

Taxonomía y sistemática

El género *Combretum* (Combretaceae) en el occidente de México

The genus Combretum (Combretaceae) in western Mexico

Francisco Javier Rendón-Sandoval y Guillermo Ibarra-Manríquez *

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua carretera a Pátzcuaro 8701, Col. San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México

*Autor para correspondencia: gibarra@cieco.unam.mx (G. Ibarra-Manríquez)

Recibido: 20 febrero 2017; aceptado: 27 octubre 2017

Resumen

Con base en exploraciones botánicas, revisión de literatura especializada y de ejemplares de herbario (ENCB, GUADA, IBUG, IEB, MEXU, MO, XAL y ZEA), se registran 5 especies de *Combretum* en el occidente de México (1 y 4 pertenecientes a los subgéneros *Cacoucia* y *Combretum*, respectivamente). Una especie (*C. igneiflorum*) es endémica del país. La descripción de las especies incluye los sinónimos de uso frecuente en México, distribución geográfica, nombres comunes, usos y fenología. También se presenta una clave para la determinación de las especies y fotografías de las mismas. Con base en distintos caracteres vegetativos y reproductivos, que incluyen la fenología de su floración, *C. farinosum* y *C. fruticosum* son consideradas como especies distintas. Se recomienda implementar medidas que aseguren la conservación de las especies en el área de estudio, principalmente para *C. igneiflorum*.

Palabras clave: Lianas; Arbustos escandentes; Bosque tropical caducifolio; Trepadoras leñosas

Abstract

Based on botanical explorations, review of literature, and herbarium specimens (ENCB, GUADA, IBUG, IEB, MEXU, MO, XAL and ZEA), we report 5 species of the genus *Combretum* in western Mexico (1 and 4 of the subgenera *Cacoucia* and *Combretum*, respectively). One species (*C. igneiflorum*) is endemic to Mexico. Description of the species includes synonyms often used in Mexico, geographic distribution, common names, uses and phenology. An identification key for the species and photographs of each one are also presented. *C. farinosum* and *C. fruticosum* are distinct species, which differ in vegetative and reproductive characters, including flowering phenology. In a short term, it will be positive improve actions to conserve all species included in our study, especially *C. igneiflorum*.

Keywords: Lianas; Scandent shrubs; Tropical deciduous forest; Woody vines

Introducción

La familia Combretaceae está integrada por 14 géneros y alrededor de 500 especies, todas con hábito leñoso (árboles, arbustos y lianas). El género presenta una distribución pantropical, pero con una predominancia en

África (Stace, 2009a). Entre los géneros más conocidos se pueden mencionar a *Conocarpus*, *Combretum*, *Laguncularia* y *Terminalia* (Heywood, 1993). De acuerdo con Stace (2009a) y Pagaza-Calderón y Fernández-Nava (2005), el número de especies en *Combretum* oscila entre 225 y 370, lo que sitúa al género en la primera posición

al respecto dentro de la familia. Además, Gentry (1991) lo ubica en el décimo sitio entre los géneros de lianas con mayor riqueza específica en América.

La importancia ecológica de *Combretum* no se restringe únicamente a su diversidad, ya que la alta producción de néctar en sus flores, aunada a su sincronía en la anthesis, propicia que sean visitadas por una gran variedad de organismos como abejas, aves pequeñas de percha (*Cassiculus*, *Columbina*, *Cyanocompsa*, *Cyanocorax*, *Dendroica*, *Icterus*, *Melanerpes*, *Mniotilta*, *Oporornis*, *Parula*, *Passerina*, *Piranga*, *Turdus*, *Vermivora*, *Vireo*, *Volatinia*, *Wilsonia*), avispas, colibríes (*Amazilia*, *Archilochus*, *Chlorostilbon*, *Cyananthus*, *Heliomaster*), hormigas (*Anoplolepis*, *Cephalotes*), mantis, mariposas y moscas, entre otros (Gryj et al., 1990; Rendón-Sandoval, 2011, 2017; Schemske, 1980), por lo que constituyen un recurso alimenticio relevante para la fauna en bosques tropicales.

El género *Combretum* está formado por lianas (trepadoras leñosas) o arbustos escandentes (al comienzo de su ciclo de vida), que se caracterizan por la presencia de hojas opuestas, cubiertas por escamas peltadas pequeñas, flores agrupadas en espigas o racimos, que tienen pétalos reducidos, estambres exertos y sámaras con 4-5 alas. Por la morfología de los frutos, se considera que las especies se dispersan por viento (anemocoria); sin embargo, muchas especies se desarrollan preferentemente a lo largo de ríos y arroyos de temporal, por lo que es probable que su dispersión también sea hidrócora. El género presenta una distribución pantropical y para el caso de América, está presente desde México hasta el norte de Argentina y en Las Antillas (Exell, 1953). En América, Exell y Stace (1966) propusieron 2 subgéneros basándose en la morfometría de las escamas de la epidermis foliar de 37 especies. Tomando en cuenta esta propuesta, en México se registran 2 especies adscritas al subgénero *Cacoucia* (*C. decandrum* y *C. rovirosae*) y 5 del subgénero *Combretum* (*C. argenteum*, *C. farinosum*, *C. fruticosum*, *C. igneiflorum* y *C. laxum*). Estas 7 especies, representan poco menos del 20% de la diversidad del género en América y sólo el 3% a nivel global.

En México se cuenta con 3 estudios florístico taxonómicos para Combretaceae que abarcan distintas áreas geográficas: la cuenca del río Balsas (Pagaza-Calderón y Fernández-Nava, 2005), el estado de Guerrero (Castelo, 2006) y Mesoamérica (Stace, 2009a). Sin embargo, estas aportaciones no permiten la determinación inequívoca de las 5 especies de *Combretum* registradas en el occidente de México, ya que no incluyen a todas las especies encontradas en esta región, lo cual justifica el desarrollo del presente estudio.

Además de lo anterior, otro argumento a considerar es que el desarrollo de la industria inmobiliaria y turística

en el área de estudio representa una de las amenazas principales para la supervivencia de los bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, en los cuales prosperan preferencialmente las especies de *Combretum*. Asimismo, estos ecosistemas han sido señalados como prioritarios para la conservación a nivel global, debido a que contienen una concentración excepcional de especies y endemismos (Lott y Atkinson, 2006; Olson y Dinerstein, 2002). Debe destacarse, además, que actualmente ninguna de las especies consideradas en el estudio se encuentra incluida en la NOM-059-Semarnat-2010 (Semarnat, 2010) y que se requiere información básica sobre su distribución y ecología, para evaluar a corto plazo, su estado de conservación a nivel regional. En consecuencia, los objetivos del presente estudio fueron: *a*) elaborar una clave para identificar a las especies de *Combretum* que se distribuyen en el occidente de México, *b*) describir la morfología de estas especies y *c*) aportar información respecto a su distribución geográfica, nombres comunes, usos y fenología.

Materiales y métodos

La región occidental de México, denominada como Nueva Galicia, comprende los estados de Aguascalientes, Colima y Jalisco, así como porciones de Durango, Guanajuato, Michoacán, Nayarit y Zacatecas (Castro-Castro et al., 2015; McVaugh, 1972; fig. 1). Este territorio es una zona de transición biogeográfica que posee una topografía heterogénea, con altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 4,260 m, factores que permiten explicar, parcialmente, la excepcional diversidad vegetal que alberga (Frias-Castro et al., 2013; Ramírez-Delgadillo et al., 2010). En esta región se registran más de 250 colectores botánicos en el periodo de 1790 a 1970, y como resultado, más de 200 especies nuevas para la ciencia han sido descritas del área, además de un número considerable de novedades fitogeográficas (Acevedo-Rosas et al., 2008; Frias-Castro et al., 2013; McVaugh, 1972).

La elaboración de las descripciones de las especies y las claves para su identificación partió de: *a*) la consulta de literatura especializada, *b*) la revisión de ejemplares de 8 herbarios (ENCB, GUADA, IBUG, IEB, MEXU, MO, XAL y ZEA; acrónimos según Thiers, 2011) y *c*) exploraciones botánicas en los estados de Colima (municipios de Colima y Comala), Jalisco (Cabo Corrientes, Casimiro Castillo, Cihuatlán, La Huerta, Puerto Vallarta, Tomatlán y Villa Purificación), Nayarit (Bahía de Banderas, Rosamorada, Ruíz, San Blas, Santiago Ixcuintla y Tuxpan) y Zacatecas (García de la Cadena). El formato que se siguió para elaborar las descripciones de las especies es una propuesta de los autores. Para delimitar las especies se consideraron,

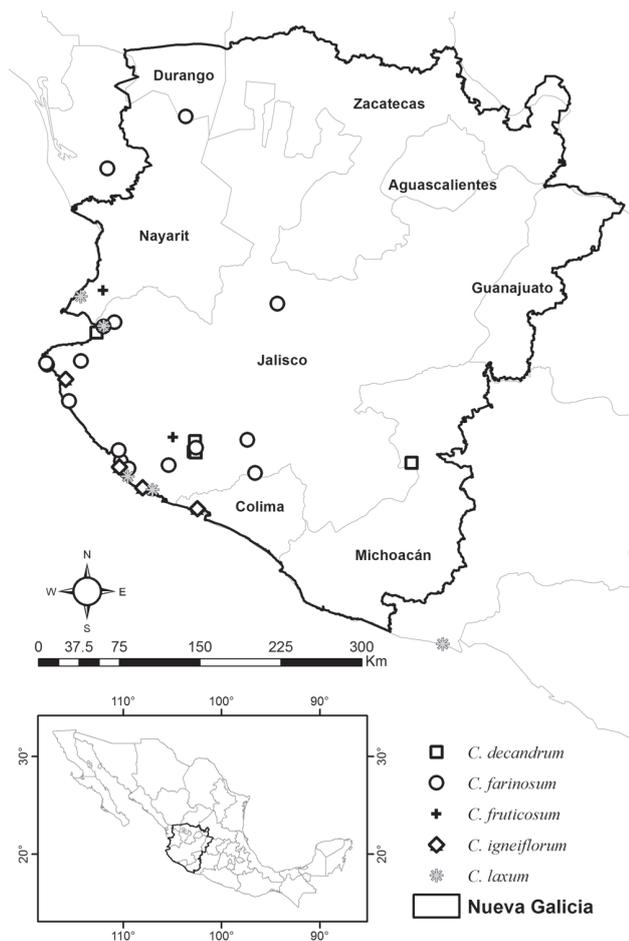


Figura 1. Distribución del género *Combretum* en el occidente de México.

principalmente, los trabajos de Stace (1969, 2009a) y Rendón-Sandoval (2011). La designación de los tipos se basó en lo sugerido en estas publicaciones taxonómicas, lo que se complementó con ejemplares digitalizados y disponibles en la base de datos de JSTOR Global Plants (2015).

En las colecciones de herbario consultadas, se revisaron las especies de *Combretum* y se corrigió, en caso de ser necesario, su identidad taxonómica. De los especímenes colectados, un juego completo se depositó en el Herbario IBUG "Luz María Villarreal de Puga" y otros se enviaron como duplicado a los herbarios IEB, MEXU, MO, XAL y ZEA. Del material examinado, se presentan hasta 3 ejemplares representativos por estado. Se tomaron fotografías de las plantas en su hábitat, así como acercamientos de sus estructuras reproductivas. Se efectuaron mediciones de las hojas, inflorescencias, flores,

frutos y semillas, tanto de los ejemplares de herbario como del material colectado. Los usos que se indican en las descripciones fueron obtenidos a través de pláticas informales con habitantes locales, lo cual se complementó con lo mencionado en la literatura o en los ejemplares de herbario consultados.

Descripciones

Se registraron 5 especies para el género *Combretum* en el occidente de México (fig. 2), una de las cuales pertenece al subgénero *Cacoucia* (*C. decandrum*) y 4 al subgénero *Combretum* (*C. farinosum*, *C. fruticosum*, *C. igneiflorum* y *C. laxum*). Solo se registró una especie endémica a México (*C. igneiflorum*). Dentro del área de estudio se encuentra la mayor parte de las especies del género conocidas en este país (71%), ya que sólo se distribuyen fuera del occidente de México *C. argenteum* Bertol. (en Chiapas, Oaxaca y Centroamérica) y *C. rovirosae* Exell (en Campeche, Chiapas, Tabasco, Veracruz y Centroamérica). En todo el país, la especie con mayor amplitud de distribución es *C. farinosum*, la cual se localiza en 17 estados, en tanto que las más restringidas son *C. igneiflorum* y *C. rovirosae*, presentes en 4 entidades, así como *C. argenteum*, registrada únicamente en 2.

Combretum Loeffl., Iter Hispan. 308. 1758. Tipo: *Combretum fruticosum* (Loefl.) Stuntz.

Lianas (trepadoras leñosas) o arbustos escandentes al comienzo de su ciclo de vida, inermes o raras veces espinosas. Tallos volubles, con los nudos un poco ensanchados. Hojas simples, opuestas o raras veces subopuestas, pecioladas; láminas elípticas a ovadas, papiráceas o cartáceas, con escamas peltadas o glándulas pediculadas, margen entero. Inflorescencias en racimos de espigas axilares o terminales, por lo regular secundifloras. Flores hermafroditas, actinomorfas o escasamente zigomorfas, nectaríferas, algunas veces fragantes; hipanto cupuliforme a campanulado; tubo del cáliz hipocrateriforme a infundibuliforme, constreñido arriba del ovario; 4-5 sépalos fusionados en la base o lóbulos deltados; pétalos 4-5, reducidos, de color blanco, amarillo, anaranjado o rojo, insertos entre los lóbulos del hipanto; estambres 8-10, largos y exertos, insertos en la parte superior del hipanto; filamentos filiformes; anteras dorsifijas; estilo simple, un poco más largo que los estambres; ovario ínfero, ovoide, oblongo, 4-5-angulado, con 2-6 (-8) óvulos. Frutos sámaras, elipsoidales a suborbiculares, subsésiles, con 4-5 alas papiráceas. Semilla una por fruto, angostamente elíptica, con cotiledones plegados.

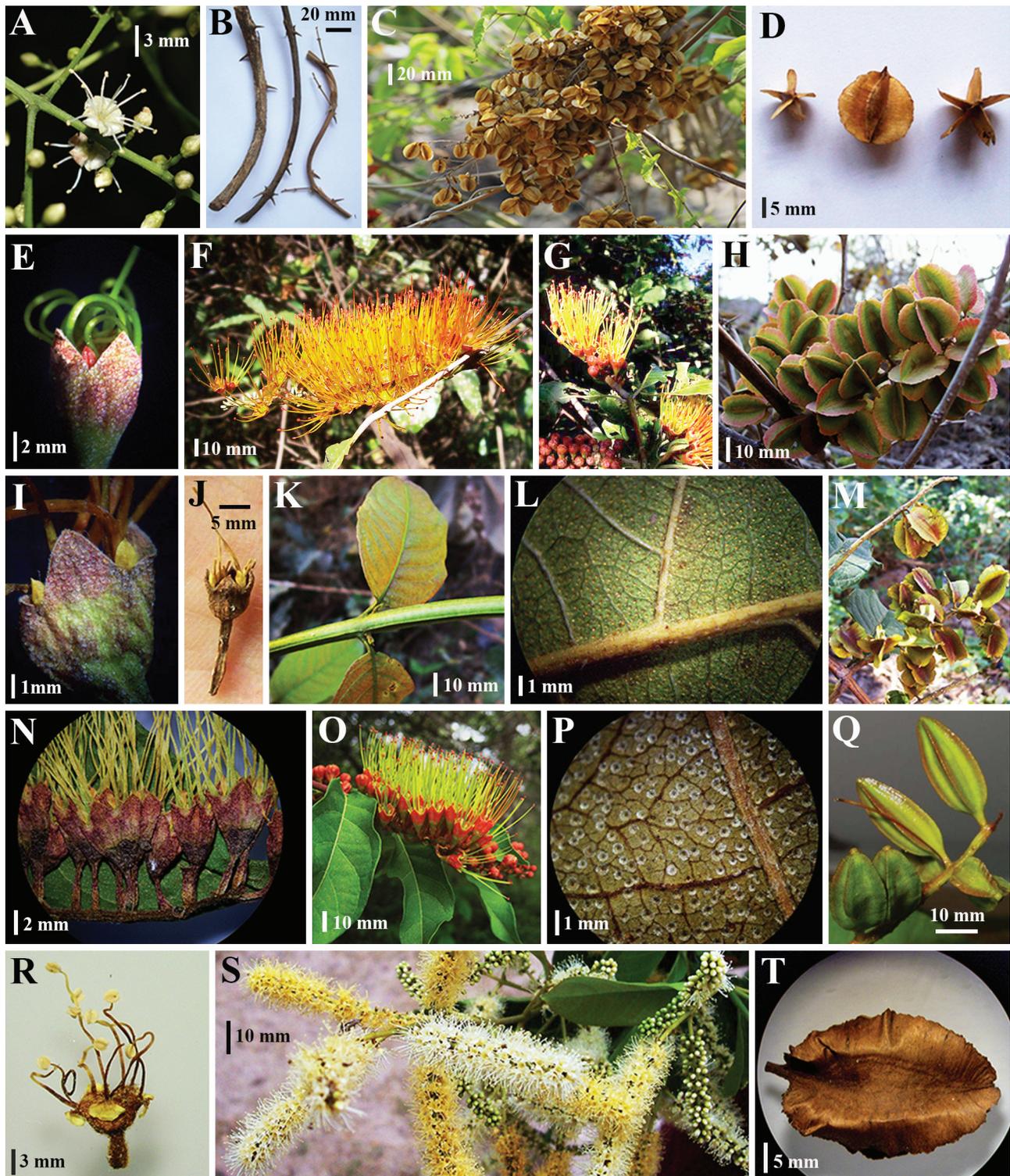


Figura 2. Especies de *Combretum* nativas del occidente de México. *Combretum decandrum* Jacq.: A) flores, B) tallos, C-D) frutos maduros. *Combretum farinosum* Kunth: E) flor, F-G) espigas, H) frutos. *Combretum fruticosum* (Loefl.) Stuntz: I-J) flores, K) renuevos de los tallos, L) escamas foliares del envés, M) frutos. *Combretum igneiflorum* Rendón & R. Delgad.: N) flores, O) espiga, P) escamas foliares del envés, Q) frutos. *Combretum laxum* Jacq.: R) flor, S) espigas, T) fruto maduro.

Clave de identificación de las especies de *Combretum* en México.

- 1a. Hojas con glándulas pediculadas inconspicuas; escamas peltadas ausentes; pétalos y sépalos 4(-5); estambres 8(-10); frutos con 4(-5) alas (subgén. *Cacoucia*)(2)
- 1b. Hojas con glándulas pediculadas ausentes; escamas peltadas presentes, rara vez inconspicuas; pétalos y sépalos 4; estambres 8; frutos con 4 alas (subgén. *Combretum*).....(3)
- 2a. Tallos espinosos; pétalos y sépalos 5; estambres 10; frutos con 5 alas; presente en el occidente de México 1) *C. decandrum*
- 2b. Tallos inermes; pétalos y sépalos 4; estambres 8; frutos con 4 alas; presente en el sur de México (Campeche, Chiapas, Tabasco, Veracruz) y Centroamérica *C. rovirosae*
- 3a. Hojas con escamas peltadas inconspicuas; inflorescencias en espigas no secundifloras; flores de menos de 1 cm de largo, de color blanquecino amarillento, fragantes..... 5) *C. laxum*
- 3b. Hojas con escamas peltadas conspicuas; inflorescencias en espigas secundifloras; flores de más de 1 cm de largo, de color amarillo anaranjado a rojo o amarillo, no fragantes.....(4)
- 4a. Pecíolo y envés de las hojas frecuentemente pilosos; frutos a veces sin alas o éstas estrechas, de menos de 7 mm de ancho 4) *C. igneiflorum*
- 4b. Pecíolo y envés de las hojas nunca pilosos; frutos con alas amplias, de más de 7 mm de ancho(5)
- 5a. Hojas papiráceas, con escamas peltadas de translúcidas a amarillo doradas, nervaduras del envés no reticuladas; pétalos anaranjados a rojos; filamentos amarillo anaranjados a rojos 2) *C. farinosum*
- 5b. Hojas cartáceas, con escamas peltadas amarillo doradas a translúcidas, nervaduras del envés reticuladas; pétalos amarillos; filamentos amarillos(6)
- 6a. Flores escasamente pilosas; especie presente en el occidente de México3) *C. fruticosum*
- 6b. Flores densamente tomentosas; especie con distribución en el sur de México (Chiapas, Oaxaca) y Centroamérica *C. argenteum*

1) *Combretum decandrum* Jacq., Enum. Syst. Pl. Carib. 19. 1760. Tipo: Colombia, Bolívar, Cartagena. J. Jacquin s.n. (isotipo P). *Combretum palmeri* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 5(3): 136. 1897. Tipo: México, Guerrero, Acapulco. E. Palmer 396 (holotipo US; isotipos BM!, K!, MA, NY, P, US).

Lianas de más de 10 m de largo o arbustos escandentes de ca. 3 m de alto. Tallos armados con espinas de (0.7-) 1 (-1.8) cm de largo, curvadas y agudas; renuevos redondeados, verdes; corteza fisurada, pardo grisácea. Hojas con pecíolo de 2-4 mm de largo, con pubescencia amarillenta sobre todo en el haz; láminas de 8-17.5 × 3-8.5 cm, ovadas a elípticas, base redondeada a cuneada, ápice obtuso o agudo a cortamente acuminado, papiráceas, con glándulas pediculadas inconspicuas, amarillo puberulentas, escamas peltadas ausentes; haz glabro, verde claro, con diminutos puntos pardos; envés verde pálido, piloso a tomentoso; nervaduras poco conspicuas, amarillentas. Inflorescencias con espigas de 4-10 cm de largo, un poco laxas, no secundifloras. Flores de 5-10 × 2.5-6 mm (incluyendo los estambres), ligeramente fragantes, glabras a esparcidamente pilosas; hipanto basal de ca. 2 mm de largo; hipanto distal de la misma longitud, campanulado a cupuliforme, glabro por fuera y piloso por dentro; sépalos 5, tomentosos; pétalos 5, de ca. 2 mm de largo, ovados, recurvados, blanquecinos a amarillentos, pilosos por fuera, glabros por dentro, con venas inconspicuas; estambres 10;

filamentos de 1.5-3 mm de largo, blancos; anteras de ca. 0.4 mm de largo, amarillo pálidas; estilo de 3.5-4 mm de largo, conspicuamente exerto al secar. Frutos de 7-20 × 7-18 mm, suborbiculares, glabros, verdes cuando jóvenes, pardo claros al secar, con 5 alas estrechas en frutos jóvenes y amplias cuando maduros; pedicelo de 0-2 mm de largo. Semilla de 9 × 2 mm, con 5 surcos longitudinales; testa de parda a pardo oscura; endospermo pardo claro, palatable.

Nombres comunes y usos: bejuco, bonetito, espolón de gallo (Jalisco), espuela de gallo (El Salvador). A pesar de que no se registran usos para esta especie, se sugiere su uso ornamental por las flores vistosas que presenta.

Distribución y fenología: con base en el material consultado y las observaciones realizados en campo, se sugiere que en el área de estudio, *C. decandrum* presenta poblaciones escasas. Se distribuye en México (Chiapas, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca y Tabasco), Centroamérica (Guatemala, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) y Suramérica (Colombia, Ecuador y Venezuela). Se desarrolla en la vegetación presente en los márgenes de ríos y arroyos de temporal, en suelos arcillosos o arenosos, dentro de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio, por lo general cerca de la costa del Pacífico, desde el nivel del mar hasta los 800 m. Florece de enero a mayo y fructifica de marzo a junio.

Categoría de riesgo de la UICN (2001): DD (Datos insuficientes).

Material representativo examinado: Jalisco: Mpio. Casimiro Castillo, a 400 m después del río seco, al sureste de Casimiro Castillo, cercano a la orilla del arroyo, F.J. Rendón-Sandoval y P.G. Sinco-Ramos 74 (IBUG); base del cerro La Petaca, 2-3 km al SE de Casimiro Castillo, F.J. Santana-Michel 7125 (ZEA); Mpio. La Huerta, 8 km al S de La Huerta, S.H. Bullock 1868 (IEB). Nayarit: Mpio. Compostela, El Ahuacate Mocho, 7 km al NE de Valle de Banderas, P. Tenorio, G. Flores y C. Romero 15566 (ENCB, MO).

2) *Combretum farinosum* Kunth, Nov. Gen. Sp. (folio ed.) 6: 87. 1823. Tipo: México, Guerrero, entre Acapulco y Ejido La Venta. A. Humboldt y A. Bonpland 3894 (lectotipo P!).

Lianas de más de 20 m de largo o arbustos escandentes de ca. 4 m de alto. Tallos inermes, redondeados; renuevos redondeados, lepidotos, rojizos a purpúreos; corteza fisurada, pardo clara. Hojas con pecíolo de 4-28 mm de largo, lepidoto; láminas de 5-16.5 × 3-10 cm, ovadas u obovadas, base redondeada a cuneada, ápice redondeado a agudo o corto acuminado, papiráceas, con escamas peltadas, la mayor parte translúcidas a blanquecinas, con algunas pocas amarillo doradas, diminutas, esparcidas en el haz, densas en el envés; haz un poco lustroso, verde; envés verde amarillento; nervaduras primaria y secundarias un poco conspicuas, amarillentas. Inflorescencias con espigas de 6.5-30 cm de largo, rígidas, secundifloras. Flores de 20-35 mm de largo (incluyendo los estambres), vistosas, no fragantes, con escamas peltadas densas, translúcidas a amarillo doradas; hipanto basal de 4-7 mm de largo; hipanto distal de 6-8 mm × 5-6 mm, cupuliforme, angosto en la base, piloso en la cara interna; sépalos 4, lepidotos, margen pubescente; pétalos 4, de 1.2-2 × 0.7-1.5 mm, no superan la longitud de los lóbulos del cáliz, elípticos o angostamente elípticos, anaranjados a rojos, con pocas escamas peltadas en la cara externa, algunas veces ampulosos en la cara interna; estambres 8; filamentos de 17-28 mm de largo, amarillo anaranjados a rojos; anteras de 1.2-2 mm de largo, rojas; estilo de 20-27 mm de largo. Frutos de 12-25 × 11-23 mm, elipsoides, lepidotos, verdes con los bordes matizados de rojizo rosado cuando jóvenes, pardo oscuros aclarándose hacia los bordes al secar, con 4 alas amplias de más de 7 mm de ancho; pedicelo de 0-3 mm de largo. Semilla de 12-16 × 4 mm, con 4 surcos longitudinales; testa de pardo oscura a rojiza, sabor ligeramente amargo; endospermo pardo.

Algunos autores han considerado a *Combretum farinosum* como sinónimo de *C. fruticosum*, ya sea en inventarios florísticos (p. ej., Carnevali et al., 2010; Fernández et al., 1998), revisiones florístico-taxonómicas (Pagaza-Calderón y Fernández-Nava, 2005; Williams, 1961)

o en estudios ecológicos (Gryj et al., 1990). Al respecto, Stace (2009a, 2009b) mencionó que es factible separar a estas dos especies basándose en las escamas blancas que dan el color a las hojas, inflorescencias y flores de *C. farinosum*, en contraparte a las escamas amarillo doradas de *C. fruticosum*, así como otros caracteres florales. En el presente estudio se tomó en cuenta lo anterior, ya que en las poblaciones del occidente de México lo más conspicuo para distinguir ambas especies es el color las flores, que pasan de amarillo anaranjado a rojo en *C. farinosum*, mientras que en *C. fruticosum* son amarillas. Otras características distintivas se indican en las tablas 1 y 2.

Nombres comunes y usos: abacamiel, abamiel, amarguilla, amole, angarilla, bejuco de cepillo, bejuco de chuparrosa, bejuco de cortes, bejuco de escobetillo, carape, cepillito, cepillo, chupamiel, chupamirto, chuparrosa, coamecate de agua, complo, empanada, escobetillo, flor de cepillo, juan viejo, palo de cepillo, papamiel, peine de chango, peine de mico, peine del diablo, peinecillo, peinetita, peinetilla, peinetitas, quie-tzine. Se ha documentado su uso medicinal para diferentes padecimientos; las hojas se utilizan para aliviar el dolor de cabeza. Al cortar el tallo produce una cantidad considerable de savia que puede ser bebida como agua (Standley y Williams, 1949). Se dice que dicha savia, obtenida por destilación o chupada de forma directa, sirve para aliviar la diabetes y algunas afecciones de pulmones y riñones, para lo cual se prepara un cocimiento con las hojas tomado como agua de uso; la savia también se usa para curar infecciones de los ojos. Con sus tallos se tejen cestos rudimentarios y su corteza se emplea como sustituto de cuerda (Pagaza-Calderón y Fernández-Nava, 2005). El tronco puede utilizarse para fabricar mangos de flechas.

Distribución y fenología: las flores de *Combretum farinosum* atraen a un amplio espectro de organismos como abejas, aves pequeñas de percha, avispa, colibríes, hormigas, mantis, mariposas y moscas, entre otros (Rendón-Sandoval, 2017). Se distribuye en México (Campeche, Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán), Centroamérica (Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua y Costa Rica) y Sudamérica (Perú y Bolivia). Es frecuente en la costa occidental de América tropical. Se desarrolla a la orilla de ríos o arroyos de temporal, es frecuente dentro del bosque tropical caducifolio, también se desarrolla en el bosque espinoso, bosque tropical subcaducifolio e incluso en vegetación sabanoide; desde el nivel del mar hasta los 1,225 m. Florece de diciembre a mayo y fructifica de enero a julio.

Categoría de riesgo de la UICN (2001): DD (Datos insuficientes).

Tabla 1

Caracteres distintivos entre *Combretum farinosum* y *C. fruticosum* en el occidente de México.

Atributos	<i>Combretum farinosum</i>	<i>Combretum fruticosum</i>
Hojas	Ovadas; papiráceas; escamas del envés translúcidas, densas; nervaduras terciarias del envés poco conspicuas y no reticuladas	Ovadas a lanceoladas; cartáceas; escamas del envés amarillo doradas, esparcidas; nervaduras terciarias del envés conspicuas y reticuladas
Pétalos	Cortos y angostos; menores de 2 mm de largo; rojos, algunas veces anaranjados	Largos y anchos; mayores de 2 mm de largo; amarillos
Estambres	Amarillo anaranjados a rojos	Amarillos
Hipanto distal	Angosto en la base	Ensanchado en la base
Tallos	Redondeados, no acostillados	Redondeados a ligeramente cuadrangulares, acostillados
Renuevos de los tallos	Redondeados, rojizos	Cuadrangulares, verde amarillentos
Inflorescencia	Con escamas translúcidas a blanquecinas	Con escamas amarillo doradas a translúcidas
Frutos	Elipsoides; menores de 20 mm de ancho; rosado rojizos a pardos	Elipsoides a orbiculares; mayores de 20 mm de ancho; rojo carmín a pardos
Espigas	Mayores de 12 (-30) cm de largo	Menores de 12 (-15.5) cm de largo
Floración	Diciembre a mayo	Octubre a diciembre
Fructificación	Enero a julio	Noviembre a febrero

Material representativo examinado: Colima: Mpio. Colima, 7 km al SE de Colima, brecha a Piscila, F.J. Santana-Michel y N. Cervantes A. 1187 (IBUG); Mpio. Comala, brecha a Campo Cuatro, E. Salcedo et al. 177 (IBUG); Mpio. Tecomán, Tecolapa, Cerro San Miguel, F. Leger s.n. (IBUG). Durango: Mpio. Mezquital, 12 km al S de Huazamota, G. González y J. Rzedowski

2408 (ENCB, IBUG). Jalisco: Mpio. Autlán de Navarro, Autlán de Navarro, J.I. Calzada s.n. (XAL); Mpio. Cabo Corrientes, cerca del Hotel Rancho Grande, entre Mayto y Corrales, rumbo a Aquiles Serdán, F.J. Rendón-Sandoval, R. Ramírez-Delgadillo, D.A. Tuesta-Popolitzio y J.M. Mendoza-Castillo 67 (IBUG); Mpio. La Huerta, 1 km al NO de Nacastillo, A. Frías-Castro, L. M. González-

Tabla 2

Fenología del género *Combretum* en el occidente de México. En todas las especies, la primera columna indica los meses en floración (color gris) y la segunda, la fructificación (color negro).

Meses/especies	<i>C. decandrum</i>	<i>C. farinosum</i>	<i>C. fruticosum</i>	<i>C. igneiflorum</i>	<i>C. laxum</i>
Enero	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Febrero	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Marzo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Abril	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Mayo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Junio	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Julio	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Agosto	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Septiembre	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Octubre	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Noviembre	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo
Diciembre	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo	Griseo

Villarreal y F.J. Rendón-Sandoval 786 (IBUG). Nayarit: Mpio. Acajoneta, a 2 km del poblado de Peñitas, R. Ramírez y G. Flores 810 (ENCB); Mpio. Ruíz, 1.5-7 km hacia el N de Ruíz, J.O. Pérez-López s.n. (IBUG); Mpio. Tepic, km 20-40 del camino de terracería hacia la Presa de Aguamilpa, O. Téllez 11190 (MO).

3) *Combretum fruticosum* (Loefl.) Stuntz, U.S.D.A. Bur. Pl. Industr. Invent. Seeds 31: 86-87. 1914. Tipo: Venezuela. P. Loefling s.n. (holotipo no localizado).

Arbustos escandentes de 3-5 m de alto o lianas de más de 10 m de largo. Tallos inermes, rígidos, ligeramente cuadrangulares y acostillados; renuevos cuadrangulares, lepidotos, verde amarillentos; corteza fisurada, pardo clara. Hojas con pecíolo de 5-10 mm de largo, lepidoto; láminas de 5-14.5 × 3-6 cm, ovadas a lanceoladas o elípticas, base cuneada a redondeada, ápice agudo a acuminado, cartáceas, con escamas peltadas amarillo doradas, translúcidas, diminutas, esparcidas en el haz, densas en el envés; haz verde; envés amarillento; nervaduras prominentes en el envés, reticuladas, amarillentas, la primaria con diminutos puntos rojos a anaranjados. Inflorescencias con espigas de 5-15.5 cm de largo, rígidas, secundifloras. Flores de 20-40 mm de largo (incluyendo los estambres), vistosas, no fragantes, con escamas peltadas, densas, amarillo doradas a translúcidas; hipanto basal de 3-12 mm de largo; hipanto distal de 6-8 mm de largo, cupuliforme, un poco abultado en la base, pubescente en la base de la cara interna; sépalos 4, lepidotos; pétalos 4, de 1.5-2.5 × 1-2 mm, igualan o superan la longitud de los lóbulos del cáliz, elípticos, oblongos o espatulados a ampliamente ovados, amarillos glabros, algunas veces con 3 venas rojizas; estambres 8; filamentos de 18-30 mm de largo, amarillos; anteras de 1.2 mm de largo, amarillas a rojizas; estilo de 23-29 mm de largo. Frutos de 17-25 × 13-26 mm, elipsoides a suborbiculares, lepidotos, verdes matizados de rojo carmín cuando jóvenes, pardos al secar, con 4 alas amplias; pedicelo de 2-3 mm de largo. Semilla de 13-17 × 4 mm, con 4 surcos longitudinales; testa pardo oscura a rojiza; endospermo pardo.

Nombres comunes y usos: los mismos que se describen para *C. farinosum*, debido a que ambas especies son confundidas en campo.

Distribución y fenología: con base en el material consultado y las observaciones realizadas en campo, se sugiere que en el área de estudio, las poblaciones de *Combretum fruticosum* son escasas en comparación con las de *C. farinosum*, especie con la que no debe confundirse (tabla 1). Se distribuye en México (Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, México, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo, Sinaloa, Tabasco, Veracruz y Yucatán), Centroamérica (Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras,

Nicaragua y Panamá), Las Antillas y Suramérica (Colombia, Venezuela, Guyana, Brasil, Ecuador, Perú, Chile, Paraguay, Argentina y Uruguay). Esta especie se desarrolla en suelos aluviales o ígneos, pedregosos o limosos, por lo general poco profundos, a orillas de arroyos permanentes o de temporal, dentro del bosque tropical subcaducifolio y caducifolio, desde el nivel del mar hasta los 980 m. Hernández-Toro (2003) mencionó que en los municipios de Cabo Corrientes y Tomatlán, Jalisco, se le encuentra en suelos con gran humedad, sobre todo en las orillas de los cursos de agua, sobre fluvisoles. Florece de octubre a diciembre y fructifica de noviembre a febrero. Las flores son muy llamativas y nectaríferas, son visitadas por abejas, avispa, colibríes y hormigas.

Categoría de riesgo de la UICN (2001): DD (Datos insuficientes).

Material representativo examinado: Jalisco: Mpio. Puerto Vallarta, en la orilla del río El Pitillal, al O de la terminal de camiones urbanos, colonia Playa Grande, F.J. Rendón-Sandoval, R. Ramírez-Delgadillo y A. Frías-Castro 71 (IBUG); margen derecha del río El Pitillal, colonia Playa Grande, frente a la caseta de vigilancia de La Piedrera El Guayabo-El aguacate, F.J. Rendón-Sandoval y B.A. Berger 467 (IBUG); Mpio. Villa Purificación, al N de Villa Purificación sobre el lecho del río, G. Nieves H. y J.A. Vázquez s.n. (IBUG). Nayarit: Mpio. Bahía de Banderas, 1 km al N de El Cuatante, J. Rzedowski 17872 (ENCB); Lo de Marcos, terrenos del ejido Las Minutas y Los Venados, A. Castro-Castro, D. Martínez-Juárez, H.C. Legaspi y L. Toro 1724 (IBUG); Mpio. Compostela, bahía del poblado de Platanitos, J.I. Calzada, G. Flores y A. Dominguez 18948 (ENCB, MO).

4) *Combretum igneiflorum* Rendón & R. Delgad., Novon 21(4) 2011. Tipo: México, Jalisco. La Huerta. Careyes. F.J. Rendón-Sandoval, R. Ramírez-Delgadillo, A. Frías-Castro y A. Castro-Castro 284 (holotipo IBUG!; isotipos IEB!, MEXU!).

Lianas de más de 10 m de largo o arbustos escandentes de ca. 3 m de alto. Tallos inermes, redondeados; renuevos redondeados, lepidotos, rojos intensos; corteza lisa a fisurada, parda. Hojas con pecíolo de 3-12 mm de largo, lepidoto y piloso; láminas de 4-15 × 2-5 cm, lanceoladas a elíptico-ovadas, base redondeada a obtusa, ápice agudo a acuminado, papiráceas, con escamas peltadas translúcidas a amarillentas, esparcidas en el haz, densas en el envés; haz verde; envés verde pálido; nervaduras primaria y secundarias un poco conspicuas, amarillentas, muchas veces pilosas en el envés, cubiertas por escamas peltadas amarillo doradas con el centro rojizo. Inflorescencias con espigas de 4-12 cm de largo, no sobrepasan la longitud de

las hojas, rígidas, secundifloras. Flores de 20-45 mm de largo (incluyendo los estambres), vistosas, no fragantes, con escamas peltadas, densas, rojas y amarillo doradas con el centro rojizo; hipanto basal de 3-7 mm de largo; hipanto distal de 4-11 × 4-7 mm, cupuliforme; sépalos 4, lepidotos, margen pilosuloso; pétalos 4, de 1.5-2 × 0.7 mm, pueden ser más cortos, igualar o superar la longitud de los lóbulos del cáliz, elípticos a obovados, un poco espatulados, angostos en la base, amarillos cuando jóvenes, anaranjados a rojizos al madurar, margen del ápice puberulento, algunas veces con escamas esparcidas; estambres 8; filamentos de 15-28 mm de largo, amarillo verdosos a amarillos cuando jóvenes, anaranjado rojizos al madurar; anteras de 1.2 × 0.5 mm, rojas; estilo de 16-40 mm de largo. Frutos de 13-17 × 6-16 mm, lanceolados a elipsoides o suborbiculares, lepidotos, verde amarillentos, con los bordes rojizos cuando maduros a pardos al secar, a veces sin alas, en ocasiones con 4 alas estrechas, de menos de 7 mm de ancho; pedicelo de 0-2 mm de largo. Semilla de 10-14 × 4-5 mm, con 4 surcos longitudinales; testa pardo oscura; endospermo pardo claro.

Nombres comunes y usos: cepillo, peineta. Se sugiere que esta especie tiene un alto potencial como planta ornamental.

Distribución y fenología: es una especie endémica de México, localizada en Colima, Jalisco, Nayarit y Oaxaca. Habita cerca de arroyos en el bosque tropical caducifolio, próximo a la costa del Pacífico, desde el nivel del mar hasta los 420 m. Florece de junio a diciembre y fructifica de septiembre a enero. Las flores son visitadas por abejas, aves pequeñas de percha, avispas, colibríes y hormigas (Rendón-Sandoval et al., 2011).

Categoría de riesgo de la UICN (2001): vulnerable [VU B1b(iii)], ya que se considera que enfrenta un riesgo alto de extinción en estado silvestre. En particular, cumple con los siguientes criterios: un área de ocupación estimada menor de 20,000 km², que se infiere que está disminuyendo en su extensión y calidad del hábitat.

Material representativo examinado: Colima: Mpio. Manzanillo, 2 km al S del cruceo Manzanillo-Cihuatlán, brecha a Peña Blanca, F.J. Santana-Michel y N. Cervantes A. 642 (IBUG); along road from Hwy 15 to Playa del Oro (W of Santiago), about 1.1 mi from beach, W.D. Stevens 1882 (ENCB). Jalisco: Mpio. Cabo Corrientes, cerro al NO de Villa del Mar, camino a La Mina, R. Ramírez-Delgadillo y J. Espíndola 7301 (IBUG); Mpio. La Huerta, a 9 km al NO de las oficinas de la Fundación Ecológica Cuixmala A. C., en el camino a El Mirador, J. Calónico-Soto, O. Téllez V. y A. Domínguez M. 4317 (MEXU); Bosque de la Enseñanza, Estación de Biología IBUNAM, F.J. Rendón-Sandoval, A. Frías-Castro y R. Ramírez-Delgadillo 378 (IBUG).

5) *Combretum laxum* Jacq., Enum. Syst. Pl. Carib. 19. 1760. Tipo: Dominica. Jacquin s.n. (holotipo BM!; Sintipo BM). *Combretum mexicanum* Humb. & Bonpl., Pl. Aequinoct. 2: 159, t. 132. 1809. Tipo: México, Acapulco, Guerrero. A. Humboldt y A. Bonpland s.n. (holotipo P!; isotipo P!).

Lianas de más de 10 m de largo o arbustos escandentes de ca. 5 m de alto. Tallos inermes, redondeados; renuevos redondeados, lustrosos, glabros, verdes; corteza lisa o desprendiéndose en escamas irregulares negruzcas. Hojas con pecíolo de 4-8 mm de largo, glabro; láminas de 5-20 × 3-10 cm, obovadas a ovadas, base redondeada a cuneada, ápice agudo a obtuso o acuminado, papiráceas, glabras a pilosas, con escamas peltadas inconspicuas; haz lustroso, verde oscuro; envés verde; nervaduras primaria y secundarias verde claras en el haz y verde amarillentas en el envés, pardas al secar. Inflorescencias con espigas de 3-8 cm de largo, un poco laxas, no secundifloras. Flores de ca. 5 mm de largo (incluyendo los estambres), fragantes, dorado tomentosas; hipanto basal de ca. 2 mm de largo, piloso, pardo; hipanto distal de 2 × 2 mm, de campanulado a cupuliforme, piloso a tomentoso; sépalos 4, pilosos; pétalos 4, de 1.3 × 1 mm, superan la longitud de los lóbulos del cáliz, obovados, espatulados, recurvados, blanquecino amarillentos, glabros por fuera y tomentosos por dentro; estambres 8; filamentos de 3-4 mm de largo, blanquecino amarillentos cuando jóvenes, amarillentos al madurar; anteras de ca. 0.5 mm de largo, amarillas; estilo de 2-5 mm de largo. Frutos de 17-32 × 12-18 mm, lanceolados a ovoides, glabros, en ocasiones lignificados, pardo oscuros, con 4 alas amplias a estrechas; pedicelo de 2-5 mm de largo. Semilla de 13-16 × 3 mm, con 4 surcos longitudinales; testa parda; endospermo amarillento.

Nombres comunes y usos: bejuco, bejuco guayabo, carape, chapamiel, papamiel. En el occidente de México no se conocen sus usos, pero en Veracruz sus tallos son usados para fabricar ruedas de pescar y se le considera una especie nectarífera (Pagaza-Calderón y Fernández-Nava, 2005).

Distribución y fenología: se distribuye en México (Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Oaxaca, Tabasco y Veracruz), Centroamérica (Belice, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá), Las Antillas y Sudamérica (Colombia, Venezuela, Guyana, Guayana Francesa, Brasil, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile, Paraguay y Argentina). Se encuentra en el borde de ríos y humedales dentro del bosque tropical subcaducifolio; crece en suelos rocosos o profundos e incluso arenosos cerca del manglar, desde el nivel del mar hasta los 58 m. Florece de abril a agosto y fructifica de junio a noviembre; sus flores son fragantes y parecen ser polinizadas por insectos (sección *Combretastrum*), en contraste con aquellas de la sección *Combretum*, que son polinizadas principalmente por aves.

Categoría de riesgo de la UICN (2001): DD (Datos insuficientes).

Material representativo examinado: Jalisco: Mpio. La Huerta, brecha entre La Manzanilla y El Tamarindo, R. Guzmán y L.M. Villarreal de Puga 890 (IBUG); La Manzanilla, L.M. Villarreal de Puga y R. Guzmán 7550 (IBUG); Mpio. Puerto Vallarta, en la orilla del río El Pitillal, al W de la Terminal de camiones urbanos, colonia Playa Grande, F.J. Rendón-Sandoval, R. Ramírez-Delgadillo y A. Frías-Castro 73 (IBUG). Nayarit: Mpio. Bahía de Banderas, brecha al Arroyo Izotes, al NO de San Francisco, Ejido Sayulita, A. Muller-Luthin 99 (IBUG).

Discusión

Entre las especies de *Combretum* registradas hasta el momento en el occidente de México, la mayoría presentan una distribución que se extiende hasta Centro y Sudamérica, siendo la excepción a lo anterior *C. igneiflorum*, que es endémica de México, ya que sólo se registra en los estados de Colima, Jalisco, Nayarit y Oaxaca. El rango altitudinal donde se presentan las especies generalmente no sobrepasa los 1,000 m, aunque *C. farinosum* alcanza la cota de los 1,225 m. Esto último concuerda con los tipos de vegetación donde las especies prosperan, especialmente en los bosques tropicales caducifolios y/o subcaducifolios.

Los datos de fenología obtenidos de ejemplares de herbario se consideran una fuente válida para caracterizar estos atributos (e.g., Borchert, 1996; Davis et al., 2010; Du et al., 2015). Tomando en cuenta lo anterior, los resultados de la tabla 2 sugieren diferencias fenológicas entre especies, ya que dos de ellas florecen durante la época seca (*C. decandrum* y *C. farinosum*), otra desde mediados de ésta hasta inicios de la época de lluvias (*C. laxum*), mientras que las otras dos se registran durante la época de lluvias (*C. fruticosum* y *C. igneiflorum*). La temporalidad de estas fenofases concuerda con lo documentado para especies presentes en el bosque tropical caducifolio de Chamela, en Jalisco (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Respecto a la fructificación, en general se observa que los frutos maduros de todas las especies se registran hacia finales de la época de lluvias y durante la época seca (noviembre a junio), lo que sugiere que las diásporas permanecen en el suelo durante los meses de menor precipitación y posiblemente germinen durante la época de lluvias. Con base en los datos de todas las especies estudiadas, la fructificación se registra a lo largo de todo el año. La confirmación de lo descrito previamente requiere de estudios más detallados de fenología, dispersión y germinación de las especies en el área de estudio.

Con base en distintos caracteres vegetativos y reproductivos, que incluyen la fenología de su floración,

C. farinosum y *C. fruticosum* son consideradas como especies distintas. Sin embargo, sería importante desarrollar estudios particulares que permitan confirmar esta propuesta, especialmente aquellos enfocados a determinar su distinción genética y morfológica a lo largo de toda su área de distribución. Esto sería aplicable a la mayoría de las especies del género, de las cuales se desconocen, en gran medida, diversos aspectos sobre su ecología, lo que complica asignar categorías de riesgo para su conservación. De acuerdo con lo anterior, 4 de las especies consideradas en el presente estudio se incluyeron en la categoría de riesgo de la UICN (2001) DD (Datos Insuficientes), en tanto que *C. igneiflorum* se cataloga como una especie vulnerable, debido a su distribución restringida y a las amenazas que enfrentan las comunidades vegetales en las que se establece. Además, se considera un alto grado de amenaza generalizado sobre las lianas de los bosques tropicales (Ibarra-Manríquez et al., 2015). Finalmente, se espera que la presente contribución promueva el interés por el estudio y la conservación del género *Combretum*.

Agradecimientos

Se reconocen los comentarios de dos revisores anónimos, que permitieron mejorar en diversos aspectos el presente trabajo. A Moisés Méndez Toribio y Jesús González Gallegos, por su ayuda en la elaboración del mapa de distribución. A los curadores de los herbarios: ENCB, GUADA, IBUG, IEB, MEXU, MO, XAL y ZEA, por facilitar la consulta del material consultado. Finalmente, este estudio se dedica a Raymundo Ramírez Delgadillo (1963-2011), por su aportación al conocimiento de las plantas tropicales del occidente de México y por inspirar esta investigación.

Referencias

- Acevedo-Rosas, R., Hernández-Galaviz, M. y Cházaro-Basáñez, M. (2008). Especies de plantas vasculares descritas de las barrancas aledañas a la ciudad de Guadalajara y de Río Blanco, Jalisco, México. *Polibotánica*, 26, 1–38.
- Borchert, R. (1996). Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 65–80.
- Bullock, S. H. y Solís-Magallanes, A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 22–35.
- Carnevali, G., Tapia-Muñoz, J. L., Duno-de Stefano, R. y Ramírez-Morillo, I. (2010). *Flora ilustrada de la península de Yucatán: listado florístico*. Mérida: Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Castelo, E. (2006). Combretaceae. *Flora de Guerrero*, 28, 1–27.

- Castro-Castro, A., Zuno-Delgadillo, O., Carrasco-Ortiz, M. A., Harker, M. y Rodríguez, A. (2015). Novedades del género *Dahlia* (Asteraceae: Coreoideae) en Nueva Galicia, México. *Botanical Sciences*, 91, 41–51.
- Davis, C. C., Willis, C. G., Primack, R. B. y Miller-Rushing, A. J. (2010). The importance of phylogeny to the study of honological response to global climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B, Biological Sciences*, 365, 3201–3213.
- Du, Y., Mao, L., Queenborough, S. A., Freckleton, R. P., Chen, B. y Ma, K. (2015). Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 928–938.
- Exell, A. W. (1953). The *Combretum* species of the New World. *Journal of Linnean Society of London (Botany)*, 55, 103–141.
- Exell, A. W. y Stace, C. A. (1966). Revision of the Combretaceae. *Boletim da Sociedade Broteriana*, 40, 5–25.
- Fernández, N., Rodríguez, R. C., Arreguín, M. L. y Rodríguez, A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9, 1–151.
- Frías-Castro, A., Castro-Castro, A., González-Gallegos, J. G., Suárez-Muro, E. A. y Rendón-Sandoval, F. J. (2013). Flora vascular y vegetación del cerro El Tepopote, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, 91, 53–74.
- Gentry, A. H. (1991). The distribution and evolution of climbing plants. En F. E. Putz y H. A. Mooney (Eds.), *The biology of vines* (pp. 3–52). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gryj, E., Martínez del Río, C. y Baker, I. (1990). Avian pollination and nectar use in *Combretum fruticosum* (Loefl.). *Biotropica*, 22, 266–271.
- Hernández-Toro, I. M. (2003). *Flora y vegetación de entre los ríos Tecolotlán y María García, municipios de Cabo Corrientes y Tomatlán, Jalisco, México (Tesis doctoral)*. Universidad de Salamanca, Salamanca, España.
- Heywood, V. H. (1993). *Flowering plants of the world*. New York: Oxford University Press.
- Ibarra-Manríquez, G., Carrillo-Reyes, P., Rendón-Sandoval, F. J. y Cornejo-Tenorio G. (2015). Diversity and distribution of lianas in Mexico. En S. A. Schnitzer, F. Bongers, F. Putz y R. Burnham (Eds.), *Ecology of lianas* (pp. 93–105). Oxford: Wiley-Blackwell.
- JSTOR Global Plants (2015). Recuperado el 20 mayo, 2015 de: <http://plants.jstor.org/>
- Lott, E. J. y Atkinson, T. H. (2006). Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. En R. T. Pennington y J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical savannas and dry forests: diversity, biogeography, and conservation* (pp. 315–342). Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- McVaugh, R. (1972). Botanical exploration in Nueva Galicia, Mexico, from 1790 to the present time. *Contributions from the University of Michigan Herbarium*, 9, 205–357.
- Olson, D. M. y Dinerstein, E. (2002). The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annales of Missouri Botanical Garden*, 89, 199–224.
- Pagaza-Calderón, E. M. y Fernández-Nava, R. (2005). La familia Combretaceae en la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 19, 117–153.
- Ramírez-Delgadillo, R., Vargas-Ponce, O., Arreola-Nava, H. J., Cedano-Maldonado, M., González-Tamayo, R., González-Villarreal, L. M. et al. (2010). *Catálogo de plantas vasculares de Jalisco*. Guadalajara: Universidad de Guadalajara/ Sociedad Botánica de México/ Universidad Autónoma Metropolitana.
- Rendón-Sandoval, F. J. (2011). Una especie nueva de *Combretum* (Combretaceae, sección *Combretum*) de la costa del occidente de México. *Novon*, 21, 483–486.
- Rendón-Sandoval, F. J. (2017). Los cepillos y los mangles blanco y botoncillo (familia Combretaceae). En Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) y Semadet (Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Territorial) (Eds.), *La biodiversidad en Jalisco, estudio de estado, Volumen II* (pp. 175–182). Ciudad de México: Conabio.
- Schemske, D. W. (1980). Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. *Biotropica*, 12, 169–181.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-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*. Diario Oficial de la Federación. 2ª Sección, 30 de diciembre de 2010.
- Stace, C. A. (1969). The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the Combretaceae. III. The genus *Combretum* in America. *Brittonia*, 21, 130–143.
- Stace, C. A. (2009a). Combretaceae. En G. Davidse, M. Sousa, S. Knapp y F. Chiang (Eds.), *Flora Mesoamericana*, 4. (pp. 339–345). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México/ Missouri Botanical Garden/ The Natural History Museum.
- Stace, C. A. (2009b). Combretaceae. En M. J. Jansen-Jacobs (Ed.), *Flora of the Guianas*, 27 (pp. 41–87). Utrecht: Nationaal Herbarium Nederland.
- Standley, P. C. y Williams, L. O. (1949). Combretaceae, *Flora de Guatemala. Fieldiana, Botany*, 24, 268–275.
- Thiers, B. (2011). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Recuperado el 03 diciembre, 2013 de: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (2001). *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Oxford: Information Press.
- Williams, L. O. (1961). Tropical American plants, II. *Fieldiana, Botany*, 29, 345–371.