 2
- 1'. Flores con antesis nocturna que se cierran temprano en las mañanas; apéndices estigmáticos claviformes (más gruesos distal que basalmente) 9

2. Pétalos celeste, azul claro, lavanda o violeta; plantas introducidas.....3
- 2'. Pétalos blancos, rosados o rojos, plantas nativas o introducidas4
3. Pétalos violeta o lavanda; márgenes foliares evidentemente sinuados en toda su longitud*N. capensis*.
- 3'. Pétalos azul claro o celeste; márgenes foliares enteros o subenteros, a veces sinuados basalmente *N. caerulea*.
4. Márgenes foliares enteros; rizomas cilíndricos..... 5
- 4'. Márgenes foliares sinuados o dentados; rizomas globosos6
5. Pétalos amarillos*N. x thiona*.
- 5'. Pétalos blancos*N. odorata*.
6. Márgenes foliares sinuados*N. pulchella*.
- 6'. Márgenes foliares agudamente dentados7
7. Pétalos rojos o rosados*N. cf. Rubra*.
- 7' Pétalos blancos8
8. Láminas foliares elípticas; sépalos con rayitas moradas; apéndices estigmáticos cortamente triangulares.....*N. ampla*.
- 8'. Láminas foliares orbiculares, sépalos sin rayitas moradas; apéndices estigmáticos lineares..... *N. lotus*.
9. Márgenes foliares irregularmente sinuados..... *N. rudgeana*.
- 9'. Márgenes foliares enteros.....10
10. Láminas foliares con venación en forma de telaraña cerca del sitio de inserción del peciolo.....11
- 10'. Láminas foliares con venación radial cerca del sitio de inserción del peciolo.....12
11. Apéndices carpelares hasta 9 mm de longitud; vertiente pacífica.....*N. jamesoniana*.
11. Apéndices carpelares de más de 9 mm de longitud; vertiente caribe.....*N. conardii*.
12. Peciolo con un anillo conspicuo de tricomas apicalmente.....*N. amazonum*.

12. Péciolo sin un anillo conspicuo de tricomas apicalmente.....13
13. Hojas manchadas con rojo o morado; plantas que producen pseudantios para propagación vegetativa.....*N. prolifera*.
- 13'. Hojas uniformemente verdes; plantas que no producen pseudantios.....*N. glandulifera*.

Nymphaea amazonum Mart. & Zucc., Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1: 363. 1832. *Nymphaea blanda* var. *amazonum* (Mart. & Zucc.) J. Gén. Hort. 11: 21. 1856. *Nymphaea rudgeana* var. *amazonum* (Mart. & Zucc.) Fl. Brit. W.I. 12. 1864. *Leuconymphaea amazonum* (Mart. & Zucc.) Kuntze. Revis. Gen. Pl. 1: 11. 1891. *Castalia amazonum* (Mart. & Zucc.) Britton & P. Wilson. Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 5(2): 305. 1924. TIPO: BRASIL, “Crescit in aquis stagnantibus prope urbem Parà Brasiliae aequatorialis, ibidem detecta a clar.”. *C. F. P. Martius 3313* (Lectotipo: M0171634!, M0171633!, M0171632!).

Nymphaea alboviridis A.St.-Hil. Voy. Distr. Diam. 2: 426-427. 1833. TIPO: BRASIL, Rio de Janeiro. *St. Hilaire s.n.* (Lectotipo: P00752291!, designado por Teixeira de Lima (2022), conforme anotación de Wiersema (1984, in sched.). Isolectotipos: P00752292!, P00752293!).

Nymphaea goudotiana Planch. Fl. Serres Jard. Eur. 8(5): 120. 1852-1853. TIPO: COLOMBIA. *Goudot s.n.* (Holótipo: P00752294!).

Nymphaea candolleana Lehm. Hamburger Garten- Blumenzeitung. 9: 203. 1853. TIPO: SURINAM. *Splitgerber s.n.* (Lectotipo: B100248344!).

Rizomas ovoides o cilíndricos, estoloníferos, 10-15 cm de largo. Lámina ampliamente ovada a elíptica, de 28 cm × 10-20 cm, entre 1.4 y 2.8 veces más larga que ancha, con haz verde ocasionalmente con manchas rojizas, y envés verde a rojizo, con manchas moradas ocasionales. Bordes enteros. Seno de 7-11 cm de longitud. Lóbulos redondeados a obtusos, de 7-12 cm de largo. Venación radiada centralmente, reticulada hacia los márgenes, con 12-

16 nervios principales que salen del peciolo. Peciolo de 30-60 cm de longitud, alado en la base (Figura 26), con alas de 1,2-1,5 cm de largo, cilíndrico distalmente, con seis cámaras internas de aire y un anillo de tricomas septados y largos en la parte distal, cerca de la unión con la lámina. Pedúnculo floral café o marrón oscuro, 6 canales de aire centrales y 12 menores alrededor. Flores flotantes, con antesis nocturna (generalmente de madrugada), con un fuerte olor semejante a hidrocarburos, de 10-12 cm de diámetro. Sépalos 4, lanceolados, verde claro a verde oscuro, con base amarillenta o anaranjada, de 3-4,5 cm × 1-1,8 cm. Pétalos 16-28, elípticos, amarillentos o crema a casi blancos, con manchas verdes en el envés y ápice agudo, de 3-4 cm × 1-2 cm de ancho, dispuestos en verticilos de 4. Estambres 80-200, blancos, de 0,6-1 cm de longitud. Ovario plurilocular, de 13-16 lóculos y 1,3-1,8 cm de diámetro. Apéndices estigmáticos claviformes, morado oscuro, de 0,5-0,6 cm de longitud. Fruto cápsula globosa, abayada, de 2-3 cm de diámetro. Semillas rojizas, de 63-70.

Hábitat y Distribución:

Está distribuida en las Antillas, Bolivia, Colombia, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayanas, México, Nicaragua, norte de Argentina, Paraguay, Perú, sur de Brasil, Trinidad y Tobago y Venezuela. En Costa Rica ha sido registrada en áreas protegidas como el Parque Nacional Palo Verde (Figura 7). Habita en estanques permanentes, lagunas y canales, a menudo en suelos de mezcla arcillosa y arenosa o suelos arenoso-cuárcico.

Fenología:

Esta especie se encontró con flores y frutos en los meses de mayo, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre (Figura 25 y 27), por eso se puede creer que puede florecer y dar frutos durante todo el año. Otras investigaciones hechas en Brasil han indicado que esta especie también florece todo el año (Lima *et al.*, 2021).

Estado de conservación:

Esta especie ha sido registrada en áreas protegidas como: Parque Nacional Palo Verde, Parque Nacional Santa Rosa, Reserva de Vida Silvestre Corredor Fronterizo. Esta especie no está en los registros de especies amenazadas de la IUCN.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Guanacaste, Bagaces, P.N. Palo Verde, Reserva de Fauna Silvestre Dr. Rafael L. Rodríguez, 24 de agosto de 1983, *Antonio Lot 1242* (CR). Guanacaste, Bagaces, Refugio de Vida Silvestre Dr. Rafael L. Rodríguez, Palo Verde, 10°20'30"N, 85°20'30"W, 20 de octubre de 1989, *Garrett Eugene Crow 7419* (CR). Guanacaste, Bagaces, Fortuna, P.N. Palo Verde, 18 de septiembre de 1988, *Daniel Hernández 88901* (CR). Guanacaste, Bagaces, P.N. Palo Verde, 10°21'00"N, 85°21'00"W, 20 m, 9 de septiembre de 1999, *Garrett Eugene Crow 9643* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Palo Verde, P.N., 10°21'00"N, 85°21'00"W, 20 m, 9 de septiembre de 1999, *Garrett E. Crow 9643* (CR). Guanacaste, Santa Elena, P.N. Santa Rosa, 10°57'01"N, 85°37'16"W, 270 m, 6 de noviembre de 1999, *Garrett E. Crow 9720* (CR). Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 20 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 072* (USJ). Puntarenas, Esparza, Espítiru Santo, 10 m, 15 de agosto de 1990, *Garrett E. Crow 7545* (CR). Alajuela, Upala, R.V.S. Corredor Fronterizo C.R.-Nicaragua, Río Pizote aguas abajo hacia la frontera con Nicaragua, 11°02'10"N, 85°10'20"W, 30 m, 2 de mayo de 1994, *Águstar Herrera 3875* (CR). Alajuela, Los Chiles, Medio Queso, 11.0254, -84.6217, 59 m, 10 de agosto de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 097* (USJ). Limón, Siquirres, Laguna Bonilla, 9.9928, -83.6043, 391 m, 31 de mayo de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 085* (USJ). Limón, Siquirres, Laguna Bonilla, 9.9928, -83.6043, 391 m, 31 de mayo de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 084* (USJ).

Comentarios:

Esta especie se encuentra en el subgénero *Hydrocallis*, de floración nocturna. Se ha encontrado muchas variaciones entre los individuos recolectados en diferentes ambientes. Hay especies con manchas púrpuras en el haz, y moradas en el envés, pero también se han encontrado individuos que no poseen manchas. Hay individuos con sépalos y pétalos más elongados e individuos con sépalos y pétalos más cortos. La coloración también es variable, los sépalos pueden ser verdes con la base amarillenta o bien verde oscuro con la base color café rojizo. En algunas hojas puede haber una variación en la cantidad de cámaras de aire del peciolo. Entre más cerca de la lámina de la hoja el peciolo tiene menos cámaras, entre más cerca del rizoma el peciolo se divide hasta en 6 en cámaras. Esto no sucede en todas las hojas, pues algunas más jóvenes tienen 6 cámaras a lo largo de todo el peciolo.

Se encontraron poblaciones con características distintas en diferentes ambientes, por ejemplo: en algunos individuos se encontraron turiones (población encontrada en Limón, Siquirres: Laguna Bonilla), en otra población se encontraron individuos con toda la parte distal del peciolo cubierta por tricomas, otros con toda la parte distal del pedúnculo floral cubierta por tricomas (población encontrada en Alajuela, Los Chiles, Medio Queso),

también se encontraron individuos cuya lámina foliar tiene un seno muy abierto, de 1-5 cm de ancho. Dependiendo de la localidad, las poblaciones de esta especie pueden tener características diferentes, lo que puede indicar la existencia de diferentes variedades en Costa Rica. En algunos individuos también se encontraron especies de caracoles no identificados, presentes en algunas hojas y en el sistema radical, probablemente pertenecen a la familia Helicidae (Figura 27).

Nymphaea ampla (Salisb.) DC. Syst. Nat. 2: 54-55. 1821. *Castalia ampla* Salisb. Ann. Bot. (König & Sims) 2: 73. 1806[1805]. TIPO: JAMAICA. *William Houstoun s.n.* (Neotipo: BM000552330!).

Nymphaea ampla var. *plumieri* Planch. Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 19: 44. 1853. TIPO: no mencionado. *Plumier*. Lectotipo: G, ex Herb. Lambert, designado por Wiersema, Novelo y Bonilla (2008).

Rizomas ovoides a globosos, 20-25,5 cm de largo. Lámina ovada a casi redonda, 34-55 cm × 34-48 cm, entre 0.71 y 1.62 veces más larga que ancha, haz verde, envés rojo amarillento o morado amarillento con manchas moradas. Bordes agudamente dentados. Seno 13-16 cm de largo. Lóbulos más o menos redondeados, de 13-17 cm de largo. Venación fuertemente reticulada y prominente, 20-24 nervios principales salen del peciolo, de verde a amarillentos. Peciolo de 40-1,20 m × 1,8-2 cm, café oscuro, dos cámaras de aire centrales y otras pequeñas alrededor, alado en la base, alas de 1-1,2 cm de largo, unidas por el ápice. Flores emergentes, diurnas, 7-12 cm de diámetro. Sépalos 4, verde a verde claro con rayitas lineares moradas o morado oscuro por el haz, envés con el mismo color o blancos con rayitas moradas, 6-7,2 cm × 1,5-2 cm. Pétalos 7-21, blancos por el haz, blancos con rayitas moradas por el envés, 4-5,5 cm × 1,5-1,7 cm. Estambres 50-150, 2-2,9 cm de largo, cuerpo amarillo y ápice blanco. Ovario 19-21 lóculos, 2,3-2,5 cm de ancho. Apéndices estigmáticos sumamente cortos y triangulares, 0,3-0,5 cm de largo. Fruto tipo baya, globoso, verde o verde amarillento, 4-7 cm de diámetro. Semillas subglobosas a elipsoides, rojas cuando inmaduras (Figura 29), negras cuando maduras, lisas, de 180-231.

Hábitat y Distribución:

Se encuentra en Antillas Mayores, Islas Caimán, Estados Unidos, México, Costa Rica y otros países de América Central. Muchas veces se encuentra en lugares de difícil acceso, debido al tamaño de la planta que logra acceder a humedales más profundos, tornando difícil su recolección. Se encuentra a menudo en cuerpos de agua dulce como humedales, lagunas y ríos de corriente lenta.

Fenología:

Floración en los meses de abril, mayo y de agosto a noviembre (Figura 28). Sus flores se abren de día.

Estado de conservación:

En Costa Rica se ha reportado esta especie en regiones protegidas, como: Humedal Nacional Terraba-Sierpe, Parque Nacional Palo Verde. Esta especie no se encuentra en la lista roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Limón, Valle La Estrella, 28 de agosto de 1983, *Antonio Lot 1252* (CR). Limón, Limón, 100 m, 7 de septiembre de 1971, *William Carl Burger 8473* (CR). Limón, 10 m, 18 de marzo de 1973, *M. J. Bumby 425* (CR). Limón, 10 m, 30 de noviembre de 1975, *W. Burger, R. Baker 152* (CR). Limón, Valle La Estrella, 9.8015544, -82.9009192, 26 de mayo de 2001, *Luis González 1320* (CR). Limón, Pococí, Barra del Colorado, 10.7553785, -83.6045181, 2 m, 17 de marzo de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 091* (USJ). Heredia, Sarapiquí, La Virgen, Laguna en la ribera del río San Juan, 10.7833333, -84.1555556, 30 m, 2 de abril de 1995, *Quírico Jiménez 1750* (CR). Puntarenas, Golfito, centro, 8.6222222, -83.1458333, 10-100 m, 17 de diciembre de 1993, *Javier Quesada 861* (CR). Heredia, Sarapiquí, Cureña, Llanura de San Carlos, Lagunetas en la ribera del Río San Juan, entrando por Boca Tapada, 10.7833333, -84.1555556, 30 m, 2 de abril de 1995, *Quírico Jiménez Madrigal 1750* (CR). Puntarenas, Osa, Piedras Blancas, Humedal Nacional Terraba-Sierpe, Laguna de Sierpe, 8.7925000, -83.3269167, 10 m, 10 de julio de 2014, *Alonso Quesada Hernández 3649* (CR). Puntarenas, Esparza, Espíritu Santo, 10 m, 15 de agosto de 1990, *Garrett E. Crow 7545* (CR). Puntarenas, Esparza, Cabezas, 3 m, 10 de julio de 1981, *J. Gómez-Laurito 6852* (CR). Alajuela, Los Chiles, Humedal Medio

Queso, Río Medio Queso, por el ferry provisional, 11.0303, -84.6871, 34 m, 10 de agosto de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 098* (USJ).

Comentarios:

Aparentemente el fruto es dehiscente cuando maduro. En esta investigación fue posible encontrar frutos abiertos que siguen un patrón de apertura, varias partes de su pericarpio se doblan hacia abajo, de esa manera las semillas se quedan más expuestas al ambiente y animales, permitiendo así su dispersión. También fueron encontrados frutos en los cuales el pericarpio no se dobla, sino más bien que se desprende de la parte interna del fruto, facilitando su apertura.

Se trata de la *Nymphaea* nativa con hojas más grandes en Costa Rica, tanto en el largo y ancho de la lámina de la hoja, cuanto del largo y ancho del peciolo, además del largo de sépalos y pétalos, pero el tamaño de su fruto es bastante similar al fruto de *N. lotus*.

Se encontraron pequeños gusanos no identificados viviendo en los canales de aire de algunos peciolos de esta especie. Algunos peciolos de algunas plantas de *N. ampla* tenían solamente una cámara de aire en el centro, pero con características diferentes a las demás cámaras, con un color blanquecino inusual, lo que sugiere que muy probablemente los gusanos se alimentaron de las cámaras o bien abrieron más espacio para su locomoción dentro de la planta.

Nymphaea caerulea Savigny, Déc. Egypt. 1: 74. 1798. *Castalia scutifolia* Salisb. Parad. Lond. 6. 1806. *Castalia caerulea* (Savigny) Tratt. Flora 5(2): 604 (1822). *Nymphaea nouchali* var. *caerulea* (Savigny) Verdc. Fl. Trop. E. Africa, Nymph. 7-9. 1989. TIPO: EGIPTO. *Savigny s.n.* (probablemente en LINN-HS925-3!). Neotipo: LINN, designado por Verdcourt, B. 1989).

Nymphaea calliantha Conard. Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève. 7 & 8: 19. 1904. TIPO: ANGOLA. *Baum 396* (probablemente en B).

Nymphaea spectabilis Gilg. Bot. Jahrb. Syst. 41: 359. 1908. TIPO: SUDÁFRICA. *Wilms 40*.

Nymphaea magnifica Gilg. Rhodora 18: 120 (1916). TIPO: Región lacustre de África Central: Mohasi, lado oeste del lago, 1400 m s. n. m. *Mildbraed* 562, 658, 660 y 665 (Sintipo: B100159802!. Tipo: B100159799!, B100159800!).

Rizomas ovoides, a veces estoloníferos, de 18-20 cm de largo. Lámina ovado-orbicular a orbicular, 25-35 cm × 15-20 cm, entre 1.25 y 2.33 veces más larga que ancha, verde oscuro por el haz, rojizo o verde claro con manchas morado oscuro por el envés, bordes ocasionalmente rojizos, de subenteros a levemente sinuados. Seno de 5-8 cm de largo. Lóbulos redondeados a obtusos, de 6-9 cm de largo. Venación radial, de 11-17 nervios principales salen del peciolo. Peciolo rojizo o verde claro, de 15-40 cm de largo, cuatro cámaras centrales y otras menores alrededor. Pedúnculo floral café rojizo oscuro, seis cámaras centrales y otras pequeñas alrededor. Flores emergentes, 7-10 cm de diámetro, diurnas, olor agradable a crema. Sépalos 4, elípticos a lanceolados, de 3,3-4,2 cm × 1-1,2 cm, verde con pequeñas manchas morado oscuro por el envés, blanquecinos hacia la base y suavemente azules hacia el ápice por el haz. Pétalos 12-22, elípticos a lanceolados, 2,9-3,3 cm × 1-1,2 cm, agudos, azul claro y blanquecinos hacia la base. Venación evidente en el haz y envés de sépalos y pétalos. Estambres 40-70, amarillos y azul hacia el ápice, 0,6-1,1 cm de largo. Ovario plurilocular, 14-17 lóculos, 1,5-1,9 cm de ancho. Apéndices estigmáticos amarillos, cortos, cónicos, 0,4-0,7 cm de largo (Figura 30).

Hábitat y Distribución:

Nymphaea caerulea es una especie nativa de África, ampliamente distribuida desde el norte del continente (Egipto, Sudán, Eritrea) hasta el sur de África (Sudáfrica, Esuatini, Mozambique, Zambia, Angola, entre otros), incluyendo regiones de África oriental y central (como Kenia, Tanzania, R.D. del Congo y Uganda) y algunas islas del Índico como Zanzíbar. Ha sido introducida en varios países tropicales, incluidos Brasil y Costa Rica (Figura 9). Se encuentra comúnmente en hábitats de agua dulce como lagos, lagunas, ríos de corriente lenta, pantanos y estanques, donde crece en aguas poco profundas y soleadas.

Fenología:

Esta especie se encontró con flores en los meses de abril, marzo y septiembre. No se encontraron frutos.

Estado de conservación:

En las regiones protegidas del país no se ha registrado la ocurrencia de esta especie, solo cerca de poblaciones humanas debido a que es una planta ornamental introducida. Ha sido considerada como de preocupación menor por la lista roja de la IUCN (Gupta *et al.*, 2019).

Material representativo examinado:

Estados Unidos, Saint Louis City, Missouri, 24 de julio de 1986, *George Rogers 189* (MO). **Sudán del Sur**, Warrap, 7 de septiembre de 1869, *Schweinfurth, G.A. 2329* (MEL, S). **Angola**, Cubango, octubre de 1905, *John Gossweiler 2084* (COI). **Sudáfrica**, Klipdrift, Hammanskraal, Northwest, 26 de mayo de 1987, 1067 m, *Isaacs, G. 175* (BNRH). **Costa Rica**, Alajuela, Boca Tapada, 10.6872033, -84.1799475, 50 m, 30 de abril de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 087* (USJ). Alajuela, Boca Tapada, 10.6872033, -84.1799475, 50 m, 30 de abril de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 086* (USJ).

Comentarios:

Esta especie se encuentra en el subgénero *Brachyceras*, de floración diurna. En los sépalos puede haber una variación de color, incluso en una misma flor. Algunos son totalmente verdes con manchas, pero otros pueden tener los bordes verdes más claro o incluso tener bordes en azules. Se ha visto que esta especie se reproduce principalmente de manera asexual a través de sus hojas, quizás por eso no se ha encontrado frutos. Para su reproducción asexuada tiene una especie de bulbo sumamente corto que sale del ápice del peciolo y se proyecta en el punto medio de la lámina foliar. Eso suele ocurrir principalmente cuando las hojas están en senescencia o de alguna manera fueron dañadas. Puede que los apéndices estigmáticos se vean diferentes dependiendo de la edad de la flor. Los frutos de *Nymphaea caerulea* son tipo cápsula carnosa (Rodrigues, 2011), producen centenas de semillas con un arilo membranoso (prolongación del funículo) flotante que juega un papel importante en la dispersión en el agua (Lima, 2011). Ya con el fruto maduro sucede la dehiscencia donde el fruto se explota (autocoria). Esto es una adaptación para lanzar las semillas lejos de la planta madre y una de las otras, para evitar la competencia entre cada una de ellas (dos Santos Kaeser *et al.*, 2017). Los pétalos pueden secarse azules o bien blancos.

Nymphaea capensis Thunb., Prodr. pl. cap. 92. 1800. *Castalia capensis* (Thunb.) J. Schust. Bull. Herb. Boissier 1907, Ser. II. vii. 902. TIPO: AFRICA. *Thunberg, s.n.* (Lectotipo: probablemente SBT11565!). Designado por Verdcourt, B. 1989).

Nymphaea colorata Peter. Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., n. s. 13(2): 58, 68, f. 10. 1928. TIPO: TANZANIA. *Peter 44797* (B).

Rizomas ovoides, sin estolones, de 10-16,5 cm de largo. Lámina orbicular a suborbicular, 20-39 cm × 22-32 cm, entre 0.63 y 1.77 veces más larga que ancha, verde oscuro con manchas negruzcas o moradas por el haz, roja o verde claro con manchas morado oscuro o negruzcas por el envés, manchas en toda la lámina, incluso sobre los nervios. Bordes subenteros a levemente sinuados. Seno 11-14 cm de largo. Lóbulos redondeados a obtusos, 12-16 cm de largo. Venación radial, verde claro, de 16-19 nervios principales salen del peciolo. Peciolo de 30-53 cm de largo, verde oscuro o café por el envés, verde claro internamente, con dos canales de aire grandes y otros menores formando un círculo. Pedúnculo floral verde o café con rayitas moradas, con seis cámaras de aire centrales y otras menores alrededor. Flores emergentes. Sépalos 4, elíptico-lanceolados, 1,9-2,2 cm × 0,9-1,2 cm de ancho, agudos en el ápice, verde con rayitas moradas o morado oscuro por el envés, bordes en morado claro, morado claro hacia el ápice y blanquecinos o verde claro hacia la base por el haz, con nervios evidentes. Pétalos elípticos a casi obovados, 1,7-2 × 0,9-1 cm, morado más claro que los sépalos, con rayitas morado más oscuro por el envés, con nervios evidentes. Estambres 45-75, 1,3-1,9 cm de largo, amarillos en la base, morado oscuro en la mitad (por el envés) y morado claro en el ápice. Ovario plurilocular, 16-18 lóculos, 1,6-2 cm de ancho. Apéndices estigmáticos amarillos, claviformes, encorvados hacia adentro, 0,6-0,8 cm de largo (Figura 31).

Hábitat y Distribución:

Es nativa del este y sur de África, donde se encuentra en Sudáfrica, Namibia, Botsuana, Zambia, Zimbabue, Mozambique, Kenia, Tanzania, Uganda y Madagascar. Ha sido

introducida en Estados Unidos (Florida), México, Costa Rica y Australia, entre otros países (Figura 10). Habita cuerpos de agua dulce como estanques y corrientes de agua lenta.

Fenología:

Esta especie se encontró con flores en los meses de marzo y mayo, pero sin frutos. Algunos investigadores indican que también puede florecer en octubre (Crow, 2007).

Estado de conservación:

No hay registro de ocurrencia de esta especie en regiones protegidas en Costa Rica, ya que es una especie ornamental asociada a pocos asentamientos humanos. En años recientes en Laguna Hule solo se ha visto a *Nymphaea lotus*. Si *N. capensis* y/o *N. x thiona* aún crecen ahí, deben ser raras. Esta especie es considerada de menor preocupación en la lista roja de la IUCN (Gupta *et al.*, 2019).

Material representativo examinado:

South Africa, en el río Zitzikamma, distrito de Uitenhage, 01 de marzo de 1839, *Krauss 1235* (MO). *Anonymous 19* (MO). *Huntley 138* (MO).

Comentarios:

Esta especie, perteneciente al subgénero *Brachyceras*, presenta flores que se abren de día, sépalos y pétalos de color morado que, al secarse, adquieren una tonalidad azulada. *In situ* La coloración de los sépalos varía considerablemente, desde un verde con rayas y bordes morados hasta un morado oscuro con tonalidades claras en el borde. Aunque no se encontraron frutos en los ejemplares observados, se sabe que estos tienen un diámetro promedio de 5,7 cm, con semillas elipsoides a subglobosas de aproximadamente 1,6 mm. La descripción de esta especie se basó en la descripción de Crow *et al.* (2007).

Un aspecto interesante de esta especie es la presencia de sanguijuelas, posiblemente de la familia Hirudinidae, adheridas a ambas caras del limbo foliar (adaxial y abaxial), como se muestra en la Figura 44.

Nymphaea conardii Wiersema. Brittonia 36(3): 213, f. 1. 1984. TIPO: VENEZUELA, Barinas, Distrito Sosa: estanque a lo largo de un arroyo cerca del camino entre Puerto

Nutrias y Ciudad de Nutrias, aproximadamente 1 km al norte de la intersección con el camino hacia Bruzal. *Wiersema & González 2214* (Holotipo: MO216570!).

Rizomas ovoides y estoloníferos, 3,5-5 cm de largo. Lámina ovada a ampliamente elíptica, 5-9 cm × 5,5-7 cm de ancho, entre 0.71 y 1.64 veces más larga que ancha, verde por el haz, verde claro por el envés. Bordes enteros. Seno 3-4 cm de largo. Lóbulos agudos, 3-5,5 cm de largo. Nervadura en forma de telaraña, a veces poco evidente, formada por nervios transversales, con 11-14 nervios principales que salen del peciolo. Peciolo 5-10 cm de largo, verde o café claro, con cuatro cámaras centrales y otras menores alrededor, suavemente alado en la base (Figura 32), ala de 0,9-1,2 cm de largo. Pedúnculo floral verde, de 5-6 canales de aire centrales y de 11-12 canales menores alrededor. Flores flotantes, nocturnas, hasta 14 cm de diámetro. Sépalos verdes por el envés, café oscuro en la base, elípticos a lanceolados, 3,4-3,5 cm × 1,5-1,8 cm. Pétalos 12-20, en verticilos de 4, elípticos a lanceolados, blanco cremoso o crema, 3-3,3 cm × 1,2-1,5 cm. Estambres de 24-70, blancos, 1-1,3 cm de largo. Apéndices estigmáticos claviformes, 0,4-0,6 cm de largo. Ovario de 12-16 lóculos, 0,9-1,2 cm de ancho. Frutos 2,5-4 cm de diámetro. Semillas ovoides.

Hábitat y Distribución:

Se encuentra en México, Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica (Figura 11), Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Brasil, Antillas Mayores e Islas Caimán. Habita e lagunas poco profundas y morichales asociados con agua estancada.

Fenología:

Su floración ocurre en junio, septiembre y agosto, otros investigadores indican que florece en julio (Lima *et al.*, 2021) y octubre (Crow, 2007).

Estado de conservación:

Esta especie no se encuentra en la lista roja de la IUCN. Especie encontrada en la zona protegida del Parque Nacional Palo Verde.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3500000, -85.3333333, 212 m, 17 de julio de 1994, *William S. Alverson 2567* (CR). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3500000, -85.2833333, 20 m, 10 de septiembre de 1999, *Garrett Eugene Crow 9670* (CR). Alajuela, Los Chiles, orilla inundada de yolillal al final de la pista de aterrizaje, 11.0416667, -84.7013889, 40-45 m, 19 de agosto de 2001, *Jorge Gómez-Laurito 13651* (CR). Puntarenas, laguna detrás de la playa, aproximadamente 1 m de profundidad, 1 m, 25 de septiembre de 1999, *Garrett Eugene Crow 9679* (CR).

Comentarios:

Esta especie pertenece al subgénero *Hydrocallis*. Los ejemplares encontrados en la Estación Biológica La Selva O.E.T., y registrados en su herbario, probablemente corresponden a *Nymphaea conardii* o *Nymphaea glandulifera*. Esta identificación se fundamenta en el análisis del envés de las hojas, que carece de un patrón claro de venas en forma de telaraña.

Nymphaea glandulifera Rodschied. Med. phys. J. Göttingen. 7(28): 78. 1792. *Nymphaea blanda* Planch. Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 19: 47. 1853. Nom. ileg. *Castalia blanda* (G. Mey.) G. Lawson. Proc. & Trans. Roy. Soc. Canada 6: 117. 1889. Nom. Ileg. *Leuconymphaea blanda* (G. Mey.) Kuntze. Revis. Gen. Pl. 1: 11. 1891. TIPO: GUYANA, Rio Essequibo. Rodschied 155 (Lectotipo: GOET! 008294, 008401. Designado por Wiersema, J. H. 1987).

Nymphaea fenzliana Lehm. Hamburger Garten- Blumenzeitung. 9: 205, 217–218. 1853. TIPO: NICARÁGUA. Fenzl s.n. (Lectotipo: K000220386!).

Rizoma estolonífero al germinar, oblongo a ovoide-globoso, de 5,5-6,5 cm de largo. Lámina elíptica a orbicular, verde en el haz y verde claro en el envés, 9-16 cm × 9-13 cm, entre 0.69 y 1.78 veces más larga que ancha. Bordes enteros. Seno de 3-5 cm de largo. Lóbulos con bases obtusas, de 4-6 cm de largo. Nervadura reticulada, de 08-10 nervios principales salen del peciolo. Peciolo verde claro, glabro o pubescente, 10-28 cm de largo, de 4-6 cámaras internas de aire. Pedúnculo floral verde claro, 6 canales de aire centrales y

12 canales menores alrededor. Flores flotantes, rara vez emergentes, 6-8 cm de diámetro, nocturnas, muy fragrantas. Sépalos elípticos a lanceolados, verdes por el envés y verde amarillento por el haz, 3,5-3,7 cm × 1,8-2 cm. Pétalos elípticos a lanceolados, blanco cremoso, 12-20 en verticilos de 4, de 3,2-3,4 cm × 1,6-1,7 cm. Estambres blancos a suavemente amarillentos, 45-65, 1-1,7 cm de largo. Ovario de 13-19 lóculos. Apéndices estigmáticos lineares a claviformes, blancos o crema, 0.5-0.7 cm de largo. Fruto verde amarillento, 3-4.3 cm de diámetro. Semillas elipsoides y lisas.

Hábitat y Distribución:

Belice, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica (Figura 12), Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil, las Guayanas (incluyendo Guyana Francesa), y en las islas de Trinidad y Tobago. Típicamente crece en hábitats de agua dulce como estanques y vías fluviales de flujo lento.

Fenología:

Florece los meses de enero, mayo, junio, agosto y noviembre (Figura 33), pero otros investigadores indican que también se puede encontrar con flores y frutos prácticamente todo el año (Wiersema, 1987).

Estado de conservación:

En Costa Rica se ha registrado en áreas protegidas, como: Parque Nacional Tortuguero, Reserva de Vida Silvestre Barra del Colorado, Reserva de Vida Silvestre Caño Negro y Reserva Forestal Golfo Dulce.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Alajuela, Los Chiles, frente al muelle de Los Chiles, 30-40 m, 10 de diciembre de 1985, *Jorge Gómez-Laurito 10940* (CR). Alajuela, Los Chiles, Boca del Río Caño Negro, Reserva de Vida Silvestre Caño Negro, 10.9138889, -84.7680558, 40 m, 22 de

junio de 1993, *Kattia Martinez 165* (CR). Alajuela, Los Chiles, Medio Queso, 10.9630070, -84.6214914, 52 m, 11 de agosto de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 099* (USJ). Alajuela, Los Chiles, coordenadas no informadas, 20 m, 23 de agosto de 1990, *Garrett Eugene Crow 7604* (CR). Guanacaste, Nicoya, coordenadas no informadas, 27 de julio de 1987, *Garrett Eugene Crow 6875* (CR). Guanacaste, coordenadas no informadas, 28 de julio de 1987, *Garrett Eugene Crow 6884* (CR). Guanacaste, Playa Blanca, Golfo Dulce, Reserva Forestal Golfo Dulce, coordenadas no informadas, 1 m, 25 de febrero de 1933, *Manuel Valerio 408* (CR). Guanacaste, Nicoya, coordenadas no informadas, 27 de julio de 1987, *Garrett Eugene Crow 6849* (CR). Limón, Pococí, Barra del Colorado, en las orillas del río Colorado, 10.75972, -83.59441, 8 m, 17 de marzo de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 089* (USJ). Limón, Pococí, Colorado, Parque Nacional Tortuguero, a lo largo del río Tortuguero, coordenadas no informadas, 600 m al sureste de Tortuguero, 10.5166667, -83.5000000, 2 m, 1 de diciembre de 1987, *Rafael Robles 1425* (CR). Limón, Pococí, Colorado, Reserva de Vida Silvestre Barra del Colorado, entre río Chirripocito y río Sardina, 10.6333333, -83.7500000, 12 m, 19 de abril de 1990, *Michael Howard Grayum 9756* (CR). Limón, Pococí, Barra del Colorado, 10.75972, -83.59441, 8 m, 17 de marzo de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 090* (USJ). Limón, Pococí, Colorado, Reserva de Vida Silvestre Barra del Colorado, aproximadamente 2 km al sur del río Colorado y 1 km al este, 10.6666667, -83.6666667, 5 m, 19 de marzo de 1987, *W. D. Stevens 25053* (CR). Puntarenas, Puerto Jiménez, 8.6416972, -83.4439228, 8 m, 14 de noviembre de 1992, *Reinaldo Aguilar 1464* (CR). Puntarenas, Esparza, Espíritu Santo, coordenadas no informadas, 10 m, 15 de agosto de 1990, *Garrett Eugene Crow 7547* (CR). Puntarenas, Puerto Jiménez, La Palma, Finca La Chancha, península de Osa, 8.6333333, -83.4666667, 50 m, 14 de noviembre de 1992, *Reinaldo Aguilar 1464* (CR).

Comentarios:

El límite entre *Nymphaea conardii* y *N. glandulifera* no es muy claro y sigue generando confusiones en su identificación. Ambas especies comparten prácticamente las mismas características, excepto por los nervios en forma de telaraña. Sin embargo, el uso de este término es ambiguo, y la forma de telaraña en *N. conardii* no es tan pronunciada como en *N. jamesoniana*, lo que contribuye a la confusión. Además, en los herbarios de Costa Rica existen numerosos especímenes con identificaciones poco precisas, lo que dificulta aún más la distinción entre estas dos especies. *Nymphaea ampla* y *Nymphaea glandulifera* son las especies de Nymphaeales con mayor cantidad de registros en los herbarios de Costa Rica (Figuras 8 y 12, respectivamente). Las flores en esta especie se abren de noche.

Nymphaea jamesoniana Planch., Fl. Serres Jard. Eur. 8: 120. 1852. *Leuconymphaea jamesoniana* (Planch.) Kuntze. Revis. Gen. Pl. 1: 11. 1891. *Castalia jamesoniana*. Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 5(2): 305. 1924. TIPO: ECUADOR, Guayaquil.

Jameson 546 (Lectotipo: G00383838!, G00383807!, designado por Wiersema, J. H. 1987; Isolectotipo: B000510209!, B100248340!; K000220403!, K000220404!, BM000510209!).

Castalia gibertii Morong. Annals of the New York Academy of Sciences 7: 48-49. 1892. TIPO: PARAGUAY. Sintipo: *Gibert 53* (K).

Rizoma ovoide a cilíndrico, 5-8 cm de largo, sin estolones, se extiende horizontalmente. Lámina ovado-cordada a casi sagitada, verde en ambas caras, de 22 cm × 8-11.5 cm, entre 1.91 y 2.75 veces más larga que ancha. Bordes enteros y lisos. Seno de 5-6 cm de largo. Lóbulos algo redondeados o agudos, 6,7-9 cm de largo. Venación clara en forma de telaraña en el envés (Figura 34), formada por nervios transversales algo engrosados en algunas partes, de 10-13 nervios principales salen del pecíolo. Pecíolo verde, glabro, 16-38 cm de largo, ligeramente alado en la base, alas de 0.6-0.8 cm de largo, 02 canales de aire centrales con otros menores alrededor. Pedúnculo floral verde claro, 6-7 canales de aire centrales y 12-14 canales menores periféricos. Flores flotantes o emergentes, 6-13 cm de diámetro, nocturnas. Sépalos 4, verdes claros a oscuros, amarillentos hacia la base, 3,5-4 cm × 1,3-1,5 cm. Pétalos blancos o crema, 12-20 en verticilos de 4, 3,3-3,9 cm de largo y 1,3-1,4 cm de ancho. Estambres 30-60, blanco crema, 0.7-1 cm de largo. Ovario plurilocular, 12-17 lóculos, 0.6-0.9 cm de ancho. Apéndices estigmáticos claviformes, blanco crema, 0.5-0.9 cm de largo. Frutos globosos a elípticos, verde o blancos amarillentos, 2-3,5 cm de diámetro. Semillas elipsoidales u ovaladas, entre 70 y 90.

Hábitat y Distribución:

Se encuentra en Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica (Figura 13), Ecuador, El Salvador, Estados Unidos (Florida), Honduras, México, Paraguay, Perú y Venezuela. Crece en diversos hábitats de agua dulce, incluyendo pantanos, canales, aguas poco profundas, zanjas inundadas, llanuras anegadas, estanques, arroyos de flujo lento y lagos.

Fenología:

Registrada con flores y frutos en el mes de septiembre, con flores en octubre, aunque otros investigadores indican que puede florecer prácticamente todo el año (Lima *et al.*, 2021).

Estado de conservación:

En Costa Rica se ha encontrado en regiones protegidas, como el Parque Nacional Palo Verde y la Reserva Biológica Lomas de Barbudal. Esta especie no se encuentra en la lista roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Reserva Biológica Lomas de Barbudal, 10°30'27"N, -85°22'07"W, 20 m, 24 de junio de 2003, *Robbin C. Moran 6785* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10°20'45"N, -85°20'36"W, 10-100 m, 28 de junio de 2003, *Robbin C. Moran 6872* (CR). Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 20 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 073* (USJ).

Comentarios:

Esta especie pertenece al subgénero *Hydrocallis* y es de floración nocturna. Es la única especie en Costa Rica que presenta nervios con una forma clara de telaraña en el envés de la lámina, aunque *Nymphaea conardii* puede tener este tipo de venación, aunque menos evidente. Se han recolectado ejemplares en los que el pedúnculo floral se tuerce, muy probablemente para permitir que la flor permanezca flotando en el agua.

Para diferenciar la nervadura en forma de telaraña de las nervaduras presentes en otras especies de *Nymphaea*, basta con analizar el envés de las hojas. En esta especie, los nervios principales se conectan con los nervios adyacentes mediante nervios transversales que los cruzan, desde el centro hasta la parte media de la lámina. Esto confiere a la hoja su característica venación en forma de telaraña.

Un rasgo distintivo de *Nymphaea jamesoniana* es que los nervios más cercanos al centro y en la parte media de la hoja se ensanchan, a diferencia de las nervaduras en otras especies de *Nymphaea*. Además, durante la formación del fruto, los sépalos no lo recubren completamente, dejando un espacio característico entre ellos, a través del cual es posible observar el fruto en desarrollo.

Nymphaea lotus L., Sp. pl. 511. 1753. *Castalia lotus* (L.) Tratt. Flora 5: 598. 1822.

Nymphaea thermalis DC. Syst. Nat. 2: 54. 1821. TIPO: EGIPTO, Río Nilo cerca de El Cairo, Prospero Alpino, De Plantis Exoticis, Ilustración de *Lotus aegyptia* p. 213 (1627),

dibujada a partir de especímenes enviados por M. Carbonus (lectotipo designado por Verdcourt, B. 1989).

Nymphaea acutidens Peter. Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., n. s. 13(2): 78–79. 1928. TIPO: TANZANIA. *No mencionado 18559* (Sintipo: B100159817!).

Rizoma ovoide a globoso, estolonífero, 15-22,5 cm de largo. Lámina orbicular a suborbicular, verde en el haz, envés verde, rojo o purpúreo, frecuentemente pubescente por el envés a lo largo de los nervios, 27-45 cm × 23-36 cm, entre 0.75 y 1.96 veces más larga que ancha. Bordes agudamente subespinoso-dentados. Seno de 7-10 cm de largo. Lóbulos de 9-11 cm de largo. Venación prominente en el envés, nervadura radial con nervios transversales conspicuos, de 18-20 nervios principales salen del peciolo. Peciolo verde con manchas café, suavemente pubescente con tricomas muy cortos, dos cámaras grandes de aire centrales, dos más pequeñas hacia afuera y varias menores alrededor, de 35-1.2 m de largo, suavemente alado en la base, alas de 0.5-0.6 cm de largo. Pedúnculo floral verde, con 6 cámaras centrales en espiral y varias menores alrededor (Figura 35). Flores de 12-20 cm de diámetro, nocturnas, se mantienen abiertas durante la mañana y parte de la tarde, olor agradable a crema. Sépalos cuatro, verde oscuro en el envés, blanquecinos en la base, ovado-elípticos, 4-5 cm × 2-2.5 cm, haz totalmente blanco, nervios visibles. Pétalos 17-22, blancos, 4-4,7 cm × 2-2,4 cm de ancho, pétalos del verticilo más externo pueden tener manchas verdes en el envés, los internos carecen de manchas, disminuyen de tamaño y se vuelven más agudos hacia el centro, nervios visibles. Sépalos y pétalos con pequeña protuberancia aguda en el ápice. Estambres 50-100, 0.8-1,5 cm de largo, los más pequeños en los verticilos más centrales, algunos con dos manchas rojizas en el haz, anteras amarillas. Ovario plurilocular, 18-24 lóculos, 1-2 cm de diámetro. Apéndices estigmáticos amarillos, lineares, ligeramente agudos en el ápice, 1-1,3 cm de largo. Fruto globoso, verde, 6-8 cm de diámetro. Semillas ariladas, elipsoidales, 72-150.

Hábitat y Distribución:

Entre las especies no nativas es la especie con mayor capacidad de dispersión en Costa Rica (Figura 14). Es originaria de África, pero ha sido introducida en países como Estados Unidos, El Salvador, Colombia y Venezuela entre otros. En Costa Rica se encuentra en ambientes de agua dulce como lagos, estanques y ríos.

Fenología:

Esta especie se encontró floreada en los meses de abril, mayo, julio, agosto, septiembre y noviembre, pero se conoce que tratase de una especie que puede pasar casi que todo el año produciendo nuevas flores. Se encontraron frutos en el mes de abril.

Estado de conservación:

Se ha registrado en regiones de áreas de protección, como el Refugio de Vida Silvestre Bosque Alegre. En la lista de la IUCN *Nymphaea lotus* está catalogada como de menor preocupación (Allen, 2018).

Material representativo examinado:

Costa Rica, Alajuela, Valverde Vega, Toro Amarillo, 10°12'55"N, 84°18'04"W, 1,428 m, 23 de agosto de 1983, *Antonio Lot 1220* (CR). Alajuela, Río Cuarto, Reserva de Vida Silvestre Bosque Alegre, Laguna Hule, lado norte del Volcán Poás, aproximadamente 4 km al noreste de Cariblanco, 10°18'00"N, 84°13'00"W, 820 m, 23 de octubre de 1989, *Garrett E. Crow 7469* (CR). Alajuela, Río Cuarto, Reserva de Vida Silvestre Bosque Alegre, Laguna Hule, lado norte del Volcán Poás, aproximadamente 4 km al noreste de Cariblanco, 10°18'00"N, 84°13'00"W, 820 m, 23 de octubre de 1989, *Garrett E. Crow 7462* (CR). Cartago, Turrialba, Laguna CATIE, 650 m, 1 de mayo de 1982, *Rafael Ángel Ocampo 3616* (CR). Cartago, Paraíso, Jardín Botánico Lankester, 9.8402396, -83.8903835, 1354 m, 10 de agosto de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 083* (USJ). Cartago, Paraíso, Jardín Botánico Lankester, 9.8402396, -83.8903835, 1354 m, 10 de agosto de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 081* (USJ). Cartago, Paraíso, Jardín Botánico Lankester, 9.8402396, -83.8903835, 1354 m, 10 de agosto de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 080* (USJ). Cartago, Turrialba, en una laguna en el Jardín Botánico CATIE, 9.8900972, -83.6548376, 610 m, 31 de agosto de 2021, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 078* (USJ).

Comentarios:

Esta especie pertenece al subgénero *Lotos* y es de floración nocturna. En algunas hojas más maduras, las cámaras de aire del pecíolo presentan un marcado color morado, mientras que el pecíolo permanece de color verde. *Nymphaea lotus* es relativamente similar a *Nymphaea*

ampla y *N. pulchella*, de las cuales se diferencia por presentar un pecíolo y el envés de las hojas suavemente pubescentes, hojas más isodiamétricas (circulares, menos ovaladas que en las otras especies), márgenes agudamente subespinoso-dentados con dientes más o menos regularmente espaciados y de tamaño constante, y lóbulos agudos y muy prominentes.

En Costa Rica, se han observado individuos muy similares a *Nymphaea lotus*, pero con flores rosadas, muy probablemente se trata de *N. rubra* o bien un híbrido de *Lotus*. Esta es la especie de *Nymphaea* más ampliamente cultivada en el país, debido a su valor paisajístico. Un dato curioso es que sus flores pueden secarse adquiriendo un color blanco o amarillo.

Entre las hojas y raíces de los ejemplares de *Nymphaea lotus* se encontraron diversos moluscos, probablemente de las familias Lymnaeidae (en hojas y raíces), Thiariidae (en hojas y raíces) y Ancyliidae (en hojas) (Figura 45). Además, se observaron algunas aves no identificadas buscando alimento entre las hojas.

Nymphaea odorata Aiton. Hort. Kew. 2: 227. 1789. *Castalia odorata* (Aiton) Wood in Rees, A. Cycl. 6: 7. 1806. *Nymphaea odorata* var. *minor* Sims Botanical Magazine pl. 1652. 1814. *Nymphaea odorata* var. *gigantea* Tricker The Water Garden 88. 1897. *Castalia lekophylla* Small Man. S.E. Fl. 543. 1933. *Castalia minor* (Sims) DC. ex Small Man. S.E. Fl. 543. 1933. *Nymphaea odorata* var. *godfreyi* D.B. Ward Phytologia 37(5): 444–445. 1977. TIPO: NORTE AMERICA. *Anonymous s.n.* (Lectotipo: BM [BC:BM 000574883], designado por Conard, H. S. 1905).

Nymphaea odorata var. *stenopetala* Fernald. Rhodora 49(581): 141–142, pl. 1947. TIPO: ESTADOS UNIDOS, Virginia, *Fernald & Moore 15086* (Isotipo: NY00353114!).

Rizoma cilíndrico y horizontal, de 15-45,5 cm × 2-3 cm. Lámina foliar de 11-18 cm × 9-15 de ancho, entre 0.7-2.0 veces más larga que ancha, verde oscuro por el haz y rojiza por el envés, de ovado a ovado-orbicular. Bordes enteros y lisos. Seno de 5-6 cm de largo. Lóbulos redondeados a obtusos. Venación conspicua, de 16-18 nervios principales salen del pecíolo. Pecíolo rosado oscuro a rojizo, de 24-38 cm × 0,5-0,8 cm, con cuatro cámaras centrales (internamente) y otras menores alrededor. Pedúnculo de 23-29 cm × 0,7-0,8 cm,

rosado oscuro a rojizo, con cuatro cámaras centrales de aire y otras menores alrededor. Flores emergentes o flotantes, sépalos lanceolados a elípticos, de 2, 4-3 cm × 1,4-1,6 cm, café por el envés con la parte basal blanca, bordes ligeramente rosados, café o simplemente verdes, blancos por el haz con los nervios evidentes. Pétalos de elípticos a lanceolados, de 36-44, de 2-2, 6 cm × 1-1, 3 cm de ancho, ápice agudo, blancos en las dos caras, nervios suavemente evidentes. Estambres de 1-1,6 cm de largo, amarillos y blanquecinos en la base. Ovario plurilocular, de 12-16 lóculos, de 0,5-0,9 cm de ancho. Apéndices estigmáticos amarillo claro y el ápice amarillo oscuro, triangular lineares que se atenúan en el ápice, de 1-1,6 cm de largo. Frutos amarillentos y pequeños, de 4-6 cm de diámetro con semillas rojo claro.

Hábitat y Distribución:

Es una especie bastante común en América del Norte, con una distribución que se extiende desde Florida hacia el norte, hasta Nueva Escocia y Terranova, y hacia el oeste, alcanzando Saskatchewan, Manitoba, Nebraska y Texas (Wiersema y Hellquist, 1997). Su rango también incluye México, así como países de América Central como El Salvador, Honduras y Nicaragua, además de algunas islas del Caribe como Las Bahamas y Cuba (Flora of North America, 2024). También se han documentado poblaciones en las Antillas Mayores y en regiones del norte de América del Sur, como las Guayanas (Funk et al., 2007).

Generalmente, esta especie se encuentra en aguas profundas de lagunas medianas con temperaturas elevadas. Sin embargo, también se han observado poblaciones en lagunas pequeñas rodeadas de bosque y en una laguna ubicada junto a un camino de lastre. Ahora se reporta su presencia en Costa Rica (Figura 15).

Fenología:

Se encontró con flores en mayo, septiembre, noviembre (Figura 52), con flores y frutos en abril.

Estado de conservación:

En Costa Rica se conoce hasta ahora solo del Refugio Mixto de vida silvestre Maquenque. Según la lista roja de la IUCN esta especie es considerada como de menor preocupación (Maiz-Tome, 2016).

Material representativo examinado:

Estados Unidos, Shaw Arboretum, Missouri, Franklin, 38°28'N, 090°49'W, 60 m, 29 de septiembre de 1998, *Mary Merello 2196* (MO). Haw Nature Reserve, Missouri, Franklin, 37°39'N, 090°49'W, 530 ft, 15 de mayo de 2003, *James C. Trager s.n.* (MO). **Costa Rica**, Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 8 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 067* (USJ). Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 8 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 094* (USJ). Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 2 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 092* (USJ).

Comentarios:

En general, el envés de los sépalos no presenta una coloración definida, pudiendo variar entre tonos café, verdosos o una mezcla de ambos. Esta especie probablemente posee los rizomas proporcionalmente más largos entre las *Nymphaea* de Costa Rica. Además de eso sus apéndices estigmáticos son de grosor uniforme y se atenúan hacia el ápice. El envés de las hojas puede secarse adquiriendo un tono morado oscuro. Es la primera especie del subg. *Nymphaea* que se registra como nativa para Costa Rica.

Nymphaea prolifera Wiersema, Brittonia 36(3): 219–221, f. 4. 1984. TIPO: ARGENTINA, Corrientes, departamento Mburucuyá, junto a la pequeña presa al norte de residencia en Estancia, Santa Teresa. *Wiersema 2248* (Holotipo: NY00353119!).

Rizomas ovoides a cilíndricos, estoloníferos, de 10-15 cm de largo. Lámina elíptico-ovada a casi redonda, verde por el haz y rojizo oscuro por el envés, de 20-26 cm × 16-22 de ancho, entre 0.91 y 1.63 veces más larga que ancha, con manchas en el haz y envés café o pardusco. Bordes enteros. Seno de 5-10 cm de largo. Lóbulos obtusos a redondeados, de 6-12 cm de largo. Venación reticulada, con el nervio central prominente, de 13-18 nervios principales salen del peciolo, verde claro. Peciolo verde claro o café, de 50-80 cm de largo, alado en la base en algunas hojas. Pedúnculo floral verde o café claro, 12-16 canales de aire centrales, 12-20 canales menores alrededor. Flores asexuales y sexuales. Flores sexuales de

6-10 cm de diámetro. Sépalos cuatro, elípticos a lanceolados, de 3,9-4,5 cm × 1,8-2 cm de ancho, verdes con rayitas moradas por el envés y blanco crema por el haz. Pétalos de 12-32 en verticilos de cuatro, de 3,5-4 cm × 1,5-1,8 cm, blanco o crema, disminuyen de tamaño hacia el centro de la flor. Estambres de 100-170, blanco, base morado claro, de 0.8-1,5 cm de largo. Ovario plurilocular, 15-18 lóculos, de 0,7-1 cm de ancho. Apéndices estigmáticos claviformes, a veces erectos, morados con la base blanca, de 1-1,4 cm de largo. Frutos no vistos.

Hábitat y Distribución:

Se encuentra en Argentina, Brasil, Costa Rica (Figura 16), Ecuador, El Salvador, México, Paraguay, Honduras y Uruguay. En Costa Rica se encuentra en ambientes de agua dulce como estanques y ríos de flujo lento.

Fenología:

Esta especie se encontró floreada (flores sexuales y asexuales) los meses de septiembre, octubre y noviembre.

Estado de conservación:

En Costa Rica se ha registrado en áreas protegidas como el Parque Nacional Palo Verde. Esta especie no se encuentra en la lista roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 27 de noviembre de 1984, *Garrett Eugene Crow 6287* (CR). Guanacaste, Parque Nacional Palo Verde, 18 de septiembre de 1988, *Daniel Hernández 88901* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 1 de agosto de 1987, *Garrett Eugene Crow 6895* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 1 de agosto de 1987, *Garrett Eugene Crow 6893* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 1 de agosto de 1987, *Garrett Eugene Crow 6895* (CR). Guanacaste, Nicoya, San Antonio, Río Tempisque, Pozo de Agua, aproximadamente 3 km al sur de Puerto Humo, 10.2833333, -85.3361111, 13 m, 15 de octubre de 1989, *Garrett Eugene Crow 7379* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Refugio Rafael Lucas Rodríguez, Lagunas Palo Verde, Parque Nacional Palo Verde, 10.3333333, -85.3166667, 1 m, 29 de junio de 1989, *Daniel Hernández 8920* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3416667, -85.3416667, 1 m, 29 de junio de 1989, *Daniel Hernández 8920* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces,

Parque Nacional Palo Verde, 10.3500000, -85.3666667, 20 m, 9 de septiembre de 1999, *Garrett Eugene Crow 9649* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3500000, -85.2833333, 20 m, 10 de septiembre de 1999, *Garrett Eugene Crow 9672* (CR). Limón, 10 m, 18 de marzo de 1973, *M. J. Bumby 425* (CR). Guanacaste, Bagaces, Fortuna, Parque Nacional Palo Verde, 10 m, 29 de enero de 1982, *Jorge Gómez-Laurito 7435* (CR). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 19 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 075* (USJ). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 21 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 071* (USJ).

Comentarios:

Esta especie se encuentra en el subgénero *Hydrocallis*, de floración nocturna. Las flores sexuales tienen un fuerte olor a hidrocarburos, igual que *Nymphaea amazonum*, probablemente para atracción de polinizadores como escarabajos. Se ha notado que de las flores asexuales pueden salir pequeñas hojas, indicando que dichas flores son en realidad estructuras de propagación vegetativa. Se trata de una estructura floral compuesta que imita a una flor única, pero en realidad está formada por un conjunto de flores diminutas agrupadas, es un pseudantio.

Se encontró un individuo con características intermedias entre *Nymphaea amazonum* y *N. prolifera* (Figura 42 y Figura 43), muy probablemente un híbrido, pues posee características que solo posee *N. amazonum* y otras que solo posee *N. prolifera*., incluso, se cree que muchos especímenes depositados en los herbarios de Costa Rica registrados como *N. prolifera* o *N. amazonum* son en realidad especímenes de dicha entidad intermedia. Posee rizomas ovoides a cilíndricos y estoloníferos, de 10 a 15 cm de largo. Posee turiones, una estructura de reserva y propagación vegetativa. De un turión puede salir una plántula o bien otros turiones. Se cree que en los tiempos de sequía esa estructura se queda en el suelo hasta que las aguas suban nuevamente, de hecho, el humedal en el cual se recolectó dicha especie, cerca de la Estación Biológica de Palo Verde, es estacional.

Peciolo alado en la base de algunas hojas, con un anillo de tricomas en el ápice (característico de *N. amazonum*). Posee flores asexuales (pseudantios proliferantes) y sexuales (característico de *N. prolifera*).

Nymphaea pulchella DC., *Syst. nat.* 2: 51. 1821. *Nymphaea ampla* var. *pulchella* (DC.) Casp. Fl. Bras. 4(2): 159. 1878. *Castalia pulchella* (DC.) Britton. Bull. New York Bot.

Gard. 4: 138. 1906. TIPO: PERU, cerca de Guayaquil. *Pavon, J. s.n* (Isolectotipo: BM000551452!).

Nymphaea lineata A. St.-Hil., Voy. Distr. Diam. 2: 425. 1833 - TIPO: BRBAZIL. *Saint-Hilaire s.n* (Holotipo: P00752295!).

Nymphaea speciosa Mart. & Zucc. Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1: 361. 1832[1832]. *Nymphaea ampla* var. *speciosa* (Mart. & Zucc.). Fl. Bras. 4(2): 158. 1878[1878]. TIPO: BRAZIL, en aguas estancadas y zanjas cerca de San Cristóbal, provincia de Río de Janeiro. *Martius 28* (Holotipo: M0171478!, M0171479!, M0171480!).

Nymphaea tropaeolifolia Lehm. Hamburger Garten- Blumenzeitung. 9: 197, 209–210. 1853. TIPO: BRASIL y SURINAM. *No mencionado*.

Rizomas ovoides o globosos, de 15-18 cm de largo, sin estolones. Lámina orbicular a suborbicular, de 35-45 cm × 26-35, entre 1 y 1.73 veces más larga que ancha, haz verde oscuro, envés verde claro, a veces con tonos de rosado, manchas café rojizo en ambas caras. Bordes irregularmente profundamente sinuados a redondeadamente crenados. Seno de 6-14 cm de largo. Lóbulos algo obtusos, de 7-15 cm de largo. Venación levemente reticulada, con nervios prominentes, 16-19 nervios principales salen del peciolo. Peciolo glabro, de 30-1 m de largo, con 2 grandes canales de aire centrales, 2 canales más pequeños y otros canales menores alrededor, a veces rojizos, algunas hojas con pequeñas alas en la base del peciolo, de 0.4-0.5 cm de largo. Pedúnculo floral con 6 canales de aire centrales rodeados por otros menores, surcos a lo largo de toda su extensión, verde claro o café. Flores emergentes, de 6-9 cm de diámetro, diurnas. Sépalos 4, ovado-elípticos, de 4-5 cm × 1,8-2 cm, verde claro con rayitas oscuras lineares. Pétalos 10-20, blancos, de 4-4,5 cm × 1,8-2,2 cm, los más externos con manchas verdes por el envés que se extienden desde la base hasta el ápice del pétalo, pétalos en verticilos más internos carecen de manchas, disminuyen de tamaño y se vuelven más agudos. Estambres de 30-80, amarillos, con el ápice de las anteras de blanco a crema. Ovario plurilocular, 14-20 lóculos, de 0,8-1,5 cm de diámetro. Apéndices estigmáticos cortos, triangulares, amarillos, de 0,3-0,5 cm de largo. Frutos globosos, de 4-6 cm de diámetro, verde claro a amarillento. Semillas ariladas, ovaladas o elipsoidales, entre 70-120.

Hábitat y Distribución:

Antillas, Brasil, Colombia, Costa Rica (Figura 17), Ecuador, México, Nicaragua, Perú Panamá y Venezuela. Crece en hábitats de agua dulce como estanques y arroyos de flujo lento.

Fenología:

Esta especie se encontró con flores y con frutos en enero, junio y septiembre, con flores en enero, junio, agosto, septiembre, octubre y noviembre, aunque otros investigadores indican que puede estar floreada durante todo el año (Lima, 2021).

Estado de conservación:

En Costa Rica se ha registrado en regiones de áreas protegidas, como en el Parque Nacional Palo Verde. Esta especie no sale en la lista de roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, Laguna Palo Verde, 1 m, 4 de enero de 1986, *Javier Berrocal 115* (CR). Guanacaste, Parque Nacional Palo Verde, coordenadas no indicadas, 7 de septiembre de 1984, *Garrett Eugene Crow 5989* (CR). Guanacaste, Península de Nicoya, Laguna Mata Redonda, coordenadas no indicadas, 27 de junio de 1987, *Garrett Eugene Crow 6876* (CR). Guanacaste, Parque Nacional Palo Verde, Laguna de Palo Verde, coordenadas no indicadas, 24 de agosto de 1983, *Antonio Lot 1243* (CR). Guanacaste, Refugio de Vida Silvestre Dr. Rafael L. Rodríguez, Lagunas Palo Verde, 2 m, 21 de octubre de 1989, *Garrett E. Crow 7425* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Refugio de Vida Silvestre Dr. Rafael L. Rodríguez, Lagunas Palo Verde, 10°20'30"N, 85°20'30"W, 2 m, 20 de octubre de 1989, *Garrett E. Crow 7417* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Laguna Palo Verde, 10°20'00"N, 85°21'10"W, 10 m, 25 de noviembre de 1991, *Ulises Chavarría 404* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Sitio Espuela, 10°21'00"N, 85°21'00"W, 10 m, 29 de julio de 1994, *Ulises Chavarría 1018* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10°20'37"N, 85°20'23"W, 5 m, 4 de julio de 2002, *Brad Boyle 713* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10°20'45"N, 85°20'37"W, 10 m, 24 de junio de 2003, *Robbin C. Moran 6642* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Reserva Biológica Lomas de Barbudal, 10°30'27"N, 85°22'07"W, 20 m, 24 de junio de 2003, *Robbin C. Moran 332* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Laguna Bocana, 10°20'10"N, 85°16'50"W, 10 m, 20 de agosto de 2000, *Luis Acosta 2534* (CR). Guanacaste, La Cruz, Santa Elena, Sector Murciélago, 10°53'58"N, 85°44'03"W, 98 m, 14 de agosto de 2003, *Evelio Alfaro 4786* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Palo Verde, 10°21'00"N, 85°21'00"W, 20 m, 9 de septiembre de 1999, *Garrett E. Crow 9641* (CR). Guanacaste, Bagaces, Bagaces, Palo Verde, 10°21'00"N, 85°21'00"W, 20 m, 9 de septiembre de 1999, *Garrett E. Crow 9688* (CR). Guanacaste, Bagaces, Fortuna, Parque Nacional Palo Verde, 10°20'00"N, - 85°25'00"W, 10 m, 29 de enero de 1982, *Jorge Gómez-Laurito 7434* (CR). Guanacaste,

Bagaces, Bagaces, Refugio Rafael L. Rodríguez, Laguna Palo Verde, 10°21'00"N, -85°22'00"W, 10-100 m, 31 de enero de 1982, *William Carl Burger 11300* (CR). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 21 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 070* (USJ). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 19 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 069* (USJ). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 21 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 068* (USJ). Guanacaste, Bagaces, Parque Nacional Palo Verde, 10.3404282, -85.3438704, 5 m, 19 de septiembre de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 074* (USJ). Puntarenas, Esparza, Espíritu Santo, Boca de Barranca, 9°59'00"N, 84°42'00"W, 1 m, 17 de agosto de 1986, *Jorge Gómez-Laurito 11197* (CR). Puntarenas, Esparza, Espíritu Santo, 9°59'00"N, 84°42'00"W, 10 m, 15 de agosto de 1990, *Garrett Eugene Crow 7545* (CR). Puntarenas, Garabito, Tárcoles, Los Loros, 9°40'00"N, 84°36'00"W, 1-5 m, 19 de febrero de 1936, *Alberto Manuel Brenes 21457* (CR). Puntarenas, Barranca, Boca de Barranca, 9°59'00"N, 84°42'00"W, 1-3 m, 10 de julio de 1981, *Jorge Gómez-Laurito 6851* (CR). Alajuela, Los Chiles, Medio Queso, 10.9458, -84.6309, 38 m, 11 de agosto de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 0100* (USJ). Alajuela, Los Chiles, Medio Queso, 10.9458, -84.6309, 38 m, 11 de agosto de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 096* (USJ). Alajuela, San Carlos, Pital, Laguna del Lagarto Lodge, 10°41'10"N, 84°10'50"W, 50-100 m, 4 de mayo de 2005, *Daniel Solano 2347* (CR).

Comentarios:

Esta especie pertenece al subgénero *Brachyceras* y es de floración diurna. Durante la formación de frutos, el pedicelo puede torcerse (Figura 36), lo que permite que el fruto se desarrolle bajo el agua, donde permanece. Al parecer, el número de torciones es irregular.

En la lámina foliar, el nervio principal y los nervios secundarios son prominentes, aunque no tanto como en *Nymphaea lotus*. En esta especie los sépalos y pétalos son más agudos y alargados en comparación con otras especies. Se ha observado variación en la coloración de los pedúnculos florales de *Nymphaea pulchella*, que pueden ser de color verde o café rojizo (Figura 36).

Se identificó una especie de hongo no clasificado que se multiplica en las hojas de *N. pulchella*, causando manchas foliares amarillas. Asimismo, se encontraron insectos del orden Hemiptera, observados en parejas, dentro de las flores (Figura 44).

Nymphaea cf rubra Roxb. ex Salisb. Parad. Lond. 1: 1805. TIPO: INDIA. *G. Roxburgh s.n.* (Lectotipo: posiblemente BR0000005281978!).

Rizomas ovoides o globosos, estoloníferos, de 15-22,5 cm de largo. Lámina orbicular a suborbicular, de 30-50 cm × 25-36 cm, entre 0.83 y 2 veces más larga que ancha, haz verde, envés verde o rojizo oscuro, pudiendo variar a rojo o purpúreo, muy frecuentemente pubescente por el envés en los nervios. A veces con manchas café por el envés. Bordes agudamente subespinoso-dentados. Seno de 8-11 cm de largo. Lóbulos de 10-11 cm de largo. Venación prominente en el envés, nervadura radial con nervios transversales conspicuos, de 19-20 nervios principales salen del peciolo. Peciolo verde o marrón rojizo, con pequeñas manchas suaves cafés, suavemente pubescente, con dos grandes cámaras de aire en el centro, dos más pequeñas y varias menores alrededor, de 35-1,2 m de largo. Pedúnculo floral café rojizo, 6 cámaras centrales en espiral y varias cámaras menores alrededor, suavemente pubescente. Flores de 12-20 cm de diámetro, nocturnas, se mantienen abiertas durante la mañana y parte de la tarde, olor agradable a crema. Sépalos 4, ovado-elípticos, de 4-5 cm × 2-2,5 cm, rosado oscuro o mezcla entre café y verde que se vuelve blanquecino hacia la base, venas visibles, haz rosado blanquecino hacia la base, pequeña protuberancia aguda en el ápice. Pétalos 17-22, rosado por el envés y rosado claro por el haz, de 4-4,7 cm × 2-2,4 cm, con una pequeña protuberancia aguda en el ápice. Estambres 50-100, amarillos rodeados por un color rojizo, de 0,8-1,5 cm de largo. Ovario plurilocular, de 16-23 lóculos, de 1-2 cm de diámetro. Apéndices estigmáticos lineares, ligeramente agudos en el ápice, mezcla de amarillo y rojizo, de 1-1,3 cm de largo. Fruto globoso, rojizo oscuro (Figura 37), de 7-8,5 cm de diámetro. Semillas ariladas, elipsoidales, entre 70-150.

Hábitat y Distribución:

Nativa del sur y sureste de Asia (India, Bangladesh, Sri Lanka, Indochina, Malesia). Introducida en Cuba, Guyana, Surinam y Costa Rica, entre otros. Recientemente registrada en México (Castillo-Campos *et al.*, 2022). También se ha documentado en contextos hortícolas en China y Europa oriental. Se encuentra en cuerpos de agua dulce como estanques, lagos y ríos de flujo lento.

Fenología:

Esta especie se encontró floreada en abril, julio, agosto y septiembre, y encontraron frutos en abril, pero se conoce que se trata de una especie que puede pasar casi que todo el año produciendo nuevas flores y frutos.

Estado de conservación:

Especie no registrada en zonas protegidas en Costa Rica. En la lista de la IUCN *Nymphaea rubra* está catalogada como de preocupación menor (Allen, 2018).

Material representativo examinado:

Birmania, Gomez, W. 7255 (K, K001127029). **India**, Calcuta, Anon s.n. (LINN, LINN-HS925-5). **India**, Calcuta, Roxburgh, W. s.n. (BR, BR0000005281978). **Costa Rica**, Cartago, Paraíso, 9.8900972, -83.6548376, 610 m, 31 de agosto de 2021, Luiz Eduardo Bezerra Silva 076 (USJ). Cartago, Paraíso, 9.8402396, -83.8903835, 1354 m, 10 de agosto de 2021, Luiz Eduardo Bezerra Silva 082 (USJ). Cartago, Paraíso, 9.8402396, -83.8903835, 1354 m, 10 de agosto de 2021, Luiz Eduardo Bezerra Silva 082 (USJ).

Comentarios:

La identificación como *Nymphaea rubra* es tentativa para el material costarricense. *Nymphaea rubra* se diferencia de *Nymphaea lotus* principalmente por:

1. La coloración de sus pétalos, que en *Nymphaea rubra* son rosados en ambas caras, mientras que en *N. lotus* son blancos. Además, los sépalos de *N. rubra* presentan una mezcla de café y verde que se vuelve blanquecina hacia la base, mientras que en *N. lotus* son predominantemente verdes y blanquecinos en la base.
2. El peciolo de *Nymphaea lotus* es alado en la base, mientras que de *Nymphaea rubra* no.
3. Otra diferencia clave es la coloración de los frutos, que en *Nymphaea rubra* son rojizos oscuros, mientras que en *N. lotus* son verdes.

Estas diferencias fenotípicas, especialmente en la coloración de pétalos, sépalos, alas y frutos, son características distintivas que refuerzan la hipótesis de que esta especie podría estar presente en el país. Por ende, se recomienda realizar estudios genéticos para confirmar la identidad de dichos individuos, incluso se puede considerar como un híbrido o hasta incluso una variación intraespecífica de *Nymphaea lotus*.

Nymphaea rudgeana G. Mey., Prim. fl. esseq. 198. 1818. *Nymphaea ampla* var. *rudgeana* (G. Mey.) DC, Syst. Nat. 2: 54. 1821. *Castalia rudgeana* (G. Mey.) Britton & P. Wilson, Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 5(2): 305. 1924. TIPO: GUYANA, “In rivulis continentis”. *Rodschied 281* (Holotipo: GOET008301!).

Nymphaea sinuata Salzm. ex Lehm. Hamburger Garten- Blumenzeitung. 9: 203. 1853. TIPO: BRASIL. *Spruce s.n.* (Lectotipo: K000220402!)

Nymphaea amazonum var. *forma-submersa* Sagot. Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 11: 142. 1881. TIPO: GUAYANA FRANCESA. *Sagot s.n.* (K)

Rizomas ovoides a casi subglobosos, no estoloníferos, de 06-08 cm de largo. Lámina suborbicular, verde o púrpura en ambas superficies, a veces con manchas moradas, de 12-26 cm × 10-16 cm, entre 0.75 y 2.6 veces más larga que ancha. Bordes sinuados a irregularmente dentados o dentados. Seno de 5-11 cm de largo. Lóbulos obtusos, de 5-13 cm de largo. Venación radial. Pecíolo glabro, rojizo, con dos canales de aire mayores centrales y aproximadamente 10 menores alrededor. Pedúnculo glabro, con 6-7 canales de aire centrales rodeados por 12 menores. Flores nocturnas, flotantes o emergentes, de 6,5-15,5 cm de diámetro. Sépalos oblongos, verdes amarillentos con tonos rojos hacia la base, de 3,5-8 cm × 1,1-3,2 cm. Pétalos blanco cremoso a amarillo pálido, de 2,2-5,6 cm × 0,7-1,7 cm, organizados en dos verticilos. Estambres de 39-186, blanco cremoso o amarillo pálido. Ovario con 11-31 lóculos. Apéndices estigmáticos claviformes, de 0.4-0.6 cm. Frutos globosos, de aproximadamente 4 cm de diámetro. Semillas lisas, ligeramente elipsoides, de 1.2-2.4 mm de diámetro.

Hábitat y Distribución:

Esta especie ha sido registrada en países como Brasil, Colombia, Nicaragua, Panamá, Trinidad y Tobago, Venezuela, y las Guayanas (Guyana, Surinam y Guayana Francesa). La población documentada en Nicaragua se encuentra en un hábitat que, según se informa, se extiende hasta Costa Rica, por lo que es factible que esta especie pueda expandirse a territorio costarricense, sin embargo, a la fecha no se conoce material costarricense. Suele encontrarse en hábitats de agua dulce como estanques y vías fluviales de flujo lento.

Fenología:

Se puede encontrar floreada a lo largo de todo el año (Lima *et al.*, 2021).

Estado de conservación:

Esta especie no se encuentra en la lista roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Venezuela, Estrada Boa Vista, Río Surumu, 1 de diciembre de 1977, *W. C. Steward 167* (MO). **Brasil**, São Paulo, Santos, 20 de febrero de 1875, *H. Mosén 3339* (M). Pará, en las cercanías de Óbidos, diciembre de 1849, *R. Spruce s.n.* (K).

Comentarios:

La descripción de esta especie fue hecha basada en los trabajos de Meyer (1818) y Crow (2007), debido a que no se pudo examinar material de esta especie. Las flores en esta especie se abren de noche.

Nymphaea × thiona D. B. Ward, *Phytologia* 37:1. 445. 1977. TIPO: ESTADOS UNIDOS, Florida, condado de Wakulla: En canales de drenaje a través de pantanos, Refugio de Vida Silvestre St. Marks, a lo largo de Lighthouse Road. *C. Hoy 10A* (Holotipo: GH00038038!, GH00038039!, GH00038040!).

Rizomas cilíndricos y estoloníferos. Lámina casi orbicular, verde en el haz, roja en el envés, de 22 cm de ancho. Bordes enteros. Venación radial, no levantada. Pecíolo glabro. Flores flotantes, diurnas, alrededor de 16 cm de diámetro. Sépalos 4, verdes, teñidos de rojo hacia el ápice, de 5-8 cm de largo. Pétalos alrededor de 16, amarillos o lila. Estambres alrededor de 65, amarillos. Ovarios no vistos. Frutos y semillas no producidos.

Hábitat y Distribución:

Originaria de Estados Unidos, introducida en Costa Rica (Crow, 2007). Prefiere ambientes de drenajes cerca de pantanos de agua dulce (Ward, 1977). Se encuentra en estanques de agua dulce y vías fluviales de flujo lento.

Fenología:

Su floración ocurre en el mes de octubre (Crow, 2007).

Estado de conservación:

Esta especie ha sido recolectada en región protegida en Costa Rica, el Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Bosque Alegre. En años recientes en Laguna Hule solo se ha visto a *Nymphaea lotus*. Si *N. capensis* y/o *N. x thiona* aún crecen ahí, deben ser raras. No se encuentra en la lista roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Estados Unidos, Florida, Refugio de Vida Silvestre St. Marks, a lo largo de Lighthouse Road, 15 de abril de 1962, *C. Hoy 10A* (GH, 4 de 4 hojas). Florida, Refugio de Vida Silvestre St. Marks, a lo largo de Lighthouse Road, 15 de abril de 1962, *C. Hoy 10A* (GH, 3 de 4 hojas). Florida, Refugio de Vida Silvestre St. Marks, a lo largo de Lighthouse Road, 15 de abril de 1962, *C. Hoy 10A* (GH, 2 de 4 hojas).

Comentarios:

Híbrido natural estéril entre *Nymphaea mexicana* Zucc. y *N. odorata* Ait. var. *gigantea* Tricker. La descripción de esta especie fue hecha basada en los trabajos de Ward (1977), Crow (2007) y Galasso *et al.* (2022), debido a que no fue posible revisar material de este taxon.

Victoria R. H. Schomb. Athenaeum 1837(515): 661. 1737. TIPO: *Victoria regina* R.H. Schomb.

Victoria Lindl. *Victoria Regia* 3. 1837. TIPO: *Victoria regia* Lindl.

Planta anual o perenne. Rizoma corto y vertical. Pecíolos con aguijones robustos. Lámina madura flotante, peltada y orbicular, de uno a dos m de ancho, bordes de la lámina se elevan formando un borde continuo con dos hendiduras cortas. Lámina con abolladuras evidentes. Flores epiginas, de 30 a 50 cm de diámetro, nocturnas, corolas blancas que cambian a rojo rosado. Sépalos cuatro, pétalos 50 -70. con cerca de 20 estaminodios externos y 25 estaminodios internos. Carpelos sincárpicos. Copa estigmática rodeada por apéndices carpelares. Fruto grande y espinoso, semillas numerosas y envueltas en un arilo. Género de 3 especies, restringido a Sudamérica al este de los Andes.

Victoria sp.

Tallo tubérculo cilíndrico, erecto, hasta 55 cm de largo, raíces contráctiles y sin estolones. Lámina orbicular, peltada, de 1-1,2 m de diámetro (Figura 39), cara adaxial verde oscuro, abaxial verde, parduzca, vinoso o rojiza, pubescente a glabrescente, con aguijones, nervaduras centrales y principales fuertemente prominentes. Bordes enteros, elevados de 12-18 cm de alto. Pecíolo de 50-1 m × 2,5-4 cm de ancho, verde claro con diversos aguijones, de 4-6 cámaras de aire centrales (dos grandes y dos menores) (Figura 40), con cámaras menores alrededor. Pedúnculo con aguijones, de 04-06 cámaras de aire centrales, tamaño irregular y algunas pequeñas alrededor. Flores flotantes, botones ovoides. Sépalos 4, ovados, coriáceos con espinas, café o verde claro por el envés, blanquecinos hacia la base, bordes verdes o rosados, ápice suavemente encorvado hacia adentro, de 5-6,5 cm × 3-4 cm. Pétalos de 50-120, blancos en la primera noche de anthesis, cambian a rosado oscuro en la base y blanco con manchas rosadas en la parte media y en el ápice vino, los más externos oblongos, ápice redondeado, de 4-5,8 cm × 3-3,6 cm, los más internos lanceolados con el ápice agudo. Estambres 104-200, amarillos, ápice rosado, los más externos petaloides, los más internos filiformes. Ovario semi-ínfero, cubierto por espinas, de 33-46 carpelos, óvulos anátropos y parietales. Fruto verde claro con aguijones, hasta 15 cm de

diámetro. Semillas globosas o elipsoides, verde claro, envueltas por un arilo, 1-1,3 cm de diámetro (Figura 41).

Hábitat y Distribución:

Introducida en Panamá y Costa Rica (Figura 19). Probablemente se trata de un híbrido de origen ornamental. Se encuentra en lagos no muy profundos y ríos de flujo lento.

Fenología:

Las plantas florecen entre enero y octubre. Con flores y frutos en abril y julio (Figura 38 y Figura 41).

Estado de conservación:

En Costa Rica solo se encuentra en propiedades privadas, principalmente en la región de Buenos Aires. No evaluada en la lista roja de la IUCN.

Material representativo examinado:

Costa Rica, Puntarenas, Buenos Aires, Centro Turístico Los Chocuacos, 8.9698148, -83.1771558, 362 m, 22 de julio de 2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 095* (USJ).

Comentarios:

Se reporta por primera vez el género *Victoria* para Costa Rica, introducido con fines ornamentales. No se tiene certeza sobre la identidad taxonómica de las plantas costarricenses ya que probablemente se trate de variedades cultivadas de origen híbrido originadas artificialmente.

Las flores se abren al final de la tarde, permanecen abiertas durante la noche y, en algunos casos, pueden mantenerse parcialmente abiertas en las primeras horas de la mañana. El arilo que recubre las semillas parece ser comestible y tiene un sabor similar al coco. Las espinas por toda la planta probablemente actúan como defensa contra la herbivoría.

En el ápice del fruto hay una concavidad que acumula restos del perianto en descomposición, los cuales emiten un olor fétido. Esta característica también se observa en los frutos de especies como *Nymphaea amazonum*, *N. ampla*, *N. lotus* y *N. caerulea*. En

estas especies, los apéndices estigmáticos permanecen en el fruto, formando una corona alrededor de la concavidad.

Se encontraron huevos de aves y nidos construidos sobre las hojas de esta especie. Además, algunas hojas, al secarse, adquieren un color azul oscuro con un brillo metálico.

Nuevo registro de ocurrencia

El registro de *Nymphaea odorata* en Costa Rica representa un hito importante para la flora acuática del país. Las posibles razones de la ausencia de esta especie en registros previos de plantas acuáticas incluyen:

1. Exploración limitada: los humedales y lagunas pequeñas suelen ser submuestreados debido a su difícil acceso o a la percepción de ser de baja prioridad en términos de biodiversidad (Ramsar Convention Secretariat, 2022).
2. Dificultades en la identificación: las similitudes morfológicas entre especies del género *Nymphaea* pueden haber llevado a confusiones en identificaciones anteriores.

Este registro destaca la importancia de continuar con exploraciones sistemáticas para mejorar la precisión de los inventarios florísticos y profundizar en el conocimiento de la biodiversidad acuática del país.

Capítulo 2

Nuevos registros de plantas vasculares de humedal para la flora de Costa Rica y notas sobre *Eleocharis confervoides*

RESUMEN

Los humedales son ecosistemas de gran valor ecológico y socioeconómico, que proveen servicios esenciales como regulación del clima, protección contra desastres naturales y recursos para la pesca y el ecoturismo. En Costa Rica, los humedales ocupan aproximadamente el 7% del territorio. Este estudio tuvo como objetivo proporcionar un inventario florístico preliminar de las plantas de humedales en Sarapiquí y documentar nuevos registros para la flora de Costa Rica. El estudio aborda la falta de conocimiento sobre la flora acuática en los humedales de Sarapiquí, una región clave en la biodiversidad de Costa Rica, enfocándose en la identificación y registro de nuevas especies de plantas de humedales. La investigación se llevó a cabo mediante tres giras de campo entre 2021 y 2023 y el análisis de registros de herbario. Se recolectaron muestras botánicas en diferentes tipos de humedales, tanto permanentes como temporales, de agua dulce léntica o lótica. Las especies fueron identificadas a través de consultas con herbarios nacionales e internacionales, y se elaboró una lista detallada de especies encontradas en la región. Las plantas recolectadas fueron fotografiadas para una mejor documentación, y las muestras fueron depositadas en el Herbario Luis A. Fournier Origgi de la Universidad de Costa Rica. El inventario florístico generado incluyó un total de 127 especies de plantas acuáticas asociadas a los humedales de Sarapiquí, con una notable diversidad de familias como Cyperaceae, Fabaceae y Onagraceae. Dentro de estos registros, se destacan tres nuevos hallazgos para la flora de Costa Rica: *Nymphaea odorata*, *Pseudolycopodiella meridionalis* y *Utricularia breviscapa*. Además, se documentó el quinto registro de *Eleocharis confervoides* en el país, lo que resalta la importancia de este estudio en el enriquecimiento de la base de datos botánica del país.

Para un mejor entendimiento de la distribución de estas especies, se generaron mapas de distribución de los nuevos registros en Costa Rica. La información obtenida no solo contribuye a la comprensión de la diversidad florística de los humedales de Sarapiquí, sino que también subraya la importancia de estos ecosistemas como refugios de biodiversidad. Además, los resultados de esta investigación destacan la necesidad de implementar estrategias de conservación para proteger estas especies y sus hábitats frente a las posibles amenazas derivadas de actividades humanas en la región.

Palabras clave: Humedales, flora acuática, registro de ocurrencia, conservación.

ABSTRACT

Wetlands are ecosystems of significant ecological and socio-economic value, providing essential services such as climate regulation, protection against natural disasters, and resources for fishing and ecotourism. In Costa Rica, wetlands cover approximately 7% of the territory. This study aimed to provide a preliminary floristic inventory of wetland plants in Sarapiquí and document new records for the flora of Costa Rica. The study addresses the lack of knowledge about aquatic flora in the wetlands of Sarapiquí, a key region for Costa Rica's biodiversity, focusing on the identification and documentation of new wetland plant species. The research was conducted through three field trips between 2021 and 2023 and analysis of herbarium databases. Botanical samples were collected from various types of wetlands, both permanent and temporary, with lentic or lotic freshwater systems. Species were identified through consultations with national and international herbaria, and a detailed list of species found in the region was compiled. The collected plants were photographed for better documentation, and the samples were deposited at the Luis A. Fournier Origgí Herbarium of the University of Costa Rica. The floristic inventory generated included a total of 127 species of aquatic plants associated with the wetlands of Sarapiquí, with notable diversity in families such as Cyperaceae, Fabaceae, and Onagraceae. Among these records, three new findings for Costa Rica's flora are highlighted: *Nymphaea odorata*, *Pseudolycopodiella meridionalis*, and *Utricularia breviscapa*. Additionally, the fifth record of *Eleocharis confervoides* was documented in the country, underscoring the importance of this study in enriching the national botanical database.

For a better understanding of the distribution of these species, distribution maps of the new records in Costa Rica were generated. The information obtained not only contributes to the understanding of the floristic diversity of Sarapiquí's wetlands but also emphasizes the importance of these ecosystems as biodiversity refuges. Furthermore, the results of this research highlight the need to implement conservation strategies to protect these species and their habitats from potential threats posed by human activities in the region.

Keywords: Wetlands, aquatic flora, occurrence record, conservation.

INTRODUCCIÓN

Los humedales constituyen una parte importante del patrimonio natural de muchas regiones (Flor-Arnau *et al.*, 2013). Estos se pueden definir como regiones pantanosas, de turba o donde el agua satura el sustrato por al menos varias semanas al año, naturales o artificiales, permanentes o temporales, con agua léntica o lótica, siendo dulces, salobres o salados, incluyendo regiones de aguas marinas donde la profundidad en la marea baja no sobrepasa los seis metros (RAMSAR, 1971).

Los humedales desempeñan un papel fundamental al proveer agua para consumo doméstico, cultivos agrícolas e industrias. Funcionan como barreras frente a fenómenos naturales, como en áreas costeras, donde reducen el impacto de las olas y corrientes marinas, estabilizando la línea costera y actuando como reguladores del microclima. Durante tormentas y huracanes de gran magnitud, actúan como una protección natural contra los vientos fuertes. Además de que son vitales para el transporte de personas, de productos agrícolas e industriales. Otro factor importante es el turismo tradicional y el ecoturismo, que se ha convertido en una de las principales fuentes de ingresos para personas en varios países (Abarca, 2001).

Se estima que un 7% del territorio continental de Costa Rica está cubierto por humedales, incluyendo llanuras que se inundan estacionalmente, humedales boscosos, palmares pantanosos, lagunas de agua dulce, bosques de manglar, turberas, ríos, praderas de pastos marinos y arrecifes de coral (Política Nacional de Humedales 2017-2030, 2017). Costa Rica tiene aproximadamente 15% de su costa cubierta por manglares y estuarios asociados, los cuales proporcionan numerosos beneficios a las poblaciones locales como recursos pesqueros, transporte y turismo local (Leonard, 1986). Estos humedales están dispersos por todo el país, como en parques nacionales (Santa Rosa, Palo Verde, Marino Las Baulas, Corcovado, Guanacaste, Volcán Rincón de la Vieja, Tortuguero, Volcán Poas, Braulio Carrillo, La Amistad y Chirripó, entre otros), en refugios de fauna o de vida silvestre (incluyendo Tamarindo, Ostional, Caño Negro, Barra del Colorado y Gandoca-Manzanillo), en zonas protectoras (tales como Tivives, Tenorio, Corredor Biológico Tortuguero y Arenal-Monteverde), además de reservas forestales, reservas indígenas y biológicas.

Las plantas vasculares constituyen la mayor parte de la biomasa en la mayoría de los humedales de agua dulce del mundo, aunque especies estrictamente acuáticas constituyen solamente el 1% de todas las especies de plantas vasculares (Chambers *et al.*, 2008). Esas plantas cumplen funciones importantes, como retención de sedimento o depuración del agua. Muchas aves y peces emplean los humedales como sitios de alimentación, cría (Graff & Middleton, 2001) o refugios durante los períodos migratorios (Woodcock & Woodcock, 2007). En Costa Rica, la flora embriófita predominante es terrestre, y según algunas estimaciones, solo el 1.6% de las especies provienen de ambientes acuáticos o de ambientes que se inundan con cierta frecuencia (Nivia-Ruiz & Cascante-Marín, 2008). No obstante, no existe una sola definición de “planta acuática” o “planta de humedal”, ya que distintas investigaciones usan criterios distintos. Nivia-Ruiz & Cascante-Marín (2008) proponen que en Costa Rica la flora acuática cuenta con aproximadamente, 127 especies. Esto contrasta con los datos de Crow (2002), que estima que en Costa Rica hay aproximadamente 320 especies de plantas de humedales.

Aunque algunos humedales cuentan con una flora relativamente bien conocida como Palo Verde, Tortuguero o Caño Negro (incluyendo guías de campo: Gómez-Laurito & Hernández, 1993, Crow, 2002), la información sobre la flora de humedal en otras localidades de Costa Rica es escasa, a tal punto que aún es posible encontrar nuevos registros para el país regularmente (Crow, 2002, Acuña-Castillo *et al.*, 2021, 2023). Algunos de esos humedales poco estudiados se localizan en Sarapiquí, por esa razón el objetivo con este estudio fue proveer un inventario florístico preliminar de las especies de plantas de humedales del cantón de Sarapiquí y reportar tres nuevos registros de plantas vasculares para la flora de Costa Rica: *Nymphaea odorata* Aiton (Nymphaeaceae), *Pseudolycopodiella meridionalis* (Underw. & F.E. Lloyd) Holub (Lycopodiaceae) y *Utricularia breviscapa* C.Wright ex Griseb. (Lentibulariaceae), además del quinto registro de *Eleocharis confervoides* (Poir.) Steud. Para esta investigación se incluyó la especie *Eleocharis confervoides* debido a ser una especie con pocos registros de ocurrencia en el país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sarapiquí se localiza al norte de Costa Rica, colinda con Nicaragua y es el cantón más extenso y norteño de la provincia de Heredia, se extiende por un rango de ca. 10 a >2100 m de elevación (p ej. volcán Cacho Negro) y su territorio forma parte de las cuencas del Río San Juan y Colorado. La precipitación promedio anual ronda los 3500- 4000 mm al año, pero cerca del Río San Juan alcanza los 6000 mm anuales. Hay dos períodos de mayores precipitaciones: de octubre a enero y de mayo a agosto, y siendo menos lluviosos de febrero a abril y setiembre (World Weather Online, 2023). La temperatura promedio anual en la región (que se encuentra en su mayoría a bajas elevaciones) oscila entre 24 °C y 27 °C, y la humedad es alta durante todo el año (World Weather Online, 2023).

Con las estribaciones de la Cordillera Central cubiertas por bosque pluvial premontano a montano bajo, la cobertura boscosa es significativa, pero también hay áreas considerablemente antropizadas (Tosi & Holdridge, 1969; Holdridge, 1978; SINAC, 2015). Especialmente hacia el norte, el cantón presenta una gran cantidad de humedales, que alcanzan su máxima extensión cerca del Río San Juan (obs. pers.). El Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque (RNVSM), ubicado en los cantones de San Carlos y Sarapiquí (al norte de las provincias de Alajuela y Heredia respectivamente) se encuentra posicionado en la zona norte del país, justo al sur del Río San Juan. En el cantón de San Carlos incluye secciones de los distritos de Cutris y Pital y en Sarapiquí abarca secciones del distrito La Cureña (Proyecto Humedales, 2015). Esta región, que forma parte del Corredor Biológico San Juan-La Selva, desempeña un papel fundamental como un puente que conecta los valiosos ecosistemas de Costa Rica y Nicaragua, dentro del extenso Corredor Biológico Mesoamericano. Además, al ser parte esencial de la gran cuenca internacional Lago Cocibolca-Río San Juan, Maquenque contribuye significativamente a la preservación y la protección de esta importante red de biodiversidad (Áreas y Parques, 2024).

En el área del refugio hay un complejo de humedales relacionados a la cuenca baja del Río San Juan, que presenta diversas especies de plantas de humedales, aves de humedales y otros animales (Chassot & Monge, 2006), incluyendo especies amenazadas como el jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), el manatí *Trichechus manatus* (Linnaeus, 1758), el pez

gaspar *Atractosteus tropicus* (Gill, 1863) y la lapa verde *Ara ambiguus* (Bechstein, 1811) (Proyecto Humedales, 2015).

Es posible identificar múltiples humedales de importancia dentro del RNVSM. Entre ellos se encuentran las lagunas Canacas (estacional) (Chassot & Monge, 2006), Maquenque, Remolino Grande, Tamborcito, Colpachí, La Marina y Ceiba. Esos humedales son clasificados como humedales de la Zona Norte (Chassot & Monge, 2006). Esos ambientes no solo tienen un impacto hidrológico y ecológico, sino que también influyen en la regulación y estabilidad del clima regional (Proyecto Humedales, 2015). Esos humedales forman parte de un sistema hidrológico caracterizado por la presencia de tres grandes ríos: San Juan, San Carlos y Sarapiquí, que delimitan las áreas protegidas que componen el Humedal Maquenque (Chassot & Monge, 2006; Proyecto Humedales, 2015).

El RNVSM está en una región categorizada de dos formas a respecto de la zona de vida, la primera es como bosque muy húmedo tropical (93.4%) y la segunda como bosque muy húmedo premontano con transición a basal (6.6%). La temperatura media anual es de 24 a 25° C, y la precipitación media de 4000 m.m. a 6000 mm. (Chassot & Monge, 2006). Entre las especies que se han documentado a la fecha, un 87.5% de las mismas corresponden a árboles y arbustos, un 12.55% a plantas herbáceas y un 8.5% a palmas. Se han contabilizado 141 especies distribuidas en 50 familias y 106 géneros por todo el refugio (Chassot & Monge, 2006). Los tipos de bosques presentes en el refugio son: bosque intervenido elevado, bosque ripario y yolillales; además hay vegetación acuática abundante presente en las lagunas (Chassot & Monge, 2006).

Muchas actividades realizadas en el RNVSM aportan a la economía de las comunidades locales, algunos ejemplos son: actividad agrícola, la pecuaria, como la ganadería y producción de aves, además del transporte acuático, este especialmente en los pueblos que tienen acceso a los principales ríos de la zona que son navegables, como es el Río San Juan, el San Carlos y el Sarapiquí (Chassot & Monge, 2006). Las mismas actividades que contribuyen al desarrollo y a la economía de las comunidades locales también pueden representar amenazas al ambiente, una vez que puede haber invasión de las áreas silvestres protegidas, lo que puede generar cacería y pesca excesiva y sin seguimiento de regulaciones, explotación de madera y prácticas agrícolas inadecuadas, lo que puede llevar

a erosión del suelo y un incremento de la presión demográfica sobre los recursos naturales (Chassot & Monge, 2006).

Recolección de datos

La recopilación de datos de campo se llevó a cabo durante 11 días, distribuidos en 3 giras de campo realizadas durante los años de 2021 a 2023. Se recolectaron muestras botánicas que fueron herborizadas *in situ* cuando posible. Cuando esto no fue posible, ya sea por la cantidad de material disponible o por factores como el tiempo, las muestras fueron colectadas en bolsas plásticas y se prensaron al final del día, en otro sitio. Muestras muy delicadas fueron herborizadas de inmediato. Posteriormente todos los ejemplares fueron depositados en el Herbario Luis A. Fournier Origgí, de la Universidad de Costa Rica (USJ), incluyendo muestras botánicas preservadas en alcohol (como flores y frutos, o plantas delicadas con estructuras tridimensionales complejas como *Cabomba* Aubl. o *Utricularia* L.). También se recolectaron muestras vivas en bolsas plásticas para cultivo en el Centro de Investigación Jardín Botánico Lankester y en los invernaderos de la Escuela de Biología, ambos de la Universidad de Costa Rica. El proceso de recolección de ejemplares fue hecho en bote (cuando necesario) y también a través de caminatas por las orillas de los humedales estudiados. El muestreo fue hecho en varios tipos de humedales, permanentes y temporales, de agua dulce léntica o lótica, como lagunas, ríos, quebradas, potreros inundados, caños y pantanos del interior del bosque. Se revisaron imágenes de ejemplares digitalizados disponibles en los sitios web de NY, MO, G, GH, K, MPU, P, S, US, C, BM, LSCR y GOET, al igual que ejemplares físicos del CR y CR ex INBIO y del USJ.

Las descripciones de los ejemplares fueron elaboradas según el material recolectado en Sarapiquí y en la literatura. La literatura utilizada fue Schneider & Chaney (1981), Taylor (1989), Gómez-Laurito (2003), Arana & Øllgaard (2012), Øllgaard & Windisch (2016), Mereles et al. (2022) y Pestana et al. (2022).

Lista de plantas de humedales de Sarapiquí

Se compiló una lista en el programa Microsoft Excel de todas las plantas de humedal recolectadas en Sarapiquí. Para ello se hizo una extensa revisión de material físico de herbario y consultas a la base de datos de los herbarios del país, se consultaron los registros del Herbario Nacional de Costa Rica (CR incluyendo INB) y se utilizó el Manual de Plantas de Costa Rica (volumen I), del cual se eligieron las especies de plantas que están asociadas a humedales de Sarapiquí para revisión. El resultado final fue una lista (Apéndice 4) que indica datos como: recolectores, número de recolección, quien determinó la especie, localidad, fecha de recolección y herbario en el cual el espécimen está depositado.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Plantas de humedales en Sarapiquí

En los humedales de Sarapiquí se registró una notable diversidad de plantas, destacándose tres familias con la mayor cantidad de géneros en el área de estudio: Cyperaceae, Fabaceae y Onagraceae. Cyperaceae fue la más diversa, incluyendo los géneros *Cyperus* L., (nueve especies, el más diverso de acuerdo con este estudio), *Eleocharis* R. Br. (tres especies), *Fimbristylis* Vahl (tres especies), *Rhynchospora* Vahl (dos especies), *Scleria* P.J. Bergius (dos especies), *Oxycaryum* Nees (una especie), *Kyllinga* Rottb. (una especie), *Fuirena* Rottb. (una especie) y

Fabaceae presentó ocho géneros y diez especies: *Aeschynomene* L. (tres especies), *Inga* Mill. (una especie), *Mimosa* L. (una especie), *Mucuna* Adans. (una especie), *Pentaclethra* Benth. (una especie), *Prioria* Griseb. (una especie), *Pterocarpus* Jacq. (una especie) y *Zygia* P. Browne (una especie).

Otros géneros con alta representatividad fueron *Ludwigia* L. (Onagraceae), con ocho especies; *Piper* L. (Piperaceae), con cinco especies; *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae), con cuatro especies; y *Aphelandra* R.Br. (Acanthaceae), con cuatro

especies. Estos registros reflejan la complejidad estructural y la alta riqueza florística de los humedales de Sarapiquí (Apéndice 4).

Nuevos registros para Costa Rica

Pseudolycopodiella meridionalis (Underw. & F.E. Lloyd) Holub., Folia Geobot. Phytotax. 18: 442. 1983. (1983: 442). Basiónimo: *Lycopodium meridionale* Underw. & F.E. Lloyd, Bull. Torrey Bot. Club. 33: 121. 1906 \equiv *Lycopodium carolinianum* L. var. *meridionalis* Nessel, As Lycopodiáceas do Brasil 1927 \equiv *Lycopodiella caroliniana* (L.) Pichi-Sermolli var. *meridionalis* (Underw. & F.E. Lloyd) Øllgaard & Windisch, Bradea, Boletim do Herbarium Bradeanum 5: 27. 1987. Tipo: PUERTO RICO, Sabanas secas, Sierra de Luquillo. *Percy Wilson 94* (Holotipo: NYBG00126960!).

Plantas con tallos horizontales 6–18,5 \times 23 mm (excluyendo hojas) o hasta 3–6 mm de ancho (incluyendo hojas), con raíces a lo largo de su extensión, frecuentemente ramificados, prostrados o erguidos. Ramas portadoras de estróbilos (pedúnculos) surgiendo dorsalmente, rígidas, erectas y simples. Hojas anisófilas, las laterales anchamente triangular-ovadas a lanceoladas, de 3–7 mm \times 1,5–3 mm, las dorsales ampliamente lanceoladas, dispuestas en 1–3 filas longitudinales (a menudo en el mismo individuo). Ramas erectas, incluyendo el estróbilo de al menos 150–200 \times 1,7–2 mm de grosor excluyendo hojas, de 2,3–2,8 mm de diámetro incluyendo hojas; hojas de 3–7 \times 0,4–0,7 mm, aciculares, en verticilos alternos e irregulares de 3–6. Estróbilos 2–6 mm de diámetro incluyendo esporófilos. Esporófilos en verticilos alternos de 5–6, formando de 8–12 filas longitudinales, subpeltados, con una base subterete a comprimida, de 4–8 \times 1,5–2 mm, con márgenes erosos-dentados. Esporangios ubicados en la base del esporófilo, reniformes, de 1,5–2 mm de ancho (Figura 54).

Material representativo examinado:

Belice, Distrito de Belice, Distrito de Belice, Western Highway, Mile 31, Sabana, coordenadas no informadas, 9 de septiembre de 1980, *Whitefoord 2405* (BM [BM-84826]). Distrito de Belice, Distrito de Belice, Western Highway, Mile 30, Sabana, coordenadas no informadas, 5 de mayo de 1981, *Whitefoord 2733* (BM [BM115103]). **Panamá**, Veraguas,

Santa Fe, Santa Fe, 0-5 m, coordenadas no informadas, 4 de diciembre de 1967, *Walter H. Lewis, Thomas B. Croat & John L. Hawker 2841* (MO [MO-547730]). **Costa Rica**, Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 8 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 065* (USJ).

Hábitat y distribución:

Ampliamente distribuida en América tropical, aunque poco común en la región de los Andes. Se encuentra en las Antillas Mayores y Menores, Venezuela, las Guayanas, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay, Argentina (Øllgaard & Testo, 2021), Trinidad y Tobago, México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Panamá (Davidse *et al.*, 1995), y ahora se reporta para Costa Rica (Figura 50). Se encuentra en hábitat terrestre, usualmente en suelos húmedos, pero también puede crecer en rocas. La población aquí registrada se encontró en suelos lateríticos húmedos (Figura 54-C e 4-D) con vegetación leñosa escasa o ausente y vegetación herbácea poco densa, con algunos individuos incluso sobre rocas, a orillas de humedales permanentes.

Utricularia breviscapa C.Wright ex Griseb., Cat. Pl. Cub. 161. 1866. TIPO: CUBA OCCIDENTAL, *Wright 2893* (Holotipo: GOET004571!).

Utricularia lagoensis Warm. Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. Kjøbenhavn: 1. 1874. TIPO: BRASIL. *Warming s.n.*

Utricularia quinqueradiata Spruce ex Kamiénski. Ber. Deutsch. Bot. Ges, 12: 6. 1894. TIPO: BRAZIL. *Spruce 1053* (Holotipo: B [destruido]. Isolectotipo: BM000953468!).

Hierba acuática flotante, con estolones filiformes, teretes, de 99-250 × 0,6 mm. Trampas de 0,8 a 11 × 1,2 a 1,7 mm, ovoides, pedunculadas, translúcidas. Hojas de 1,5-3 cm de largo, dicotómicamente ramificadas, divididas desde la base en 3 segmentos capilares filiformes. Cada segmento se divide en 3 y luego se va dividiendo dicotómicamente repetidamente en numerosos segmentos adicionales. Segmentos finales capilares, cilíndricos, laterales y puntiagudos en la parte superior. Inflorescencia erecta, emergente, de 5 a 10 cm de largo. Inflorescencias axilares, de 3-5 cm de largo. Pedúnculo glabro, delgado, cilíndrico y esponjoso, de 2-3 mm de ancho. Flotadores 4-5, distribuidos en un único verticilo, connatos en la base, esponjosos con 3 proyecciones terminales filamentosas o en forma de garra.

Brácteas basifijas, ovadas, ampliamente ovadas a oblongas, ápice puntiagudo o agudamente acuminado. Corola de 0, 8-1, 2 cm de largo, amarilla con marcas rojizas en la base del labio inferior; labio superior de redondeado a circular; labio inferior elíptico, ápice trilobulado (Figura 51).

Material representativo examinado:

Colombia, Meta, 03°13'N, 073°52'W, 150 m, 31 de diciembre de 1973, *Gerrit Davidse & Fany Llanos 5424* (MO, [MO-1402137]). **Bolivia**, Santa Cruz, Velasco, 13°35'S, 061°01'W, 200 m, 28 de junio de 1998, *Nur Ritter, Garrett E. Crow, Marisol Garvizu & Pablo Solíz 4395* (MO, [MO-1402132]). Santa Cruz, Velasco, 14°28'S, 061°09'W, 220 m, 13 de agosto de 1996, *Nur Ritter, Garrett E. Crow, Marisol Garvizu, M. Ritter & J. Crow 3547* (MO, [MO-2856836]). Santa Cruz, Velasco, 14°41'S, 061°08'W, 220 m, 10 de agosto de 1996, *Nur Ritter, Garrett E. Crow, Marisol Garvizu, M. Ritter & J. Crow 3500* (MO, [MO-2856834]). **Costa Rica**, Heredia, Sarapiquí, Puerto Viejo, Refugio de Vida Silvestre Tapirira, ecosistema lacustre (Lago Jalapa) y vegetación de tierra firme periférica, 10°31'01"N, 84°04'42"W, 40 m, 14 de enero de 2013, *J. González 11461* (LSCR, [HR000319]). Heredia, Sarapiquí, Tambor, 29 de enero de 2021, *Acuña-Castillo, Esteban Jimenez, Marco Cedeño 2237* (USJ).

Hábitat y distribución:

Se encuentra en las Antillas y Sudamérica: Cuba, Guyana, Venezuela, Colombia, Ecuador, Bolivia, Paraguay, Argentina y Bolivia (Taylor, 1989), también está ampliamente distribuida en Brasil (Pestana *et al.*, 2022) (Figura 47). Acá se reporta por primera vez para Costa Rica y para América Central. Habita en cuerpos de agua como lagos, estanques y ríos de flujo lento, así como en sustratos fangosos (Taylor, 1989). Las poblaciones costarricenses aquí registradas se encontraron en floración a las orillas de un río poco profundo, bajo la sombra de la copa de varios árboles y en un lago rodeado de bosque.

Nota:

Material costarricense de esta especie fue previamente erróneamente determinado como *Utricularia radiata* Small.

Nymphaea odorata Aiton. Hort. Kew. 2: 227. 1789. *Castalia odorata* (Aiton) Wood in Rees, A. Cycl. 6: 7. 1806. *Nymphaea odorata* var. *minor* Sims Botanical Magazine pl.

1652. 1814. *Nymphaea odorata* var. *gigantea* Tricker The Water Garden 88. 1897. *Castalia lekophylla* Small Man. S.E. Fl. 543. 1933. *Castalia minor* (Sims) DC. ex Small Man. S.E. Fl. 543. 1933. *Nymphaea odorata* var. *godfreyi* D.B. Ward Phytologia 37(5): 444–445. 1977. TIPO: NORTE AMERICA. *Anonymous s.n.* (Lectotipo: BM000574883).

Nymphaea odorata var. *stenopetala*. Rhodora 49(581): 141–142, pl. 1061–1063. 1947. TIPO: ESTADOS UNIDOS. *Fernald y Moore 15086* (Tipo: MO216577!; Isotipo: NY00353114!).

Rizoma cilíndrico y horizontal, de 15-45,5 cm × 2-3 cm. Lámina foliar de 11-18 × 9-15 cm, entre 0,7-2,0 veces más larga que ancha, verde oscuro por el haz y rojiza por el envés, de ovado a ovado-orbicular. Bordes enteros y lisos. Seno de 5-6 cm de largo. Lóbulos redondeados a obtusos. Venación conspicua, de 16-18 nervios principales salen del peciolo. Peciolo rosado oscuro a rojizo, de 24-38 cm × 0,5-0,8 cm, con cuatro cámaras centrales (internamente) y otras menores alrededor. Pedúnculo de 23-29 cm × 0,7-0,8 cm, rosado oscuro a rojizo, con cuatro cámaras centrales de aire y otras menores alrededor. Flores emergentes o flotantes, sépalos lanceolados a elípticos, de 2, 4-3 cm × 1,4-1,6 cm, café por el envés con la parte basal blanca, bordes ligeramente rosados, café o verdes, blancos por el haz con los nervios evidentes. Pétalos de elípticos a lanceolados, de 36-44, de 2-2, 6 cm × 1-1, 3 cm de ancho, ápice agudo, blancos en las dos caras, nervios suavemente evidentes. Estambres de 1-1,6 cm de largo, amarillos y blanquecinos en la base. Ovario plurilocular, de 12-16 lóculos, de 0,5-0,9 cm de ancho. Apéndices estigmáticos amarillo claro y el ápice amarillo oscuro, triangular lineares que se atenúan en el ápice, de 1-1,6 cm de largo. Frutos amarillentos y pequeños, de 4-6 cm de diámetro con semillas rojo claro (Figura 52).

Material representativo examinado:

United States, Missouri, Franklin, Shaw Arboretum, 38°28'N, 090°49'W, 60 m, 29 de septiembre de 1998, *Mary Merello 2196* (MO, [MO-3148655]). Franklin, Shaw Nature Reserve, 37°39'N, 090°49'W, 530 ft, 15 de mayo de 2003, *James C. Trager s.n.* (MO, [MO-2167025]). **Costa Rica**, Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 8 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 094* (USJ). Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 2 de septiembre de

2022, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 092* (USJ). Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, 10.64266, -84.04363, 38 m, 8 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 067* (USJ).

Hábitat y distribución:

Bastante común en América del Norte, con una distribución que va desde Florida hacia el norte hasta Nueva Escocia y Terranova, y hacia el oeste hasta Manitoba, Nebraska y Texas (Wiersema y Hellquist, 1997) (Figura 48), extendiéndose también hacia el oeste del continente. Además, se ha documentado en México, las Bahamas, Cuba, Honduras, El Salvador y Nicaragua (IUCN, 2024). Algunas poblaciones existen en otras partes de América Central y las Antillas Mayores (Wiersema y Hellquist, 1997), además de las Guayanas (Funk *et al.*, 2007). La población registrada en Costa Rica se encontró con flores en mayo, septiembre, noviembre y con flores y frutos en abril, localizada en lagunas medianas de difícil acceso. Pero también se encontraron poblaciones en lagunas pequeñas rodeadas de bosque y en una laguna a la orilla de una calle de tierra.

Observaciones sobre *Eleocharis confervoides*

Eleocharis confervoides (Poir.) Steud, Syn. Pl. Glum. 2: 82. 1855. Basiónimo: *Scirpus confervoides* Poir. En Lamarck, Encycl. 6: 755. 1805 \equiv *Baeothryon confervoides* (Poir.) A. Dietr, Sp. Pl. 2: 94. 1832 \equiv *Schoenus confervoides* (Poir.) Willd. ex Kunth, Enum. Pl. 2: 173. 1837 \equiv *Dulichium confervoides* (Poir.) Alston in H. Trimen, Handb. Fl. Ceylon 6 (Suppl.): 310. 1931 \equiv *Websteria confervoides* (Poir.) S. Hooper in Kew Bull. 26(3): 582. 1972. TIPO: MADAGASCAR, en los estanques de agua. *M. du Petit-Thouars s.n.* (Holotipo: BC00459926!).

Eleocharis submersa Miq., Linnaea 19:225.1847 – Cita del protólogo: [Surinam:] "Crescit ad plant. Berlyn, l'Inquietude, sub aqua submerse, m. Sept."

Scirpus natans Griseb, Cat. Pl. Cub.: 238. 1866, nom. illeg. (non Thunb. 1794). TIPO: "CUBA occ", *Wright 3377* (probablemente GOET).

Scirpus submersus C. Wright, Anales Acad. Ci. Med. Habana 8: 79 (Sauvalle, Fl. Cub.: 175) 1871. \equiv *Websteria submersa* (C. Wright) Britton, Bull. Torrey Bot. Club 15: 99. 1888. TIPO: CUBA, en lagunas, jurisdicción de Pinar del Río, *Wright 3775*.

Rhynchospora ruppoides Benth., Hooker's Icon. Pl. 14: 1.1344. 1880. Sintipos: Ceylon, cerca de Colombo, *Thwaites CP. 3936* (K); Paraguay, Caaguaza, *Balansa 2550* (K).

Websteria limnophila S. H. Wright en Bull. Torrey Bot. Club 14: 135. 1887, 15: 99. 1888. TIPO: ESTADOS UNIDOS, Florida, Condado de Tolusia: en un lago al sureste de Lake Helen, *S. Hart Wright s.n.* (Holotipo: US820065).

Websteria submersa var. *luetzelburgii* Suess., Bot. Jahrb. Syst. 73: 125. 1943 - Tipo: Brasilia septentrionalis, Igarape, Paren-iutoe, Serra do Sol, sudlich des Roraima Gebirges, en einem 3 m tiefen Wasserloch, Oct. 1927, *Ph. von Luetzelburg s.n.*

Websteria submersa var. *negrensis* Suess., Bot. Jahrb. Syst. 73: 124. 1943 - Tipo: Brasilia septentrionalis, prope "Barra do Rio Negro et alibi" in aquis lentis, Nov. 1819, *C. Ph. Martius 2810* (M).

Hierbas perennes, sumergidas y estoloníferas. Tallos ramificados, 1,5–35 cm de longitud, filiformes, ca. 0,1 mm de grosor. Tallos primarios con vaina verde de ápice obtuso. Vainas membranáceas, hialinas, translúcidas, con nervadura inconspicua, de 5-9 mm de longitud, de marrón pálido a marrón-rojizo. Tallos secundarios verdes de 1-13 cm de longitud, filiformes, teretes y esponjosos. Espiguillas de linear a linear-lanceoladas, de 6-13 mm de longitud, 1-2 flores. Glumas 2, dispuestas en dos filas, membranosas, gluma inferior fértil, envolviendo toda la base de la espiguilla y articulada con el tallo. 03 estambres, estilo bífido o entero (Wright, 1887) (Figura 53).

Material representativo examinado:

Colombia, Meta, Meta, 03°13'N, 073°52'W, 150 m, 31 de diciembre de 1973, *Gerrit Davidse & Fany Llanos 5424* (MO, [MO-1402137]). **Bolivia**, Santa Cruz, Velasco, 13°35'S, 061°01'W, 200 m, 28 de junio de 1998, *Nur Ritter, Garrett E. Crow, Marisol Garvizu & Pablo Solíz 4395* (MO, [MO-1402132]). Santa Cruz, Velasco, 14°28'S, 061°09'W, 220 m, 13 de agosto de 1996, *Nur Ritter, Garrett E. Crow, Marisol Garvizu, M. Ritter & J. Crow 3547* (MO, [MO-2856836]). Santa Cruz, Velasco, 14°41'S, 061°08'W,

220 m, 10 de agosto de 1996, *Nur Ritter, Garrett E. Crow, Marisol Garvizu, M. Ritter & J. Crow 3500* (MO, [MO-2856834]). **Costa Rica**, Guanacaste, La Cruz, P. N. Santa Rosa, Cuenca de Salinas, 270 m, 10°57'2"N, 85°37'16"W, 6 de noviembre de 1999, *Hooper, G. D. Crow 9715* (CR ex INBIO, [INB0004041438]). Guanacaste, La Cruz, P. N. Guanacaste, Cuenca del Sapoá, Laguna La Basurilla, 270 m, 10°57'30"N, 85°36'10"W, 26 de agosto de 2003, *E. Alfaro, A. Guadamuz, J. González 5000* (CR ex INBIO, [INB0003834789]). Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo, en humedal permanente con suelos lateríticos a la par de una calle de tierra, 10.64266, -84.04363, 38 m, 8 de marzo de 2023, *Luiz Eduardo Bezerra Silva 066* (USJ). Heredia, Sarapiquí, La Virgen, aproximadamente 6 km del Río Sarapiquí, 100–200 m, coordenadas no informadas, marzo de 1996, *Ricardo Soto 4413* (USJ).

Hábitat y distribución:

Se encuentra en Asia, África, las Antillas, SE de USA, así como en América Central y del Sur, específicamente en Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica Venezuela, Colombia, (Chacón, 2018) (Figura 49), Argentina, Bolivia, Brasil (Guaglianone *et al.*, 2008), Paraguay (Mereles *et al.*, 2022) y Guyana (Davidse *et al.*, 1994). Se encuentra en riachuelos de cauce lento, donde crece sumergida. En Venezuela florece y fructifica entre diciembre y abril, y luego nuevamente en julio (Chacón, 2018). En Costa Rica se recolectó en humedal permanente con suelos lateríticos alrededor (Figura 53 C-D), sumergida en aguas lóxicas poco profundas a la orilla de una calle de tierra.

Distribución de los nuevos registros en América y rango elevacional en Costa Rica

Los nuevos registros se encontraron en una región de baja elevación: *Nymphaea odorata* a 38-39 m, *Utricularia breviscapa* a 29 m, *Eleocharis confervoides* a 31 m, y *Pseudolycopodiella meridionalis* a 27-39 m. Esto resalta la importancia de las áreas de bajas elevaciones para la biodiversidad de plantas acuáticas en Costa Rica y subraya la necesidad de proteger estas regiones.

Dos de los nuevos registros ya habían sido recolectados anteriormente por otros investigadores. *Eleocharis confervoides* fue recolectada al menos en tres ocasiones previas en Costa Rica, según consultas en el Museo Nacional de Costa Rica (CR y CR ex INBIO) y el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ).

Los registros fueron hechos por Alfaro (5000 CR ex INBIO), Crow (9715 CR ex INBIO) y Soto (4413 USJ), este último mencionado en el Manual de Plantas de Costa Rica (Gómez-

Laurito, 2003). En esta investigación se reporta el cuarto avistamiento de esta especie en el País. La otra especie previamente recolectada fue *Utricularia breviscapa*, recolectada una vez previamente en el país según consultas en LSCR. La recolecta fue hecha en el Refugio de Vida Silvestre Tapirira y había sido determinada bajo el nombre *Utricularia radiata* Small., J. En los tres registros de *Eleocharis confervoides*, la altitud varió entre 0 y 270 m, lo que sugiere que esta especie habita en zonas bajas en términos de altitud en Costa Rica. Es posible que esta especie aún se encuentre en otras regiones del país. En los registros de Alfaro y Crow, *E. confervoides* se encontró en áreas cercanas al Parque Nacional Guanacaste.

Otra especie analizada en este en el estudio, *Brasenia schreberi* J. F. Gmel., ya había sido publicada como un nuevo registro para Costa Rica. De hecho, *B. schreberi* fue encontrada en la misma región de Maquenque, en una pequeña laguna junto a *Nymphaea odorata* (Acuña-Castillo et al., 2021).

Pseudolycopodiella meridionalis fue encontrada en dos localidades, una de ellas en la misma laguna que *Nymphaea odorata*, lo que sugiere que podría estar distribuida en otras áreas del RNVSM, al igual que *N. odorata*, que también fue registrada en diferentes lagunas en el área de estudio. *Nymphaea odorata*, *Utricularia breviscapa* y *Eleocharis confervoides* han sido clasificadas por la UICN como especies de "Preocupación Menor" (Maiz-Tome, 2016; Clarke, 2018; Mesterházy, 2020), mientras que *P. meridionalis* no está incluida en esa lista.

Los nuevos registros de ocurrencia reportados aquí representan un avance significativo en el conocimiento de la flora de los humedales de Costa Rica y América Central, incrementando el número de especies documentadas en el país. Estos hallazgos reflejan la notable diversidad de los humedales de Sarapiquí y destacan la importancia de estos ecosistemas como refugios de biodiversidad en el neotrópico.

BIBLIOGRAFIA

Abarca F (2001) Definición e importancia de los humedales. Revista de Ciencias Ambientales 21(1): 4-8.

Acuña Castillo, R., Jiménez, J. E., Blanco Coto, M. A., & Bezerra Silva, L. E. (2023). *Ricciocarpos natans* (Marchantiophyta, Ricciaceae), new to Costa Rica, with a survey of its presence in Latin America. *Acta botánica mexicana*, (130).

Acuña-Castillo, R., Jiménez, J. E., Bezerra-Silva, L. E., Gil-León, J. S., & Blanco, M. A. (2021). Notes on the distribution of *Brasenia schreberi* (Cabombaceae) in the Neotropics, with a new country record for Costa Rica. *Darwiniana, nueva serie*, 9(2), 364-374.

Adamowicz RAG (2007) Estrutura, desenvolvimento, histoquímica e atividade antioxidante dos órgãos vegetativos de *Nymphaea amazonum* Mart & Zucc. (Nymphaeaceae) procedente do Pantanal/MS, Brasil (Tese de Doutorado). Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Aiton W (1789) *Hortus Kewensis, or, A catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew*. Vol. 2. London. 460p.

Allen DJ (2018) *Nymphaea lotus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T164281A1038562. Disponible en <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T164281A1038562.en>. Accedido el 24 de septiembre 2024.

Angiosperm Phylogeny Group II (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.

Angiosperm Phylogeny Group IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1–20.

Anzotegui M (2004) Megaflora of the Chiquimil formation (Late Miocene) in the Santa Maria and Villavil valleys, Catamarca and Tucuman provinces, Argentina. *Ameghiniana* 41: 303–314.

Arana M D & Øllgaard B (2012) Revisión de las Lycopodiaceae (Embryopsida, Lycopodiidae) de Argentina y Uruguay. *Darwiniana, nueva serie* 50(2): 266-295.

Arber A (1920) *Water plants: a study of aquatic angiosperms*. University Press, Cambridge. 436p.

Áreas y Parques (2024) Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque. Recuperado de <<https://areasyparques.com/areasprotegidas/maquenque/>>. Accedido el 06 de junio de 2023.

Aublet JBP (1775) Histoire des Plantes de la Guiane Française. Londres, PF Didot jeune. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.674>.

Baillon HE (1871) Histoire des Plantes. Paris, Librairie Hachette. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.40796>.

Barbosa TDM, Trad JR, Bajay MM, Zucchi MI & Amaral MCE (2018) Reestablishment of *Cabomba schwartzii* (Cabombaceae), an aquatic plant species endemic to the Brazilian Amazon. *Phytotaxa* 367(3): 245–255.

Barroso GM, Amorim MP, Peixoto AL & Ichaso CLF (1999) Fruits and seeds: morphology applied to the systematic of dicotyledons. Editora UFV, Viçosa. 443p.

Beauverd G (1907) Zur systematik von *Castalia* und *Nymphaea*. Bulletin de L'herbier Boissier. Ser. 2, 7: 902. 1067p.

Bell CD & Donoghue MJ (2005) Phylogeny and biogeography of Valerianaceae (Dipsacales) with special reference to the South American valerians. *Organisms Diversity & Evolution* 5(2): 147–159.

Benjamin L (1847) Lentibularieae. *Linnaea* 20: 486-498. Recuperado de: <<https://www.biodiversitylibrary.org/item/10864#page/488/mode/1up>>. Accedido el 13 de noviembre de 2024.

Bentham G & Hooker JD (1862) *Genera plantarum* 1. Reeve & Co., London.

Biudes JFV & Camargo AFM (2006) Changes in biomass, chemical composition and nutritive value of *Spartina alterniflora* due to organic pollution in the Itanhaém River Basin (SP, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66(3): 781-789.

Biudes JFV & Camargo AFM (2008) Estudo dos fatores limitantes à produção primária por plantas aquáticas no Brasil. *Oecologia Brasiliensis* 12(1): 7-19.

Bogarín D, Serracín Z & Samudio Z (2014) Illustrations and studies in neotropical Orchidaceae. The *Specklinia condylata* group (Pleurothallidinae) in Costa Rica. *Lankesteriana* 13(3): 185-206.

Bonilla-Barbosa JR & Santamaría B (2013) Plantas acuáticas exóticas y trasladadas invasoras. En: Mendoza R & Koleff P (coords.) *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 223-247.

Bornette G & Puijalón S (2011) Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Science* 73(2): 1–14.

Borsch T, Hilu KW, Quandt D, Wilde V, Neinhuis C & Barthlott W (2003) Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well-resolved phylogeny of basal angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology* 16(4): 558–576.

- Britton BL (1888) New or Noteworthy North American Phanerogams. Bulletin of the Torrey Botanical Club 15(4): 99
- Britton NL & Wilson P (1924) Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. New York, NY: The Academy. 5(2): 305.
- Britton NL (1906) In: Bulletin of the New York Botanical Garden. Lancaster, PA, Published for the Garden by the New Era Printing Co. 4: 138. 479p.
- Brummitt RK (2000) Report of the committee for Spermatophyta: 49. Taxon 49: 261–278
- Cabezas SL, Quesada GMA, Alvarado FJD, Boyer AR & Hernández AQ (2014) Diversidad biológica del Diquis II: Humedal Térraba-Sierpe. Museo Nacional de Costa Rica, Departamento de Historia Natural, San José, Costa Rica.
- Camargo AFM, Pezzato MM, Henry-Silva GG & Assuncao AM (2006) Primary production of *Utricularia foliosa* L., *Egeria densa* Planchon and *Cabomba furcata* Schult & Schult.f from rivers of the coastal plain of the State of São Paulo, Brazil. Hydrobiologia 570(1): 35–39.
- Carlquist SJ (1975) Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, California. xi + 259 p.
- Carpenter KJ (2005) Stomatal architecture and evolution in basal angiosperms. American Journal of Botany 92(10): 1595–1615.
- Carpenter KJ (2006) Specialized structures in the leaf epidermis of basal angiosperms: Morphology, distribution, and homology. American Journal of Botany 93(5): 665–681.
- Caspary R (1865) Nymphaeaceae. Ann Mus Bot Lugduno-Batavum 2: 241–253.
- Caspary JXR (1873) Über die Nymphaeaceae. Jornal de Sciencias Mathematica, Physicas e Naturaes. Lisboa, Academia Real das Sciencias de Lisboa 4: 152–162.
- Caspary JXR (1878) En: Eichler AW. Flora Brasiliensis. Vol. 4(2): 159. Monachii et Lipsiae [Munich & Leipzig], R. Oldenbourg . Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.454>.
- Castillo-Campos G, García-Franco JG, Pale Pale JDJ & Martínez ML (2022) Primer registro de *Nymphaea rubra* (Nymphaeaceae) para México. *Acta Botánica Mexicana* 129: 1–8.
- Cevallos-Ferriz SRS & Stockey RA (1989) Permineralized fruits and seeds from the Princeton Chert (Middle Eocene) of British Columbia: Nymphaeaceae. Botanical Gazette 150(2): 207–217.
- Chambers PA, Lacoul P, Murphy KJ & Thomaz SM (2008) Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. En: Balian EV, Lévêque C, Segers H & Martens K (eds)

Freshwater Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology Vol 198. Springer. Dordrecht. Holland. 9-26.

Chassot O & Monge G (2006) Plan de Manejo del Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque. Ciudad Quesada, Costa Rica: MINAE-SINAC-ACAHN / Centro Científico Tropical. 244 pp. Recuperado de <<https://www.sinac.go.cr/ES/planmanejo/Plan%20Manejo%20ACAHN/Refugio%20Nacional%20de%20Vida%20Silvestre%20Mixto%20Maquenque.pdf>>. Accedido el 27 de julio de 2023.

Cheeseman TF (1906) Manual of the New Zealand Flora. Government Printer, Wellington. 1199p.

Chen I, Manchester SR & Chen Z (2004) Anatomically preserved seeds of *Nuphar* (Nymphaeaceae) from the early Eocene of Wutu, Shandong Province, China. American Journal of Botany 91(8): 1265–1272.

Chittka L & Menzel R (1992) The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. J Comp Physiol A 171: 171–181. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/BF00188925>.

Clarke CM (2018) *Utricularia breviscapa* (errata version published in 2019). The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T107250104A144002179. Recuperado de <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-1.RLTS.T107250104A144002179.en>>. Accedido el 08 de septiembre de 2024.

Coiffard C, Mohr BA & Bernardes-de-Oliveira ME (2013) *Jaguariba wiersemana* gen. nov. et sp. American Journal of Botany 100(10): 1–9.

Conard HS (1905) The waterlilies: a monograph of the genus *Nymphaea*. Carnegie Institution of Washington. 279p.

Conard HS (1916) *Nymphaea* and *Nuphar* again. Rhodora 18: 161–164.

Cooke DA (1987) Hydatellaceae. En: George AS (Ed.), Flora of Australia. Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia. Vol. 1: 200–205.

Córdoba Muñoz R, Windevoxlhel LNJ & Romero Araya JC (1998) Inventario de los humedales de Costa Rica. UICN/ORMA. 104p. Disponible en: <https://copa.acguanacaste.ac.cr/handle/11606/374>. Accedido el 13 de enero de 2025.

Crow G (2007) Nymphaeaceae. In: Hammel BE, Grayum MH, Herrera C & Zamora N (eds.) Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. 6. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO, U.S.A. pp. 797-804.

Crow G (2020) Cabombaceae. In: Hammel BE, Grayum MH, Herrera C & Zamora N (eds.) Manual de Plantas de Costa Rica. Parte 1: Dicotiledóneas (Acanthaceae-Asteraceae). Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. (4)137: 1-904.

- Crow GE (2002) Plantas acuáticas del Parque Nacional Palo Verde y el Valle del Río Tempisque. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Costa Rica. 296p.
- Davidse G, Sousa-Sánchez M & Chater AO (1994) Alismataceae a Cyperaceae. 6: i–xvi, 1–543. In: Davidse G, Sousa-Sánchez M & Chater AO (eds.) Fl. Mesoamer. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Davidse G, Sousa-Sánchez M & Knapp S (1995) Psilotaceae a Salviniaceae. 1: i–xxi, 1–470. In: Davidse G, Sousa-Sánchez M & Chater AO (eds.) Fl. Mesoamer. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- De Candolle AP (1821) Regni Vegetabilis Systema Naturale. Vol. 2: p. 54. Parisiis: Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, pp. 1–810. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.59874>.
- De Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879–886.
- dos Santos Kaeser S, Ulguim PSB & Neto LM (2017) Ciclo de vida de *Nymphaea caerulea* Savigny (Nymphaeaceae) em ambiente artificial com ênfase na fenofase reprodutiva. *CES Revista* 31(1): 26–43.
- Dressler RL & Karremans AP (2017) *Sobralia rogersiana*: Un monstruo maravilloso. *Orquideología* 32(1): 31–35.
- Endress PK & Doyle JA (2009) Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany* 96(1): 22–66.
- Endress PK (2001) The flower in extant basal angiosperms and inferences in ancestral flower. *International Journal of Plant Sciences* 162(5): 1111–1140.
- Fassett NC (1953) A monograph of *Cabomba*. *Castanea* 18(4): 116–128.
- Fedón-Chacón IC (2018) El género *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) Para Venezuela Taxonomía y Fitogeografía. Tesis de Doctorado. Universidad Central de Venezuela Facultad de Ciencias Postgrado en Botánica. 222p.
- Fernald ML (1919) *Nymphozanthus* the correct name for the cow lilies. *Rhodora* 21: 183–188.
- Flor-Arnau J & Velasco B (2013) Valoración de lagos y lagunas de la cuenca del Duero a partir de los macrófitos acuáticos. *Limnetica* 32(2): 373–390.
- Friis EM, Crane PR & Pedersen KR (2011) *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Friis EM, Pedersen KR & Crane PR (2001) Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410(6826): 357–360.

Friis EM, Pedersen KR, von Balthazar M, Grimm GW & Crane PR (2009) *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *Int. J. Plant. Sci.* 170(8): 1086-1101.

Funk VA Berry P Alexander S Hollowell TH & Kelloff CL (2007) Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas Bolívar Delta Amacuro; Guyana Surinam French Guiana). National Museum of Natural History. Washington, DC. 584p.

Gandolfo MA, Nixon KC & Crepet WL (2004) Cretaceous flowers of Nymphaeaceae and implications for complex insect entrapment pollination mechanisms in early angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101(21): 8056-8060.

Gardner G (1844) Observations on Brazilian *Nymphaea*. In: Hooker WJ. *Icones Plantarum*. London, Longman, Rees. Vol. 7: t. 641. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.16059>.

Gómez-Laurito J (2003) Cyperaceae. En: Hammel BE Grayum MH Herrera C & Zamora N (eds) *Manual de Plantas de Costa Rica*. Vol I. *Monogr Syst Bot Missouri Bot.* 550-551.

Graff, L., & Middleton, J. (2001). *Wetlands and fish: Catch the link*. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Office of Habitat Conservation.

Graser A (2016) *Learning QGIS: Create great maps and perform geoprocessing tasks with ease*. Packt Publishing Ltd, Birmingham. 185p.

Gray A (1837) On the affinities of Ceratophyllaceae. *Ann Lyc Nat Hist New York* 4: 41-50.

Grisebach AHR (1864) *Flora of the British West Indian Islands*. London, L. Reeve. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.143>.

Grisebach AHR (1866) *Catalogus Plantarum Cubensium exhibens collectionem Wrightianam aliasque minores ex insula Cuba missas*. Wilhelm Engelmann. Leipzig. 301p.

Gruenstaeudl M (2019) Why the monophyly of Nymphaeaceae currently remains indeterminate: an assessment based on gene-wise plastid phylogenomics. *Plant. Syst. Evol.* 305(9): 827-836.

Guaglianone ER (2008) *Eleocharis*. En: Zuloaga F Morrone O & Belgrano M (eds) *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina Sur de Brasil Chile Paraguay y Uruguay)*. Missouri Botanical Garden Press. Saint Louis MO USA. 346-356.

Gupta AK, Beentje HJ & Lansdown RV (2019) *Nymphaea nouchali*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T168917A120213841. Disponible en <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T168917A120213841.en>. Accedido el 30 de septiembre de 2024.

- Hamann U (1976) Developmental studies in Hydatellaceae. *New Zealand Journal of Botany* 14(3): 313–320.
- Hamann U (1998) Hydatellaceae. En: Kubitzki K (Ed.), Families and genera of vascular plants, flowering plants Monocotyledons Alismatanae and Commelinanae. Springer, Berlin, Germany. Vol. 4: 158–164.
- Herendeen PS, Doyle JA, Endress PK & Takahashi M (2016) *Cecilanthus polymerus*, a novel multiparted flower from the mid-Cretaceous Rocky Point locality, Maryland. *Botany* 94(9): 787-803.
- Hieronymus G (1888) Centrolepidaceae. En: Engler HGA y Prantl K (Eds.), Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Bd II. W. Engelmann, Leipzig.
- Hoehne FC (1948) Plantas Aquáticas. Secretaria da Agricultura de São Paulo, São Paulo. 168p.
- Hofmann CC & Zetter R (2010) Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh Formation, Vilui Basin (Siberia). *Grana* 49(3):170–193.
- Holdridge LR (1978) Ecología basada en zonas de vida. N 34. IICA. San José Costa Rica. 216p
- Holub J (1983) Validation of generic names in Lycopodiaceae: with a description of a new genus *Pseudolycopodiella*. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 18: 439-442. <https://doi.org/10.1007/BF02857270>.
- Hooker JD (1858) *Flora Tasmaniae*. Reeve Brothers, London. 422 pp.
- Hooker WJ (1880) *Icones Plantarum*. Williams and Norgate Henrietta Street Convent Garden. London. 1400p.
- Hooper SS (1972) New taxa, names and combinations in Cyperaceae for the 'Flora of West Tropical Africa'. *Kew. Bull.* 26(3): 577-583.
- Iles WJ, Lee C, Sokoloff DD, Remizowa MV, Yadav SR, Barrett MD, Barrett RL, Macfarlane TD, Rudall JP & Graham SW (2014) Reconstructing the age and historical biogeography of the ancient flowering-plant family Hydatellaceae (Nymphaeales). *BMC Evol. Biol.* 14(1): 1-10.
- IUCN (2024) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. Recuperado de <<https://www.iucnredlist.org/species/64318950/67730237>. ISSN 2307-8235>. Accedido el 08 de septiembre de 2024.
- IUCN (2025) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-2. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org>. Accedido el 16 de enero de 2025.

- Jara MB B (2022) Miniguia de Caño Negro. 28 pp. Recuperado de <<https://www.ict.go.cr/flipbook/guias/PDF/MINIGUIA%20CANO%20NEGRO.pdf>>. Accedido el 23 de julio de 2023.
- Jiménez JE (2018) Guía de plantas comunes de los humedales del Área de Conservación Arenal - Huetar Norte -ACAHN, Costa Rica. 119p.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF & Donoghue MJ (2002) Plant Systematics: A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA. 576p.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF & Donoghue MJ (2009) Sistemática vegetal: um enfoque filogenético. 3 ed. Artmed, Porto Alegre. 632p.
- Kamiński F (1894) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. t 12: 6.
- Kaul RB (1976) Anatomical observations on floating leaves. Aquatic Botany 2(1): 215-234.
- Kim C, Jung J, Na HR, Kim SW, Li W, Kadono Y, Shin H & Choi HK (2012) Population genetic structure of the endangered *Brasenia schreberi* in South Korea based on nuclear ribosomal spacer and chloroplast DNA sequences. Journal of Plant Biology 55: 81-91. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12374-011-9193-4>.
- Kim C, Na HR & Choi HK (2008) Conservation genetics of endangered *Brasenia schreberi* based on RAPD and AFLP markers. Journal of Plant Biology 51: 260-268. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF03036125>.
- Königl B (1822) Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung, vol. 5(2): 604–611. Regensburg: Königl. Bayer. Botanische Gesellschaft.
- Kunth CS (1837) Enumeratio Plantarum. Vol 2 Cyperographia synoptica. JG Cotta. Stuttgart & Tübingen. 591p.
- Kuntze CEO (1891) Revisio Generum Plantarum. Leipzig, A. Felix. 1: 11. 374p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.327>.
- Lamarck JBAPM (1805) Encyclopédie Méthodique, Botanique. Paris, Liège 6(2): 755. 786 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.824>.
- Lanjouw J (ed.) (1952) International Code of Botanical Nomenclature. The Chronica Botanica Co., Waltham, MA.
- Lawson G (1889) On Canadian species of *Nymphaea*. Proceedings and Transactions of the Royal Society of Canada. Société royale du Canada 6(4): 13–24.

- Leonard HJ (1986) Recursos Naturales y Desarrollo Económico en América Central: Un Perfil Ambiental Regional. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). 268p.
- Les DH (2002) Nymphaeales. Encyclopedia of Life Sciences. University of Connecticut, Storrs, USA. pp. 1-3. DOI: <https://doi.org/10.1038/npg.els.0003697>.
- Les DH, Schneider EL, Padgett DJ, Soltis PS, Soltis DE & Zanis M (1999) Phylogeny, classification and floral evolution of water lilies (Nymphaeaceae, Nymphaeales). A synthesis of non-molecular, rbcL, matK and 18S rDNA data. Systematic Botany 24: 28–46.
- Lima CT (2011) A ordem Nymphaeales no estado da Bahia, Brasil. Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana. 146p.
- Lima CT, Giuliatti AM & Santos FAR (2012) Flora da Bahia: Nymphaeaceae. Sitientibus série Ciências Biológicas 12: 69–82.
- Lima CT, Machado IC & Giuliatti AM (2021) Nymphaeaceae do Brasil. Sitientibus, Série Ciências Biológicas 21(1): 1-71.
- Lima CT, Santos FAR & Giuliatti A (2014) Morphological strategies of *Cabomba* (Cabombaceae), a genus of aquatic plants. Acta Botánica Brasílica 28(3): 327-338.
- Linnaeus C & Salvius L (1832) Species Plantarum. Impensis Laurentii Salvii. Suecia. 1200p.
- Linnaeus C von (1753) Species Plantarum. Holmiae, Impensis Laurentii Salvii. 1: 511. 560p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.669>.
- Löhne C, Yoo MJ, Borsch T, Wiersema J, Wilde V, Bell CD, Barthlott W, Soltis DE & Soltis PS (2008) Biogeography of Nymphaeales: extant patterns and historical events. Taxon 57(4): 1123-19.
- MacMillan C (1892) The Metaspermae of the Minnesota valley; a list of the higher seed-producing plants indigenous to the drainage-basin of the Minnesota river. Geological and Natural History Survey of Minnesota. Minneapolis Minnesota. 826p.
- Mai DH (1988) New nymphaealean fossils from the Tertiary of central Europe. Tertiary Research 9: 87–96.
- Maiz-Tome L (2016) *Brasenia schreberi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T185681A78457027. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20161.RLTS.T185681A78457027.en>. Accedido el 07 de enero de 2025.
- Maiz-Tome L (2016) *Nymphaea odorata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T64318950A67730237. Recuperado de <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T64318950A67730237.en>>. Accedido el 08 de septiembre de 2024.

- Mereles F, Kubota F, Céspedes G & De Egea-Elsam J (2022) Nueva aparición de *Eleocharis confervoides* (Cyperaceae-Eleocharidae) en Paraguay. *ROJASIANA* 20(1): 107-110.
- Mesterházy A (2020) *Eleocharis confervoides*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T177054A1463374. Recuperado de <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20202.RLTS.T177054A1463374.en>>. Accedido el 08 de septiembre de 2024.
- Meyer GFW (1818) *Primitiae florae essequeboensis adjectis descriptionibus centum circiter stirpium novarum, observationibusque criticis*. Gottingae, Sumptibus H. Dieterich. 316p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.49397>.
- Michaux A (1803) *Flora boreali-Americana*, Vol. 1, p. 323. Parisiis et Argentorati: fratres Levrault. 340 p.
- Miki S (1960) Nymphaeaceae remains in Japan, with new fossil genus *Eoeuryale*. *J. Inst. Polytechnics Osaka City University of Japan* 11: 63–78.
- Mueller FJH von (1862) *The Plants Indigenous to the Colony of Victoria*. Melbourne. 280p.
- Nessel, H. (1927). *As Lycopodiáceas do Brasil. Tradução, arranjo do catálogo das espécies do Herbário da Seção de Botânica do Museu Paulista e ilustrações de F. C. Hoehne*. *Archivos de Botânica do Estado de S. Paulo*, 1(4), 355–535.
- Nivia-Ruiz, A & Cascante-Marín, A. (2008) Distribución de las formas de vida en la flora costarricense. *Brenesia* 69: 1-17.
- Oliver D (1859) Descriptions of New Species of *Utricularia* from South America, with Notes upon the Genera *Polypompholyx* and *Akentra*. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Botany* 3: 171. 1860.
- Øllgaard B & Testo W (2021) The Lycopodiaceae of Panama. *Phytotaxa* 526(1): 1-66.
- Øllgaard B & Windisch P G (2016) Lycopodiaceae in Brazil. Conspectus of the family II. The genera *Lycopodiella*, *Palhinhaea*, and *Pseudolycopodiella*. *Rodriguésia* 67(3): 691-719.
- Øllgaard B & Windisch PG (1987) Sinopse das Licopodiáceas do Brasil. *Bradea* 5: 1-43.
- Ørgaard M (1991) The genus *Cabomba* (Cabombaceae) - a taxonomic study. *Nordic Journal of Botany* 11(1): 179-203.
- Paclt J (1998) Proposal to amend the gender of *Nuphar*, Nom. cons. (Nymphaeaceae), to neuter. *Taxon* 47: 167–169.

Pestana MCA, Mendonça NA, Oliveira RF, Bastos MCC, Silva MI, Barroso AM, Hora RC & Guarçoni EAE (2022) First records of *Utricularia breviscapa* C. Wright ex Griseb. (Lentibulariaceae) for Maranhão state, northeastern Brazil. *Check List* 18(4): 861-866.

Pio Corrêa M (1952) Dictionary of useful plants of Brazil and of the exotic cultivated. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro. v. 3. 646p.

Planchon JE (1852) Enumeration succincte des especes de la famille des Nymphéacées. *FI Serres Jard Eur* 8: 117-120.

Planchon JÉ (1853) On the morphology of Nymphaeaceae. In: Van Houtte L. Flore des Serres et des Jardins de l'Europe. Gand, chez Louis van Houtte. Vol. 8: 120–126.

Política Nacional de Humedales 2017-2030. (2017). Recuperado de <<https://da.go.cr/wp-content/uploads/2018/05/1-POLITICA-NACIONAL-DE-HUMEDALES-2017-2030.pdf>>. Accedido el 13 de noviembre de 2024.

POWO (2024) Nymphaeaceae. Disponible en <<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni>>.

Prance GT & Anderson AB (1976) Studies on the floral biology of Neotropical Nymphaeaceae. *Acta Amazonica* 6: 163–170.

Prance GT (1980) A note on the pollination of *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc. (Nymphaeaceae). *Brittonia* 32(4): 505–507.

Proyecto Humedales (2015) Humedales de Importancia Internacional de Costa Rica. Heredia, Costa Rica: SINAC / PNUD. 70 pp. Recuperado de <<http://parmanglares.net/images/docs/publicaciones/Costa%20Rica/Humedales%20de%20Importancia%20Internacional.pdf>>. Accedido el 06 de junio de 2023.

Pursh FT (1814) *Flora Americae Septentrionalis*. London, Printed for White, Cochrane. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.100>.

Rahayu S & Magandhi M (2018) Teratai jeli (*Brasenia schreberi* JF Gmel) di Pulau Samosir. *Warta Kebun Raya* 16: 28-35.

Ramsar (1971) Convention on wetlands of international importance especially as waterfowl habitat. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization (UNESCO). Paris. Recuperado de <https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/scan_certified_e.pdf>. Accedido el 23 de junio de 2023.

Ramsar Convention Secretariat (2022) Resolución XIV.15: Mejora de la conservación y gestión de pequeños humedales. 14ª Reunión de la Conferencia de las Partes Contratantes en la Convención de Ramsar sobre los Humedales, Wuhan (China) y Ginebra (Suiza). Disponible en:

https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/xiv.15_small_wetlands_s.pdf.
Accedido el 13 de enero de 2025.

Rataj K (1977) Uma nova *Cabomba* do no Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 7(1): 143.

Reef Central (s.f.) Caracol negro de agua dulce. Disponible en:
<https://reefcentral.org/caracol-negro-de-agua-dulce>. Accedido el 13 de enero de 2025.

Richard A (1822) Cabombées. En: Bory JB. GGM. Dictionnaire classique d'histoire naturelle 2. Paris, Rey et Gravier. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.33901>.

Richard A (1828) Nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale. 4ta ed. Bechet, Paris. pp. 420-421.

Richard LC (1808) Démonstrations Botaniques. Henri Auguste Duval, Paris, France.

Rickett HW & Stafleu FA (1959) Nomina generica conservanda et rejicienda spermatophytorum II. *Taxon* 8: 256–274.

Rodrigues MEF (2011) Levantamento florístico e distribuição de macrófitas aquáticas na Represa Guarapiranga, São Paulo, Brasil. Tesis de Maestría, Universidad de São Paulo, Brasil. 216p.

Rosa-Osman SMD, Rodrigues R, Mendonça MSD, Souza LAD & Piedade MTF (2011) Morfología da flor, fruto e plântula de *Victoria amazonica* (Poepp.) JC Sowerby (Nymphaeaceae). *Acta Amazonica* 41: 21-28.

Roxburgh W (1805) *Nymphaea rubra*. In: Salisbury RA. The Paradisus Londinensis. London, Printed by D.N. Shury. 1: sub.117p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.53520>.

Rudall PJ & Bateman RM (2010) Defining the limits of flowers: the challenge of distinguishing between the evolutionary products of simple versus compound strobili. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 365: 397–409.

Saarela JM, Rai HS, Doyle JA, Endress PK, Mathews S, Marchant AD, Briggs BG & Graham SW (2007) Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree. *Nature* 446(7133): 312-315.

Salisbury RA (1805) Description of *Nymphaea rubra*. In: Hooker W. The Paradisus Londinensis: or Coloured Figures of Plants Cultivated in the Vicinity of the Metropolis. London, Printed by D.N. Shury. Vol. 6: 117p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.53520>.

Salisbury RA (1806) Description of the natural order of Nymphaeaceae. *Ann. Bot. (Konig & Sims)* 2: 69-76.

Savigny MJCL de (1798) Observations sur la *Nymphaea lotus*. *Décade Egyptienne*. Vol. 1: 74–79.

- Schlechtendal DFL (1847) *Linnaea*. Berlin & Halle Germany. 766p.
- Schneider E L & Chaney T (1981) The floral biology of *Nymphaea odorata* (Nymphaeaceae). *The Southwestern Naturalist* 159-165.
- Schneider EL & Jeter JM (1982) Morphological studies of the Nymphaeaceae: 12. The floral biology of *Cabomba caroliniana*. *American Journal of Botany* 69(9): 1410-1419.
- Schneider EL & Williamson PS (1993) Nymphaeaceae. In: Kubitzki K, Rohwer JG & Bittrich V (eds.) *The families and genera of vascular plants*. Springer, Berlin. pp. 486-493.
- Schreber JCD von (1789) *Genera Plantarum*. Frankfurt. Vol. 1: 372p.
- Schuh RT & Slater JA (1995) *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca, NY. 336p.
- Schultes JA & Schultes JH (1830) *Systema vegetabilium: secundum classes, ordines, genera, species. Cum characteribus, differentiis et synonymiis*. Stuttgartiae, Sumptibus JG Cottae. 1816p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.825>.
- Silva JBD & Leite AVDL (2011) Reproductive biology and pollination of *Cabomba aquatica* (Cabombaceae). *Rodriguésia* 62: 919-926.
- Simpson MG (2010) *Plant systematics*. 2 ed. Oxford, Elsevier, Oxfordshire, Inglaterra. 740p.
- SINAC (2023a) Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro. Recuperado de <<https://www.sinac.go.cr/ES/ac/ACAHN/rnvscn/Paginas/default.aspx>>. Accedido el 06 de junio de 2023.
- SINAC (2023b) Parque Nacional Tortuguero. Recuperado de <<https://www.sinac.go.cr/ES/ac/acto/pnt/Paginas/default.aspx>>. Accedido el 06 de junio de 2023.
- SINAC–Programa RCG (2015) Cartografía base para el Inventario Forestal Nacional de Costa Rica 2013-2014. Preparado por Ortiz E et al. como consultor para el Inventario Forestal Nacional de Costa Rica dentro del marco del Programa REDD/CCAD/GIZ. San José Costa Rica.
- Smitsen RD, Ford KA, Champion PD & Heenan PB (2019) Genetic variation in *Trithuria inconspicua* and *T. filamentosa* (Hydatellaceae): a new subspecies and a hypothesis of apomixis arising within a predominantly selfing lineage. *Aust. Syst. Bot.* 32(1): 1-11.
- Smith JE (1809) *Nuphar*. En: Sibthorpe J y Smith JE (eds.) *Florae Graecae Prodromus* 1. London, UK. pp. 360–362.
- Smith L (1832) *Memoir and Correspondence of the Late Sir James Edward Smith, MD*. Vol 1. Longman, Rees, Orme, Brown, Green, and Longman, London, UK.

- Sokoloff DD, Marques I, Macfarlane TD, Remizowa MV, Lam VKY, Pellicer J, Hidalgo O, Rudall PJ & Graham SW (2019) Cryptic species in an ancient flowering-plant lineage (Hydatellaceae, Nymphaeales) revealed by molecular and micromorphological data. *Taxon* 68: 1–19.
- Sokoloff DD, Remizowa MV, Macfarlane TD & Yadav SR (2011) Hydatellaceae: a historical review of systematics and ecology. *Rheedia* 21(2):115–138.
- Sousa DJL & Matias LQ (2012) Sinopse do gênero *Nymphaea* L. (Nymphaeaceae) no estado do Ceará. *Revista Caatinga* 25(3): 72-78.
- Sowerby JC (1850) *The Annals and Magazine of Natural History; Zoology, Botany, and Geology*. London, Taylor and Francis, Ltd. ser. 2. 6: 310. 504p.
- Spegazzini C (1880) *Plantae Argentinae* 1. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 10, Buenos Aires. pp. 15-16.
- Spjut RW (1994) A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 70: 1-182.
- Stearn WT (2004) *Botanical Latin*. First paperback edition. Timber Press, Portland, Oregon. pp. 353-358.
- Steudel EG (1841) *Nomenclator Botanicus, editio secunda*. Vol. 2. Cotta, Stuttgartiae. 188 p. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.655>.
- Steudel EG (1855) *Synopsis plantarum glumacearum. Cyperaceae*. Vol. 2. J.B. Metzler, Stuttgart. 348 p. Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.471>
- Suessenguth K (1943) In: *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 73: 125. Schweizerbart, Stuttgart, Alemania. 626 pp.
- Sun G, Ji Q, Dilcher DL, Zheng S, Nixon KC & Wang × (2002) Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science* 296(5569): 899–904.
- Taylor DW (2008) Phylogenetic analysis of Cabombaceae and Nymphaeaceae based on vegetative and leaf architectural characters. *Taxon* 57(4): 1082–1095.
- Taylor ML, Macfarlane TD & Williams JH (2010) Reproductive ecology of the basal angiosperm *Trithuria submersa* (Hydatellaceae). *Annals of Botany* 106(6): 909–920.
- Taylor P (1989) *The genus Utricularia*. A taxonomic monograph. *Kew Bulletin Additional Series* XIV: 1-724.
- Thien LB, Bernhardt P, Devsll BS, Chen Z, Luo Y, Fan L & Williams JH (2009) Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). *Am. J. Bot.* 96(1): 166-182.
- Thunberg CP (1800) *Prodromus Plantarum Capensium*. Upsaliae, J. Edman. Disponible en <https://doi.org/10.5962/bhl.title.84>.

- Tosi JA & Holdridge LR (1969) República de Costa Rica: mapa ecológico: Según la clasificación de zonas de vida del mundo de LR Holdridge. Por Joseph A Tosi Jr. San José. Centro Científico Tropical. Escala 1:750 000.
- Tozin LRS & Rodrigues TM (2020) Revisiting hydropotes of Nymphaeaceae: ultrastructural features associated with glandular functions. *Acta Botanica Brasilica* 34: 31–39.
- Trattinnick L (1822) Beiträge zur Pflanzenkunde. Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung 5: 598–768.
- Trimen H (1931) A Hand-book to the Flora of Ceylon. Dulau & CO. LTD. London. 310p.
- Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Kusber W-H, Li D-Z, Marhold K, May TW, McNeill J, Monro AM, Prado J, Price MJ & Smith GF (eds.) (2018) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code). *Regnum Vegetabile* 159, Koeltz Botanical Books, Glashütten. DOI: <https://doi.org/10.12705/Code.2018>. pp. 196.
- Ule E (1915a) Nymphaeaceae. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 54(6): 24-25.
- Ule EHG (1915b) Plantae Uleanae novae vel minus cognitae;. Heft 4 Nymphaeaceae. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem. Vol. 59 (6): 293–297.
- Underwood LM & Lloyd FE (1906) The species of *Lycopodium* of the American tropics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 33: 101-124. <https://doi.org/10.2307/2478744>.
- Upchurch GR, Crane PR & Drinnan AN (1994) The Megafloora from the Quantico Locality (Upper Albian), Lower Cretaceous Potomac Group of Virginia. *Mem Virginia Mus Nat Hist* 4(1): 1–57.
- Van Houtte L (1856) *Journal Général d'Horticulture*. Gand, chez Louis van Houtte, éditeur. 216p.
- Verdcourt B (1989) Nymphaeaceae. In: *Flora of Tropical East Africa*. 12pp.
- Walpers WG (1842) *Repertorium botanices systematicae*. Vol. 1. Friederich Hofmeister, Leipzig.
- Ward DB (1977) Notes on the hybridization of *Nymphaea* species. *Phytologia*. 37(5): 445–446.
- Warming E (1874) *Symbolae ad floram Brasiliae centralis cognoscendam*. Kjöbenhavn, Naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn. 1874(1-2): 1-21. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.162877>

- Warner KA, Rudall PJ & Frohlich MW (2008) Differentiation of perianth organs in Nymphaeales. *Taxon* 57: 1096–1109.
- Wiersema JH (1984) Systematics of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae). I. Four new species from neotropics. *Brittonia* 36(3): 213-222.
- Wiersema JH (1987) A monograph of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae). *Systematic Botany Monographs* 16: 46–101.
- Wiersema JH (1989) A new species of *Cabomba* (Cabombaceae) from tropical America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76(4): 1167-1168.
- Wiersema JH & Hellquist CB (1994) Nomenclatural notes in Nymphaeaceae for the North American flora. *Rhodora* 96(1): 170-178.
- Wiersema JH & Hellquist CB (1997) Nymphaeaceae Salisbury: water-lily family. En: *Flora of North America North of Mexico*. Vol 3. Flora of North America Editorial Committee. Oxford University Press. New York. 66-77.
- Wood W (1806) *The Cyclopaedia; or, Universal Dictionary of Arts and Sciences*. Castalia. 6(7):1819.
- Woodcock J & Woodcock M (2007) Diversidad de especies, fidelidad al sitio de migración, y ecología de aves migratorias terrestres en los manglares de Costa Rica. *Zeledonia* 11(1): 2-13.
- World Weather Online (2023) Sarapiquí Weather. Recuperado de <<https://www.worldweatheronline.com/sarapiqui-weather/heredia/cr.aspx>>. Accedido el 06 de junio de 2023.
- Wright C (1871). *Flora Cubana, Anales de la Academia de Ciencias Médicas, Físicas y Naturales de la Habana, Revista Científica*. Imprenta de Lagriffoul y Dediot, Cuba 8: 79. 666 pp.
- Wright SH (1887) A new Genus in Cyperaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 14(7): 135.

Apéndice 1: capítulo 1

Figura 3 – Distribución de *Brasenia schreberi* en Costa Rica.



Figura 4 – Distribución de *Cabomba furcata* en Costa Rica.



Figura 5 – Distribución de *Cabomba haynesii* en Costa Rica.



Figura 6 – Distribución de *Cabomba palaeformis* en Costa Rica.



Figura 7 – Distribución de *Nymphaea amazonum* en Costa Rica.



Figura 9 – Distribución de *Nymphaea caerulea* en Costa Rica.



Figura 10 – Distribución de *Nymphaea capensis* en Costa Rica.



Figura 11 – Distribución de *Nymphaea conardii* en Costa Rica.



Figura 13 – Distribución de *Nymphaea jamesoniana* en Costa Rica.

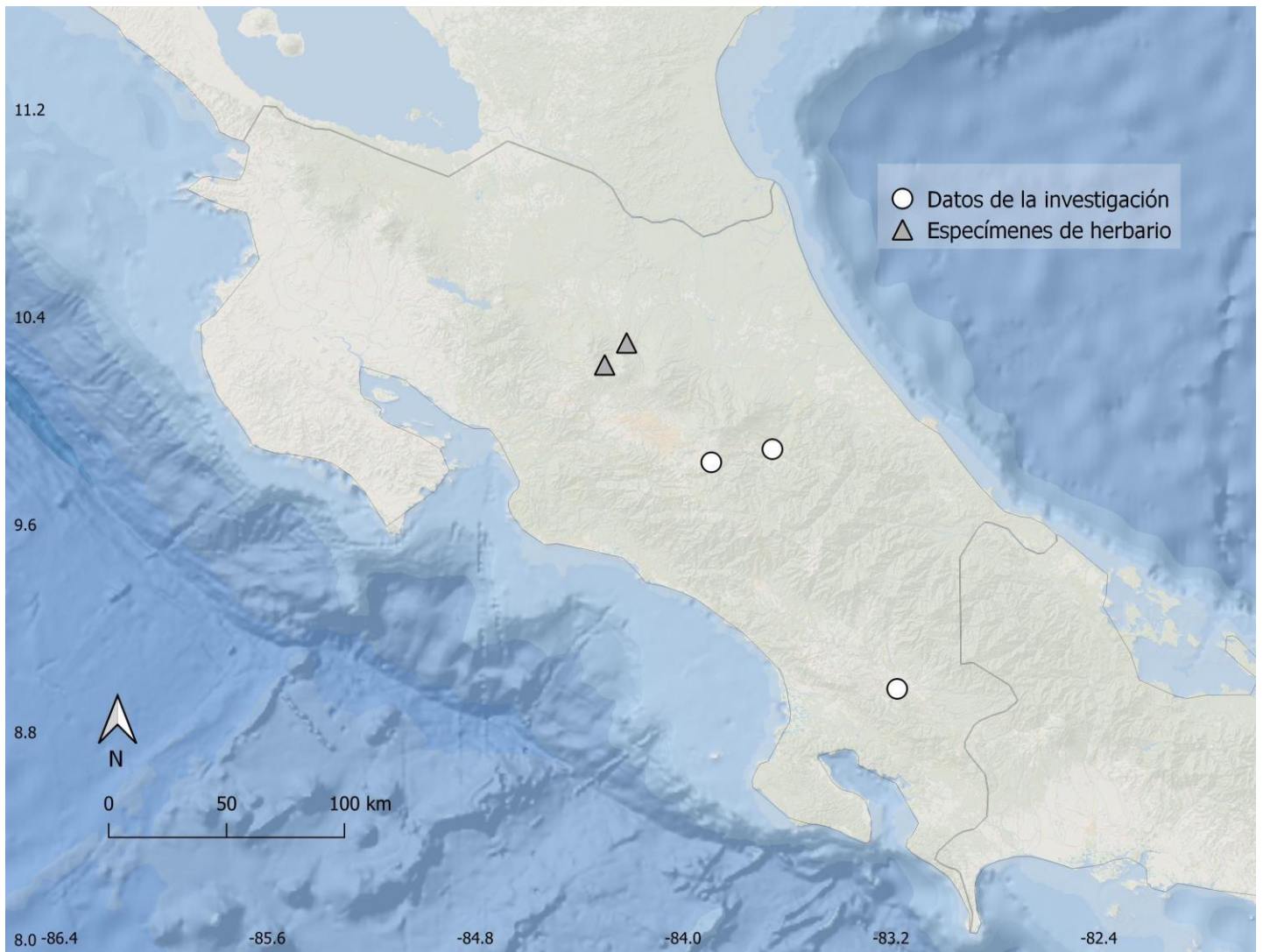


Figura 14 – Distribución de *Nymphaea lotus* en Costa Rica.



Figura 15 – Distribución de *Nymphaea odorata* en Costa Rica.



Figura 16 – Distribución de *Nymphaea prolifera* en Costa Rica.

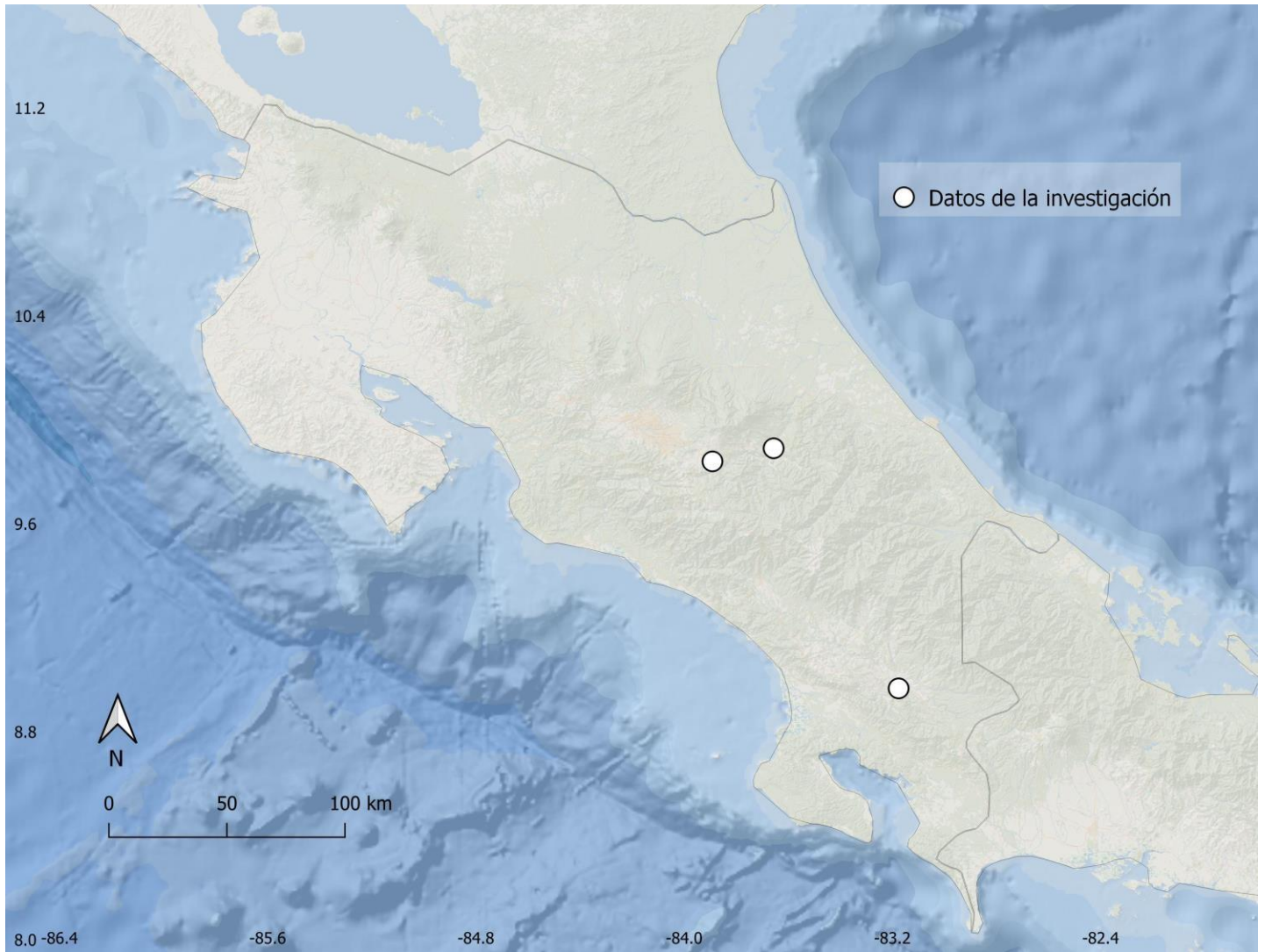


Figura 18 – Distribución de *Nymphaea cf. rubra* en Costa Rica.



Figura 19 – Distribución de *Victoria amazonica* en Costa Rica.

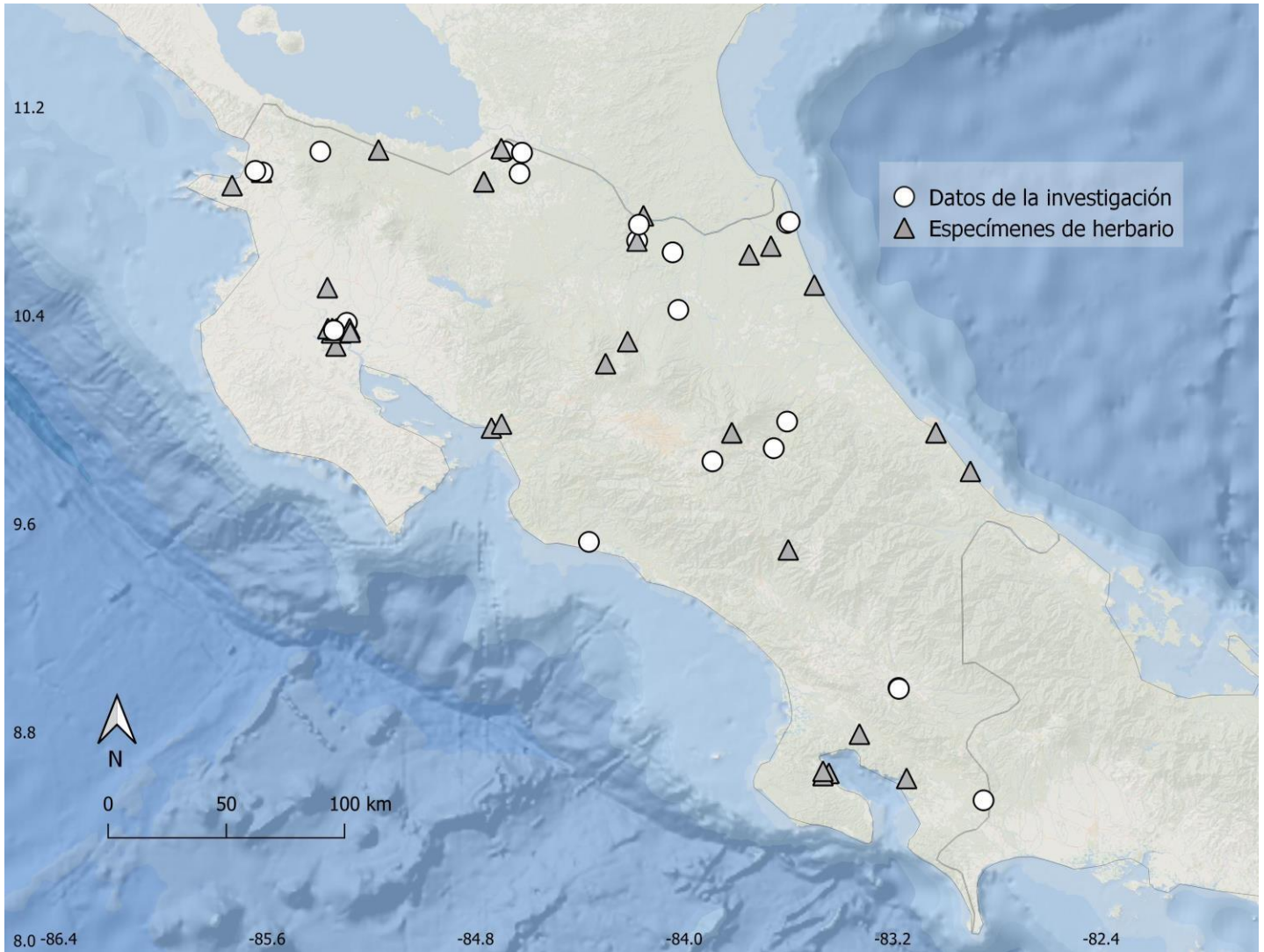


Figura 21 – Distribución de la familia Nymphaeaceae en Costa Rica.

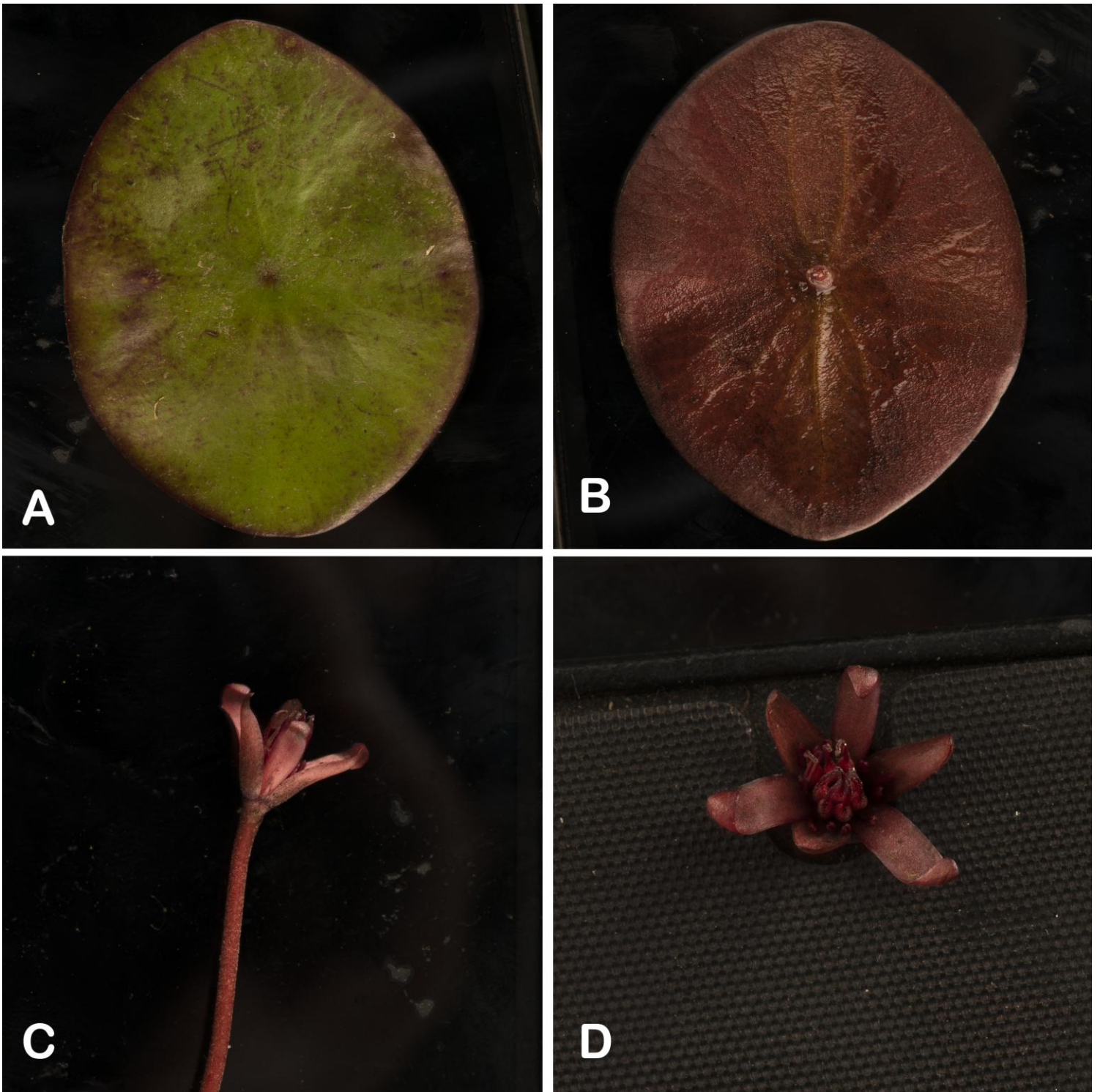


Figura 22 –*Brasenia schreberi*. A. Lámina foliar por el haz y B. envés, evidenciando su coloración y nervios. C. Flor en vista lateral D. flor en vista frontal. Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo. Bezerra-Silva, L. E. 093.



Figura 23 –*Cabomba furcata*. A. Vista de la región distal de una rama con flores. B. Gineceo en vista lateral. C. flor madura en vista frontal. D. Hoja sumergida destacando su ramificación. Limón, Pococí, Barra del Colorado. Bezerra-Silva, L. E. 088.

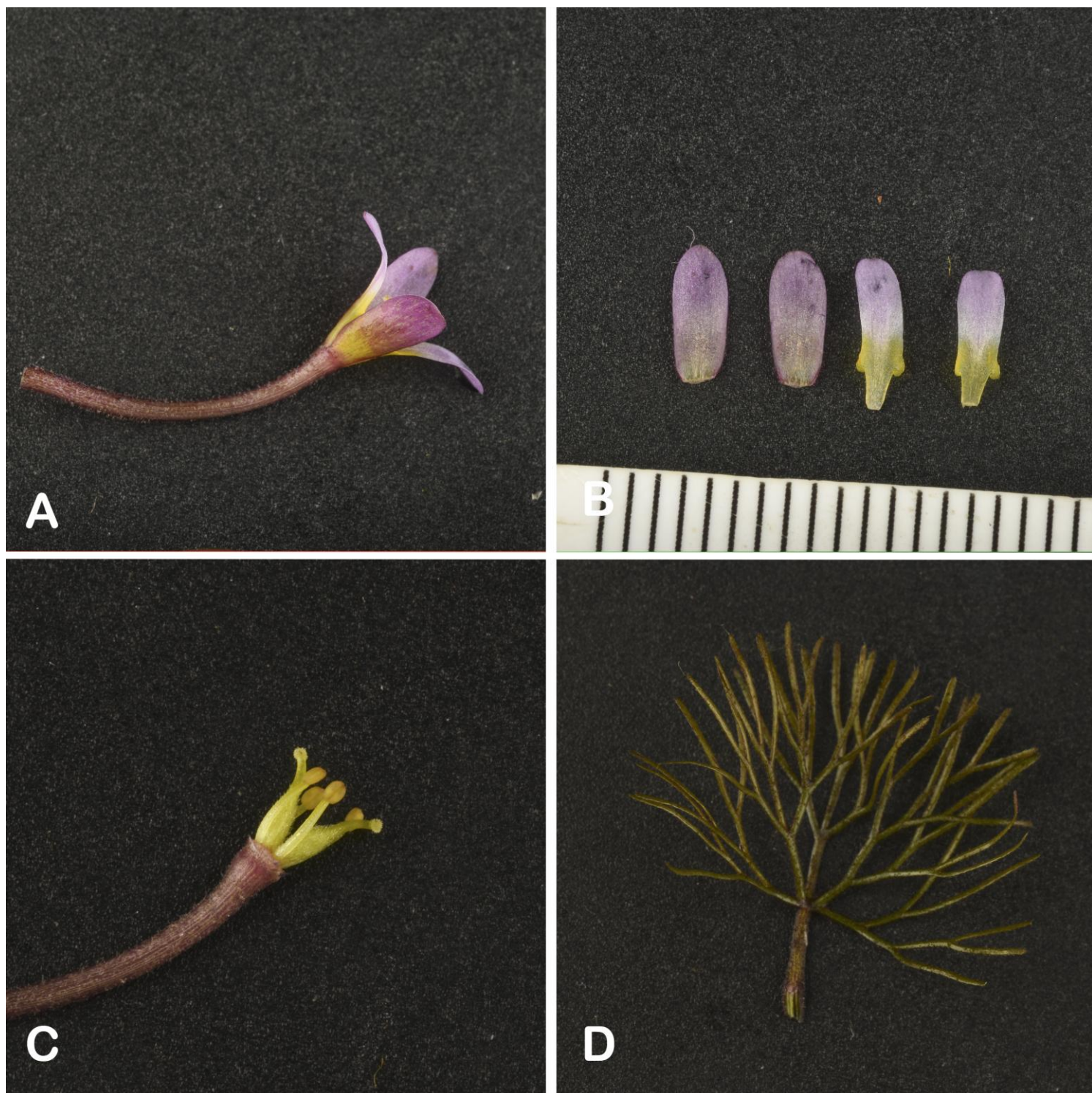


Figura 24 –*Cabomba haynesii*. A-B. Flor, pétalos y sépalos, evidenciando su coloración y aurículas. C. Estambres y estigmas, destacando la cantidad de estigmas (02) y de anteras (03) D. Lámina foliar de hoja sumergida destacando su ramificación. Cartago, Paraíso. Bezerra-Silva, L. E. 077.

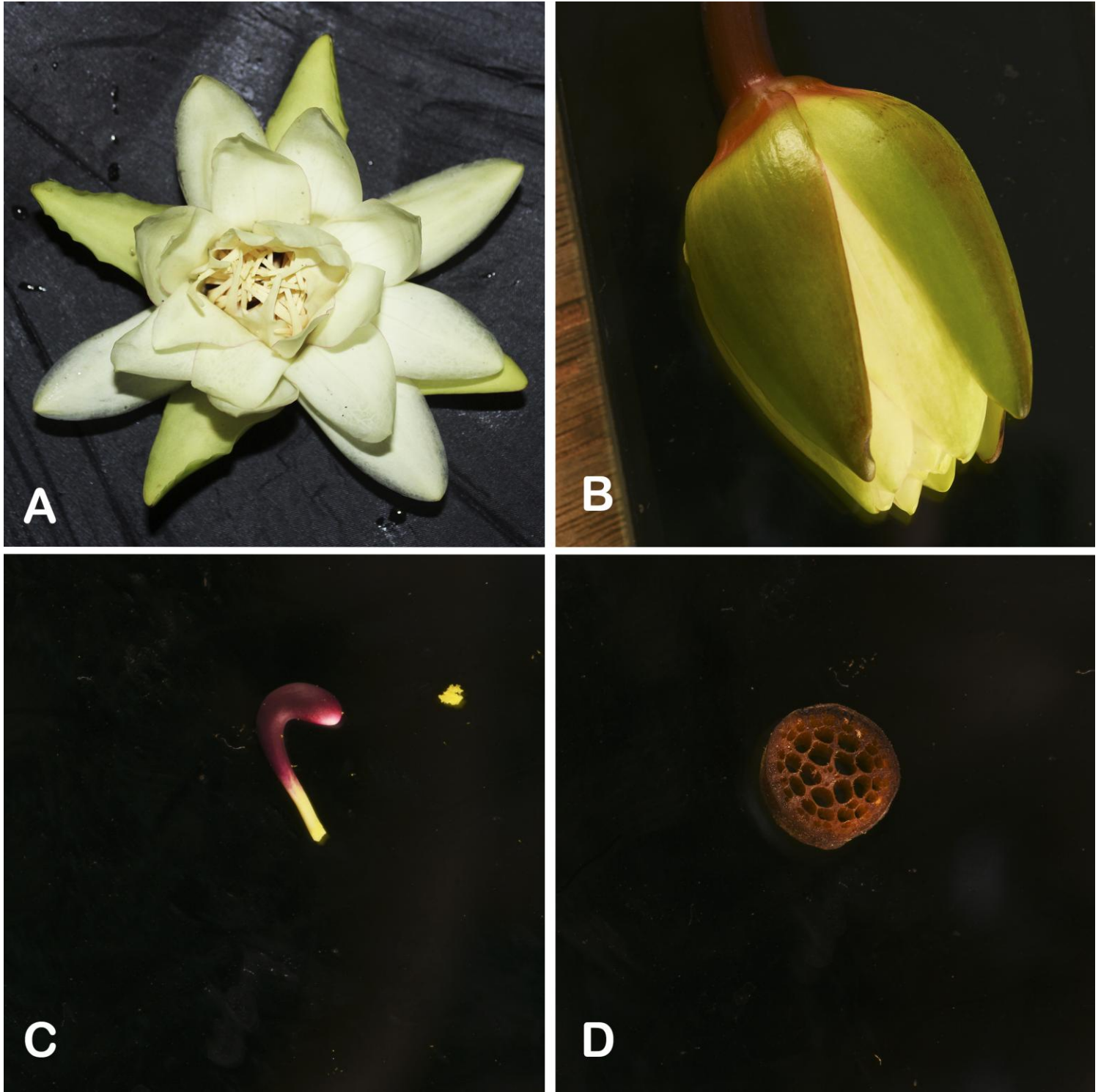


Figura 25 –*Nymphaea amazonum*. A – B. flor abierta y cerrada, destacando la coloración de sus sépalos y pétalos. C. Apéndice estigmático, note la forma claviforme. D. Cámaras de aire del pedúnculo floral. Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 072.

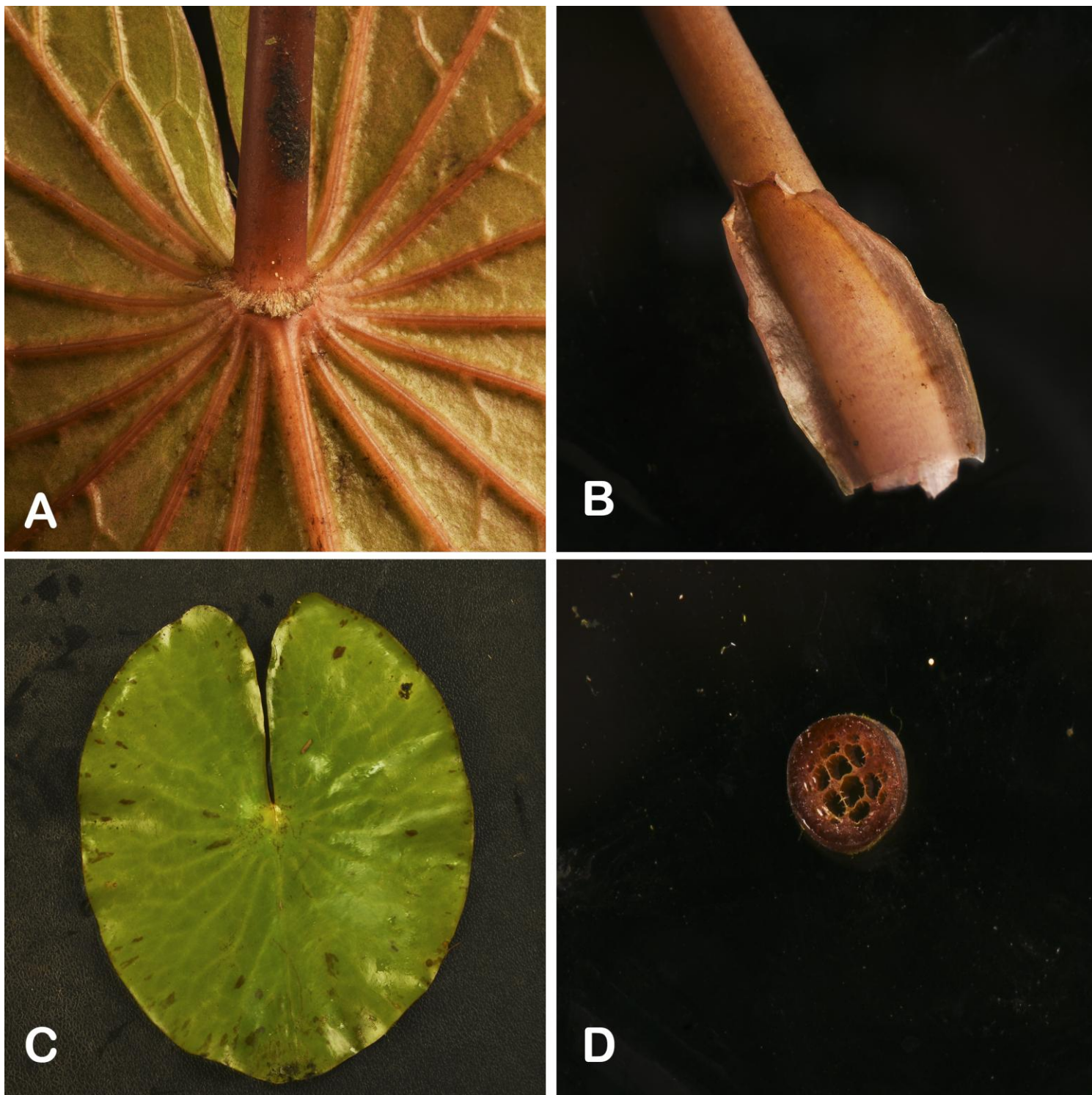


Figura 26 –*Nymphaea amazonum*. A. Anillo de tricomas en el ápice del peciolo. B. Alas en la base del peciolo, nótese que se unen en su ápice. C. Morfología y coloración de la lámina foliar por el haz. D. Cámaras de aire del peciolo. Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 072.

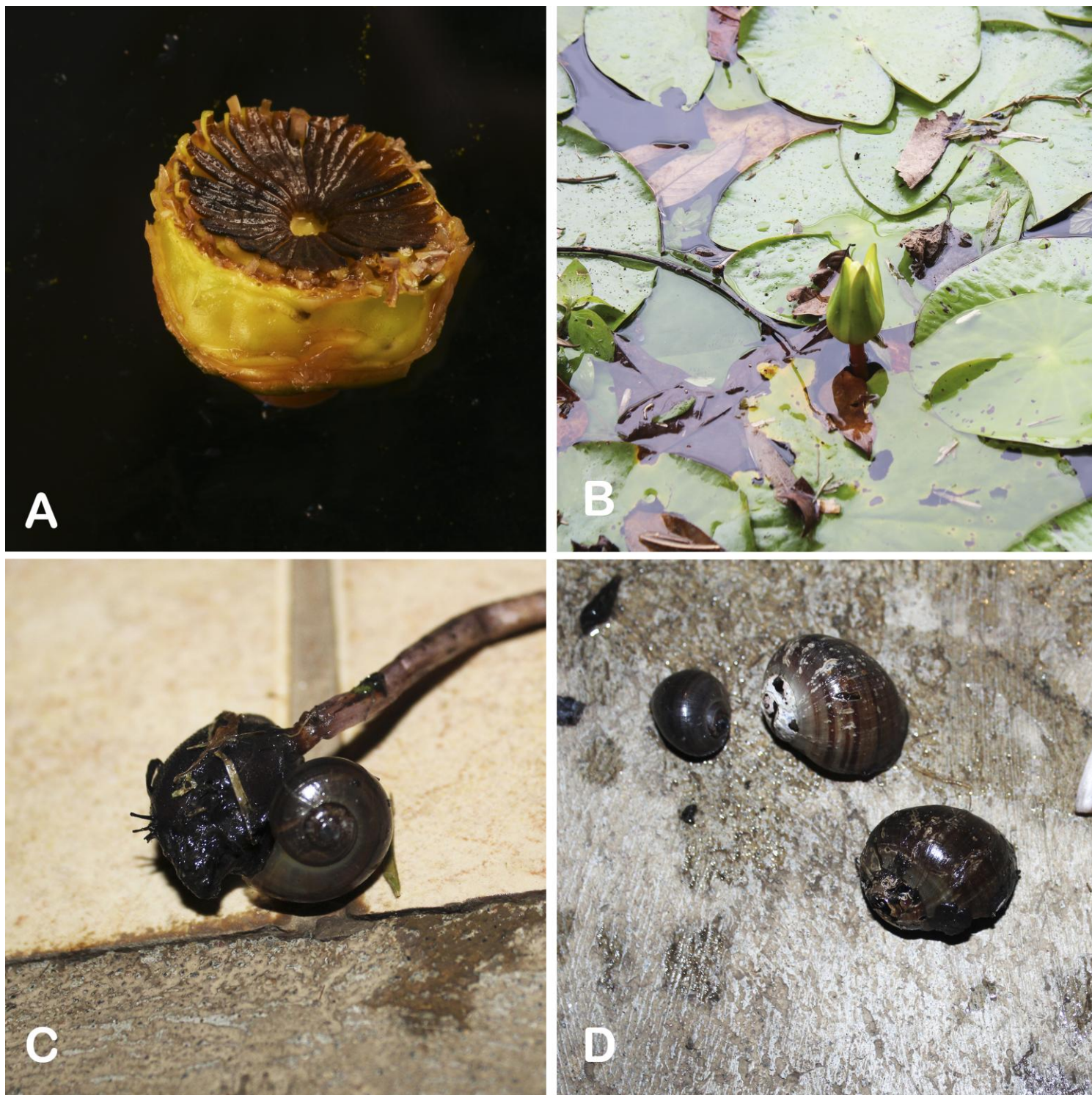


Figura 27 –*Nymphaea amazonum*. A. Fruto, destacando su coloración y forma. B. Hábito, con flor cerrada y emergente. C. Caracol no identificado en un turión. D. Especies de caracoles no identificados encontrados en el sistema radicular. Guanacaste, Bagaces, Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 072.

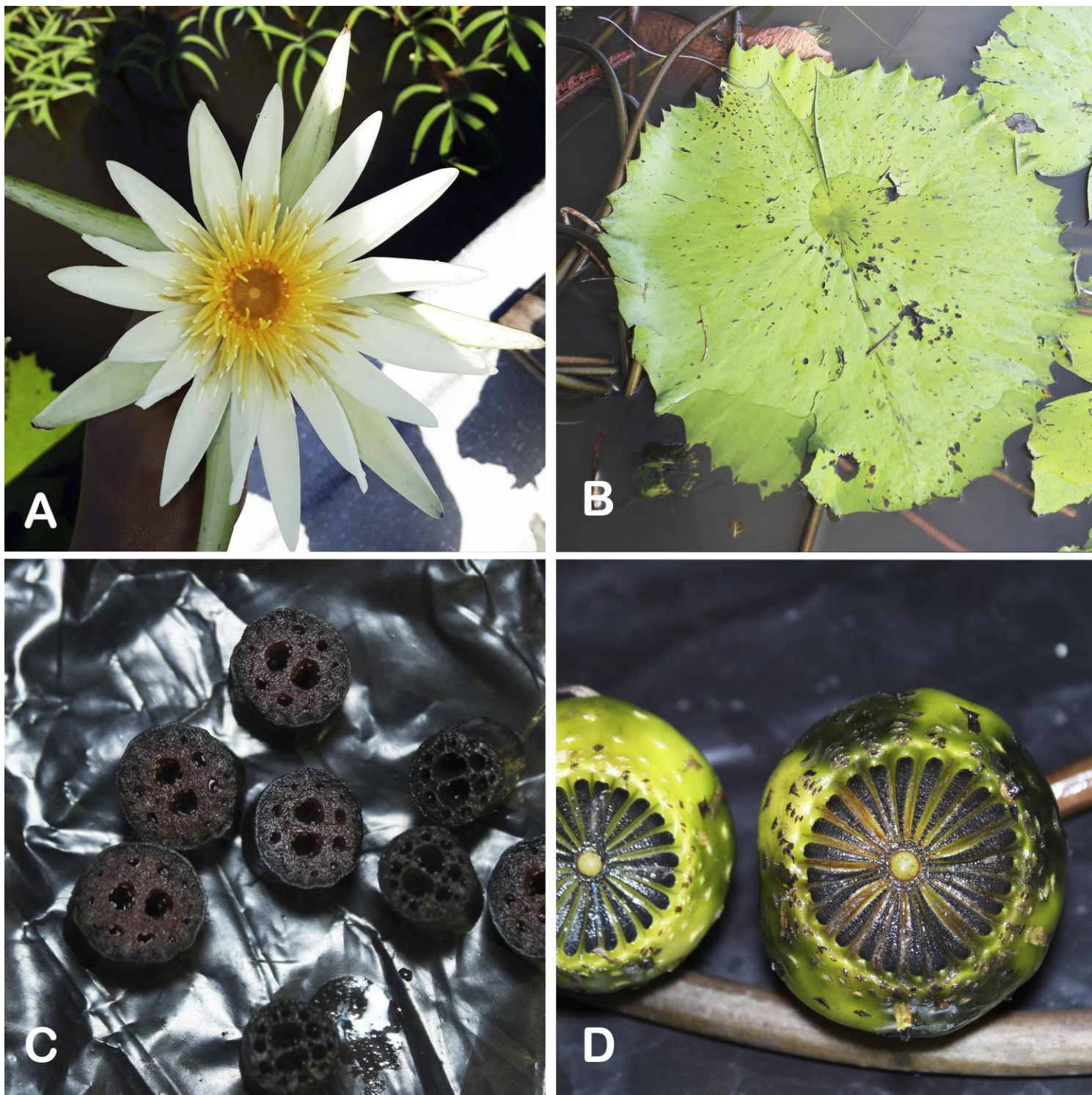


Figura 28 –*Nymphaea ampla*. A. Flor, destacando su forma y coloración. B. Morfología de la lámina foliar en su hábitat. C. Cámaras de aire del pedúnculo floral. D. Fruto, destacando su forma y coloración. Limón, Pococí, Barra del Colorado. Bezerra-Silva, L. E.091.

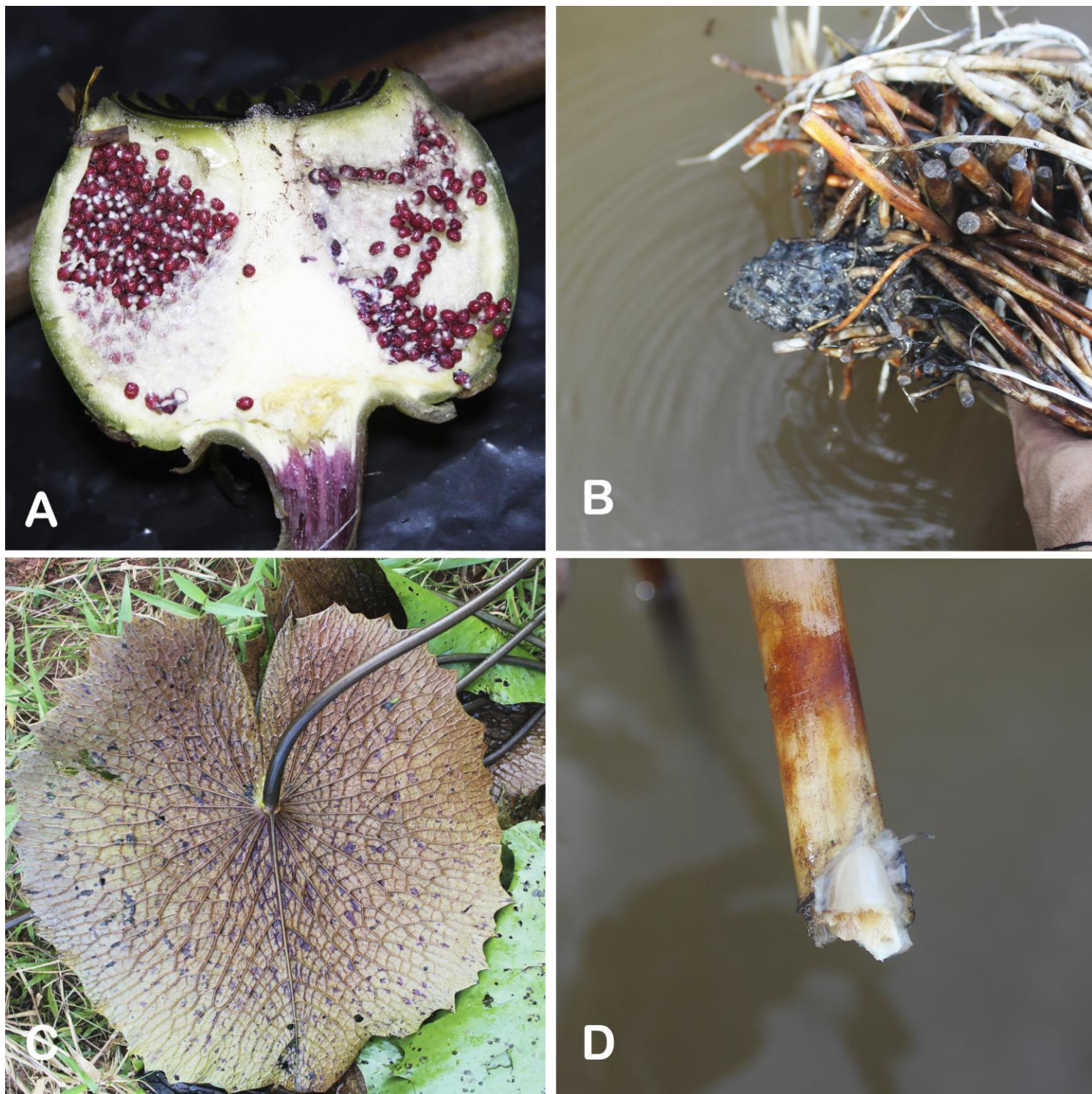


Figura 29 –*Nymphaea ampla*. A. Corte del fruto presentando sus semillas en estado inmaduro. B. Sistema radicular y rizoma. C. Lámina foliar por el envés destacando sus manchas. D. Base alada del peciolo, nótese que e unen en su ápice. Limón, Pococí, Barra del Colorado. Bezerra-Silva, L. E. 091.

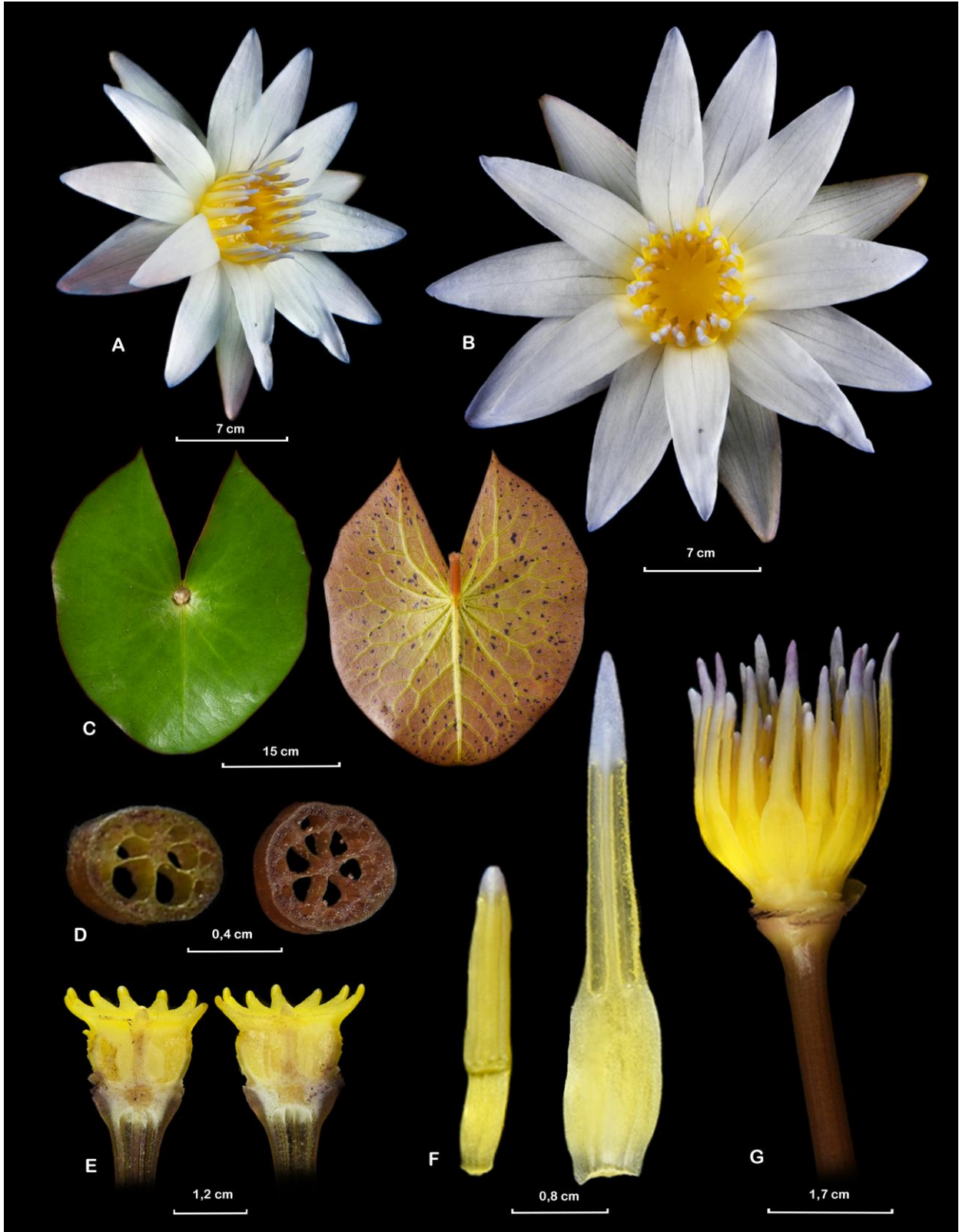


Figura 30 –*Nymphaea caerulea*. A-B. Flor en vista lateral y frontal, evidenciando el tono azul en el ápice de los pétalos. C. Haz y envés de la lámina foliar. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Corte longitudinal del gineceo. F. Estambres, destacando su coloración. G. Vista del conjunto de estambres rodeando al gineceo. Alajuela, Boca Tapada, Hotel Laguna del Lagarto Eco Lodge. Bezerra-Silva, L. E. 087.

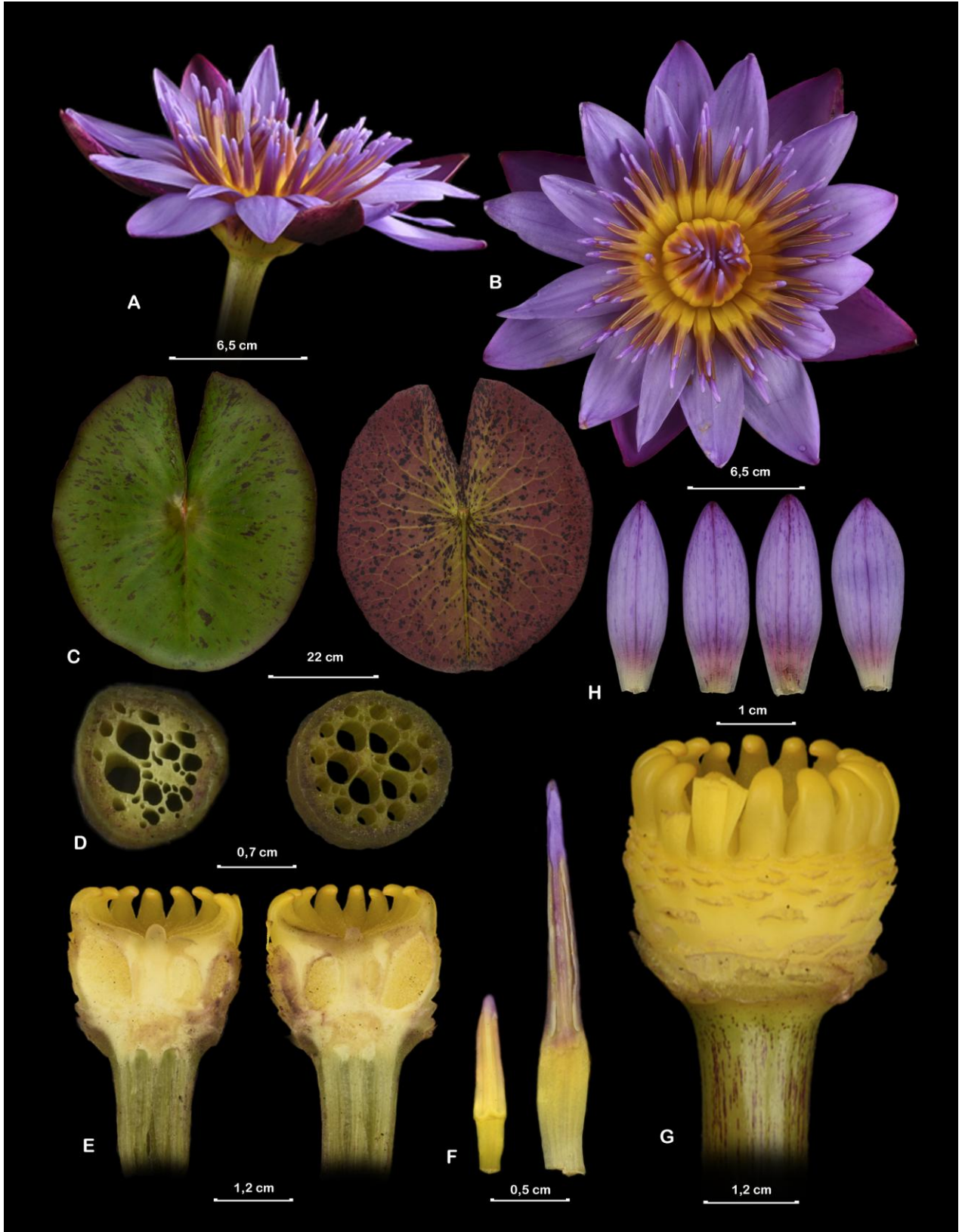


Figura 31 –*Nymphaea cf capensis*. A-B. Flor en vista lateral y frontal. C. Haz y envés de la lámina foliar. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Corte longitudinal del gineceo. F. estambres, destacando su coloración. G. Vista lateral del gineceo. H. Pétalos por el envés con pequeñas manchas.

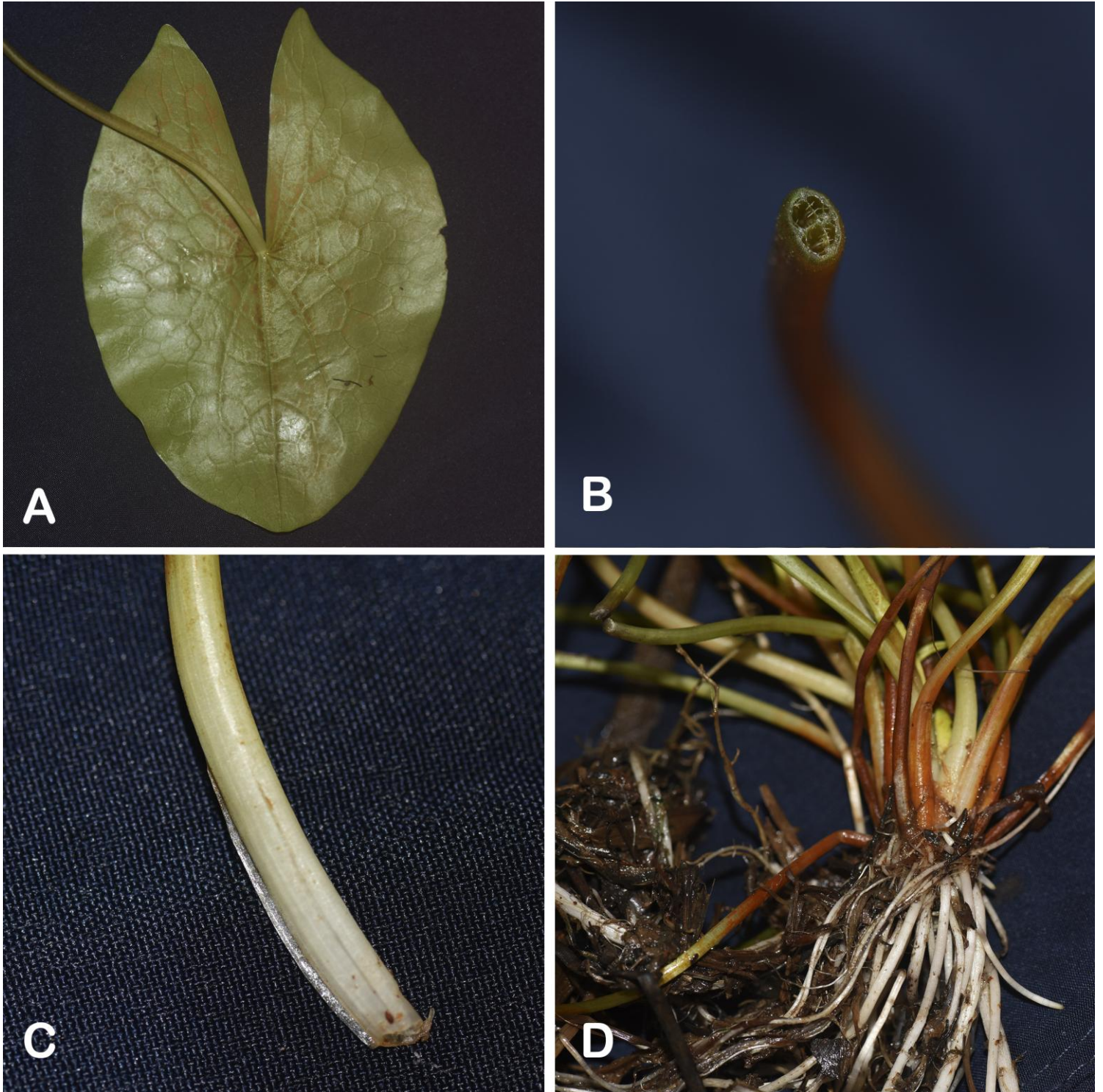


Figura 32 –*Nymphaea conardii*. A. Morfología de la lámina foliar por el envés, destacando su forma de telaraña. B. Cámaras de aire del peciolo. C. Base alada del peciolo. D. Sistema radicular.

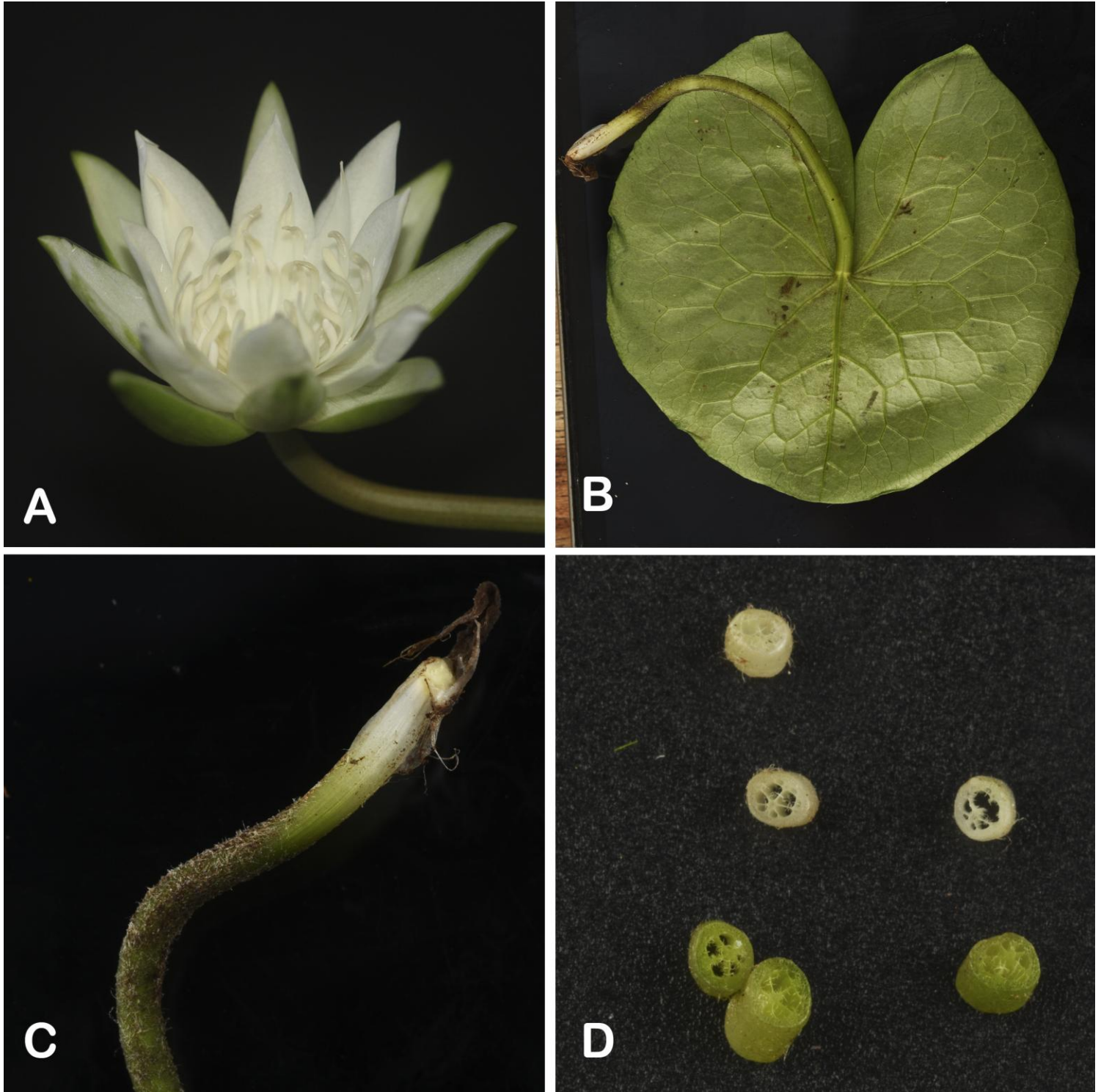


Figura 33 –*Nymphaea glandulifera*. A. Flor, destacando la coloración de sépalos y pétalos. B. Morfología de la lámina foliar por el envés. C. Base alada del peciolo. D. Cámaras de aire del peciolo. Alajuela, Los Chiles, Medio Queso. Bezerra-silva, L. E. 099

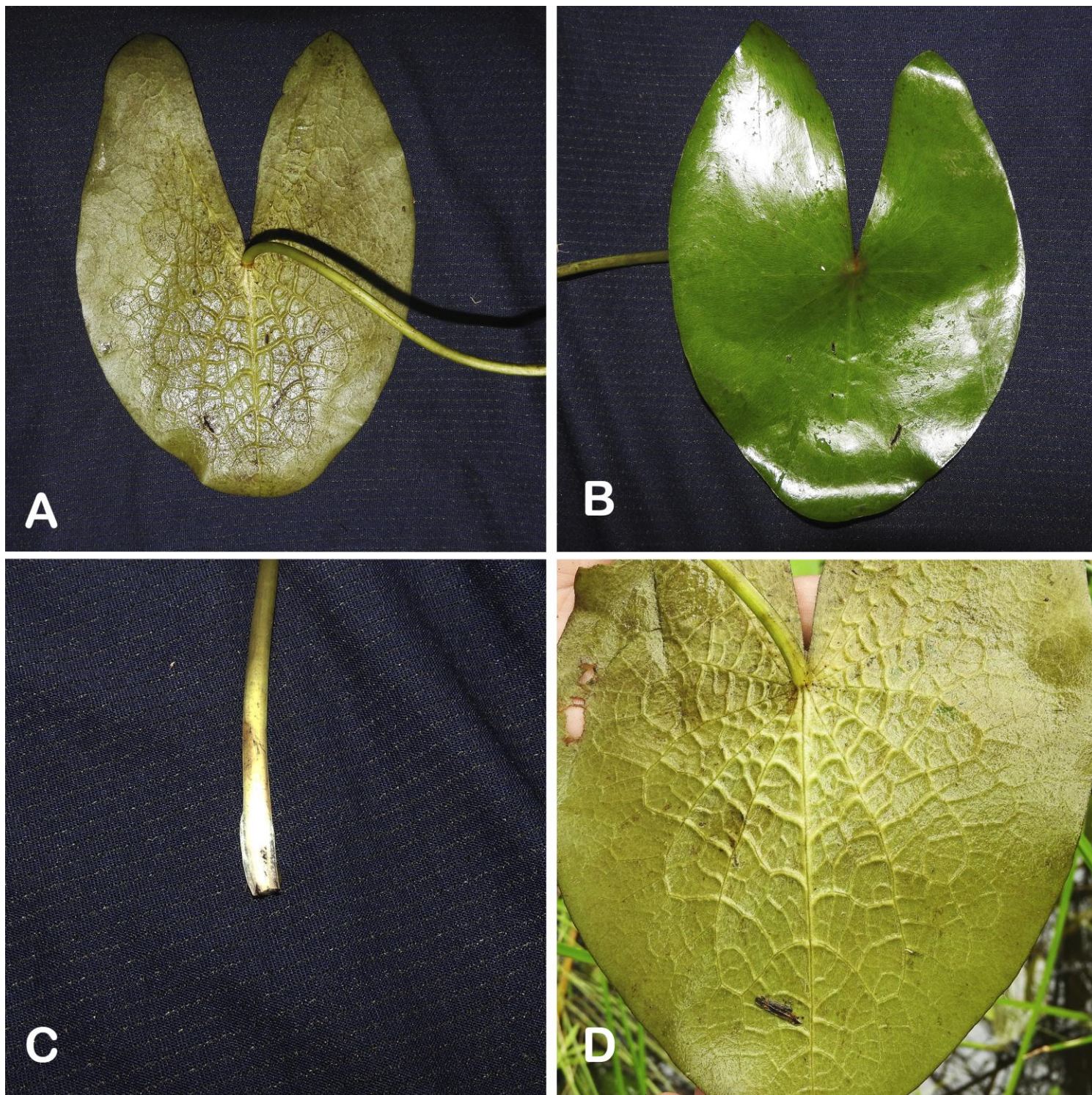


Figura 34 –*Nymphaea jamesoniana*. A. Morfología del envés de la lámina foliar, destacando su forma. B. Morfología del haz de la lámina foliar. C. Base alada del peciolo. D. Detalles de la nervadura en forma de telaraña. Guanacaste, Bagaces: Laguna La Gata. Bezerra-Silva, L. E. 073.



Figura 35 –*Nymphaea lotus*. A-B. Flor en vista lateral y frontal, destacando la forma y coloración de sépalos y pétalos. C. Haz y envés de la lámina foliar, destacando su forma, nervadura y coloración. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Corte longitudinal del gineceo, con los apéndices estigmáticos removidos. F. Estambres, destacando sus manchas y coloración. G. Vista del conjunto de estambres rodeando al gineceo. H. Base del peciolo destacando sus alas. Cartago, Paraíso. Bezerra-Silva, L. E. 083

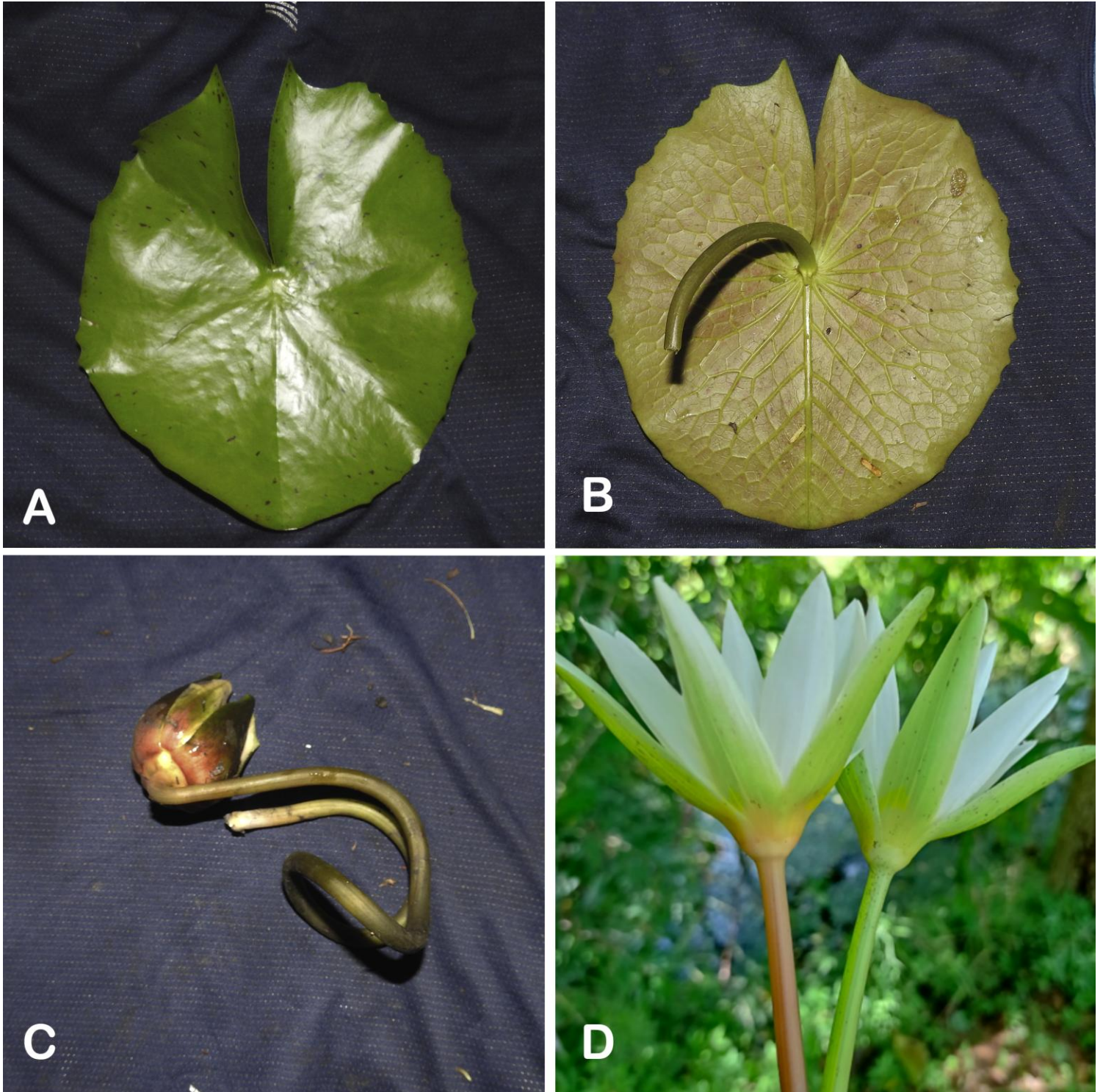


Figura 36 –*Nymphaea pulchella*. A-B. Has y envés de la lámina foliar, destacando su forma y coloración C. Fruto en desarrollo y pedúnculo floral, evidenciando la torción que puede sufrir el pedúnculo en ese proceso. D. Flores en vista lateral evidenciando la variación en la coloración del pedúnculo floral. Guanacaste, Bagaces. Bezerra-Silva, L. E. 068.

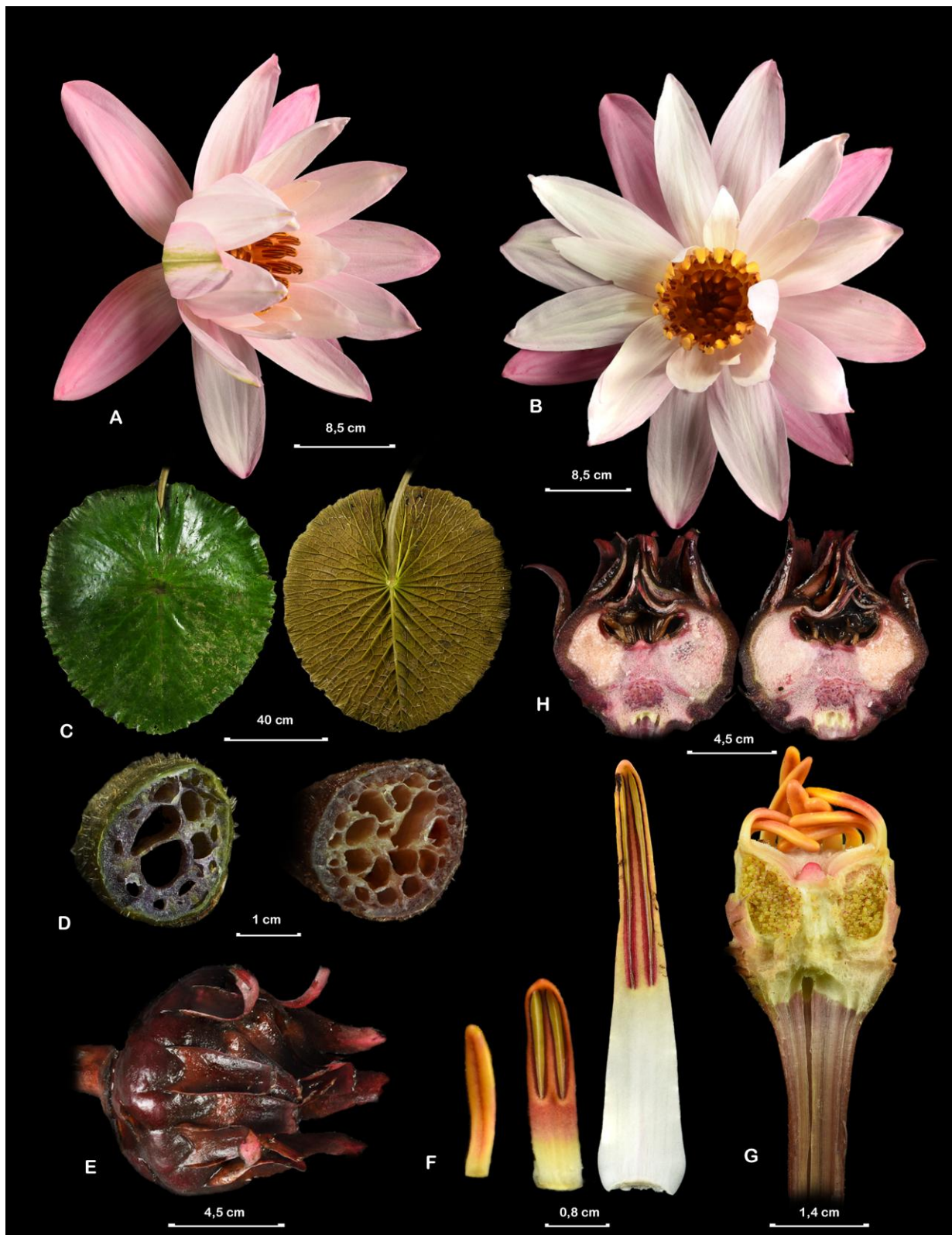


Figura 37 –*Nymphaea cf rubra*. A-B. Flor en vista lateral y frontal, destacando la coloración y forma de sépalos y pétalos. C. Haz y envés de la lámina foliar, destacando su forma. D. Cámaras de aire del peciolo (a la izquierda) y del pedúnculo floral (a la derecha). E. Vista lateral del fruto. F. estambres, destacando su coloración. G. Corte longitudinal del gineceo. H. Corte longitudinal del fruto. Cartago, Paraíso. Bezerra-Silva, L. E. 082.

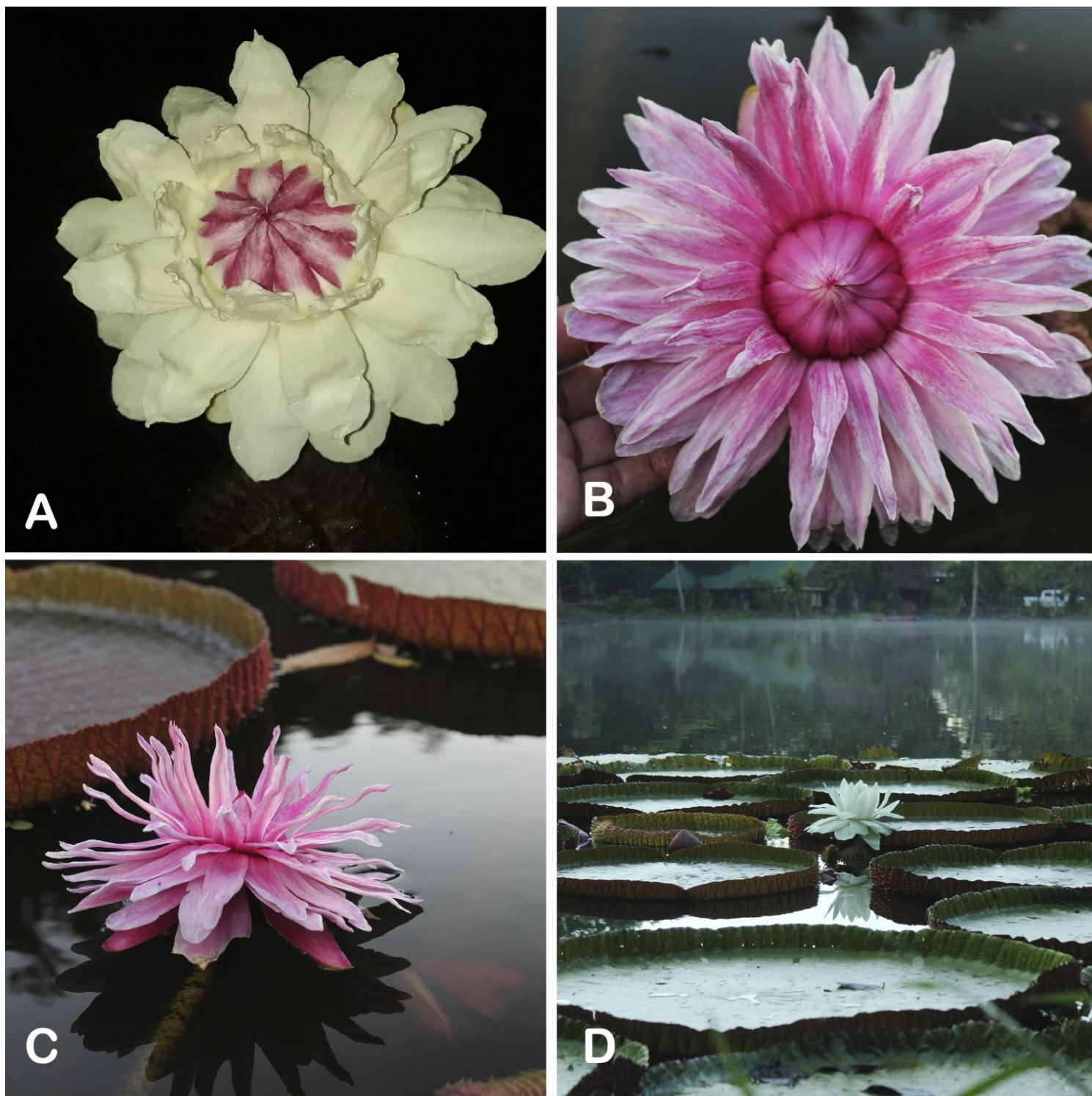


Figura 38 –*Victoria amazonica*. A – C. Flor en diferentes fases, destacando su coloración y forma. D. Hábito, evidenciando la flor en su primer día de antesis. Puntarenas, Buenos Aires, Centro Turístico Los Chocucos. Bezerra-Silva, L. E. 095.

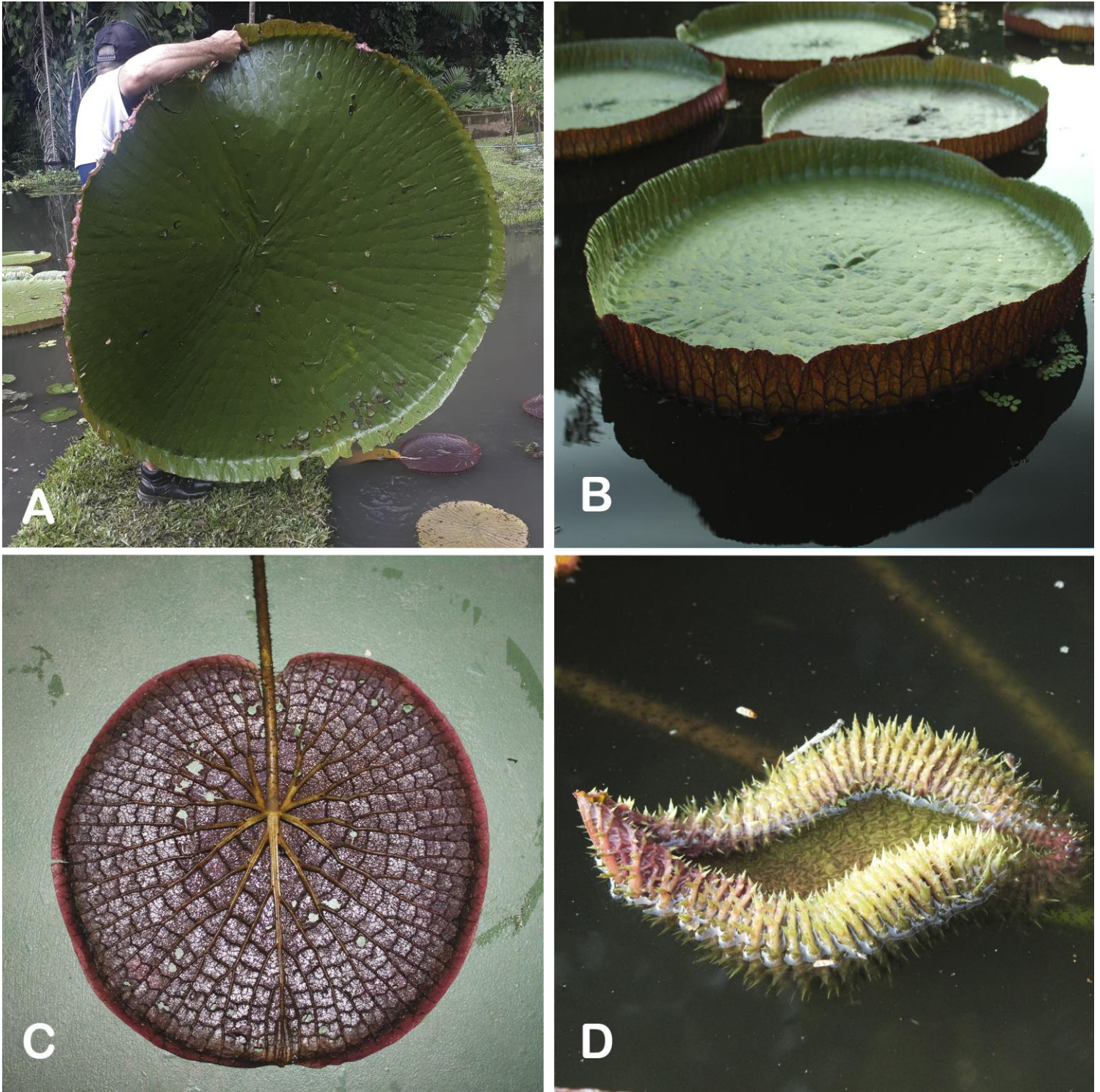


Figura 39 –*Victoria amazonica*. A. Comparación del tamaño de la lámina foliar con un ser humano. B. Hábito, evidenciando los bordes de la lámina foliar. C. Envés de la lámina foliar de una hoja joven, evidenciando la variación de coloración que hay entre diferentes partes de la lámina. D. Proceso de apertura de una nueva hoja, evidenciando los agujones. Puntarenas, Buenos Aires, Centro Turístico Los Chocucos. Bezerra-Silva, L. E. 095.

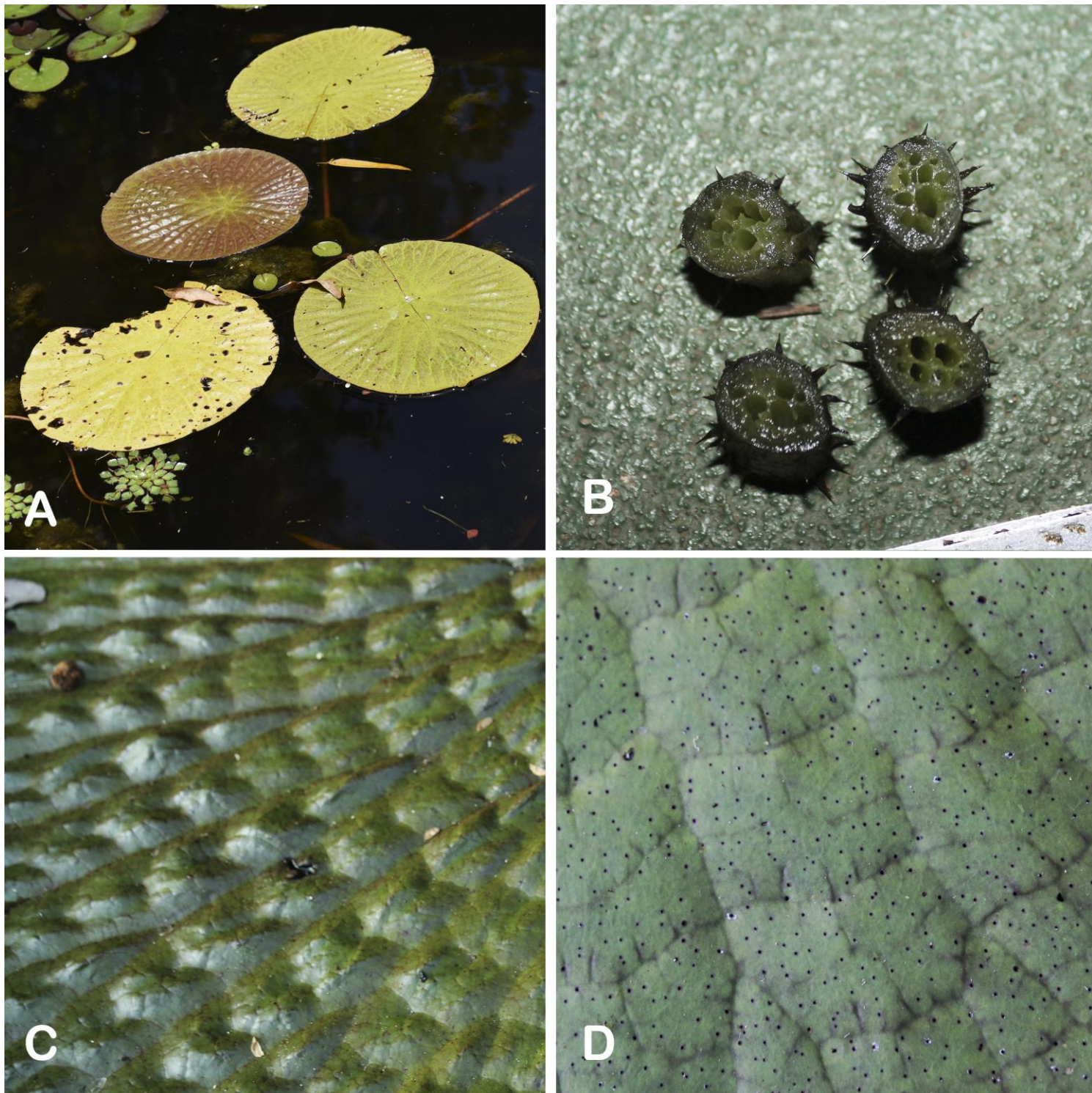


Figura 40 –*Victoria amazonica*. A. Hojas jóvenes sin bordes elevados. B. Cámaras de aire del peciolo. C. Abolladuras de la lámina foliar. D. textura con poros en una hoja madura. Puntarenas, Buenos Aires, Centro Turístico Los Chocuacos. Bezerra-Silva, L. E. 095.

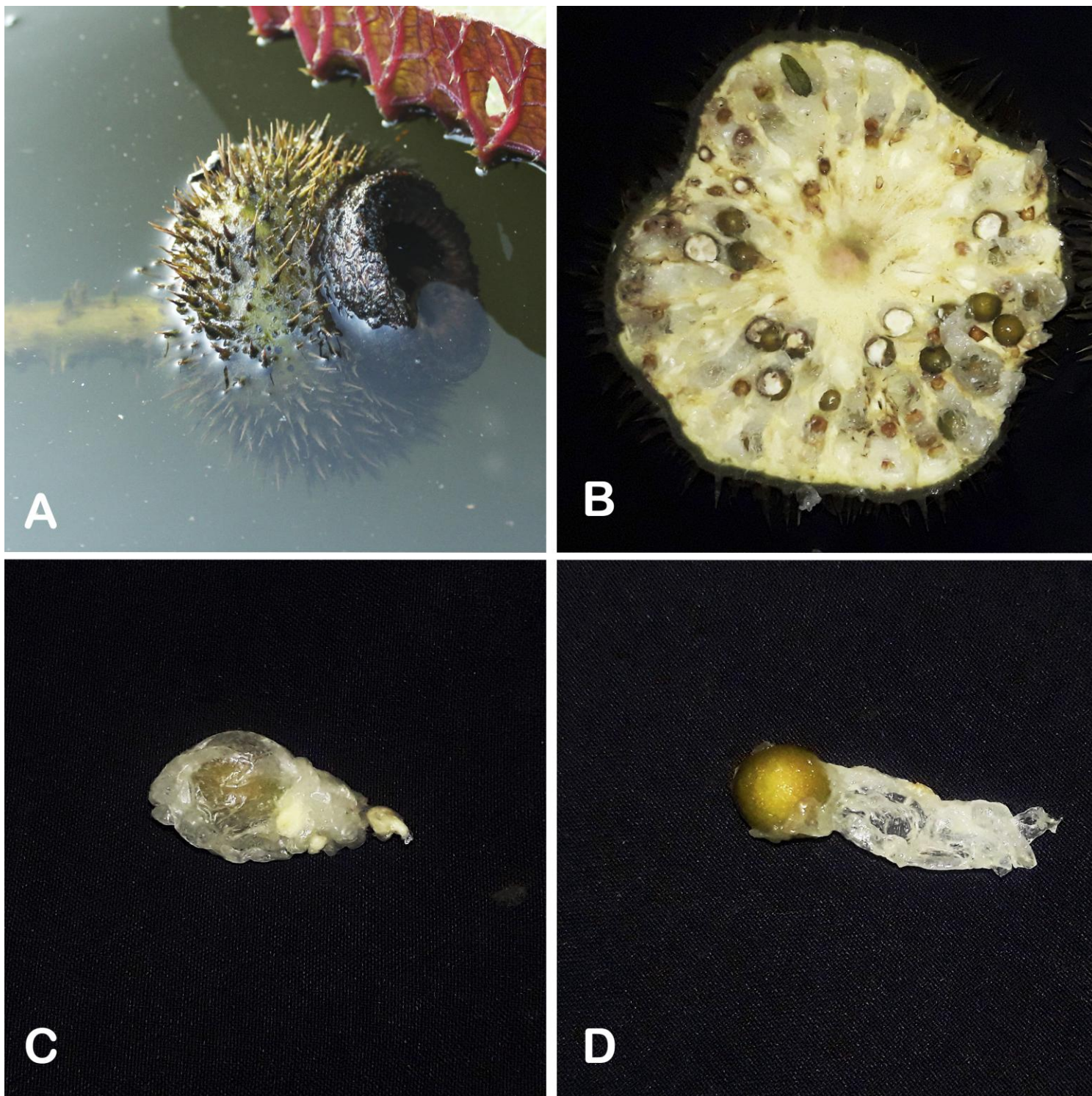


Figura 41 –*Victoria amazonica*. A. Fruto en su hábitat, evidenciando que no se queda totalmente sumergido. B. Corte transversal de un fruto, evidenciando semillas maduras e inmaduras. C-D. Semillas con y sin arilo. Puntarenas, Buenos Aires, Centro Turístico Los Chocucos. Bezerra-Silva, L. E. 095.

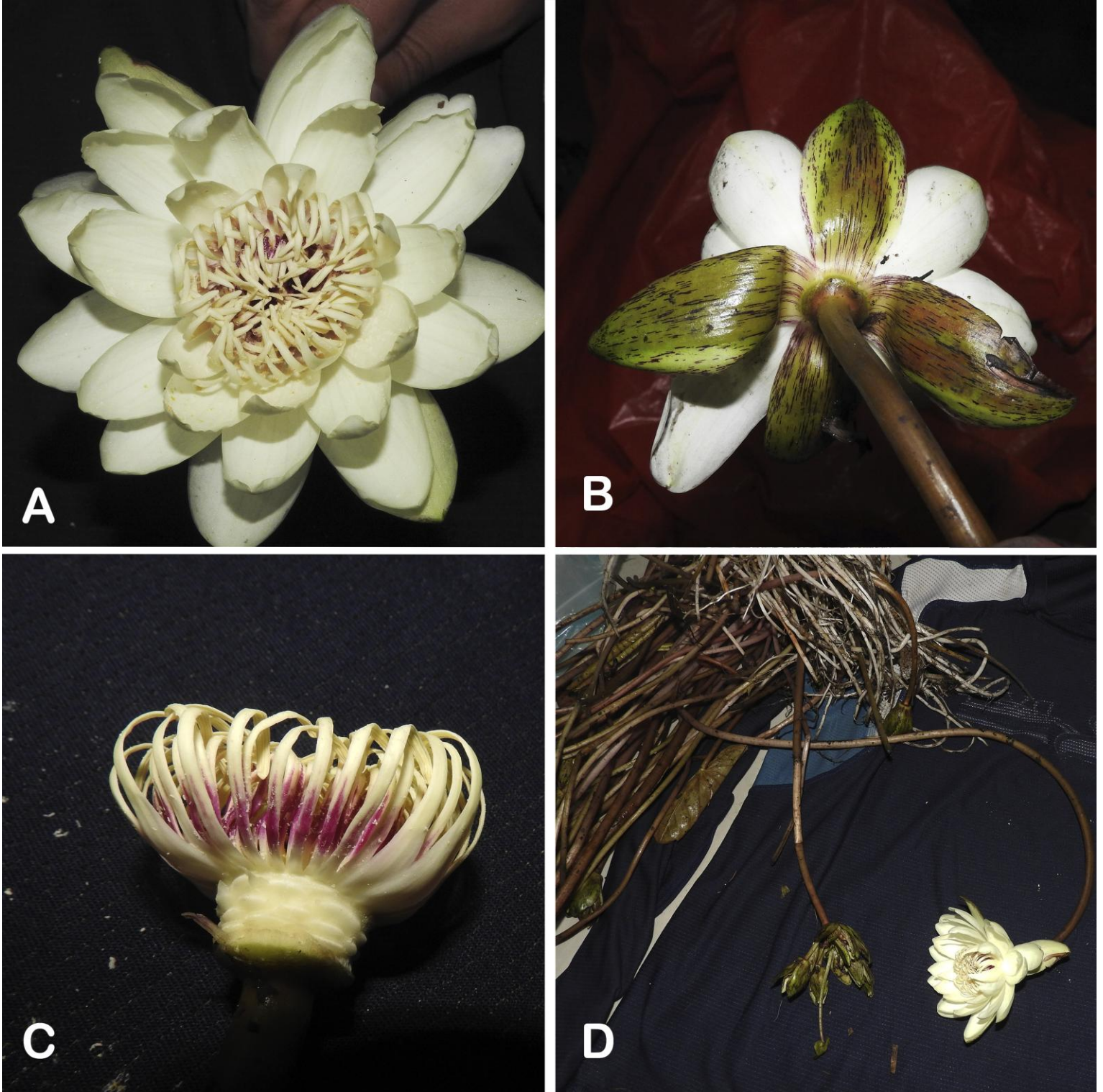


Figura 42 –Especie no identificada del subg. *Hydrocallis*. A-B. Flor en vista frontal y posterior. C. Vista del conjunto de estambres rodeando al estilo, destacando su forma, coloración y manchas. D. Vista de los dos tipos de flores (sexuales y asexuales).

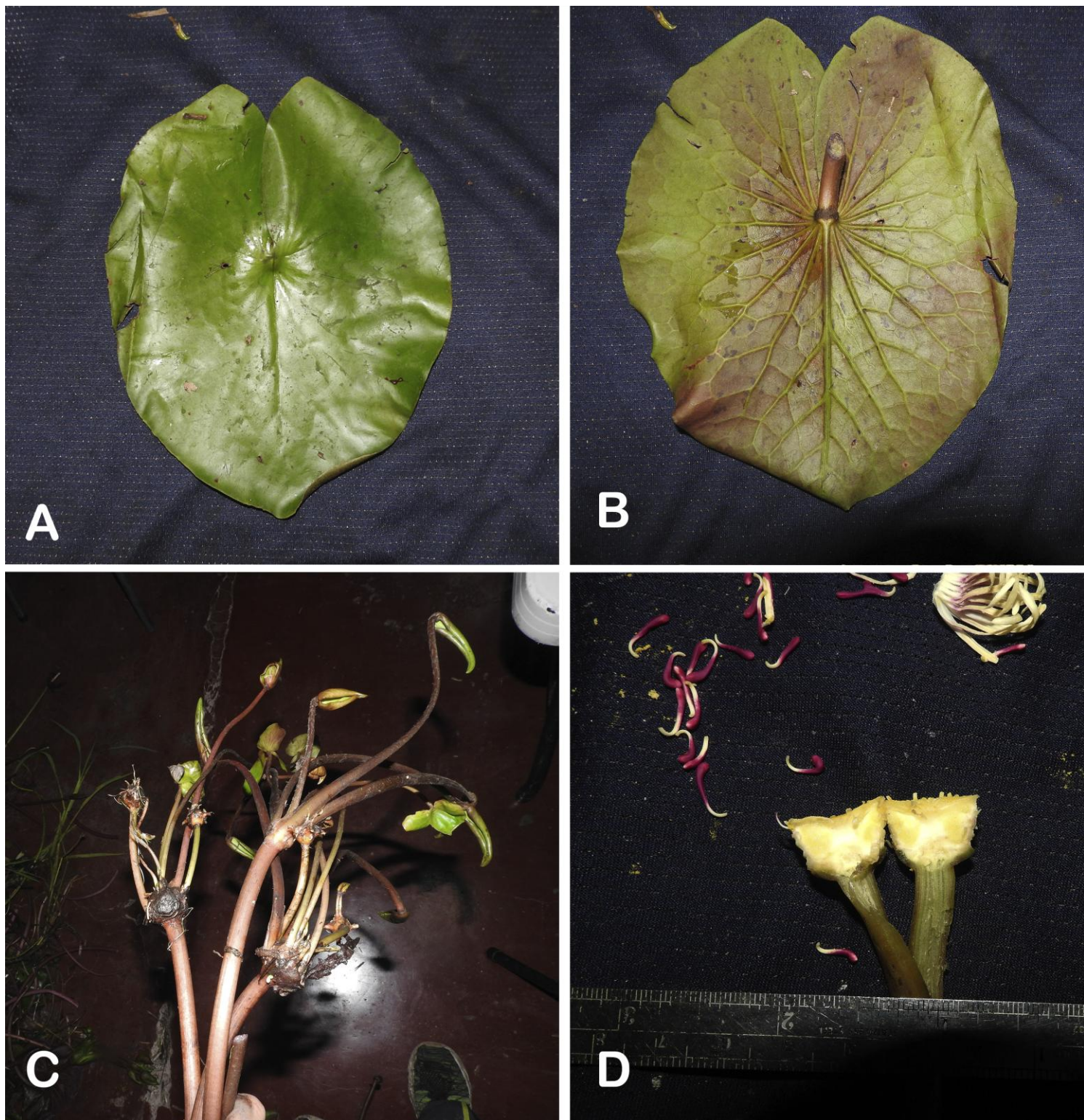


Figura 43 –Especie no identificada del subg. *Hydrocallis*. A-B. Haz y envés de la lámina foliar, evidenciando manchas que pueden estar en el envés. C. Turiones, evidenciando la formación de otros turiones en su extremidad o, incluso, de nuevas hojas. D. Corte longitudinal del gineceo con los apéndices estigmáticos removidos.

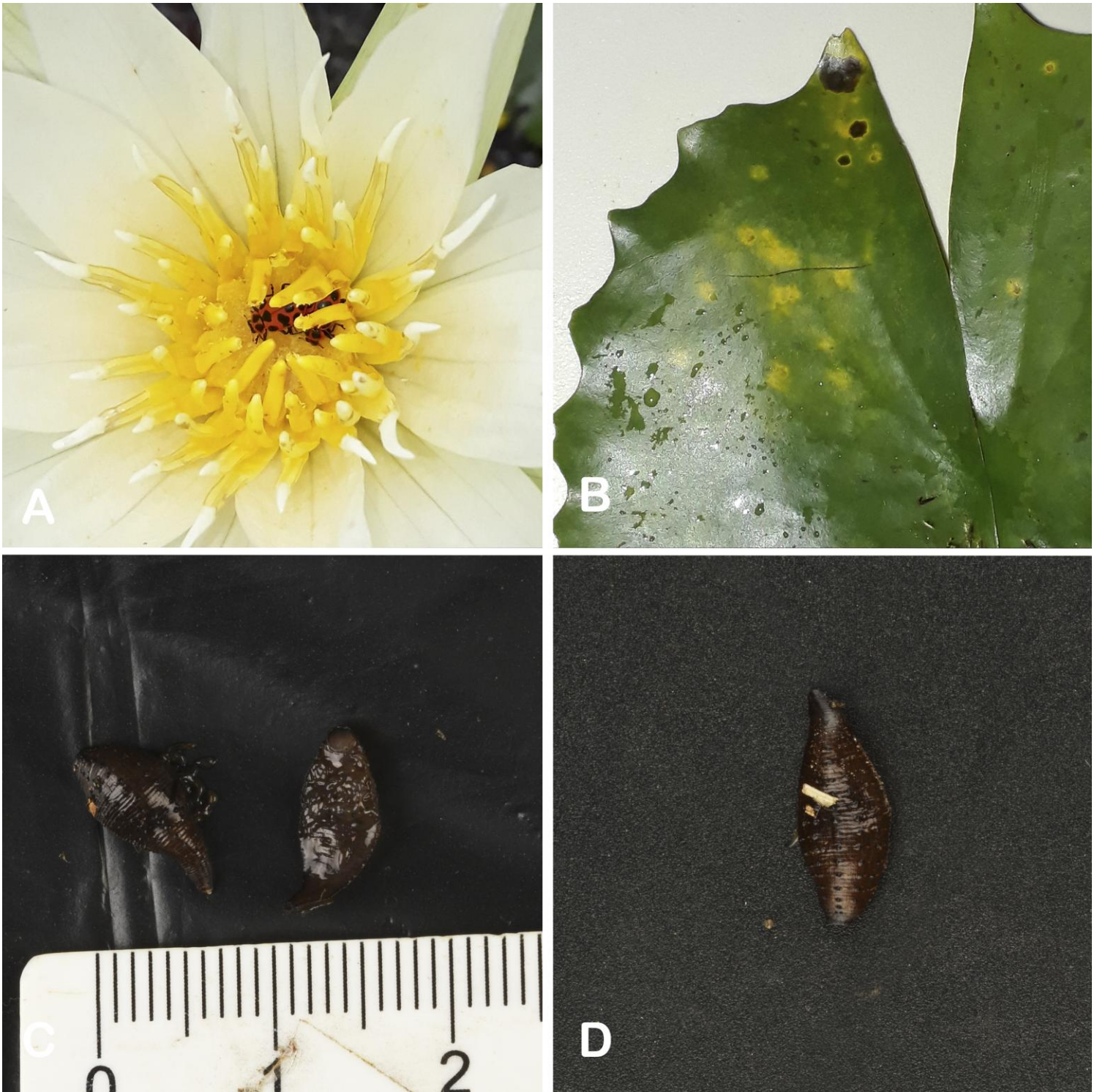


Figura 44 – A. Coleópteros no identificados visitando una flor de *N. pulchella*. B. hongo no identificado en una hoja de *N. pulchella*. C-D. Sanguijuelas no identificadas encontradas en las hojas de *N. cf capensis*.

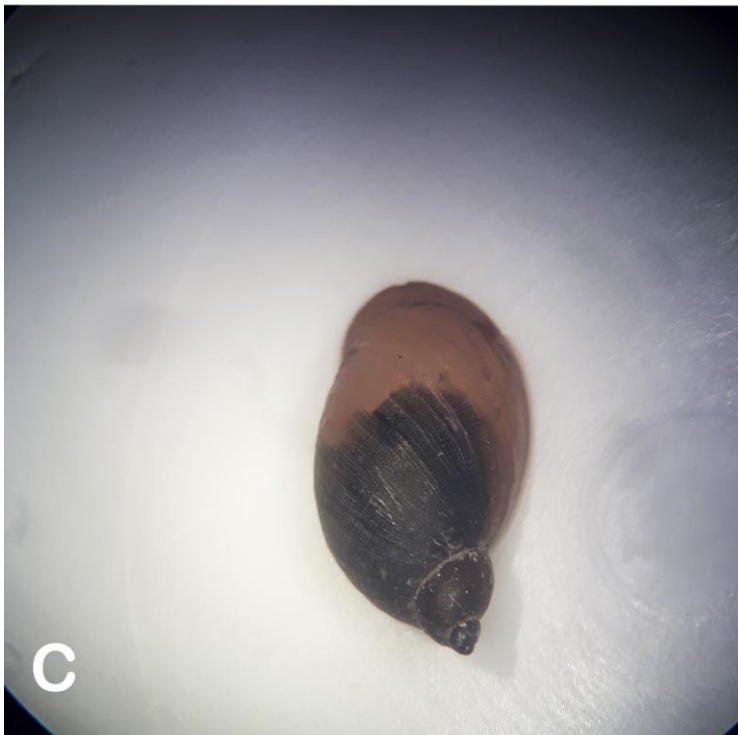
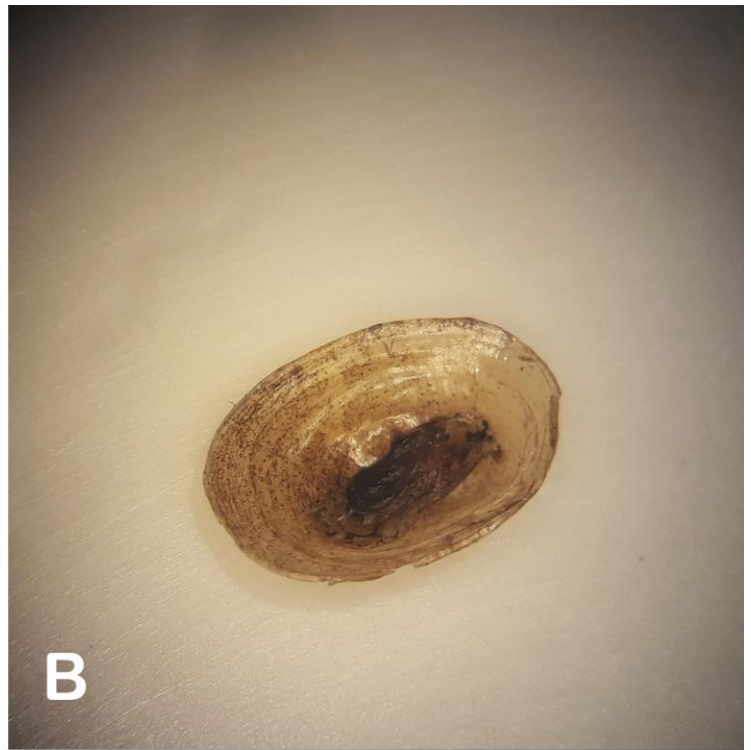


Figura 45 –Moluscos no identificados encontrados en *Nymphaea lotus*. A-B. Ancyliidae. C. *Lymnaeidae*. D. *Thiaridae*.

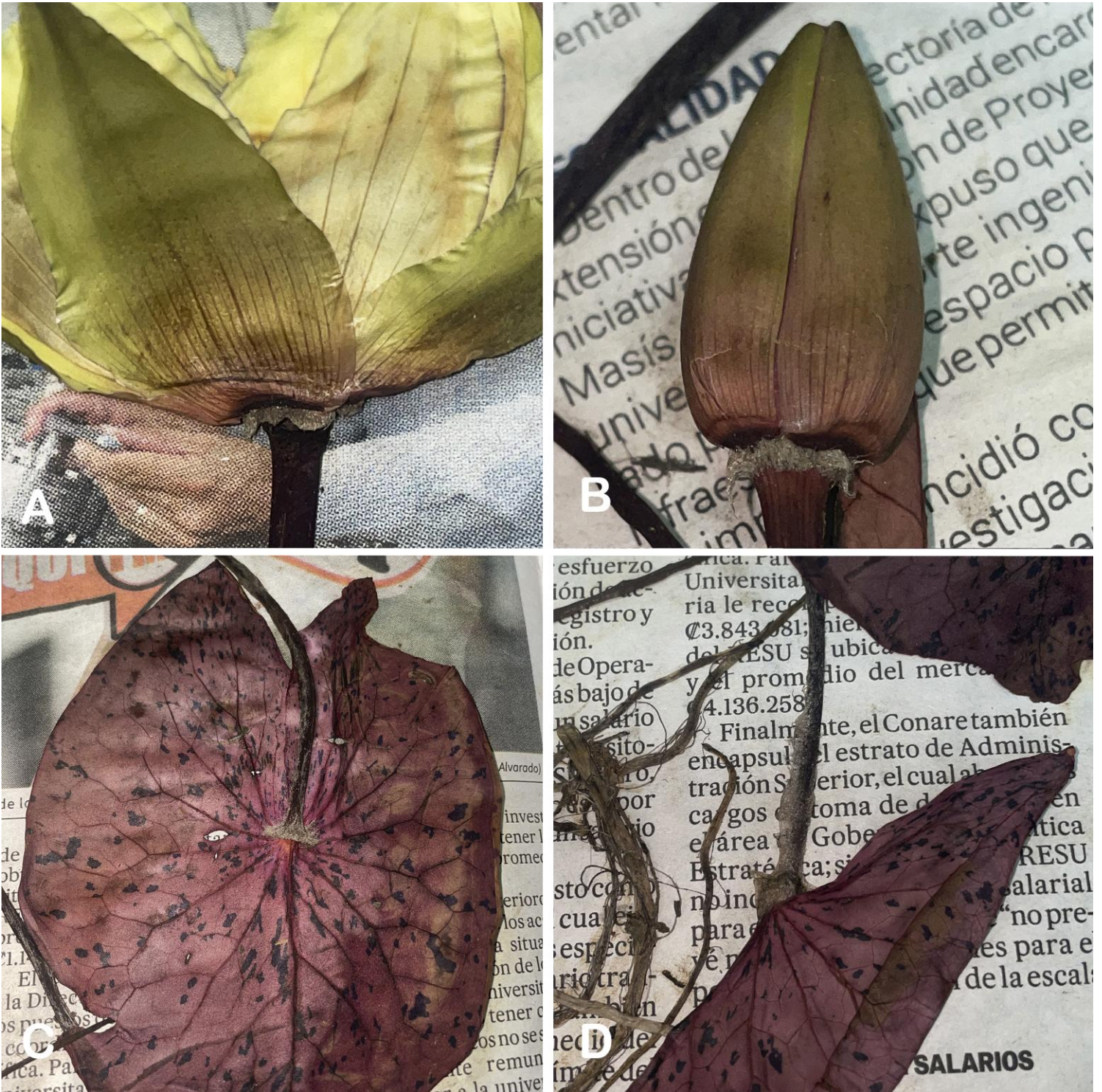


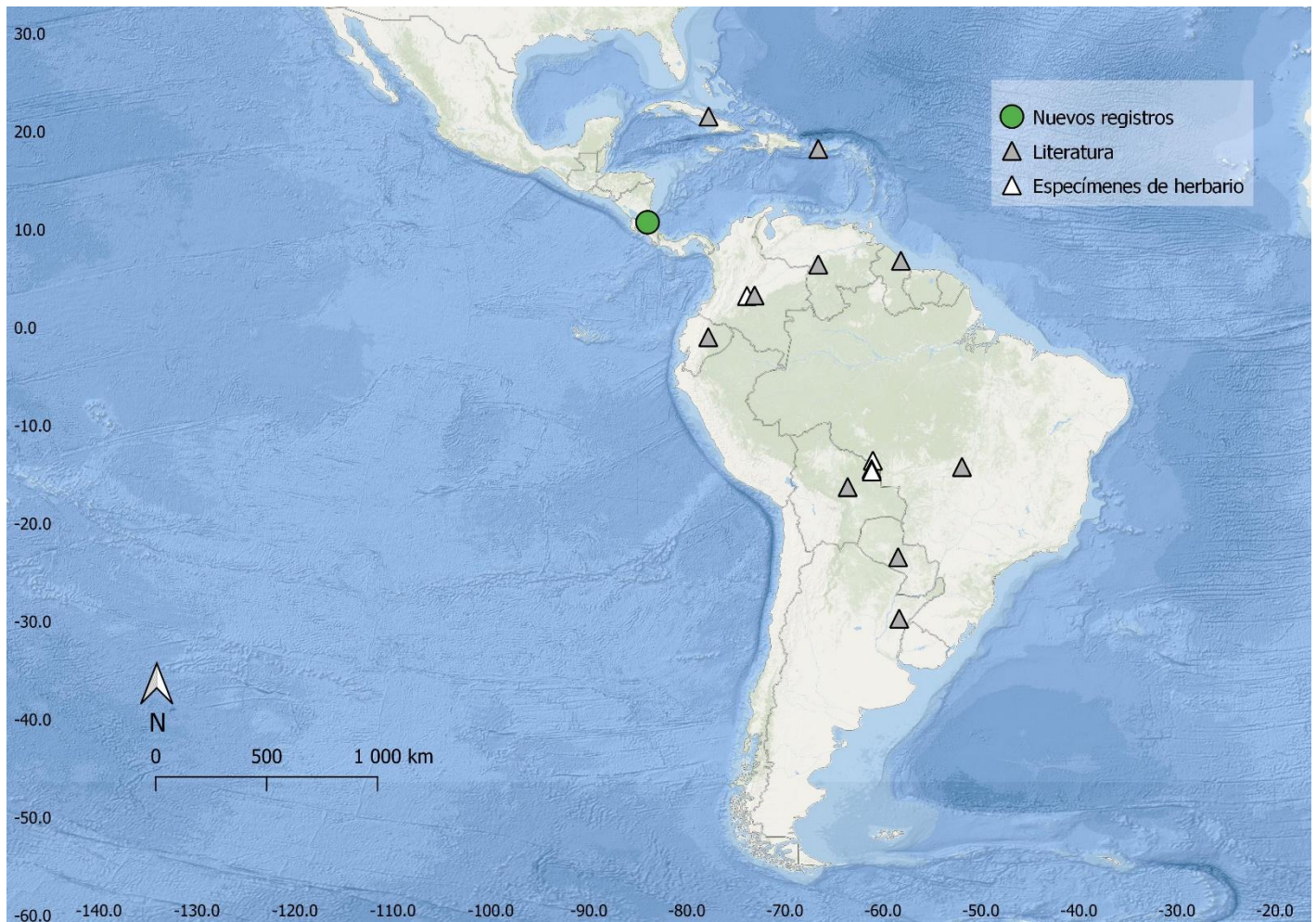
Figura 46 –Variación de la distribución de los tricomas en individuos de diferentes poblaciones de *Nymphaea amazonum* en Costa Rica. Limón, Siquirres, Laguna Bonilla. Bezerra-Silva, L. E. 085.

Localidades	2021	2022	2023
Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque		02/09; 11/11	08/03
Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE	29/08	19/10	
Finca Dos Lagunas, Siquirres.		19/10	
Finca Thiele, Alto de Alemania, La Suiza, Turrialba.		19/10	
Humedal Lagunas Lancaster, Cartago		19/10	
Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí			24-25-26-27/02
Los Chiles, Medio Queso, Alajuela.			17-18/08
Barra Del Colorado, Limón, Pococí		16-17-18/03	
Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste		17-18-19/09	
Centro Turístico Los Chocua-cos, Puntarenas		22/07; 23/07	28/04; 12/04
Paso Canoas, Puntarenas	17/09		
Sarapiquí, Heredia	26/01		
Cuajiniquil, Guanacaste	09/12		
Laguna Bonilla, Siquirres, Limón	31/05		
Laguna La Calavera	10/12		
Finca los Wilas, Santa Cecilia, La Cruz, Guanacaste	10/12		
Laguna Hule	25/02		
Hotel Laguna del Lagarto, Boca Tapada, Alajuela		30/04	

Cuadro 1 – Localidades y fechas de realización de giras en el periodo del 2021 al 2023.

*Las giras al inicio de 2021 fueron interrumpidas debido a la pandemia de COVID-19.

Apéndice 2: capítulo 2

Figura 47 – Distribución de *Utricularia breviscapa* por país en Latinoamérica.

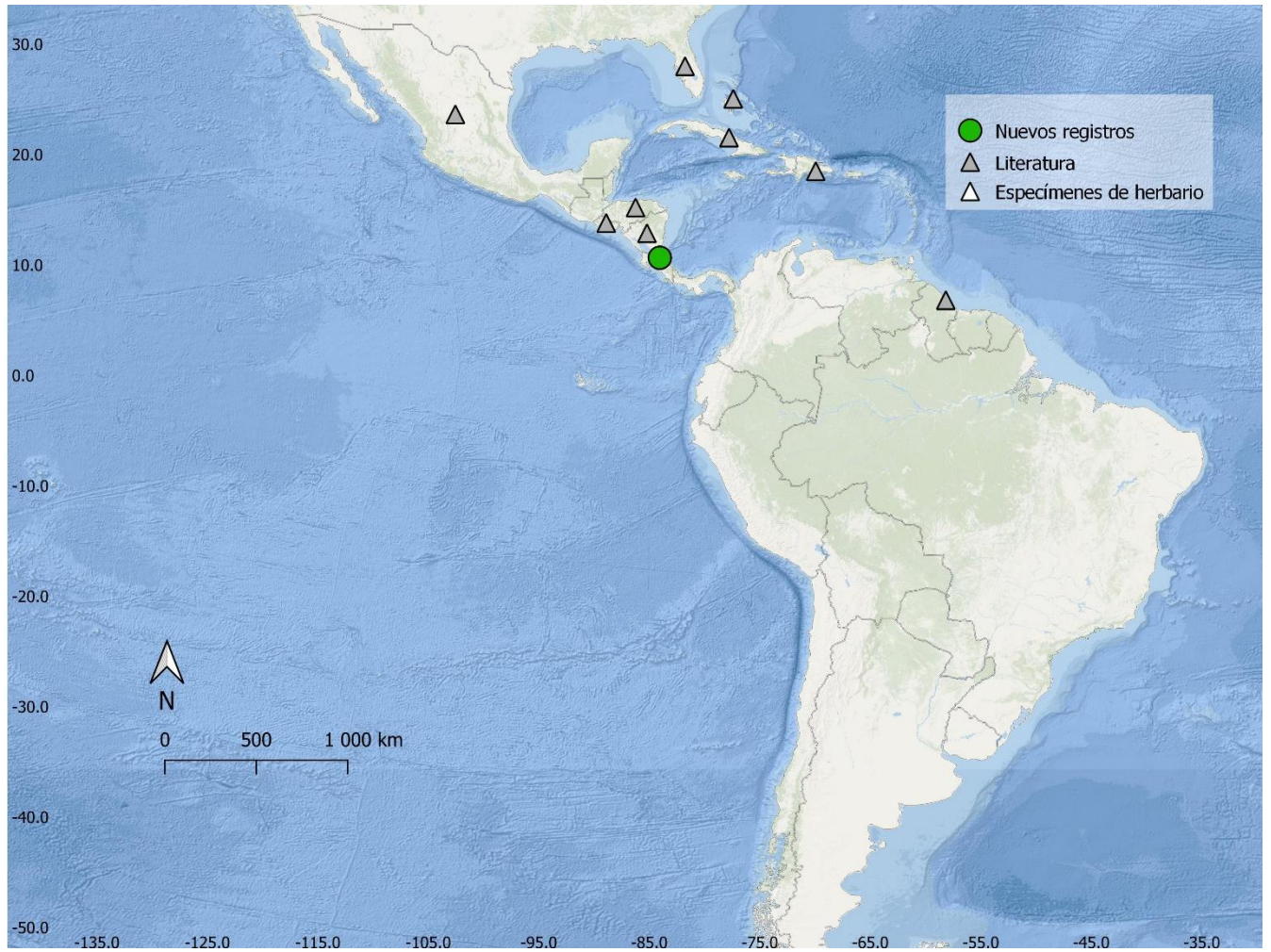


Figura 48 – Distribución de *Nymphaea odorata* por país en Latinoamérica.

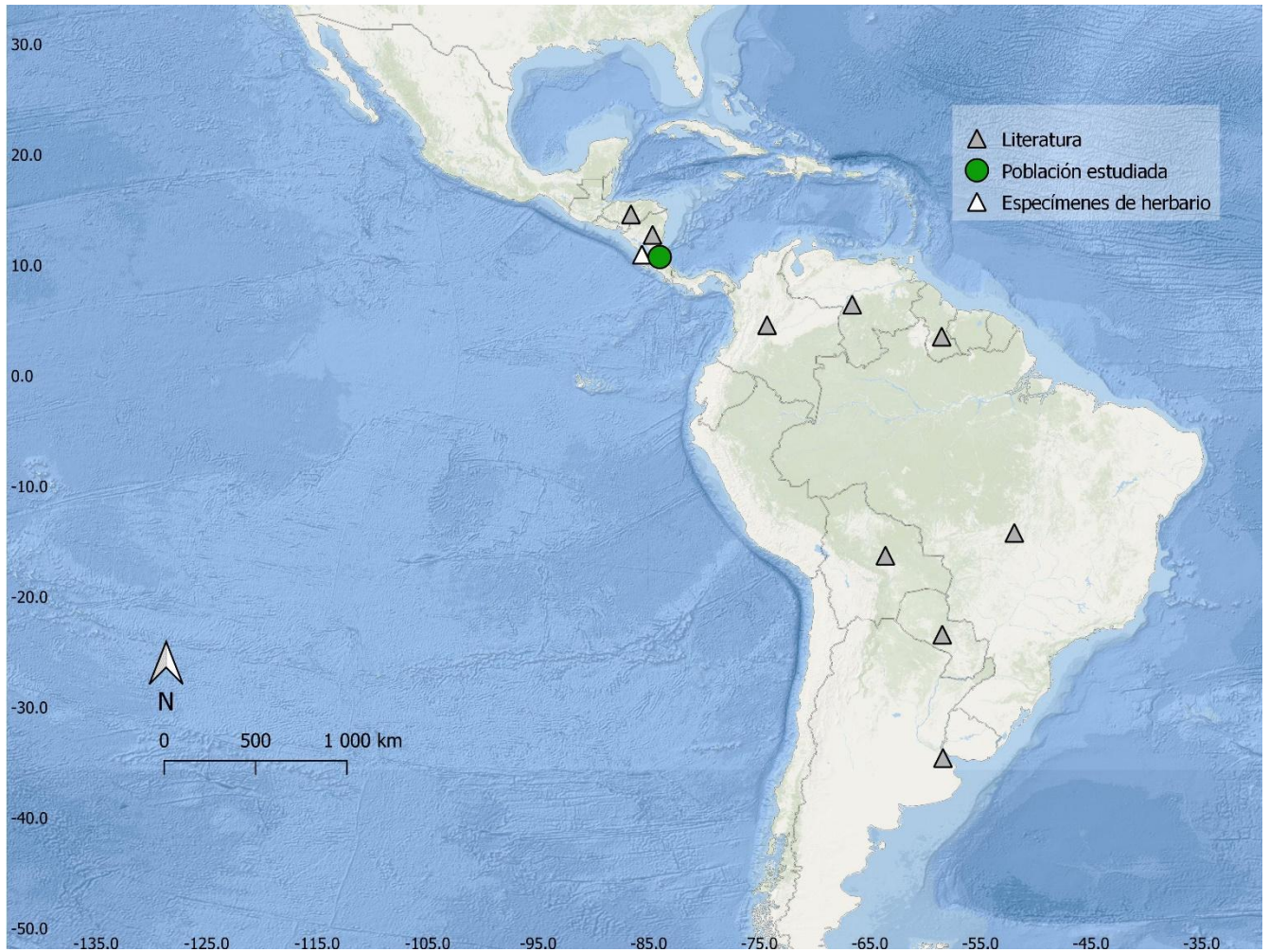


Figura 49 – Distribución de *Eleocharis confervoides* por país en Latinoamérica.

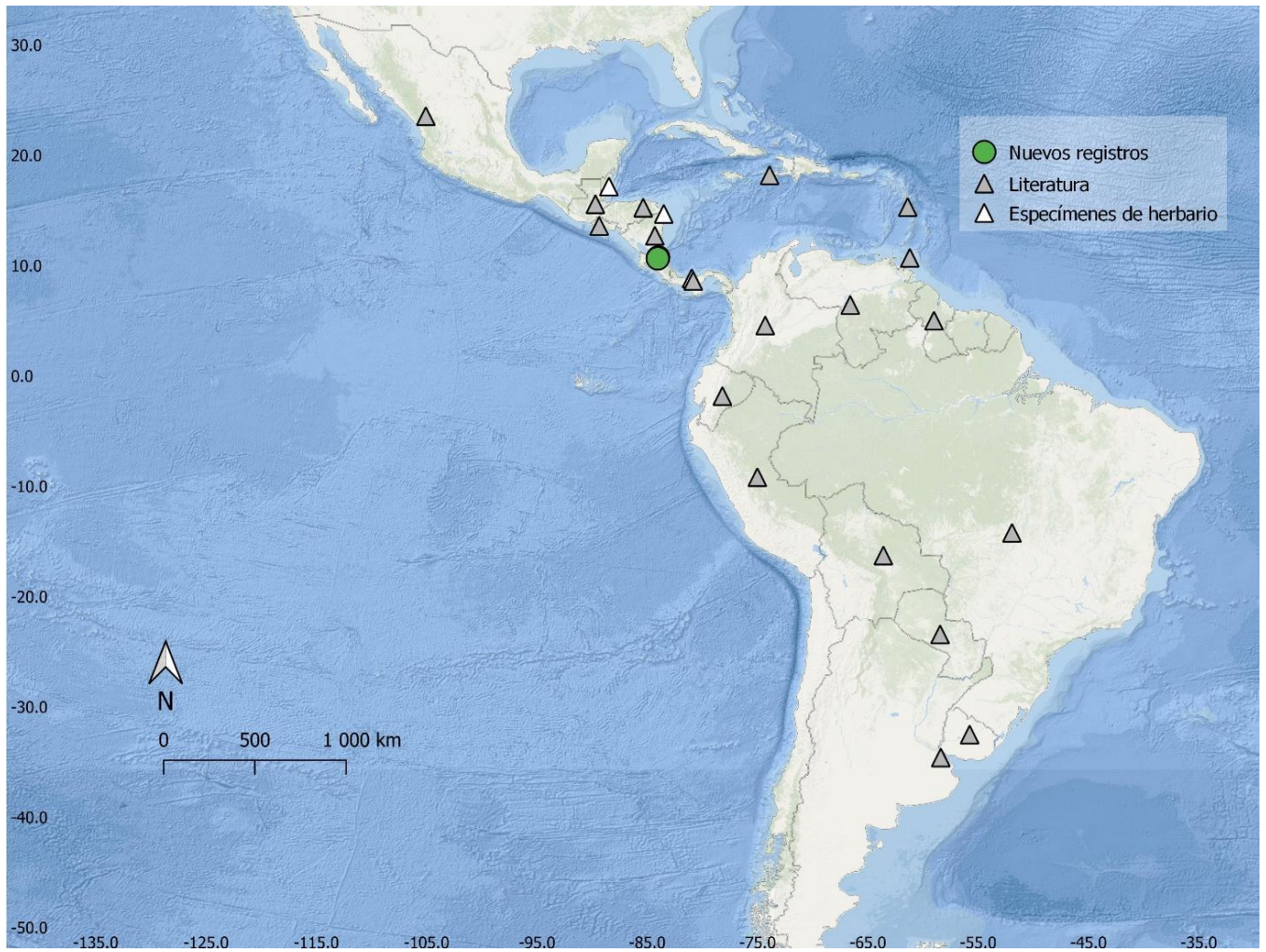


Figura 50 - Distribución de *Pseudolycopodiella meridionalis* por país en Latinoamérica.

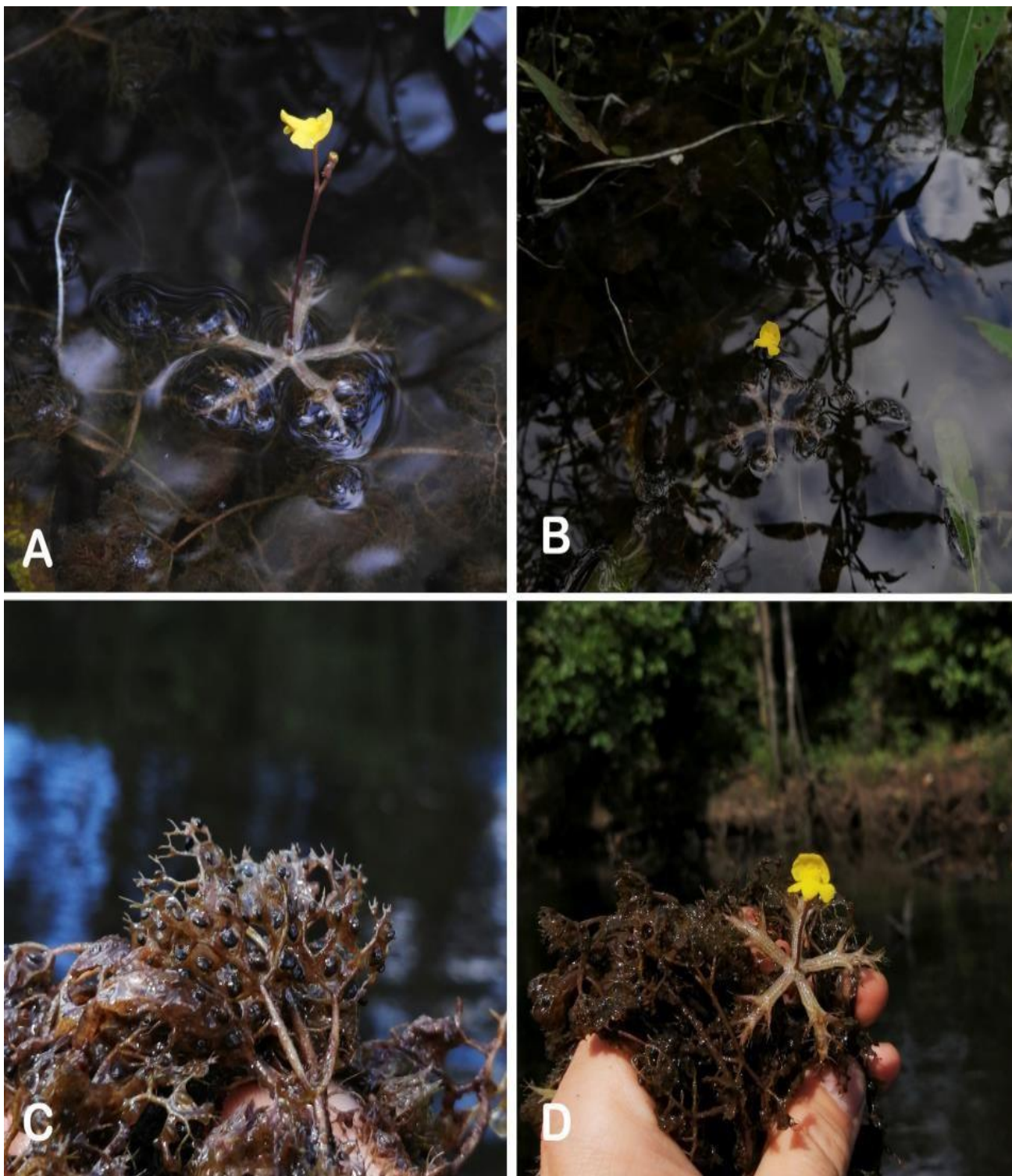


Figura 51 - *Utricularia breviscapa* – A-B. hábito. Planta en el ambiente en que fue registrada. Se notan claramente sus ramas flotantes y la inflorescencia que emerge del agua. C. Utrículos utilizados por la planta para captura de pequeños organismos acuáticos; D. Comparación de tamaño entre estructuras flotantes y sumergidas de una sola planta. Fotografías por Esteban Jiménez, RVSM, enero de 2021.

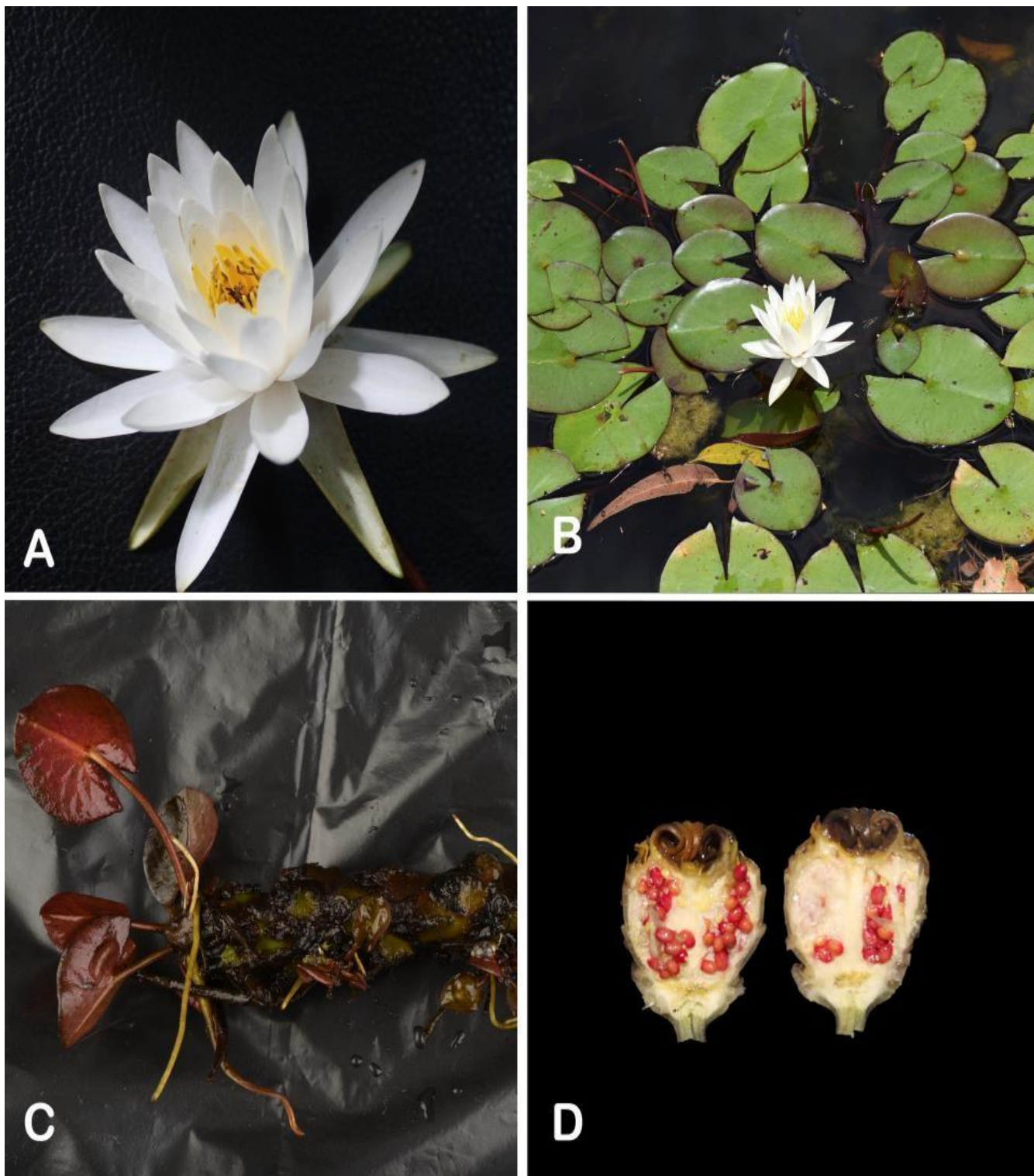


Figura 52 - *Nymphaea odorata* – A. Flor madura en antesis; B. Hábito, evidenciando la gran cantidad de hojas que puede llevar a tener una sola planta; C. Rizoma horizontal de gran longitud característico de la especie; D. Sección longitudinal del fruto con algunas semillas. Fotografías por Luiz Bezerra. Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo. Bezerra-Silva, L. E. 094.

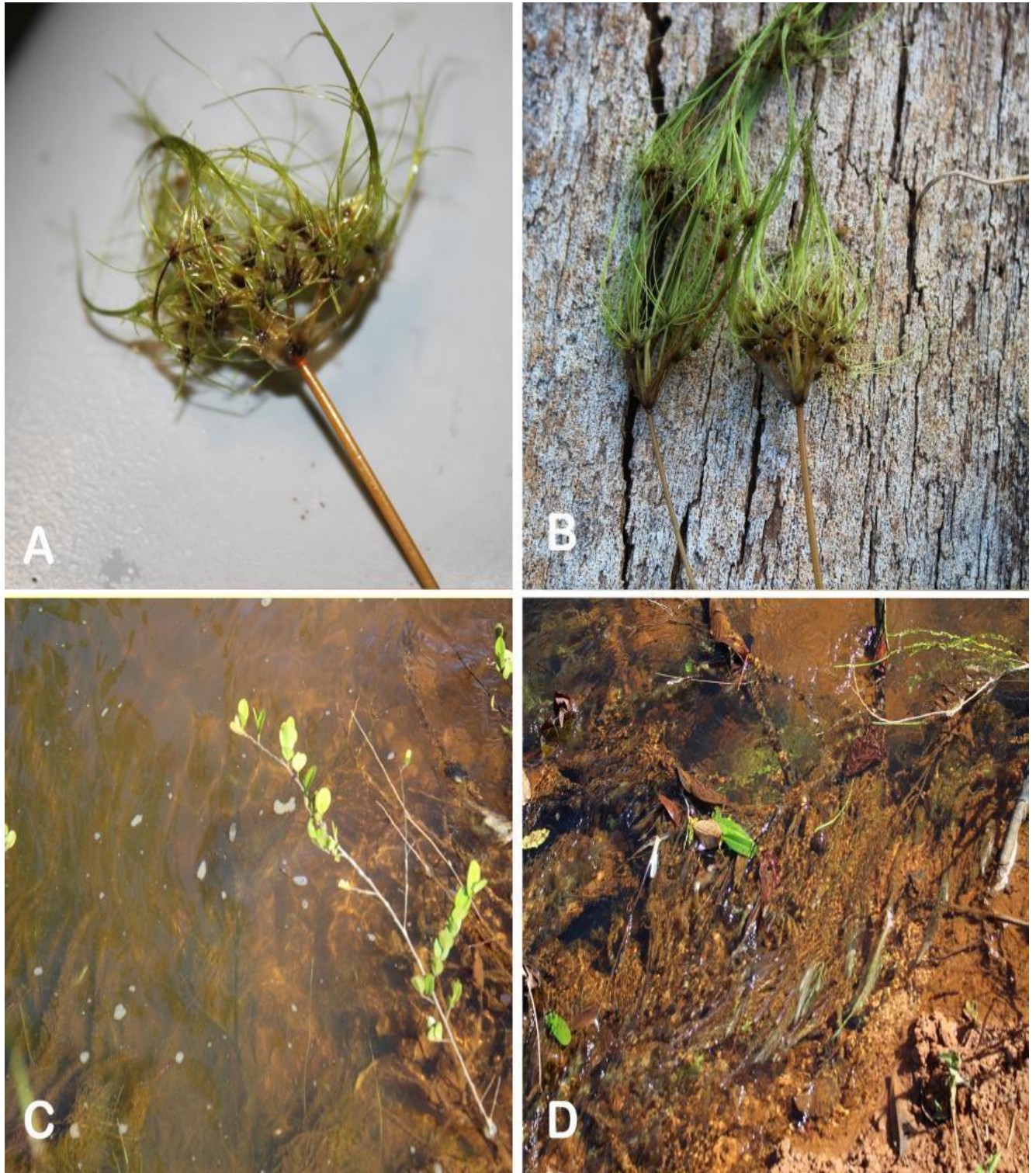


Figura 53 - *Eleocharis confervoides* – A-B. Vista detallada de las hojas filiformes agrupadas de *E. confervoides*. C-D. Plantas creciendo en el ambiente donde fueron recolectadas. Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo. Bezerra-Silva, L. E. 066.

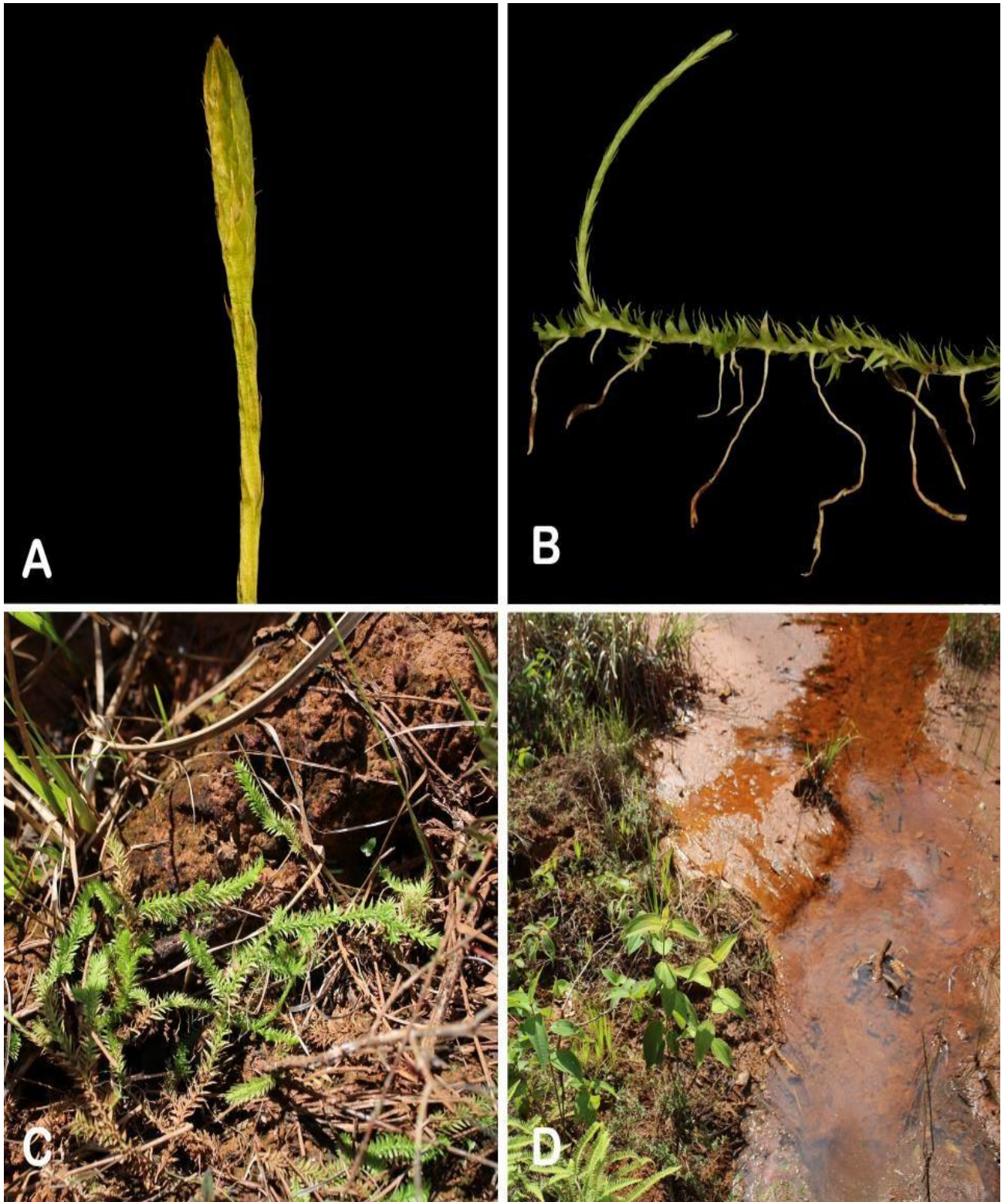


Figura 54 - *Pseudolycopodiella meridionalis* – A. Estróbilo. B. hábito, con las raíces que pueden crecer a un tamaño considerable; C-D. Planta en el ambiente en que fue registrada. Heredia, Sarapiquí, La Unión del Toro Amarillo. . Bezerra-Silva, L. E. 065.