

**Avances en el conocimiento de la familia neotropical Marcgraviaceae
(Ericales) y nuevos registros para las floras de Colombia,
Honduras y Panamá**

Advances in the knowledge of the Neotropical family Marcgraviaceae (Ericales)
and new records for the floras of Colombia, Honduras, and Panama

Diego Giraldo-Cañas

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 # 45-03, Bogotá D. C., Colombia;
dagiraldoc@unal.edu.co, <https://orcid.org/0000-0003-0212-7489>.

Recibido: 04-10-2025

Aprobado: 06-11-2025

Publicado: 27-02-2026

Artículo de investigación

Resumen

Como resultado de nuevos análisis, se dan a conocer algunas novedades biogeográficas, morfológicas y nomenclaturales para la familia neotropical Marcgraviaceae. Se discuten variados aspectos en torno de los tipos de hábito de crecimiento, el dimorfismo foliar, los tipos de inflorescencia y la verdadera naturaleza del fruto en la familia. Se designa el lectotipo para *Marcgravia purpurea* I. W. Bailey. Se presentan varios nuevos registros, tales como *Marcgravia mexicana* Gilg (primer registro para Panamá), *Marcgravia purpurea* I. W. Bailey (primeros registros para Colombia), *Marcgravia stonei* Utleý (primer registro para Honduras) y *Marcgravia waferi* Standl. (primeros registros para Colombia y Panamá). Se describen, por primera vez, el androceo, el gineceo y las semillas para *M. waferi*, así como las semillas para *M. purpurea*. Se incluyen los materiales tipo, las descripciones

de las cuatro especies tratadas, sus categorías de riesgo, así como su distribución geográfica y ecológica. Además, se incluye una nueva y ampliada descripción para la familia.

Palabras clave: Ericales, *Marcgravia*, Marcgraviaceae, plantas neotropicales.

Abstract

As a result of new analyses, several biogeographical, morphological and nomenclatural novelties are revealed for the Neotropical family Marcgraviaceae. Various aspects regarding growth habit, leaf dimorphism, types of inflorescence, and the true nature of the fruit in the family are discussed. The lectotypification for *Marcgravia purpurea* I. W. Bailey is given here. Several new records are presented, such as *Marcgravia mexicana* Gilg (Panama), *Marcgravia purpurea* I. W. Bailey (Colombia), *Marcgravia stonei* Utleý (Honduras), and *Marcgravia waferi* Standl. (Colombia and Panama).

The androecium, gynoecium, and seeds for *M. waferi*, as well as the seeds for *M. purpurea*, are described for the first time. The type materials, descriptions of the four species covered, their risk categories, and their geographical and ecological distribution are included. Additionally, a new and expanded description for the family is included.

Key words: Ericales, *Marcgravia*, Marcgraviaceae, Neotropical plants.

INTRODUCCIÓN

Las Marcgraviaceae son monofiléticas (Ward & Price, 2002), aunque están pobremente conocidas desde el punto de vista molecular. Actualmente, la familia está ubicada en el orden Ericales y está 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, de estructuras glandulares en hojas, peciolo, sépalos o pétalos, poseen flores hipoginas, estilo simplificado, estambres con filamentos aplanados dorsiventralmente, frutos apiculados con estilo y estigma persistentes, semillas sin endospermo, entre otras características morfológicas y anatómicas (Ward & Price, 2002; Schönenberger *et al.*, 2005; Giraldo-Cañas, 2011a, 2018, 2025; von Balthazar & Schönenberger, 2013).

Esta familia posee una distribución neotropical y 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, 2025). La riqueza específica de esta familia se reduce a medida que se asciende latitudinalmente, toda vez que su número se va disminuyendo en Mesoamérica y México, por un lado y en Bolivia y el sur de Brasil, por el otro. 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, con su principal centro de diversidad localizado en el noroeste de Sudamérica (Colombia, Ecuador y Perú) y un segundo en Brasil. Por otra parte, muchas especies de esta familia exhiben densidades poblacionales muy bajas (Giraldo-Cañas, 2011a), lo cual requiere que sus polinizadores presenten movi­lidades y desplazamientos muy grandes o muy amplios (Simon *et al.*, 2011).

Los miembros de esta familia están representados por lianas o arbustos epífitos y hemiepífitos (raramente terrestres) y generalmente, éstos están restringidos a los bosques húmedos a pluviales (Giraldo-Cañas, 2018). Esta familia se caracteriza principalmente por presentar dos tipos de nectarios, los

cuales según la terminología de Schmid (1988), corresponden a nectarios extra-reproductivos laminales [glándulas laminales abaxiales = “*glandulae hypophyllae*” o “*hypophyllous glands*” en el sentido de Weber (1956) y Ward & Price (2002), respectivamente] y nectarios reproductivos extraflorales, los cuales corresponden a brácteas nectaríferas que pueden estar presentes en los pedicelos, en la base de éstos, en el raquis o en la base de la flor, cuya posición, unida a la forma de la inflorescencia, entre otras características, define los límites genéricos de las Marcgraviaceae (Giraldo-Cañas, 2018, 2025).

Aquí se presentan varios avances en torno de esta interesante familia neotropical, con lo cual se sigue aportando al esclarecimiento morfológico, nomenclatural y biogeográfico de las Marcgraviaceae (Giraldo-Cañas, 2011a, 2011b, 2018, 2023, 2025; Giraldo-Cañas *et al.*, 2024).

MATERIALES Y MÉTODOS

El análisis morfológico y la concepción de esta información, se llevaron a cabo mediante 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 esta familia, así como el análisis de numerosos materiales tipo y colecciones generales de 71 herbarios (ACAM, AFP, ANDES, AS, ASU, BA, BAF, BRG, BRIT, CAUP, CDMB, CEN, CEPEC, CHOCO, COAH, COL, CR, CUVU, DUKE, EAN, F, FAUC, FMB, G, GH, HECASA, HFAB, HORI, HOXA, HPUJ, HUA, HUC, HUQ, HUT, IAN, IBGE, INPA, IPA, JAUM, K, LLANOS, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MICH, MO, MOL, MPU, NY, PSO, QAP, QCA, QCNE, R, RB, RSA, SI, SP, SURCO, TOLI, U, UDBC, UIS, UPTC, US, USE, USM, VALLE, VEN, XAL). Los acrónimos de los herbarios están escritos de acuerdo con Thiers (2025). La terminología morfológica aplicada a las Marcgraviaceae está basada en Giraldo-Cañas (2011a, 2018, 2025). La definición de hemiepifitismo está basada en Zotz *et al.* (2021). Las categorías de riesgo de extinción para las especies aquí tratadas, se estimaron con base en los lineamientos de la UICN (2022), mientras que los atributos de extensión de presencia (EOO) y área de ocupación (AOO), se calcularon con base en *Geospatial Conservation Assessment Tool “GeoCat”* (<https://geocat.iucnredlist.org/>) y para ello, las celdas para estimar dichos atributos EOO y AOO, tienen una amplitud de 2 km.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Precisiones en torno de varios aspectos morfológicos

Hábitos de crecimiento. En muchas descripciones de la familia Marcgraviaceae, publicadas en variadas

obras, se menciona que hay árboles (e.g. 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, los cuales son comúnmente epífitos o hemiepífitos, muy raramente terrestres (Giraldo-Cañas, 2018, 2025).

Dimorfismo foliar. Heywood (1985: 84), destacó que tanto en *Marcgravia* L. como en *Norantea* Aubl., 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 sólo se presenta, de manera exclusiva, en *Marcgravia* (Figura 1) (Giraldo-Cañas, 2025). Así, las ramas juveniles en *Marcgravia* son ortótropas, las cuales presentan raíces adventicias numerosas, hojas hifódromas adheridas al sustrato (e.g. rocas, troncos de árboles) y estas ramas son estériles. Por su parte, las ramas maduras son plagiótropas, fértiles (con inflorescencias generalmente péndulas, cortamente racemosas a más comúnmente umbelas) y dependiendo de la especie, las hojas pueden ser hifófromas o no.



Figura 1. Dimorfismo foliar en Marcgraviaceae, una condición exclusiva del género *Marcgravia*. A. Ramas ortótropas; B. Ramas plagiótropas [A y B. *Marcgravia brownnei* (Triana & Planch.) Krug & Urb.] (fotografías: D. Giraldo-Cañas).

Glándulas laminales abaxiales.

Las glándulas laminales se hallan exclusivamente en la superficie abaxial de las hojas (muy raramente ausentes); éstas son circulares a elípticas (Figura 2), algunas veces se encuentran levemente elevadas con relación a la lámina, distanciadas entre sí y están 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, pueden estar ausentes (Giraldo-Cañas, 2011a). Dichas glándulas podrían servir en 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 la hoja, y éstas protegerían a la hoja de insectos fitófagos, ya que en su estado juvenil, las mismas carecen de esclereidas. Al respecto, Gilg & Werdermann (1925) clasificaron a estas glándulas como hidatodos, mientras que Stevens (2025), las denominó domacios. Aquí se opta por denominarlas como glándulas laminales abaxiales.

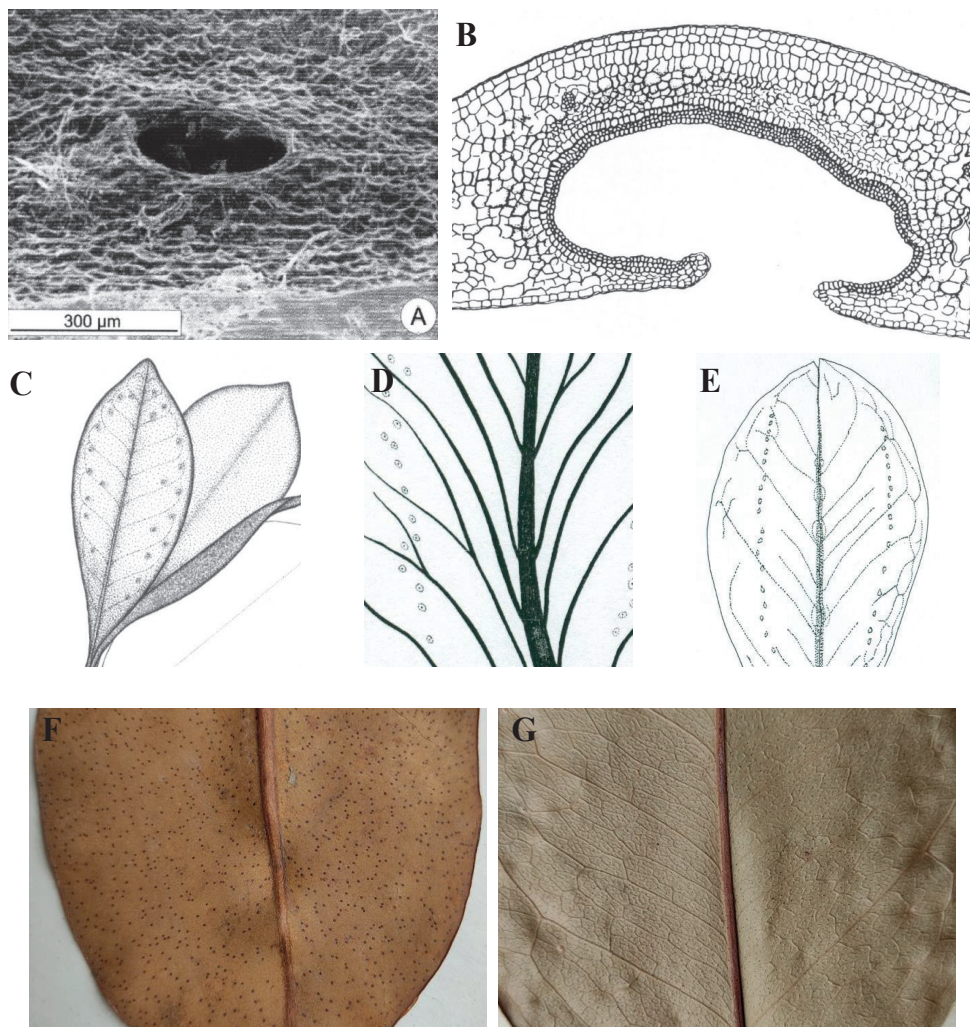


Figura 2. Glándulas laminales abaxiales en Marcgraviaceae. **A.** *Marcgravia yukunarium* P. Picca & Gir.-Cañas; **B.** *Marcgravia* sp.; **C.** *Schwartzia jimenezii* (Standl.) Bedell; **D.** *Schwartzia renvoizei* Gir.-Cañas; **E.** *Schwartzia magnifica* (Gilg) Bedell; **F.** *Marcgravia* sp. nov.; **G.** *Marcgravia atropunctata* de Roon. Nótese la gran variación en formas, número y posición de las glándulas laminales abaxiales en diferentes especies (fotografías: D. Giraldo-Cañas; fuentes de los esquemas en Giraldo-Cañas, 2011a).

Tipos de inflorescencias. Dressler (2004b: 259) menciona que todas las inflorescencias en Marcgraviaceae son racemosas, pero es necesario aclarar que en *Sarcopera* son verdaderas espigas (Figura 3), toda vez que sus

flores son sésiles y en la mayoría de las especies de *Marcgravia* son umbelas (Giraldo-Cañas, 2018, 2025), aunque en este último género también puede haber inflorescencias cortamente racemosas (Giraldo-Cañas, 2002, 2025) (Figura 3).

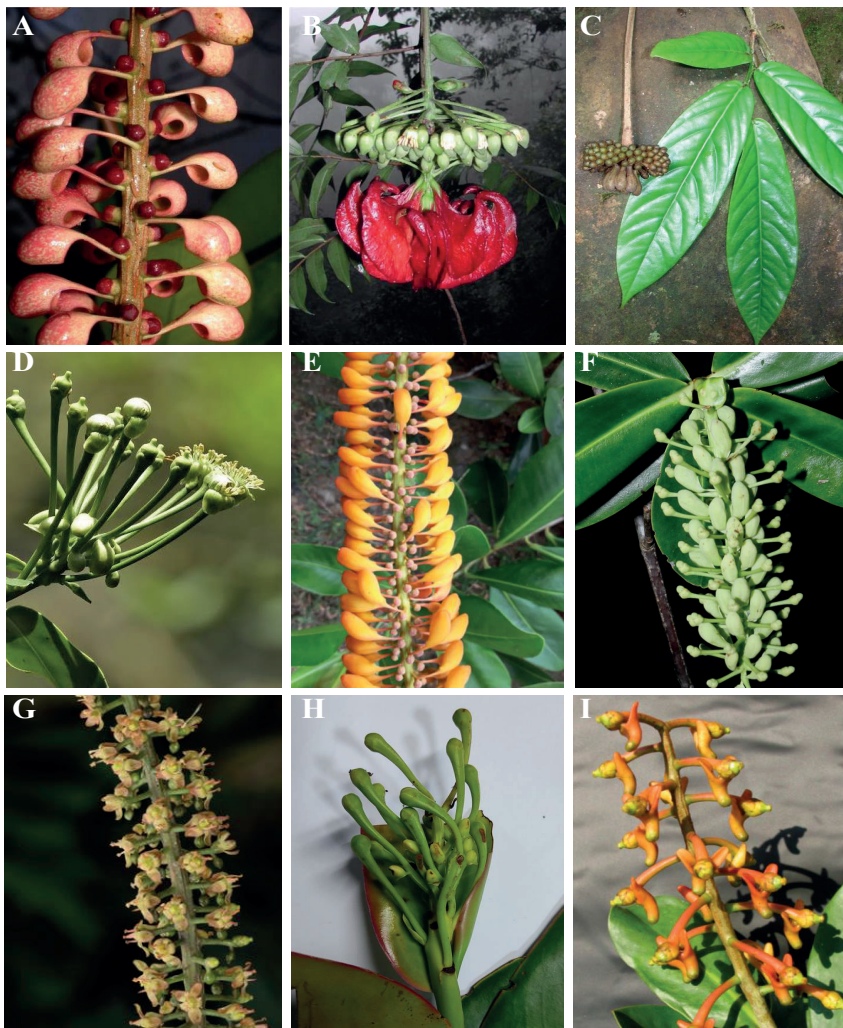


Figura 3. Tipos de inflorescencias en los ocho géneros de Marcgraviaceae. **A.** *Sarcopera sessiliflora* (Triana & Planch.) Bedell (nótese aquí que las flores son sésiles, una característica exclusiva de *Sarcopera*, por lo tanto, sus inflorescencias son espigas, mientras que en los restantes siete géneros las flores siempre son pediceladas); **B.** *Marcgravia stonei* Utley; **C.** *Marcgravia roonii* S. Dressler (nótese en B y C que en *Marcgravia* hay dos tipos de inflorescencias, cortamente racemosa y umbeladas, respectivamente); **D.** *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell; **E.** *Norantea guianensis* Aubl.; **F.** *Pseudosarcopera diaz-piedrahitae* (Gir.-Cañas) Gir.-Cañas; **G.** *Ruyschia tremadena* (Ernst) Lundell; **H.** *Schwartzia andina* Gir.-Cañas; **I.** *Souroubea* sp. (fotografías: A. B. Hammel, B. K. Mehlreter, C. W. Ariza, D. J. Contreras, E. W. Vargas, F. B. Villanueva, G. O. Rivera, H. D. Giraldo-Cañas, I. M. Mora Goyes).

Número de sépalos. González & Betancur (2013: 295) mencionaron que las flores de esta familia presentaban siete (7) sépalos, lo cual claramente es un grueso error de interpretación morfológica, ya que en las Marcgraviaceae sólo se presentan cuatro (*Marcgravia*) o cinco sépalos (los restantes siete géneros); quizás este error se refiera a considerar a las dos bractéolas como sépalos (Giraldo-Cañas, 2025).

Naturaleza de los frutos en Marcgraviaceae. En cuanto a los tipos de frutos presentes en la familia, ha habido muchas propuestas para su denominación, como por ejemplo, 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

(Heald *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 llamar a los frutos, sobre la base de sus reales características morfológicas y anatómicas, como bayas indehiscentes o con 1–4 rupturas irregulares por presión mecánica interna de la placenta cuando ésta madura (“dehiscencia anómala”, *sensu* Moreno, 1984) (Figura 4); dichas rupturas irregulares no corresponden a las fisuras o las hendiduras anatómicas, como las que presentan las verdaderas cápsulas (*sensu* Font Quer, 1993). Estas bayas siempre son globosas, generalmente apiculadas (por persistencia del estilo y el estigma), además, con cáliz persistente, con un mesocarpo generalmente coriáceo o raramente carnoso, mientras que el epicarpo es liso o tuberculado; generalmente las bayas presentan numerosas semillas, las cuales se encuentran dispuestas en una placenta homogénea y frecuentemente jugosa, carnosa y roja o anaranjada. Por todo lo anterior, el tipo de fruto en la familia es una baya, la cual, además, está originada en un gineceo sincárpico y un ovario súpero (Giraldo-Cañas, 2025).



Figura 4. Frutos en Marcgraviaceae. **A y B.** *Marcgravia* sp. (fotografías: D. Giraldo-Cañas).

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), los cuales se han derivado a partir de la fusión de brácteas y flores estériles (Dressler, 2004b). Éstos 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 cual, junto con otras características, definen los límites genéricos en esta familia (Giraldo-Cañas, 2018, 2025). Éstos pueden ser tubulares, sacciformes, cilíndricos, clavados, cocleariformes, galeados, gibosos, subglobosos, ciatiformes, cimbiformes, cuculados, cupuliformes, urceolados, ventricosos y de tamaño muy variable entre las especies. Además, los nectarios reproductivos son de gran importancia taxonómica en las Marcgraviaceae, toda vez que éstos podrían servir como marcadores filogenéticos (Giraldo-Cañas, 2011a).

Aquí se opta por denominarlos como nectarios reproductivos extraflorales.

En cuanto a sus tamaños, hay mucha variación, toda vez que los puede haber muy grandes y conspicuos (como en muchas especies de *Marcgravia*, en las cuales pueden alcanzar los 62 mm de largo) o muy pequeños y apenas perceptibles (*e.g.* en *Ruyschia* spp. miden 2–5 mm de largo, mientras que los más pequeños de toda la familia se encuentran en *Schwartzia peruviana* Giraldo-Cañas, con tan sólo 2–3 × ca. 1 mm) (Giraldo-Cañas, 2023, 2025). Ahora bien, muy raramente, algunos nectarios reproductivos extraflorales pueden presentar una flor vestigial e incluso, una flor completa y fértil en la porción terminal de la urna (esta condición sólo se halla en algunos nectarios de varias especies de *Marcgravia*) (Figura 5).

Es curioso que algunos nectarios reproductivos extraflorales pueden presentar en la porción opuesta al pedículo, algunas rupturas ocasionadas

por varios vertebrados (quizás aves), los cuales actuarían como “ladrones de néctar” y no contribuirían con la polinización (Giraldo-Cañas, 2025). Esta condición sólo la he visto en algunas especies de *Marcgravia*, lo cual está de acuerdo con las observaciones de Thompson (2003: 204), al indicar que el colibrí *Heliodoxa jacula* es más un ladrón de néctar que un polinizador en tres especies de *Marcgravia*. Ahora bien, también pueden presentarse rupturas en la base de la corola en preantesis por parte de abejas del género *Trigona*, condición sólo observada en *Marcgraviastrum macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler (Figura 6D) (Jenniffer Gómez Camargo, com. pers.).

En cuanto a visitantes de las inflorescencias (nectarios reproductivos extraflorales y flores) se refiere, podemos destacar para la especie

andina *Marcgraviastrum macrocarpum*, a algunos grupos de animales, así, varias especies de aves [tres colibríes (Trochilidae): *Adelomyia melanogenys*, *Heliodoxa rubinoides* y *Ocreatus underwoodii*] y una *Diglossa* (Thraupidae: *Diglossa humeralis*), dos especies de avispa (Vespidae: *Parachartergus* sp. y *Agelaia* sp.), una especie de hormiga (Formicidae: *Camponotus* sp.), dos especies de abejas (Apidae: *Trigona amalthea* y *T. fulviventris*) y una especie de coleóptero (Coleoptera: Chrysomelidae) (Gómez Camargo *et al.*, 2017). Por su parte, el consumo de frutos de *Marcgraviastrum macrocarpum*, se da por tres especies de aves [*Euphonia xanthogaster* (Fringillidae), *Diglossa cyanea* (Thraupidae) y *Henicorhina leucophrys* (Troglodytidae)] y una especie de murciélago (*Carollia brevicauda*) (Cusba Velandia, 2017).



Figura 5. Nectarios reproductivos extraflorales con flores vestigiales en el extremo distal de la urna, condición sólo presente en algunas especies del género *Marcgravia*. **A y B.** *Marcgravia* sp. (fotografías: D. Giraldo-Cañas) (las flechas indican la posición de la flor vestigial).

Polinización. En cuanto a la polinización se refiere, en algunas especies ésta se realiza por medio de murciélagos, colibríes, chupamieles u otras aves tropicales (Figura 6), mientras que otras especies son visitadas, y quizás polinizadas, por lagartos, abejas, avispas, mariposas, polillas, hormigas [pertenecientes a los géneros *Camponotus* (Formicinae), *Cephalotes*, *Crematogaster* (Myrmicinae) y *Dolichoderus* (Dolichoderinae) (*D. Giraldo-Cañas et al.* 4409 (COL); dichas hormigas visitan las glándulas abaxiales laminales y los nectarios reproductivos extraflorales], murciélagos, chuchas, zarigüellas o rabipela'os (*Didelphis marsupialis*, Didelphidae) y algunas se autopolinizarían antes de la apertura de las flores (*e.g. Marcgravia* spp.) (véanse las numerosas referencias en Giraldo-Cañas, 2011a). Por otra parte, es necesario destacar el alto potencial para la autogamia en algunas especies del género *Marcgravia*, ya que ésta pudo haberse desarrollado como una adaptación para hacerle frente a un servicio de polinización poco fiable, como una estrategia de respaldo en áreas montanas tropicales con altísimas

precipitaciones, lo cual limitaría considerablemente la actividad de los visitantes florales (Tschapka *et al.*, 2006), como sucede en numerosos bosques andinos de Colombia y Ecuador (obs. pers.). Este fenómeno de la autogamia está reflejado en la liberación del polen antes de la caída de la caliptra (corola) y antes de la antesis (cleistogamia) y quizás, también es una tendencia para reducir el número de nectarios reproductivos extraflorales activos durante la antesis en algunas especies (Tschapka *et al.*, 2006; obs. pers.). Es interesante destacar que en varias especies de diferentes géneros de Marcgraviaceae, los síndromes florales indican que no son tan específicos como para excluir otros agentes visitantes que puedan aprovechar los recursos o polinizar las flores (Gómez Camargo *et al.*, 2017). Como se destacó anteriormente, muchas especies de esta familia exhiben densidades poblacionales muy bajas (Giraldo-Cañas, 2011a), lo cual requiere que sus polinizadores presenten movilidades y desplazamientos muy grandes o muy amplios (Simon *et al.*, 2011).



Figura 6. Polinizadores y visitantes florales en Marcgraviaceae. **A.** *Sarcopera anomala* (Kunth) Bedell; **B.** *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell; **C.** *Marcgravia serra* de Roon; **D y E.** *Marcgraviastrum macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler; **F.** *Sarcopera anomala* (Kunth) Bedell (fotografías: A, B y F. Murray Cooper; C. Marco Tschapka; D y E. Jenniffer Gómez Camargo). Animales: A, B y E. Colibríes; C. *Hylonycteris underwoodii*; D. *Trigona* sp.; F. *Tangara ruficervix*.

El caso particular del género *Marcgravia*. De este género se conocen 64 especies, lo cual lo convierte en el más diversificado de la familia (Giraldo-Cañas, 2018) y también, es el más complejo desde el punto de vista morfológico, ecológico (por sus síndromes de polinización) y taxonómico-nomenclatural (Giraldo-Cañas, 2025). *Marcgravia* es el único género de la familia que presenta hojas dísticas, ramas dimorfas, ya que los tallos juveniles (estériles y ortótropos) son rastreros, adheridos al sustrato por medio de raíces adventicias, con hojas muy reducidas y adheridas al sustrato, convenación hifódroma, razón por la cual son confundidas con algunas Araceae trepadoras (e. g. *Monstera* Adans. y *Philodendron* Schott), mientras que los tallos adultos (fértils y plagiótropos) son escandentes, divergentes con respecto a los sustratos, con hojas bien desarrolladas e inflorescencias péndulas o raras veces dispuestas ligeramente de manera horizontal (Giraldo-Cañas, 2011a, 2025).

La presencia de heterofilia, la contracción del raquis de la inflorescencia, la diferenciación entre flores fértiles y flores estériles o atrofiadas, los pétalos completamente fusionados entre sí y constituyendo una caliptra caduca en anthesis, un gran número de estambres por flor (hasta 65 estambres), un mayor número de lóculos por ovario (3–20-locular), 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, 2025), además de ser el más rico en especies y el de más amplia distribución geográfica (Giraldo-Cañas, 2018, 2025). Por su parte, Cronquist (1981) consideró a *Norantea s. l.* como el género más primitivo de esta familia.

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 éste las flores se disponen de manera erecta sobre los pedicelos) (Giraldo-Cañas, 2002; Dressler, 2004b). 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, y adicionalmente, también se le ha encontrado en algunas islas del Pacífico tropical americano de Colombia, Costa Rica y Panamá (Giraldo-Cañas, 2025). Por otra parte, es necesario destacar que muchas especies de *Marcgravia* exhiben claros ejemplos de evolución convergente con varias especies simpátricas del género *Mucuna* (Fabaceae), lo cual se traduce en similares síndromes de polinización por murciélagos (véanse Tschapka & von Helversen, 1999; Tschapka *et al.*, 2006; Jiménez Domínguez, 2016) (Figura 7).

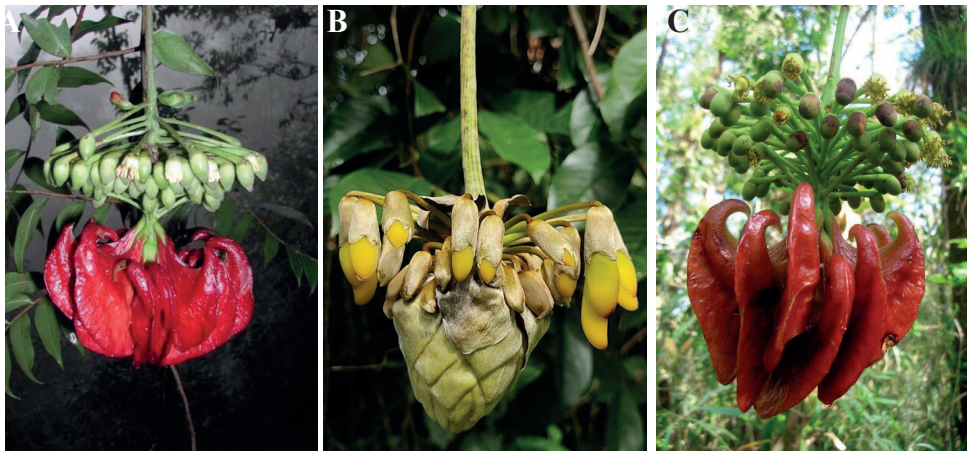


Figura 7. Convergencia evolutiva entre *Marcgravia* (Marcgraviaceae) y *Mucuna* (Fabaceae). **A.** *Marcgravia stonei* Utley; **B.** *Mucuna holtonii* (Kuntze) Moldenke; **C.** *Marcgravia stonei* Utley (fotografías: A. K. Mehltreter; B. D. Giraldo-Cañas; C. Dalila Frago Tejas-Revista *Botanical Sciences*-Sociedad Botánica de México, volumen 100, número especial de 2022, S14-S33).

Es necesario destacar que en el género *Marcgravia* se presenta vicarianza altitudinal (Dressler, 2004a), toda vez que hay unos definidos patrones de riqueza y endemismo en escenarios altitudinales, principalmente en Sudamérica, aunque también en las Antillas y Mesoamérica, y esto a su vez, se traduce en un alto recambio de especies a medida que se aumenta el gradiente altitudinal (Giraldo-Cañas, 2018). Así, los escenarios en ambientes altitudinales en montañas neotropicales, sugieren que el aislamiento causado por la topografía, maximiza las tasas de especiación en las altas montañas (como sucede en los Andes) (Sosa *et al.*, 2018; Giraldo-Cañas *et al.*, 2025), además, las laderas de los Andes han sido consideradas como un motor de especiación, ya que éstas han generado una gran multitud de microambientes (Jaramillo 2012; Giraldo-Cañas *et al.*, 2025) y es precisamente en los Andes septentrionales (Colombia y Ecuador),

donde se presenta la mayor riqueza del género *Marcgravia*.

Por último, hay que destacar la presencia de posibles eventos de hibridación (evolución reticulada) entre diferentes especies de *Marcgravia*, toda vez que he detectado, con cierta frecuencia, especímenes con características “intermedias” de varias especies en varios de los herbarios visitados. Esta situación tendrá que ser verificada con base en análisis filogenómicos o filogenéticos y así estimar la importancia de la hibridación como uno de los grandes promotores de la diversificación del género *Marcgravia*.

Dadas todas estas aclaraciones y correcciones en torno de variados aspectos morfológicos, considero conveniente el proporcionar una descripción morfológica actualizada para toda la familia Marcgraviaceae, la cual presento a continuación.

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

Género tipo: *Marcgravia* L.

Lianas o arbustos, raramente terrestres a más comúnmente epífitos o hemiepífitos, trepadores; tallos frecuentemente muy ramificados, generalmente robustos, sinuosos, escandentes, sólo dimorfos en *Marcgravia* (tallos juveniles ortótropos, rastreros, adheridos al sustrato por medio de raíces adventicias, con hojas muy reducidas y adheridas al sustrato, la venación hifódroma; tallos adultos fértiles plagiótropos, escandentes, divergentes con respecto a los sustratos, con hojas bien desarrolladas, hifódromas o no dependiendo de la especie); 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 a raramente sésiles, 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; vernación convoluta; **glándulas laminales** (= nectarios extra-reproductivos laminales) presentes

sólo en la cara abaxial (muy raramente ausentes), 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 (muy raramente las glándulas laminales abaxiales 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 sólo observada en *Marcgravia pedunculosa*, *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 se presentan en la porción proximal de la inflorescencia 1–3 brácteas foliáceas no nectaríferas, las cuales son en textura, color, forma y ornamento similares a las hojas de las ramas maduras, dichas brácteas foliáceas generalmente cóncavas; pedúnculo y raquis glabros o pubérulos, lisos, rugosos, estriados o sulcados, frecuentemente lenticelados; **nectarios reproductivos extraflorales** presentes en todas las inflorescencias (generalmente con colores llamativos al ojo humano desde verdes, blancos, amarillos, anaranjados hasta rojos; secretores de néctares frecuentemente fragantes), de tamaños, número, disposiciones (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*) a 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 sólo se halla en algunos nectarios reproductivos de varias especies de *Marcgravia*), los nectarios reproductivos extraflorales son caducos en fructificación; bractéolas 2 (muy raramente ausentes), sepaloideas, persistentes, subopuestas o alternas a más comúnmente opuestas, subyacentes al cáliz o alejadas de éste, orbiculares, suborbiculares, ovadas, obtusas a menos frecuentemente emarginadas o deltoides, muy raramente apiculadas, generalmente carnosas y rugosas, homomorfas, muy raramente heteromorfas. **Flores** perfectas, actinomorfas, autógamas, raramente cleistógamas a más comúnmente alógamas, protándricas o simultáneas, sésiles o corta a notoriamente pediceladas, erectas sobre los pedicelos o conspicuamente oblicuas a éstos; cáliz dialisépalo, persistente, sépalos 4 (*Marcgravia*) ó 5 (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 (*Marcgravia*) ó 5 (los restantes siete géneros) (raramente 3 ó 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 antesis (esta última condición exclusiva de *Marcgravia*); androceo con estambres dispuestos en una o dos series, 3 ó 5 estambres por flor en *Ruyschia* y *Souroubea* (muy raramente 4 en *Souroubea loczyi*), 5 en *Schwartzia jimenezii*, a más comúnmente en números mayores [6–80 (–120) en los demás géneros], filamentos libres o proximalmente connatos o adnatos a la base de los pétalos, o adnatos y connatos al mismo tiempo, filiformes, triangulares, lineares a generalmente planos, lisos o verruculosos, anteras ditecas, introrsas, longitudinalmente dehiscentes, basifijas, subbasifijas 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,

bitegmentados, 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 anomalocida), globosas, generalmente apiculadas (por persistencia del estilo y el estigma), con cáliz y estigma persistentes; mesocarpo generalmente coriáceo, raramente carnoso; epicarpo liso, granuloso o tuberculado, glabro, glabrescente o muy cortamente piloso; 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 generalmente jugosa, dulce y roja o anaranjada.

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

División de las Marcgraviaceae. Esta familia se encuentra dividida en dos subfamilias (Choisy, 1824; Wittmack, 1878), Marcgravioidae –la cual incluye sólo el género tipo– y Noranteoidae,

subdividida en dos tribus, Ruyschieae con dos géneros, *Ruyschia* Jacq. y *Souroubea* Aubl., y Noranteeae, con los géneros *Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler, *Norantea* Aubl., *Pseudosarcopera* Giraldo-Cañas, *Sarcopera* Bedell y *Schwartzia* Vell. (Ward & Price, 2002; Giraldo Cañas, 2018). La división en dos subfamilias está respaldada por datos morfológicos, anatómicos, moleculares y tamaño del genoma (Ward & Price, 2002; Schneider *et al.*, 2015; Giraldo-Cañas, 2018). Una clave para reconocer todos los géneros de la familia se encuentra en Giraldo-Cañas (2018: 60) y por lo tanto, no se repite aquí.

Primeros registros para las floras de Colombia, Honduras y Panamá

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!).

Lianas epífitas o hemiepífitas; ramas adultas con tallos angulosos, lenticelados. Hojas cortamente pecioladas, pecíolos 0,16–0,20 × ca. 0,25 cm; láminas lanceoladas a elípticas, 7–10 × 1,7–3,2 cm, cuneadas a subobtusas proximalmente, acuminadas distalmente; glándulas laminales abaxiales diminutas, punctiformes-poriformes, submarginales a marginales, dispuestas uniformemente, con 2 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 0,6–0,8 cm de largo), urna urceolada, rugosa, 1,2–1,8 (2,0) cm de largo, muy raramente algunos nectarios reproductivos pueden presentar una flor vestigial en la porción terminal de la urna; bractéolas redondeadas, fimbriadas o enteras, 1,3–1,5 × 2,8–3,0 mm. Flores erectas sobre los pedicelos, los pedicelos lenticelados-tuberculados, 3,3–6,0 cm de largo; sépalos suborbiculares, 1,5–2,0 × 3–5 mm; caliptra cónica-ovada, roja y opaca, 6–8 × 4–5 mm; estambres 22–26, filamentos aplanados, más angostos distalmente, verdes muy claros, anteras subsagitadas, blancas; ovario globoso a ovado, 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, 8–12 mm de diámetro; semillas numerosas, de contorno ligeramente irregular, alargadas, reticuladas, 0,9–1,1 × 0,5–0,6 mm, pulpa roja, carnosa.

Iconografía. Utley (1984), Hammel (2007), Giraldo-Cañas (2025).

Distribución geográfica y ecológica. *Marcgravia mexicana* sólo se conocía de Costa Rica, Guatemala, México y Nicaragua (Giraldo-Cañas, 2018, 2025) y aquí se registra, por primera vez, para Panamá. Esta especie es propia

de bosques húmedos a muy húmedos, tanto primarios como secundarios, entre el nivel del mar y los 1200 metros de altitud.

Conservación. EOO = 407.466,119 km², AOO = 28.000 km². Por su área de ocupación tan pequeña y por el ritmo de destrucción de los bosques donde ella se establece, *M. mexicana* debe ser ubicada en la categoría “En peligro” (EN) (UICN, 2022).

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

Material adicional examinado

COSTA RICA. Limón: Matina, P. N. Barbilla, cuenca del Matina, sendero Las Pitas, cuadrada El Dulce, 600–700 m, 09°59'05"N–83°23'50"O, 12 abril 2000, *E. Mora 1034* (MO, NY).

PANAMÁ. San Blas: El Llano-Cartí road, km 26.5, 200 m, 09°22'N–78°58'O, 9 abril 1985, *G. C. de Nevers et al. 5270* (MO).

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 Sihupán, 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 purpurea* I. W. Bailey**, Amer. J. Bot. 9: 378–379. 1922. **SINTIPOS:** Guyana. Banks of the Mazaruni and Cuyuni rivers, near Kartabo, ca. 06°20' N – 58°42' O, julio–agosto de 1920, *I. W. Bailey* 136!, 179, 192, 195 (GH). **LECTOTIPO** (aquí designado): Guyana. Banks of the Mazaruni and Cuyuni rivers, near Kartabo, ca. 06°20' N–58°42' O, 20 agosto 1920, *I. W. Bailey* 136 (GH-00019816!; isolectotipos: GH, NY).

Lianas o arbustos lianescientes, terrestres, epífitos o hemiepífitos, escandentes, con tallos principales de hasta 25 m de largo y 5 cm de diámetro, profusamente ramificados, las ramas fértiles péndulas, corteza rugosa, lenticelada, las lenticelas numerosas, ligeramente abultadas y aleatoriamente dispuestas. Hojas coriáceas, discoloras, glabras, conspicuamente pecioladas (pecíolo 0,5–1,3 cm de largo, negruzco, ligeramente retorcido); láminas elípticas a oblongo-elípticas, 6,3–18,2 × 2,9–6,8 cm, de base cuneada a obtusa (entonces levemente asimétrica) y ápice acuminado; venación ligeramente impresa en ambas caras; glándulas laminales abaxiales ausentes. Inflorescencias terminales, péndulas, conspicuamente pedunculadas, multifloras, en umbelas densas o muy cortamente racemosas (entonces el raquis de hasta 0,8 cm de largo), (13) 18–25 (–34) flores fértiles por inflorescencia, botones florales verdes a castaño-verdosos; nectarios reproductivos extraflorales 5–10 por inflorescencia, verdes, tubulares-sacciformes, 1,7–3,5 cm de largo, diminutamente rostrados, pedículo 0,4–0,5 cm de largo, algunos nectarios con una flor abortada dispuesta en su extremo distal; bractéolas sepaloideas, orbiculares, diminutas, castaño oscuras. Flores oblicuas sobre los pedicelos, pediceladas (los pedicelos 2,2–3,0 cm de largo, rectos, verde oliva, vináceos o café, lenticelados, conspicuamente tuberculados-verrucosos desde su porción media hasta su porción distal, las verrugas sobreelevadas); sépalos suborbiculares, cartáceos, castaño

oscuros, 4,3–4,9 mm de ancho; corola (caliptra) ovoide a subglobosa, (5,2) 7,2–8,9 × (3,2) 5,0–6,0 mm, de color verde o púrpuro; estambres *ca.* 16 por flor, libres, amarillos o rojizos, filamentos aplanados, 4,0–5,5 mm de largo, anteras lanceoladas, rojizas, 4,8–5,2 mm de largo; ovario cónico, rugoso a granuloso, 3,5–4,3 × 3,4–4,0 mm; estilo *ca.* 1 mm de largo; estigma mamiforme, *ca.* 1,5 mm de diámetro. Frutos globosos, 0,7–1,5 cm de diámetro, densamente granuloso, ligeramente apiculados (estigma persistente), castaños, anaranjados, rojizos o vináceos cuando maduros, verdosos cuando inmaduros; semillas elípticas, ligeramente irregulares, reticuladas, castaño-cobrizas, brillantes, numerosas, *ca.* 0,5 × 0,3 mm, dispuestas en un arilo rojo.

Iconografía. Bailey (1922), Gilg & Werdermann (1925).

Distribución geográfica y ecológica. *Marcgravia purpurea* se había registrado previamente en Bolivia, Brasil, Guayana Francesa, Guyana, Perú, Surinam y Venezuela (Giraldo-Cañas, 2018), y aquí se documenta, por primera vez, para Colombia. Esta especie se distribuye en bosques maduros húmedos a pluviales de la cuenca amazónica, entre el nivel del mar y los 1100 m de altitud. *Marcgravia purpurea* puede alcanzar el dosel de los bosques donde se establece.

Conservación. EOO = 2.783.235 km², AOO = 27.500 km². Dada su amplia distribución en variados bosques de la cuenca amazónica y por los valores de

sus áreas de distribución, *M. purpurea* debe ser ubicada en la categoría “Preocupación menor” (LC) (UICN, 2022).

Comentarios. *Marcgravia purpurea* es una de las pocas especies en toda la familia que carece de glándulas laminales abaxiales. Esta característica, unida a sus grandes dimensiones, a sus flores dispuestas de manera oblicua en los pedicelos y a sus frutos globosos, densamente granuloso y ligeramente apiculados, permite reconocer fácilmente a esta especie.

Material adicional examinado

BOLIVIA. Beni: 5–8 km SW of Guayaramerin on the road to Riberalta, 10°48' S–65°23' O, 8 febrero 1978, W. R. Anderson 12030 (INPA, MICH, NY, U). **LA PAZ:** Bautista Saavedra, Apolobamba, Pauje Yuyo, 1,8 km NE de la comunidad, bosque yungueño subandino inferior pluvial, 1020 m, 15°02'19" S–68°26'54" O, 8 septiembre 2004, L. E. Cayola et al. 1174 (LPB, MO).

BRASIL. Amazonas: Basin of Rio Madeira, municipio Humaytá, on plateau between Rio Livramento and Rio Ipixuna, 07°30' S–63°01' O, 7–18 noviembre 1934, B. A. Krukoff 7045 (MO). Pará: Mun. de Oriximiná, cachoeira Porteira, BR 163, km 16, mata de terra firme, Cipó, 27 noviembre 1987, C. Farney 2035 (MO, NY).

COLOMBIA. Amazonas: Corregimiento La Pedrera, resguardo indígena Curare-Los Ingleses, comunidad

Curare, 100 m, 01°17' S–69°44' O, 21 mayo 2004, *Z. Cordero-P & E. Tanimuka 817* (COL, dos ejemplares). Cuenca del medio Caquetá, región de Araracuara, comunidad de Peña Roja, bosque maduro del plano sedimentario terciario, 160 m, 00°41' S–72°07' O, 8 mayo 1998, *A. Parrado Rosselli & A. Rodríguez 127* (COAH, COL). Municipio de Leticia, corregimiento de La Pedrera, orillas del río Bernardo, ca. 200 m, 01°32' S–70°35' O, 14 marzo 1991, *Fundación Puerto Rastrojo 5038* (HUA). Área no municipalizada de La Chorrera, resguardo indígena Predio Putumayo, Puerto Príncipe, alto río Igará Paraná, bosque de tierra firme, 103 m, 0°58'25,7" S–73°02'40,3" O, 5 febrero 2023, *J. M. Vélez-Puerta & W. Donaldo Castro 8036* (COAH).

GUYANA. Malali, Demerara River, 04°54' N–58°55' O, 30 octubre–5 noviembre 1922, *J. S. de la Cruz 2689* (MO).

PERÚ. Loreto: Maynas, Iquitos, Estación Experimental IIAP, Alpahuayo, 21 km al sur de Iquitos, bosque primario, suelos mezclados de arena blanca y arcilla, 160 m, 04°10' S–73°30' O, 18 septiembre 1990, *J. J. Pipoly et al. 12124* (BRIT, COL, MO). Maynas, Iquitos, Estación Experimental del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), ca. 150 m, 04°00'15" S–73°25'48" O, 31 mayo 1990, *R. Vásquez et al. 13827* (MEXU, MO). Alto Amazonas, rain forest on lower northwest slopes of Cerros Campanquiz, río Marañón, just above Pongo de Manseriche, 250–350 m,

04°27' S–77°34' O, 17 octubre 1962, *J. J. Wurdack 2295* (F).

SURINAM. Tafelberg, Table Mountain, in mixed high forest at base of West Escarpment, ca. 450 m, 03°53' N–55°55' O, 10 septiembre 1944, *B. Maguire 24701* (ASU, NY).

VENEZUELA. Bolívar: bosque húmedo riparino (sic), caño Pablo, tributario del río Caura, aprox. 6 km E-SE de Las Pavas (Salto Para), 240 m, 06°14' N–64°24' O, 9 mayo 1982, *G. Morillo & R. Liesner 9058* (MO).

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 7.**

Lianas epífitas o hemiepífitas; ramas adultas con tallos angulosos a subcilíndricos o cilíndricos, profusamente ramificados, lenticelados. Hojas pecioladas, peciolo canaliculado, 0,3–0,5 × 0,2–0,3 cm; láminas elípticas, lanceoladas, oblongas u ovadas, coriáceas a cartáceas, 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.

Inflorescencias racemosas, laterales y/o terminales, densas, péndulas, 45–108 flores fértiles por inflorescencia; pedúnculo lenticelado, ocasionalmente con 1 ó 2 brácteas foliáceas, cóncavas, similares en textura, color y forma a las hojas de las ramas adultas; raquis 6–10 cm de largo, lenticelado; nectarios reproductivos extraflorales 7–27 por inflorescencia, galeados, comprimidos lateralmente, rostrados, pediculados (el pedículo 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, 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, 2,2–4,5 × 4,0–6,0 mm; caliptra ovoidea, obtusa, verde clara a amarillenta, 8–10 × 5–9 mm; estambres 18–25, filamentos libres, planos, lineares a obovados, distalmente agudos, blancos, 3,0–4,2 × ca. 1 mm, anteras triangulares, obtusas a emarginadas, subsagitadas a subbasifijas, de color crema, 2,5–4,5 × 8,0–1,3 mm; ovario subgloboso, 9–10-locular, 4–5 mm de diámetro; estilo 1–2 mm de largo; estigma radiado, obtuso, ca. 1 mm de diámetro. Frutos en bayas subglobosas a globosas, umbonadas, tuberculadas, 11–13 mm de diámetro; semillas

numerosas, rojas, reticuladas, ca. 1,1–1,4 mm de largo.

Nombre popular. Gallitos (Oaxaca).

Iconografía. Uitley (1976).

Distribución geográfica y ecológica.

Si bien se conocía una colección del año 1993 de Honduras [*T. Hawkins et al.* 632 (MEXU, MO, US, USF)], ésta había pasado inadvertida por Dressler (2000), Tschapka *et al.* (2006), Villaseñor (2016) y Giraldo-Cañas (2018), ya que dichos autores consideraron a *M. stonei* endémica de México, pero es claro que también está presente Honduras. 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.

Conservación. EOO = 98.329,47 km², AOO = 24.000 km². Por su área de ocupación tan pequeña y por el ritmo de destrucción de los bosques donde ella se establece, *M. stonei* debe ser ubicada en la categoría “En peligro” (EN) (UICN, 2022).

Comentarios. *Marcgravia stonei* es una especie enigmática, aunque 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 *Marcgravia pedunculosa* Triana & Planch. (una especie sudamericana) y *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 *Marcgravia* 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

HONDURAS. Comayagua: Quebrada Agua Amarilla, Azul Meambar National Park, 10.5 km E of lago Yojoa, 1850 m, 14°48'N–87°52'O, 14 marzo 1993, *T. Hawkins et al.* 632 (MEXU-tres duplicados, MO, US, USF).

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 Yolo, 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 Yolo, 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, TEX, XAL).

Marcgravia waferi Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 18 (2): 698. 1937. **Tipo:** Costa Rica. Puntarenas: Cocos Island, along brook flowing into Wafer Bay, abundant along stream, 8 abril 1930, *H. K. Svenson* 327 (holotipo: F!; isotipos: GH!, S, UC).

Lianas a arbustos lianescientes, hemiepífitos, corteza lenticelada. Hojas cortamente pecioladas (el pecíolo 0,1–0,2 cm de largo, engrosado y retorcido), láminas oblongo-lanceoladas, 6,3–11,0 × 1,6–2,8 cm, coriáceas, glabras, discoloras, opacas en ambas caras o sólo

la cara adaxial ligeramente brillante, vena media conspicua (con respecto a la epidermis sobreelevada en el envés, a nivel o ligeramente hundida en la haz), el resto de la venación hifódroma en ambas caras, conspicuamente acuminadas, de base atenuada o levemente redondeada y ligeramente asimétrica. Inflorescencias en umbelas terminales, péndulas, paucifloras, (4–) 5–9 (–10) flores fértiles por inflorescencia; pedúnculo lenticelado y sin brácteas foliosas; nectarios reproductivos extraflorales 1–3 por inflorescencia, verdes, tubulares-sacciformes, cortamente pediculados (el pedículo 0,3–0,4 cm de largo), urnas 1,5–2,0 × 0,6–0,7 cm, con la boca rostrada; bractéolas anchamente orbiculares, sepaloideas, opacas, corta y densamente pilosas (los tricomas castaños a cobrizos), subyacentes al cáliz, 5,0–6,0 mm de ancho, heteromorfas entre sí (una bractéola es entera y la otra es ligeramente bilobulada) u homomorfas. Flores oblicuas sobre los pedicelos, conspicuamente pediceladas, los pedicelos corta y densamente pilosos en su extremo distal (los tricomas castaños a cobrizos), tuberculados en el resto de su extensión, 3,0–4,2 cm de largo; cáliz castaño, sépalos suborbiculares, corta y densamente pilosos (los tricomas castaños a cobrizos), 5,0–7,9 mm de ancho; corola (caliptra) ovoide, glabra, corta y densamente tuberculada, castaña oscura, opaca a levemente brillante, (6,0–) 8,0–9,7 × (5,6–) 6,0–7,5 mm; estambres 24, libres, dispuestos en una única serie, filamentos aplanados, lisos, más anchos proximalmente, luego se hacen más angostos hacia su porción distal, 1,7–2,5 mm de largo, 0,5–0,8

mm de ancho en su porción proximal, anteras subsagitadas a subbasifijas, linear-oblongas, amarillentas, 2,5–3,0 × 0,5–0,7 mm; ovario cónico, estriado longitudinalmente, castaño oscuro a negruzco, 5,5–6,0 × 4,1–5,2 mm; estigma mamiforme, sésil, 1,8–2,0 mm de diámetro. Frutos globosos, cortamente apiculados, castaño oscuros a negruzcos, gabros, glabrescentes a laxa y muy cortamente pilosos, 0,9–1,3 cm de diámetro; semillas numerosas, reniformes, irregulares, ligeramente reticuladas, cobrizas, brillantes, ca. 1,0 × 0,4 mm.

Distribución geográfica y ecológica.

Marcgravia waferi sólo se conocía de Costa Rica (considerada endémica de la Isla del Coco) (Giraldo-Cañas, 1999, 2018) y aquí se registra por primera vez para Colombia y Panamá. Esta especie crece en bosques primarios muy húmedos a pluviales en muy buen estado de conservación, entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud.

Conservación. EOO = 365.405,8 km², AOO = 36.000 km². Esta especie se distribuye en bosques de tierras bajas, los cuales están sometidos a una gran alteración antrópica (construcción de obras civiles, explotación maderera, ampliación de las fronteras agropecuarias; obs. pers.), lo que sumado a los valores de sus áreas EOO y AOO, hacen que *M. waferi* deba ser ubicada en la categoría “En peligro” (EN) (UICN, 2022). Con respecto al atributo EOO, éste representa una gran área geográfica, pero casi toda esta área corresponde a una gran extensión en

el océano Pacífico, toda vez que esta especie se distribuye en la Isla del Coco (océano Pacífico) en Costa Rica y de ahí “hay un salto” a Panamá y al Chocó biogeográfico (Colombia).

Comentarios. Entre todas las especies conocidas de *Marcgravia*, ésta es la única que presenta bractéolas heteromorfas entre sí, toda vez que en cada flor una bractéola es entera y la otra puede ser ligeramente bilobulada. Es necesario destacar que aquí se describen, por primera vez, el androceo, el gineceo y las semillas para *Marcgravia waferi*.

Material adicional examinado

COLOMBIA. Chocó: Región del río Baudó, 2 febrero 1967, *H. P. Fuchs et al.* 22004 (COL, MO, US). New road being built from S of Yuto to Lloró, mature pluvial forest being semi-selectively logged, 5°29' N–76°35' O, 100 m, 17 agosto 1976, *A. Gentry & M. Fallen* 17856 (COL, MO). Road (under construction) from km 27 (2 km S of Yuto) of the Quibdó-Istmina road to Lloró, tropical pluvial forest, 5°30' N–76°37' O, ca. 100 m, 15 junio 1982, *A. Gentry & J. Brand* 36988 (COL, MO). S ridge of Cerro Mecana, forest and dense shrubby vegetation, 6°15' N–77°19' O, 710–880 m, 8 enero 1984, *A. Juncosa* 1792 (COL, MO). **Valle del Cauca:** Bajo Calima, ca. 15 km N of Buenaventura, Cartón de Colombia concession, transition between tropical wet and pluvial forest, 3°56' N–77°08' O, ca. 50 m, 15 febrero 1983, *A. Gentry et al.* 40317 (COL, MO); misma localidad, 18 febrero 1983, *A. Gentry*

& *A. Juncosa* 40461 (COL, MO). Bajo Calima, Dindo area, pluvial forest, 3°59' N–76°58' O, ca. 100 m, 11 julio 1984, *A. Gentry et al.* 47872 (COL, MO). Municipio de Buenaventura, forest exploitation in the concession of Cartón de Colombia, 3°56' N–77°10' O, ca. 230 m, 15 noviembre 1979, *J. van Rooden et al.* 547 (COL, MO, U).

COSTA RICA. Puntarenas: Isla del Coco, Wafer Bay, 15 agosto 1973, *R. L. Dressler* 4474 (MO). Cocos Island, high plateau SE of Chatham Bay, 5°33' N–87°01' O, 9–11 abril 1979, *R. B. Foster* 4127 (F, MO). Coco's Island, Wafer Bay, marzo 1970, *L. D. Gómez P.* 3261 (MO, U). Isla del Coco, Chatham Bay, 13 abril 1965, *A. Jiménez M.* 3190 (MO, U). Cocos Island, 3 septiembre 1967, *M. L. Klawe s. nro.* (MO-532687). Cantón de Puntarenas, P. N. Isla del Coco, sendero a Cerro Iglesias, 5°32'40" N–87°03'20" O, 400–600 m, 22 septiembre 1994, *F. Quesada* 1012 (CR, MO).

PANAMÁ. Panamá: Canal Zone, Fort Clayton, US Army Tropic Test Center, Cerro Jefe, in *Clusia* forest, 9°14'02" N – 79°22'30" O, ca. 950 m, 27 enero 1966, *E. L. Tyson et al.* 3211 (MO).

Consideraciones finales

Con los nuevos registros aquí documentados, el número de Marcgraviaceae para Colombia se eleva a 59 especies, para Honduras a 9 especies y para Panamá a 26 especies. Así, Colombia es el país que presenta la mayor riqueza de especies de esta familia (con 12 especies endémicas),

seguido por Brasil con 39 especies, 15 de las cuales son endémicas. En la medida en que sigamos estudiando más colecciones de herbario y realizando más exploraciones de campo, los datos de riqueza para la familia y para varios países, seguirá en aumento, toda vez que son evidentes varios vacíos de circunscripción de especies y por sobre todas las cosas, los inventarios vegetales distan mucho de ser completos en casi todos los países neotropicales.

LITERATURA CITADA

- Bailey, I. W. 1922. The pollination of *Marcgravia*: a classical case of ornithophily? *American Journal of Botany* 9: 370–384.
- Cerón Martínez, C. E. 2015. *Bases para el estudio de la flora ecuatoriana*. Editorial Universitaria, Universidad Central del Ecuador, Quito.
- Choisy, J. D. 1824. Marcgraviaceae. En: A. P. de Candolle (ed.), *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 1: 565–566.
- Christenhusz, M. J. M., M. F., Fay & M. W. Chase. 2017. *Plants of the world. An illustrated encyclopedia of vascular plants*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- Cusba Velandia, H. 2017. Fenología de la fructificación de *Marcgraviastrum macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler y sus dispersores en Boyacá. *Ciencia en Desarrollo (volumen especial)*: 336.
- Delpino, F. 1869. Rivista monografica della famiglia delle Marcgraviaceae precipuamente sotto l'aspetto della biologia ossia delle relazione di vita esteriore. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 1: 257–290.
- 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.
- 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, Princeton.
- Dressler, S. 2004b. Marcgraviaceae. En: K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales* 6: 258–265. Springer, Berlín.
- Font Quer, P. 1964. *Botánica pintoresca*. Ed. Ramón Sopena, S. A., Barcelona.
- Font Quer, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.

- Gilg, E. & E. Werdermann. 1925. Marcgraviaceae. En: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 21: 94–106.
- Giraldo-Cañas, D. 1999. Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana: Estudio preliminar sobre su diversidad, distribución y fitogeografía. *Darwiniana* 37: 15–24.
- 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.
- Giraldo-Cañas, D. 2011a. *Estudios morfológicos y taxonómicos en el complejo Norantea (Marcgraviaceae): Revisión de Norantea, Pseudosarcopera y Schwartzia*. Bogotá D. C.: Biblioteca José Jerónimo Triana 22: 1–176. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Giraldo-Cañas, D. 2011b. Las Marcgraviaceae de Colombia: Inventario, diversidad, endemismo y distribución. *Biotnia* 8: 28–39.
- Giraldo-Cañas, D. 2018. Circunscripción morfológica, diversidad, patrones de distribución y catálogo de la familia neotropical Marcgraviaceae (Ericales). *Biota Colombiana* 19: 49–69.
- Giraldo-Cañas, D. 2023. Una nueva especie de *Schwartzia* (Marcgraviaceae, Ericales) de Perú. *Cinchonia* 18: 184–194.
- Giraldo-Cañas, D. 2025. La familia Marcgraviaceae en México. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 49: en imprenta.
- Giraldo-Cañas, D., P. M. Peterson & K. Romaschenko. 2025. Sistemática de las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Sudamérica. *Cinchonia* 20: 131–258.
- Giraldo-Cañas, D., E. Trujillo-Trujillo & C. Parra-O. 2024. Una nueva especie de *Souroubea* (Marcgraviaceae, Ericales) de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 48: 298–306.
- Goldberg, A. 1986. Classification, evolution, and phylogeny of the families of Dicotyledons. *Smithsonian Contributions to Botany* 58: 1–314.
- Gómez Camargo, J., L. Rosero Lasprilla & D. Giraldo-Cañas. 2017. Biología reproductiva de *Marcgraviastrum macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler (Marcgraviaceae) Ciencia en Desarrollo (volumen especial): 313–314.
- González, M. F. & J. Betancur. 2013. *Un recorrido por la flora del sendero Hycá-Quye*. Serie Guías de Campo 12: 1–485. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Hammel, B. E. 2007. Marcgraviaceae. Manual de plantas de Costa Rica. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 111: 374–391.

- Heald, S. V., A. C. de Roon & S. Dressler. 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.
- Heywood, V. H. 1985. *Las plantas con flores*. Editorial Reverté, Barcelona.
- Jaramillo, C. 2012. Historia geológica del bosque húmedo neotropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36 (138): 57–77.
- Jiménez Domínguez, K. Y. 2016. Las flores acústicas de plantas polinizadas por murciélagos. *CICY* 8: 151–155.
- Mabberley, D. J. 2017. *Mabberley's plant book. A portable dictionary of plants, their classification and uses*. 4^{ta} edición. Cambridge University Press, Cambridge.
- McDade, L. A. 1995. Species concepts and problems in practice: insight from botanical monographs. *Systematic Botany* 20: 606–622.
- Metcalfe, C. R. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*, vol. I. Clarendon Press, Oxford.
- Moreno, N. P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Biológicos, Xalapa.
- Palmas-Pérez, S., T. Krömer, S. Dressler & J. A. Arévalo-Ramírez. 2013. Diversidad y distribución de Marcgraviaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 170–183.
- Reveal, J. L. & M. W. Chase. 2011. APG III: Bibliographical information and synonymy of Magnoliidae. *Phytotaxa* 19: 71–134.
- Rudall, P. 2007. *Anatomy of flowering plants. An introduction to structure and development*. 3^{era} edición, Cambridge University Press, Nueva York.
- Schmid, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries: Historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review* 54: 179–232.
- Schneider, J. V., J. Paule, J. Gitaí, S. Dressler, C. Lima Silva Gusmão y A. M. Benko-Iseppon. 2015. Divergent genome sizes reflect the infrafamilial subdivision of the neotropical woody Marcgraviaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 1–14.
- Schönenberger, J., A. A. Anderberg y K. J. Sytsma. 2005. Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *International Journal of Plant Sciences* 166: 265–288.
- Simon, R., M. W. Holderied, C. U. Koch & O. von Helversen. 2011. Floral acoustic: Conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science* 333: 631–633.
- Sosa, V., J. A. De-Nova & M. Vásquez-Cruz. 2018. Evolutionary history of the flora of Mexico: Dry forests cradles

- and museums of endemism. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 532–536.
- Sosef, M. S. M., J. Degreef, H. Engledow & P. Meerts. 2021. *Clasificación botánica y nomenclatura, una introducción*. Meise: Meise Botanic Garden. 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.
- Stevens, P. 2025. Angiosperm Phylogeny Website. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>, consultado junio de 2025.
- Thiers, B. 2025. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. <https://sweetgum.nybg.org/ih/>, consultado en junio de 2025.
- Thompson, J. N. 2003. *El proceso coevolutivo*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.
- Tschapka, M., S. Dressler & O. von Helversen. 2006. Bat visits to *Marcgravia pittieri* and notes on the inflorescence diversity within the genus *Marcgravia* (Marcgraviaceae). *Flora* 201: 383–388.
- Tschapka, M. & O. von Helversen. 1999. Pollinators of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forest: Bats and opossums. *Plant Biology* 1: 382–388.
- UICN. 2022. *Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria*. Version 15.1. Prepared by the Standards and Petitions Committee. <https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
- Uitley, J. F. 1976. A synopsis of the Mexican Marcgraviaceae. *Brenesia* 9: 51–59.
- Uitley, J. F. 1984. Marcgraviaceae. *Flora de Veracruz*, 38: 1–15.
- Uitley, 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, Utrecht.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559–902.
- von Balthazar, M. & J. Schönenberger. 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.
- Ward, N. & R. Price. 2002. Phylogenetic relationships of Marcgraviaceae: Insights from three chloroplast genes. *Systematic Botany* 27: 149–160.
- Weber, H. 1956. Über die Blütenstände und die Hochblätter von *Norantea* Aubl. (Marcgraviaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 32: 313–329.

Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Nueva York.

Wiens, J. J. & M. R. Servedio. 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.

Wittmack, L. 1878. *Marcgraviaceae*. En: C. F. P. von Martius (Ed.), *Flora Brasiliensis* 12: 213–258.

Zotz, G., F. Almeda, A. P. Bautista-Bello, A. Eskov, D. Giraldo-Cañas, B. Hammel, R. Harrison, N. Köster, T. Krömer, P. P. Lowry II, R. C. Moran, G. M. Plunkett & L. Weichgrebe. 2021. Hemiepiphytes revisited. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 51: 125620.

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento y agradecimiento a la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá D. C., Colombia) y al Herbario Nacional Colombiano (COL), por todas las facilidades brindadas para la preparación de este trabajo. A todos los curadores y al personal científico y técnico de los herbarios visitados, por su grata colaboración durante mi permanencia en sus instalaciones. A Luis Fernando Soler Umbarila (COL) y Felipe Mesa Zambrano (COL), por su ayuda con la obtención de los datos de distribución AOO y EOO de las especies aquí tratadas. A Klaus Mehlreter, Orlando Rivera, William Vargas, Boris Villanueva, Jorge Contreras, Adrian Cornelis de Roon, Barry Hammel, William Ariza, Jenniffer Gómez, Mario Mora Goyes, Murray Cooper y Marco Tschapka, por compartir y permitir el uso de sus fotografías, varias de las cuales se incluyen en este trabajo. A Juan Diego Antonio (COL) y Cristian Pinzón (XAL), por el obsequio de variada bibliografía. A Nicolás González y Andrés Cuervo, por la determinación de las abejas y las aves, respectivamente. Al Dr. Vladimir Minorta-Cely y Dr. Gerardo Aymard por sus valiosos comentarios y sugerencias. Al Comité Editorial y a los evaluadores anónimos, por sus acertados comentarios.

Conflictos de intereses

El autor declara no tener conflictos de intereses.