



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**PROGRAMA INSTITUCIONAL MAESTRÍA EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS
MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN**

**REVISIÓN TAXONÓMICA DEL GÉNERO *PIPER*
(PIPERACEAE) EN LA REGIÓN LACANDONA DE
CHIAPAS, MÉXICO**

Tesis

Que presenta:

José Manuel Ramírez Amezcua

Como requisito para obtener el grado profesional de:

Maestro en Ciencias Biológicas

Tutor: Dr. Juan Carlos Montero Castro (U.M.S.N.H.)

Cotutor: Dr. Marie-Stéphanie Samain (INECOL-Bajío)

Morelia, Michoacán, Marzo 2016





UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

DR. HÉCTOR GUILLÉN ANDRADE
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
P R E S E N T E

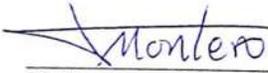
Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "Revisión Taxonómica del Género *Piper* (Piperaceae) en la Región Lacandona de Chiapas, México" presentado por el Biol. José Manuel Ramírez Amezcua, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Maestro en Ciencias.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

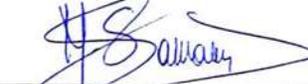
ATENTAMENTE

Morelia, Michoacán, a 27 de enero de 2016

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA



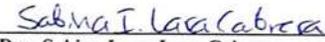
Dr. Juan Carlos Montero Castro
Director de Tesis



Dra. Marie-Stéphanie Samain
Co Asesora



Dra. Deneb García Avila



Dra. Sabina Irene Lara Cabrera



Dr. Guillermo Barra Manriquez

AGRADECIMIENTOS

A mi compañera, Anna Paizanni, por estar a mi lado en los momentos difíciles.

A mi familia, que me ha apoyado de incontables maneras, especialmente a mi cuñado Victor Steinmann.

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, la Facultad de Biología y al Instituto de Ecología, por brindarme la oportunidad de enriquecer mi formación profesional. A la Universidad Técnica de Dresden, que proporcionó acceso a los microscópios ópticos y electrónicos, especialmente al Dr. Stefan Wanke y el Dr. Christoph Neinhuis. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico.

A los profesionales que dieron seguimiento y enriquecieron este trabajo, haciendo útiles correcciones y sugerencias: la Dra. Deneb García A., la Dra. Sabina Lara C., y el Dr. Guillermo Ibarra M., miembros del comité tutorial; especialmente a mis asesores, la Dra. Marie Stéphanie Samain y el Dr. Juan Carlos Montero, a quienes agradezco sus conocimientos, su paciencia y su ejemplo.

A los curadores: Dr. David Gernandt (MEXU), Dr. Ib Friis (C), Dr. Marc Jeanson (P) Dr. Nicholas Fumeaux (G), Dr. Roger Vogt (B), Dr. Sergio Zamudio (IEB); quienes facilitaron el acceso a invaluable colecciones y brindaron apoyo durante las estancias. Se agradece también el apoyo de Alberto Reyes (Sala Bletia, MEXU), María del Rosario García (Préstamos, MEXU), y especialmente a Esteban Martínez S. (Sala Floras, MEXU), quien facilitó el acceso al grueso del material estudiado en esta tesis, una de las más completas colecciones de *Piper* en México.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 LA SELVA LACANDONA	4
1.2 EL GÉNERO <i>Piper</i> L.,	6
1.3 CONCEPTO DE ESPECIE	9
2. OBJETIVOS	10
3. MATERIALES Y MÉTODOS	11
4. RESULTADOS	13
4.1 MORFOLOGÍA Y VARIACIÓN DEL GÉNERO <i>PIPER</i> L.	14
4.1.1 Hábito	14
4.1.2 Tallos	15
4.1.3 Prófilos	16
4.1.4 Márgenes peciolares	17
4.1.5 Hojas	18
4.1.6 Glándulas	19
4.1.7 Tricomas	20
4.1.8 Inflorescencias	23
4.1.9 Flores	24
4.1.10 Frutos	25
4.1.11 Ceras	26
4.2 CLAVE PARA IDENTIFICAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>PIPER</i> EN LA SELVA LACANDONA DE CHIAPAS, MÉXICO.	27
4.3. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES	32
<i>Piper aduncum</i>	32
<i>Piper aequale</i>	38
<i>Piper amalago</i>	46
<i>Piper arboreum</i>	52
<i>Piper auritum</i>	61
<i>Piper commutatum</i>	68
<i>Piper curvatipes</i>	72
<i>Piper flavidum</i>	77
<i>Piper jacquemontianum</i>	80

Piper lapathifolium.....	87
Piper marginatum	91
Piper neesianum	96
Piper obliquum	99
Piper peltatum	103
Piper phytolaccifolium	109
Piper pseudofuliginum.....	111
Piper psilorhachis	117
Piper sancti-felicis.....	125
Piper schiedeanum.....	129
Piper teapense.....	134
Piper tuerckheimii	136
Piper uhdei.....	140
Piper umbellatum	145
Piper umbricola	151
Piper veraguense	154
Piper yucatanense	157
5. DISCUSIÓN.....	163
5.1. Material Excluido	166
6. LITERATURA CITADA.....	170

RESUMEN

Uno de los taxa más diversos y menos estudiados entre las Angiospermas es el género *Piper* (Piperaceae), cuyas especies son plantas arborescentes, arbustos, hierbas, o con menor frecuencia lianas, ocurren como elementos del sotobosque. El género se distribuye en zonas tropicales de todo el mundo, pero alcanza su mayor diversidad en América tropical. Con 153 especies, *Piper* ocupa el lugar 11 entre los 20 géneros más diversos en México. Las metas de esta tesis se dirigen a documentar el número de especies de *Piper* en la región de la Selva Lacandona de Chiapas, México, realizar su descripción detallada, así como explicar la variación morfológica entre especies. En el presente trabajo se describen 26 especies y dos subespecies. También se proporciona una clave que facilite la identificación de las especies, enfocando en las características diagnósticas que sirven para su identificación, así como mapas de distribución. Se realizó una revisión de caracteres en estructuras vegetativas y reproductivas, mediante técnicas de microscopía óptica y electrónica, las imágenes resultantes se muestran mediante láminas. Para asegurar el uso correcto de los nombres de las especies, se realizó una revisión de tipos en herbarios europeos, y en imágenes de alta resolución. Para cada especie mencionada se utilizan los nombres válidamente publicados con más antigüedad y se enumeran los sinónimos cuando es el caso, además de describir su variación morfológica, fenología y hábitats que ocupa.

Palabras clave: Especies, *Piper*, Taxonomía, Nomenclatura, Selva Lacandona.

ABSTRACT

One of the most diverse taxa, and less studied between the Angiosperms, is the genus *Piper* (Piperaceae), its species are arborescent plants, shrubs, herbs, or with less frequency lianas, which occur as understory elements. The genus is distributed in tropical forests around the world, but reaches its greatest diversity in tropical America. With 153 species, *Piper* ranking 11th among the 20 most diverse genera in Mexico. The aims of this thesis are to document the number of species of *Piper* in the region of the Lacandon Forest of Chiapas, Mexico, make its detailed descriptions, focusing in the diagnostic characters useful for their identification and explaining the morphological variation within species. In the present work 26 species and two subspecies are described. A dichotomous key is also provided, focusing on the diagnostic features that support correct identification. Illustrations for some species are included. A review of characters was performed in vegetative and reproductive structures, by optical and electron microscopy techniques; the resulting images are shown in plates. To ensure the correct use of species names, a review of types in European herbaria, and high-resolution images was performed. The nomenclatural information for each species was actualized, using older names and synonyms names when necessary. Finally, data on phenology, distribution and habitat are provided.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los taxa más diversos y menos estudiados entre las Angiospermas es el género *Piper* (Piperaceae), cuyas especies son plantas arborescentes, arbustos, hierbas, o con menor frecuencia lianas, ocurren como elementos del sotobosque en selvas tropicales, casi siempre a la orilla de ríos o arroyos, aunque algunas prosperan como pioneras bajo ambientes de disturbio, como arvenses o ruderales. El género se distribuye en zonas tropicales de todo el mundo pero alcanza su mayor diversidad en tierras de baja altitud en América tropical (Gentry, 1990), la mayoría entre 0 y 2500 m de altitud (Quijano-Abril, 2006).

El género *Piper* en México destaca por su importancia florística, ya que aporta un importante número de especies a la composición de selvas tropicales y diversas asociaciones vegetales con un importante número de especies. Con 153 especies, ocupa el lugar 11 entre los 20 géneros más diversos en México (Villaseñor, 2003). Sin embargo, en el tratamiento más reciente de las especies mexicanas, (Standley, 1920), sólo se incluyen 27 especies. Aun considerando que este autor excluyera especies herbáceas, son pocas las especies que reportó. Sirva como ejemplo el estudio de Ramírez (2013), que comprende 13 especies distribuidas en el estado de Michoacán. Por otro lado, el género no ha sido incluido hasta ahora en las publicaciones de las floras regionales del país.

Sin embargo, se conoce diversidad del género en algunas regiones: el estado de Tabasco, 32 especies (Pérez *et al.*, 2005), la península de Yucatán (Durán *et al.*, 2000; Martínez *et al.*, 2001), 17 especies. En la reserva de Biología Tropical Los Tuxtlas, en Veracruz, se registran 21 especies (Ibarra y Sinaca, 1988; Schoupe, 2011). El listado florístico de la Selva Lacandona, Chiapas, realizado por Martínez *et al.* (1994), enumera 39 especies, mientras que las reportadas para todo ese estado incrementan la cifra hasta 42 especies (Breedlove, 1986).

Las metas de esta tesis se dirigen a actualizar el número de especies de *Piper* en la región de la Selva Lacandona de Chiapas, México, describir e ilustrar cada una de las especies previamente reportadas así como las nuevas colectas, enfocando en las características diagnósticas que sirven para su identificación. También se proporciona una clave que facilite la identificación de las especies, así como mapas de distribución. Para cada especie

mencionada se utilizan los nombres publicados con más antigüedad y se enumeran los sinónimos cuando es el caso, además de describir su variación morfológica, fenología y hábitats que ocupa.

1.1 LA SELVA LACANDONA

La región de la Selva Lacandona (Figs. 1 y 2) es una zona en la que confluyen diferentes regiones fisiográficas, con heterogeneidad de suelos, estratos rocosos de diferentes eras geológicas, así como varios tipos de vegetación (INEGI, 2012). Esta región está asociada a la cuenca del río más caudaloso de México, el Usumacinta (Martínez *et al.*, 1994). Al norte y noreste abarca una porción de los municipios de Palenque y Ocosingo extendiéndose hacia la porción guatemalteca conocida como Sierra del Lacandón; en el este y sur incluye a Benemérito de las Américas y Marqués de Comillas, extendiéndose hacia los departamentos Guatemaltecos de Petén, Alta Verapaz y Quiché; al oeste limita con la región fisiográfica de los Altos de Chiapas. La delimitación de la zona de estudio en México es complicada, debido a la heterogeneidad de diferentes factores presentes. Una delimitación alternativa es la propuesta por CONAFOR (2011), que desde una perspectiva fisiográfica y orográfica presenta un polígono que incluye la parte mexicana de esta región.

Al este se excluye una porción de los municipios de Altamirano, Las Margaritas, Ocosingo y La Trinitaria, donde debido a la elevación del terreno, las selvas se sustituyen por pinares y encinares. Hacia la parte norte se excluye una parte del municipio de Palenque, que corresponde a la región fisiográfica de “Llanuras y Pantanos Tabasqueños”, y la “Sierra del Norte de Chiapas”.

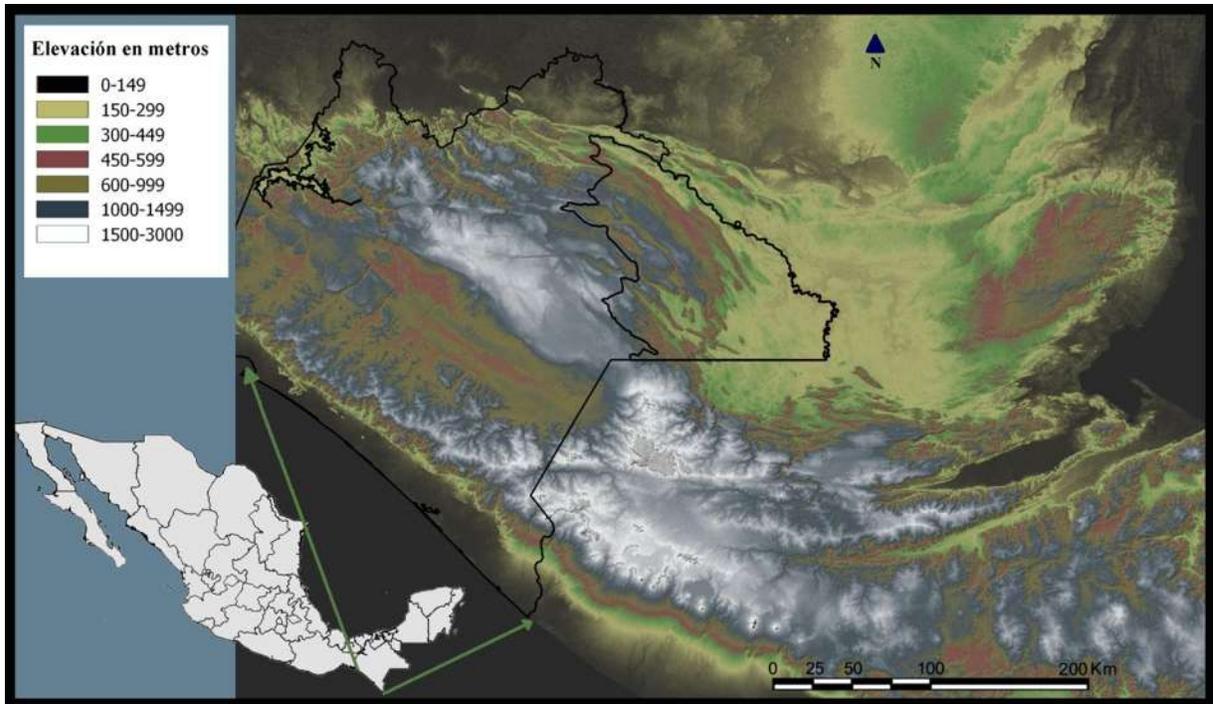


Fig. 1. Mapa que muestra la zona de estudio y áreas circundantes, resaltando elevaciones graduadas en color.

Para los fines florísticos del presente estudio se toma en cuenta los límites altitudinales de las selvas, que van desde el nivel del mar, con selvas bajas caducifolias, hasta las selvas altas perennifolias, entre los 1500 y 2000 m de altitud (Miranda y Hernández-X., 1963). Al sur y este se define por los límites políticos (Figs. 1 y 2).

La Selva Lacandona y sus tipos de vegetación (Fig. 2) son de los más ricos de México, con un total de 3400 especies de plantas vasculares enlistadas para la zona, lo cual representa un 18.9 % de la riqueza vegetal que se conoce del país (Martínez *et al.*, 1994). Posee la mayor representación de selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963) y también se encuentra selva alta o mediana subperennifolia, selva alta o mediana subcaducifolia, selva baja subperennifolia, sabanas, encinares, pinares, selva mediana o baja perennifolia, bosque caducifolio, palmares, tulares y carrizales (Martínez *et al.*, 1994).

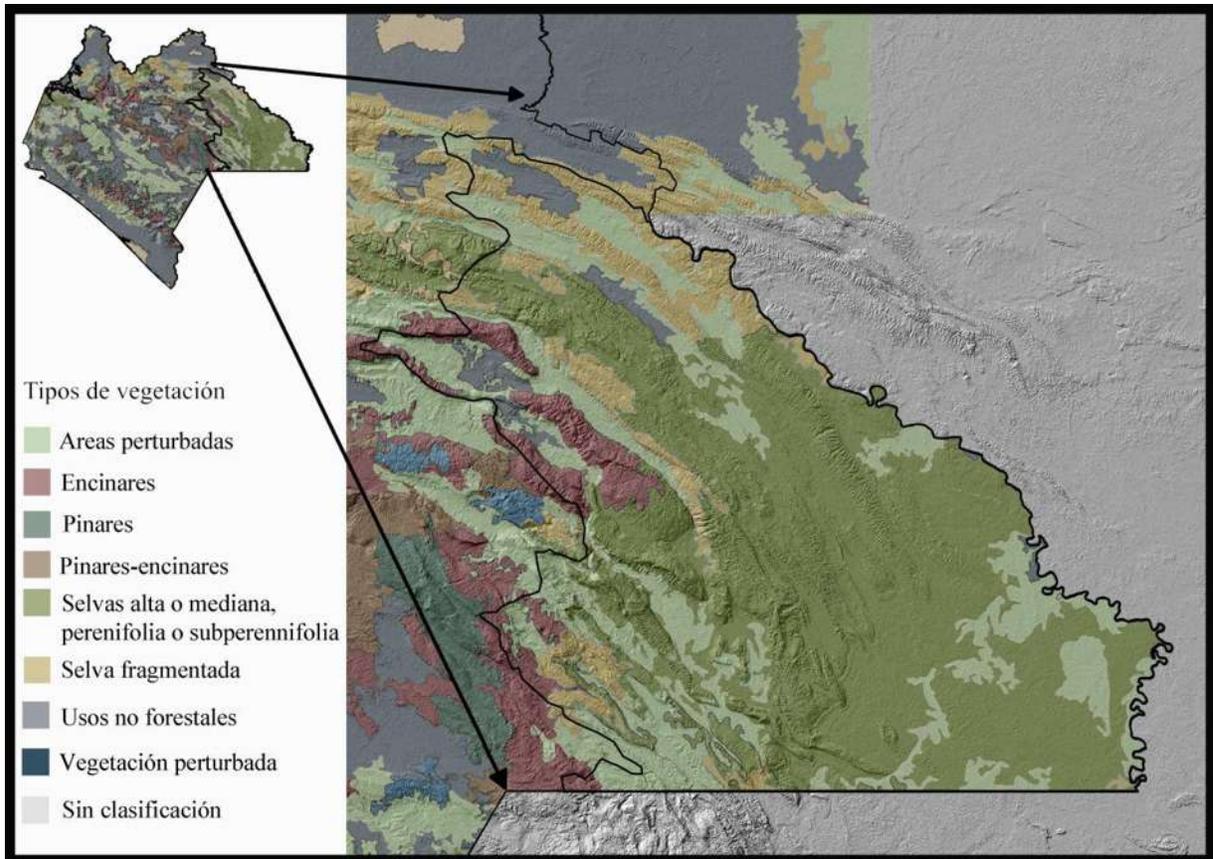


Fig. 2. Mapa que muestra la zona de estudio y áreas circundantes, resaltando tipos de vegetación.

En la Selva Lacandona los climas más comunes son el Af, Am y Aw. La precipitación se restringe a tres rangos: 1500 a 2000 mm en la parte oeste, 2000 a 2500 mm en una gran franja del centro, y la mayor, de 2500 a 4000 mm hacia la parte norte y noreste. Los suelos más abundantes son el litosol y la rendzina, aunque también se pueden encontrar de forma menos frecuente el regosol, y el vertisol (INEGI, 2015).

1.2 EL GÉNERO *Piper* L.,

Las especies de *Piper* han sido objeto de numerosas clasificaciones, a menudo anidadas en diferentes géneros, como lo hizo Carl Sigismund Kunth en su trabajo titulado, *Bemerkungen die Familie der Piperaceen* (1839). Posteriormente Friedrich Anton Wilhelm Miquel adaptó la clasificación de Kunth en *Systema Piperacearum* (1843-1844). Los géneros

antes considerados por Miquel y Kunth fueron agrupados dentro de *Piper* por Casimir de Candolle, quien ha realizado uno de los trabajos más completos en *Prodromus* (1869), publicación editada por su padre, Alphonso de Candolle. Casimir de Candolle realiza una clave para el género en su totalidad, *Piperacearum Clavis Analytica* (1923) la cual fue publicada póstumamente.

Como se mencionó antes, *Piper* ha sido objeto de numerosas clasificaciones, pero también muchas especies, se han publicado sin mencionar su posición seccional en el género. Sin embargo, análisis filogenéticos con datos moleculares de las regiones ITS y *psbJ-petA* fueron realizados por Jaramillo *et al.* (2008), quienes reconocen ocho clados en América tropical: *Enckea*, *Macrostachys*, *Ottonia*, *Piper cinereum* - *Piper sanctum*, *Peltobryon*, *Pothomorphe*, *Radula* y *Schilleria*. Los clados mencionados, de acuerdo con Jaramillo *et al.* (2008), corresponden con la clasificación de Miquel (1843-1844) y de Candolle (1869, 1923).

Luego de la generación de botánicos del siglo XIX, se han publicado numerosas revisiones taxonómicas, en las que se incluyen especies de *Piper* de México (p. ej. Trelease 1921, 1935; Bornstein, 1989; Tebbs, 1989, 1990, 1993). Numerosas especies mexicanas de *Piper*, también se encuentran en floras regionales realizadas para Centroamérica y Sudamérica: Norte de Sudamérica (Trelease y Yuncker, 1950), Guatemala (Standley y Steyermark, 1952), Argentina, Bolivia y Chile (Yuncker, 1953), Costa Rica (Burger, 1971), Brasil (Yuncker, 1972, 1973), Venezuela (Steyermark, 1984), Nicaragua (Callejas, 2001), Cuba (Saralegui-Boza, 2004) y Honduras (Bornstein y Coe, 2007).

Piper es considerado como uno de los géneros con mayor riqueza de especies entre las Angiospermas (Frodin, 2004). Según The Plant List (2013), consta de 4226 nombres publicados, sin embargo, se estima que el género contiene alrededor de 2000 especies válidas (Quijano-Abril *et al.*, 2006). Conforme se profundiza en el estudio del género, se hace patente el hecho de que hay una cantidad desmesurada de nombres. Varios especialistas consideran las siguientes causas al respecto: “the flowers are small and the vegetative and floral morphology is uniform throughout the genus” (Burger, 1972); “species descriptions have often been based on insignificant characters of little taxonomic value, or on fragmentary material often lacking flowers or fruits esencial for identification” (Bornstein, 1989); “generic splitting in *Piper* has been done without adequate knowledge of character-distribution, consequently, homoplasy in

the genus has often been ignored” (Callejas, 1990). En los tratamientos más modernos se observa la tendencia a la reducción de nombres a sinonimia, (p. ej. Standley y Steyermark, 1952; Burguer, 1971; Tebbs, 1989, 1993; Bornstein, 1989). Sin embargo, para esclarecer el estatus nomenclatural y taxonómico en *Piper* es necesario la revisión de tipos y nombres reducidos a sinonimia en estudios anteriores. En algunos casos será necesaria la colecta de ejemplares en campo, así como la revisión y comparación de los caracteres de las especies a lo largo de toda su área de distribución.

La distinción de especies en *Piper* requiere de la comparación de la forma, tamaño y estructura de prófilos, inflorescencias y frutos. Sin embargo, el resto de caracteres vegetativos suele ser también bastante útil. Existen casos particulares donde se pueden identificar especies por su hábito y la forma y tamaño de las hojas, (p. ej. sufrútice monopódico o escasamente ramificado, hojas peltadas ampliamente ovadas a orbiculares, membranáceas (p. ej. *Piper peltatum* L. y *P. umbellatum* L.). En ocasiones, características únicas facilitan la identificación, (p. ej. el margen ciliado en hojas de *P. marginatum* Jacq.). En varias especies, la comparación de los caracteres reproductivos se debe acompañar con las glándulas, indumento o lenticelas. Sin embargo, hay características que pasan desapercibidas a simple vista, o que han sido modificadas por el proceso de colecta y secado, como cambios de coloración, o ennegrecimiento de las glándulas, por lo cual es preferible revisar varios ejemplares, y hacer uso de microscopio. Algunas especies pueden presentar diferentes densidades de su indumento, o glándulas (p. ej. *P. amalago* L., *P. sancti-felicis* Trel.), haciendo confusa su circunscripción. Un claro ejemplo de eso es *P. hispidum* Sw., para la cual se han reducido a sinonimia 58 nombres (Tebbs, 1993). Por otro lado, la variación dentro de una especie ha servido para proponer categorías infra específicas, por ejemplo: la definición de las dos subespecies de *P. arboreum* Aubl., donde se identifican diferencias morfológicas y de especificidad de hábitat (Tebbs, 1989).

1.3 CONCEPTO DE ESPECIE

Debido al carácter taxonómico de este trabajo, se considera la aplicación del concepto morfológico, por ser un concepto simplificado que permite distinguir especies. En este estudio se aplica el concepto tipológico o morfológico de Mayr (1991):

“Una especie tipológica es una entidad que se diferencia de otras especies por características diagnósticas constantes”.

Entre las razones que motivan seleccionar este "concepto morfológico de especie" se encuentra la enorme cantidad de especies existentes y el desconocimiento de la variación morfológica intraespecífica, así como la ausencia de evidencia de cruzas fértiles entre diferentes morfos. Una revisión exhaustiva de la plasticidad de las características morfológicas en cada especie e investigación en biología reproductiva posibilitaría considerar a las especies de *Piper* con un concepto de especie más sofisticado. De forma similar al criterio tomado en este estudio, el "concepto morfológico de especie" ha sido utilizado recientemente en la taxonomía de *Peperomia* L., otro género de la familia Piperaceae, por Samain (2011), argumentándose que:

“The species concept in *Peperomia* is quite narrow and intraspecific variation has not been investigated. This narrow concept of morphospecies hinders research within the genus, as it is very difficult to get familiar with such a large number of (sometimes highly similar) species within a relatively short period of time. The large species number is the direct reason for maintaining the morphological species concept, as a different and perhaps more convenient concept could only be introduced after a review of the whole genus or of at least a well-delineated group within the genus, such as a subgenus”.

Con base en la información anterior, en este trabajo se reconocen especies mediante morfología, utilizando características diagnósticas, es decir, características particulares que ayudan a diferenciar un grupo de individuos de otro.

2. OBJETIVOS

Objetivo general.

Describir las especies de *Piper* en la región de la Selva Lacandona, en el estado de Chiapas, México.

Objetivos particulares.

- Cuantificar la riqueza las especies de *Piper* en la región de la Selva Lacandona de Chiapas.
- Describir las especies y definir sus caracteres diagnósticos, además de proporcionar información sobre tipos nomenclaturales, hábitat y fenología.
- Indicar la distribución de cada especie en la zona de estudio.
- Proporcionar una clave para la identificación de las especies.
- Resaltar caracteres dignósticos mediante ilustraciones y fotografías de microscopio.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinaron los ejemplares de *Piper* colectados para el proyecto Flora Mesoamericana, que constan de 536 colectas, y otros 129 ejemplares que ya se encontraban montados e incluidos en la colección; todos ellos en el Herbario Nacional de México (MEXU). Otras colectas examinadas fueron del herbario IEB del Instituto de Ecología A.C. – Centro Regional del Bajío con 35 ejemplares. Del material mencionado se identificaron 26 especies y dos subespecies. Para asegurar la correcta aplicación de los nombres, se revisaron colecciones de tipos nomenclaturales en los herbarios: Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlín, Alemania (B); Natural History Museum of Denmark, Copenhagen, Dinamarca (C); Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Ginebra, Suiza (G & G-DC) y Muséum National d'Histoire Naturelle, París Francia (P).

En los herbarios europeos se examinaron 89 tipos nomenclaturales designados por autores importantes como Kunth (B y P), Miquel (G, G-DC), De Candolle (C, G, G-DC) y Trelease (P), los cuales se citan con un signo de admiración a lo largo de texto y pertenecen tanto a las especies reconocidas como a los binomios reducidos a sinonimia. Se revisaron también tipos pertenecientes a especies cercanamente relacionadas obtenidos de imágenes digitalizadas de alta resolución, de numerosos herbarios del mundo, en su mayoría a través de JSTOR (www.Jstor.org) y algunos por solicitud por correo electrónico, a los curadores; dicho material se cita con la leyenda “foto!” para diferenciarlo del material examinado en herbario.

El material herborizado se analizó con los estereoscopios disponibles en los herbarios, con el fin de observar características tanto vegetativas como reproductivas de las plantas. Las estructuras florales se estudiaron después de su rehidratación y disección. Se tomaron fotografías de perfiles, márgenes peciolares, brácteas y frutos, en el Institut für Botanik Technische Universität Dresden, Alemania (TU Dresden) mediante una cámara Olympus DP71 (Olympus Corporation, Tokyo, Japan), instalada en el microscopio estereoscópico Olympus SZX9 (Olympus Corporation, Tokyo, Japan).

Se aislaron fragmentos de tallo, hoja, y espigas en flor o fruto, de ejemplares no montados del herbario nacional MEXU. El material aislado se montó seco en platos de aluminio previamente cubiertos por adhesivo conductivo de carbón. El material montado se

cubrió con 20 nanómetros de oro en bajo vacío. La observación y toma de fotografías se realizó en el microscopio electrónico Hitachi S-4800 SEM (Hitachi High Technologies Corp., Tokyo, Japan, proporcionado por el Institut für Botanik Technische Universität Dresden (TU Dresden, Alemania).

La revisión de descripciones originales de cada especie se realizó a través de revistas disponibles en línea como BioOne (www.bioone.org), JSTOR y sitios especializados en literatura botánica antigua, como Botanicus (www.botanicus.org) y Biodiversity Heritage Library (www.biodiversitylibrary.org). Además, se consultaron las bibliotecas del Instituto de Ecología-Centro Regional del Bajío (IEB), la biblioteca del Herbario de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), y la biblioteca del Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.

Se utilizaron las claves de Candolle (1869), Standley y Steyermark (1952), Bosrnstein (1989), Tebbs (1989, 1990, 1993) para determinar las especies. Se realizó un viaje de colecta durante 20 días en el mes de octubre 2015. Se elaboraron las descripciones morfológicas usando un orden de desarrollo e ilustraciones en tinta china, ilustraciones tipo o alguna ilustración histórica disponible. Se incluyen láminas mostrando los caracteres diagnósticos. Se proporcionan los datos de fenología, y hábitat tomados de la información de las colectas, así como mapas de distribución.

Los mapas se elaboraron en el programa Quantum GIS 2.6.1 con capas vectoriales y ráster descargadas del portal de INEGI (www.inegi.org.mx). Para mapas con relieve se incluyó un modelo un modelo digital de elevación obtenido de la página de ASTER Global Digital Elevation Model (ASTER GDEM), (<http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp>), proporcionada por colaboración de “The Ministry of Economy, Trade and Industry of Japan” (METI) y la National Aeronautics and Space Administration (NASA). Se elaboró una clave dicotómica para la identificación de especies tomando en cuenta sus características distintivas.

4. RESULTADOS

En el presente trabajo se describen 26 especies y dos subespecies. Como producto del trabajo de campo se realizaron 102 colectas pertenecientes a 21 especies. Se colectaron especies insuficientemente representadas en el material de herbario (*P. amalago* L., *P. teapense* C. DC., *P. veraguense* C. DC. y *P. phytolaccifolium* Opiz). en zonas poco exploradas para *Piper* durante el proyecto para la Flora Mesoamericana: Arroyo Delicias, Alrededores de laguna Oaxaca, Nuevo Veracruz, vértice Chixoy (municipio de Benemérito de las Américas); zona entre los poblados Jerusalén y Guadalupe Tepeyac (municipio de Las Margaritas); Chajul, Laguna Miramar, Yaxchilán y la zona entre los poblados San Quintín y La Sultana (municipio de Ocosingo). Se descubrieron dos especies de la que no había registro para el área de estudio: *P. neesianum* C. DC., colectada en la zona arqueológica de Yaxchilán y en Laguna Miramar (*M. Ramírez & A. Paizanni 619, 691 y 700*), y *P. obliquum* Ruiz & Pav., que fue encontrada en Chajul, (*M. A. Hernández-Ruedas & G. Gamangapé s. n.*). A continuación se presentan la lista de especies que se distribuyen en la región de estudio y los tipos que se revisaron (Tabla 1).

Tabla 1 Listado de especies mostrando el material tipo y el herbario correspondiente.

Espece o subespece	Tipo y Herbario
1. <i>Piper aduncum</i> L.	Lámina en Plumier <i>Descr. Pl. Amér.</i> , 58, t. 77!, 1693.
2. <i>P. aequale</i> Vahl.	Holotipo: C!; isotipos: P!, BM foto!
3. <i>P. amalago</i> L.	Lámina en Sloane, <i>Voy. Jamaica</i> , 1:134, t. 87. F. 1!, 1707
4. <i>P. arboreum</i> Aubl.	Lámina en <i>Hist. Pl. Guiane</i> 1: 23, tab. 88 f. 1, 1775.
<i>P. arboreum</i> subsp. <i>arboreum</i> (Jacq.) Tebbs	Lectotipo: W! Foto
<i>P. arboreum</i> subsp. <i>tuberculatum</i> (Jacq.) Tebbs	Lectotipo: W! Foto
5. <i>P. auritum</i> Kunth	Holotipo: P!, isotipo P!
6. <i>P. commutatum</i> Steud.	Holotipo: HAL foto!
7. <i>P. curvatipes</i> Trel.	Holotipo: ILL foto!, isotipo: F foto!
8. <i>P. flavidum</i> C. DC.	Holotipo: G-DC!
9. <i>P. jacquemontianum</i> Kunth	Holotipo: B!
10. <i>P. lapathifolium</i> (Kunth) Steud.	Holotipo: P!

11. <i>P. marginatum</i> Jacq.	Lámina en <i>Descr Pl. Amér.</i> 59, t 76, 1693
12. <i>P. neesianum</i> C. DC.	Holotipo: LE foto!; isotipos: G!, H foto!
13. <i>P. obliquum</i> Ruiz & Pav.	Holotipo: P!; isotipos: BM foto!, F foto!
14. <i>P. peltatum</i> L.	Lámina en Plumier, 1693 <i>Descr. Pl. Amér.</i> , 56, t. 74!
15. <i>P. phytolaccifolium</i> Opiz	Holotipo: PR foto!, isotipo: W foto!
16. <i>P. pseudofuligineum</i> C. DC.	Holotipo: C!, Fragmento: G!
17. <i>P. psilorhachis</i> C. DC.	Holotipo: G-DC!
18. <i>P. sancti-felicis</i> Trel.	Holotipo: US foto!
19. <i>P. schiedeianum</i> Steud.	Holotipo: BM foto!
20. <i>P. teapense</i> C. DC.	Holotipo: G!
21. <i>P. tuerckheimii</i> C. DC.	Holotipo: US foto!
22. <i>P. uhdei</i> C. DC.	Holotipo: G-DC!, F foto!
23. <i>P. umbellatum</i> L.	Lámina en Plumier, 1693. <i>Descr. Pl. Amér.</i> , 55: t. 73!
24. <i>P. umbricola</i> C. DC.	Holotipo: G!
25. <i>P. veraguense</i> C. DC.	Holotipo: G!
26. <i>P. yucatanense</i> C. DC.	Holotipo: G!

4.1 MORFOLOGÍA Y VARIACIÓN DEL GÉNERO *PIPER* L.

4.1.1 Hábito

Plantas perennes, monopódicas (fig. 3 A) a profusamente ramificadas, mayormente arbustos de entre 3 a 5 m, erectos, ocasionalmente escandentes. A veces plantas arborescentes de 5 a 10 m (p. ej. *P. aduncum* L. Fig. 3 C); sufrútices de 1 a 4 m (p. ej. *P. yucatanense* C. DC. Fig. 3 B), ocasionalmente escandentes, excepcionalmente postrados (p. ej. *P. guazacapanense* Trel. & Standl.); hierbas perennes de 0.3 a 1 m (p. ej. *P. tuerckheimii* C. DC. Fig. 3A); algunas veces escandentes o trepadoras mediante raíces adventicias (p. ej. *P. xanthostachyum* C. DC.). La mayoría terrestres, excepcionalmente epífitas (p. ej. *P. imberbe* Trel. & Standley y *P. perbreviceale* Yuncker).

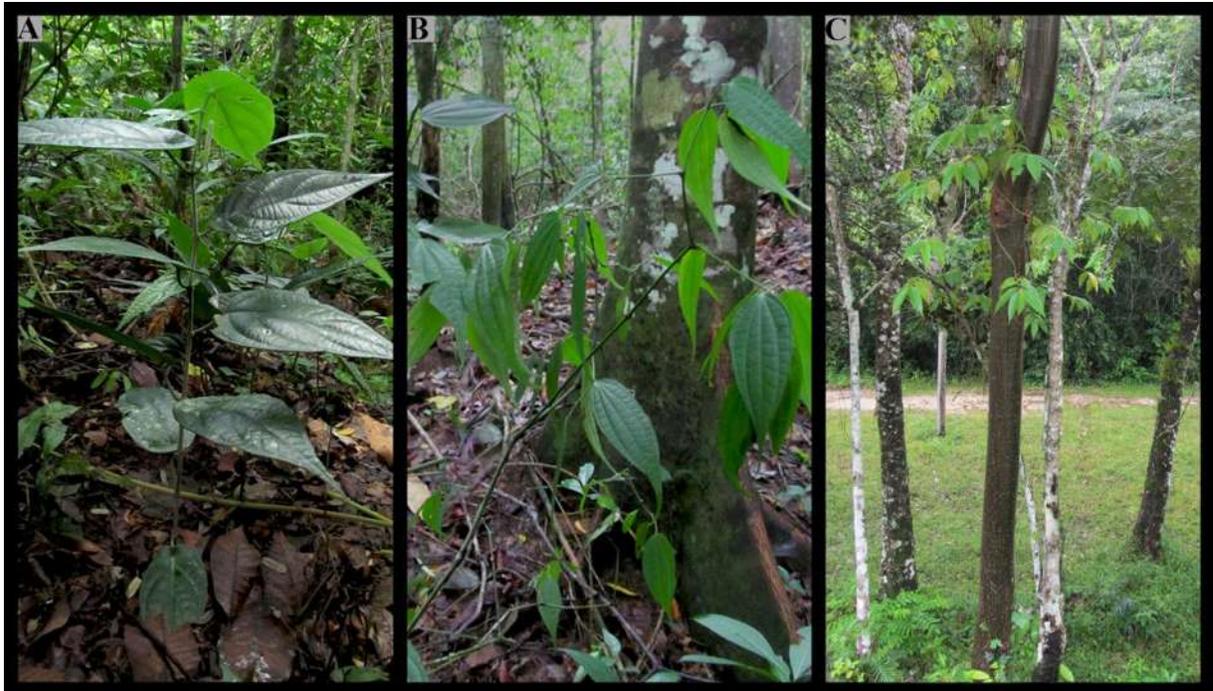


Fig. 3. Tres tipos de hábito presentes en *Piper*: hierba perenne (monopódica) *Piper tuerckheimii* C. DC. (A); sufrútice, *P. yucatanense* C. DC. (B); planta arborescente *P. aduncum* L. (C).

4.1.2 Tallos

Teretes, a veces geniculados, siempre con nudos ensanchados, llegando a engrosar de 1/10 a 1/3 más que el ancho del internodo. Los más jóvenes verdes, herbáceos y tornándose grisáceos (p. ej. *Piper lapathifolium* (Kunth) Steud. Fig. 4 E), excepcionalmente corchosos con la edad (p. ej. *P. neesianum* C. DC. Fig. 4 C). A menudo canaliculados al secar (p. ej. *P. peltatum* L. Fig. 4 A). Glabros o indumentados, a veces con lenticelas que pueden ser comprimidas, redondas (p. ej. *P. curvatipes* Trel., *P. psilorhachis* C. DC. Fig. 4 D y F) o prominentes como tubérculos. Presentan algunas veces raíces adventicias, sobre todo cuando la planta está muy cerca del agua, o en casos de plantas trepadoras. En cuanto a su indumento, es común encontrar tallos glabros (p. ej. *P. peltatum* L., *P. curvatipes* Trel. y *P. psilorhachis* C. DC.; Figs. 4 A, D y F) al igual que con diferentes tipos de indumento: pubérulos con tricomas curvos (p. ej. *P. stipulaceum* Opiz, Fig. 4 B), hirsutos o hirsútulos.



Fig. 4. Indumento y aspecto de los tallos de *Piper peltatum* L. (A) *P. stipulaceum* Opiz (B), *P. neesianum* C. DC. (C), *P. curvatipes* C. DC. (D), *P. lapathifolium* (Kunth) Steud. (E), *P. psilorhachis* C. DC. (F).

4.1.3 Prófidos

Estructuras laminares, que albergan un tallo, una hoja, y en su caso una inflorescencia en desarrollo. Los prófidos varían en su tamaño, (milímetros, hasta varios centímetros); en cuanto a su indumento, pueden ser glabros (p. ej. *P. commutatum* Steud., *P. psilorhachis* C. DC., Fig. 5 C y F), o indumentados. Los prófidos también se distinguen por la densidad y locación de los tricomas, pubérulos en toda su superficie (p. ej. *P. stipulaceum* Opiz Fig. 5 E), indumentados sobre todo hacia la parte dorsal (p. ej. *P. hispidum* Sw. Fig. 5 A), además pueden ser membranáceos (p. ej. *P. aduncum* L. Fig. 5 B) o rígidos (*P. commutatum* Steud., *P. brachypus* Trel. Fig. 5 C y D). En los prófidos también se encuentran glándulas pelúcidas de diferentes colores. Hay especies en las que esta estructura se encuentra reducida, y su función de protección a nuevos brotes se cumple mediante peciolos acanalados, con márgenes peciolares alados. Los prófidos son importantes desde el punto de vista taxonómico ya que sus características permiten reconocer fácilmente algunas especies.

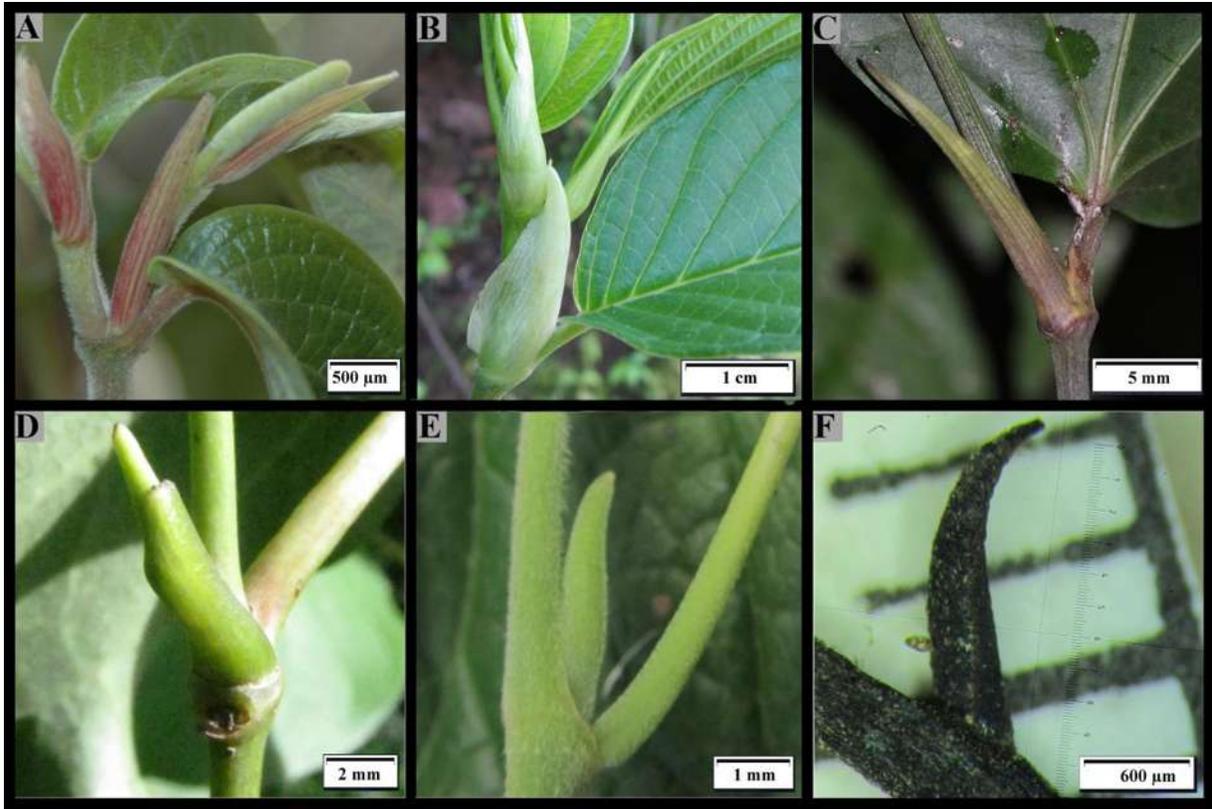


Fig. 5. Ejemplos de prófilos: *Piper hispidum* Sw. (A), *P. aduncum* L. (B), *P. commutatum* Steud. (C), *P. brachypus* Trel. (D), *P. stipulaceum* Opiz (E), *P. psilorhachis* C. DC. (F).

4.1.4 Márgenes peciolares

Hacia la base del peciolo se puede encontrar una estructura laminar, su posición recuerda la de una estípula, pero en contraste, esta se continúa claramente hacia el peciolo, a veces hasta dentro de la lámina foliar. El nombre de esta estructura varía de acuerdo a autores. Debido a su aspecto ha sido llamado “ligule-like structure” (Tebbs 1989) y “desarrollo estipular” (Callejas 2001). Entre especies su variación es notable, y es uno de los caracteres diagnósticos usados en esta tesis. Los márgenes peciolares se presentan en función de lo vaginado a acanalado que son los peciolos, lo cual a veces varía de acuerdo a ejes simpodiales en la misma planta, siendo más acanalados los peciolos de los monopodios, que los de los simpodios. Los márgenes peciolares pueden ser glabros, membranáceos y translúcidos (p. ej. *Piper flavidum* C. DC. Fig. 6 A), ciliada (p. ej. *P. umbricola* C. DC. Fig. 6 B), hirsuta (*P. hispidum* Sw. Fig. 6 C); a menudo se encuentran reducidos a una pequeña porción membranácea o terminal en el peciolo (p. ej. *P. schiedeanum* Steud. Fig. 6 D) o con tamaños

que varían entre 1 a 2 mm de largo (p. ej. *P. aduncum* L., *P. hispidum* Sw. Fig. 6 C), o igualando el tamaño del perfilo alcanzando los 20 mm (p. ej. *P. sancti-felicis* Trel. Fig. 6 F).

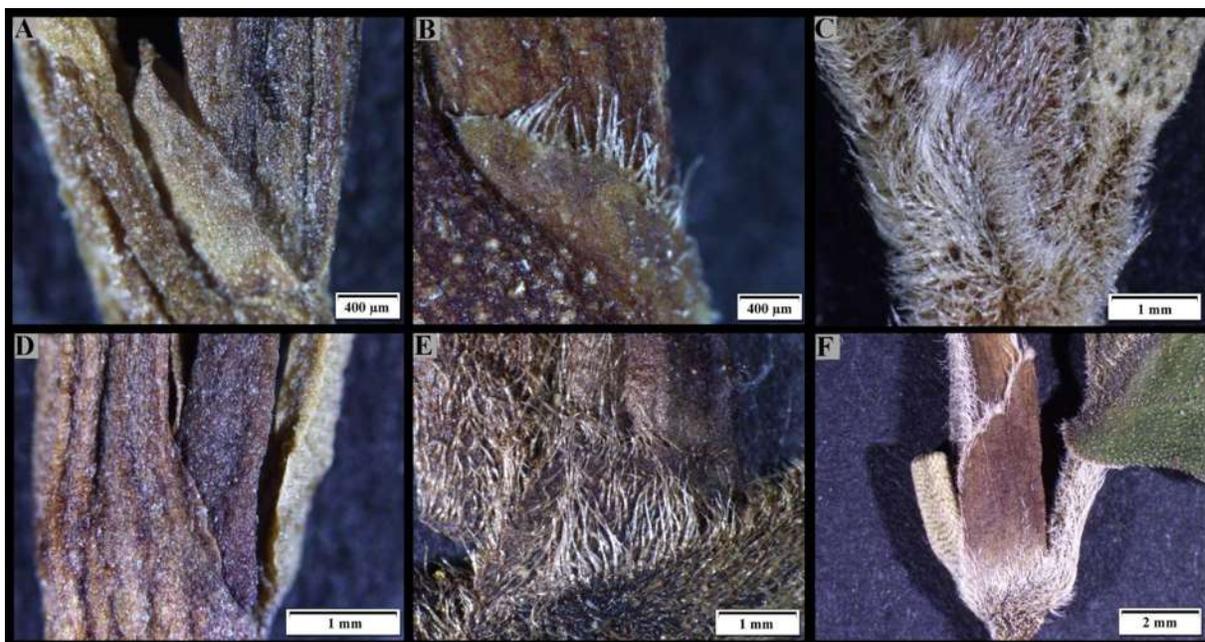


Fig. 6. Ejemplos de márgenes peciolares: *Piper flavidum* C. DC. (A); *P. umbricola* C. DC. (B); *P. hispidum* Sw. (C); *P. schiedeana* Steud. (D), *P. hostmannianum* (Miq.) C. DC. (E), *P. sancti-felicis* Trel. (F).

4.1.5 Hojas

Las hojas son simples, alternas, pecioladas, con margen entero; entre las formas más comunes se encuentran las lanceoladas (p. ej. *Piper amalago* L. Fig. 7 C), elípticas, rómbicas, ovadas, oblongas y orbiculares, excepcionalmente lineares (p. ej. *P. flavidum* C. DC.). La base foliar es por lo general inequilátera (p. ej. *P. teapense* C. DC. Fig. 7 B), con una variedad de formas que puede ir de obtusa a cordada. En numerosos casos, la variación foliar es amplia, a veces en la misma especie, e incluso en la misma planta (p. ej. *P. schiedeana* Steud.). Muchas especies de *Piper* presentan un marcado dimorfismo foliar, que se da en función de la posición respecto a los ejes simpodiales de la planta. Respecto a sus patrones de nervación en términos generales, se pueden distinguir dos grandes grupos de hojas: palmatinervias (p. ej. *P. umbellatum* L. Fig. 7 D) y pinnatinervias (*P. aduncum* L., *P. pseudofuliginum* C. DC. Fig. 7 B y F), aunque en ocasiones se encuentran estos dos patrones de forma combinada, con un

grupo de nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo, y al menos un par de nervaduras emergiendo de la nervadura central. Según observaciones de Bornstein (1989), la variación foliar está asociada a diferentes factores, como las condiciones climáticas, geográficas o debido a la exposición al sol, la edad de la planta, o la época del año.

4.1.6 Glándulas

Las glándulas pueden presentarse en diferentes estructuras de la planta, especialmente en hojas (p. ej. *Piper umbellatum* L. Fig. 8 D) y prófilos (*P. sancti-felicis* Trel. Fig. 8 A), a veces en los costados de frutos (p. ej. *P. umbricola* C. DC. Fig. 8 F). Hay glándulas pelúcidas incolores (p. ej. *P. tuerckheimii* C. DC. Fig. 8 E), pero también en diferentes colores como café, amarillas (p. ej. *P. hostmannianum* (Miq.) C. DC. Fig. 8 B) anaranjadas, rojas a negruzcas (p. ej. *P. umbellatum* L., *P. sp.* Fig. 8 D y C), grisáceas, o verde-amarillas (p. ej. *P. umbricola* C. DC. Fig. 8 F).



Fig. 7. Variación foliar en *Piper*: *Piper peltatum* L. (A), *P. teapense* C. DC. (B), *P. yucatanense* C. DC. (C), *P. schiedeana* Steud. (D).

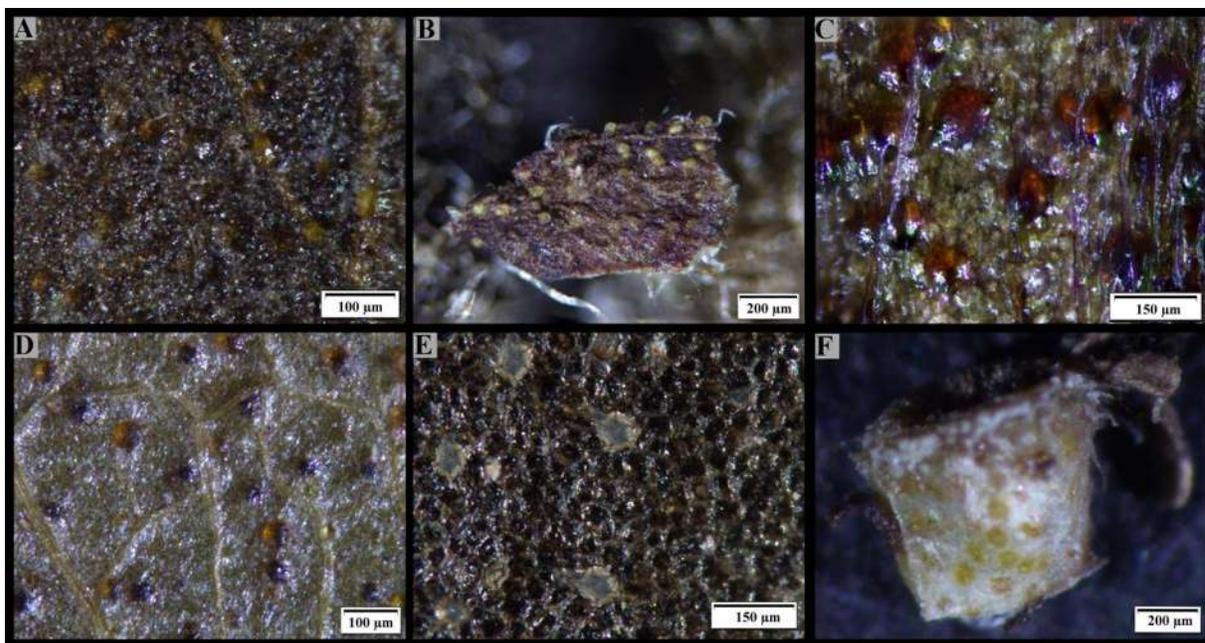


Fig. 8. Ejemplos de glándulas: En prófilos de *Piper sancti-felicis* Trel. (A), en márgenes peciolares de *P. aff. bredemeyerii* C. DC. (B), en peciolo de *Piper* sp. (una especie de Oaxaca), en hojas de *P. umbellatum* L. (D), en hojas de *P. tuerckheimii* C. DC. (E), en frutos de *P. umbricola* C. DC. (F).

4.1.7 Tricomas

Es bastante común encontrar algún tipo de indumento en al menos una estructura o superficie de las especies de *Piper*. Los tricomas generalmente son septados, la mayoría de ellos con un tamaño menor a 0.5 mm, aunque pueden ser simples, en tallos de *P. umbellatum* L. (Fig. 9 A), donde su tamaño es mucho menor, entre 20-30 µm, lo cual hace muy difícil verlos con un microscopio estereoscópico. Ejemplos característicos de tricomas son los del haz foliar de *P. sancti-felicis* Trel. (Fig. 9 B), los cuales son rígidos, erectos, y dirigidos hacia el ápice de la lámina, por lo que se describen como hispido-adpresos. Estas características confieren el carácter de áspero, con la edad de la hoja, o por el manejo en herbario, a menudo los tricomas de *P. sancti-felicis* Trel., se quiebran. Sin embargo, la base amplia de los tricomas queda a manera de escama, lo que le hace conservar dicha textura. Algunos tricomas confieren una textura aterciopelada como los del haz foliar de *P. auritum* Kunth; además, se consideran un importante carácter diagnóstico por su locación en el margen (Fig. 9 D). Otro ejemplo de tricomas marginales son los del prófido de margen de prófilos de *P. jacquemontianum* C. DC. (Fig. 9 C). Ejemplo de indumento en el fruto es *P. amalago* L., donde los tricomas son

septados, y varían en tamaño y densidad, siendo mayores y más densos en la base, y tornándose más pequeños y escasos hacia el ápice (Fig. 9 E). En esta especie, los tricomas presentan ceras al igual que en la superficie del fruto. En algunas especies, la superficie aparenta ser glabra, un ejemplo es *P. umbricola* C. DC., cuyo haz foliar es liso al tacto, pero en realidad tiene tricomas muy reducidos (Fig. 9 F). Dichos tricomas poseen una base extendida como una escama, mientras que el ápice es diminuto y se pierde con facilidad (glabrescentes).

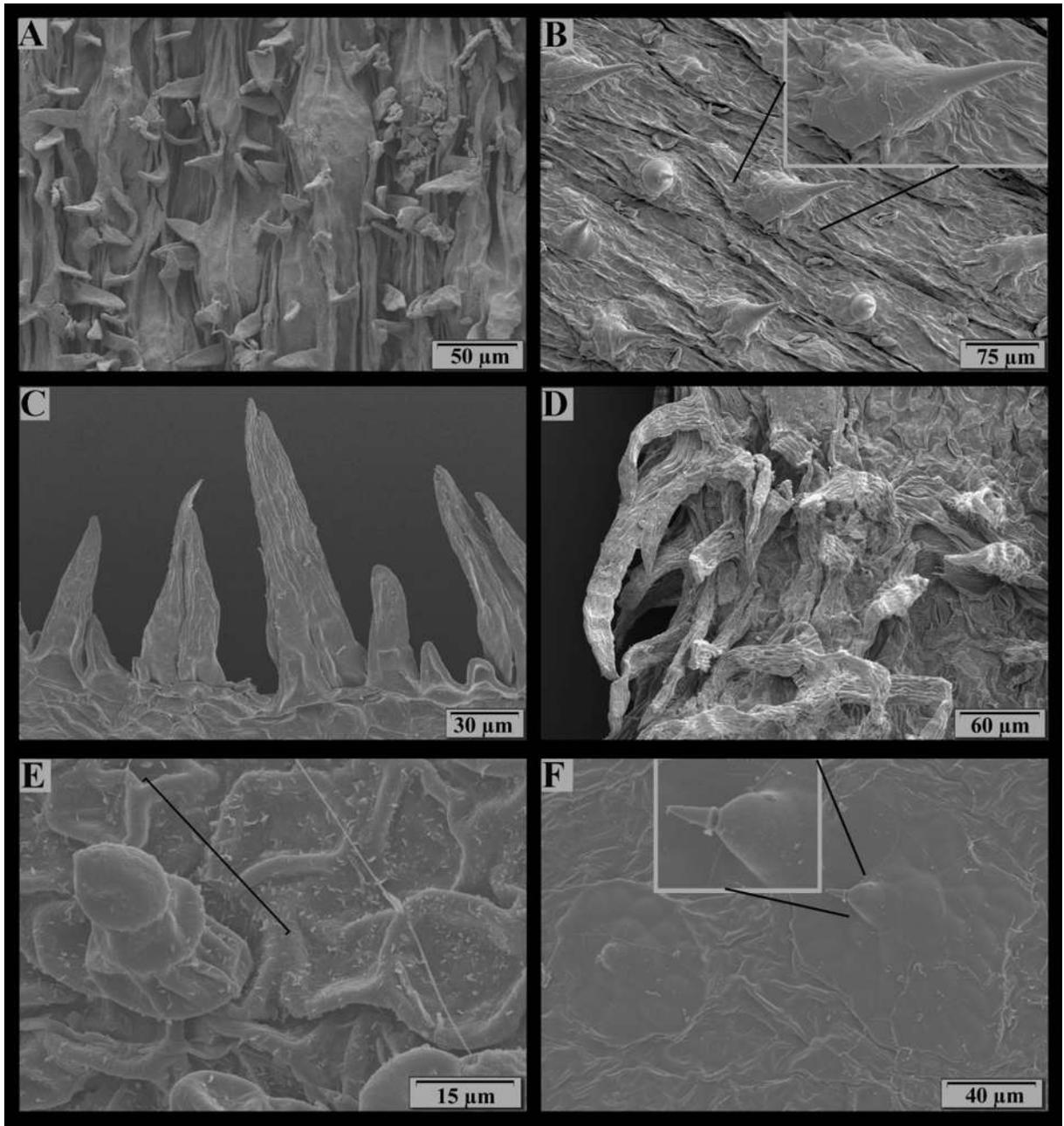


Fig. 9. Algunos tricomas en diferentes estructuras: Tallos de *Piper umbellatum* L. (A), haz foliar de *P. sancti-felicis* Trel. (B), margen de prófilos de *P. jacquemontianum* C. DC., margen foliar de *P. auritum* Kunth (D), frutos de *P. amalago* L. (E), haz foliar de *P. umbricola* C. DC. (F).

4.1.8 Inflorescencias

Estas estructuras pueden encontrarse solitarias y opuestas a las hojas (p. ej. *Piper tuerckheimii* C. DC. Fig. 10 E), o agrupadas en umbelas en las axilas de las hojas (p. ej. *P. umbellatum* L. Fig. 10 A). Se pueden distinguir dos tipos de inflorescencias: racimos (p. ej. *P. yucatanense* C. DC. Fig. 10 B) y espigas (p. ej. *P. arboreum* Aubl. sbsp. *tuberculatum* (Jacq.) Tebbs Fig. 10 D), la disposición de las flores puede ser laxa, dejando expuesto parcialmente al raquis, o de forma densa. El porte de las inflorescencias es distintivo en algunas especies, ya que pueden ser erectas (p. ej. *P. umbellatum* L. Fig. 10 A) o arqueadas (p. ej. *P. aduncum* L. Fig. 10 C), aunque también hay especies con inflorescencias muy cortas y más o menos globosas (p. ej. *P. nematanthera* C. DC.), o muy largas, llegando a los 70 cm (*P. obliquum* Ruiz & Pav.), en algunas ocasiones el porte de las inflorescencias cambia con la edad, como es el caso de *P. auritum* Kunth (Fig. 10 F), cuyas espigas van de péndulas a erectas cuando jóvenes, arqueadas en la antesis, tornándose péndulas en fruto.

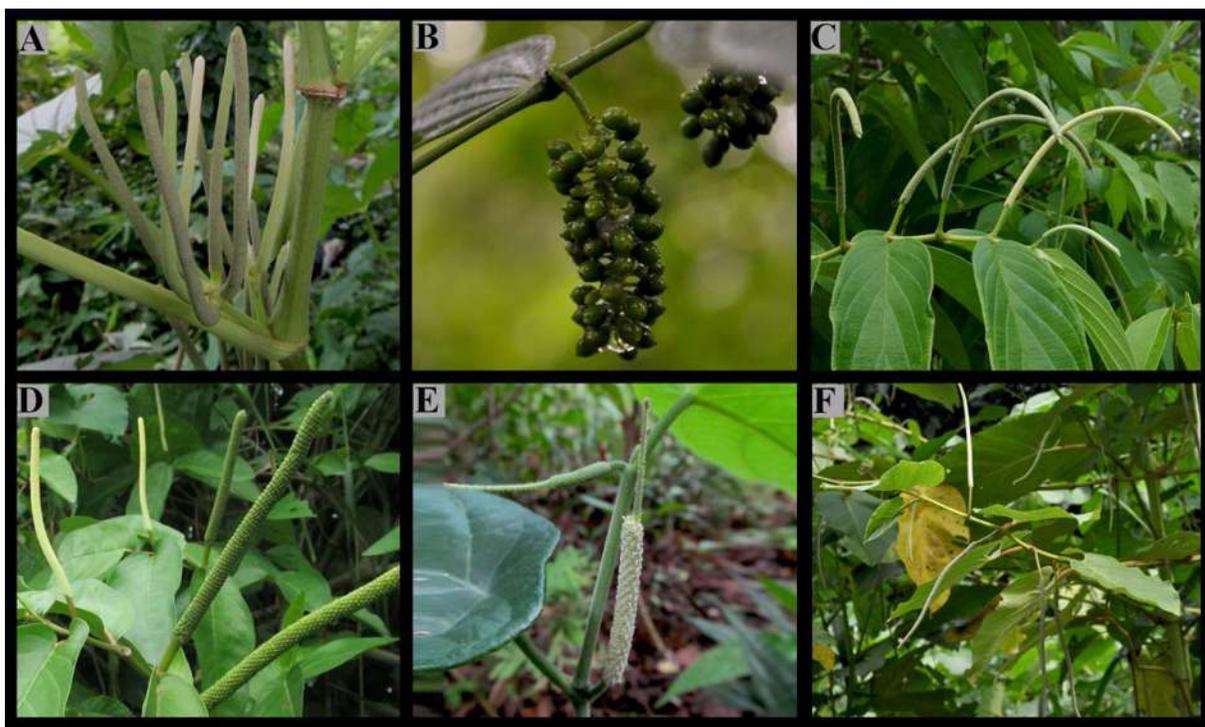


Fig. 10. Algunas inflorescencias: *Piper umbellatum* L. (A), *P. yucatanense* C. DC. (B), *P. aduncum* L. (C), *P. arboreum* Aubl. sbsp. *tuberculatum* (Jacq.) Tebbs (D), *P. tuerckheimii* C. DC. (E), *P. auritum* Kunth (F)

4.1.9 Flores

Las flores son perfectas, sin perianto, la mayoría sésiles, (p. ej. *Piper uhdei* C. DC. Fig. 11 A), algunas pediceladas (p. ej. *P. yucatanense* C. DC. Fig. 11 B), con 2 a 6 estambres, insertos en la base o parte media del ovario. Presentan una bráctea, normalmente de alrededor de 0.5 mm de ancho. En flores sésiles, las brácteas son usualmente triangulares (p. ej. *Piper auritum* Kunth Fig. 11 D) o redondas, con diferentes grados de indumento en el margen (detalle de indumento escaso en *P. uhdei* C. DC. Fig. 11 F) rara vez en la parte central. También pueden tener forma de media luna, a veces con una protuberancia en la parte interna (p. ej. *P. uhdei* C. DC. Fig. 11 F); en flores pediceladas, es común encontrar brácteas espatuladas (p. ej. *P. yucatanense* C. DC. Fig. 11 E). El ovario es súpero, con 3 a 5 estigmas sésiles (p. ej. *P. neesianum* C. DC. Fig. 11 C) o sobre un estilo cónico o elongado (p. ej. *P. phytolaccifolium* Opiz). Las anteras son ditecas, extrorsas, con dehiscencia longitudinal (p. ej. *P. flavidum* C. DC., *P. uhdei* C. DC. Fig. 12 A y B). Los granos de polen que se observaron tienen un lado convexo, con diminutas protuberancias agudas (p. ej. *P. neesianum* C. DC., *P. auritum* Kunth, Figs. 12 C y E); y el otro convexo, con protuberancias más grandes, (p. ej. *P. uhdei*, Figs. 12 C y D), la zona de apertura aparenta ser monoporada (p. ej. *P. uhdei*, Fig. 12 F).

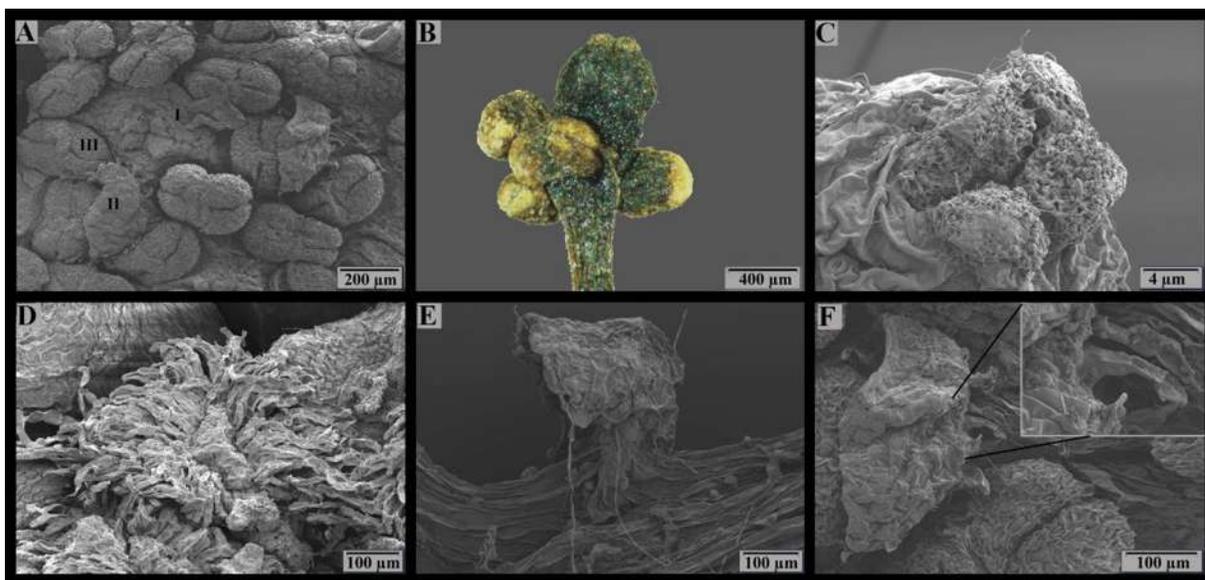


Fig. 11. Flores y algunas de sus estructuras: Flores en *P. uhdei* C. DC (A: ovario I, estambre II, bráctea III); flores en *P. yucatanense* C. DC. (B); estigmas en *P. neesianum* C. DC. (C); bráctea en *P. auritum* Kunth (D); bráctea en *P. yucatanense* C. DC. (E) bráctea en *P. uhdei* C. DC. (F).

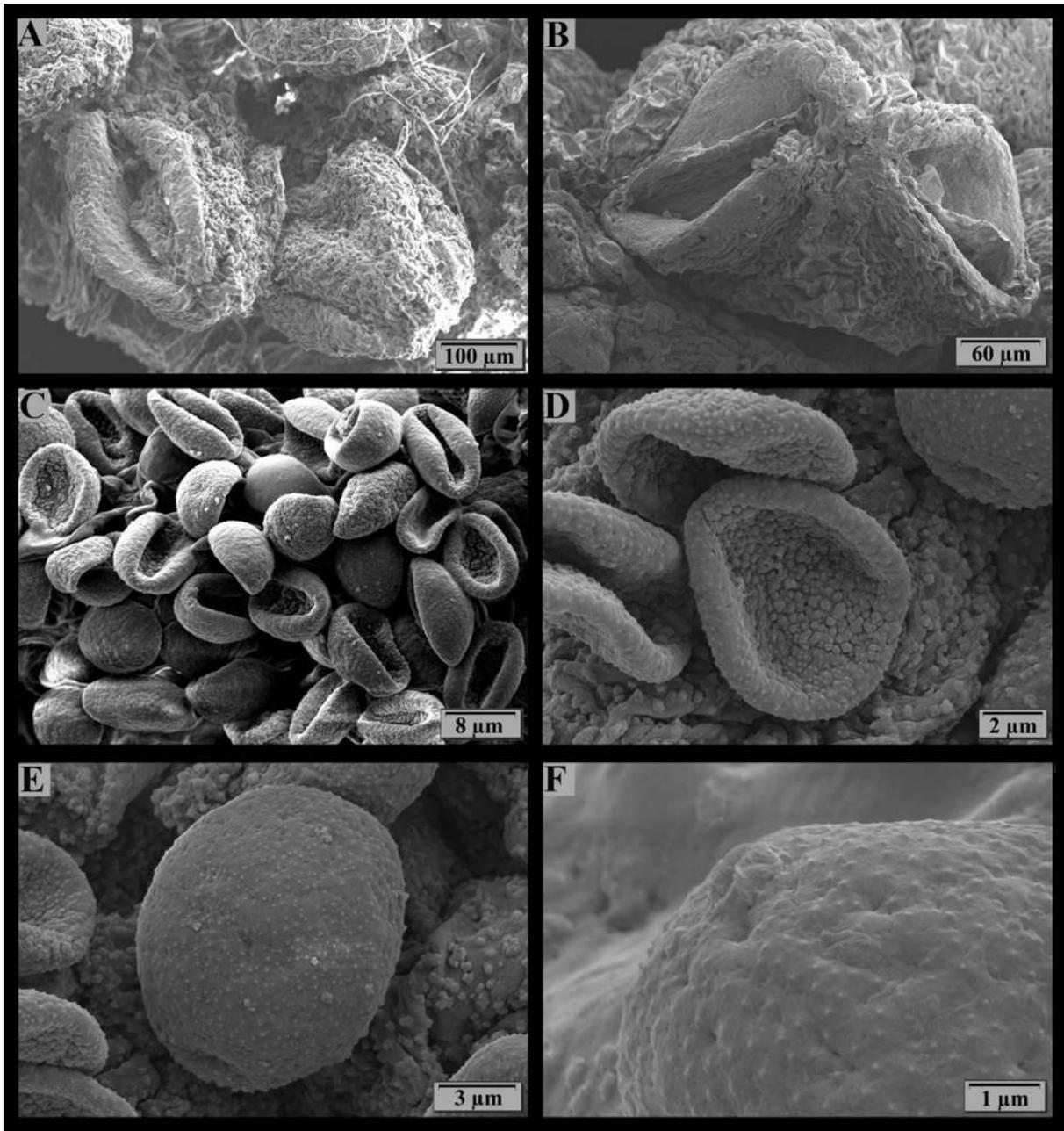


Fig. 12. Anteras y polen: Anteras, *Piper flavidum* C. DC. (A); anteras, *P. uhdei* C. DC. (B); granos de polen *P. neesianum* C. DC. (C); polen, vista ventral, *P. auritum* Kunth (D); polen, vista dorsal, *P. auritum* Kunth (E) zona de apertura del polen, *P. uhdei* C. DC. (F).

4.1.10 Frutos

Los frutos de *Piper* son drupas, y su forma, tamaño y estructura, constituyen caracteres definitivos para la distinción de especies. Los frutos pueden ser sésiles o pedicelados, globosos, subglobosos o comprimidos, obovados a obpiramidales; transversalmente redondos,

oblongos, o trígono (p. ej. *P. pseudofuligineum* C. DC. Fig. 13 D). Pueden tener un estilo persistente, y en algunas especies presentar una línea de transición entre éste y el ovario (p. ej. *P. stipulaceum* Opiz Fig. 13 B). Los frutos no estilosos pueden ser planos en su superficie apical, pero también presentar una depresión central (p. ej. *P. marginatum* Jacq. Fig. 13 E). En cuanto a su indumento y apariencia, pueden ser glabros y lustrosos (p. ej. *P. brachypus* Trel. Fig. 13 C); o indumentados con tricomas diminutos aparentando gránulos (p. ej. *P. mcvaughii* Bornst. Fig. 13 A), o densamente indumentados. Los tricomas de los frutos, a veces son de color amarillento (p. ej. *P. curvatipes* C. DC. Fig. 13 F), cafés al secar (*P. tuerckheimii* C. DC.), o rojizos (*P. unguiculatum* C. DC.).

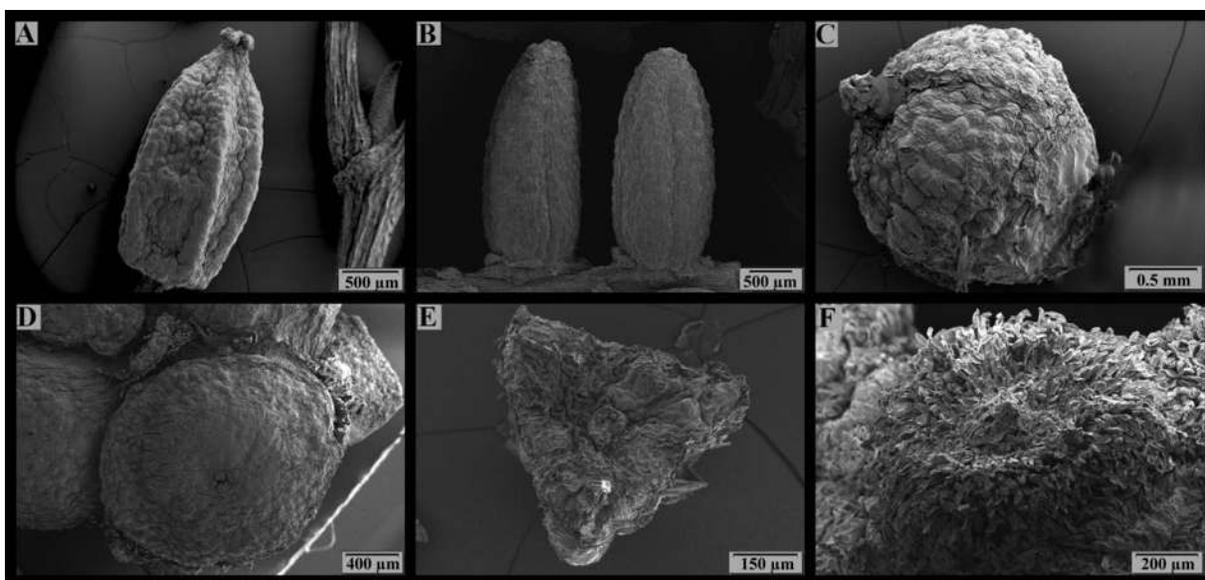


Fig. 13. Algunos frutos: *Piper mcvaughii* Bornst. (A); *P. stipulaceum* Opiz (B); *P. brachypus* Trel. (C); *P. pseudofuligineum* C. DC. (D); *P. marginatum* Jacq. (E); *P. curvatipes* C. DC. (F).

4.1.11 Ceras

Como producto de la exploración a nivel microscópico, se encontraron particularidades que podrían ser exclusivas a nivel específico, y debido a que no se han explorado en un número amplio de muestras, se proponen como “caracteres potenciales”. Entre ellas destaca la presencia de ceras, comúnmente se encuentran en tallos, prófilos, peciolos y frutos; aunque están de manera menos frecuente en la superficie de las hojas (p.ej. *Piper amalago* L.), y en la superficie de los tricomas (p. ej *P. tuerckheimii* C. DC.). Las formas en la que se acumulan las ceras es variable entre especies, pudiendo ser en placas verticales o grumos (fig 14 A), en

forma de placas agudas, a veces agrupadas como estrellas (Fig. 14 B), como formas irregulares alargadas (Fig. 14 C) o fimbriadas (Fig. 14 D).

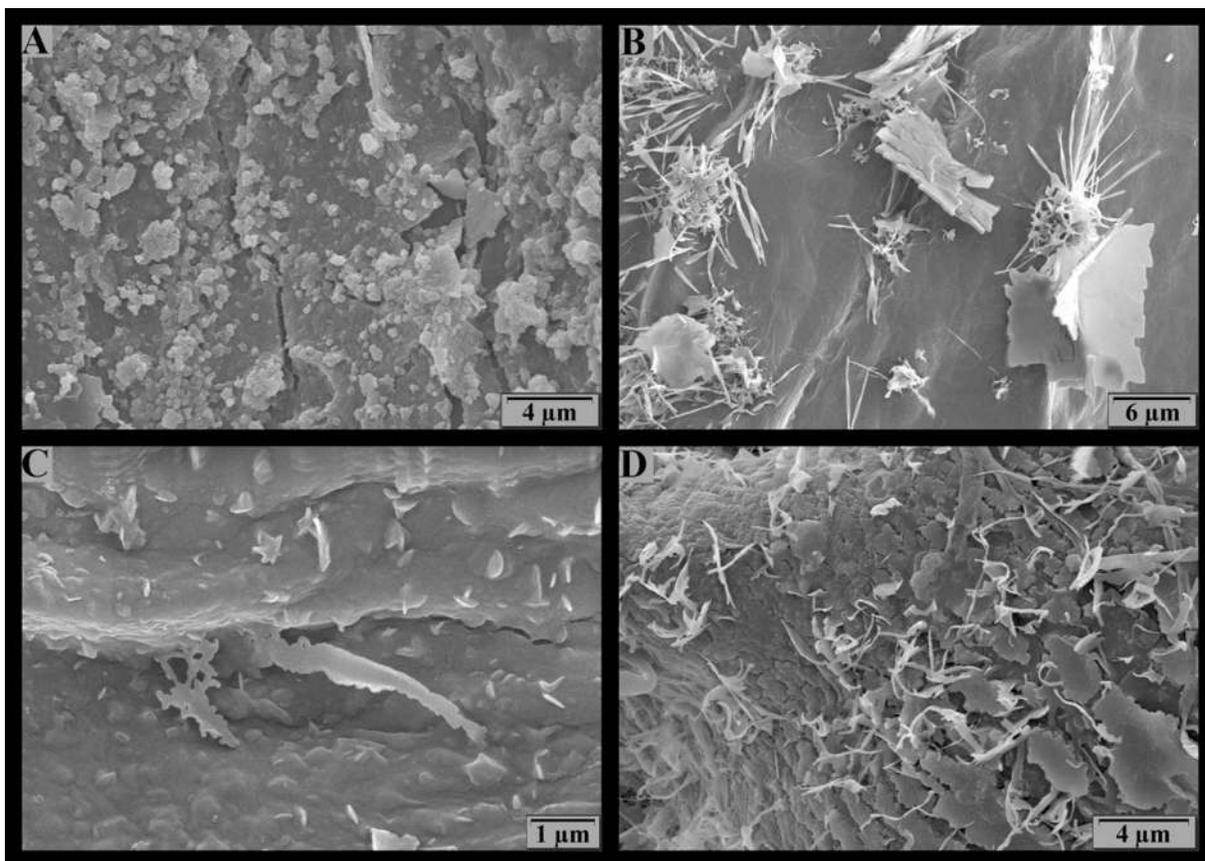


Fig. 14. Algunas ceras en diferentes estructuras: En tallos, *Piper lapathifolium* (Kunth) Steud. (A); en peciolo, *P. peltatum* L. (B); en peciolo, *P. marginatum* Jacq. (C); en prófilos, *P. schiedeana* Steud. (D).

4.2 CLAVE PARA IDENTIFICAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO *PIPER* EN LA SELVA LACANDONA DE CHIAPAS, MÉXICO.

- 1a Inflorescencias en las axilas de las hojas, en forma de umbelas, agrupando más de dos espigas..... 2
- 1b Inflorescencias opuestas a las hojas, en forma de espigas solitarias..... 3
- 2a Base foliar peltada..... *Piper peltatum*

2b Base foliar cordada.....	<i>P. umbellatum</i>
3a Flores y frutos pedicelados.....	4
3b Flores y frutos sésiles.....	5
4a Hojas membranáceas, no lustrosas, ampollosas de maduras a seniles, frutos elipsoides a ovoides.....	<i>P. yucatanense</i>
4b Hojas subcoriáceas, lustrosas, no ampollosas, frutos ovoides a globosos.....	<i>P. neesianum</i>
5a Flores y frutos laxamente agrupados.....	6
5b Flores y frutos densamente agrupados.....	8
6a Hojas ampliamente elípticas a ovado-lanceoladas u ovadas a orbiculares, glabras a hirsútulas; frutos pubérulos, estilo cónico.....	<i>P. amalago</i>
6b Hojas elípticas a elíptico-oblanceoladas o subovado-lanceoladas, glabras; frutos glabros, estilo no cónico.....	7
7a Frutos convexos, transversalmente romboides a elipsoides, 1 mm de largo, 2–3 mm de ancho.....	<i>P. uhdei</i>
7b Frutos oblongos, transversalmente redondos, 2–3 mm de largo, 1 mm de ancho.....	<i>P. psilorhachis</i>
8a Nervación palmada o combinada pinnada-palmada (con un grupo de nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo, y al menos un par de nervaduras emergiendo de la nervadura central).....	9
8b Nervación exclusivamente pinnada, no palmada o acródroma.....	13
9a Nervación exclusivamente palmada, no acródroma.....	10

- 9b** Nervación combinada pinnada-palmada (con un grupo de nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo, y al menos un par de nervaduras emergiendo de la nervadura central) **11**
- 10a** Prófilos de 7–30 mm de largo, frutos obovoides, transversalmente redondos a oblongos, frutos comúnmente con una depresión central, sin estilo cónico..... *P. commutatum*
- 10b** Prófilos de 3–5 mm de largo, frutos ovoides, transversalmente redondos, frutos sin una depresión central, con estilo cónico..... *P. amalago*
- 11a** Base foliar peltada o subpeltada..... *P. veraguense*
- 11b** Base foliar cordada a subcordada..... **12**
- 12a** Prófilos inmersos en la vaina del peciolo, margen foliar ciliado, inflorescencias arqueadas en todos los estadios..... *P. marginatum*
- 12b** Prófilos expuestos, margen foliar glabro, inflorescencias erectas en todos sus estadios, o ligeramente curvadas a péndulas..... *P. schiedeatum*
- 13a** Peciolos acanalados en toda su longitud, a veces con márgenes peciolares extendiéndose dentro de la lámina al menos 1 mm a partir del lóbulo mas distal..... **14**
- 13b** Peciolos no acanalados, o acanalados en no más de 3/4 de su longitud, márgenes peciolares no extendiéndose dentro de la lámina..... **16**
- 14a** Frutos trígonos, márgenes peciolares no extendiéndose dentro de la lámina..... *P. auritum*
- 14b** Frutos rómbicos a redondos u oblongos, márgenes peciolares extendiéndose dentro de la lámina al menos 1 mm a partir del lóbulo mas distal..... **15**
- 15a** Hojas ampliamente ovado a elípticas, espigas (2.5–) 3.3–3.7 (–4.1) cm de largo, erectas..... *P. lapathifolium*

15b Hojas lanceoladas, elíptico-ovadas a oblongas u oblongo-lanceoladas, espigas (6–) 7–10 (–13) cm de largo, erectas en sus primeros estadios, tornándose péndulas cuando presenta frutos.....	<i>P. arboreum</i>
16a Frutos transversalmente trígonos a trígono-redondos.....	17
16b Frutos transversalmente redondos a oblongos.....	22
17a Prófilos inmersos en la vaina del peciolo, margen foliar ciliado.....	<i>P. auritum</i>
17b Prófilos expuestos, margen foliar glabro o esparcidamente ciliado.....	18
18a Base foliar con un lóbulo amplexicaule, inflorescencias no más de 6 cm de largo.....	<i>P. teapense</i>
18b Base foliar sin un lóbulo amplexicaule, inflorescencias más de 6 cm de largo.....	19
19a Haz foliar indumentado.....	<i>P. pseudofuliginum</i>
19b Haz foliar glabro.....	20
20a Prófilos de hasta 10 mm de largo.....	<i>P. aequale</i>
20b Prófilos de más de 10 mm de largo.....	21
21a Base foliar peltada o subpeltada.....	<i>P. veraguense</i>
21b Base foliar cordada a subcordada.....	<i>P. schiedeanum</i>
22a Haz foliar indumentado.....	23
22a Haz foliar glabro, o con indumento restringido a las nervaduras.....	24
23a Márgenes peciolares 1–3 mm de largo, frutos sin glándulas anaranjado-pelúcidas en los costados, inflorescencias arqueadas.....	<i>P. aduncum</i>

23b Márgenes peciolares 3–16 mm de largo, frutos con glándulas anaranjado-pelúcidas en los costados, inflorescencias erectas.....	<i>P. sancti-felicis</i>
24a Frutos glabros.....	25
24b Frutos indumentados.....	27
25a Hojas entre 17–70 cm de largo, espigas mayores de 20 cm de largo.....	<i>P. obliquum</i>
25b Hojas entre 5–18.3 cm de largo, espigas menores de 10 cm de largo.....	26
26a Envés foliar glabro, prófilos glabros, no ciliados en el margen, fruto con estilo cónico, sin una depresión central.....	<i>P. phytolaccifolium</i>
26b Envés foliar indumentado en las nervaduras, prófilos indumentados en la parte dorsal y el margen, frutos sin estilo cónico, con una depresión central.....	<i>P. umbricola</i>
27a Base foliar peltada.....	<i>P. tuerckheimii</i>
27b Base foliar no peltada.....	28
28a Hojas linear-lanceoladas.....	<i>P. flavidum</i>
28b Hojas angosta a ampliamente elípticas, a veces elíptico-rómbicas o elíptico-oblongas.....	29
29a Prófilos indumentados, hojas ampollosas cuando maduras, espigas generalmente de más de 5 cm de largo.....	<i>P. jacquemontianum</i>
29b Prófilos glabros, hojas no ampollosas cuando maduras, espigas generalmente menores de 5 cm de largo.....	<i>P. curvatipes</i>

4.3. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

Piper aduncum L., en *Sp. Pl.* 1: 29, 1753. TIPO: Lámina 77! en Plumier *Descr. Pl. Amér.*, 58, t. 77, 1693; basada en una planta procedente de Santo Domingo.

= *Piper celtidifolium* Kunth, en *Nov. Gen. Sp.* 1: 50. 1816. TIPO: Venezuela, entre Caripe y Cumancoa, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P!, isotipo: P!)

= *P. velutinum* Kunth, en *Nov. Gen. Sp.* 1: 52, 1816. TIPO: América del Sur, sin fecha, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P!, isotipo: B!)

= *P. parvibracteatum* C. DC., en *Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg* 47: 110, 1905. TIPO: Brasil, sin fecha, *Ule 5858* (Holotipo: B!; isotipos: MG (foto!), NY (fragm.))

= *P. aduncum* var. *laevifolium* C. DC., en *Smithson. Misc. Collns.* 71(6): 8, 1920. TIPO: Panamá, Porto Bello, *Pittier 2438* (Holotipo: G-DC!, isotipo: US foto!)

= *P. aduncum* var. *sigualense* Trel., en *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 23: (5) 8, 1926. TIPO: Cuba, El Sigual, sin fecha, *Eggers 4654* (Holotipo: B!, isotipo: US foto!)

Arbustos o plantas arborescentes profusamente ramificadas, 2–5 (–10) m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 15) (1.5–) 3–4 (–7) cm, escasa a densamente hirsutos-hirsútulos (Fig. 17 A), inconspicuamente pálido punteados, verde pálido a amarillento al secar, glabrescentes, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 16 A) 13–25 mm de largo, pubescentes hacia la parte dorsal, ciliados. **Hojas** (Fig. 15) no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** 2–5 (–8) mm de largo, vaginados, acanalados hasta 1/4 de su longitud, escasa a densamente hirsútulos; **márgenes peciolares** (Fig. 16 B) 1–2 (–4) mm de largo, extendiéndose 1–2 mm, glabros a escasamente hirsútulos, ciliados, membranáceos, ligeramente translúcidos, café claro al secar; **lámina** 10–20 cm de largo, (3–) 5–8 (–9) cm de ancho, elíptico-oblonga a elíptico-lanceolada, base oblicua, redonda a obtusa, a veces estrechamente lobada, ápice acuminado; pinnatinerves, 5–8 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen ciliado, **haz** (Fig. 17 B) esparcidamente estrigoso-hispido, a veces escábrido, sobre todo en las nervaduras, tricomas septados, glabrescente, áspero, a veces ampolloso, opaco, verde claro, a veces ligeramente amarillento, **envés** (Fig. 17 C) escasa a

densamente estrigoso-hispido, sobre todo en las nervaduras, color más pálido que en el haz, cartáceas, inconspicuamente anaranjado-pelúcido punteadas en ambas superficies, punteadas también en prófilos y márgenes peciolares. **Espigas** 5–13 (–17) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, arqueadas en todos los estadios, **pedúnculos** 6–13 mm de largo, pubescentes, porción apical estéril 1–3 mm de largo. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 16 C) 0.4–0.7 mm de ancho, triangulares o redondas, densamente ciliadas, tricomas amarillentos al secar, **estambres** 4, anteras 0.2–0.3 mm de largo, filamento de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 16 D y 17 D) obovoides, transversalmente redondos, 0.8–1 mm de ancho, glabros o con ocasionales tricomas cortos, sobre todo cerca de los estigmas, sin una depresión central.



Fig. 15. Ilustración de *Piper aduncum* L. en Jaquin, *Icon. Pl. Rar.* 2: pl. 211, 1795.

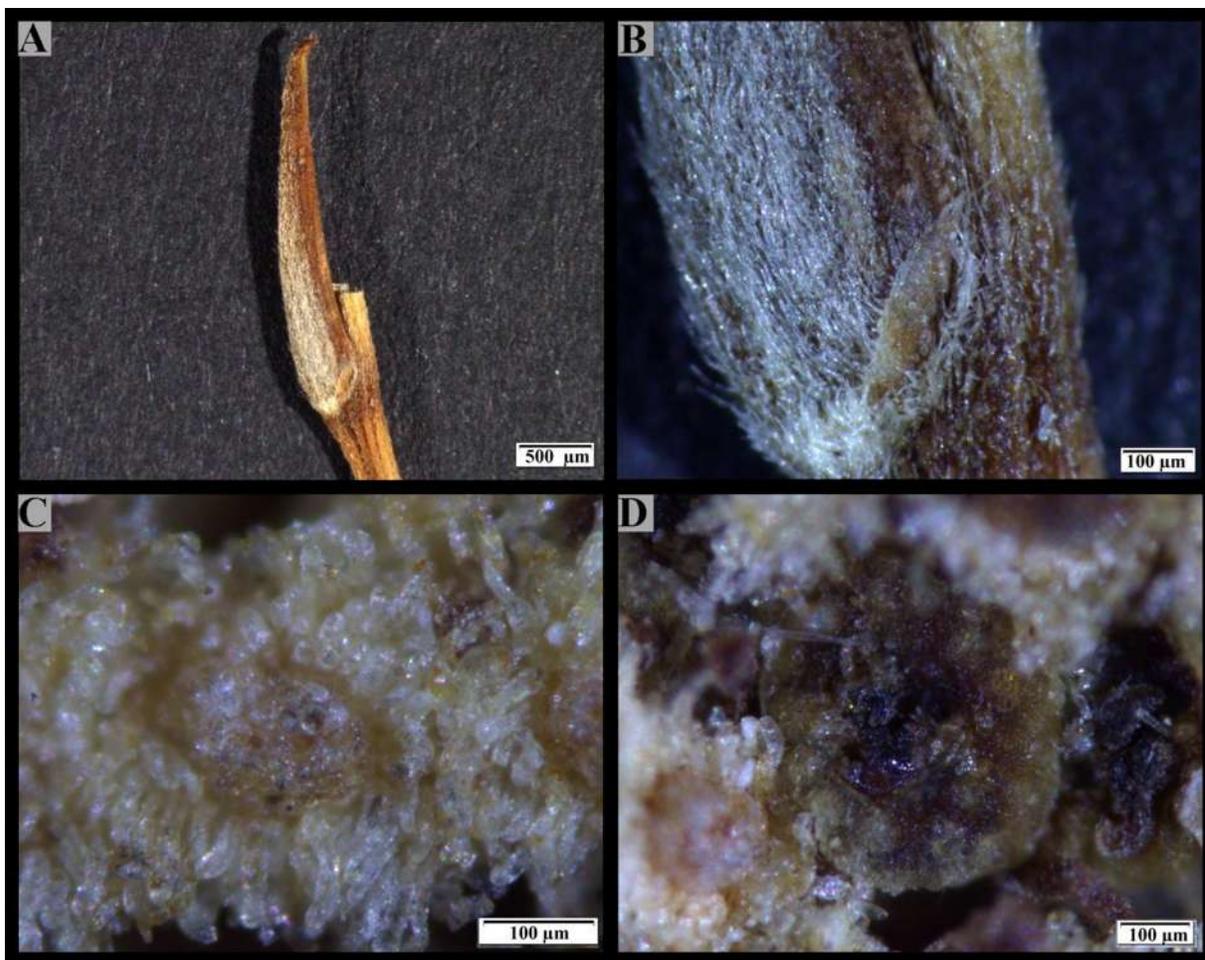


Fig. 16. Caracteres diagnósticos en *Piper aduncum* L., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: Florece de marzo a junio y noviembre a diciembre; fructificando de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: Acahual, selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco y Veracruz), Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guayana Francesa, Guatemala, Honduras, Jamaica, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Surinam y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Estomas abundantes en el envés. Tricomas de mayor tamaño en el tallo y en las nervaduras del envés, menores y con ápice agudo en el haz. Ceras escasas, granulosas; no presentes en los estomas. Frutos glabros o con eventuales tricomas, con células alargadas en la base de los estigmas.

M. óptica: Pubescencia color blanco, brácteas color amarillo a café (jpg. 1494-1502), semilla color negro, exfoliante en espiga madura (jpg. 1501-2)

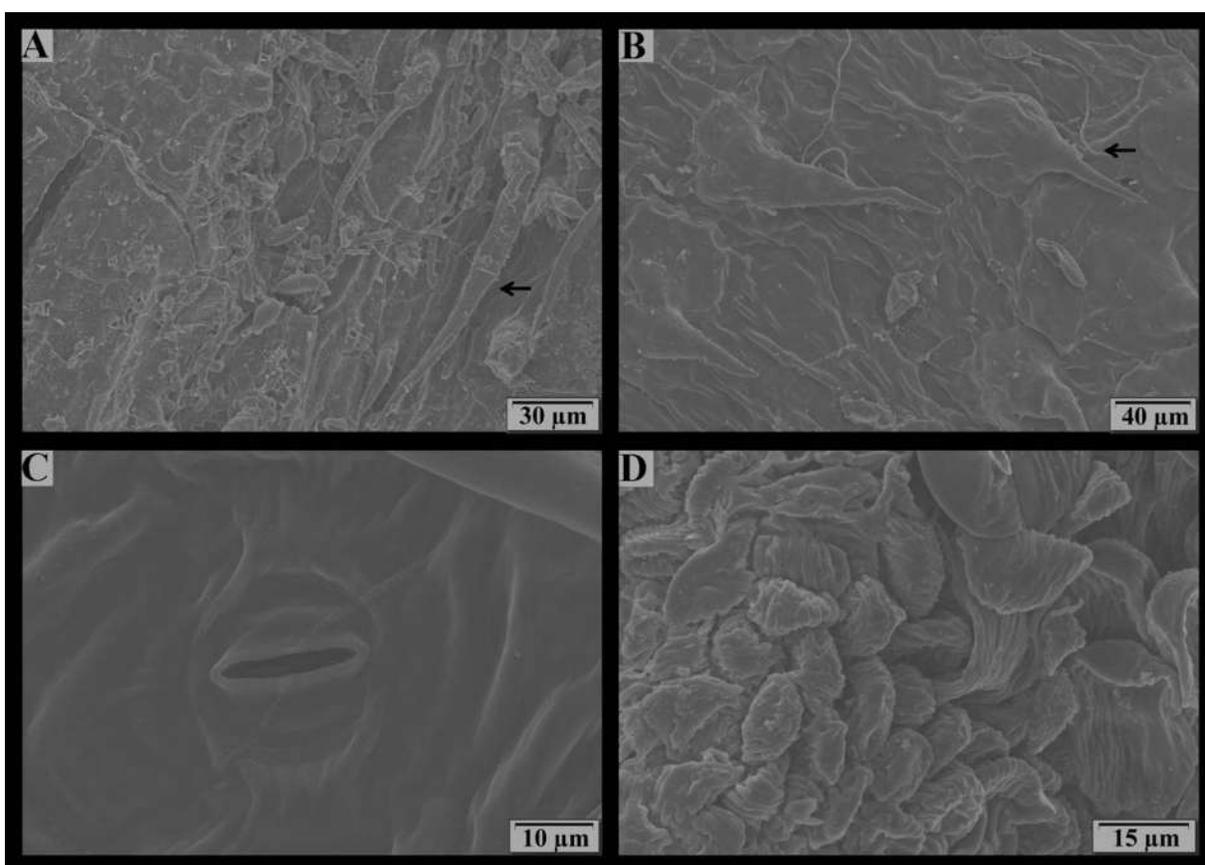


Fig. 17. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper aduncum* L. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, Antes de llegar al poblado Quetzalcóatl, viniendo de Flor de Cacao, cañada y arroyo a la izquierda de la carretera, 16.14038° N, 90.4499° O, 150 m, 22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 651* (IEB); Municipio de **Las Margaritas**, 19 Km al N de Jerusalén, entre La Sombra y Guadalupe Tepeyac, 16.285027° N, 91.487173° O, 638 m, 26

oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 675* (IEB); mun de **Ocosingo**, Antes de llegar a Samaria, orillas del río, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 606* (IEB); km al SE de Lacanjá Tzeltal, rumbo al entronque con la carretera fronteriza del sur, 16.92951° N, 91.26487° O, 374 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 608* (IEB); 14 km al O de Frontera Corozal, o 2.3 km al E de cruceo Corozal, cerca de un puente, 16.76591° N, 90.98496° O, 144 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 631* (IEB); km al NO de San Quintín, camino a Ocosingo, o 1 km antes de La Sultana, 16.603112° N, 91.563547° O, 403 m, 28 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 704* (IEB); En el Ejido El Tumbo, sobre el camino Chancala-Monte Líbano, 700 m, 10 abr. 1986, *E. Martínez S. 17550* (MEXU); 3 km al S de Frontera Corozal, sobre el Usumacinta, 80 m, 21 feb. 1985, *E. Martínez S. 10962* (MEXU); En el cruceo Corozal, sobre camino Palenque Boca Lacantum, 180 m, 29 oct. 1985, *E. Martínez S. 14357* (MEXU); En la zona Marqués de Comillas, a 6 km al SE del ejido Benemérito de las Américas, con rumbo a Flor de Cacao, 160 m, 8 oct. 1984, *E. Martínez S. 8067* (MEXU); A 5 km al S de Frontera Echeverría, sobre la orilla del río Usumacinta, 4 dic. 1984, *E. Martínez S. 9034* (MEXU); A 1.07 km al SW del cruceo San Javier, 17°47'25" N, 91°4'34" O, 361 m, 9 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8779* (MEXU); A 3 km al E de Nuevo Francisco León camino a Nuevo Jerusalén, 17°5'45" N, 91°17'48" O, 194 m, 9 may. 2002, *D. Álvarez 1089* (MEXU); A 5 km al NNW de Nuevo Guerrero, sobre el camino Nuevo Francisco León a Nuevo Jerusalén, 17°1'48" N, 91°17'48" O, 188 m, 15 ago. 2002, *E. Martínez S. 35810* (MEXU); El Mirador a 13 km al NW de Boca Lacantún, 16°36'0" N, 90°43'18" O, 162 m, 28 may. 2002, *G. Aguilar 1193* (MEXU); Límite entre la comunidad Lacandona y el monumento Bonampak, 16°43'32" N, 91°4'38" O, 326 m, 10 ago. 2002, *G. Aguilar 2067* (MEXU); A 1.2 km al S del cruceo San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar 3229* (MEXU); A 0.8 km al E del cruceo San Javier, sierra de la Cojolita, 16°48'26" N, 91°5'55" O, 211 m, 10 oct. 2002, *G. Aguilar 3261* (MEXU); A 3.8 km al SE de El Paraíso, 16°55'48" N, 91°16'16" O, 385 m, 14 oct. 2002, *G. Aguilar 3517bis* (MEXU); A 4 km al NE de Nuevo Guerrero, carretera Palenque a Palestina, 16°57'22" N, 91°15'40" O, 330 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar 3591* (MEXU); Puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar 3781* (MEXU); A 9 km al NW del cruceo San Javier, 16°47'44" N, 91°5'34" O, 394 m, 12 dic. 2002, *G. Aguilar 4615* (MEXU); A 0.2 km de Nuevo Jerusalén camino a Nuevo Francisco León, 17°1'40" N, 91°14'42" O, 12 m, 4 may.

2002, *G. Aguilar 635* (MEXU); A 3.12 km al NE de San Javier, 16°48'34" N, 91°4'44" O, 321 m, 26 may. 2003, *G. Aguilar 6917* (MEXU); A 4.1 km al S del crucero Bonampak, 16°44'13" N, 91°5'38" O, 331 m, 1 sept. 2003, *G. Aguilar 7815* (MEXU); A 0.91 km al NE de Lacanjá Chansayab, 16°45'58" N, 91°7'20" O, 330 m, 24 oct. 2003, *G. Aguilar 8216* (MEXU); A 5.35 km al N del poblado de Nuevo Guerrero, 17°2'6" N, 91°11'35" O, 181 m, 6 dic. 2003, *G. Aguilar 8713* (MEXU); A 7.68 km al NE del poblado Nuevo Guerrero, 17°4'12" N, 91°12'16" O, 348 m, 8 dic. 2003, *G. Aguilar 8757* (MEXU); A 1.07 km al SW del crucero San Javier, 16°47'25" N, 91°4'34" O, 361 m, 9 dic. 2003, *G. Aguilar 8779* (MEXU); A 1.38 km al NE de Lacanjá Chasayab, 16°45'35" N, 91°7'0" O, 330 m, 14 dic. 2003, *G. Aguilar 8942bis* (MEXU); A 4.69 km al N del poblado Nuevo Guerrero, 17°7'40" N, 91°16'17" O, 173 m, 28 dic. 2003, *G. Aguilar 9278* (MEXU); A 7.32 km al NE del poblado Nuevo Guerrero, 17°57'59" N, 91°15'46" O, 369 m, 30 dic. 2003, *G. Aguilar 9336* (MEXU); A 1 km al S de El Paraíso, 16°56'43" N, 91°15'35" O, 325 m, 22 may. 2002, *G. Aguilar 989* (MEXU); A 29 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°47'49" N, 91°35'57" O, 370 m, 1 mar. 2002, *J. Calónico 22182* (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico 23206* (MEXU); A 6.8 km al NW de crucero San Javier, Sierra de la Cojolita, 16°50'43" N, 91°8'53" O, 414 m, 11 oct. 2002, *J. Calónico 24164* (MEXU); A 7.9 km al NW de crucero San Javier, Sierra de la Cojolita, 16°51'27" N, 91°8'57" O, 388 m, 11 oct. 2002, *J. Calónico 24190* (MEXU); A 4 km al W de Nueva Jerusalén, 17°1'41" N, 91°16'56" O, 177 m, 13 oct. 2002, *J. Calónico 24344* (MEXU); A 3.9 km al NW de Nuevo Guerrero, 16°51'53" N, 91°15'38" O, 310 m, 15 oct. 2002, *J. Calónico 24442* (MEXU); mun de **Palenque**, 4.8 km al S del ejido 5 de Mayo, camino a Chocoljaito, 17.27378° N, 91.71655° O, 277 m, 18 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 594* (IEB).

Piper aequale Vahl en *Eclog. Amer.* 1: 4, t. 3, 1796. TIPO: Antillas Menores (“Indias Occidentales”), Isla Montserrat, *Ryan s.n.* (holotipo: C!; isotipos: P!, BM foto!)

= *Piper caripense* Kunth en *Nov. Gen. Sp.* (cuarta ed.) 1: 48, 1816. TIPO: Venezuela, Apure, Cuman, Caripe, sin fecha, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P!)

= *Artanthe anonifolia* Miq. en *Syst. Piperac.* 504, 1844, TIPO: Guayana Francesa (“Guiana Galica”), sin fecha, *Poiteau s. n.* (Holotipo: G-DC!)

- = *Piper funckii* C. DC. en *Prodr.* 16(1): 310. 1869 TIPO: Venezuela, Caracas, 4000 ft., *Funck & Schlim 134* (Sintipos: G-DC!, P!)
- = *P. aequale* var. *ovalifolium* C. DC. en *Prodr.* 16(1): 311. 1869. TIPO: Trinidad, sin fecha, *Sieber 192* (Holotipo: G-DC!; isotipos: P!, ILL foto!)
- = *P. donnell-smithii* C. DC. en *Bot. Gaz.* 19(7): 259–260, 1894. TIPO: Guatemala, Pansamalá, 4000 ft, jul. 1886, *Tuerckheim 975* (Holotipo: G-DC!, isotipo: P!)
- = *P. johnstonii* C. DC. en *Proc. Amer. Acad. Arts* 40(21): 685, 1905. TIPO: Venezuela, Isla Margarita, camino Juan Griego “in damp Woods”, 500 m., 11 jul. 1903, *J.R. Johnston 19* (Holotipo: MO foto!; isotipos: B!, K foto!)
- = *P. caledonianum* C. DC. en *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15(415/417): 1–2, 1917. TIPO: Tobago, Caledonia, *W.E. Broadway 4645* (Holotipo: G-DC!)
- = *P. aequale* var. *substenocarpum* C. DC. en *Ann. Cons. Jard. Bot. Gen.* 21: 253, 1920. TIPO: Ecuador, Puente de Chimbo, sept. 1891, *Sodirol, L. 1/39* (Holotipo: G-DC!)
- = *P. elliptico-lanceolatum* (C. DC.) *Contr. U.S. Natl. Herb.* 26(4): 167, 1929. TIPO: Colombia, Costa Rica (Sintipos: G-DC!, US foto!)
- = *P. aequale* var. *latum* Trel. en *Fl. Descript. Antilles Franc.* 2(1): 81, t. 4, f. 1. 1940. TIPO: Antillas, Isla Guadalupe, sin fecha, *H. & M. Stehlé 362* (Holotipo: P!)
- = *P. aequale* fo. *acutispicum* Trel. en *Fl. Descript. Antilles Franc.* 2(1): 82. 1940. TIPO: Martinique, 8 ago. 1939, *Stehlé & Stehlé 3382*; (Holotipo ILL foto!; isotipos: P!, ILL foto!)
- = *P. aequale* var. *variifolium* Trel. en *Descript. Antilles Franc.* 9(3): 158. 1940. TIPO: Martinique, 12 ago. 1939, *Stehlé & Stehlé 3394*; (Holotipo ILL foto!, isotipo P!)

Arbustos moderadamente ramificados, 1–2 (–4) m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 18) (1.5–) 3–6 (–9) cm de largo, glabros (Fig. 20 A), a veces pubérulos, verde oscuro al secar, lenticelados, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 19 A) (3–) 5–8 (–10) mm de largo,

glabros. **Hojas** (Fig. 18) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (4–) 6–12 (–20) mm de largo, diminutamente acanalados en toda su longitud, glabros; **márgenes peciolares** (Fig. 18 B) reducidos, extendiéndose 1–2 mm, no membranáceos ni translúcidos, oliváceos al secar; **lámina** (7.9–) 10–15 (–18.3) cm de largo, (2.8–) 4–5.5 (–7.5) cm de ancho, hojas de los monopodios lanceolado-ovadas, base obtusa a redondeada, hojas de los simpodios elíptico-oblongas, a elíptico-lanceoladas, a veces angostamente elípticas, base aguda a atenuada, base equilátera a ligeramente oblicua en todas las hojas, ápice corta a largamente acuminado; pinnatinerves, 4–6 nervaduras secundarias emergiendo a todo lo largo de la nervadura central; margen y ambas superficies glabras, **haz** (Fig. 20 B) liso, lustroso, verde nítido, a veces ligeramente oliváceo, **envés** (Fig. 20 C) color más pálido que en el haz, cartáceas, inconspicuamente pálido a ambarino punteadas en ambas superficies. **Espigas** (2.3–) 5.5–9.5 (–14) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** (3–) 4–8 (–11) mm de largo, glabros, porción apical estéril poco frecuente, 1–3 mm. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 19. C) 0.5–0.8 mm de ancho, triangulares, escasamente ciliadas, tricomas café claro al secar, **estambres** 4, anteras 0.2–0.3 mm largo, filamento 0.3–0.5 mm, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 19 D y 20 D) obovoides, transversalmente trígono a trígono-redondos, 0.8–1 mm de ancho, glabros, sin una depresión central, con eventuales glándulas amarillo a ambarino-translúcidas en los costados.



Fig. 18. Ilustración tipo de *Piper aequale* Vahl., en *Eclog. Amer.* 1: t. 3, 1796.

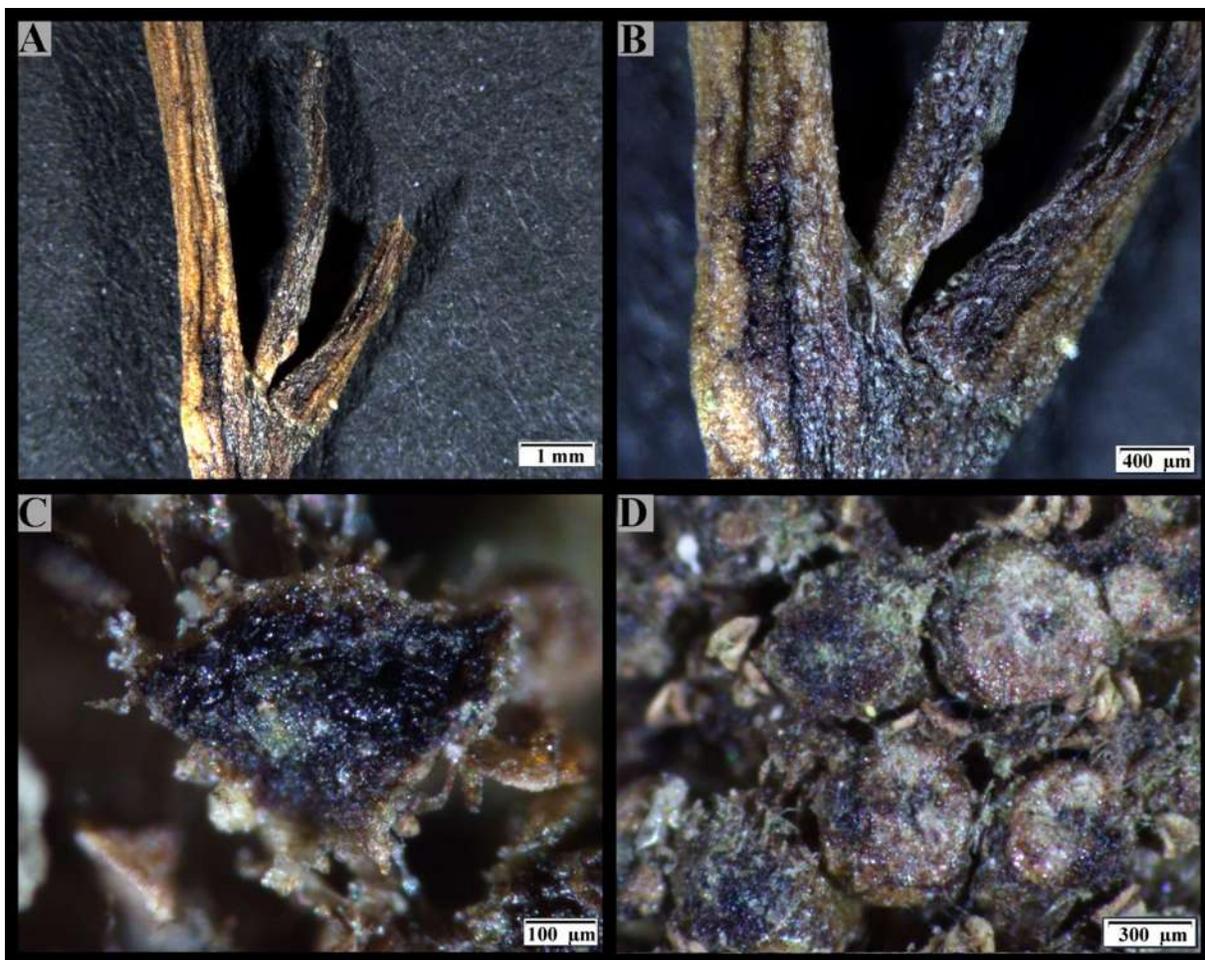


Fig. 19. Caracteres diagnósticos en *Piper aequale*, prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: Florece de marzo a junio y de noviembre a diciembre, fructifica de septiembre a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: Selva alta perennifolia.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Tabasco y Veracruz), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa, Guatemala, Honduras, Jamaica, Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras escasas, granuladas; no presentes en los estomas. Frutos glabros, con formaciones cerosas alargadas.

M. óptica: Glándulas abundantes, difíciles de apreciar en el haz (jpg. 1156 y 1164), más fáciles de ver en el envés (jpg. 1157 y 1165). Frutos con los costados a veces ligeramente verdes, la parte apical ennegrecida o café blanquecina (jpg. 1166-1170). Anteras con apariencia blanquecina a rosada, con glándulas color ambar, en el ápice (jpg. 1962-1983_36)

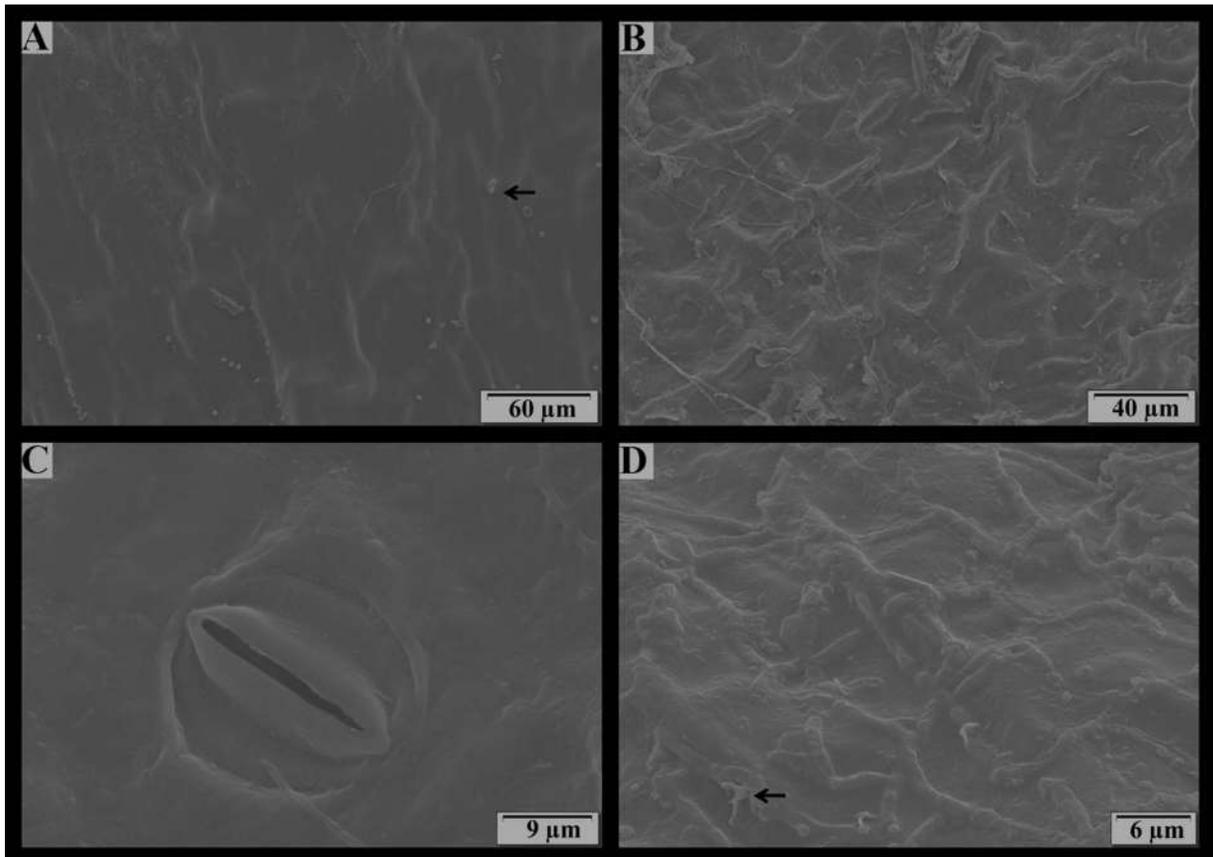


Fig. 20. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper aequale* mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Maravilla de Tenejapa**, 5.5 km al O de la desviación a Ixcán, rumbo a Maravilla Tenejapa, 16.09104° N, 91.14349° O, 232 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 670* (IEB); 11 km al O de Maravilla Tenejapa, o 2 km al E de el Cañón del Jabalí, 16.15889° N, 91.36229° O, 316 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 673* (IEB); 11 km al O de Maravilla Tenejapa, o 2 km al E de el Cañón del Jabalí, 16.15889° N, 91.36229° O, 316 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 674* (IEB); municipio de **Ocosingo**, campamento arqueológico del INAH de Yaxchilán, 16°54'3.5" N, 90°58'9.8" O, 120 m, 22 jun. 1998, *M. A. Romero R. MARR-3439* (MEXU); Porción N de la Omega, Monumento Natural Yaxchilán, 16°53'52.8" N, 90°58'25.1"

O, 150 m, 20 oct. 1996, *A. Valle D. AVD-17* (MEXU); zona arqueológica de Yaxchilán, 16°53'53.6" N, 90°57'52.7" O, 130 m, 06 feb. 1999, *M. A. Romero R. MARR-3544* (MEXU); a 2 km al S de Bonampak en dirección al río Lacanja, 320 m, 26 sept. 1984, *E. Martínez S. 7879* (MEXU); Zona Urbana a la orilla del Río Usumacinta frente de la Felicidad (Loc. Guatemalteca), 16°48'41.3"N, 90°51'38.6"O, 120 m, 16 jun. 2004, *G. Aguilar et al. 10659* (MEXU); a 2.39 km al E de Frontera Corozal, 16°48'38.3"N, 90°51'35.2"O, 122 m, 11 ago. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 11154* (MEXU); Nahá, 27.0 km al suroeste de Palenque, 16° 56' N, 91° 33' O, 900 m, 10 may. 1999, *A. D. Fernández 1186* (MEXU); Reserva Zona urbana a 1.74 km al SE de Frontera Corozal, 16°49'39.7"N, 90°51'57.4"O, 127 m, 29 jun. 2004, *G. Aguilar et al. 10839* (MEXU); A 1.30 km al E de Frontera Corozal, 16°48'39.7" N, 90°52'12.7" O, 141 m, 18 ago. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 11345* (MEXU); A 1.01 km de Frontera Corozal, 16°48'57.4" N, 90°52'0.2" N, 137 m, 25 oct. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 11858* (MEXU); A 1.49 Km. al SE de Frontera Corozal, 16° 48' 11.3" N, 90° 52' 27.7" O, 144 m, 12 oct. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. GA 11473* (MEXU); Zona Urbana a 1.33 km de Frontera Corozal al NE, 16°49'8.7"N, 90°52'13.8"O, 125 m, 8 jun. 2004, *G. Aguilar et al. 10532* (MEXU); Centro arqueológico Bonampak, 350 m, 8 dic. 1982, *J. Meave et al. B-95* (MEXU); Orilla del río Chukté, 2-3 km sobre sendero que va de Lacanj a Nueva Palestina, 500 m, 19 sept. 1989, *M. González-Espinosa et al. 711* (MEXU); En Estación Chajul, 150 m, 30 oct. 1992, *E. Martínez S. et al. 25585* (MEXU); En Nahá a 15 km al N de Monte Líbano camino a Chancala, 860 m, 13 abr. 1986, *E. Martínez S. 18055* (MEXU); A 1.2 km al S del crucero San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3158* (MEXU); A 1.2 km al S del crucero San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 391 m, 10 nov. 2003, *G. Aguilar et al. 3156* (MEXU); a 2 km al S de crucero Corozal camino Palenque Boca Lacantum, 180 m, 21 sept. 1984, *E. Martínez S. 7719* (MEXU); El Encaño a 3.2 km al NW de Naité, 16°46'52" N, 91°3'45" O, 220 m, 22 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2992* (MEXU); A 1.2 km al S del crucero San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3151* (MEXU); A 1.27 km al W del crucero de San Javier, 3 ago. 2006, *G. Aguilar et al. 7601* (MEXU); A 0.93 km al SW de San Javier, 16°47'31" N, 91°6'14" O, 399 m, 19 may. 2006, *G. Aguilar et al. 6766* (MEXU); A 1.5 km al S de San Javier, 16°47'10" N, 91°6'14" O, 397 m, 26 abr. 2003, *G. Aguilar et al. 6601* (MEXU); A 3.9 km al SE de la comunidad Lacanjá Chansayab, 16°44'27" N, 91°6'37" O, 294 m, 22 abr. 2003, *G. Aguilar et al. 6656* (MEXU); A

1.54 km al SW del cruceo de Bonampak, 16°45'21" N, 91°6'22" O, 309 m, 18 abr. 2003, *G. Aguilar 6432* (MEXU); A 1.54 km al SW del cruceo de Bonampak, 16°45'21" N, 91°6'22" O, 309 m, 18 abr. 2003, *G. Aguilar 6414* (MEXU); A 1.03 km al E del cruceo de San Javier, 16°48'1" N, 91°1'16" O, 524 m, 7 oct. 2003, *G. Aguilar et al. 8079* (MEXU); A 2.47 km al NE de San Javier, 16°48'29" N, 91°5'4" O, 569 m, 20 sept. 2003, *G. Aguilar et al. 7924* (MEXU); A 0.8 km al N del banco de grava de San Javier, 16°48'22" N, 91°5'47" O, 552 m, 23 nov. 2002, *D. Álvarez et al. 2504* (MEXU); A 1.28 km al NE de San Javier, 16°48'23" N, 91°5'47" O, 568 m, 28 mar. 2003, *G. Aguilar et al. 6103* (MEXU); A 12.8 km al NE de San Javier, 16°48'23" N, 91°5'47" O, 568 m, 28 mar. 2003, *G. Aguilar et al. 6096* (MEXU); A 1.7 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, 16°59'36" N, 91°17'52" O, 236 m, 25 feb. 2003, *G. Aguilar et al. 5862* (MEXU); A 1.16 km al SE del cruceo de San Javier, 16°47'21" N, 91°6'31" O, 359 m, 29 jul. 2003, *G. Aguilar et al. 7564* (MEXU); A 0.64 km al W del cruceo de Bonampak, 16°46'9" N, 91°6'53" O, 313 m, 13 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8920* (MEXU); A 1.07 km al SW del cruceo San Javier, 16°47'25" N, 91°4'34" O, 361 m, 9 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8800* (MEXU); A 6.11 km al NE del poblado Nuevo Guerrero, 17°2'1" N, 91°15'24" O, 248 m, 21 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8491* (MEXU); Camino viejo a Bonampak, 2 km al S del cruceo San Javier, en banco de grava, 16°47'19" N, 91°6'31" O, 359 m, 11 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2085* (MEXU); San Javier camino al Encaño al NE de la carretera fronteriza del S, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 20 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3968* (MEXU); A 4.5 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak, 16°40'33" N, 91°2'5" O, 256 m, 11 abr. 2003, *G. Aguilar 6210* (MEXU); A 3.33 km al NE de San Javier, 16°48'58" N, 91°7'47" O, 537 m, 16 nov. 2013, *D. Álvarez et al. 7014* (MEXU); A 2.6 km al N del cruceo San Javier, 16°49'22" N, 91°6'19" O, 617 m, 25 nov. 2002, *D. Álvarez et al. 2702* (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico et al. 23273* (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico et al. 23266* (MEXU); A 7 km al SE de cruceo San Javier, camino a Frontera Echeverría, 300 m, 18 jun. 1984, *E. Martínez S. 6602* (MEXU); Nvo. Guerrero sobre el camino Palenque-Boca Lacantum, 340 m, 14 abr. 1986, *E. Martínez S. 18102* (MEXU); A 1.5 km al NW del cruceo San Javier, 16°47'12" N, 91°6'6" O, 404 m, 15 abr. 2003, *D. Álvarez et al. 4750* (MEXU); A 0.8 km al N del banco de grava de San Javier, 16°48'22" N, 91°5'47" O, 552 m, 23 nov. 2002, *D. Álvarez et al. 2495* (MEXU); 6 km al NW de San Javier (Tres

Lagunitas), al W de la carretera a Palenque, 16°50'22" N, -91°83'8" O, 342 m, 13 feb. 2003, G. Aguilar M. et al. 5627 (MEXU, IEB); municipio de **La Trinitaria**, colonia Cuauhtémoc, al Lado N, sobre carretera, de terracería km 17, 10 jun. 1984, A. Méndez G. 7642 (MEXU);

Piper amalago L. Sp. Pl. 1: 29. 1753. TIPO: El lectotipo es una lámina en Sloane, Voy. Jamaica, 1:134, t. 87. F. 1!, 1707. Basada en una planta de Jamaica.

= *Piper victorianum* C. DC. en J. Bot. 4: 218, 1866. TIPO: Venezuela, Victoria, 609 m, sin fecha, Fendler 1139 (Holotipo: B!)

= *P. martensianum* C. DC. Prodr. 16(1): 251. 1869. Tipo: México (Nova Hispania) Ejemplar procedente del herbario Pavón s. n.

= *P. medium* Jacq. Icon. Pl. Rar. 1: 2, t. 8. 1781. Sin localidad tipo, el mismo autor, en Jacq. Coll. Bot. 1: 141, 1787, menciona "Patria ignoro"

= *Enckea sieberii* Miq. Syst. Piperac. 358. 1843. TIPO: Trinidad y Tobago (St. Croix Trinidad), Sieber 224 (holotipo: G-DC!, isotipo: HAL foto!)

Arbustos profusamente ramificados, 1–4 m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 21) (1.2–) 3–6 (–8) cm de largo, glabros a hirsútulos (Fig. 23 A), inconspicuamente punteados, verde pálido a cafés al secar, glabrescentes, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 22 A) 3–5 mm de largo, glabros a esparcidamente hirsútulos. **Hojas** (Fig. 21) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** 0.6–3 cm, glabros o pubérulos, de mayor tamaño en hojas de los monopodios, vaginados hasta 1/2 de su longitud, vaginados 1–3 mm en hojas de los simpodios; **márgenes peciolares** (Fig. 22 B) reducidos, extendiéndose 1 mm, glabros, no membranáceos ni translúcidos, cafés al secar; **lámina** (6–) 7–12 (–17) cm de largo, (3–) 3.5–4.5 (–13) cm de ancho, hojas de los monopodios ovadas a orbiculares, base cordada, hojas de los simpodios ampliamente elípticas a ovado-lanceoladas, base obtusa a redondeada, a veces aguda, base equilátera a ligeramente oblicua en todas las hojas, ápice acuminado; palmatinerves, 3–5 nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo; margen glabro, glabras a densamente hirsútulas en ambas superficies sobretodo en hojas jóvenes hacia la base y en las nervaduras, **haz** (Fig. 23 B), glabrescente, liso o ligeramente granuloso, opaco a ligeramente lustroso, verde claro, a veces ligeramente amarillento, **envés** (Fig. 23 C) color más claro que el

haz, cartáceas. **Espigas** 4–8 cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos sus estadios, **pedúnculos** 0.8–1.3 cm de largo, glabros a densamente pubescentes, **raquis** glabros a pubescentes, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 22 C) 0.3 mm (Fig. 19 C y 20 C), triangulares a redondas, esparcida a densamente ciliadas, tricomas blancos a cafés al secar, **estambres** 4–6, anteras 0.4 mm, filamento 0.3 mm, estilo cónico persistente en fruto, 0.4 mm de largo, usualmente color más claro, mostrando división entre este y el ovario, **estigmas** 4–5, sésiles. **Frutos** ovoides, 1–3 mm de largo, transversalmente redondos, pubérulos, rara vez glabrescentes (Figs. 22 D, y 23 D).



Fig. 21. Ilustración tipo de un sinónimo de *Piper amalago* L.: *P. medium* Jacq. en *Icon. Pl. Rar.* 1: 2, t. 8. 1781.

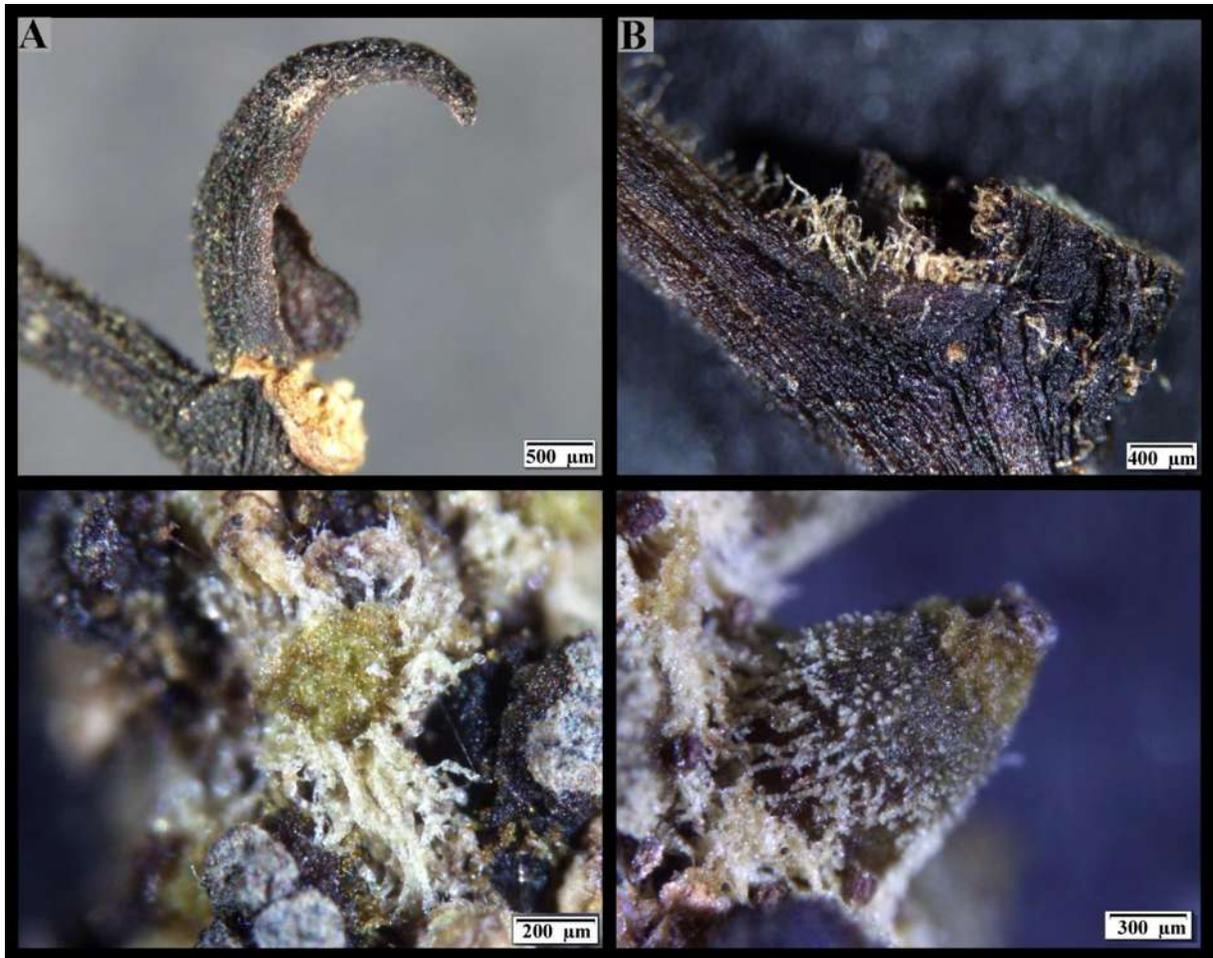


Fig. 22. Caracteres diagnósticos en *Piper amalago*, prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: Florece de marzo a junio y septiembre a diciembre, fructifica de abril a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: Arvense, selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Queretaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán), Belice, Bolivia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras, Jamaica, Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam, y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Eventuales ceras en el tallo, en placas y alargadas. Frutos con tricomas septados de mayor tamaño hacia la base. Ceras abundantes en las hojas, tallos, y frutos, presentes en los estomas, sobre todo en las formas pubescentes. Glándulas aplanadas en la hoja, a veces con estomas encima. Vescículas abundantes.

M. óptica: Pubescencia color blanco, brácteas color verde a café (jpg. 1301), frutos verde a negro, estilo de color más claro, estigmas ennegrecidos (jpg. 1317-22).

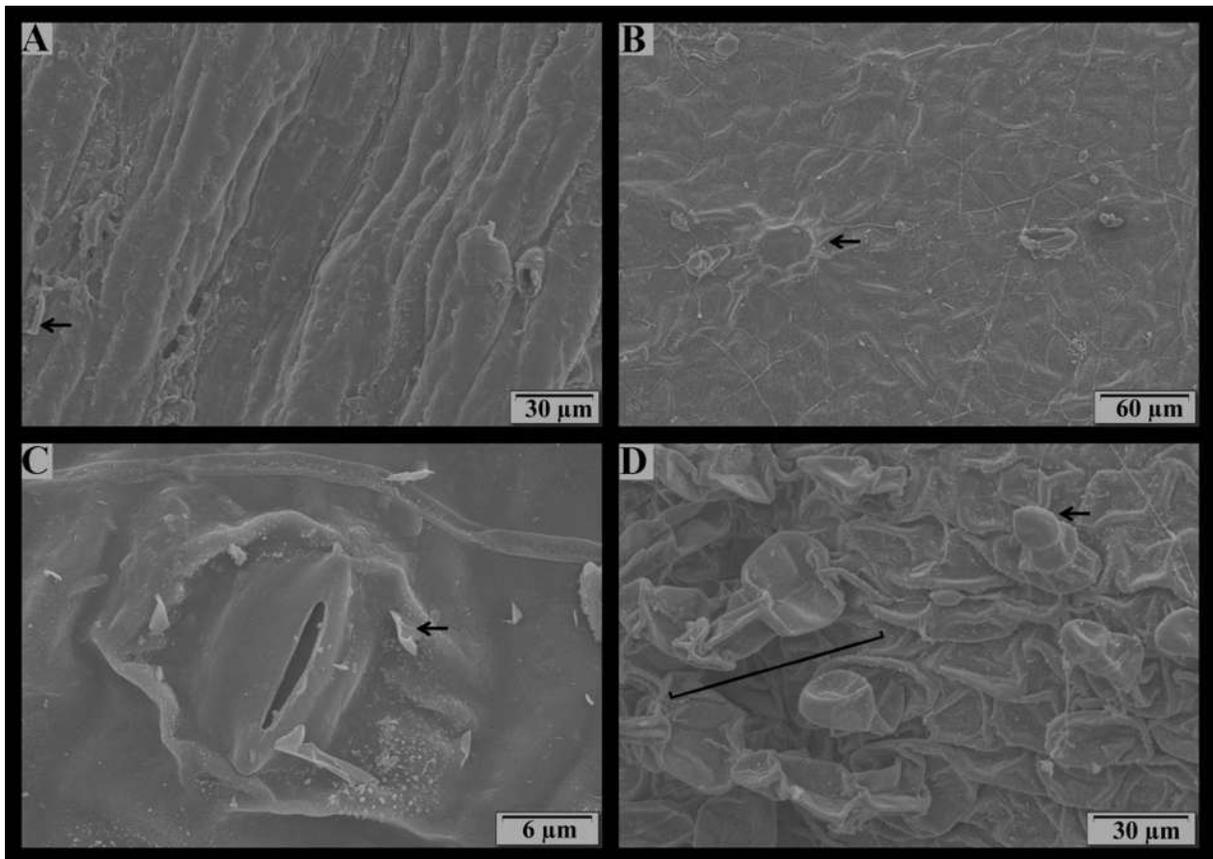


Fig. 23. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper amalago* mostrando: superficie del tallo(A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

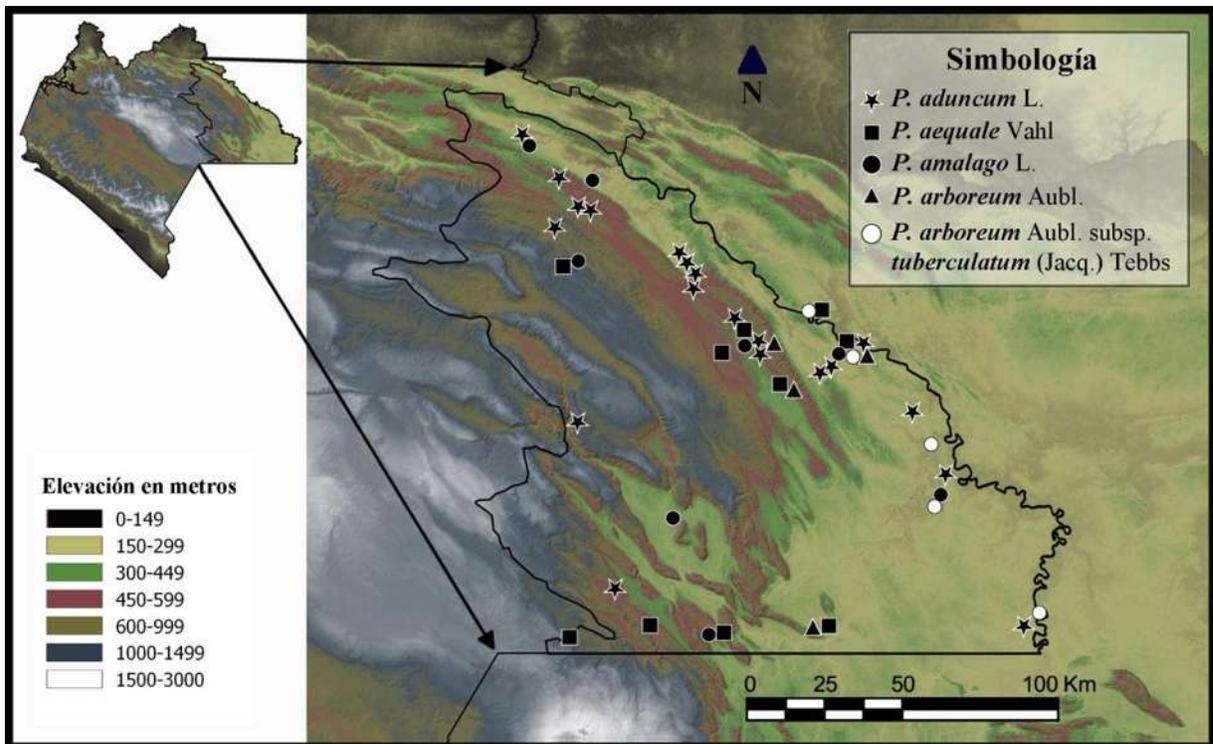


Fig. 24. Mapa mostrando la distribución de tres especies de *Piper* en La Selva Lacandona: *Piper aduncum* L., *P. aequale* Vahl, *P. amalago* L., y dos subespecies: *Piper arboreum* Aubl, subsp. *arboreum* (Tebbs) y *P. arboreum* Aubl. subsp. *tuberculatum* (Jacq.) Tebbs.

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas** Por la brecha que conduce a Quiringüicharo, por donde estaba la laguna Oaxaca, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 640* (IEB); municipio de **Ocosingo**, Sendero en construcción a laguna Miramar, a unos 500 metros del ejido Emiliano Zapata, 16.39673° N, 91.33437° O, 200 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 690* (IEB); 4 km al NE de Cristobal Colón, hacia Nuevo Samaria, 17.19420° N, 91.617445° O, 322 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 603* (IEB); A 4.53 km al NE de San Javier, 16°48'48" N, 91°3'58" O, 22 jun. 2003, *G. Aguilar & C. Chacanyun 7201* (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S. et al. 35725* (MEXU); A 1.2 km al E del crucero San Javier, 16°47'51" N, 91°5'41" O, 381 m, 22 jun. 2003, *J. Calónico & A. Chambor 25215* (MEXU); A 1.98 km al NE del crucero San Javier, 16°84'14" N, 91°5'18" O, 395 m, 12 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8902* (MEXU); A 2 km al N de Naja, camino a Chancala, 900 m, 24 may. 1987, *E. Martínez S. 21342* (MEXU); A 5 km al NE del crucero San Javier, rumbo a San Jacinto, 16°48'50" N, 91°3'39" O, 190 m, 16 jun. 2003, *D. Álvarez 5333* (MEXU); municipio de **Palenque**, 2.8 km al S del ejido 5 de Mayo, camino a

Chocoljaito, 17.28657° N, 91.7195° O, 341 m, 18 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 592* (IEB); 8 km al S del ejido 5 de Mayo, camino a Chocoljaito, 17.28657° N, 91.7195° O, 341 m, 18 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 593* (IEB).

Piper arboreum Aublet, *Hist. Pl. Guiane* 1: 23, tab. 88 f. 1, 1775. TIPO: Ilustración basada en una planta procedente de Guayana Francesa, *Aublet s.n.*

Arbustos o plantas arborescentes moderadamente ramificadas, 1–6 (–11) m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 25 f. 1) (1–) 3– 6 (11–) cm de largo, glabros a pubérulos (Figs. 28 A y 31 A), verde pálido a olivo al secar, glabrescentes, grisáceos con la edad, lenticelados a tuberculados (Figs. 23 A y 24 A). **Prófilos** reducidos, 0.5–1 mm de largo, inmersos en la vaina del peciolo (Fig.). **Hojas** (Figs. 25 f. 1 y 29) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (3–) 5–7 (–10) mm de largo, abrazadores en la base, acanalados, pubérulos; **márgenes peciolares** (Figs. 27 B y 30 B) alados, extendiéndose dentro de la lámina (1–) 2–5 mm a partir del lóbulo más distal, envainando a los renuevos, glabros a esparcidamente pubérulos, no membranáceos, oliváceos al secar; **lámina** (8.8–) 11–19 (–27) cm de largo, (3.5–) 4.5–8 (–10.6) cm de ancho, hojas de los monopodios lanceoladas, base truncada a cordada, ligeramente oblicua, hojas de los simpodios elíptico-ovada a oblonga u oblongo-lanceolada, base oblicua, obtusa, un lado lobulado, lóbulo a la mitad o traslapando al peciolo, ápice acuminado a obtuso en todas las hojas, a veces redondeado; pinnatinerves, (5–) 6–7 (–14) nervaduras secundarias emergiendo a todo lo largo de la nervadura central; margen glabro, **haz** (Figs. 28 B y 31 B) glabro, a veces pubérulo sobre todo hacia la parte basal de la nervadura central, principalmente en hojas jóvenes, liso, lustroso, verde nítido a oliváceo pálido al secar, a veces con glándulas rojizas; **envés** (Figs. 28 C y 31 C) glabro, a veces pubérulo, sobre todo en las nervaduras, color más pálido que el haz, cartáceas a endurecidas, inconspicuamente punteadas. **Espigas** (6–) 7–10 (–13) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en sus primeros estadios, tornándose péndulas en fruto, **pedúnculos** 5–12 mm de largo, glabros a pubérulos, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Figs. 26 B) 0.5–0.8 mm de ancho, rómbicas a triangulares, blanco a amarillento ciliadas, **estambres** 4, anteras 0.3–0.4 mm de largo, filamentos de igual tamaño, estigmas 3–4, sésiles. **Frutos** (Figs. 26 B, 28 D, y 30 D) obovoides, transversamente redondos a oblongos, 1–1.5 mm de anchos, glabros, comúnmente con una depresión central.

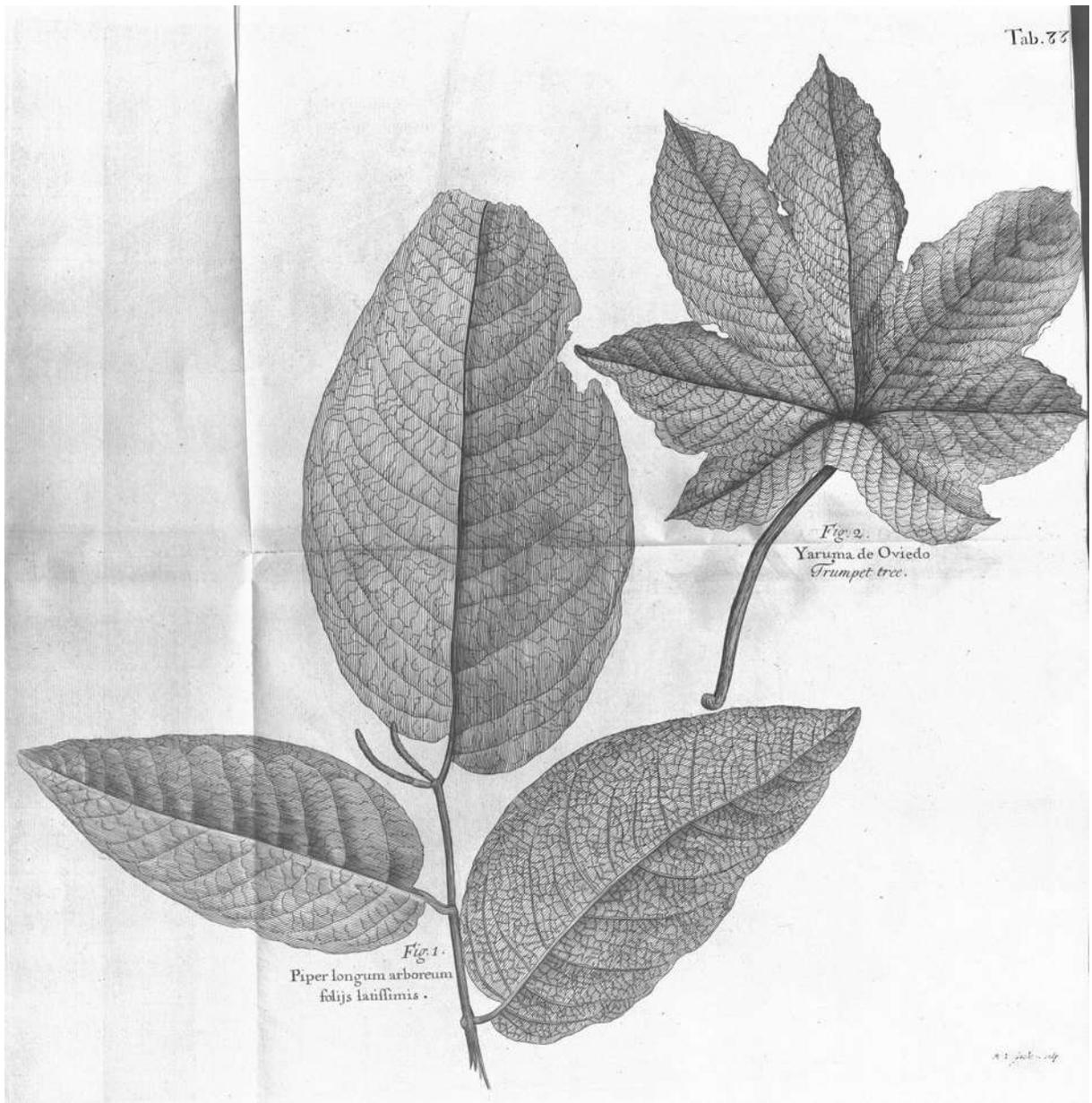


Fig. 25. Ilustración tipo de *Piper arboreum* Aubl. en *Hist. Pl. Guiane* 1: 23, 1775.

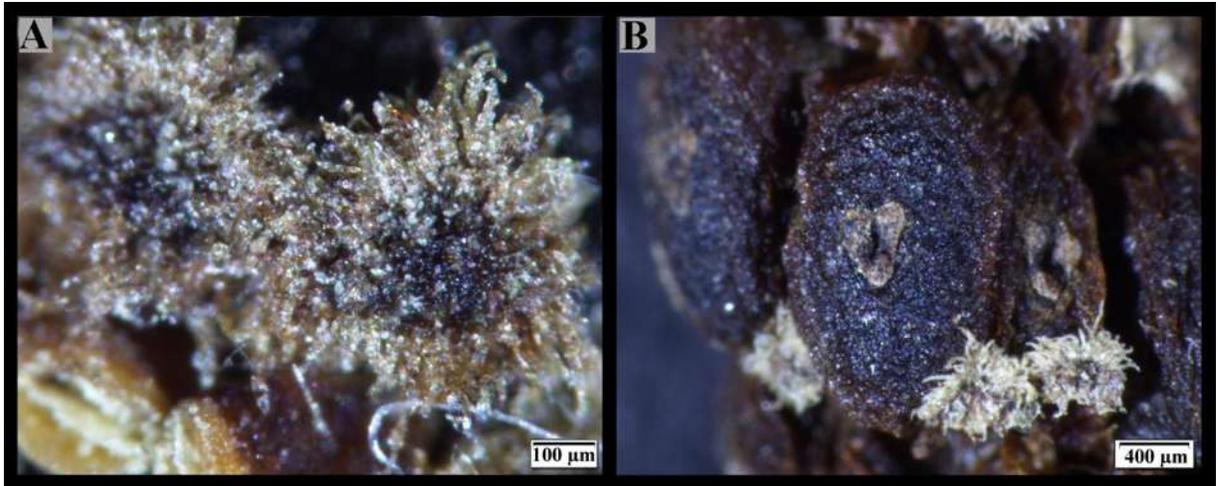


Fig. 26. Caracteres diagnósticos en *Piper arboreum* Aubl., bráctea (A), fruto (B).

Entidades infra específicas: se reconocen las dos subespecies propuestas por Tebbs (1989), basado en un conjunto de caracteres distintivos y preferencias de hábitat.

Clave para las subespecies de *Piper arboreum* Aubl.

- 1a Hojas ovado-lanceoladas, ápice acuminado..... subsp. *arboreum*
- 1b Hojas ovado-elípticas a oblongas, ápice obtuso..... subsp. *tuberculatum*

***Piper arboreum* subsp. *arboreum* Aubl. (Tebbs)**

Tallos jóvenes escasamente tuberculados o sin tubérculos. **Márgenes peciolares** (Fig. 27 A y 27 B) extendiéndose 3–5 mm dentro de la lámina a partir del lóbulo más distal, glabros, cartáceos, grisáceos al secar; **lámina** (Fig. 25) (16.5–) 19–25.5 (–27) cm de largo, (4.5) 6–8 (–10) cm de ancho, ovado-lanceolada, ápice acuminado. **Espigas** ligeramente más grandes, (8–) 9–12 (–13) cm de largo.



Fig. 27. Márgenes peciolares en *Piper arboreum* Aubl. subsp. *arboreum* (Tebbs) en toda su extensión (A), detalle de su extensión dentro de la lámina (B).

Fenología: Florece de marzo a abril y noviembre a diciembre, fructifica de mayo a julio y de diciembre a enero.

Hábitat: Selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas, Oaxaca y Tabasco), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras, Jamaica, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Puerto Rico, Trinidad y Tobago, Surinam y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Tricomas unicelulares en el tallo, escasas ceras en el tallo. Ceras abundantes en las hojas, presentes en los estomas, en forma de placas verticales. Glándulas aplanadas en la hoja.

M. óptica: Brácteas color café, con tricomas blanco-cafés (jpg. 1969), frutos con bordes rojizos, sobretudo cuando jóvenes, negros hacia al centro, (jpg. 1633-7).

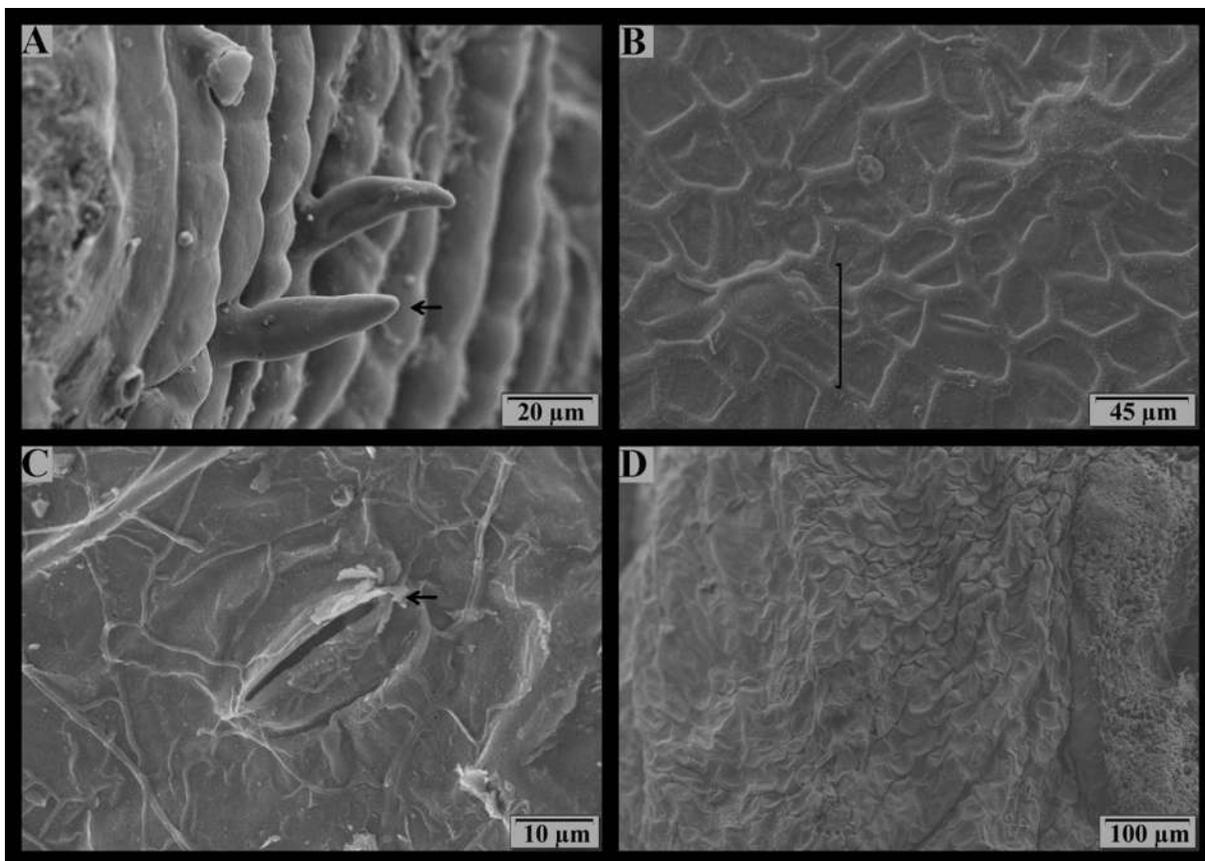


Fig. 28. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper arboreum* subsp. *arboreum* Aubl. (Tebbs) mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Ocosingo**, entrando por vereda 7, a unos 700 m del borde del río Lacantún, 16.10971° N, 90.99768° O, 207 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 666 (IEB); A 4.5 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak, 16°40'33" N, 91°2'5" O, 256 m, 11 abr. 2003, *G. Aguilar* 6202 (MEXU); A 4.3 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak, 16°41'7" N, 91°1'48" O, 267 m, 10 feb. 2003, *D. Álvarez* 3737 (MEXU); A 0.57 km al SW del cruceo de Bonampak, 16°46'6" N, 91°6'33" O, 340 m, 15 oct. 2003, *G. Aguilar et al.* 8182 (MEXU); A 4.8 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak, 16°40'50" N, 91°1'38" O, 314 m, 11 abr. 2003, *D. Álvarez & A. Chambor* 4652 (MEXU); A 2.41 km al SE de Frontera Corozal, 16°47'46" N, 90°52'11" O, 144 m, 29 oct. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M.* 12031 (MEXU); A 8.6 km al SE de Bonampak, 16°39'39" N, 91°0'25" O, 316 m, 28 nov. 2002, *J. Calónico et al.* 25134 (MEXU); A 12 km al SE del cruceo de Bonampak, 16°41'9" N, 91°1'48" O, 281 m, 23 nov. 2002, *J. Calónico et al.* 24963 (MEXU); A 2 km al O de cruceo Corozal, camino Palenque Boca Lacantum, 180 m, 13 feb.

1985, *E. Martínez S. 10271* (MEXU); En Estación Chajul, 150 m, 12 mar. 1993, *E. Martínez S. et al. 26214* (MEXU); Estación Chajul a 1 km al E, camino a la Petatillera, 150 m, 17 abr. 1993, *E. Martínez S. & C. H. Ramos M-26374* (MEXU); A 2.26 km al S de Frontera Corozal, 16°48'30.5" N, 90°52'29.1" O, 165 m, 6 abr. 2004, *G. Aguilar & M. Méndez M. 9613* (MEXU); Estación Biológica Chajul; SO 6.5 km interior de Reserva, 16°07' N, 90°55' O, 300 m, 12 mar. 1993, *G. Domínguez V. 630* (MEXU); Frontera Corozal, orilla del río Usumacinta, 100 m del museo., 16°49'25" N, 90°53'26" O, 115 m, 15 nov. 2006, *D. Schellenberger & C. Cristobal 28* (MEXU); A 2.38 km al NO de Frontera Corozal., 16°49'06" N, 90°54'34" O, 108 m, 30 mar. 2004, *G. Aguilar & M. Méndez M. 9433* (MEXU); 1 km al E de Estación Chajul, camino a La Petatillera, 150 m, 17 abr. 1993, *E. Martínez S. & C. H. Ramos 26374* (MEXU); 6.5 km al interior de Estación Biológica Chajul por su Zona SO, 16°07' N, 90°55' O, 300 m, 12 mar. 1993 *G. Domínguez V. 630* (MEXU); A 2.26 km al S de Frontera Corozal 16°48'30.5"N 90°52'29.1"W, 165 m, 6 abr. 2004, *G. Aguilar 9613 & M. Méndez M.* (MEXU).

Piper arboreum subsp. ***tuberculatum*** (Jacq.) Tebbs, en *Bul. Nat. Hist. Mus. London (Bot.)* 19: 156, 1989. *P. tuberculatum* Jacq. en *Icon. pl. rar.* 2(16): 2, pl. 211, 1795.

= *Piper macrourum* Kunth en *Nov. Gen. Sp.* (cuarta ed) 1: 53-54 1816. TIPO: Colombia, río Magdalena, entre San Bartolomé y Quebrada del Ermitaño, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P!).

= *P. obtusum* C. DC. en *Prodr.* 16(1): 328–329. 1869. TIPO: Cuba, 1860-1864, *C. Wright 2271* (Holotipo: G-DC!, isotipos: P!, GH foto!)

Tallos (Fig. 31) jóvenes lenticelados a tuberculados. **Márgenes peciolares** (Figs. 30 A y 30 B) extendiéndose 1–3.5 (–4) mm dentro de la lámina a partir del lóbulo más distal, glabros, membranáceos, café al secar; **lámina** (Fig. 31) generalmente de menor tamaño, (8.8–) 11–12.5 (–15.7) cm de largo, (3.5) 4.7–6.1 (–7.2) cm de ancho, ovado-elíptica a oblonga, ápice obtuso. **Espigas** ligeramente más pequeñas, (6–) 7–8 (–9.7) cm de largo.

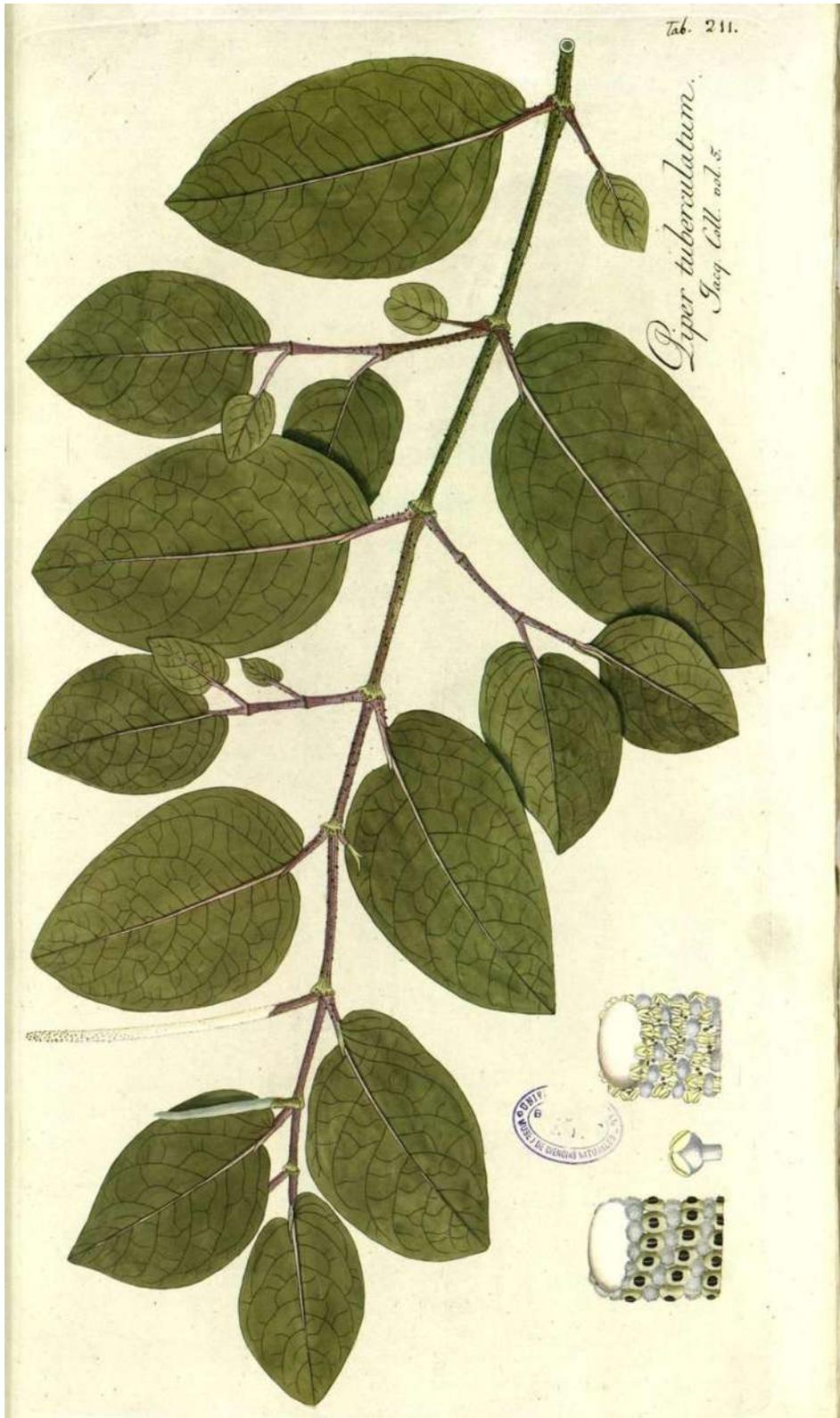


Fig. 29. Ilustración tipo del basionimo de *Piper arboreum* subsp. *tuberculatum* (Jacq.) Tebbs, en *Icon. pl. rar.* 2(16): 2, pl. 211, 1795.

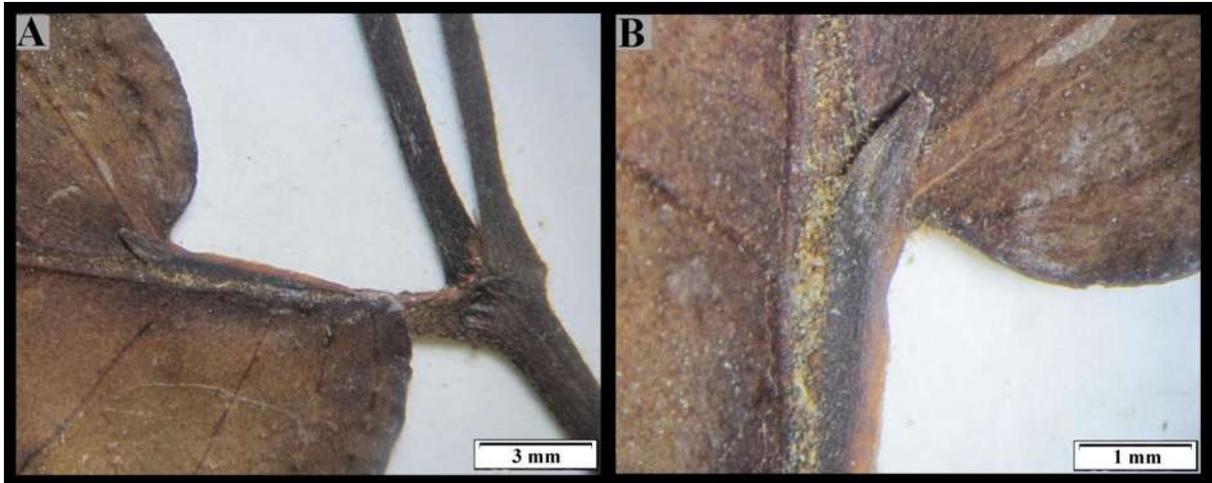


Fig. 30. Márgenes peciolares en *Piper arboreum* subsp. *tuberculatum* Aubl. (Tebbs), en toda su extensión (A), detalle de su extensión dentro de la lámina (B).

Fenología: Florece de abril a junio y agosto a noviembre, fructifica de junio a julio y de diciembre a febrero.

Hábitat: Selva alta o mediana subcaducifolia, acahual de selva mediana subcaducifolia.

Distribución: México (Chiapas, Michoacán, Oaxaca y Tabasco), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras, Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago, y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Tricomas unicelulares en las nervaduras del envés foliar, escasas ceras en el tallo. Ceras presentes en las hojas, en forma fimbriada, presentes en los estomas.

M. óptica: Glándulas rojizas en haz foliar (jpg. 1509 y 1510), brácteas café cuando jóvenes (jpg. 1518-20), amarillentas en fruto.

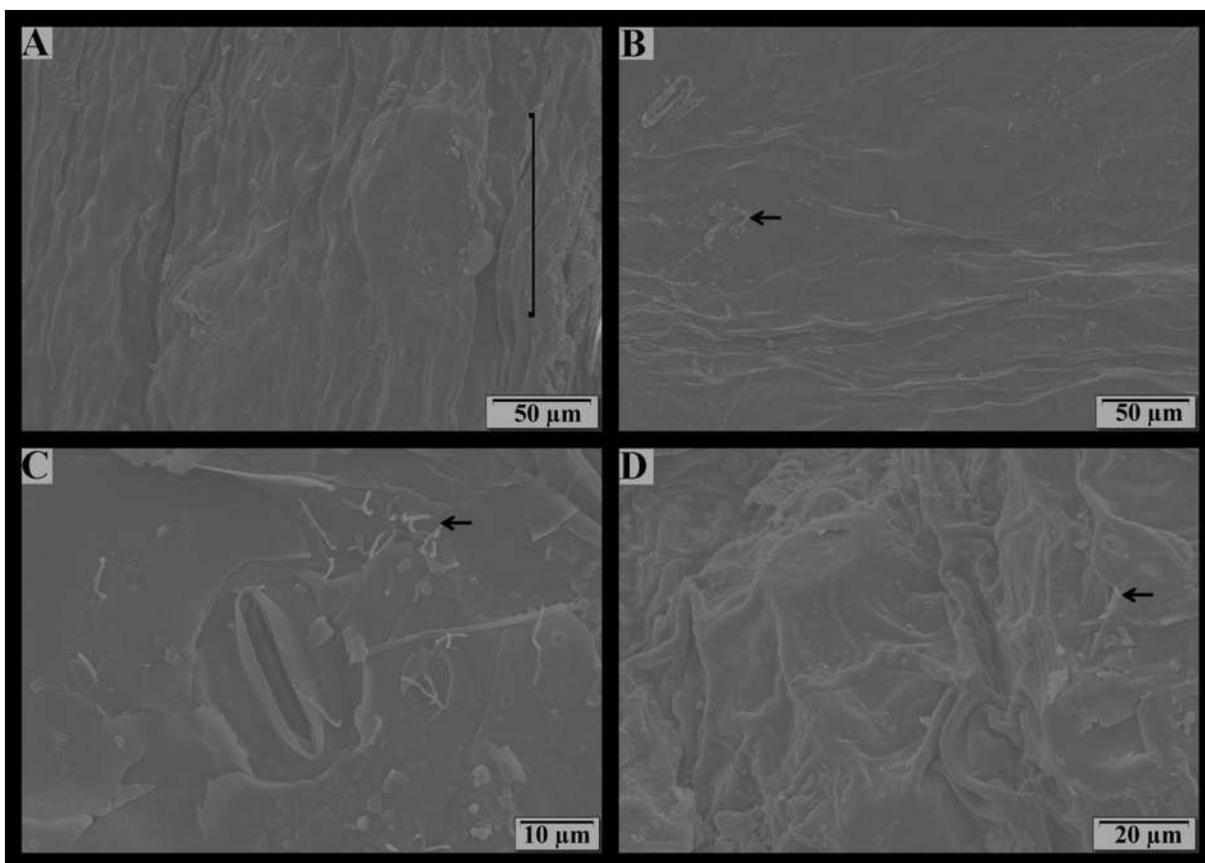


Fig. 31. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper arboreum* subsp. *tuberculatum* mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, 5.5 km al SE del puente que cruza el río Usumacinta, o 2.2 km al N de Benemérito de las Américas, 16.54075° N, 90.66899° O, 150 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 635* (IEB); Por la brecha que conduce a Quiringüicharo, por donde estaba la laguna Oaxaca, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 639* (IEB); Unos 900 m al NE de Quetzalcóatl, en brecha cercana al río, entre plantaciones de cacao, maíz y plátano, 16.15575° N, 90.44952° O, 165 m, 22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 647* (IEB); municipio de **Ocosingo**, En jardín de una casa en el poblado Frontera Corozal, 16.81173° N, 90.88573° O, 115 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 624* (IEB); 0.6 km al SE del poblado Frontera Corozal, 16°49'21" N, 90°54'35" W, 102 m, 2 abr. 2004, *G. Aguilar 9510 & M. Méndez M.* (MEXU); 2.38 km al NO de Frontera Corozal, 16°49'06" N, 90°54'34"W, 108 m, 30 mar. 2004, *G. Aguilar 9433 & M. Méndez M.* (MEXU); Ocosingo, campamento arqueológico del INAH de Yaxchilán 16° 54' 3.5" N 90° 58' 9.8" W 120 m, 8 abr.

1998, *M. A. Romero R. MARR-3420* (MEXU); Frontera Corozal, orilla del río Usumacinta, 100 m del museo. 16°49'25" N 90°53'26"W 115 m 15 nov. 2006, *D. Schellenberger C.* 28 (MEXU); A 0.6 km del poblado Frontera Corozal al SE., 16°49'21" N, 90°54'35"O, 102 m, 02 abr. 2004, *G. Aguilar & M. Méndez M. 9510* (MEXU).

Piper auritum Kunth *Nov. Gen. Sp.* (Cuarta ed.) 1: 54. 1815. TIPO: "Crescit in regni Novae Hispaniae temperatis", sin fecha, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P!, isotipo: P!). Según el protologo la planta proviene de la localidad "México: Veracruz: Cerca de Xalapa", pero el holotipo carece de datos precisos de localidad.

= *A. seemanniana* Miq., *Bot. Voy. Herald* 199, t.39. 1854. TIPO: Colombia, Nariño, Tumaco, *Seemann 1069* (Holotipo: K!).

= *Piper sanctum* (Miq.) Schlttdl. ex C. DC. en DC., *Prodr.* 16(1): 330. 1869. *Artanthe sancta* Miq., *Linnaea* 18:714. 1844. TIPO: México, Veracruz, Atlacomulco, *Schiede 1105* (Holotipo: HAL foto!).

= *P. perlongipes* Trel., *Contr. U.S. Nat. Herb.* 26: 154. 1929. TIPO: Costa Rica, Pejivalle, Cartago, *Standley & Valerio 46834* (Holotipo: US!).

= *P. alstoni* Trel., *Ann. Missouri Bot. Gard.* 27: 287. 1940. TIPO: Panamá, Cocle, North rim of El Valle de Antón, *Alston & Allen 1842* (Holotipo: ILL!; isotipos: MO!, NY!, US!).

= *P. auritilimum* Trel., *Publ. Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 9: 277. 1940. TIPO: Honduras, Atlántida, Río Danto, *Yuncker, Koepper & Wagner 8763* (Holotipo: ILL!; isotipos: BM!, GH!, K!, MO!, NY!).

= *P. auritilaminum* Trel., *Publ. Field Nat. Hist. Bot. Ser.* 9: 277. 1940. TIPO: Honduras, Atlántida, La Ceiba, *Yuncker, Koepper & Wagner 8263* (Holotipo: ILL!; isotipos: BM!, GH!, MO!, NY!).

= *P. heraldi* var. *cocleanum* Trel., *Ann. Missouri Bot. Gard.* 27: 292. TIPO: Panamá, Cocle, cerca de El Valle, *Allen 1192* (Holotipo: ILL!; isotipos: GH!, ILL!, MO!, US!).

Arbustos, sufrútices o plantas arborescentes escasamente ramificadas, 1–6 m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 32 A) (5–) 6–10 (–15) cm de largo, glabros o diminutamente pubescentes (Fig. 34 A), verde pálido al secar, glabrescentes, lenticelados, grisáceos con la edad. **Prófilos** reducidos, 0.5–1 mm de largo, inmersos en la vaina del peciolo (Fig.). **Hojas** (Fig. 32 A) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** 4–7 (–9) cm de largo, abrazadores en la base, acanalados, glabros o pubérulos; **márgenes peciolares** (Fig. 33 B) alados, extendiéndose 2/3, envainando los renuevos, glabros o pubérulos, membranáceos, translúcidos, café claro al secar; **lámina** (13–) 15–27 (–45) cm de largo, 12–21 (–26) cm de ancho, hojas de los monopodios ovadas a ampliamente ovadas, base ligeramente oblicua, auriculada, hojas de los simpodios elíptico ovadas a oblongo elípticas, base abruptamente oblicua, auriculada, el lóbulo más largo a menudo traslapando al peciolo, ápice agudo a obtuso en todas las hojas; pinnatinerves, 4–8 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central a lo largo de los 2/3 basales; margen ciliado, pubérulas, pubérulas en ambas superficies, **haz** (Fig. 34 B) liso a aterciopelado, opaco, verde nítido a pálido, **envés** (Fig. 34 C) color más pálido que el haz, membranáceas, inconspicuamente blanco-pelúcido punteadas. **Espigas** 12–28 (–35) cm de largo, solitarias opuestas a las hojas, péndulas a erectas cuando jóvenes, arqueadas en la antesis, tornándose péndulas en fruto, **pedúnculos** 4–9 (–11) cm de largo, glabros, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 32 B y 33 C) 0.2 mm de ancho, triangulares a orbiculares, margen densamente ciliado, tricomas blancos, **estambres** 2, anteras 0.3 mm de largo, filamentos de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 32 B, 33 D y 34 D) obovoides, transversalmente trígonos, 0.8–1mm de ancho, glabros, comúnmente con una depresión central.

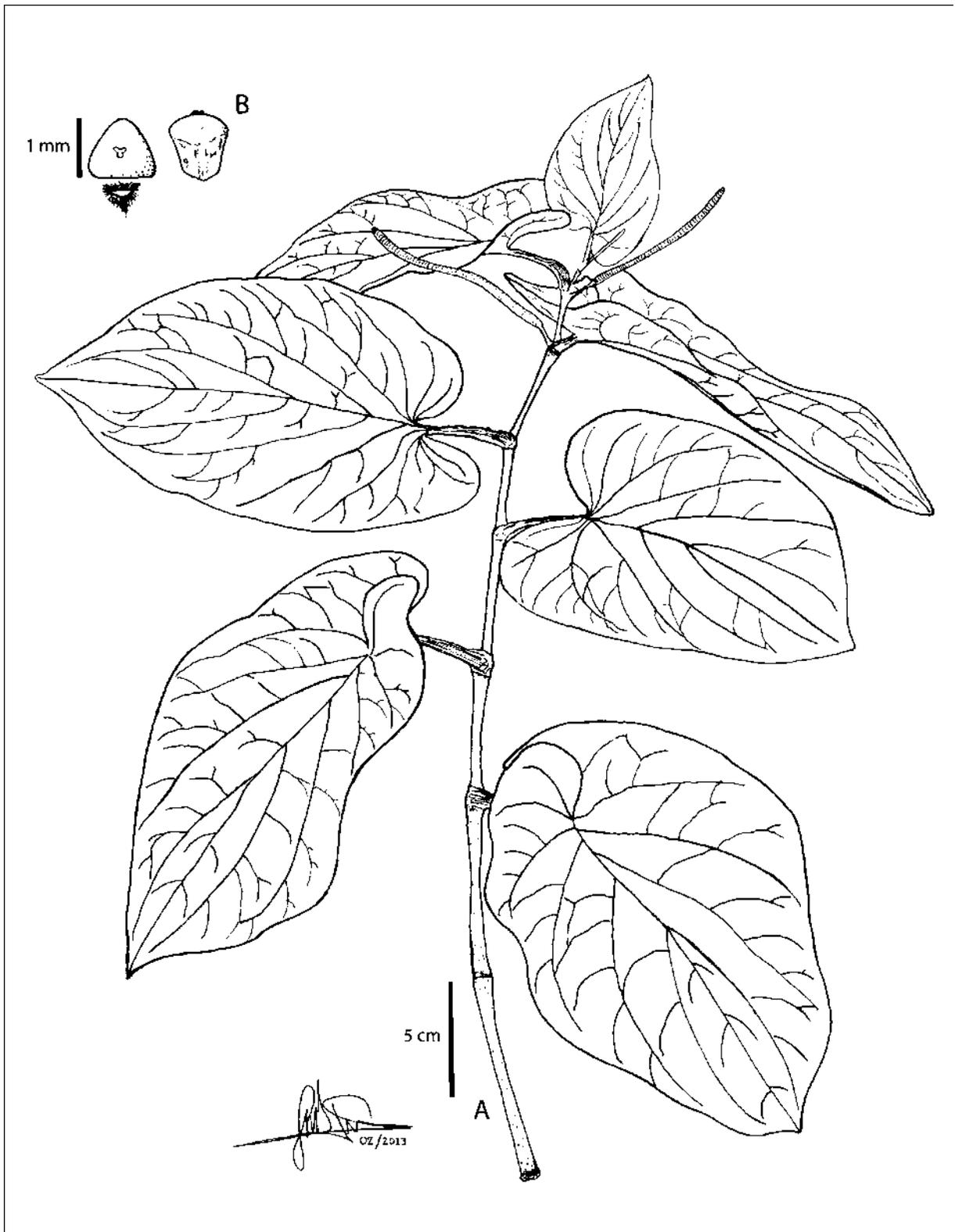


Fig. 32. *Piper auritum* Kunth: rama en floración (A), fruto y bráctea (B).

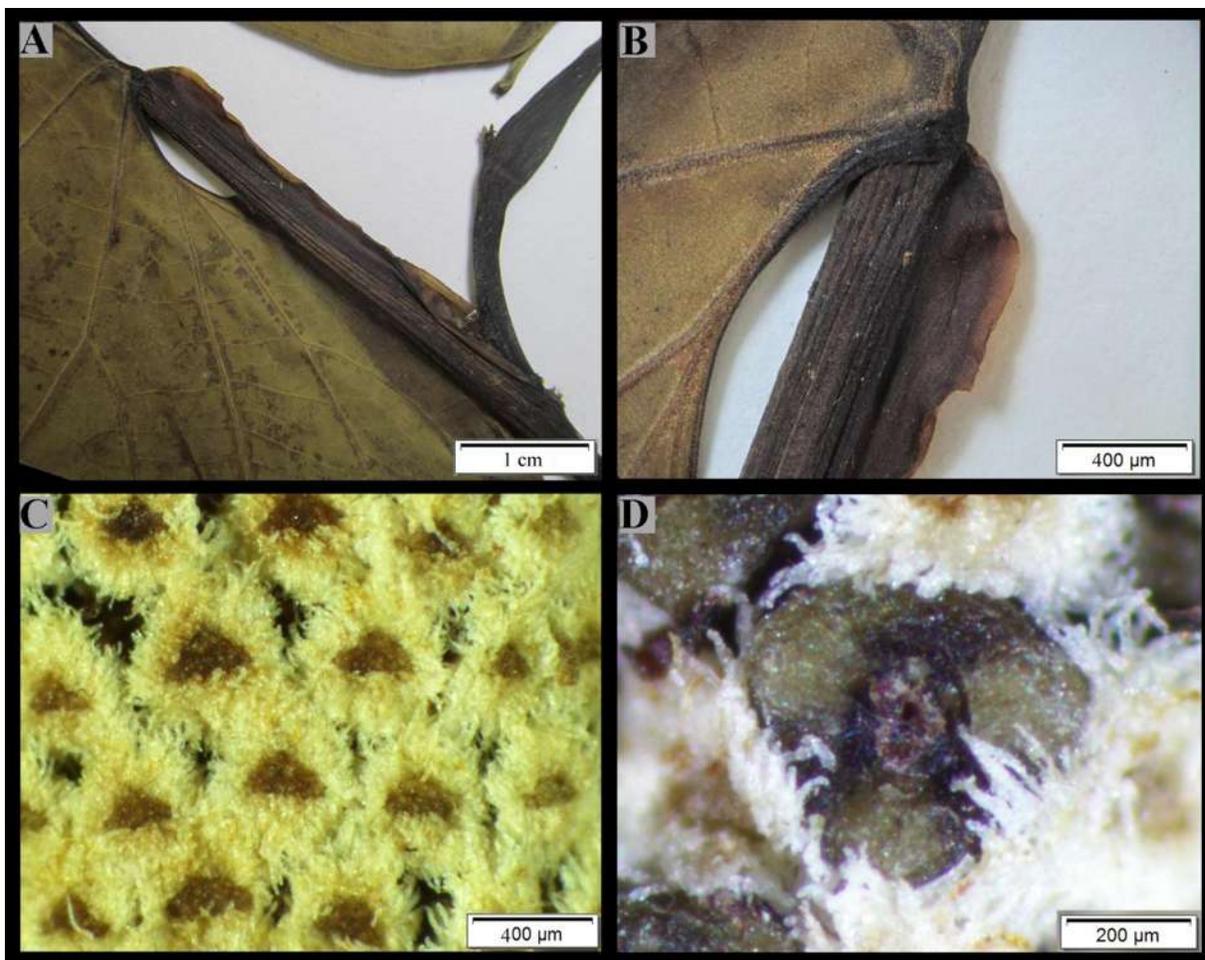


Fig. 33. Caracteres diagnósticos en *Piper auritum* Kunth, prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: Florece de febrero a julio y septiembre a noviembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: Selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia, sitios con disturbio producto de actividades humanas, cultivada en jardines y traspatios.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Queretaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán), Belice, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras, Jamaica, Nicaragua, Panamá y Surinam.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Tallo con lenticelas, estomas abundantes en ambas superficies de la hoja, tricomas unicelulares en el haz, tal vez por la edad, septados y de mayor tamaño hacia el margen.

M. óptica: Frutos con los vértices prominentes, color verde, partes centrales oscurecidas, tal vez por el proceso de secado (jpg. 968, 969 y 1006).

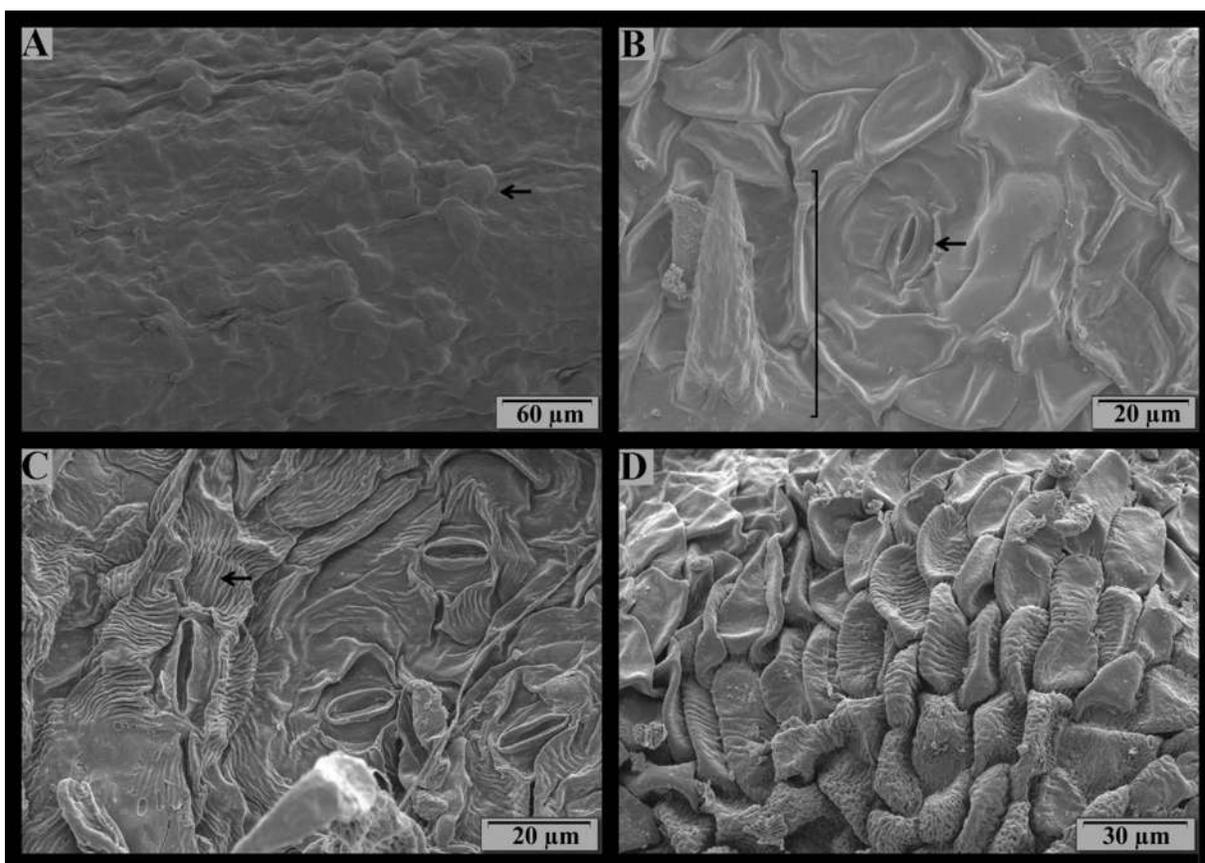


Fig. 34. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper auritum* Kunth mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de Ocosingo, en el cruceo Corozal, sobre camino Palenque Boca Lacantum, 180 m, 29 oct. 1985, E. Martínez S. 14352 (MEXU); camino viejo a Bonampak, 2 km al S del cruceo San Javier, en banco de grava, 16°47'19" N, 91°6'31" O, 359 m, 11 ago. 2002, G. Aguilar M. et al. 2078 (MEXU); A 200 m de Nuevo Francisco León, restaurante El Paraíso, 17° 1' 25" N, 90° 19' 21" O, 174 m, 16 jun.

2002, *G. Aguilar M. et al. 1410* (MEXU); a 1 km al S de San Javier, 16°47'22" N, 91°6'6" O, 295 m, 24 ago. 2002, *G. Aguilar M. et al. 2155* (MEXU); a 300 m de Nuevo México, sobre el arroyo al Norte del poblado, 17° 0' 40" N, 91° 18' 57" O, 185 m, 19 jul. 2002, *G. Aguilar M. et al. 1941* (MEXU); 2.98 km al S del cruceo de San Javier, 16°46'31" N, -91°6'26" O, 396 m, 20 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 9017bis* (MEXU, IEB); 5 km al S de Frontera Echeverría, sobre la orilla del río Usumacinta, 80 m, 4 dic. 1984, *E. Martínez S. 8948* (MEXU, IEB); 12 km al NW del cruceo de Bonampak, 16°41'14" N, -91°1'57" O, 299 m, 12 feb. 2003, *G. Aguilar et al. 5591* (MEXU, IEB); 4 km al S de Ejido Benémérito de las Américas camino a Flor de Cacao, 120 m, 18 feb. 1985, *E. Martínez S. 10576* (MEXU, IEB); Entrada de Velasco Viejo a 4 km de la carretera, 16°56'45" N, -91°16'45" O, 27 m, 30 mar. 2002, *G. Aguilar et al. 406* (MEXU, IEB); Entrada de Velasco Viejo a 4 km de la carretera, 16°56'45" N, -91°16'45" O, 27 m, 30 mar. 2002, *G. Aguilar et al. 403* (MEXU, IEB); cruceo Corozal, sobre el camino Palenque-Boca Lacantún, 180 m, 9 nov. 1985, *E. Martínez S. 15430* (MEXU, IEB); 10 km al N de Monte Líbano, camino a Naja, 950 m, 22 oct. 1984, *E. Martínez S. et al. 21210* (MEXU, IEB); Marqués de Comillas, 6 km al SE de ejido Benemérito de las Américas, con rumbo a Flor de Cacao, 160 m, 8 oct. 1984, *E. Martínez S. 8026* (MEXU, IEB); en el cruceo Corozal, sobre camino Palenque-Boca Lacantum, 180 m, 29 oct. 1985, *E. Martínez S. 14352* (MEXU); A 200 m de Nuevo Francisco León por restaurante El Paraíso, 17° 1' 25" N, 90° 19' 21" O, 174 m, 16 jun. 2002, *G. Aguilar 1410 et al.* (MEXU); 1 km al S de San Javier, 16°47'22", N 91°6'6" O, 295 m, 24 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2155* (MEXU); camino viejo a Bonampak, 2 km al S del cruceo San Javier, 16°47'19" N, 91°6'31" O, 359 m, 11 ago, 2002, *G. Aguilar et al. 2078* (MEXU); A 300 m al N de Nuevo México, 17° 0' 40" N, 91° 18' 57" O, 185 m, 19 jul. 2002 *G. Aguilar et al. 1941* (MEXU); A 4.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°57'26" N, 81°15'2" O, 338 m, 23 may. 2002, *D. Álvarez 1449* (MEXU); A 3 km al N del cruceo San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 2 sept. 2002, *G. Aguilar 2446* (MEXU); A 1.2 km al S del cruceo San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar 3157* (MEXU); A 0.8 km al E del cruceo San Javier, sierra de la Cojolita, 16°48'26" N, 91°5'55" O, 211 m, 10 oct. 2002, *G. Aguilar 3295* (MEXU, IEB); A 4.23 km al E de Nuevo Francisco León, 17°19'42.5" N, 91°16'56.6" O, 180 m, 13 oct. 2002, *G. Aguilar 3417* (MEXU, IEB); A 4 km al NE de Nuevo Guerrero, carretera Palenque a Palestina, 16°57'22" N, 91°15'40" O, 330 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar 3610* (MEXU, IEB); Puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O,

328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar 3770* (MEXU, IEB); poblado Chansayab, 16°45'16" N, 91°7'55" O, 362 m, 19 oct. 2002, *G. Aguilar 3823* (MEXU, IEB); Entrada de Velasco Viejo a 4 km de la carretera, 16°56'45" N, 91°16'45" O, 27 m, 30 mar. 2002, *G. Aguilar 402bis* (MEXU); Entrada de Velasco Viejo a 4 km de la carretera, 16°56'45" N, 91°16'45" O, 27 m, 30 mar. 2002, *G. Aguilar 405bis* (MEXU); A 1.5 km al NW del cruce San Javier, 16°47'12" N, 91°6'6" O, 404 m, 14 dic. 2002, *G. Aguilar 4660* (MEXU, IEB); A 12 km al NW del cruce de Bonampak, 16°41'14" N, 91°1'57" O, 299 m, 12 feb. 2003, *G. Aguilar 5591* (MEXU); rancho El Edén, 16°58'9" N, 91°16'48" O, 173 m, 29 abr. 2002, *G. Aguilar 561* (MEXU); A 0.69 km al NE del cruce San Javier, 16°48'3" N, 91°5'57" O, 495 m, 10 sept. 2003, *G. Aguilar 7875* (MEXU, IEB); A 4.5 km al NE de Nuevo Guerrero en Arroyo Aguado, 17°0'49" N, 91°17'11" O, 189 m, 17 may. 2002, *G. Aguilar 797* (MEXU, IEB); A 6.26 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°2'17" N, 91°15'28" O, 263 m, 24 nov. 2003, *G. Aguilar 8569* (MEXU); A 2.13 km al SW de San Javier, 16°46'50" N, 91°6'36" O, 341 m, 10 dic. 2003, *G. Aguilar 8833* (MEXU, IEB); A 0.64 km al W del cruce de Bonampak, 16°46'9" N, 91°6'35" O, 313 m, 13 dic. 2003, *G. Aguilar 8929* (MEXU, IEB); A 2 km al S de Nuevo Guerrero, rancho El Naranjito, 16°59'2" N, 91°17'7" O, 28 m, 19 may. 2002, *G. Aguilar 893* (MEXU); A 5.89 km al NE del cruce de San Javier, 16°50'28" N, 91°8'45" O, 328 m, 19 dic. 2003, *G. Aguilar 9010bis* (MEXU); A 2 km al S de Nuevo Guerrero, rancho El Naranjito, 16°59'2" N, 91°17'7" O, 28 m, 19 may. 2002, *G. Aguilar 913* (MEXU); A 3.89 km al E del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'44" N, 91°16'2" O, 207 m, 25 dic. 2003, *G. Aguilar 9156* (MEXU, IEB); A 7.32 km al NE del poblado Nuevo Guerrero, 17°57'59" N, 91°15'46" O, 369 m, 30 dic. 2003, *G. Aguilar 9316* (MEXU); A 1 km al S de El Paraíso, 16°56'43" N, 91°15'35" O, 325 m, 22 may. 2002, *G. Aguilar 959* (MEXU); A 29 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°47'49" N, 91°35'57" O, 370 m, 1 mar. 2002, *J. Calónico 22180* (MEXU); A 4 km al E de Nuevo Guerrero, 16°58'56" N, 91°14'47" O, 299 m, 5 may. 2002, *J. Calónico 23105* (MEXU); A 2 km al NW de Corozal (cruce de San Javier), 16°48'14" N, 91°5'19" O, 379 m, 10 oct. 2002, *J. Calónico 24150* (MEXU); A 0.8 km al W de Nuevo Guerrero, 16°59'22" N, 91°17'28" O, 205 m, 12 oct. 2002, *J. Calónico 24262* (MEXU); A 0.6 km al S de Nuevo Guerrero, arroyo La Poza, 16°58'50" N, 91°17'8" O, 414 m, 12 oct. 2002, *J. Calónico 24292* (MEXU); A 4.7 km al S de Nuevo Guerrero, 16°57'5" N, 91°15'32" O, 327 m, 16 oct. 2002, *J. Calónico 24568* (MEXU); Rumbo a Lacanjá Chansayab, 2.25 km al W de la entrada a

Bonampak, 16°46'1" N, 91°7'22" O, 241 m, 18 oct. 2002, *J. Calónico 24635* (MEXU); A 3.2 km al N de Corozal, 16°48'51" N, 91°3'41" O, 371 m, 21 oct. 2002, *J. Calónico 24852* (MEXU); A 5 km al NE del cruceo San Javier, rumbo a San Jacinto, 16°48'50" N, 91°3'39" O, 190 m, 24 nov. 2002, *J. Calónico 24988* (MEXU); municipio de **Palenque**, en el camino a Bonampak, 7.5 km al SE del retorno a Chancala, 400 m, 8 ene. 1978, *C. H. Perino & J. V. Perino 3060* (MEXU); ca. de las ruinas, ca. de la carretera, 8 jul. 1981, *T. P. Ramamoorthy et al. 2541* (MEXU, IEB).

Piper commutatum Steud. Nom. Bot. ed. 2. 2: 340. 1841.

≡ *Steffensia plantaginea* Kunth Linnaea 13: 672. 1840. ≡ *Artanthe plantaginea* (Kunth) Miq. Syst. Piperac.: 389. 1844. TIPO: México. Veracruz, Papantla, *Schiede s. n.* (Holotipo: HAL!).

= *Piper nudum* C. DC. in DC., Prodr. 16(1): 325. 1869. TIPO: México. “Nova Hispania” *Sessé & Mociño s. n.* (Holotipo: G!, isotipo: MO!)

= *Piper papantlense* C. DC. in DC., Prodr. 16(1): 338. 1869. TIPO: México. Veracruz, near Papantla, *Fischer 74* (Holotipo: LE!).

= *Piper membranaceum* C. DC. in DC., Prodr. 16(1): 366. 1869. TIPO: México. “Nova Hispania”, *Sessé & Mociño s. n.* (Holotipo: G!).

= *Piper diandrum* C.DC., Linnaea 37: 364. 1872. TIPO: México. Veracruz, Pital, vicinities of Río Nautla, *Liebmann 55* (Lectotipo: C!).

= *Piper patulum* Bertol. var. *cordifolium* Trel., J. Wash. Acad. Sci. 13: 366. 1923. TIPO: El Salvador, Dept. Sonsonate, Nahulingo, *Standley 22046* (Holotipo: ILL; isotipos: GH!, NY!, US!).

= *Piper venulosum* Trel., Contr. U.S. Natl. Herb. 26: 132. 1929. TIPO: Costa Rica, Prov. Alajuela, San Ramón, *Brenes 14192* (Holotipo: US!; isotipos: F, G× 2, GH!, K!).

= *Piper heterophlebium* Trel. ex Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 18: 345. 1937.

TIPO: Costa Rica, Prov. San José, El General, *Skutch 2293* (Holotipo: US; isotipos: A!, K!, MO, NY!, S!).

Arbustos o plantas arborescentes profusamente ramificadas, 1–5 m de alto, entrenudos de ramillas (2.3–) 3–6 (–10) cm de largo, glabros o pubérulos (Fig. 36 A), verde oliváceo al secar, lenticelados a tuberculados, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 35 A) (7–) 10–15 (–30) mm de largo, glabros. **Hojas** dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (1.5–) 2–3 (–5.5) cm, no vaginados ni acanalados en hojas de los monopodios, abrazadores en la base, vaginados, acanalados 3/4 de su longitud en hojas de los simpodios, escasamente pubérulos, glabrescentes; **márgenes peciolares** (Fig. 35 B) reducidos, extendiéndose 0.5 mm, glabros, no membranáceos, opacos, verde oliváceos al secar; **lámina** (6–)10–16 (–19) cm de largo, (2–) 6–13 (–15) de ancho, hojas de los monopodios ovadas a ampliamente ovadas, base ligeramente oblicua, ligera a profundamente cordada, hojas de los simpodios oblongo-lanceolada a elíptica, base casi equilátera, obtusa a redondeada, ápice acuminado a largamente acuminado en todas las hojas; palmatinerves, (3–) 5–7 (–9) nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo; margen glabro, glabras o con ocasionales tricomas simples en ambas superficies, sobre todo en las nervaduras o hacia la parte basal, especialmente en hojas jóvenes, **haz** (Fig. 36 B) verde oliváceo al secar, liso, lustroso a ligeramente opaco, a veces granuloso en la base, **envés** (Fig. 36 C) color más pálido que el haz, cartáceas-subcoriáceas, eglandulares. **Espigas** 10–15 (–30) cm de largo, solitarias opuestas a las hojas, erectas cuando jóvenes, curvadas en la antesis, tornándose péndulas en fruto, **pedúnculos** 6–10 (–23) mm de largo, glabros o pubérulos, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 53 C) 0.4–0.6 mm de ancho, redondas a triangulares, esparcida a margen densamente ciliado, tricomas verdosos a cafés, **estambres** 2, anteras 0.2–0.3 mm de largo, filamentos 0.5 mm, **estigmas** (3–) 4–5, sésiles. **Frutos** (Figs. 53 D y 36 D) obovoides, transversalmente redondos a oblongos, 1–2 mm de ancho, glabros, comúnmente con una depresión central.

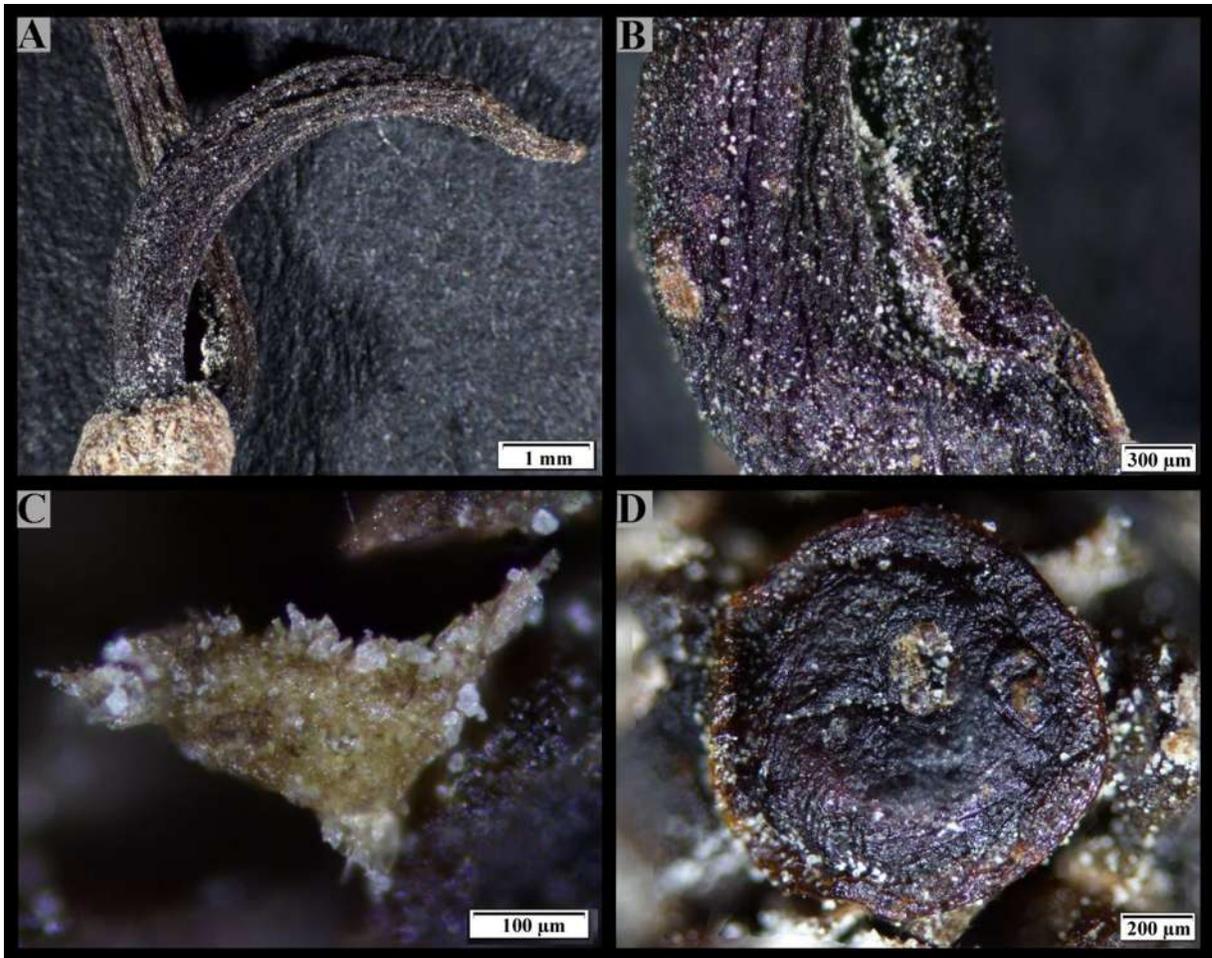


Fig. 35. Caracteres diagnósticos en *Piper commutatum* Steud., prófido (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva baja caducifolia y tular.

Distribución: México (Chiapas, Michoacán y Veracruz), Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala y Honduras.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Superficie del tallo característica, con pequeños abultamientos leves (como salpicaduras), con eventuales ceras. Vesículas presentes en el envés foliar. Ceras en

forma de placas verticales en las nervaduras del envés, y en forma de depósitos granulosos en el haz foliar. Escasas glándulas presentes en el envés, alrededor de 20 μm de ancho.

M. óptica: Aspecto de la base foliar, base foliar granulosa, con tejido del peciolo prolongándose hacia los lados (jpg. 1478), frutos jóvenes (jpg. 1484-5).

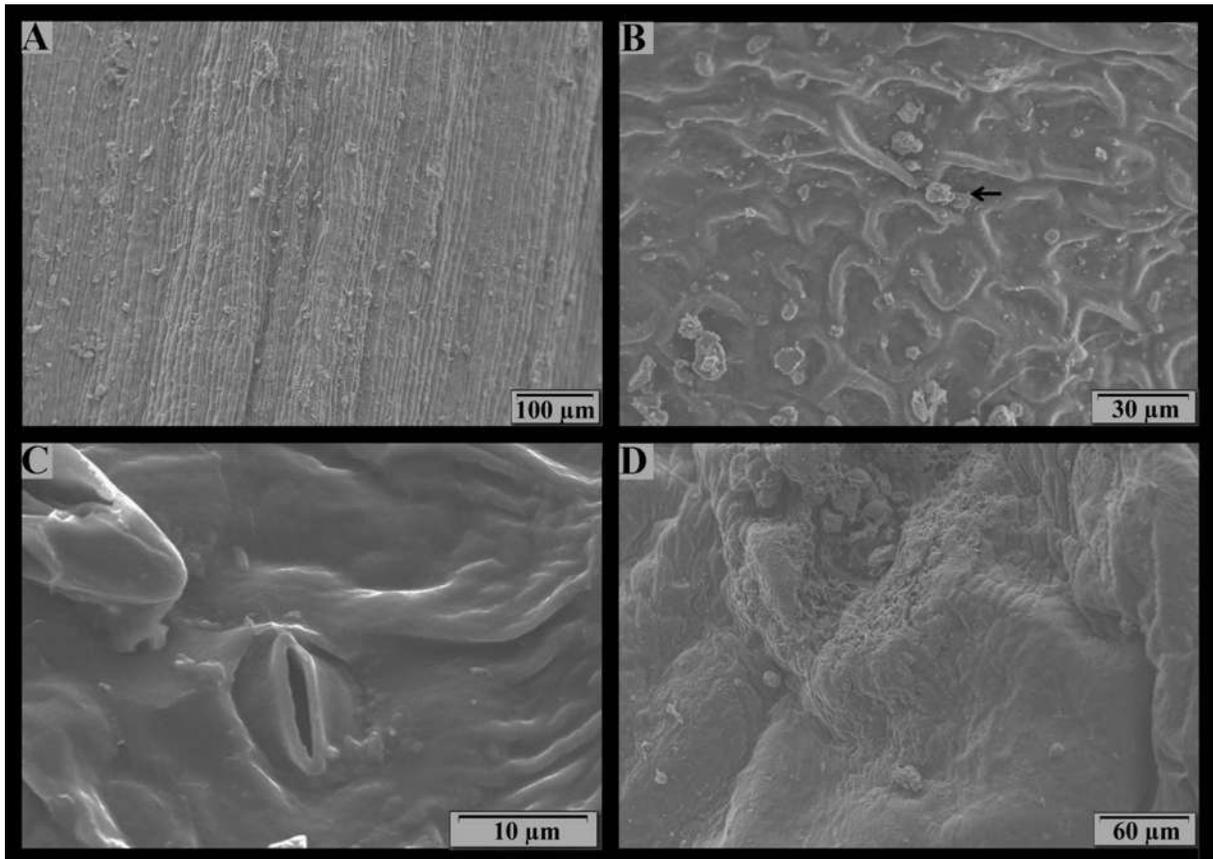


Fig. 36. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper commutatum* Steud. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de Ocosingo, Nahá, 27 km al SE de Palenque 16°57' & 17°01' N, 91°33' & 91°38' W , 900 m, 10 may.1999, A. Durán F. 1187 (MEXU); Lacanjá-Chansayab, a 130 km al Sureste de Palenque, 16°44' N, 91°05' O, 400 m, 19 feb. 1994, S. Levy T. & A. Durán F. 84 (MEXU); A 6.5 km al S de Nuevo Guerrero sobre el camino a Santo Domingo, 16°55'49" N, 91°16'17" O, 400 m, 6 may. 2002, D. Álvarez 987 (MEXU); Ojo de Agua de San Javier, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 390 m, 14 ago. 2002, E. Martínez S. 35781 (MEXU); A 4.3 km del rancho Santa Rosita sobre el arroyo Francisco León, 16°59'55" N, 91°17'45" O, 205 m, 16 ene. 2003, G. Aguilar 4985 (MEXU); A 2 km al

NW del cruceo Lacanjá Tzeltal, 16°55'40" N, 91°15'35" O, 354 m, 17 feb. 2003, *G. Aguilar* 5838 (MEXU); A 1.7 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, 16°59'39" N, 91°17'52" O, 236 m, 25 feb. 2003, *G. Aguilar* 5873 (MEXU); A 2.5 km al NW del cruceo Lacanjá Tzeltal, 16°56'59" N, 91°15'23" O, 295 m, 16 abr. 2003, *G. Aguilar* 6388 (MEXU); A 0.93 km al SW de San Javier, 16°47'31" N, 34°91'6" O, 399 m, 19 may. 2003, *G. Aguilar* 6773 (MEXU); rancho La Libertad, a 1.5 km al NW de Nuevo Guerrero, 16°59'40" N, 91°17'58" O, 197 m, 25 may. 2002, *J. P. Abascal* 34 (MEXU).

Piper curvatipes Trel. en *Publs. Field Mus. Nat Hist. (Bot.)* 17(3): 231. 1937. TIPO: Guatemala, Petén, *Lundell* 3122 (Holotipo: ILL foto!, isotipo: F foto!)

Arbustos o sufrútices profusamente ramificados, 1–3 m de alto, entrenudos de ramillas (1.2–) 3–6 (–10) cm de largo, glabros (Fig. 38 A), verde pálido a amarillento, a veces con manchas poco evidentes al secar, diminutamente verrugoso a veces lenticelados con la edad. **Prófilos** (Fig. 37 A) (9–) 12–14 (–17) mm de largo, glabros. **Hojas** poco dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (4–) 6–8 (–11) mm de largo, glabros, vaginados 1–3 mm, en peciolos de los simpodios, hasta 9 mm en peciolos de los monopodios; **márgenes peciolares** (Fig. 37 B) reducidos, extendiéndose 1–3 mm (Fig. 31 B), membranáceos, translúcidos, café claro al secar; **lámina** (8–) 10.5–12 (–13.7) cm de largo, (3.2–) 3.7–5 (–6.1) cm de ancho, hojas de los monopodios elípticas a lanceoladas, hojas de los simpodios angosta a ampliamente elípticas, a veces elíptico-oblongas, rara vez elíptico-oblancoadas, base oblicua en todas las hojas, obtusa, ápice agudo a acuminado; pinnatinerves, 3 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en el 1/3 basal; margen y ambas superficies glabras; **haz** (Fig. 38 B) liso, lustroso, verde oliváceo al secar, **envés** (Fig. 38 C) color más pálido que el haz, cartáceas, eglandulares. **Espigas** (3.4–) 4.2– 4.7 (–4.9) cm de largo, solitarias opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, pedúnculos (5–) 6–7 (–12) mm de largo, glabros, porción apical estéril 1–3 mm de largo, glabra. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 38 C) 0.5–0.7 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas blancos, **estambres** 4, anteras 0.2–0.3 mm de largo, filamento 0.3 mm de largo, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 37 D y 38 D) obovoides, transversalmente redondos, 1–1.4 mm de ancho, densamente pubescentes, tricomas blancos a amarillos.

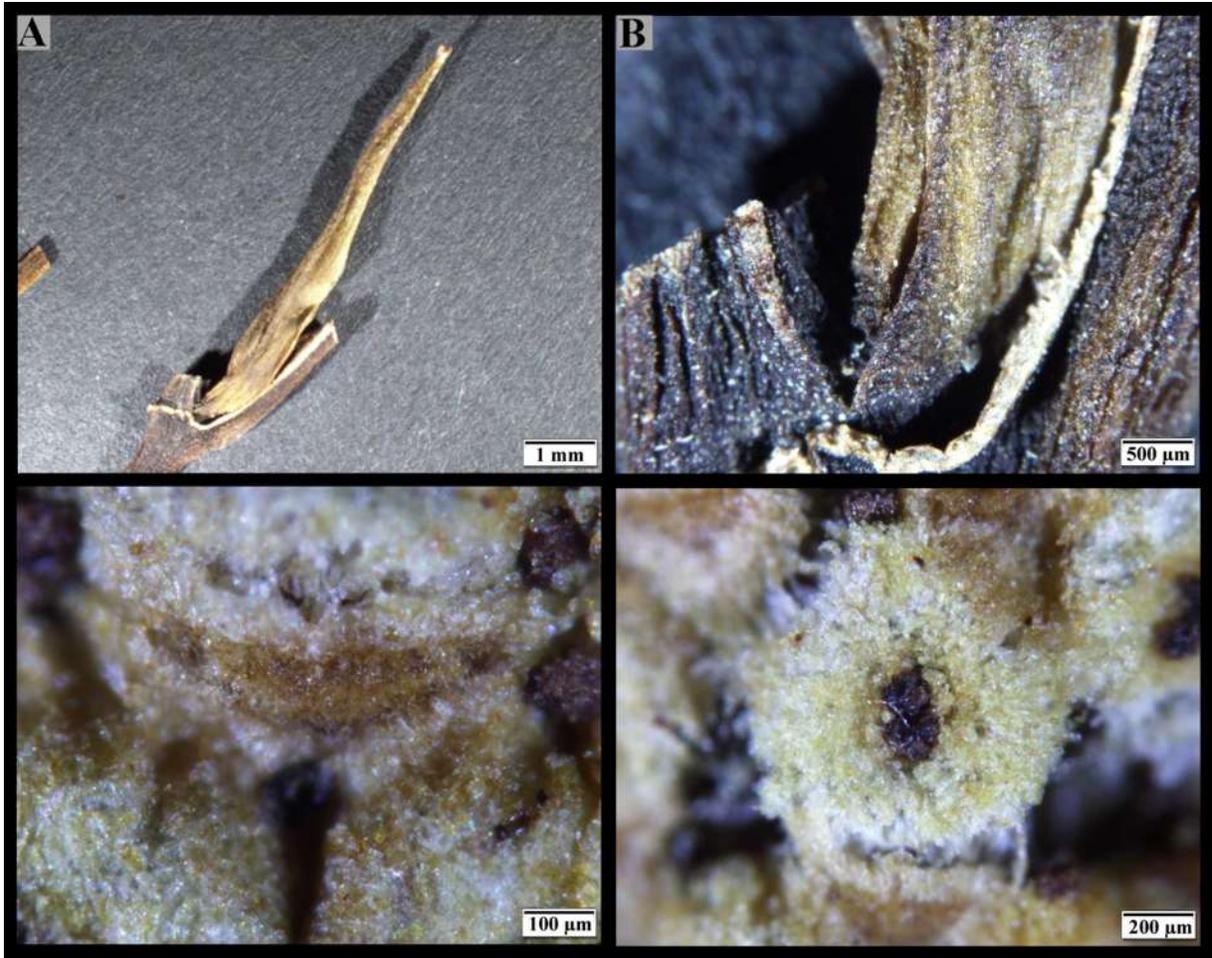


Fig. 37. Caracteres diagnósticos en *Piper curvatipes* Trel., perfil (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de febrero a junio y agosto a noviembre, fructifica de julio a septiembre y de noviembre a febrero.

Hábitat: Selva mediana o baja perennifolia, selva mediana subperennifolia.

Distribución: México (Chiapas), Belice y Guatemala.

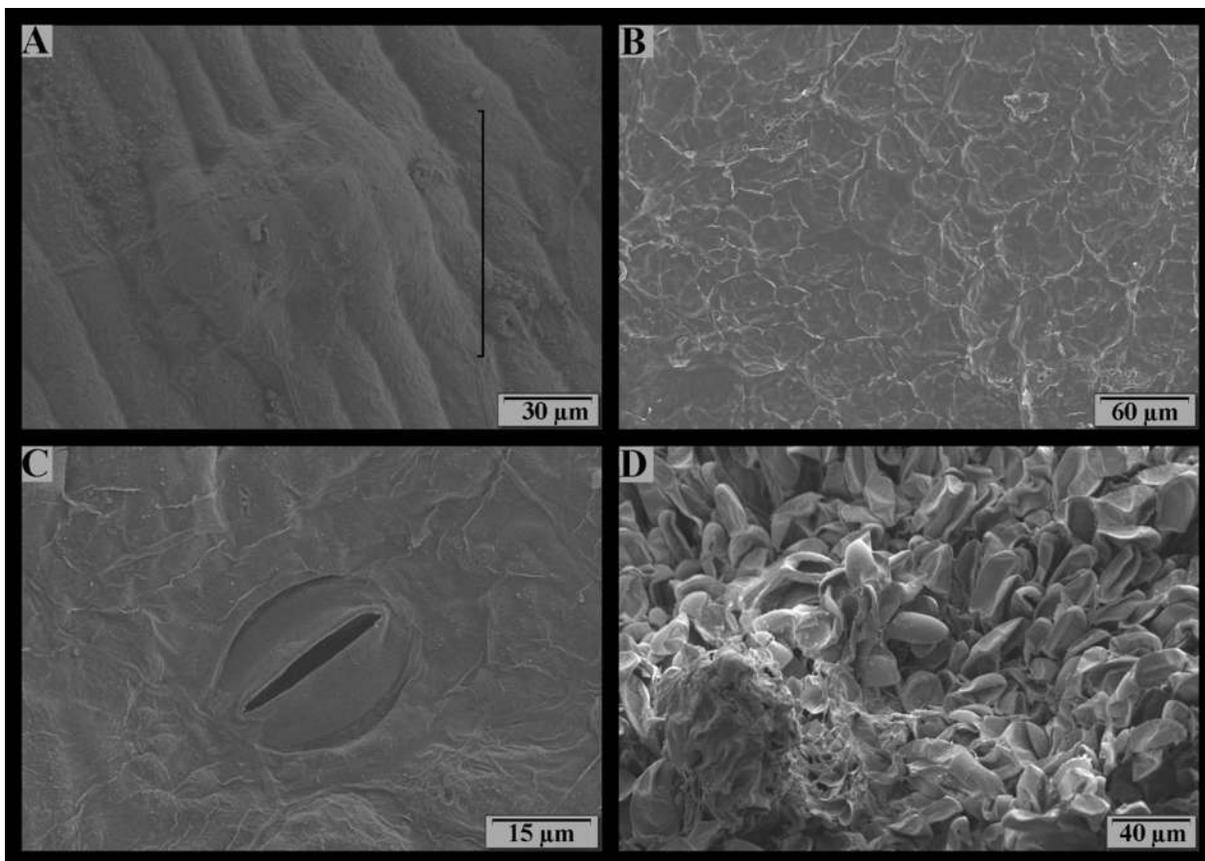


Fig. 38. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper curvatipes* Trel. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, 4 km al S de Benemérito de las Américas en zona Márquez de Comillas, 16°29'47" N, -90°37'26" O, 120 m, 2 dic. 1984, *E. Martínez S. et al.* 8886 (MEXU, IEB); municipio de **Las Margaritas**, 19 km al N de Jerusalén, entre La Sombra y Guadalupe Tepeyac, 16.285027° N, 91.487173° O, 638 m, 26 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 676 (IEB); Municipio de **Ocosingo**, 4 km al SE de Lacanjá Tzeltal, rumbo al entronque con la carretera fronteriza del sur, 16.92951° N, 91.26487° O, 374 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 610 (IEB); 15 km al O de Frontera Corozal, o 2.3 km al E de cruceo Corozal, cerca de un puente, 16.76591° N, 90.98496° O, 144 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 632 (IEB); A 2 km al S de Nuevo Guerrero, rancho El Naranjito, 16°59'2" N, 91°17'7" O, 28 m, 19 may. 2002, *G. Aguilar* 894 (MEXU); A 1 km de Nuevo México, al Norte del poblado, 17°1'4" N, 91°19'0" O, 176 m, 9 jul. 2002, *G. Aguilar et al.* 1753 (MEXU); cerca de El Real, E de Ocosingo, 760 m, 24 dic. 1981, *D.E. Breedlove* 56437 (MEXU); 8 km NW of Bonampak,

Lacanja-Chansayab at the río Lacanja, 350 m, 14 may. 1982, *G. Davidse et al.* 20465 (MEXU); rancho Santa Teresita, a 1 km al W de la carretera fronteriza del S, rumbo al arroyo, 16°59'36" N, -91°18'3" O, 166 m, 16 jul. 2002, *G. Aguilar et al.* 1863 (MEXU, IEB); 2.02 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, 16°59'47" N, -91°18'1" O, 187 m, 7 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 8733 (MEXU, IEB); restauración ecológica "El Cartón", 5.57 km al SO de Frontera Corozal, 16°47'19.5" N, 90°55'41.7" W, 134 m, 22 may. 2004, *G. Aguilar et al.* 10180 (MEXU); 1 km al SW del cruceo San Javier, 16°47'55" N, -91°6'20" O, 404 m, 25 feb. 2002, *G. Aguilar et al.* 4126 (MEXU, IEB); Boca Lacantún, sobre la carretera fronteriza del S, 16°34'50" N, -90°41'57" O, 120 m, 26 oct. 1984, *E. Martínez S. et al.* 8715-a (MEXU, IEB); colonia 20 de Noviembre, al S de Nuevo Guerrero, 16°54'52" N, 91°16'46" O, 238 m, 28 abr. 2002, *G. Aguilar et al.* 522 (MEXU); cruceo Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum, 180 m, 9 nov. 1985, *E. Martínez S.* 15471 (MEXU); cruceo Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum 180 m, 6 nov. 1985, *E. Martínez S.* 14912 (MEXU); rancho Santa Teresita, a 1 km al W de la carretera fronteriza del S, rumbo al arroyo, 16°59'36" N, 91°18'3" O, 166 m, 16 jul. 2002, *G. Aguilar et al.* 1850 (MEXU); Camino viejo a Bonampak, 2 km al S del cruceo San Javier, en banco de grava, 16°47'19" N, 91°6'31" O, 359 m, 11 ago. 2002, *G. Aguilar et al.* 2084 (MEXU); cruceo Corozal, 16°45'22" N, 91°0'33" O, 185 m, 3 may. 2004, *G. Aguilar & E. Martínez S.* 9927 (MEXU); A 1.07 km al SW del cruceo San Javier, 16°47'25" N, 91°4'34" O, 361 m, 9 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 8799 (MEXU); colonia 20 de Noviembre al S de Nuevo Guerrero, 16°54'52" N, 91°16'46" O, 238 m, 28 abr. 2002, *G. Aguilar et al.* 513 (MEXU); Entrada a Velasco Viejo a 4 km de la carretera, 16°56'45" N, 91°16'45" O, 27 m, 8 mar. 2002, *G. Aguilar et al.* 410 (MEXU); Ojo de Agua y la Herradura, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 30 m, 27 mar. 2002, *G. Aguilar* 306 (MEXU); A 2 km al S de Nuevo Guerrero, rancho El Naranjito, 16°59'2" N, 91°17'7" O, 28 m, 19 may. 2002, *G. Aguilar* 918 (MEXU); 1 km al N de Nuevo México, 17°1'4" N, 91°19'0" O, 176 m, 9 jul. 2002, *G. Aguilar & F. Aguilar* 1793 (MEXU); Arroyo de Nuevo Guerrero, a 0.5 km al S del poblado, 16°58'59" N, 91°17'4" O, 210 m, 28 jun. 2002, *G. Aguilar & F. Aguilar* 1596 (MEXU); A 0.5 km al NO de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar & J. Aguilar* 1479 (MEXU); Arroyo Nuevo Tila, camino Lacanjá, a 6.4 km al S de Nuevo Guerrero, 16°55'47" N, 91°16'14" O, 380 m, 27 may. 2002, *G. Aguilar et al.* 1161 (MEXU); A 6.37 km al SE de Nuevo Guerrero, camino de Lancanjá-Tzeltal, 16°55'57" N, 91°15'43" O,

456 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez* 3570 (MEXU); A 3.8 km al SE de El Paraíso, 16°55'48" N, 91°16'16" O, 385 m, 14 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez* 3487 (MEXU); A 6.37 km al SE de Nuevo Guerrero camino de Lancajá-Tzeltal, 16°55'57" N, 91°15'43" O, 456 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez* 3558 (MEXU); A 6.37 km al SE de Nuevo Guerrero camino de Lancajá-Tzeltal, 16°55'57" N, 91°15'43" O, 456 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez* 3542 (MEXU); San Javier, 16°48'50" N, 91°6'58" O, 366 m, 19 nov. 2002, *G. Aguilar et al.* 4299 (MEXU); A 6.4 km al SSE de Nuevo Guerrero, 16°55'55" N, 91°15'43" O, 380 m, 9 ago. 2002, *E. Martínez S. et al.* 35579bis (MEXU); A 2 km al N de Naja, camino a Chancala, 900 m, 17 jun. 1986, *E. Martínez S. & M. A. Soto A.* 18805 (MEXU); A 0.5 km al S de Nuevo Francisco León (Restaurante el Paraíso), 17°1'25" N, 91°9'19" O, 177 m, 10 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23429 (MEXU); A 0.5 km al S de Nuevo Francisco León (Restaurante el Paraíso), 17°1'25" N, 91°9'19" O, 177 m, 10 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23428 (MEXU); A 0.5 km al S de Nuevo Francisco León (Restaurante el Paraíso), 17°1'25" N, 91°9'19" O, 177 m, 10 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23501 (MEXU); A 0.5 km al S de Nuevo Francisco León (Restaurante el Paraíso), 17°1'25" N, 91°9'19" O, 177 m, 10 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23452 (MEXU); San Javier, 16°48'50" N, 91°6'58" O, 366 m, 19 nov. 2002, *G. Aguilar et al.* 4305 (MEXU); A 1.5 km al NO del cruceo San Javier, 16°47'12" N, 91°6'6" O, 404 m, 14 dic. 2002, *G. Aguilar et al.* 4661 (MEXU); A 4.5 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak, 16°40'33" N, 91°2'5" O, 256 m, 10 feb. 2003, *D. Álvarez & A. Chambor* 3724 (MEXU); A 6.5 km al S de Nuevo Guerrero sobre el camino a Santo Domingo, 16°55'49" N, 91°16'17" O, 400 m, 6 may. 2002, *D. Álvarez et al.* 1009 (MEXU); A 6.5 km al S de Nuevo Guerrero sobre el camino a Santo Domingo, 16°55'49" N, 91°16'17" O, 400 m, 6 may. 2002, *D. Álvarez et al.* 999 (MEXU); A 1.9 km al O del cruceo San Javier, 16°55'40" N, 91°15'33" O, 372 m, 16 abr. 2003, *G. Aguilar & C. Chacanyun* 6363 (MEXU); A 2 km al NE de San Javier, 16°48'51" N, 91°6'58" O, 372 m, 29 ene. 2003, *G. Aguilar et al.* 5293 (MEXU); A 1.5 km al NO del cruceo San Javier, 16°47'12" N, 91°6'6" O, 404 m, 13 dic. 2002, *G. Aguilar et al.* 4826bis (MEXU); En el cruceo Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum 180 m, 15 sept. 1985, *E. Martínez S.* 13978 (MEXU); En el cruceo Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum 180 m, 15 sept. 1985, *E. Martínez S.* 17953 (MEXU); A 1.99 km al NE de San Javier, 16°48'50" N, 91°6'59" O, 396 m, 28 oct. 2003, *G. Aguilar et al.* 8320 (MEXU); En el cruceo Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum 180 m, 15 sept. 1985, *E. Martínez S.* 14946

(MEXU); A 1.25 km al SO de San Javier, 16°47'18" N, 91°6'29" O, 388 m, 18 may. 2003, *G. Aguilar et al.* 6753 (MEXU); A 2 km al SE de San Javier, 16°48'49" N, 91°7'5" O, 372 m, 13 may. 2003, *G. Aguilar et al.* 6691 (MEXU); A 7.7 km al SE de la comunidad Lacanjá Chansayab, 16°41'42" N, 91°6'34" O, 292 m, 20 abr. 2003, *G. Aguilar et al.* 6486 (MEXU); A 0.2 km al O de Nuevo Guerrero, 16°59'11" N, 91°17'14" O, 210 m, 8 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23328 (MEXU).

Piper flavidum C. DC. en *Bot. Gaz.* 19(7): 258. 1894. TIPO: Guatemala, Alta Verapaz, Barranca de Rubelcruz, 762 m, abr. 1889, *J. Donnell Smith 1744* (Holotipo: G-DC!).

Hierbas perennes o sufrútices escasamente ramificados, 0.3–1 m de alto, entrenudos de ramillas (–0.5) 1–2 (–3.6) cm de largo, glabros (Fig. 40 A), verde limón pálido a amarillento al secar, cafés con la edad. **Prófilos** (Fig. 39 A) (6) 8–10 (12) mm de largo, glabros. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (2) 3–5 (9) mm de largo, vaginados hasta 1/3 de su longitud, glabros; **márgenes peciolares** (Fig. 40 B) 1–2 mm de largo, extendiéndose 1–3 mm glabros, membranáceos, translúcidos, beige al secar; **lámina** (–3.5) 6–9 (–11) cm de largo, (0.4–) 0.7–1.2 (–1.8) cm de ancho, linear-lanceolada, base equilátera, atenuada, ligeramente decurrente, ápice acuminado; pinnatinerves, 1–2 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en el 1/3 basal; margen glabro, **haz** (Fig. 40 B) liso, ligeramente lustroso, verde pálido a oliváceo-café al secar, **envés** (Fig. 40 C) color más pálido que el haz, glabras en ambas superficies, cartáceas a subcoriáceas, eglandulares, o con diminutas glándulas translúcidas, muy difíciles de ver, presentes también en prófilos y márgenes foliares. **Espigas** 2–3 cm de largo, solitarias opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** 2–6 (–10) mm de largo, glabros, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 39 C) 0.6–0.8 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas blancos amarillentos, **estambres** 4, anteras 0.2 mm de largo, filamentos 0.2 mm, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 39 D y 40 D) obovoides, transversalmente redondos, 0.8–1 mm de ancho, densamente pubescentes, tricomas blanco a amarillentos.

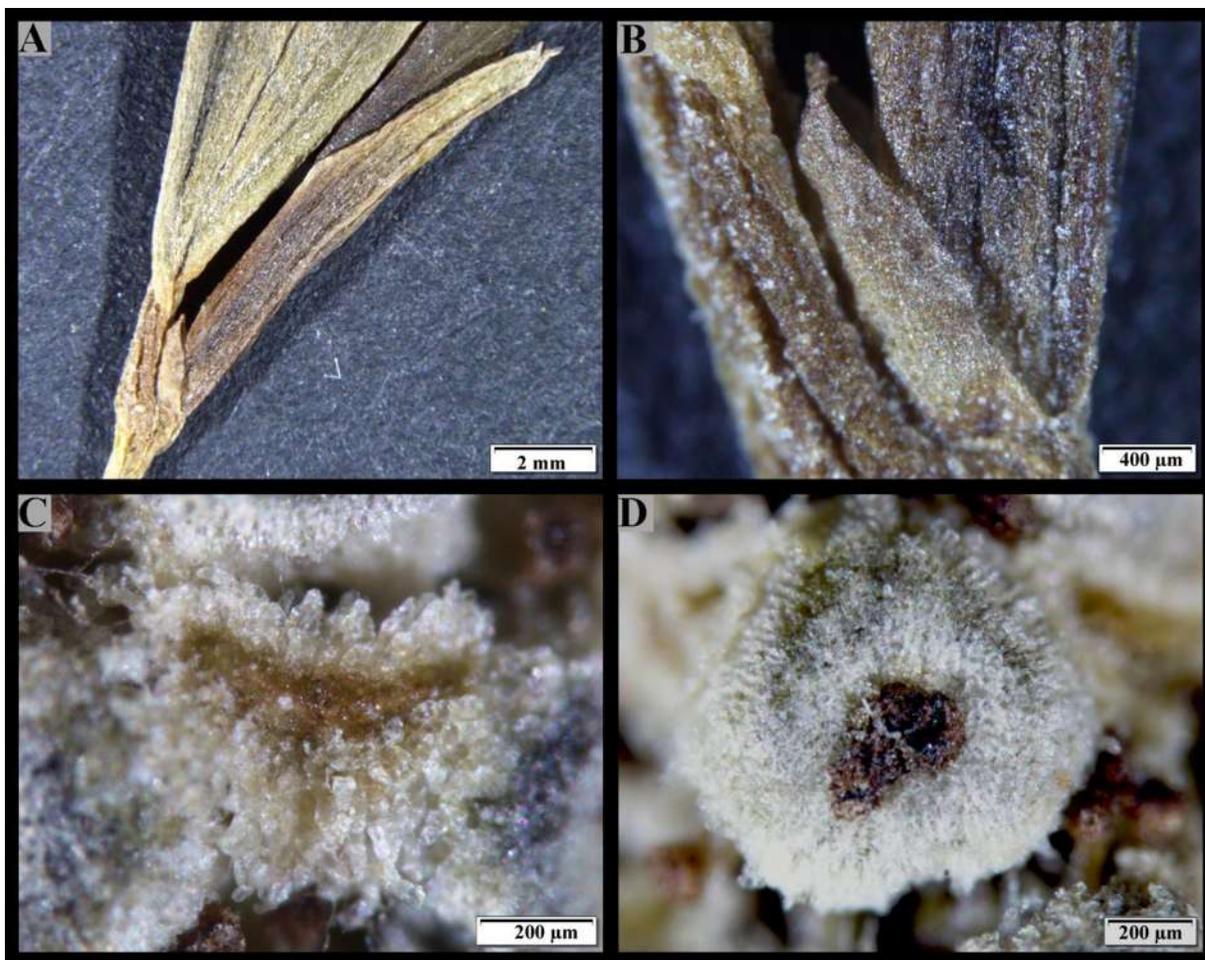


Fig. 39. Caracteres diagnósticos en *Piper flavidum* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de abril a agosto y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a febrero.

Hábitat: Selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas y Tabasco. Resto de América: Guatemala).

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras presentes en tallos, en ambas superficies foliares, en tricomas y centros de las brácteas.

M. óptica: Glándulas amarillas en prófalo, márgenes foliares, y hojas, muy pequeñas, de 15-20 μm (jpg. 2010, 2012, 2013 y 2017).

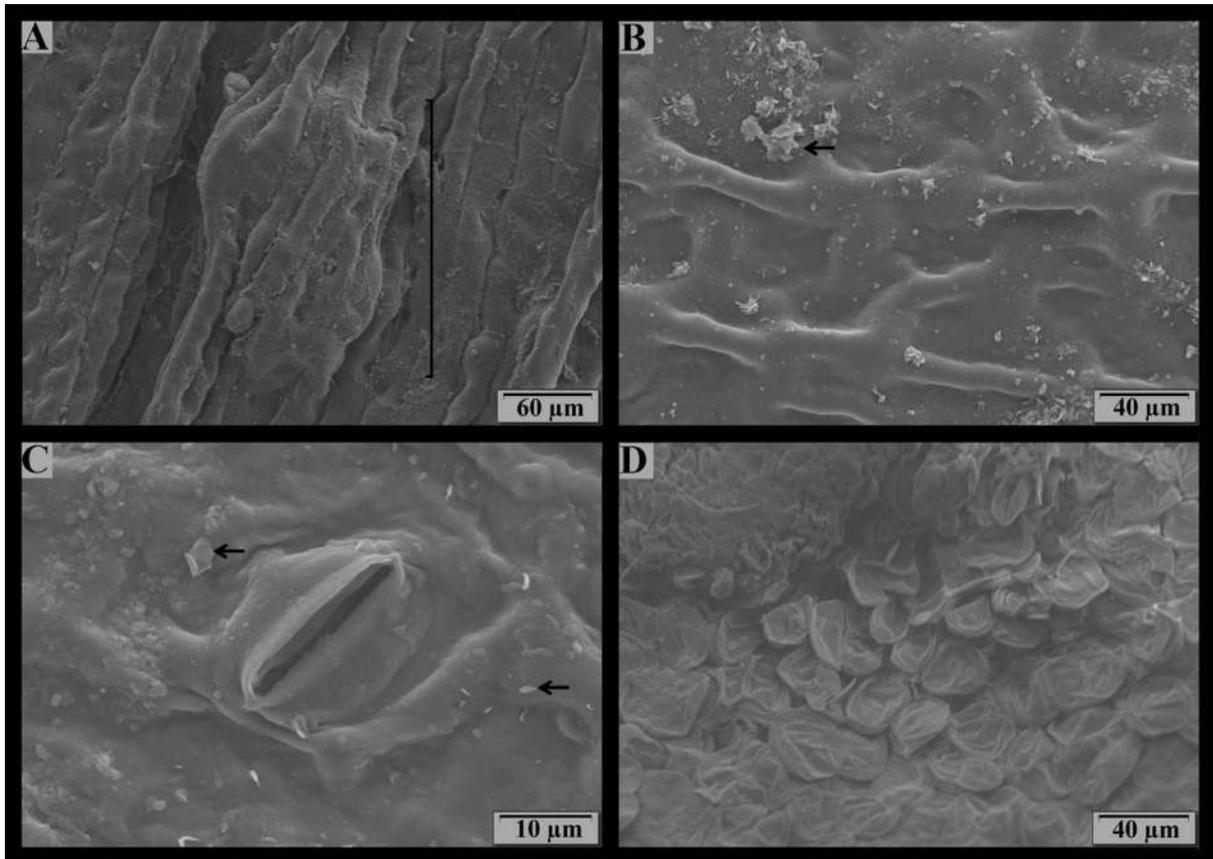


Fig. 40. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper flavidum* C. DC., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

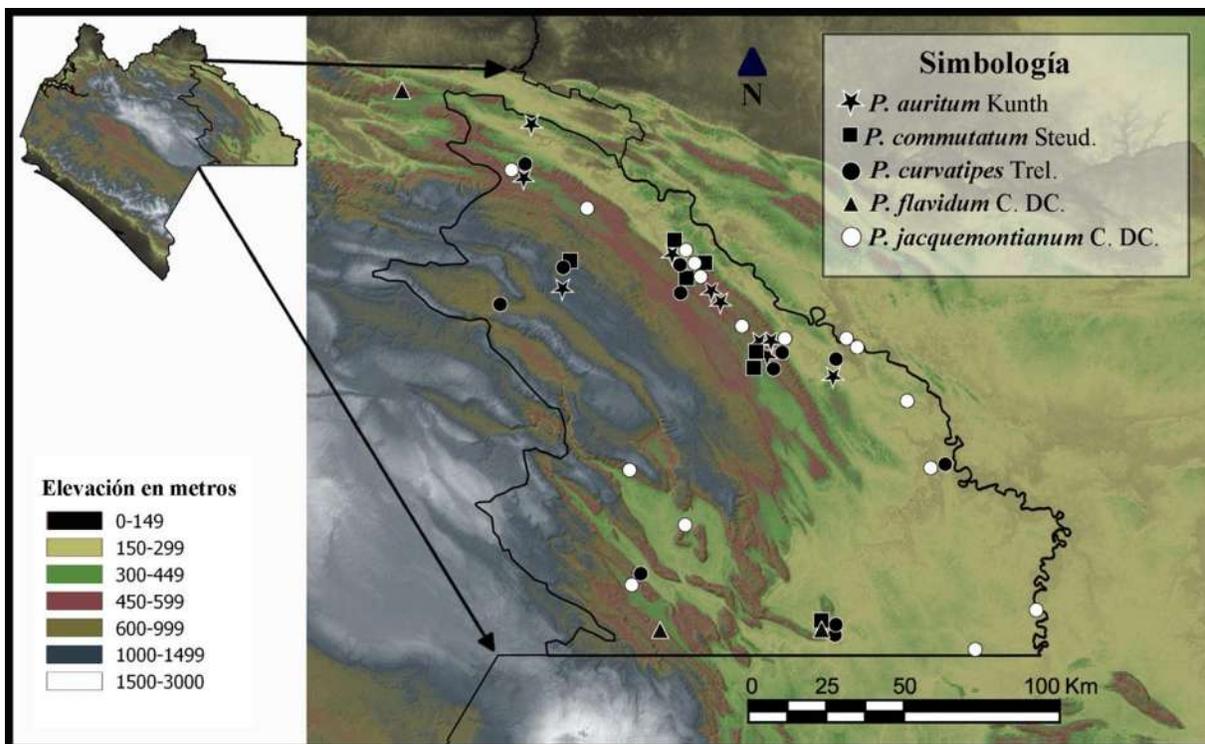


Fig. 41. Mapa mostrando la distribución de cinco especies de *Piper* en La Selva Lacandona: *Piper auritum* Kunth, *P. commutatum* Steud., *P. curvatipes* Trel., *P. flavidum* C. DC., y *P. jacquemontianum* C. DC.

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **La Trinitaria**, río Jabalí, a 45 km al E de Tzisco, camino a Ixcán 300 m, 11 may. 1984, *E. Martínez S. & A. Shilom T.* 6279 (MEXU); mun de Ocosingo,

Fuera de la zona de estudio: Municipio **Palenque**, 18 km al S de Palenque, sobre la ribera del río Mizolha, 29 nov. 1982, *E. F. Cabrera C.* 3897 (MEXU, IEB); En Mizol-Ha, aprox. 40 km al S de Palenque, sobre la carretera Catazajá-Ocosingo, 19 nov. 1986, *E. Cabrera & H. de Cabrera* 12371 (MEXU, IEB);

Piper jacquemontianum Kunth. en *Linnaea* 13:631, 1839. TIPO: Republica Dominicana, Isla Santo Domingo, *Jacquemont s.n.* (Holotipo: B!)

=*Piper uvitanum* C.DC. in *Bot. Gaz.* 70: 182 (1920). TIPO: Costa Rica, Limon, *Pittier* 12690 (Holotipo: G-DC!).

Arbustos o sufrútices moderada a profusamente ramificados, 1.5–2.5 m de alto, entrenudos de ramillas (1.2–) 3–6 (–13) cm de largo, escasa a densamente hirsútulos (Fig. 43 A), café pálidos a casi negro al secar, glabrescentes, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 42 A) (12–) 15–22 (25–) mm de largo, hirsutos a hirsútulos, sobre todo hacia la parte dorsal ciliados en el margen. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolo**s (5–) 7–9 (–12) mm de largo, vaginados hasta 3/4 de su longitud, hirsutos; **márgenes peciolares** (Fig. 42 B) (0.5–) 1–2 mm de largo, extendiéndose 2 mm, ciliados, café oscuro al secar; **lámina** (10–) 16–19 (–24) cm de largo, (5.5–) 7–9 (–10.5) cm de ancho, elíptica a veces elíptico-rómbica, rara vez elíptico ovada a oblonga o lanceolada, base oblicua, redondeada, a veces ligeramente lobada, ápice acuminado; pinnatinerves, (3–) 4–5 pares de venas secundarias emergiendo del nervio principal en los 2/3 basales; margen glabro, **haz** (Fig. 43 B) glabro, liso, a veces ampoloso con la edad, lustroso, verde oliváceo oscuro al secar, **envés** (Fig. 43 C) pubérulo, tricomas septados, sobre todo en las nervaduras, color más pálido que el haz, cartáceas, rara vez pálido-pelúcido punteadas, excepcionalmente amarillas en hojas jóvenes. **Espigas** (2.8) 5.2–7.5 (8.5) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** 4–7 (–10) mm de largo, hirsutos, porción apical estéril 1–3 mm, hispídula. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 42 C) 0.5–1 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas amarillentos, a veces blancos, **estambres** 4–5, anteras 0.3–0.4 mm de largo, filamentos 0.3 mm, 3 **estigmas** sésiles. **Frutos** (Figs. 42 D y 43 D) obovoides, transversalmente redondos, 1–2 mm de ancho, pubescentes, a veces con una ligera depresión central.



Fig. 42. Caracteres diagnósticos en *Piper jacquemontianum* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia, acahual de selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia, selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia inundable y tular.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz), Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, Puerto Rico y Republica Dominicana.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras presentes en tallos, en ambas superficies foliares, en tricomas y centros de las brácteas.

M. óptica: Superficie lustrosa, zonas blanquecinas-translúcidas visibles en el haz (jpg. 1730-1)

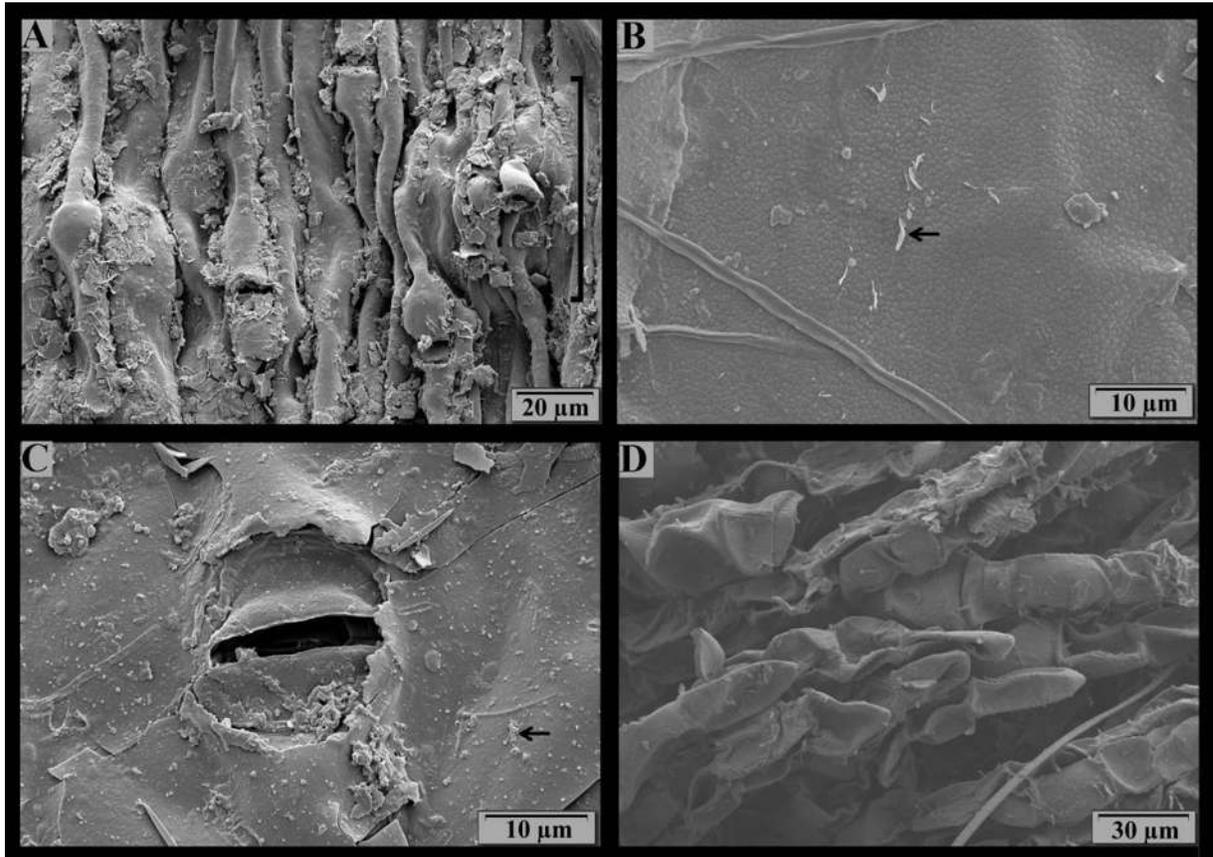


Fig. 43. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper jacquemontianum* Kunth mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de Benemérito de las Américas, Unos 900 m al NE de Quetzalcóatl, en brecha cercana al río, entre plantaciones de cacao, maíz y plátano, 16.15575° N, 90.44952° O, 165 m, 22 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 648 (IEB); 4 km al S del Ejido Benemérito de las Américas camino a Flor de Cacao, 120 m, 18 feb. 1985, E. Martínez S. 10706 (MEXU); 3 km al SE del Ejido Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao, 160 m, 14 ago. 1984, E. Martínez S. 7165 (MEXU); 8 km al S de Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao, 150 m, 8 abr. 1985, E. Martínez S. 11686 (MEXU); A 3 km al S de Benemérito de Las Américas, 16°29'35" N,

90°39'9" O, 135 m, 14 ago. 1984, *E. Martínez S. 7165* (MEXU); En Nuevo Veracruz, a 33 km al W del Vértice del Chixoy, camino a Chajul; en zona Marqués de Comillas, 130 m, 10 ene. 1986, *E. Martínez S. 15934* (MEXU); municipio de **Maravilla de Tenejapa**, Kulaktik, 16°20'0" N, 91°12'0" O, 1600 m, 15 ago. 1982, *A. Méndez T. 4462* (MEXU); municipio de **Las Margaritas**, 19.6 km al N de Jerusalén, entre La Sombra y Guadalupe Tepeyac, 16.29156° N, 91.49017° O, 653 m, 26 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 677* (IEB); municipio de **Ocosingo**, 3.2 km al N de Corozal, 16°48'51" N, -91°3'41" O, 371 m, 20 oct. 2002, *J. Calónico 24857* (MEXU, IEB); 6 km al SE del cruce San Javier, 16.81304° N, 91.07275° O, 280 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 613* (IEB); 4.3 km al SO de Frontera Corozal, se toma una brecha que va a la derecha de la carretera, hacia una laguna, 16.79908° N, 90.93244° O, 107 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 627* (IEB); Laguna Miramar, arroyo cercano a la toma de agua, conocido como Manantial, 16.41389° N, 91.29397° O, 271 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 695* (IEB); 25 km al NO de San Quintín, camino a Ocosingo, 16.53701° N, 91.50176° O, 332 m, 28 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 699* (IEB); A 0.5 km al NO de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9"N, 91°17'6"O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar M. & J. Aguilar M. 1464* (MEXU); En la zona Marqués de Comillas, a 3 km al SE del Ejido Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao, 160 m, 14 ago. 1984, *E. Martínez S. 7165* (MEXU); 4 km al S del Ejido Benemérito de las Américas camino a Flor de Cacao, 120 m, 18 feb. 1985, *E. Martínez S. 10706* (MEXU); En el Ojo de Agua de San Javier a 24 km al NW de cruce Corozal, camino a Palenque, 300 m, 9 ene. 1986, *E. Martínez S. 15795* (MEXU); A 0.91 km al NE de Lacanjá Chansayab, 16°45'58" N, 91°7'20" O, 330 m, 24 oct. 2003, *G. Aguilar et al. 8215* (MEXU); A 4 km al S de Frontera Corozal, sobre el río Usumacinta, 120 m, 29 may. 1985, *E. Martínez S. et al. 12333* (MEXU); En el cruce Corozal camino Palenque-Boca Lacantum, 180 m, 15 sept. 1985, *E. Martínez S. 13906* (MEXU); A 15 km al NO de Boca Lacantum, camino Palenque, 220 m, 6 jun. 1985, *E. Martínez S. et al. 12402* (MEXU); 200 m al N de la colonia Benito Juárez Miramar, sobre el camino a la Laguna Miramar y/o a Nueva Galilea, 16°21'0" N, 91°13'0" O, 330 m, 23 ago. 1993, *A. Reyes G. et al. 2203* (MEXU); 1.5-2 km al SW de la colonia Benito Juárez Miramar, 16°20'0" N, 91°12'0" O, 330 m, 23 ago. 1993, *A. Reyes G. et al. 2037* (MEXU); A 8 km al S de Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao; en zona Marqués de Comillas, 150 m, 8 abr. 1985, *E. Martínez S. 11679* (MEXU); A 3.8 km al

SE de Nuevo Guerrero, 5 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23265 (MEXU); 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 5 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23187 (MEXU); 5.78 km al N de Nuevo Guerrero, 17°2'3" N, -91°17'6" O, 203 m, 26 nov. 2003, *G. Aguilar et al.* 8634 (MEXU, IEB); 0.5 km al NO de Nuevo Guerrero, 16°59'9"N, 91°17'6"O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar & J. Aguilar M.* 1464 (MEXU); 1.53 km al SE de Frontera Corozal, 16°48'6.7"N, 90°52'38.5"O, 155 m, 14 may. 2004, *G. Aguilar, et al.* 10035 (MEXU); A 0.7 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, arroyo La Poza, 16°59'17" N, 91°17'27" O, 208 m, 10 nov. 2002, *D. Álvarez* 2380 (MEXU); A 1.11 km al W de San Javier, 16°48'3" N, 91°6'50" O, 376 m, 16 nov. 2003, *D. Álvarez* 7022 (MEXU); A 2 km al S de Nuevo Guerrero, 16°59'2" N, 91°17'7" O, 248 m, 2 nov. 1985, *E. Martínez S.* 14709 (MEXU); A 6 km al SSE de Nuevo Guerrero, 16°55'47" N, 91°16'11" O, 397 m, 9 ago. 2002, *E. Martínez S.* 35644 (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S.* 35689 (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S.* 35710 (MEXU); Ojo de Agua de San Javier, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 390 m, 14 ago. 2002, *E. Martínez S.* 35763 (MEXU); Ojo de Agua de San Javier, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 390 m, 14 ago. 2002, *E. Martínez S.* 35782 (MEXU); A 0.2 km al W de Nuevo Jerusalén, camino a Nuevo Francisco León, 17°1'40" N, 91°14'42" O, 288 m, 15 ago. 2002, *E. Martínez S.* 35837 (MEXU); El Mirador a 13 km al NW de Boca Lacantún, 16°36'0" N, 90°43'18" O, 162 m, 28 may. 2002, *G. Aguilar* 1194 (MEXU); A 0.5 km al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar* 1467 (MEXU); A 0.5 km al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar* 1478 (MEXU); A 0.5 km al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar* 1489 (MEXU); A 0.5 km al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar* 1494 (MEXU); A 0.5 km al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar* 1495 (MEXU); Arroyo de Nuevo Guerrero, a 0.5 km del poblado hacia el S, 16°58'59" N, 91°17'4" O, 210 m, 28 jun. 2002, *G. Aguilar* 1601 (MEXU); Frente al ejido Petalcingo, 17°0'30" N, 91°18'22" O, 183 m, 2 jul. 2002, *G. Aguilar* 1687 (MEXU); Al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo a 1 km del poblado, 16°59'23" N, 91°17'27" O, 193 m, 6 jul. 2002, *G. Aguilar* 1722 (MEXU); rancho Santa Teresita, a 1 km al W de la carretera fronteriza del S, rumbo al arroyo, 16°59'36" N, 91°18'3" O, 166 m, 16 jul. 2002, *G. Aguilar* 1891

(MEXU); rancho El Edén, a 4 km al E del poblado Nuevo Guerrero, 17°0'6" N, 91°16'47" O, 185 m, 27 jul. 2002, *G. Aguilar 1951* (MEXU); rancho El Edén, a 4 km al E del poblado Nuevo Guerrero, 17°0'6" N, 91°16'47" O, 185 m, 27 jul. 2002, *G. Aguilar 1968* (MEXU); rancho El Edén, a 4 km al E del poblado Nuevo Guerrero, 17°0'6" N, 91°16'47" O, 185 m, 27 jul. 2002, *G. Aguilar 2006* (MEXU); A 3 km al N del cruceo San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 2 sept. 2002, *G. Aguilar 2460* (MEXU); A 6 km al NE del cruceo de San Javier hacia Palestina, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 420 m, 11 oct. 2002, *G. Aguilar 3331* (MEXU); A 6 km al NE del cruceo de San Javier hacia Palestina, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 420 m, 11 oct. 2002, *G. Aguilar 3348* (MEXU); Puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar 3706* (MEXU); Puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar 3728* (MEXU); poblado Chansayab, 16°45'16" N, 91°7'55" O, 362 m, 19 oct. 2002, *G. Aguilar 3847* (MEXU); San Javier, camino al Encaño al NE de la carretera fronteriza del S, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 20 oct. 2002, *G. Aguilar 3998* (MEXU); San Javier, camino al Encaño al NE de la carretera fronteriza del S, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 20 oct. 2002, *G. Aguilar 4004* (MEXU); A 3 km al NE de San Javier, 16°48'21" N, 91°7'16" O, 366 m, 24 oct. 2002, *G. Aguilar 4061* (MEXU); A 3.3 km al NW de Nuevo Guerrero, 17°0'20" N, 91°18'28" O, 198 m, 11 nov. 2002, *G. Aguilar 4205* (MEXU); A 2.7 km al W del cruceo San Javier, 16°48'22" N, 91°7'18" O, 378 m, 18 dic. 2002, *G. Aguilar 4763* (MEXU); A 1.27 km al W del cruceo de San Javier, 3 ago. 2003, *G. Aguilar 7603* (MEXU); A 0.68 km al SW del cruceo San Jacinto, carretera San Javier - F. Corozal, 16°48'51" N, 91°3'39" O, 228 m, 28 ago. 2003, *G. Aguilar 7677* (MEXU); A 6.23 km al NW del cruceo San Javier, 16°50'26" N, 91°8'44" O, 318 m, 29 ago. 2003, *G. Aguilar 7711* (MEXU); A 1.03 km al E del cruceo de San Javier, 16°48'1" N, 91°1'16" O, 524 m, 7 oct. 2003, *G. Aguilar 8073* (MEXU); A 2.87 km al SE de Francisco León, 17°0'21" N, 91°18'29" O, 175 m, 7 nov. 2003, *G. Aguilar 8407* (MEXU); A 2.87 km al SE de Francisco León, 17°0'21" N, 91°18'29" O, 175 m, 7 nov. 2003, *G. Aguilar 8410* (MEXU); A 5.93 km al NW del poblado de Nuevo Guerrero, 17°1'58" N, 91°15'31" O, 254 m, 20 nov. 2003, *G. Aguilar 8446* (MEXU); A 6.33 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°2'9" N, 91°15'24" O, 281 m, 23 nov. 2003, *G. Aguilar 8563* (MEXU); A 6.26 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°2'17" N, 91°15'28" O, 263 m, 24 nov. 2003, *G. Aguilar 8570* (MEXU); A 5.78 km al N del poblado de Nuevo Guerrero, 17°2'3" N, 91°17'6" O, 203 m, 26 nov. 2003, *G.*

Aguilar 8639bis (MEXU); A 3.14 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'36" N, 91°16'12" O, 169 m, 27 nov. 2003, *G. Aguilar 8680* (MEXU); A 2.02 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, 16°59'47" N, 91°18'1" O, 187 m, 7 dic. 2003, *G. Aguilar 8733* (MEXU); A 7.68 km al NE del poblado Nuevo Guerrero, 17°4'12" N, 91°12'16" O, 348 m, 8 dic. 2003, *G. Aguilar 8743* (MEXU); A 0.64 km al W del cruce de Bonampak, 16°46'9" N, 91°6'35" O, 313 m, 13 dic. 2003, *G. Aguilar 8928* (MEXU); A 3.37 km al SE del cruce San Javier, 16°48'38" N, 91°4'35" O, 332 m, 15 dic. 2003, *G. Aguilar 8994bis* (MEXU); A 5.89 km al NE del cruce de San Javier, 16°50'28" N, 91°8'45" O, 328 m, 19 dic. 2003, *G. Aguilar 9003bis* (MEXU, IEB); A 5.86 km al E del cruce de San Javier, 16°48'53" N, 91°3'40" O, 216 m, 17 dic. 2003, *G. Aguilar 9027* (MEXU); A 5.64 km al N de Nuevo Guerrero, 17°2'6" N, 91°16'35" O, 204 m, 27 dic. 2003, *G. Aguilar 9242* (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico 23187* (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico 23265* (MEXU); A 7.9 km al NW de cruce San Javier, Sierra de la Cojolita, 16°51'27" N, 91°8'57" O, 388 m, 11 oct. 2002, *J. Calónico 24212* (MEXU); A 0.8 km al W de Nuevo Guerrero, 16°59'22" N, 91°17'28" O, 205 m, 12 oct. 2002, *J. Calónico 24253* (MEXU); A 0.6 km al S de Nuevo Guerrero, arroyo La Poza, 16°58'50" N, 91°17'8" O, 414 m, 12 oct. 2002, *J. Calónico 24277* (MEXU); A 0.35 km al SW de Nueva Jerusalén, 17°1'37" N, 91°14'45" O, 300 m, 13 oct. 2002, *J. Calónico 24316* (MEXU); A 2 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°57'23" N, 91°15'13" O, 269 m, 16 oct. 2002, *J. Calónico 24505* (MEXU); A 3.7 km al E de Lacanjá Chansayab, 16°47'8" N, 91°6'19" O, 376 m, 20 oct. 2002, *J. Calónico 24769* (MEXU); A 3.2 km al N de Corozal, 16°48'51" N, 91°3'41" O, 371 m, 21 oct. 2002, *J. Calónico 24857* (MEXU); rancho La Libertad, a 1.5 km al NW de Nuevo Guerrero, 16°59'40" N, 91°17'58" O, 197 m, 25 may. 2002, *J. P. Abascal 54* (MEXU); municipio de **Palenque**, 3.3 km al SE de cruce el Piñal, en el río llegando a Nuevo México, 17.21994° N, 91.71339° O, 403 m, 18 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 596* (IEB).

Piper lapathifolium (Kunth) Steud. en *Nomencl. Bot.* (Segunda ed.) 2: 341. 1841.

≡ *Schilleria lapathifolia* Kunth (*excl. sin.*) *Linnaea* 13: 714–715, 1840. TIPO: México, Veracruz, Cerca de Jalapa, *Anon s.n.* (holotipo: P!)

- = *Piper jalapense* M. Martens & Galeotti en *Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles* 10(1): 131, 1843.
 TIPO: México, Veracruz, en arroyos en mirador cerca de Jalapa, 3000-4500 ft., *H. Galeotti 6012* (holotipo: G-DC!), *Artanthe lapathifolia* Kunth (Miq.) en *Syst. Piperac.* 401, 1844. (holotipo: G-DC!)
- = *P. liebmanii* C. DC. en *Linnaea* 37: 344. 1872. TIPO: México, Veracruz (Holotipo: P!; isotipos: G-DC!, C!)
- = *P. chinantlense* M. Martens & Galeotti en *Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles* 10(1): 131–132. 1843. Chinantla, Oaxaca, México 3000 pies. *H. Galeotti 6020* (Holotipo: BR foto!)
- = *P. cordovanum* C. DC. en *Linnaea* 37: 352. 1869. TIPO: México, Veracruz, Valle de Cordova, *Borgueau 1998* (Holotipo: G-DC!)
- = *P. brenesii* C. DC. en *Bot. Gaz.* 70(3): 180, 1920. TIPO: Costa Rica, colinas entre Santiago y San Ramón, June 1901, *Brenes s.n.* (Holotipo: G-DC!)

Sufrútices escasamente ramificados, 2–3 (–5) m de alto, entrenudos de ramillas (4–) 6–9 (–14) cm de largo, glabros (Fig. 45 A), verde oliváceo a café-anaranjado al secar, ligeramente granuloso con la edad. **Prófilos** reducidos, 0.5–1 mm inmersos en la vaina del peciolo. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (2.5) 2.7–3.4 (3.7) cm de largo, abrazadores en la base, acanalados, glabros, rara vez escasamente pubérulos; **márgenes peciolares** (Figs. 44 A y 44 B) alados, extendiéndose a todo lo largo del peciolo, frecuentemente dentro de la lámina 2–5 mm a partir del lóbulo más distal, envainando a los renuevos, glabros, membranáceos, oliváceos al secar; **lámina** (16–) 17–19 (–23) cm de largo, (8.6–) 9–10.6 (–13.5) cm de ancho, ampliamente ovada a elíptica, base casi equilátera a oblicua, obtusa a ligeramente lobada, ápice acuminado; pinnatinerves, 5–8 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen glabro, **haz** (Fig. 45 B) glabro, ligeramente lustroso, verde nítido, oliváceo a grisáceo al secar, **envés** (Fig. 45 C) pubérulo, tricomas restringidos a las nervaduras, particularmente abundantes en la nervadura del margen, color más pálido que el haz, membranáceas, escasa a densamente amarillo pálido a anaranjado-pelúcido punteadas en ambas superficies, glándulas presentes también en peciolos y tallos jóvenes. **Espigas** (2.5–) 3.3–3.7 (–4.1) cm de largo, solitarias opuestas a las

hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** (4–) 5–7 (–11) mm de largo, glabros. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 44 C) 0.4–0.7 mm de ancho, triangulares, glabras, **estambres** 4, anteras 0.3–0.4 mm de largo, filamento de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 44 D y 45 D) obovoides, transversalmente redondos, 0.8–1 mm de ancho, glabros, comúnmente con una depresión central.

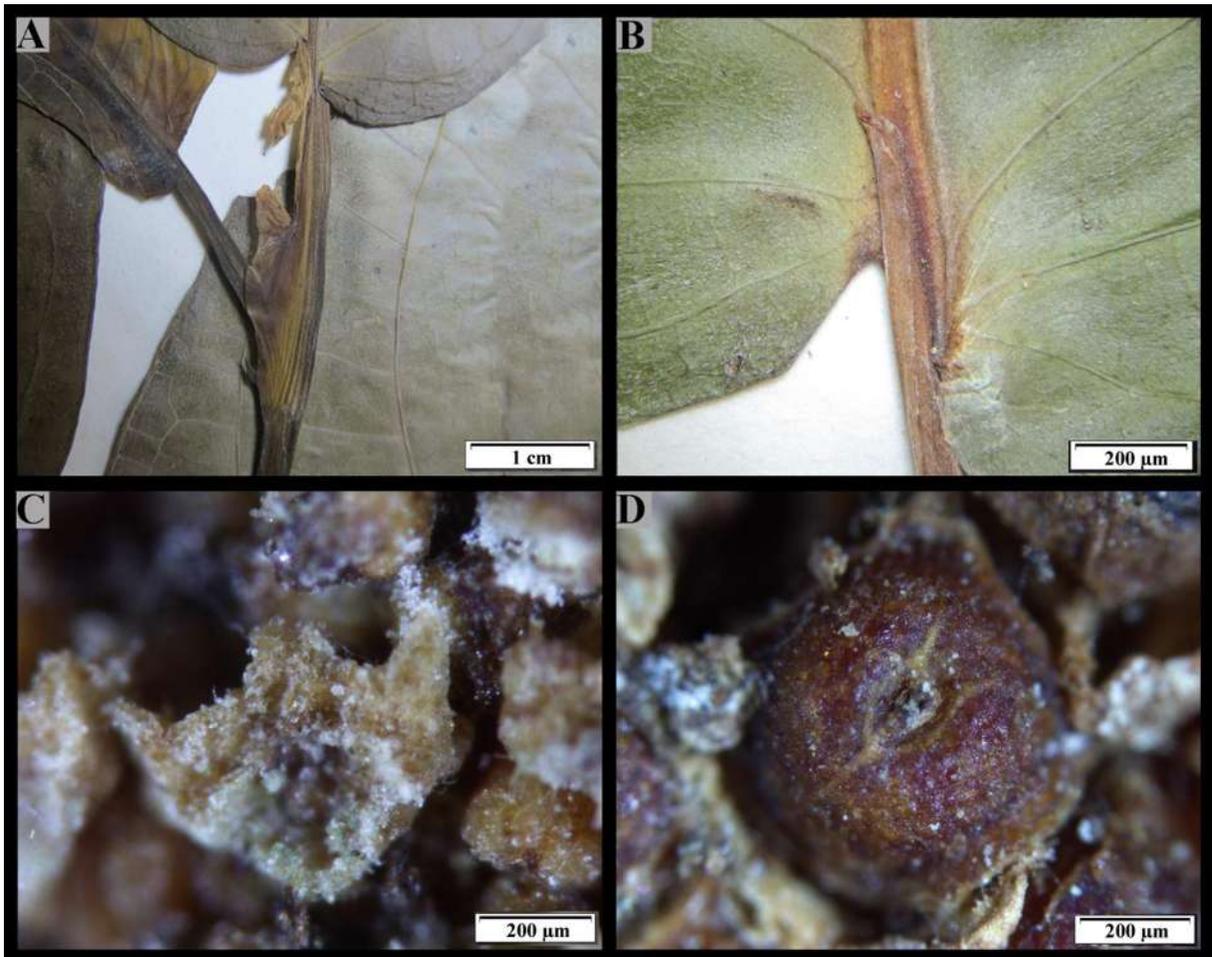


Fig. 44. Caracteres diagnósticos en *Piper lapathifolium*, prófilo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia.

Distribución: México (Chiapas, Tabasco, Oaxaca y Veracruz), Guatemala y Honduras.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras en tallo en forma granulosa, o como placas horizontales, eventuales en estomas.

M. óptica: Peciolos con líneas discoloras (jpg. 1148), formas características de las brácteas (jpg. 1141, 1144, 1150 y 2004)

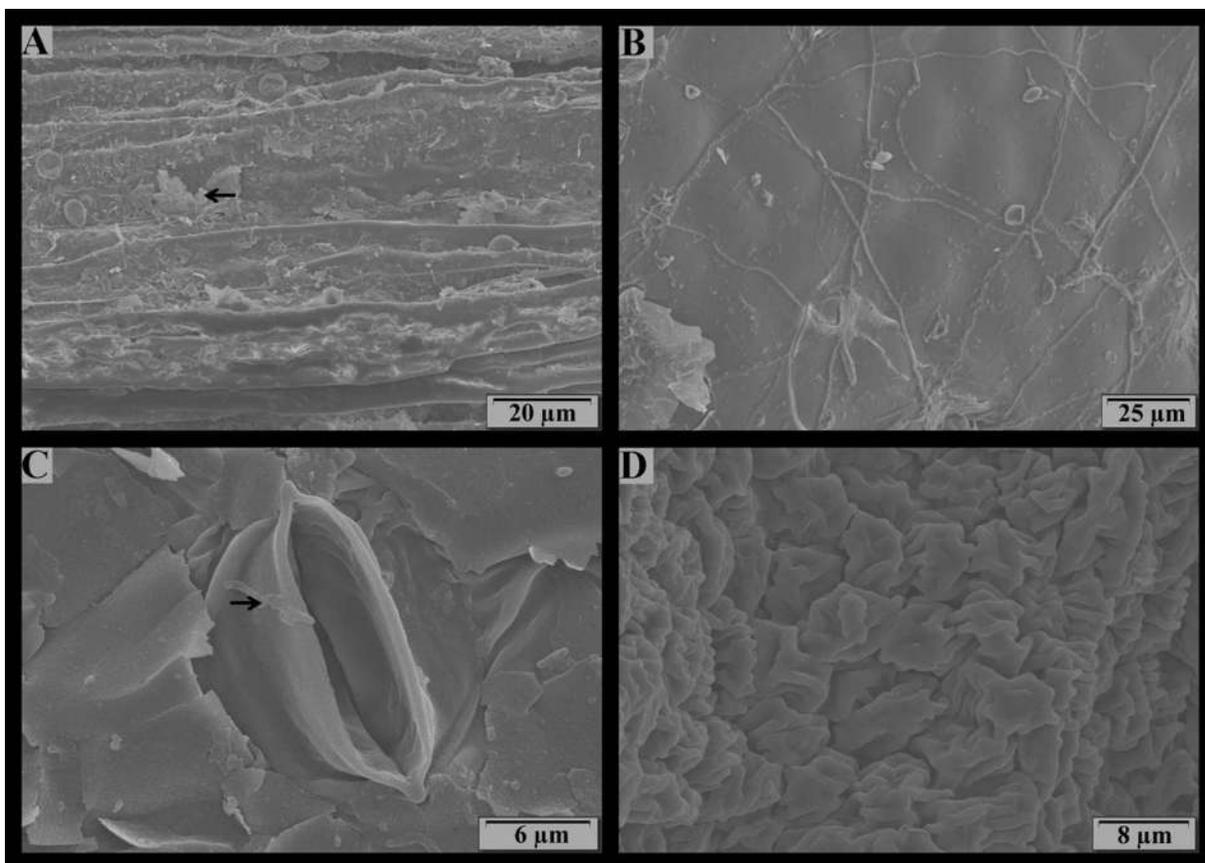


Fig. 45. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper lapathifolium* mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Marqués de Comillas** A 12 km al E de Pico de Oro, camino a Benemérito de las Américas, 200 m, 19 abr. 1986, *E. Martínez S. 18435* (MEXU); municipio de **Ocosingo**, entrando por vereda 7, a unos 700 m al N del borde del río Lacantún, 16.10971° N, 90.99768° O, 207 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 664* (IEB); 7.5 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°55'43" N, 91°14'48" O, 395 m, 27 feb. 2002, *J. Calónico et al. 22130* (MEXU); at the ruins of Yaxchilán on the banks of

the river Usumacinta, 300 m, 26 feb. 1973, *D. E. Breedlove 33841* (MEXU); Zona arqueológica de Yaxchilán, 16°53'53.6" N, 90°57'52.5"O, 130 m, 2 feb. 1999, *M. A. Romero R. MARR-3514* (MEXU); 1 km al suroeste de Lacanjá-Chansayab, 400 m, 11 jun. 1990, *M. González-Espinosa et al. 1129* (MEXU); Bonampak, a 4-6 km al E de las ruinas, 450 m, 29 abr. 1988, *M. González-Espinosa et al. 503* (MEXU); En cruceo de Lacanjá-Tzeltal, camino Nuevo Guerrero a Santo Domingo, 16°56'5" N, 91°14'55" O, 340 m, 31 ene. 2002, *E. Martínez S. et al. 35105* (MEXU); A 2 km SE de San Javier, 16°48'49" N, 91°7'5" O, 372 m, 13 may. 2003, *G. Aguilar et al. 6687* (MEXU); A 8 km al S de Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao; en zona Marqués de Comillas, 150 m, 8 abr. 1985, *E. Martínez S. 11682* (MEXU); A 16 km al NO de Boca Lacantún, camino a Palenque, 900 m, 26 may. 1987, *E. Martínez S. 21364* (MEXU); A 3 km al NW de cruceo Corozal camino a Palenque Boca Lacantum, 200 m, 20 feb. 1985, *E. Martínez S. 10903* (MEXU); A 2 km al NW del cruceo San Javier, 16°48'49" N, 91°7'4" O, 397 m, 21 jun. 2003, *J. Calónico et al. 25207* (MEXU); Restaurante La Escondida, en la 11 de Julio, camino a Palenque, 17°10'38" N, 91°29'17" O, 163 m, 12 jun. 2002, *G. Aguilar et al. 1390* (MEXU); A 2.8 km al NW de San Javier, 16°48'48" N, 91°7'4" O, 388 m, 2 mar. 2003, *G. Aguilar et al. 5954* (MEXU); al N del campamento El Burro, 16°46'16" N, -91°1'57" O, 288 m, 8 ene. 1917, *G. Aguilar et al. 6218* (MEXU, IEB); cruceo de Lacanjá-Tzeltal, camino Nuevo Guerrero a Santo Domingo, 16°56'5" N, 91°14'55" O, 340 m, 31 ene. 2002, *E. Martínez S. 35105* (MEXU); zona arqueológica de Yaxchilán 16°53'53.6" N, 90°57'52.5"W, 130 m, 2 feb. 1999 *M. A. Romero R. 3514* (MEXU).

Piper marginatum Jacq., *Icon. Pl. Rar.* 2: 2, tab. 215. 1786, TIPO: Lámina en *Descr Pl. Amér.* 59, t 76, 1693.

= *Piper caudatum* Vahl en *Eclog. Amer.* 1: 3, 1796. TIPO: *Rohr 217* (Holotipo: C!)

= *P. anisatum* Kunth en *Nov. Gen. Sp. (cuarta ed.)* 1: 58, 1816. TIPO: Venezuela, Hato del Capuchino, Riveras del río Orinoco, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P!, isotipo: P!)

= *P. catalpifolium* Kunth en *Nov. Gen. Sp. (cuarta ed.)* 1: 58–59, 1816. TIPO: Venezuela, entre San Fernando y Cumancoa, 100 hex., sin fecha, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: B, isotipo: P!)

Arbustos moderada a profusamente ramificados, 1–2 m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 48) (4–) 5–9 (–12) cm de largo, glabros o pubérulos (Fig. 48 A), verde a café negruzcos al secar, lenticelados, beige con la edad. **Prófilos** reducidos, inmersos en la vaina del peciolo, 2–3 mm de largo, glabros. **Hojas** (Fig. 48) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** 2–5 (–7) cm de largo, abrazadores en la base, acanalados, glabros a escasamente pubérulos; **márgenes peciolares** (Fig. 47 A y 47 B) alados, extendiéndose 2/3 en peciolos de los monopodios o a todo lo largo de peciolos de los simpodios, envainando a los renuevos, glabros a esparcidamente ciliados, membranáceos, translúcido, negruzcos al secar; **lámina** (6–) 9–20 (–28) cm de largo, (4–) 6–15 (–24) cm de ancho, hojas de los monopodios ampliamente ovadas, base subcordada a profundamente cordada, hojas de los simpodios ampliamente ovadas, a ovado-lanceoladas, base ligera a profundamente cordada, obtusa a truncada, a veces ligeramente atenuada, base equilátera a ligeramente oblicua en todas las hojas, ápice acuminado; palmatinerves, 9–11 nervaduras, emergiendo de la inserción del peciolo, margen ciliado, **haz** (Fig. 48 B) glabro o con ocasionales tricomas, sobre todo en las nervaduras, hacia la parte basal o los márgenes, especialmente en hojas jóvenes, ampolloso, poco lustroso, color verde olivo a café oscuro al secar, **envés** (Fig. 48 C) glabro o con ocasionales tricomas menos frecuentes que los del haz, color más pálido que el haz, membranáceas, pelúcido punteadas. **Espigas** 8–15 cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, arqueadas en todos los estadios, **pedúnculos** (4–) 6–10 (–19) glabros, porción apical estéril ocasional, 0.5 mm. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 47 C) 0.5–1 mm de ancho, triangulares o redondas, margen densamente ciliado, tricomas blanco-amarillentos, **estambres** 2–4, anteras 0.3–0.5 mm de largo, filamentos usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 47 D y 48 D) obovoides, redondos a oblongos por arriba, 0.5–1 mm de ancho, con una depresión central, glabros.



Fig. 46. Ilustración de *Piper marginatum* Jacq. en la publicación original, *Icon. Pl. Rar.* 2: tab. 215, 1786.

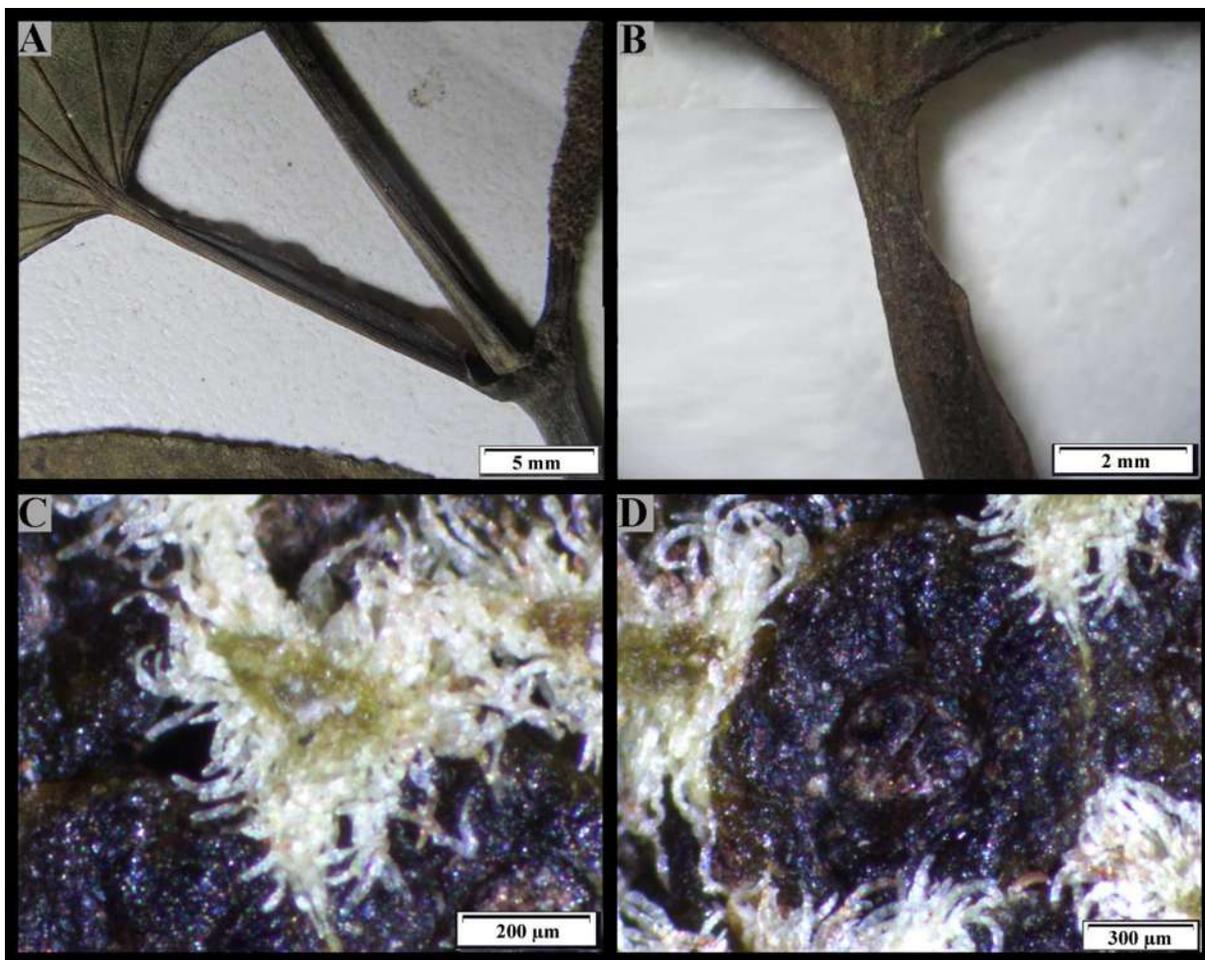


Fig. 47. Caracteres diagnósticos en *Piper marginatum* Jacq., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de abril a junio y septiembre a noviembre, fructifica de julio a agosto y de diciembre a febrero.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia y selva mediana subperennifolia inundable (tipo sabana).

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Michoacán, Oaxaca, Quintana Roo, Veracruz y Yucatán), Belice, Brasil, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala. Guayana Francesa, Honduras, Panamá, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Glándulas de ambas superficies visibles, Ceras escasas en los tallos, abundantes en los peciolos, en forma de placas de una variedad de formas; en los tricomas, en forma de placas verticales.

M. óptica: Indumento del margen foliar visible desde ambas superficies (jpg. 961-962), brácteas a veces color verde en el centro, tricomas blancos (jpg. 965)

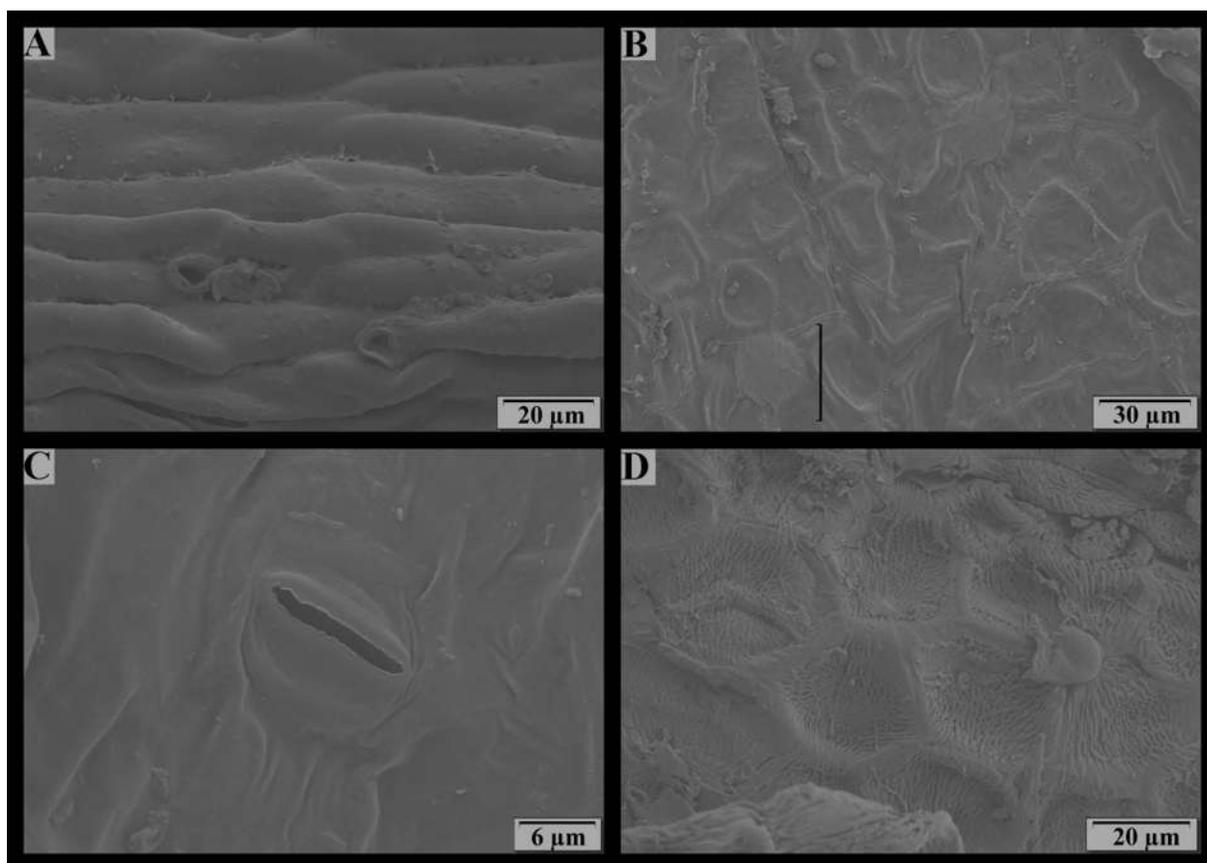


Fig. 48. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper marginatum* Jacq. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Las Margaritas**, 2 km al E de La Realidad Trinidad, camino a San Quintín, 16.34423° N, 91.46938° O, 386 m, 26 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 682 (IEB); municipio de **Ocosingo**, Sendero en construcción a laguna Miramar, a unos 500 metros del ejido Emiliano Zapata, 16.39673° N, 91.33437° O, 200 m, 27 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 687 (IEB); 25 km al NO

de San Quintín, camino a Ocosingo, 16.53701° N, 91.50176° O, 332 m, 28 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 698* (IEB); rumbo a Frontera Corozal, banco de extracción de material, unos 2 km al NE del entronque con la carretera fronteriza del sur, 16.79241° N, 90.925° O, 128 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 616* (IEB); En jardín de una casa en el poblado Frontera Corozal, 16.81173° N, 90.88573° O, 115 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 618* (IEB); 4.3 km al SO de Frontera Corozal, se toma una brecha que va a la derecha de la carretera, hacia una laguna, 16.79908° N, 90.93244° O, 107 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 625* (IEB); 3 km al S de Frontera Corozal sobre el río Usumacinta, 80 m, 14 may. 2002, *E. Martínez S. 10961* (MEXU, IEB); Ejido Mariscal (antes Santa Clara), 16°58'45" N, 91°11'7" O, 147 m, 16 feb. 2003, *D. Álvarez 3889* (MEXU); municipio de **Palenque**, A 0.75 km al NW de Flores Magón, 18°49'19" N, 89°10'19" O, 126 m, 4 dic. 2003, *D. Álvarez 7416* (MEXU).

Piper neesianum C. DC. en *Prodr.* 16(1): 256, 1869. TIPO: México, sin fecha, *Karwinski 823* (Holotipo: LE foto!; isotipos: G!, H foto!)

Arbustos profusamente ramificados, 2–6 m de alto, entrenudos de ramillas (1–) 4–7 (–15) cm de largo, glabros, verde oscuro al secar, lenticelados a suberosos con la edad. **Prófilos** (Fig. 49 A) (–2) 3–4 (–6) mm de largo, pubérulos. **Hojas** dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolo** (3) 4–9 (16) mm de largo, vaginados, diminutamente acanalados, glabros; **márgenes peciolares** (Fig. 49 B) reducidos, 0.3 mm de largo, no membranáceos, café oliváceos al secar; **lámina** (4–) 7–12 (–15) cm de largo, (1.8) 3–5 (6.3) cm de ancho, hojas de los monopodios lanceoladas hojas de los simpodios lanceolado-elíptica a ovadas, base equilátera a ligeramente oblicua en todas las hojas, redondeada a aguda, ápice acuminado; palmatinerves, 3–5 nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo; margen glabro, ambas superficies glabras o con ocasionales tricomas diminutos, sobre todo en las nervaduras del haz y hacia la parte basal, especialmente en hojas jóvenes, **haz** (Fig. 44 B) liso, lustroso, verde oliváceo pálido al secar, **envés** (Fig. 44 C) color más pálido que el haz, subcoriáceas, eglandulares. **Racimos** (3–) 4–5 (–7) cm de largo, solitarios opuestos a las hojas, erectos en todos los estadios; **pedúnculos** 4–6 mm de largo, glabros o escasamente pubérulos al igual que el raquis. **Flores** (Fig. 49 C) pediceladas, laxamente agrupadas, pedicelos 0.5–2.5 (–3.5) mm de largo, **brácteas** espatuladas, 0.2–0.5 mm de largo, cortamente pecioladas, glabras,

estambres (3–) 4–5 (–6), insertos en la parte basal del ovario, anteras 0.25 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, estilo cónico 0.5 mm de largo, del mismo color que el ovario, sin división aparente, **estigmas** (2–) 3–5 (–6), sésiles. **Frutos** ovoides a globosos, transversalmente redondos, 2–2.5 mm de largo, 1.5–2 mm ancho, glabros, (Figs. 49 D y 50 D).

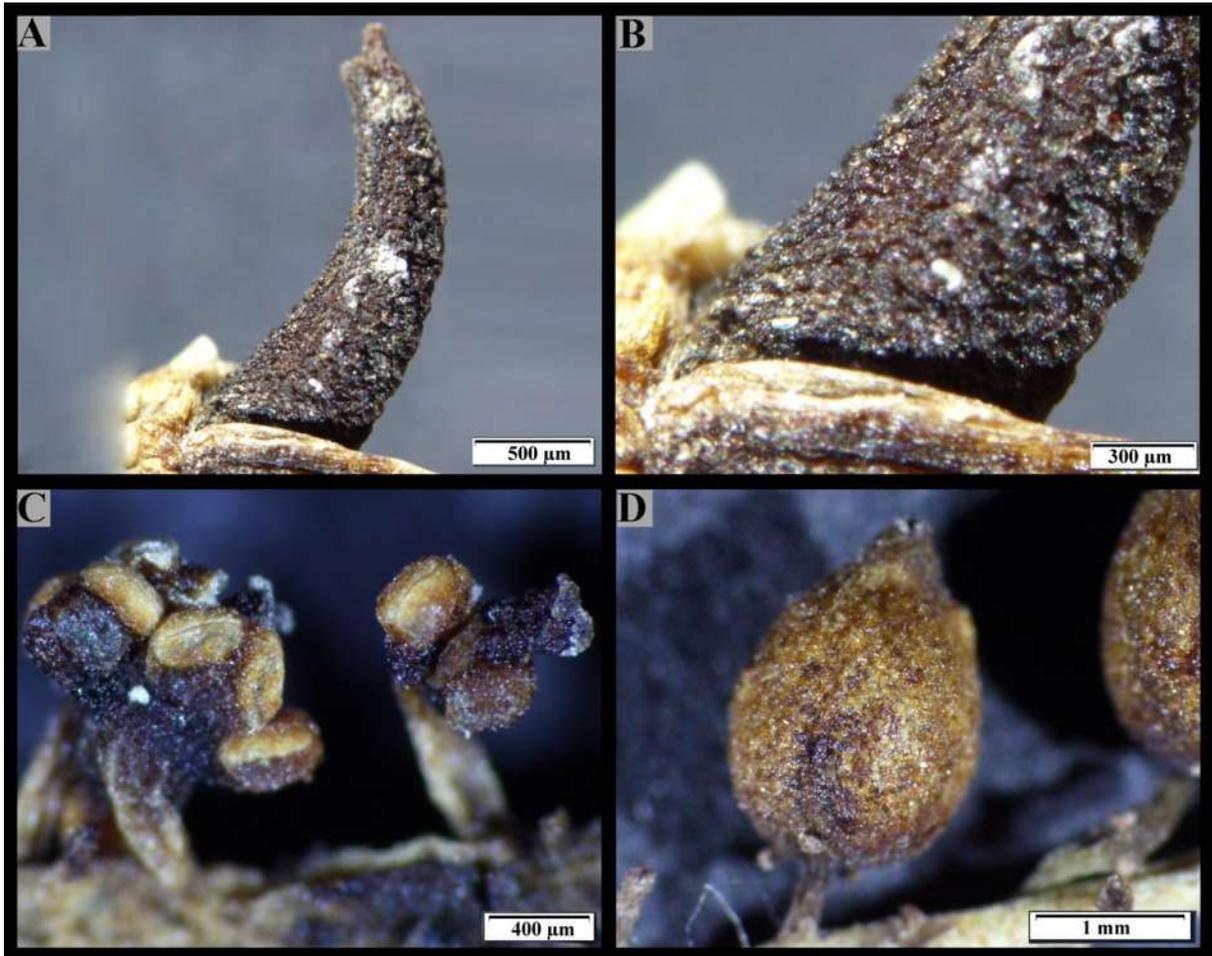


Fig. 49. Caracteres diagnósticos en *Piper neesianum* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), flor (C), fruto (D).

Fenología: florece de mayo a junio y de septiembre a noviembre, fructifica de junio a agosto y de noviembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán), Belice y Guatemala.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Abundantes ceras en fruto, en forma de placas verticales.

M. óptica: Cicatrices de la base de estambres visibles en fruto joven (jpg. 975), color amarillento-ambarino de los frutos visible (jpg. 1017-1018)

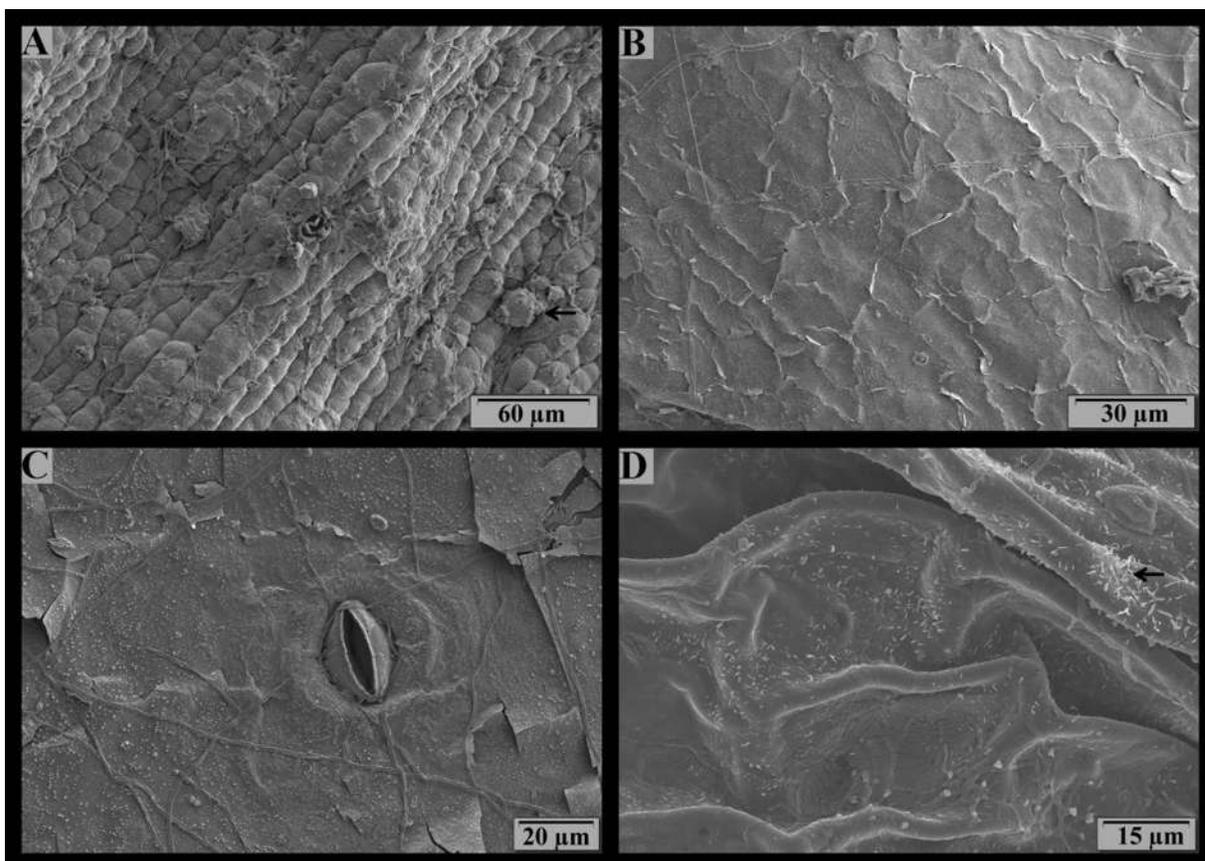
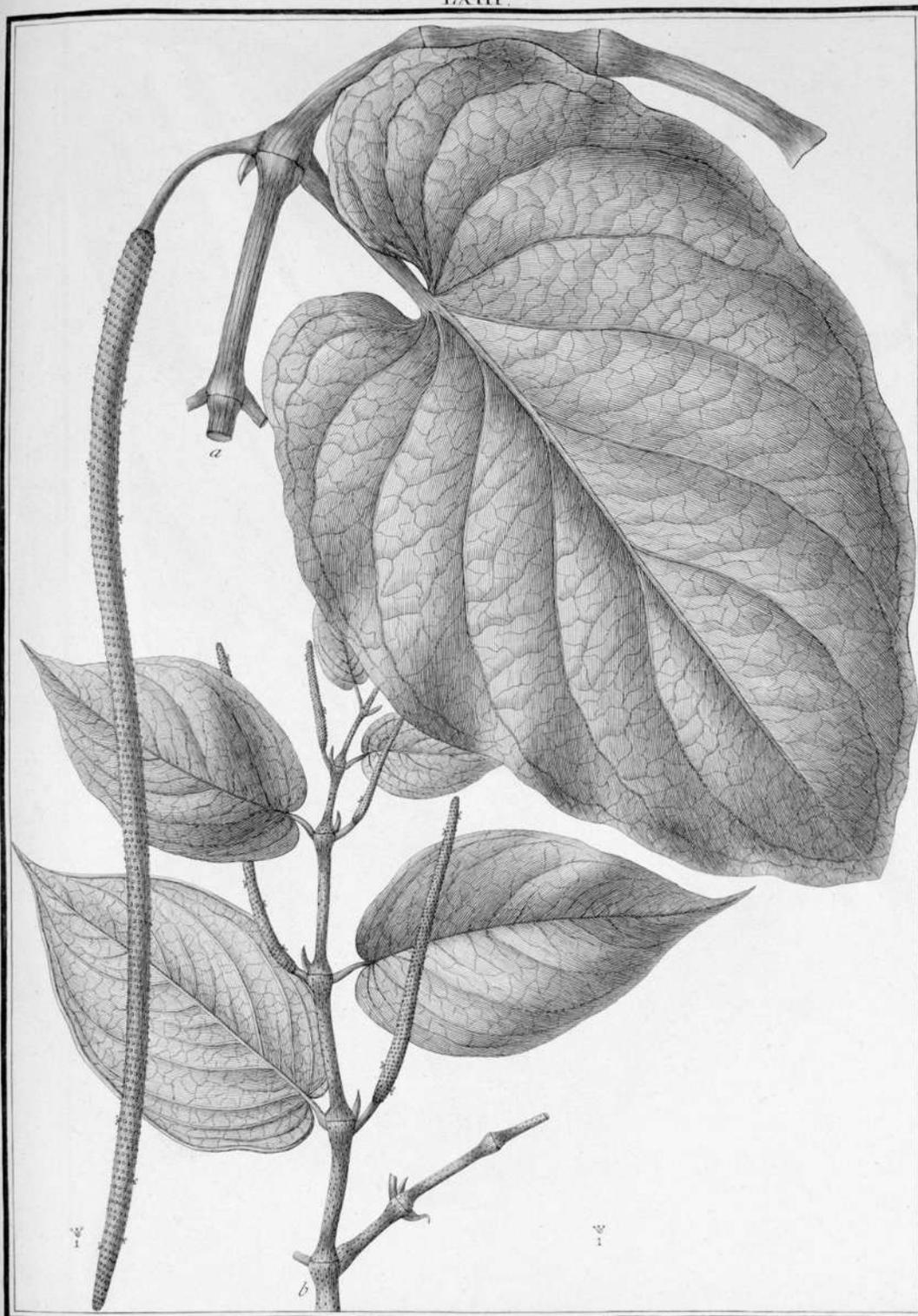


Fig. 50. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper neesianum* C. DC., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas, Municipio de Ocosingo, ruinas de Yaxchilán, 16.90032° N, 90.96725° O, 167 m, 20 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 619 (IEB); Laguna Miramar, arroyo cercano a la toma de agua, conocido como Manantial, 16.41389° N, 91.29397° O, 271 m, 27 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 691 (IEB); 37 km al NO de San Quintín, camino a Ocosingo, o 4 km al SE del puente La Sultana, 16.54357° N, 91.52113° O, 465 m, 28 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 700 (IEB).

Piper obliquum Ruiz & Pav. en *Fl. Peruv.* 1: 37-38, pl. 63 f. a 1798. TIPO: Perú, Cuchero, cerca de la frontera con Cayumba. *Ruiz & Pavón s.n.* (Holotipo: P!; isotipos: BM foto!, F foto!)

Arbustos o plantas arborescentes escasamente ramificados, 3–5 (–7) m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 49 A) (1–) 4–7 (–15) cm de largo, glabros a pubescentes (Fig. 53 A), café-negruzco al secar, ocasionalmente tuberculados, especialmente hacia los nodos. **Prófilos** 3–5 mm de largo, hispídulos. **Hojas** (Fig. 51 f. a) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (4–) 6–9 (–11) mm de largo, glabros a densamente pubescentes, tricomas septados cafés; **márgenes peciolares** (Fig. 52 B) alados, extendiéndose 3/4, envainando los renuevos, glabros o pubérulos, membranáceos, translúcidos, café oscuro al secar; **lámina** (Fig. 51 f. a) (17–) 20–50 (–70) cm de largo, (11–) 15–20 (–35) cm de ancho, ovado-elíptica a oblonga, base oblicua, ligera a profundamente cordada, uno de los lóbulos usualmente traslapando al peciolo, ápice agudo a acuminado; pinnatinerves, 5–9 pares de nervaduras emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen glabro, **haz** (Fig. 53 B) glabro, liso, lustroso, café al secar, **envés** (Fig. 53 C) café-pubérulo, sobre todo en las nervaduras, cartaceas-subcoriáceas, verde oliváceo-grisáceo al secar, a veces anaranjado a café-pelúcido punteadas en el envés. **Espigas** (20–) 40–60 (–70) cm de largo, **pedúnculos** (2–) 4–6 (–9) mm de largo, glabros a escasamente pubérulos. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 52 C) 0.7–1.5 mm de ancho, triangulares a lunares, **estambres** 4, anteras 0.2–0.4 mm de largo, filamento 0.1 mm, estilo a veces elongado 0.2 mm de largo, del mismo color que el ovario, sin división aparente, **estigmas** 3–4, sésiles. **Frutos** (Figs. 52 D y 53 D) obovoides, transversalmente oblongos a redondos, 1–2 mm de ancho, glabros.



Lind. Gualtero del.

Fr. Sauer inc.

a PIPER *obliquum*.

b PIPER *carpinum*.

Fig.

51. Ilustración de *Piper obliquum* Ruiz & Pav. (a), en la publicación original *Fl. Peruv.* 1: pl. 63 f. a, 1798.

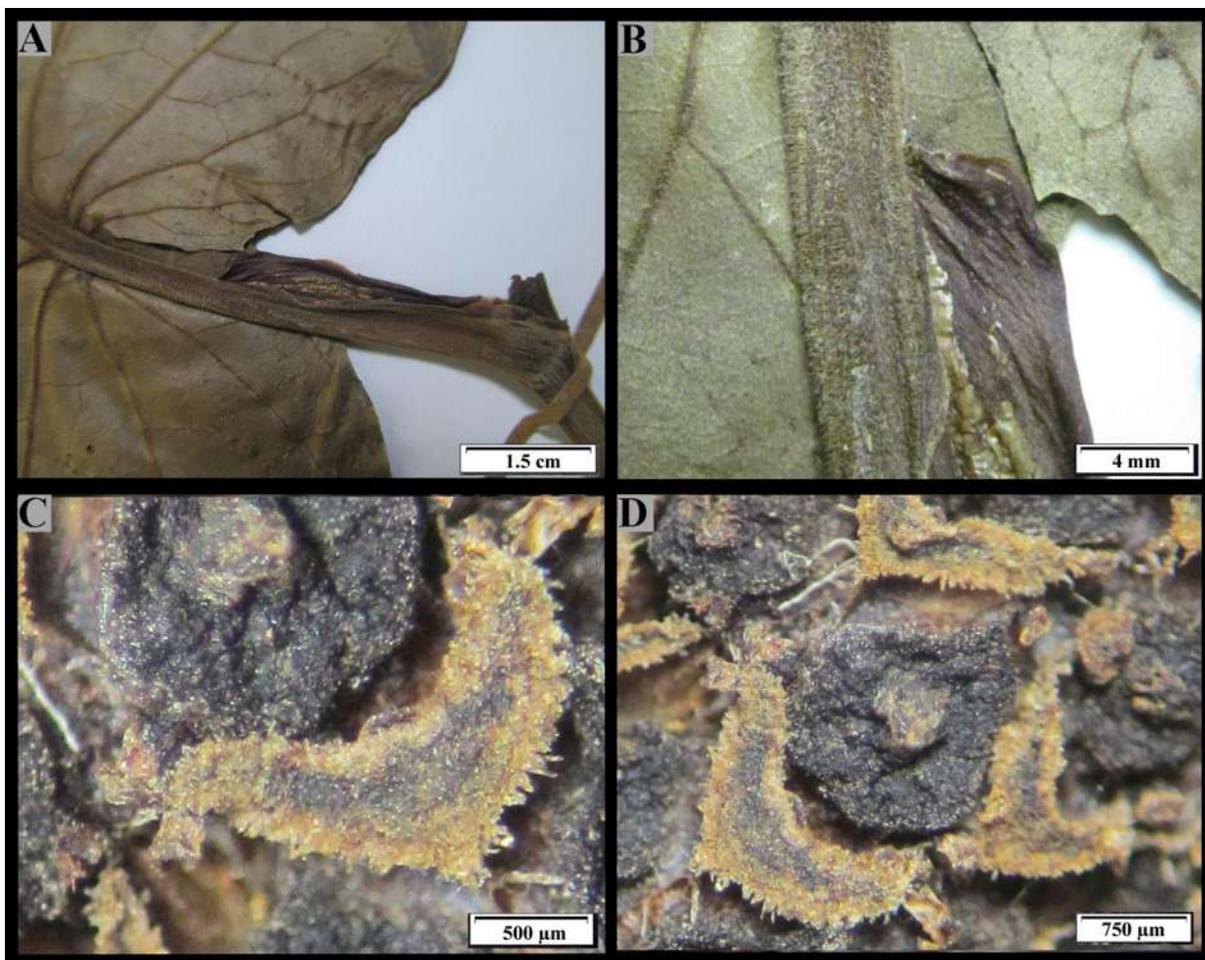


Fig. 52. Caracteres diagnósticos en *Piper obliquum* Ruiz & Pav., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: Fructificando en agosto.

Hábitat: Selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas y Oaxaca), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras. Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras presentes en tallos, hojas, estomas y frutos, en forma de placas verticales.

M. óptica: Glándulas anaranjado-rojizas, eventuales en tallos (jpg. 1542-3).

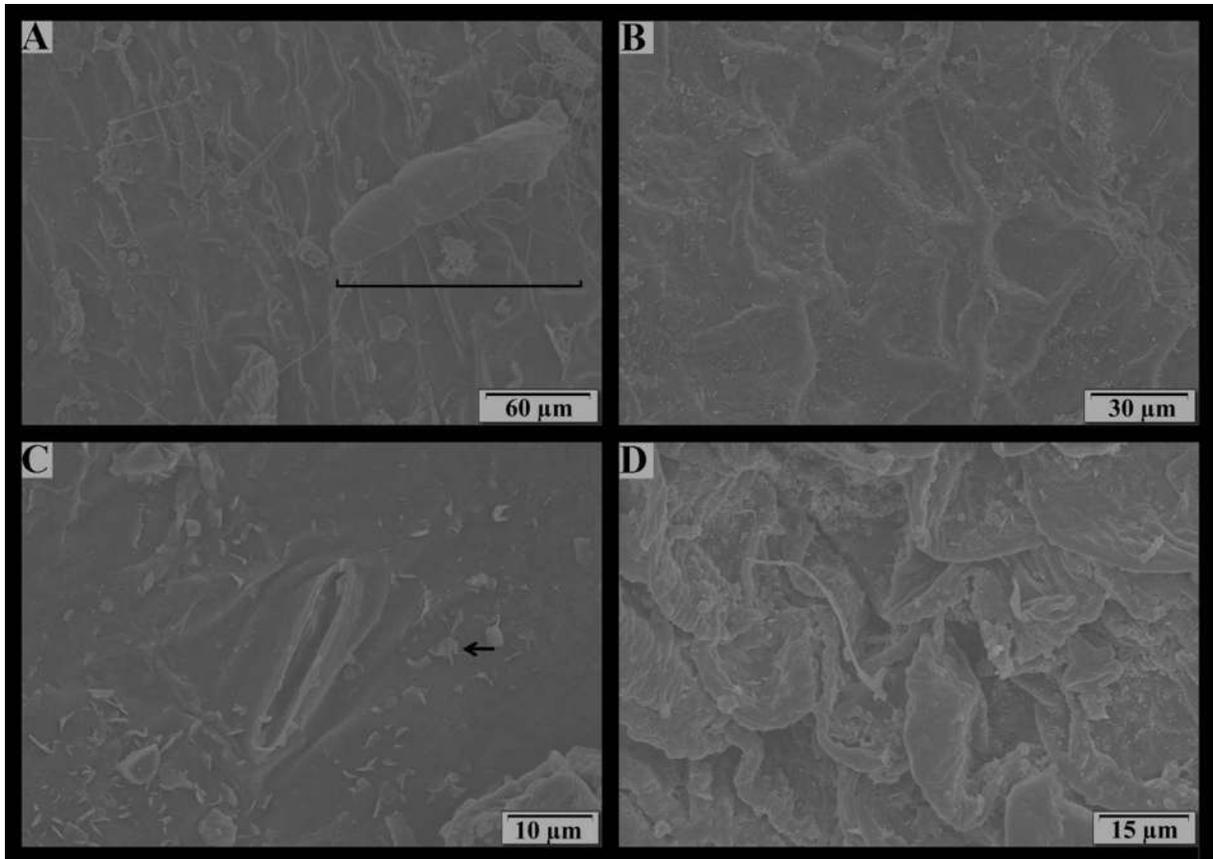


Fig. 53. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper obliquum* Ruiz & Pav., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

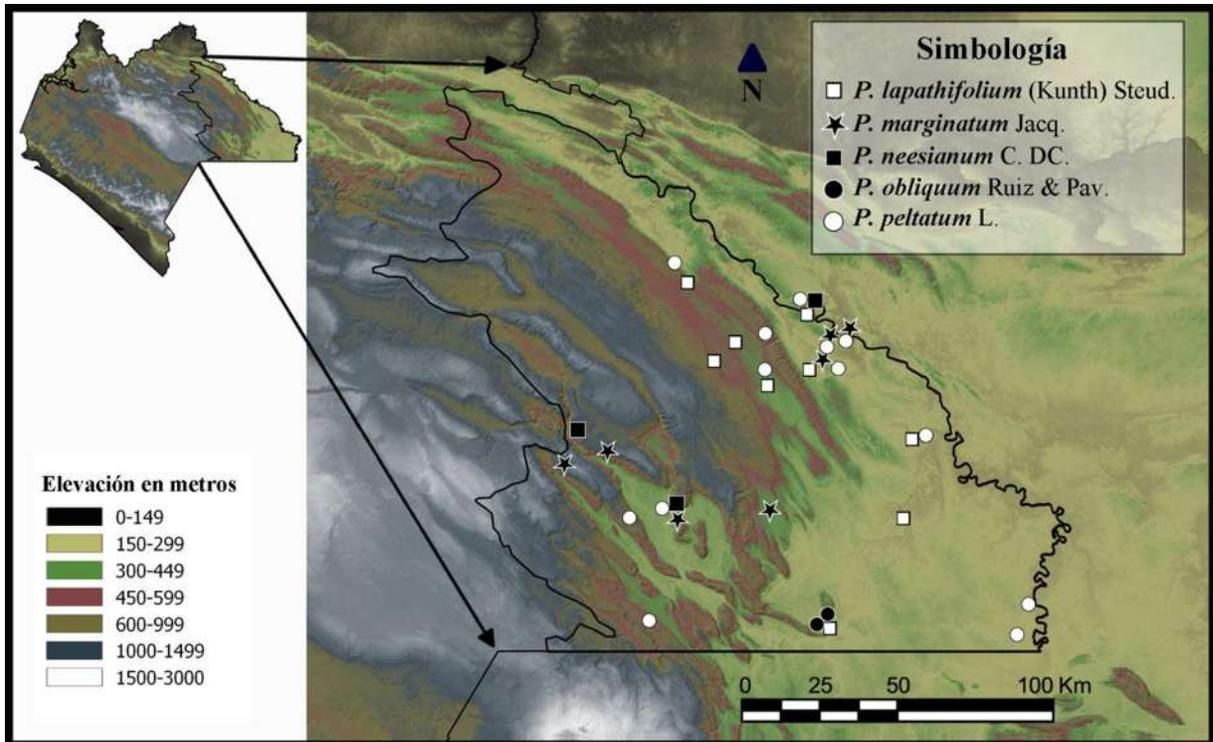


Fig. 54. Mapa mostrando la distribución de cinco especies de *Piper* en La Selva Lacandona: *Piper lapathifolium* (Kunth) Steud., *P. marginatum* Jacq., *P. neesianum* C. DC., *P. obliquum* Ruiz. & Pav., y *P. peltatum* L.

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Marqués de Comillas**, ejido Playón de la Gloria, 160 m, 16 may. 2015, *M.A. Hernández-Ruedas & G. Jamangapé s. n.*;

Fuera de la zona de estudio: **México. Chiapas.** Tila, camino de terracería Tila-Salto de Agua, 1100 m, 14 ago. 1977, *J.I. Calzada et al. 3253* (MEXU).

Piper peltatum L. en *Sp. Pl.* 1: 30, 1753, TIPO: El lectotipo es una lámina en Plumier, *Descr. Pl. Amér.*, 56, t. 74, 1693.

Nota del tipo: Linneo menciona “America Cálida”, la publicación esta basada en una expedición a Las Antillas y Surinam, lámina tipo en Fig. 48.

Hierbas perennes o sufrútices monopódicos, o eventualmente ramificados, sobre todo hacia la parte basal, 0.5–1.5 m de alto, entrenudos de ramillas (Fig.55) (2.2–) 6–12 (–16) cm de largo, glabros a escasamente pubescentes (Fig. 57 A), verde pálido a amarillos al secar,

lenticelados con la edad. **Prófilos** de 10–20 cm, glabros. **Hojas** (Fig. 55) no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (10–) 20–25 (–45) cm de largo, abrazadores en la base, acanalados, glabros; **márgenes peciolares** (Fig. 56 A y 56 B) alados, extendiéndose hasta 1/2, envainando los renuevos, glabros, membranáceos, translúcido, verde pálido al secar; **lámina** 11–30 (–40) cm de largo, 13–37 (–42) cm de ancho, ampliamente ovada a suborbicular, base equilátera, peltada, ápice agudo; nervación combinada pinnada-palmada, 9–14 pares de nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo, 1–3 pares de nervaduras emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen ciliado, **haz** (Fig. 57 B) glabro a pubérulo, a veces ampoloso, poco lustroso, verde oliváceo o amarillento al secar, **envés** (Fig. 57 C) glabro, color más pálido que el haz, membranáceas, amarillo a rojo-pelúcido punteadas en ambas superficies, punteadas también en tallos, prófilos y peciolos. **Espigas** 6–10 (–13) cm de largo, en grupos de 3–15 (–20), en umbelas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** (2–) 6–10 (–20) mm, glabros. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 56 C) 0.3–0.6 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas blancos, **estambres** 2, anteras 0.1–0.2 mm de largo, filamentos usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 56 D y 57 D) obovoides, transversalmente trígonos, 0.5–1 mm de ancho, glabros.

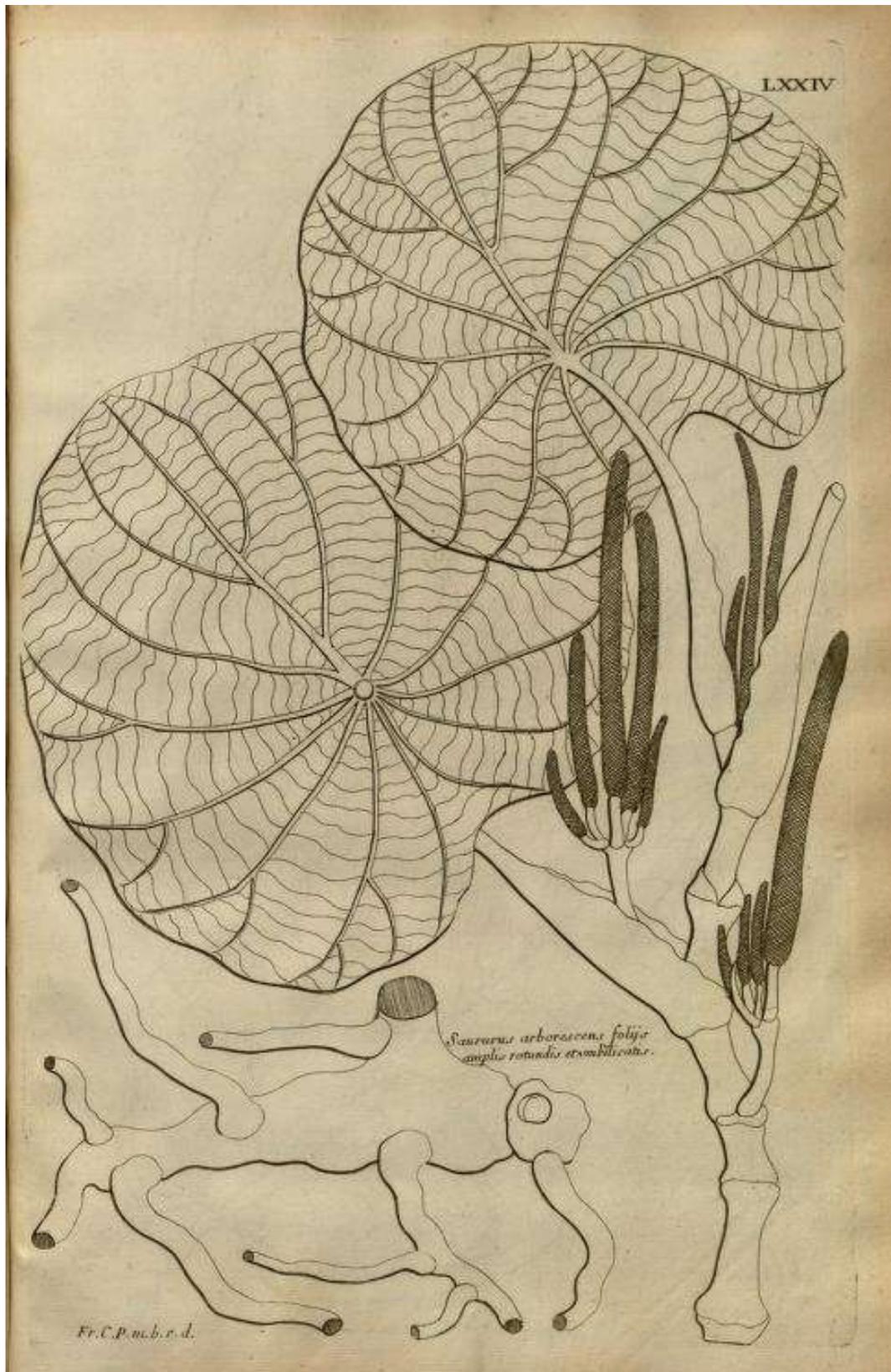


Fig. 55. Ilustración tipo de *Piper peltatum* L. en Plumier *Descr. Pl. Amér.*, t. 74, 1693.

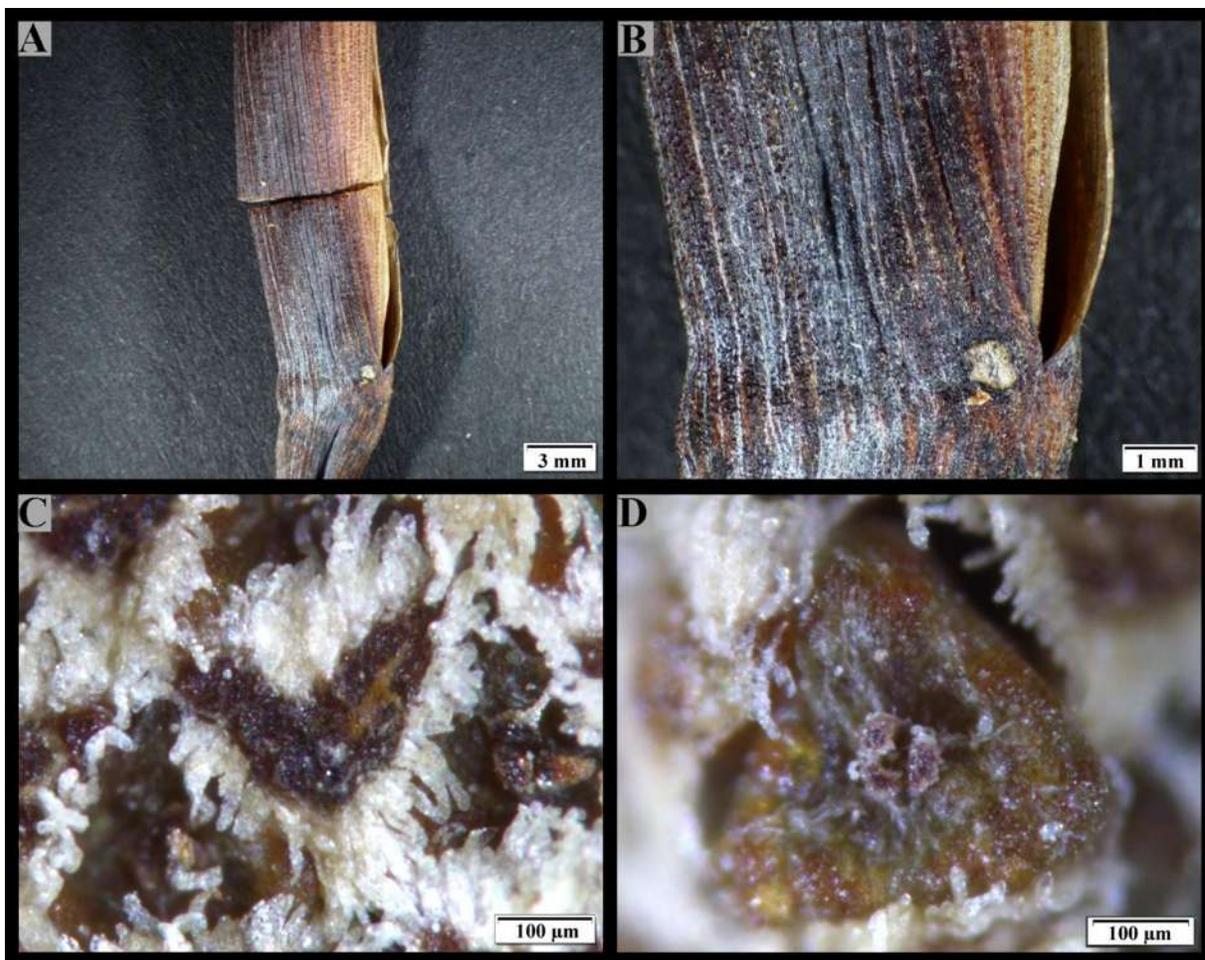


Fig. 56. Caracteres diagnósticos en *Piper peltatum* L., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia, acahual de selva alta perennifolia y selva baja caducifolia.

Distribución: México (Chiapas y Oaxaca), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras, Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago y Venezuela; Madagascar.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Fruto con abultamientos a manera de glándulas o lenticelas. Ceras abundantes en tallos y peciolos, en forma de placas verticales, a veces en acumulaciones como estrellas; frecuentes en tricomas del envés. Glándulas abundantes en peciolos, presentes en las anteras.

M. óptica: Glándulas rojizas presentes en los peciolos (jpg. 1718-9). Frutos verdes, con áreas rojas, como glándulas o acumulaciones internas (jpg. 1654, 1721-25). Antera abierta, con una glándula en un lado (jpg. 1728, 1658-9)

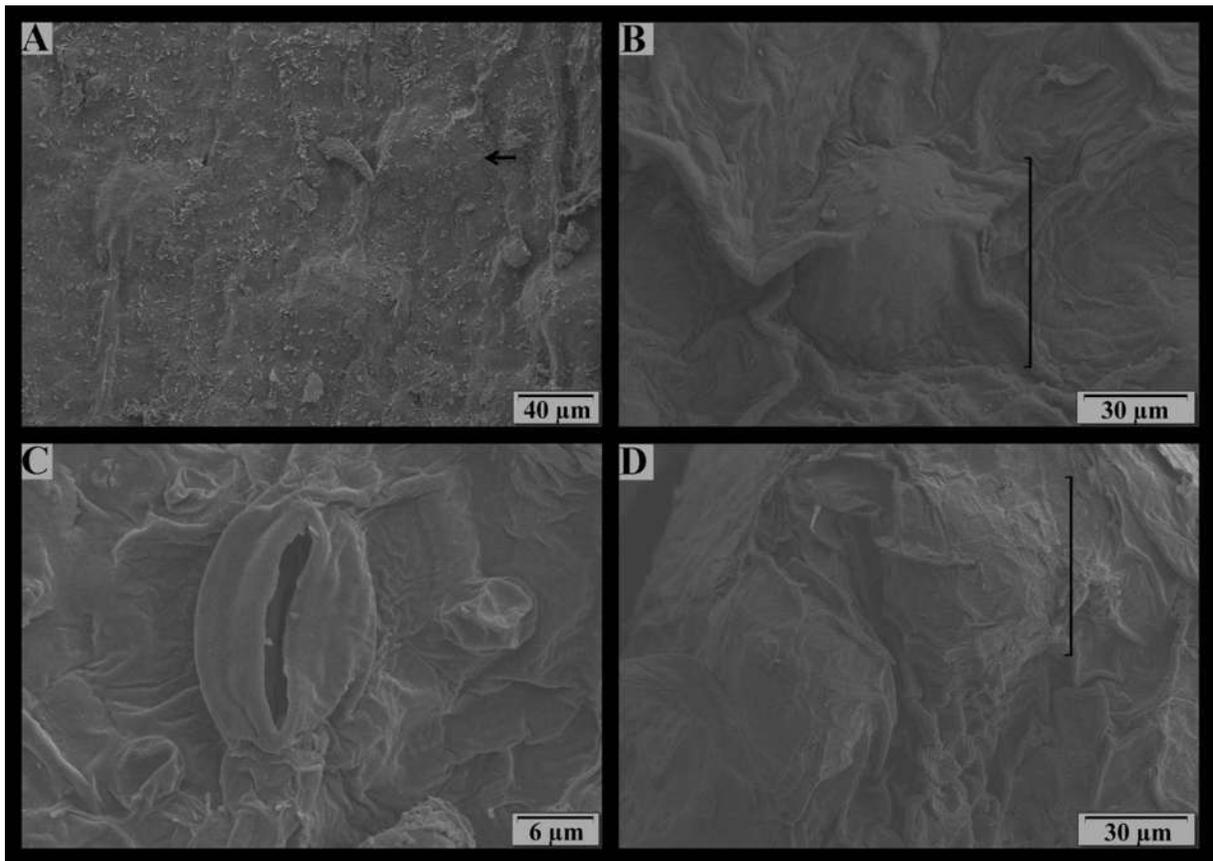


Fig. 57. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper peltatum* L. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, Pasando el río Usumacinta, 5.5 km al SE del puente que cruza el río Usumacinta, o 2.2 km al N de Benemérito de las Américas, 16.54075° N, 90.66899° O, 150 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 636* (IEB); Unos 900 m al NE de Quetzalcóatl, en brecha cercana al río, entre plantaciones de cacao, maíz y plátano, 16.15575° N, 90.44952° O, 165 m,

22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 650* (IEB); 4.8 km al Sur del cruceo Flor de Cacao, brecha entre huertas de palma, zona Vértice Chixoy., 16.08401° N, 90.44902° O, 158 m, 22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 652* (IEB); municipio de **Maravilla de Tenejapa**, 10 km al O de Maravilla Tenejapa, o 2 km al E de el Cañón del Jabalí, 16.15889° N, 91.36229° O, 316 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 672-1* (IEB); 7 km al E de La Realidad Trinidad, camino a San Quintín, 16.33903° N, 91.42829° O, 273 m, 26 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 683* (IEB); municipio de **Ocosingo**, rumbo a Frontera Corozal, banco de extracción de material, unos 2 km al NE del entronque con la carretera fronteriza del sur, 16.79241° N, 90.925° O, 128 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 617* (IEB); Sendero en construcción a laguna Miramar, a unos 500 metros del ejido Emiliano Zapata, 16.39673° N, 91.33437° O, 200 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 688* (IEB); campamento arqueológico del INAH de Yaxchilán, 16°54'3.5" N, 90°58'9.8" O, 120 m, 20 oct. 1996, *A. Valle D. AVD-32* (MEXU); 1.5-2 km al SW de la colonia Benito Juárez Miramar, sobre la desviación a Tierra y Libertad, 16°20'99" N, -91°12'99" O, 360 m, 20 ago. 1993, *A. Reyes G. et al. 2057* (MEXU, IEB); 10 km al SE de cruceo Corozal, camino a Boca Lacantum, 200 m, 18 ago. 1984, *E. Martínez S. 7385* (MEXU, IEB); 5 km al S de Frontera Echeverría, sobre la orilla del río Usumacinta, 4 dic. 1984, *E. Martínez S. 9018* (MEXU, IEB); Puente Chansayab, 16°46'2" N, -91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3789* (MEXU, IEB); campamento arqueológico del INAH en Yaxchilán, 16°54'3.5" N, 90°58'9.8" O, 120 m, 20 oct. 1996, *A. Valle D. 32* (MEXU); A 2 km al W del ejido Narciso Mendoza, 18°13'47" N, 89°28'26" O, 280 m, 18 ene. 2003, *D. Álvarez 3336bis* (MEXU); A 0.7 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, arroyo La Poza, 16°59'17" N, 91°17'27" O, 208 m, 10 nov. 2002, *D. Álvarez 2386* (MEXU); A 2 km al NE de la entrada al ejido Ojo de Agua, 16°53'4" N, 91°10'16" O, 420 m, 14 feb. 2003, *D. Álvarez 3857* (MEXU); A 1.40 km al SW del cruceo Bonampak, 16°46'2" N, 91°6'26" O, 470 m, 18 nov. 2003, *D. Álvarez 7152* (MEXU); En pozo Cantil I, a 10 km al E de Zamora Pico de Oro, 16°21'37" N, 90°41'29" O, 153 m, 19 may. 1987, *E. Martínez S. 21108* (MEXU); A 0.9 km al E del cruceo San Javier, 16°47'59" N, 91°6'18" O, 405 m, 31 ago. 2002, *G. Aguilar 2363* (MEXU); A 1.3 km al W de San Javier, 16°47'59" N, 91°5'39" O, 428 m, 17 dic. 2002, *G. Aguilar 4743* (MEXU, IEB); A 2 km al NE de la entrada al ejido Ojo de Agua, 16°53'4" N, 91°10'16" O, 420 m, 14 feb. 2003, *G. Aguilar 5712* (MEXU); A 6.11 km al NE del poblado

Nuevo Guerrero, 17°2'1" N, 91°15'24" O, 248 m, 21 nov. 2003, *G. Aguilar 8499* (MEXU); A 3.14 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'36" N, 91°16'12" O, 169 m, 27 nov. 2003, *G. Aguilar 8663* (MEXU, IEB); Puente Lacandón, 3.6 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°57'48" N, 91°15'35" O, 240 m, 26 feb. 2002, *J. Calónico 21926* (MEXU, IEB); A 4 km al E de Nuevo Guerrero, 16°58'56" N, 91°14'47" O, 299 m, 5 may. 2002, *J. Calónico 23100* (MEXU, IEB).

Piper phytolaccifolium Opiz en *Reliq. Haenk.* 1(3): 151. 1828. TIPO: Ecuador, Guayaquil, *Haenke s. n.* (Holotipo: PR foto!, isotipo: W foto!)

Arbustos moderadamente ramificados, 1–2 m de alto, entrenudos de ramillas (2–) 3–5 (–7) cm de largo, glabros (Fig. 59 A), a veces pubérulos, verde oscuro a café-negruzcos al secar, pardo-grisáceos con la edad. **Prófilos** (5–) 8–12 mm de largo, glabros (Fig.). **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (5–) 6–12 (–25) mm de largo, a veces vaginados, glabros; **márgenes peciolares** (Fig. 59 B) reducidos, extendiéndose 1 mm, no membranáceos ni translúcidos, verde oscuro a café-negruzcos al secar, peciolos de mayor tamaño en hojas de los monopodios, vaginados, acanalados hasta 3/4 de su longitud; **lámina** (7–) 11–15 (–18.3) cm de largo, (2.8–) 3.2–5.5 (–7.5) cm de ancho, largamente elíptico a lanceolada, rara vez ovado lanceolada, base equilátera a ligeramente oblicua, aguda a atenuada, ápice corta a largamente acuminado; pinnatinerves, 6–9 nervaduras secundarias emergiendo a todo lo largo de la nervadura central; margen y ambas superficies glabras, **haz** (Fig. 59 B) liso, no lustroso, verde nítido a oscuro, **envés** (Fig. 59 C) color más pálido-oliváceo que en el haz, cartáceo-membranáceas, pálido a naranja-pelúcido punteadas en ambas superficies, punteadas también en tallos jóvenes, perfiles y peciolos. **Espigas** (1–) 1.5–2 (–2.5) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** 6–8 mm de largo, glabros, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 58 C) 0.5–0.8 mm de ancho, triangulares, margen escasamente ciliado, tricomas café claro al secar, **estambres** 4, anteras 0.5 mm largo, filamento usualmente de igual tamaño, estilo cónico persistente en fruto, 0.5–0.7 mm de largo, del mismo color que el ovario, sin división aparente, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 58 D y 59 D) obovoides, transversalmente redondos, 2–3 mm de ancho, glabros, papilosos.

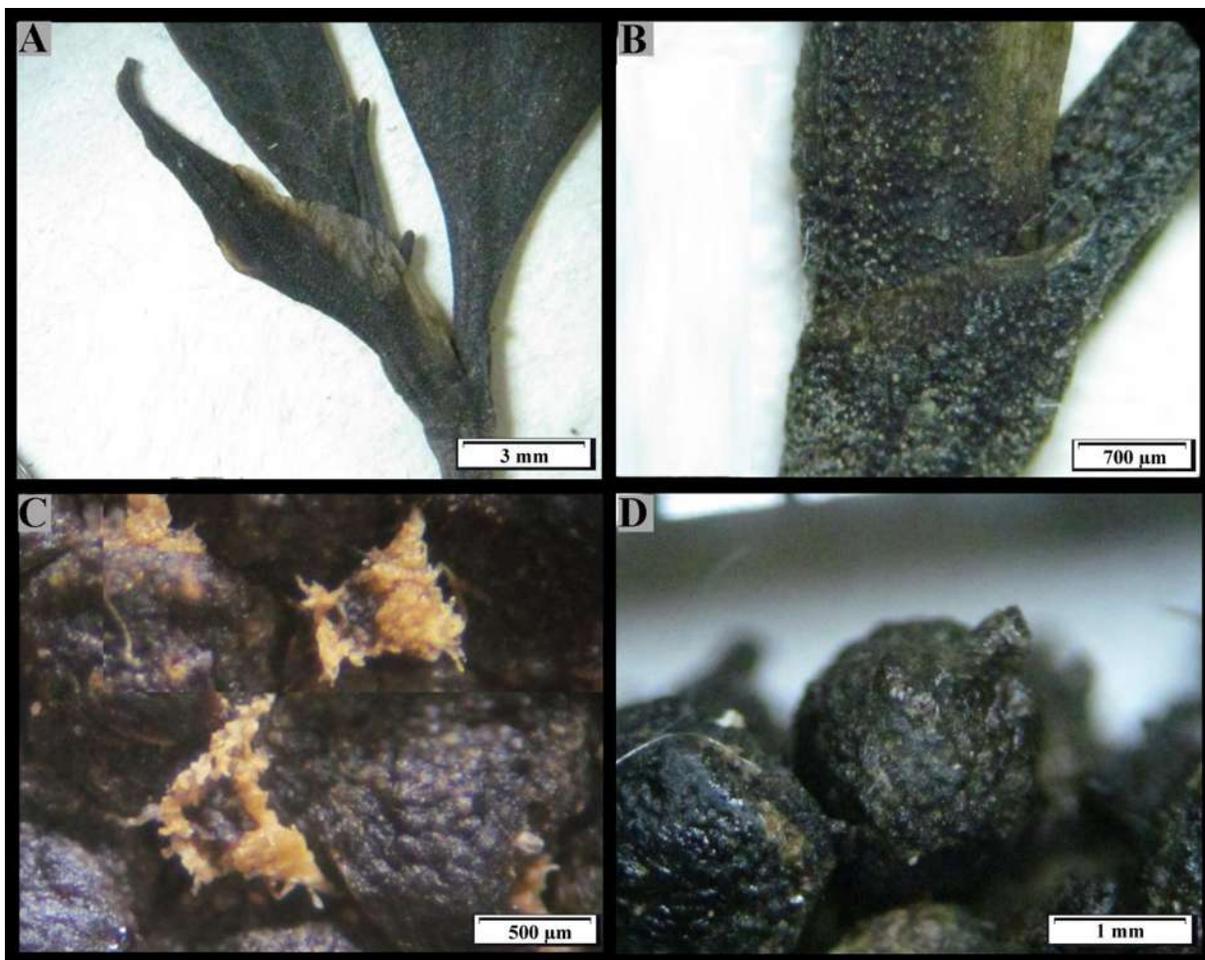


Fig. 58. Caracteres diagnósticos en *Piper phytolaccifolium* Opiz, prófido (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece en mayo, fructifica en septiembre.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva baja caducifolia y acahual.

Distribución: México (Chiapas, Michoacán, Oaxaca y Tabasco), Belice, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Glándulas visibles, en hojas. Ceras en las hojas, en forma de acumulaciones grumosas, ceras no presentes en los estomas.

M. óptica: Sin particularidades.

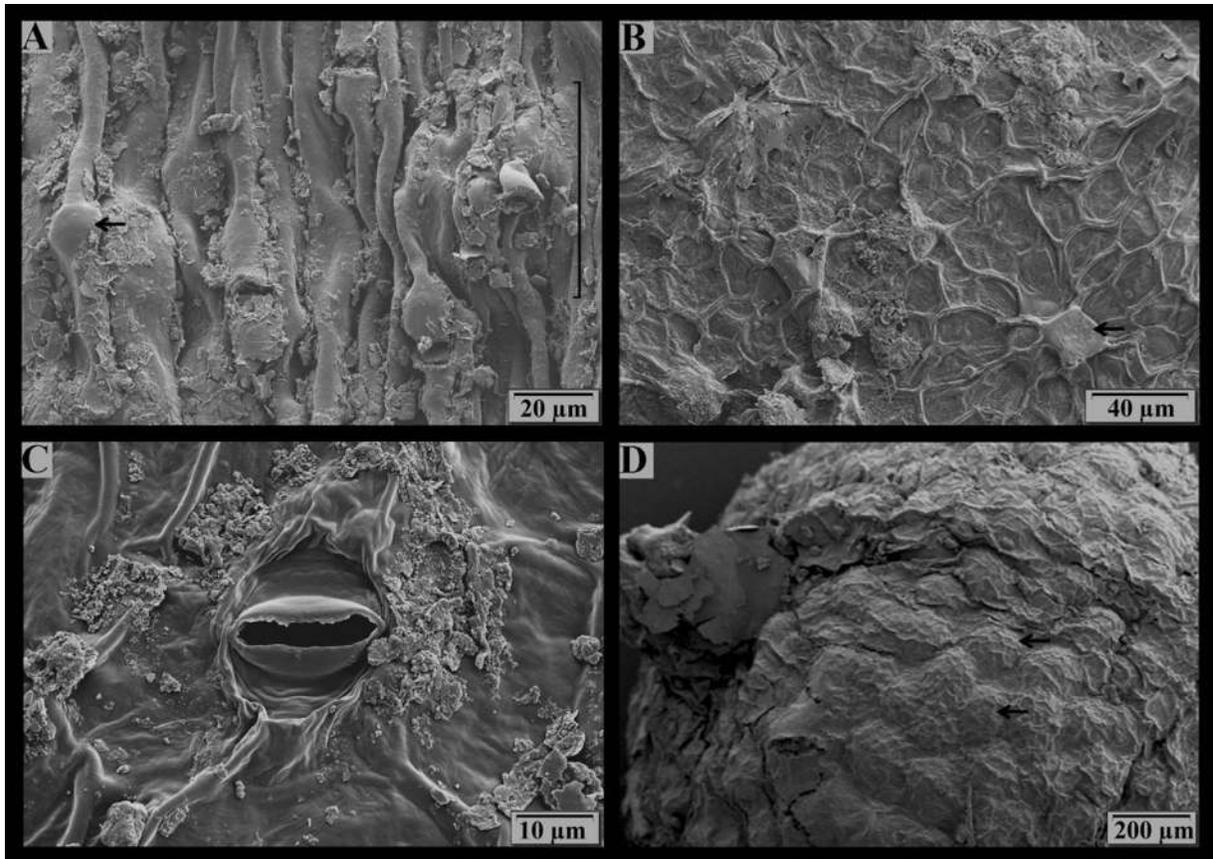


Fig. 59. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper phytolaccifolium* Opiz mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas, Municipio de **Las Margaritas**, río Jabalí, a 4 km al E de Tzisco, camino Ixcán, sobre la carretera fronteriza del sur, 300 m, 11 may. 1984, *E. Martínez S. et al.* 6720 (MEXU); Municipio de **Ocosingo**, entrando por vereda 7, a unos 700 m al N del borde del río Lacantún, 16.10971° N, 90.99768° O, 207 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 662 (IEB); entrando por vereda 7, a unos 700 m al N del borde del río Lacantún, 16.10971° N, 90.99768° O, 207 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 665 (IEB); A 3 km al NW del Vértice del Chixoy camino a Boca Lacantum, 120 m, 11 sept. 1985, *E. Martínez S.* 13636 (MEXU).

Piper pseudofuligineum C. DC. en *Linnaea* 37: 355 (1873). TIPO: Costa Rica, Monte Candelaria, *Oersted s.n.* (Holotipo: C!).

Nota: Material del tipo aislado por Casimiro De Candolle en G! dentro de un sobre, en un ejemplar de la misma especie colectado por *Pittier 2611!*

= *P. palmeri* C. DC. en *Contr. U.S. Natl. Herb.* 1(9): 354, 1895. TIPO: México, Colima, Manzanillo, dic. 1890, *Palmer 1045* (Holotipo: G-DC!)

= *P. albidiflorum* C. DC. en *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 21: 309–310, 1920. TIPO: México, El Tabascal, 200 m., *Langlassé 409* (Holotipo G-DC!, isotipo: B!)

Arbustos profusamente ramificados, 1–2 (–3) m de alto, entrenudos de ramillas (Fig.60 A) (2–) 4–6 (–11) cm de largo, hirsútulos (Fig.62 A), verde pálido a oliváceo al secar, glabrescentes, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Figs. 60 A y 61 A) 8–16 mm, densamente pubescentes, sobre todo hacia la parte dorsal. **Hojas** (Fig.60 A) dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (3–) 9–11 (–20) mm de largo, vaginados, acanalados hasta 1/3 de su longitud, densamente hirsútulos; **márgenes peciolares** (Fig. 61 B) 1–2 mm de largo, extendiéndose 2 mm, pubescentes, margen ciliado, membranáceos, poco translúcidos, café al secar; **lámina** (7–) 9–17 (–22) cm de largo (3–) 5–9 (–12) cm de ancho, hojas de los monopodios ampliamente elípticas u ovoides, base ligeramente lobada, hojas de los simpodios elípticas a ovadas, a veces oblicuamente rómbico-elípticas, base obtusa a redondeada, base oblicua en todas las hojas, ápice acuminado; pinnatinerves, 4–6 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen esparcidamente ciliado, **haz** (Fig. 62 B) indumentado, tricomas adpresos, áspero, a veces ampolloso con la edad, opaco, verde nítido al secar, **envés** (Fig. 62 C) pubescente-hirsútulo, color más pálido que el haz, indumento de ambas superficies más denso en las nervaduras, cartáceas, glandulares. **Espigas** (5–) 6–9 (–11) cm de largo (Fig. 51 A), solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, a veces irregularmente curvadas en fruto, pedúnculos 3–5 (–10) mm de largo, pubescentes. **Flores** sésiles, **brácteas** (Figs. 60 C y 61 C) 0.7–0.9 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas blancos a amarillentos, **estambres** 4, anteras 0.2–0.3 mm de largo, filamentos usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 60 C, 61 D y 61 D) obovoides a obpiramidales, transversalmente trígonos, 0.9–1.2 mm de ancho, glabros o ligeramente granulares, comúnmente con una depresión central.

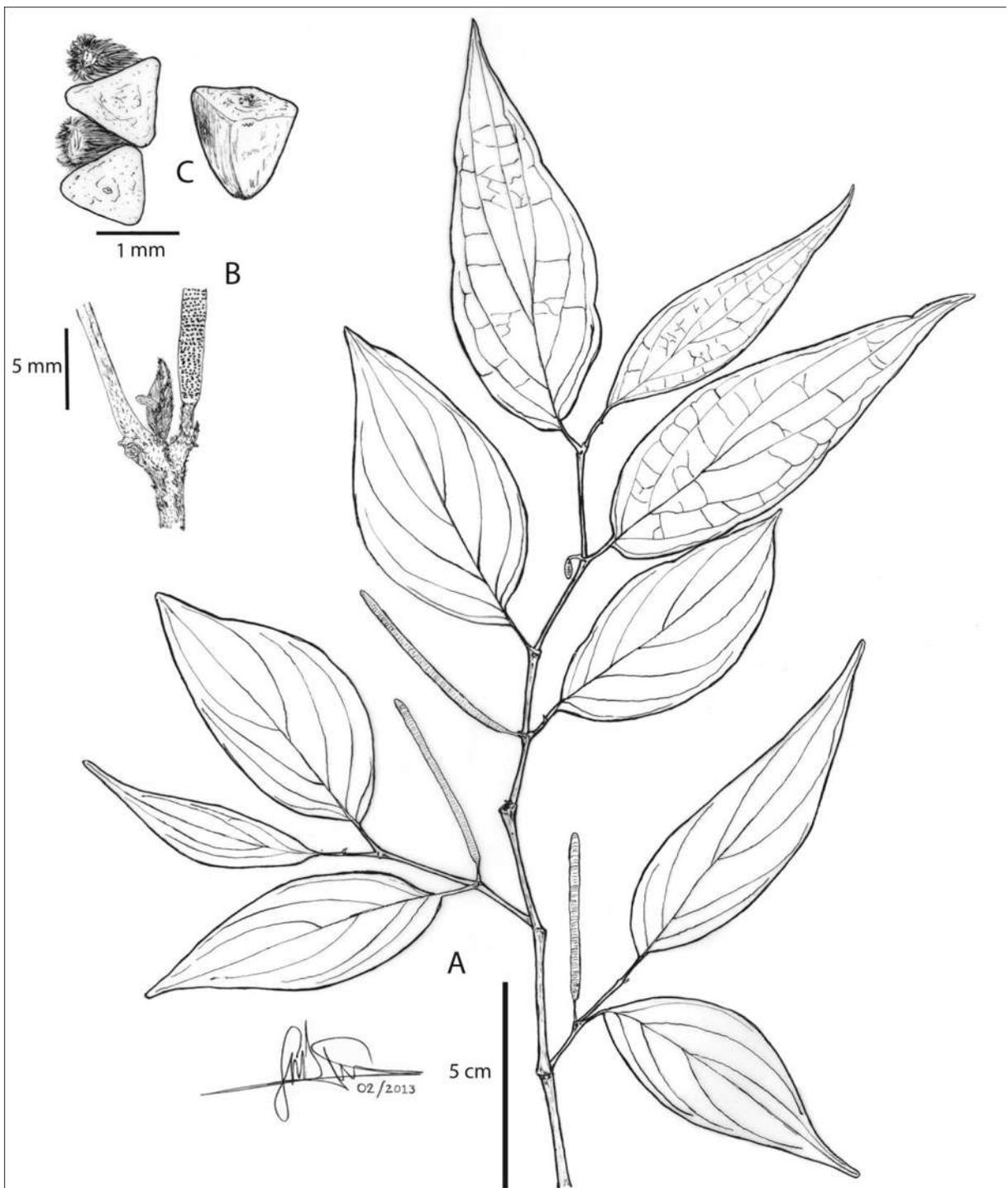


Fig. 60. *Piper pseudofulgineum* C. DC.: rama en floración (A), prófalo (B), fruto y bráctea (C).

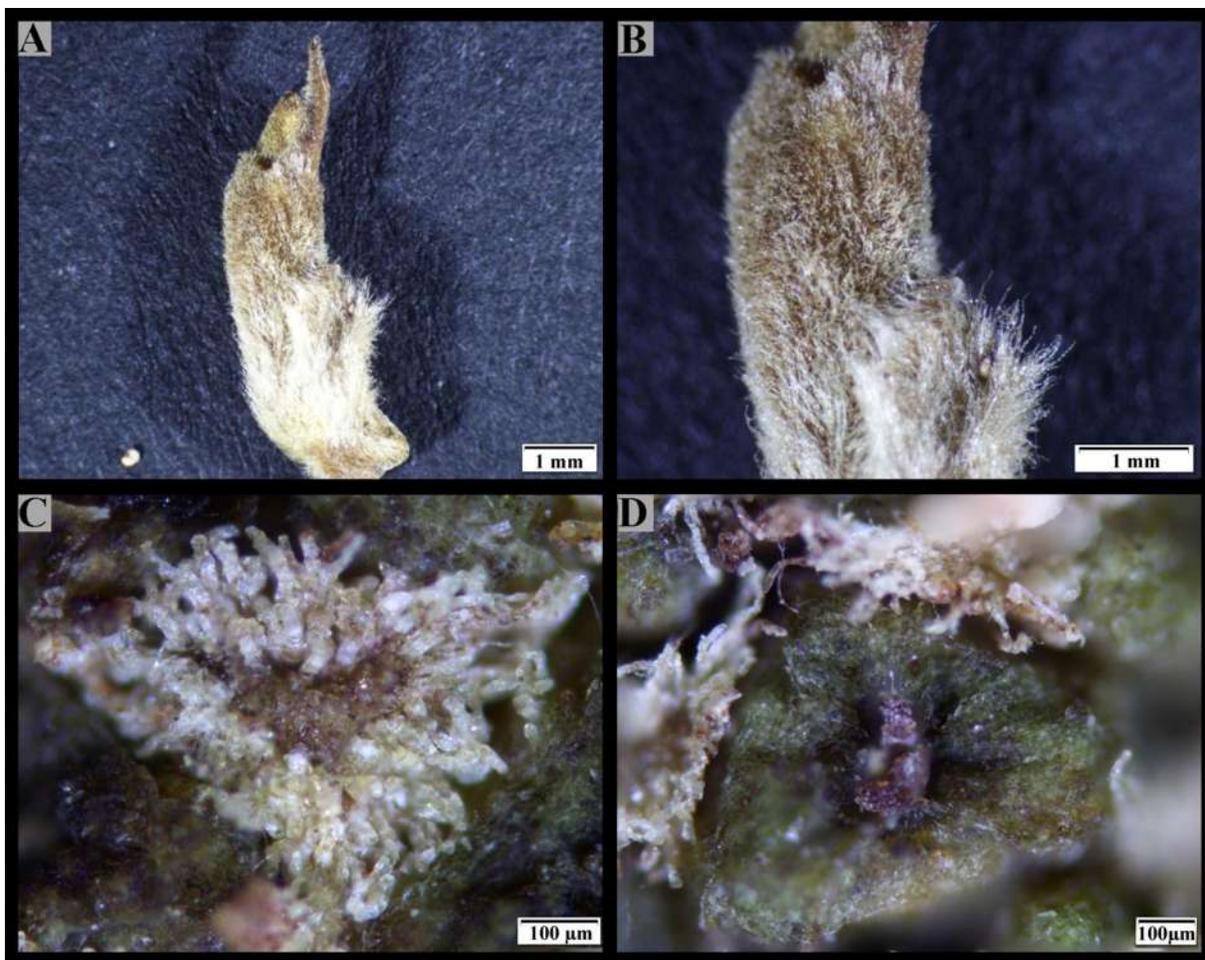


Fig. 61. Caracteres diagnósticos en *Piper pseudofuligineum* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D)

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva baja caducifolia y acahual.

Distribución: México (Chiapas, Michoacán, Oaxaca y Tabasco), Belice, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Base de tricomas persistente como cavidades. Ceras presentes en hojas, brácteas, y tricomas.

M. óptica: Frutos trígono, verdes (jpg. 2173, 2177). Semillas negras, exfoliantes en espiga (jpg. 2171).

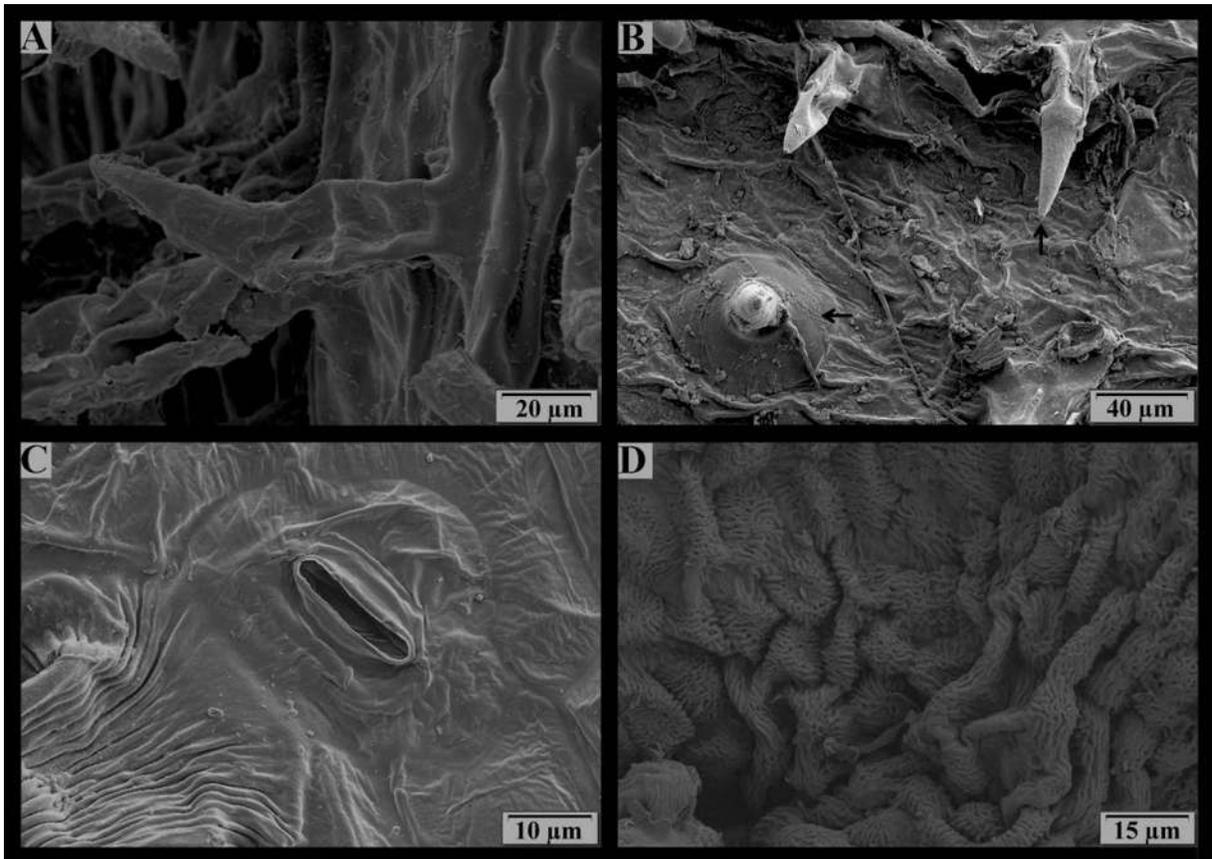


Fig. 62. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper pseudofuligineum* C. DC., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, Pasando el río Usumacinta, 5.5 km al SE del puente que cruza el río Usumacinta, o 2.2 km al N de Benemérito de las Américas, 16.54075° N, 90.66899° O, 150 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 637* (IEB); Carretera a Pico de Oro, 3.3 km hacia el SE de la carretera fronteriza del Sur, 16.42793° N, 90.63535° O, 146 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 641* (IEB); Brecha al ejido Arroyo Delicias, cerca de arroyo a la izq. del camino, 16.09196° N, 90.53837° O, 170 m, 22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 645* (IEB); Unos 900 m al NE de Quetzalcóatl, en brecha cercana al río, entre plantaciones de cacao, maíz y plátano, 16.15575° N, 90.44952° O, 165 m, 22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 649* (IEB); municipio de **Ocosingo**, cruceo San Javier, 16.7985° N, 91.09701° O,

500 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 611* (IEB); 4.3 km al SO de Frontera Corozal, se toma una brecha que va a la derecha de la carretera, hacia una laguna, 16.79908° N, 90.93244° O, 107 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 626* (IEB); 4.3 km al SO de Frontera Corozal, se toma una brecha que va a la derecha de la carretera, hacia una laguna, 16.79908° N, 90.93244° O, 107 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 628* (IEB); Sendero en construcción a laguna Miramar, a unos 500 metros del ejido Emiliano Zapata, 16.39673° N, 91.33437° O, 200 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 690-a* (IEB); 37 km al NO de San Quintín, camino a Ocosingo, o 4 km al SE del puente La Sultana, 16.54357° N, 91.52113° O, 465 m, 28 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 702* (IEB); camino al poblado de Bonfil, 520 m, 22 nov. 1976, *P.E. Valdivia Q. 2286* (MEXU); A 2.3 km al NW del ejido Mariscal (antes Santa Clara), 16°59'41" N, 91°11'58" O, 134 m, 16 feb. 2003, *D. Álvarez 3925* (MEXU); A 3.6 km al S de San Javier, 16°46'2" N, 91°6'26" O, 309 m, 16 jun. 2003, *D. Álvarez 5346* (MEXU); Dos Arroyos a 2.2 km al N de Nuevo Guerrero, 17°0'21" N, 91°17'1" O, 178 m, 24 may. 2002, *G. Aguilar 1012* (MEXU); Dos Arroyos a 2.2 km al N de Nuevo Guerrero, 17°0'21" N, 91°17'1" O, 178 m, 24 may. 2002, *G. Aguilar 1067* (MEXU); A 0.5 km al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°59'9" N, 91°17'6" O, 208 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar 1470* (MEXU); Nuevo Guerrero, arroyo rumbo a 20 de Noviembre, 16°59'2" N, 91°17'12" O, 241 m, 17 mar. 2002, *G. Aguilar 219* (MEXU); A 3 km al N del cruceo San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 2 sept. 2002, *G. Aguilar 2440* (MEXU); A 4.23 km al E de Nuevo Francisco León, 17°19'42.5" N, 91°16'56.6" O, 180 m, 13 oct. 2002, *G. Aguilar 3415* (MEXU); Ojo de Agua de San Javier, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 390 m, 2 dic. 2002, *G. Aguilar 4511* (MEXU); Puente Lacandón, 3.6 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°57'48" N, 91°15'35" O, 240 m, 26 feb. 2002, *J. Calónico 21927-B* (MEXU); Ejido Mariscal (antes Santa Clara), 16°58'45" N, 91°11'7" O, 147 m, 16 feb. 2003, *G. Aguilar 5755* (MEXU); A 2.4 km al NE del ejido Mariscal, 16°59'40" N, 91°12'2" O, 169 m, 16 feb. 2003, *G. Aguilar 5792* (MEXU); A 0.2 km de Nuevo Jerusalén camino a Nuevo Francisco León, 17°1'40" N, 91°14'42" O, 12 m, 4 may. 2002, *G. Aguilar 634* (MEXU); A 1.69 km al NE del poblado Nuevo Guerrero, 17°0'0" N, 91°16'45" O, 224 m, 13 jul. 2003, *G. Aguilar 7382* (MEXU); A 4.69 km al N del poblado Nuevo Guerrero, 17°7'40" N, 91°16'17" O, 173 m, 28 dic. 2003, *G. Aguilar 9263bis* (MEXU); A 7.6 km al SE del módulo de entrada a la zona arqueológica de Bonampak, 16°42'27" N, 91°3'49" O, 320 m, 27 nov. 2002, *J. P. Abascal 368*

(MEXU); municipio de **La Trinitaria**, colonia Cuauhtémoc, km 20 a Montaña Alta, 15 mar. 1986, A. Méndez G. 8871 (MEXU, IEB).

Piper psilorhachis C. DC. en *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 2: 253. 1898. TIPO: Guatemala, localidad desconocida, sin fecha, *Friedrichsthal 1538* (Holotipo: G-DC!).

Arbustos profusamente ramificados, 1–6 m de alto, entrenudos de ramillas (Fig. 63 A) (1–) 3–5 (–10) cm de largo, glabros (Fig. 65 A), café a negros al secar, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 63 B y 64 A) 3–5 mm de largo, glabros. **Hojas** (Fig. 63 A) no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolo** 8–14 cm vaginados 1 mm glabros o esparcidamente pubérulos; **márgenes peciolares** (Fig. 64 B) reducidos, extendiéndose 1 mm, no membranáceos ni translúcidos, esparcidamente ciliados, café-negrucos al secar; **lámina** (6–) 7–10 (–13.5) cm de largo, (2.5–) 3.5–4.5 (–5) cm de ancho, elíptica a ovado-elíptica, a veces elíptico-oblancoada, base equilátera a ligeramente oblicua, cuneada a atenuada, ápice acuminado; palmatinerves, 3–5 nervaduras, emergiendo de la inserción del peciolo; margen y ambas superficies glabras **haz** (Fig. 65 B), liso, lustroso, verde oscuro a negruzco al secar, **envés** (Fig. 65 C) color más pálido que el haz, cartáceas, eglandulares. **Espigas** (3–) 5–7 (–10) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculo** 7–12 mm de largo, glabros al igual que el raquis. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 63 C y 64 C) triangulares a elípticas de 0.3 mm, margen glabro a esparcidamente ciliado, tricomas blanco-verdosos a cafés, **estambres** 5–6, anteras 0.4 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 63 A, 64 D y 65 D) oblongos o con forma de botella, transversalmente redondos, 1 mm de ancho, 2–3 mm de largo, glabros.

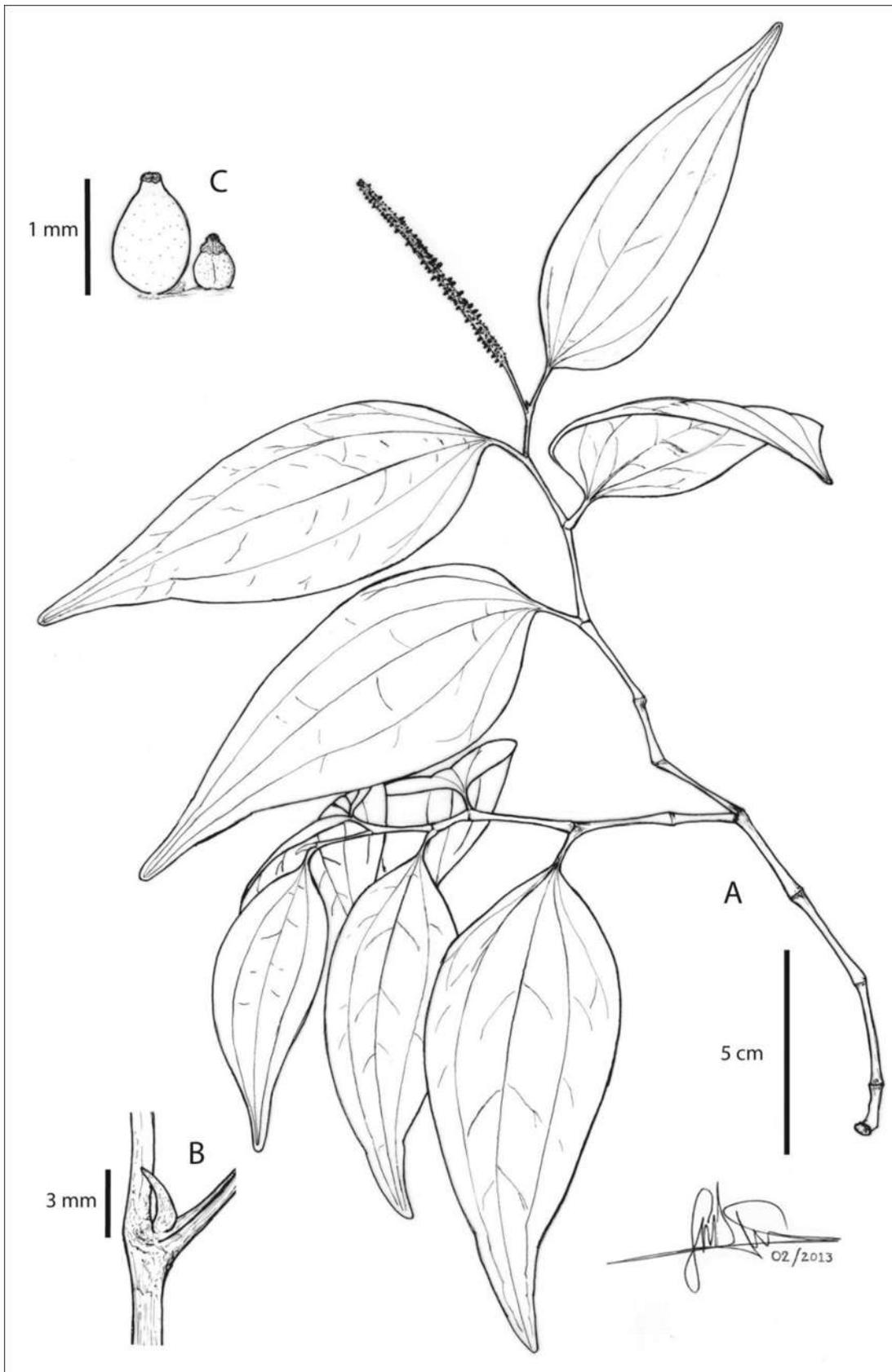


Fig. 63. *Piper psilorhachis*: A, rama en floración, B, prófílo, C, fruto y bráctea.

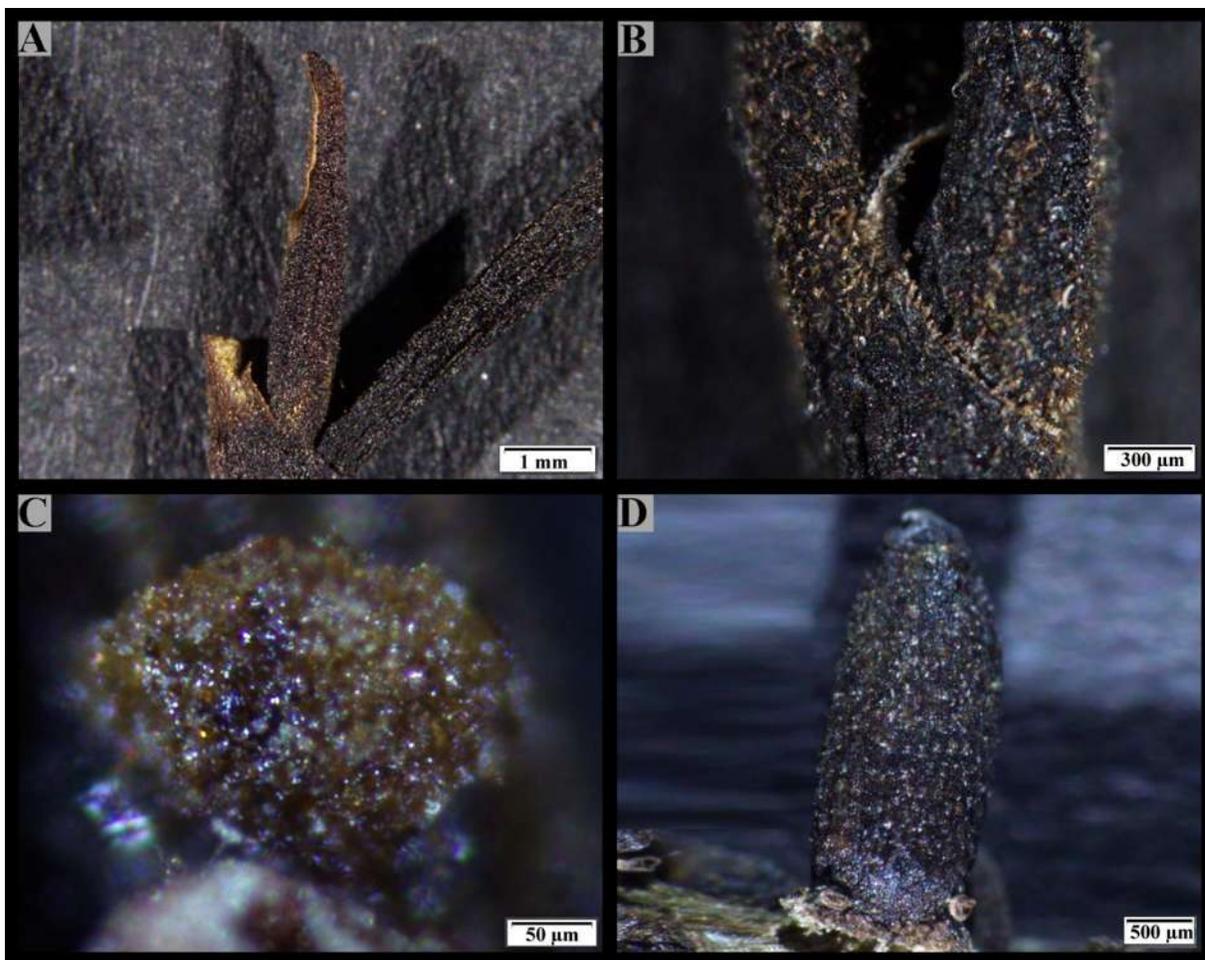


Fig. 64. Caracteres diagnósticos en *Piper psilorhachis*, prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a julio y octubre a diciembre, fructifica de julio a agosto y de enero a febrero.

Hábitat: selva mediana subcaducifolia.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán Resto de América: Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras y Nicaragua.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras presentes en tallos y frutos, eventuales en estomas; en forma de placas verticales y acumulaciones grumosas.

M. óptica: Tallos con lenticelas negras (jpg. 1344). Frutos verdes a negros (jpg. 1350-1356).

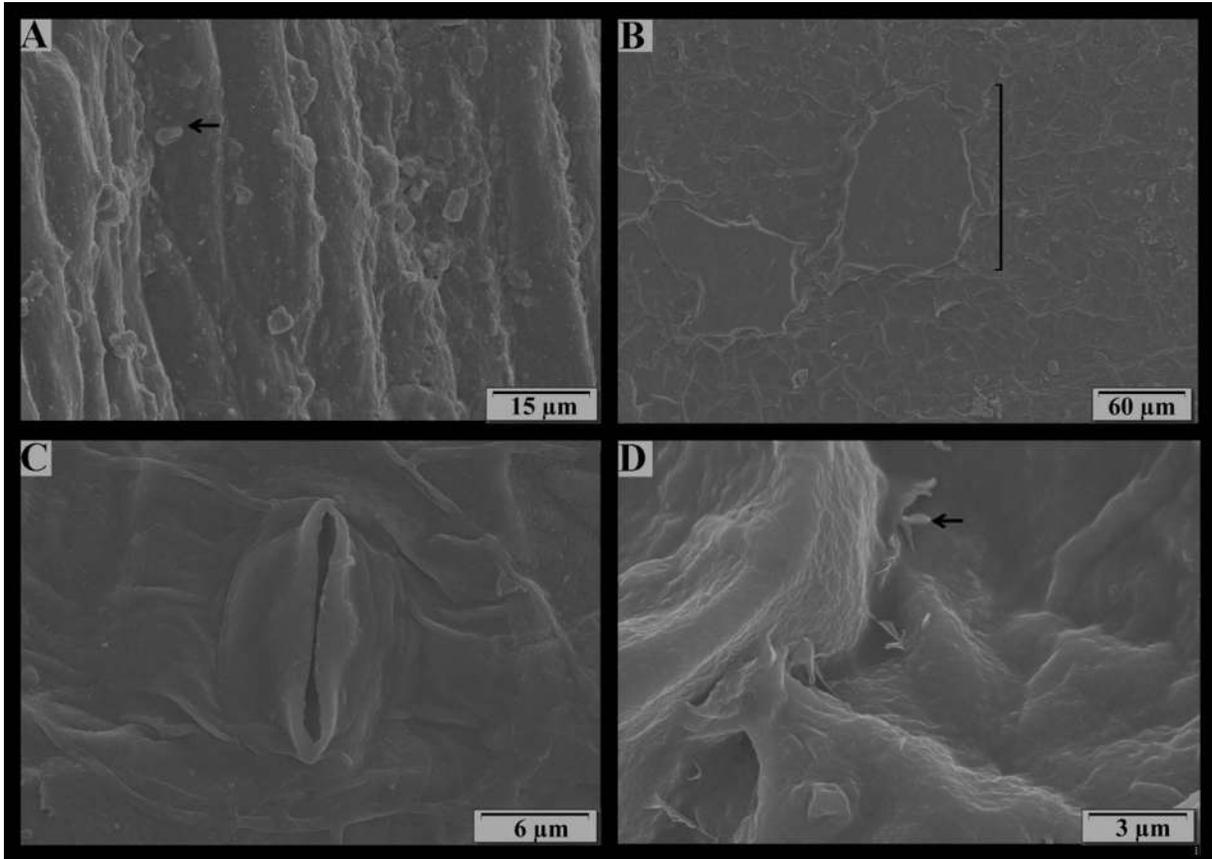


Fig. 65. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper psilorhachis* mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

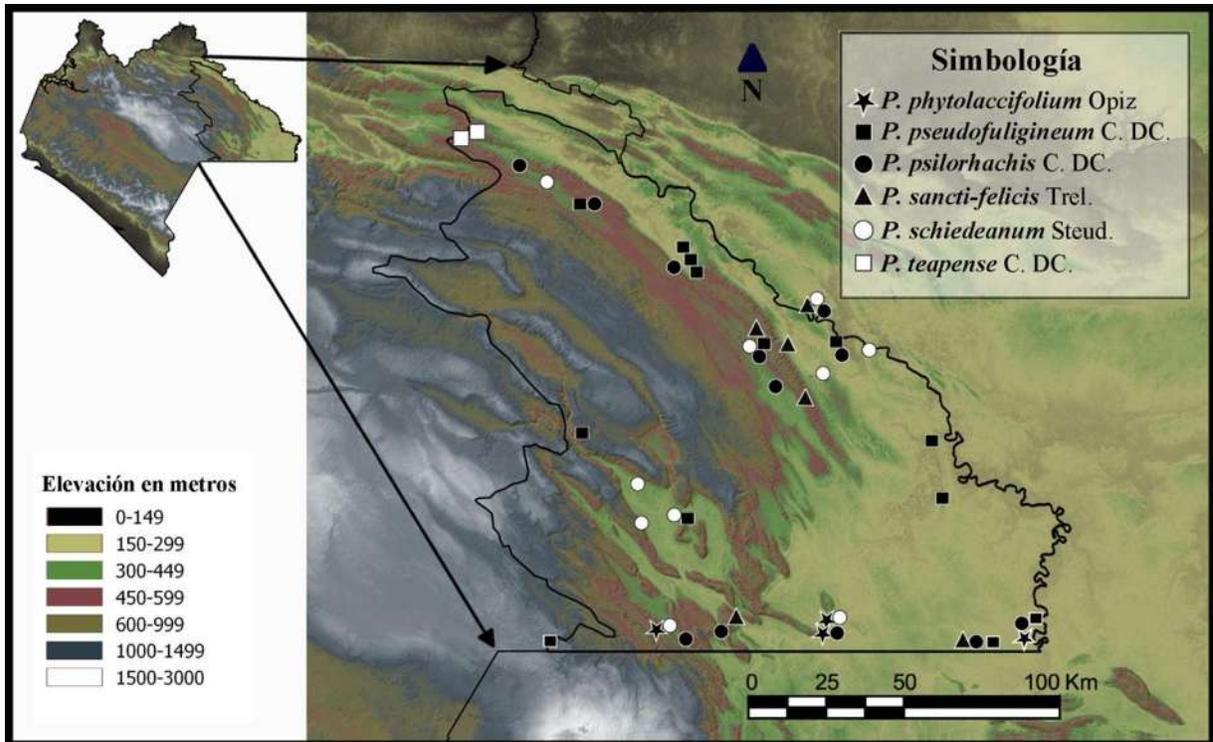


Fig. 66. Mapa mostrando la distribución de seis especies de *Piper* en La Selva Lacandona: *Piper phytolaccifolium* Opiz, *P. pseudofulgineum* C. DC., *P. psilorhachis* C. DC., *P. sancti-felicis* Trel., *P. schiedeanum* Steud., y *P. teapense* C. DC.

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, a 3 km del Vértice del Chixoy camino a Boca Lacantum, 120 m, 11 sept. 1985, *E. Martínez S.* 13640 (MEXU); En el crucero Corozal camino Palenque-Boca Lacantum, 180 m, 29 oct. 1985, *E. Martínez S.* 14390 (MEXU); Nvo. Veracruz a 33 km al W del Vértice del río Chixoy, camino a Chajul, 150 m, 7 nov. 1985, *E. Martínez S.* 15118 (MEXU); 5 km al S de crucero Corozal, 250 m, 21 abr. 1985, *E. Martínez S.* 12235 (MEXU); municipio de **Maravilla Tenejapa**, colonia Maravilla Tenejapa, 2 jun. 1986, *A. Méndez G.* 9048 (MEXU); 5.5 km al O de la desviación a Ixcán, rumbo a Maravilla Tenejapa, 16.09104° N, 91.14349° O, 232 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 669 (IEB); municipio de **Ocosingo**, ruinas de Yaxchilán, 16.90032° N, 90.96725° O, 167 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 622 (IEB); Camino al poblado de Bonfil, 520 m, 22 nov. 1976, *P.E. Valdivia Q.* 2286 (MEXU); Porción N de la Omega, Monumento Natural Yaxchilán, 16° 53' 52.8" N, 90° 58' 25.1" O, 150 m, 14 oct. 1996, *A. Valle D.* AVD-8 (MEXU); A 4.98 km al E de Frontera Corozal, 16°47'44.4"N, 90°52'50.6"O, 112 m, 12 nov. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M.* 12473

(MEXU); A 1.80 km al S de Frontera Corozal, 16°47'53.5"N, 90°52'59"O, 128 m, 3 jun. 2004, *G. Aguilar & M. Méndez M. 10407* (MEXU); A 1.30 km al E de Frontera Corozal, 16°48'39.7" N, 90°52'12.7" O, 141 m, 18 ago. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 11344* (MEXU); A 1.61 km al SE de Frontera Corozal, 16°48'0" N, 90°53'31.7" O, 128 m, 3 nov. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 12189* (MEXU); Zona Urbana a 1.33 km de Frontera Corozal al NE, 16°49'8.7"N, 90°52'13.8"O, 125 m, 8 jun. 2004, *G. Aguilar 10527* (MEXU); A 1.46 km al S de Frontera Corozal, 16°48'4.6 N, 90°52'54.5 O, 124m, 16 oct. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 11652* (MEXU); En el camino de Lacanja-Chanizayab a Bonampak, 300 m, 18 ene. 1984, *H. Narave F. 1218* (MEXU); 800 m al norte de Lacanjá-Chanzayab, 500 m, 21 sept. 1989, *M. González-Espinosa et al. 758* (MEXU); A 3 km al S de campamento COFOLASA el cual está a 24 km al SE de cruceo Corozal, 220 m, 23 sept. 1984, *E. Martínez S. 7783* (MEXU); Corozal, (Ejido Echeverría-Frontera), 80 m, 19 oct. 1976, *P. Valdivia Q. 2239* (MEXU); La comunidad lacandona de Lacanhá-Chansayab se localiza en el municipio de Ocosingo, a 130 km al sureste de Palenque, por la carretera fronteriza hasta el cruceo San Javier, después 8 km hacia el oeste, 16° 44' N, 91° 05' O, 400 m, 3 jul. 1994, *S. Levy T. & A. Durán F. 154* (MEXU); La comunidad lacandona de Lacanjá-Chansayab se localiza en el municipio de Ocosingo, a 130 km al sureste de Palenque, por la carretera fronteriza hasta el cruceo San Javier, después 8 km hacia el oeste., 16° 44' N, 91° 05' O, 400 m, 19 feb. 1994, *S. Levy T. & A. Durán F. 15* (MEXU); Ejido Nuevo Fco. León, 8 km al SW del ejido, 17° 01' 51"N, 91° 17' 26" O, 315 m, sin fecha, *A. Luna-Gómez 38* (MEXU); Centro arqueológico Bonampak, 350 m, 17 jun. 1982, *J. Meave et al. B-648* (MEXU); 800 m sobre la desviación a Bonampak, viniendo de San Javier, 400 m, 7 jun. 1990, *M. González-Espinosa et al. 1096* (MEXU); Alrededores de las ruinas de Lacanja, 300 m, 16 ene. 1984, *F. Vázquez B. & S. Avendano R. 1573* (MEXU); A 3 km al N del cruceo San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 2 sept. 2002, *G. Aguilar et al. 2512* (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S. 35664* (MEXU); A 1 km al S del cruceo San Javier, 16°47'22" N, 91°6'6" O, 295 m, 19 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2266* (MEXU); Al E del cruceo de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2282* (MEXU); Al E del cruceo de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2295* (MEXU); A 6 km al NE del cruceo de San Javier hacia Palestina, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 420 m, 11 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3327* (MEXU); A 1.84 km al SE del cruceo de San

Javier, 16°47'25" N, 91°5'42" O, 499 m, 5 ago. 2003, *G. Aguilar et al.* 7639 (MEXU); A 0.68 km al SW del cruceo de San Jacinto, carretera San Javier - F. Corozal, 16°48'51" N, 91°3'39" O, 228 m, 28 ago. 2003, *G. Aguilar* 7680 (MEXU); A 3.37 km al SE del cruceo San Javier, 16°48'38" N, 91°4'35" O, 332 m, 15 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 8990bis (MEXU); A 5.05 km al E de San Javier, 16°48'50" N, 91°3'39" O, 257 m, 12 nov. 2003, *D. Álvarez et al.* 6891 (MEXU); A 1.38 km al NE de Lacanjá Chasayab, 16°45'35" N, 91°7'0" O, 330 m, 14 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 8967bis (MEXU); A 0.64 km al W del cruceo de Bonampak, 16°46'9" N, 91°6'35" O, 313 m, 13 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 8923 (MEXU); A 1.48 km al NE de Nuevo Guerrero, 16°59'34" N, 91°17'43" O, 212 m, 5 jun. 2003, *G. Aguilar* 6973 (MEXU); A 3.2 km de Lacanja Chanzayab, 16°44'42" N, 91°7'1" O, 214 m, 17 jun. 2003, *G. Aguilar* 7116 (MEXU); A 2.17 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'17" N, 1°16'49" O, 188 m, 14 jul. 2003, *G. Aguilar* 7400 (MEXU); cruceo Bethel, 16°46'26" N, 91°6'26" O, 346 m, 20 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3949 (MEXU); Al E del cruceo de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar et al.* 2285 (MEXU); A 1.6 km al SE de San Javier, 16°47'28" N, 91°5'43" O, 604 m, 25 abr. 2003, *G. Aguilar et al.* 6578 (MEXU); A 3.53 km al NW de Lacanjá-Chansayab, 16°44'58" N, 91°7'36" O, 349 m, 31 ago. 2003, *G. Aguilar et al.* 7796 (MEXU); A 0.69 km al NE del cruceo San Javier, 16°48'3" N, 91°5'57" O, 495 m, 10 sept. 2003, *G. Aguilar et al.* 7891 (MEXU); A 1.03 km al E del cruceo de San Javier, 16°48'1" N, 91°1'16" O, 524 m, 7 oct. 2003, *G. Aguilar et al.* 8085 (MEXU); A 1.38 km al NE del cruceo San Javier, 16°48'25" N, 91°5'46" O, 579 m, 25 oct. 2003, *G. Aguilar et al.* 8226 (MEXU); A 0.92 km al NW del cruceo San Javier, 16°48'4" N, 91°6'49" O, 340 m, 26 oct. 2003, *G. Aguilar et al.* 8268 (MEXU); Nuevo Petalcingo, a 0.85 km de la carretera, 17°0'7" N, 91°17'33" O, 210 m, 3 oct. 2002, *G. Aguilar* 3122 (MEXU); El Encaño a 3.2 km al NW de Naité, 16°46'52" N, 91°3'45" O, 220 m, 22 sept. 2002, *G. Aguilar et al.* 3001 (MEXU); El Encaño a 3.2 km al NW de Naité, 16°46'52" N, 91°3'45" O, 220 m, 22 sept. 2002, *G. Aguilar et al.* 2981 (MEXU); A 5 km de San Javier, al S del cruceo, 16°46'49" N, 91°6'15" O, 387 m, 14 sept. 2002, *G. Aguilar et al.* 2790 (MEXU); En ejido Loma Bonita, 150 m, 14 sept. 1992, *E. Martínez S. et al.* 25419 (MEXU); A 1 2 km a 1 SE de cruceo San Javier, camino a Frontera Echeverria, 250 m, 22 may. 1984, *E. Martínez S.* 6435 (MEXU); A 1.2 km al S del cruceo San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3152 (MEXU); Nuevo Jerusalén, 17°1'38" N, 91°14'47" O, 324 m, 13 oct. 2002, *G. Aguilar et al.*

3377 (MEXU); A 3.6 km al S de San Javier, 16°46'2" N, 91°6'26" O, 309 m, 16 jun. 2003, *D. Álvarez* 5338 (MEXU); A 2 km al NE de la entrada al ejido Ojo de Agua, 16°53'4" N, 91°10'16" O, 420 m, 14 feb. 2003, *D. Álvarez et al.* 3849 (MEXU); A 8.6 km al SE de Bonampak, 16°39'39" N, 91°0'25" O, 316 m, 28 nov. 2002, *J. Calónico et al.* 25127 (MEXU); cruce de Bonampak a 0.8 km de la carretera rumbo al SE, 16°47'57" N, 91°5'47" O, 464 m, 25 nov. 2002, *G. Aguilar* 4383 (MEXU); A 4 km al S de San Javier, 16°46'2" N, 91°6'24" O, 350 m, 26 ene. 2003, *G. Aguilar et al.* 5209 (MEXU); A 2.6 km al N del cruce San Javier, 19°49'22" N, 91°6'19" O, 617 m, 25 nov. 2002, *D. Álvarez et al.* 2703 (MEXU); A 1.40 km al SW de la zona Arqueológica de Bonampak, 16°41'45" N, 91°4'23" O, 318 m, 18 nov. 2003, *D. Álvarez et al.* 7136 (MEXU); cruce Corozal, Camino Palenque Boca Lacantum, 180 m, 3 nov. 1985, *E. Martínez S.* 15426 (MEXU); A 2 km al N del cruce San Javier, 16°46'48" N, 91°6'14" O, 384 m, 15 dic. 2002, *G. Aguilar et al.* 4685 (MEXU); A 3.89 km al E del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'44" N, 91°16'2" O, 207 m, 25 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 9148 (MEXU); A 6.4 km al SSE de Nuevo Guerrero, 16°55'55" N, 91°15'36" O, 380 m, 9 ago. 2002, *E. Martínez S. et al.* 35607 (MEXU); A 5 km al e de cruce Corozal, Camino a Frontera Corozal, 200 m, 16 ago. 1984, *E. Martínez S.* 7258 (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico et al.* 23233bis (MEXU); A 0.4 km al N de Lacanjá Chansayab, 16°45'53" N, 91°7'46" O, 334 m, 19 oct. 2002, *J. Calónico* 24696 (MEXU); Al N de la entrada a Bonampak, 16°46'30" N, 91°6'9" O, 404 m, 19 jun. 2003, *J. Calónico et al.* 25153 (MEXU); A 2.3 km al N del cruce San Javier, 16°49'7" N, 91°6'42" O, 392 m, 22 jun. 2003, *J. Calónico et al.* 25231 (MEXU); A 4.8 km al S del cruce San Javier, 16°45'36" N, 91°6'18" O, 388 m, 23 jun. 2003, *J. Calónico et al.* 25255 (MEXU); San Javier, camino al Encaño al NE de la carretera fronteriza del S, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 20 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 4005 (MEXU); A 1,2 km al NE del cruce San Javier, 16°48'26" N, 91°6'55" O, 211 m, 22 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 4025 (MEXU); A 2.5 km al S del cruce San Javier, 16°46'47" N, 91°6'0" O, 392 m, 27 nov. 2002, *G. Aguilar et al.* 4440 (MEXU); En las orillas del lado E de la colonia Benito Juárez Miramar, 16°21'0" N, 91°13'0" O, 340 m, 26 ago. 1993, *J. A. Reyes G. et al.* 2320 (MEXU); 3 km al SE de la colonia Benito Juárez Miramar. En las orillas de un río, 16°19'0" N, 91°11'0" O, 320 m, 22 ago. 1993, *J. A. Reyes G. et al.* 2156 (MEXU); A 6 km al NE del cruce de San Javier hacia Palestina, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 420 m, 11 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3333 (MEXU);

Puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3734 (MEXU); poblado Chansayab, 16°45'16" N, 91°7'55" O, 362 m, 19 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3834 (MEXU); poblado Chansayab, 16°45'16" N, 91°7'55" O, 362 m, 19 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3843 (MEXU); poblado Chansayab, 16°45'16" N, 91°7'55" O, 362 m, 19 oct. 2002, *G. Aguilar et al.* 3873 (MEXU); Al E del cruce de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar et al.* 2307 (MEXU); A 1 km al N de Nuevo México, 17°1'4" N, 91°19'0" O, 176 m, 9 jul. 2002, *G. Aguilar et al.* 1782 (MEXU); 10 km al E de cruce de Corozal camino a Frontera Corozal, 19 ago. 1984, *E. Martínez S.* 7479 (MEXU); A 4 km al S de Frontera Corozal, sobre el río Usumacinta, 120 m, 29 may. 1985, *E. Martínez E. et al.* 12305 (MEXU);

Piper sancti-felicis Trel. en *Contr. U. S. Natl. Herb.* 26(2): 35, 1927. TIPO: Panamá, Chiriquí, San Felix, *Pittier 5124* (Holotipo: US foto!)

Arbustos moderada a profusamente ramificados, 1.5–2.5 m de alto, entrenudos de ramillas (2.5–) 4–6 (–10) cm de largo, densamente hirsútulos (Fig. 68 A), beige a café al secar, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 67 A) (12–) 14–18 (–20) mm de largo, pubescentes sobre todo hacia la parte dorsal, margen ciliado, usualmente café oscuros al secar, nervaduras longitudinales conspicuas. **Hojas** dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolo** (5–) 9–12 (–20) mm de largo, vaginados, hispídulos; **márgenes peciolares** (Fig. 67 B) (3–) 5–10 (–16) mm de largo, extendiéndose 3 mm, glabros o hispídulos hacia la base, margen ciliado, café-negruzcos al secar; **lámina** (6–) 15–19 (–22) cm de largo, (5–) 7.2–9.4 (–11) cm de ancho, hojas de los monopodios lanceoladas, hojas de los simpodios ampliamente elíptica a ovada-rómbica, base oblicua en todas las hojas, redonda a obtusa, ápice acuminado, pinnatinerves, (4–) 5–6 (–8) pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen glabro a esparcidamente ciliado, **haz** (Fig. 68 B) indumentado con tricomas hispido-adpresos, cortos, glabrescente con la base de los tricomas remanente a manera de escama, áspero, opaco, verde oliváceo a café al secar, **envés** (Fig. 68 C) pubescente-hirsútulo sobre todo en las nervaduras, color más pálido que el haz, cartáceas, a veces diminutamente amarillo a anaranjado o café a negruzco-punteadas, sobretodo en el envés, punteadas también en prófilos. **Espigas** (3–) 6.5–8.2 (–9.4) cm de largo, solitarias opuestas a las hojas, erectas en todos sus estadios, **pedúnculos** (5–) 6–11 (–14) mm de largo,

hipídulos, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 67 C) triangulares 0.2–0.5 mm de ancho; margen ciliado, tricomas amarillentos, **estambres** 4, anteras 0.1–0.2 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 67 D y 68 D) obovoides, transversalmente oblongos a cuadrados, 0.5–1 mm de ancho, esparcidamente indumentados, glabrescentes, comúnmente con una depresión central, anaranjado-pelúcido-punteados en los costados.

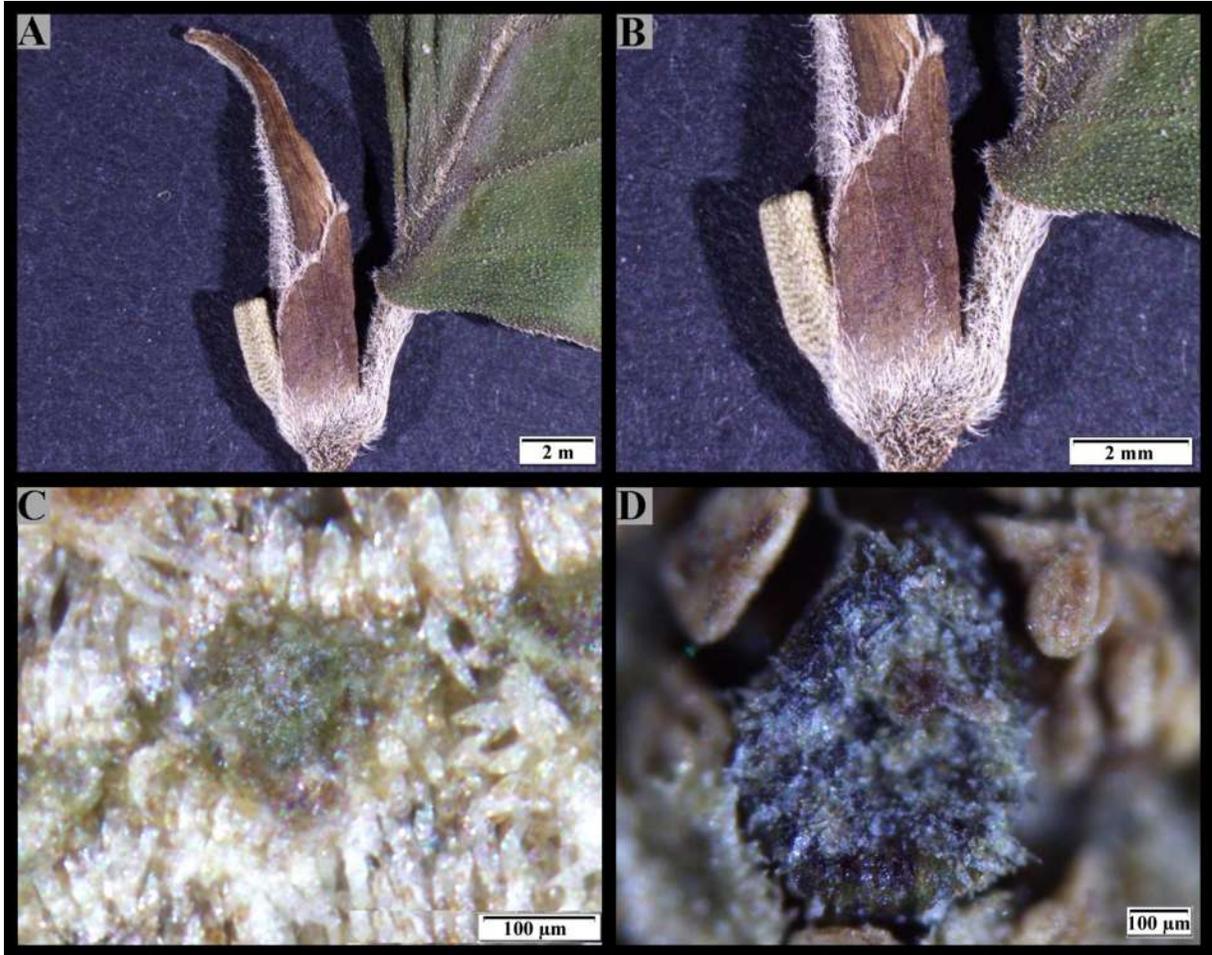


Fig. 67. Caracteres diagnósticos en *Piper sancti-felicis*, prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva baja caducifolia.

Distribución: México (Chiapas, Tabasco y Veracruz), Belice, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Prófilos con glándulas. Tricomas con ápices agudos. Fruto con glándulas prominentes. Ceras presentes en brácteas y tricomas, vesículas en hojas.

M. óptica: Pubescencia abundante en las nervaduras del envés (jpg. 1560). Prófilo y márgenes peciolares con abundantes glándulas amarillas (jpg. 1567-70).

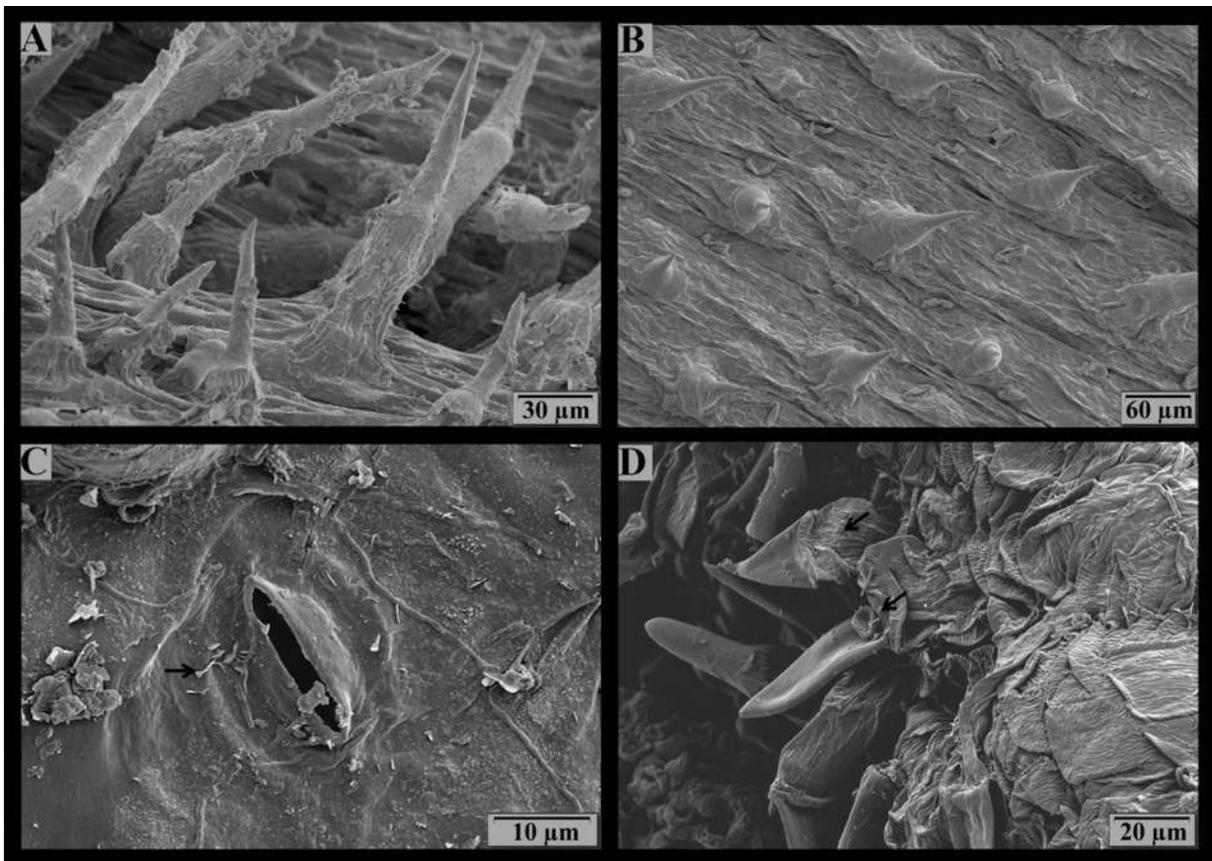


Fig. 68. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper sancifelicis* Trel., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de Benemérito de las Américas, Nvo. Veracruz a 33 km al W del Vértice del río Chixoy, camino a Chajul; en zona Marqués de Comillas, 130 m, 10 ene. 1986, E. Martínez S. 16045 (MEXU); municipio de Las

Margaritas, Low ridges at the confluence of the río Ixcán with the río Lacantum (río Jataté) on the Guatemala border, 300m, 14 mar. 1973, *D.E. Breedlove & E. McClintock 34095* (MEXU); municipio de **Ocosingo**, 7 km al SE del crucero San Javier, 16.81304° N, 91.07275° O, 280 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 614* (IEB); A 3 km al NE de San Javier, 16°48'21" N, 91°7'16" O, 366 m, 20 dic. 2002, *G. Aguilar et al. 4820bis* (MEXU); A 3 km al N del crucero San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 2 sept. 2002, *G. Aguilar et al. 2450* (MEXU); A 1.2 km al S del crucero San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3245* (MEXU); A 0.3 km al SE de San Javier, 16°47'50" N, 91°6'7" O, 422 m, 7 feb. 2003, *G. Aguilar 5432* (MEXU); Al E del crucero de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2334* (MEXU); A 1.98 km al NE del crucero San Javier, 16°84'14" N, 91°5'18" O, 396 m, 12 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8890* (MEXU); A 4 km al E de Nuevo Guerrero 16°58'56" N, 91°14'47" O, 299 m, 5 may. 2002, *J. Calónico et al. 23130* (MEXU); A 5 km al NE del crucero San Javier, rumbo a San Jacinto. 16°48'50" N, 91°3'39" O, 190 m, 24 nov. 2002, *J. Calónico et al. 24971* (MEXU); A 8.6 km al SE de Bonampak 16°39'39" N, 91°0'25" O, 316 m, 28 nov. 2002, *J. Calónico et al. 25120* (MEXU); A 2.16 km al E de Lacanjá Chansayab, 16°47'57" N, 91°6'37" O, 313 m, 11 nov. 2003, *D. Álvarez et al. 6814* (MEXU); En crucero de Lancanjá-Tzeltal, camino de Nuevo Guerrero a Santo Domingo, 16°56'5" N, 91°14'55" O, 340 m, 31 ene. 2002, *E. Martínez S. et al. 35115* (MEXU); puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3714* (MEXU); A 2.7 km al W del crucero San Javier 16°48'22" N, 91°7'18" O, 378 m, 18 dic. 2002, *G. Aguilar et al. 4755* (MEXU); A 3.8 km al SE de El Paraíso 16°55'48" N, 91°16'16" O, 385 m, 14 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez 3509* (MEXU, IEB); 1.28 km al NE de San Javier, 16°48'23" N, -91°5'47" O, 568 m, 28 mar. 2003, *G. Aguilar et al. 6111* (MEXU, IEB); zona arqueológica de Yaxchilán. 16°53'53.6"N, 90°57'52.5"O, 130 m, 2 feb. 1999, *M. A. Romero R. 3509* (MEXU); Paraje Betel, a 3.5 km de San Javier, rumbo a Lacanjá-Chansayab, 400 m, 14 mar. 1991, *M. González-Espinosa et al. 1337* (MEXU); municipio de Palenque, 6-12 km south of Palenque on the road to Ocosingo, 300 m, 12 oct. 1972, *D.E. Breedlove 28835* (MEXU);

Piper schiedeana Steudel en *Nomencl. Bot.* (ed. 2) 2: 343, 1841. TIPO: México, cerca de Misantla, *Schiede 1102* (Holotipo: BM foto!).

Arbustos profusamente ramificados, 1.5–2.5 m de alto, entrenudos de ramillas (3–) 5–7 (–12) cm de largo, glabros (Fig.70 A), verde pálido-grisáceo al secar, granuloso, grisáceo con la edad. **Prófilos** (Fig.69 A) (16–) 20–25 (–30) mm de largo, glabros. **Hojas** dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (2–) 3–6 (–12) cm de largo, vaginados hasta 1/3 de su longitud, glabros; **márgenes peciolares** (Fig.69 A) reducidos, glabros, no membranáceos ni translúcidos, verde oliváceo (Fig. 39 B); **lámina** (13–) 15–18 (–29) cm de largo, (6.2–) 8–12 (–21) cm de ancho, oliváceo al secar, hojas de los monopodios ampliamente ovadas a elíptico-ovadas, base cordada a subcordada, hojas de los simpodios angostamente elípticas u ovado-elípticas a lanceoladas, a veces oblongo-ovadas, base subcordada a cordada, base equilátera a ligeramente oblicua en todas las hojas, ápice acuminado, nervación combinada pinnada-palmada, con (1–) 2–3 (–4) pares de nervaduras secundarias emergiendo de la base, 2–4 pares emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales, a veces exclusivamente pinnada en hojas de los simpodios; margen y ambas superficies glabras, **haz** (Fig.70 B) liso, opaco a poco lustroso, verde oliváceo a grisáceo al secar, **envés** (Fig.70 C) del mismo color que el haz, cartáceas a subcoriáceas. **Espigas** (10–) 12–18 (–22) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, a veces ligeramente curvadas, **pedúnculos** (6–) 10–16 (–20) mm de largo, glabros, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 69 C) 0.4–0.7 mm de ancho, triangulares, margen glabro a esparcidamente ciliado, tricomas blanco amarillentos, **estambres** 4, anteras 0.2–0.4 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 69 D y 70 D) obovoides, transversalmente trígonos a trígono-redondos, 0.8–1 mm de ancho, glabros, a veces granulares.



Fig. 69. Caracteres diagnósticos en *Piper schiedeana* Steud., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de abril a junio y octubre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a febrero.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia

Distribución: México (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, San Luis Potosí, Tabasco y Veracruz), Belice, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Tricomas diminutos en las nervaduras del envés. Tallos con ceras frecuentes, en forma de placas horizontales y grumos. Prófilos con ceras abundantes, en formas fimbriadas.

M. óptica: Envés con pubescencia en la nervadura (jpg. 1590). Bráctea con apéndice prominente (jpg. 1593 y 1597).

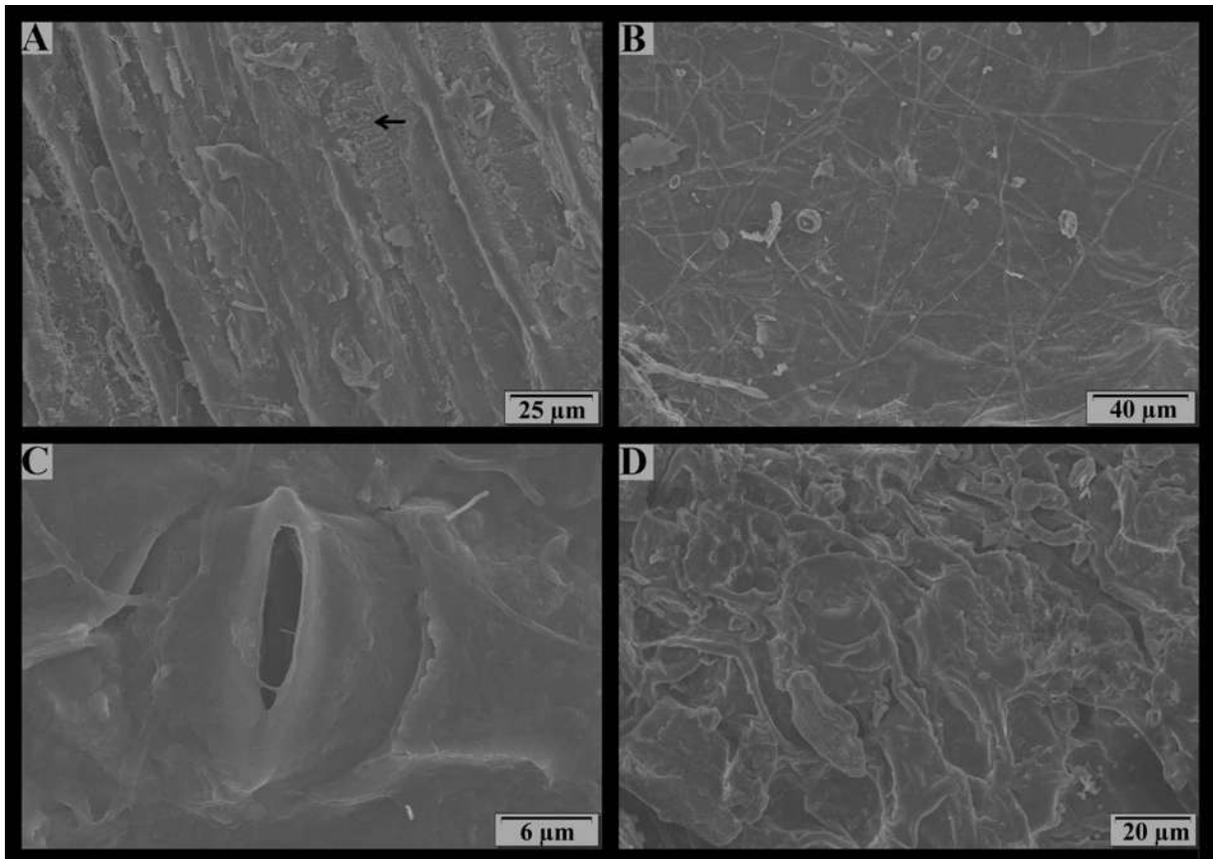


Fig. 70. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper schiedeanaum* Steud., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Maravilla de Tenejapa**, 10 km al O de Maravilla Tenejapa, o 2 km al E de el Cañón del Jabalí, 16.15889° N, 91.36229° O, 316 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 672 (IEB); municipio de **Las Margaritas**, Talud rocoso, entre La Realidad Trinidad y San Quintín, 26 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 684 (IEB); municipio de **Ocosingo**, 1.4 km al NE de Cristóbal Colón, hacia Nuevo Samaria, 17.19420° N, 91.617445° O, 322 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 602 (IEB); 4 km al SE de Lacanjá Tzeltal, rumbo al entronque con la

carretera fronteriza del sur, 16.92951° N, 91.26487° O, 374 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 609* (IEB); 5 km al SE del cruce San Javier, 16.81304° N, 91.07275° O, 280 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 612* (IEB); 14 km al SE del cruce San Javier, o un km antes de la desviación a Frontera Corozal, 16.81741° N, 91.05607° O, 197 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 615* (IEB); ruinas de Yaxchilán, 16.90032° N, 90.96725° O, 167 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 623* (IEB); Laguna Miramar, arroyo cercano a la toma de agua, conocido como Manantial, 16.41389° N, 91.29397° O, 271 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 692* (IEB); 25 km al NO de San Quintín, camino a Ocosingo, 16.53701° N, 91.50176° O, 332 m, 28 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 697* (IEB); A 2.8 km al NO de San Javier, 16°48'48" N, 91°7'4" O, 388 m, 2 mar. 2003, *G. Aguilar et al. 5959* (MEXU); 5 km al S de Frontera Echeverría, sobre la orilla del río Usumascinta, 4 dic. 1984, *E. Martínez S. 8996* (MEXU); A 1.98 km al NE del cruce de San Javier, 16°48'50" N, 91°7'15" O, 342 m, 22 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 9089* (MEXU); 14 km al SE de Nuevo Guerrero, 340 m, 29 ene. 1986, *E. Martínez S. 16848* (MEXU); A 0.7 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, arroyo La Poza, 16°59'17" N, 91°17'27" O, 208 m, 10 nov. 2002, *D. Álvarez & G. Aguilar 2375* (MEXU); 7.68 km al NE de Nuevo Guerrero, 17°4'12" N, 91°12'16" O, 348 m, 8 dic. 2003, *G. Aguilar & G. López A. 8767* (MEXU); A 6.30 km al NE de Nuevo Guerrero, 17°2'4" N, 91°15'17" O, 309 m, 25 nov. 2003, *G. Aguilar & G. López A. 8600* (MEXU); A 6.30 km al NE de Nuevo Guerrero, 17°2'9" N, 91°15'24" O, 282 m, 23 nov. 2003, *G. Aguilar & G. López A. 8557* (MEXU); A 5.64 km al N de Nuevo Guerrero, 17°2'6" N, 91°16'35" O, 204 m, 27 dic. 2003, *G. Aguilar & G. López A. 9227* (MEXU); Al E del cruce de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2342* (MEXU); A 3.8 km al SE de El Paraíso, 16°55'48" N, 91°16'16" O, 358 m, 14 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez 3483* (MEXU); A 2.5 km al SO de San Javier, 16°48'38" N, 91°7'33" O, 362 m, 27 ene. 2003, *G. Aguilar et al. 5235* (MEXU); 1.5 km al NO de San Javier, 16°48'18" N, 91°7'5" O, 359 m, 15 abr. 2003, *G. Aguilar et al. 6343* (MEXU); A 1 km al O del poblado Nuevo Guerrero, 16°59'24" N, 91°17'38" O, 191 m, 26 feb. 2003, *G. Aguilar & J. Aguilar 5891* (MEXU); Estación Chajul, 150 m, 31 oct. 1992, *E. Martínez S. et al. 25593* (MEXU); Nuevo Guerrero, 300 m, 14 abr. 1986, *E. Martínez S. & A. García M. 18092* (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S. et al. 35723* (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O,

560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S. et al.* 35709 (MEXU); A 1.3 km al S de El Paraíso, 16°57'5" N, 91°15'43" O, 483 m, 16 oct. 2002, *G. Aguilar & D. Álvarez* 3666 (MEXU); A 5.78 km al N de Nuevo Guerrero, 17°2'3" N, 91°17'6" O, 203 m, 26 nov. 2003, *G. Aguilar & G. López A.* 8622 (MEXU); A 0.98 km al E del cruceo San Javier, 16°47'52" N, 91°5'47" O, 446 m, 11 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 8859 (MEXU); rancho La Cabaña, 3.24 km al NE de Nuevo Guerrero, 17°0'19" N, 91°16'32" O, 187 m, 11 ago. 2003, *G. Aguilar* 7653 (MEXU); A 0.68 km al SO del cruceo San Jacinto carretera San Javier - F. Corozal, 16°48'51" N, 91°3'39" O, 228 m, 28 ago. 2003, *G. Aguilar* 7673 (MEXU); 0.57 km al SW del cruceo de Bonampak, 16°46'6" N, 91°6'33" O, 340 m, 15 ago. 2003, *G. Aguilar et al.* 8190 (MEXU); A 3 km de San Javier hacia Bethel, a 1 km de la carretera, 16°47'4" N, 91°6'6" O, 382 m, 16 sept. 2002, *G. Aguilar et al.* 2832 (MEXU); 5 km al S del cruceo San Javier, 16°46'49" N, 91°6'15" O, 387 m, 14 sept. 2002, *G. Aguilar et al.* 2793 (MEXU); Arroyo de Nuevo Guerrero, a 2 km al NO del poblado, 16°59'14" N, 91°17'20" O, 252 m, 4 sept. 2002, *G. Aguilar* 2587 (MEXU); A 5.86 km al E del cruceo San Javier, 16°48'53" N, 91°3'40" O, 216 m, 17 dic. 2003, *G. Aguilar et al.* 9010 (MEXU); Estación Chajul, 150 m, 16 mar. 1993, *E. Martínez S. & C. H. Ramos* 26331 (MEXU); Río Seco Ch' ish Tontik, 900 m, 5 jul. 1982, *A. Méndez T.* 4391 (MEXU); Ojo de Agua de San Javier, 16°50'25" N, 91°8'32" O, 390 m, 14 ago. 2002, *E. Martínez S. et al.* 35764 (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez* 35721 (MEXU); A 4 km al E del cruceo San Javier, 16°48'44" N, 91°3'13" O, 217 m, 24 nov. 2002, *J. Calónico et al.* 25040 (MEXU); A 4.4 km al SO de San Javier, 16°48'49" N, 91°4'4" O, 386 m, 24 nov. 2002, *G. Aguilar et al.* 4722 (MEXU); A 2.46 km del cruceo Lacanjá Tzeltal, camino a Santo Domingo, 16°55'47" N, 91°16'12" O, 370 m, 19 nov. 2003, *D. Álvarez et al.* 7168 (MEXU); A 1.77 km al NW del Paraíso, 16°57'0" N, 91°15'18" O, 364 m, 1 jul. 2003, *G. Aguilar* 7272 (MEXU, IEB); zona arqueológica de Yaxchilán, 16°53'53.6" N, 90°57'52.5" O, 130 m, 8 abr. 1998, *M. A. Romero R.* MARR-3417 (MEXU); Reserva zona urbana a 1.74 km al SE de Frontera Corozal, 16°49'39" N, 90°51'57.4" O, 127 m, 29 jun. 2004, *G. Aguilar et al.* 10850 (MEXU); Reserva Zona urbana a 1.74 km al SE de Frontera Corozal, 16°48'39.7"90°51'57.4"127 m, 29 jun. 2004, *G. Aguilar et al.* 10846 (MEXU); Estación Biológica Chajul, 450 m, 15 jul. 1992, *E. Martínez S. et al.* M-24973 (MEXU); Estación Biológica Chajul 450 m, 15 jul. 1992, *E. Martínez S. et al.* 24973 (MEXU); 4-6 km al E de las ruinas de Bonampak, 450 m, 29 abr. 1988. *M. González-*

Espinosa, et al. 503 (MEXU); zona arqueológica de Yaxchilán, 16°53'53.6" N, 90°57'52.5" O, 130 m, 8 abr. 1998, *M. A. Romero R. 3417* (MEXU); reserva en Zona urbana a 1.74 km al SE de Frontera Corozal 16°48'39.7" 90°51'57.4" 127 m, 29 jun. 2004, *G. Aguilar et al. 10846* (MEXU); 1 km al SO de Lacanjá-Chansayab. 400 m, 11 jun. 1990, *M. González-Espinosa, et al. 1129* (MEXU).

Piper teapense C. DC. en *Prodr.* 16(1): 260, 1869. TIPO: México, Tabasco, Teapa, *Linden 121* (Holotipo: G!)

=*Piper malpasoensis* Tebbs *Bul. Nat. Hist. Mus. London (Bot.)* 23(1): 17, f. 6Aa-b, 1993.

TIPO: México, Chiapas. Ocozucuaula de Espinoza, 550 m, *Breedlove & Thorne 20762* (Holotipo: MO foto!).

Arbustos o sufrútices moderadamente ramificados, 1–1.5 m de alto, entrenudos de ramillas (2.5–) 4–6 (–9) cm de largo, pubescentes, tricomas simples, curvos (Fig. 72 A), verde pálido al secar, glabrescentes, café claro con la edad. **Prófilos** (Fig. 71 A) 8–10 mm de largo, hirsútulos hacia la parte dorsal, amarillo-péluco punteados. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolo**s (1–) 2–4 mm de largo, vaginados, pubescentes; **márgenes peciolares** (Fig. 71 B) reducidos, extendiéndose 0.5 mm, glabros, membranáceos, translúcidos, verde pálido al secar; **lámina** (6) 8–12 (15) cm de largo, (3.5–) 5–5.5 (–6) cm de ancho, elíptico-rómbica a elíptico-ovada, base oblicua, lobulada, uno de los lóbulos amplexicaule, ápice agudo a acuminado; pinnatinerves, (3–) 4–5 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen glabro o escasamente pubérulo, **haz** (Fig. 72 B) glabro, liso, opaco, verde nítido a pálido al secar, **envés** (Fig. 72 C) indumentado, tricomas curvados restringidos a las nervaduras, membranáceas a cartáceas, eglandulares. **Espigas** (3–) 4–5 (6–) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** (5–) 7–10 (–13) mm de largo, pubescentes, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 71 C) 0.3–0.6 mm de ancho, triangulares, margen cortamente ciliado, sobre todo hacia el ápice, tricomas blancos, **estambres** 4, anteras 0.2–0.4 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** obovoides, transversalmente trígonos a trígono-redondos, 0.8–1 mm de ancho, glabros, sin una depresión central (Fig. 71 D y 72 D).

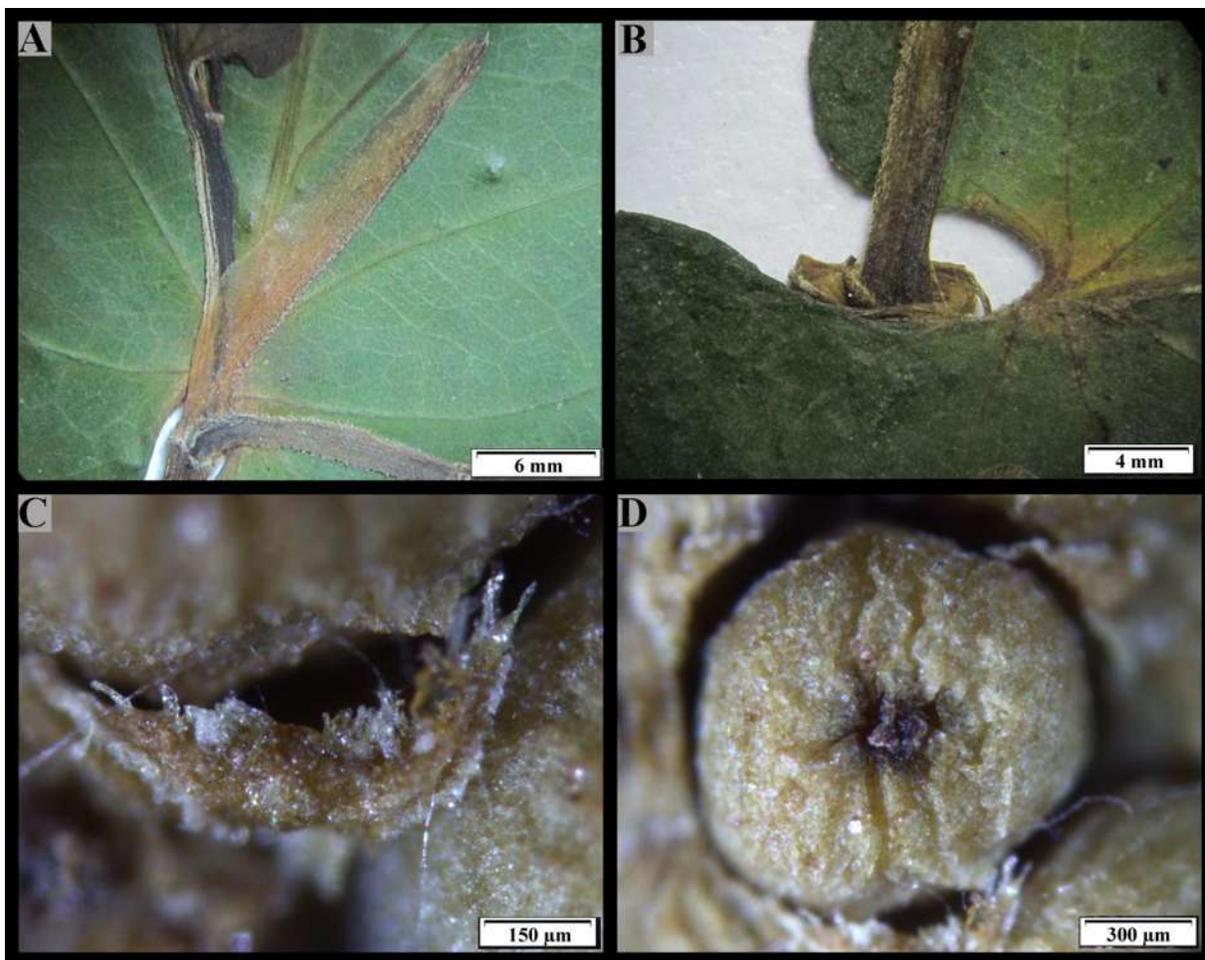


Fig. 71. Caracteres diagnósticos en *Piper teapense* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece en octubre, fructifica en marzo.

Hábitat: Pequeños islotes u orillas del ríos con roca caliza, cañadas muy inclinadas con bajadas de agua.

Distribución: Endémica del Sur de México (Chiapas y Tabasco).

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Tricomos curvos característicos en el tallo. Haz con glándulas aplanadas.

M. óptica: Placas blanquecinas en haz (jpg. 1701). Fruto verde a beige (jpg. 1709-1712).

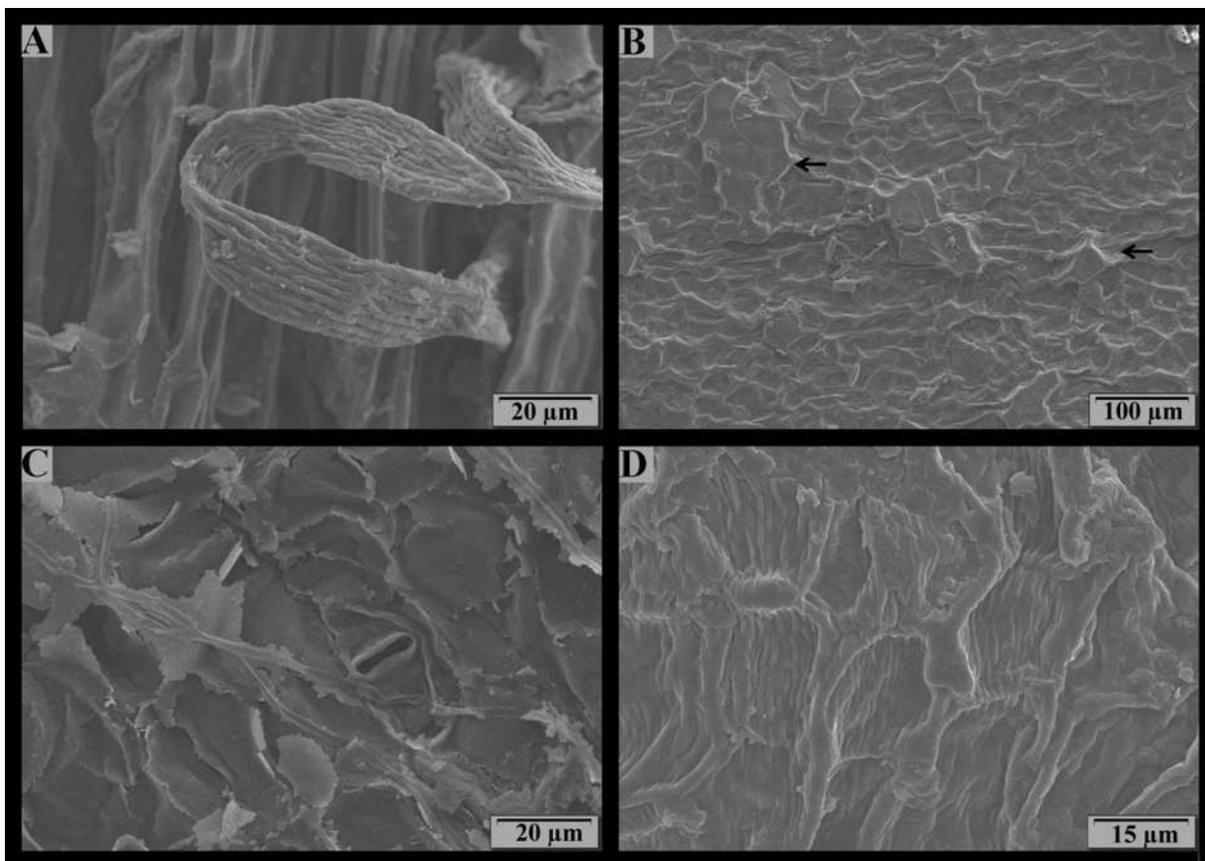


Fig. 72. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper teapense* C. DC. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Palenque**, Cerca del vado, en el poblado El Progreso, 17.28207° N, 91.86684° O, 346 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 600* (IEB); Entre ejidos Agua Blanca y El Progreso, a 40 km al SE de Palenque, camino a Bonampak hasta Chokoljaito y de ahí aprox. 15 km a caballo dirección W, 17°15' N, 91°52' O, 20 ene. 1984, *E. Martínez S. 5899* (MEXU);

Fuera de la zona de estudio: growing along edge of forest & along trails near hotel de las ruinas on road to Palenque ruins, 550 m, 2 mar. 1982 *A. Bornstein, et al. 63* (MEXU);

Piper tuerckheimii C. DC. en *Bot. Gaz.* 19(7): 258, 1894. TIPO: Guatemala, Alta Verapaz, Bosque Pansamala, 3800 pies. *Tuerckheim 1083* (Holotipo: US foto!)

Hierbas perennes no ramificadas, 0.3–1 m de alto, entrenudos de ramillas (2–) 4–5 (–8) cm de largo, beige a café-hirsutos (Fig. 74 A), café cuando secos. **Prófilos** (Fig. 73 A) 12–16

(-27) mm, agudo, pubescentes, especialmente en la parte dorsal, café oscuro al secar. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** 3-4.2 cm de largo, vaginados, pubescentes; **márgenes peciolares** (Fig. 73 B) 1-2 mm, pubescentes, ciliados, no membranáceos ni translúcidos, café oscuros al secar; **lámina** (13-) 17-25 (-28) cm de largo (5-) 6-11 (-13) cm de ancho, ovado lanceoladas a elíptico lanceoladas, a veces lanceolado-oblongas, base ligeramente oblicua, peltada, ápice acuminado; pinnatinerves, 3-6 pares de nervaduras secundarias emergiendo cerca de la inserción del peciolo, 2-3 pares de nervaduras emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen glabro, **haz** (Fig. 74 B) glabro a escasamente hirsuto, tricomas restringidos a las nervaduras, liso, poco lustroso, verde oscuro a café al secar, **envés** (Fig. 74 C) densamente hirsuto, sobre todo en las nervaduras, cartáceas, eglandulares. **Espigas** (4-) 5-6 (-7) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, péndulas cuando jóvenes, tornándose erectas en la antesis y en fruto, pedúnculos 6-8 (-10) mm de largo, pubescentes, porción apical estéril (10-) 20-35 mm de largo, hirsuta. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 73 C) 0.7-0.9 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, **estambres** 4, anteras 0.2-0.3 mm de largo, filamentos usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 73 D y 74 D) obovoides, transversalmente circulares, 1-1.7 mm de ancho, café-pubescentes.



Fig. 73. Caracteres diagnósticos en *Piper tuerckheimii*, prófilo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece en mayo.

Hábitat: selva alta perennifolia

Distribución: México (Chiapas), Belice, Guatemala y Honduras.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras presentes en el haz, en los tricomas del envés y en el tallo, no presentes en los estomas.

M. óptica: Prófilo con indumento blanco-café hacia la parte dorsal (jpg. 1611 y 1612), y glándulas poco visibles hacia el margen (jpg. 1613). Glándulas blanco-pelúcidas pentagonales en el haz foliar (jpg. 1615).

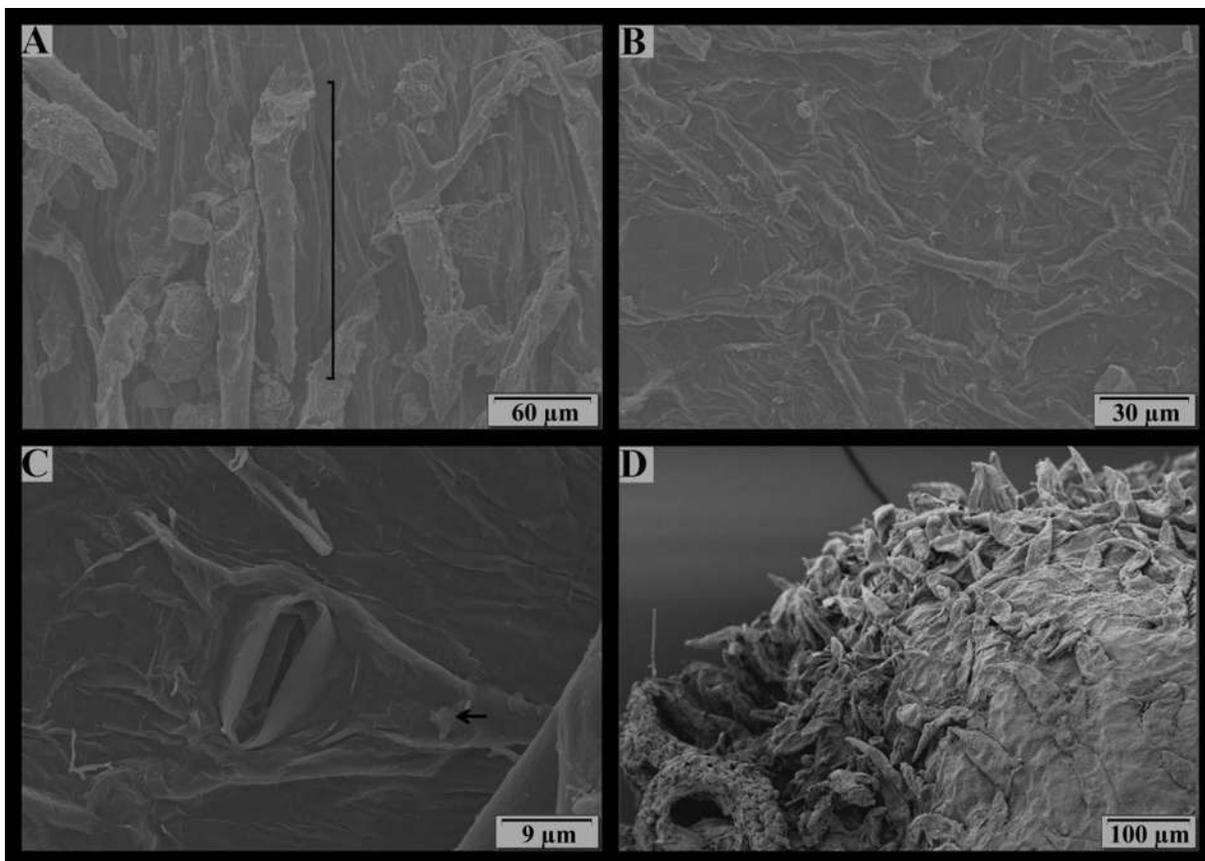


Fig. 74. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper tuerckheimii* mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, 6 km al NO de Nuevo Veracruz, río entre huertas de hule., 16.11072° N, 90.69253° O, 182 m, 23 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 655* (IEB); municipio de **Maravilla de Tenejapa**, 5.5 km al O de la desviación a Ixcán, rumbo a Maravilla Tenejapa, 16.09104° N, 91.14349° O, 232 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 668* (IEB); municipio de **Las Margaritas**, 9 km al E de Guadalupe Tepeyac, o 5.6 km al O de La Realidad Trinidad, 16.33788° N, 91.49426° O, 656 m, 26 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 680* (IEB); municipio de **Ocosingo**, entrando por vereda 7, a unos 100 m del borde del río Lacantún, 16.10692° N, 90.99397° O, 158 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 661* (IEB); Límite entre la comunidad lacandona y el monumento Bonampak, 16°43'32" N, 91°4'38" O, 326 m, 10 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2052* (MEXU); 1.81 km al S de Frontera Corozal 16°47'53.5" N, 90°52'52.7" O, 122 m, 13 may. 2004 *G. Aguilar et al. 9986* (MEXU); 2.89 km al SW del crucero de San Javier, 16°48'24" N, -91°7'16" O, 355 m, 16 ene. 2003, *G. Aguilar et*

al. 9070 (MEXU, IEB); A 8.6 km al SE de Bonampak, 16°39'39" N, 91°0'25" O, 316 m, 28 nov. 2002, *J. Calónico 25133* (MEXU); A 0.2 km al NE del cruceo de San Javier, 16°49'8" N, 91°6'41" O, 12 m, 24 nov. 2002, *D. Álvarez et al. 2680* (MEXU); A 7.5 km al SW de Bonampak, 16°39'51" N, 91°0'59" O, 25 m, 28 nov. 2002, *D. Álvarez et al. 2725* (MEXU); A 1.4 km al SW de la zona Arqueológica de Bonampak, 16°41'45" N, 91°4'23" O, 318 m, 18 nov. 2003, *D. Álvarez et al. 7138* (MEXU); A 0.33 km al SE de Lacanjá Chanzayab, 16°45'59" N, 91°7'44" O, 354 m, 13 nov. 2003, *D. Álvarez et al. 6933* (MEXU); A 12.5 km al NW del cruceo de Bonampak, 16°41'5" N, 91°1'37" O, 281 m, 10 feb. 2003, *G. Aguilar et al. 5449* (MEXU); A 6.37 km al SE de Nuevo Guerrero, camino de Lacanjá-Tzeltal, 16°55'57" N, 91°15'43" O, 456 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3565* (MEXU); A 0.9 km al E del cruceo San Javier, 16°47'59" N, 91°6'18" O, 405 m, 31 ago. 2002, *G. Aguilar et al. 2357* (MEXU); A 0.8 km al E del cruceo San Javier, sierra de la Cojolita, 16°48'26" N, 91°5'55" O, 211 m, 10 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3284* (MEXU); A 1.07 km al SW del cruceo San Javier, 16°47'25" N, 91°4'34" O, 361 m, 9 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8790* (MEXU); A 1.38 km al NE de Lacanjá Chasayab, 16°45'35" N, 91°7'0" O, 330 m, 14 dic. 2003, *G. Aguilar et al. 8961* (MEXU); El Encaño a 3.2 km al NW de Naité, 16°46'52" N, 91°3'45" O, 220 m, 22 sept. 2002, *G. Aguilar et al. 2982* (MEXU); A 2 km al S de Nuevo Francisco León, a 0.3 km de la carretera, 17°18'6" N, 91°18'29" O, 196 m, 6 sept. 2002, *G. Aguilar 2630* (MEXU); A 1.2 km al S del cruceo San Javier, 16°47'21" N, 91°6'30" O, 390 m, 9 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 3155* (MEXU); A 3 km al ESE de Nahá, 16°57'41" N, 91°33'17" O, 1108 m, 22 sept. 2002, *G. Aguilar et al. 3027* (MEXU); 1.2 km al NE del cruceo San Javier, 16°48'26" N, 91°6'55" O, 211 m, 22 oct. 2002, *G. Aguilar et al. 4027* (MEXU); 1.47 km del cruceo de San Javier, 16°48'11" N, -91°7'8" O, 368 m, 27 oct. 2003, *G. Aguilar et al. 8283* (MEXU, IEB).

Piper uhdei C. DC. en DC., *Prodr.* 16(1): 248(–249). 1869. TIPO: México, localidad desconocida, 1862, *Uhde 252* (Holotipo: G-DC!, F foto!).

= *Piper pseudolindenii* C. DC. en *Linnaea* 37: 335-336, 1872. TIPO: Costa Rica, Realgo, *Oersted 888* (Holotipo: C!)

= *P. udimontanum* C. DC. en *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 21: 306, 1920. TIPO: México, Michoacán, Morelia, sin fecha, *Arsène 2508* (Holotipo: G-DC!)

Arbustos profusamente ramificados, 1–3 m de alto, entrenudos de ramillas (0.8–) 3–5 (–10) cm de largo, glabros a pubérulos hacia los nudos, verde olivo a café-negrusco al secar, glabrescentes, grisáceos con la edad (Fig. 62 A). **Prófilos** 3–4 (–5) mm de largo (Figs. 60 B y 61 A), diminutamente glabrescentes. **Hojas** no dimorfas, a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** 1–2 cm de largo, vaginados, glabros o escasamente hirsútulos; **márgenes peciolares** reducidos (Fig. 61 B) extendiéndose 1–1.5 mm, glabros a pubérulos, membranosos; **lámina** (4–) 6–9 (11–) cm largo, (1.6–) 2.5–4 (11–) cm de ancho, elíptica o ovado-lanceolada, base equilátera o ligeramente oblicua, ápice acuminado; palmatinerves, 3 (–5) nervaduras, emergiendo de la inserción del peciolo; margen y ambas superficies glabras, **haz** (Fig. 62 B) liso, lustroso, verde oliváceo a negruzco al secar, **envés** más pálido que el haz, cartáceas, pálido a anaranjado-pelúcido punteadas, punteadas también en prófilos y peciolos. **Espigas** (2.7–) 4–5 (–) cm de largo (Fig. 60 A), solitarias, opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** 10–20 mm de largo, glabros, sin porción apical estéril. **Flores** sésiles, brácteas 0.4–0.7 mm de ancho, triangulares a elípticas, margen esparcidamente ciliado, a veces indumento restringido a un lado (Fig. 61 C), tricomas verde a cafés, **estambres** 4, anteras 0.4 mm de largo, filamentos usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** comprimidos a convexos, transversalmente romboides a elipsoides, 2–3 mm de ancho glabros (Figs. 60 C, 61 D y 62 D).

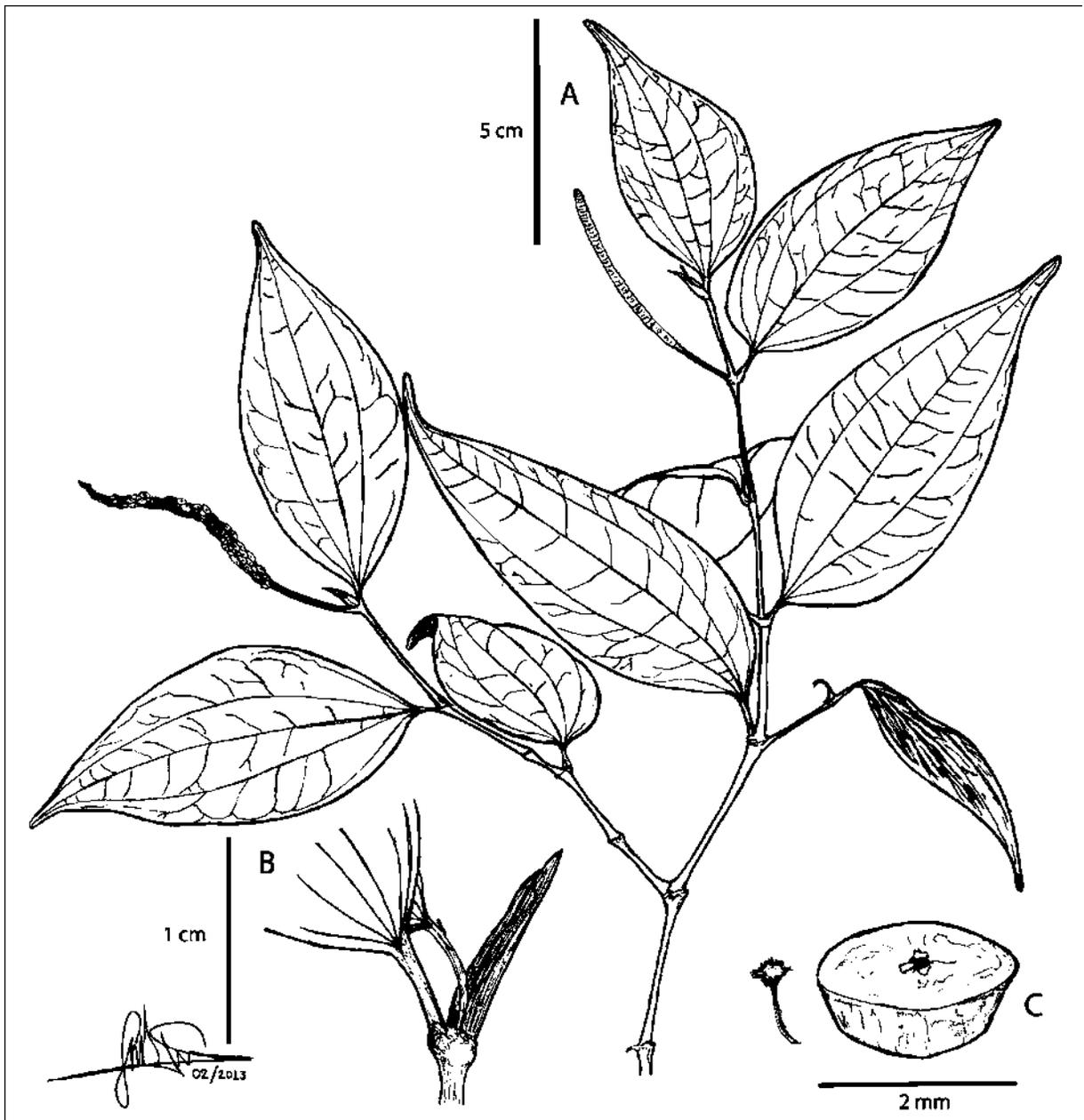


Fig. 75. *Piper udehi* C. DC.: rama en floración (A), prófilo (B), fruto y bráctea (C).



Fig. 76. Caracteres diagnósticos *Piper udehi* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta y mediana subperennifolia.

Distribución: México (Chiapas, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz), Belice, Costa Rica, El Salvador Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Brácteas con indumento restringido a un lado (otras completamente ciliadas), estomas en fruto, indumento en raquis visible.

M. óptica: Apariencia ambarina de brácteas (jpg. 2573), bordes rojizos en frutos jóvenes (jpg. 2583), indumento escaso en márgenes peciolares (jpg. 2569).

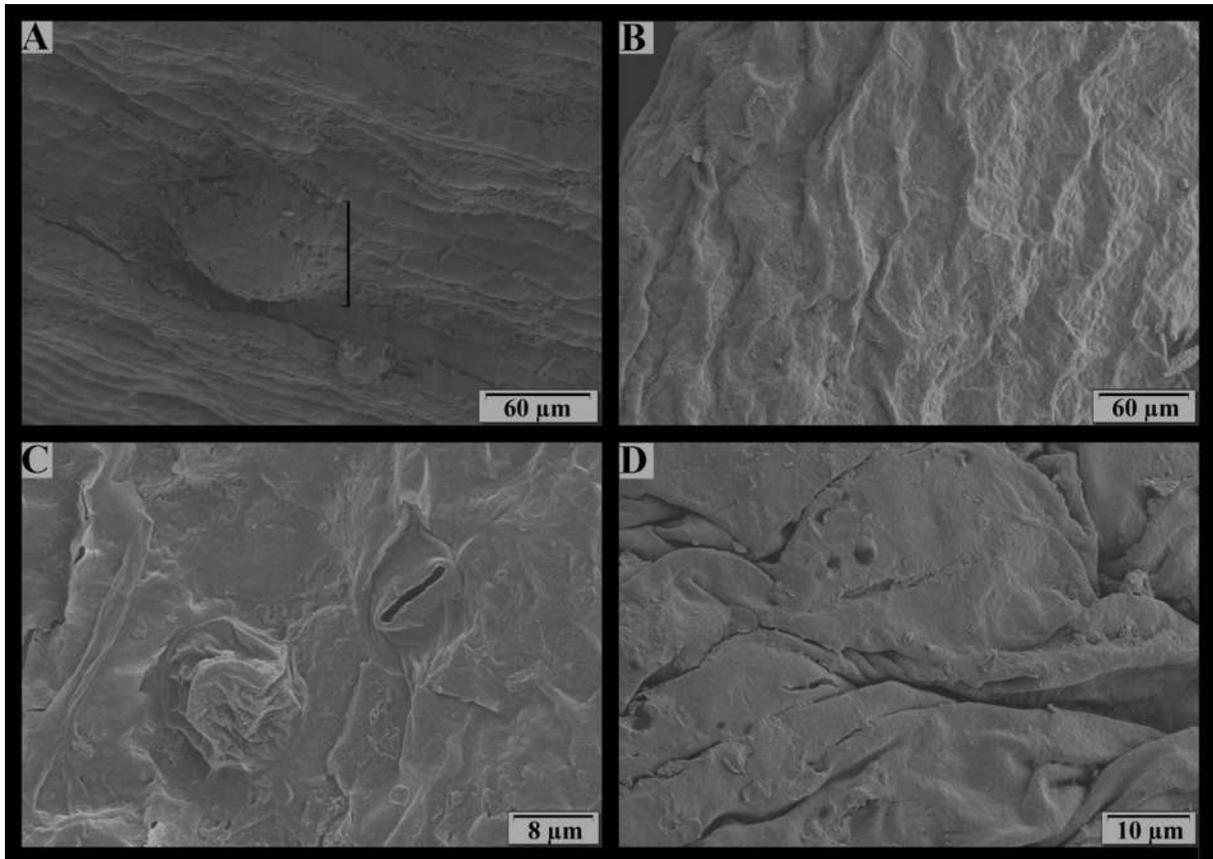


Fig. 77. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper udehi* C. DC., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Ocosingo**, rancho El Edén, 4 km al E del poblado Nuevo Guerrero, 17°0'6" N, -91°16'47" O, 185 m, 27 jul. 2002, *G. Aguilar et al. 2007* (MEXU, IEB); rancho Santa Teresita, a 1 km al W de la carretera fronteriza del S, rumbo al arroyo, 16°59'36" N, -91°18'3" O, 166 m, 16 jul. 2002, *G. Aguilar et al. 1862* (MEXU, IEB); Arroyo del rancho La Cabaña, a 3.3 km al NE de Nuevo Guerrero, 17°0'56" N, -91°16'47" O, 185 m, 7 jul. 2003, *G. Aguilar M. 7310* (MEXU, IEB); 0.8 km al NW de Nuevo Guerrero, 16°59'22" N, -91°17'29" O, 210 m, 18 jun. 2002, *G. Aguilar M. 7081* (MEXU, IEB); 2.46 km del cruceo Lacanja-Tzeltal, camino a Santo Domingo, 16°55'47" N, -91°16'12" O, 370 m, 19 nov. 2003, *D. Álvarez, G. et al. 7172* (MEXU, IEB); 0.7 km al NW del poblado Nuevo Guerrero, arroyo La Poza, 16°59'17" N, -91°17'27" O, 208 m, 10 nov.

2002, D. Álvarez, G. et al. 2377 (MEXU, IEB); ruinas de Yaxchilán, 16.90032° N, 90.96725° O, 167 m, 20 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 620 (IEB); municipio de **Palenque**, 2.8 km al S del ejido 5 de Mayo, camino a Chocoljaito, 17.28657° N, 91.7195° O, 341 m, 18 oct. 2015, M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 591-2 (IEB).

Piper umbellatum L. en *Species Plantarum* 1: 30 (1753). TIPO: El lectotipo es una lámina, Plumier: *Descr. Pl. Amér.*, 55: t. 73!, 1693. República Dominicana, Habitat in Santo Domingo.

= *Piper umbellatum* var. *majus* C. DC. en *Prodr.* 16(1): 333, 1869. TIPO: Venezuela, Biscaina, sin fecha, *Fendler 1147*, *Moritz 283* (Sintipos: G-DC!, BM foto!)

Hierbas perennes o sufrútices sin ramificación distal, eventualmente ramificados en la parte basal, 1–2 m de alto, entrenudos de ramillas (Figs. 78 A y 79 A) (6–) 8–10 (–12) cm de largo, hispídulos (Fig. 80 A), verde amarillento al secar, glabrescentes, a veces lenticelados, beige con la edad. **Prófilos** (Figs. 79 B) (3–) 10–20 cm, glabros. **Hojas** (Fig. 78 y 79A) no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (6.5) 8–20 (–30), abrazadores en la base, acanalados, hispídulos; **márgenes peciolares** (Fig. 80 A y 80 B) alados, extendiéndose hasta 1/2, envainando a los renuevos, glabros, membranáceos, translúcido, verde amarillento al secar; **lámina** 11–30 (–40) cm de largo, 13–37 (–42) cm de ancho, ampliamente ovada, base equilátera, a veces ligeramente oblicua, cordada, ápice agudo; nervación combinada pinnada-palmada, 3–8 pares de nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo, 1 (–2) pares de nervaduras emergiendo de la nervadura central en el 1/3 basal; margen glabro, **haz** (Fig. 81 B) glabro, ampoloso, poco lustroso, verde a amarillento al secar, **envés** (Fig. 81 C) pubérulo, tricomas restringidos a las nervaduras, color más pálido que el haz, membranáceas, amarillo a rojo-pelúcido punteadas, punteadas también en tallos, prófilos y peciolos. **Espigas** 5–8 (–13) cm de largo, en grupos de 2–10 (–24), en umbelas, erectas en todos los estadios, **pedúnculos** (8–) 13–19 (24–) mm de largo, pubérulos, radios 3–5 mm de largo. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 79 C y 80 C) 0.3–0.6 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas blancos, **estambres** 2, anteras 0.4 mm de largo, filamentos ligeramente menores, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Figs. 79 C, 80 D y 81 C) obovoides, transversalmente trígonos, 0.5–1 mm de ancho, glabros, usualmente con una depresión central.

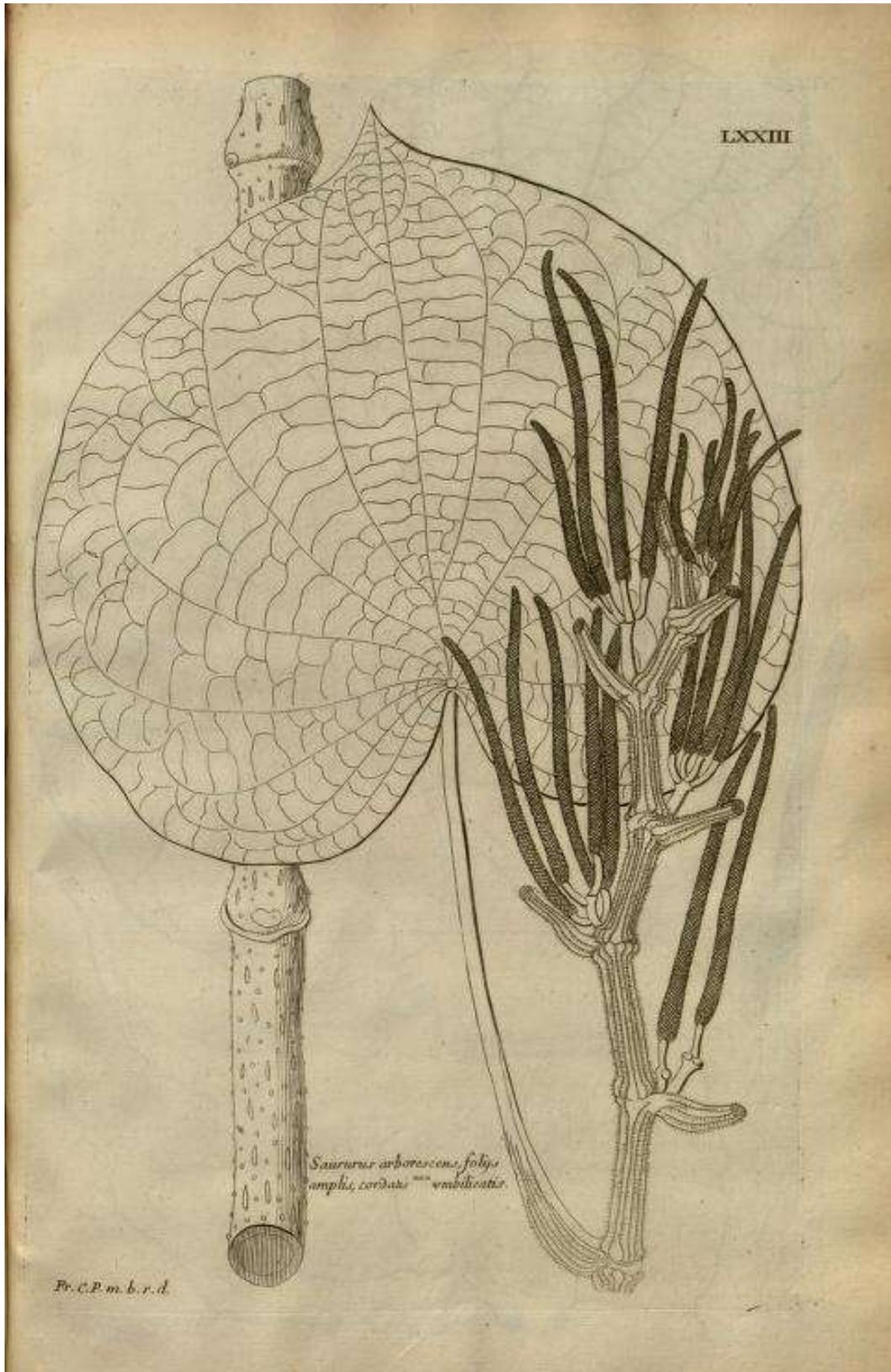


Fig. 78. Ilustración tipo de *Piper umbellatum* L. en Plumier *Descr. Pl. Amér.*, t. 73!, 1693.

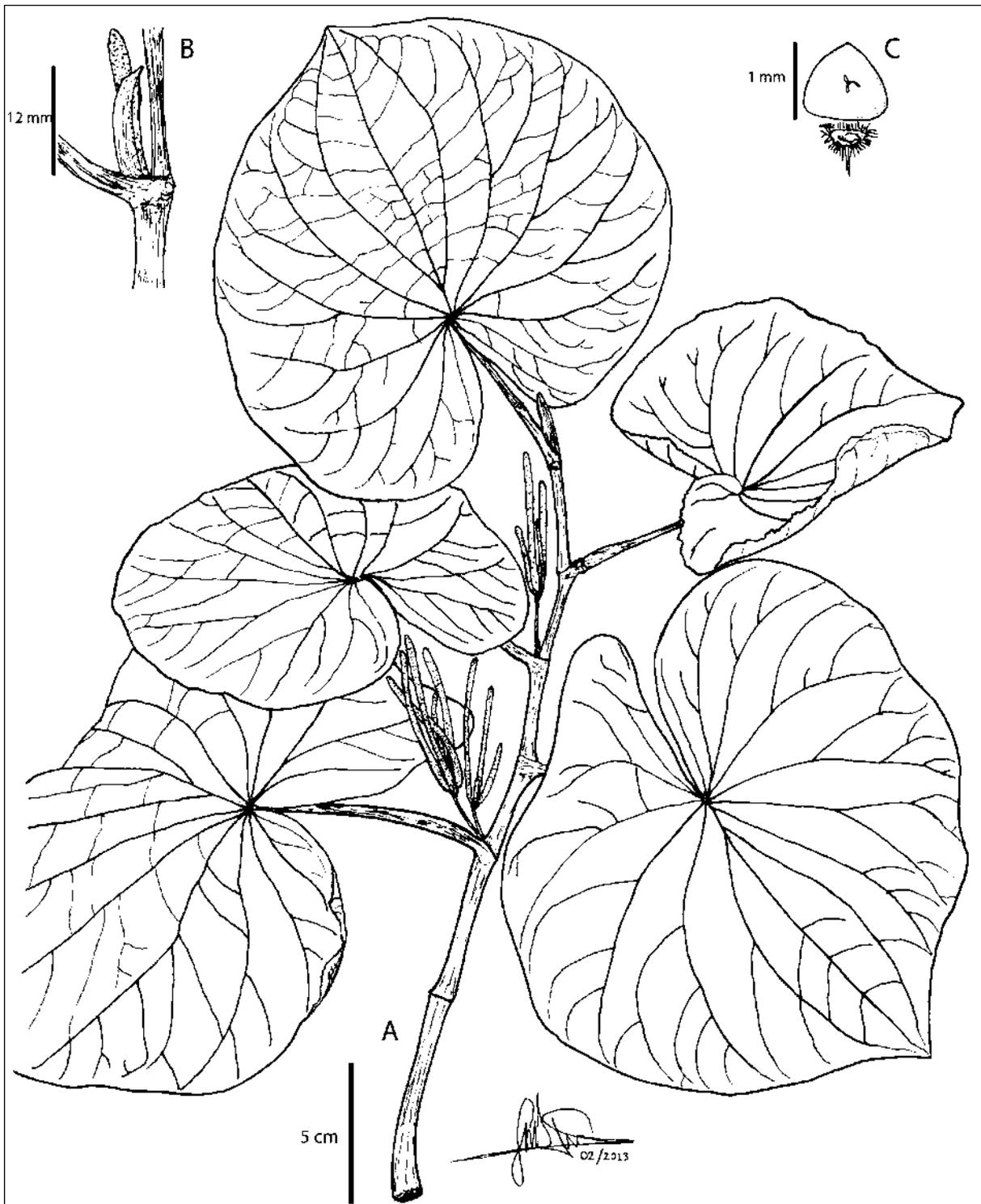


Fig. 79. *Piper umbellatum* L.: rama en floración (A), prófalo (B), fruto y bráctea (C).

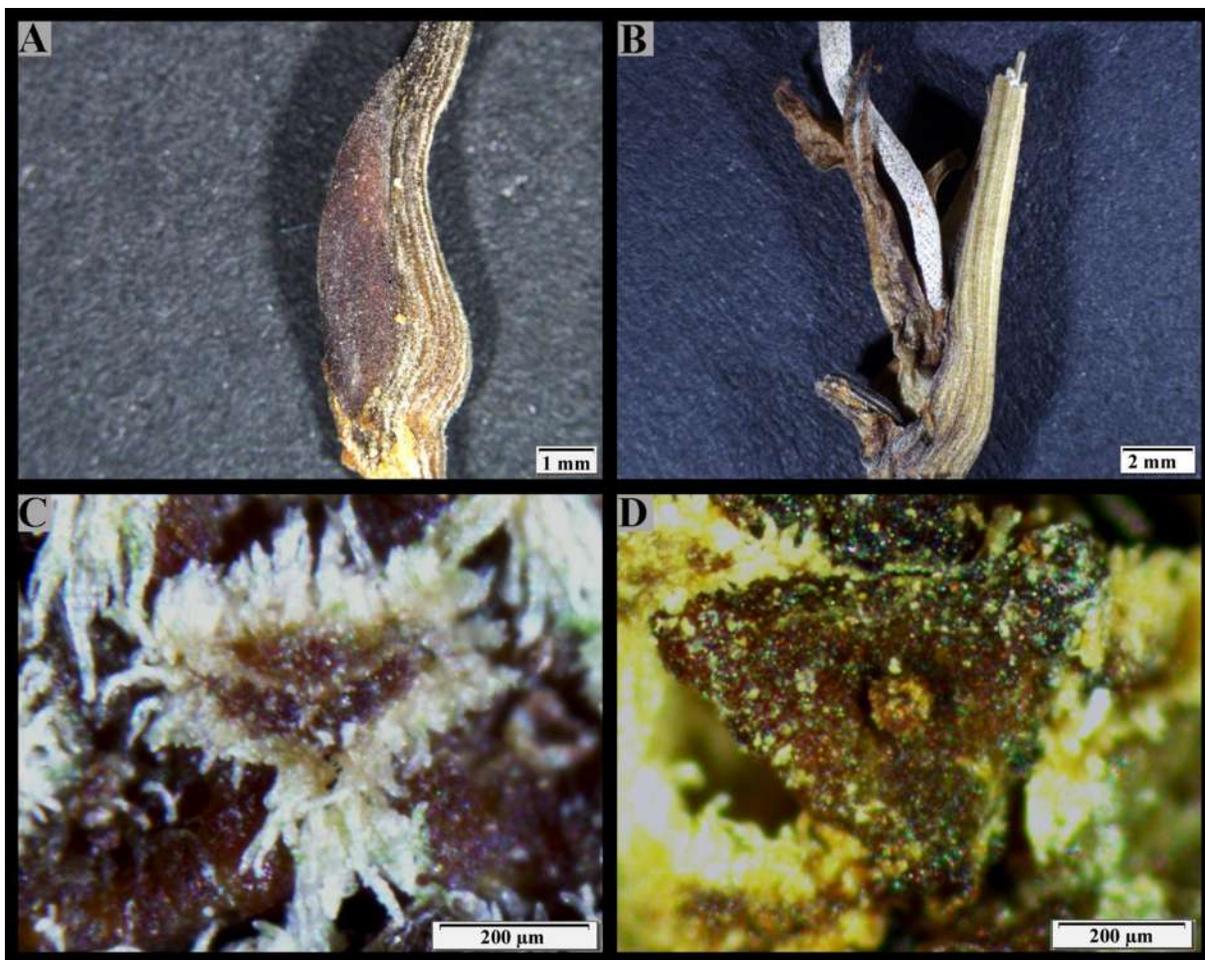


Fig. 80. Caracteres diagnósticos en *Piper umbellatum* L., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas, Guerrero, Estado de México, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Tabasco y Veracruz), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guayana Francesa, Honduras, Haití y República Dominicana (La Española), Nicaragua, Panamá, Perú, Trinidad y Tobago y Venezuela; Angola, Bioko, China, Filipinas, Guinea-Bissau, India, Kenya, Madagascar, Malawi, Mozambique, Santo Tomé y Príncipe, Saychelles, Sri Lanka, Sudán, Tanzania, Tailandia, Uganda, Vietnam y Zaire (hoy Congo).

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Tallo y peciolo con indumento diminuto y glándulas abundantes. Envés con indumento en las nervaduras.

M. óptica: Peciolo envainando renuevo (jpg. 2178 y 2179). Glándulas amarillo a rojizas en hojas (jpg. 1811, 1813, y 1814).

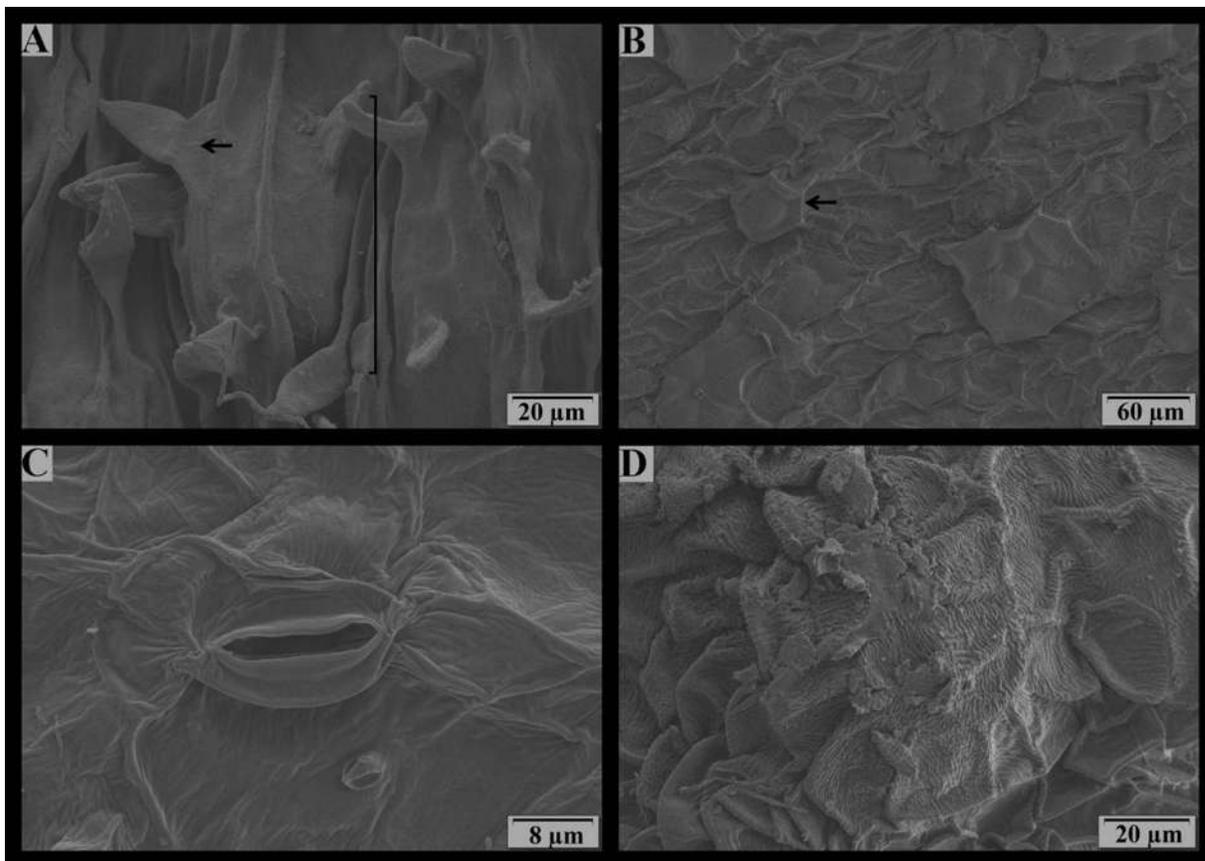


Fig. 81. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper umbellatum* L. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

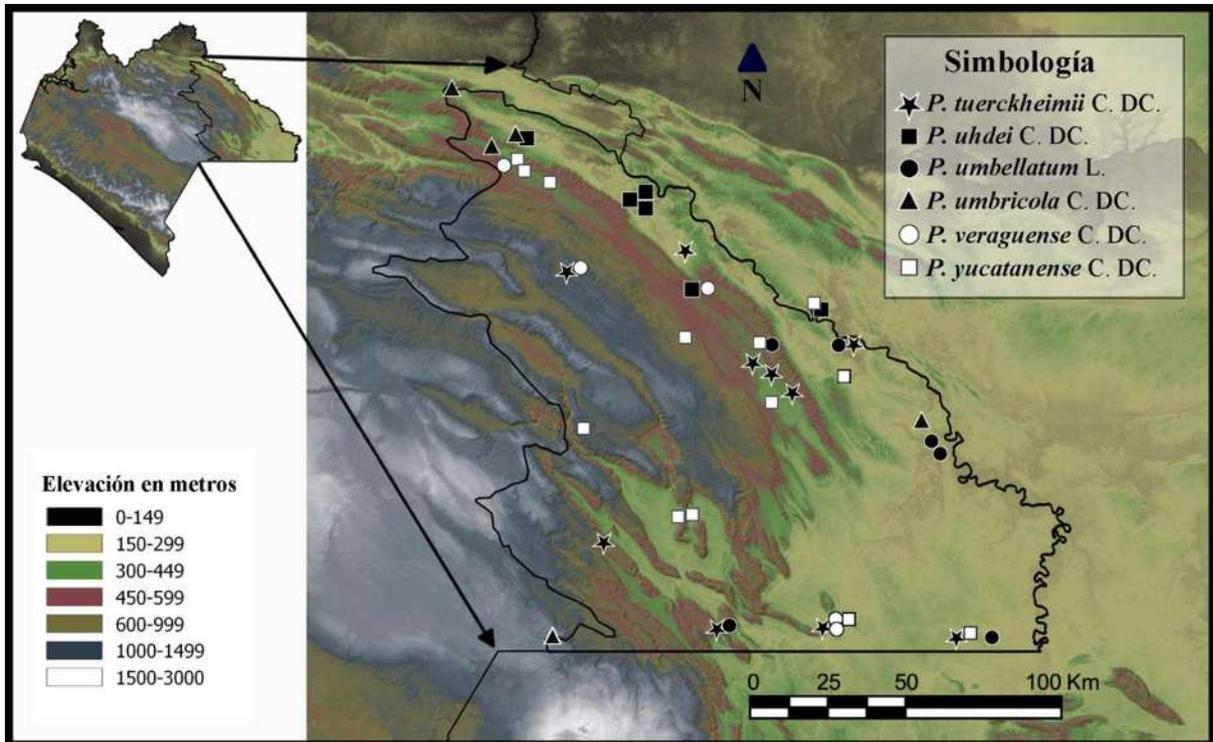


Fig. 82. Mapa mostrando la distribución de seis especies de *Piper* en La Selva Lacandona: *Piper tuerckheimii* C. DC., *P. uhdei* C. DC., *P. umbellatum* L., C. DC., *P. veraguense* C. DC., y *P. yucatanense* C. DC.

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Benemérito de las Américas**, Pasando el río Usumacinta, 5.5 km al SE del puente que cruza el río Usumacinta, o 2.2 km al N de Benemérito de las Américas, 16.54075° N, 90.66899° O, 150 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 638* (IEB); Brecha al ejido Arroyo Delicias, cerca de arroyo a la izq. del camino, 16.09196° N, 90.53837° O, 170 m, 22 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 644* (IEB); municipio de **Maravilla de Tenejapa**, 5.5 km al O de la desviación a Ixcán, rumbo a Maravilla de Tenejapa, 16.09104° N, 91.14349° O, 232 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 671* (IEB); municipio de **Ocosingo**, 4.3 km al SO de Frontera Corozal, se toma una brecha que va a la derecha de la carretera, hacia una laguna, 16.79908° N, 90.93244° O, 107 m, 21 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 629* (IEB); 4 km al S del Ejido Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao, 120 m, 18 febr. 1985, *E. M. Martínez S. 10648* (MEXU); Al E del cruce de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar 2325* (MEXU); A 0.9 km al E del cruce de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'18" O, 405 m, 31 ago. 2002, *G. Aguilar 2360* (IEB, MEXU); A 2 km E de San Javier, 16°48'7" N, 91°6'18" O, 420 m, 22 ene. 2003, *G. Aguilar 5131* (IEB, MEXU).

Piper umbricola C. DC. in *Bull. Soc. r. Bot. Belg.* 30(1): 215 (1891). Type: Costa Rica, Rodeo de Pacaca, Pittier 3238 (Holotipo: G!).

Arbustos o sufrútices profusamente ramificados, 1–3 m de alto, entrenudos de ramillas (2–) 3–4 (–7) cm de largo, glabros (Fig. 84 A), verde pálido a amarillento, a veces con manchas poco evidentes al secar a veces lenticelados con la edad. **Prófilos** (Fig. 83 A) (7–) 10–13 (–15) mm de largo escasamente hirsútulos a lo largo de la parte dorsal, escasamente ciliados en el margen, café claro al secar. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (3–) 4–5 (–7) mm de largo, glabros, vaginados; **márgenes peciolares** (Fig. 83 B) 3–5 mm de largo, extendiéndose 1–3 mm, glabros, ciliados en el margen, membranáceos, translúcidos, café claro al secar; **lámina** (5–) 6.5–9 (–11) cm de largo, (3–) 4–6 (–7) cm de ancho; elíptica a ovado-elíptica, a veces elíptico-rómbica, base oblicua, obtusa, ápice acuminado; pinnatinerves, 3–5 pares de nervaduras secundarias emergiendo de la nervadura central en los 2/3 basales; margen glabro, **haz** (Fig. 84 B) liso, lustroso, verde oliváceo al secar, **envés** (Fig. 84 C) color más pálido que el haz; cartaceas-membranáceas. **Espigas** (4–) 5–7 (–9) cm de largo, solitarias opuestas a las hojas, erectas en todos los estadios, pedúnculos (3–) 5–7 (–8) mm de largo, glabros, porción apical estéril 1–3 mm de largo, glabra. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 83 C) 0.5–0.7 mm de ancho, triangulares, margen densamente ciliado, tricomas blancos, **estambres** 4, anteras 0.2–0.3 mm de largo, filamento 0.3 mm de largo, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 84 D y 85 D) obovoides, transversalmente oblongos a redondos, 0.9–1.2 mm de ancho, glabros, comúnmente con una depresión central, verde a amarillo-pelúcido-punteados en los costados.



Fig. 83. Caracteres diagnósticos en *Piper umbricola* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas, Oaxaca y Veracruz), Costa Rica, Honduras, y Nicaragua.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Haz foliar con tricomas reducidos, amplios en la base. Vesículas abundantes en el envés.

M. óptica: Prófilo con abundantes glándulas rojizas (jpg. 1974). Frutos con glándulas rojizas en los costados al madurar (jpg. 1191 y 1192).

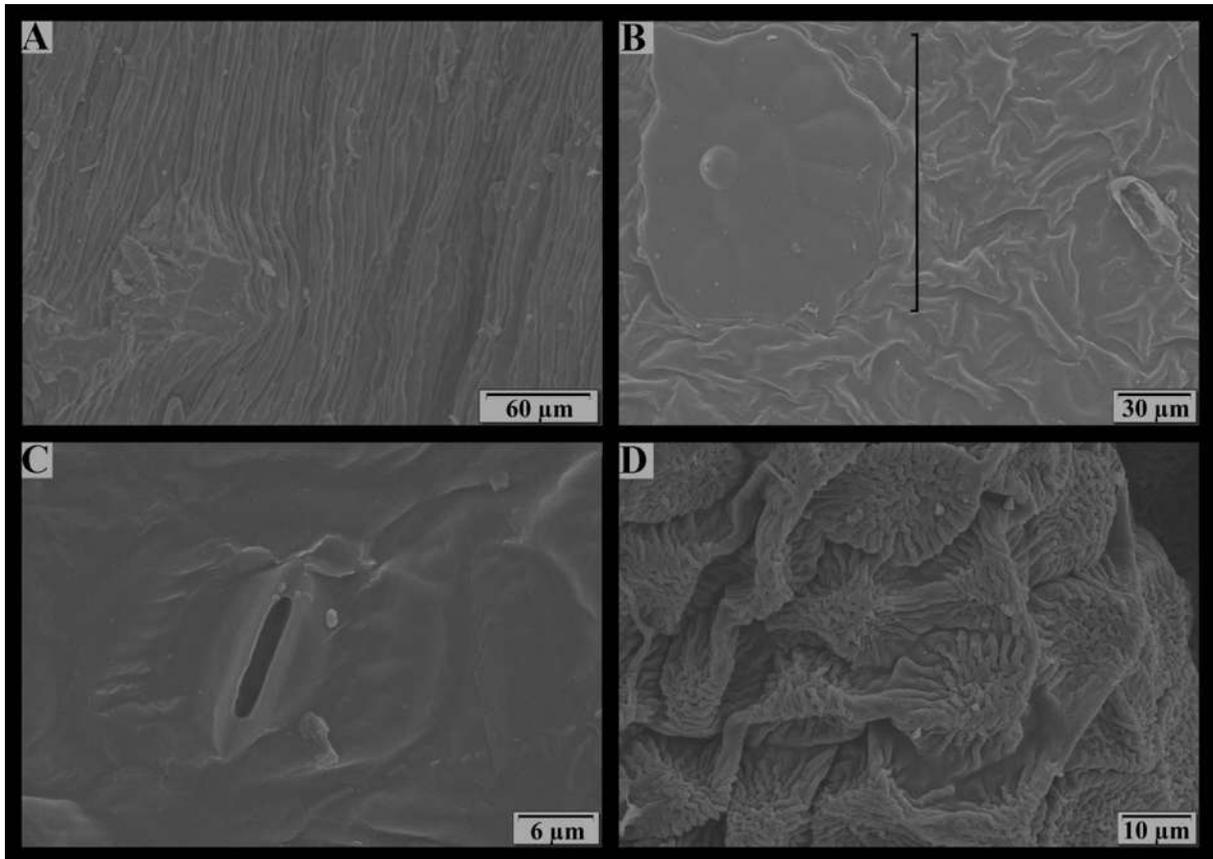


Fig. 84. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper umbricola* C. DC. mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **La Trinitaria**, colonia Cuauhtémoc, km 44 de la carretera Monte Bello-Santa Elena, 15 jun. 1985, A. Méndez T. 8271 (MEXU); municipio de **Ocosingo**, 1.4 km al NE de Cristóbal Colón, hacia Nuevo Samaria, 322 m, 17.19420 N, 91.617445 O, 19 oct. 2015, M. Ramírez A. & Anna Paizanni 604 (IEB); municipio de **Palenque**, 2.8 km al S del ejido 5 de Mayo, camino a Chicoljaito 341 m, 17.28657 N, 91.7195 O, 18 oct. 2015 M. Ramírez A. & Anna Paizanni 590-2 (IEB); 4.8 km al S del ejido 5 de Mayo, camino a Chicoljaito, 277 m, 17.27378 N, 91.71655 O, 18 oct. 2015, M. Ramírez A. & Anna Paizanni 595 (IEB); 1.5 km al NE de Nuevo Mérida, camino a Agua Blanca, 430 m, 17.26756 N, 91.79368 O, 19 oct. 2015, M. Ramírez A. & Anna Paizanni 601 (IEB);

Piper veraguense C. DC. en DC., *Prodr.* 16: 249, 1869. TIPO: Costa Rica, Veragua, Warscewicz s. n. (Holotipo: G!)

Arbustos escasamente ramificados, 2–3 m de alto, entrenudos de ramillas (4–) 6–9 (–11) cm de largo, glabros (Fig. 86 A), a escasamente hispídulos hacia los nudos, café al secar glabrescentes, a veces escasamente lenticelados a tuberculados con la edad. **Prófilos** (Fig. 85 A) (15–) 25–28 (–30) mm de largo, pubérulos. **Hojas** no dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (2.5) 4–7 (10) cm de largo, vaginados, abrazadores en la base de hojas de los simpodios, glabros; **márgenes peciolares** (Fig. 85 B) reducidos, extendiéndose 1 mm en peciolos de los simpodios, hasta 1/3 en peciolos de los monopodios, acanalados, escasamente pubérulos, no membranáceos ni translúcidos, verde amarillento al secar; **lámina** (19.7–) 21–30 (–36) cm de largo, (8–) 12–20 (–27) cm de ancho, ovada, ovado-lanceolada, rara vez ovado-elíptica, base equilátera a ligeramente oblicua, peltada, a veces subpeltada, ápice acuminado; nervación combinada pinnada-palmada, (2–) 3–4 (–5) pares de nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo y 2–4 (–5) a todo lo largo de la nervadura central, a veces exclusivamente pinnada; margen glabro, **haz** (Fig. 86 B) glabro, liso, opaco, verde oliváceo a café claro al secar, **envés** (Fig. 86 C) escasa a densamente hispídulo, tricomas septados, sobre todo a lo largo de las nervaduras, color más pálido que el haz, subcoriáceas, eglandulares. **Espigas** (9–) 16–20 (–23.6) cm de largo, solitarias, opuestas a las hojas, erectas a irregularmente curvadas en todos los estadios, **pedúnculos** (7–) 8–15 (–20) mm de largo, glabros. **Flores** sésiles, **brácteas** (Fig. 85 C) 0.6–1 mm de ancho, triangular-rómbicas, margen diminutamente ciliado, tricomas blanco-amarillentos al secar, **estambres** 4, anteras 0.2–0.3 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, **estigmas** 3, sésiles. **Frutos** (Fig. 85 D y 86 D) obovoides, transversalmente trígonos a trígono-redondos, 1–1.2 mm de ancho, glabros.

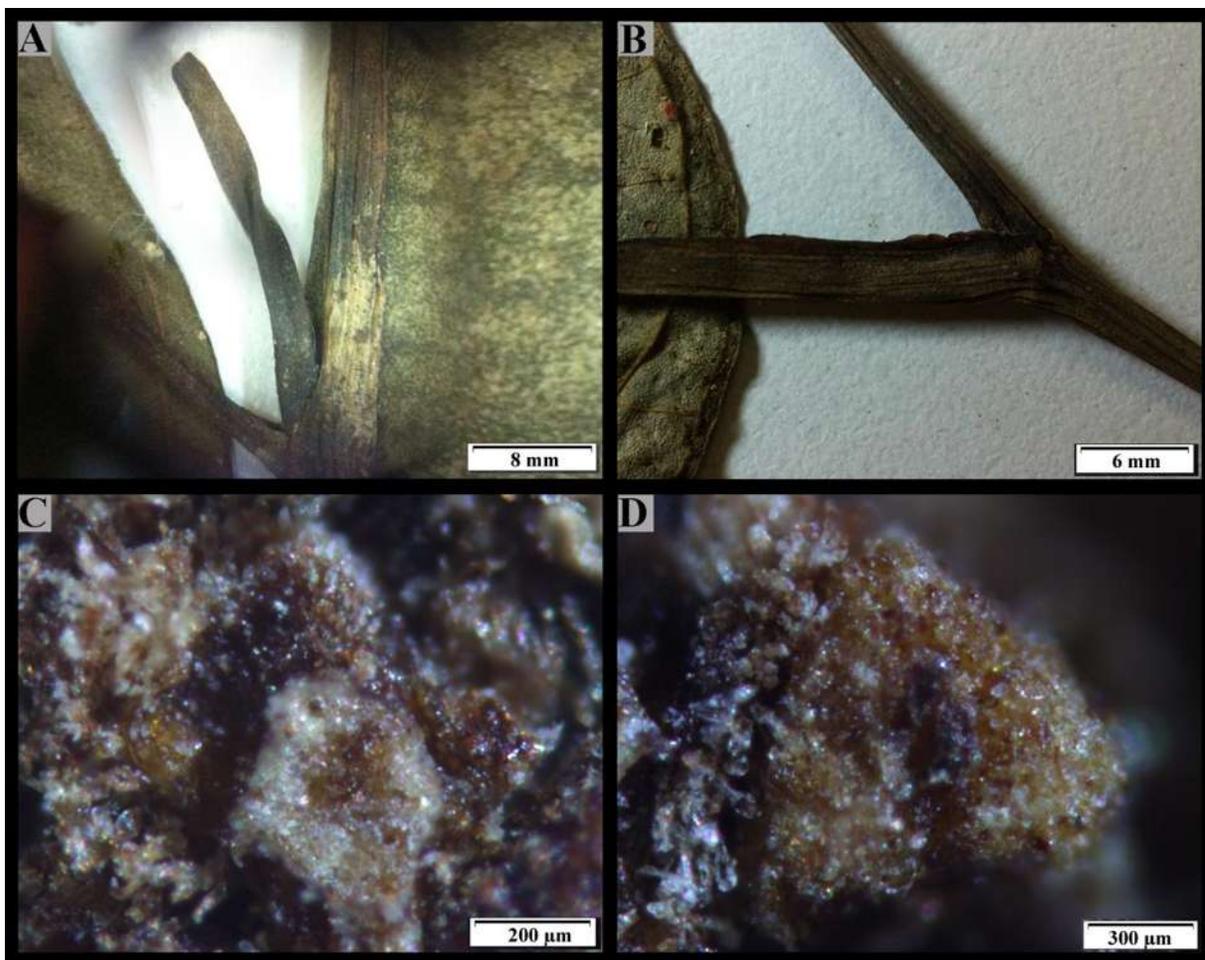


Fig. 85. Caracteres diagnósticos en *Piper veraguense* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia.

Distribución: México (Chiapas), Colombia, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, Perú y Venezuela.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Haz foliar con estructuras protuberantes, a modo de salpicaduras. Ceras escasas en tallo, abundantes en fruto; en forma de placas verticales.

M. óptica: Indumento escaso en las nervaduras del envés (jpg. 2033 y 2034).

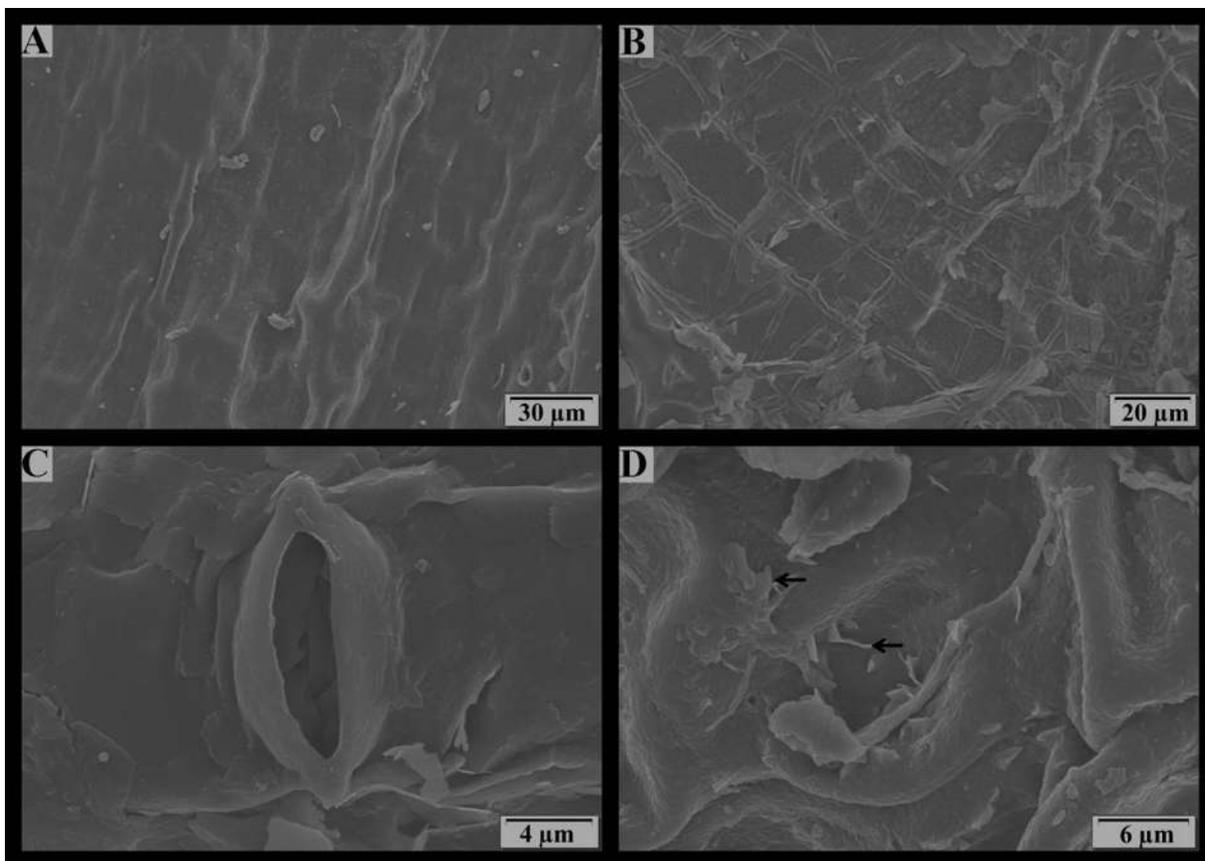


Fig. 86. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper veraguense* C. DC., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de **Ocosingo**, Estación Chajul, 150 m, 31 Oct. 1992, *E. Martínez S. et al.* 25593 (MEXU); Nahá, 27 Km. al SE de Palenque, 16°59' N, 91°36" O, 950m, 4 jun. 1997, *A. Durán F. & S. Levy T.* 613 (MEXU); Nuevo Guerrero, sobre el camino Palenque-Boca Lacantum, 340 m, 14 abr. 1986, *E. Martínez S.* 18097 (MEXU); en crucero Lancanjá-Tzeltal, camino Nvo. Guerrero-Santo Domingo, 16°56'05" N, 91°14'55" O, 340 m, 31 ene. 2002, *E. Martínez S. et al.* 35140 (MEXU); entrando por vereda 7, a unos 100 m del borde del río Lacantún, 16.10692° N, 90.99397° O, 158 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 659 (IEB); entrando por vereda 7, a unos 100 m del borde del río Lacantún, 16.10692° N, 90.99397° O, 158 m, 25 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 660 (IEB); municipio de **Palenque**, A 0.8 km al SO del crucero el Piñal, camino a San Jeronimo Tulijá, cañada inclinada unos 300 m a la derecha de la carretera., 17.22092° N, 91.74665° O, 422 m, 18 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G.* 599 (IEB).

Piper yucatanense C. DC. en *Linnaea* 37: 334, 1872. TIPO: México, Yucatán, *Linden 184* (Holotipo: G!)

Sufrútices moderadamente ramificados, 0.5–2 m de alto, entrenudos de ramillas (2–) 3–6 (–11.5) cm de largo, glabros (Fig. 88 A), café-negrucos al secar, escasamente lenticelados, grisáceos con la edad. **Prófilos** (Fig. 87 A) (3–) 4–8 (–11) mm de largo, glabros o escasamente pubérulos. **Hojas** dimorfas a lo largo de los ejes simpodiales; **peciolos** (2–) 4–6 (–8) mm de largo, abrazadores en la base, acanalados hasta 2/3 de su longitud en hojas de los monopodios, vaginados en hojas de los simpodios, glabros, rara vez esparcidamente pubérulos cuando jóvenes, glabrescentes; **márgenes peciolares** (Fig. 87 B) reducidos, extendiéndose 1 mm no ciliados, no membranáceos ni translúcido, café negruzcos al secar; **lámina** (7–) 10–13 (–17) cm de largo, (2.5–) 3.3–5 (7) cm de ancho, hojas de los monopodios lanceoladas, base subcordada, ocasionalmente ligeramente auriculada en uno de los lados, hojas de los simpodios elíptico-lanceoladas a elíptico-ovadas, a veces elíptico-oblongas, base obtusa a atenuada, a veces redondeada, base ligeramente oblicua en todas las hojas, ápice largamente acuminado; palmatinerves, 3–4 nervaduras emergiendo de la inserción del peciolo; margen y ambas superficies glabras, **haz** (Fig. 88 B) ampuloso, opaco, verde olivo oscuro al secar, **envés** (Fig. 88 C) color más pálido que el haz, membranáceas-cartáceas, eglandulares. **Racimos** (1.2–) 2–3.5 (–5.6) cm de largo, solitarios, opuestos a las hojas, erectos cuando jóvenes y en la ántesis, tornándose péndulos en fruto, **pedúnculos** (5–) 8–11 (–15) mm de largo, pubérulos al igual que el raquis. **Flores** pediceladas, laxamente agrupadas, pedicelos 1–4 mm de largo, **brácteas** (Fig. 87 C) 0.2–1.5 (–2) mm de largo, espatuladas-cupuladas a ampliamente cupuladas, a veces cortamente pecioladas, **estambres** 4–8, insertos en la parte basal del ovario, anteras 0.3 mm de largo, filamento usualmente de igual tamaño, **estilo** cónico persistente en fruto, 0.5 mm de largo, del mismo color que el ovario, sin división aparente, **estigmas** 3–4, sésiles. **Frutos** elipsoides a ovoides, transversalmente redondos, 3 mm de largo, 2 mm de ancho, pubescentes (Fig. 87 D y 88 D).

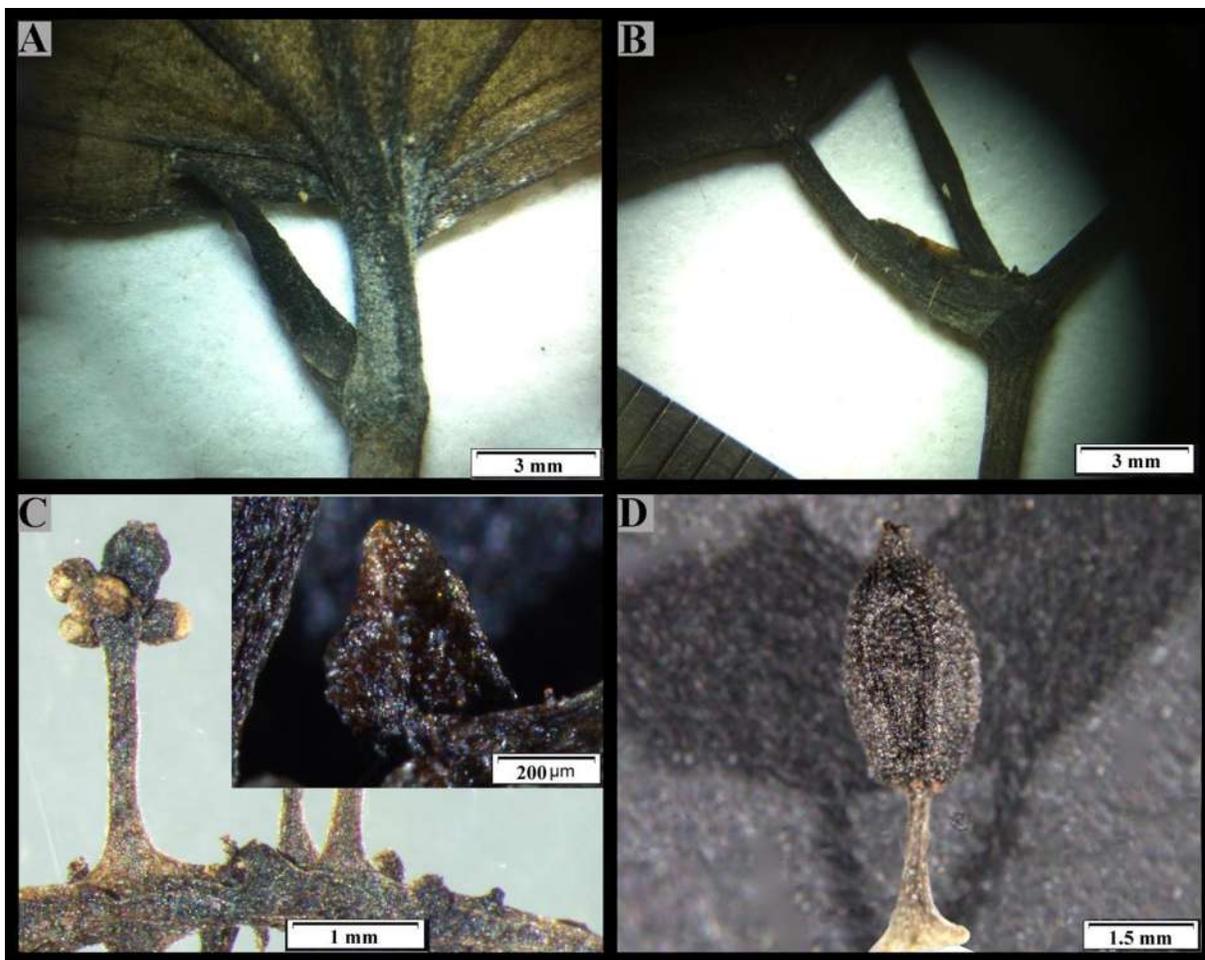


Fig. 87. Caracteres diagnósticos en *Piper yucatanense* C. DC., prófalo (A), márgenes peciolares (B), bráctea (C), fruto (D).

Fenología: florece de marzo a junio y noviembre a diciembre, fructifica de junio a agosto y de diciembre a enero.

Hábitat: selva alta perennifolia, selva mediana subcaducifolia.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Yucatán), Belice, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá.

Notas y observaciones de microscopía

M. electrónica: Ceras abundantes en los tallos, en forma de placas verticales. Envés con glándulas abundantes, diminutas de alrededor de 15 µm.

M. óptica: Envés con glándulas, difíciles de ver (jpg. 1791 y 1792). Inserción del estambre en la base del ovario (jpg. 1794 y 1795).

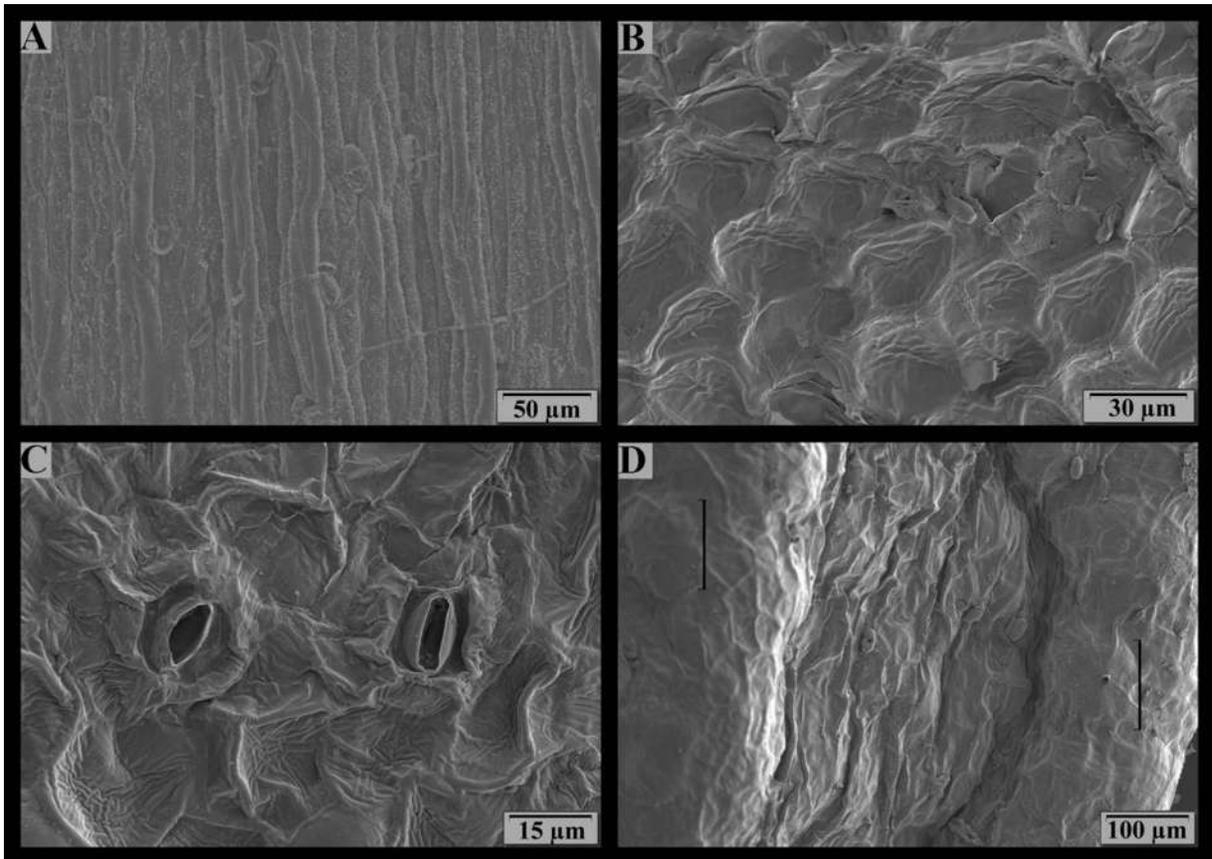


Fig. 88. Fotografías de microscopía electrónica en *Piper yucatanense* C. DC., mostrando: superficie del tallo (A), superficie de la hoja en el haz (B), estoma en el envés (C), superficie del fruto (D).

Ejemplares examinados: México. Chiapas. Municipio de Benemérito de las Américas, 5 km al NO de Nuevo Veracruz, río entre huertas de hule, 16.11072° N, 90.69253° O, 182 m, 23 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 654* (IEB); 1.4 km al NE de Cristóbal Colón, hacia Nuevo Samaria, 17.19420° N, 91.617445° O, 322 m, 19 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 605* (IEB); ruinas de Yaxchilán, 16.90032° N, 90.96725° O, 167 m, 20 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 621* (IEB); Sendero en construcción a laguna Miramar, a unos 500 metros del ejido Emiliano Zapata, 16.39673° N, 91.33437° O, 200 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 686* (IEB); Laguna Miramar, arroyo cercano a la toma de agua, conocido como Manantial, 16.41389° N, 91.29397° O, 271 m, 27 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 694* (IEB); 37 km al NO de San Quintín, camino a Ocosingo, o 4

km al SE del puente La Sultana, 16.54357° N, 91.52113° O, 465 m, 28 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 701* (IEB); municipio de **Ocosingo**, Al O de Frontera Corozal, 16°48'10.4"N, 90°53'20.6" O, 122 m, 13 may. 2004, *G. Aguilar & M. Méndez M. 9716* (MEXU); Orilla del lado N de la colonia Benito Juárez Miramar, sobre el camino a Laguna Miramar, 16°21'99" N, -91°13'99" O, 330 m, 23 ago. 1993, *E. Martínez S. et al. 2183* (MEXU, IEB); 1.12 km al SE del cruce de San Javier, 16°47'27" N, -91°6'39" O, 354 m, 28 jul. 2003, *G. Aguilar et al. 7556* (MEXU, IEB); Bonampak, 350 m, 19 may. 1984, *E. Martínez S. 6412* (MEXU, IEB); 11 km al SW de Bonampak, 16°36'39" N, -91°0'5" O, 237 m, 27 nov. 2002, *D. Álvarez et al. 2713* (MEXU, IEB); 1.12 km al NE del cruce de San Javier, 16°48'3" N, -91°5'42" O, 508 m, 8 oct. 2003, *G. Aguilar et al. 8098* (MEXU, IEB); 5 km al S de cruce de Corozal, camino a Boca Lacantúm, 250 m, 22 oct. 1984, *E. Martínez S. et al. 8640bis* (MEXU, IEB); 1.31 km. al SO de Frontera Corozal, 16°48'6.9" N, 90°35'1.5" O, 125 m, 15 oct. 2004, *G. Aguilar 11571* (MEXU); 2.64 km al SE de Frontera Corozal, 16°47'39" N, 90°52'6.9" O, 149 m, 7 jun. 2004, *G. Aguilar, et al. 10501* (MEXU); 1.81 km al S. de Frontera Corozal. 16°47'53.5" N, 90°52'52.7" O, 122 m, 13 may. 2004, *G. Aguilar et al. 9984* (MEXU); 5.62 km al SO de Frontera Corozal 16°47'26.8"N, 90°55'47.7O, 142 m, 21 may. 2004, *G. Aguilar & M. Méndez M. 10146* (MEXU); 1.30 km al E de Frontera Corozal, 16°48'39.7"N, 90°52'12.7"W, 141 m, 18 ago. 2004, *G. Aguilar & R. Arcos M. 11341* (MEXU); 1.66 km al S de Frontera Corozal, 16°47'58.5 N, 90°52'57.8 O, 120 m, 20 jul. 2004, *G. Aguilar & N. López M. 11018* (MEXU); 4 Km. al O de cruce de Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum. 180m, 19 sept. 1984, *E. Martínez S. 7600* (MEXU); a 3 Km. al SE del Ejido Benemérito de las Américas, camino a Flor de Cacao. 160m, 14 ago. 1984, *E. Martínez S. 7153* (MEXU); 2.5 Km. al NW de Lacanjá-Chansayab 400 m, 21 may. 1991, *M. González-Espinosa et al. 1457* (MEXU); entre Plan de Ayutla y Velasco Suárez, 600 m, 21 ene. 1984, *H. Narave F. et al. 1285* (MEXU); 200 m al N de la Estación Chajul, *S. Sinaca et al. 2131* (MEXU); A 3.5 km al E de Lacanjá Chansayab, 16°46'43" N, 91°6'7" O, 431 m, 14 nov. 2002, *D. Álvarez 2441* (MEXU); A 0.8 km al N del banco de grava de San Javier, 16°48'22" N, 91°5'47" O, 552 m, 23 nov. 2002, *D. Álvarez 2499* (MEXU); A 1.40 km al SW de la Zona Arqueológica de Bonampak, 16°41'45" N, 91°4'23" O, 318 m, 18 nov. 2003, *D. Álvarez 7125* (MEXU); banco de grava de San Javier, 16°48'10" N, 91°5'43" O, 560 m, 13 ago. 2002, *E. Martínez S. 35685* (MEXU); A 0.6 km de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo, 16°56'14" N, 91°17'17" O, 228 m, 10

jun. 2002, *G. Aguilar 1346* (MEXU); Límite entre la comunidad lacandona y el monumento Bonampak, 16°43'32" N, 91°4'38" O, 326 m, 10 ago. 2002, *G. Aguilar 2017* (MEXU); Límite entre la comunidad lacandona y el monumento Bonampak, 16°43'32" N, 91°4'38" O, 326 m, 10 ago. 2002, *G. Aguilar 2027* (MEXU); Límite entre la comunidad lacandona y el monumento Bonampak, 16°43'32" N, 91°4'38" O, 326 m, 10 ago. 2002, *G. Aguilar 2041* (MEXU); Al E del crucero de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar 2273* (MEXU); Al E del crucero de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar 2296* (MEXU); Al E del crucero de San Javier, 16°47'59" N, 91°6'13" O, 434 m, 26 ago. 2002, *G. Aguilar 2300* (MEXU); A 3 km al N del crucero San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, 2 sept. 2002, *G. Aguilar 2486* (MEXU); A 3 km de San Javier hacia Bethel, a 1 km de la carretera, 16°47'4" N, 91°6'6" O, 382 m, 16 sept. 2002, *G. Aguilar 2876* (MEXU); Nuevo Petalcingo, a 0.85 km de la carretera, 17°0'7" N, 91°17'33" O, 210 m, 3 oct. 2002, *G. Aguilar 3110* (MEXU); A 0.8 km al E del crucero San Javier, sierra de la Cojolita, 16°48'26" N, 91°5'55" O, 211 m, 10 oct. 2002, *G. Aguilar 3283* (MEXU); A 6.37 km al SE de Nuevo Guerrero, camino de Lancanjá-Tzeltal, 16°55'57" N, 91°15'43" O, 456 m, 15 oct. 2002, *G. Aguilar 3572* (MEXU); A 1.3 km al S de El paraíso, 16°57'5" N, 91°15'43" O, 483 m, 16 oct. 2002, *G. Aguilar 3627* (MEXU); A 1.2 km al NE del crucero San Javier, 16°48'26" N, 91°6'55" O, 211 m, 22 oct. 2002, *G. Aguilar 4034* (MEXU); A 2 km al W del crucero San Javier, 16°47'58" N, 91°6'21" O, 384 m, 20 nov. 2002, *G. Aguilar 4358* (MEXU); A 12.7 km al NW del crucero de Bonampak (campamento El Burro), 16°40'39" N, 91°2'3" O, 286 m, 11 feb. 2003, *G. Aguilar 5499* (MEXU); A 2.46 km Al S de San Javier, 16°48'39" N, 91°16'18" O, 262 m, 21 may. 2003, *G. Aguilar 6812* (MEXU); A 1.08 km al E del crucero Bonampak, 16°46'45" N, 91°6'8" O, 397 m, 19 jun. 2003, *G. Aguilar 7131* (MEXU); A 2.28 km al N del crucero San Javier, 16°48'9" N, 91°6'42" O, 397 m, 22 jun. 2003, *G. Aguilar 7195* (MEXU); A 0.88 km al SE del Paraíso, 16°57'49" N, 91°15'36" O, 288 m, 2 jul. 2003, *G. Aguilar 7297* (MEXU); A 1.12 km al NE del crucero San Javier, 16°48'3" N, 91°5'42" O, 508 m, 8 oct. 2003, *G. Aguilar 8098* (MEXU); A 1.38 km al NE del crucero San Javier, 16°48'25" N, 91°5'46" O, 579 m, 25 oct. 2003, *G. Aguilar 8235* (MEXU); A 2.6 km al N del crucero San Javier, 16°49'22" N, 91°6'19" O, 617 m, 25 nov. 2002, *J. Calónico 25081* (MEXU); Al N de la entrada a Bonampak, 16°46'30" N, 91°6'9" O, 404 m, 19 jun. 2003, *J. Calónico 25149* (MEXU); A 2.4 km al N del crucero San Javier, 16°49'10" N, 91°6'46" O, 397 m, 20 jun.

2003, *J. Calónico 25170* (MEXU); A 6.2 km al NW del crucero San Javier, 16°56'24" N, 91°8'44" O, 375 m, 20 jun. 2003, *J. Calónico 25175* (MEXU); A 1.6 km al E del banco de grava, crucero San Javier, 16°47'39" N, 91°4'54" O, 637 m, 23 nov. 2002, *J. P. Abascal 272* (MEXU); mun, de **Palenque**, 3.3 km al SE de crucero el Piñal, en el río llegando a Nuevo México, 17.21994° N, 91.71339° O, 403 m, 18 oct. 2015, *M. Ramírez A. & A. Paizanni G. 597* (IEB).

5. DISCUSIÓN

La riqueza del género *Piper* se encuentra distribuida en casi todos los tipos de vegetación, siendo más abundante en selva alta perennifolia, acahual, selva mediana subcaducifolia, y selva baja y mediana subperennifolia (Fig. 89).

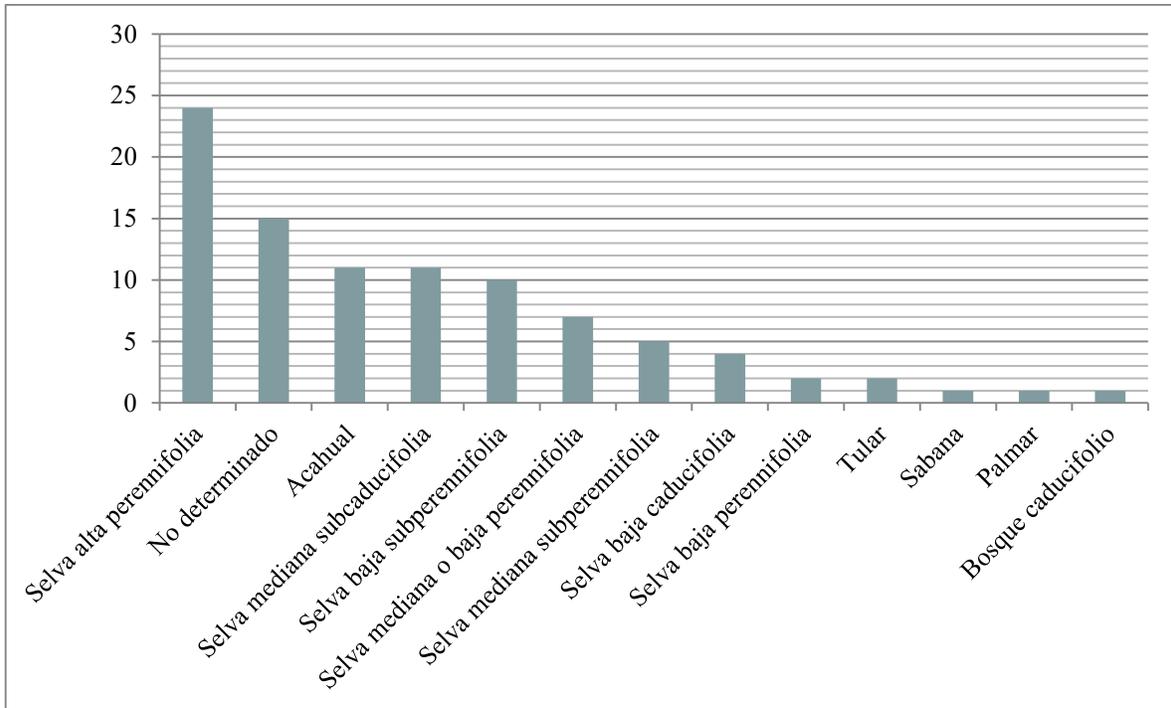


Fig. 89. Riqueza de especies del género *Piper* en La Selva Lacandona de acuerdo a los tipos de vegetación propuestos por Miranda y Hernández X. (1963).

El conocimiento sobre la riqueza de especies de *Piper*, en la zona de estudio, se ha visto modificado debido a los resultados del presente estudio. Para observar las diferencias, se propone la comparación entre las 26 especies aquí reportadas con anteriores trabajos florísticos y taxonómicos. Dicha comparación se presenta en la tabla 2, mostrando como incluidas, aquellas especies que ya habían sido reportadas en la lista florística o en los tratamientos taxonómicos; cuando en estos últimos no se reportaban para la parte Chiapaneca de la Selva Lacandona, están marcadas con ⁽⁻⁾. En los casos de especies que actualmente se reconocen como sinónimos, se cita el binomio correspondiente.

El decremento con relación a las 39 especies en la lista florística de la Selva Lacandona (Martínez et al., 1994) se debe principalmente a que 16 se reconocen aquí como sinónimos. Sin embargo, en dicho listado se considera la zona de estudio de una forma más amplia, incluyendo la parte guatemalteca que es la de mayor extensión. Hay cuatro especies que no se han encontrado aún en la parte mexicana. Aunado a esto, tres especies de las regiones de Petén, Yzabal y Alta Verapaz, consideradas en Flora de Guatemala (Standley & Steyermark, 1952), no se han encontrado en la parte mexicana de la Selva Lacandona (tabla 3).

Al comparar con la revisión taxonómica realizada por Tebbs para las secciones *Macrostachys* (1989), *Churumayu* (1990), *Lepianthes* y *Radula* (1993), que incluyen especies de la región neo-tropical en toda su extensión, se comparten 18, aunque seis de ellas no estaban reportadas en dicho trabajo para la presente zona de estudio, dos se reconocen aquí como sinónimos, y siete no estaban incluidas. Respecto al tratamiento de Bornstein (1989), que se enfoca particularmente en las especies de flores pediceladas, solamente se comparten *P. neesianum* y *P. yucatanense*, aunque no se reportaban para la Selva Lacandona de Chiapas.

Tabla 2

Especie Lacandona	Martínez <i>et al.</i>	Tebbs	Standl. & Steyerm.
<i>Piper aduncum</i> L.	Incluida	Incluida	Incluida
<i>P. aequale</i> Vahl.	Incluida	Incluida	Sin. <i>s. Tebbs.: P. donnell-smithii</i> C. DC., <i>P. instabilipes</i> Trel.
<i>P. amalago</i> L.	Incluida + sin. <i>P. martensianum</i> C. DC.	*	Incluida + sin. <i>P. martensianum</i> C. DC.
<i>P. arboreum</i> Aubl.	Sin. <i>s. Tebbs.: P. geniculatum</i> Sw.	Incluida ⁽⁻⁾	-
<i>P. arboreum</i> subsp. <i>tuberculatum</i> (Jacq.) Tebbs	*	Incluida ⁽⁻⁾	Sin. <i>s. Tebbs: P. tuberculatum</i> Jacq.
<i>P. auritum</i> Kunth	Incluida + Sin. <i>P. sanctum</i>	Incluida ⁽⁻⁾	Incluida
<i>P. curvatipes</i> Trel.	*	Incluida	Incluida
<i>P. flavidum</i> C. DC.	Incluida + sin. <i>P. matudae</i> Lundell	Incluida	Incluida
<i>P. Jacquemontianum</i> Kunth	Incluida + Sin. <i>s. Tebbs.: P. aeruginosibaccum</i>	Incluida	*
<i>P. lapathifolium</i> (Kunth) Steud.	Sin. <i>P. glabrescens</i> C. DC. y <i>P. yzabalanum</i> C.	*	Sin. <i>P. yzabalanum</i> C. DC.

	DC., <i>P.</i> <i>chinantlense</i> M. Martens & Galeotti		
<i>P. marginatum</i> Jacq.	Sin. s. <i>Tebbs.</i> : <i>P.</i> <i>patulum</i>	Incluida	*
<i>P. neesianum</i> C. DC.	*	*	*
<i>P. obliquum</i> Ruiz & Pav.	Incluida, + Sin. s. <i>Tebbs.</i> : <i>P.</i> <i>pansamalanum</i>	Incluida*	*
<i>P. commutatum</i> Steud.	Incluida, + Sin. <i>P.</i> <i>dindrum</i>	Incluida ⁽⁻⁾	Sin. <i>P. diandrum</i>
<i>P. peltatum</i> L.	Incluida	Incluida	*
<i>P. phytolaccifolium</i> Opiz	*	*	*
<i>P. pseudofuligineum</i> C. DC.	Incluida	Incluida	Sin. s. <i>Tebbs.</i> : <i>P. atlantidanum</i> Trel.
<i>P. psilorhachis</i> C. DC.	Incluida	*	Incluida
<i>P. sancti-felicis</i> Trel.	Incluida + Sin. s. <i>Tebbs.</i> : <i>P.</i> <i>fraguanum</i> Trel. Sin. s. <i>Tebbs.</i> : <i>P.</i> <i>variabile</i> C. DC. ex J.D. Smith, <i>P.</i> <i>pergamentifolium</i> Trel. & Standley	Incluida	*
<i>P. schiedeanum</i> Steud.		Incluida	Sin. s. <i>Tebbs.</i> : <i>P. variabile</i> C. DC. ex J.D. Smith
<i>P. teapense</i> C. DC.	Incluida	Sin. <i>P.</i> <i>malpasoensis</i> Tebbs ⁽⁻⁾	*
<i>P. tuerckheimii</i> C. DC.	Incluida	*	Incluida
<i>P. uhdei</i> C. DC.	Sin. <i>P.</i> <i>pseudolindenii</i> C. DC.	Sin. <i>P.</i> <i>pseudolindenii</i> C. DC. ⁽⁻⁾	*
<i>P. umbellatum</i> L.	Incluida	Incluida ⁽⁻⁾	Incluida
<i>P. umbricola</i> C. DC.	*	Incluida	*
<i>P. veraguense</i> C. DC.	Sin s. <i>Tebbs.</i> : <i>P.</i> <i>grandilimum</i> , <i>P.</i> <i>vergelense</i> Trel & Standl.	Incluida	*
<i>P. yucatanense</i> C. DC.	Incluida	*	Incluida
Especies compartidas	16	18	9
Actualmente sinónimo	17	2	8
De nueva inclusión	5	7	12

Tabla 3

Especie de distribución cercana a La Selva Lacandona de Chiapas	En Tebbs 1989-1993	En Fl. Guat.	En Martínez <i>et al.</i>
<i>Piper bisasperatum</i> Trel.	Chiapas		
<i>P. bredemeyeri</i> J. Jacq.	Oaxaca	Sin. <i>P. cayoense</i>	Ejemplar no encontrado
<i>P. decurrens</i>	Chiapas		
<i>P. hispidum</i> Sw.	Chiapas	Sin <i>P. phaeophyllum</i> , <i>P. scabrum</i>	Chiapas
<i>P. misantlense</i> C. DC.			Desv. Agua Azul
<i>P. pseudoasperifolium</i> C. DC.	Chiapas	Si	Ejemplar no encontrado
<i>P. trigonum</i> C. DC.	Río Pichucalco Chiapas		
<i>P. villiramulum</i> C. DC.	Desv. a Monte Bello, Chiapas		

5.1. Material Excluido

Piper sp. 1

Estas plantas son vegetativamente afines a *Piper hispidum* Sw., según Tebbs (1993) es posible reconocer esta especie de la siguiente forma:

“The main characters of this species are scabrous, ovate-elliptic leaves (often pale or yellowish green in colour especially when dry), petioles with distinct, often ciliate ligule-like structures, acute prophylls, slender, erect or slightly curving inflorescences, and small, obovoid, pubescent, often green fruits. *Piper villiramulum* and *P. sancti-felicis* are probably the most closely related species to *P. hispidum*, but can be separated by the densely pubescent stems, rugose, glandular leaves and fruits of *P. villiramulum*, and the long prophylls and ligule-like structures drying dark brown of *P. sancti-felicis*.”

En el material excluido, los márgenes peciolares (“ligule-like structure”) tienen un rango mucho más amplio de tamaño, 4-6 mm de largo, y varían en cuanto a pubescencia. Las hojas son muy similares en cuanto a nervación, textura y apariencia, comparándolos con material que Tebbs ha identificado en MEXU como *P. hispidum*. Sin embargo, poseen glándulas anaranjadas, protuberantes, en los costados de los frutos, muy similares a las de *P. sancti-felicis*. Dichas glándulas son, en algunos ejemplares menos protuberantes, y en otros hay grados intermedios. Es posible que se trate de otra especie que no se logró identificar, o de ejemplares fuera de el rango de variación que se ha logrado establecer para *P. sancti-felicis* o *P. hispidum*. La distribución de estas colectas se asocia a la de *P. sancti-felicis*, creciendo abundante a la orilla de caminos, y de forma eventual dentro de selva alta o mediana perennifolia y subperennifolia.

Ejemplares estudiados: **Chiapas**. Municipio de **Ocosingo**, 12 km al S de Ocosingo, 5 km de San Javier, S del crucero, 16°46'49" N, -91°6'15" O, 387 m, 14 sept. 2002, *G. Aguilar et al.* 2791 (MEXU, IEB); A 3 km al N del crucero San Javier, 16°48'28" N, 91°6'42" O, 383 m, *G. Aguilar* 2440 (MEXU, IEB); 2.7 km al W del crucero de San Javier, 16°48'22" N, -91°7'18" O, 378 m, 18 dic. 2002, *G. Aguilar et al.* 4755 (MEXU, IEB); 2 km al NE de la entrada al ejido Ojo de Agua, 16°53'4" N, -91°10'16" O, 420 m, 14 feb. 2003, *G. Aguilar et al.* 5708 (MEXU, IEB); sobre la carretera a San Cristobal de Las Casas, 5 abr. 1985, *E. F. Cabrera C. et al.* 8089 (MEXU, IEB); 3.12 km al NE de San Javier, 16°48'34" N, -91°4'44" O, 321 m, 26 may. 2003, *G. Aguilar et al.* 6922 (MEXU, IEB); 1 km al S de El Paraíso, 16°56'43" N, -91°15'35" O, 325 m, 22 may. 2002, *G. Aguilar M.* 965 (MEXU, IEB); 3 km al SE de Nuevo Guerrero, camino a Palenque, 400 m, 2 nov. 1985, *E. Martínez S.* 14768 (MEXU, IEB); camino a la sabana, *S. Sinaca C.* 1100 (MEXU); A 3 km al E de Nuevo Francisco León camino a Nuevo Jerusalén, 17°5'45" N, 91°17'48" O, 194 m, 9 may. 2002, *D. Álvarez* 1111 (MEXU); A 8 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak, 16°39'20" N, 91°0'39" O, 264 m, 11 feb. 2003, *D. Álvarez* 3771 (MEXU); A 6.5 km al S de Nuevo Guerrero sobre el camino a Santo Domingo, 16°55'49" N, 91°16'17" O, 400 m, 6 may. 2002, *D. Álvarez* 903 (MEXU); A 6.5 km al S de Nuevo Guerrero sobre el camino a Santo Domingo, 16°55'49" N, 91°16'17" O, 400 m, 6 may. 2002, *D. Álvarez* 958 (MEXU); En crucero de Lancanjá-Tzeltal, camino Nuevo Guerrero a Santo Domingo, 16°56'5" N, 91°14'55" O, 340 m, 31 ene. 2002, *E. Martínez S.* 35115 (MEXU); Dos Arroyos a 2 km al N de Nuevo Guerrero, 17°0'19"

N, 91°17'4" O, 178 m, 24 may. 2002, *G. Aguilar 1054* (MEXU); Arroyo Nuevo Tila camino Lacanjá a 6.4 km al S de Nuevo Guerrero, 16°55'47" N, 91°16'14" O, 380 m, 27 may. 2002, *G. Aguilar 1120* (MEXU); Al NW de Nuevo Guerrero, sobre el arroyo a 1 km del poblado, 16°59'23" N, 91°17'27" O, 193 m, 6 jul. 2002, *G. Aguilar 1725* (MEXU); rancho El Edén, a 4 km al E del poblado Nuevo Guerrero, 17°0'6" N, 91°16'47" O, 185 m, 27 jul. 2002, *G. Aguilar 1965* (MEXU); A 0.8 km al E del crucero San Javier, sierra de la Cojolita, 16°48'26" N, 91°5'55" O, 211 m, 10 oct. 2002, *G. Aguilar 3268* (MEXU); Nuevo Jerusalén, 17°1'38" N, 91°14'47" O, 324 m, 13 oct. 2002, *G. Aguilar 3402* (MEXU); Puente Chansayab, 16°46'2" N, 91°6'30" O, 328 m, 18 oct. 2002, *G. Aguilar 3733* (MEXU); San Javier, zona lacandona, 16°48'50" N, 91°6'58" O, 366 m, 18 nov. 2002, *G. Aguilar 4251* (MEXU); A 2 km al E del crucero San Javier, 16°49'20" N, 91°17'22" O, 376 m, 19 dic. 2002, *G. Aguilar 4775* (MEXU); colonia 20 de Noviembre al S de Nuevo Guerrero (Arroyo), 16°54'52" N, 91°16'46" O, 238 m, 28 abr. 2002, *G. Aguilar 526* (MEXU); A 2.34 km al N del crucero San Javier, 16°49'10" N, 91°6'48" O, 386 m, 28 feb. 2003, *G. Aguilar 5920* (MEXU); A 1.54 km al SW del crucero de Bonampak, 16°45'21" N, 91°6'22" O, 309 m, 18 abr. 2003, *G. Aguilar 6427* (MEXU); A 3.9 km al SE de la comunidad Lacanjá Chansayab, 16°44'27" N, 91°6'37" O, 294 m, 22 abr. 2003, *G. Aguilar 6552* (MEXU); A 2.45 km al W de crucero de Lacanjá-Celztal, 16°55'47" N, 91°16'11" O, 396 m, 30 ago. 2003, *G. Aguilar 7737* (MEXU, IEB); A 4.5 km al NE de Nuevo Guerrero en Arroyo Aguado, 17°0'49" N, 91°17'11" O, 189 m, 17 may. 2002, *G. Aguilar 842* (MEXU); A 3.14 km al NE del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'36" N, 91°16'12" O, 169 m, 27 nov. 2003, *G. Aguilar 8652* (MEXU); A 0.64 km al W del crucero de Bonampak, 16°46'9" N, 91°6'35" O, 313 m, 13 dic. 2003, *G. Aguilar 8922* (MEXU); A 2.98 km al S del crucero de San Javier, 16°46'31" N, 91°6'26" O, 396 m, 20 dic. 2003, *G. Aguilar 9014bis* (MEXU); A 3.89 km al E del poblado de Nuevo Guerrero, 17°0'44" N, 91°16'2" O, 207 m, 25 dic. 2003, *G. Aguilar 9158* (MEXU); A 1 km al S de El Paraíso, 16°56'43" N, 91°15'35" O, 325 m, 22 may. 2002, *G. Aguilar 965* (MEXU); A 1 km al S de El Paraíso, 16°56'43" N, 91°15'35" O, 325 m, 22 may. 2002, *G. Aguilar 975* (MEXU); Puente Lacandón, 3.6 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°57'48" N, 91°15'35" O, 240 m, 26 feb. 2002, *J. Calónico 21951* (MEXU); A 3.8 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°58'53" N, 91°14'59" O, 290 m, 5 may. 2002, *J. Calónico 23183* (MEXU); A 2 km al SE de Nuevo Guerrero, 16°57'23" N, 91°15'13" O, 269 m, 16 oct. 2002, *J. Calónico 24497* (MEXU); A 4 km al E del crucero San Javier, 16°48'44" N, 91°3'13" O, 217

m, 24 nov. 2002, *J. Calónico* 25038 (MEXU); municipio de Maravilla de Tenejapa, río Yashzanal, 1500 m, 15 may. 1983, *A. Méndez G.* 5895 (MEXU, IEB); municipio de La Trinitaria, colonia Cuauhtémoc, km 24 de la carretera Monte Bello-Santa Elena, 15 jun. 1985, *A. Méndez G.* 8271 (MEXU, IEB): Cuauhtémoc, al lado N sobre la carretera de terracería km 17, 10 jun. 1984, *A. Méndez G.* 7663 (MEXU, IEB).

6. LITERATURA CITADA

- ASTER Global Digital Elevation Model (GDEM). Archivos geoTiff. Obtenidos en 2015 a través de: (<http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp/feature.jsp>)
- Breedlove, E. D. 1986. Listados florísticos de México IV. Flora de Chiapas. *IBUNAM*, 246 pp.
- Bornstein, A. J. 1989. Taxonomic studies in the Piperaceae I. The pedicellate pipers of Mexico and Central America (*Piper* subgen. *Arctotonia*) *Journal of the Arnold Arboretum* 70:1-55 <http://biostor.org/reference/61780> (Obtenido en 2013)
- Bornstein, A. J. & F. G. Coe 2007. The genus *Piper* (Piperaceae) in Honduras. *Novon* 17: 11-19. <http://www.biodiversitylibrary.org/part/17517#/summary> (Obtenido en 2014)
- Burger, W. C. 1971. Piperaceae. En: Burger W. C. (ed.). Flora Costaricensis. *Fieldiana, Bot.* 35: 5-218.
- Burger, W. C. 1972. Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). *Brittonia* 24: 356-362
- Callejas R. 1990. Studies in neotropical piperaceae. ii. Four new species and a new combination from Colombia and Peru. *Brittonia* 42(1) pp. 70-82.
- Callejas, R. 2001. Piperaceae. En: Stevens, W.D., C. Ulloa, A. Pool y O.M. Montiel (eds.). Flora de Nicaragua. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 85: 1928-1984.
- De Candolle, C. 1869. Piperaceae. In: de Candolle, A. L. P. P. (ed.). *Prodr.* 16(1): 235-471. *Parisii Sumptibus Sociorum Treuttel et Wurtz.* Masson, Paris, France.
- <http://www.biodiversitylibrary.org/> (Consultado en 2014)
- Candolle, C. de, 1923. Piperacearum Clavis Analytica. Extracto de *Candollea* 1: 65-415. Organe du Conservatoire et du Jardin botaniques de Genève, Ginebra, Suiza.
- CETENAL, 1974. Estudio de Grán Visión de La Selva Lacandona, Chiapas, México 96 pp.

- Durán R., Campos G., Trejo J. C., Simá P., May P. F. y Juan-Q. M. 2000. Listado Florístico de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Mérida.
- Espinosa, D., S. Ocegueda, *et al.* 2008. Desarrollo y Situación del Conocimiento de las Especies. pp. 33-65. En: Soberón, J., G., Halffter, J. Llorente-Bousquets. *Capital natural de México*, vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. *Conabio*, México, 620 ppp
- Frodin, D. G. 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 753-776.
- Gentry, A.R. (1990) Floristic similarities and differences between southern Central America and upper Central Amazonia. Four Neotropical rain forests (ed. by A.H. Gentry), pp. 141–157. Yale University Press, New Haven, CT, USA.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca C., S. 1988. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Listados florísticos de México VII. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 51p.
- INEGI, Archivos Vectoriales y Ráster obtenidos en 2015 a través de: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/default.aspx>
- Kunth, K. 1839. Bemerkungen über die Familie der Piperaceen. In: Schlechtendal, D. F. L. von (ed.). *Linnaea* 13: 562-726.
- Martínez, E., Ramos-A., C. H., F., Chiang, 1994. Lista Florística de La Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:99-117
- Martínez, E., M. Sousa, and C. H. Ramos-Alvarez, 2001. Listados Florísticos de México (XXII. Región de Calakmul, Campeche. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Mayr, E., 1991. One long, argument, Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Harvard University Press, Cambridge, Mass
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación.

Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.

Mishler B. D., y De Luna E. 1997. Sistemática filogenética y el concepto de especie. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 60: 15-57

Miquel, F. A. G. 1843-1844. *Systema Piperacearum*. Kramers H. A. (ed.). Rotterdam. Holanda. 575 pp.

Mulleried, F.K.G. 1957. La geología de Chiapas. Gobierno Constitucional del Estado de Chiapas. Chiapas, México. 180 pp.

Pérez, A., M. Sousa, A. M. Hanan Chiang F y P. Tenorio. 2005. Vegetación terrestre, Cap. 4:65-110. En: J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Biodiversidad del estado de Tabasco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM-Conabio, México. 2005 386 pp.

Plumier C. L. P. 1693. Description des Plantes de L'amerique : Avec Leurs Figures /par le r.p. Charles plumier, Religieux Minime. A Paris, :De l'Imprimerie Royale. Obtenido a través de:

<http://www.biodiversitylibrary.org/item/15502#page/3/mode/1up>

Quantum GIS (QGIS) 2.6.1 Brighton. Sistema de información geográfica obtenido en 2015 a través de: <http://www2.qgis.org/es/site/>

Quijano-Abril, M. A., R. Callejas-Posada, y D. R. Miranda-Esquivel. 2006. Areas of endemism and distribution patterns for neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography* 33: 1266-1278.

Ramírez-Amezcuca, J. M. 2013. Revisión Taxonómica del Género *Piper* (Piperaceae) en Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de san Nicolás de Hidalgo Morelia, Michoacán, México. 75 pp.

Samain, M. S., G. Mathieu, G. Pino, L. Symmank, N. Cieza, C. Neinhuis, P. Goetghebeur S. Wanke, 2011. The geophytic *Peperomia* subgenus *Tildenia* (Piperaceae) in the Andes

with the description of new species in a phylogenetic framework. *Plant Ecology and Evolution* 144 (2): 1–29

Saralegui-Boza, H. 2004. Piperaceae. In: Greuter, W. & Rankin, R. (eds.). Flora de la Republica de Cuba. Serie A: Plantas Vasculares. Fasciculo 9:(3) Ed. Gantner. Ruggell, Liechtenstein. 94 pp.

Sapper, C. 1896. Geology of Chiapas, Tabasco and the Peninsula of Yucatan. *The Journal of Geology*, 4: 8 938-947 Obtenido en 2015 a través de: <http://www.jstor.org/stable/30054992>

Schoupe, D. 2011. Inventory of *Piper* and *Peperomia* (Piperaceae) in the Biological Reserve of the Instituto de Biología (IBUNAM), Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Master thesis. Faculteit Wetenschappen Ghent University, Ghent Bélgica

Standley, P.C. 1920. Piperaceae, pp. 145–156. In: Trees and shrubs of Mexico, part 1. *Contributions to the U.S. National Herbarium*. 23: 1–1721.

Standley, P. C. and J. A. Steyermark. 1952. Piperaceae. In: Standley, P. C. and J. A. Steyermark (eds.). Flora of Guatemala - Part III. Fieldiana, Bot. 24(3): 228–337.

Steyermark, J. A. 1984. Piperaceae. In: T. Lasser (ed.). Fl. Venezuela. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana Caracas, Venezuela. 2: 1-619.

Tebbs, M. C. 1989. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World. 1. Review of Characters and Taxonomy of *Piper* Section Macrostachys. *The Bulletin of the Natural History Museum* (Bot.) 19:117-158.

Tebbs, M. C. 1990. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World. 1. The Taxonomy of *Piper* Section Churumayu. *The Bulletin of the Natural History Museum* (Bot.) 20(2): 193-236.

- Tebbs, M. C. 1993. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World 3. The Taxonomy of *Piper* Sections Lepianthes and Radula. *The Bulletin of the Natural History Museum (Bot.)* 23(1): 1-50.
- The Plant List (2013). Versión 1.1. Consultado en Internet a través de: <http://www.theplantlist.org/>
- Toledo V. 1976. Los cambios climáticos del pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación cálida y húmeda de México. Tesis de maestría. Facultad de ciencias. UNAM, México D. F. 73 pp.
- Trelease, W. and T. G. Yuncker. 1950. The Piperaceae of northern South America. 2 Vols. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. U.S.A.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28:160-167.
- Yuncker, T. G. 1953. The Piperaceae of Argentina, Bolivia, and Chile. *Lilloa* 27: 97-284, plates 1-145.
- Yuncker, T. G. 1972. The Piperaceae of Brazil 1: *Piper* – group I, II, III, and IV. *Hoehnea* 2: 19-366, Figs. 1-167.
- Yuncker, T. G. 1973. The Piperaceae of Brazil 2: *Piper* – group V; *Ottonia*, *Pothomorphe*, *Sarcorrhachis*. *Hoehnea* 3: 29-284, Figs. 1-134.