

LAS RUBIÁCEAS DE MÉXICO: ¿YA ESTÁ HECHO EL TRABAJO? THE RUBIACEAE OF MEXICO: IS THE WORK IS ALREADY DONE?

ALEJANDRO TORRES-MONTÚFAR^{1*} Y ALIN NADYELY TORRES-DÍAZ²

¹ Herbario FES-Cuautitlán, Departamento de Ciencias Biológicas. Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán-Universidad Nacional Autónoma de México, Cuautitlán Izcalli, México.

² Herbario IZTA. Facultad de Estudios Superiores Iztacala – Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia: montufar@comunidad.unam.mx

Resumen

Antecedentes: La familia Rubiaceae es una de las más diversas en México, ocupa el cuarto lugar entre las Angiospermas. Han existido diversos esfuerzos para caracterizar su diversidad, resultando en diferencias en el número de géneros y especies registradas: 77-113 géneros y 510-707 especies. Esta discrepancia invita al análisis de los listados de la familia, con el objetivo de presentar un panorama general sobre las Rubiáceas de México y dilucidar el estado de su conocimiento.

Pregunta: ¿Cuál es la diversidad de las Rubiaceae en México? ¿A qué nivel taxonómico está su problemática? ¿Cómo se distribuye la diversidad y endemismo? ¿Cuál es el esfuerzo de colecta?

Especies de estudio: Rubiaceae

Sitio de estudio: México

Métodos: Se generó una base de datos a partir de la revisión de los principales trabajos de Rubiaceae de México, complementado con información de bases de datos de herbarios.

Resultados: La familia Rubiaceae está conformada por 111 géneros, 17 de ellos endémicos, y 711 especies nativas, 363 endémicas y 13 exóticas. Las entidades con más especies son Oaxaca (416), Chiapas (365) y Veracruz (318) con aproximadamente el 50 % del endemismo. El esfuerzo de colecta sugiere que el 43 % del territorio carece de colectas.

Conclusiones: En este trabajo se presenta una lista depurada y propuestas que resuelven conflictos a nivel genérico; destacando la necesidad de realizar trabajos taxonómicos enfocados en algunos grupos particulares y continuar con los esfuerzos de colecta y revisión de herbario para una aproximación **más certera** a la diversidad de Rubiaceae en México.

Palabras clave: Distribución, Diversidad, Endemismo, Esfuerzo de Colecta, Taxonomía

Abstract

Background: The Rubiaceae family is one of the most diverse in Mexico, and it is the fourth in diversity among angiosperms. There have been several efforts to characterize its diversity, resulting in differences in the number of genera and species registered for Mexico: 77-113 genera and 510-707 species. This discrepancy highlights the need to critically review the studies that list the diversity of Rubiaceae of Mexico, with the aim of presenting an overview to elucidate the state of their knowledge.

Questions: What is the diversity of the Rubiaceae in Mexico? At what taxonomic level is the problem? How are diversity and endemism distributed? What is the collection effort?

Studied species: Rubiaceae

Study site: Mexico

Methods: A database was generated from the review of the main floristic works of Rubiaceae from Mexico, complemented with information from herbarium databases.

Results: The Rubiaceae family in Mexico is represented by 111 genera, of which 17 are endemic, with 711 native species, 363 of which are endemic, and 13 exotic species. The most speciose states are Oaxaca (416), Chiapas (365) and Veracruz (318), in which 50 % of the endemism is concentrated. The collection effort suggests that 43 % of the territory sufficient collections.

Conclusions: This work presents a revised taxonomic list and proposals that solve conflicts at generic level; highlighting the need to carry out taxonomic work focused on some groups and to continue with the efforts of collecting and reviewing herbaria for a more accurate approach to assessing the Rubiaceae diversity in Mexico.

Keywords: Collection Effort, Distribution, Diversity, Endemism, Taxonomy

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



La familia Rubiaceae Juss. es la cuarta familia más diversa entre las angiospermas con 500 a 700 géneros y aproximadamente 13,800 especies (Standley 1918, Robbrecht 1988, Taylor 2001, Zappi *et al.* 2009, Lorence & Taylor 2012). Es una familia de distribución cosmopolita, caracterizada por la combinación única de caracteres tales como las hojas opuestas o verticiladas con el margen entero, la presencia de estípulas inter o intrapeciolares, las flores gamosépalas y gamopétalas y el ovario ínfero (Standley 1918, Robbrecht 1988, Taylor 2001, Borhidi 2006, 2012, Lorence & Taylor 2012).

Las rubiáceas fueron divididas en subfamilias por Schumann (1891), quien propuso dos grandes grupos: Cinchonoideae y Coffeoidae. Posteriormente, Verdcourt (1958) reconoció tres subfamilias: Cinchonoideae, Rubioideae y Guettardoideae. Robbrecht (1988) estableció uno de los principales esquemas de clasificación para la familia, donde se diagnostican cuatro subfamilias: Antirrhoideae, Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae. En la era molecular, algunos autores reconocen únicamente dos subfamilias: Cinchonoideae y Rubioideae (Robbrecht & Manen 2006). El esquema de clasificación más aceptado divide a Rubiaceae en tres subfamilias: Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae (Bremer *et al.* 1995, 1999, Bremer & Eriksson 2009, Kainulainen *et al.* 2013). La variación morfológica en el grupo también es evidente a nivel genérico y específico, lo que dificulta su caracterización y conlleva a discrepancias en la precisión de su diversidad.

En México las rubiáceas figuran entre las familias con mayor número de géneros (Figura 1) y especies en inventarios regionales y nacionales, pero hay grandes contrastes en la diversidad total reportada. Entre los esfuerzos por enlistar las Rubiaceae en México destacan: Lorence (1990) mencionó 77 géneros y 533 especies; Rzedowski (1991) estimó la existencia de 80 géneros y 510 especies; Borhidi & Diego-Pérez (2002) registraron 85 géneros y 540 especies; Villaseñor (2003) reportó 93 géneros y 593 especies y Villaseñor (2016) 107 géneros y 707 especies. Mención aparte merecen los tratamientos para la familia de Attila Borhidi (2006), titulados *Las Rubiáceas de México* donde además de enlistar la diversidad de la familia se incluyen descripciones y claves de identificación para géneros y especies; en su primera edición, Borhidi (2006) reconoció 103 géneros y 582 especies, mientras que, en la segunda edición, Borhidi (2012) incluyó 113 géneros y 666 especies.

En síntesis, todos estos trabajos registran que la diversidad de Rubiaceae en México va de 77 a 113 géneros y de 510 a 707 especies, las diferencias invitan al análisis de los principales trabajos que tratan a la familia en el país con el objetivo de presentar un panorama general sobre las rubiáceas de México, dilucidar el estado de su conocimiento, generar una lista depurada a partir de propuestas concisas que resuelven problemas taxonómicos y nomenclaturales que provocan inconsistencias en el conteo actual de las Rubiaceae en el país, y presentar un patrón general de su diversidad y endemismo.

Material y métodos

Se creó una base de datos en Microsoft Access® que incluye la lista de especies de los trabajos de Borhidi (2012): Rubiáceas de México (AB, de ahora en adelante) y de Villaseñor (2016): Checklist of the native vascular plants of Mexico (JLVR, de ahora en adelante). A cada género y especie se le asignó la subfamilia y la tribu a la que pertenecen, de acuerdo con literatura reciente (Bremer & Manen 2000, Manns & Bremer 2010, Kainulainen *et al.* 2013). Del presente trabajo se excluyeron los listados florísticos de Lorence (1990), Rzedowski (1991), Borhidi & Diego-Pérez (2002) y Villaseñor (2003), por presentar información poco actualizada. De igual forma no incluimos el tratamiento de Rubiaceae en Flora Mesoamericana (Lorence & Taylor 2012), dado que solo incluye los taxones de Tabasco, Chiapas, Campeche, Quintana Roo y Yucatán, en cambio este tratamiento se usó para tomar decisiones taxonómicas con respecto a sinonimia y taxones aceptados.

Con la base de datos obtenida se compararon las especies registradas en ambos trabajos (AB y JLVR) y se obtuvo una lista final depurada mediante la consulta de literatura especializada y reciente, que permitió definir los sinónimos nomenclaturales y tomar decisiones taxonómicas controversiales a nivel genérico. Para las especies dudosas se consultó la existencia de ejemplares de referencia en herbarios o bases de datos de diferentes colecciones nacionales e internacionales (MEXU, ENCB, UAMIZ, CHAPA, CHIP, CIB, OAX, SERO, IEB, UIB, FCME, MO, K, F, MI, US, XAL). Los datos de distribución por estado se obtuvieron de lo citado por AB o JLVR y complementado con lo registrado en bases de datos de los herbarios ya mencionados.

Diversidad y endemismo de Rubiaceae en México



Figura 1. Diversidad genérica de Rubiaceae en México. A. *Arachnothryx*. B. *Bouvardia*. C. *Chiococca*. D. *Coccocypselum*. E. *Coutaportla*. F. *Crusea*. G. *Deppea*. H. *Exostema*. I. *Faramea*. J. *Hamelia*. K. *Hillia*. L. *Hoffmannia*. M. *Houstonia*. N. *Manettia*. O. *Notopleura*. P. *Palicourea*. Q. *Posoqueria*. R. *Psychotria*. S. *Randia*. T. *Renistipula*. U. *Richardia*. V. *Rogiera*. W. *Rovaeanthus*. X. *Sommerera*. Y. *Spermacoce*. Fotografías de A. Torres Montúfar

Se realizó una curva de acumulación de especies histórica donde para cada especie en México se tabuló el año en que se citó por primera vez, sea por descripción original, mención en tratamiento taxonómico, listados florísticos o notas sobre su distribución. El número de taxones por año se graficó en Microsoft Excel.

El esfuerzo de colecta se analizó mediante el mapeo de todas las colectas georreferenciadas para Rubiaceae en México, disponibles en las bases de datos en línea (www.gbif.org, www.tropicos.org, www.conabio.gob.mx/remib). Con el software QGIS 2.8 (Quantum GIS 2018) se superpusieron los puntos de colecta en cuadrantes de 0.5×0.5 , 1×1 y 2×2 grados, ya que representan diferentes escalas de resolución. Con ello se calculó el porcentaje de superficie territorial que contiene colectas para la familia.

Resultados

Riqueza de Rubiaceae en México. El listado conjunto y depurado de las Rubiaceae de México que se presenta en este trabajo, incluye 111 géneros y 724 especies (Tabla S1). Se excluyen los taxones infraespecíficos y se adicionan los taxones descritos recientemente (2017-2020). Las razones y propuestas que permitieron resolver los problemas taxonómicos a nivel genérico para tener una sola lista de especies se detallan en el apartado de discusión.

En el tratamiento de las Rubiaceae de México, AB registra 114 géneros, 658 especies y 65 taxones infraespecíficos, mientras que el listado florístico de JLVR se enlistan 108 géneros y 707 especies (Material Suplementario 1). Las diferencias puntuales entre el número de especies de ambos trabajos son debidas a: i) 21 especies descritas entre 2012 y 2016 no incluidas en AB (Tabla 1); ii) 38 especies con al menos un ejemplar de respaldo en herbario, no consideradas en alguno de los trabajos (Tabla 2); iii) 13 taxones exóticos no incluidos en JLVR (Tabla 3); iv) 23 sinónimos taxonómicos (Tabla 4); v) 18 sinónimos nomenclaturales (Tabla 5).

Tabla 1. Especies de Rubiaceae descritas entre 2012 y 2016.

	Taxon	Año de descripción
1	<i>Arachnothryx angustispica</i>	2015
2	<i>Arachnothryx jaliscensis</i>	2013
3	<i>Arachnothryx pumae</i>	2013
4	<i>Borreria myrtilloides</i>	2013
5	<i>Bouvardia pascualii</i>	2012
6	<i>Bouvardia sinaloae</i>	2013
7	<i>Bouvardia tenuis</i>	2013
8	<i>Chomelia anisophylla</i>	2015
9	<i>Bouvardia juarezana</i>	2014
10	<i>Bouvardia lancifolia</i>	2013
11	<i>Guettarda coatzacoalcensis</i>	2013
12	<i>Guettarda elongata</i>	2015
13	<i>Guettarda sotonunezii</i>	2014
14	<i>Hoffmannia altipetens</i>	2013
15	<i>Hoffmannia rzedowskiana</i>	2014
16	<i>Mitracarpus micranthus</i>	2015
17	<i>Psychotria inegi</i>	2015
18	<i>Randia colimensis</i>	2013
19	<i>Randia dionisi</i>	2013
20	<i>Randia lorenceana</i>	2014
21	<i>Randia sepium</i>	2015

Diversidad y endemismo de Rubiaceae en México

Tabla 2. Especies con ejemplares de referencia no incluidas en alguno de los trabajos de Rubiaceae en México.

	Especie	Herbario
1	<i>Alseis hondurensis</i> ¹	MO
2	<i>Arachnothryx linguiloba</i> ²	MEXU
3	<i>Arachnothryx skutchii</i> ¹	MO
4	<i>Borreria ocymoides</i> ¹	MEXU, MO
5	<i>Borreria prostrata</i> ²	BM, NY
6	<i>Bouvardia diversiflora</i> ²	MEXU
7	<i>Coccocypselum herbaceum</i> ¹	MEXU, MO
8	<i>Coussarea imitans</i> ¹	MEXU, MO
9	<i>Chomelia tenuiflora</i> ¹	MO
10	<i>Deppea amaranthoides</i> ²	MEXU
11	<i>Deppea densiflora</i> ²	MEXU
12	<i>Deppea grandiflora</i> ²	MEXU, MO, PTBG
13	<i>Deppea hamelioides</i> ²	A, BM, F, US
14	<i>Deppea hoffmannioides</i> ²	MEXU
15	<i>Galium hintoniorum</i> ¹	MO
16	<i>Geophila cordifolia</i> ²	MEXU
17	<i>Geophila macropoda</i> ¹	MEXU, MO
18	<i>Guettarda dealbata</i> ¹	BR
19	<i>Guettarda deamii</i> ¹	MEXU, MO
20	<i>Hillia maxonii</i> ¹	MEXU
21	<i>Hoffmannia ghiesbreghtii</i> ²	MEXU
22	<i>Ixora acuminata</i> ¹	MEXU
23	<i>Mitracarpus rhadinophyllus</i> ²	MEXU, UC
24	<i>Oldenlandia drymarioides</i> ²	US
25	<i>Palicourea buchtienii</i> ²	MEXU
26	<i>Psychotria aguilarii</i> ¹	F, MO, CICY
27	<i>Psychotria cyanococca</i> ¹	MEXU
28	<i>Psychotria gracilentia</i> ¹	MO
29	<i>Psychotria micrantha</i> ¹	MEXU, MO
30	<i>Randia nodifolia</i> ²	INEGI
31	<i>Rogiera edwardsii</i> ¹	F, MO
32	<i>Rogiera oaxascensis</i> ²	MEXU, MO
33	<i>Ronabea latifolia</i> ²	MEXU
34	<i>Sabicea panamensis</i> ²	MEXU
35	<i>Spermacoce alata</i> ¹	MEXU
36	<i>Stenaria rupicola</i> ²	MEXU
37	<i>Stenaria sanchezii</i> ²	PTBG, ARIZ
38	<i>Tessiera lithospermoides</i> ²	PR

Borhidi (2012)¹, Villaseñor (2016)²

Tabla 3. Taxones exóticos de Rubiaceae en México, no incluidos en el trabajo de Villaseñor (2016).

	Especie	Origen
1	<i>Cinchona officinalis</i>	Sudamérica
2	<i>Cinchona pubescens</i>	Sudamérica
3	<i>Coffea arabica</i>	África
4	<i>Coffea liberica</i>	África
5	<i>Dentella repens</i>	Asia
6	<i>Gardenia augusta</i>	Asia
7	<i>Ixora coccinea</i>	Asia
8	<i>Ixora finlaysoniana</i>	Asia
9	<i>Morinda citrifolia</i>	Asia
10	<i>Oldenlandia lancifolia</i>	África
11	<i>Richardia humistrata</i>	Sudamérica
12	<i>Sherardia arvensis</i>	Europa-Asia
13	<i>Uncaria tomentosa</i>	Sudamérica

Tabla 4. Sinonimia taxonómica en los trabajos de Rubiaceae de México.

	Borhidi (2012)	Villaseñor (2016)
1	<i>Arachnothryx aetheocalymna</i>	* <i>Arachnothryx linguiformis</i>
2	<i>Arachnothryx sooiana</i>	* <i>Arachnothryx gracilispica</i>
3	<i>Arachnothryx tabascensis</i>	* <i>Arachnothryx buddleioides</i>
4	* <i>Diodia apiculata</i>	<i>Diodia aspera</i>
5	<i>Didymaea microflosculosa</i>	* <i>Didymaea mexicana</i>
6	<i>Hintonia standleyana</i>	* <i>Hintonia latiflora</i>
7	<i>Hoffmannia calycosa</i>	* <i>Hoffmannia psychotriifolia</i>
8	* <i>Hoffmannia longipetiolata</i>	<i>Hoffmannia tonduzii</i>
9	<i>Hoffmannia teruae</i>	* <i>Hoffmannia psychotriifolia</i>
10	<i>Hoffmannia uniflora</i>	* <i>Hoffmannia excelsa</i>
11	<i>Morinda asperula</i>	* <i>Morinda panamensis</i>
12	<i>Palicourea axillaris</i>	<i>Psychotria aubletiana</i>
13	<i>Palicourea tomentosa</i>	<i>Psychotria poeppigiana</i>
14	* <i>Psychotria costivenia</i>	<i>Psychotria miradorensis</i>
15	* <i>Psychotria cyanococca</i>	<i>Psychotria dispersa</i>
16	* <i>Psychotria cyanococca</i>	<i>Psychotria pittieri</i>
17	* <i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	<i>Palicourea furcata</i>
18	* <i>Psychotria pilosa</i>	<i>Psychotria calopogon</i>
19	<i>Randia nelsonii</i>	* <i>Randia thurberi</i>
20	<i>Rogiera aprica</i>	* <i>Rogiera cordata</i>
21	<i>Rogiera ehrenbergii</i>	* <i>Rogiera gratissima</i>
22	<i>Simira multiflora</i>	* <i>Simira salvadorensis</i>
23	<i>Simira vestita</i>	* <i>Simira salvadorensis</i>

* Taxón aceptado en el presente trabajo con base en Flora Mesoamericana (Taylor & Lorence 2012).

Tabla 5. Sinonimia nomenclatural en los trabajos de Rubiaceae de México.

	Borhidi (2012)	Villaseñor (2016)
1	<i>Borreria nesiotica</i>	<i>Spermacoce nesiotica</i>
2	<i>Borreria ovalifolia</i>	<i>Spermacoce ovalifolia</i>
3	<i>Cephalanthus occidentalis</i> subsp. <i>salicifolius</i>	<i>Cephalanthus salicifolius</i>
4	<i>Houstonia humifusa</i>	<i>Hedyotis humifusa</i>
5	<i>Houstonia rubra</i>	<i>Hedyotis rubra</i>
6	<i>Houstonia sharpii</i>	<i>Hedyotis sharpii</i>
7	<i>Houstonia spellenbergii</i>	<i>Hedyotis spellenbergii</i>
8	<i>Houstonia teretifolia</i>	<i>Hedyotis teretifolia</i>
9	<i>Houstonia wrightii</i>	<i>Hedyotis wrightii</i>
10	<i>Neomartensia breviflora</i>	<i>Martensianthus breviflorus</i>
11	<i>Neomartensia macdougallii</i>	<i>Martensianthus macdougallii</i>
12	<i>Neomartensia micrantha</i>	<i>Martensianthus micranthus</i>
13	<i>Oldenlandia drymarioides</i>	<i>Hedyotis drymarioides</i>
14	<i>Stenaria mullerae</i>	<i>Hedyotis mullerae</i>
15	<i>Stenaria nigricans</i> var. <i>nigricans</i>	<i>Hedyotis nigricans</i>
16	<i>Stenaria umbratilis</i> subsp. <i>umbratilis</i>	<i>Hedyotis umbratilis</i>
17	<i>Terrellianthus serpyllaceus</i>	<i>Arcytophyllum serpyllaceum</i>
18	<i>Tessiera hexasepala</i>	<i>Diphragmus hexasepalus</i>

Asimismo, existen 65 taxones infraespecíficos mencionados en AB la mayoría de los cuales carecen de equivalencia en el trabajo de JLVR. Aquellos que sí son incluidos se debe a que corresponden a la variedad típica o bien son elevados al rango taxonómico de especie (Tabla 6).

De ambos trabajos se excluyeron 20 nombres de taxones debido a que su presencia en México es dudosa por carecer de un ejemplar de herbario que lo corrobore (Tabla 7). Del trabajo de JLVR se excluyen cuatro taxones por sinonimia nomenclatural duplicada en ese mismo trabajo: *Cigarrilla mexicana* (Zucc. & Mart. ex DC.) Aiello /*Nernstia mexicana* (Zucc. & Mart. ex DC.) Urb., *Neomartensia breviflora* (Borhidi & Salas-Mor.) Borhidi & Lozada-Pérez/*Martensianthus breviflorus* (Borhidi & Salas-Mor.) Borhidi, *Neomartensia macdougallii* (Lorence) Borhidi & Lozada-Pérez /*Martensianthus macdougallii* (Lorence) Borhidi & Lozada-Pérez y *Neomartensia micrantha* (Borhidi) Borhidi & Lozada-Pérez/*Martensianthus micranthus* (Borhidi) Borhidi.

Diversidad y endemismo. Las tres subfamilias reconocidas en Rubiaceae se encuentran presentes en México (Tabla 8). Destaca por su diversidad genérica la subfamilia Cinchonoideae con 48 géneros (49 géneros en AB y 51 en JLVR), seguida de Rubioideae con 41 géneros (42 en AB y 44 en JLVR) e Ixoroideae con 19 (17 en AB y 19 en JLVR). A nivel de especie, destaca la subfamilia Rubioideae con 352 especies (321 en AB y 358 en JLVR) seguida de Cinchonoideae con 276 (247 en AB y 260 en JLVR) e Ixoroideae con 99 (90 en AB y 91 en JLVR). A nivel de tribu, en México se encuentran presentes 29 tribus, la más diversa es Spermacoceae, seguida por Hamelieae, Chiococceae y Guettardeae; en estas tribus se concentra alrededor del 50 % de la diversidad genérica y específica de Rubiaceae en México.

Por su endemismo resalta la tribu Hamelieae con siete géneros endémicos, seguida por Spermacoceae con cinco géneros endémicos, Chiococceae y Rondeletieae con dos géneros endémicos, y, Anthospermeae con un único género endémico de México (Tabla 8). A nivel de especies destaca Gardenieae, Guettardeae y Spermacoceae (con más del 60 % de endemismo) (Tabla 8). Los taxones exóticos de Rubiaceae pertenecen a las tribus Cinchoneae, Naucleae, Coffeae, Gardenieae y Rubieae (Tabla 8).

Tabla 6. Taxones infraespecíficos incluidos en Borhidi (2012).

1	* <i>Arachnothryx capitellata</i> subsp. <i>capitellata</i>	40	* <i>Palicourea galeottiana</i> subsp. <i>galeottiana</i>
2	<i>Arachnothryx capitellata</i> subsp. <i>pringlei</i>	41	<i>Palicourea galeottiana</i> subsp. <i>persearum</i>
3	* <i>Cephalanthus occidentalis</i> subsp. <i>occidentalis</i>	42	<i>Palicourea simiarum</i> subsp. <i>chiapensis</i>
4	* <i>Cephalanthus occidentalis</i> subsp. <i>salicifolius</i>	43	* <i>Palicourea simiarum</i> subsp. <i>simiarum</i>
5	<i>Chione venosa</i> subsp. <i>mexicana</i>	44	<i>Psychotria costivenia</i> subsp. <i>altorum</i>
6	* <i>Chione venosa</i> subsp. <i>venosa</i>	45	* <i>Psychotria costivenia</i> subsp. <i>costivenia</i>
7	* <i>Crusea coccinea</i> var <i>coccinea</i>	46	<i>Psychotria horizontalis</i> subsp. <i>glaucescens</i>
8	<i>Crusea coccinea</i> var <i>breviloba</i>	47	<i>Psychotria horizontalis</i> subsp. <i>glaucina</i>
9	<i>Crusea hispida</i> subsp. <i>grandiflora</i>	48	* <i>Psychotria horizontalis</i> subsp. <i>horizontalis</i>
10	* <i>Crusea hispida</i> subsp. <i>hispida</i>	49	<i>Psychotria panamensis</i> var <i>ixtlanensis</i>
11	<i>Crusea wrightii</i> subsp. <i>angustifolia</i>	50	* <i>Psychotria panamensis</i> var <i>panamensis</i>
12	* <i>Crusea wrightii</i> subsp. <i>wrightii</i>	51	<i>Randia aculeata</i> fo <i>mitis</i>
13	* <i>Editheia floribunda</i> subsp. <i>floribunda</i>	52	* <i>Randia aculeata</i> var <i>aculeata</i>
14	<i>Editheia floribunda</i> subsp. <i>leuconeura</i>	53	<i>Randia aculeata</i> var <i>dasyaclada</i>
15	<i>Galium fuscum</i> subsp. <i>altiplanicum</i>	54	<i>Richardia tricocca</i> subsp. <i>tetracocca</i>
16	* <i>Galium fuscum</i> subsp. <i>fuscum</i>	55	* <i>Richardia tricocca</i> subsp. <i>tricocca</i>
17	<i>Galium fuscum</i> subsp. <i>guerrericum</i>	56	* <i>Rogiera cordata</i> var <i>cordata</i>
18	* <i>Galium fuscum</i> subsp. <i>hypadenium</i>	57	<i>Rogiera cordata</i> var <i>longisepala</i>
19	<i>Galium mexicanum</i> subsp. <i>asperrimum</i>	58	<i>Stenaria nigricans</i> var <i>breviflora</i>
20	<i>Galium mexicanum</i> subsp. <i>flexicum</i>	59	<i>Stenaria nigricans</i> var <i>gypsophila</i>
21	* <i>Galium mexicanum</i> subsp. <i>mexicanum</i>	60	* <i>Stenaria nigricans</i> var <i>nigricans</i>
22	<i>Galium moranii</i> subsp. <i>aculeolatum</i>	61	<i>Stenaria umbratilis</i> subsp. <i>brevipedicellata</i>
23	<i>Galium moranii</i> subsp. <i>moranii</i>	62	* <i>Stenaria umbratilis</i> subsp. <i>umbratilis</i>
24	<i>Galium sphagnophilum</i> var <i>mazocarpum</i>	63	* <i>Syringantha coulteri</i> var <i>coulteri</i>
25	* <i>Galium sphagnophilum</i> var <i>sphagnophilum</i>	64	<i>Syringantha coulteri</i> var <i>loranthoides</i>
26	* <i>Genipa americana</i> var <i>americana</i>	65	<i>Tournefortiopsis crispiflora</i> subsp. <i>cobanensis</i>
27	<i>Genipa americana</i> var <i>caruto</i>		
28	* <i>Guettarda combsii</i> subsp. <i>combsii</i>		
29	<i>Guettarda combsii</i> subsp. <i>seleriana</i>		
30	<i>Hamelia patens</i> var <i>glabra</i>		
31	* <i>Hamelia patens</i> var <i>patens</i>		
32	* <i>Hoffmannia macrosiphon</i> var <i>macrosiphon</i>		
33	<i>Hoffmannia macrosiphon</i> var <i>multiflora</i>		
34	<i>Houstonia acerosa</i> subsp. <i>polypremoides</i>		
35	<i>Houstonia acerosa</i> subsp. <i>tamaulipana</i>		
36	<i>Houstonia palmeri</i> subsp. <i>muzquiziana</i>		
37	<i>Machaonia erythrocarpa</i> subsp. <i>hondurensis</i>		
38	<i>Machaonia erythrocarpa</i> subsp. <i>parvifolia</i>		
39	<i>Notopleura guadalupensis</i> subsp. <i>tetrapyrena</i>		

*Taxones con equivalencia al rango de especie o variedad típica con equivalencia en Villaseñor (2016)

Tabla 7. Taxones dudosos de Rubiaceae en México.

1	<i>Arachnothryx bertieroides</i> ²
2	<i>Coussarea impetiolearis</i> ²
3	<i>Chiococca steyermarkii</i> ²
4	<i>Bouvardia nodiflora</i> ²
5	<i>Gonzalagunia rudis</i> ²
6	<i>Guettarda foliacea</i> ²
7	<i>Hamelia magnifolia</i> ²
8	<i>Hedyotis greenii</i> ²
9	<i>Hillia triflora</i> ²
10	<i>Hoffmannia amplexifolia</i> ²
11	<i>Hoffmannia sessilifolia</i> ¹
12	<i>Ixora floribunda</i> ¹
13	<i>Notopleura epiphytica</i> ²
14	<i>Notopleura macrophylla</i> ²
15	<i>Notopleura siggersiana</i> ²
16	<i>Pittoniotis trichantha</i> ²
17	<i>Randia mayana</i> ¹
18	<i>Tocoyena pittieri</i> ¹

Borhidi (2012)¹, Villaseñor (2016)²

En el [Tabla S2](#) se enlistan los 108-114 géneros reconocidos para México en este y en los trabajos previos. Los géneros más diversos son *Arachnothryx* con 65 especies y 72 % de endemismo (58 especies en AB y 60 en JLVR) *Randia* con 64 especies y 74 % de endemismo (55 especies en AB y 63 en JLVR) y *Bouvardia* con 58 especies y 88 % de endemismo (52 especies en AB y 57 en JLVR). En total se registran 16 géneros endémicos en el país, nueve de ellos monotípicos, cinco géneros son exóticos en México y cuatro más presentan al menos una especie introducida. Además, México es el centro de diversidad de 10 géneros para los cuales concentra más del 65 % de su diversidad reportada: *Deppea* (96 %), *Bouvardia* (80 %), *Randia* (78 %), *Crusea* (75 %), *Arachnothryx* (72 %), *Chiococca* (70 %), *Didymaea* (66 %), *Glossostipula* (66 %), *Renistipula* (66 %) y *Rogiera* (65 %) ([Tabla S2](#)).

Dentro de México, el estado de Oaxaca destaca por su diversidad (56 % de las especies en México, 51 % de endémicas del país y 81 especies endémicas del estado), seguido de Chiapas (49 % de las especies en México, 48 % especies endémicas del país y 22 especies endémicas del estado), Veracruz (43 % de las especies en México, 30 % especies endémicas del país y 13 especies endémicas del estado) y Guerrero (25 % de las especies en México, 38 % especies endémicas del país y 12 especies endémicas del estado) ([Tabla 9](#)).

Estado de su conocimiento. A través de los años se observa que la cantidad de especies de Rubiaceae ha ido en aumento y muestra un esfuerzo de colecta relativamente constante durante el lapso de la gráfica, aunque se distingue un aumento principalmente con los esfuerzos de exploración a principios del siglo XIX y revisión de colecciones científicas a principios del siglo XXI, alcanzando una aparente estabilidad en décadas recientes ([Figura 2](#)).

El esfuerzo de colecta de Rubiaceae indica que en la cuadrícula $2 \times 2^\circ$ (222.6×222.6 km, ca. 49,000 km²) el 99 % de los cuadrantes tiene al menos una colecta. En la cuadrícula de $1 \times 1^\circ$ (111.3×111.3 km, ca. 12,000 km²) el porcentaje de cuadrantes es de 88 %, mientras que en la resolución más fina de $0.5 \times 0.5^\circ$ (55.6×55.6 km, 3,000 km²) solamente el 57 % de los cuadrantes que dividen al territorio nacional cuentan con al menos una colecta de Rubiaceae georreferenciada ([Figura 3](#)).

Tabla 8. Diversidad por subfamilia y tribu de la familia Rubiaceae en México.

Sub-familia	Tribu	Borhidi (2012)		Villaseñor (2016)		Listado propuesto en este trabajo	
		Géneros	Especies	Géneros	Especies	Géneros	Especies
1	Calycophylleae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
2	Chiococceae	10/2/0	27/9/0	11/2/-	28/14/-	9/2/0	28/14/0
3	Cinchoneae	1/0/1	2/0/2	-	-	1/0/1	2/0/2
4	Guettardeae	10/0/0	103/62/0	10/0/-	117/67/-	9/0/0	119/70/0
5	Hamelieae	14/7/0	95/53/0	13/7/-	92/53/-	14/7/0	100/57/0
6	Hillieae	3/0/0	6/1/0	3/0/-	9/2/-	3/0/0	9/2/0
7	Incertae sedis	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	3/0/0	3/0/0
8	Isertieae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
9	Naucleaeae	2/0/1	2/0/1	1/0/-	2/0	2/0/1	3/0/1
10	Rondeletieae	7/2/0	8/2/0	7/2/-	8/2/-	5/2/0	6/2/0
11	Strumpfieae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
12	Augusteae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
13	Bertiereae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
14	Coffeae	1/0/1	2/0/2	-	-	1/0/1	2/0/2
15	Condamineae	5/0/0	15/6/0	6/0/-	15/5/-	5/0/0	14/5/1
16	Cordieryae	3/0/0	4/1/0	3/0/-	4/1/-	3/0/0	4/1/0
17	Gardenieae	4/0/1	58/41/1	2/0/-	64/43/-	4/0/1	67/45/2
18	Ixoreae	1/0/0	3/0/2	1/0/-	1/1/-	1/0/0	4/1/2
19	Posoquerieae	1/0/0	2/0/0	1/0/-	2/0/-	1/0/0	2/0/0
20	Sabiceae	1/0/0	3/1/0	1/0/-	2/1/-	1/0/0	3/1/0
21	Sipaneae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
22	Anthospermeae	2/1/0	2/1/0	2/1/-	2/1/-	2/1/0	2/1/0
23	Coussareae	3/0/0	12/7/0	3/0/-	14/8/-	3/0/0	14/8/0
24	Mitchelleae	1/0/0	1/0/0	1/0/-	1/0/-	1/0/0	1/0/0
25	Morindeae	2/0/0	6/0/1	2/0/-	4/0/-	2/0/0	5/0/1
26	Paederieae	1/0/0	1/1/0	1/0/-	1/1/-	1/0/0	1/1/0
27	Palicoureeae	5/0/0	53/14/0	5/0/-	54/11/-	5/0/0	55/11/0
28	Psychotrieae	2/0/0	32/8/0	1/0/-	48/12/-	2/0/0	45/11/0
29	Rubieae	4/0/1	55/28/1	3/0/-	56/33/-	4/0/1	57/34/1
30	Spermacoceae	24/5/0	159/103/3	24/4/-	178/112/-	23/5/0	169/97/3
Total		114/17/5	658/338/13	108/16/-	707/367/-	111/17/5	724/363/13

Núm.= Número de Taxones/En= endémicas/Ex=Exóticas

Diversidad y endemismo de Rubiaceae en México

Tabla 9. Diversidad especies de Rubiaceae por estado en México.

	Estado	Núm	Endémicas del país			Endémicas del estado
			Borhidi (2012)	Villaseñor (2016)	Listado actualizado	
1	Aguascalientes	20	2	3	3	0
2	Baja California	19	7	8	8	5
3	Baja California Sur	33	15	19	18	11
4	Campeche	90	17	18	18	1
5	Chiapas	365	61	81	80	21
6	Chihuahua	45	14	14	14	1
7	Ciudad de México	30	10	9	10	0
8	Coahuila	39	11	11	11	4
9	Colima	96	32	34	34	2
10	Durango	49	18	16	16	0
11	Guanajuato	43	12	14	14	0
12	Guerrero	184	71	71	71	12
13	Hidalgo	93	34	35	34	0
14	Jalisco	141	48	52	52	4
15	México	81	29	31	31	1
16	Michoacán	112	41	41	41	1
17	Morelos	63	21	24	24	0
18	Nayarit	89	29	29	29	0
19	Nuevo León	53	17	17	17	3
20	Oaxaca	416	175	202	201	80
21	Puebla	129	37	34	34	1
22	Querétaro	87	30	31	31	0
23	Quintana Roo	74	12	15	15	0
24	San Luis Potosí	104	29	31	31	0
25	Sinaloa	76	28	31	31	4
26	Sonora	53	14	18	18	0
27	Tabasco	156	18	24	24	5
28	Tamaulipas	89	24	27	27	2
29	Tlaxcala	17	4	4	4	0
30	Veracruz	318	81	97	97	13
31	Yucatán	66	9	9	9	0
32	Zacatecas	37	9	10	10	0

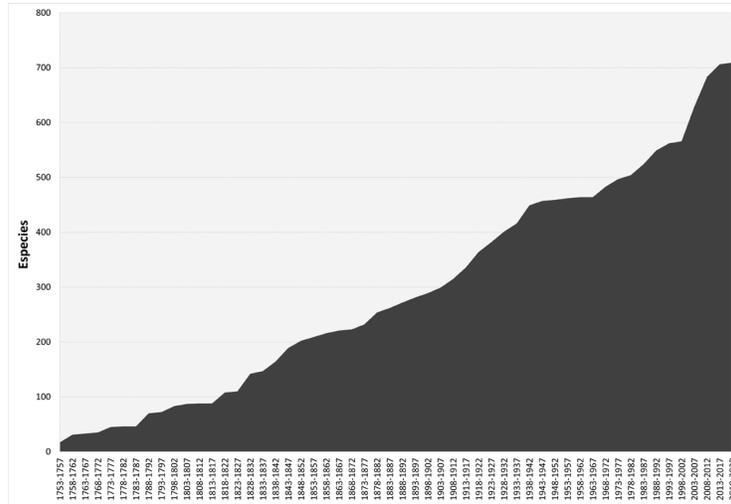


Figura 2. Curva de acumulación histórica de especies descritas de Rubiaceae para México con base en el año en que se describió la especie o fue reportada para el territorio en la literatura especializada.

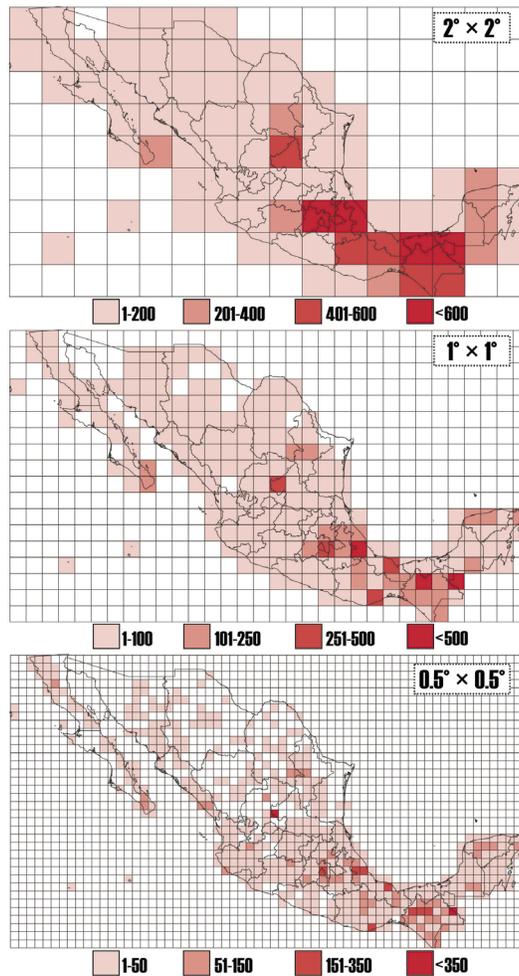


Figura 3. Mapas de esfuerzo de colecta de Rubiaceae en México a diferentes resoluciones: $2^\circ \times 2^\circ$, $1^\circ \times 1^\circ$ y $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ elaboradas en el programa QGIS (Quantum GIS 2018). Los colores representan el número de colectas georreferenciadas de Rubiaceae registradas en bases de datos en línea (www.gbif.org, www.tropicos.org, www.conabio.gob.mx/remib).

Discusión

Los dos principales trabajos que a la fecha engloban la diversidad de la familia Rubiaceae en México representan grandes esfuerzos individuales por registrar y conocer uno de los grupos más importantes en la diversidad vegetal mexicana. Entre ambos existen diferencias sustanciales en el número de géneros y especies. Son precisamente estas discrepancias donde se deben focalizar futuros estudios en la familia para México.

Nivel de género. La principal diferencia entre ambos trabajos es a nivel genérico. En AB se reconocen 108 géneros mientras que JLVR menciona 114 géneros. Es en este rubro que se denota la carencia de estudios filogenéticos y revisiones taxonómicas que se tiene de ciertos linajes neotropicales que a continuación de discuten:

Tribu Spermaceae. Dentro de la tribu Spermaceae, la más diversa de las tribus en México, existen varias controversias a nivel de géneros, la mayoría de los cuales aún se consideran no resueltas (Dessein 2003, Salas *et al.* 2011).

Borreria-Spermaceae. Numerosos taxones han sido transferidos a *Spermaceae* L. de géneros morfológicamente afines como *Borreria* G. Mey., *Diodia* L. y *Galianthe* Griseb. (Delprete 2007, Salas *et al.* 2011). En particular la relación *Borreria-Spermaceae* es objeto de debate, donde algunos autores las consideran entidades separadas (Cabral *et al.* 2010, 2011) mientras que otros las sinonimizan en un mismo género (Adams & Taylor 2012). La diferencia morfológica principal entre ambos géneros radica en la dehiscencia de los frutos, *Spermaceae* presenta ambos mericarpios del fruto dehiscentes mientras que en *Borreria* solo un mericarpio abre para liberar las semillas (Cabral *et al.* 2011). La evidencia molecular no es conclusiva para separar ambos géneros ya que a la fecha no existe una filogenia molecular que incluya una buena representación de ambos géneros y de la tribu (Karehed *et al.* 2008, Groeninckx *et al.* 2009).

Tanto AB como JLVR aceptan ambos géneros, únicamente hay discordancia entre dos especies: *Borreria/Spermaceae nesiotica* y *Borreria/Spermaceae ovalifolia*. En el presente trabajo se aceptan ambas especies como pertenecientes al género *Spermaceae*, por las observaciones realizadas en los frutos de material depositado en MEXU. Se resalta entonces la necesidad de un estudio filogenético integral que evalúe los límites genéricos en la tribu Spermaceae.

Diphragmus-Tessiera. En JLVR se tratan dos especies bajo el género *Diphragmus* C. Presl, mientras que en AB las considera como *Tessiera* DC. El género *Tessiera* fue descrito con dos especies de distribución marcadamente disyunta: *Tessiera lithospermoides* DC. de México y *Tessiera lanigera* DC. de Brasil (De Candolle 1830). De acuerdo con Salas & Cabral (2010), el tipo de *T. lithospermoides* fue colectado por Haenke en México y depositado en el herbario en Praga (PR), aunque no se menciona la localidad precisa ni fecha de colecta. Por otra parte, el género *Diphragmus* fue descrito por Presl (1844) y considerado un género monotípico endémico, con base en material también colectado por Haenke en México sin localidad precisa ni fecha de colecta. Salas & Cabral (2010) hacen un recuento histórico y concluyen que *T. lithospermoides* y *Diphragmus scaber* C. Presl son sinónimos nomenclaturales.

El género *Diphragmus* fue considerado como sinónimo de *Staelia* Cham. & Schltdl. por Standley (1931). Posteriormente, Borhidi & Lozada-Pérez (2006) compararon morfológicamente las especies de *Staelia* y como resultado revalidaron al género *Diphragmus*, pese a no consultar su material tipo. En ese mismo trabajo, Borhidi & Lozada-Pérez (2006) describieron *Diphragmus hexasepalus* Borhidi & Lozada-Pérez para México, propuesta incluida en la primera edición de Rubiáceas de México (Borhidi 2006), mientras que para la segunda edición ya se incluye *Diphragmus* como sinónimo de *Tessiera* sin mayor explicación (Borhidi 2012). Se reconoce entonces a *Tessiera* como un género endémico de México con dos especies: *T. lithospermoides* y *Tessiera hexasepala* (Borhidi & Lozada-Pérez) R.M. Salas & E.L. Cabral, dado que la especie brasileña es considerada parte de *Staelia* (Salas & Cabral 2010).

Complejo *Hedyotis.* El género *Hedyotis* L. es considerado como un taxón controversial con numerosos cambios taxonómicos (Wikström *et al.* 2013). En particular los géneros presentes en México y en conflicto con *Hedyotis*: *Arcytophyllum* Schult. & Schult. f., *Houstonia* L., *Oldenlandia* L., *Stenaria* (Raf.) Terrell y *Terrellianthus* Borhidi.

En JLVR se aceptan los géneros *Hedyotis* y *Houstonia*, mientras que AB trata las especies de *Hedyotis* como sinónimos ya sea de *Houstonia*, *Oldenlandia* o *Stenaria*. De acuerdo con la filogenia molecular de Wikström *et al.* (2013) combinando cuatro marcadores plastidiales y nucleares, *Hedyotis* es un linaje asiático, mientras que las especies americanas corresponden a otros géneros. Con base en esto las especies consideradas como *Hedyotis* por JLVR son tratadas como *Houstonia*, *Oldenlandia* o *Stenaria* en este trabajo.

En particular, la historia taxonómica de *Arcytophyllum-Terrellianthus* también se relaciona con *Hedyotis-Houstonia*. La especie *Arcytophyllum serpyllaceum* (Schltdl.) Terrell se distribuye en México y en Guatemala (Terrell 1999), fue originalmente descrita en el género *Hedyotis*, transferida a *Houstonia* (Greenman 1897), a *Arcytophyllum* (Donnell-Smith 1893, Standley 1916), *Hedyotis* (Mena 1990, Terrell 1996) y nuevamente a *Arcytophyllum* (Terrell 1999).

En el análisis filogenético con evidencia molecular realizado por Andersson *et al.* (2002) el género *Arcytophyllum* resulta parafilético con respecto a *Hedyotis* y a *Houstonia*, mientras que *A. serpyllaceum* se encuentra como grupo hermano de *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schltdl., con base en esos resultados Borhidi & Stranzinger (2012) describieron el género *Terrellianthus* para incluir la especie *A. serpyllaceum*, retomando las mismas diferencias que describen Mena (1990) y Andersson *et al.* (2002).

En JLVR este taxón se trata bajo el género *Arcytophyllum*, mientras que en AB se le considera *Terrellianthus*. Si bien la filogenia molecular carece del muestreo adecuado, tanto de terminales como de caracteres, la especie *A. serpyllaceum* es un linaje diferente al resto de *Arcytophyllum*, por lo cual en el presente trabajo se adoptó la resolución de AB y Borhidi & Stranzinger (2012) de aceptar *Terrellianthus* como un taxón presente en México.

Tribu Hamelieae. Deppeopsis.- En JLVR no se reconoce el género *Deppeopsis* Borhidi & Stranzinger, descrito por Borhidi & Stranzinger (2012) con base en las cápsulas alargadas. *Deppeopsis* en JLVR es tratado como sinónimo de *Deppea* Schltdl. & Cham. tal como se hace en el tratamiento de Flora Mesoamericana (Lorence 2012). De acuerdo con la filogenia de Stranzinger *et al.* (2014), empleando un marcador del cloroplasto y uno nuclear, existe un linaje alejado del clado *Deppea* que corresponde a las especies de *Deppeopsis*, que se recuperan en una politomía donde es posible inferir que incluso con el aumento en el muestreo de terminales y marcadores moleculares, *Deppeopsis* nunca se anidará con *Deppea*, por lo cual en el presente trabajo reconocemos *Deppeopsis* como aceptado remarcando la necesidad de un estudio filogenético de este complejo genérico

Tribu Guettardeae. Tournefortiopsis-Guettarda.- En JLVR se incluye el taxón *Guettarda crispiflora* Vahl, mientras que en AB se trata bajo el nombre *Tournefortiopsis crispiflora* subsp. *cobaensis* (Donn. Sm.) Borhidi. De acuerdo con Achille *et al.* (2006), el género *Guettarda* L. resulta polifilético en un análisis empleando nrITS, en el cual dos especies de *Guettarda* (*G. crispiflora* y *Guettarda hirsuta* (Ruiz & Pav.) Pers.) se agrupan como hermanas del género *Bobea* Gaudich. La especie *G. crispiflora* está morfológicamente relacionada con la especie tipo de *Tournefortiopsis* Rusby: *Tournefortiopsis reticulata* Rusby, y por tanto los autores sugieren que podría revalidarse el género con un muestreo mayor de terminales y caracteres. Con base en este resultado parcial Borhidi (2008) revalida *Tournefortiopsis* con 10 especies, donde además sugiere que *Tournefortiopsis crispiflora* subsp. *crispiflora* (Vahl) Borhidi es endémica de Martinica y Montserrat, mientras que la subespecie *cobanensis* está presente en México.

En nuestro trabajo, decidimos no aceptar al género *Tournefortiopsis* debido a que su revalidación obedeció a resultados parciales con evidencia molecular procedente de un solo gen nuclear de múltiples copias, en la que además no se incluyó la especie tipo del género, por tanto, aquí se trata bajo el nombre de *Guettarda crispiflora*, a reserva de estudios filogenéticos particularmente enfocados en esta problemática.

Tribu Condamineae. Sickingia-Simira.- En JLVR se aceptan los géneros *Simira* Aubl. y *Sickingia* Willd., mientras que en AB solo se trata *Simira* sensu Aublet (1775). De acuerdo con Bremekamp (1954), quien realizó una revisión taxonómica de *Simira tinctoria* Aubl., redujo a *Sickingia* como sinónimo de *Simira*, propuesta que fue retomada por diferentes autores (Steyermark 1972, Delprete & Nee 1997, Taylor & Lorence 2012), a pesar de la ausencia de estudios filogenéticos. En el presente trabajo se sigue esta propuesta y sólo se reconoce al género *Simira*.

Géneros dudosos. Todas las especies incluidas en AB y JLVR son tratadas en Flora Mesoamericana, no obstante, existe controversia en la diversidad genérica donde algunas especies se tratan bajo otros géneros.

Guettardeae-Rondeletieae. Renistipula-Arachnothryx.- El género *Renistipula* Borhidi fue segregado de *Arachnothryx* Planch. por Borhidi *et al.* (2004). Esta segregación no fue aceptada en Flora Mesoamericana por Lorence (2012) en la cual se tratan como sinónimos. Estudios moleculares recientes son contradictorios, por un lado, Stranzinger *et al.* (2014) ubica a *Renistipula* en la tribu Hamelieae en lugar de Guettardeae, pero no se incluyeron otras muestras de Guettardeae y menos de *Arachnothryx*, además que *Renistipula* no presenta ninguna de las características morfológicas que definen Hamelieae como las inflorescencias ebracteadas, flores amarillas y la presencia de rafidios (Robbrecht 1988). Por otro lado, Torres-Montúfar (2018) encuentra ambos géneros formando un mismo clado sin resolución en Guettardeae, resultado que apoya su sinonimia. Debido a las similitudes morfológicas y a la evidencia molecular en el presente trabajo se reconoce únicamente a *Arachnothryx*.

Donnellyanthus-Arachnothryx y Rovaeanthus-Rogiera.- Los géneros *Donnellyanthus* Borhidi y *Rovaeanthus* Borhidi fueron segregados de *Arachnothryx* y *Rogiera* Planch., respectivamente (Borhidi *et al.* 2004, 2011). Esta segregación no fue aceptada en Flora Mesoamericana por Lorence (2012) en la cual se tratan como sinónimos. Estudios moleculares corroboran a *Donnellyanthus* y *Rovaeanthus* como géneros independientes y ubicados en la tribu Rondeletieae en lugar de Guettardeae (Manns & Bremer 2010, Torres-Montúfar 2018, Torres-Montúfar *et al.* 2018, 2020). Por la evidencia morfológica y molecular, en este trabajo se aceptan.

Tribu Chiococceae. Lorencea-Coutaportla.- El género *Lorencea* Borhidi fue descrito para incluir la especie *Coutaportla guatemalensis* (Standl.) Lorence con base en diversos caracteres florales (Borhidi 2003, 2018). Estos atributos fueron considerados como no contundentes debido al alto traslapamiento morfológico y por tanto *Lorencea* fue tratado como sinónimo de *Coutaportla* Urb. (Ochoterena 2012). De acuerdo con el resultado de Manns & Bremer (2010), *Lorencea* es recuperado en un clado sin resolución y con bajo soporte junto con numerosos géneros de Chiococceae incluida la especie *Coutaportla ghiesbreghtiana* (Baill.) Urb. El trabajo de Paudyal *et al.* (2014) recupera tres grupos en Chiococceae en un clado sin resolución, donde *C. ghiesbreghtiana* es un taxón flotante y *Lorencea* es hermano de *Coutarea*, sin especificar valores de soporte. Dada la disimilitud morfológica y la evidencia molecular contradictoria, en el presente trabajo se optó por reconocer a ambos géneros, a reserva de futuros estudios filogenéticos particularmente enfocados al grupo.

Solenandra-Exostema.- El género *Solenandra* Hook. f. fue descrito por Hooker (1873) y posteriormente considerado como sinónimo de *Exostema* (Pers.) Bonpl. (Schumann 1891, Standley 1921, Liogier 1962, Borhidi & Fernández-Zequeira 1989, McDowell & Bremer 1998, McDowell 2012). Filogenias moleculares que incluyen representantes del género *Exostema* coinciden en su carácter polifilético por lo que no se han definido fiablemente sus límites genéricos (Rova *et al.* 2002, Manns & Bremer 2010). Dada la similitud morfológica y la evidencia molecular insuficiente, en el presente trabajo se reconoció únicamente a *Exostema* a reserva de futuros estudios filogenéticos particularmente enfocados a estos dos géneros.

Tribu Hamelieae. Complejo Deppea.- Además de *Deppeopsis*, otros géneros morfológicamente relacionados con *Deppea* no son aceptados en el tratamiento para la familia en Flora Mesoamericana: *Bellizinca* Borhidi, *Csapodya* Borhidi y *Edithea* Standl., los cuales son reconocidos por AB y JLVR. De acuerdo con Lorence (2012), estos taxones se consideran como sinónimos de *Deppea* por su morfología vegetativa no obstante las claras diferencias en el tamaño y forma de la corola atribuibles a adaptaciones a la polinización por colibríes (Lorence & Dwyer 1988). La evidencia molecular apoya la conclusión de Lorence (2012), ya que los tres géneros se recuperan en un clado sin resolución con las especies de *Deppea* (Manns & Bremer 2010, Stranzinger *et al.* 2014). En el presente trabajo se reconocerán estos tres géneros por las evidentes diferencias morfológicas florales, aunado a que los trabajos filogené-

ticos carecen de una adecuada representación de taxones o un pobre muestreo de caracteres, por lo cual no es robusta la conclusión de sinonimizarlos todos en un solo género.

Sinónimos taxonómicos. Otras diferencias entre el trabajo de AB y JLVR, radican en los sinónimos taxonómicos. En total se incluyen 23 nombres que son tratados como sinónimos en una u otra obra. La mayoría de esta sinonimia se ha propuesto en el tratamiento regional de Rubiaceae de Flora Mesoamericana (2012) por taxónomos especialistas en la familia, en este trabajo se incluyen solo los nombres de las especies reconocidas en Flora Mesoamericana.

Pocos géneros de Rubiaceae en México tienen una revisión taxonómica. La cual impacta en la diversidad de los grupos, tal es el caso de *Rogiera* donde Torres-Montúfar *et al.* (2021) reducen a sinonimia dos de las especies reconocidas por AB y JLVR: *Rogiera tabascensis* Borhidi y *Rogiera oaxacensis* Borhidi & K. Velasco. Es lógico pensar que la profundización del conocimiento taxonómico permitirá dilucidar la sinonimia y también describir nuevos taxones de la familia en México.

Redundancias taxonómicas. *Neomartensia-Martesianthus* y *Cigarrilla-Nernstia*.- El trabajo de JLVR presenta algunas inconsistencias que llevan claramente a sobreestimar la diversidad genérica y específica de Rubiaceae en México, ejemplo de esto es la duplicidad de taxones que poseen el mismo tipo, es decir sinónimos nomenclaturales.

De acuerdo con Villaseñor (2016) en México se encuentra presente *Nernstia mexicana* (Zucc. & Mart. ex DC.) Urb., descrita en 1923, y *Cigarrilla mexicana* (Zucc. & Mart. ex DC.) Aiello publicada en 1923, ambos nombres tienen como basónimo a *Coutarea mexicana* Zucc. & Mart. ex DC. descrito con base en la colecta realizada por Martius en 1829.

De igual manera ocurre con los géneros *Neomartensia* Borhidi & Lozada-Pérez y *Martesianthus* Borhidi & Lozada-Pérez, para los cuales JLVR menciona tres especies, pero que poseen el mismo tipo nomenclatural: *Neomartensia breviflora*=*Martesianthus breviflorus* (Tipo: Zárate-Marcos 348), *Neomartensia macdougallii*=*Martesianthus macdougalli* (Tipo: MacDougall s.n.) y *Neomartensia micrantha*=*Martesianthus micranthus* (Tipo: Ramírez 731B). El género *Neomartensia* fue descrito por Borhidi & Lozada-Pérez (2010), pero es un homónimo posterior de un género de algas descrito en 1996; los mismos autores describieron un año después el género *Martesianthus* para corregir este error taxonómico (Borhidi & Lozada-Pérez 2011).

Nivel de especie e infraespecíficos. Las diferencias en contenido de especies se explican en su mayoría a la descripción de nuevos taxones en el periodo entre ambas publicaciones. Si se excluyen las especies descritas entre 2012 y 2016, los taxones introducidos y las redundancias taxonómicas en JLVR, encontramos que los números de especies nativas de México aun así son muy disímiles entre ambos trabajos: AB con 645 especies y JLVR con 684 especies.

Los 65 taxones infraespecíficos enlistados por AB, subespecies o variedades, tienen correspondencia con especies enlistadas en JLVR. Únicamente existe una discrepancia de un taxón: *Cephalanthus occidentalis* var. *salicifolius* (Bonpl.) A. Gray y *Cephalanthus salicifolius* Bonpl.

La especie *C. salicifolius* fue descrita por Bonpland en 1809, posteriormente, Asa Gray en 1844 la consideró como una variedad de *Cephalanthus occidentalis* L. con base en la forma de las hojas. En nuestro trabajo se acepta la propuesta de Standley & Williams (1975), quienes en el tratamiento de Rubiaceae de Flora de Guatemala descartan que sea una variedad y la consideran en el rango de especie.

En nuestro listado de Rubiaceae no incluimos taxones infraespecíficos, a reserva de revisiones y tratamientos a nivel genérico, así como de la evaluación de su rango taxonómico.

Información incompleta y taxones dudosos. Ambos trabajos son un esfuerzo monumental por incrementar el conocimiento botánico en México, no obstante, no están exentos de algunos vacíos de información, el más relevante es que en ninguno de estos trabajos se menciona la consulta de colecciones biológicas. El tratamiento de AB presenta descripciones de las especies y claves de identificación, sin incluir un apartado de ejemplares examinados de herbario. El trabajo de JLVR es un listado que usa bases de datos de colecciones biológicas y bibliografía, por lo cual

no especifica en qué herbario se puede localizar el espécimen/ejemplar de cada especie, aunque detalla muy bien la distribución por estado de las especies.

Entre ambos se enlistan un total de 18 especies para las cuales no existe un ejemplar que corrobore su presencia en México cuya presencia puede considerarse muy probable en México, debido a que se desarrollan en países de Centroamérica en la región Mesoamericana o bien en Estados Unidos como parte del desierto de Sonora, regiones fitogeográficas que se extienden a través de la frontera hacia México. Por lo tanto, no se descarta su existencia en el país a reserva de exploración o revisión de colecciones biológicas más restringidas a la flora de los estados.

Algunos taxones tienen injerencia directa en la diversidad genérica reportada. Por ejemplo, el considerar *Pittotris trichrantha* Griseb. como presente en México incrementa el número de géneros reportado por JLVR en el país, para esta especie hay registros desde Guatemala hasta Colombia. La especie *Tocoyena pittieri* está registrada desde Colombia hasta Honduras, AB la cita para México, lo cual incrementa la diversidad genérica reportada. Para ambos taxones no existe un ejemplar físico citado en colecciones biológicas consultadas para este trabajo, pero optamos por considerarlas como potencialmente distribuidas en México ya que varias especies de Rubiaceae presentan patrones de distribución similares (p. ej. *Chomelia tenuiflora* Benth. o *Randia loniceroides* Dwyer & Lorence).

Otros nombres dudosos presentes en JLVR son “*Bouvardia nodiflora* Bohr. & I. García” y “*Rogiera oaxacana*” los cuales no se han encontrado en ninguna publicación de Attila Borhidi en Acta Botánica Hungarica, revista en la que publica todos sus taxones nuevos, y tampoco se encuentra en bases de datos de los herbarios consultados, por lo cual no se consideran estos nombres en el presente listado.

Taxones exóticos. Entre las especies de Rubiaceae reconocidas por Borhidi (2012), se cuentan 13 especies en 10 géneros, que son consideradas introducidas o exóticas, algunas ya como especies naturalizadas o escapadas de cultivo. De estas, las más comunes son el café (*Coffea arabica* L.), ampliamente cultivada y consumida en el país e *Ixora coccinea* L., planta ornamental apreciada en jardines de regiones tropicales y subtropicales en México. Para las especies naturalizadas mencionadas se requieren estudios que ayuden a conocer mejor su comportamiento como malezas y su influencia en las comunidades vegetales donde se les encuentra.

Diversidad por estado. Los estados con mayor riqueza de especies de Rubiaceae contienen también una gran diversidad florística general (Chiapas, Oaxaca o Veracruz), por ejemplo, para Apocynaceae (Juárez-Jaimes *et al.* 2007, Alvarado-Cárdenas *et al.* 2020), Cucurbitaceae (Lira *et al.* 2002), Solanaceae (Martínez *et al.* 2017) o Asteraceae (Villaseñor 2018).

A nivel de especie, Oaxaca, Chiapas y Veracruz acumulan 577 especies con más del 50 % de nivel de endemismo, es decir que casi el 80 % de la diversidad de Rubiaceae en México se concentra en estos tres estados. La razón de la alta diversidad en estos estados es multifactorial, estas entidades presentan intrincada fisiografía que se traduce en diversos tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque templado, bosque mesófilo de montaña y matorral xerófilo (Domínguez-Vázquez *et al.* 2002, Morrone 2005, García-Mendoza & Meave 2011, Luna-Vega *et al.* 2013), para Rubiaceae es particularmente importante la amplia extensión de vegetación con afinidad tropical dado que son centros de diversidad de la familia (Robbrecht 1988). Otro factor determinante puede ser el sesgo en los estudios botánicos e inventarios florísticos, JLVR señala que estos estados han sido objeto de numerosas exploraciones botánicas históricas y contemporáneas.

Conservación. A pesar de la diversidad, el alto grado de endemismo y la importancia ecológica de la familia, pocas especies se encuentran bajo alguna categoría de protección. La pérdida del hábitat es un factor evidente que amenaza su sobrevivencia.

Solo una especie aparece en el Apéndice I de la CITES (2020) bajo la categoría de especie en peligro de extinción. Esta pertenece al género monotípico *Balmea* Martínez que se distribuye en la vertiente del Pacífico desde México hasta el Salvador; la especie *B. stormiae* Martínez se menciona que se usa como árbol de navidad localmente y por eso su extracción y comercialización está restringido.

En la Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2018 (SEMARNAT 2018), que tiene por objeto identificar las especies de flora y fauna silvestres en riesgo, se incluyen 20 especies, de las cuales 14 son endémicas a México y cinco de ellas se distribuyen en la frontera con Guatemala y compartidas con este país. De esta lista resalta *Galium pilosum* Aiton para la cual no existe registro de su presencia en México en ningún trabajo de Rubiaceae. Es una especie conocida del norte de Estados Unidos, por lo cual su presencia en la NOM-059 es cuestionable.

Para algunos géneros de Rubiaceae es necesario hacer esfuerzos de exploración, dado que son linajes posiblemente extintos por ser únicamente conocidos de la colecta tipo realizada más de un siglo atrás: *Habroneuron* Standl., *Placocarpa* Hook. f. y *Stylosiphonia* Brandegees.

El género monotípico mexicano *Habroneuron*, fue colectado por Hartweg en 1839 en Oaxaca, presumiblemente en la región de la Chinantla, Oaxaca. La pertenencia de este género a una tribu de Rubiaceae aún es desconocida dada la carencia de frutos en el material tipo (Torres-Montúfar *et al.* 2020). Recientes esfuerzos de exploración en la zona de la Chinantla no la reportan; sin embargo, estos trabajos sólo abarcan unas porciones de esta región, por lo que nuevas exploraciones son requeridas para la búsqueda de este taxón.

El género monotípico *Placocarpa* (Chiococceae, Cinchonoideae) fue colectado por Botteri en 1855 en la región de Orizaba, Veracruz. Sin tener una localidad precisa, y dado la presión demográfica en algunas zonas del centro de Veracruz (Williams-Linera *et al.* 2002, Bonilla-Moheno & Aide 2020), es posible que este taxón esté extinto.

El género *Stylosiphonia* fue descrito a partir de una colecta de Purpus en 1913, en el estado de Chiapas, sin precisar la localidad y nunca más ha sido recolectado. La pertenencia de este género a una tribu de Rubiaceae aún es desconocida dada la carencia de frutos en el material tipo (Torres-Montúfar *et al.* 2020). En el estado de Chiapas existe una gran presión ambiental y deforestación (Ochoa-Gaona & González-Espinoza 2000, Cayuela *et al.* 2006), por lo que es dudosa la supervivencia de este taxón. Sin embargo, en el estado aún existen zonas de difícil acceso no colectadas, lo cual abre la posibilidad de encontrarlo en el futuro.

Un caso de indudable éxito de nueva exploración ocurrió con el género monotípico y endémico de México *Eizia* Standl. (Hamelieae, Cinchonoideae). *Eizia mexicana* Standl. se conocía solo de la localidad tipo y de la colecta de Eizi Matuda en 1938, hasta que el grupo de botánicos de la Universidad de Chiapas (UNICACH) la redescubrió en 2015 en otra localidad cercana (Martínez-Camilo *et al.* 2015), demostrando que aún se requiere exploración en el estado.

Esfuerzo de colecta. Los esfuerzos de colecta de Rubiaceae indican que entre más pequeña sea la escala de la cuadrícula menor porcentaje de territorio posee una colecta registrada y viceversa a mayor escala prácticamente todo el territorio tiene una colecta de Rubiaceae (Figura 3). La ausencia de colectas de la familia en los diversos tamaños de cuadrícula no necesariamente indica que todavía faltan numerosas regiones de México por explorar, algunas corresponden a zonas donde el uso de suelo es urbano o agropecuario y por ello no hay colectas de plantas en general (resultados no mostrados) o bien pueden ser áreas estudiadas donde efectivamente se carece de representantes de Rubiaceae, no están correctamente georreferenciadas o no hay georreferencias disponibles. Es de resaltar que las áreas con menor porcentaje de colecta de Rubiaceae se ubican principalmente en las zonas áridas de México, donde la diversidad de la familia es menor, aunque también corresponden a algunas de las zonas menos exploradas y con menor cantidad de inventarios (Villaseñor 2016) en el territorio nacional.

La exploración y revisión de colecciones científicas ha derivado en que seis nuevas especies de Rubiaceae en México se hayan descrito desde 2016, mismas que se anexan al listado final de la familia en México (Tabla S1): *Omiltemia guerrerensis* Lozada-Pérez & J. Rojas Gut. (Lozada-Pérez & Rojas-Gutiérrez 2016), *Hoffmannia uxpanapense* Lozada-Pérez & J. Rojas Gut. (Castillo-Campos & Bautista-Bello 2017), *Chiococca grandiflora* Lorence & T. Van Devender (Lorence *et al.* 2018) *Arachnothryx axillaris* Torr.-Montúfar & Ochot.-Booth, *Arachnothryx flores-olverae* Torr.-Montúfar & Ochot.-Booth (Torres-Montúfar & Ochoterena 2018) y *Rogiera metztlensis* Torr.-Montúfar, E. Solano, Morales-Gard. & Ochot.-Booth (Torres-Montúfar *et al.* 2019), todas ellas endémicas a México.

Con todo lo anterior, la familia Rubiaceae resalta como un linaje de gran importancia en la flora de México por sus niveles de riqueza y endemismo. El tratamiento de las Rubiaceas de México y la lista actualizada de las plantas

vasculares son obras que nos acercan a la gran diversidad de la familia, por su parte nuestro trabajo pretende dar un panorama más preciso de las Rubiaceae de México y que los datos aquí discutidos guíen los futuros esfuerzos taxonómicos para incrementar el entendimiento de la familia, desde la exploración de nuevos territorios, la consulta y curación de colecciones biológicas, hasta focalizar los grupos que requieren ya sea tratamientos, o bien, estudios filogenéticos que ayuden a esclarecer los problemas taxonómicos y acercarnos aún más a conocer la diversidad de las rubiáceas en México.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios citados en Materiales y Métodos, por las facilidades brindadas para la consulta del material. A los revisores anónimos de este manuscrito y al editor asociado cuyos comentarios enriquecieron el texto.

Material suplementario

El material suplementario de este artículo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.2847>

Literatura citada

- Achille F, Motley TJ, Lowry II PP, Jeremie J. 2006. Polyphyly in *Guettarda* L. (Rubiaceae, Guettardeae) based on nrDNA ITS sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**: 103-120. DOI: [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2006\)93\[103:PIGLRG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2006)93[103:PIGLRG]2.0.CO;2)
- Adams CD, Taylor CM. 2012. *Spermacoce*. In: Davidse G, Sousa M, Knapp S, Chiang F, eds. *Flora Mesoamericana. Rubiaceae a Verbenaceae*. St. Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press, pp. 275-282. ISBN: 978-1935641087.
- Alvarado-Cárdenas LO, Lozada-Pérez L, Islas-Hernández CS, Cortez EB, Maya-Mandujano KG, Chávez-Hernández MG. 2020. Apocináceas de ayer y hoy. Conocimiento histórico y reevaluación de la diversidad y distribución de Apocynaceae en México. *Botanical Sciences* **98**: 393-416. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2525>
- Andersson L, Rova JHE, Alzate Guarín F. 2002. Relationships, circumscription, and biogeography of *Arcytophyllum* (Rubiaceae) based on evidence from cpDNA. *Brittonia* **54**: 40-49. DOI: [https://doi.org/10.1663/0007-196X\(2002\)054\[0040:RCABOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0007-196X(2002)054[0040:RCABOA]2.0.CO;2)
- Aublet JB. 1775. *Simira. Histoire des Plantes de la Guiane Française*. Paris: Pierre-François Didot Jeune. ISBN: 978-1379401087.
- Bonilla-Moheno M, Aide M. 2020. Beyond deforestation: Land cover transitions in Mexico. *Agricultural Systems* **178**: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102734>
- Borhidi A. 2003. *Lorencea*, gen. nov. (Condamineae, Rubiaceae) de Guatemala y México. *Acta Botanica Hungarica* **45**: 13-21. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.45.2003.1-2.2>
- Borhidi A. 2006. *Rubiáceas de México*. Budapest: Academiai Kiado. ISBN: 9789630582650
- Borhidi A. 2008. Revalidation of the genus *Tournefortiopsis* Rusby, (Guettardeae, Rubiaceae) and a new *Guettarda* from Costa Rica. *Acta Botanica Hungarica* **50**: 61-72. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.50.2008.1-2.3>
- Borhidi A. 2012. *Rubiáceas de México*. Budapest: Academiai Kiado. ISBN: 9789630592246
- Borhidi A. 2018. *Coutaportla*, género endémico de México, *Lorencea* (Rubiaceae) endémico en Mesoamérica. *Acta Botanica Hungarica* **60**: 31-45. DOI: <https://doi.org/10.1556/034.60.2018.1-2.3>
- Borhidi A, Darók J, Kocsis M, Stranzinger S, Kaposvári F. 2004. El *Rondeletia* complejo en México. *Acta Botanica Hungarica* **46**: 91-135. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.46.2004.1-2.8>
- Borhidi A, Darók J, Stranzinger S. 2011. *Donnellyanthus* (Rubiaceae, Rondeletieae), a new genus in the flora of Mexico and Meso-America. *Acta Botanica Hungarica* **53**: 273-281. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.53.2011.3-4.9>
- Borhidi A, Diego-Pérez N. 2002. Introducción a la taxonomía de la familia Rubiaceae en la flora de México. *Acta Botanica Hungarica* **44**: 237-280. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.44.2002.3-4.5>
- Borhidi A, Fernández-Zequeira M. 1989. El género *Exostema* L. C. Rich. en Cuba. *Acta Botanica Hungarica* **35**: 287-307.

- Borhidi A, Lozada-Pérez L. 2006. Estudios sobre Rubiáceas Mexicanas VIII. *Diphragmus* C. Presl (Spermacoaceae) un género endémico olvidado de la flora de México. *Acta Botanica Hungarica* **48**: 43-45. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.48.2006.1-2.5>
- Borhidi A, Lozada-Pérez L. 2010. *Neomartensia* (Spermacoaceae, Rubiaceae) género nuevo de México. *Acta Botanica Hungarica* **52**: 251-264. DOI: <https://dx.doi.org/10.1556/ABot.52.2010.3-4.5>
- Borhidi A, Lozada-Pérez L. 2011. *Martensianthus* nomen novum to replace *Neomartensia* Borhidi et Lozada-Pérez 2010 (Rubiaceae) non Yoshida et Mikami 1996 (Delesseriaceae). *Acta Botanica Hungarica* **53**: 25-30. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.53.2011.1-2.2>
- Borhidi A, Stranzinger S. 2012. *Deppeopsis* un género nuevo (Hameliae, Rubiaceae) de Mexico y Guatemala. *Acta Botanica Hungarica* **54**: 85-90. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.54.2012.1-2.10>
- Bremekamp CEB. 1954. The identity of *Simira tinctoria* Aubl. *Acta Botanica Neerlandica* **3**: 150-153. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00294.x>
- Bremer B, Andreasen K, Olsson D. 1995. Subfamilial and tribal relationships in the Rubiaceae based on *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**: 383-397. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399889>
- Bremer B, Eriksson T. 2009. Timetree of Rubiaceae, phylogeny and dating the family, subfamilies and tribes. *International Journal of Plant Science* **170**: 766-793. DOI: <https://doi.org/10.1086/599077>
- Bremer B, Jansen RK, Oxelman B, Backlund M, Lantz H, Kim KJ. 1999 More characters or more taxa for a robust phylogeny in a case study from the coffee family (Rubiaceae). *Systematic Biology* **48**: 413-435. DOI: <https://doi.org/10.1080/106351599260085>
- Bremer B, Manen JF. 2000. Phylogeny and classification of the subfamily Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* **225**: 43-72. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00985458>
- Cabral EL, Cabaña-Fader AA, Bacigalupo NM. 2010. A new species of *Spermacoce* s. str. (Spermacoaceae, Rubiaceae) from Eastern Brazil. *Plant Ecology and Evolution* **143**: 233-238. DOI: <https://doi.org/10.5091/plecevo.2010.390>
- Cabral EL, Miguel LM, Salas RM. 2011. Dos especies nuevas de *Borreria* (Rubiaceae), sinopsis y clave de las especies para Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* **25**: 255-276. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062011000200002>
- Castillo-Campos G, Bautista-Bello A. 2017. *Hoffmannia uxpanapense* (Rubiaceae), una nueva especie del sur de Veracruz y Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* **119**: 145-154. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm119.2017.1237>
- Cayuella L, Rey-Benayas JM, Echeverría C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management* **226**: 208-218. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.047>
- CITES [Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres] 2020. Appendices I, II and III. <https://cites.org/eng/app/appendices.php> (accessed Jan 11, 2021).
- De Candolle AP. 1830. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Paris: Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.286>
- Delprete PG. 2007. New combinations and new synonymies in the genus *Spermacoce* (Rubiaceae) for the Flora of Goiás and Tocantins (Brazil) and the flora of the Guianas. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* **1**: 1023-1030.
- Delprete PG, Nee M. 1997. The enigmatic genus *Wernhamia* S. Moore is a synonym of *Simira* (Rubiaceae, Rondeletieae). *Brittonia* **49**: 303-308. DOI: <https://doi.org/10.2307/2807830>
- Dessein S. 2003. *Systematic studies in the Spermacoaceae (Rubiaceae)*. Ph. D. Thesis. Institute of Botany and Microbiology of Leuven.
- Domínguez-Vázquez G, Berlin B, Castro-Ramírez AE, Estrada-Lugo EIJ. 2002. Revisión de la diversidad y patrones de distribución de Labiatae en Chiapas. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* **73**: 39-80.
- Donnell-Smith JD. 1893. Undescribed plants from Guatemala. XI. *Botanical Gazette* **18**: 197-211.
- Greenman JM. 1897. Revision of the Mexican and Central American species of *Houstonia*. *Proceedings of the American Academy of Science and Arts* **32**: 283-293.
- Hooker JD. 1873. Rubiaceae. In: Bentham G, Hooker JD, eds. *Genera Plantarum*. London: Reeve & Co.
- García-Mendoza AJ, Meave JA. 2011. *Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 9786070224348

- Groeninckx I, Dessein S, Ochoterena H, Persson C, Motley TJ, Karehed J, Bremer B, Smets E. 2009. Phylogeny of the herbaceous tribe Spermaceae (Rubiaceae) based on plastid DNA data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **96**: 109-132. DOI: <https://doi.org/10.3417/2006201>
- Juárez-Jaimes V, Alvarado-Cárdenas LO, Villaseñor JL. 2007. La familia Apocynaceae sensu lato en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**: 459-482. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2007.002.402>
- Kainulainen K, Razafimandimbison SG, Bremer B. 2013. Phylogenetic relationships and new tribal delimitations in subfamily Ixoroideae (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **173**: 387-406. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12038>
- Karehed J, Groeninckx I, Dessein S, Motley TJ, Bremer B. 2008. The phylogenetic utility of chloroplast and nuclear DNA markers and the phylogeny of the Rubiaceae tribe Spermaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 43-66. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.09.025>
- Liogier A. 1962. *Flora de Cuba. Rubiaceae*. Rio Piedras, Puerto Rico: Universidad de Puerto Rico. ISBN: 9789995599942
- Lira R, Villaseñor JL, Ortiz E. 2002. A proposal for the conservation of the family Cucurbitaceae in Mexico. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1699-1720. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020303905416>
- Lorence DH. 1990. A phylogenetic list of genera of Rubiaceae in Mexico. *Acta Botanica Mexicana* **12**: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm12.1990.599>
- Lorence DH. 2012. *Arachnothryx*. In: Davidse G, Sousa M, Knapp S, Chiang F, eds. *Flora Mesoamericana 4*. St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 30-72. ISBN 978-1-935641-08-07.
- Lorence DH, Dwyer JD. 1988. A revision of *Deppea* (Rubiaceae). *Allertonia* **4**: 389-436.
- Lorence DH, Taylor CM. 2012. Rubiaceae. In: Davidse G, Sousa M, Knapp S, Chiang F, eds. *Flora Mesoamericana 4*. St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 1-2. ISBN 978-1-935641-08-07.
- Lorence DH, Van Devender TR, Ferguson GM. 2018. *Chiococca grandiflora* (Rubiaceae), a new species from Northern Mexico. *PhytoKeys* **98**: 73-83. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.98.25170>
- Lozada-Pérez L, Rojas-Gutiérrez J. 2016. Una nueva especie, *Omitelia guerrerensis* (Rubiaceae) de Guerrero, México. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature* **24**: 365-368. DOI: <https://doi.org/10.3417/2012041>
- Luna-Vega I, Espinosa D, Rivas G, Contreras-Medina R. 2013. Geographical patterns and determinants of species richness in Mexico across selected families of vascular plants: implications for conservation. *Systematics and Biodiversity* **11**: 237-256. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.797517>
- Manns U, Bremer B. 2010. Towards a better understanding of intertribal relationships and stable tribal delimitations within Cinchonoideae s.s. (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**: 21-39. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.002>
- Martínez-Camilo R, Martínez-Meléndez N, Martínez-Meléndez M, Pérez-Farrera MA, Lorence DH. 2015. Redescubrimiento de *Eizia mexicana*, una especie endémica de la familia Rubiaceae presumiblemente extinta. *Botanical Sciences* **93**: 679-682. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.242>
- Martínez M, Vargas-Ponce O, Rodríguez A, Chiang F, Ocegueda S. 2017. Solanaceae family in Mexico. *Botanical Sciences* **95**: 131-145. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.658>
- McDowell T. 2012. *Exostema*. In: Davidse G, Sousa M, Knapp S, Chiang F, eds. *Flora Mesoamericana 4*. St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 167-169. ISBN 978-1-935641-08-07
- McDowell T, Bremer B. 1998. Phylogeny, diversity and distribution in *Exostema* (Rubiaceae): implications of morphological and molecular analyses. *Plant Systematics and Evolution* **212**: 215-246. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01089740>
- Mena PV. 1990. A revision of the genus *Arcytophyllum* (Rubiaceae, Hedyotidae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* **60**: 1-26. ISBN: 9780893273552.
- Morrone JJ. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- Ochoa-Gaona S, González-Espinoza M. 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, México. *Applied Geography* **20**: 17-42. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0143-6228\(99\)00017-X](https://doi.org/10.1016/S0143-6228(99)00017-X)
- Ochoterena H. 2012. *Coutaportla*. In: Davidse G, Sousa M, Knapp S, Chiang F, eds. *Flora Mesoamericana 4*. St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 134-135. ISBN 978-1-935641-08-07

- Paudyal SK, Delprete PG, Motley TJ. 2014. Using molecular, morphological, and palynological evidence to transfer *Strumpfia maritima* to the monotypic tribe Strumpfieae (Cinchonoideae, Rubiaceae), and a re-delimitation of the tribe Chiococceae. *Systematic Botany* **39**: 1197-1203. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364414X682580>
- Quantum GIS Development Team. 2018. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Presl KB. 1844. *Botanische Bemerkungen*. Prague: Hofbuchdruckerei von Gottlieb Haase Sohne. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.280>
- Robbrecht E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* **1**: 1-272.
- Robbrecht E, Manen JF. 2006. The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptospelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcl*, *rps16*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae. *Systematics and Geography of Plants* **76**: 85-146.
- Rova JHE, Delprete PG, Andersson L, Albert VA. 2002. A *trnL-F* cpDNA sequence study of the Condamineae-Rondeletiae-Sipaneeae complex with implications on the phylogeny of Rubiaceae. *American Journal of Botany* **89**: 145-159. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.145>
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* **14**: 3-21. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- Salas RM, Cabral EL. 2010. Rehabilitación y lectotipificación del género *Tessiera*, su relación con *Diphragmus* y *Staelia* (Rubiaceae, Spermacocceae): una nueva combinación y un nuevo sinónimo. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* **4**: 183-194.
- Salas RM, Soto JD, Cabral EL. 2011. Dos especies nuevas de *Borreria* (Rubiaceae), un nuevo registro de *Declieuxia* y observaciones taxonómicas. *Brittonia* **63**: 286-294. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-010-9160-2>
- Schumann K. 1891. Rubiaceae. In: Engler A, Prantl K, eds. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet* Leipzig: W. Engelmann, pp. 97-156. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2018. Proyecto de Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, publicada el 30 de diciembre de 2010. *Diario Oficial de la Federación*, 13 de agosto de 2018.
- Standley PC. 1916. Studies of tropical American phanerogams. *Contributions from the United States National Herbarium* **18**: 87-142.
- Standley PC. 1918. Rubiaceae. *North American Flora* **21**: 1-300.
- Standley PC. 1921. Rubiaceae. *North American Flora* **32**: 1-82.
- Standley PC. 1931. The Rubiaceae of Bolivia. *Publications of the Field Columbian Museum, Botanical Series* **7**: 255-339.
- Standley PC, Williams LO. 1975. Rubiaceae. In: Standley PC, Steyermark JA, eds. *Flora of Guatemala. Fieldiana Botany*, Chicago: Chicago Natural History Museum, pp. 1-274.
- Steyermark JA. 1972. *Simira*. In: Maguire B, ed. *The botany of the Guayana Highland part IX*. New York: Memoirs of the New York Botanical Garden, pp. 299-309. ISBN: 9780893270308
- Stranzinger S, Galambos A, Szenasy D, Szalontai B. 2014. Phylogenetic relationships in the Neotropical tribe Hamelieae (Rubiaceae, Cinchonoideae) and comments on its generic limits. *Journal of Systematics and Evolution* **52**: 643-650. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12103>
- Taylor CM. 2001. Rubiaceae Juss. In: Stevens WD, Ulloa-Ulloa C, Pool A, Montiel OM, eds. *Flora de Nicaragua. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 2206-2284. ISBN: 978-09-15279951
- Taylor CM, Lorence DH. 2012. *Simira*. In: Davidse G, Sousa M, Knapp S, Chiang F, eds. *Flora Mesoamericana* 4. St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 532-535. ISBN 978-1-935641-08-07
- Terrell EE. 1996. Revision of *Houstonia* (Rubiaceae-Hedyotideae). *Systematic Botany Monographs* **48**: 1-118. <https://doi.org/10.2307/25027862>

- Terrell EE. 1999. Morphology and taxonomy of *Arcytophyllum serpyllaceum* (Rubiaceae) a transfer from *Hedyotis*. *Novon* **9**: 263-264. <https://doi.org/10.2307/3391813>
- Torres-Montúfar A. 2018. Sistemática del complejo *Rondeletia* (Rubiaceae). PhD Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Torres-Montúfar A, Borsch T, Ochoterena H. 2018. When homoplasy is not homoplasy: dissecting trait evolution by contrasting composite and reductive coding. *Systematic Biology* **67**: 543-551. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syx053>
- Torres-Montúfar A, Ochoterena H. 2018. Two new species of *Arachnothryx* (Rubiaceae) from Oaxaca, Mexico. *Brittonia* **70**: 324-332. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-018-9524-6>
- Torres-Montúfar A, Solano E, Morales-Garduño L, Ochoterena H. 2019. Una especie nueva de *Rogiera* (Rubiaceae) de la zona árida de Metztitlán, Hidalgo, México. *Acta Botanica Mexicana* **126**: e1531. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1531>
- Torres-Montúfar A, Borsch T, Fuentes S, Gutiérrez J, Ochoterena H. 2020. It is not a disaster: molecular and morphologically based phylogenetic analysis of Rondeletieae and the *Rondeletia* complex (Cinchonoideae, Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* **306**: 1-26. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01630-6>
- Torres-Montúfar A, Flores-Olvera H, Ochoterena H. 2021. A taxonomic treatment of *Rogiera* (Guettardeae, Rubiaceae). *Systematic Botany* **46**: 186-210. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364421X16128061189413>
- Verdcourt B. 1958. Remarks on the classification of the Rubiaceae. *Bulletin du Jardin Botanique de l'État Bruxelles* **28**: 209-290.
- Villaseñor JL. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**: 160-167.
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 559-902. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Villaseñor JL. 2018. Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences* **96**: 332-358. DOI: <https://dx.doi.org/10.17129/botsci.1872>
- Wikström N, Neupane S, Kårehed J, Motley TJ, Bremer B. 2013. Phylogeny of *Hedyotis* L. (Rubiaceae: Spermacoceae): Redefining a complex Asian-Pacific Assemblage. *Taxon* **62**: 357-374. <https://doi.org/10.12705/622.2>
- Williams-Linera G, Manson RH, Isunza-Vera E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Maderas y Bosques* **8**: 73-89. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2002.811307>
- Zappi DC, Barbosa MRV, Calió MF, Jardim JG, Pereira MS, Souza EB. 2009. Rubiaceae. In: Stehmann JR, Campostrini-Forzza R, Salino A, Sobral M, Pinheiro da Costa D, Yoshino-Kamino LH, eds. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pp. 449-461. ISBN: 978-85-60035-05-2.

Editor de sección: Martha Martínez Gordillo

Contribuciones de autor: ATM y ATD participaron en la discusión y escritura del manuscrito. ATM capturó las bases de datos, realizó las figuras y se encargó de la revisión de la literatura especializada en Rubiaceae. ANTD se encargó de la revisión final del manuscrito.