

Dos especies nuevas de la familia Rubiaceae de la sierra de los Tuxtlas, Veracruz, México

Two new species of the family Rubiaceae from Sierra de los Tuxtlas, Veracruz, Mexico

Alejandro Torres-Montúfar y Helga Ochoterena[✉]

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D. F., México.
[✉] helga@ib.unam.mx

Resumen. Se describen e ilustran 2 especies nuevas de la familia Rubiaceae de la sierra de los Tuxtlas al sur de Veracruz, México: *Arachnothryx pumae* (Guettardeae) y *Hoffmannia altipetens* (Hamelieae). La especie *A. pumae* se parece morfológicamente a *A. buddeliooides* y a *A. villosa*; se distingue por la estípula triangular de 2.0 a 3.0 mm de largo, la inflorescencia laxa, brácteas florales de 3.0 mm de largo y 1.0 mm de ancho, el fruto 10-costillado y la semilla plegada; la especie *H. altipetens* se caracteriza por los cistolitos en las nervaduras de las hojas, inflorescencias con 2 a 6 ejes por nodo y frutos blancos.

Palabras clave: *Arachnothryx pumae*, *Hoffmannia altipetens*, Veracruz, Estación de Biología Los Tuxtlas, México.

Abstract. Two new species of Rubiaceae are described from Sierra de los Tuxtlas in southern Veracruz, Mexico: *Arachnothryx pumae* (Guettardeae) and *Hoffmannia altipetens* (Hamelieae). *Arachnothryx pumae* is similar to *A. buddeliooides* and *A. villosa*, but it differs by the triangular stipules, 2.0 to 3.0 mm long, lax inflorescence, floral bracts of 3.0 mm long and 1.0 mm width, 10-ribbed fruit and the folded seed. *Hoffmannia altipetens* is characterized by cystoliths on the leaf veins, inflorescences with 2 to 6 axis per node and white fruits.

Key words: *Arachnothryx pumae*, *Hoffmannia altipetens*, Veracruz, Los Tuxtlas Biological Station, Mexico.

Introducción

La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBLT) se ubica al sur del estado de Veracruz en el municipio de San Andrés Tuxtla (18°34'-18°36' N, 95°04'-95°09' O). Con una extensión de 640 ha, es considerada una de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Sierra de los Tuxtlas (Sousa, 1968; Estrada et al., 1985; Dirzo et al., 1997).

La importancia de la sierra de los Tuxtlas en cuanto a su diversidad vegetal se refleja en el hecho de que a lo largo de los últimos 35 años se han descrito 30 nuevas especies de plantas vasculares para la zona (Castillo-Campos y Laborde, 2004), de las cuales 13 poseen material tipo colectado en los terrenos de la EBLT. A pesar de que se trata de una zona relativamente bien explorada y estudiada (Sousa, 1968; Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1995), el descubrimiento de nuevas especies, asociado tanto a la intensificación orientada de las colectas como al estudio de grupos especializados, denota la importancia de continuar con la exploración y el trabajo taxonómico en la zona.

En este trabajo, se describen e ilustran 2 especies nuevas para la ciencia pertenecientes a la familia Rubiaceae (*Arachnothryx pumae* y *Hoffmannia altipetens*) cuyo descubrimiento es producto de un tratamiento para la familia en la EBLT (Torres-Montúfar, 2012).

Descripciones

Arachnothryx Planch.

Se caracteriza por tener estípulas triangulares 1-aristadas; flores 4-meras, la boca del tubo corolino glabra o papilos-puberulenta a setulosa, el tubo corolino piloso a velloso basalmente en el interior, el disco nectarífero glabro o puberulento; la dehiscencia de la cápsula inicialmente loculicida y luego septicida. Cuenta con aproximadamente 109 especies que se distribuyen principalmente en el centro y sur de México hasta Sudamérica (Lorenz y Taylor, 2012).

Arachnothryx pumae A. Torres-Montúfar y H. Ochoterena sp. nov. Figs. 1 y 2.

Tipo: México. Veracruz. Municipio de San Andrés Tuxtla: laguna Escondida, 3 km al NO de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Altitud 200 m. Selva alta

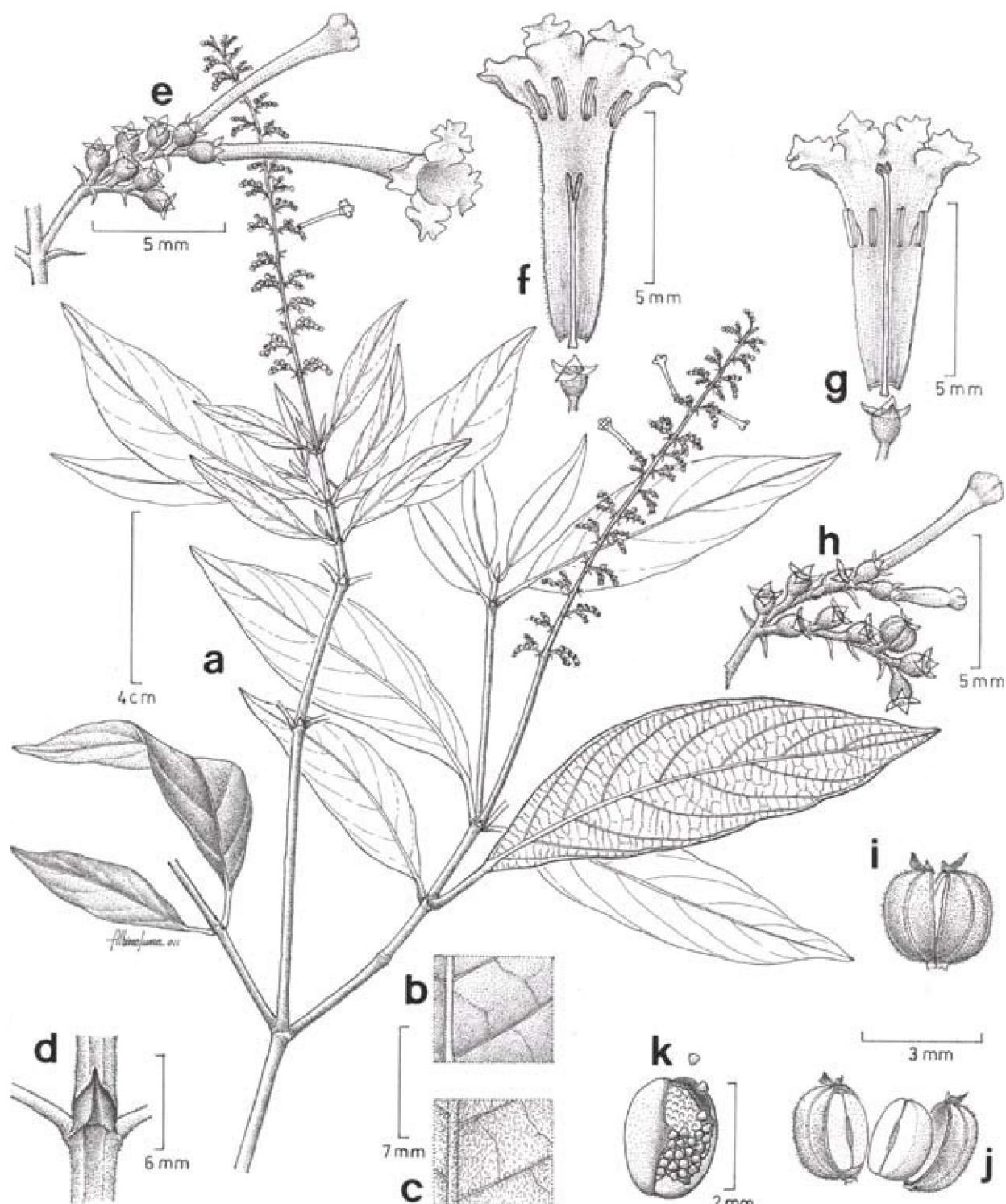


Figura 1. *Arachnothryx pumae*. a, rama fértil (G. Ibarra 2216, MEXU); b, detalle del haz (G. Ibarra 2216, MEXU); c, detalle del envés (G. Ibarra 2216, MEXU); d, detalle de la estípula (G. Ibarra 2216, MEXU); e, eje de inflorescencia brevistila (G. Ibarra 2216, MEXU); f, flor brevistila (G. Ibarra 2216, MEXU); g, flor longistila (T. Wendt et al. 3775, MEXU); h, eje de inflorescencia longistila (T. Wendt et al. 3775, MEXU); i, fruto capsular (T. P. Ramamoorthy 3736, MEXU); j, dehiscencia del fruto con los septos expuestos (T. P. Ramamoorthy 3736, MEXU); k, placenta y semillas (T. P. Ramamoorthy 3736, MEXU).

Figura 2. Semillas en vista dorsal (columna izquierda) y detalle de la ornamentación de la testa (columna derecha) de 3 especies morfológicamente afines de *Arachnothryx*. a-b, *A. pumae* (*G. Ibarra* 2216, MEXU); c-d, *A. buddleoides* (*A. Torres M.* 759, MEXU); e-f, *A. villosa* (*J. I. Calzada* 1412, MEXU).

perennifolia. 29-XII-1984. *G. Ibarra M.* 2216 (holotipo: MEXU, isotipos: MEXU-Tuxtla, MO).

Trees 2.0 to 5.0 m high. Nodes briefly heterophyllous; stipules triangular, 2.0-3.0 mm × 2.0-5.0 mm, persistent;

leaf blades elliptic to lanceolate, 0.5-22.0 × 0.5-8.0 cm, discolorous, 8-11 pairs of secondary veins. Inflorescence lax, thyrsoid-spiciform, 10.0 to 22.0 cm long, floral bracts of 3.0 mm long and 1.0 mm width. Flowers white or

red, corolla tubes 5.0-8.0 mm long; stamens adnate to the corolla throat. Fruits capsular, glabrescent, 10-ribbed. Seeds folded, 1.0 mm long and 0.4 mm width. Differs from *A. buddleoides* (Benth.) Planch. by the shape and size of the stipules, by the nodes homophyllous, and by the number of pairs of secondary leaf veins. It differs from *A. villosa* (Hemsl.) Borhidi by the shape and size of the stipules and by the length of the floral bracts. *A. pumae* also differs from *A. capitellata* subsp. *pringlei* (Lorence) Borhidi by the discolored leaves, by the number of pairs of secondary leaf veins and by the unequal calyx lobes.

Árboles de 2.0 a 5.0 m de altura. Tallos inermes, estrigosos a glabros al madurar, cilíndricos, corteza fisurada, nodos terminales espaciados entre sí, heterófilos. Estípulas intersepcionales, membranáceas de 2 a 3 mm de largo y 2 a 5 mm de ancho, persistentes, triangulares, connatas en la base, pubérulas, margen ciliolado, negras al secar. Hojas evidentemente opuestas, cartáceas, pecioladas, pecíolos subiguales, de 0.2 a 4 cm de largo, estrigosos; lámina elíptica a lanceolada, de 0.5 a 22 cm de largo y 0.5 a 8 cm de ancho, ápice acuminado, acumen de 1.9 a 2 cm de largo, base atenuada, lámina discolora, haz verde oscuro, glabrescente, con numerosos cistolitos, nervaduras ligeramente depresas, más oscuras que la lámina, envés verde pálido a blanco, finamente tomentoso, nervaduras prominentes, amarillentas, venación broquidódroma, de 8 a 11 pares de nervaduras secundarias, nervadura terciaria lineolada, domacios ausentes. Inflorescencias tirsoideas-espiciformes, laxas, terminales o pseudoaxilares, erectas a inclinadas, simples, cilíndrica, de 10 a 22 cm de largo, 1-pedunculadas, pedúnculo de 1 a 3 cm de largo, raquis tomentoso, de 15 a 30 nodos, opuestos o alternos, nodos con 2 ejes, de 1.8 a 2 cm de largo, brácteas en los nodos de la inflorescencia y en la base de cada flor, divaricadas, lineares, de 3 mm de largo y 1 mm de ancho, verdes, tomentosas, bractéolas presentes, lineares. Flores bisexuales, heterostílicas, subsésiles a pediceladas, pedicelos de 1 mm de largo, araneoso-tomentosas; ejes de inflorescencia con flores brevistilas con 5 a 8 flores, ejes de inflorescencia con flores longistilas con 9 a 12 flores; limbo calicino cilíndrico de 0.1 a 0.3 mm de largo, tomentoso, ápice 4-dentado, dientes triangulares de 0.4 a 0.6 mm de largo; corola hipocraterimorfa, blanca o roja, tomentosa en la cara externa, puberulenta en la base de la cara interna, tubo corolino de 5 a 8 mm de largo, 4-lobado, lobos triangulares, de 0.9 mm de largo, estivación contorta; estambres 4, ligeramente exertos en las brevistilas, adnatos a la garganta del tubo; estilo de 9 mm de largo en las flores longistilas, de 3 mm de largo en las brevistilas; estigma estrigoso, bilocado; ovario 2-locular, varios óvulos por lóculo; hipantio cilíndrico, tomentoso, 2 mm de largo. Frutos capsulares, dehisencia septicida, subglobosos de 2

mm de largo y 2 mm de diámetro, amarillentos a marrones en vivo, negros a marrones al secar, glabrescentes, pericarpio coriáceo, brevemente 10-costillado, restos del cáliz persistentes. Semillas plegadas, menores a 1 mm de largo y ancho, superficie reticulada.

Resumen taxonómico

Paratipos: México. Veracruz. Municipio Catemaco: cerro al E de Coyame, lado NE del lago de Catemaco, J. H. Beaman 5303 (MEXU, MO). Municipio Hidalgotitlán: río Solosuchil a 5-6 km al ESE de Hermanos Cedillo, zona Uxpanapa, D. H. Lorence 3944 (MEXU, MEXU-Tuxtla, MO); arroyo Mazate, 3 horas a pie al S de ejido Agustín Melgar, al SE de Paso de Moral, T. Wendt et al. 3775 (MEXU). Municipio San Andrés Tuxtla: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas and Vicinity, A. Gentry 32262 (MEXU, MEXU-Tuxtla, MO); laguna Escondida, 3 km NO de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, S. Sinaca C. 387 (MEXU; MEXU-Tuxtla, MO). Municipio Santiago Tuxtla: cima de cerro Tuxtla (Cerro Vigía), J. H. Beaman 5509 (MEXU, MO). Municipio Soteapan: along dirt road 13 km E of Tebanca, 13 km E of east side of lago Catemaco, M. Nee 18783 (MEXU, MEXU-Tuxtla).

Distribución: se conoce únicamente de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz.

Fenología: florece de diciembre a enero; fructifica de marzo a abril.

Altitud: 150 a 950 m.

Etimología: el epíteto específico está dedicado al puma, la mascota emblema de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Comentarios taxonómicos. *Arachnothryx pumae* se distingue de otras especies del género por la siguiente combinación de caracteres: estípulas triangulares de 2 a 3 mm de largo, no aristadas, nodos ligeramente heterófilos, hojas discoloras con 8 a 11 pares de nervaduras secundarias y brácteas florales de 3 mm de largo y 1 mm de ancho. Superficialmente podría confundirse con *A. capitellata* subsp. *pringlei* por compartir distribución geográfica y por el hábito y tipo de inflorescencia, sin embargo, es fácilmente distinguible por el color de las hojas (concoloras en *A. capitellata* y discoloras en *A. pumae*), el tipo de pubescencia en el envés (hirsuta en *A. capitellata* y tomentosa en *A. pumae*), el número de pares de nervaduras secundarias en la hoja (5 a 7 en *A. capitellata* y 8 a 11 en *A. pumae*) y la forma y longitud de los lobos del cáliz (lineares y desiguales en *A. capitellata* y triangulares e iguales en *A. pumae*). Puede confundirse con *A. buddleoides* y *A. villosa*, mismas que forman un complejo de especies que se caracteriza por tener las hojas discoloras, con el envés blanco-tomentoso y las inflorescencias tirsoideas-espiciformes, además de ser simpátricas. Se distingue de ambas por la forma de las estípulas (lanceoladas en *A.*

buddleioides y *A. villosa* y triangulares en *A. pumae*), la longitud de las estípulas (0.7 a 1.5 cm de largo en *A. buddleioides*, 0.9 a 1.8 cm de largo en *A. villosa* y 2 a 3 mm en *A. pumae*), la simetría de cada par de hojas por nodo (homófilas en *A. buddleioides*, heterófilas en *A. villosa* y ligeramente heterófilas en *A. pumae*) y el tamaño de las brácteas florales (5 a 7 mm de largo y 2 mm de ancho en *A. buddleioides*, 7 a 9 mm de largo y 2 mm de ancho en *A. villosa* y 3 mm de largo y 1 mm de ancho en *A. pumae*). Además de las características mencionadas, hay diferencias en cuanto a la morfología de la semilla de las 3 especies (plegadas en *A. pumae* y extendidas en *A. buddleioides* y *A. villosa*, además de diferencias en formas y ornamentaciones de la testa; Fig. 2). Las semillas han sido poco exploradas a nivel de especie, aunque han sido utilizadas para las circunscripciones genéricas. En el cuadro 1 se resumen las características comparativas entre estas 3 especies.

Hoffmannia Sw.

El género *Hoffmannia* se caracteriza por las flores tetrámeras, ovarios 2-loculares o en ocasiones 3-loculares, con numerosos óvulos y frutos típicamente abayados e indehiscentes. Es un género neotropical con aproximadamente 100 especies, cuyo centro de diversidad está probablemente en México, con 36 especies (Lorence, 1990; Lorence y Taylor, 2012).

Hoffmannia altipetens Dwyer ex A. Torres-Montúfar y H. Ochoterena sp. nov. Fig. 3.

Cuadro 1. Características diagnósticas de *Arachnothryx pumae* y las 2 especies morfológicamente afines

	<i>A. pumae</i>	<i>A. buddleioides</i>	<i>A. villosa</i>
Pubescencia	Tomentosa	Tomentosa	Hirsuta
Tamaño (largo y ancho) de las estípulas	2 a 3 mm de largo y 2 a 5 mm de ancho	7 a 15 mm de largo y 2 a 5 mm de ancho	9 a 18 mm de largo y 4 mm de ancho
Forma de las estípulas	Triangulares	Lanceoladas	Lanceoladas
Nodos (simetría de cada par de hojas)	Ligeramente heterófilos	Homófilos	Heterófilos
Color envés	Blanco tomentoso	Blanco tomentoso	Blanco tomentoso
Número de pares de nervaduras secundarias	8 a 11	14 a 16	9 a 14
Tipo de inflorescencia	Tirsoideo espiciforme	Tirsoideo espiciforme	Tirsoideo espiciforme
Disposición de flores en las inflorescencias	Laxas	Compactas	Compactas
Tamaño (largo y ancho) de las brácteas	3 mm de largo y 1 mm de ancho	5 a 7 mm de largo y 2 mm de ancho	7 a 9 mm de largo y 2 mm de ancho
Longitud del tubo corolino	5 a 8 mm	5 a 7 mm	6 a 10 mm
Presentación de las semillas	Plegadas	Extendidas	Extendidas

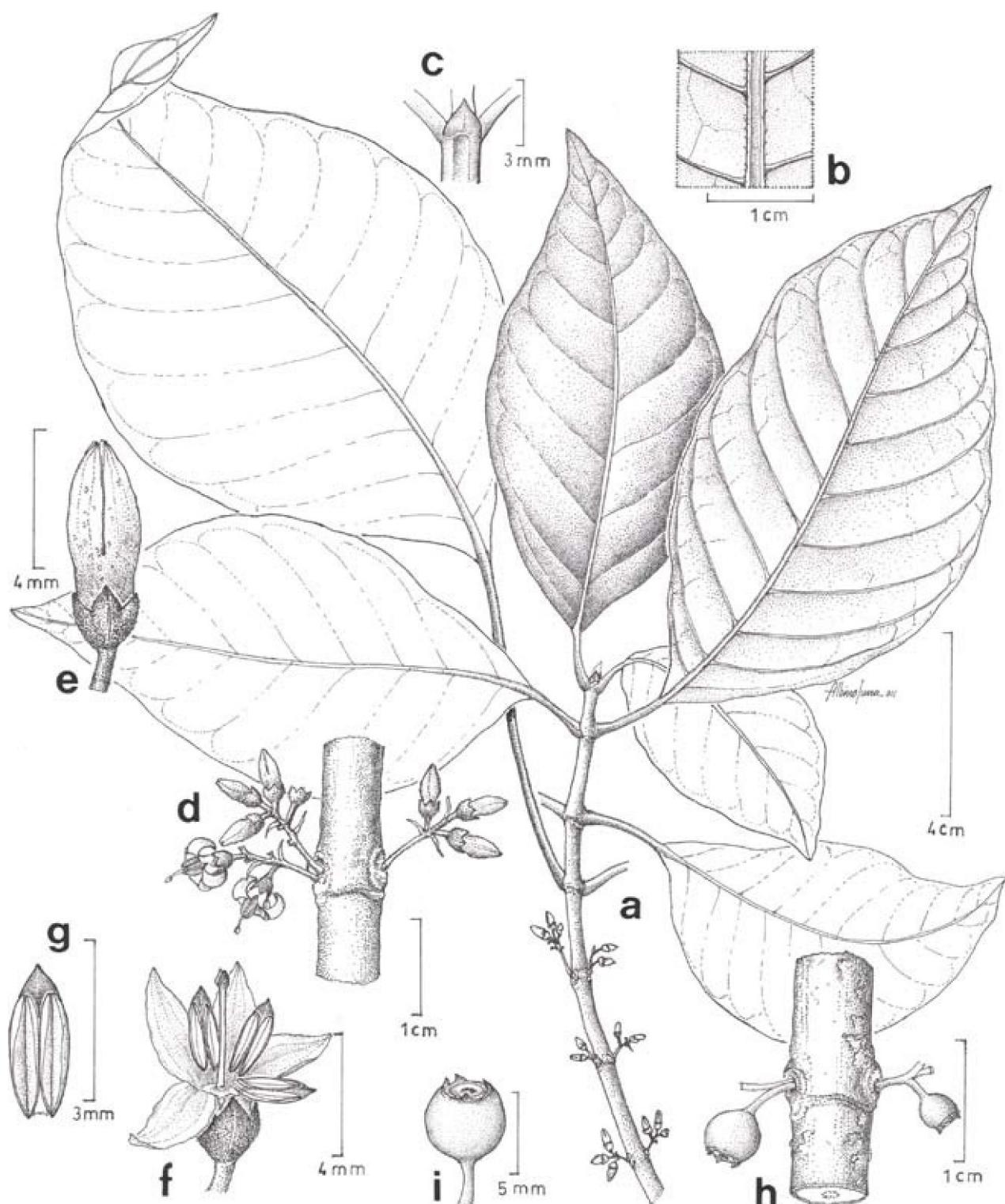


Figura 3. *Hoffmannia altipetens*. a, rama fértil (G. Ibarra 1946, MEXU); b, detalle de la nervadura en el envés (G. Ibarra 1946, MEXU); c, detalle de la estípula (G. Ibarra 1946, MEXU); d, inflorescencia (G. Ibarra 1946, MEXU); e, botón floral (G. Ibarra 1946, MEXU); f, flor en antesis (G. Ibarra 1946, MEXU), g, detalle de la antera mostrando el conectivo extendido (G. Ibarra 1946, MEXU); h, frutos péndulos (J. I. Calzada 5171, MEXU); i, fruto maduro con el cáliz persistente (J. I. Calzada 5171, MEXU).

asimétrica, lámina discolora, haz verde oscuro en vivo, marrón al secar, lustroso, glabro, cistolitos únicamente en las nervaduras, nervio central ligeramente prominente, acanalado, nervaduras más oscuras que la lámina, envés verde pálido en vivo, pilosísculo en los costados del nervio central, nervaduras poco prominentes, venación broquidódroma, con 8-10 pares de nervaduras secundarias, unidas en una nervadura submarginal, nervadura terciaria reticulada, domacios ausentes. Inflorescencias címosas, laxas, caulinares de 2.5 a 4 cm de largo y 4 cm de ancho, puberulentas, con 2 a 6 ejes por nodo, ejes de 1.7 a 2 cm de largo, raquis glabrescente, de 2 a 3 nodos por inflorescencia, alternos; brácteas de 2 a 3 mm de largo y 1 mm de ancho, pubérulas. Flores bisexuales, homostilas, péndulas en la antesis, pediceladas, pedicelos de 7 a 9 mm de largo, pubérulas; limbo calíntico campanulado, tubo de 0.8 a 1 mm de largo, margen de los dientes ciliolado, ápice 4-dentado, dientes triangulares de 0.7 mm de largo; corola infundibuliforme, amarilla, pubérula en su cara interna, tubo corolino de 2 a 3 mm de largo, 4-lobado, lobos lanceolados de 4 mm de largo, estivación valvada; estambres 4, exertos, adnatos a la garganta del tubo, conectivo notoriamente extendido; estilo de 5 mm de largo, ovario 2-locular, varios óvulos por lóculo; hipantio costillado, glabro, de 1.8 a 2 mm de largo. Frutos abayados, indehiscentes, subglobosos de 4 a 6 mm de largo y 4 mm de diámetro, blancos en vivo, rojizos a negros al secar, glabros, pericarpo carnoso, brevemente 4-surcado. Semillas poligonales de 0.6 mm de largo y de ancho, superficie microfoveolada.

Resumen taxonómico

Paratipos: México. Veracruz. Municipio Catemaco: lado NE de lago de Catemaco, en cerros al E de Coyame, J. H. Beaman 5179 (MEXU); along dirt road 9 km E of

Tebanca, 9 km E of East side of lago Catemaco, and 0.6 km W of Bastonal lumber camp, M. Nee 19869 (MEXU). Municipio San Andrés Tuxtla: vertiente S del volcán San Martín Tuxtla, J. H. Beaman 5381 (MEXU; MO); cima el Vigía. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, G. Ibarra M. 1946 (MEXU); alrededores de laguna Zacatal 6 km NO. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, G. Ibarra M. 2127 (MEXU, MEXU-Tuxtlas); lote 71, cerro Lázaro Cárdenas, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, G. Ibarra M. 2822 (MEXU, MEXU-Tuxtlas); pedregal del lote 71 de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, A. Torres M. 797 (MEXU, MEXU-Tuxtlas). Municipio Soteapan: 5 km de Santa Marta, sierra de Santa Martha, J. I. Calzada 5171 (MEXU, MEXU-Tuxtlas).

Distribución: se conoce únicamente de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz.

Fenología: florece de julio a agosto; fructifica de octubre a enero.

Altitud: 160 a 1 530 m.

Etimología: el epíteto específico *altipetens* fue utilizado en notas de ejemplares de herbario por Dwyer, aludiendo a la distribución altitudinal “arriba del petén”, lo cual hace referencia a un tipo de vegetación presente en cerros aledaños a zonas de manglar (Mas, 2001).

Comentarios taxonómicos. John D. Dwyer anotó algunos de los ejemplares depositados en MEXU como especie nueva, denominándola *H. altipetens*, sin embargo, nunca publicó formalmente la especie. Al revisar este material y realizar nuevas colectas, se corroboraron las observaciones de Dwyer de que corresponden a una nueva especie. En los trabajos taxonómicos botánicos de la EBLT y de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, a pesar de que la especie no había sido publicada, se usó el nombre con una

Cuadro 2. Características diagnósticas entre *Hoffmannia altipetens* y *H. nicotianifolia*

	<i>H. altipetens</i>	<i>H. nicotianifolia</i>
Pubescencia en los tallos	Glabros a pubérulos	Glabros
Solidez de los tallos	En ocasiones, huecos al madurar	Sólidos
Forma de los tallos jóvenes	Angulosos	Cilíndricos
Ubicación de los cistolitos	Nervaduras	Nervaduras y lámina
Número de pares de nervaduras secundarias	8 a 10	7 a 9
Inflorescencia (número de ejes por nodo)	2 a 6	2
Color de corola	Amarilla homogéneamente	Amarilla, con máculas rojas o amarilla homogéneamente
Cóncavo de la antera	Extendido	No extendido
Número de lóculos del ovario	2	2 a 3
Color de frutos	Blancos	Azul oscuro a negros o rosas

variante ortográfica “*H. altipatens*” (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1987; Lorence e Ibarra-Manríquez, 1990; Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1995). Nosotros preferimos respetar la ortografía propuesta originalmente por Dwyer.

Morfológicamente *H. altipetens* es parecida a *H. nicotianifolia*, de la que se distingue por la distribución de los cistolitos (en las nervaduras y lámina en *H. nicotianifolia* y sólo en las nervaduras en *H. altipetens*), el tamaño del conectivo (del mismo ancho que las anteras en *H. nicotianifolia* y extendido en *H. altipetens*) y el color de los frutos (rojos en *H. nicotianifolia* y blancos en *H. altipetens*). En el cuadro 2 se listan las características que permiten diferenciar ambas especies.

Agradecimientos

A la Dra. Rosamond Coates por las facilidades brindadas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, así como al personal de la estación y a Álvaro Campos; a la M. en C. Berenit Mendoza-Garfias por su apoyo en el uso del microscopio electrónico; a Albino Luna por las maravillosas ilustraciones de las especies; a los Drs. David Lorence y Fernando Chiang por la minuciosa revisión y los atinados comentarios que sin duda mejoraron el texto; al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Conacyt por la beca de estudios de maestría al primer autor.

Literatura citada

- Castillo-Campos, G. y J. Laborde, 2004. La vegetación. In Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra, S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). Instituto de Ecología, y Unión Europea, Xalapa. p. 231-265.
- Dirzo, R., E. González-Soriano y R. C. Vogt. 1997. La región de Los Tuxtlas: introducción general. In Historia natural de Los Tuxtlas, E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Instituto de Ecología y Conabio. México, D. F. p. 25-31.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico-húmedo. In Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, S. del Amo-Rodríguez y A. Gómez-Pompa (eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Alhambra. Xalapa. p. 379-395.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1987. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Listados florísticos de México VII. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 40 p.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Revista de Biología Tropical 44:41-61.
- Lorence, D. H. 1990. A phylogenetic list of genera of Rubiaceae in Mexico. Acta Botanica Mexicana 12:1-7.
- Lorence, D. H. y G. Ibarra-Manríquez. 1990. La familia Rubiaceae en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 50:43-68.
- Lorence, D. H. y C. M. Taylor. 2012. Rubiaceae. In Flora Mesoamericana, G. Davidse, M. Sousa, S. Knapp y F. Chiang (eds.), 4:1-288.
- Mas, J. F. 2001. Fragmentación de hábitats y evaluación de la biodiversidad en la región Los Petenes, Campeche. Universidad Autónoma de Campeche. Centro de Ecología Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México. Informe final Snib-Conabio proyecto No. Q026. México, D. F.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de los Tuxtlas, Veracruz. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 39:121-160.
- Torres-Montúfar, A. 2012. La familia Rubiaceae Juss. en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, IBUNAM. Tesis maestría, Instituto de Biología-Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 247 p.