

Artículo original

## La familia Marcgraviaceae en México

### The Marcgraviaceae family in Mexico

Diego Giraldo-Cañas

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia

#### Resumen

Se presenta el estudio morfológico y taxonómico de las especies de la familia neotropical Marcgraviaceae en México. Se incluyen las claves, los materiales tipo, los sinónimos, las descripciones, la distribución geográfica y ecológica, así como algunas fotografías y nombres populares. Se designan los lectotipos para *Marcgravia rectiflora* Triana & Planch. var. *brownei* Triana & Planch., *Marcgravia pittieri* Gilg y *Marcgravia tonduzii* Gilg. La familia está representada en México por tres géneros y ocho especies nativas. Por otra parte, se discuten variados aspectos sobre los tipos de hábito de crecimiento, el dimorfismo foliar, los tipos de inflorescencia y la verdadera naturaleza del fruto en esta familia.

**Palabras clave:** Ericales; Flora de México; Marcgraviaceae; Plantas neotropicales.

#### Abstract

A morphological and taxonomic treatment of the Mexican species from the Neotropical family Marcgraviaceae is provided, including keys, type specimens, synonyms, descriptions, ecological and geographic distribution, some photographs, and common names. The lectotypifications for *Marcgravia rectiflora* Triana & Planch. var. *brownei* Triana & Planch., *Marcgravia pittieri* Gilg, and *Marcgravia tonduzii* Gilg are given. A total of three genera and eight native species of this family are currently known in Mexico. Additionally, various aspects regarding growth habit, leaf dimorphism, types of inflorescence, and the true nature of the fruit in this family are discussed.

**Keywords:** Ericales; Flora of Mexico; Marcgraviaceae; Neotropical plants.

#### Introducción

La familia Marcgraviaceae Bercht. & J. Presl, de distribución neotropical, consta de ocho géneros y 138 especies (Giraldo-Cañas, 2018). Su distribución más septentrional la constituyen los estados de Campeche, Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Tabasco y Veracruz en México, mientras que la más austral corresponde a los estados de Paraná, Rio Grande do Sul y Santa Catarina en Brasil; también están presentes en el Caribe (tanto en las Antillas mayores como en las Antillas Menores), así como en algunas islas del Pacífico tropical americano de Colombia, Costa Rica y Panamá (Giraldo-Cañas, 2018). Los miembros de esta familia están representados por lianas o arbustos epífitos y hemiepífitos (raramente terrestres), que, por lo general, están restringidos a los bosques húmedos a pluviales entre el nivel del mar y los 3000 m de altitud (Giraldo-Cañas, 2018).

Las Marcgraviaceae son monofiléticas (Ward & Price, 2002), aunque desde el punto de vista molecular se las conoce poco. Actualmente, la familia está ubicada en el orden Ericales, principalmente relacionada con las Tetrameristaceae y las Balsaminaceae (Schönenberger *et al.*, 2005; Reveal & Chase, 2011; von Balthazar & Schönenberger, 2013; Christenhusz *et al.*, 2017). Estas familias comparten la presencia de rafidios de oxalato de calcio y de estructuras glandulares en hojas, pecíolos, sépalos o pétalos, y poseen flores hipoginas, estilo simplificado, estambres con filamentos aplanados dorsiventralmente,

**Citación:** Giraldo-Cañas D. La familia Marcgraviaceae en México. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(193):772-796, octubre-diciembre de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.3244>

**Editor:** Elizabeth Castañeda

**Correspondencia:**

Diego Giraldo-Cañas;  
dagiraldoc@unal.edu.co

**Recibido:** 3 de julio de 2025

**Aceptado:** 16 de septiembre de 2025

**Publicado en línea:** 14 de noviembre de 2025



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

frutos apiculados con estilo y estigma persistentes y semillas sin endospermo, entre otras características morfológicas y anatómicas (Ward & Price, 2002; Schöenberger *et al.*, 2005; Giraldo-Cañas, 2011a, 2018; von Balthazar & Schöenberger, 2013).

La familia se caracteriza principalmente por presentar dos tipos de nectarios, que, según la terminología de Schmid (1988), corresponden a nectarios extra-reproductivos laminales, es decir, glándulas laminales abaxiales (*glandulae hypophyllae* o *hypophyllous glands*) en el sentido de Weber (1956) y Ward & Price (2002), respectivamente, y nectarios reproductivos, los cuales corresponden a brácteas nectaríferas que pueden estar presentes en los pedicelos, en su base, en el raquis o en la base de la flor, y cuya posición, unida a la forma de la inflorescencia, entre otras características, define los límites genéricos (Giraldo-Cañas, 2018).

Aquí se presenta el tratamiento taxonómico de la familia en la flora mexicana, con el fin de seguir aportando al esclarecimiento taxonómico-nomenclatural, morfológico y biogeográfico de las Marcgraviaceae (Giraldo-Cañas, 2011a, 2011b, 2018, 2023; Giraldo-Cañas *et al.*, 2024). En este sentido, Palmas-Pérez *et al.* (2013) ya habían destacado la necesidad de producir un nuevo tratamiento taxonómico de esta familia en el contexto mexicano, con lo cual se contribuye al conocimiento de la rica flora de México, una de las más diversas del planeta (Villaseñor, 2016; Villaseñor & Meave, 2022).

## Materiales y métodos

El análisis morfológico y la concepción de este tratamiento se hicieron utilizando los métodos convencionales de la taxonomía y la sistemática biológicas (Cerón-Martínez, 2015; Sosef *et al.*, 2021). Se siguió el concepto morfológico de especie con base en los postulados expuestos en McDade (1995), Wiens & Servedio (2000) y Sosef *et al.* (2021). Se revisó la literatura concerniente a la familia Marcgraviaceae, haciendo énfasis en las descripciones, las ilustraciones y los protólogos de todos los binomios relacionados con ella, así como el análisis de numerosos materiales tipo y colecciones generales (herbarios BR, BRIT, COAH, COL, CR, F, GH, HOXA, HUA, HUT, INPA, JAUM, K, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MICH, MO, MOL, NY, QAP, QCA, QCNE, RB, RSA, SI, SP, US, USM, VEN, XAL). Los acrónimos de los herbarios son los propuestos por Thiers (2025). La terminología morfológica aplicada a las Marcgraviaceae se basa en Giraldo-Cañas (2011a, 2018), la terminología de los tipos de venación foliar en Moreno (1984), Font Quer (1993) y Gonçalves & Lorenzi (2007), y la definición de hemiepifitismo en Zott *et al.* (2021). Las fotografías son de Barry Hammel (MO, Saint Louis, Missouri, figuras 1 y 2), Federico Oviedo-Brenes (Organización de Estudios Tropicales OET, Ecos del Bosque, Costa Rica, figuras 3, 4A–D y 7), Marco Tschapka (University of Ulm, Alemania, figuras 4E y 5C), Klaus Mehltreter (INCOL, México, figura 5A), Dalila Frago Tejas (Revista Botanical Sciences-Sociedad Botánica de México, volumen 100, número especial de 2022, S14–S33) (México, figura 5B) y Lucio Lozada Pérez (UNAM, figura 6). Las categorías de riesgo de extinción no se estimaron aquí, pues ya fueron consideradas por Palmas-Pérez *et al.* (2013) para las Marcgraviaceae mexicanas.

## Resultados y discusión

**Hábitos de crecimiento.** En muchas descripciones de la familia Marcgraviaceae publicadas en diversas obras se menciona que hay árboles (Cronquist, 1981; Goldberg, 1986; Dressler, 2001, 2004a, 2004b; González & Betancur, 2013; Palmas-Pérez *et al.*, 2013; Christenhusz *et al.*, 2017; Mabberley, 2017), pero es necesario especificar que las Marcgraviaceae están representadas exclusivamente por lianas o arbustos que comúnmente son epífitos o hemiepífitos, muy raramente terrestres (Giraldo-Cañas, 2018).

**Dimorfismo foliar.** Heywood (1985) destacó que tanto en *Marcgravia* como en *Norantea* había dimorfismo foliar (las hojas de las ramas jóvenes estériles diferentes a las hojas de las ramas maduras y fértiles), pero aquí se debe aclarar que esta condición se presenta de manera exclusiva en *Marcgravia*.

**Tipos de inflorescencias.** Dressler (2004b) menciona que todas las inflorescencias en Marcgraviaceae son racemosas, pero en *Sarcopera* son verdaderas espigas, toda vez que sus flores son sésiles, en tanto que en la mayoría de las especies de *Marcgravia* son umbelas (Giraldo-Cañas, 2018). Por su parte González & Betancur (2013) señalan que las flores de esta familia descritas por ellos presentaban siete (7) sépalos, lo cual claramente es un craso error de interpretación morfológica, ya que en las Marcgraviaceae solo se presentan cuatro (en *Marcgravia*) o cinco sépalos (en los restantes siete géneros), error que, quizá, responda a haber considerado las dos bractéolas como sépalos.

**Naturaleza de los frutos en Marcgraviaceae.** En cuanto a los tipos de frutos presentes en la familia, ha habido muchas propuestas de denominación; por ejemplo, se ha sugerido llamarlos cápsulas loculicidas dehiscentes o indehiscentes (de Roon, 1970), frutos carnosos indehiscentes o parcialmente dehiscentes (Cronquist, 1981), frutos globosos o subglobosos con dehiscencia anómala (Utley, 1984), bayas o cápsulas dehiscentes (van Roosmalen, 1985), frutos globosos, carnosos o secos y a menudo indehiscentes (Heywood, 1985), bayas (Goldberg, 1986), cápsulas indehiscentes (*carcerulus*) (Spjut, 1994), cápsulas foraminicidas (Spjut, 1994), frutos globosos irregularmente dehiscentes (Utley, 2001), frutos capsulares (Dressler, 2004a), cápsulas loculicidas dehiscentes (Dressler, 2001, 2004b), abayados irregularmente dehiscentes o cápsulas loculicidas dehiscentes (Hald et al., 2002), abayados que se abren irregularmente (Hammel, 2007), cápsulas secas dehiscentes (González & Betancur, 2013) y bayas o cápsulas dehiscentes (Christenhusz et al., 2017).

Ante este espectro tan amplio de nombres, aquí se considera denominar los frutos, con base en sus características morfológicas y anatómicas reales, como bayas indehiscentes o con 1–4 rupturas irregulares por presión mecánica interna de la placenta cuando madura (“dehiscencia anomalocida”, *sensu* Moreno, 1984). Estas rupturas irregulares no corresponden a las fisuras o las hendiduras anatómicas, como las que presentan las verdaderas cápsulas (*sensu* Font Quer, 1993). Las bayas siempre son globosas, generalmente apiculadas (por persistencia del estilo y el estigma), además, con cáliz persistente y un mesocarpo usualmente coriáceo o raramente carnoso, mientras que el epicarpo es liso o tuberculado; por lo general, tienen numerosas semillas dispuestas en una placenta homogénea y frecuentemente jugosa, carnosa y roja o anaranjada. Por todo lo anterior, el tipo de fruto de la familia es una baya, originada, además, en un gineceo sincárpico y un ovario súpero.

**Glándulas laminales abaxiales.** Las glándulas laminales se hallan exclusivamente en la superficie abaxial de las hojas; son circulares a elípticas, algunas veces se encuentran levemente elevadas con relación a la lámina, distanciadas entre sí y distribuidas generalmente en filas submarginales a ambos extremos de la cara abaxial o, muy raramente, en forma aleatoria; su número varía enormemente por lámina y, ocasionalmente, están ausentes (Giraldo-Cañas, 2011a). Dichas glándulas podrían contribuir a la secreción de resinas o azúcares (véanse las referencias en Giraldo-Cañas, 2011a), aunque su verdadera función es desconocida (Metcalf & Chalk, 1950; Rudall, 2007). Dressler (2004a) y Rudall (2007) consideran que el exudado de azúcares de las glándulas laminales podría atraer hormigas durante el desarrollo temprano de las hojas, lo que las protegería de insectos fitófagos, ya que en su estado juvenil carecen de esclereidas. Gilg & Werdermann (1925) clasificaron estas glándulas como hidatodos, en tanto que Stevens (2025) las denominó domacios. Aquí se optó por denominarlas glándulas laminales abaxiales.

**Nectarios reproductivos extraflorales.** Los nectarios reproductivos corresponden a los nectarios nupciales extraflorales (*sensu* Schmid, 1988; Weberling, 1992) o recipientes nectaríferos ascidiiformes (*sensu* Font Quer, 1964). Son los que más llaman la atención por su gran tamaño, color, textura, variedad de formas y, principalmente, por su posición en la inflorescencia, lo que, con otras características, define los límites genéricos en esta familia (Giraldo-Cañas, 2018). Pueden ser tubulares, sacciformes, cilíndricos, clavados, cocleariformes, galeados, gibosos, subglobosos, ciatiformes, cimbiformes, cuculados,

cupuliformes, urceolados o ventricosos, y su tamaño varía mucho entre las especies. Además, son de gran importancia taxonómica en las Marcgraviaceae, toda vez que servirían como marcadores filogenéticos (Giraldo-Cañas, 2011a). Aquí se opta por denominarlos nectarios reproductivos extraflorales.

Es curioso que algunos de ellos pueden presentar en la porción opuesta al pedículo algunas rupturas ocasionadas por vertebrados (posiblemente aves) que actuarían como “ladrones de néctar” y no contribuirían con la polinización (obs. pers.). Esta condición solo la he visto en algunas especies de *Marcgravia*, lo cual concuerda con las observaciones de Thompson (2003) cuando señala que en tres de las especies de *Marcgravia* el colibrí *Heliodoxa jacula* es más un ladrón de néctar que un polinizador.

**Polinización.** En cuanto a la polinización, en algunas especies esta se realiza por medio de murciélagos, colibríes, chupamieles u otras aves tropicales, en tanto que otras son visitadas, y quizás polinizadas, por lagartos, abejas, avispa, mariposas, polillas y hormigas de los géneros *Camponotus* (Formicinae), *Cephalotes*, *Crematogaster* (Myrmicinae) y *Dolichoderus* (Dolichoderinae) (D. Giraldo-Cañas et al. 4409 (COL), que visitan las glándulas abaxiales laminales y los nectarios reproductivos extraflorales. También pueden polinizar chuchas, zarigüellas o rabipelados (*Didelphis marsupialis*, Didelphidae), en tanto que algunas especies, por ejemplo, *Marcgravia* spp., se autopolinizarían antes de la apertura de las flores (véanse las numerosas referencias en Giraldo-Cañas, 2011a).

## Tratamiento taxonómico

**Marcgraviaceae Bercht. & J. Presl**, *Prir. Rostlin* 218. 1820, *nom. cons.*

**Género tipo:** *Marcgravia* L.

Lianas o arbustos, raramente terrestres, más comúnmente epífitos o hemiepífitos, trepadores; tallos frecuentemente muy ramificados, generalmente robustos, sinuosos, escandentes, dimorfos solo en *Marcgravia* (tallos juveniles rastreros, adheridos al sustrato por medio de raíces adventicias, con hojas muy reducidas y adheridas al sustrato, y venación hifódroma; tallos adultos fértiles, escandentes, divergentes con respecto a los sustratos, con hojas bien desarrolladas); ramas péndulas, erectas, divergentes o patentes; cortezas estriadas o lisas, escamosas o no, frecuentemente lenticeladas; sin estípulas, sin resinas, sin látex, sin mucílagos. **Hojas** simples, alternas, dísticas (*Marcgravia*) o espiraladas (en los siete géneros restantes), dimorfas en *Marcgravia*, conspicuamente pecioladas, cortamente pecioladas o subsésiles, las hojas más jóvenes convolutas que encierran el extremo distal de las ramas; láminas enteras (raras veces diminutamente crenadas en algunas especies de *Marcgravia*), membranáceas, cartáceas a coriáceas, glabras, simétricas, muy raramente asimétricas, con el ápice rematando en una punta o un mucrón, el mucrón frecuentemente caduco, márgenes planas o ligeramente revolutas, esclereidas abundantes y muy diversas en formas; **glándulas laminales** (= nectarios extra-reproductivos laminales) presentes solo en la cara abaxial, muy variables en número y disposición, sólidas o poriformes, crateriformes, circulares a elípticas, a nivel de la lámina o ligeramente elevadas con respecto a la misma, distanciadas entre sí, generalmente dispuestas en filas submarginales (las glándulas laminales abaxiales muy raramente pueden estar ausentes); venación pinnada o broquidódroma, a menudo hifódroma (en una o en ambas caras), la vena media conspicua. **Inflorescencias** generalmente terminales, muy raramente laterales (condición solo observada en *Marcgravia stonei* y *Schwartzia jimenezii*), paucifloras a más comúnmente multifloras, laxas a más frecuentemente densas, horizontales, erectas o péndulas, espigas (*Sarcopera*), espiciformes, racemosas, umbeladas o umbeliformes (muy cortamente racemosas, pseudoumbelas), muy raramente están presentes en la porción proximal de la inflorescencia de 1–3 brácteas foliáceas no nectaríferas, con textura, color, forma y ornamento similar a las hojas de las ramas maduras, generalmente cóncavas; pedúnculo y raquis glabros o pubérulos, lisos, rugosos, estriados o sulcados, frecuentemente lenticelados; **nectarios reproductivos extraflorales** presentes (generalmente con colores llamativos para el ojo humano, desde verdes, blancos,

amarillos, anaranjados hasta rojos; secretores de néctares frecuentemente fragantes), de tamaño, número, disposición (unas veces ubicados en la base del cáliz, otras en los pedicelos o en el raquis) y formas muy variables (tubulares, sacciformes, cilíndricos, clavados, cocleariformes, galeados, gibosos, subglobosos, ciatiformes, cimbiformes, cocleariformes, cuculados, cupuliformes, urceolados, ventricosos), pediculados (pedículo conspicuo o apenas perceptible a inexistente), con dos aurículas opuestas y aladas en la mayoría de las especies de *Souroubea* y ausentes en los restantes siete géneros; lisos, rugosos, estriados o verruculosos, sólidos a más frecuentemente huecos; muy raramente algunos nectarios reproductivos pueden presentar una flor vestigial e, incluso, una flor completa y fértil en la porción terminal de la urna (esta condición solo se halla en algunos nectarios reproductivos de varias especies de *Marcgravia*); bractéolas 2 (muy raramente ausentes), sepaloideas, persistentes, subopuestas o alternas a más comúnmente opuestas, subyacentes al cáliz o alejadas de este, orbiculares, suborbiculares, ovadas, obtusas a menos frecuentemente emarginadas o deltoides, muy raramente apiculadas, generalmente carnosas y rugosas. **Flores** perfectas, actinomorfas, autógamas a raramente cleistógamas, protándricas o simultáneas, sésiles o poco a notoriamente pediceladas, erectas sobre los pedicelos o conspicuamente oblicuas a estos; cáliz dialisépalo, persistente, sépalos 4 (en *Marcgravia*) o cinco (en los restantes siete géneros), imbricados en dos series, quincunciales o decusados, delgados o carnosos, lisos, rugosos o papilosos, generalmente orbiculares, reflexos, ocasionalmente con las márgenes cartáceas o escariosas; pétalos 4 (en *Marcgravia*) o cinco (en los restantes siete géneros; raramente 3 o 6 en algunas especies de *Souroubea*), imbricados, reflexos, carnosos o coriáceos, ocasionalmente con las márgenes membranáceas, con venación visible o hifódroma, libres o parcial y proximalmente connatos e incluso totalmente connatos en una caliptra caduca en anthesis (esta última condición exclusiva de *Marcgravia*); androceo con estambres dispuestos en una o dos series, tres o cinco estambres por flor en *Ruyschia* y *Souroubea* (muy raramente cuatro en *Souroubea loczyi*), cinco en *Schwartzia jimenezii*, más comúnmente en mayor número [6–80 (–120) en los demás géneros], filamentos libres o proximalmente connatos o adnatos en la base de los pétalos, filiformes, triangulares, lineares a generalmente planos, lisos o verruculosos, anteras dítecas, introrsas, longitudinalmente dehiscentes, basifijas, sub-basifijas a sagitadas o subcordatas, falcadas, triangulares, lineares, ovadas a oblongas; granos de polen tricolporados (colpos cortos), prolato-esferoidales, oblato-esferoidales a esferoidales, exina semitectada y microrreticulada; gineceo sincárpico; ovario súpero, ovado, globoso, turbinado, cónico o piriforme, liso, rugoso, estriado o acostillado, completa o incompletamente 2–20-locular, los lóculos de disposición ascendente u horizontal, placentación parietal (la placenta introducida en los lóculos), óvulos anátropos, tenuinucelados, bitegumentados, escasos a numerosos; estilo 1, apenas perceptible a cónico o cilíndrico; estigma seco, sésil o subsésil, mamiforme, radiado, lobulado, capitado o umbonado, de superficie rugosa a levemente plegada y no papilosa. **Frutos** en bayas, indehiscentes o con 1–4 rupturas irregulares por presión mecánica interna (dehiscencia anomalícida), globosas, generalmente apiculadas (por persistencia del estilo y el estigma), con cáliz y estigma persistentes, mesocarpo generalmente coriáceo, raramente carnosos, epicarpo liso o tuberculado; semillas curvas, reniformes, semilunares, falcadas, ovoides, elípticas u oblongas, translúcidas, amarillentas, rojas, purpúreas o cobrizas a más comúnmente negras, brillantes, reticuladas, funículo muy corto, endosperma craso con embrión curvo y eje alargado, cotiledones cortos y plano-convexos; semillas escasas a más frecuentemente numerosas, dispuestas en una placenta frecuentemente jugosa, dulce y roja o anaranjada.

**Etimología.** El nombre de esta familia se le adjudicó en honor al naturalista y astrónomo alemán Georg Marggraf (también escrito como Marcgrave o Markgraf; 1610–1644), conocido por sus viajes en Brasil (*Christenhusz et al.*, 2017).

**Distribución y composición.** La familia es neotropical y se distribuye desde el centro de México hasta Bolivia y el sur de Brasil, en algunas islas del Pacífico tropical americano de Colombia, Costa Rica y Panamá, así como en las islas del Caribe, tanto en las Antillas

Mayores como en las Antillas Menores, siendo Colombia, Brasil, Ecuador y Perú los países con la mayor riqueza (con 57, 39, 36 y 31 especies, respectivamente) (**Giraldo-Cañas, 2018**); la riqueza específica de esta familia se reduce a medida que se asciende latitudinalmente, y su número va disminuyendo en Mesoamérica y México así: Costa Rica (con 29 spp.), Panamá (24), Nicaragua (10), Guatemala (9), Honduras (8), México (8), Belice (7) y El Salvador (1) (**Giraldo-Cañas, 2018**). Se reconocen ocho géneros de esta familia (**Giraldo-Cañas, 2018**) y 138 especies (**Giraldo-Cañas, 2023; Giraldo-Cañas et al., 2024**), de los cuales tres géneros y ocho especies se han registrado en México, aunque ninguna es endémica del territorio mexicano. No obstante, se espera que el número de Marcgraviaceae en México aumente un poco más cuando haya más inventarios florísticos, principalmente en el estado de Chiapas (**Palmas-Pérez et al., 2013**). Cabe destacar que **Utley (1976)** había registrado cinco especies en la flora mexicana. Las Marcgraviaceae se encuentran más diversificadas en las tierras bajas y medias (0–1500 metros de altitud), aunque unas pocas especies se pueden hallar entre los 2500 y los 3000 m, siendo su principal centro de diversidad el noroeste de Sudamérica (Colombia, Ecuador y Perú), seguido por Brasil. Por otra parte, muchas especies de esta familia exhiben densidades poblacionales muy bajas (**Giraldo-Cañas, 2011a**), lo que implica que sus polinizadores se movilizan y desplazan a distancias muy grandes o amplias (**Simon et al., 2011**).

#### Clave para reconocer los géneros de Marcgraviaceae presentes en México

1. Hojas dísticas; nectarios reproductivos extraflorales dispuestos de manera independiente de las flores; cáliz tetrámero; pétalos connatos totalmente en una caliptra caduca; más de 18 estambres por flor..... **Marcgravia**

1'. Hojas espiraladas; nectarios reproductivos extraflorales ubicados en la base del cáliz o muy próximos a esta; cáliz pentámero; pétalos libres o cortamente connatos en su porción proximal; estambres 3 o 5 por flor (muy raramente 4).

2. Ovario 2-locular; nectarios reproductivos extraflorales semiglobosos a gibosos con la urna sólida; láminas foliares con venación hifódroma..... **Ruyschia**

2'. Ovario 3–5-locular; nectarios reproductivos extraflorales cilíndricos a tubulares con la urna hueca; láminas foliares con venación conspicua..... **Souroubea**

**Marcgravia L.**, Sp. Pl. 1: 503. 1753.

**Especie tipo:** *Marcgravia umbellata* L. (*non Marcgravia umbellata* Griseb.).

Arbustos lianescentes a más comúnmente lianas, terrestres, epífitas o hemiepífitas, trepadoras; ramas dimorfas (los tallos juveniles rastreros, adheridos al sustrato por medio de raíces adventicias, con hojas dísticas sésiles muy reducidas y adheridas al sustrato, la venación hifódroma; tallos adultos fértiles, escandentes, divergentes con respecto a los sustratos, con hojas dísticas pecioladas o subsésiles y bien desarrolladas); corteza frecuentemente lenticelada, las lenticelas variables en forma, distribución y densidad. Hojas dísticas; láminas enteras a raras veces diminutamente crenadas; con glándulas laminales abaxiales muy variables en número, posición y forma, sólidas o poriformes; venación conspicua o hifódroma en una o en ambas caras. Inflorescencias terminales (raramente laterales, condición solo observada en *Marcgravia stonei*), umbeladas, raras veces cortamente racemosas, péndulas (raras veces ligeramente horizontales), densas, ocasionalmente con algunas brácteas foliáceas no nectaríferas, cóncavas, similares en textura, color y forma a las hojas de las ramas adultas; raquis frecuentemente lenticelado, glabro o pubescente, en su extremo distal generalmente claviforme; nectarios reproductivos extraflorales muy desarrollados, conspicuos, apicales y dispuestos en pedicelos independientes de las flores fértiles y que salen del centro distal de la inflorescencia, ocasionalmente con rudimentos florales (una flor vestigial en la porción terminal de la urna del nectario) o muy raramente con alguna flor completa, los nectarios reproductivos extraflorales muy diversos en tamaños, formas, colores, ornamentos y número, corta a largamente pediculados; bractéolas muy cercanas o subyacentes al cáliz, muy raramente ausentes. Flores conspicuamente pediceladas, los pedicelos glabros o pubescentes, frecuentemente lisos, rugosos, lenticelados o papilosos-verrucosos; inserción de la flor al pedicelo erecta en el mismo plano, oblicua o

perpendicular; sépalos 4, decusados; pétalos 4, connatos en toda su extensión y constituyendo una caliptra caduca en antesis; estambres 6–65, filamentos libres, filiformes, aplanados, anteras basifijas, cordadas, subsagitadas, sagitadas, lineares, ovadas a triangulares; ovario 3–20-ocular, óvulos numerosos por lóculo; estilo apenas perceptible o de hasta algunos pocos mm de largo; estigma capitado a umbonado. Frutos en bayas, indehiscuentes o con rupturas irregulares por presión mecánica interna (dehiscencia anómala), globosas, de textura lisa a más comúnmente tuberculada, ligera a conspicuamente apiculadas; semillas reticuladas, translúcidas, cobrizas, rojas, purpúreas a más comúnmente negras, brillantes, numerosas, inmersas en una pulpa generalmente roja y carnosa.

**Distribución y composición.** Este género se distribuye desde México hasta Bolivia y el sur de Brasil, así como en las islas del Caribe, tanto en las Antillas Mayores como en las Antillas Menores; también se le ha encontrado en algunas islas del Pacífico tropical americano de Colombia, Costa Rica y Panamá. De *Marcgravia* se han registrado cinco especies en México (Giraldo-Cañas, 2018).

**Comentarios.** *Marcgravia* L., con 64 especies, es el género más diversificado de la familia (Giraldo-Cañas, 2018) y el más complejo desde el punto de vista morfológico y taxonómico-nomenclatural. Es el único género en la familia que presenta ramas dimorfas, ya que los tallos juveniles (estériles) son rastreros, adheridos al sustrato por medio de raíces adventicias, con hojas muy reducidas y adheridas al sustrato y con venación hifódroma, razón por la cual se confunden con algunas Araceae trepadoras (e. g. *Monstera* Adans. y *Philodendron* Schott), en tanto que los tallos adultos (fértils) son escandentes, divergentes con respecto a los sustratos, con hojas bien desarrolladas e inflorescencias generalmente péndulas (Giraldo-Cañas, 2011a).

La presencia de heterofilia, la contracción del raquis de la inflorescencia, la diferenciación entre flores fértiles y estériles o atrofiadas, los pétalos completamente fusionados entre sí, que constituyen una caliptra caduca en antesis, el gran número de estambres por flor (hasta 65 estambres), un mayor número de lóculos por ovario (3–20-ocular), la reducción del número de sépalos (4) y de pétalos (4), el sistema de polinización por vertebrados (principalmente murciélagos y aves), así como la anatomía más especializada de la madera, sugieren que *Marcgravia* es el género más avanzado entre las Marcgraviaceae (Delpino, 1869; Dressler, 2004a; Giraldo-Cañas, 2011a, 2018), además de ser el más rico en especies y el de más amplia distribución geográfica (Giraldo-Cañas, 2018).

*Marcgravia* está dividido en dos subgéneros, *M.* subgénero *Marcgravia* (= *M.* subgénero *Plagiothalamium* Wittm., en el cual las flores son oblicuas con relación a los pedicelos) y *M.* subgénero *Orthothalamium* Delpino (en el que las flores se disponen de manera erecta sobre los pedicelos) (Dressler, 2004b).

**Nota.** Dado que no se conocen las ramas juveniles ni sus hojas para todas las especies de *Marcgravia*, en las descripciones de las especies tratadas que aquí se presentan solo se mencionan las características de las hojas de las ramas adultas.

### Clave para reconocer las especies de *Marcgravia* presentes en México

1. Inflorescencias racemosas.
2. Flores erectas sobre los pedicelos..... *M. mexicana*
- 2'. Flores oblicuas sobre los pedicelos
3. Raquis de 6–10 cm de largo; nectarios reproductivos extraflorales galeados, comprimidos lateralmente, de color rojo intenso o anaranjados; 18–25 estambres; venación foliar conspicua en ambas caras..... *M. stonei*
- 3'. Raquis de 1,7–2,2 cm de largo; nectarios reproductivos extraflorales tubulares-sacciformes, de color verde intenso; 12–14 estambres; venación foliar hifódroma en la haz, apenas perceptible en el envés..... *M. pittieri*
- 1'. Inflorescencias en umbelas
4. Flores erectas sobre los pedicelos; nectarios reproductivos extraflorales tubulares-sacciformes, cortamente pediculados, el pedículo de 0,2–0,6 cm de largo; venación hifódroma o apenas perceptible..... *M. brownei*

4°. Flores oblicuas sobre los pedicelos; nectarios reproductivos extraflorales cocleariformes-galeiformes, conspicuamente pediculados, el pedículo de 1,5–4,0 cm de largo; venación conspicua en ambas caras..... *M. nepenthoides*

*Marcgravia brownei* (Triana & Planch.) Krug & Urb., Symb. Antill. 1: 367. 1899. *Marcgravia rectiflora* Triana & Planch. var. *brownei* Triana & Planch., Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 4. 17: 365. 1862. **Sintipo:** Jamaica. Sin localidad, sin fecha, *Purdie s. nro.* [BM! (pro parte), K!, MPU!]. **Lectotipo** (aquí designado): Jamaica. Sin localidad, sin fecha, *Purdie s. nro.* [MPU-013920!; isolecotipos: BM! (pro parte), K-000528238!] (**Figura 1**).



**Figura 1.** *Marcgravia brownei* (Triana & Planch.) Krug & Urb. A. y B. Hábito (nótese los tallos ramificados y las hojas dísticas). C. Inflorescencia con flores en anthesis (nótese que ésta es péndula y que los nectarios reproductivos extraflorales están ubicados en el extremo distal de la inflorescencia y carecen de flores fértiles). D. y E. Inflorescencias en preanthesis (nótese que la caliptra aún persiste en las flores). F., G., H. e I. Infrutescencias y sus detalles (nótese en F. que la dehiscencia es anómala, ya que la ruptura es por presión mecánica y no por fisuras o hendiduras regulares anatómicas).

*Marcgravia ampulligera* Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 27: 319. 1940. **Tipo:** Panamá. Chiriquí. Trail from Paso Ancho to Monte Lirio, upper valley of Río Chiriquí Viejo, 1500–2000 m, 16 enero 1939, *P. H. Allen 1488* (holotipo: MO!; isotipos: NY!, US!).

*Marcgravia fosbergiana* J. Ewan, Nat. Hist. Misc. 88: 2–4 . 1951. **Tipo:** Colombia. Nariño. Río San Juan at pueblo of San Antonio, 1370 m, 3 septiembre 1944, *J. A. Ewan 16053* (holotipo: US!; isotipos: BM!, NO!).

Lianas terrestres, epífitas o hemiepífitas; ramas adultas con tallos profusamente ramificados, angulosos a cilíndricos, lenticelados. Hojas subsésiles a cortamente pecioladas, el pecíolo de 0,1–0,5 × 0,2–0,3 cm, acanalado; láminas oblongas a lanceoladas, coriáceas, de 6,2–14,0 (15) × 2,0–5,5 cm, asimétricas, agudas, atenuadas a subredondeadas proximalmente, agudas a acuminadas distalmente; vena media conspicua, venación secundaria hifódroma en ambas caras o apenas perceptible en la haz en materiales deshidratados; glándulas laminales conspicuas, numerosas, submarginales, poriformes, dispuestas en filas diagonales. Inflorescencias terminales, péndulas, pedúnculo lenticelado-tuberculado, umbelas, (7) 12–25 (35) flores por inflorescencia; nectarios reproductivos extraflorales (2) 3–7 por inflorescencia, tubulares-sacciformes, verdes, algunas veces con tintes castaños o violáceos, levemente arqueados, ensanchados conspicuamente en su extremo distal, pediculados (el pedicelo de 0,2–0,6 cm de largo), urna claviforme, de 2,4–4,5 × 0,5–0,9 cm, el orificio redondeado y apiculado, muy raramente algunos nectarios reproductivos pueden presentar una flor vestigial en la porción terminal de la urna; bractéolas triangulares, ovadas a suborbiculares, de 2–3 × ca. 2 mm. Flores erectas sobre los pedicelos, pedicelos reflexos a usualmente patentes, conspicuamente tuberculados, (3) 3,7–5,2 (5,8) cm de largo; sépalos suborbiculares, 4,0–5,2 × 7,0–8,0 mm; caliptra cónica-ovada, (10) 12–14 (16) × 7–8 mm; estambres 18–35, filamentos filiformes, aplanados, sinuosos en antesis, blancos, de 10–15 mm de largo en antesis, anteras lineares, castaña-claras, de 2–3 × ca. 0,5 mm; ovario subgloboso a cónico, 6–9-locular, de 4–6 mm de diámetro, ligeramente estriado longitudinalmente o liso; estilo conspicuo, de 2–3 (4) mm de largo; estigma mamiforme, débilmente radiado, de 1–2 mm de diámetro. Frutos en bayas globosas, ligeramentes estriadas longitudinalmente, proximalmente tuberculadas, apiculadas, (9) 12–16 (19) mm de diámetro; semillas numerosas, reniformes, reticuladas, brillantes, rojizas, cobrizas o negruzcas, las cobrizas translúcidas, ca. 1,0 × 0,5 mm, inmersas en una pulpa roja y carnosa.

**Distribución geográfica y ecológica.** Esta especie es la de más amplia distribución altitudinal y latitudinal entre las Marcgraviaceae, toda vez que se distribuye desde el nivel del mar hasta ca. 3000 m de altitud y desde México hasta Bolivia (**Giraldo-Cañas**, 2018), así como en Jamaica (**Triana & Planchon**, 1862). Quizás también sea la especie más frecuente (una mayor cantidad de individuos por área) (Giraldo-Cañas, obs. pers.). Esta especie fue citada por primera vez en México por **Giraldo-Cañas & Picca** (1999). *Marcgravia brownei* prefiere las áreas boscosas de montañas húmedas a pluviales, incluidos los bosques de niebla.

**Comentarios.** **Triana & Planchon** (1862: 365) consignaron lo siguiente “*Stirps jamaicensis, e speciminibus Purdieanis cum icone Browniana perfecte congruentibus hic descripta.*”, razón por la cual el ejemplar *Purdie s. nro.* (MPU-013920!) de Jamaica debe ser elegido como lectotipo; además, es el más completo y no presenta mezclas de materiales de especies diferentes, como sí sucede con el duplicado depositado en BM. La lectotipificación de esta especie había sido propuesta, aunque de manera inédita, por S. Dressler en el año 1994 (Fl. Mesoamer. 2: inédito, fuente: <https://www.tropicos.org/name/19800100>). Lleva más de 31 años sin publicarse (según se desprende de la información consignada en los ejemplares K-000528238 y MPU-013920), y por ello aquí se formaliza. Por otra parte, *M. brownei* debe ser ubicada en *M.* subgénero *Orthothalamium* Delpino, ya que esta posee flores erectas sobre los pedicelos y, además, presenta nectarios reproductivos tubulares-sacciformes.

### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** La Trinitaria, 1300 m, 16°04'N–91°37'O, 23 enero 1973, *D. E. Breedlove & A. R. Smith 32190* (MEXU, MO). La Trinitaria, 1300 m, 16°04'N–91°39'O, 13 mayo 1973, *D. E. Breedlove 35125* (MEXU, MO). La Trinitaria, 1450 m, 16°05'N–91°38'O, 19 octubre 1974, *D. E. Breedlove 38788* (MEXU, MO). La Trinitaria, E of Laguna Tziscaco, Monte Bello National Park, 1380 m, 16°04'N–91°40'O, 18 diciembre 1890, *D. E. Breedlove 48747* (MO). Rayón, 1700 m, 17°12'N–92°58'O, 10 enero 1981, *D. E. Breedlove & B. T. Keller 49328* (MEXU, MO). Tila, 1700 m, 17°10'N–92°24'O, 28 marzo 1981, *D. E. Breedlove 50461* (MEXU, MO). 5 km al oeste del lago Tziscaco, en el parque nacional Lagos de Montebello, 23 junio 1982, *E. Cabrera et al. 2943* (MEXU). La Independencia, 1330 m, 16°06'N–91°36'O, 28 enero 1979, *T. B. Croat 46701* (MO). La Trinitaria, carretera Tziscaco-Benito Juárez, 4 km al nororiente de desvío Tziscaco, 1480 m, 16°05'29"N–91°38'08"O, 7 noviembre 1995, *H. Mejía & A. Luna 940* (MEXU). 10 julio 1984, *A. Méndez Girón 7746* (MEXU, MO). La Trinitaria, 15°49'N–91°57'O, 15 marzo 1986, *A. Méndez Girón 8890* (MEXU, MO). Selva Negra, Rincón Chamula a Rayón, 30 diciembre 1959, *F. Miranda 9184* (MEXU). Tila, al pie del cerro Ak'bana, 800 m, 17°22'N–92°28'O, 10 mayo 1983, *A. S. Ton 5983* (MEXU, MO). Tila, al pie del cerro Acavaina, 5 marzo 1984, *A. S. Ton 7346* (MEXU).

*Marcgravia mexicana* Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 25 (Beibl. 60): 26. 1898. **Tipo:** México. Veracruz. Mirador, julio 1897, *H. Wawra 1132* (holotipo: W; fotografía en F!) (**Figura 2**).

Lianas epífitas o hemiepífitas; ramas adultas con tallos angulosos, lenticelados. Hojas cortamente pecioladas, peciolo de 0,16–0,20 × ca. 0,25 cm; láminas lanceoladas a elípticas, de 7–10 × 1,7–3,2 cm, cuneadas a subobtusas proximalmente, acuminadas distalmente;



**Figura 2.** *Marcgravia mexicana* Gilg. A y B. Inflorescencias en preantesis (nótese que aún persisten las caliptras, excepto en dos flores de B., en las cuales ya están expuestos el androceo y el gineceo). C., D. y E. Infrutescencias (nótese que la dehiscencia es anomalocida).

glándulas laminales abaxiales diminutas, punctiformes-poriformes, submarginales a marginales, dispuestas uniformemente, con dos glándulas más grandes, opuestas y ubicadas en la base de la lámina abaxial; venación pinnada, la vena media conspicua, el resto de las venas apenas perceptibles. Inflorescencias muy cortamente racemosas (umbeliformes), terminales, péndulas, pedúnculo liso a lenticelado, 14–36 (40) flores por inflorescencia; nectarios reproductivos extraflorales 1–4 por inflorescencia, tubulares-sacciformes, verde-amarillentos o verdes con tintes vináceos, pediculados (pedículo de 0,6–0,8 cm de largo), urna urceolada, rugosa, de 1,2–1,8 (2,0) cm de largo, algunos nectarios reproductivos muy raramente pueden presentar una flor vestigial en la porción terminal de la urna; bractéolas redondeadas, fimbriadas o enteras, de 1,3–1,5 × 2,8–3,0 mm. Flores erectas sobre los pedicelos, los pedicelos lenticelados-tuberculados, de 3,3–6,0 cm de largo; sépalos suborbiculares, de 1,5–2,0 × 3–5 mm; caliptra cónica-ovada, roja y opaca, de 6–8 × 4–5 mm; estambres 22–26, filamentos aplanados, más angostos distalmente, verdes muy claros, anteras subsagitadas, blancas; ovario globoso a ovado, de 4–6 mm de diámetro; estilo apenas perceptible; estigma mamiforme, ca. 1 mm de diámetro. Frutos en bayas globosas, apiculadas, lisas a tuberculadas, rojizas a vináceas, de 8–12 mm de diámetro; semillas numerosas, de contorno ligeramente irregular, alargadas, reticuladas, de 0,9–1,1 × 0,5–0,6 mm, pulpa roja, carnosa.

**Distribución geográfica y ecológica.** *Marcgravia mexicana* se distribuye en Costa Rica, Guatemala, México y Nicaragua, entre el nivel del mar y los 1200 metros de altitud. Esta especie es propia de bosques húmedos a muy húmedos, tanto primarios como secundarios.

**Comentarios.** Si bien presenta inflorescencias muy cortamente racemosas, *Marcgravia mexicana* no pertenece al grupo *Galeatae* Wittm. de *M.* subgénero *Marcgravia*, ya que esta especie posee flores erectas sobre los pedicelos y, además, presenta nectarios reproductivos tubulares-sacciformes, nunca galeados. Por ello esta especie debe ser ubicada en *M.* subgénero *Orthothalamium* Delpino.

#### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** Ocosingo, 300 m, 17°07'N–91°25'O, 5 enero 1981, *D. E. Breedlove 49175* (MO, NY). **OAXACA:** Municipio Santiago Choapán, río Tercero, Santo Domingo Lataní, 1150 m, 17°24'00"N–95°54'40"O, 5 diciembre 1996, *G. Ibarra Manríquez et al. 4048* (MEXU, MO). **PUEBLA:** Hueytamalco, campo experimental "Las Margaritas", Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), 480 m, 20°00'40"N–97°18'36"O, 26 abril 2008, *G. Ibarra Manríquez et al. 5616* (MEXU, MO). **VERACRUZ:** Municipio Catemaco, lado NE del lago Catemaco en cerro al E de Coyame, 550 m, 29 octubre 1971, *J. H. Beaman 5210* (MEXU, US). San Andrés Tuxtla, estación de biología tropical Los Tuxtlas, 18°35'N–95°05'O, 27 marzo 1974, *J. I. Calzada 1174* (F, MEXU). San Andrés Tuxtla, estación de biología tropical Los Tuxtlas, 200 m, 18°34'N–95°04'O, 16 noviembre 1984, *G. Ibarra Manríquez et al. 2145* (MEXU, MO). Ejido de Sihuapán, San Andrés Tuxtla, *F. Ponce 148* (MEXU, MO). Near San Martín Tlaotepec Zacuapán, abril 1917, *C. A. Purpus 7792* (US). Tenampa, El Copalito, 850 m, 23 marzo 1973, *F. Ventura 8055* (MO). Sin estado, sin localidad y sin fecha: *M. Sessé & J. M. Mociño 2266* (F, MA, dos pliegos).

***Marcgravia nepenthoides* Seem., J. Bot. 8: 245. 1870. Tipo:** Nicaragua. Mountain forest of Chontales, diciembre 1867, *B. Seemann 9* (holotipo: K!; isotipos: BM!, K!) (**Figura 3**).

***Marcgravia tonduzii* Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 42: 125. 1908. Tipo:** Costa Rica. Forêts de Las Vueltas, Tucurriques, 635–700 m, enero 1899, *A. Tonduz 12965* [holotipo: B (destruido); isotipos: CR, F-fotografía!, G!, M!, US!, dos pliegos]. **Lectotipo** (aquí designado): Costa Rica. Forêts de Las Vueltas, Tucurriques, 635–700 m, enero 1899, *A. Tonduz 12965* (US-00517075!; isolecotipos: CR, G-00353414!, M-0213154!, US-00113848!).

Lianas epífitas o terrestres; ramas adultas con tallos flexuosos, angulosos, lenticelados, escamosos. Hojas pecioladas, el peciolo canaliculado, robusto, retorcido, de 0,3–0,9 × 0,2–0,4 cm; láminas oblongas, elípticas o lanceoladas, coriáceas, raramente cartáceas,



**Figura 3.** *Marcgravia nepenthoides* Seem. **A.** y **B.** Inflorescencias en antesis. **C.** y **D.** Detalle de las inflorescencias y los nectarios reproductivos extraflorales

de 9–16 (20) × 2,8–6,2 (7,1) cm, obtusas, redondeadas o subagudas proximalmente, acuminadas distalmente; vena media conspicua, el resto de la venación también conspicua en ambas caras; glándulas laminales abaxiales diminutas, poriformes, dispuestas en una fila submarginal a cada lado de la lámina. Inflorescencias terminales, péndulas, umbelas, densas, 18–42 flores por inflorescencia, pedúnculo lenticelado-tuberculado; raquis capitado-globoso; nectarios reproductivos extraflorales (2) 3–6 (8) por inflorescencia, cocleariformes-galeiformes, verdes, purpúreos, rojizos o castaño-oscuros, conspicuamente pediculados (pedículo de 1,5–4,0 cm de largo, canaliculado y lenticelado), urna de 1,3–3,5 × 0,5–2,0 cm, muy raramente algunos nectarios reproductivos pueden presentar una flor vestigial en la porción terminal de la urna; bractéolas suborbiculares, de 1,5–3,4 × 3,0–5,0 mm. Flores oblicuas sobre los pedicelos, los pedicelos lenticelados-tuberculados, de 2,2–3,6 cm de largo; sépalos suborbiculares a orbiculares, de 2,5–4,0 × 4,0–6,3 mm, desiguales en tamaño; caliptra cónica, de 6,0–10,0 × 3,0–5,0 mm; estambres 24–30, filamentos lineares, libres, aplanados, más angostos hacia su porción distal, verdes o blancos, de 3,2–7,8 mm de largo, anteras de 1,9–2,1 mm de largo, blanquecinas, amarillentas a rosas muy claras o castañas claras; ovario subgloboso, verde, 10–11-locular, de 2,9–3,1 mm de diámetro; estilo de 1–2 mm de largo; estigma mamiforme, débilmente radiado, de 1–2 mm de diámetro. Frutos en bayas globosas, de 12–15 mm de diámetro, apiculadas; semillas numerosas, reticuladas, rojizas, dispuestas en una pulpa roja y carnosas.

**Nombre popular.** Bejuco de canasta (Veracruz)

**Distribución geográfica y ecológica.** Esta especie se distribuye desde México hasta el norte de Colombia, muy cerca de la frontera con Panamá, entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud, principalmente en bosques muy lluviosos y bien conservados. *Marcgravia nepenthoides* fue citada por primera vez en México por **Giraldo-Cañas & Picca** (1999).

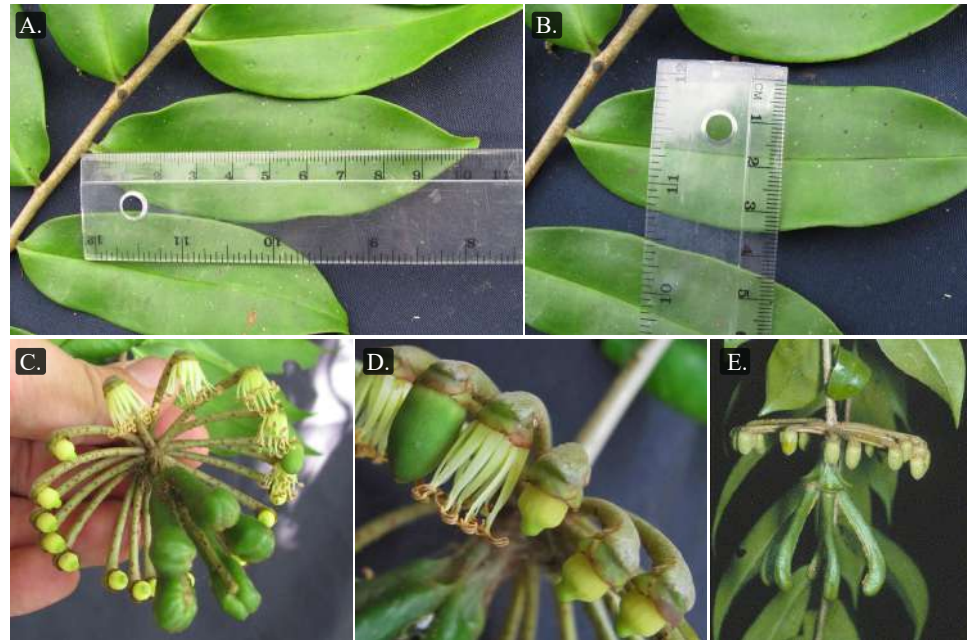
**Comentarios.** Dado que el holotipo de *Marcgravia tonduzii* Gilg, depositado en el herbario de Berlín (B), fue destruido durante los bombardeos de la Segunda Guerra

Mundial, se propone aquí su lectotipificación. *Marcgravia nepenthoides* es fácilmente reconocible por sus nectarios reproductivos cocleariformes-galeiformes y conspicuamente pediculados, cuyo pedículo es de 1,5–4,0 cm de largo, siendo uno de los más largos entre los miembros de esta familia. Esta especie debe ser ubicada en *M.* subgénero *Marcgravia*, ya que esta posee flores oblicuas sobre los pedicelos.

#### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** Ocosingo, 3 km al S de Lacanja-Chanzayab, o 5 km al O de Bonampak, 350 m, 16°42'00"N–91°06'36"O, 11 agosto 1984, *E. M. Martínez 6964* (MEXU, MO, NY). Ocosingo, Nuevo Guerrero, sobre el camino Palenque-Boca Lacantum, 340 m, 16°59'24"N–91°17'24"O, 14 abril 1986, *E. M. Martínez 18145* (MEXU, MO). **OAXACA:** Santa María Chimalapa, distrito de Juchitán, campamento maderero principal de la compañía Foresta Industrial, cerca del límite de Oaxaca-Veracruz, 45 km al NE de Real de Sarabia, 280 m, 4 marzo 1978, *C. H. Perino 3196* (MEXU). Santa María Chimalapa, distrito de Juchitán, San Antonio Nuevo Paraíso (en los alrededores), Chaparrera, cañada a orillas del río, 220 m, 17°09'38"N–94°21'08"O, 27 junio 1999, *J. Rivera H. et al. 1411* (MEXU). Municipio Matías Romero, ca. 22 km al S de Esmeralda, ca. 9 km al S del aserradero La Floresta, lomas al sur del río Verde, 290 m, 17°01'N–94°49'O, 26 marzo 1981, *T. Wendt et al. 3069* (MEXU, XAL). **VERACRUZ:** Municipio Las Choapas, rancho "El Milagro", 5 km en línea recta al suroeste (202°) de la colonia Nueva Tabasqueña, colectada en arroyo, 115 m, 17°31'18"N–94°01'48"O, 28 abril 2002, *C. Gallardo H. et al. 2827* (MEXU).

*Marcgravia pittieri* Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 42 (1): 124–125. 1908. **Tipo:** Costa Rica. Río La Unión, vallée du Diquís, 200 m, 28 marzo 1898, *H. Pittier 12118* [holotipo: B (destruido); isotipos: BR!, US!]. **Lectotipo** (aquí designado): Costa Rica. Río La Unión, vallée du Diquís, 200 m, 28 marzo 1898, *H. Pittier 12118* (US-00113842!; isolectotipo: BR!) (**Figura 4**).



**Figura 4.** *Marcgravia pittieri* Gilg. **A.** y **B.** Hojas (nótese que las hojas son muy cortamente pecioladas y, además, la venación es hifódroma en la haz). **C.** Inflorescencia con cinco flores con el androceo conspicuamente desarrollado, las demás flores solo exhiben el ovario y el estigma. **D.** Detalle de las flores, una con caliptra, otras con androceo expuesto y otras con el ovario y el estigma expuestos. **E.** Inflorescencia en preantesis (nótese que las caliptras aún no se han desprendido de las flores)

*Marcgravia guatemalensis* Standl, Contr. U.S. Natl. Herb. 20 (6): 220. 1919. **Tipo:** Guatemala. Alta Verapaz. Near the finca Sepacuité, 28 marzo 1902, *O. F. Cook & R. F. Griggs 230* (holotipo: US!; isotipo: US!).

Lianas terrestres o epífitas; ramas adultas con tallos generalmente angulosos o subcilíndricos, lenticelados. Hojas cortamente pecioladas, peciolo canaliculado, ligeramente aplanado, de 0,2–0,4 × ca. 0,2 cm; láminas lanceoladas a más comúnmente elípticas u oblongas, cartáceas o coriáceas, de 8,3–14,8 × 1,8–3,7 cm, base aguda, obtusa a redondeada, ápice abrupta y conspicuamente acuminado, margen entera; vena media conspicua, el resto de la venación hifódroma en la haz y apenas perceptible en el envés; glándulas laminales abaxiales escasas, ligeramente perceptibles, poriformes. Inflorescencias terminales, péndulas, muy cortamente racemosas (pseudoumbelas), con (12) 15–25 flores por inflorescencia; raquis claviforme-irregular, de 1,7–2,2 cm de largo, generalmente lenticelado; nectarios reproductivos extraflorales 3–6 por inflorescencia, de color verde intenso, apicales, pediculados (pedículo de 0,3–0,9 cm de largo), urna tubular-sacciforme con su extremo distal claviforme, ligeramente asimétrica y curva en su extremo distal, tuberculada, de (2,2) 3,2–4,0 × 0,3–0,5 cm; bractéolas opuestas, sepaloideas, suborbiculares a orbiculares, de 0,9–1,1 × ca. 1 mm. Flores oblicuas sobre los pedicelos, los pedicelos levemente sinuosos, lenticelados-tuberculados, ocasionalmente puberulentos, de 2,7–5,7 cm de largo; sépalos orbiculares a ovados, cartáceos, de 1,4–1,6 × 1,5–1,7 mm; caliptra ovoide a cónica, obtusa, verde muy clara a verde intenso, de 7–10 × 6–7 mm; estambres 12–14, filamentos aplanados, blanquecinos a verdes muy claros, anteras cremas; ovario cónico-globoso, verde-amarillento, de 3,0–3,3 × ca. 3,0 mm; estilo apenas perceptible; estigma mamiforme, de color verde intenso, de 0,7–0,8 mm de diámetro. Frutos en bayas globosas, de 9–12 mm de diámetro, tuberculadas, ligeramente apiculadas; semillas cobrizas, brillantes, reticuladas, dispuestas en una pulpa roja y carnosa.

**Distribución geográfica y ecológica.** *Marcgravia pittieri* se distribuye en Costa Rica, Guatemala, México, Nicaragua y Panamá, entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud; es escasa y prefiere los hábitats boscosos muy húmedos.

**Comentarios.** Dado que el holotipo de *Marcgravia pittieri* Gilg, depositado en el herbario de Berlín (B), fue destruido durante los bombardeos de la segunda guerra mundial, aquí se propone su lectotipificación. La lectotipificación de esta especie había sido propuesta, pero de manera inédita, por S. Dressler en el año 1994 (Fl. Mesoamer. 2: inédito, fuente: <https://www.tropicos.org/name/19800084>), y lleva más de 31 años sin publicarse (según se desprende de la información consignada en el ejemplar US-00113842), razón por la cual aquí se formaliza. *Marcgravia pittieri* debe ser ubicada en *M.* subgénero *Marcgravia*, ya que esta posee flores oblicuas sobre los pedicelos. Esta especie fue citada por primera vez en México por **Giraldo-Cañas & Picca** (1999, *sub Marcgravia guatemalensis*).

#### Material adicional examinado

**México. OAXACA:** Región Istmo, distrito Juchitán, municipio de Santa María Chimalapa, arroyo Seco, camino a La Cabaña, selva alta perennifolia, 180 m, 20 marzo 1995, *S. Salas M. 975* (OAX).

*Marcgravia stonei* Utley, Brenesia 9: 52. 1976. **Tipo:** México. Chiapas. On trail from Pueblo Nuevo Solistahuacán to Simojovel, just over ridge Pueblo Nuevo Solistahuacán, 17°09'00"N–92°53'24"O, 4 febrero 1971, *D. E. Stone & C. R. Broome 2827* (holotipo: DUKE!; isotipos: F!, MEXU!, MICH!, MO!, US!) (**Figura 5**).

Lianas epífitas o hemiepífitas; ramas adultas con tallos angulosos a subcilíndricos o cilíndricos, profusamente ramificados, lenticelados. Hojas pecioladas, peciolo canaliculado, de 0,3–0,5 × 0,2–0,3 cm; láminas elípticas, lanceoladas, oblongas u ovadas, coriáceas a cartáceas, de 4,2–12,3 × 2,0–4,4 cm, base cuneada a obtusa, ápice agudo a acuminado, margen entera; venación pinnada, vena media conspicua, venación secundaria conspicua en ambas caras; glándulas laminales abaxiales diminutas, muy próximas entre sí, las medias y las distales submarginales a marginales, las proximales cercanas a la vena media.



**Figura 5.** *Marcgravia stonei* Utley. A, B y C. Inflorescencias (nótese el raquis conspicuo, así como el gran número de flores y nectarios reproductivos extraflorales por inflorescencia; además, los nectarios reproductivos extraflorales son galeados, rostrados, lateralmente comprimidos y rojos o anaranjados).

Inflorescencias racemosas, laterales o terminales, densas, péndulas, 45–108 flores fértiles por inflorescencia; pedúnculo lenticelado, ocasionalmente con 1 o 2 brácteas foliáceas, cóncavas, similares en textura, color y forma a las hojas de las ramas adultas; raquis de 6–10 cm de largo, lenticelado; nectarios reproductivos extraflorales 7–27 por inflorescencia, galeados, comprimidos lateralmente, rostrados, pediculados (el pedicelo de 0,4–0,9 cm de largo, anguloso), carnosos, de color rojo intenso o anaranjados, raramente de color rosa muy claro, urna angular, aquillada, con venación conspicua, urnas muy grandes, de 4,0–5,8 × 3,0–4,0 cm; bractéolas subopuestas a más comúnmente opuestas (algunas veces ausentes), sepaloideas, de 1,5–2,5 × 1,5–2,0 mm, subtriangulares a rotundas u ovadas, agudas a redondeadas, 6–12 mm alejadas del cáliz. Flores oblicuas sobre los pedicelos, los pedicelos lisos o lenticelados y de hasta 5,6 cm de largo; sépalos suborbiculares a ovados, cartáceos, de 2,2–4,5 × 4,0–6,0 mm; caliptra ovoidea, obtusa, verde clara a amarillenta, de 8–10 × 5–9 mm; estambres 18–25, filamentos libres, planos, lineares a obovados, distalmente agudos, blancos, de 3,0–4,2 × ca. 1 mm, anteras triangulares, obtusas a emarginadas, subsagitadas a sub-basifijas, de color crema, de 2,5–4,5 × 8,0–1,3 mm; ovario subgloboso, 9–10-locular, de 4–5 mm de diámetro; estilo de 1–2 mm de largo; estigma radiado, obtuso, ca. 1 mm de diámetro. Frutos en bayas subglobosas a globosas, umbonadas, tuberculadas, de 11–13 mm de diámetro; semillas numerosas, rojas, reticuladas, ca. 1,1–1,4 mm de largo.

**Nombre popular.** Gallitos (Oaxaca)

**Distribución geográfica y ecológica.** Dressler (2000), Villaseñor (2016) y Giraldo-Cañas (2018) consideraron a *M. stonei* endémica de México, pero esta especie también se encuentra en Honduras [departamento de Comayagua, *T. Hawkins et al.* 632 (MEXU-tres duplicados!, MO!), especímenes determinados por J. F. Utley]. Dada su distribución en Honduras y México, a esta especie también se le podría encontrar en Guatemala y Belice, pero su presencia en estos dos países no ha sido confirmada. *Marcgravia stonei* prefiere los bosques húmedos a pluviales de montaña, así como los bosques de niebla, generalmente bien conservados, aunque también se le puede hallar en bosques secundarios, ubicados entre los 1300 y los 2100 m de altitud.

**Comentarios.** Esta especie es fácilmente reconocible por sus inflorescencias conspicuamente racemosas (raquis 6–10 cm de largo), por sus grandes nectarios reproductivos galeados, rostrados, lateralmente comprimidos y rojos o anaranjados (raramente de color rosa muy claro), los cuales, además, son muy numerosos (7–27 nectarios reproductivos por inflorescencia). Ésta es, quizás, la especie que más flores y más

nectarios reproductivos presenta por inflorescencia entre todas las *Marcgravia* conocidas. También es necesario destacar que esta especie es, junto con *Schwartzia jimenezii* (Standl.) Bedell (de Costa Rica), las únicas que presentan inflorescencias laterales entre todas las Marcgraviaceae conocidas (Giraldo-Cañas, 2011a). *Marcgravia stonei* debe ser ubicada en el grupo *Galeatae* de *M.* subgénero *Marcgravia*, ya que ésta posee inflorescencias racemosas, nectarios reproductivos galeados y flores oblicuas sobre los pedicelos (véanse Dressler, 2000; Giraldo-Cañas, 2002).

#### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** Vicinity of Pueblo Nuevo Solistahuacán, 125 km NE of Tuxtla Gutiérrez, cloud forest at edge of road on steep N side of mountain ridge, 2 km from top at Puerto del Viento, 12 km NW of Pueblo Nuevo, 1700 m, 22–30 junio 1963, S. S. Tillett 636-68 (US, paratipo). **OAXACA:** Municipio de Comaltepec, distrito Ixtlán, 11,1 km SO de La Esperanza, carretera Oaxaca-Tuxtepec, entrada al camino de San Isidro Yolox, 1950 m, 17°36'N–96°23'O, 17 diciembre 1987, A. Campos V. & R. Torres 900 (MEXU). Distrito de Ixtlán, 13 km al norte de La Esperanza, 1900 m, 9 abril 1987, A. García M. et al. 3040 (MEXU). Rancho Grande, 27 diciembre 1940, F. Miranda 1116 (MEXU). Municipio de Totontepec, distrito Mixe Río Toro, 6 km al N de Totontepec, 11 abril 1988, E. Ramírez G. 743 (MEXU). Montebello, 1300 m, 6 marzo 1919, B. P. Reko 4140 (MEXU, US). 1 km al N de La Esperanza, sierra de Juárez, 1500 m, 2 marzo 1974, M. Sousa et al. 4402 (MEXU, MO). Ixtlán, 12 km al SO de La Esperanza, en la entrada al camino a San Isidro Yolox, carretera Tuxtepec-Oaxaca, 2020 m, 17°36'00"N–96°23'00"O, 23 octubre 1987, R. Torres C. & L. Cortés 10220 (MEXU, MO). **VERACRUZ:** Municipio de Xico, arriba de Xico, rumbo al Cofre de Perote, ca. 1400–1500 m, M. Cházaro 1253 (F, MEXU, XAL).

*Ruyschia* Jacq., Enum. Syst. Pl. 2, 17. 1760. **Especie tipo:** *Ruyschia clusiifolia* Jacq. *Caracasia* Szyszyl., Nat. Pflanzenfam. 3(6a): 162, 164. 1894. **Especie tipo:** *Caracasia tremadena* (Ernst) Szyszyl.

*Vargasia* Ernst, Vargas, Considerado Botánico 21–23. 1877, nom. illeg. hom. [*non Vargasia* Bertero ex Spreng. (Sapindaceae), *non Vargasia* DC. (Asteraceae)]. **Especie tipo:** *Vargasia tremadena* Ernst

Dado que en la flora mexicana sólo se ha encontrado una especie de *Ruyschia*, aquí no se presenta su descripción genérica.

**Distribución y composición.** Este género se distribuye desde México hasta Bolivia, así como en las Antillas Menores (Dominica, Guadalupe, Martinica, Trinidad y Tobago); para este género se reconocen nueve especies, una de las cuales se ha registrado en México (Giraldo-Cañas, 2018).

**Comentarios.** Dressler (2004a) considera a este género y a *Souroubea* como los más basales de la familia, dada la naturaleza de la morfología de su inflorescencia y sus síndromes de polinización por insectos en *Ruyschia* o por insectos y aves en *Souroubea*. Los dos constituyen la tribu Ruyschieae de la subfamilia Noranteoideae (Giraldo-Cañas, 2018) y quizás, deban combinarse en un único género, *Ruyschia* –género válido más antiguo–, toda vez que ambos poseen hojas espiraladas, inflorescencias largamente racemosas, nectarios reproductivos ubicados en la base de la flor (muy próximos al cáliz), flores pentámeras (muy raramente 3–6-meras en algunas especies de *Souroubea*), ovario 2–(3–4)-locular en *Ruyschia* y 3–5-locular en *Souroubea*, así como un número reducido de estambres (3 o 5 por flor en ambos géneros, muy raramente 4 en *Souroubea*) (Giraldo-Cañas, 2011a, 2018). Además, según Punt (1971), los granos de polen de *Ruyschia* y *Souroubea* no pueden diferenciarse. Quizás la diferencia que tradicionalmente más se ha usado para separar estos dos géneros es el desarrollo de dos apéndices auriculares en la boca de cada nectario reproductivo en *Souroubea* (ausentes en *Ruyschia*), aunque dichos apéndices pueden estar atrofiados en algunas especies de *Souroubea*. Por otra parte, las especies de *Ruyschia* y *Schwartzia peruviana* Giraldo-Cañas (Giraldo-Cañas,

2023) presentan los nectarios reproductivos extraflorales más pequeños entre todas las Marcgraviaceae conocidas.

***Ruyschia enervia* Lundell**, Phytologia 1 (7): 245–246. 1937. **Tipo:** Belice: El Cayo. Valentín-Retiro road, in advanced forest, limestone valley, 16°45'59"N–89°09'45"O, junio-agosto 1936, C. L. Lundell 6308 (holotipo: MICH!; isotipos: LL!, MICH!, MO, NY!, US!).

***Ruyschia longistylis* Standl. & Steyerl.**, Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 23 (4): 175. 1944. **Tipo:** Guatemala. Huehuetenango. Cafetal of Finca Soledad, 5 miles southeast of Barillas, Sierra de Los Cuchumatanes, 1150 m, 26 julio 1942, J. A. Steyermark 49545 (holotipo: F!; isotipos: NY!, US!).

Arbustos lianescentes, epífitos, profusamente ramificados, tallos teretes a ligeramente angulosos, corteza lisa o levemente rugosa, glabra. Hojas espiraladas; pecíolos conspicuamente robustos, canaliculados, generalmente aplanados, de 0,5–0,8 × 0,2–0,3 cm; láminas coriáceas, oblongas, obovadas, elípticas a lanceoladas, de 7,4–13,7 × 2,2–5,7 cm, ápice obtuso, apiculado, base obtusa, redondeada a cuneada, márgenes revolutas; vena media conspicua en ambas caras, el resto de la venación hifódroma; glándulas laminales abaxiales irregulares en forma, crateriformes, de 0,8–1,3 mm de diámetro, escasas, 4–10 glándulas por hoja y dispuestas en una fila submarginal. Inflorescencias terminales, racemosas con apariencia espiciforme, multifloras, erectas; raquis de 7–18 × 0,3–0,6 cm, rugoso, sulcado, glabro, verde claro; pedicelos de 0,3–0,6 × 0,10–0,15 cm, verde claros; nectarios reproductivos extraflorales ubicados en la base del cáliz, semiglobosos a gibosos, cóncavos abaxialmente, simétricos o no, de color verde claro y opaco, pedículo apenas perceptible (ca. 0,05 mm de largo), urna de 0,3–0,5 × 0,3–0,4 cm, apiculada, sólida; bractéolas 2, sepaloideas, suborbiculares a ovadas, adpresas al cáliz, de 1,5–2,0 × 2,8–3,0 mm. Flores 5-meras; sépalos 5, imbricados, ligeramente desiguales (los dos sépalos externos un poco más largos y anchos que los tres internos), suborbiculares, de 2–3 × 3,8–4,0 mm, verde claros; pétalos 5, elípticos, naviculares en preantesis, reflexos en anthesis, de 6–9 × 4–5 mm, verde claros; estambres 5, filamentos libres entre sí, aplanados, expandidos distalmente para constituir un conectivo amplio, de 2,1–5,0 × 0,9–1,0 mm ( más angostos en su extremo distal), anteras ovoides, subsagitadas a sagitadas, de 1,8–2,0 × 0,8–1,0 mm; ovario 2-locular, subgloboso, acostillado, de 2,9–3,1 (4,0) × 1,8–2,0 (3,4) mm; estilo cilíndrico, conspicuo, de hasta 3 mm de largo, estigma 4–5 lobulado. Frutos en bayas, globosas, rojizas, conspicuamente apiculadas, de 6–8 mm de diámetro, indehiscentes o con rupturas irregulares por presión mecánica interna (dehiscencia anomálica); semillas ligeramente curvas, negras, brillantes, reticuladas, inmersas en una pulpa roja.

**Iconografía.** Utley (1976, p. 59; 1984, p. 9); Palmas-Pérez *et al.* (2013, p. 172)

**Nombres populares.** Sakil tzakumal, tzacum at, tsakumtzat (Tzeltal) (Chiapas)

**Distribución geográfica y ecológica.** *Ruyschia enervia* se distribuye en Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras y México, en donde prefiere los bosques muy húmedos, entre los 100 y los 1200 m de altitud.

**Comentarios.** Esta especie es fácilmente reconocible entre todas las especies mexicanas de Marcgraviaceae por la combinación de las siguientes características: láminas foliares con venación hifódroma, presencia de glándulas laminales abaxiales submarginales irregulares en forma y ligeramente sobreelevadas con respecto a la epidermis (crateriformes), inflorescencias racemosas de apariencia espiciforme y con un conspicuo raquis (de 7–18 cm de largo), nectarios reproductivos diminutos, cóncavos abaxialmente y con urnas sólidas y apiculadas, cinco estambres por flor y ovario 2-locular.

#### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** Steep-walled canyon along a fast moving stream, 2–4 km below Ixhutatán along road to Pichucalco, 1200 m, 17°16'12"N–93°01'12"O, 23 septiembre 1981, D. E. Breedlove 53025 (MEXU, MO). Ejido M. Hidalgo, camino de terracería de Yajalon Tumbala, municipio de Tumbala, 650 m, 18 agosto 1977, J. I. Calzada *et al.* 3360

(MEXU). Ocosingo, 5 km SW of Santo Domingo, 120 km SE of Palenque on road to Bonampak, 600 m, 16°59'24"N-91°24'36"W, 13 mayo 1982, *G. Davidse et al. 20415* (MEXU, MO). Municipio de Berriozábal, a 12 km al N de Berriozábal, 600 m, 16 mayo 1989, *E. Martínez S. & M. A. Soto M-24242* (MEXU). Municipio Tenejapa, en la cueva de "Ne chen cruz pilal", 900 m, 16°54'N-92°26'O, 10 mayo 1982, *A. S. Ton 4271* (en esta misma ficha de herbario también aparece el recolector como *A. Méndez Ton*) (MEXU, MO). Municipio Yajalón, localidad Bawitz, 1000 m, 25 septiembre 1982, *A. S. Ton 4662* (en esta misma ficha de herbario también aparece el recolector como *A. Méndez Ton*) (MEXU). Municipio de Yajalón, localidad arroyo Azufre, 700 m, 6 septiembre 1986, *A. S. Ton 6606* (en esta misma ficha de herbario también aparece el recolector como *A. Méndez Ton*) (MEXU). Cerros al NE de Rancho Ocote, 30 km al NO de Ocozocuantla, 29 mayo 1950, *F. Miranda 6326* (MEXU). VERACRUZ: Municipio San Andrés Tuxtla, estación de biología tropical Los Tuxtlas, localidad El Chichinal, 16 km al N de San Andrés Tuxtla, 15 junio 1985, *R. Cedillo Trigós 3252* (MEXU). Municipio San Andrés Tuxtla, localidad Chininiapan, 22 julio 1985, *R. Cedillo Trigós 3290* (MEXU). Municipio Catemaco, localidad camino a Bastonal, NW de Tebanca, 3 agosto 1985, *R. Cedillo Trigós 3304* (MEXU). Along dirt road 5.5 km E of Tebanca, 5,5 km E of east side of Lago Catemaco, 800 m, 5 julio 1980, *M. Nee & B. F. Hansen 18847* (MEXU). Municipio San Andrés Tuxtla, estación de biología tropical Los Tuxtlas, lote 73, 700 m, 18°34'N-95°04'O, 10 septiembre 1986, *S. Sinaca Colín 922* (MEXU, MO, XAL). Municipio San Andrés Tuxtla, estación de biología tropical Los Tuxtlas, lote 73 Pedregal, 18°34'N-95°04'O, 23 septiembre 1986, *S. Sinaca Colín et al. 974* (MEXU). Municipio Jesús Carranza, 2,8 km al S de la terracería La Laguna-Sarabia, por la brecha maderera al río Alegre, 110 m, 17°13'N-94°41'O, 9 julio 1985, *T. Wendt et al. 4894* (F, MEXU, XAL).

***Souroubea* Aubl.**, Hist. Pl. Guiane 1: 244, t. 97. 1775. **Especie tipo:** *Souroubea guianensis* Aubl.

Arbustos lianescentes, epífitos o hemiepífitos, tallos teretes a ligeramente angulosos, cortezas lisas o estriadas. Hojas espiraladas, conspicuamente pecioladas, pecíolos canaliculados; láminas coriáceas o subcoriáceas, asimétricas o simétricas, obovadas, oblongas, oblanceoladas a elípticas-oblongas, ápice obtuso o redondeado o rematando en una punta o un mucrón (el mucrón frecuentemente caduco), base cuneada o atenuada, venación conspicua, reticulada; glándulas laminales abaxiales variables en número y tamaño, generalmente dispuestas en una fila submarginal a cada lado de la lámina. Inflorescencias terminales, racemosas, multifloras, densas, erectas, raquis glabro o diminutamente pubérulo, rugoso, estriado o sulcado, frecuentemente lenticelado; pedicelos rugosos, glabros o diminutamente pubérulos; nectarios reproductivos extraflorales ubicados en la base del cáliz o muy próximo a su base, cilíndricos a tubulares, huecos, curvos o rectos, con dos aurículas o sin ellas; bractéolas 2, sepaloides, ovadas, suborbiculares a orbiculares. Flores 3-5-meras, fragantes; sépalos suborbiculares, coriáceos; pétalos connatos proximalmente, soldados hasta los 3,5 mm de su longitud y constituyendo un tubo, lóbulos reflexos, ápice obtuso a redondeado; estambres 3-5, filamentos anchos (muy angostos en su extremo distal), proximalmente connatos o libres entre sí, libres con respecto a la corola o adnatos proximalmente a ésta, anteras ovoides, subglobosas o globosas; ovario 3-5-locular, ovoide a ovoide-cilíndrico; estigma subsésil, 3-5-radiado. Frutos en bayas, globosas, ligeramente apiculadas, indehiscentes o con rupturas irregulares por presión mecánica interna (dehiscencia anomálica); semillas reniformes, negras o rojizas, brillantes, conspicuamente reticuladas.

**Distribución y composición.** Este género se distribuye desde México hasta Bolivia y Brasil (*Giraldo-Cañas*, 2018) y en él se conocen 21 especies (*Giraldo-Cañas et al.*, 2024), de las cuales dos han sido registradas en México (*Giraldo-Cañas*, 2018).

**Comentarios.** *Souroubea* presenta una notable variación en cuanto a la morfología de sus nectarios reproductivos extraflorales, dado que muchas de sus especies los presentan con dos aurículas, aunque estas pueden estar ausentes o mínimamente desarrolladas en unas pocas especies. Quizás las flores de las diferentes especies de *Souroubea* sean las

más fragantes entre los miembros de las Marcgraviaceae. Al igual que *Ruyschia*, este género puede presentar un número reducido de estambres y pétalos, constituyendo los dos géneros de la familia con las máximas reducciones en el androceo y la corola. Como se indicó anteriormente, **Dressler** (2004a) considera este género, junto con *Ruyschia*, como los más basales de la familia, dada la naturaleza de la morfología de su inflorescencia y sus síndromes de polinización por insectos en *Ruyschia* o por insectos y aves en *Souroubea* (véanse más atrás los comentarios dados para *Ruyschia*).

#### Clave para reconocer las especies de *Souroubea* presentes en México

1. Flores 5-meras; estigma 5-radiado; 5 estambres por flor..... *S. exauriculata*

1'. Flores 3-4-meras; estigma 3-4-radiado; 3 (-4) estambres por flor..... *S. loczyi*

***Souroubea exauriculata* Delpino**, Atti Soc. Ital. Sci. Nat. 12: 180, 200. 1869. **Tipo:** México. Veracruz. Etat de Mirador, julio 1838, *J. Linden 875* (holotipo: FI!; isotipos: G!, LE!) (**Figura 6**).

*Ruyschia mexicana* Baill., Adansonia 10: 241-242. 1872. **Tipo:** México. Veracruz. Tlapacoyan, años 1865-1866, *H. Hahn 421* (holotipo: P!; isotipos: F!, P!).

*Souroubea puberula* Standl. & Steyerl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 23 (4): 175. 1944. **Tipo:** Guatemala. Suchitepéquez. Upper forested slopes of barranco by Loma Grande, above finca El Naranjo, volcán de Santa Clara, ca. 2000 m, 2 junio 1942, *J. A. Steyermark 46862* (holotipo: F!; isotipo: US!).

*Souroubea carcerea* Standl. & L. O. Williams, Ceiba 1 (2): 87-88. 1950. **Tipo:**



**Figura 6. *Souroubea exauriculata* Delpino.** A. Ramas floríferas y fructíferas (nótese que las hojas son espiraladas y la inflorescencia es erecta). B. Detalle de una porción de una inflorescencia (nótese que los nectarios reproductivos extraflorales están ubicados por debajo del cáliz). C. Detalle de unos pocos frutos (nótese que el estigma es persistente).

Honduras. Francisco Morazán. Área de pinos-roble, faldas del Cerro Uyuca, mountains above San Juancito, 1500–2000 m, 16 junio 1948, *A. Molina R. 987* (holotipo: EAP; isotipos: F!, US!).

*Souroubea jinotegensis* Standl. & L. O. Williams, *Ceiba* 1 (2): 88. 1950. **Tipo:** Nicaragua. Jinotega. Vecindad de la finca San Roque, sierra al este de Jinotega, en bosque húmedo, 1300–1500 m, 5 julio 1947, *P. C. Standley 10848* (holotipo: F!; isotipo: EAP!).

Arbustos lianescentes, epífitos o hemiepífitos, tallos teretes, cortezas lisas. Hojas espiraladas; pecíolos canaliculados, de 0,5–0,9 × 0,2–0,3 cm; láminas subcoriáceas, asimétricas, obovadas a oblongas, de 5,5–14,0 × 3,1–6,7 cm, ápice obtuso o redondeado y base cuneada o atenuada, venación conspicua, reticulada; glándulas laminales abaxiales variables en número y tamaño, generalmente dispuestas en una fila submarginal. Inflorescencias terminales, racemosas, multifloras, erectas, raquis de 9,0–21 × 0,4–0,5 cm, glabro o diminutamente pubérulo, rugoso, verde opaco; pedicelos rojizos o amarillos, rugosos, glabros o diminutamente pubérulos, de 0,58–1,42 × 0,10–0,15 cm; nectarios reproductivos ubicados en la base del cáliz o hasta ca. de 2 mm de esta, tubulares-curvos o en forma de cuerno, rugosos, rojizos, anaranjados, amarillos, o amarillos con matices rojizos, urna de 0,7–1,3 cm de largo, pedículo apenas perceptible, aurículas de 2–4 mm de largo; bractéolas ovadas a suborbiculares, anaranjadas, de 1,6–2,0 × 2,1–3,0 mm. Flores 5-meras; sépalos suborbiculares, anaranjados o amarillos, de 2–3 × 3–4 mm; pétalos connatos proximalmente, soldados hasta los 3,5 mm de su longitud y constituyendo un tubo, lóbulos de 3,1–5,0 × 2,2–3,5 mm, anaranjados en las dos caras o anaranjados adaxialmente y rojizos abaxialmente, ápice obtuso a redondeado; estambres 5, filamentos rojizos, de 3–5 × 2–3 mm, anchos (muy angostos en su extremo distal), proximalmente connatos, anteras cobrizas o castañas, ovoides a subglobosas, de 1,0–2,0 × 1,5–2,0 mm; ovario verde o anaranjado, ovoide-cilíndrico, de 2,1–2,9 × 1,5–2,0 mm; estigma subsésil, 5-radiado. Frutos en bayas globosas, rojizas, de 6,8–7,2 mm de diámetro, mesocarpo carnoso, anaranjado; semillas rojizas exteriormente, blancas en transcorte, dispuestas en una placenta roja.

**Iconografía.** *Palmas-Pérez et al.* (2013, p. 172), *Lozada-Pérez* (2020, p. 19)

**Nombre popular.** Flor de San Juan (Veracruz)

**Distribución geográfica y ecológica.** Esta especie se ha encontrado en Guatemala, Honduras, México y Nicaragua (quizás también se encuentre en Belice), entre los 500 y los 2600 m de altitud, principalmente en bosques húmedos a pluviales, tanto primarios como secundarios.

**Comentarios.** *Souroubea exauriculata* se reconoce por sus nectarios reproductivos tubulares-curvos o en forma de cuerno y auriculados, así como por sus flores péntameras, por sus cinco estambres por flor y por su estigma 5-radiado.

#### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** La Trinitaria, 10 km ENE of Dos Lagos, above Santa Elena, 1170 m, 16°06'02"N–91°33'38"O, 18 noviembre 1980, *D. E. Breedlove & F. Almeda 47570* (MO). Monte Ovando, 9–12 abril 1937, *E. Matuda 1853* (MICH, NY). Boquerón, near Motozintla, 2540 m, 15°14'N–92°17'O, 3 mayo 1945, *E. Matuda 5354* (CR, MO). Escuintla, Cacatata, 12 junio 1947, *E. Matuda 16439* (BR). Acacoyagua, Libertad, upper course of Río Cacaluta, 500 m, 15°24'00"N–92°42'00"O, 25 junio 1948, *E. Matuda 17964* (MEXU, MO). **OAXACA:** San Pedro Pochutla, cerro Espino, 1100 m, 12 abril 1917, *C. Conzatti 3068* (MEXU, US). Cafetal San Rafael, 800 m, 9 abril 1926, *E. Makrinus 644* (US). **PUEBLA:** Hueytamalco, campo experimental “Las Margaritas” (INIFAP), 550 m, 20°00'08"N–97°18'59"O, 18 junio 2008, *B. Gómez Chagala 730* (MEXU, MO). Hueytamalco, campo experimental “Las Margaritas” (INIFAP), 550 m, 20°00'20"N–97°19'13"O, 15 septiembre 2008, *B. Gómez Chagala & M. E. Sinaca Colín 837* (MEXU, MO). **VERACRUZ:** Actopán, El Descabezadero, camino de Jilotepec a Actopán, 2 julio 1977, *J. J. Fay et al. 779* (COL, BR, CR, MEXU, US, XAL). Rancho Camarón, 19°14'N–96°41'O, año 1921, *C. A. Purpus 8631* (MO, NY, US).

***Souroubea loczyi* (V. A. Richt.) de Roon**, Acta Bot. Neerl. 15: 587. 1967. *Norantea loczyi* V. A. Richt., Mat. Természettud. Értés. 34: 816–818, t. 6, f. 29. 1916. **Tipo:** Guatemala. Alta Verapaz. Cubilgüitz, 350 m, julio 1904, *H. von Türckheim* 8746 ó 1030 (holotipo: BP; isotipos: BR!, E!, F!, PRC!, W) (**Figura 7**).

*Souroubea triandra* Lundell, Phytologia 1 (7): 244–245. 1937. **Tipo:** Belice. Cayo. Cohune Ridge, in advanced forest on limestone hill, junio-agosto 1936, *C. L. Lundell* 6492 [holotipo: MICH!; isotipos: ARIZ!, C!, CAS!, F!, GH!, LL!, MEXU!, MO!, NY!, S! (dos pliegos), TEX!, U, US!, WIS!].

*Souroubea micrantha* Standl. & Steyerl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 23 (2): 62–63. 1944. **Tipo:** Guatemala. Izábal. Near Puerto Barrios, in *Manicaria* swamp, at sea level, abril-mayo 1939, *P. C. Standley* 72793 (holotipo: F!).

Arbustos lianescentes, epífitos o hemiepífitos, profusamente ramificados, tallos teretes a ligeramente angulosos, cortezas lisas o estriadas. Hojas espiraladas; pecíolos delgados y canaliculados, de 0,38–0,95 × ca. 0,15 cm; láminas coriáceas, obovadas, oblongas, oblanceoladas a elípticas-oblongas, generalmente brillantes, de 4–12,8 × 2,2–



**Figura 7.** *Souroubea loczyi* (V. A. Richt.) de Roon. A. Ramas floríferas (nótese que las inflorescencias son erectas). B. y C. Inflorescencias inmaduras. D. y E. Infrutescencias

6,3 cm, de ápice redondeado u obtuso y base ligeramente cuneada, venación conspicua, reticulada, márgenes ligeramente revolutas; glándulas laminales abaxiales variables en número, dispuestas en una fila submarginal, castaño claras. Inflorescencias terminales, racemosas, multifloras, erectas, raquis (6) 8–17 (18) × 0,2–0,3 cm, glabro, rugoso, verde opaco, estriado o sulcado, frecuentemente lenticelado; pedicelos (0,40) 0,56–1,00 × ca. 0,01 cm, glabros, rugosos, verdes o amarillentos; nectarios reproductivos ubicados por debajo del cáliz, cilíndricos-tubulares, verdes, amarillos, rojizos o anaranjados, urna de 0,5–1,0 × 0,14–0,2 cm, pedículo de 0,1–0,3 cm de largo, aurículas de 1,3–2,4 mm de largo; bractéolas ovadas a orbiculares, amarillentas o rojizas, de 1,0–1,4 × 1,2–1,4 mm. Flores 3–4-meras; sépalos suborbiculares, amarillentos o rojizos, de 1,4–1,5 × 1,7–1,9 mm; pétalos connatos proximalmente, soldados hasta los 3 mm de su longitud y constituyendo un tubo, lóbulos reflexos, ovados, de 1,7–2,0 mm de largo, amarillos o rojizos, de ápice obtuso a redondeado; estambres 3 (–4), filamentos de 2–3 × 1,4–1,5 mm, anchos (muy angostos en su extremo distal), basalmente connatos o libres entre ellos, adnatos proximalmente al tubo de la corola, anteras ovoides a globosas, de 1,1–1,5 mm de largo; ovario ovoide, de 1,6–2,0 × 1,0–1,5 mm; estigma subsésil, 3–4-radiado. Frutos en bayas globosas, de 4,8–6,1 mm de diámetro, verdes, anaranjadas a rojizas o verdes con matices rojizos, mesocarpo carnoso; semillas rojizas, brillantes, dispuestas en una pulpa roja.

**Iconografía.** Utley (1984, p. 13); Endañú-Huerta *et al.* (2012, p. 35); Palmas-Pérez *et al.* (2013, p. 172).

**Distribución geográfica y ecológica.** *Souroubea loczyi* se ha documentado en Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua y Panamá, donde prefiere los bosques húmedos a pluviales, tanto primarios como secundarios, entre el nivel del mar y los 2500 m de altitud, aunque en México se le encuentra en tierras bajas (0–200 m).

**Comentarios.** Esta especie se reconoce fácilmente por sus nectarios reproductivos cilíndricos-tubulares muy cortamente auriculados, por sus flores 3–4-meras, por sus tres o cuatro estambres por flor y por su estigma 3–4-radiado.

#### Material adicional examinado

**México. CHIAPAS:** Municipio Ocosingo, 5 km al N de Crucero Corozal, 170 m, 14 junio 1985, *E. Martínez 12470* (MEXU, NY). Ruina Palenque, 10 julio 1939, *E. Matuda 3679* (F, K, MEXU, MICH). La Trinitaria, km 18 al N de Col. Cuauhtemoc, carretera Monte Bello-Santa Elena, 15°48'00"N–91°57'36"O, 20 septiembre 1984, *A. Méndez Girón 7932* (MO). 3–4 miles E of highway to Palenque-La Libertad road and 0.5 miles S of gravel road, ca. 70 m, 22 julio 1989, *J. Utley & K. Utley 8440* (NY). **TABASCO:** Municipio Huimanguillo, en un arroyo en el km 13,2 de la desviación de la carretera de Huimanguillo Fco. Rueda, 12 junio 1981, *M. A. Magaña & S. Zamudio 263* (MEXU, XAL). Municipio Tacotalpa, rancho Javier Mina, 50 m, 14 julio 1983, *F. Ventura 20420* (MEXU, XAL). **VERACRUZ:** Catemaco, Playa Escondida, hills overlooking Caribbean N of Sontecomapán, 50–60 m, 24 mayo 1981, *A. H. Gentry & E. J. Lott 32285* (MEXU, MO). Entre Coatzacoalcos y el río Tonala, 31 mayo 1957, *F. Miranda 8509* (MEXU, US). A 2 km del campamento Hnos. Cedillo, hacia La Escuadra, Hidalgotitlán, 31 julio 1974, *P. E. Valdivia 1200* (MO). Sin estado, sin localidad, años 1787–1804, *M. Sessé & J. M. Mociño 4907* (MA).

#### Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento y agradecimiento a la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá D.C., Colombia) por todas las facilidades brindadas para la preparación de este trabajo. A la Dra. Guadalupe Munguía Lino (Universidad de Guadalajara, México), por la invitación a participar de la iniciativa “eFloraMex”. A todos los curadores y al personal científico y técnico de los herbarios visitados por su grata colaboración durante la visita a sus instalaciones. A Juan Diego Antonio (COL), Alejandro Llanos (COL), Ann Bogaerts (BR), Barry Hammel (MO), Federico Oviedo-Brenes (OET-Ecos del Bosque), Rosa Ortiz (MO), Filip Verloove (BR), Cristian Pinzón (XAL), Remedios Aguilar (OAX), Marco Tschapka (University of Ulm, Alemania), Klaus Mehltrater (INCOL), Lucio

Lozada Pérez (UNAM) y Dalila Frago Tejas (Revista *Botanical Sciences* - Sociedad Botánica de México) por el obsequio de la valiosa bibliografía y las fotografías, varias de las cuales acompañan este trabajo. Al Comité Editorial de la revista y a los evaluadores anónimos, por sus acertados comentarios.

## Conflictos de intereses

El autor declara no tener conflicto de intereses.

## Referencias

- Cerón-Martínez, C. E.** (2015). *Bases para el estudio de la flora ecuatoriana*. Editorial Universitaria, Universidad Central del Ecuador.
- Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Chase, M. W.** (2017). *Plants of the world. An illustrated encyclopedia of vascular plants*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens.
- Cronquist, A.** (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press.
- Delpino, F.** (1869). Rivista monografica della famiglia delle Marcgraviaceae precipuamente sotto l'aspetto della biologia ossia delle relazione di vita esteriore. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 1, 257-290. [https://openlibrary.org/authors/OL158871A/Federico\\_Delpino](https://openlibrary.org/authors/OL158871A/Federico_Delpino)
- de Roon, A. C.** (1970). Marcgraviaceae. Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 57, 29-50.
- Dressler, S.** (2000). A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from Amazonia with some notes on the *Galeatae* group including a key. *Willdenowia*, 30, 369-374. <https://doi.org/10.3372/wi.30.30214>
- Dressler, S.** (2001). Marcgraviaceae. *Flora of the Venezuelan Guayana*, 6, 248-260.
- Dressler, S.** (2004a). Marcgraviaceae. En: N. Smith, S. A. Mori, A. Henderson, D. W. Stevenson & S. V. Heald (eds.), *Flowering plants of the Neotropics*: 236-238. Princeton University Press.
- Dressler, S.** (2004b). Marcgraviaceae. En: K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales* 6, 258-265. Springer.
- Endañú-Huerta, E., López-Contreras, J. E., Duno de Stefano, R., Carnevali Fernández-Concha, G.** (2012). *Souroubea loczyi* (Marcgraviaceae) un registro nuevo para la porción mexicana de la península de Yucatán. *Polibotánica*, 33, 33-39. <https://www.scielo.org.mx/pdf/polib/n33/n33a2.pdf>
- Font Quer, P.** (1964). *Botánica pintoresca*. Ed. Ramón Sopena, S. A.
- Font Quer, P.** (1993). *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A.
- Gilg, E. & Werdermann, E.** (1925). Marcgraviaceae. En: A. Engler y K. Prantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2*, Springer, Berlin, Heidelberg.
- Giraldo-Cañas, D.** (2002). Una nueva especie de *Marcgravia*, grupo *Galeatae* (Marcgraviaceae) de la Cordillera Oriental y catálogo del género para Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 26, 367-371. [https://doi.org/10.18257/raccefy.26\(100\).2002.2683](https://doi.org/10.18257/raccefy.26(100).2002.2683)
- Giraldo-Cañas, D.** (2011a). *Estudios morfológicos y taxonómicos en el complejo Norantea (Marcgraviaceae): Revisión de Norantea, Pseudosarcopera y Schwartzia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/82358>
- Giraldo-Cañas, D.** (2011b). Las Marcgraviaceae de Colombia: Inventario, diversidad, endemismo y distribución. *Bioetnia*, 8, 28-39. <https://doi.org/10.51641/bioetnia.v8i1.11>
- Giraldo-Cañas, D.** (2018). Circunscripción morfológica, diversidad, patrones de distribución y catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales). *Biota Colombiana*, 19, 49-69. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n01a04>
- Giraldo-Cañas, D.** (2023). Una nueva especie de *Schwartzia* (Marcgraviaceae, Ericales) de Perú. *Cinchonia*, 18, 184-194. <https://revistadigital.uce.edu.ec/index.php/CINCHONIA/article/view/4538/5637>
- Giraldo-Cañas, D. & Picca, P.** (1999). Tres nuevos registros de *Marcgravia* (Marcgraviaceae) para la flora mexicana. *Hickenia*, 62, 289-292. <https://www.hickenia.darwin.edu.ar/index.php/hickenia/article/view/215>
- Giraldo-Cañas, D., Trujillo-Trujillo, E., Parra-O, C.** (2024). Una nueva especie de *Souroubea* (Marcgraviaceae, Ericales) de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 48, 298-306. <https://doi.org/10.18257/raccefy.2243>

- Goldberg, A.** (1986). Classification, evolution, and phylogeny of the families of Dicotyledons. *Smithsonian Contributions to Botany*, 58, 1-314. file:///C:/Users/All%20in%20One%2022-B207LA/Downloads/scb-0058.pdf
- Gonçalves, E. G. & Lorenzi, H.** (2007). *Morfología vegetal*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- González, M. F. & Betancur, J.** (2013). *Un recorrido por la flora del sendero Hyca-Quye. Serie Guías de Campo*, 12, 1-485. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Hammel, B. E.** (2007). Marcgraviaceae, pp. 374-391. En: B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera & N. Zamora (eds.), Manual de plantas de Costa Rica Vol. VI. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 111, 1-933.
- Heald, S. V., de Roon, A. C., Dressler, S.** (2002). Marcgraviaceae. En: S. A. Mori, G. Cremers, C. A. Gracie, J.-J. de Granville, S. V. Heald, M. Hoff & J. D. Mitchell (eds.), Guide to the Vascular Plants of Central French Guiana, Part 2. *Dicotyledons. Memoirs of the New York Botanical Garden*, 76, 431-437. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/26223>
- Heywood, V. H.** (1985). *Las plantas con flores*. Editorial Reverté.
- Lozada-Pérez, L.** (2020). Marcgraviaceae. *Flora de Guerrero*, 87, 15-19.
- Mabberley, D. J.** (2017). *Mabberley's plant book. A portable dictionary of plants, their classification and uses*. 4<sup>th</sup> edition. Cambridge University Press.
- McDade, L. A.** (1995). Species concepts and problems in practice: insight from botanical monographs. *Systematic Botany*, 20, 606-622. <https://doi.org/10.2307/2419813>
- Metcalfe, C. R. & Chalk, L.** (1950). *Anatomy of the dicotyledons*, volume I. Clarendon Press.
- Moreno, N. P.** (1984). *Glosario botánico ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Biológicos.
- Palmas-Pérez, S., Krömer, T., Dressler, S., Arévalo-Ramírez, J. A.** (2013). Diversidad y distribución de Marcgraviaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 170-183. <https://doi.org/10.7550/rmb.29666>
- Punt, W.** (1971). Pollen morphology of the genera *Norantea*, *Souroubea*, and *Ruyschia* (Marcgraviaceae). *Pollen et Spores*, 13, 199-232. <https://repository.naturalis.nl/pub/534856/MBMHU1971365001001.pdf>
- Reveal, J. L. & Chase, M. W.** (2011). APG III: Bibliographical information and synonymy of Magnoliidae. *Phytotaxa*, 19, 71-134. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.4>
- Rudall, P.** (2007). *Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development*. 3<sup>d</sup> edition, Cambridge University Press.
- Schmid, R.** (1988). Reproductive versus extra-reproductive nectaries: Historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review*, 54, 179-232. <https://doi.org/10.1007/BF02858528>
- Schönenberger, J., Anderberg, A. A., Sytsma, K. J.** (2005). Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *International Journal of Plant Sciences*, 166, 265-288. <https://doi.org/10.1086/427198>
- Simon, R., Holderied, M. W., Koch, C. U., von Helversen, O.** (2011). Floral acoustic: Conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science*, 333, 631-633. <https://doi.org/10.1126/science.1204210>
- Sosef, M. S. M., Degreef, J. Engledow & Meerts, P.** (2021). *Clasificación botánica y nomenclatura, una introducción*. Meise Botanic Garden. [https://shopbotanicgarden.be/Clasificacion-botanica-y-nomenclatura-una-introduccion-PDF-p-314-c-21\\_18.html](https://shopbotanicgarden.be/Clasificacion-botanica-y-nomenclatura-una-introduccion-PDF-p-314-c-21_18.html)
- Spjut, R. W.** (1994). A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 70, 1-182. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/370558>
- Stevens, P.** (2025). Angiosperm Phylogeny Website. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Thiers, B.** (2025). *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. <https://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Thompson, J. N.** (2003). *El proceso coevolutivo*. Fondo de Cultura Económica.
- Triana, J. J. & Planchon, J.** (1862). Prodomus florum novo-granatensis: Ternstroemiaceae trib. Marcgraviaceae. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique, sér. 2*, 4, 17, 359-379. <https://ia800504.us.archive.org/2/items/prodromusfloraen00tria/prodromusfloraen00tria.pdf>
- Utlley, J. F.** (1976). A synopsis of the Mexican Marcgraviaceae. *Brenesia*, 9, 51-59.
- Utlley, J. F.** (1984). Marcgraviaceae. *Flora de Veracruz*, 38, 1-15.
- Utlley, J. F.** (2001). Marcgraviaceae. *Flora de Nicaragua*, 85, 1335-1338.
- van Roosmalen, M. G. M.** (1985). *Fruits of the Guianan flora*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University.

- Villaseñor, J. L.** (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559-902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Villaseñor, J. L. & Meave, J. A.** (2022). Floristics in Mexico today: Insights into a better understanding of biodiversity in a megadiverse country. *Botanical Sciences*, 100 (Special Issue), S14-S33. <https://doi.org/10.17129/botsci.3050>
- von Balthazar, M. & Schönenberger, J.** (2013). Comparative floral structure and systematics in the balsaminoid clade including Balsaminaceae, Marcgraviaceae and Tetrameristaceae (Ericales). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 173, 325-386. <https://doi.org/10.1111/boj.12097>
- Ward, N. M. & Price, R. A.** (2002). Phylogenetic relationships of Marcgraviaceae: Insights from three chloroplast genes. *Systematic Botany*, 27, 149-160. <https://www.jstor.org/stable/3093902>
- Weber, H.** (1956). Über die Blütenstände und die Hochblätter von *Norantea* Aubl. (Marcgraviaceae). *Beitrage zur Biologie der Pflanzen*, 32, 313-329.
- Weberling, F.** (1992). *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press.
- Wiens, J. J. & Servedio, M. R.** (2000). Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 267, 1444, 631-636. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1049>
- Zotz, G., Almeda, F., Bautista-Bello, A. P., Eskov, A., Giraldo-Cañas, D., Hammel, B., Harrison, R., Köster, N., Krömer, T., Lowry II, P. P., Moran, R. C., Plunkett, G. M., Weichgrebe, L.** (2021). Hemiepiphytes revisited. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 51, 125620. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125620>