



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA**

**MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE LOS ÓRGANOS VEGETATIVOS DE LAS  
EUPHORBIACEAE DE LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL: IMPLICACIONES  
TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

PRESENTA:

**MÓNICA ELIAS GONZÁLEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
COMITÉ TUTOR: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.**

**MÉXICO, D.F.**

**JUNIO, 2013**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
Director General de Administración Escolar, UNAM

**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de abril de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** de la alumna **ELIAS GONZÁLEZ MÓNICA** con número de cuenta **99572677** con la tesis titulada **"MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE LOS ÓRGANOS VEGETATIVOS DE LAS EUPHORBIACEAE DE LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL: IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO**:

Presidente: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
Vocal: DRA. SUSANA VALENCIA AVALOS  
Secretario: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO  
Suplente: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ  
Suplente: DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 14 de mayo de 2013.

*M. del Coro Arizmendi*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM), por favorecer e impulsar mi desarrollo académico.

Al Conacyt por el otorgamiento de una beca para el desarrollo de esta investigación; misma que estuvo asignada al número de becario 239868.

Al Secretario Técnico de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Dr. Antonio Lot Helgueras, por el apoyo económico para la compra de materiales y reactivos para la elaboración de este proyecto.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por la oportunidad de dirigirme en este proyecto, su pasión por la botánica y en especial la anatomía vegetal han sido una fuente de inspiración.

A la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo por aceptar el papel de comité tutor, sus sugerencias, comentarios y su apoyo en el entendimiento de la familia Euphorbiaceae han sido fundamentales.

Al Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez por haber aceptado formar parte de mi comité tutorial, agradezco sus sugerencias, comentarios y su apoyo para lograr este proyecto.

## **Agradecimientos a título personal**

A la UNAM por desarrollar y mantener este tipo de programas, con los cuales nos permite mejorar académicamente.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por haberme permitido ingresar a su laboratorio, toda la ayuda brindada, su paciencia y comprensión, gracias.

A la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo su pasión por la botánica y la docencia han sido fuente de inspiración, pero sobre todo por haber sido una maestra para mí. También le agradezco el haberme acompañado a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) a explorar y reconocer en vivo a las euforbiáceas.

Al Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez por todo su apoyo, sus conocimientos durante el desarrollo de los tutorales y sugerencias para mejorar esta versión escrita, mil gracias.

A la Dra. Susana Valencia Ávalos por revisar este escrito, sus valiosos comentarios para mejorarlo, sobre todo por haberlo revisado tan rápido.

A la Dra. Silvia Aguilar Rodríguez por sus valiosos comentarios para esta versión escrita, agradezco su disposición para atenderme en su oficina y la rapidez con que la reviso.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por la revisión de este manuscrito y sus valiosas opiniones para mejorarlo, su amabilidad al recibirme en su oficina y sobre todo por revisarla tan rápido.

Al Dr. Antonio Lot Helgueras por la compra de materiales y reactivos para la elaboración de este proyecto.

Al Dr. Martín García Varela por su ayuda, comprensión y palabras de aliento para cristalizar esta meta.

A los curadores de los herbarios MEXU, FCME y ENCB por el préstamo de material herborizado.

A toda mi familia porque hemos sacrificado nuestra convivencia para alcanzar esta meta, los amo y sin ustedes este impulso académico no habría sido posible.

A mis amigas Miriam y Rosario nuestras charlas y convivencia en el IBUNAM hicieron más divertida la jornada. Miriam gracias por acompañarme durante los recorridos a la REPSA.

A Sol Cristians e Itzi Fragoso por acompañarme a recorrer la REPSA para llevar a cabo la colecta del material vegetal para esta investigación.

A Dalia Grego por compartir sus conocimientos sobre todas las técnicas de laboratorio empleadas para este proyecto.

## *Dedicado*

*A Dios por todo lo vivido y por vivir*

*Con todo mi amor para Maricarmen, Vanesa Daniela y  
Jesús<sup>†</sup> mis amados hijos*

*A mi esposo Dionisio*

*A mis padres Prudencio y María del Carmen sin ustedes no  
habría conseguido nada de lo que hoy Dios me otorga*

*A mis hermanos Janet y Oscar*

*A mi sobrina Alejandra*

## Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Objetivos.....	5
Antecedentes	
Morfología y anatomía foliar .....	6
Crecimiento secundario y paedomorfosis en el xilema secundario .....	8
Material y método	
Área de estudio .....	10
Listado florístico .....	11
Recolecta.....	11
Arquitectura foliar .....	12
Anatomía foliar .....	12
Anatomía caulinar.....	13
Observación de muestras y cuantificaciones.....	13
Descripciones.....	14
Resultados	
Listado florístico.....	15
Morfología y anatomía foliar.....	17
Anatomía caulinar.....	51
Anatomía radical.....	67
Discusión.....	75
Conclusiones.....	85
Literatura citada.....	87

## Lista de figuras

Figura 1. Arquitectura foliar de <i>Acalypha</i> . .....	19
Figura 2. Arquitectura y anatomía foliar de <i>Acalypha</i> .....	20
Figura 3. Anatomía foliar de <i>Acalypha</i> . .....	24
Figura 4. Cortes transversales de la lámina de <i>Acalypha</i> .....	25
Figura 5. Arquitectura foliar de <i>Ricinus communis</i> .....	27
Figura 6. Arquitectura y anatomía foliar de <i>Ricinus communis</i> .....	28
Figura 7. Anatomía foliar de <i>Ricinus communis</i> .....	31
Figura 8. Hojas aclaradas de <i>Euphorbia</i> .....	34
Figura 9. Tipos de margen y glándulas en <i>Euphorbia</i> .....	35
Figura 10. Venación secundaria mayor y ramificaciones de las vénulas en <i>Euphorbia</i> .....	38
Figura 11. Tipos de terminaciones de las vénulas en <i>Euphorbia</i> .....	39
Figura 12. Epidermis de <i>Euphorbia</i> .....	44
Figura 13. Corte transversal de la lámina de <i>Euphorbia</i> .....	45
Figura 14. Cortes transversales de la epidermis de <i>Euphorbia</i> . .....	46
Figura 15. Laticíferos en <i>Euphorbia</i> .....	47
Figura 16. Sistema vascular de <i>Euphorbia</i> .....	48
Figura 17. Anatomía caulinar de <i>Acalypha mexicana</i> .....	52
Figura 18. Anatomía caulinar de <i>Acalypha</i> .....	53
Figura 19. Anatomía de la peridermis de <i>Ricinus communis</i> .....	56
Figura 20. Madera de <i>Ricinus communis</i> .....	57-58
Figura 21. Cortes transversales del tallo de <i>Euphorbia</i> .....	62

Figura 22. Anatomía de madera de <i>Euphorbia</i> .....	63
Figura 23. Anatomía de la madera caular de <i>Euphorbia</i> .....	64
Figura 24. Cortes transversales de la raíz de <i>Acalypha</i> .....	68
Figura 25. Madera de la raíz de <i>Acalypha</i> .....	69
Figura 26. Anatomía de la raíz de <i>Euphorbia</i> . ....	71
Figura 27. Madera de <i>Euphorbia</i> . ....	72

## Lista de cuadros

Cuadro 1. Listado de las euforbiáceas de la REPSA de acuerdo a distintos autores incluido este trabajo.....	16
Cuadro 2. Especies de euforbiáceas que aparecen en los listados realizados por otros autores, empleando sinonimias.....	17
Cuadro 3. Cuadro comparativo de los caracteres informativos de la arquitectura foliar para distinguir a los géneros de Euphorbiaceae de la REPSA.....	18
Cuadro 4. Cuadro comparativo de los caracteres informativos de la arquitectura foliar en las especies del género <i>Acalypha</i> de la REPSA.....	21
Cuadro 5. Cuadro comparativo de los caracteres anatómico foliares de los géneros de Euphorbiaceae de la REPSA.....	23
Cuadro 6. Resumen de los caracteres informativos de la arquitectura foliar en el género <i>Euphorbia</i> en la REPSA.....	36-37
Cuadro 7. Caracteres informativos de la anatomía foliar en el género <i>Euphorbia</i> en la REPSA.....	42-43
Cuadro 8. Cuadro comparativo de los caracteres de la anatomía caular en los géneros de Euphorbiaceae de la REPSA. ....	54
Cuadro 9. Caracteres informativos de la anatomía caular del género <i>Euphorbia</i> en la REPSA .....	61

## Resumen

Se describe la morfo-anatomía de los órganos vegetativos de las Euphorbiaceae (*Acalypha*, *Ricinus* y *Euphorbia*) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), con el objetivo de reconocer caracteres taxonómicos. Se presentan tres claves de identificación y se señalan posibles adaptaciones al estrés hídrico presente en la REPSA. *Acalypha* tiene hojas enteras, pecíolo con inserción marginal, palmadas con tres venas primarias, hemieucamptódromas o eucamptódromas. *Ricinus* tiene hojas palmatilobadas, peltado excéntricas, con 7-8 venas primarias, craspedódromas. *Euphorbia* tiene hojas enteras, pinnadas o palmadas con tres venas primarias, eucamptódromas, semicraspedódromas o broquidódromas arqueadas. La presencia de drusas y estomas paracíticos permite la diferenciación de *Ricinus* y *Acalypha*, de *Euphorbia* que carece de drusas y los estomas son anisocíticos y anomocíticos. Las células epidérmicas papilosas, la anatomía Kranz, las terminaciones de las vénulas múltiples o con traqueoblastos son atributos que se han considerado adaptaciones al estrés hídrico. La madera caulinar y radical presenta porosidad difusa, vasos arreglados en hileras radiales, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares, presencia de fibrotraqueidas o fibras libriformes y radios paedomórficos. Las diferencias a nivel de especie son principalmente cuantitativas; el tipo de radios paedomórficos y la presencia-ausencia de drusas en el parénquima axial y radial también contribuyen en dicha diferenciación. Se sugiere que los radios paedomórficos en *Acalypha* y *Euphorbia* se deben a su forma de crecimiento como hierbas leñosas, mientras que en *Ricinus* podría estar dada por la adquisición del leño de manera secundaria. Todas las especies al parecer presentan adaptaciones para la eficiencia y seguridad en la conducción por presentar vasos agrupados y altas frecuencias de vasos/mm<sup>2</sup>.

## Abstract

In this study the morphology and anatomy of the vegetative organs of the Euphorbiaceae (*Acalypha*, *Ricinus* and *Euphorbia*) in the Ecological Reserve at Pedregal de San Angel (REPSA) are described with the main purpose of recognizing taxonomic characters. Three keys for identification are provided, one for each organ and the possible adaptations to drought stress present in the REPSA are discussed. *Acalypha* has entire palmate leaves with three primary veins, petioles with marginal insertion, and hemieucamptodromous or eucamptodromous venation pattern. *Ricinus* possesses palmate lobed leaves with 7-8 primary veins, peltate excentrics, and craspedodromous venation pattern. *Euphorbia* has entire, pinnate or palmate leaves, with three primary veins, eucamptodromous, semicraspedodromous, or festooned brochidodromous venation pattern. Druses and paracytic stomata allows to differentiate the genera *Ricinus* and *Acalypha* from *Euphorbia*. *Euphorbia* lacks druses and has anisocytic and anomocytic stomata. The papillate epidermal cells, Kranz anatomy, and the multiple veinlets or the occurrence of tracheoidal cells are attributes that have been considered adaptations to drought stress. The wood in the stem and root is diffuse-porous, with vessels arranged in radial rows or grouped, simple perforation plates, alternate intervessel pits, pits ray-vessel different to the intervessel pits, fibrotracheids or libriform fibers, and paedomorphics rays. The differences at the species level are mainly quantitative, as the well as the type of paedomorphic rays and the presence-absence of druses in the axial and radial parenchyma. Paedomorphic rays in *Acalypha* and *Euphorbia* suggest that they are related to their growth form, woody herbs; while in *Ricinus*, paedomorphic rays may have been acquired secondarily as woody. All species apparently have adaptations for conductive efficiency and safety by present grouping of vessels and high frequencies of vessels/mm<sup>2</sup>.

## Introducción

La familia Euphorbiaceae *sensu stricto* reúne a aquellas dicotiledóneas con hojas alternas, estipuladas, generalmente con látex, cuyas flores son unisexuales, usualmente pequeñas, monoclamídeas, con un disco floral, ovario súpero trilocular, cada lóculo contiene un óvulo, los frutos generalmente son esquizocárpicos capsulares (Martínez *et al.*, 2002). La familia comprende cuatro subfamilias: Cheilosioideae, Acalyphoideae, Crotonoideae y Euphorbioideae (Wurdack y Davis, 2009), con aproximadamente 229 géneros y 8100 especies a nivel mundial. En México se estiman 50 géneros y 826 especies (Martínez *et al.*, 2002). Los géneros más grandes son *Euphorbia* (241 especies), *Croton* (124 spp.), *Acalypha* (108 spp.) y *Jatropha* (48 spp.).

Los integrantes de esta familia tienen importancia económica, medicinal, fitoquímica y ornamental (Steinmann, 2002); se sabe que presentan una gran cantidad de metabolitos útiles contra distintos tipos de cáncer, sida (VIH), antibacteriales, antifúngicos, antidiarreicos, antiinflamatorios y antirreumáticos (Rizk, 1987; Seigler, 1994).

Morfológicamente la familia presenta una amplia variación (Thakur y Patil, 2011), y algunos taxones son difíciles de diagnosticar, dado que presentan plasticidad fenotípica, es decir cambian su apariencia de acuerdo a las condiciones ambientales (Fordyce, 2006). Cuando se presenta esta variación, los taxones se han diagnosticado empleando como fuentes de caracteres la arquitectura foliar, la micromorfología de la superficie (tricomos, ceras epicuticulares) y la anatomía foliar (Müller Argoviensis, 1866; Bernhard, 1966; Sehgal y Paliwal 1974b; Inamdar y Gangadhara, 1977; Dehgan 1982; Rudall, 1987; Oliveira *et al.*, 1988; Webster, 1994a; Hussin *et al.*, 1996; Secco, 1997; Murillo, 2002; Martínez y Espinosa, 2005; Elias *et al.*, 2008; Cervantes *et al.*, 2009).

En otros grupos taxonómicos, además de la hoja, se han explorado los atributos de la anatomía del xilema secundario (madera) y/o la peridermis, mismos que han permitido la distinción de familias, géneros y especies (Richter, 1981; Metcalfe y Chalk, 1983; Trockenbrodt y Parameswarant. 1986; Mennega, 1987; Carlquist, 1989; Hayden y Hayden, 2000; Westra y Koek-Noorman, 2004).

Adicionalmente la anatomía de la madera y de la peridermis se ha correlacionado con factores ambientales, con el fin de establecer hipótesis sobre la adaptación y evolución de las plantas (Fahn *et al.*, 1986; Baas *et al.*, 2004; Olson, 2005). Tales hipótesis se han planteado al analizar a todos los componentes leñosos de distintas floras (Carlquist, 1977; Carlquist y Hoekman, 1985; Fahn *et al.*, 1986; Baas y Scshweingruber, 1987; Lindorf, 1994; León, 2005) o bien estudiando un taxón en un hábitat particular (Carlquist, 1998).

Por lo anterior resulta útil estudiar a los integrantes de la familia Euphorbiaceae dentro de una comunidad vegetal, en particular en el matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), con la finalidad de encontrar caracteres que puedan correlacionarse con el estrés hídrico de este ambiente (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1989; Castillo-Argüero *et al.*, 2004; Morales, 2005), además de caracterizar morfo-anatómicamente a sus elementos, lo cual puede ser útil para otros estudios como son la identificación de material sin estructuras reproductivas, entendimiento y ubicación taxonómica de material fosilífero, entre otros.

## **Objetivos**

El objetivo de esta investigación fue describir la arquitectura y anatomía foliar, así como la anatomía del tallo y la raíz de las Euphorbiaceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) con la finalidad de encontrar caracteres que permitieran el reconocimiento de los taxones y generar claves de identificación empleando las características morfo-anatómicas.

Aunado a ello, se plantearon dos preguntas adicionales:

a) ¿La anatomía de los órganos vegetativos (raíz, tallo y hoja) mostrarán alguna adaptación al estrés hídrico de la REPSA?,

b) ¿la madera de euforbiáceas con hábito herbáceo tendrá alguna característica paedomórfica, como se ha reportado para algunas euforbias y angiospermas leñosas no arbóreas?

## **Antecedentes**

### **Morfología y anatomía foliar**

La búsqueda de caracteres que permitan la distinción entre taxones es una de las tareas del taxónomo (Llorente, 1990). En botánica, se han empleado atributos morfológicos y reproductivos para estos fines. La mayoría de las clasificaciones emplean caracteres florales, sin embargo la hoja es un órgano que presenta una infinidad de datos con valor taxonómico que pueden ser observados y medidos. Por ejemplo, el uso de la arquitectura foliar que incluye la forma de la hoja, la relación largo/ancho de la lámina, los ángulos de la base y el ápice de la lámina, el patrón de venación, la configuración del margen y la posición de las glándulas sobre la lámina, son útiles para poder reconocer familias, géneros y especies de dicotiledóneas (Hickey, 1973; Roth, 1996; Hickey *et al.*, 1999; Roth-Nebelsick *et al.*, 2001).

Los caracteres taxonómicos que han permitido la distinción entre familias de dicotiledóneas son: el tipo de hoja, la configuración de los tres primeros órdenes de venación y el margen (Hickey y Wolfe, 1975). Mientras que el patrón de la venación secundaria, el número de venas terciarias, el desarrollo, el arreglo y la forma de las aréolas representan a los caracteres más útiles para separar secciones o especies (Sehgal y Paliwal, 1974a; Mantese y Deman, 1992; Roth, 1996; Murillo, 2001; Martínez-Cabrera *et al.*, 2003; Cervantes *et al.*, 2009; Pacheco-Trejo *et al.*, 2009).

A pesar de la importancia de los estudios de la arquitectura foliar como herramienta para delimitar taxones, en las Euphorbiaceae son pocos los grupos taxonómicos investigados bajo esta disciplina. Sehgal y Paliwal (1974a) trabajaron 150 especies de *Euphorbia* agrupándolas en tres grandes conjuntos de acuerdo al número de venas

primarias (uni, bi, trinervadas) además, apuntan que las especies xerofíticas se caracterizan por presentar traqueoblastos en las vénulas.

Roth (1996) trabajó varios géneros tropicales y encontró que la forma de las aréolas y sus ramificaciones son útiles para reconocer a las especies de Euphorbiaceae, además construyó una clave de identificación con las características de la venación. Secco (1997) divide a las especies Neotropicales de *Alchornea* en tres grupos, de acuerdo al patrón de venación. Murillo (2001) indica que los tipos de aréolas permiten separar las secciones de la subtribu *Conceveibinae*, además las características de la venación le permitieron re-circunscribir dos géneros dentro de *Conceveiba*. Cervantes *et al.* (2009) trabajaron varios géneros de la subfamilia *Acalyphoideae*, principalmente *Bernardia*. Con la arquitectura foliar corroboraron la clasificación infragénérica del género, los caracteres que utilizaron fueron patrón de venación, arreglo de venas secundarias y terciarias, presencia o ausencia de venas agróficas, entre otros. Mientras que Lee *et al.* (2010) utilizando la arquitectura foliar y rasgos de la epidermis describen un nuevo género fósil de la subfamilia *Acalyphoideae*.

La anatomía foliar también ha permitido el reconocimiento de familias, tribus, géneros y especies en diferentes grupos taxonómicos (Wilkinson, 1979; Andrés-Hernández y Terrazas, 2006; Lu *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2010). Algunos de los caracteres que se han empleado con estos fines son: el tipo de estomas, tipo de tricomas y su distribución en ambas caras de la lámina, la forma de las paredes celulares de las células epidérmicas vistas en sección paradermal, número de capas de los parénquimas del mesofilo, material ergástico almacenado y su distribución en el mesofilo, número de elementos traqueales en los haces vasculares, rasgos de la vaina, forma del sistema vascular en el pecíolo (Andrés-Hernández y Terrazas, 2006; Lu *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2010).

## **Crecimiento secundario y paedomorfosis en el xilema secundario**

La mayoría de los estudios sobre el crecimiento secundario en las euforbiáceas hacen referencia a la anatomía de la madera del tallo de árboles y arbustos (Mennega, 1987, 2005; Hayden y Hayden, 2000; Westra y Koek-Noorman, 2004) o bien a la peridermis y al floema secundario en especies con importancia económica (Ramón *et al.*, 2009). Los estudios en la raíz se han realizado para algunos géneros (Metcalf y Chalk, 1983; Raju, 1985; Galeş y Toma, 2006, 2007). Respecto a la utilidad taxonómica de los caracteres de la madera en las euforbiáceas Mennega (1987, 2005) tras analizar a los integrantes de las Euphorbiaceae *sensu lato*, concluye que las subfamilias uniovuladas deberían de conformar exclusivamente a la familia, dado que comparten mayor cantidad de caracteres que las maderas de las subfamilias biovuladas. Esta conclusión también fue apoyada por Hayden y Hayden (2000), así como por Westra y Koek-Noorman (2004). Lo anterior ha sido corroborado con estudios filogenéticos empleando datos moleculares (Soltis *et al.*, 2000, 2011; Wurdack *et al.*, 2005).

Por otra parte, en las angiospermas se ha propuesto la existencia de maderas paedomórficas como respuesta a la forma de crecimiento, al ambiente y evolución del grupo taxonómico (Carlquist, 2009). Esto se ha reportado en árboles arborescentes, hierbas leñosas, así como en taxones que contienen representantes herbáceos y leñosos. En este último caso se ha estudiado si la adquisición del leño se dio a partir de ancestros herbáceos o no (Carlquist, 1962, 1988, 2009; Lens *et al.*, 2009). La madera paedomórfica se caracteriza por presentar atributos del xilema primario como son: decremento de la longitud de los elementos de vaso desde la médula hacia el cámbium vascular, presencia de punteaduras intervasculares escalariformes y ausencia de radios (Carlquist, 1962, 1988, 2009; Lens *et al.*, 2009), pero si los radios se presentan, éstos están formados

principalmente por células erectas (Carlquist, 2009). En especies secundariamente leñosas se han encontrado radios multiseriados formados principalmente por células erectas y/o cuadradas (Carlquist, 1969).

## Material y método

**Área de estudio.** La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) está ubicada en la delegación Coyoacán, al suroeste del Distrito Federal, dentro del campus central de la Universidad Nacional Autónoma de México. Sus coordenadas extremas son 19° 18' 31'' - 19° 19' 20'' N, 99° 10' 20'' - 99° 11' 52'' O, se encuentra a una altitud entre 2200 a 2277 m.s.n.m. (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Esta reserva protege una porción remanente del matorral xerófilo que se desarrolló sobre el derrame del volcán Xitle aproximadamente entre 1670 a 2500 años (Siebe, 2000). Cuenta con 237 ha divididas en tres zonas núcleo y 13 zonas de amortiguamiento (De la Fuente, 2005). Tiene una influencia benéfica sobre las condiciones ambientales de una porción considerable del sur de la ciudad, tanto en lo que se refiere a la captación de agua y a la recarga de acuíferos como a la calidad del aire, adquiriendo cada vez mayor relevancia dado el deterioro progresivo de las condiciones ecológicas del Valle de México (De la Fuente, 2005).

El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano Cb (w1) (w) (García, 1988). La temperatura media anual oscila de 14 a 15.6° C, con una precipitación media anual de 835 mm (Barradas *et al.*, 1999). En el área predomina la roca madre expuesta, en algunas porciones, principalmente grietas y depresiones se ha formado una capa delgada de suelo (Santibáñez-Andrade, 2005). En cuanto a vegetación predominan las hierbas con algunos elementos arbustivos, formando un matorral xerófilo con dominancia de arbustos de la especie *Pittocaulon praecox* (Hortelano-Moncada *et al.*, 2009).

Aunque este tipo de vegetación se presenta en las regiones áridas y semiáridas de México (Rzedowski, 1978), en el Pedregal de San Ángel se desarrolló por las características del sustrato, la ausencia de suelo, así como por la altitud, favoreciendo el

desarrollo de plantas con adaptaciones a estrés hídrico (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1989; Castillo-Argüero *et al.*, 2004; Morales, 2005).

**Listado florístico.** Se elaboró un listado actualizado de las Euphorbiaceae de la REPSA con base en la consulta de bases de datos bibliográficas y curatoriales. Con esta información se revisaron y solicitaron en préstamo los ejemplares de las colecciones: Herbario Nacional de México, Instituto de Biología, UNAM (MEXU), Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME) y el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB). Posteriormente se creó una base de datos en Acces y se planearon los recorridos en la REPSA para la recolecta de material vegetal, mientras que con la información bibliográfica se generó una base de datos utilizando Mendeley.

**Recolecta:** Los recorridos en la reserva se llevaron a cabo a finales del 2009 y durante el año 2010. Para las herbáceas perennes se recolectaron tres individuos completos por especie, a cada uno se le separó el primer entrenudo de la base del tallo principal, la raíz y cinco hojas maduras; para *Ricinus communis* (arbusto) se muestrearon tres individuos, el xilema secundario se colectó utilizando un serrote en la base del tronco, aproximadamente a 10 cm del suelo. Para cada individuo fueron retiradas cinco hojas maduras y tres hojas de seis centímetros de diámetro. Todas las muestras se fijaron en FAA (formol, alcohol, agua; Johansen, 1940), durante 24 horas.

Posteriormente, para cada individuo colectado, se elaboró un ejemplar herborizado siguiendo los procedimientos convencionales de Lot y Chiang (1986), los cuales serán depositados y catalogados en el Herbario Nacional de México (MEXU), algunos duplicados

se depositarán en el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) y en el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB).

**Arquitectura foliar.** Para la arquitectura foliar se empleó una modificación de la técnica de diafanización de Dilcher (1974), misma que consistió en enjuagar con agua corriente una hoja fijada en FAA (tres individuos por especie), la cual se colocó en una caja de Petri con hidróxido de sodio al 20%, hasta que la muestra perdió su color (el tiempo varió desde dos horas en hojas menores a seis centímetros de longitud y hasta un mes en hojas mayores a diez cm de longitud); después se lavó con agua corriente por 24 horas e inmediatamente se colocó en cloro comercial al 30% hasta que la muestra se tornó blanquecina, a continuación se lavó con agua corriente hasta eliminar el olor a cloro. Posteriormente se colocó una solución aclaradora BB1/4 modificada (Martínez-Cabrera *et al.*, 2003), en la cual la muestra permaneció hasta que únicamente las venas fueron visibles. Después, cada muestra se deshidrató, utilizando ciclos de 24 horas en alcohol 50%, 70% y 96%, respectivamente. Se procedió a teñir con safranina alcohólica al 5%, durante 24 horas y en seguida se lavó el excedente con alcohol al 96% y 100%. Finalmente fueron colocadas en xilol por 24 horas y montadas en un portaobjetos con resina sintética.

**Anatomía foliar.** Para cada especie se tomó una hoja fijada en FAA por individuo, la cual se lavó con agua corriente por 24 horas. Posteriormente secciones de la parte media de la hoja se colocaron en canastillas para iniciar la deshidratación en un cambiador automático Leica modelo TP1020, con una batería de alcohol terbutílico (TBA, 10% - 100%), con inmersiones cada tres horas en cada concentración, finalizando con dos cambios de parafina Leica (punto de fusión 56-58 °C). Una vez incluidas las muestras, se

procedió a hacer los cortes transversales y paradermales de 10-14  $\mu\text{m}$  de grosor, utilizando un micrótopo rotatorio Leica modelo RM2125. Los cortes se adhirieron con adhesivo de Haupt, posteriormente se tiñeron con safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y se montaron con resina sintética.

**Anatomía caulinar.** Las muestras de *Ricinus communis* fijadas en FAA, se lavaron con agua corriente para almacenarlas en GAA (glicerina, alcohol, agua) hasta su corte; mismo que se llevó a cabo con un micrótopo de deslizamiento Leica modelo SM2000R, los cortes variaron entre 20-25  $\mu\text{m}$  de espesor, se obtuvieron en los planos transversal, tangencial y radial; posteriormente se tiñeron con safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y se montaron con resina sintética. Los tallos de hierbas se procesaron con la microtecnia de inclusión en parafina descrita anteriormente, los cortes se elaboraron en los planos transversal, tangencial y radial, entre 20-25  $\mu\text{m}$  de espesor.

**Observación de muestras y cuantificaciones.** Todas las muestras fueron observadas y medidas con el analizador de imágenes Image-Pro Plus, versión 6.1 (Media Cybernetics, 2006), mediante un microscopio compuesto Olympus BX51, el cual tenía integrada una cámara Evolution<sup>TM</sup> LC Kit 5.0. Además las muestras de arquitectura foliar fueron revisadas con un microscopio estereoscópico Olympus SZ61, mismo que tenía integrada una cámara Infinity<sup>TM</sup> 1 Digital Kit version 6.2.

Para calcular la densidad de vasos/ $\text{mm}^2$  para cada muestra, se contaron todos los vasos de 25 campos vistos a 40x; mientras que para obtener los diámetros tangenciales y grosores de paredes celulares en los cortes transversales se midieron 25 células por cada tipo celular, en campos vistos a 40X; para los diámetros de las punteaduras intervasculares,

radio-vaso y de las fibras se midieron 25 punteaduras por cada tipo celular en los cortes radiales vistos a 40X ó 100X. Lo anterior se realizó siguiendo lo recomendado por IAWA Committe (1989).

**Descripciones:** Para describir la arquitectura foliar se empleó la terminología de Hickey (1973) y Ellis *et al.* (2009); para los tipos de estomas la de Dilcher (1974) y Wilkinson (1979); para las formas de las paredes de las células epidérmicas se usó la de Wilkinson (1979); mientras que para describir la anatomía de la madera se empleó la terminología del IAWA Committee (1989) y para los radios la de Carlquist (2009).

## Resultados

**Listado florístico.** Se encontraron 11 especies de la familia Euphorbiaceae en la REPSA (Cuadro 1), las cuales pertenecen a los géneros *Acalypha* (2 especies), *Euphorbia* (8 spp.) y *Ricinus* (1 spp.). Dos especies son nuevos registros para la reserva (*Euphorbia lacera* y *E. peplus*); por otra parte *E. peplus* y *Ricinus communis* son taxones introducidos en México.

La revisión y comparación de otros trabajos florísticos en la REPSA o realizados antes de su creación, arrojan un total de 23 especies de euforbiáceas (Cuadro 1); sin embargo, el registro de las especies en los trabajos es variable, solamente cuatro especies se encuentran en todos los trabajos, incluido el presente (*A. phleoides*, *E. dentata*, *E. macropus* y *E. prostrata*). Cabe señalar que no necesariamente aparecen con este nombre, pues los autores las registraron usando una sinonimia de estas especies (Cuadro 2).

Las especies con mayor distribución en la REPSA son *Acalypha mexicana*, *Euphorbia dentata*, *E. macropus*, *E. peplus* y *Ricinus communis*; el resto se encuentra con menor frecuencia y en ocasiones restringidas a alguna de las áreas de amortiguamiento y/o las zonas núcleo.

**Cuadro 1. Listado de las euforbiáceas de la REPSA de acuerdo a distintos autores incluido este trabajo.**

Especie	Rzedowski (1954)	Álvarez <i>et al.</i> (1989)	Valiente-Banuet y De Luna (1990)	Castillo-Argüero <i>et al.</i> (2004, 2007)	Este trabajo (2010)
<i>Acalypha mexicana</i> Müll.Arg.			*	*	*
<i>A. monostachya</i> Cav.	*	*			
<i>A. phleoides</i> Cav.	*	*	*	*	*
<i>Croton reflexifolius</i> Kunth	*	*			
<i>Euphorbia adenoptera</i> Bertol.	*	*	*		
<i>E. anychioides</i> Boiss.				*	*
<i>E. dentata</i> Michx.	*	*	*	*	*
<i>E. furcillata</i> Kunth	*	*	*		
<i>E. graminea</i> Jacq.	*	*	*	∅	
<i>E. hirta</i> L.				*	*
<i>E. indivisa</i> (Engelm.) Tidestr.				*	
<i>E. lacera</i> Boiss.					*
<i>E. macropus</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	*	*	*	*	*
<i>E. mendezii</i> Boiss.	*	*	*		
<i>E. nutans</i> Lag.	*	*		*	*
<i>E. peplus</i> L.					*
<i>E. potosina</i> Fernald				*	
<i>E. prostrata</i> Aiton	*	*	*	*	*
<i>E. radians</i> Benth	*				
<i>E. serpyllifolia</i> Pers.				*	
<i>E. subreniformis</i> S. Watson	*	*			
<i>Ricinus communis</i> L.			*	*	*
<i>Tragia nepetifolia</i> Cav	*				
TOTAL 23 especies	14 especies	12 especies	10 especies	12 especies	11 especies

\* = Presencia ∅ mal determinada

**Cuadro 2. Especies de euforbiáceas que aparecen en los listados realizados por otros autores, empleando sinonimias.**

Nombre válido	Sinónimo
<i>Acalypha mexicana</i> Müll.Arg.	<i>A. indica</i> var. <i>mexicana</i> (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm.
<i>A. monostachya</i> Cav.	<i>A. hederacea</i> Torr.
<i>A. phleoides</i> Cav.	<i>A. lindheimeri</i> Müll. Arg.
<i>Euphorbia furcillata</i> Kunth	<i>E. campestris</i> Cham. et Schltldl.
<i>E. macropus</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	<i>E. biformis</i> S. Watson
<i>E. nutans</i> Lag.	<i>E. preslii</i> Guss.

### Morfología y anatomía foliar

**Arquitectura foliar de *Acalypha* (Cuadro 3, 4).** Hojas simples, alternas, monomórficas. **Pecíolo** presente, con unión marginal a la lámina (Figura 1a-b.). **Lámina** elíptica u ovada, simétrica en la base y en la parte media, no lobada (Figura 1a-b). **Margen** dentado, crenado con borde sinuoso (Figura 1a-b). **Ápice** convexo a redondeado con un ángulo obtuso de 111 a 130°, o ligeramente acuminado, con ángulo agudo de 48°, sin ningún rasgo terminal (Figura 1a-b). **Base** redondeada a convexa (*A. mexicana*) o cordada (*A. phleoides*), su ángulo es obtuso de 114 a 122° o reflexo de 219° (Figura 1b). **Superficie** pubescente (Figura 1a-b). **Glándulas** superficiales presentes, laminares, rara vez marginales o ausentes (Figura 1c). **Venas primarias** palmadas actinódromas basales, con tres venas (Figura 1a-b); venas agróficas presentes y simples. **Venas secundarias mayores** hemieucamptódromas o eucamptódromas, el espacio entre ellas se incrementa abruptamente de manera proximal, su ángulo es uniforme; su unión con la vena primaria es excurrente (Figura 1a-b). Curso de las **venas secundarias menores** simple broquidódroma (Figura 1d). **Venas terciarias intercostales** opuestas, percurrentes, sinuosas, obtusas, su

ángulo se incrementa proximal o exmedialmente (Figura 2a). **Terciarias epimedias** opuestas, percurrentes, su curso proximal es perpendicular u obtuso a la vena media, mientras que el curso distal es paralelo a las terciarias intercostales (Figura 2a). **Venas terciarias exteriores** forman arcos. **Venas cuaternarias** reticuladas irregulares o alternas percurrentes, aréolas bien desarrolladas (Figura 2b, c), las vénulas son simples, una vez ramificadas. **Dientes** espaciados irregularmente, con un orden de dientes, seis a ocho dientes por centímetro, sinus angular, flanco distal recto a convexo, flanco proximal convexo, ápice del diente simple, sin ninguna estructura.

**Cuadro 3. Cuadro comparativo de los caracteres informativos de la arquitectura foliar para distinguir a los géneros de Euphorbiaceae de la REPSA. += Presente, -= Ausente**

Caracteres	Género		
	<i>Acalypha</i>	<i>Ricinus</i>	<i>Euphorbia</i>
Glándulas peciolares	-	+	-
Unión del pecíolo con la lámina	Marginal	Peltada	Marginal
Rasgo terminal del ápice foliar	Ninguno	Glandular	Ninguno
Número de venas primarias	3	7-8	1,3
Venas secundarias mayores	Hemieucamptódromas o eucamptódromas	Craspedódromas	Eucamptódromas o semicraspedódromas o broquidódromas festunoide
Venas secundarias interiores	-	+	-
Vénulas	Una vez ramificadas	Una a dos veces ramificadas	Con dos o más ramificaciones
Número de ordenes de dientes	1	2-3	1,2

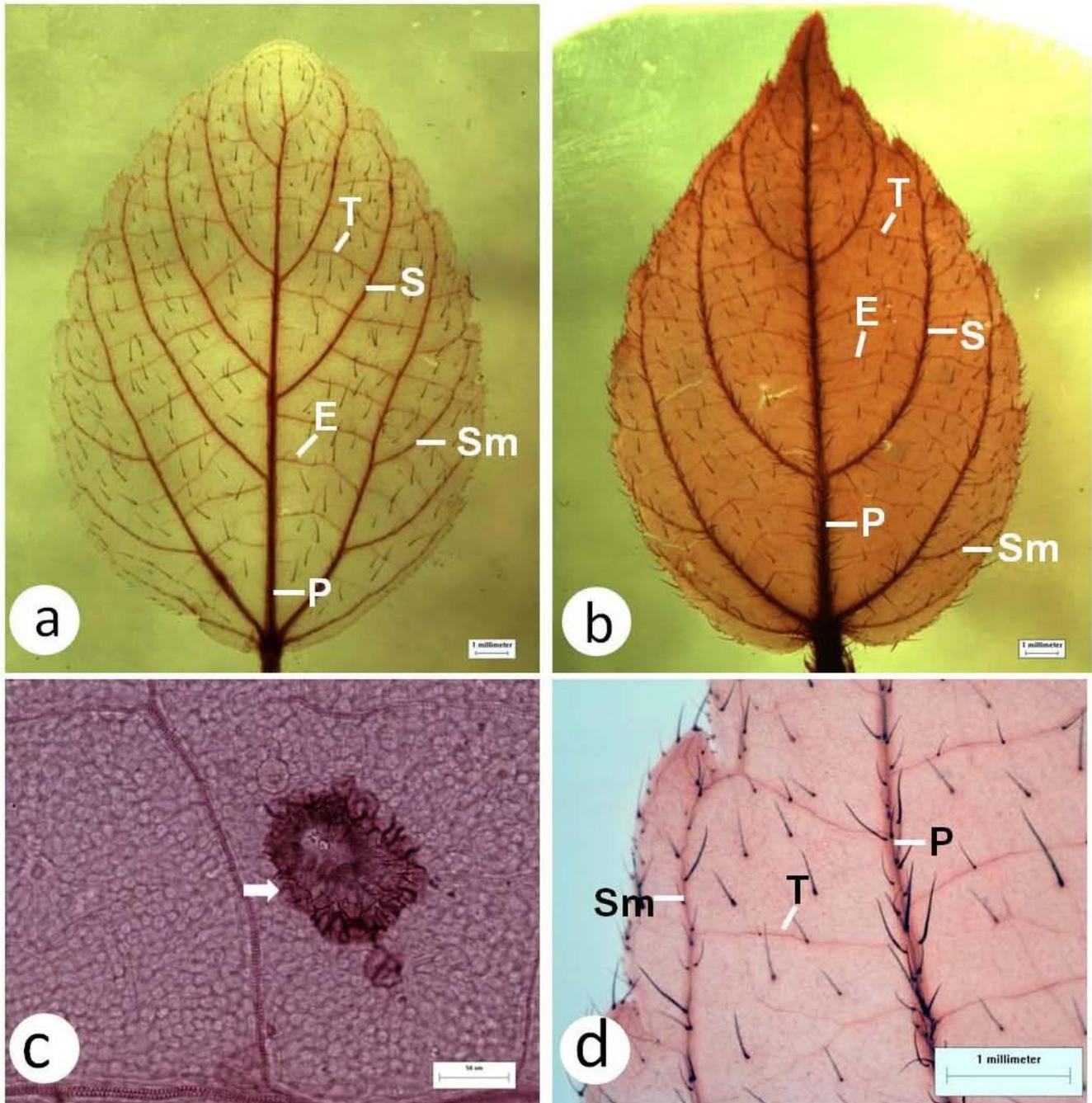


Figura 1. Arquitectura foliar de *Acalypha*. **a.** *A. mexicana*, hoja aclarada. **b-d.** *A. phleoides*. **b.** Hoja aclarada. **c.** Glándula laminar. **d.** Venas secundarias menores. Niveles de venación: P=primaria, S=secundaria, Sm=secundaria menor, T=terciaria opuesta percurrente, E= terciaria epimedia.

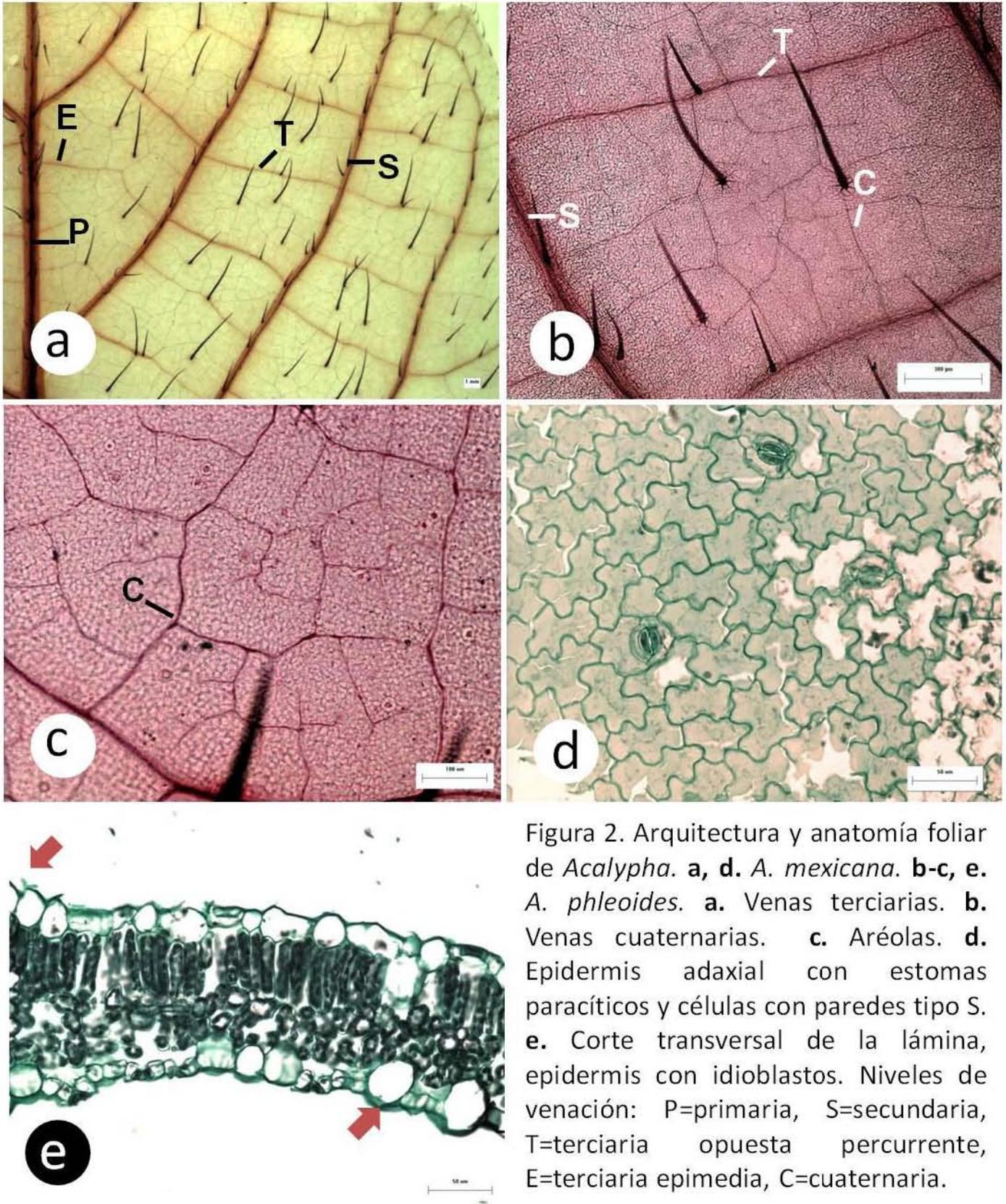


Figura 2. Arquitectura y anatomía foliar de *Acalypha*. **a, d.** *A. mexicana*. **b-c, e.** *A. phleoides*. **a.** Venas terciarias. **b.** Venas cuaternarias. **c.** Aréolas. **d.** Epidermis adaxial con estomas paracíticos y células con paredes tipo S. **e.** Corte transversal de la lámina, epidermis con idioblastos. Niveles de venación: P=primaria, S=secundaria, T=terciaria opuesta percurrente, E=terciaria epimedia, C=cuaternaria.

**Cuadro 4. Cuadro comparativo de los caracteres informativos de la arquitectura foliar en las especies del género *Acalypha* de la REPSA.**

Carácter	<i>Acalypha mexicana</i> Müll.Arg.	<i>A. phleoides</i> Cav.
Forma de la lámina	Elíptica	Ovada
Tipo de margen	Crenado	Dentado con borde sinuoso
Forma de la base foliar	Redondeada	Cordada
Ángulo de la base foliar	Obtuso	Reflexo
Distribución de las glándulas foliares	Laminares, rara vez marginales	Laminares o ausentes
Venas secundarias mayores	Hemieucamptódromas o eucamptódromas	Eucamptódromas
Ángulo de las venas secundarias	Uniforme	Ligeramente incrementado

**Anatomía de la lámina foliar de *Acalypha* (Cuadro 5).** Cutícula adaxial y abaxial lisa, de 0.65 y 0.67  $\mu\text{m}$  de grosor, respectivamente. **Epidermis adaxial**, en vista superficial, con células de forma tetragonal-alargada, con paredes anticlinales onduladas tipo S (Figura 2d) o rectas; estas últimas asociadas a la zona de las venas. En corte transversal, es simple, de forma cuadrada o rectangular, con algunos idioblastos (Figura 2e); las epidérmicas miden de 26.1  $\mu\text{m}$  de alto por 27  $\mu\text{m}$  de ancho, el grosor de la pared periclinal externa varía de 1.52  $\mu\text{m}$ . Estomas paracíticos, rara vez anisocíticos (Figura 2d), su longitud de 23.38  $\mu\text{m}$ , en corte transversal se encuentran por arriba de las células epidérmicas o a su nivel (Figura 3a). Tricomas simples y multicelulares. **Epidermis abaxial** en vista superficial, con células de forma tetragonal-alargada, con paredes anticlinales onduladas tipo U o tetragonal-alargada y poligonal-isodiamétrica, con paredes anticlinales rectas a ligeramente onduladas (Figura 3b-c). En corte transversal es simple, presenta idioblastos; las epidérmicas miden 26.9  $\mu\text{m}$  de alto, por 28.95  $\mu\text{m}$  de ancho (Figura 2e), con un grosor de 1.89  $\mu\text{m}$  en la pared periclinal externa. Estomas paracíticos (Figura 3b-c), de 23.1  $\mu\text{m}$  de

longitud y en corte transversal están casi por debajo de las células epidérmicas (Figura 3d). Tricomas simples y multicelulares. **Mesofilo** bifacial, presenta de 1-2 capas de parénquima en empalizada, de 43  $\mu\text{m}$  de espesor. Parénquima esponjoso de 2-4 capas, de 34  $\mu\text{m}$  de espesor (Figura 2e). Con laticíferos y drusas. El diámetro de los cristales es de 41.6  $\mu\text{m}$ ; en *A. mexicana* se encuentran en un litocisto que generalmente no excede el área del parénquima en empalizada (Figura 3e), mientras que en *A. phleoides* se presentan en un litocisto que ocupa toda el área del mesofilo (Figura 4a).

**Haces vasculares** colaterales, los más pequeños tienen una vaina parenquimatosa, formada por 4-6 células. El tejido vascular está conformado por 2-6 elementos traqueales, el floema es escaso, no hay esclerénquima asociado ni canales (Figura 4b). Las venas menores, anatómicamente son similares a la vena media, se caracterizan por tener menor número de capas de tejidos del mesofilo (Figura 4c). El haz vascular presenta una vaina parenquimatosa, el xilema está formado de 3-4 hileras radiales, con nueve elementos traqueales cada una, las hileras están separadas por parénquima. El floema en su composición es igual al de la vena media (Figura 4c).

**Vena media.** Cutícula lisa o ligeramente estriada en ambas caras. Epidermis adaxial y abaxial similares a las de la lámina; sin embargo, sus paredes son más gruesas, con tricomas multicelulares y sin estomas. El mesofilo de la cara adaxial presenta 1-5 capas de colénquima; seguidas hacia el interior por 1-2 capas de parénquima en empalizada y de 1-2 capas de parénquima (Figura 4d). En la cara abaxial hipodérmicamente se presentan 1-2 capas de colénquima, encima del cual se presentan de 2-7 capas de parénquima, con laticíferos. El haz vascular tiene forma de un arco simple abierto (Figura 4d). El xilema se dispone en hileras radiales cuyo número varía entre 7-12, con 17-31 elementos traqueales,

cada hilera está separada por parénquima. El floema está integrado por tubos cribosos con una o dos células acompañantes, además presenta parénquima.

**Cuadro 5. Cuadro comparativo de los caracteres anatómico foliares de los géneros de Euphorbiaceae de la REPSA.**  
+ = Presente; - = Ausente

Caracteres/ Géneros	<i>Acalypha</i>	<i>Ricinus</i>	<i>Euphorbia</i>
<b>Epidermis adaxial</b>			
Forma de las células epidérmicas en corte paradermal	Tetragonal-alargada	Tetragonal alargadas e isodiamétricas	Tetragonal alargadas e isodiamétricas, poligonal alargadas e isodiamétricas
Epidermis con idioblastos	+	-	-
Tipo de estomas	Paracíticos	Paracíticos	-, anomocíticos, anisocíticos
Tricomas	+	-	+
<b>Epidermis abaxial</b>			
Forma de las células epidérmicas en corte paradermal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal	Tetragonal y poligonal
Tipo de estomas	Paracíticos	Paracíticos	Anomocíticos anisocíticos
<b>Mesofilo</b>			
Presencia de cristales	+	+	-
<b>Haces vasculares menores</b>			
Tipo de haces vasculares	C <sub>3</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>3</sub> , Kranz
Número de células parenquimatosas de la vaina	4-6	6-11	5-9
Número de elementos traqueales	2-6	1-4	3-8
<b>Vena media</b>			
Número de haces vasculares	1	2-4	1
Número de hileras radiales de xilema	7-9	4-10	3-6

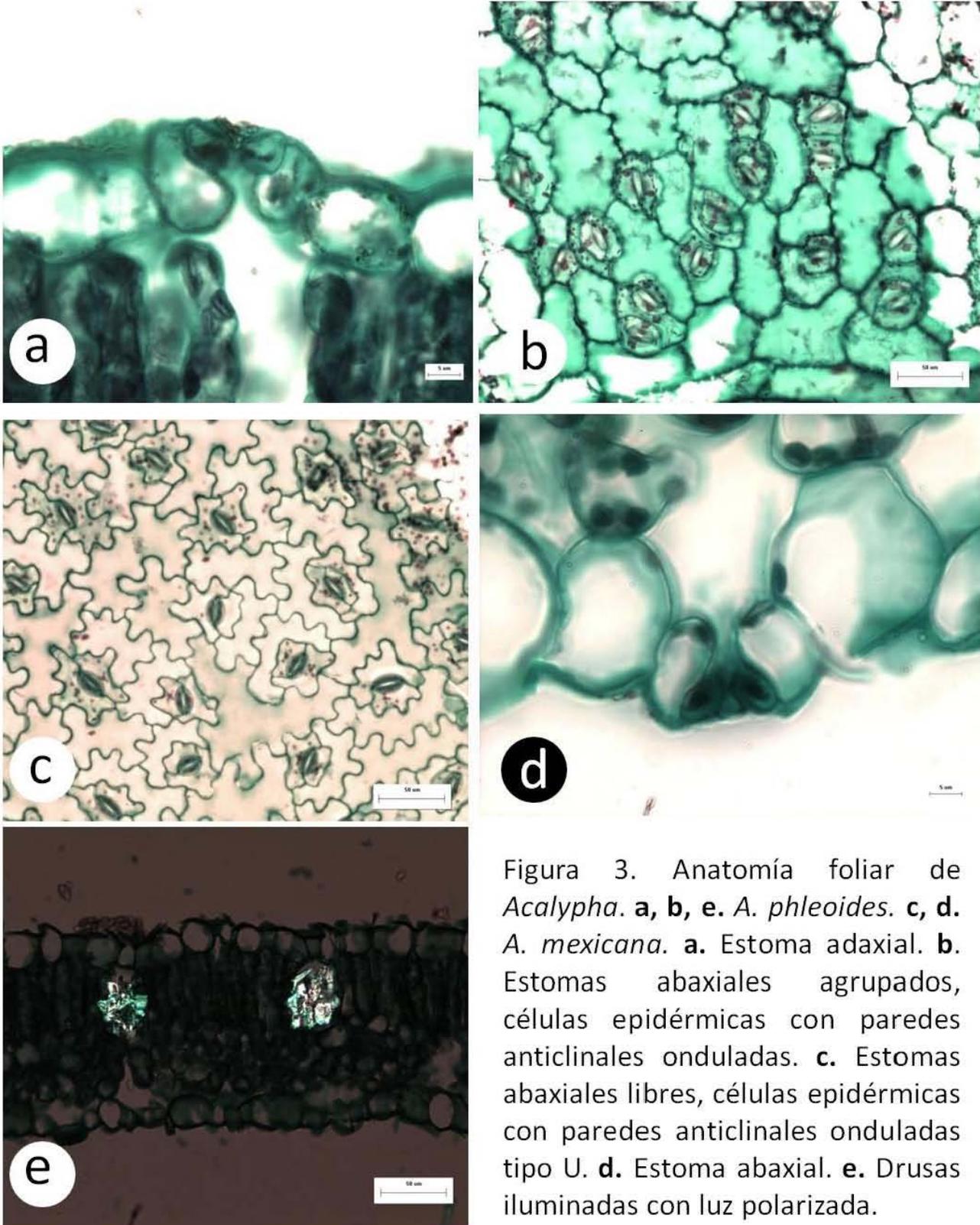


Figura 3. Anatomía foliar de *Acalypha*. **a, b, e.** *A. phleoides*. **c, d.** *A. mexicana*. **a.** Estoma adaxial. **b.** Estomas abaxiales agrupados, células epidérmicas con paredes anticlinales onduladas. **c.** Estomas abaxiales libres, células epidérmicas con paredes anticlinales onduladas tipo U. **d.** Estoma abaxial. **e.** Drusas iluminadas con luz polarizada.

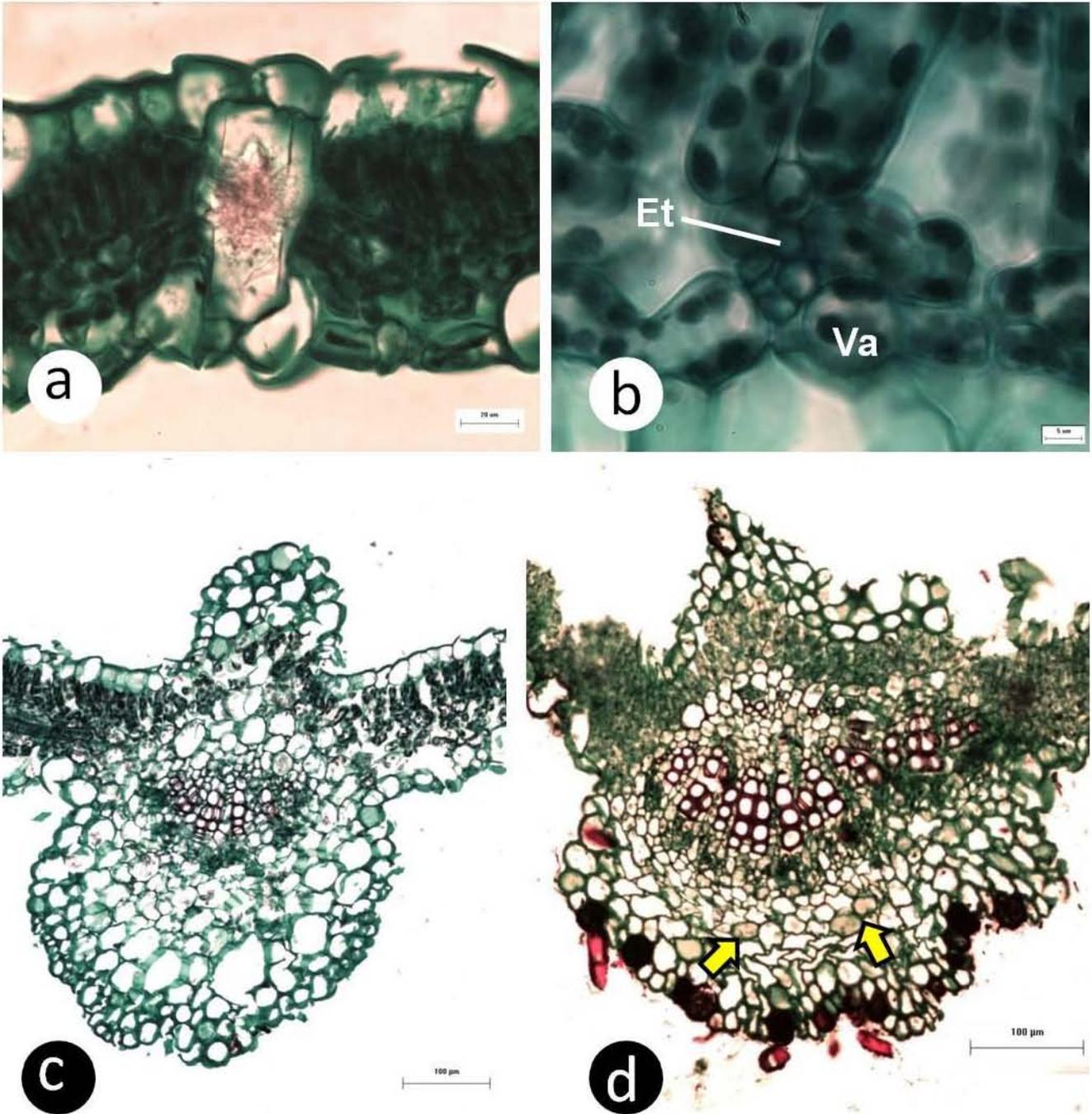


Figura 4. Cortes transversales de la lámina de *Acalypha*. **a-b.** *A. mexicana*. **c-d.** *A. phleoides*. **a.** Drusa iluminada con luz polarizada. **b.** Haz vascular "menor". **c.** Vena menor. **d.** Vena media. La flecha señala un laticífero

**Arquitectura foliar de *Ricinus* (Cuadro 3).** Hojas simples, helicoidales, monomórficas. **Pecíolo** presente con glándulas basales y acropetiolares. **Lámina** palmatilobada, peltada excéntrica, cada sección ovado-oblonga a lanceolada (Figura 5a). **Margen** dentado, serrado. **Ápice** agudo a acuminado, con una glándula. **Base** peltada, ángulo circular. **Superficie** glabra. **Glándulas** superficiales presentes, laminares y marginales asociadas a los dientes (Figura 5b, c). **Venas primarias** palmadas, actinódromas basales, con siete a ocho venas basales (Figura 5d). **Venas secundarias mayores** craspedódromas (Figura 5e), el espacio entre ellas es regular, su ángulo está ligeramente incrementado proximalmente, su unión con la vena primaria es excurrente. **Venas secundarias interiores** presentes (Figura 5d). **Venas intersecundarias** presentes, su curso proximal, paralelo a las secundarias mayores, su longitud es menor al 50% de la longitud de las secundarias adyacentes, su curso distal es reticulado, se presentan menos de una por área intercostal. **Venas terciarias** opuestas percurrentes, sinuosas, obtusas a la vena media, su ángulo se incrementa exmedialmente (Figura 5f). **Venas terciarias epimedias** opuestas percurrentes, su curso proximal es perpendicular a la vena media, mientras que el curso distal es paralelo a las terciarias intercostales (Figura 6a). El curso de las **terciarias exteriores** es arqueado y terminan en el margen. **Venas cuaternarias** alternas percurrentes. **Venas de quinto orden** reticuladas, aréolas bien desarrolladas, las vénulas dos o más veces ramificadas (Figura 6b). **Venación última marginal** forma arcos. Los **dientes** se encuentran espaciados irregularmente, hay dos a tres órdenes de dientes, sinus angular, ambos lados del diente son convexos, vena principal presente, cuya terminación es marginal, el curso de la vena accesoria está formando arcos, en algunas el ápice del diente es esferulado (Figura 5b).

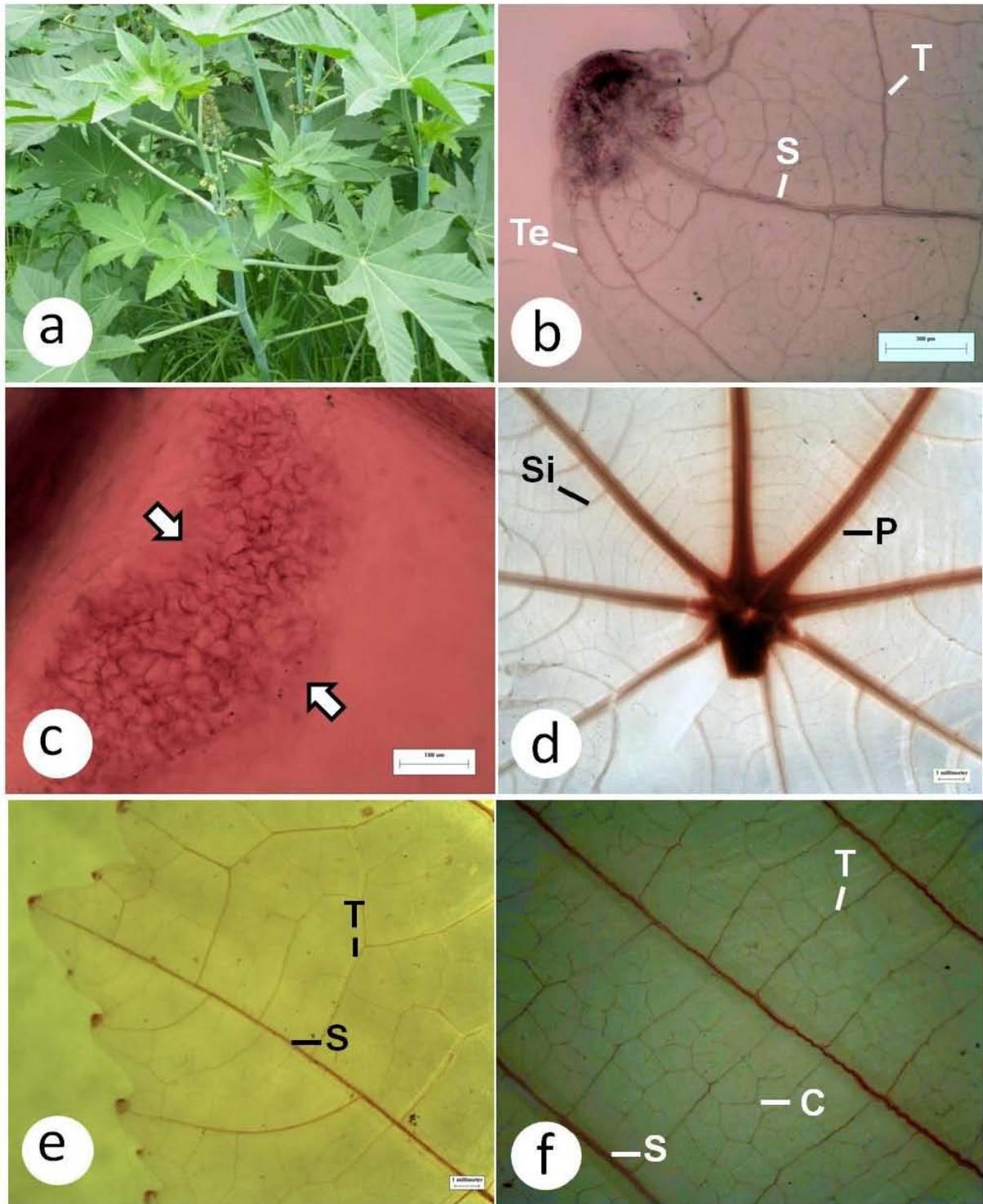


Figura 5. Arquitectura foliar de *Ricinus communis*. **a.** Hojas. **b.** Diente glandular. **c.** Glándula laminar. **d.** Venas primarias y secundarias interiores. **e.** Venas secundarias craspedódromas. **f.** Terciarias opuestas percurrentes. Niveles de venación: P=primaria, S=secundaria, Si=secundaria interior, T=terciaria opuesta percurrente, Te=terciaria exterior.

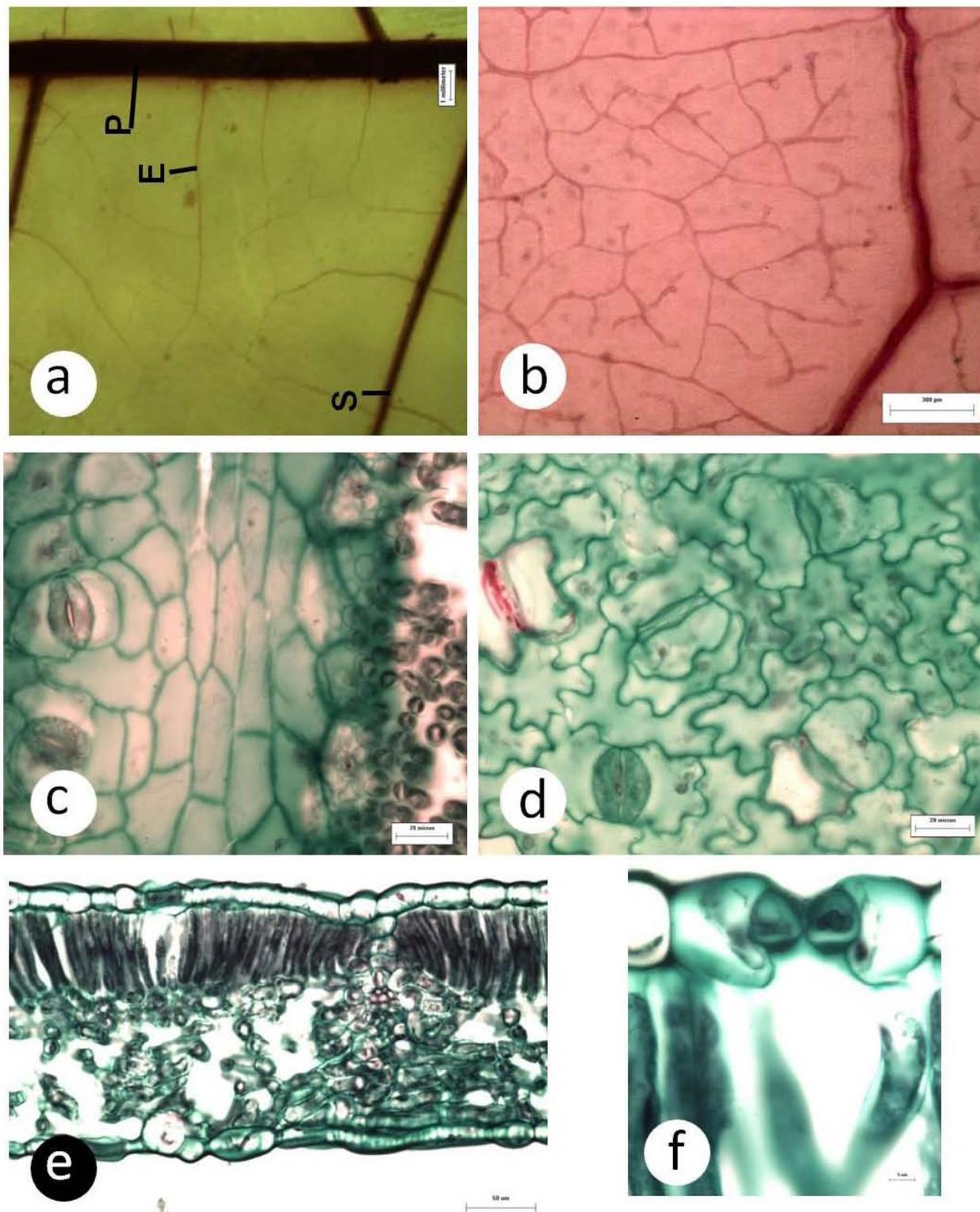


Figura 6. Arquitectura y anatomía foliar de *Ricinus communis*. **a.** Venas terciarias epimedias. **b.** Aréolas y terminaciones de las vénulas. **c.** Estomas adaxiales, células epidérmicas con paredes anticlinales rectas a ligeramente onduladas. **d.** Estomas abaxiales y epidérmicas con paredes anticlinales onduladas tipo U. **e.** Corte transversal de la lámina. **f.** Estoma adaxial. Niveles de venación: P=primaria, S=secundaria, E=terciaria epimedia..

**Anatomía de la lámina foliar de *Ricinus* (Cuadro 5).** **Cutícula** adaxial y abaxial lisa, ocasionalmente estriada, de 1.21 y 0.73  $\mu\text{m}$  en promedio en grosor, respectivamente.

**Epidermis adaxial**, en vista superficial con células tetragonal-alargada o tetragonales-isodiamétrica, con paredes anticlinales onduladas tipo S o rectas (Figura 6c). En corte transversal es simple, de forma rectangular (Figura 6e); de 19.92  $\mu\text{m}$  de alto, por 21.12  $\mu\text{m}$  de ancho. Estomas paracíticos (Figura 6c), su longitud en promedio de 28.08  $\mu\text{m}$ , en corte transversal los estomas están al mismo nivel que las células epidérmicas (Figura 6e, f).

**Epidermis abaxial**, en vista superficial, con células tetragonal-alargadas y tetragonal-isodiamétricas, con paredes anticlinales onduladas tipo S o U (Figura 6d). En corte transversal, es simple, tabicada (Figura 6e), de 15.92  $\mu\text{m}$  de alto por 17.81  $\mu\text{m}$  de ancho, con un grosor de 1.17  $\mu\text{m}$  en las paredes celulares. Estomas paracíticos (Figura 6d), de 27.9  $\mu\text{m}$  en longitud y en corte transversal están por debajo de las células epidérmicas, rara vez a su nivel (Figura 7a). **Mesofilo** bifacial, con una capa de parénquima en empalizada, de 62.3  $\mu\text{m}$  de espesor. El parénquima esponjoso con seis a ocho capas, de 80.3  $\mu\text{m}$  de espesor (Figura 6e). Ocasionalmente puede presentar drusas.

**Haces vasculares** colaterales, presentan vaina parenquimatosa, conformada por 6-11 células (Figura 7b), el xilema presenta de 1-4 elementos traqueales, floema de escaso a moderado, cada tubo criboso con 1-2 células acompañantes, con parénquima (Figura 7b). Venas menores con una vaina parenquimatosa que delimita a un haz vascular colateral abierto, el cual presenta de una a tres hileras de xilema, con tres a diez elementos traqueales, las hileras están separadas por parénquima. El floema es abundante y su composición es igual al de la vena media.

**Vena media.** La cutícula de ambas caras es estriada. Epidermis adaxial y abaxial con células rectangulares, cortas, con paredes gruesas, carecen de estomas y tricomas. Mesofilo en la cara adaxial con 10-11 capas de colénquima angular, posteriormente 2-4 capas de parénquima (Figura 7c). En la cara abaxial hipodérmicamente se encuentran de 1-3 capas de colénquima, entre ellas y el haz vascular se presentan de 8-12 capas de parénquima con drusas y laticíferos (Figura 7c). El diámetro de las drusas es de 19.16  $\mu\text{m}$  en promedio. El sistema vascular está formado de 2-4 haces colaterales (Figura 7c, d). Cuando son dos, un haz mediano se ubica en la cara adaxial, mientras que uno grande con aspecto de arco, se ubica en la cara abaxial. Cuando son cuatro, tres (dos pequeños y uno mediano) se ubican en la cara adaxial y uno (grande y con forma de arco) en la abaxial. Xilema del haz mediano con cuatro hileras radiales de 16 a 18 elementos traqueales, cada hilera está separada por parénquima; el floema presenta tubos cribosos con 1-2 células acompañantes cada uno, además presenta parénquima. El xilema del haz mayor con 10 o más hileras radiales separadas por parénquima una de la otra, el floema presenta parénquima con algunas drusas; tubos cribosos con 1-2 células acompañantes cada uno.

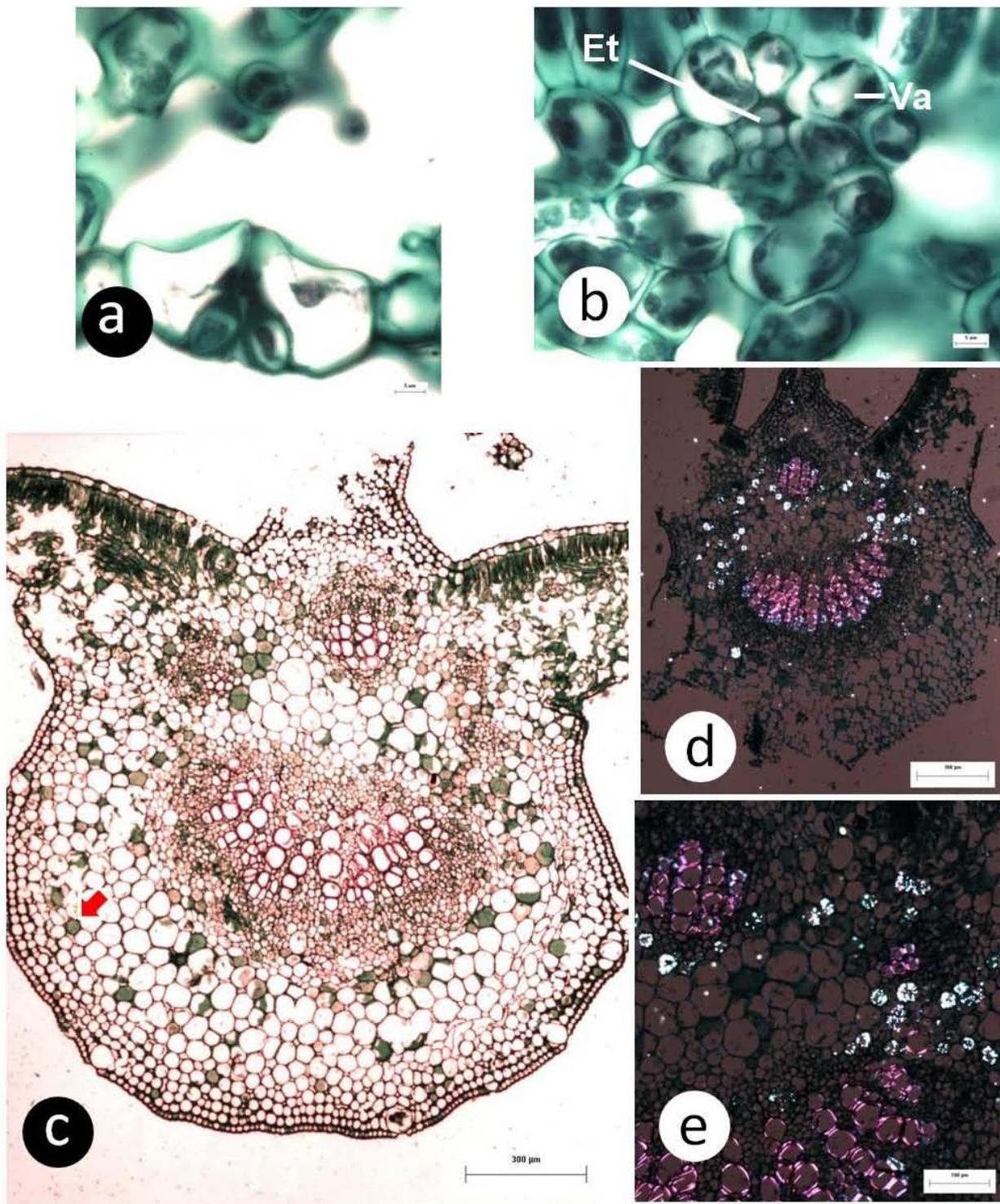


Figura 7. Anatomía foliar de *Ricinus communis*. **a.** Estoma abaxial. **b.** Haz vascular. **c.** Vena media. **d.** Vena media con luz polarizada. **e.** Drusas de la vena media iluminadas con luz polarizada. La flecha señala un laticífero. Va=vaina, Et=elemento traqueal.

**Arquitectura foliar de *Euphorbia* (Cuadros 3, 6).** Hojas simples, opuestas o alternas en la base del tallo y opuestas en el ápice de éste, dimórficas (Cuadro 6). **Pecíolo** presente, con unión marginal a la lámina, sin glándulas. **Lámina** ovada a elíptica, o elíptica u obovada o linear a lanceolada u oblonga, simétrica en la base y en la parte media (Cuadro 6, Figura 8a-b) o asimétrica en la base y simétrica en la parte media (Cuadro 6, Figura 8c-d), no lobada. **Margen** entero o ligeramente ondulado o sinuoso, con o sin tricomas, o dentado con o sin tricomas, o serrado con o sin tricomas (Cuadro 6; Figura 9a-c). **Ápice** agudo, recto a convexo u obtuso, redondo o apiculado, sin rasgo terminal. **Base** redondeada, con ángulo obtuso; o aguda con margen involuto, o convexa o cuneada o hastada o cordada. **Superficie** pubescente o glabra. **Glándulas** superficiales presentes, laminares y marginales, o solo marginales (Figura 9c-e). **Venas primarias** pinnadas o palmadas, actinódromas, venas agróficas ausentes o presentes (Figuras 8). **Venas secundarias mayores** eucamptódromas o semicraspedódromas o broquidódromas festunoide (Cuadro 6, Figura 10), el espacio entre ellas puede ser irregular, o incrementado gradualmente, o abruptamente de manera proximal, su ángulo decrece lentamente de manera proximal o es uniforme; su unión con la vena primaria es decurrente o excurrente. **Venas intersecundarias** presentes o ausentes, cuando presentes, su curso proximal es paralelo a la secundaria adyacente; su longitud es hasta del 50% de la secundaria adyacente, su curso distal es ramificado. **Venas secundarias menores** ausentes o presentes y son simples broquidódromas. **Venas terciarias intercostales** ramificadas o irregularmente ramificadas u opuestas percurrentes, sinuosas, obtusas o agudas. **Venas terciarias epimedias** ausentes o presentes, cuando presentes pueden ser percurrentes, reticuladas o mezcladas (Cuadro 6). **Venas terciarias exteriores** forman arcos. **Venas cuaternarias** ausentes o presentes (Cuadro 6). **Venas de quinto orden** reticuladas (Cuadro

6). Aréolas bien desarrolladas o poco desarrolladas, vénulas con dos o más ramificaciones, cuyo ápice puede ser simple, múltiple, con o sin traqueoblastos (Figura 10d-e, 11). **Dientes** marginales ausentes o presentes, el número de órdenes varía de uno a dos, los cuales se pueden encontrar espaciados de manera regular o irregular, sinus generalmente redondo, flanco distal del diente recto o cóncavo, flanco proximal convexo, vena principal del diente ausente o presente, vena accesoria presente o ausente (Cuadro 6), ápice del diente simple.

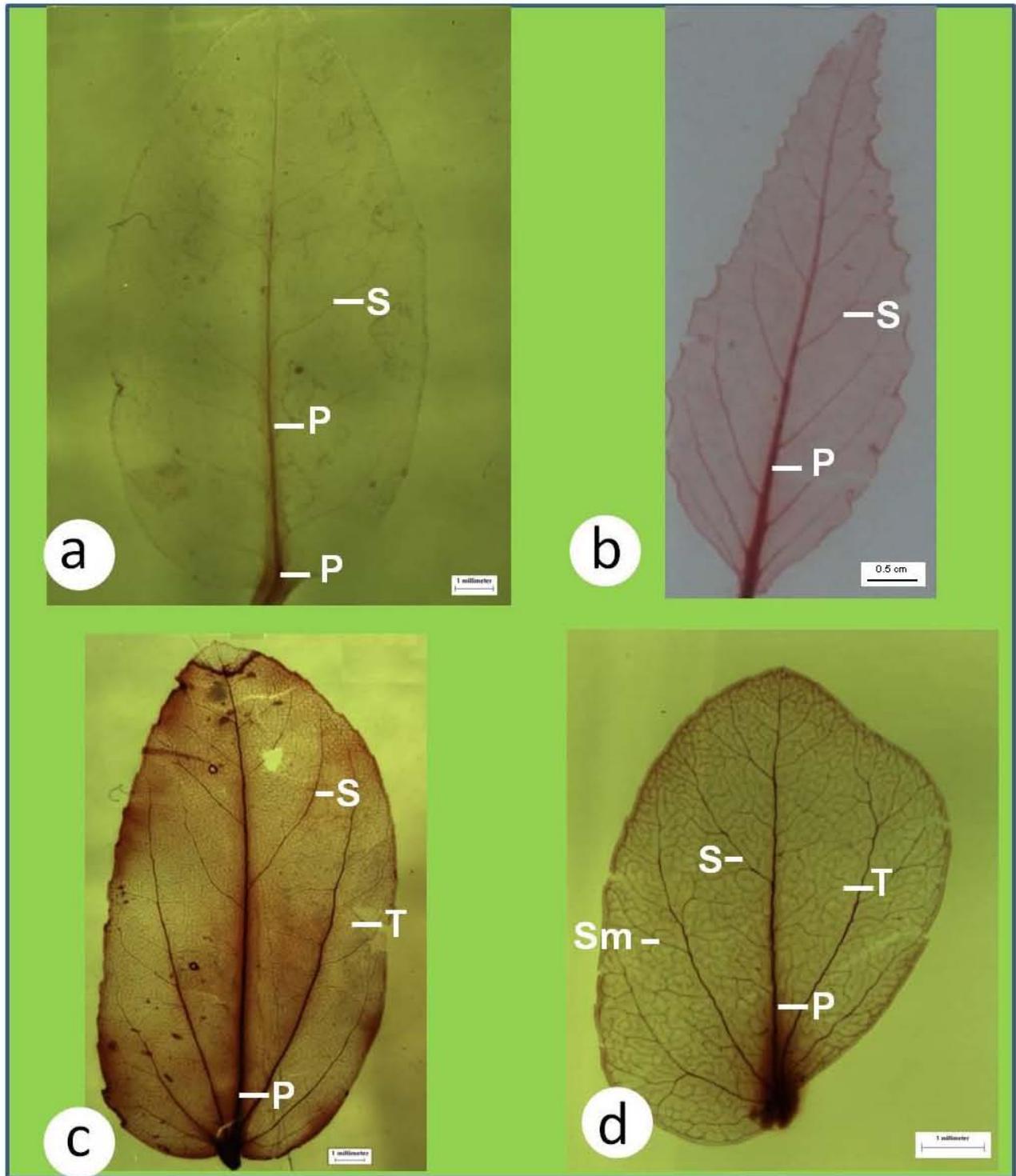


Figura 8. Hojas aclaradas de *Euphorbia*. **a.** *E. macropus*. **b.** *E. dentata*. **c.** *E. nutans*. **d.** *E. anychioides*. **a-b.** Lámina foliar con base y parte media simétricas. **c-d.** Lámina foliar con base asimétrica y parte media simétrica. Niveles de venación: P=primaria, S=secundaria, Sm=secundaria menor, T=terciaria .

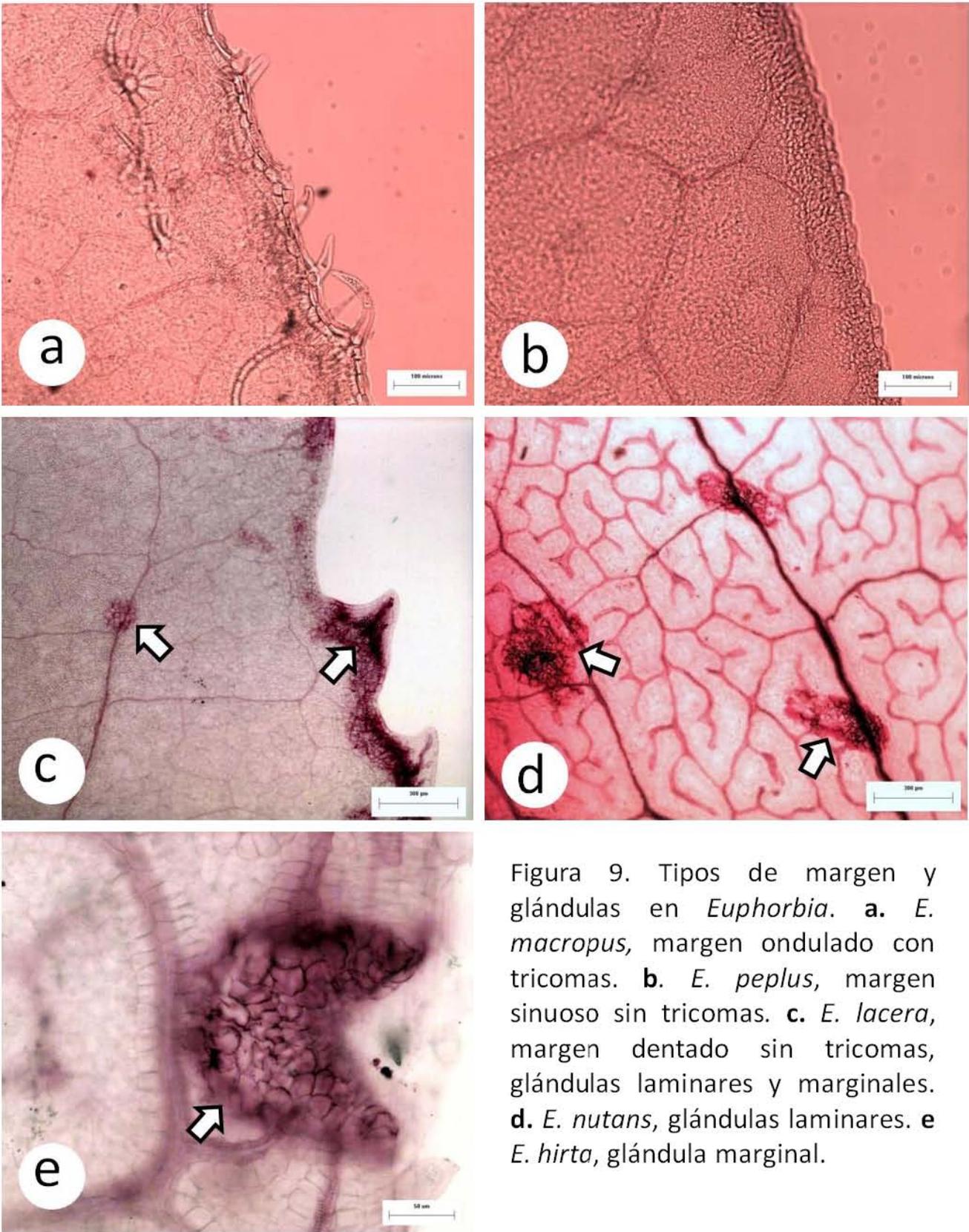


Figura 9. Tipos de margen y glándulas en *Euphorbia*. **a.** *E. macropus*, margen ondulado con tricomas. **b.** *E. peplus*, margen sinuoso sin tricomas. **c.** *E. lacera*, margen dentado sin tricomas, glándulas laminares y marginales. **d.** *E. nutans*, glándulas laminares. **e.** *E. hirta*, glándula marginal.

**Cuadro 6. Resumen de los caracteres informativos de la arquitectura foliar en el género *Euphorbia* en la REPSA. += Presente; - = Ausente**

Caracteres	<i>Euphorbia</i> subgénero <i>Esula</i>		<i>E. subgen. Agaloma</i>		<i>E. subgen. Chamaesyce</i>			
	Sección <i>Peplus</i>	Sección <i>Alectoroctonum</i>	Sección <i>Zygophyllidium</i>	Sección <i>Anisophyllum</i>				<i>Poinsettia</i>
	<i>E. peplus</i> L.	<i>E. macropus</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	<i>E. lacera</i> Boiss.	<i>E. anychioides</i> Boiss.	<i>E. hirta</i> L.	<i>E. nutans</i> Lag.	<i>E. prostrata</i> Aiton	<i>E. dentata</i> Michx.
<b>Filotaxia</b>	Alternas y opuestas	Opuestas y verticiladas	Alternas y opuestas	Opuestas	Opuestas	Opuestas	Opuestas	Alternas y opuestas
<b>Simetría de la base foliar</b>	Simétrica	Simétrica	Simétrica	Asimétrica	Asimétrica	Asimétrica	Asimétrica	Simétrica
<b>Tipo de margen</b>	Sinuoso	Ondulado	Serrado	Crenado	Serrado	Serrado	Serrado	Dentado
<b>Forma de la base foliar</b>	Cuneada	Redondeada	Hastada	Cordada	Cuneada	Cordada	Cordada	Cuneada
<b>Aspecto de la superficie foliar</b>	Glabra	Pubescente	Glabra	Glabra	Pubescente	Glabra	Pubescente	Pubescente
<b>Glándulas foliares</b>	-	+	+	+	+	+	+	+
<b>Venas primarias</b>	Pinnada	Pinnada	Pinnadas	Palmadas	Pinnadas	Palmadas	Palmadas	Pinnada
<b>Número de venas primarias</b>	Una	Una	Una	Tres	Una	Tres	Tres	Una
<b>Venas agróficas presentes</b>	-	-	-	+	+	-	+	-
<b>Venas secundarias mayores</b>	Broquidódroma festuonoide	Eucamptódromas	Semicraspedódroma	Eucamptódromas	Eucamptódromas	Eucamptódromas	Eucamptódromas	Semicraspedódromas
<b>Venas intersecundarias</b>	+	-	+	-	+	+	+	-
<b>Venas secundarias menores</b>	-	-	-	Simple broquidódromas	Simple broquidódromas	Simple broquidódromas	Simple broquidódromas	-
<b>Venas terciarias intercostales</b>	Ramificadas	Opuestas	Opuestas	Ramificadas	Ramificadas	Ramificadas	Ramificadas	Opuestas

<b>Venas terciarias epimedias</b>	-	-	Reticuladas	-	Percurrentes	Reticuladas	No visibles	Mezcladas
<b>Venas cuaternarias</b>	Reticuladas poligonalmente	Reticuladas irregulares	Reticuladas irregulares	-	Ramificadas	-	-	Reticuladas irregulares
<b>Venas de quinto orden</b>	-	Reticuladas	Reticuladas regulares	-	-	-	-	Reticuladas regulares
<b>Desarrollo de las aréolas</b>	Bien	Bien	Bien	Poco	Bien	Bien	Poco	Bien
<b>Ápice de las terminaciones</b>	Simple	Traqueoblastos	Traqueoblastos	Múltiples	Múltiples	Múltiples	Múltiples	Simple
<b>Dientes marginales</b>	-	-	+	+	+	+	+	+
<b>Espaciamiento de los dientes</b>	No aplica	No aplica	Regular	Irregularmente	Regularmente	Irregular	Irregular	Irregular
<b>Número de ordenes de dientes</b>	No aplica	No aplica	Dos	Uno	Dos	Uno	Uno	Uno
<b>Sinus</b>	No aplica	No aplica	Redondo	Redondo	Redondo	Redondo	Redondo	Angulares y Redondos
<b>Flanco distal</b>	No aplica	No aplica	Cóncavo	Concavo	Concavo	Recto	Cóncavo	Cóncavo
<b>Vena principal en el diente</b>	No aplica	No aplica	+	-	-	-	-	+
<b>Vena accesoria</b>	No aplica	No aplica	+	-	-	-	-	-

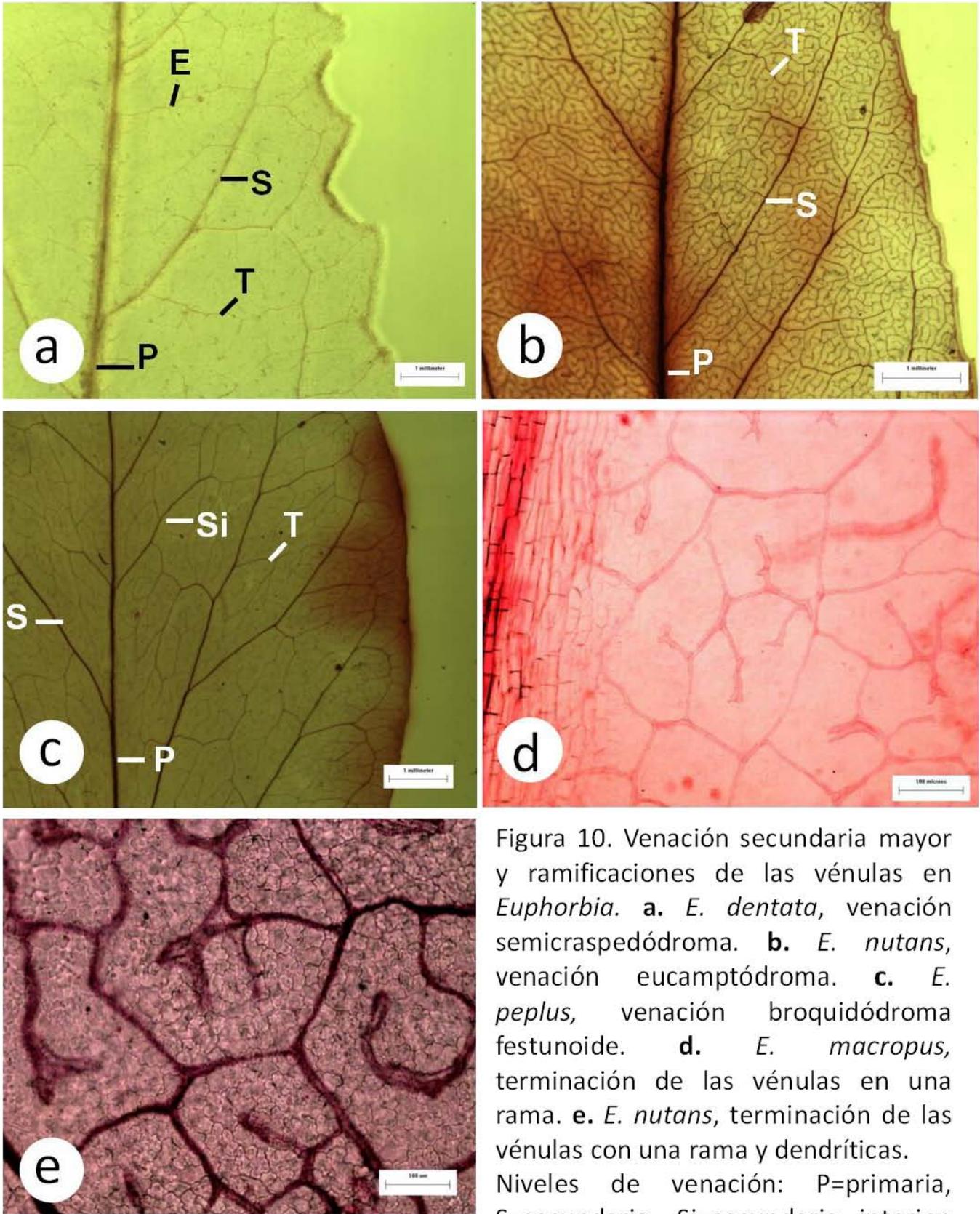


Figura 10. Venación secundaria mayor y ramificaciones de las vénulas en *Euphorbia*. **a.** *E. dentata*, venación semicraspedódroma. **b.** *E. nutans*, venación eucamptódroma. **c.** *E. peplus*, venación broquidódroma festunoide. **d.** *E. macropus*, terminación de las vénulas en una rama. **e.** *E. nutans*, terminación de las vénulas con una rama y dendríticas. Niveles de venación: P=primaria, S=secundaria, Si=secundaria interior, T=terciaria, E terciaria epimedia

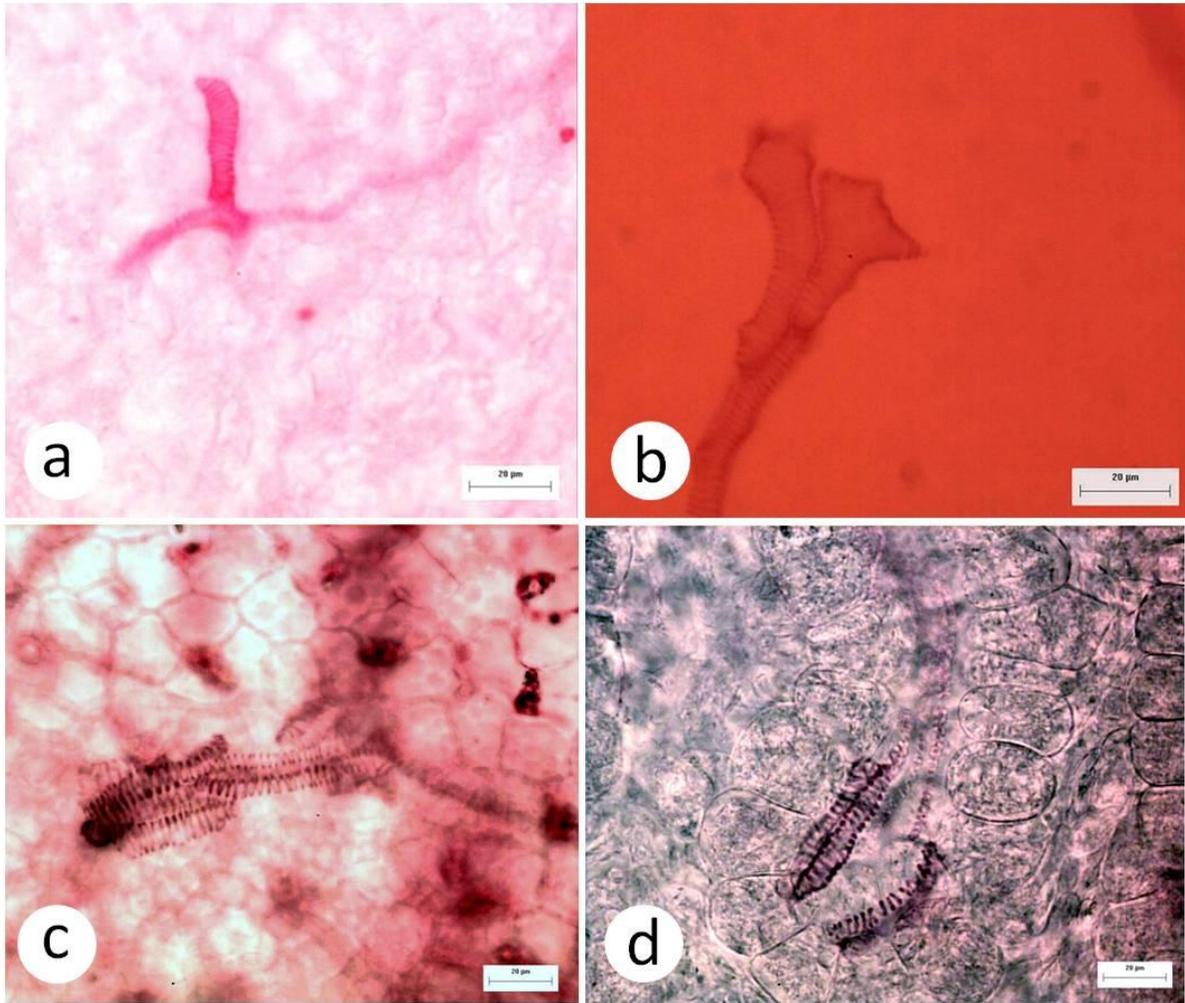


Figura 11. Tipo de terminaciones de las vénulas en *Euphorbia*. **a.** *E. peplus*, terminación simple. **b.** *E. macropus*, terminación con traqueoblasto. **c.** *E. prostrata*. **d.** *E. anychioides*. **c-d.** Terminaciones múltiples sin traqueoblasto.

**Anatomía de la lámina foliar de *Euphorbia* (Cuadro 7).** Cutícula adaxial y abaxial lisa. **Epidermis adaxial**, en vista superficial, con células tetragonal-alargadas, tetragonal isodiamétricas, poligonal-isodiamétricas y poligonal-alargadas, algunas con papila, las paredes anticlinales rectas, ligeramente onduladas o tipo S o U (Cuadro 7, Figura 12a-c); en corte transversal es simple, de forma tabicada con o sin papilas (Figuras 13,14). Estomas ausentes en *E. peplus*, en el resto de las especies son anomocíticos (Figura 14a-b)

o anisocíticos o presentan ambos tipos (Cuadro 7; Figura 12 c); en corte transversal, la ubicación de los estomas respecto a las epidérmicas por debajo, al mismo nivel o ligeramente por arriba de ellas (Cuadro 7; Figura 14b-c). Tricomas ausentes o presentes, simples y multicelulares (Cuadro 7; Figura 14a). **Epidermis abaxial** en vista superficial con células tetragonal-isodiamétricas, tetragonal-alargadas, poligonal-isodiamétricas, poligonal-alargadas con paredes anticlinales rectas, ligeramente onduladas o tipo S, U o V, algunas pueden presentar una papila (Cuadro 7; Figura 12d-e). En corte transversal es simple, las epidérmicas son tabicadas o papilosas (Figuras 13, 14e). Estomas pueden ser exclusivamente anomocíticos, o anomocíticos y anisocíticos (Cuadro 7). En corte transversal la ubicación de los estomas respecto a las células epidérmicas es al mismo nivel o por arriba de ellas (Cuadro 7; Figura 14e). Tricomas ausentes o presentes, simples multicelulares (Cuadro 7; Figura 13a-b). **Mesofilo** bifacial (Figuras 13, 15a-b) con una capa de parénquima en empalizada, el parénquima esponjoso varía de 2-8 capas de espesor (Figura 13). Con laticíferos no articulados, ramificados (Figura 15).

**Haces vasculares** colaterales, típicos de fotosíntesis  $C_3$  o  $C_4$  (anatomía Kranz); los más pequeños presentan vaina parenquimatosa conformada por 5-9 células; xilema con 2-8 elementos traqueales, floema de escaso a relativamente moderado, sin esclerénquima asociado (Cuadro 7; Figuras 13a-b, 16a). Haces vasculares medianos con aspecto de arco, con o sin vaina. En los primeros el xilema presenta siete hileras radiales, cada una separada por parénquima, el número de elementos traqueales varía de 8-13, floema abundante con parénquima, tubos cribosos y células acompañantes; sin esclerénquima asociado, tanto en xilema como floema (Figura 16b). Vaina parenquimatosa de 12 a 13 células. Xilema de 12 a 24 elementos traqueales agrupados sin parénquima entre ellos que los separe, floema abundante (Figura 16e).

**Vena media.** Se caracteriza por presentar ambas epidermis similares a las de la lámina, pueden o no presentar estomas, tricomas presentes o ausentes. Mesofilo en la cara adaxial con 2-3 capas de colénquima hipodérmicamente, inmediatamente debajo 2-4 capas de parénquima, a los lados del colénquima y parénquima se puede presentar una capa de parénquima en empalizada o estar ausente (Figuras 16c, f). En la cara abaxial hipodérmicamente se presentan de 1-3 capas de colénquima, posteriormente hay de 4-9 capas de parénquima con laticíferos. Sistema vascular con una vaina parenquimatosas que rodea un haz colateral con aspecto de arco. Xilema con hileras radiales de 15-25 elementos traqueales, cada hilera está separada por parénquima, floema abundante con parénquima, tubos cribosos y células acompañantes (Figuras 16c, f).

**Cuadro 7. Caracteres informativos de la anatomía foliar en el género *Euphorbia* en la REPSA. += Presente, - = Ausente**

Carácter	<i>Euphorbia</i> subgénero <i>Esula</i>		E. subgénero <i>Agaloma</i>		E. subgénero <i>Chamaesyce</i>			<i>Poinsettia</i> <i>E. dentata</i> Michx.
	Sección <i>Peplus</i> <i>E. peplus</i> L.	Sección <i>Tithymalopsis</i> <i>E. macropus</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	Sección <i>Zygophyllidium</i> <i>E. lacera</i> Boiss.	<i>E. anychioides</i> Boiss.	Sección <i>Anisophyllum</i>			
					<i>E. hirta</i> L.	<i>E. nutans</i> Lag.	<i>E. prostrata</i> Aiton	
<b>Epidermis adaxial</b>								
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal	Tetragonal y poligonal	Poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	S	Rectas y S	Rectas	Rectas	Rectas	S	Rectas	U
Tipo de estomas	-	Anomocíticos	Anomocíticos	Anomocíticos, anisocíticos	Anisocíticos	Anisocíticos, anomocíticos	Anomocíticos, anisocíticos	Anomocíticos
Presencia de tricomas	-	+	-	-	+	-	+	+
<b>Epidermis abaxial</b>								
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal	Tetragonal	Tetragonal	Tetragonal	Tetragonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal y poligonal	Tetragonal
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	U	S	U	U	U	V	U	U, S
Tipo de estomas	Anomocíticos	Anomocíticos	Anomocíticos	Anomocíticos, anisocíticos	Anomocíticos	Anisocíticos, anomocíticos	Anomocíticos, anisocíticos	Anomocíticos
Posición de los estomas respecto a las epidérmicas en sección transversal	Arriba	Arriba	Arriba	Mismo nivel	Mismo nivel	Mismo nivel	Mismo nivel	Arriba
Presencia de tricomas	-	+	-	-	+	-	+	+
<b>Mesofilo</b>								
Número de capas de parénquima esponjoso	Tres a cinco	Cuatro a seis	Tres a cinco	Tres a cuatro	Tres a cinco	Dos a tres	Tres a cuatro	Siete a ocho
Tejidos de la región de la vena media	Clorénquima y colénquima	Colénquima y parénquima	Colénquima y parénquima	No visible	Clorénquima	Clorénquima y colénquima	Clorénquima y colénquima	Clorénquima y colénquima

**Haces vasculares**

Tipo de haces	C <sub>3</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub> (Kranz)	C <sub>4</sub> (Kranz)	C <sub>4</sub> (Kranz)	C <sub>4</sub> (Kranz)	C <sub>3</sub>
Número de células de la vaina de los haces menores	Cinco a seis	Cinco	Nueve	Seis a nueve	Seis	Siete	Siete a nueve	Siete
Número de elementos Traqueales	Tres	Tres	Dos	Cuatro a cinco	Tres a ocho	Cuatro	Tres a ocho	Seis

**Vena media**

Número de hileras radiales del xilema	Cuatro	Seis	Cuatro	No observados	Cuatro	Cuatro	Tres a cuatro	Cinco
Número de elementos traqueales	13-22	23	12	No visible	28	15	19	25

---

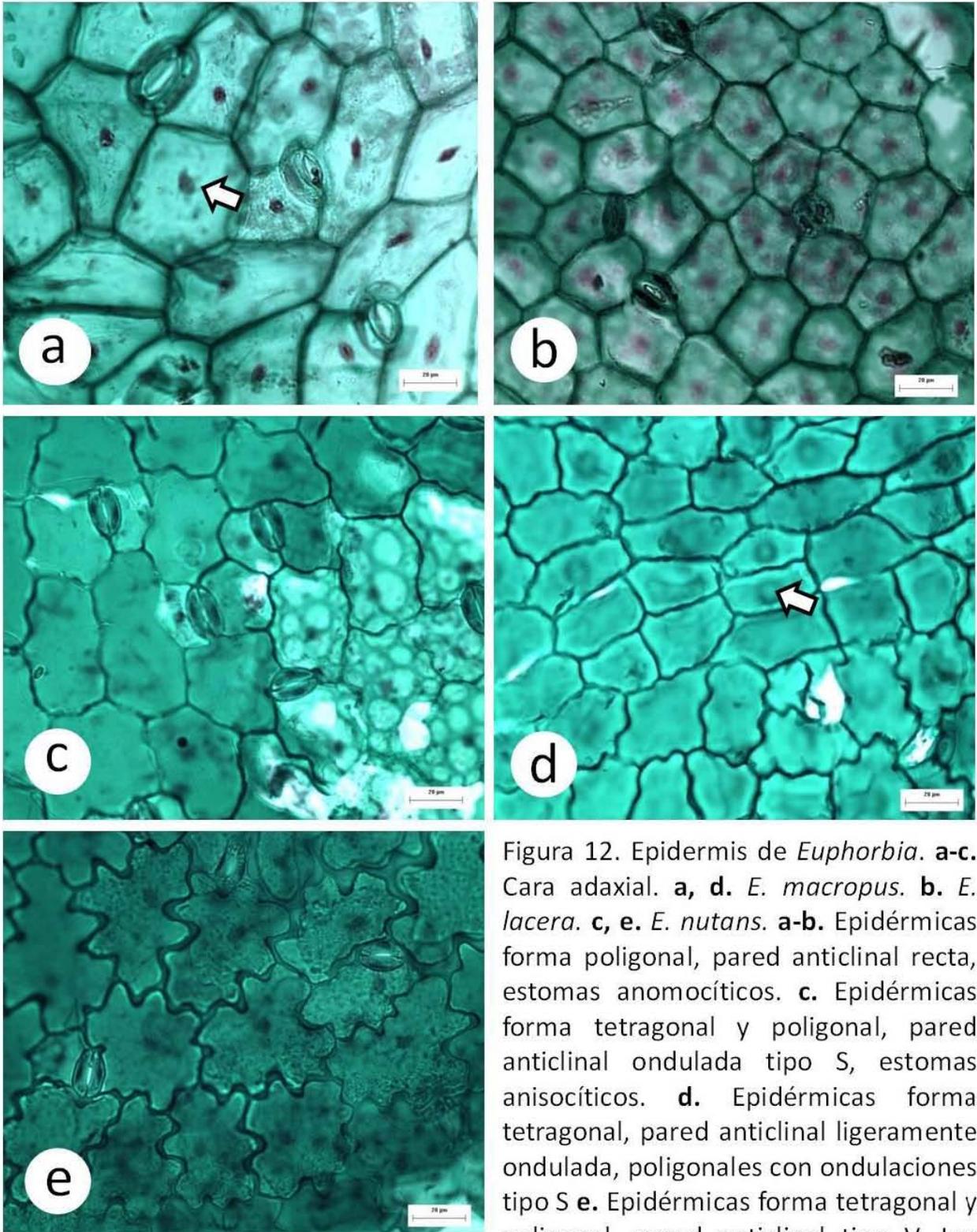


Figura 12. Epidermis de *Euphorbia*. **a-c**. Cara adaxial. **a, d**. *E. macropus*. **b**. *E. lacera*. **c, e**. *E. nutans*. **a-b**. Epidérmicas forma poligonal, pared anticlinal recta, estomas anomocíticos. **c**. Epidérmicas forma tetragonal y poligonal, pared anticlinal ondulada tipo S, estomas anisocíticos. **d**. Epidérmicas forma tetragonal, pared anticlinal ligeramente ondulada, poligonales con ondulaciones tipo S **e**. Epidérmicas forma tetragonal y poligonal, pared anticlinal tipo V. Las flechas señalan las papilas.

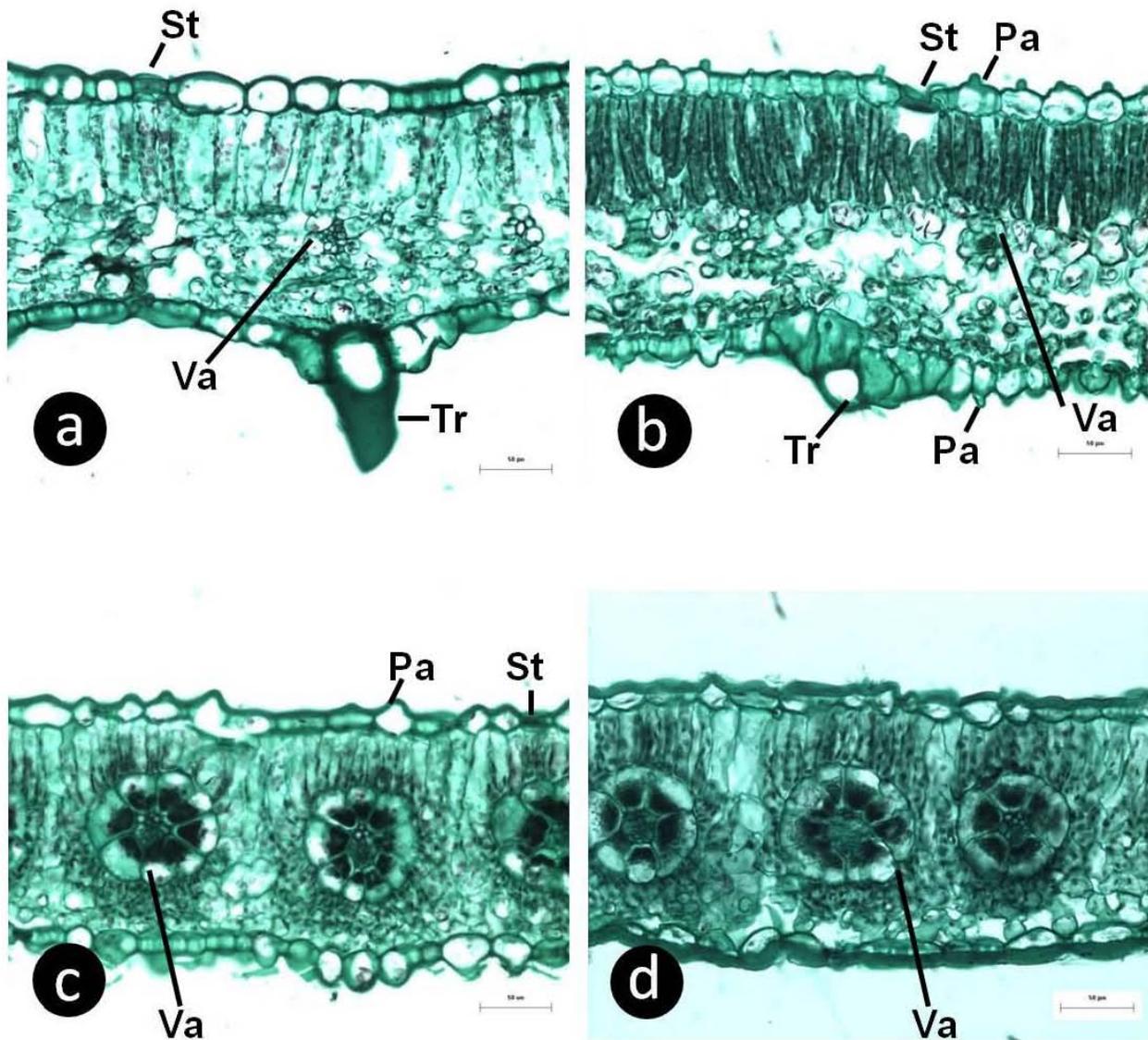


Figura 13. Corte transversal de la lámina de *Euphorbia*. **a.** *E. dentata*. **b.** *E. macropus*. **c.** *E. prostrata*. **d.** *E. nutans*. **a-b.** Haces vasculares  $C_3$ . **c-d.** Haces vasculares  $C_4$  (Kranz). Tr=tricoma, St=estoma, Pa=papila, Va=vaina

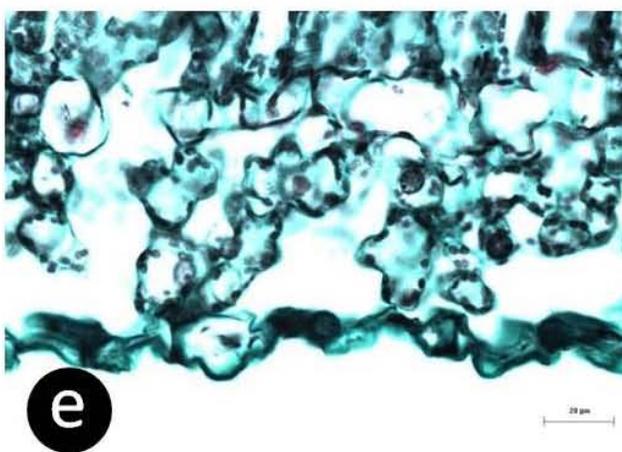
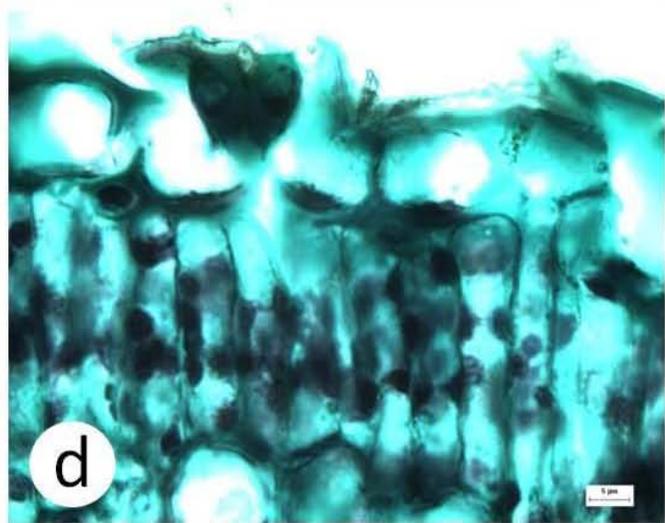
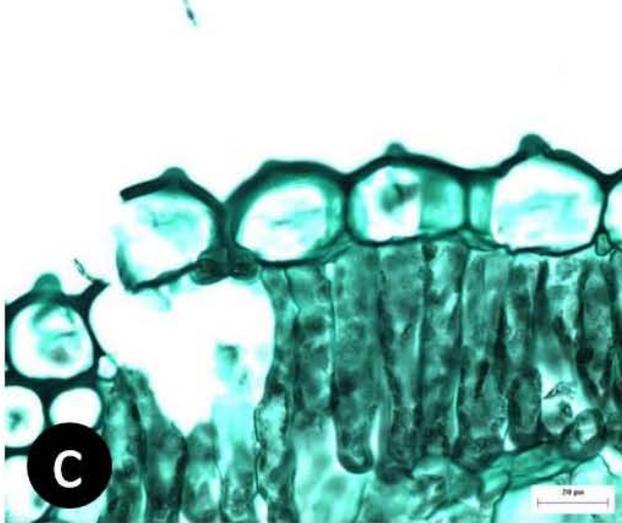
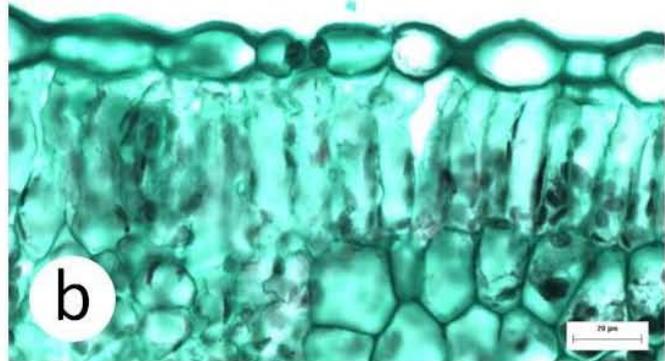
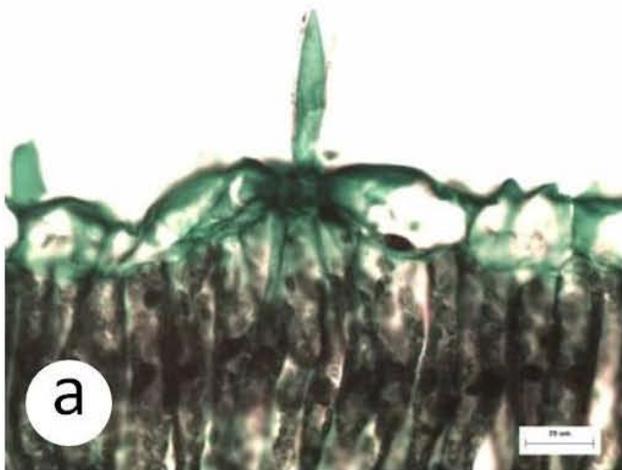


Figura 14. Cortes transversales de la epidermis de *Euphorbia*. **a-d**. Epidermis adaxial. **a, c, e**. *E. macropus*. **a**. Tricoma simple. **b**. *E. prostrata*, estomas ubicados al mismo nivel que las epidérmicas. **c**. Estoma por debajo de las epidérmicas. **d**. *E. hirta*, estoma situado por arriba de las células epidérmicas. **e**. Estomas por arriba de las células epidérmicas.

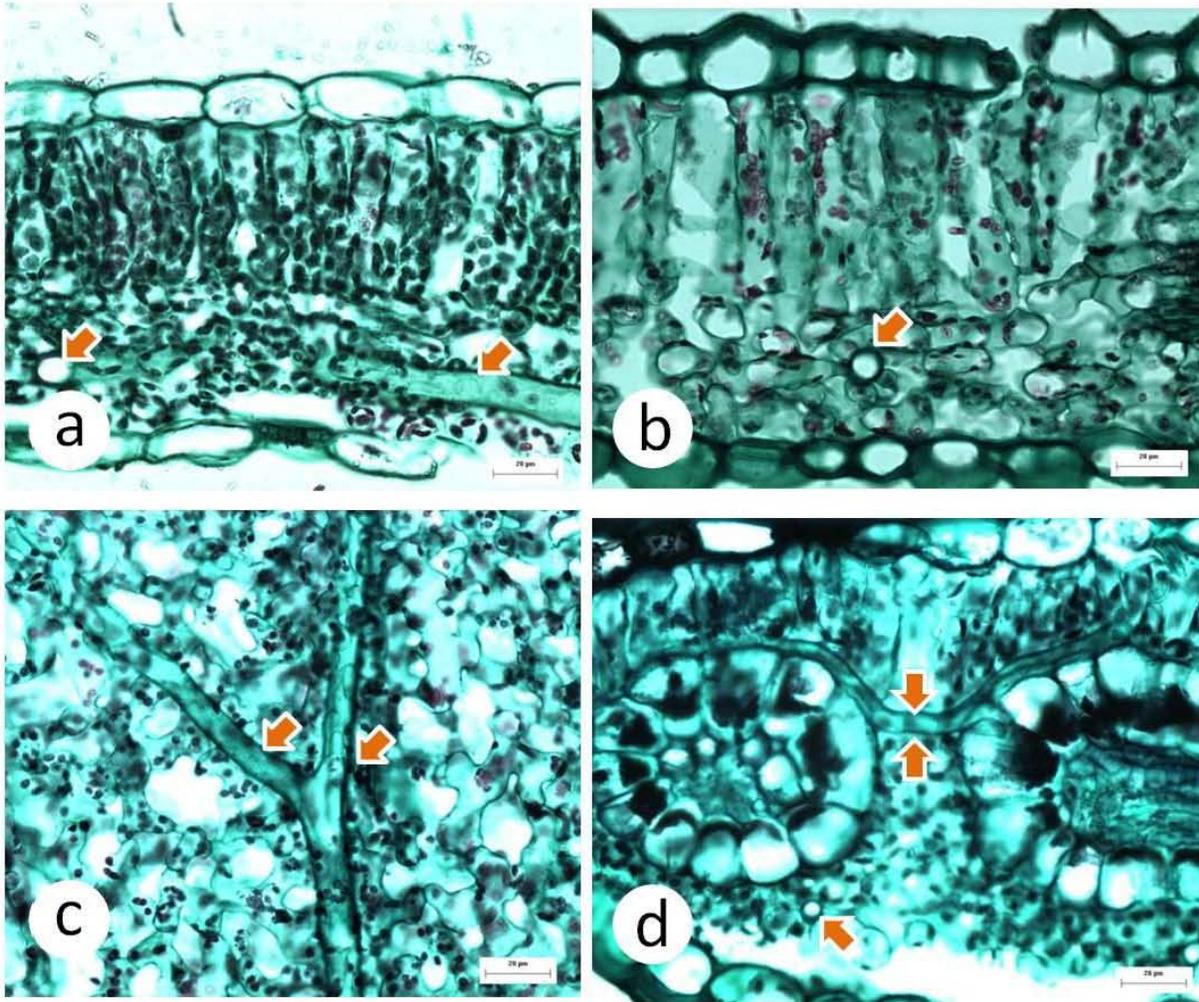


Figura 15. Laticíferos en *Euphorbia*. **a-b.** Cortes transversales de especies  $C_3$ . **a.** *E. lacera*. **b.** *E. dentata*. **c.** *E. macropus*, corte paradermal, laticífero ramificado no articulado. **d.** *E. nutans*, especie  $C_4$ . Las flechas señalan los laticíferos.

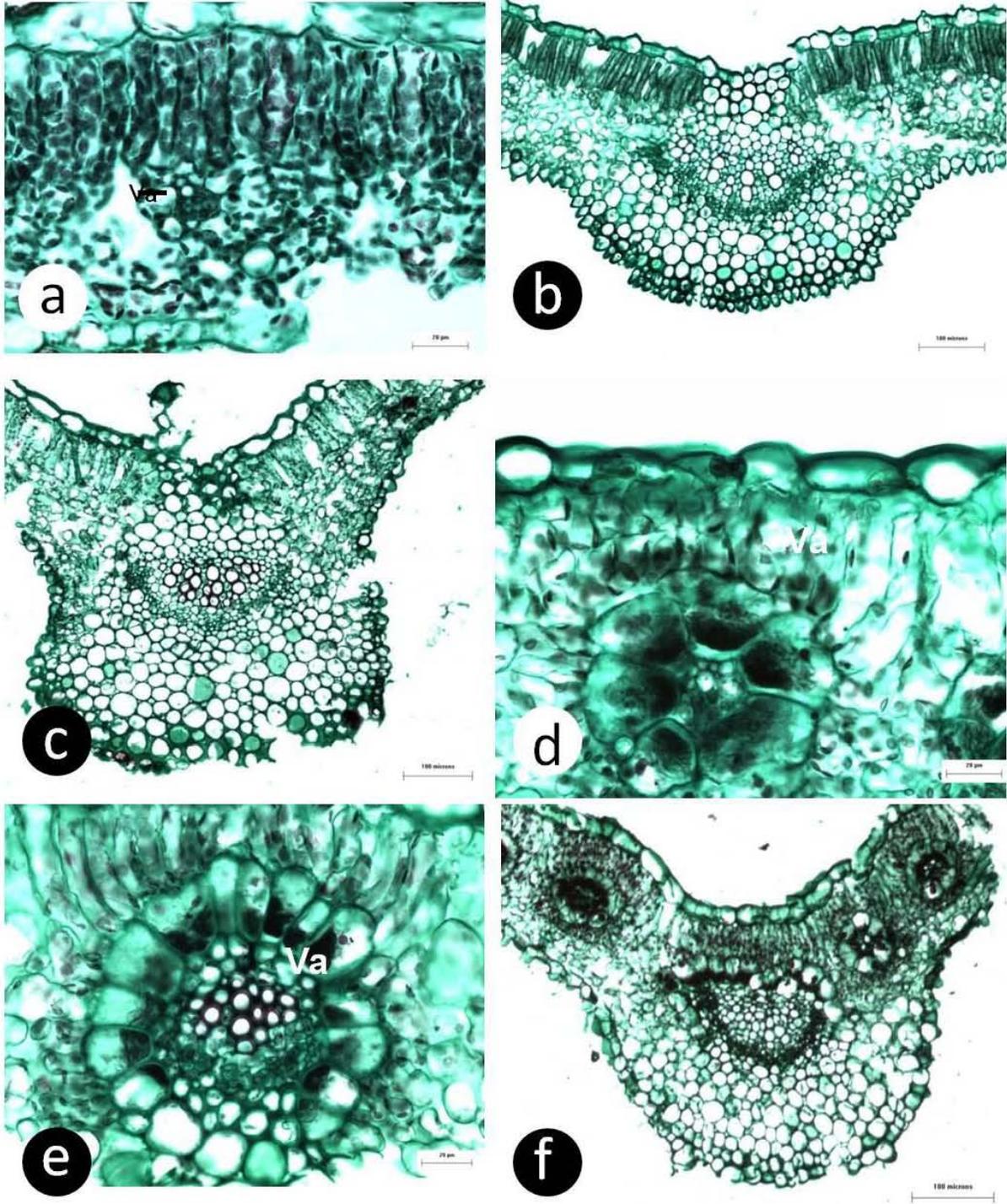


Figura 16. Sistema vascular de *Euphorbia*. **a-c.** Haces vasculares C3. **d-f.** Haces vasculares C4. **a.** *E. lacera*, haz "pequeño". **b.** *E. macropus*, haz "mediano". **c.** *E. dentata*, vena media. **d-e.** *E. prostrata*. **d.** Haz vascular "pequeño". **e.** Haz "mediano". **f.** *E. hirta*, vena media. Va= vaina.

Con base en los caracteres foliares se presenta una clave que permite la identificación de las Euphorbiaceae de la REPSA.

**Clave artificial para identificar a las Euphorbiaceae de la REPSA mediante caracteres anatómico-foliares (todas las mediciones se expresan en promedio).**

1.- Drusas presentes.

2.- Drusas principalmente en las venas, con diámetros de 19.16  $\mu\text{m}$

.....*Ricinus communis*

2.- Drusas principalmente en el mesofilo, rara vez en las venas, con diámetros de

41.6  $\mu\text{m}$  ..... *Acalypha*

3.- Drusa en un litocisto que nunca ocupa todo el espacio del mesofilo, diámetro de las drusas de 37  $\mu\text{m}$ , estomas del envés solitarios, no formando grupos, altura de las células epidérmicas abaxiales de 23  $\mu\text{m}$

..... *A. mexicana*

3.- Drusa en un litocisto que ocupa todo el espacio del mesofilo, diámetro de las drusas de 45  $\mu\text{m}$ , estomas del envés formando grupos, altura de las células epidérmicas abaxiales de 30  $\mu\text{m}$  ..... *A. phleoides*

1.- Drusas ausentes ..... *Euphorbia*

4.- Haces vasculares típicos de fotosíntesis  $\text{C}_3$ .

5.- Tricomas presentes.

6.- Margen dentado, venas secundarias mayores semicraspedódromas, células epidérmicas adaxiales, con paredes celulares tipo U, estomas adaxiales al mismo nivel o ligeramente por arriba de las epidérmicas ..... *E. dentata*

6.- Margen ondulado, venas secundarias mayores eucamptódromas, células epidérmicas adaxiales con paredes celulares rectas o tipo S, estomas adaxiales ubicados por debajo de las células epidérmicas

..... *E. macropus*

5.- Tricomas ausentes.

7.- Margen sinuoso, venación secundaria mayor broquidódroma festunoide, células epidérmicas adaxiales tetragonales o poligonales alargadas, con paredes celulares onduladas tipo S ..... *E. peplus*

7.- Margen serrado, venación secundaria mayor semicraspedódroma, células epidérmicas adaxiales poligonales isodiamétricas, ocasionalmente poligonales alargadas, con paredes celulares rectas

..... *E. lacera*

4.-Haces vasculares Kranz.

8.- Margen foliar sin tricomas.

9.- Margen foliar crenado, células epidérmicas adaxiales, con paredes celulares rectas a ligeramente onduladas, células epidérmicas abaxiales con paredes tipo U ..... *E. anychioides*

9.- Margen foliar serrado, células epidérmicas adaxiales con paredes celulares tipo S, células epidérmicas abaxiales con paredes tipo V

..... *E. nutans*

8.- Margen foliar con tricomas.

10.- Lámina ovada, base foliar cordada, venas primarias palmadas, estomas de la cara adaxial anomocíticos y anisocíticos, estomas de la cara abaxial anomocíticos y anisocíticos ..... *E. prostrata*

10.- Lámina elíptica, base foliar cuneada, venas primarias pinnadas, estomas de la cara adaxial anisocíticos, estomas de la cara abaxial anomocíticos ..... *E. hirta*

### **Anatomía caulinar**

Para el estudio de la anatomía del tallo se estudiaron nueve especies. A continuación se presentan las descripciones para *Acalypha* (dos especies), *Ricinus communis* y *Euphorbia* (seis especies).

***Acalypha* (Cuadro 8).** **Cutícula** gruesa. **Epidermis** con células tabicadas, que presentan contenidos rojizos a oscuros. **Córtex** formado por 6-7 estratos de parénquima (Figura 17a), con drusas de 14.1  $\mu\text{m}$  de diámetro en promedio, laticíferos presentes (Figura 17a). **Floema secundario no colapsado** con tubos cribosos, cada uno con 1-2 células acompañantes, parénquima axial presente (Figura 17b), los radios son uniseriados con drusas en su lumen celular (Figura 17c).

**Madera.** Anillos de crecimiento ausentes (Figura 17d), porosidad difusa (Figura 17d) con 316-466 vasos/ $\text{mm}^2$ , vasos solitarios o en hileras radiales de 2 a 5 vasos (Figura 17d) o bien en grupos de 3-8 vasos (Figura 17e); diámetro tangencial de los vasos de 22.8  $\mu\text{m}$ , grosor de su pared 2.11  $\mu\text{m}$ . Elementos de vaso con placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas de 4.69  $\mu\text{m}$  en promedio, punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares, de forma elíptica con reborde y diámetro de 3.8  $\mu\text{m}$  en promedio (Figura 18a). Fibras libriformes no septadas (Figura 18b), algunas gelatinosas; diámetro tangencial de 12.05  $\mu\text{m}$  en promedio, grosor de su pared de 2.36  $\mu\text{m}$  en promedio.

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y escaso, con 2-7 células por serie parenquimatosas. Radios paedomórficos tipo I, que presentan radios uniseriados y multiseriados (Figura 18c), con células erectas y cuadradas principalmente (Figura 18d); parénquima radial carece de canales y laticíferos. **Médula** parenquimatosas con laticíferos (Figura 18e-f) y drusas con un diámetro de 38.8  $\mu\text{m}$ , estas últimas únicamente presentes en *A. phleoides* (Figura 18f).

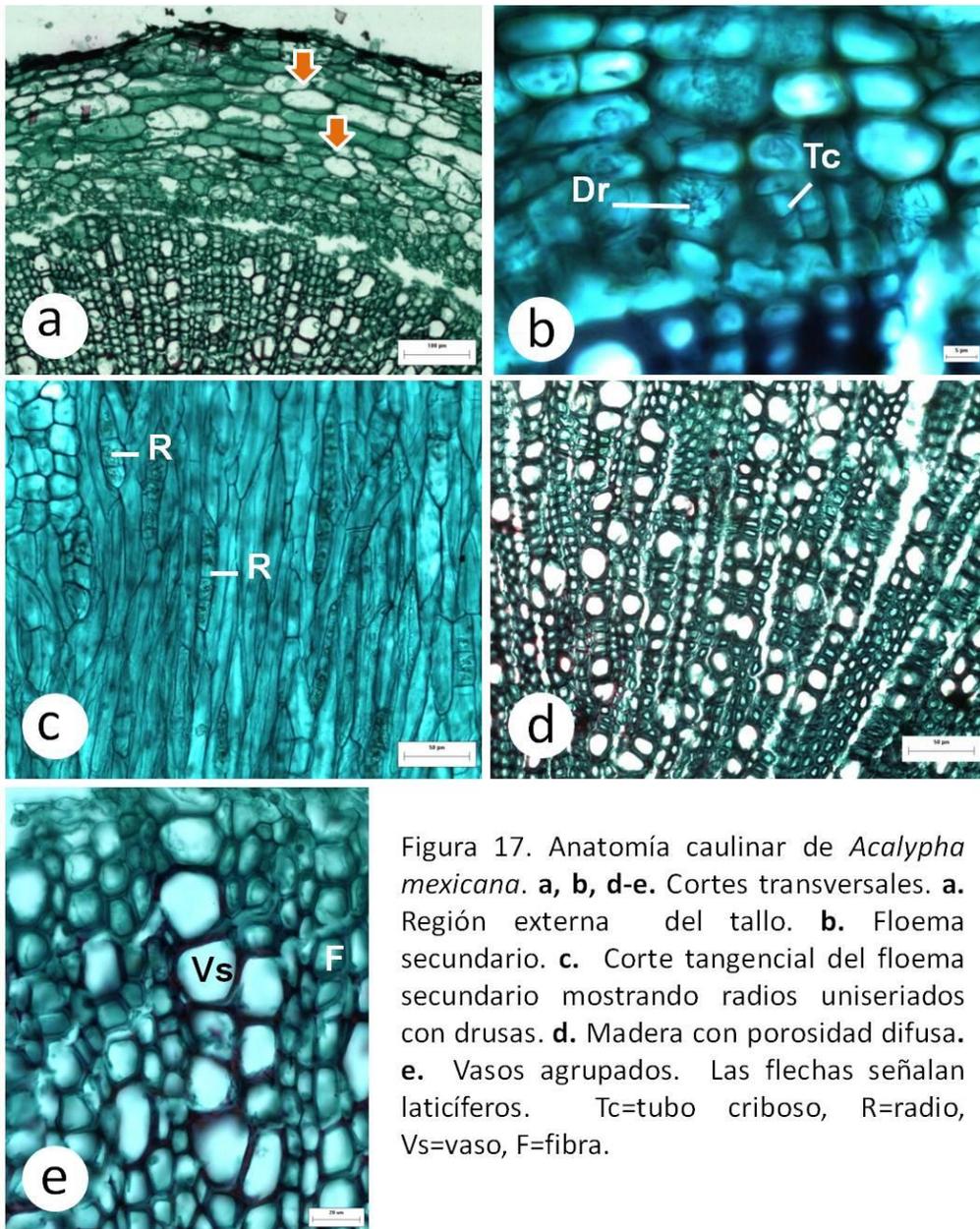


Figura 17. Anatomía caulinar de *Acalypha mexicana*. **a, b, d-e.** Cortes transversales. **a.** Región externa del tallo. **b.** Floema secundario. **c.** Corte tangencial del floema secundario mostrando radios uniseriados con drusas. **d.** Madera con porosidad difusa. **e.** Vasos agrupados. Las flechas señalan laticíferos. Tc=tubo criboso, R=radio, Vs=vaso, F=fibra.

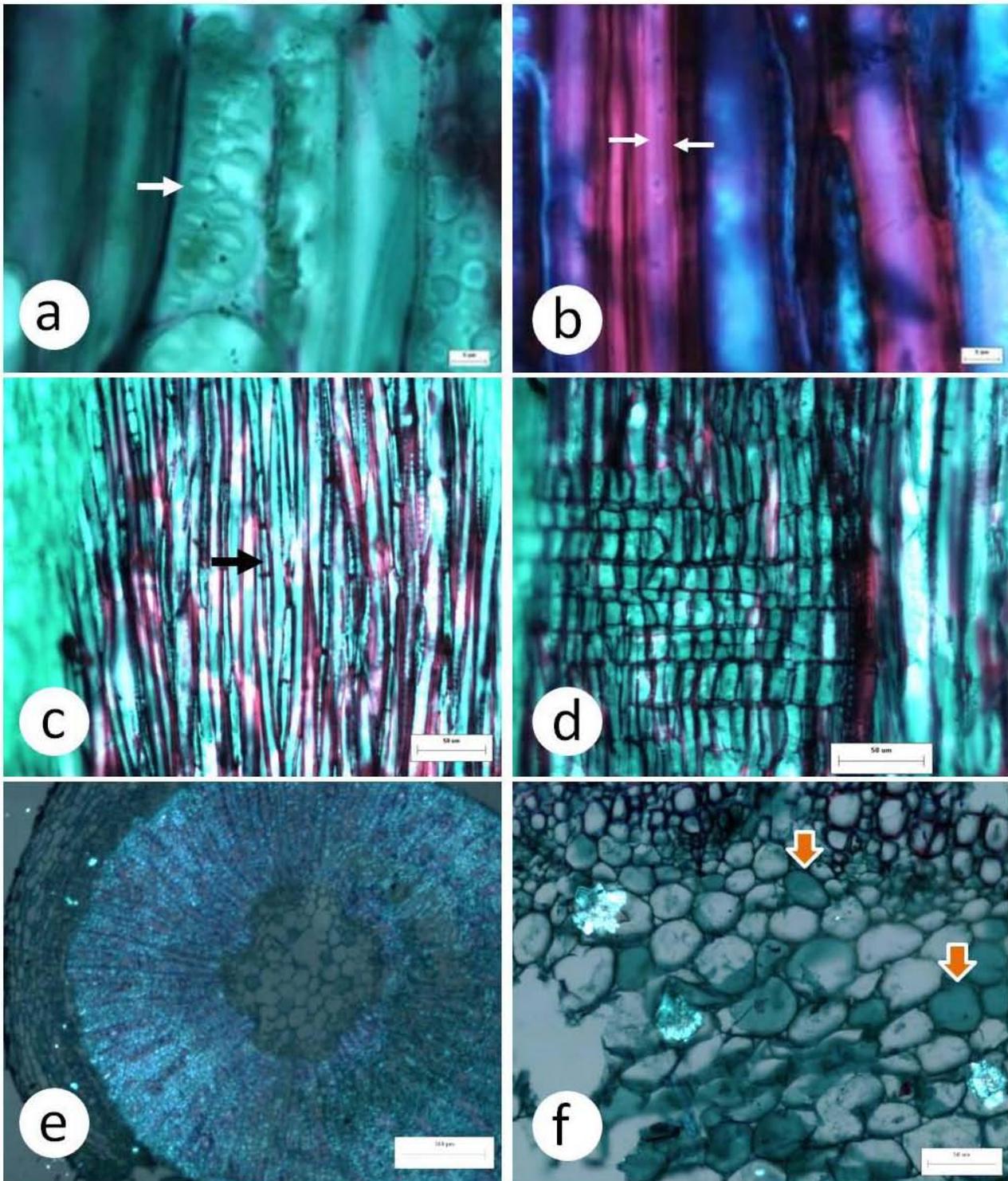


Figura 18. Anatomía caulinar de *Acalypha*. **a-e.** *A. mexicana*. **f.** *A. phleoides*. **a.** Corte radial, punteaduras radio-vaso. **b.** Corte tangencial, fibras libriformes. **c.** Corte tangencial mostrando radios. **d.** Corte radial, tipos celulares del radio. **e.** Corte transversal mostrando cristales del parénquima cortical y floema secundario. **f.** Médula con drusas y laticíferos señalados con las flechas.

**Cuadro 8. Cuadro comparativo de los caracteres de la anatomía caular en los géneros de Euphorbiaceae de la REPSA. + Presente, - = Ausente**

Carácter	<i>Acalypha</i>	<i>Ricinus</i>	<i>Euphorbia</i>
<b>Peridermis</b>			
Presencia de peridermis	-	+	-,+
Número de capas de espesor del felema	-	15-17	12-24
<b>Epidermis</b>			
Forma de las células	Tabicadas	-	Cuadradas o tabicadas
Presencia de contenidos	+	-	-,+
<b>Córtex</b>			
Número de estratos	6-7	7-9	4-33
Tipo de contenidos	Drusas	Almidón y drusas	Almidón, -
<b>Floema secundario colapsado</b>			
Presencia de radios dilatados	-	+	-
Presencia de fibras	-	+	-
Tipo de material ergástico	-	Cristales prismáticos o granos de almidón	-
Sitio de almacenamiento	-	Parénquima axial, radial y fibras	-
<b>Floema secundario no colapsado</b>			
Tipo de radios	Uniseriados	Uni, bi y triseriados.	Uniseriados
Presencia de fibras	-	+	-
Tipo de contenidos	Drusas	Cristales prismáticos	-
Sitio de almacenamiento	Parénquima radial	Fibras	-
Células acompañantes septadas	-	+	-
<b>Xilema secundario</b>			
Anillos de crecimiento	-	-	-, +
Densidad de vasos/mm <sup>2</sup>	316-466	25	83-766
Agrupamiento de vasos	-; hileras radiales de 2-5 vasos; grupos de 3-8 vasos	-; hileras radiales de 3-4	-; hileras radiales de 2-7 vasos; grupos de 5-8 vasos
Diámetro tangencial de los vasos	22.8 µm	123 µm	23.7 µm
Grosor de la pared de vasos	2 µm	5.04 µm	2 µm
Presencia de tñlides	-	+	-
Tipo de punteaduras intervasculares	Alternas	Alternas	Alternas, pseudoescalariformes y alternas
Diámetro de punteaduras intervasculares	4.6 µm	13.6 µm	5.1 µm,
Diámetro de punteaduras radio-vaso	3.8 µm	12.08 µm	5.23 µm
Diámetro tangencial de las fibras	13.7 µm	23.3 µm,	14.52 µm
Tipo de radios paedomórficos	Tipo I	Tipo I	-, tipo I, III
Tipo de almacenamiento en radios	-	Almidón o drusas	Almidón

***Ricinus communis* (Cuadro 8).** **Peridermis** con 15-17 capas de células tabicadas de felema sin contenidos (Figura 19a). **Córtex** formado por 7-9 capas de parénquima (Figura 19a), con granos de almidón y drusas. **Floema secundario colapsado** constituido por bandas de fibras alternando con bandas de parénquima axial y tubos cribosos, los radios dilatados (Figura 19b) con cristales prismáticos o granos de almidón. **Floema secundario no colapsado** con bandas de fibras y bandas de parénquima axial y tubos cribosos; cada tubo criboso con 1-2 células acompañantes (Figura 19c), las células acompañantes están septadas (Figura 19d); los radios son uni, bi y triseriados. Las fibras pueden contener cristales prismáticos (Figura 19e).

**Madera.** Anillos de crecimiento ausentes (Figura 20a), porosidad difusa (Figura 20a) con 25 vasos/mm<sup>2</sup>, más del 80% de los vasos son solitarios, algunos en hileras radiales de tres a cuatro (Figura 20a); diámetro tangencial de 122.38 µm. Elementos de vaso ocasionalmente con tílides (Figura 20b), placa de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas (Figura 20c), con diámetro de 13.6 µm en promedio, punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares (Figura 20d), de forma redonda a angular con reborde, su diámetro es de 12 µm. Fibrotraqueidas no septadas (Figura 20e), gelatinosas (Figura 20f), diámetro de 23.31 µm, con punteaduras rebordeadas en las caras radiales y tangenciales. Parénquima axial apotraqueal y paratraqueal; el apotraqueal difuso y el paratraqueal vasicéntrico con 4 a 6 células por serie parenquimatosas. Radios paedomórficos tipo I (Figura 20g); los uniseriados de 6-11 células de alto (Figura 20h); los multiseriados son bi- y triseriados, con una altura de 389 µm en los y de 535 µm en los triseriados, células erectas y cuadradas (Figura 20h), con abundantes granos de almidón (Figura 20i) y algunas drusas se encuentran tanto en el parénquima radial como en el axial (Figura 20j).

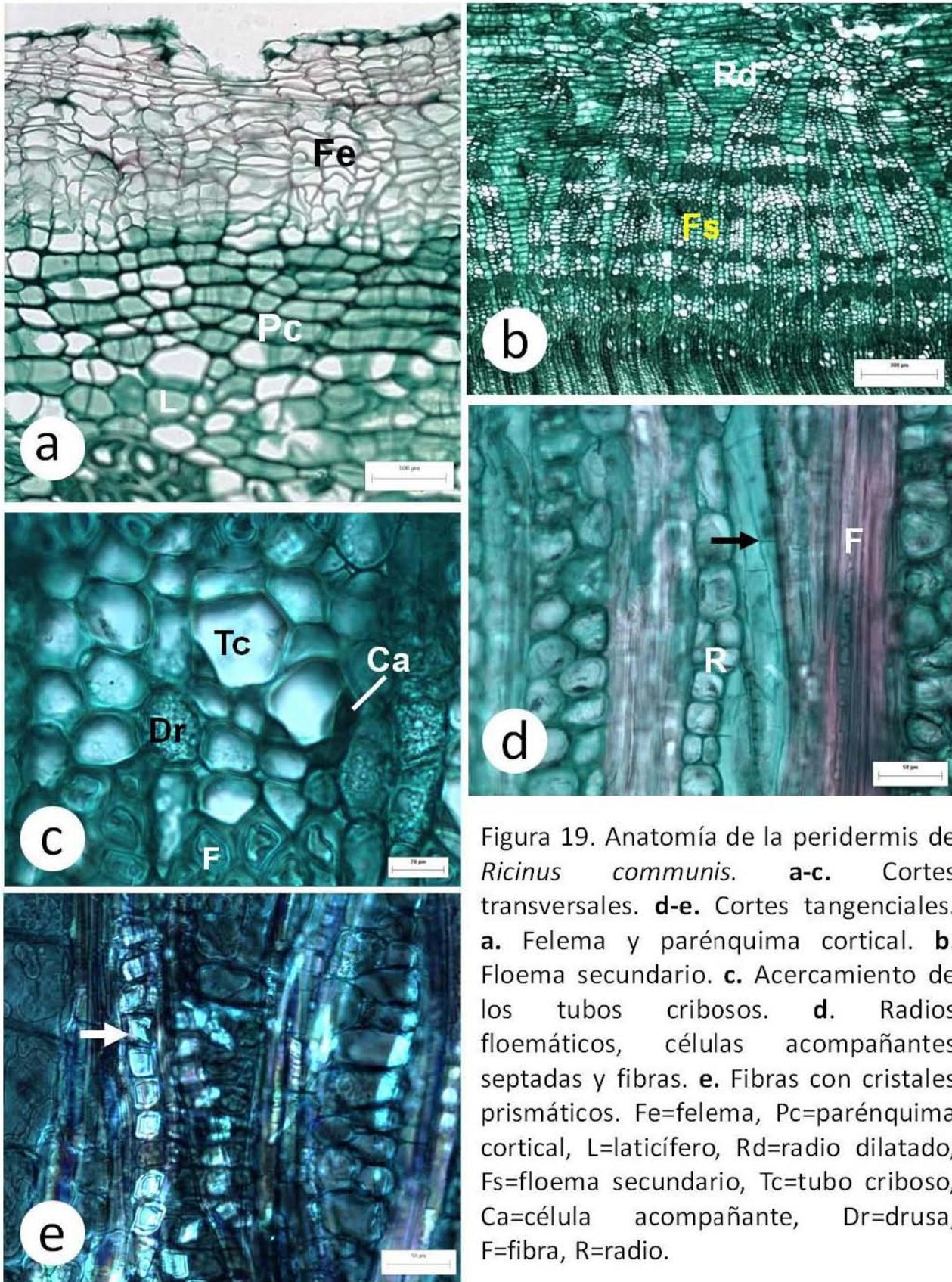


Figura 19. Anatomía de la peridermis de *Ricinus communis*. **a-c.** Cortes transversales. **d-e.** Cortes tangenciales. **a.** Felema y parénquima cortical. **b.** Floema secundario. **c.** Acercamiento de los tubos cribosos. **d.** Radios floemáticos, células acompañantes septadas y fibras. **e.** Fibras con cristales prismáticos. Fe=felema, Pc=parénquima cortical, L=laticífero, Rd=radio dilatado, Fs=floema secundario, Tc=tubo criboso, Ca=célula acompañante, Dr=drusa, F=fibra, R=radio.

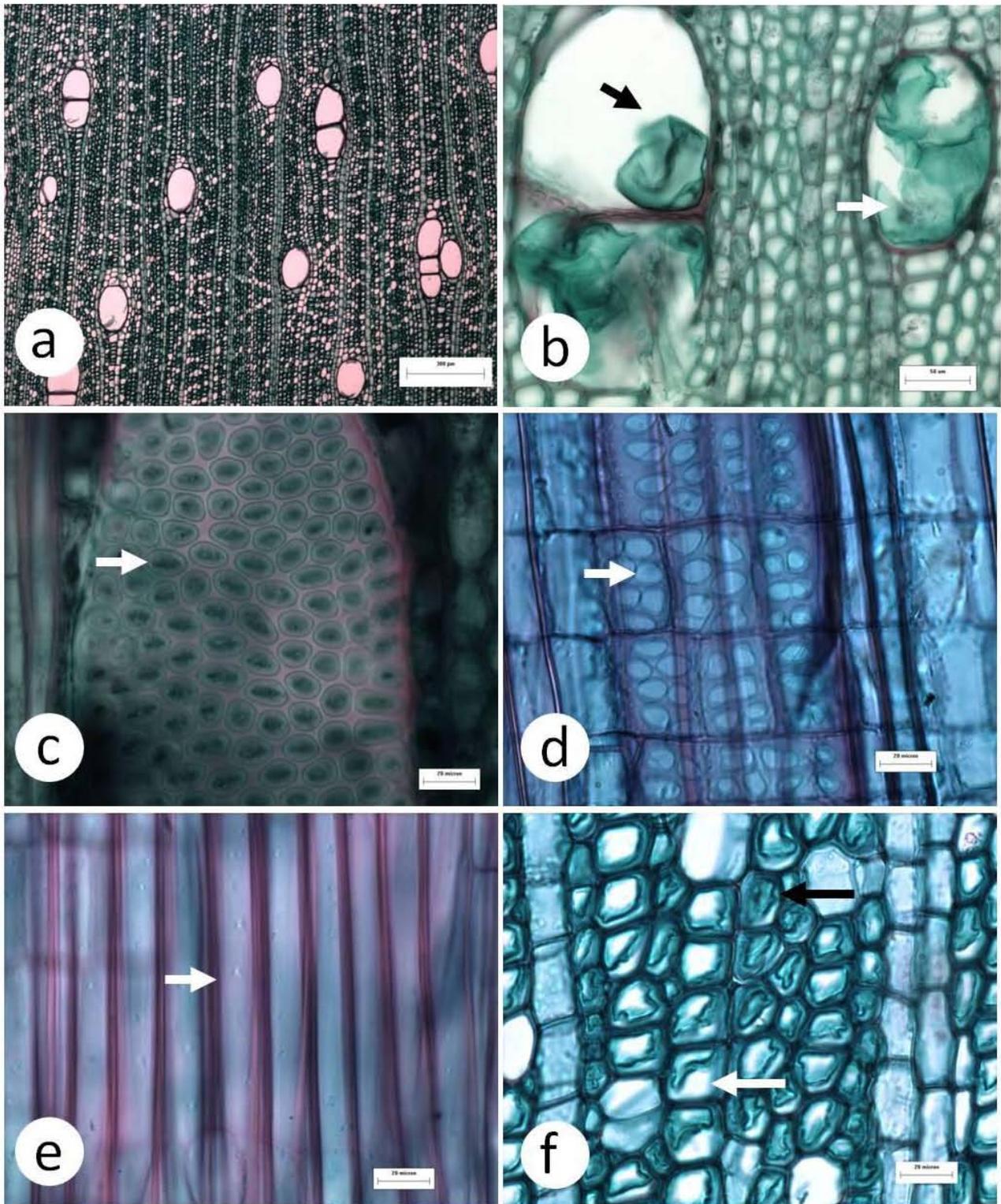


Figura 20. Madera de *Ricinus communis*. **a, b, f.** Cortes transversales. **c, e.** Cortes tangenciales. **d.** Corte radial. **a.** Arreglo de vasos en hileras radiales, parénquima apotraqueal difuso. **b.** Vasos con tílides. **c.** Punteaduras intervasculares alternas. **d.** Punteaduras radio-vaso redondeadas. **e.** Fibrotraqueídas. **f.** Fibras gelatinosas.

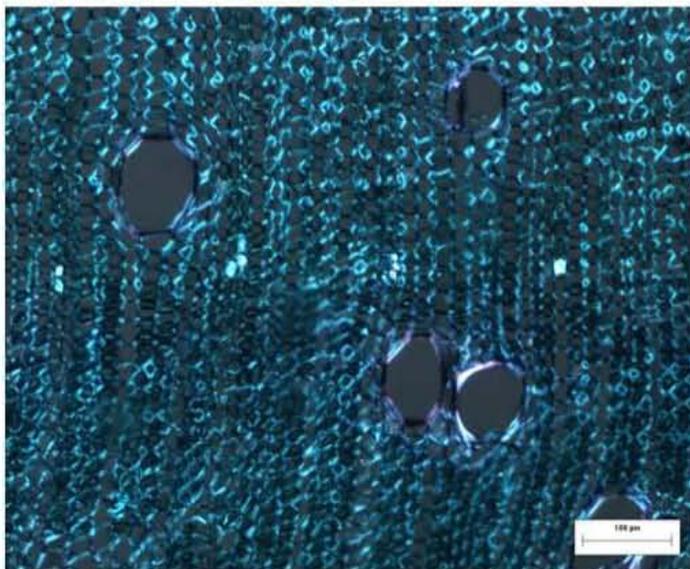
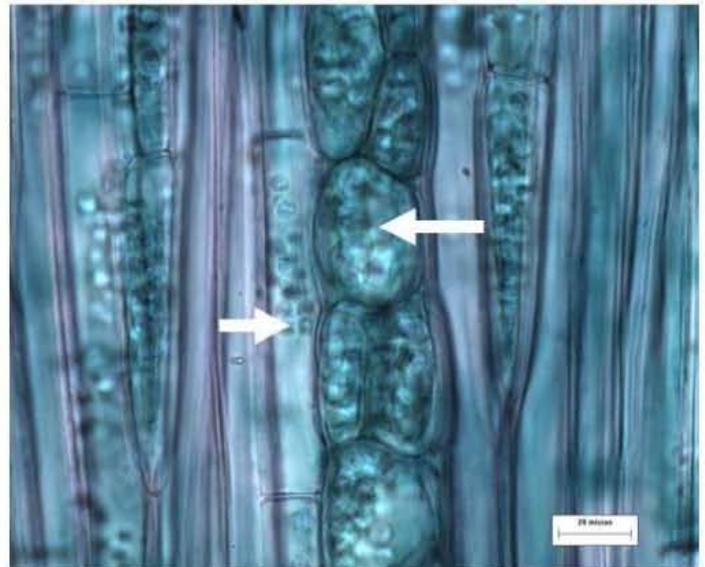
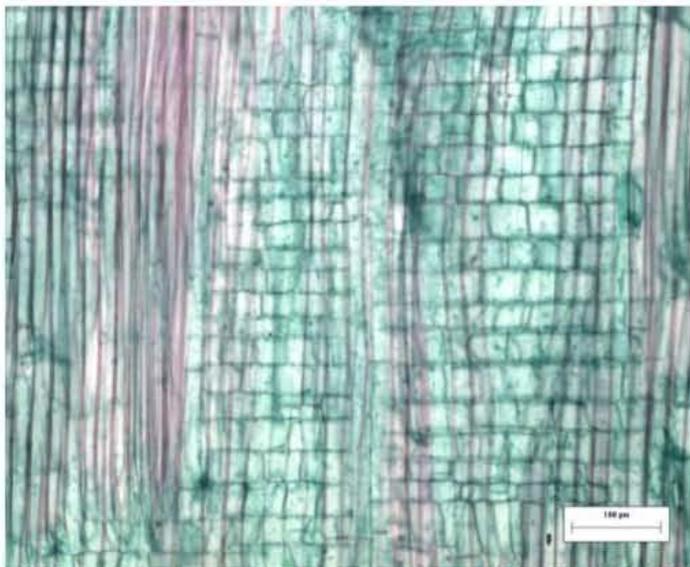
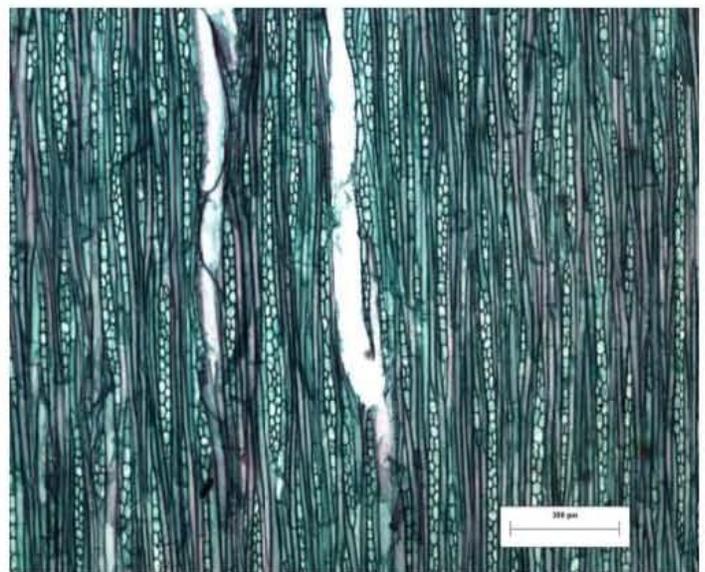
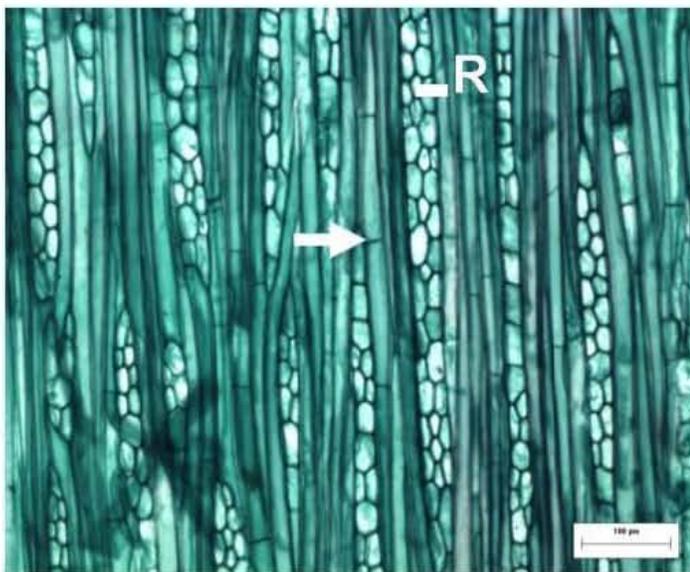


Figura 20 continuación. Madera de *Ricinus communis*. **g, h, j.** Cortes tangenciales. **i.** Corte radial. **k.** Corte transversal. **g.** Radios y serie parenquimatosa. **h.** Radios paedomórficos. **i.** Tipos celulares de los radios. **j.** Almacén de almidón en parénquima radial y axial. **k.** Cristales prismáticos en los radios, iluminado con luz polarizada.

***Euphorbia* (Cuadro 8,9).** **Peridermis** únicamente presente *E. macropus*, está constituida exclusivamente por felema, con células de paredes delgadas, rectangulares (Figura 21a). **Cutícula** gruesa, lisa (Figura 26b) o estriada (Cuadro 9). **Epidermis** conformada por células cuadradas con contenidos oscuros (Figura 21b); o células tabicadas con o sin contenidos oscuros (Figura 21c). **Córtex** parenquimatoso cuyo número de estratos en grosor varía entre especies, con laticíferos y granos de almidón (Cuadro 9; Figura 21d). **Floema secundario no colapsado** conformado por elementos de tubo criboso con 1-2 células acompañantes (Figura 21e), parénquima axial abundante, escasos laticíferos (*E. prostrata*), radios uniseriados.

**Madera** sin anillos de crecimiento (Figura 22a), excepto en *E. prostrata* en la cual se pueden apreciar por diferencias en el diámetro de las fibras y vasos de la madera tardía y temprana, porosidad difusa con 83-766 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos solitarios o en hileras radiales de 2-7 vasos (Figura 22a), o en grupos de 5-8 vasos (Figura 22b); el diámetro tangencial de 23.79 µm y el grosor de su pared de 2 µm. Elementos de vaso con placa de perforación simple (Figura 22c), punteaduras intervasculares alternas (Figura 22d), con diámetro de 5.1 µm, excepto en *E. macropus* que presenta punteaduras pseudoescalariformes y alternas (Figura 22e); punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares (Figura 23a), con un diámetro de 5.23 µm, de forma redonda a elíptica con reborde. Fibras libriformes no septadas, algunas gelatinosas (Figura 22a-b); el diámetro tangencial 14.52 µm y el grosor de su pared de 3.29 µm. Parénquima axial apotraqueal difuso, de 3 a 4 células por serie parenquimatoso (*E. dentata*) o paratraqueal escaso (*E. lacera*, *E. prostrata*, *E. nutans*) de 4 a 7 células por serie parenquimatoso. Radios ausentes en *E. macropus* (Figura 23c), o paedomórficos tipo III, es decir, exclusivamente uniseriados; o paedomórficos tipo I,

uniseriados y multiseriados (Figura 23d). Cualquiera de estos radios están conformados por células erectas y cuadradas (Figura 23e); con granos de almidón en parénquima radial (*E. dentata*, Figura 23a) y en el axial. **Médula** parenquimatosa con laticíferos (*E. anychioides*, *E. lacera*, *E. macropus*, *E. peplus*, *E. prostrata*) o conformada por un canal central en *E. dentata*.

**Cuadro 9. Caracteres informativos de la anatomía caulinar del género *Euphorbia* en la REPSA. + = Presente, - = Ausente**

Carácter	<i>Euphorbia</i> subgénero <i>Esula</i>		E. subgénero <i>Agaloma</i>		E. subgénero <i>Chamaesyce</i>	
	Sección <i>Peplus</i> <i>E. peplus</i> L.	Sección <i>Tithymalopsis</i> <i>E. macropus</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	Sección <i>Zygophyllidium</i> <i>E. lacera</i> Boiss.	Sección <i>Anisophyllum</i>		<i>Poinsettia</i> <i>E. dentata</i> Michx.
				<i>E. nutans</i> Lag.	<i>E. prostrata</i> Aiton	
<b>Peridermis</b>	-	+	-	-	-	-
<b>Epidermis</b>						
Forma de la cutícula	Estriada	-	Lisa	Estriada	Lisa	Lisa
Forma de las células	Tabicadas	No aplica	Cuadradas	Cuadradas	Cuadradas	Tabicadas
Presencia de contenidos	-	No aplica	+	+	+	+
<b>Córtex</b>						
Número de estratos	7-8	28-33	6-11	5-8	4-12	6-8
<b>Xilema secundario</b>						
Anillos de crecimiento	--	-	-	-	+	-
Densidad de vasos/mm <sup>2</sup>	360	766	83	595	620	492
Diámetro tangencial de los vasos	23.75 µm	37.76 µm	38.93 µm	22.21 µm	16.69 µm	26.46 µm
Grosor de la pared de los vasos	2 µm	2.28 µm	2.21 µm	1.98 µm	1.81 µm	2.18 µm
Tipo de punteaduras intervasculares	Alternas	Pseudoescalariformes y alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas
Diámetro de punteaduras intervasculares	5.14 µm	8.54 µm	3.87 µm	4.92 µm	3.85 µm	5.23 µm
Diámetro tangencial de las fibras	20.28 µm	15.62 µm	17.47 µm	12.78 µm	10.20 µm	17.37 µm
Grosor de la pared de las fibras	3.40 µm	4.67 µm	3.50 µm	3.58 µm	2.98 µm	3.43 µm
Tipo de radios paedómorficos	Tipo III	-	Tipo III	Tipo I	Tipo III	Tipo I

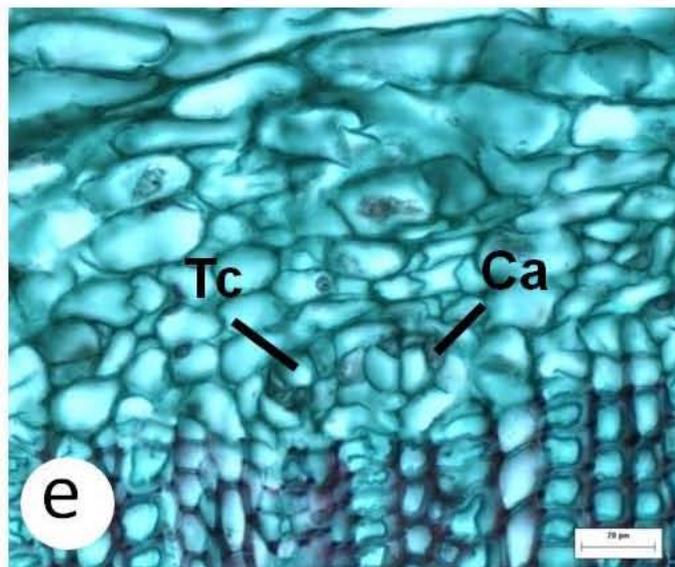
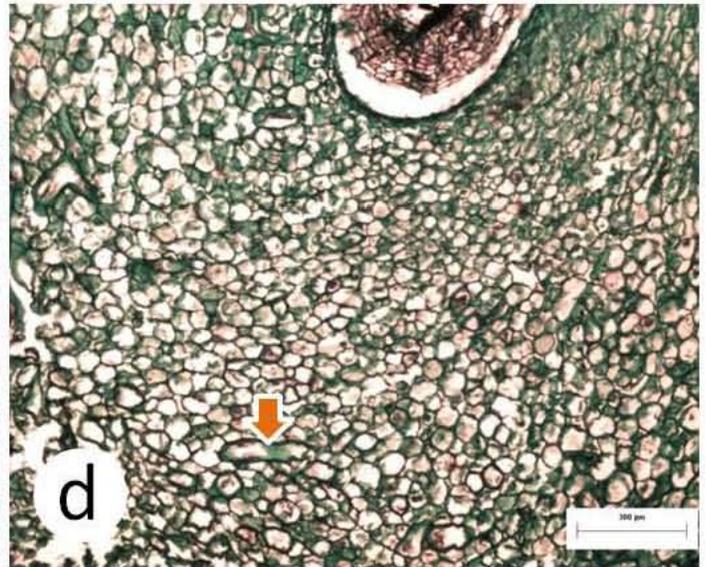
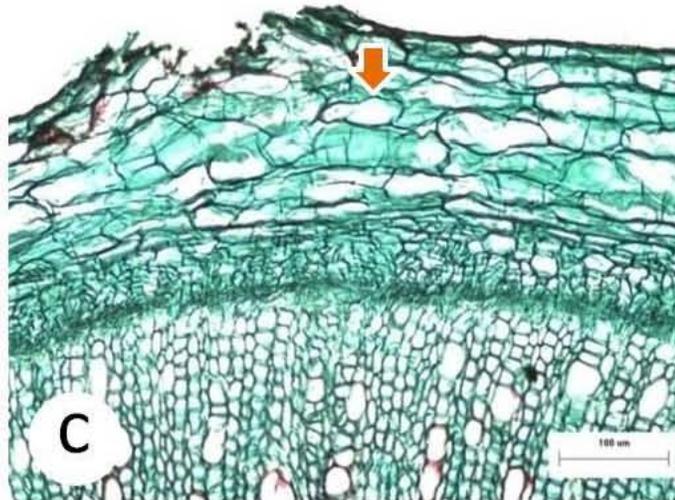
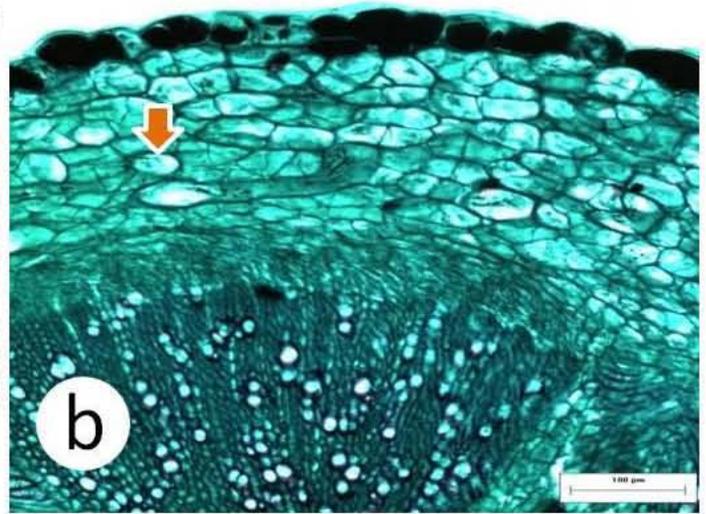
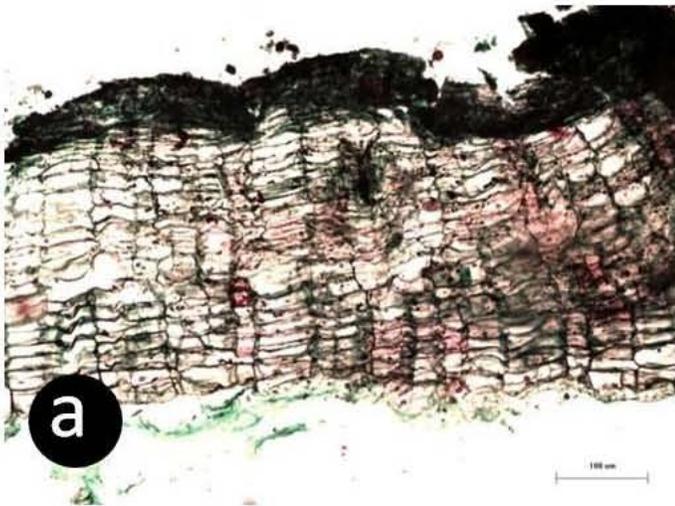


Figura 21. Cortes transversales del tallo de *Euphorbia*. **a, d.** *E. macropus*. **a.** Felema. **b.** *E. prostrata*, parénquima cortical y tejidos secundarios. **c.** *E. peplus*, parénquima cortical y tejidos secundarios. **d.** Parénquima cortical. **e.** *E. dentata*, Floema secundario. Las flechas señalan laticíferos. Tc=tubo criboso, Ca=célula acompañante.

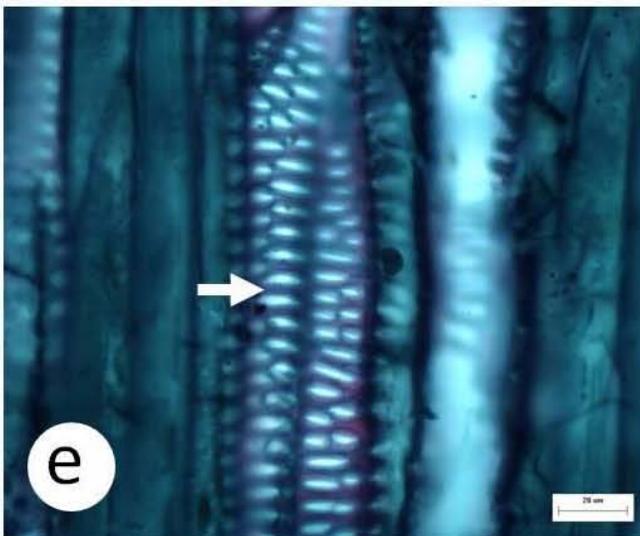
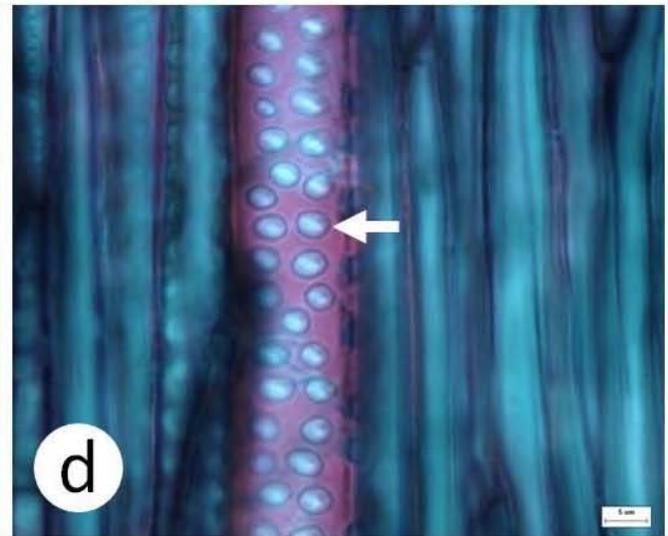
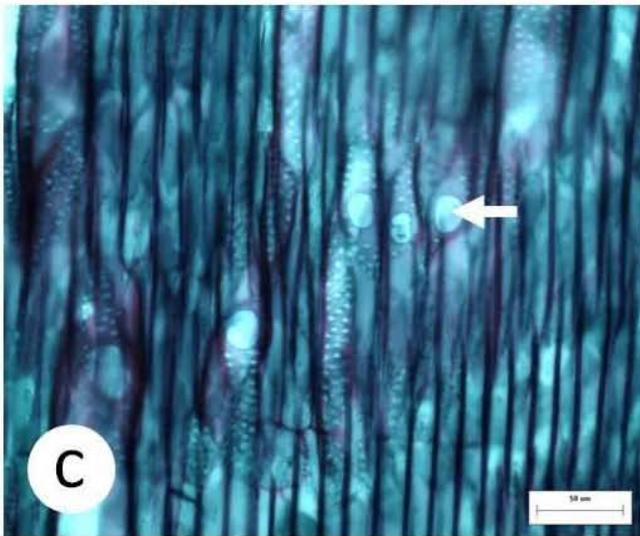
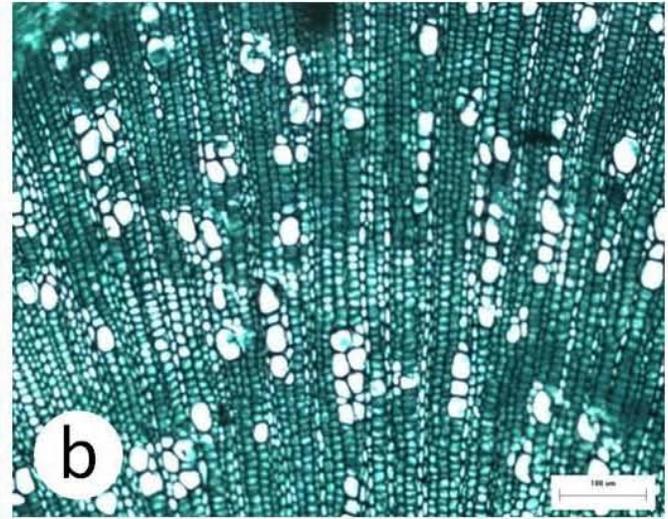
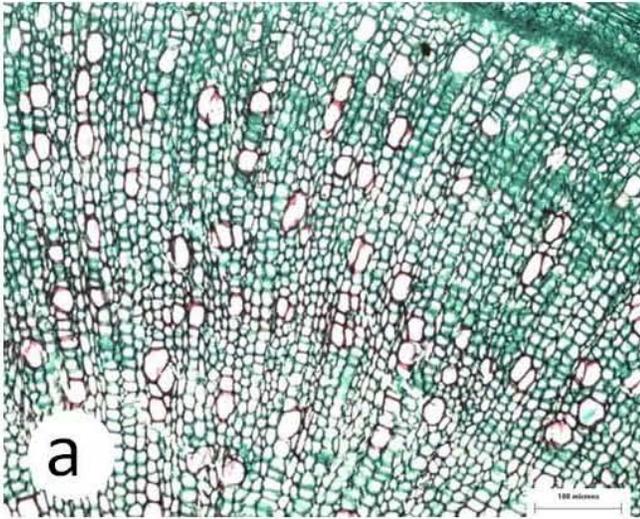


Figura 22. Anatomía de madera de *Euphorbia*. **a, c.** *E. peplus*. **a.** Porosidad difusa sin anillos de crecimiento. **b.** *E. nutans*, vasos agrupados en hileras radiales y cúmulos. **c.** Placas de perforación simple. **d.** *E. lacera*, punteaduras alternas. **e.** *E. macropus*, punteaduras pseudoescalariformes.

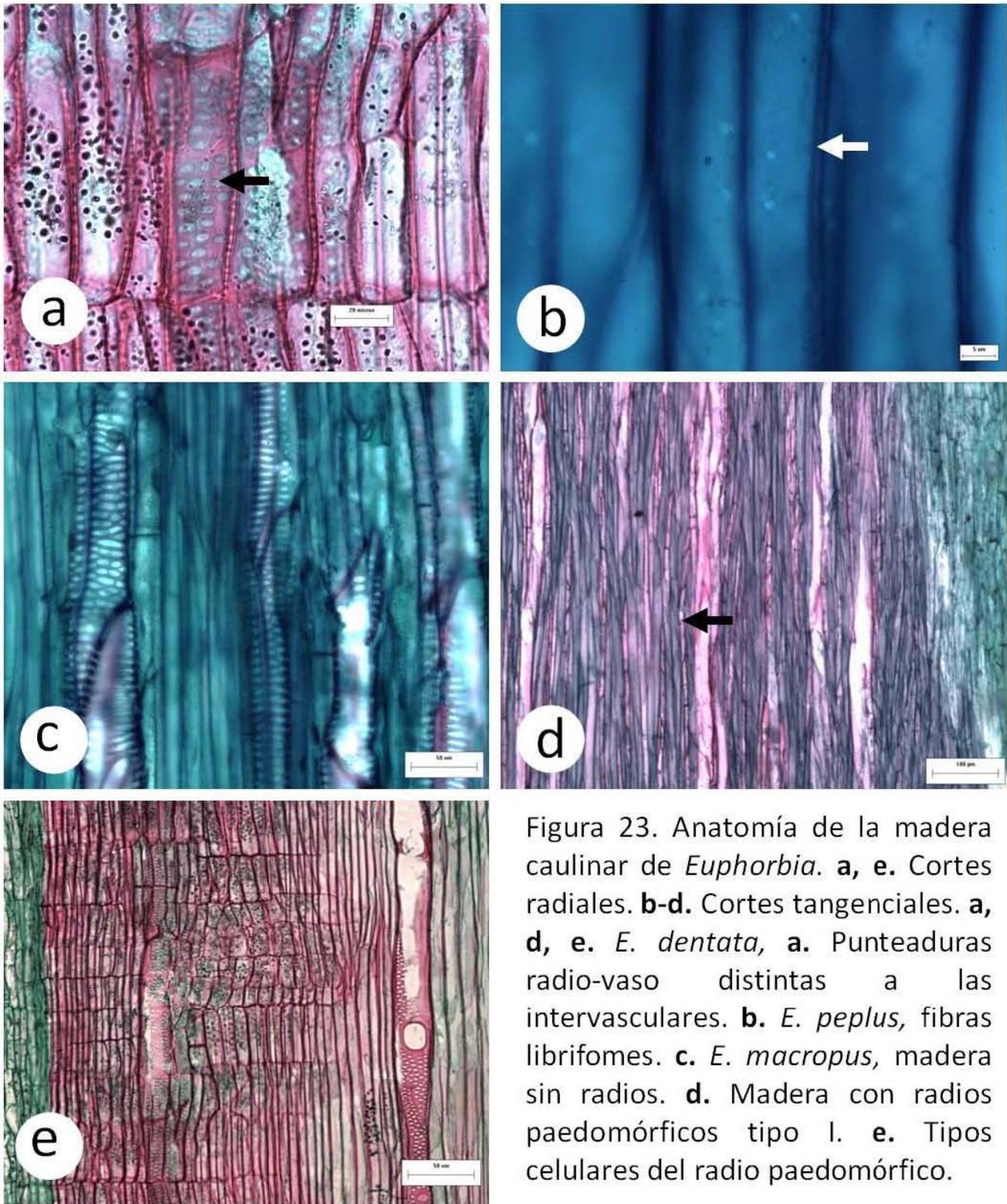


Figura 23. Anatomía de la madera caular de *Euphorbia*. **a, e.** Cortes radiales. **b-d.** Cortes tangenciales. **a, d, e.** *E. dentata*, **a.** Punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares. **b.** *E. peplus*, fibras libriformes. **c.** *E. macropus*, madera sin radios. **d.** Madera con radios paedomórficos tipo I. **e.** Tipos celulares del radio paedomórfico.

Con base en estos caracteres se elaboró una clave artificial para determinar a las especies de la familia Euphorbiaceae en la REPSA la cual se presenta a continuación.

**Clave artificial para identificar a las Euphorbiaceae utilizando caracteres anatómicos del tallo (Todas las mediciones se expresan en promedio).**

- 1.- Madera con menos de 83 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de 123 µm, diámetro de las punteaduras intervasculares de 13.6 µm; floema secundario con bandas de fibras alternando con tubos cribosos, parénquima axial y radial, radios dilatados presentes ..... *Ricinus*
- 1.- Madera con más de 83 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de 16-40 µm, diámetro de las punteaduras intervasculares menos de 5 µm; floema secundario sin bandas de fibras alternando con tubos cribosos, radios dilatados ausentes ..... 2
  - 2.- Drusas presentes en parénquima cortical y floema secundario ..... *Acalypha*
    3. Madera con 466 vasos/mm<sup>2</sup>, paredes de los elementos de vaso de 2.6 µm de grosor; drusas ausentes en la médula ..... *A. mexicana*
    - 3.-Madera con 316 vasos/mm<sup>2</sup>, paredes de los elementos de vaso de 1.6 µm de grosor; drusas presentes en la médula ..... *A. phleoides*
  - 2.- Drusas ausentes en el parénquima cortical y floema secundario ..... *Euphorbia*
    - 4.- CórTEX con más de 20 capas de células de grosor, madera sin radios .....*E. macropus*
    - 4.- CórTEX con menos de 20 capas de células de grosor, madera con radios ..5
      5. Madera con menos de 100 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de 38.9 µm ..... *E. lacera*

5. Madera con más de 100 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos menores a 38.9 µm ..... 6
6. Madera con 360-492 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de mayor a 23 µm, diámetro de las punteaduras intervasculares de 5 µm.....7
7. Madera con radios paedomórficos tipo I (uniseriados y biseriados), 492 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de las fibras gelatinosas de 17.3 µm, córtex con 6-8 capas de grosor ..... *E. dentata*
7. Madera con radios paedomórficos tipo III (uniseriados), 360 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de las fibras gelatinosas de 20.3 µm, córtex con 7-8 capas de grosor ..... *E. peplus*
6. Madera con 595-620 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de menor a 23 µm, diámetro de las punteaduras intervasculares menor a 5 µm..... 8
8. Madera con radios paedomórficos tipo I (uniseriados y biseriados), 595 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de 22 µm, córtex con 5-8 capas de grosor .....*E. nutans*
8. Madera con radios paedomórficos tipo III (exclusivamente uniseriados), 620 vasos/mm<sup>2</sup>, diámetro de los vasos de 16.7 µm, córtex con 4-12 capas de grosor ..... *E. prostrata*

**Anatomía radical.** Se estudiaron siete especies de los géneros *Acalypha* (dos especies) y *Euphorbia* (seis especies).

***Acalypha*. Epidermis** formada por células tabicadas, con contenidos oscuros (Figura 24a). **Córtex** de 4-8 estratos de parénquima (Figura 24a), con drusas y laticíferos (Figura 24a). **Floema secundario no colapsado** conformado por tubos cribosos con 1-2 células acompañantes cada uno, parénquima axial abundante, drusas en el parénquima floemático (Figura 24c).

**Madera.** Anillos de crecimiento ausentes (Figura 24d), porosidad difusa (Figura 24d, e) con 515-697 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos solitarios o agrupados en hileras radiales de 2, 3 (Figura 24a) o hasta 7 vasos o bien en grupos de 4-8 vasos (Figura 24e). Diámetro tangencial de los vasos de 19.93 µm, su pared tiene un grosor de 2.67 µm. Elementos de vaso con placa de perforación simple (Figura 25a), punteaduras intervasculares alternas (Figura 25b) de 4.99 µm de diámetro, punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares (Figura 25c), de forma redondeada a elipsoide con reborde y diámetro de 6.7 µm en promedio. Fibrotraqueidas no septadas (Figura 25d), con punteaduras rebordeadas en las caras radiales y tangenciales, algunas gelatinosas (Figura 24e); diámetro tangencial con una media de 12.5 µm y grosor de la pared de 3.6 µm en promedio. Parénquima axial paratraqueal escaso, de cinco células por serie parenquimatoso. Parénquima radial paedomórfico tipo III, es decir con radios uniseriados (Figura 25e) que tienen de dos o cuatro células de alto, las células de los radios erectas y cuadradas (Figura 25e).

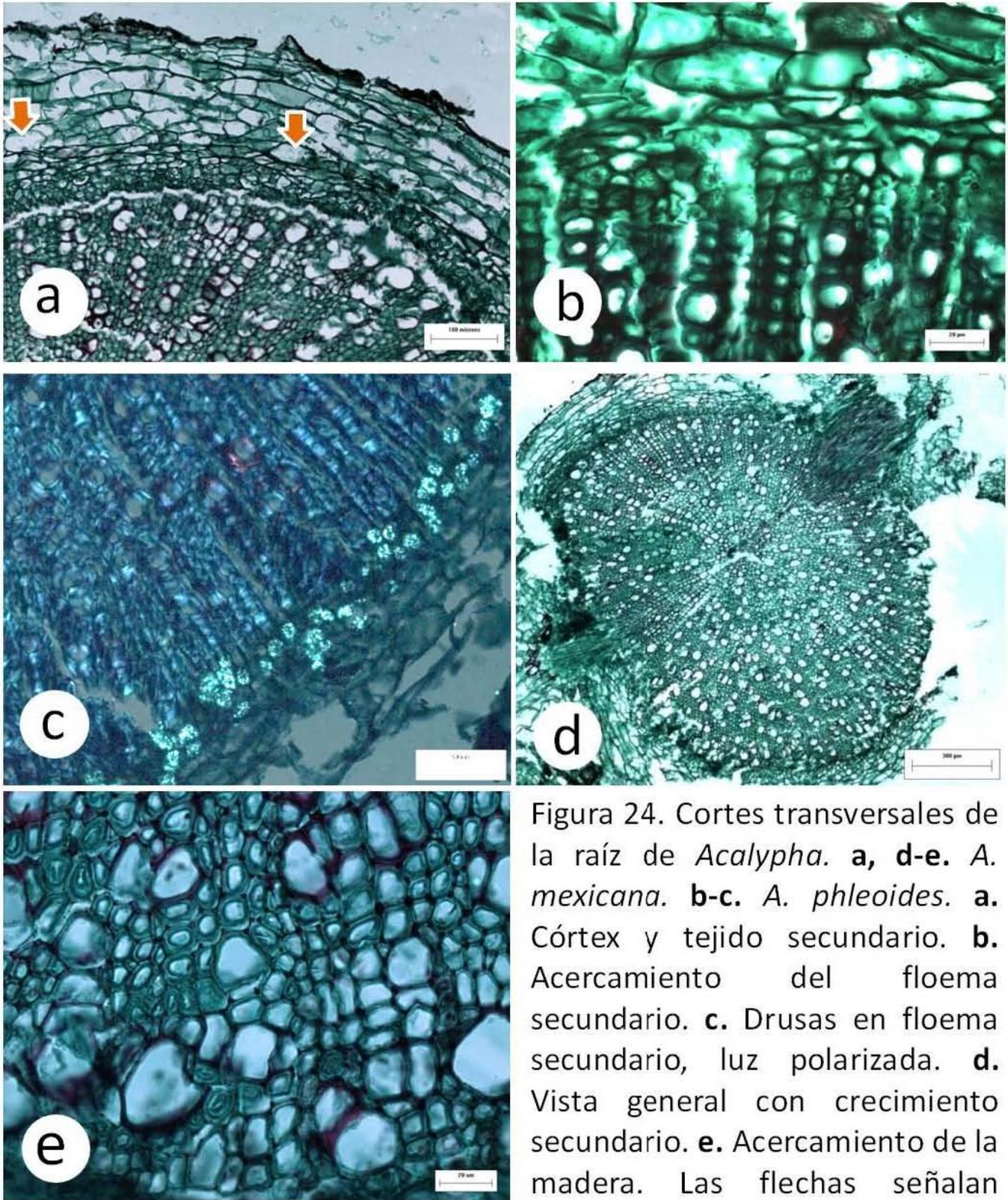


Figura 24. Cortes transversales de la raíz de *Acalypha*. **a, d-e.** *A. mexicana*. **b-c.** *A. phleoides*. **a.** Córtez y tejido secundario. **b.** Acercamiento del floema secundario. **c.** Drusas en floema secundario, luz polarizada. **d.** Vista general con crecimiento secundario. **e.** Acercamiento de la madera. Las flechas señalan laticíferos.

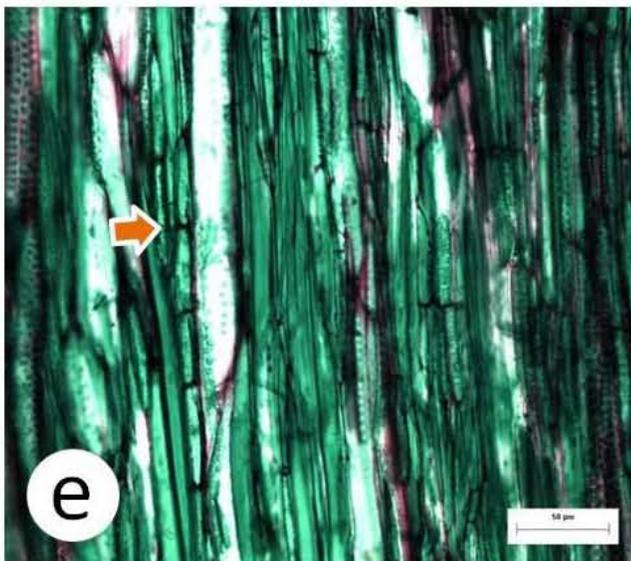
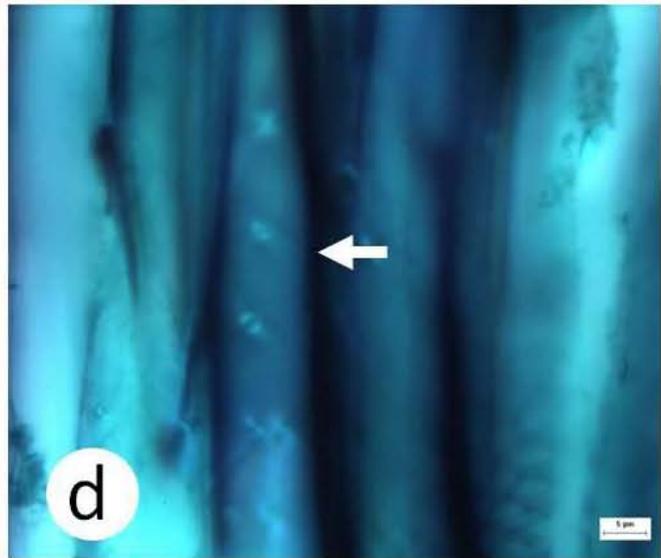
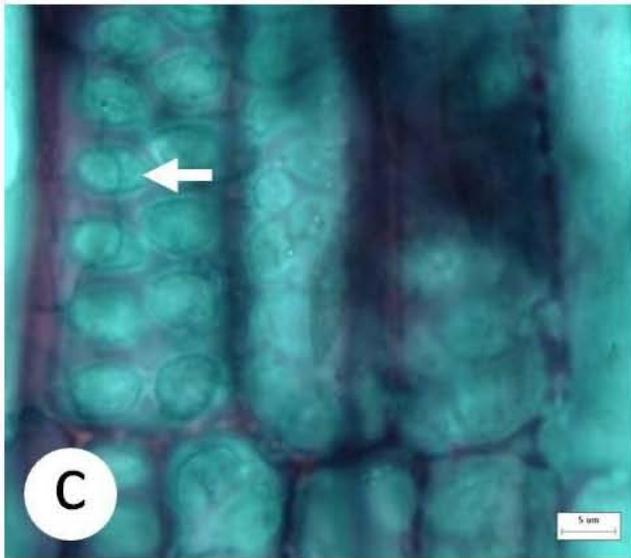
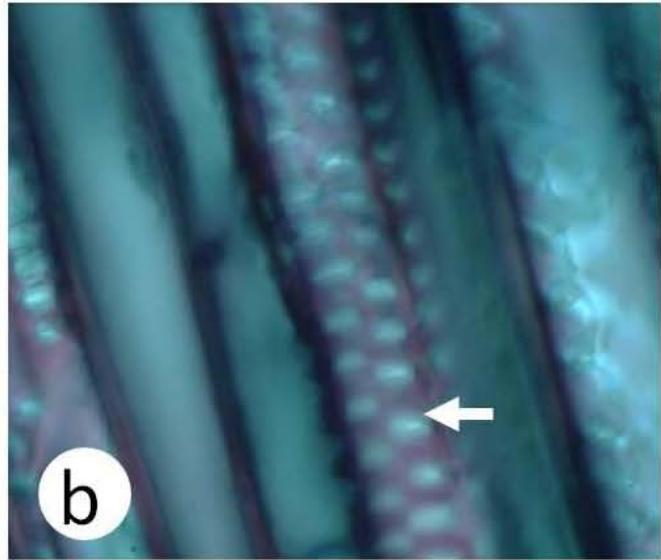
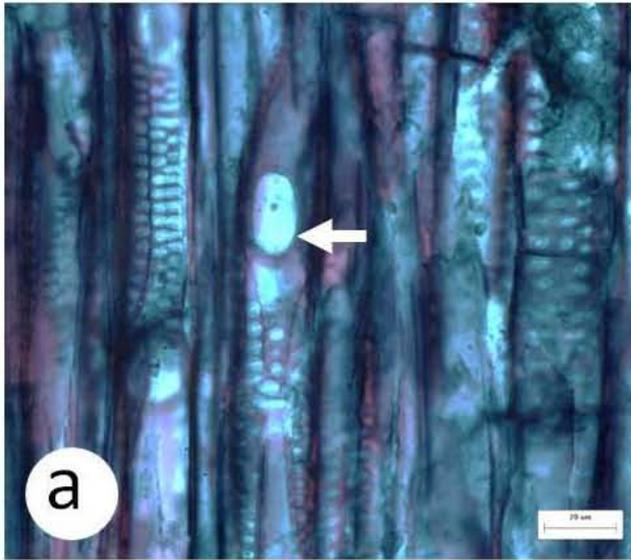


Figura 25. Madera de la raíz de *Acalypha*. **a, c.** Cortes radiales. **b, d-e.** Cortes tangenciales. **a-d.** *A. mexicana*. **a.** Placa de perforación simple. **b.** Punteaduras intervasculares alternas. **c.** Punteaduras radio-vaso. **d.** Fibrotraqueidas. **e.** *A. phleoides*, radios uniseriados señalados por la flecha.

**Euphorbia.** **Peridermis** formada por felema en las especies *E. anychioides*, *E. dentata*, *E. hirta*, *E. macropus*, *E. nutans* y *E. prostrata*, su grosor varía de 2 a 11 capas, con células tabicadas de paredes delgadas, sin contenidos (Figura 26a). **Epidermis** con células tabicadas sin contenidos (Figura 26b). **Córtex** con 4-12 estratos de parénquima (Figura 26a, b), con granos de almidón (excepto *E. peplus*) y laticíferos (Figura 26a-c). **Floema no colapsado** conformado por tubos cribosos, cada uno con una célula acompañante, parénquima abundante.

**Madera.** Anillos de crecimiento ausentes, porosidad difusa, con 249-614 vasos/mm<sup>2</sup>, los vasos pueden estar solitarios o formando hileras radiales de 2-7 vasos (Figura 26d) o en grupos de 2-9 vasos (Figura 26e); diámetro tangencial de 18.99 µm, grosor de sus paredes de 2.17 µm. Elementos de vaso con placa de perforación simple (Figura 27a), punteaduras intervasculares alternas (Figura 27b), con 4.6 µm en diámetro, punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares (Figura 27c) excepto en *E. dentata* (Figura 27d), cuyo diámetro es de 4.6 µm, de forma elíptica con reborde. Fibras libriformes no septadas (Figura 27e), algunas gelatinosas; su diámetro tangencial de 11.8 µm y el grosor de su pared de 2.8 µm. Parénquima axial puede ser apotraqueal difuso (*E. dentata*, *E. peplus*, *E. prostrata*) o paratraqueal escaso (*E. anychioides*, *E. nutans*), de dos a tres células por serie parenquimatosa. Radios pueden ser paedomórficos tipo I o tipo III formados por células erectas y cuadradas.

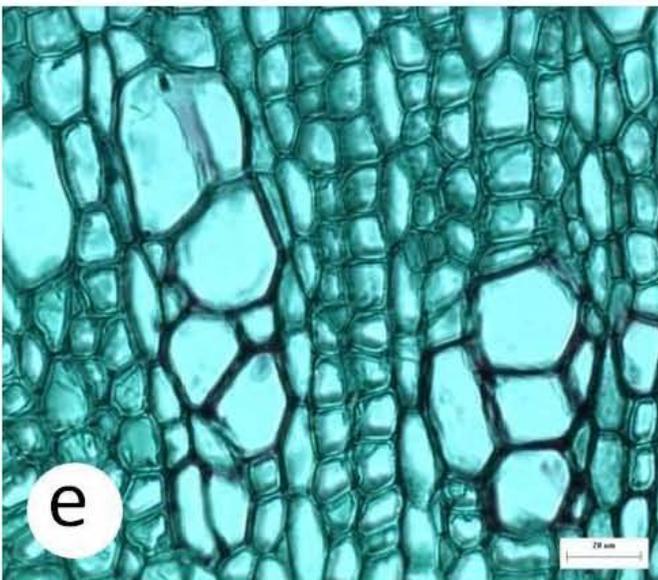
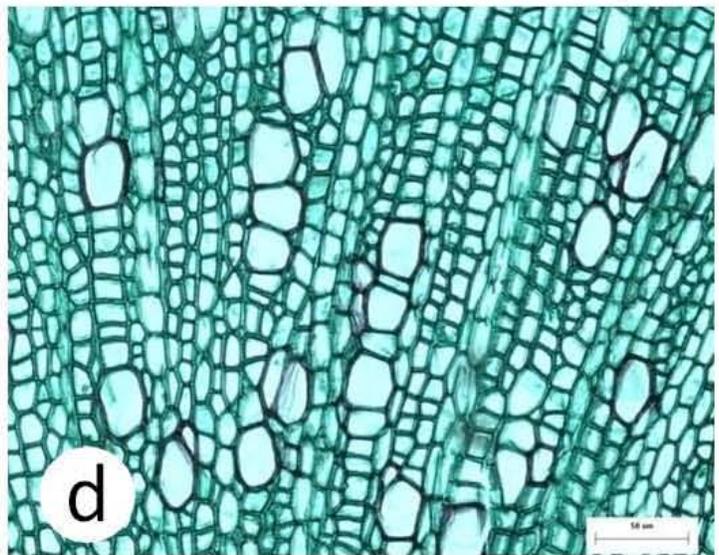
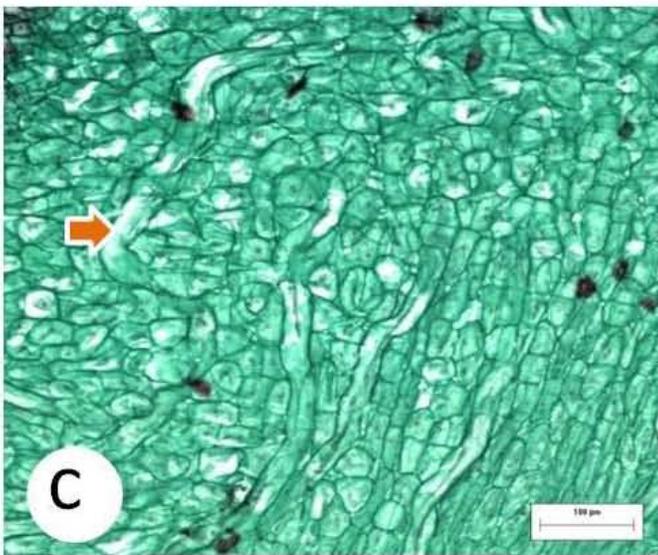
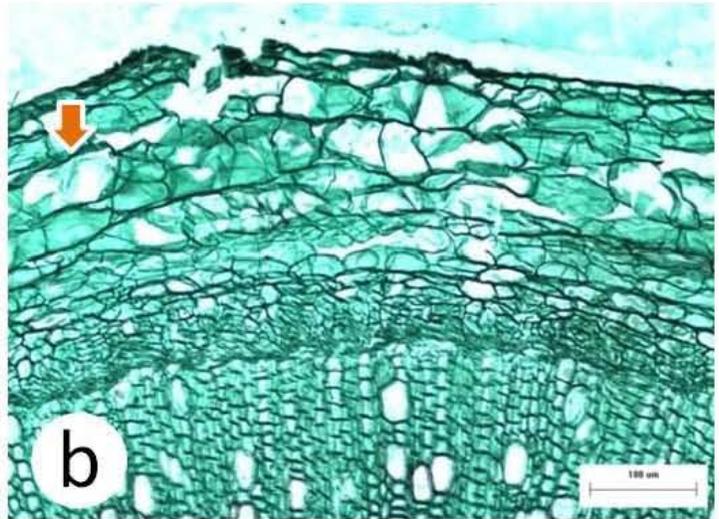
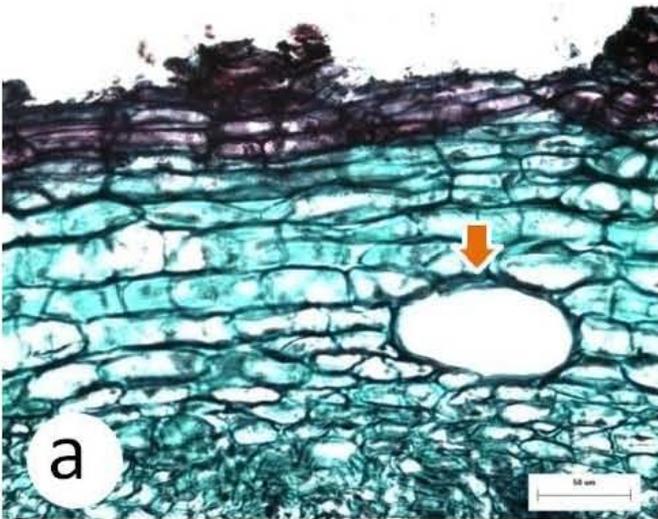


Figura 26. Anatomía de la raíz de *Euphorbia*. **a, b, d-e.** Cortes transversales. **b, d-e.** *E. peplus*. **a.** *E. nutans*, región cortical con laticíferos **b.** Región externa. **c.** *E. macropus*, corte tangencial de parénquima cortical mostrando laticíferos. **d.** Madera mostrando vasos en hileras radiales. **e.** Detalle vasos agrupados y fibras de paredes delgadas.

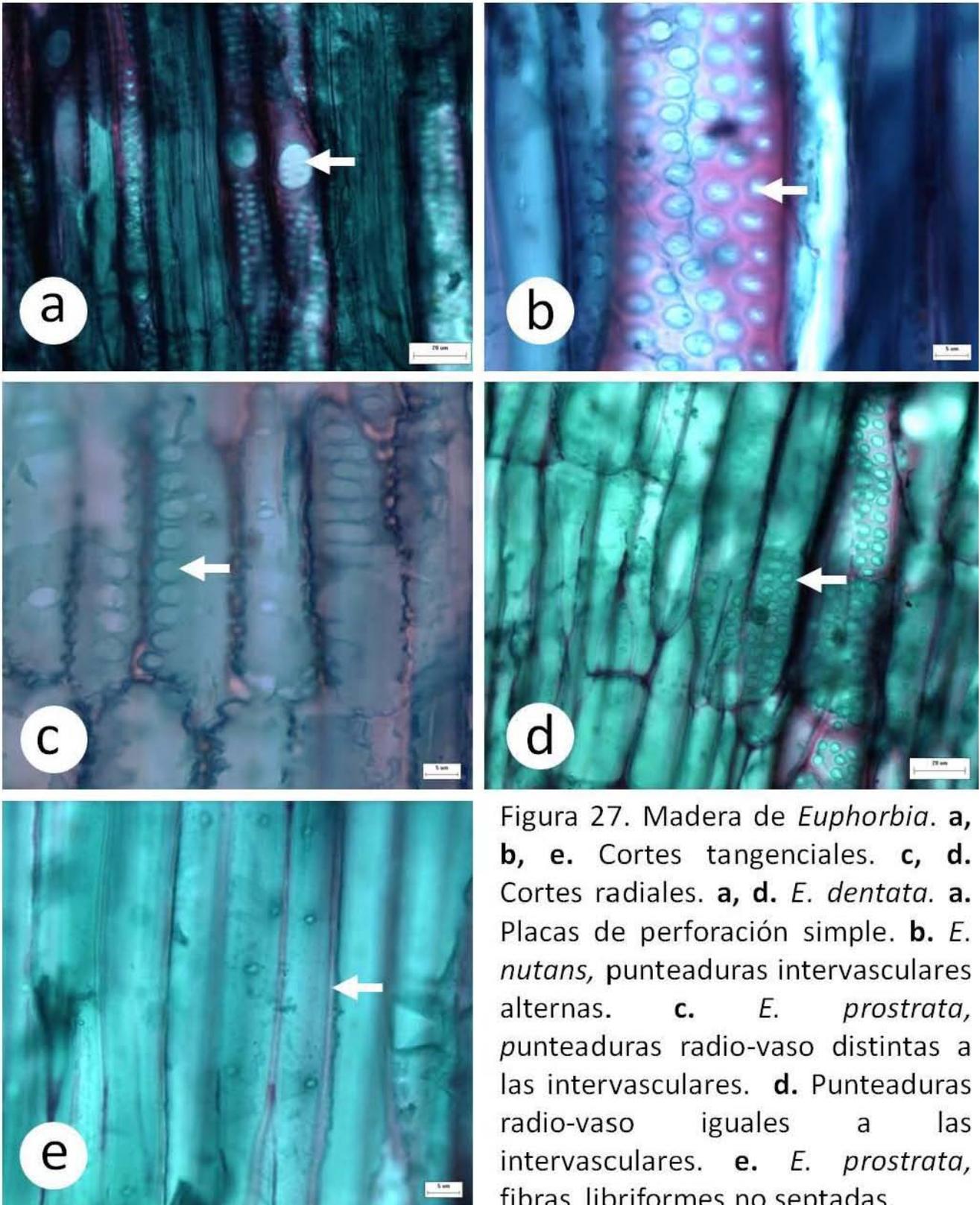


Figura 27. Madera de *Euphorbia*. **a**, **b**, **e**. Cortes tangenciales. **c**, **d**. Cortes radiales. **a**, **d**. *E. dentata*. **a**. Placas de perforación simple. **b**. *E. nutans*, punteaduras intervasculares alternas. **c**. *E. prostrata*, punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares. **d**. Punteaduras radio-vaso iguales a las intervasculares. **e**. *E. prostrata*, fibras libriformes no septadas.

Se elaboró una clave artificial para determinar a las especies de la familia Euphorbiaceae en la REPSA utilizando los caracteres de la anatomía radical, la cual se presenta a continuación.

**Clave artificial para identificar a las Euphorbiaceae utilizando caracteres anatómicos de la raíz. Todas las mediciones se expresan en promedio.**

1.- Drusas presentes en parénquima cortical y floema secundario ..... *Acalypha*

2.- Córtez con 5-8 capas de parénquima de grosor, madera con 697 vasos/mm<sup>2</sup>,  
diámetro de los vasos de 20.5 µm con paredes de 2.12 µm de grosor

..... *A. mexicana*

2.- Córtez con 4-6 capas de parénquima de grosor, madera con 515 vasos/mm<sup>2</sup>,  
diámetro de los vasos de 18.7 µm con paredes de 3.77 µm de grosor

..... *A. phleoides*

1.- Drusas ausentes en el parénquima cortical y floema secundario ..... *Euphorbia*

3.- Punteaduras radio-vaso iguales a las intervasculares, córtex con 4-5 capas de  
parénquima de grosor ..... *E. dentata*

3.- Punteaduras radio-vaso distintas a las intervasculares, córtex con cinco o más  
capas de parénquima de grosor ..... 4.

4. Córtez con 5-8 capas de parénquima de grosor ..... 5

5. Punteaduras radio-vaso e intervasculares mayores a 5  $\mu\text{m}$  de diámetro, vasos de 23.8  $\mu\text{m}$  de diámetro.....*E. peplus*
5. Punteaduras radio-vaso e intervasculares menores a 5  $\mu\text{m}$  de diámetro, vasos con 17  $\mu\text{m}$  de diámetro ..... 6
6. Madera con 289 vasos/ $\text{mm}^2$ , diámetro de las punteaduras radio-vaso de 3.8  $\mu\text{m}$ , grosor de las paredes de las fibras gelatinosas de 2.6  $\mu\text{m}$ , córtex con 6-7 capas de parénquima ..... *E. anychioides*
6. Madera con 586 vasos/ $\text{mm}^2$ , diámetro de las punteaduras radio-vaso de 4.8  $\mu\text{m}$ , grosor de las paredes de las fibras gelatinosas de 3  $\mu\text{m}$ , córtex con 6-8 capas de parénquima .....*E. nutans*
4. Córtex con más de ocho capas de parénquima de grosor ..... 7
7. Córtex con 7-10 capas de parénquima de grosor, Madera con 544 vasos/ $\text{mm}^2$ , diámetro de los vasos de 19.4  $\mu\text{m}$  con paredes de 2.5  $\mu\text{m}$  de grosor ..... *E. prostrata*
7. Córtex con 10-12 capas de parénquima de grosor, Madera con 249 vasos/ $\text{mm}^2$ , diámetro de los vasos de 21.9  $\mu\text{m}$  con paredes de 3.1  $\mu\text{m}$  de grosor ..... *E. hirta*

## Discusión

### Los atributos foliares como fuente de caracteres taxonómicos

**Arquitectura foliar.** De los 33 caracteres revisados de la arquitectura foliar, algunos de ellos resultaron útiles para el reconocimiento de las euforbiáceas de la REPSA. Los que más contribuyen a nivel genérico son: la inserción del pecíolo, el tipo de margen foliar, el patrón de venación primaria y secundaria mayor. Por otra parte, para *Acalypha* se corrobora la presencia de hojas simples, alternas, con glándulas foliares, palmadas con tres venas primarias, margen de la hoja crenado a serrado, así como la forma de los flancos de los dientes (Seber, 1984; Sagun *et al.*, 2010). En el caso de *Ricinus communis*, por primera vez se describe en detalle la arquitectura foliar, sólo cuatro caracteres (hojas palmatilobadas, peltadas, excéntricas, con margen serrado) han sido reportados previamente (Webster, 1994b; Taur *et al.*, 2011).

*Euphorbia* muestra mayor diversidad en la arquitectura foliar; de acuerdo con Park y Elisen (2000) este género es uno de los más diversos en aspectos de morfología foliar, sin embargo únicamente describieron la filotaxia, el tipo de margen y la forma de la base foliar. Por otra parte, Sehgal y Paliwal (1974a) para *Euphorbia* comentan que el tamaño de las aréolas y el número de las terminaciones de las vénulas carecen de relevancia taxonómica, dado que pueden variar en una misma hoja o entre hojas de algunas especies; en este estudio, los integrantes de la sección *Anisophyllum* fueron los únicos que mostraron de dos a tres tipos de terminaciones en las vénulas de una sola hoja.

Por primera vez se utiliza la arquitectura foliar para reconocer categorías infragenéricas en *Euphorbia*; encontrando que los subgéneros *Esula* y *Agaloma*, cuyos integrantes presentan exclusivamente haces vasculares C<sub>3</sub> pueden ser distinguidos del

subgénero *Chamaesyce*. El subgénero *Esula* carece de glándulas foliares, el margen es sinuoso, sin tricomas, el patrón de venación secundaria mayor es broquidódromo festunoide y las venas cuaternarias son reticuladas poligonalmente. Por su parte, el subgénero *Agaloma* presenta glándulas foliares, el margen puede ser sinuoso o serrado con o sin tricomas, la venación secundaria mayor eucamptódroma o semicraspedódroma, venas cuaternarias son reticuladas irregularmente. El subgénero *Chamaesyce* presenta integrantes con haces vasculares C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, se caracteriza por presentar glándulas foliares, laminares y marginales, el patrón de venación secundaria mayor puede ser eucamptódromo o semicraspedódromo, mientras que las venas cuaternarias pueden ser reticuladas irregularmente o estar ausentes.

Sehgal y Paliwal (1974a) estudiaron 40 especies del subgénero *Chamaesyce*, concluyen que este subgénero se caracteriza por presentar tres venas primarias y todas las venas ornamentadas, es decir presentan una vaina parenquimatosa (Herbst, 1972; Thakur y Patil, 2012). En la REPSA pueden presentar una o tres venas primarias y las venas ornamentadas únicamente se encuentran en la sección *Anisophyllum* dado que presenta haces vasculares C<sub>4</sub>, además dicha sección presenta hojas opuestas, base foliar asimétrica y parte media de la lámina simétrica, venas secundarias menores simples broquidódromas, venas terciarias intercostales ramificadas, ausencia de venas de quinto orden, ápice de las terminaciones de las vénulas de tipo múltiple.

A nivel de especie, todas las euforbiáceas comparten un carácter exclusivamente (ausencia de venas perimarginales), lo cual refleja la amplia diversidad de la arquitectura. Las especies de *Acalypha* comparten 31 caracteres, 23 con algunas especies de *Euphorbia* y 11 con *Ricinus communis*; mientras que las especies de *Euphorbia* comparten entre ellas únicamente cuatro caracteres. Para el reconocimiento de las especies se combinan la forma

de la lámina, el tipo de margen, pubescencia, la forma y el ángulo de la base foliar, el ángulo de las venas secundarias mayores; algunos de estos caracteres se han utilizado para el reconocimiento de especies en otros grupos de euforbiáceas (Murillo, 2001).

**Anatomía foliar.** Los caracteres anatómico foliares que permiten la distinción de los géneros son: la presencia de idioblastos en la epidermis, el número de capas de los parénquimas clorofílicos, la presencia de cristales en el mesofilo, el número de células de las vainas del haz vascular, el número de elementos traqueales del xilema de los haces vasculares menores, el aspecto y número de elementos traqueales del xilema de la vena media.

En el caso de los cristales observados en *Acalypha*, Raju y Rao (1977) reportan la misma distribución descrita en esta investigación; Cardiel (1995) indica la presencia de tres tipos de cristales (Prismáticos alargados, poliédricos irregulares, estrellados) para este género, en este estudio únicamente se observaron drusas, que de acuerdo a Cardiel corresponderían a los cristales estrellados. Pax y Hoffmann (1924) indican que la epidermis foliar de *Acalypha* presenta drusas, en las epidermis de las especies de la REPSA no se observaron cristales; sin embargo, ambas epidermis presentan idioblastos, que probablemente puedan contener cristales, mismos que con la microtecnica y la diafanización pudieron ser eliminados, de ser así, las especies de *Acalypha* pueden tener la capacidad de formar cristales con distinta composición química, como se ha registrado en otros taxones (Pacheco-Tejo *et al.*, 2009).

Otras características anatómicas de *Acalypha* previamente reportadas y encontradas en este estudio son: hojas anfiestomáticas, presencia de estomas paracíticos, tricomas simples multicelulares (Raju y Rao, 1977). No se observaron tricomas estrellados ni

glandulares, descritos por Seberg (1984) y Sagun *et al.* (2010). Las especies de la REPSA, del género *Acalypha*, se diferencian por el tamaño de las drusas, el arreglo de los estomas del envés y el tamaño de las células epidérmicas abaxiales.

Scott (1941) realizó un estudio sobre los tipos de cristales presentes en *Ricinus*. Para las hojas encontró cristales tipo drusa con un diámetro de 2-3  $\mu\text{m}$  en el parénquima asociado a las venas. En este estudio se corrobora la descripción hecha por Scott; sin embargo, el tamaño de las drusas de los ejemplares de la REPSA son mayores, ubicándose entre 9- 23  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Para el género *Euphorbia* en comparación con otros estudios se corrobora la presencia de hojas hipostomáticas y anfistomáticas, epidermis papilosa o tabicada, paredes celulares rectas, ligeramente onduladas a fuertemente onduladas, estomas anomocíticos o anisocíticos, tricomas multicelulares y simples, no se encontraron hojas epistomáticas, estomas paracíticos ni tricomas simples (Metcalf y Chalk, 1950; Kakkar y Paliwal, 1974; Raju y Rao, 1977; Molero y Roriva, 1992; Benedí y Orell, 1993; Galeş y Toma, 2006, 2007; Aworinde *et al.*, 2009; Thakur y Patil, 2011).

El mesofilo bifacial, con latíciferos no articulados y haces vasculares  $C_3$  o  $C_4$  han sido reportadas en otros estudios (Batanouny *et al.*, 1991; Park y Elisen, 2000; Mendivelso *et al.*, 2003; Ciccarelli *et al.*, 2009; Jafari y Nasseh, 2009; Luković, *et al.*, 2009; Sage *et al.*, 2011b; Thakur y Patil, 2011; Yang y Berry, 2011), no se encontró ningún mesofilo unifacial (Sage *et al.*, 2011b).

El subgénero *Esula* se caracteriza por presentar paredes celulares de las epidérmicas abaxiales tipo U, sin estomas adaxiales, parénquima esponjoso conformado por tres a cinco

capas de espesor, vainas de los haces vasculares menores con cinco a seis células parenquimatosas. Mientras que *Euphorbia* subgen. *Agaloma* presenta células epidérmicas adaxiales poligonales alargadas e isodiamétricas, estomas adaxiales, paredes celulares de las epidérmicas abaxiales tipo U, S, parénquima esponjoso conformado por tres a seis capas de espesor, vainas de los haces vasculares menores con cinco a nueve células parenquimatosas. En *E.* subgen. *Chamaesyce*, la epidermis abaxial tiene paredes celulares onduladas tipo U o V o rectas, estomas abaxiales al mismo nivel que las epidérmicas, parénquima esponjoso con dos a ocho capas de espesor, vaina de los haces vasculares menores con dos a ocho células parenquimatosas.

### **La anatomía del tallo y la raíz como fuente de caracteres taxonómicos**

La familia Euphorbiaceae de la REPSA se caracteriza por carecer de anillos de crecimiento, presentar porosidad difusa, vasos agrupados principalmente en hileras radiales, placa de perforación simple, las punteaduras intervasculares alternas, las punteaduras radiovaso distintas a las intervasculares, las fibras no septadas y ocasionalmente gelatinosas, todos estos caracteres han sido identificados como diagnósticos de Euphorbiaceae (Mennega, 2005; Hayden y Hayden, 2000; Westra y Koek-Noorman, 2004).

La anatomía del tallo muestra que *Acalypha* y *Ricinus* presentan drusas en parénquima cortical y en floema secundario no colapsado, mientras que los integrantes de *Euphorbia* carecen de inclusiones minerales en ambas regiones del tallo. El género *Acalypha* se diferencian de *Ricinus* por carecer de peridermis, el floema secundario carece de fibras y de radios dilatados, los radios floemáticos son exclusivamente uniseriados, mientras en *Ricinus* el floema secundario presenta radios dilatados mismos que son uni, bi y triseriados. En cuanto a la madera, *Acalypha* muestra mayores densidades de vasos por

milímetro cuadrado así como los valores para el diámetro de los vasos y punteaduras intervasculares, también el tipo de radios paedomorficos permite distinguirlos, tales diferencias pueden estar correlacionados con el hábito herbáceo de *Acalypha* y el arbustivo de *Ricinus* como se ha registrado en otros grupos de plantas (Carlquist 1988; Baas *et al.*, 2004).

La madera de *Acalypha* de la REPSA es similar a los reportes realizados por Metcalfe y Chalk (1983) así como por Hayden y Hayden (2000). Sin embargo las especies de la REPSA muestran mayores densidades de vasos/mm<sup>2</sup>, placas de perforación simple, fibras libriformes no septadas, radios paedomórficos con células cuadradas y erectas. Lo cual contrasta con las especies estudiadas por Hayden y Hayden (2000), mismas que muestran placas de perforación escalariformes e irregulares, fibras o fibrotraqueidas septadas, radios homocelulares con células cuadradas o erectas (paedomórficos, aunque ellos no utilizan este término), drusas en parénquima radial.

La madera de *Ricinus* es similar a la reportada por otros autores, excepto por los radios, en los ejemplares de la REPSA son paedomórficos conformados por células erectas y cuadradas mientras que Messeri (1938), Fahn *et al.* (1986), Hayden y Hayden (2000) reportan los radios como heterocelulares. Al revisar las imágenes presentadas por estos autores, el único que muestra ilustraciones de los cortes radiales es Messeri (1938). Después de revisarlos con detenimiento, únicamente se aprecian células erectas y cuadradas, por lo que es un radio paedomórfico. Para la época en la cual se escribió el artículo de Messeri, aún no se hablaba de paedomorfosis en la madera lo cual explica su terminología (Carlquist, 1962). Respecto a los tipos de cristales en la madera de *Ricinus*, en esta investigación se reporta la presencia de drusas en parénquima radial y axial, mientras que Fahn *et al.* (1986) indican la presencia de cristales prismáticos y en agregados

irregulares. Por otra parte Metcalfe y Chalk (1983) reportan la presencia de tilides en los elementos de vaso del xilema de *Ricinus communis*, las cuales fueron observadas en los ejemplares de la REPSA.

La madera caulinar de *Euphorbia* ha sido estudiada por Carlquist (1962), Metcalfe y Chalk (1983) y Mennega (2005). Tanto Carlquist como Mennega concluyen que la madera de este taxón es sumamente variable, dependiendo de la forma de vida de las plantas estudiadas, dado que se pueden encontrar herbáceas perennes, herbáceas anuales, arbustos, pequeños árboles e incluso algunas suculentas. Revisando la información de la madera de las especies de la REPSA es similar a la descrita por Mennega (2005) para los subgéneros *Chamaesyce* y *Euphorbia*. Las diferencias radican en el número de vasos/mm<sup>2</sup>, la composición de los radios y el tipo de fibras.

La anatomía radical ha sido estudiada por Metcalfe y Chalk (1983) así como por Galeş y Toma (2006, 2007), quienes reportan que *Euphorbia* muestra felema grueso; felodermis, córtex secundario amplio amilífero con laticíferos, floema escaso, xilema angosto con vasos en grupos radiales y reticulados, fibras libriformes y parcialmente gelatinosas, así como radios amplios que pueden estar lignificados o no. Las especies de la REPSA muestran peridermis conformada únicamente por felema, córtex amplio con granos de almidón y laticíferos, el floema escaso y el xilema es amplio, con vasos agrupados en hileras radiales ocasionalmente con grupos múltiples, fibras gelatinosas, los radios pueden estar lignificados o no, pero nunca se dilatan.

### **Paedomorfosis en la madera de Euphorbiaceae**

En la madera de las especies herbáceas de *Acalypha* los radios únicamente presentan células erectas y cuadradas; *Euphorbia macropus* carece de radios y presenta punteaduras

intervasculares escalariformes y alternas, mientras que el resto de especies presenta radios paedomórficos tipo I o III, cualquiera de ellos únicamente presenta células erectas y cuadradas. De acuerdo con Carlquist (1988, 2009), las características antes mencionadas pueden ser consideradas típicas de maderas juveniles o paedomórficas. En el caso de las maderas que no presentan radios, se ha sugerido que puede deberse a la sustitución de las iniciales de radio por fusiformes que pueden diferenciarse en fibras (Carlquist, 1962, 2009).

Con el fin de entender la evolución de la madera paedomórfica en grupos taxonómicos con amplia variación morfológica, se emplearon análisis filogenéticos (Lens *et al.*, 2009); en los cuales encontraron que algunos terminales han adquirido el hábito leñoso de manera secundaria; es decir que en la base de su clado se encuentran representantes herbáceos y leñosos en la parte apical. Con base en la filogenia propuesta por Wurdack *et al.* (2005) el grupo hermano de *Ricinus communis* es *Speranskia* cuyos integrantes son hierbas, lo que permite suponer que en *Ricinus* la condición leñosa se pudo adquirir secundariamente, esto podría apoyar las características anatómicas de sus radios, dado que están formados únicamente por células erectas y cuadradas, característica reconocida como paedomórfica (Carlquist, 2009).

### **Posibles adaptaciones foliares al estrés hídrico**

Los caracteres foliares han sido explorados en un contexto ecofisiológico para establecer hipótesis de adaptación de las plantas a su medio ambiente (Walls, 2011). El tamaño, la forma de la lámina y su margen han sido correlacionadas principalmente con la temperatura media anual, la humedad y la fisonomía foliar (Royer *et al.*, 2005, 2009, 2012).

La mayoría de las euforbiáceas de la REPSA presentan margen dentado y son caducifolias, en otros estudios se ha encontrado una correlación entre ambos caracteres

(Royer *et al.*, 2009). Los dientes foliares son áreas, en las cuales las tasas fotosintéticas y de transpiración son mayores, por lo cual el contenido de nitrógeno y expansión foliar se ven incrementados (Roger *et al.*, 2012), probablemente las euforbiáceas aprovechen esta capacidad morfo-fisiológica, para crecer rápidamente durante la época favorable y puedan aumentar sus nutrientes para la floración y fructificación con la finalidad de escapar al estrés hídrico de la REPSA.

En el caso de las especies con margen dentado que son perennifolias y que deben de tolerar el estrés hídrico, las modificaciones morfo-fisiológicas que probablemente les permiten permanecer en la REPSA son: la presencia de terminaciones múltiples en las vénulas, que de acuerdo a Seghal y Paliwal (1974a) almacenan agua y la movilizan de manera eficiente en la lámina y la planta (Olatunji y Nengim, 1980). La presencia de hojas anfiestomáticas y la posición de los estomas por debajo de las células epidérmicas, permiten aumentar la capacidad foliar de saturación de CO<sub>2</sub> dentro del mesofilo, reduciendo sus tasas de evapotranspiración e impactando en la eficiencia de la fotosíntesis, el ahorro y uso eficiente del agua (Parkhurst, 1978; Beerling y Kelly, 1996; Gibson, 1996).

Fisiológicamente estas euforbiáceas probablemente presenten fotosíntesis C<sub>4</sub> pues muestran anatomía Kranz (Sage *et al.*, 2011b). Las plantas C<sub>4</sub> pueden compensar altos niveles de fotorrespiración, facilitando la fijación del CO<sub>2</sub> en las vainas de las venas para optimizar sus siguientes transformaciones químicas en el mesofilo (Wheeler, 1941; Webster, 1967; Fahh y Cutler, 1992; Sage *et al.*, 2011a; Yang y Berry, 2011) favoreciendo su crecimiento, reproducción y éxito en estos ambientes con estrés hídrico o bien con altas incidencias lumínicas.

Por otra parte, las especies de *Euphorbia* C<sub>3</sub> presentan traqueoblastos en las terminaciones de las vénulas, mismos que al parecer también pueden tener un papel en el

almacén de agua (Seghal y Paliwal, 1974a). Otro posible atributo que contribuye a la permanencia de las Euphorbiaceae en la REPSA es la variación en la forma de las paredes celulares de las epidérmicas ordinarias, siendo onduladas tipo S, U y V. De acuerdo con Gibson (1996) las células epidérmicas con ondulaciones pueden tener un papel importante en la tolerancia al estrés hídrico.

### **Posibles adaptaciones de la madera al estrés hídrico**

En especies sujetas a estrés hídrico la anatomía de la madera presenta como posibles adaptaciones altas frecuencias de vasos/mm<sup>2</sup> (Carlquist, 1988), es decir, con más de 100 vasos/mm<sup>2</sup>, incluso arbustos pequeños llegan a presentar 1418 vasos/mm<sup>2</sup> (Carlquist, 1989). Las altas frecuencias de vasos le confieren al xilema secundario redundancia y mayor seguridad en la conducción, dado que si alguno de los vasos emboliza, el agua puede tener rutas alternativas para desplazarse en el resto de vasos funcionales (Ewers *et al.*, 2007). Por otra parte, es sabido que la frecuencia de los vasos está correlacionada con su diámetro, de tal forma que taxones con vasos de diámetro pequeño (< 50 µm) muestran altas densidades y viceversa (Carlquist, 1988, 1989) como ocurre en las euforbiáceas de la REPSA.

Otra adaptación al estrés hídrico es la tendencia al agrupamiento de los vasos, dado que en ambientes de clima tropical húmedo se presentan solitarios a rara vez agrupados (Carlquist, 1969; Carlquist y Hoekman, 1985; Fahn *et al.*, 1986; Lindorf, 1994). La presencia de vasos múltiples o agrupados, pueden evitar la interrupción de la conducción ya que si un vaso de mayor tamaño emboliza, puede ser substituido en su función por varios vasos de menor diámetro asociados a él.

## Conclusiones

Los caracteres de la arquitectura y anatomía foliar permiten la caracterización de géneros, secciones y especies de euforbiáceas de la REPSA. La anatomía Kranz, las terminaciones múltiples o con traqueoblastos, las hojas anfistomáticas, y la ondulación de las paredes celulares de las epidérmicas de ambas caras de la lámina pueden ser adaptaciones foliares al estrés hídrico.

Los caracteres caulinares que permiten la distinción entre géneros son: la presencia y distribución de drusas, fibras y radios del floema, densidad de vasos por milímetro cuadrado, diámetro tangencial de los vasos, diámetro de las punteaduras intervasculares, tipo de radios paedomórficos. Probablemente la paedomorfosis de la madera en *Acalypha* y *Euphorbia* se debe a su hábito de herbáceas leñosas. Mientras que *Ricinus* puede ser por adquisición secundaria. Como posibles adaptaciones al estrés hídrico se sugiere que la anatomía caulinar y radical muestra altas frecuencias de vasos/mm<sup>2</sup> así como un agrupamiento de vasos generalmente en hileras radiales.

## Literatura citada

- Álvarez, F., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-C, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar, A. Valiente. 1989. Proyecto para la creación de una reserva en el pedregal de San Ángel. Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM. 54p.
- Andrés-Hernández, A. R. y T. Terrazas. 2006. Anatomía foliar y del pecíolo de especies del género *Rhus s.str.* (Anacardiaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México 78: 95-106.
- Aworinde, D. O., D. U. Nwoye, A. A. Jayeola, A. O. Olagoke y A. A. Ogundele. 2009. Taxonomic significance of foliar epidermis in some members of Euphorbiaceae Family in Nigeria. Research Journal of Botany 4: 17-28.
- Baas, P. y F. H. Schweingruber. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. IAWA Bulletin New Series 8: 245-274.
- Baas, P., F. W. Ewers, S. D. Davis y E. A. Wheeler. 2004. Evolution of xylem physiology. En: Hamsley, A. e I. Poole (Eds.). The Evolution of Plant Physiology: from Whole Plants to Ecosystems. Elsevier, Amsterdam. 492 p.
- Barradas, V. L., A. Tejeda-Martínez y E. Jáuregui. 1999. Energy balance measurements in a suburban vegetated area in Mexico City. Atmospheric Environment 33: 4109-4113.
- Batanouny, K. H., W. Stichler y H. Zeigler, 1991. Photosynthetic pathways and ecological distribution of *Euphorbia* species in Egypt. Oecologia 87: 565-569.
- Beerling, D. J. y C. K. Kelly. 1996. Evolutionary comparative analyses of the relationship between leaf structure and Function. New Phytologist 134: 35-51
- Benedí, C. y J. J. Orell. 1993. Contribution on the phytodermological study of *Chamaesyce* S. F. Gray (Euphorbiaceae). Collectanea Botanica 22: 39-48.
- Bernhard, F. 1966. Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoidées (Euphorbiacées). Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire 75: 71-156.
- Cardiel, J. M. 1995. Cristales foliares en *Acalypha* L.(Euphorbiaceae). Anales del Jardín Botánico de Madrid 53: 181-189.
- Carlquist, S. 1962. A theory of paedomorphosis in dicotyledonous Woods. Phytomorphology 12: 30-45.
- Carlquist, S. 1969. Wood anatomy of Lobelioideae (Campanulaceae). Biotropica 1: 47-72.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. American Journal of Botany 64: 887-896.
- Carlquist, S. y D. A. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. IAWA Bulletin New Series 6: 319-347.

- Carlquist, S. 1988. Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer-Verlag. Londres. 436p.
- Carlquist, S. 1989. Wood and bark anatomy of Empetraceae; comments on pedomorphosis in woods of certain small shrubs. *Aliso* 12: 497-515.
- Carlquist, S. 1998. Wood anatomy of *Dubautia* (Asteraceae: Madiinae) in relation to adaptative radiation. *Pacific Science* 52: 356-368.
- Carlquist, S. 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 26-65.
- Castillo-Argüero, S., G. C. Montes, M. A. R. Romero, Y. O. Martínez, P. C. Guadarrama, I. G. Sánchez y O. C. Nuñez. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la reserva ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.
- Castillo-Argüero S., Y. Martínez-Orea, M. A. Romero-Romero, P. Guadarrama-Chávez, O. Núñez-Castillo, I. Sánchez-Gallén y J. A. Meave. 2007. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Aspectos Florísticos y Ecológicos. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 253p.
- Cervantes, A., T. Terrazas y H. M. Hernández. 2009. Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *Brittonia* 61: 375-391.
- Ciccarelli, D., L. M. C. Forino, M. Balestri y A. M. Pagni. 2009. Leaf anatomical adaptations of *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* and *Otanthus maritimus* to the ecological conditions of coastal sand dune systems. *Caryologia* 62: 143-151.
- De la Fuente, J. R. 2005. Acuerdo por el que se rezonifica, delimita e incrementa la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM* 3813:19-21.
- Dehgan, B. 1982. Comparative anatomy of the petiole and infrageneric relationships in *Jatropha* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 69: 1283-1295.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1-157.
- Elias, M., M. Martínez, y S. Espinosa-Matias. 2008. Caracteres foliares del género *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) en Mesoamérica. *Candollea* 63: 39-65.
- Ellis, B., D. C. Daly, L. J. Hickey, K. R. Johnson, J. D. Mitchell, P. Wilf y S. L. Wing. 2009. Manual of leaf architecture. Cornell University Press, Nueva York. 109p.
- Ewers, F. W., J. M. Ewers, A. L. Jacobsen y J. López-Portillo. 2007. Vessel redundancy: modeling safety in numbers. *IAWA Journal* 28: 373-388.
- Fahn, A., E. Werker y P. Baas. 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Israel. 221p.

- Fahn, A. y D. F. Cutler. 1992. Xerophytes. Encyclopedia of Plant Anatomy, Band. XIII, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 176p.
- Fordyce, J. A. 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology* 209: 2377-2383.
- Galeş, R. C. y C. Toma. 2006. Histo-anatomical data of some *Euphorbia* species from the Romanian flora. *Analele științifice ale Universității "Al. I. Cuza" Iași* 52: 5-12.
- Galeş, R. C. y C. Toma. 2007. Comparative anatomy of the vegetative organs of some *Euphorbia* species (Euphorbiaceae Juss.) from the Romanian flora. *Romanian Journal of Biology - Plant Biology* 51-52: 39-47.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema climático de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la Republica Mexicana. Editado por la autora, México, D.F. 147p.
- Gibson, A. C. 1996. Structure-Function Relations of Warm Desert Plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 215p.
- Herbst, D. 1972. Ontogeny of foliar venation in *Euphorbia forbesii*. *American Journal of Botany* 59: 843-850.
- Hayden, W. J. y S. M. Hayden. 2000. Wood anatomy of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *IAWA Journal* 21:213-235.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-33.
- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 538-589.
- Hickey, L. J., A. Ash, B. Ellis, K. Jonson, P. Wilf y S. Wing. 1999. Manual of leaf architecture morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Leaf Architecture Working Group. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 65p.
- Hortelano-Moncada, Y. F. A. Cervantes y A. Trejo-Ortiz. 2009. Mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 507-520.
- Hussin, K. H. A. J. I., B. A. B. D. U. L. Wahab y C. P. I. A. H. Teh. 1996. Comparative leaf anatomical studies of some *Mallotus* Lour. (Euphorbiaceae) species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 137-153.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin New Serie* 10: 219-332.
- Inamdar, J. A. y M. Gangadhara. 1977. Studies on the trichomes of some Euphorbiaceae. *Feddes Repertorium* 88: 103-111.

- Jafari, A. y Y. Nasseh. 2009. An internal structure investigation on *Euphorbia* L. species in North-East of Iran. *Asian Journal of Plant Sciences* 8: 86-88.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York, New York. 523p.
- Kakkar, L y G. S. Paliwal. 1974. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia*: V. Epidermis. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part B* 40: 55-67.
- Lee, D. E., J. M. Bannister, J. I. Raine y J. G. Conran. 2010. Euphorbiaceae: Acalyphoideae fossils from early Miocene New Zealand: *Mallotus-Macaranga* leaves, fruits, and inflorescence with in situ *Nyssapollenites endobalteus* pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163: 127-138.
- Lens, F., I. Groeninckx, E. Smets y S. Dessein. 2009. Woodiness within the Spermaceae-Knoxieae alliance (Rubiaceae): retention of the basal woody condition in Rubiaceae or recent innovation. *Annals of Botany* 103: 1049-1064.
- León, W. J. H. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 28: 257-273.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361-376.
- Lot, A. y F. Chiang. (Comp.). 1986. *Manual de Herbario: Administración y Manejo de Colecciones, Técnicas de Recolección y Preparación de Ejemplares Botánicos*. Consejo Nacional de la Flora de México, México, D.F. 142p.
- Llorente, J. B. 1990. *La Búsqueda del Método Natural*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 155p.
- Lu, H. F., B. Jiang, Z. G. Shen, J. B. Shen, Q. P. Peng y C. G. Cheng. 2008. Comparative leaf anatomy, FTIR discrimination and biogeographical analysis of *Camellia* section *Tuberculata* (Theaceae) with a discussion of its taxonomic treatments. *Plant Systematics and Evolution* 274: 223-235.
- Luković, J., D. Malenčić, L. Zorić, B. Kiproviski, L. Merkulov y P. Boža. 2009. Anatomical characteristics and antioxidant properties of *Euphorbia nicaeensis* spp. *glareosa*. *Central European Journal of Biology* 4: 214-223.
- Mantese, A. y D. Medan. 1992. Anatomía y arquitectura foliares de *Retanilla* (Rhamnaceae). *Darwiniana* 31: 253-259.
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y F. Zavala-Chávez. 2003. Arquitectura foliar y anatomía de la corteza y la madera de *Quercus sartorii* y *Q. xalapensis* (Fagaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 63-72.
- Martínez, G. M., R. J. Jiménez, R. D. Cruz, A. E. Juárez, R. García, A. Cervantes y R. M. Hernández. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Botánica* 73: 155-281.

- Martínez, G. M. y S. M. Espinosa 2005. Tricomas foliares de *Croton* sección *Barhamia* (Euphorbiaceae). *Acta Botánica Mexicana* 72: 39-51
- Media Cybernetics, 2006. Imagen Pro®-Plus. Version 6.1 for Windows Reference Guide. Media Cybernetics, Inc. USA, Maryland.
- Mendivelso, D., C. Palacios, A. Pinzón y M. Victoria. 2003. Estudio morfológico y anatómico de *Euphorbia peplus* Linneo (Euphorbiaceae). *Acta Biológica Colombiana* 8: 99-103.
- Mennega, A. M. 1987. Wood anatomy of the Euphorbiaceae, in particular of the subfamily Phyllanthoideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 111-126.
- Mennega, A. M. 2005. Wood anatomy of the subfamily Euphorbioideae: a comparison with subfamilies Crotonoideae and Acalyphoideae and the implications for the circumscription of the Euphorbiaceae. *IAWA Journal* 26: 1-68.
- Messeri, A. 1938. Studio anatomico-ecologico del legno secondario di alcune piante del Fezzan. *Nouvo Giornale Botanico Italiano* 45: 267-356.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford; Clarendon Press. 806p.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1983. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. II. Wood Structure and conclusion of the general introduction. Clarendon Press, Oxford. 297p.
- Molero, J. y A. Ma. Rovira. 1992. *Euphorbia* L. subsect. *Esula* (Boiss. in DC.) Pax in the Iberian Peninsula. Leaf surface, chromosome numbers and taxonomic treatment. *Collectanea Botanica* 21: 121-181.
- Morales, G. N. B. 2005. Estudio del uso del agua en etapas tempranas del crecimiento de dos especies nativas del Valle de México y su importancia en la restauración ecológica. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 64p.
- Müller Argoviensis, J. 1866. Euphorbiaceae. En: De Candolle, A. (Ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum hucusque cognitarum, juxta methodi naturalis norma digesta*. 15: 189-1261. Masson et Fils, Paris.
- Murillo, J. A. 2001. Patrones de arquitectura foliar en la Subtribu Conceveibinae (Euphorbiaceae). *Caldasia* 23: 155-162.
- Murillo-A., J. 2002. Anatomía foliar de la subtribu Conceveibinae (Euphorbiaceae). *Revista de Biología Tropical* 50: 9-20.
- Olatunji, O. A. y R. O. Nengim. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 80: 357-370.
- Oliveira, A. S., I. M. Da Silva y M. V. da S. Alves. 1988. Estudos taxonômicos sobre a família Euphorbiaceae Juss: II. *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. var. *triplinervia* e *Alchornea triplinervia* var *janeirensis* (Casar.) Muell. Arg. *Sellowia* 40: 32-62.

- Olson, M. E. 2005 Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (~*Senecio*, Asteraceae): water storage and systematics. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132: 73-186.
- Pacheco-Trejo, J., T. Terrazas y H. Ochoterena. 2009. Leaf architecture of the genus *Didymaea* Hook. f. (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 281: 137-149.
- Park, K. R. y W. J. Elisens. 2000. A phylogenetic study of tribe Euphorbieae (Euphorbiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 161: 425-434.
- Parkhurst, D. F. 1978. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology* 66: 367-383.
- Pax, F. A. y O. Hoffmann. 1924. Euphorbiaceae-Crotonoideae-Acalypheae-Acalyphinae. En: H. G. A. Engler. *Das Pflanzenreich* 147. XVI (85): 1-231. Berlin.
- Raju, M. V. S. 1985. Morphology and anatomy of leafy spurge. *Monograph Series of the Weed Science Society of America* 4: 26-41.
- Raju, V. S. y P. N. Rao. 1977. Variation in the structure and development of foliar stomata in the Euphorbiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 75: 69-97.
- Ramón, F. F., J. W. Simpson, S. R. Valdés, G. Ángeles y V. P. Olalde. 2009. Bark anatomy in *Croton draco* var. *draco* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 96: 2155-2167.
- Richter, H. G. 1981. Wood and bark anatomy of Lauraceae. I. *Aniba* Aublet *IAWA Bulletin New Series* 2: 79-87.
- Rizk, A. M. 1987. The chemical constituents and economic plants of the Euphorbiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 293-326.
- Roth, I. 1996. Microscopic venation patterns of leaves and their importance in the distinction of (tropical) species. *Encyclopedia of Plant Anatomy, Band. XIV, Teil 4*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 196p.
- Roth-Nebelsick, A., D. Uhl, V. Mosbrugger y H. Kerp. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A review. *Annals of Botany* 87: 553-566.
- Royer, D. L., P. Wilf, D. A. Janesko, E. A. Kowalski y D. L. Dilcher. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: Potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany* 92: 1141-1151.
- Royer, D. L., R. M. Kooyman y P. Wilf. 2009. Ecology of leaf teeth: A multi-site analysis from an Australian subtropical rainforest. *American Journal of Botany* 96: 738-750.
- Royer, D. L., D. J. Peppe, E. A. Wheeler y Ü. Niinemets. 2012. Roles of climate and functional traits in controlling toothed vs. untoothed leaf margins. *American Journal of Botany* 99: 915-922.
- Rudall, P. J. 1987. Laticifers in Euphorbiaceae. A conspectus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 143-163.

- Rzedowski J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8: 59-130.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 p.
- Sage, R. F., P.-A. Christin y E. J. Edwards. 2011a. The C<sub>4</sub> plant lineages of planet Earth. *Journal of Experimental Botany* 62: 3155-3169.
- Sage, T. L., R. F. Sage, P. J. Vogan, B. Rahman, D. C. Johnson, J. C. Oakley y M. A. Heckel 2011b. The occurrence of C<sub>2</sub> photosynthesis in *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* (Euphorbiaceae). *Journal of Experimental Botany* 62: 3183-3195.
- Sagun, V. G., G. A. Levin y P. C. van Welzen. 2010. Revision and phylogeny of *Acalypha* (Euphorbiaceae) in Malesia. *Blumea* 55: 21-60.
- Santibáñez-Andrade, G. 2005. Caracterización de la heterogeneidad ambiental en la reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 67p.
- Scott, M. F. 1941. Distribution of calcium oxalate crystals in *Ricinus communis* in relation to tissue differentiation and presence of other ergastic substances. *Botanical Gazette* 103: 225-246.
- Seberg, O. 1984. Taxonomy and phylogeny of the genus *Acalypha* (Euphorbiaceae) in the Galapagos Archipiélago. *Nordic Journal of Botany* 4: 159-190.
- Secco, R. S. 1997. Revisão taxonômica das espécies neotropicais da tribo Alchorneae (Hurusawa) Hutchinson (Euphorbiaceae). Tesis de doctorado. Universidad de São Paulo, Brasil. 485p.
- Sehgal, L. y G. S. Paliwal. 1974a. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia* II. Venation patterns. *Botanical Journal of the Linnean Society* 68: 173-208.
- Sehgal, L. y G. S. Paliwal. 1974b. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia*. VII. General conclusions and systematic considerations. *Phytomorphology* 24: 141-151.
- Seigler, D. S. 1994. Phytochemistry and systematics of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 380-401.
- Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern basin of Mexico City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 104: 45-64.
- Silva, J. A., A. A. Alves, L. S. Campos y R. M. A. M. Strozi. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286: 117-131.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. W. Chase, M. E. Mort, D. C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W. H. Hahn, S. B. Hoot, M. F. Fay, M. Ax-Tell, S. M. Swensen, L. M. Prince, W. J. Kress, K. C. Nixon y J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.

- Soltis, D. E., S. A. Smith, N. Cellinese, K. J. Wurdack, D. C. Tank, S. F. Brockington, N. F. Refulio-Rodriguez, J. B. Walker, M. J. Moore, B. S. Carlsward, C. D. Bell, M. Latvis, S. Crawley, C. Black, D. Diouf, Z. Xi, C. A. Rushworth, M. A. Gitzendanner, K. J. Sytsma, Y-L. Qiu, K. W. Hilu, C. C. Davis, M. J. Sanderson, R. S. Beaman, R. G. Olmstead, W. S. Judd, M. J. Donoghue y P. S. Soltis. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany* 98: 704-730.
- Steinmann, V. W. 2002. Diversidad y endemismo de la familia Euphorbiaceae en México. *Acta Botanica Mexicana* 61: 61-93.
- Taur, D. J., M. G. Waghmare, R. S. Bandal y R. Y. Patil. 2011. Anticonceptive activity of *Ricinus communis* L. leaves. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine* 1: 139-141.
- Thakur, H. A. y D. A. Patil. 2011. The foliar epidermis studies in some hitherto unstudied Euphorbiaceae. *Current Botany* 2: 22-30.
- Thakur, H. A. y D. A. Patil. 2012. The family Euphorbiaceae: Anatomical conspectus. *World Journal of Science and Technology* 2: 51-57.
- Trockenbrodt, M. y N. Parameswarant. 1986. A contribution to the taxonomy of the genus *Inga* Scop. (Mimosaceae) based on the anatomy of the secondary phloem. *IAWA Bulletin New Series* 7: 62-71.
- Valiente-Banuet, A. y E. G. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Acta Botsnica Mexicana* 9: 13-30.
- Walls, R. L. 2011. Angiosperm leaf vein patterns are linked to leaf functions in a global-scale data set. *American Journal of Botany* 98: 244-253.
- Webster, G. L. 1967. The genera of Euphorbiaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum Harvard University* 48: 303-430.
- Webster, G. L. 1994a. Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 3-32.
- Webster, G. L. 1994b. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 33-144.
- Westra, L. Y. Th. y J. Koek-Noorman. 2004. Wood atlas of the Euphorbiaceae s.l. *IAWA Journal, Supplement* 4: 1-110.
- Wheeler, L. C. 1941. *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* in Canada and the United States exclusive of southern Florida. *Rhodora* 43: 97-286.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface. En: Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. 1: 97-165. Clarendon Press, Oxford.
- Wurdack, K. J., P. Hoffmann y M. W. Chase. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) Using plastid *rbcL* and *trnL-F* DNA sequences. *American Journal of Botany* 92: 1397-1420.

- Wurdack, K. J. y C. C. Davis. 2009. Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany* 96: 1551–1570.
- Yang, Y. y P. E. Berry. 2011. Phylogenetics of the *Chamaesyce* clade (*Euphorbia*, Euphorbiaceae): reticulate evolution and long-distance dispersal in a prominent C<sub>4</sub> lineage. *American Journal of Botany* 98: 1486-1503.