



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CARACTERIZACIÓN ANATÓMICA Y
ARQUITECTÓNICA FOLIAR DE DOS ESPECIES DE
Ternstroemia Mutis ex L. f. (TERNSTROEMIACEAE)
DISTRIBUIDAS EN LOS BOSQUES TEMPLADOS
HÚMEDOS DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

EDGAR IVÁN GARCÍA GÓMEZ



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

2019

Ciudad Universitaria, CD. MX. 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

García
Gómez
Edgar Iván
55 29 46 38 16
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306053230

2. Datos del tutor

Dra.
Mercedes Isolda
Luna
Vega

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Teresa Margarita
Terrazas
Salgado

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Martha Juana
Martínez
Gordillo

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Susana
Valencia
Avalos

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Othon
Alcántara
Ayala

7. Datos del trabajo escrito

Caracterización anatómica y arquitectónica foliar de dos especies de *Ternstroemia* Mutis ex L. f. (Ternstroemiaceae) distribuidas en los bosques templados húmedos de México
68 p.
2019

DEDICATORIA

*Dedicado a mi mama Marcela Gómez Toledo.
Una gran bendición que Dios me ha dado.
Gracias por todo tu amor, cariño, confianza, apoyo
y comprensión. Dios te bendiga eternamente.*

*Mujer virtuosa ¿quién la hallara?.
Porque su estima sobrepasa
largamente a la de las piedras
preciosas.*

Proverbios 31:10 (RVR 1960)

*El Señor es mi pastor; nada me faltara.
En lugares de delicados pastos
me hará descansar;
junto a aguas de reposo me pastoreara.
Confortara mi alma;
me guiara por sendas de justicia por
amor de su nombre.*

*Aunque ande en valle de sombra
de muerte,
No temeré mal alguno, porque tú
estarás conmigo;
tu vara y tu cayado me infundirán
aliento.*

*Aderezas mesa delante de mí en
presencia de mis angustiadores;
unges mi cabeza con aceite; mi copa
está rebosando.*

*Ciertamente el bien y la misericordia
me seguirán todos los días
de mi vida,
y en la casa del Señor moraré
por largos días.*

Salmo 23 (RVR 1960)

AGRADECIMIENTOS

Le doy gracias primeramente a Dios por su gran amor, fidelidad, gracia y misericordia al darme otra oportunidad, al igual que la fortaleza y la sabiduría para entender que sus tiempos son perfectos y que todo obra para bien, porque el bien y la misericordia me seguirán todos los días de mi vida.

A mi estimada, Máxima Casa de Estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que ha contribuido a mi formación en el Colegio de Ciencias y Humanidades (CCH) Plantel Sur y posteriormente en la Facultad de Ciencias en Ciudad Universitaria. Gracias por todas las facilidades y conocimiento otorgado.

A la Doctora Isolda Luna Vega y al Doctor Othon Alcántara Ayala de la Facultad de Ciencias y a la Doctora Teresa Terrazas Salgado del Instituto de Biología de la UNAM, gracias por su paciencia, consejos y apoyo incondicional desde el principio hasta el final del proyecto; es todo un gusto aprender de ustedes y gracias por permitirme formar parte de su equipo. Dios los bendiga siempre.

A todos los miembros del jurado, gracias por sus consejos y observaciones que enriquecieron este trabajo. De igual manera a la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, del Instituto de Biología, por su valiosa ayuda en el microscopio electrónico de barrido y a la M. en C. Dalia Grego Valencia, de la FES Iztacala, por su ayuda y paciencia durante el trabajo de laboratorio.

A todos mis familiares: a mi mamá Marcela Gómez Toledo, a mi abuelita María Toledo Clement, a mi tío Alberto Gómez Toledo, a mis hermanos Miguel Ángel García Gómez y Odette Sinaí Cuevas Gómez y demás familiares que de alguna u otra manera me motivaron a seguir adelante. Dios los bendiga siempre.

“Por mi raza hablara el Espiritu”

Al que cree todo le es posible
Marcos 9:23 (RVR 1960)

HOJA DE DATOS DEL JURADO

DEDICATORIA.
AGRADECIMIENTOS.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN	08
INTRODUCCIÓN	09
ANTECEDENTES	16
JUSTIFICACIÓN	23
OBJETIVOS	24
MATERIALES Y MÉTODOS	25
Obtención del material biológico	25
Arquitectura foliar	27
Anatomía foliar (pecíolo y lámina foliar)	27
Micromorfología foliar (Microscopia electrónica de barrido)	28
RESULTADOS	29
Arquitectura foliar	29
Anatomía de lámina foliar	33
Anatomía del pecíolo	38
Micromorfología foliar	41
DISCUSIÓN	44
Arquitectura foliar	44
Anatomía de lámina foliar	45
Anatomía del pecíolo	50
Micromorfología foliar	51
CONCLUSIONES	53
LITERATURA CITADA	54
ANEXOS	63

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Ternstroemia lineata</i> DC. ssp. <i>lineata</i>	11
Figura 2. Morfología de <i>Ternstroemia lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	12
Figura 3. <i>Ternstroemia sylvatica</i> Schltld. & Cham.....	13
Figura 4. Morfología de <i>Ternstroemia sylvatica</i>	14
Figura 5. Distribución de <i>Ternstroemia lineata</i> ssp. <i>lineata</i> y <i>Ternstroemia sylvatica</i>	15
Figura 6. Arquitectura foliar de <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	31
Figura 7. Arquitectura foliar de <i>T. sylvatica</i>	32
Figura 8. Anatomía de la lámina foliar de <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	36
Figura 9. Anatomía de la lámina foliar de <i>T. sylvatica</i>	37
Figura 10. Anatomía del pecíolo de <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	39
Figura 11. Anatomía del pecíolo de <i>T. sylvatica</i>	40
Figura 12. Micromorfología foliar de <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	42
Figura 13. Micromorfología foliar de <i>T. sylvatica</i>	43

CUADROS

Cuadro 1. Localización, características y datos de ejemplares de <i>Ternstroemia sylvatica</i> y <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	26
--	----

ANEXOS

Anexo 1. Hojas aclaradas de ejemplares de <i>Ternstroemia sylvatica</i> y <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i> por localidad.....	63
Anexo 2. Valores de la media de caracteres de la lámina de <i>Ternstroemia sylvatica</i> y <i>T.</i> ssp. <i>lineata</i> y diferencias mediante la prueba de <i>t de Student</i> *.....	66
Anexo 3. Cuadro comparativo de caracteres diacríticos que permiten distinguir a <i>Ternstroemia sylvatica</i> y <i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	68

RESUMEN

Se describe y compara la anatomía, micromorfología y arquitectura foliar de *Ternstroemia sylvatica* Schltl. & Cham. y *Ternstroemia lineata* DC. spp. *lineata* (Ternstroemiaceae), especies restringidas a los bosques templados húmedos de México y se encuentran en la “Red List of Mexican cloud forest trees” en alguna categoría de riesgo. Las hojas se fijaron en campo, otras se obtuvieron de ejemplares de herbario y se procesaron mediante la técnica de inclusión de parafina para el estudio anatómico y la diafanización para la arquitectura foliar. Parte de las láminas se deshidrataron para caracterizar la superficie foliar por medio del microscopio electrónico de barrido. Las especies de *Ternstroemia* estudiadas presentan algunas características típicas de plantas de ambientes húmedos, como la cutícula delgada, mesofilo con escaso parénquima en empalizada, abundantes espacios intercelulares en el parénquima esponjoso y pigmentos que contribuyan a captar la luz y ser de protección como los taninos. Comparten el patrón de venación broquidódromo festonado, la presencia de taninos y abundancia de esclereidas muy ramificadas (astroesclereidas) en todo el mesofilo de la hoja, estomas anomocíticos, haz vascular colateral cerrado rodeado por fibras perivasculares, células suberíficas o de corcho correspondientes al margen de la hoja, entre otras. Se reporta por primera vez, para ambas especies, la presencia de un margen serrado de glándulas deciduas, patrón de dimorfismo estomático en la misma lámina, células epidérmicas adaxiales con paredes periclinales cóncavo-convexas debido a un depósito de celulosa, las cuales son características nunca antes descritas para alguna especie de planta con base en la información bibliográfica recopilada. Por otra parte, se apoya y se detallan algunas características registradas para especies de *Ternstroemia*, pero también se rechazan varias conclusiones para el género. El presente trabajo es pionero en el estudio de la anatomía, arquitectura foliar y micromorfología de Ternstroemiaceae en México.

Palabras clave: *Ternstroemia*, anatomía, micromorfología, arquitectura foliar, distribución, bosques templados húmedos, endemismo.

INTRODUCCIÓN

La familia Ternstroemiaceae Mirb. ex DC. (Pentaphylacaceae Engler *nom. cons.*) pertenece *sensu* Judd *et al.* (2002) al orden de las Ericales y está conformada aproximadamente por 337 especies y 14 géneros, los cuales son: *Adinandra*, *Anneslea*, *Balthasaria*, *Cleyera*, *Eurya*, *Euryodendron*, *Freziera*, *Killipiodendron*, *Paranneslea*, *Pentaphylax*, *Symplococarpon*, *Ternstroemia*, *Ternstroemiopsis* y *Visnea*; en tres subfamilias: Ternstroemieae, Freziereae y Pentaphylaceae y cuyas especies se encuentran distribuidas en regiones tropicales o subtropicales de ambos hemisferios (Stevens, 2018). Por mucho tiempo se incluyó a Ternstroemiaceae dentro de la familia Theaceae Mirb. (Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997), sin embargo en años más recientes se ha concluido gracias a evidencia morfológica (Luna-Vega, 1997), molecular (Soltis *et al.*, 2000; Prince y Parks, 2001; Anderberg *et al.*, 2002; Judd *et al.*, 2002) y embriológica (Tsou, 1995), que Theaceae no conformaban un grupo monofilético. De acuerdo con Savolainen *et al.* (2000b), la familia Sladeniaceae es hermana de Ternstroemiaceae con base en estudios moleculares, aunque Schönenberger *et al.* (2005) no encontraron soporte para este clado. En México se distribuyen 14 especies y dos subespecies de la familia, que pertenecen a cuatro géneros: *Cleyera*, *Freziera*, *Symplococarpon* y *Ternstroemia* (Luna-Vega y Alcántara-Ayala, 2008).

El género *Ternstroemia* pertenece a la subfamilia Ternstroemieae e incluye alrededor de 100 especies (Stevens, 2018), ampliamente distribuidas en bosques templados húmedos de regiones tropicales y subtropicales del mundo (Luna-Vega y Contreras-Medina, 2000); su género hermano es *Anneslea* (Luna-Vega y Villaseñor, 1996; Stevens, 2018). En México es considerado como característico o diagnóstico de los bosques mesófilos de montaña (Rzedowski, 1996; Luna-Vega *et al.*, 2006) y se reconocen siete especies y dos subespecies de este género para el país (Luna-Vega y Alcántara, 2008): *Ternstroemia dentisepala*, *T. huscateca*, *T. lineata* ssp. *chalicophila*, *T. lineata* ssp. *lineata*, *T. oocarpa*, *T. seemannii*, *T. sylvatica* y *T. tepezapote* siendo la mayoría endémicas como *Ternstroemia dentisepala* B.M.Barthol., *Ternstroemia lineata* DC. ssp. *lineata* y *Ternstroemia sylvatica* Schltldl. & Cham. Se les conoce popularmente como “flor de tila” (Luna-Vega *et al.*, 2004) y la flor seca y el fruto se utiliza como té en la medicina tradicional mexicana para controlar

desordenes del sistema nervioso como la ansiedad y el insomnio (Aguilar *et al.*, 1994) y las hojas en baños tópicos para tratar dolores reumáticos (Núñez, 1987). En México son especies de uso maderable, se emplean en la fabricación de algunas partes de guitarra, así como en la elaboración de cuentas de collar, molinillos y cucharas (Carranza, 1999).

En México, las Ternstroemiaceae mejor representadas en Regiones Terrestres Prioritarias para la Conservación (RPT) son: *T. lineata* ssp. *lineata*, *T. sylvatica* y *Cleyera integrifolia* (CONABIO, 2000; Luna-Vega *et al.*, 2004). *T. lineata* spp *lineata* y *T. sylvatica* son especies incluidas en la Red List of Mexican cloud forest trees” (González-Espinosa *et al.*, 2011).

En cuanto a su morfología, *Ternstroemia lineata* ssp.*lineata* es de hábito arbustivo o arbóreo perennifolio, con una altura de 1.5 a 15 m; tiene flores blancas, axilares y solitarias; frutos coriáceos, cónicos y alargados de 1 a 1.5 cm de largo y ancho; semillas de 8 a 9 mm de largo y 5 mm de ancho; florece de febrero a mayo y se observa con frutos de mayo a diciembre (Carranza, 1999. **Figura 1**).

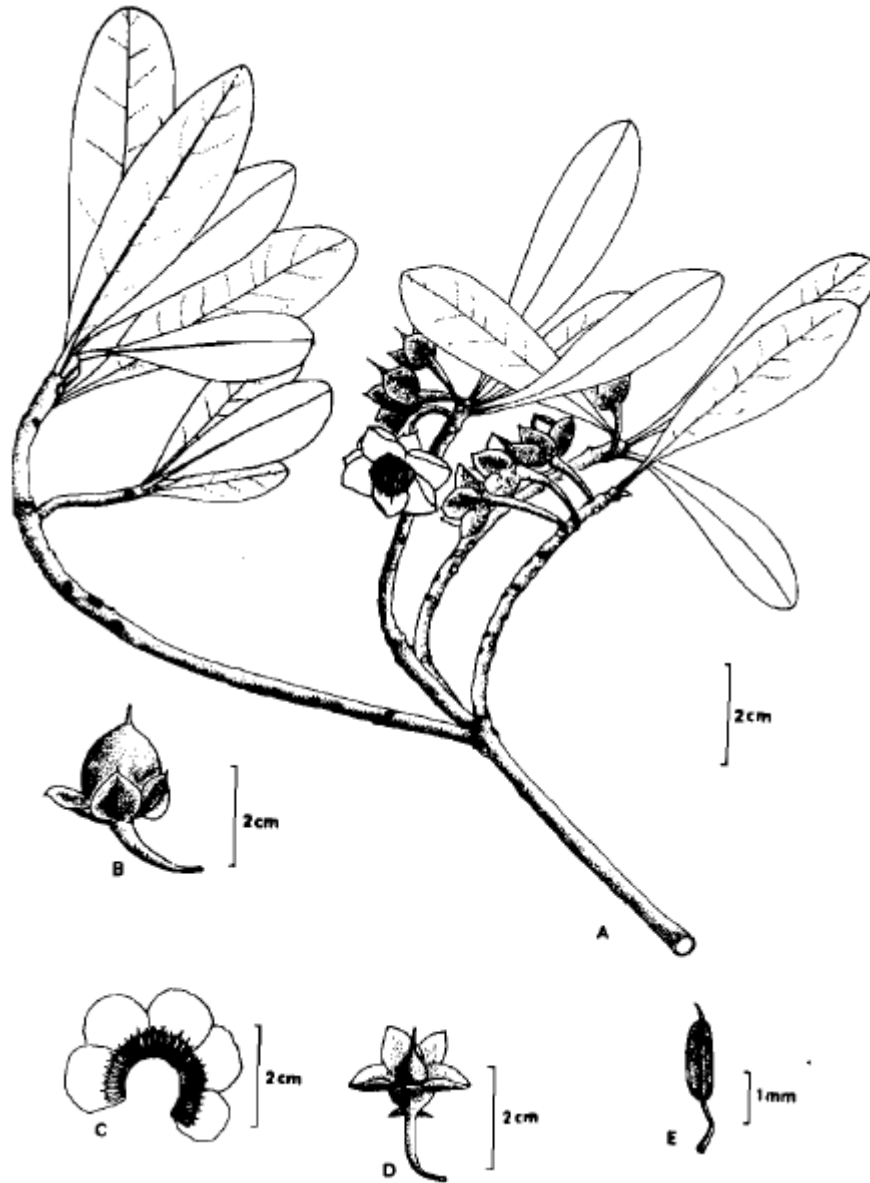


Figura 1. *Ternstroemia lineata* DC. ssp. *lineata*. A. rama con hojas, flores y frutos inmaduros. B. Fruto. C. Corola abierta mostrando los estambres. D. Flor mostrando el cáliz, gineceo y bractéolas. E. Estambre. Tomado de Luna-Vega y Alcántara-Ayala, 2002.



Figura 2. Morfología de *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*. A. Fotos de campo. B. Ejemplar de herbario (No. de registro: 127014FCME).

La morfología de *Ternstroemia sylvatica* corresponde a un arbusto o árbol perennifolio de aproximadamente 1.5 a 6 m de altura; con flores blancas, axilares y solitarias; frutos coriáceos, cónicos u ovoides de 1 a 2 cm de largo y de 2 a 3.4 cm de ancho y semillas de 8 a 12 mm de largo por 5 a 7 mm de ancho; florece de agosto a febrero y se observa con frutos de abril a octubre (Carranza, 1999. **Figura 3**).

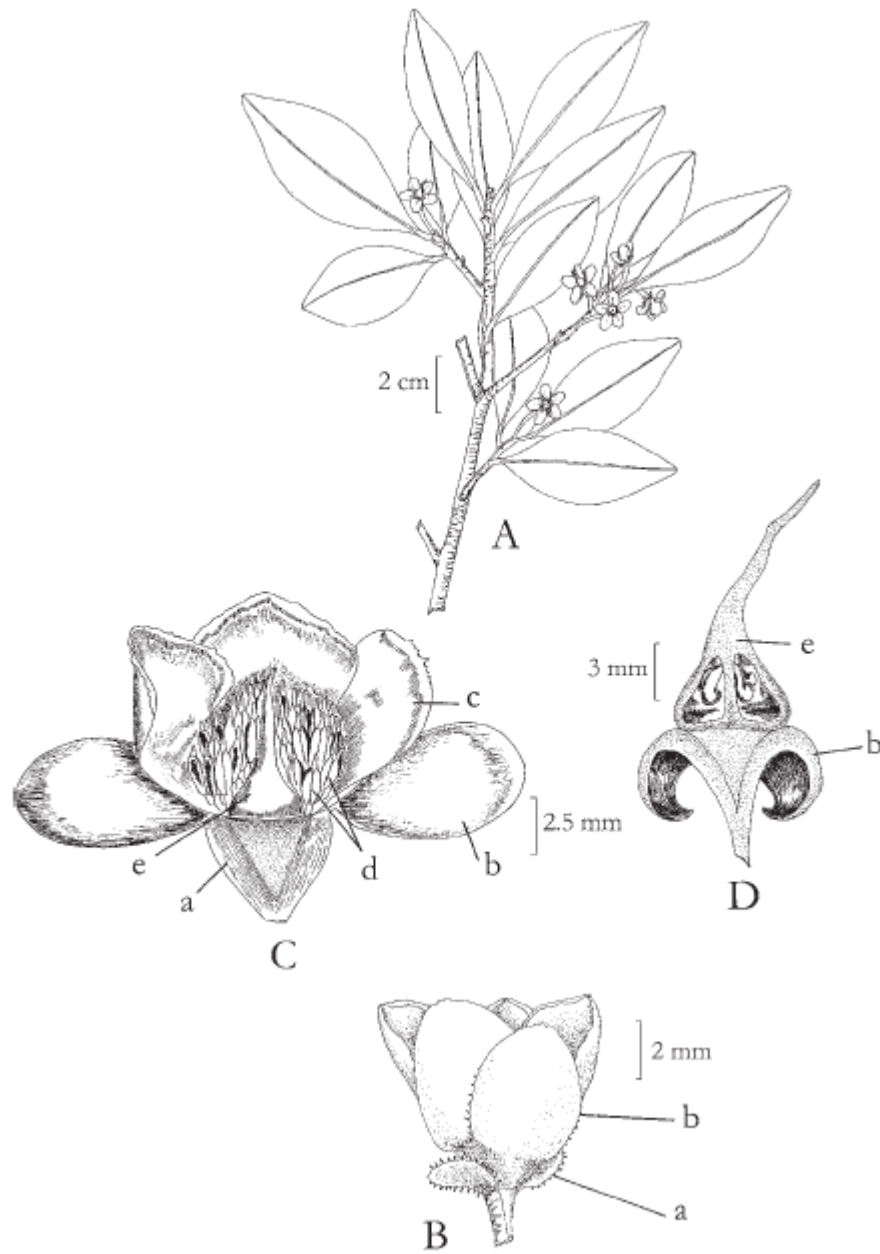


Figura 3. *Ternstroemia sylvatica* Schldl. & Cham. A. Rama con frutos jóvenes; B. Aspecto externo de la flor, a. bráctea, b. sépalo externo; C. Flor desprovista de una parte del perianto, c. pétalo, d. estambres, e. pistilo; D. Corte longitudinal del fruto joven. Tomado de Rzedowski y Rzedowski, 2005.



Figura 4. Morfología de *Ternstroemia sylvatica*. A. Fotos de campo. B. Ejemplar de herbario (No. de registro: 088152 FCME).

Ambas se distribuyen, respectivamente, en bosques mesófilos de montaña, encinares y pinares húmedos, a una altitud mayor de 1000 msnm en las provincias florísticas de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Serranías Meridionales y Serranías Transísmicas, según corresponda, dentro de la “Región Mesoamericana de Montaña” *sensu* Rzedowski (1978) (Alcántara-Ayala *et al.*, 2002). Se encuentran bien representadas en Regiones Terrestres Prioritarias para la Conservación (RPT) junto con *Cleyera integrifolia* (Luna-Vega *et al.*, 2004) (**Figura 5**).

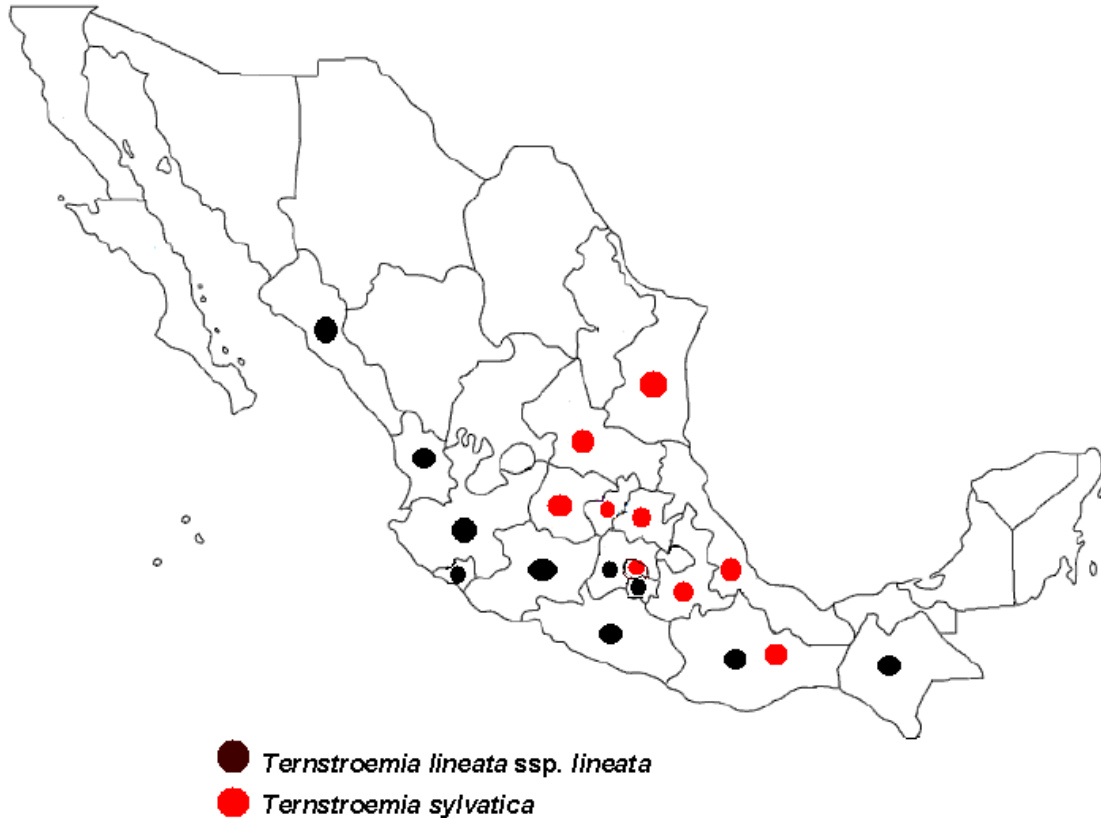


Figura 5. Distribución de *Ternstroemia lineata* ssp.*lineata* y *Ternstroemia sylvatica*.
 Basada en Carranza (1999) y Luna-Vega *et al.* (2004).

Setenta especies de Ternstroemiaceae están incluidas en la “Red List of Threatened Species” de la *International Union for Conservation of Nature* (IUCN, 2018). De este total, 15 especies pertenecen al género *Ternstroemia* principalmente de las Antillas y Asia y no está incluida ninguna especie mexicana de este género, solo *Cleyera cernua* ha sido considerada. Por otro lado, seis especies y dos subespecies de *Ternstroemia* mexicanas se incluyeron en la “Red List of Mexican cloud forest trees”, las cuales son: *Ternstroemia dentisepala*, *T. huasteca*, *T. lineata* ssp. *chalicophila*, *T. lineata* ssp. *lineata*, *T. oocarpa*, *T. sylvatica* y *T. tepezapote* (González-Espinosa *et al.*, 2011).

La Norma Oficial Mexicana vigente NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010), no incluye a los taxa de la familia Ternstroemiaceae, a pesar de ser, en su mayoría, endémicos (Luna-Vega *et al.*, 2004) y habitar en bosques mesófilos de montaña,

considerado un tipo de vegetación amenazada (Challenger, 1998; Luna-Vega *et al.*, 2006; Bruijnzeel *et al.*, 2010).

ANTECEDENTES

La taxonomía de *Ternstroemia* es muy complicada y existen problemas en la delimitación de sus especies, dado que es un género sumamente heterogéneo (Luna-Vega y Ochoterena, 2004), a pesar de que se han llevado estudios de tipo morfológico (Keng, 1962; Luna-Vega y Villaseñor, 1996) y moleculares (Prince y Parks, 2001), se requiere, todavía, de estudios más profundos para delimitarlo con un mayor rigor metodológico como monofilético.

Varias de las especies de *Ternstroemia* no están delimitadas morfológicamente de forma clara, por lo que es común encontrar especies mal identificadas en las colecciones de los herbarios. Este hecho es especialmente evidente con las dos subespecies de *Ternstroemia lineata*, las cuales se distinguen por pequeñas diferencias morfológicas externas (Luna-Vega *et al.*, 2012). En *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* los nervios laterales no están impresos sobre la superficie adaxial, mientras que en *T. lineata* ssp. *chalicophila* se encuentran impresos en dicha superficie (Bartholomew y McVaugh, 1997). Ambas subespecies están, actualmente, siendo estudiadas para corroborar si son linajes independientes (Alcántara-Ayala, en proceso).

Otro problema recurrente queda expuesto con la frecuencia en los herbarios, de material mal identificado de *Ternstroemia sylvatica* bajo el nombre de *T. pringlei* (sinónimo reconocido de *T. lineata*), con la cual mantiene algunas semejanzas; sin embargo, se diferencian por los pedúnculos más largos en *T. lineata* y por la lámina foliar, que en esta última es oblanceolada a oblongo-cuneada con la parte más ancha arriba de la mitad, mientras que en *T. sylvatica* es elíptica y con la parte más ancha en la porción media (Carranza, 1999; Luna-Vega y Alcántara-Ayala, 2002; Rzedowski y Rzedowski, 2005). En este contexto, la anatomía y arquitectura foliar pueden proporcionar evidencias para apoyar o refutar la ubicación de individuos en una especie (Hickey, 1979; Metcalfe y Chalk, 1979).

Arquitectura foliar

Hickey (1979) utiliza el término arquitectura foliar para definir características externas de la hoja, basándose en que la mayoría de las familias y géneros presentan modelos de organización arquitectónica consistente y reconocible. Con base en esto, los estudios de arquitectura foliar, en especial los referentes a patrones de venación de las especies de la familia Ternstroemiaceae son escasos y para las especies mexicanas solo existen trabajos que han descrito la morfología de los órganos vegetativos y reproductivos (Carranza, 1999; Luna-Vega y Alcántara, 2002; 2008). Keng (1962) llevó a cabo el primer trabajo detallado, a nivel de género, sobre la morfología y superficie foliar de varias especies de Ternstroemiaceae.

En la lámina foliar de las Ternstroemiaceae el margen es entero a dentado, pero esto varía entre los géneros y entre las especies, *v. gr. Cleyera japonica*. En *Ternstroemia* la lámina tiene margen entero, raramente crenulado y frecuentemente con puntos negros en la superficie adaxial, mientras que en la superficie abaxial son escasos (Weitzman *et al.*, 2004). El margen de las hojas de algunos individuos de *T. elongata* es muy serrado (De Vogel, 1980).

La morfología de la hoja de *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* de acuerdo con Luna-Vega y Alcántara-Ayala (2002) se caracteriza por un pecíolo de 3 a 10 mm de largo, lámina oblanceolada a oblongo-cuneada, de 4 a 10 cm de largo por 1 a 3 cm de ancho; ápice agudo u obtuso; margen entero o diminutamente serrulado y poco revoluto; y con la parte más ancha arriba de la mitad de la lámina, la que se va angostando hacia la base; el nervio medio claramente manifiesto, prominente en el envés; mientras que los nervios laterales no están impresos en el haz y ligeramente en el envés (Bartholomew y McVaugh, 1997). La textura de la hoja es coriácea, con el haz de color verde oscuro y el envés de color verde pálido (Carranza, 1999).

La hoja de *Ternstroemia sylvatica* tiene un pecíolo de 3 a 10 mm de largo, lámina elíptica, más ancha en la parte media, de 4 a 10 cm de largo por 1 a 4 cm de ancho; ápice acuminado, en ocasiones apiculado; margen entero o casi entero y con poco revoluto; base angostándose hacia el pecíolo; nervio medio muy manifiesto y cerca de ocho pares de nervios laterales menos evidentes; de textura subcoriácea y haz de color verde, más oscuro que el envés (Carranza, 1999).

Hickey y Wolf (1975) describieron la arquitectura foliar de las Ternstroemiaceae y familias afines, documentaron un patrón de venación broquidódromo festoneado en las hojas de *Ternstroemia tepezapote*. Weitzman (1987b) describió y comparó la arquitectura foliar de 30 especies del género *Freziera*, determinando un patrón de venación broquidódromo a reticulódromo en ciertas especies. De acuerdo con Weitzman *et al.* (2004) la venación más común de las Ternstroemiaceae es broquidódroma y algunas veces reticulódroma.

En especies fósiles, Bozukov y Palamarev (1995) describieron una venación semicraspedódroma en *Adinandra palaeorhodopaea* y *Eurya* aff. *acuminatissima*, y Dilcher y Lott (2005) encontraron una venación de camptódroma a semicraspedódroma en las hojas de *Ternstroemites* sp.

Weitzman *et al.* (2004) y Stevens *et al.* (2004) señalan que el grosor y tamaño de la hoja, la venación y la presencia de dientes glandulares “teoide” son característicos de las Ternstroemiaceae y Theaceae, pero las glándulas son deciduas en las Ternstroemiaceae y permanentes en Theaceae.

Anatomía foliar

La hoja es la estructura más variable en la planta y ha sido el órgano indicador de las condiciones ambientales; cada ecosistema muestra tipos de hojas que los caracterizan. La estructura interna de las hojas varía de acuerdo a la intensidad y cantidad de luz que reciben (Dickison, 2000). Las hojas de plantas que se desarrollan en bajas condiciones de luz (en teoría como las *Ternstroemias*) presentan caracteres histológicos mesomórficos, *v. gr.* cutícula delgada, mesofilo con escaso parénquima en empalizada y abundantes espacios intercelulares en el parénquima esponjoso *sensu* Azcárraga-Rosette (2010). La baja cantidad de luz puede causar reducción en la densidad de vasos. También es usual que la epidermis abaxial o las capas internas a ella contengan pigmentos que contribuyan a captar la luz (Azcárraga-Rosette, 2010). La anatomía foliar también se relaciona con el tipo de fotosíntesis. El ciclo fotosintético más generalizado es el ciclo de carbono (C3), cuyas especies ocupan con frecuencia hábitats sombreados, frescos o muy húmedos, presentan una estructura foliar bifacial o equifacial, pueden presentar haces vasculares con vaina vascular de parénquima sin cloroplastos (Dickison, 2000).

Keng (1962) realizó el estudio más significativo e importante hasta ese año, al recopilar la información de trabajos morfológicos y anatómicos sobre los géneros de la familia Ternstroemiaceae: Müller (1882), Hitzemann (1886), Pekelharing (1908), Beauvisage (1920) y Kobuski (1942), y al desarrollar un estudio comparativo con Theaceae.

Los miembros de la familia Ternstroemiaceae comparten algunas características anatómicas con la familia Theaceae, una de ellas, a nivel de familia, es la presencia de esclereidas en la mayor parte de los órganos de la planta (Keng, 1962; Schofield, 1968; Metcalfe y Chalk, 1972; Stevens *et al.*, 2004). De Roon (1967) señala que la familia Theaceae (incluidas las Ternstroemiaceae) y la familia Marcgraviaceae comparten el mismo patrón de este tipo de idioblastos foliares.

Los estudios anatómicos a nivel de género de la familia Ternstroemiaceae también son pocos. Por ejemplo, Beauvisage (1920) describió a detalle la anatomía de la hoja y madera del género *Pentaphylax*. Weitzman (1987b) realizó el primer estudio detallado de la morfología y anatomía vegetativa de 30 especies de *Freziera*, describiendo y comparando los caracteres anatómicos de la hoja, tallo y raíz.

Las hojas de las Ternstroemiaceae tienen cutícula, tricomas infrecuentes, pero cuando están presentes son unicelulares (Weitzman *et al.*, 2004). Los taninos están presentes en la superficie abaxial en algunas especies estudiadas de *Adinandra*, *Anneslea*, *Eurya* y *Ternstroemia* (Metcalfe y Chalk, 1972). Las hojas son dorsiventrales, el mesofilo consiste de un número variable de capas, de una a tres capas de tejido en empalizada, junto con una región de parénquima esponjoso lagunar, este último ocupando dos tercios del grosor de la lámina (Weitzman *et al.*, 2004). La epidermis es mucilaginosa en algunas especies de *Cleyera*, *Eurya*, *Freziera* y *Pentaphylax* (Beauvisage, 1920; Metcalfe y Chalk, 1972), tanto en la epidermis adaxial como en la abaxial (Keng, 1962) y sin cavidades secretoras en *Pentaphylax* (Beauvisage, 1920). La hoja en su superficie abaxial presenta células de corcho con taninos en algunas especies de *Adinandra*, *Anneslea*, *Eurya* y *Ternstroemia* (Metcalfe y Chalk, 1972). El haz vascular de las venas siempre presenta una vaina de esclerénquima (Metcalfe y Chalk, 1972). La nervadura central usualmente contiene un haz vascular en forma de V o U, rodeado por el resto del tejido (Metcalfe y Chalk, 1972).

Beauvisage (1920) reportó que el tipo de estoma en *Pentaphragma* (subfamilia Pentaphragmataceae) es de tipo paracítico (rubiáceo). En algunas especies de las subfamilias Ternstroemiaceae y Freziaceae es de tipo anomocítico (ranunculáceo) (Keng, 1962; Stevens, 2018), cicloclítico en algunos géneros (Kvacek y Walther, 1984), anomocítico en *Ternstroemia* (Zhang y Zhuang, 2004) y en *Freziaria* existe una diferencia en el tamaño entre células subsidiarias y células epidérmicas (Weitzman, 1987b). Los estomas están rodeados de 2 a 5 células subsidiarias en algunas especies de *Adinandra*, *Anneslea*, *Cleyera*, *Freziaria*, *Ternstroemia* y *Visnea*. En todos los casos los estomas se encuentran confinados en la epidermis abaxial (Weitzman *et al.*, 2004).

Algunos de los miembros de las subfamilias Ternstroemiaceae y Freziaceae comparten la presencia de idioblastos esclerificados en los tejidos del mesofilo, así como en el córtex y médula a manera de células columnares, solas o agrupadas y pueden estar asociadas con células hipodérmicas esclerificadas o células más o menos isodiamétricas, solas o agrupadas, angulares y poco ramificadas, que están usualmente presentes en el parénquima esponjoso (Keng, 1962), mientras en *Balthasaria* y *Pentaphragma* están ausentes (Beauvisage, 1920; Weitzman *et al.*, 2004). Ambas esclereidas columnares e isodiamétricas pueden estar densamente agrupadas alrededor de las venas o esparcidas uniformemente en toda la hoja, mientras que las de Freziaceae son menos ramificadas o redondeadas (excepciones ocurren en *Adinandra* y *Cleyera*) (Weitzman *et al.*, 2004; Stevens, 2018). En la superficie adaxial de la lámina puede haber una o dos capas hipodérmicas de exclusivamente decélulas isodiamétricas (Weitzman *et al.*, 2004). Las esclereidas en Ternstroemiaceae (*Anneslea* y *Ternstroemia*) están muy ramificadas (astroesclereidas) y con terminaciones puntiagudas, mientras que en Freziaceae (*Adinandra*, *Eurya* y *Visnea*) usualmente están poco ramificadas, en grupo o solitarias y con terminaciones embotadas (De Roon, 1937; Metcalfe y Chalk, 1972; Herat y Theobald, 1977; Stevens, 2018), o en forma de células espiculares atravesando el tejido en empalizada o todo el mesofilo en algunas especies de *Cleyera* y *Freziaria* (Metcalfe y Chalk, 1972; Weitzman, 1987b).

Aunque los tejidos del pecíolo son comparables a los tejidos primarios del tallo, existe variación principalmente en la distribución de los haces vasculares. Howard (1979), indicó que la anatomía de esta estructura puede ser de utilidad como carácter taxonómico. Existe una gran semejanza entre el pecíolo y el tallo en cuanto a la estructura de la

epidermis. El parénquima fundamental del pecíolo es semejante al córtex del tallo por la disposición de las células y por el escaso número de cloroplastos, con relación a la lámina foliar. El tejido de sostén del pecíolo es colénquima o esclerénquima, pudiendo también disponerse de manera similar a la del tallo (Fahn, 1985).

En sección transversal en el extremo distal, el pecíolo de las Ternstroemiaceae exhibe un haz vascular en forma de arco, U o V en *Adinandra*, *Anneslea*, *Cleyera*, *Eurya*, en algunas especies de *Freziera*, *Ternstroemia* y *Visnea* (Metcalf y Chalk, 1972), y en *Pentaphylax* (Beauvisage, 1920); mientras que en el extremo proximal del pecíolo de *Anneslea* se encuentra un haz central y mayor con respecto a varios haces pequeños laterales. El haz vascular está cerrado en algunas especies de *Freziera*; los idioblastos están presentes, especialmente, en el córtex del pecíolo en *Adinandra*, *Anneslea*, *Cleyera*, *Eurya*, *Freziera*, *Ternstroemia* y *Visnea* (Metcalf y Chalk, 1972). Su vaina perivascular consiste de fibras alternando con células parenquimatosas lignificadas (Beauvisage, 1920), *Cleyera* carece de fibras perivasculares en el pecíolo (Metcalf y Chalk, 1972).

Los nudos en la mayoría de las Ternstroemiaceae son unilacunares (con una traza foliar) (Beauvisage, 1920; Keng, 1962; Schofield, 1968; Weitzman *et al.*, 2004); los haces de la hoja divergen desde el fin de la traza y hay desde uno a cinco haces en el pecíolo (Weitzman *et al.*, 2004). Sin embargo, en algunas especies de *Freziera*, los haces divergen desde el haz principal (Weitzman, 1987b). *Freziera*, el único género estudiado a detalle, muestra variación en la anatomía del pecíolo y nudos trilacunares, en la cual dos de las tres trazas son más pequeñas que la otra (Weitzman, 1987b; Weitzman *et al.*, 2004). Weitzman (1987b) reportó la presencia de sifonostele en el pecíolo de algunas de las especies de *Eurya* y *Freziera* y Metcalf y Chalk (1972) mencionaron estele arqueado en *Pentaphylax*.

Los cristales de oxalato de calcio son solitarios prismáticos y/o agrupados, presentes en el mesofilo de *Anneslea*, *Cleyera*, *Freziera*, *Pentaphylax*, *Ternstroemia* y *Visnea*; existen esferocristales en la epidermis de algunas especies de *Eurya*, así como en el córtex del pecíolo en *Cleyera*, *Eurya* y *Visnea*, pero son escasos en *Pentaphylax* (Metcalf y Chalk, 1972; Weitzman *et al.*, 2004).

Existen estudios específicos sobre la anatomía foliar de varias especies de Ternstroemiaceae. Herat y Theobald (1977) describieron el pecíolo y lámina foliar de ejemplares de herbario, correspondientes a las especies *Ternstroemia emarginata* y

Ternstroemia japonica, al igual que de *Adinandra lasiopetala* y cuatro especies de *Eurya*. Rao (1951a; 1951b) describió la estructura y desarrollo de esclereidas en la hoja de *Ternstroemia japonica* y Rao (1974) en *Adinandra dumosa*. Boeger y Wisniewski (2003) analizaron la morfología, la cutícula, la epidermis, el esclerénquima y el mesofilo, al igual que la longitud de los estomas y densidad estomática en las hojas de *Ternstroemia brasiliensis*. Zhang y Zhuang (2004) describen la epidermis y cutícula foliar de varias especies de *Adinandra*, *Anneslea*, *Cleyera*, *Eurya*, *Euryodendron* y *Ternstroemia*, encontrando que existe cierta variación anatómica entre géneros.

Las Ternstroemiaceae se caracterizan por ser una familia acumuladora de aluminio (Jansen *et al.*, 2004; Stevens, 2018). Haciendo uso de la anatomía vegetal, Matsumoto *et al.* (1976) encontraron aluminio en las células epidérmicas de las hojas de *Cleyera japonica*, *Eurya japonica* y *Ternstroemia gymnanthera*. Cao (2000) reportó su presencia cuando hizo estudios de la anatomía de la hoja y de la madera de *Ternstroemia aneura*. Recientemente, Osawa *et al.* (2013) encontró aluminio al estudiar las hojas perennes y deciduas de Theaceae y Ternstroemiaceae.

Existen otros trabajos, enfocados a describir y comparar los caracteres macroscópicos y microscópicos de la madera de varias de las especies de *Ternstroemia* (Record, 1942; Hwang, 1962; Baretta-Kuipers, 1976; Carlquist, 1984; Liang y Bass, 1991; León y Espinosa, 1999). Welle (1976) reportó la presencia de cuerpos de sílice en el parénquima radial de dos especies de *Ternstroemia*. Lens *et al.* (2007) hicieron lo mismo en *Pentaphylax euryoides*.

Se han hecho estudios anatómicos para establecer las relaciones taxonómicas y filogenéticas de ciertas especies de la familia Ternstroemiaceae. Por ejemplo, Soh y Sun (1986) llevaron a cabo un análisis sobre la sistemática de Theaceae, usando caracteres anatómicos de la madera de algunas especies de *Cleyera*, *Eurya* y *Ternstroemia*. Kim y Lee (1993) utilizando caracteres morfológicos, anatómicos y bioquímicos, estudiaron las relaciones taxonómicas de tres especies de Ternstroemiaceae, v. gr. *Cleyera japonica*, *Eurya japonica* y *Ternstroemia gymnanthera*.

A nivel de orden, Hagerup (1953) describió algunos caracteres morfológicos y anatómicos de las hojas de las Ericales. Lens *et al.* (2007) emplearon caracteres anatómicos

de la madera en la reconstrucción de la filogenia de las Ericales y combinaron datos moleculares y anatómicos de la madera de *Cleyera*, *Eurya*, *Ternstroemia* y *Pentaphylax*.

En México existen pocos estudios anatómicos sobre las especies de la familia Ternstroemiaceae enfocados en la descripción (Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Aguilar-Rodríguez y Castro-Plata, 2006) y la comparación (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2001) de caracteres anatómicos cuantitativos y cualitativos de la madera de *Cleyera integrifolia* y *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*.

JUSTIFICACIÓN

Debido a que varias especies de los bosques templados húmedos se encuentran amenazadas por la fragmentación de su hábitat, como consecuencia de la intensa deforestación y actividad agrícola (Luna-Vega *et al.*, 2000), debido a esto, conviene considerar, para su estudio y mejor entendimiento biológico, a especies endémicas de los bosques templados húmedos de México como *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* y *T. sylvatica* (Luna-Vega *et al.*, 2004), mismas que ya están incluidas en la “Red List of Mexican cloud forest trees” (González-Espinosa *et al.*, 2011) y bien representadas en Regiones Terrestres Prioritarias para la Conservación (RPT) (CONABIO, 2000; Luna-Vega *et al.*, 2004). Además, estas especies son importantes dentro de la medicina tradicional mexicana (Aguilar *et al.*, 1994), por lo que se hace indispensable contar con estudios de caracteres anatómicos que contribuyan a su correcta identificación para su manejo y conservación. Por ello, en este estudio se describirá la arquitectura y la anatomía de la hoja, con el fin de contribuir en el conocimiento de estas especies mexicanas.

No existen estudios del patrón de venación y anatomía de la hoja de *T. lineata* ssp. *lineata* y *T. sylvatica* (Weitzman *et al.*, 2004; Stevens, 2018), ni de otras especies del género y de la familia que se distribuyen en México, y dada la gran semejanza morfológica que existe entre las especies del género *Ternstroemia* y lo complicado de la delimitación de sus especies, estas especies no están claramente identificadas en las colecciones de herbario (Luna-Vega y Ochoterena, 2004). Por lo anterior, se pretende describir estas estructuras con

el fin de encontrar caracteres que sirvan como marcadores taxonómicos, debido a que los caracteres anatómicos y de la arquitectura foliar pueden auxiliar en la determinación de las relaciones taxonómicas y filogenéticas entre las angiospermas (Metcalf y Chalk, 1972; Hickey y Wolf, 1975) y permiten diferenciar entre especies que popularmente se conocen con el mismo nombre, contribuyendo al reconocimiento de éstas cuando solo se cuentan con los órganos vegetativos (tallos, hojas y raíces). Se hace énfasis en la histología de la hoja, debido a que se ha demostrado que este órgano vegetativo aporta un gran número de evidencias y parámetros anatómicos que pueden ser utilizados para caracterizar a individuos y a poblaciones de plantas (Metcalf y Chalk, 1972, 1979; Hickey y Wolfe, 1975).

OBJETIVOS

Encontrar caracteres anatómicos y de la arquitectura foliar que contribuyan a la determinación taxonómica de *Ternstroemia sylvatica* Schltld. & Cham. y *Ternstroemia lineata* DC. ssp. *lineata*, por ello los objetivos particulares son:

- Describir la arquitectura foliar de *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*.
- Describir la anatomía de la lámina foliar de *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*,
- Describir la anatomía del pecíolo de *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*.
- Describir la micromorfología de la superficie foliar de *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención del material biológico

Las muestras de hoja *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* y *T. sylvatica* que se distribuyen en bosque mesófilo de montaña se obtuvieron de ejemplares recolectados (año 2013 y 2014) en tres localidades y de ejemplares depositados en el Herbario FCME de la Facultad de Ciencias de la UNAM (**Cuadro 1**).

En caso de ejemplares de herbario se removieron cuatro hojas de mayor tamaño (con pecíolo y lámina) completamente desarrolladas y sanas, de tres individuos de cada una de las poblaciones de las especies elegidas (**Cuadro 1**).

Debido a la naturaleza de la hoja de *Ternstroemia*, las hojas de ejemplares de herbario no pudieron ser procesadas con las técnicas de microscopía electrónica de barrido (MEB), debido a ello, en campo, se seleccionaron cuatro hojas (con pecíolo y lámina), completamente desarrolladas y sanas, ubicadas en el tercio medio de la planta, correspondientes a tres individuos de *Ternstroemia sylvatica* Schltdl. & Cham. de Zacualtipán, Hidalgo y de tres individuos de *Ternstroemia lineata* DC. ssp. *lineata* de Ocuilan, Estado de México (**Cuadro 1**).

Cuadro 1. Localización, características y datos de ejemplares de *Ternstroemia sylvatica* y *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*.

Localidad	Especie o subespecie	Características	Georreferenciación	# de colecta
Gómez Farías TAMAULIPAS	<i>T. sylvatica</i>	Tomado de herbario*	Longitud: -99° 13' 49.0" Latitud: 23° 2' 50.0"	6305
Zacualtipán HIDALGO	<i>T. sylvatica</i>	Tomado de herbario*	Longitud: -98° 39' 31.0" Latitud: 20° 38' 47.0"	6757
		Colecta de campo #	Longitud: -98° 40' 35.0" Latitud: 20° 39' 40.0"	4345
Capulálpam OAXACA	<i>T. sylvatica</i>	Tomado de herbario*	Longitud: -96° 33' 12.0" Latitud: 17° 32' 0.0"	6789
La Concordia SINALOA	<i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	Tomado de herbario*	Longitud: -105° 50' 11.0" Latitud: 23° 33' 44.0"	7865
Ocuilan ESTADO DE MÉXICO	<i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	Tomado de herbario*	Longitud: -100° 16' 45.0" Latitud: 19° 22' 1.0"	7678
		Colecta de campo #	Longitud: -100° 17' 55.0" Latitud: 19° 23' 2.0"	5434
Tuxtla Gutiérrez CHIAPAS	<i>T. lineata</i> ssp. <i>lineata</i>	Tomado de herbario*	Longitud: -92° 41' 18.0" Latitud: 16° 47' 6.0"	7645

* Colector y determinador: O. Alcántara-Ayala. # Colector y determinador: E. I. García-Gómez. Ejemplares depositados en el herbario FCME de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Arquitectura foliar

Para el estudio de la arquitectura foliar, las hojas se rehidrataron con hidróxido de sodio (NaOH) al 20% a 60°C por 24 h, después se lavaron con agua corriente, se les agregó hidróxido de sodio (NaOH) al 30% por 24 h y nuevamente se lavaron. Las hojas se diafanizaron agregando hipoclorito de sodio (cloro comercial) al 50% durante 3 h hasta obtener un color blanquecino. Enseguida se lavaron y fueron deshidratadas con una serie de alcoholes graduales (50, 70 y 96%) por 24 h en cada cambio. Al eliminar el alcohol 96%, las hojas se colocaron en la solución aclaradora BB_{1/4} (Martínez-Cabrera *et al.*, 2007) de 4 a 8 días hasta que las láminas estuvieran translúcidas. Después se colocaron otra vez en alcohol al 96% durante 24 h para eliminar los restos de solución aclaradora y se tiñeron con safranina alcohólica durante 3 h, se aclararon en alcohol (96 y 100%) y xilol durante 24 h cada cambio y finalmente se montaron con resina sintética (Dilcher, 1974).

De cada individuo se caracterizó la morfología, el ancho y largo de la hoja, los patrones de venación, la ramificación de las vénulas, el desarrollo de las aréolas. Además se cuantificó el número de esclereidas por milímetro cuadrado, así como el número total de células epidérmicas y el número de estomas por milímetro cuadrado en 25 campos. Con los dos último se calculó el índice estomático de Salisbury (1927). La descripción de la arquitectura foliar se realizó con base en los términos descritos por Hickey (1979) y Ellis *et al.* (2009).

Anatomía foliar (pecíolo y lámina foliar)

Para el estudio anatómico, las láminas foliares y los pecíolos se rehidrataron con hidróxido de sodio (NaOH) al 20% a 60°C por 24 h, después se lavaron con agua corriente y se fijaron en formaldehído - ácido acético glacial - alcohol etílico (FAA. Ruzin, 1999) por 24 h, posteriormente se les agregó alcohol etílico al 50% y se deshidrataron en concentraciones ascendentes de ter-butanol (TBA, 50%-100%) en un procesador automático de tejidos

(Leica, TP1020), durante 24 h y se incluyeron en parafina (punto de fusión 60°C). Se realizaron cortes transversales y paradermales de 12 a 16 µm de grosor de la región media de la lámina foliar y transversales de la parte basal, media y superior del pecíolo con un micrótopo rotatorio (Leica, RM2125). Los cortes obtenidos se desparafinaron, montaron con adhesivo de Haupt (Curtis, 1986) y tiñeron con safranina-verde rápido, para finalmente montarse en resina sintética (Johansen, 1940).

De cada individuo se describió la cutícula, epidermis, mesofilo y tejido vascular de la región laminar y tejidos (epidermis, colénquima y tejido vascular) a nivel de la vena media. Para el pecíolo, se describió la morfología, epidermis, córtex y tejido vascular. Se cuantificó el grosor de la lámina, de la cutícula, el largo y ancho de las células epidérmicas de la superficie adaxial y abaxial y el espesor del parénquima en empalizada. Para cada individuo se realizaron 25 mediciones por carácter. Las descripciones anatómicas de la lámina foliar se realizaron siguiendo los términos descritos por Metcalfe y Chalk (1979) y Fahn (1985). Para caracterizar la anatomía de los pecíolos se utilizó los términos de Howard (1979). Para las células epidérmicas y superficie foliar se utilizó la de Wilkinson (1979) y Koch *et al.* (2009).

Todas las observaciones, microfotografías y mediciones se llevaron a cabo con un microscopio estereoscópico Olympus COVER-018 y un microscopio óptico Olympus BX-51, adaptados a un analizador de imágenes Image-Pro Plus versión 6.1 (Media Cybernetics, 2006). Todos los procedimientos y análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa estadístico de R (R Development Core Team, 2018).

Micromorfología foliar

Las hojas (pecíolo y lámina foliar) fueron fijadas en campo con alcohol etílico absoluto - ácido acético glacial (Farmer, Ruzin, 1999) y otras únicamente se guardaron en una caja de cartón para evitar el menor manejo posible, además se recolectaron ejemplares de respaldo depositados en el Herbario FCME de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

El material colectado en campo se utilizó para estudiar la superficie foliar en la parte abaxial y adaxial a través de la microscopía electrónica de barrido (MEB). El material fijado se lavó con agua destilada y se cortaron secciones de la lámina foliar de 4.0-5.0 mm. Se deshidrataron gradualmente con alcohol etílico (50-100%). Enseguida, todas las

muestras se colocaron en un secador de punto crítico (Hitachi-S-2460N), posteriormente se montaron en un portamuestras de aluminio, mediante un pegamento a base de carbono y se metalizaron con oro (Hitachi-S-2460N). Cada superficie fue observada y fotografiada con el MEB (Hitachi-S-2460N SEM) del Instituto de Biología de la UNAM. Con base en cada fotografía se describió la forma de las células epidérmicas, los límites de su pared anticlinal (relieve y curvatura) y la escultura de la pared periclinal (relieve, convexidad y microrelieve). Para estudiar la cera epicuticular, se prepararon muestras de la lámina foliar de 4.0-5.0 mm del material guardado en la caja de cartón, para posteriormente montarse en un portamuestras de aluminio y seguir el método antes descrito. La descripción de la micromorfología se realizó con base en los términos descritos por Wilkinson (1979) y Barthlott *et al.* (1997).

RESULTADOS

Arquitectura foliar

Hojas simples, alternas, pecioladas, simétricas, de textura coriácea, con 75.02 ± 9.93 mm de largo, 19.63 ± 3.01 mm de ancho en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*; y ligeramente coriáceas en *T. sylvatica* con 58.13 ± 4.57 mm de largo y 19.45 ± 0.89 mm de ancho. La forma es oblanceolada a obovada en *T. lineata* ssp. *lineata* (**Figura 6A**) y de angosto-elíptica a obovada en *T. sylvatica* (**Figura 7A**). El tamaño de la lámina foliar es micrófilo, es decir de 225 a 2,025 mm². El ápice tiene forma recta a redonda, con ángulo agudo (menor a 90°) y terminación retusa, en *T. lineata* ssp. *lineata*, mientras que en *T. sylvatica* el ápice es ligeramente acuminado a recto con ángulo agudo y terminación no retusa aparentemente. La base es simétrica, decurrente, con ángulo agudo. La hoja es unilobada (entera), con margen diminutamente serrado, en *T. lineata* ssp. *lineata* y con margen entero en *T. sylvatica*; poco revoluto en ambas especies. El pecíolo es ligeramente alado, más evidente cerca de la base foliar, resultado de la extensión de la lámina, y se encuentra unido al margen de la hoja en ambas especies.

La venación primaria es pinnada, con una vena basal y primaria, que sigue un recorrido recto y muestra un tamaño moderadamente grueso, de $502.78 \pm 25.66 \mu\text{m}$ de ancho, en ambas especies (**Figura 7B**). La venación secundaria es broquidódroma festonada, más desarrollada en *Ternstroemia lineata* ssp.*lineata* (**Figuras 6A, 7A**). Las venas secundarias también son moderadamente gruesas, el espacio entre ellas es irregular, son decurrentes, con un ángulo de divergencia agudo (**Figura 7B**). Las venas intersecundarias son de débiles a robustas, con aproximadamente una por área intercostal (**Figura 6A, 7A**). Las venas terciarias tienen un patrón reticulado al azar, con un curso ligeramente sinuoso y un ángulo obtuso, con respecto a la vena primaria (**Figura 6 B, C**). Las venas terciarias exteriores, terminan casi en el margen. La venación de cuarto orden sigue un patrón irregular, reticulado, con una venación de quinto orden de libre ramificación y las areolas son moderadamente desarrolladas, esto es, de forma irregular y más o menos variable en su tamaño, predominando areolas de cuatro a siete lados (**Figura 6 B, C**). La mayoría de las vénulas tienen dos o más ramificaciones desiguales (patrón dendrítico). Las vénulas se alternan con esclereidas. Las esclereidas son muy ramificadas, generalmente de gran tamaño, distribuidas de manera uniforme y sin un orden aparente, en el mesofilo (**Figura 6D, 7D**), pero bien organizadas y continuas en todo el margen (**Figura 7E, F**). Mucílago presente en toda la lámina foliar en ambas especies, el cual se aprecia como manchas de tonos café. Se observaron 27.77 ± 12.41 esclereidas/ mm^2 en *T. lineata* ssp. *lineata* y 20.68 ± 10.90 esclereidas/ mm^2 en *T. sylvatica*. Existe diferencia significativa del contenido de esclereidas entre ambas especies (**Anexo 2**). La venación última, marginal, es incompleta en ambas especies (**Figura 6E; 7E**) y se observó un margen serrado-glandular, de glándulas deciduas, cuyas marcas son frecuentes en *T. lineata* ssp. *lineata* y poco frecuentes en *T. sylvatica* (**Figura 6E-G**).

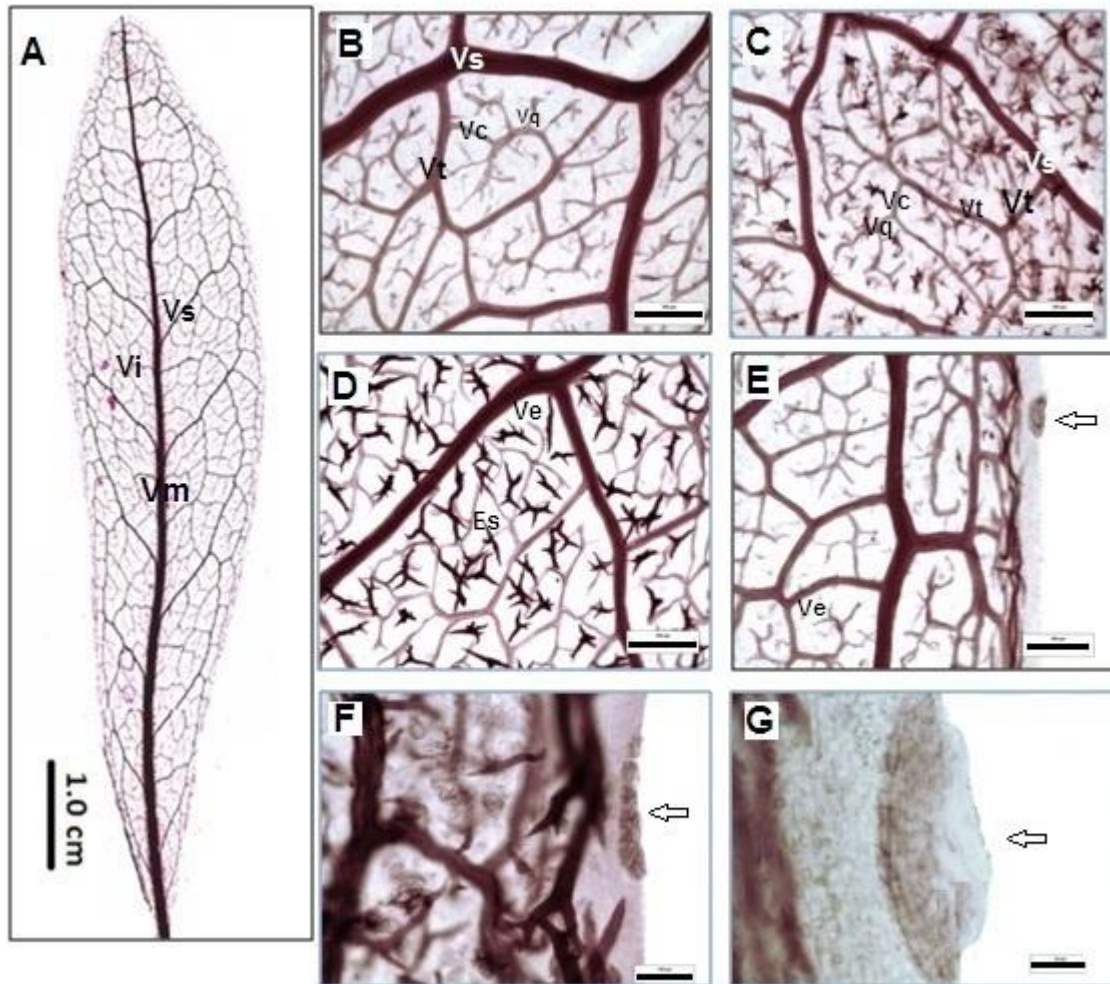


Figura 6. Arquitectura foliar de *T. lineata* ssp. *lineata*. A. Tipo de hoja y detalle del patrón de venación broquidódromo festoneado. B, C. Detalle de areolas moderadamente desarrolladas y venación de tercer, cuarto y quinto orden. D. Vénulas y esclereidas alternadas. E - G. Detalle del margen serrado glandular y venación última marginal. Vm = vena media o primaria; Vs = vena secundaria; Vi = vena intersecundaria; Vc= vena de cuarto orden; Vq= vena de quinto orden; Es = esclereidas; Ve = vénulas. Flecha = marca glandular. Escalas: A = 1cm. B, C, D, E = 300 μ m. F = 100 μ m. G = 50 μ m.

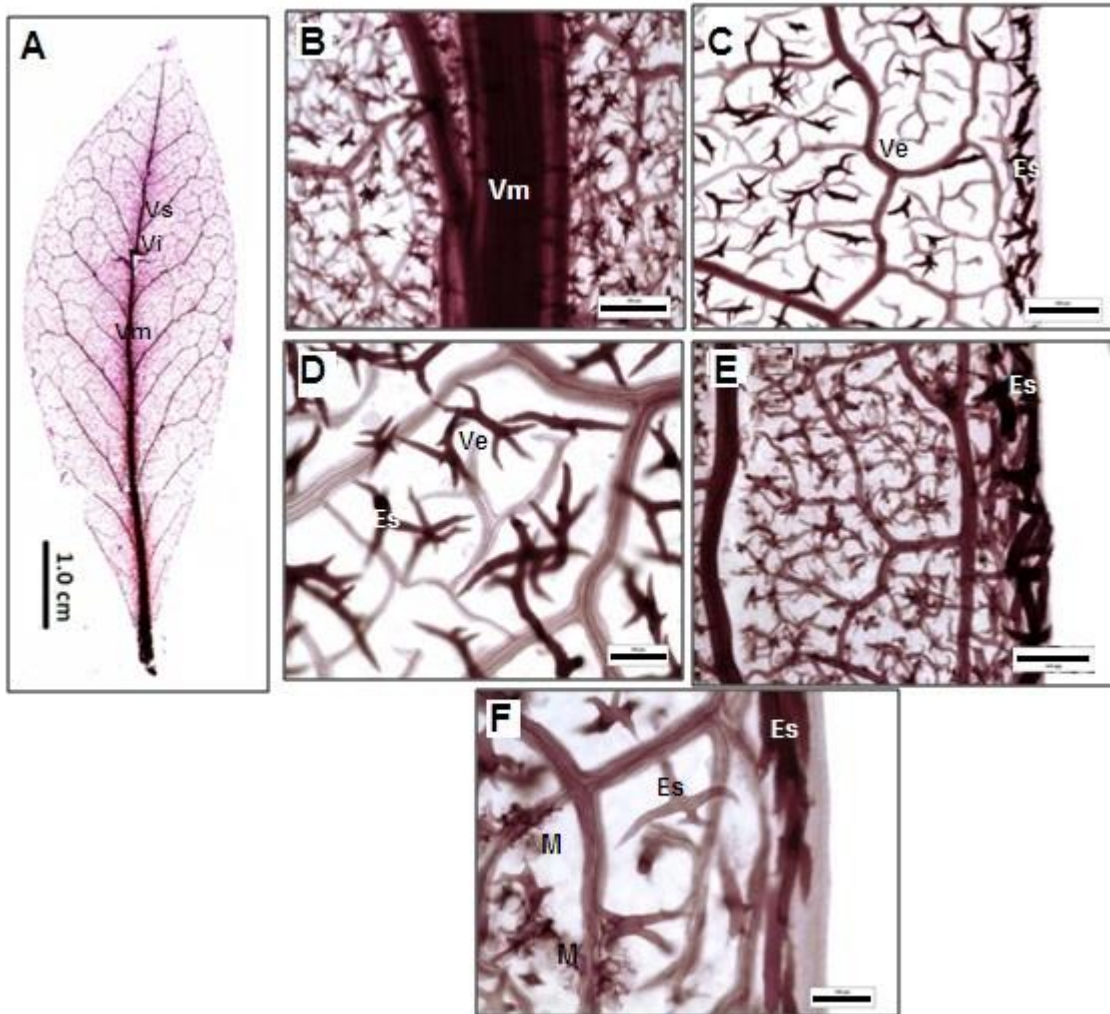


Figura 7. Arquitectura foliar de *T. sylvatica*. A. Tipo de hoja y detalle del patrón de venación broquidódromo festoneado. B. Detalle de la vena media. D. Vénulas y esclereidas alternadas. C, E, F. Detalle de la venación última, marginal. Vm = vena media o primaria; Vs = vena secundaria; Vi = vena intersecundaria; Es = esclereidas; Ve = vénulas; M = idioblastos con mucílago. **Escala:** A= 1cm. B, C, E = 300 μ m. D, F = 100 μ m

Lámina foliar

En vista superficial, las células epidérmicas típicas de la epidermis adaxial y abaxial son de tamaño variable y de forma tetragonal en *Ternstroemia sylvatica* (**Figura 9A**) y tetragonal

y poligonal de lados irregulares en *T. lineata* ssp. *lineata* (**Figura 8A**), tienen paredes anticlinales rectas o levemente curvadas, de extremos redondeados en ambos casos y de paredes engrosadas en *T. lineata* ssp. *lineata*. Los estomas son anomocítico, rodeados por cuatro a cinco células vecinas (**Figura 8A**) y distribuidos al azar en ambas superficies (hoja anfiestomática), así como al nivel de las células epidérmicas ordinarias. Los estomas tienen células oclusivas de $18.58 \pm 3.11 \mu\text{m}$ de largo en *T. sylvatica* y $20.71 \pm 2.41 \mu\text{m}$ en *T. lineata* ssp. *lineata*. Existe diferencia significativa en la altura de las células oclusivas entre ambas especies (**Anexo 2**). El índice estomático fue de 5.68 ± 1.02 estomas/ mm^2 en *T. sylvatica* y 10.76 ± 0.34 estomas/ mm^2 en *T. lineata* ssp. *lineata*. Se determinó diferencia significativa del índice estomático (número de estomas por mm^2) entre ambas especies (**Anexo 2**).

En sección transversal, el grosor de la lámina es de $281.80 \pm 73.58 \mu\text{m}$ en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* y de $233.86 \pm 40.73 \mu\text{m}$ en *T. sylvatica*. Se determinó diferencia significativa del grosor de la lámina entre ambas especies (**Anexo 2**). En la superficie adaxial y abaxial la cutícula es lisa y delgada, poco visible por no lograrse teñir debido a sus propiedades fisicoquímicas, con $1.89 \pm 0.41 \mu\text{m}$ de grosor en *T. lineata* ssp. *lineata* y de $1.75 \pm 0.33 \mu\text{m}$ en *T. sylvatica* en su superficie adaxial. No se determinó diferencia significativa del grosor de la cutícula entre ambas especies (**Anexo 2**).

La epidermis es simple, uniestratificada en ambas superficies, sin presencia de hipodermis (**Figura 8B; 9B**). En *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* las células típicas son rectangulares, alargadas, de tamaño variable con paredes anticlinales y periclinales cóncavas y engrosadas con $18.20 \pm 1.43 \mu\text{m}$ de largo y $6.63 \pm 0.87 \mu\text{m}$ de ancho, en la superficie adaxial (**Figura 8B**); mientras que las células epidérmicas de la superficie abaxial son idénticas, pero de menor tamaño (**Figura 8C**), con $10.04 \pm 1.89 \mu\text{m}$ de largo y $7.06 \pm 0.54 \mu\text{m}$ de ancho. En *T. sylvatica* las células epidérmicas adaxiales son rectangulares, alargadas, de extremos redondos con paredes periclinales cóncavo-convexas, debido a un enorme depósito de celulosa más frecuente en su extremo adaxial, y paredes anticlinales rectas y delgadas (**Figura 9B**), con $18.33 \pm 3.02 \mu\text{m}$ de largo y $9.60 \pm 1.45 \mu\text{m}$ de ancho y con células epidérmicas abaxiales idénticas a las de *T. lineata* ssp. *lineata* con $12.49 \pm 1.79 \mu\text{m}$ de largo x $5.74 \pm 1.08 \mu\text{m}$ de ancho. No se determinó diferencia

significativa de la altura de la célula epidérmica adaxial y abaxial, entre ambas especies (**Anexo 2**).

El mesofilo es bifacial, diferenciado en empalizada y esponjoso en ambas especies (**Figura 8D**), siendo laxo en *Ternstroemia sylvatica*. El parénquima en empalizada es cerrado y está constituido por un estrato de células alargadas, tubulares, en *T. sylvatica* con $40.04 \pm 2.92 \mu\text{m}$ de largo, y de uno a dos estratos en *T. lineata* ssp. *lineata* con $57.81 \pm 7.25 \mu\text{m}$ de largo cuando es un solo estrato (**Figura 8B**) y de $105.90 \pm 13.97 \mu\text{m}$ de largo en algunos individuos con dos estratos (**Figura 8E**). Se determinó diferencia significativa del grosor del parénquima en empalizada entre ambas especies (**Anexo 2**). El parénquima esponjoso es abierto, por tener amplios espacios intercelulares bien desarrollados, ocupa más de dos tercios del grosor de la lámina y está constituido por más de 10 capas de células de diferentes tamaños, generalmente de forma irregular a redonda cuando están hacia el extremo adaxial e irregulares a poligonales alargadas las del extremo abaxial, y bien organizadas las de la primera y segunda capa, inmediatamente debajo del parénquima en empalizada, y el resto arregladas de manera irregular y laxamente, en ambas especies (**Figura 8D**). Se determinó diferencia significativa del grosor del parénquima esponjoso entre ambas especies (**Anexo 2**).

En el mesofilo es común la abundancia de esclereidas idioblásticas, muy ramificadas o astroesclereidas (**Figura 8D**), de distintos tamaños, generalmente muy grandes y distribuidas de manera irregular entre las células del parénquima en empalizada y esponjoso. Se observó la presencia de taninos, ocluyendo de manera significativa el lumen de las células del parénquima en empalizada y esponjoso y con menos frecuencia las de la epidermis abaxial. También se encontraron idioblastos con mucílago entre las células del mesofilo de ambas especies (**Figura 9C**). Se observaron células suberificadas (células de corcho) en algunos márgenes, correspondientes a las glándulas deciduas (**Figura 8F, G**).

El tejido vascular está representado por haces vasculares colaterales, cerrados, cilíndricos y de distintos tamaños y con floema y xilema escaso, orientado, este último, hacia la cara adaxial, los cuales están rodeados completamente por fibras perivasculares, lignificadas de lumen cerrado, y localizados al centro y a lo largo de la lámina entre el parénquima esponjoso (**Figura 9F; 9G**).

Vena media

En corte transversal, se observó que la vena media, en la superficie adaxial, es ligeramente cóncava, y convexa en la superficie abaxial (**Figura 8H, I**). La cutícula es muy delgada y lisa en ambas superficies, y ocluye los ángulos entre las células epidérmicas, siendo poco visible. La epidermis es uniestratificada, las células adaxiales son semejantes a las de la lámina (**Figura 8J, K**), pero en la superficie abaxial, las células típicas son rectangulares y convexas, debido a un depósito de celulosa en su pared periclinal externa, pero no la interna o las anticlinales; mientras que en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* las células típicas son casi cuadradas, (**Figura 9D**); con $20.37 \pm 3.98 \mu\text{m}$ de largo y $12.21 \pm 2.22 \mu\text{m}$ de ancho en *T. lineata* ssp. *lineata* y $16.21 \pm 2.48 \mu\text{m}$ de largo y $12.16 \pm 1.00 \mu\text{m}$ de ancho en *T. sylvatica*. Se determinó diferencia significativa de la altura de la célula epidérmica abaxial de la vena media (**Anexo 2**).

Se reconoce un estrato de parénquima en empalizada en la superficie adaxial, con las mismas características que en el resto de la lámina, pero disminuye su longitud a medida en que se acerca a la región central, el cual es interrumpido por tres a cuatro capas de colénquima angular de células isodiamétricas (**Figuras 8J, K**). Hacia la superficie abaxial se encuentran ocho capas de colénquima angular a lagunar, con células de forma irregular en ambas especies (**Figura 9D**). Se observaron astroesclereidas entre las células del colénquima angular y lagunar, hacia la parte abaxial.

El tejido vascular de la vena media (**Figura 9E**) está representado por un prominente haz vascular colateral, cerrado, en forma de arco en ambas especies, con el xilema externo hacia la superficie adaxial y rodeado completamente por fibras perivasculares. En el xilema, los vasos son de diferente amplitud y se arreglan en hileras radiales entre fibras y algunos radios. En el floema se reconocieron elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima.

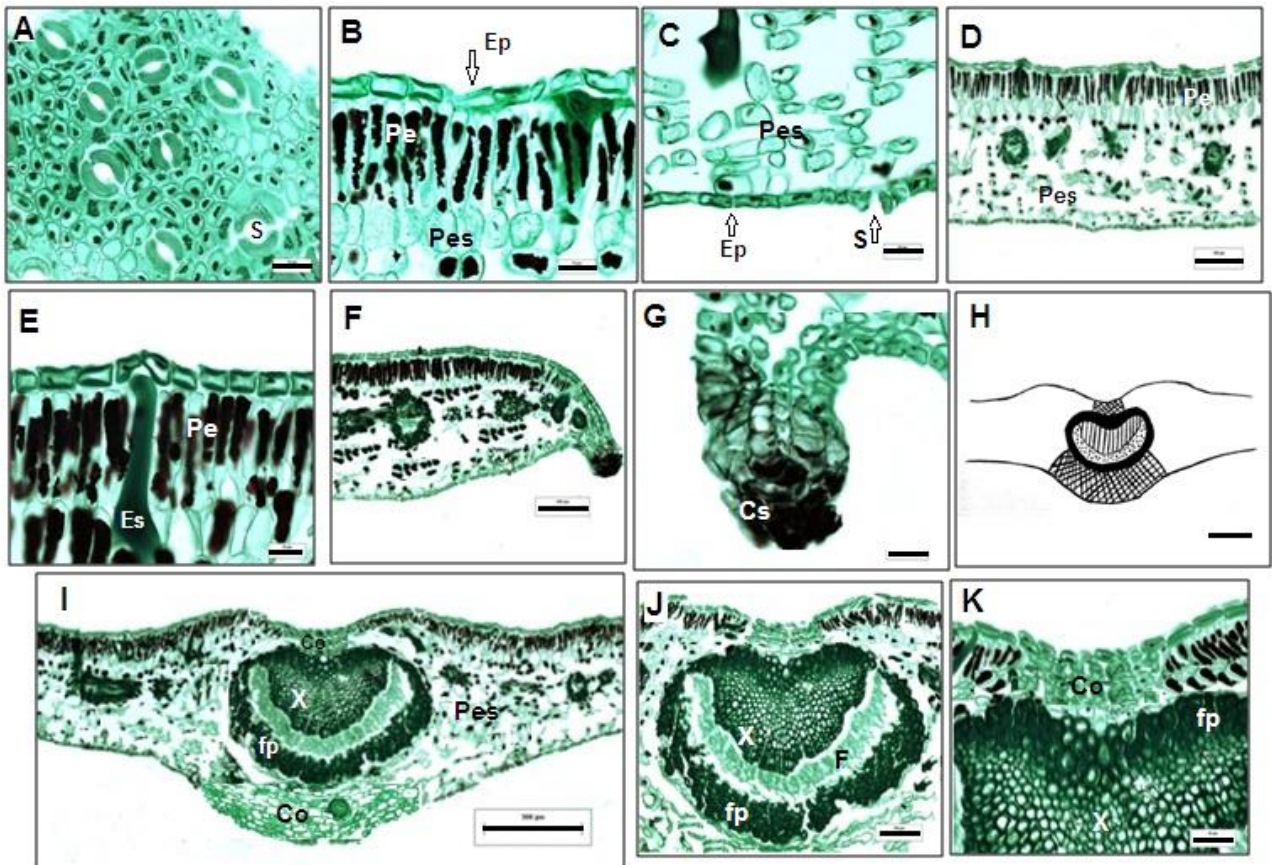


Figura 8. Anatomía de la lámina foliar de *T. lineata* spp. *lineata*. A. Vista superficial de la lámina foliar en corte paradermal. B, C. Vista transversal de las células epidérmicas correspondiente a la epidermis adaxial y abaxial, respectivamente. D. Vista transversal del mesofilo bifacial. E. Doble estrato de parénquima en empalizada. F. Vista transversal del margen serrado, de glándulas deciduas. G. Detalle de glándulas deciduas. H. Diagrama de vena media. I. Detalle de vena media en vista transversal. J. Tejido vascular en vena media. K. Epidermis adaxial de vena media. Co = colénquima; Ep = epidermis; Pe = parénquima en empalizada; Pes = parénquima esponjoso; Es = esclereidas; X = xilema; F = floema; fp = fibras perivasculares; Cs = Células suberíficas o de corcho. **Clave de símbolos del diagrama:** negro = esclerénquima; puntado = floema; líneas paralelas = xilema; entrecruzado = colénquima; blanco = parénquima. **Escalas:** A-C, E, G, K = 20 μ m. D, F, J = 100 μ m. H, I = 300 μ m.

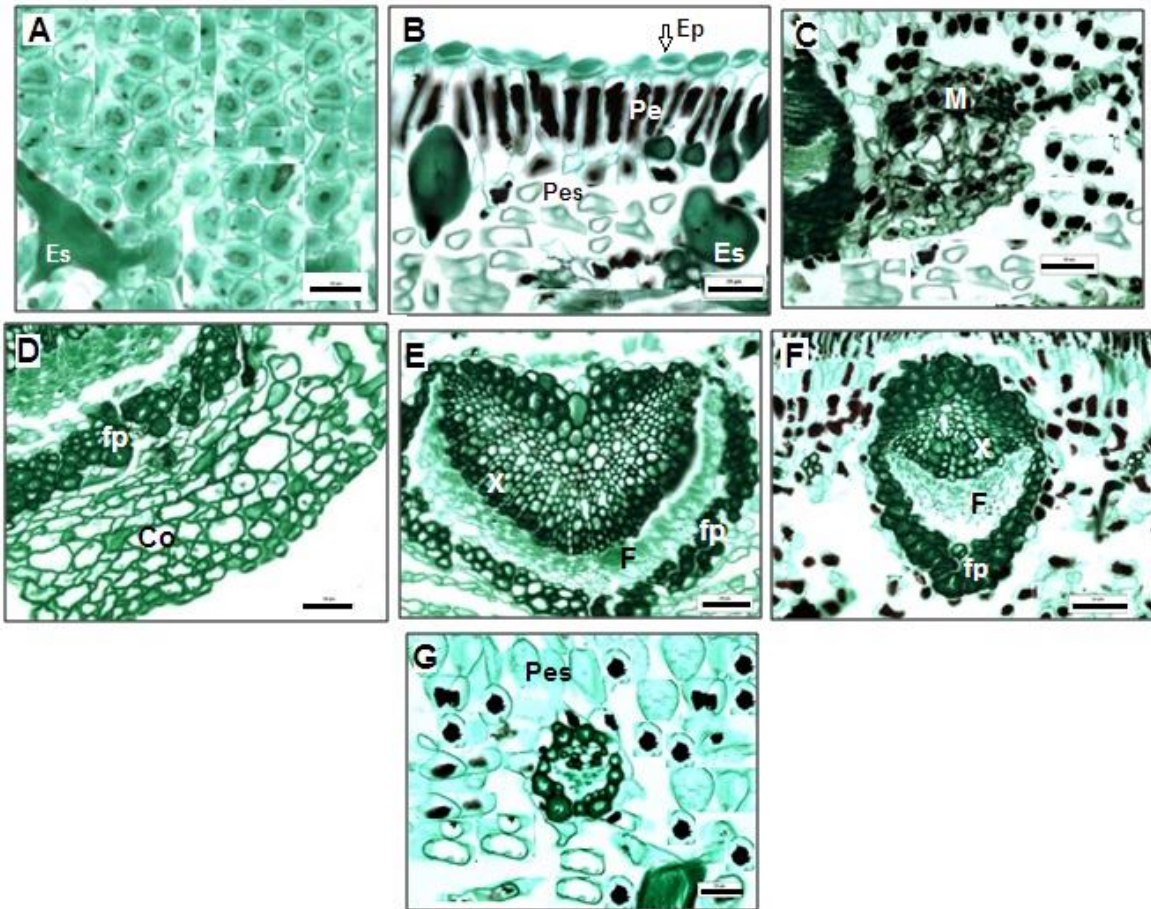


Figura 9. Anatomía de la lámina foliar de *T. sylvatica*. A. Vista superficial de la lámina foliar en corte paradermal. B. Vista transversal de las células epidérmica, correspondiente a la epidermis adaxial. C. Células idioblásticas mucilaginosas y con taninos presentes en todo el mesofilo. D. Epidermis abaxial de la vena media. E. Tejido vascular en la vena media. F. Haz vascular colateral cerrado de vena secundaria. G. Haz vascular colateral cerrado, de vena terciaria. Co = Colénquima; Ep = epidermis; Es = esclereidas; Pe = parénquima en empalizada; Pes = parénquima esponjoso; M = idioblastos con mucílago; X = xilema; F = floema; fp = fibras perivasculares. **Escala:** A, B, F, G = 20 μ m. C-E = 50 μ m.

Pecíolo

En sección transversal, es de forma anchamente obovada (**Figura 10A, B**) y ligeramente alado, evidente cerca de la base de la lámina en ambas especies (**Figura 10C**). Con 7.66 ± 0.93 mm de largo y 0.96 ± 0.95 mm de ancho en *Ternstroemia sylvatica*, con un área de

$7.35 \pm 0.88 \text{ mm}^2$ y $7.08 \pm 1.28 \text{ mm}$ de largo y $1.16 \pm 0.10 \text{ mm}$ de ancho en *T. lineata* ssp. *lineata* con un área de $8.21 \pm 0.13 \text{ mm}^2$. Se determinó diferencia significativa del área del pecíolo entre ambas especies (**Anexo 2**). La cutícula es similar y con el mismo arreglo que en la vena media. La epidermis es uniestratificada y con el mismo tipo de células que tiene la vena media en su superficie abaxial para cada especie (**Figura 10D**). No se observaron estomas.

Subepidérmicamente, el córtex está constituido por uno a tres estratos continuos de colénquima angular a lagunar de células delgadas y alargadas en *T. sylvatica* (**Figura 11 C**), y de tres a cinco estratos de colénquima angular, de células isodiamétricas en *T. lineata* ssp. *lineata*, ambas con más de diez estratos de parénquima esponjoso, abierto, con amplios espacios intercelulares, ocupando dos tercios del grosor del pecíolo y conformado por células isodiamétricas y de distintos tamaños (**Figura 11C**). Cerca del tejido vascular se encuentran varias capas de parénquima asociado (**Figura 11D**). En el córtex es común la presencia de astroesclereidas y células mucilaginosas en ambas especies.

El tejido vascular, lejos de la lámina foliar (extremo distal), está representado por un prominente haz vascular colateral cerrado, en forma de arco. En la región media, está representado por tres haces vasculares rodeados por fibras perivasculares, con el mismo arreglo, pero el haz central tiene forma de arco y un mayor tamaño con respecto a los otros dos, los cuales son cilíndricos y laterales. Cerca de la lámina foliar (extremo proximal), el pecíolo está ligeramente alado, y con el mismo arreglo vascular de la región media. El xilema y floema tiene las mismas características que en la vena media (**Figura 11D**), pero los vasos están claramente separados por parénquima radial no lignificado; ambos, los vasos y tubos cribosos están ordenados en hileras radiales (**Figura 11E**).

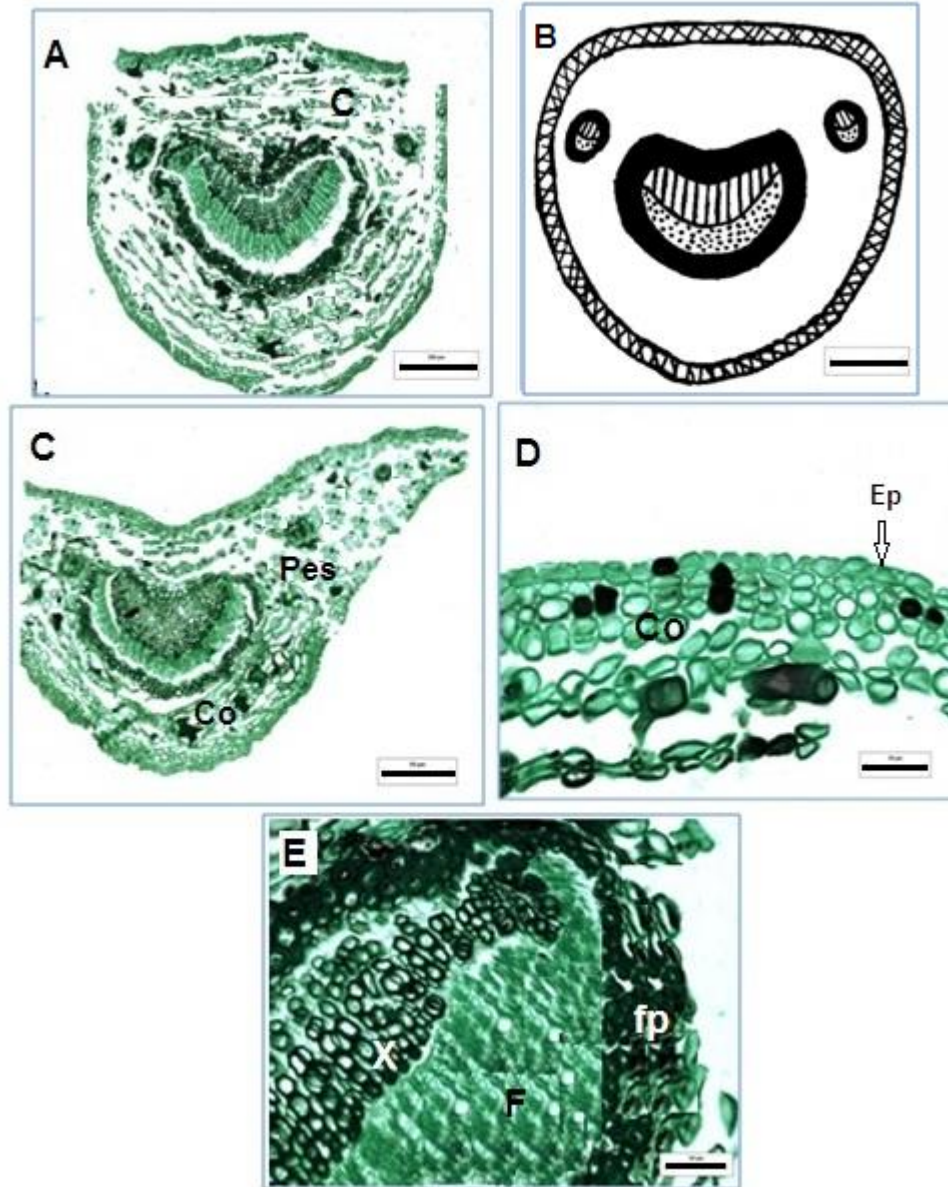


Figura 10. Anatomía del pecíolo de *T. lineata* spp. *lineata*. A. Sección transversal del pecíolo de la región media. B. Diagrama del pecíolo de la región media. C. Sección transversal del pecíolo alado, cercana a la lámina foliar. D. Epidermis y córtex. E. Detalle del haz de fibras perivasculares. C = córtex; Co = colénquima; Ep = epidermis; Pes = parénquima esponjoso; X = xilema; F = floema; fp = fibras perivasculares. **Clave de símbolos del diagrama:** negro = esclerénquima; puntado = floema; líneas paralelas = xilema; entrecruzado = colénquima; blanco = parénquima. **Escalas:** A-C = 300 μ m. D, E = 50 μ m.

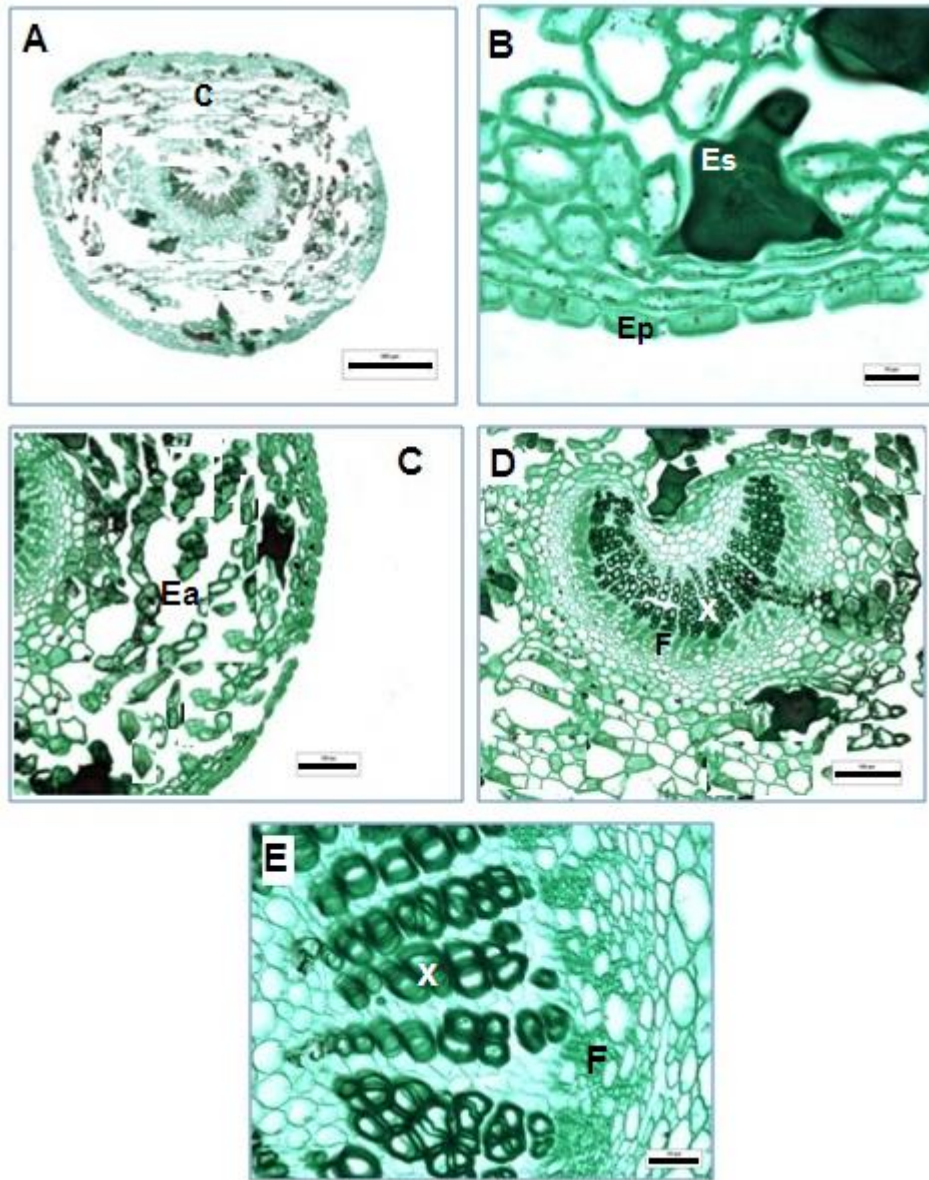


Figura 11. Anatomía del pecíolo de *T. sylvatica*. A. Sección transversal de la región distal del pecíolo. B. Detalle de las células epidérmicas del pecíolo y esclereidas. C. Detalle del parénquima esponjoso abierto, con amplios espacios intercelulares en córtex del pecíolo. D, E. Detalle del arreglo radial de los vasos entre células parenquimáticas en la región distal del pecíolo. C = córtex; Ea = espacio intercelular; Ep = epidermis; Es = esclereidas; X = xilema; F = floema. Escalas: A = 300 μm . B, E = 20 μm . C, D = 100 μm .

Micromorfología de la superficie foliar

La cera epicuticular sigue un patrón de depósito a manera de escamas en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* (**Figura 12A**) y a manera de gránulos en *T. sylvatica* (**Figura 13A**), en ambos casos distribuida de manera uniforme, siendo escasa en la superficie abaxial de ambas especies. La cutícula tiene un patrón reticulado, estriado, con crestas delgadas y valles abiertos (**Figuras 12A, 13A**). Con la microscopía electrónica de barrido (MEB), se observaron estomas anomocíticos, con un patrón de dimorfismo en el tamaño de la células oclusivas, en ambas especies y superficies; los estomas están rodeados por estrias, arregladas en sentido radial de las células guarda y a manera de bandas extendidas en los de mayor tamaño, siendo más pronunciadas en *T. lineata* ssp. *lineata* (**Figuras 12B, C, 13B, C**). Se observaron las marcas de las glándulas deciduas del margen, en forma de domo y con una gran depresión en el centro (**Figuras 12D-F, 13D**), distinta al resto del margen de la lámina en ambas especies. En el pecíolo no se encontraron estomas y se observó una cutícula con un patrón reticulado de estrías gruesas y valles muy cerrados; además se encontraron protuberancias diferentes con respecto a las de la lámina en *T. lineata* ssp. *lineata* (**Figura 12G, H**)

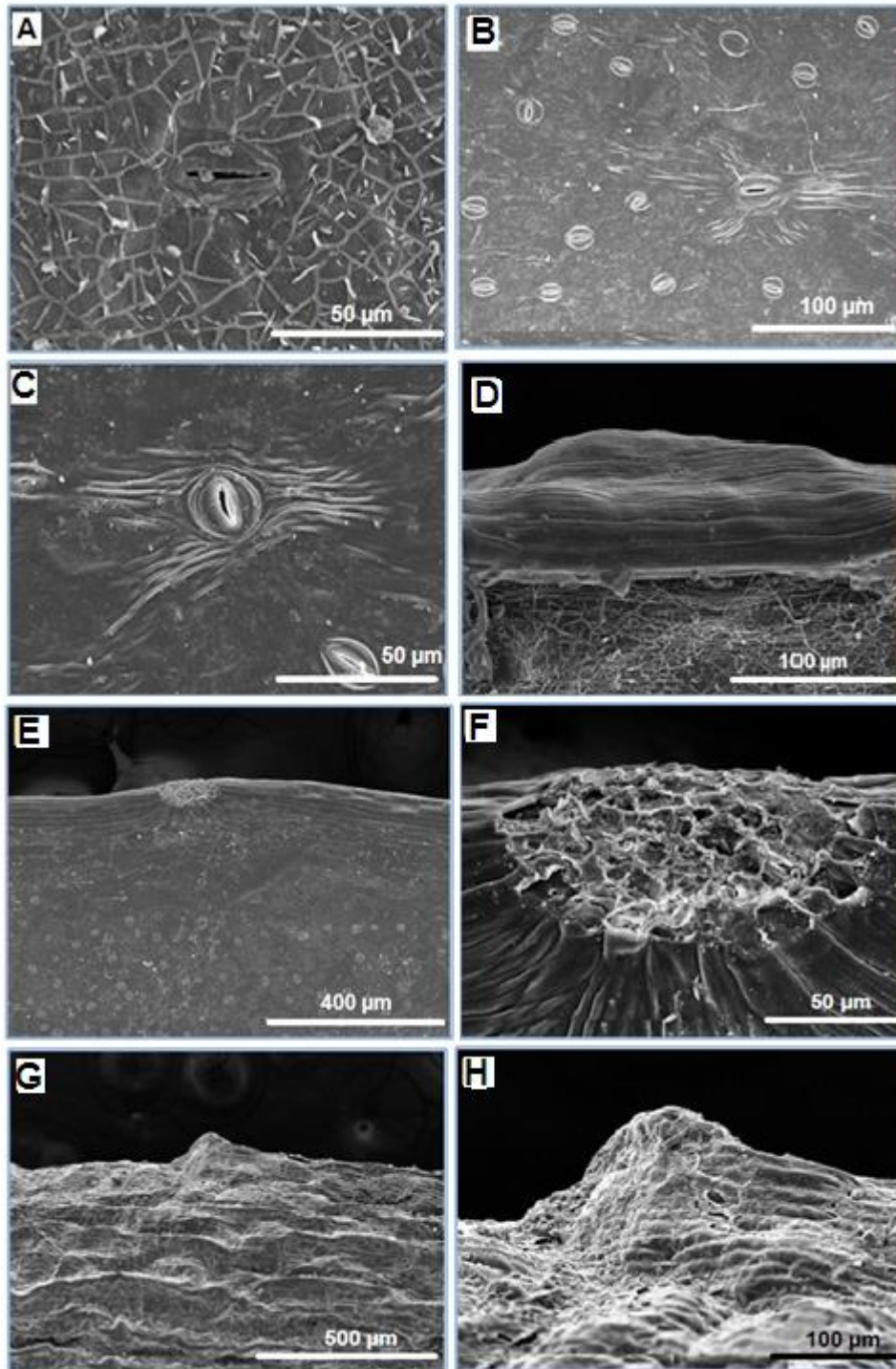


Figura 12. Micromorfología foliar de *T. lineata* ssp. *lineata*. A. Cera epicuticular y cutícula con patrón reticular estriado en la superficie adaxial. B, C. Estoma anomocítico y dimorfismo estomático de la superficie abaxial. D. Vista del margen de la lámina foliar y detalle exterior de la marca de la glándula foliar decidua. E, F. Detalle interior de la marca de la glándula foliar decidua G. Vista de la cutícula estriada del pecíolo. H. Detalle de la protuberancia del pecíolo.

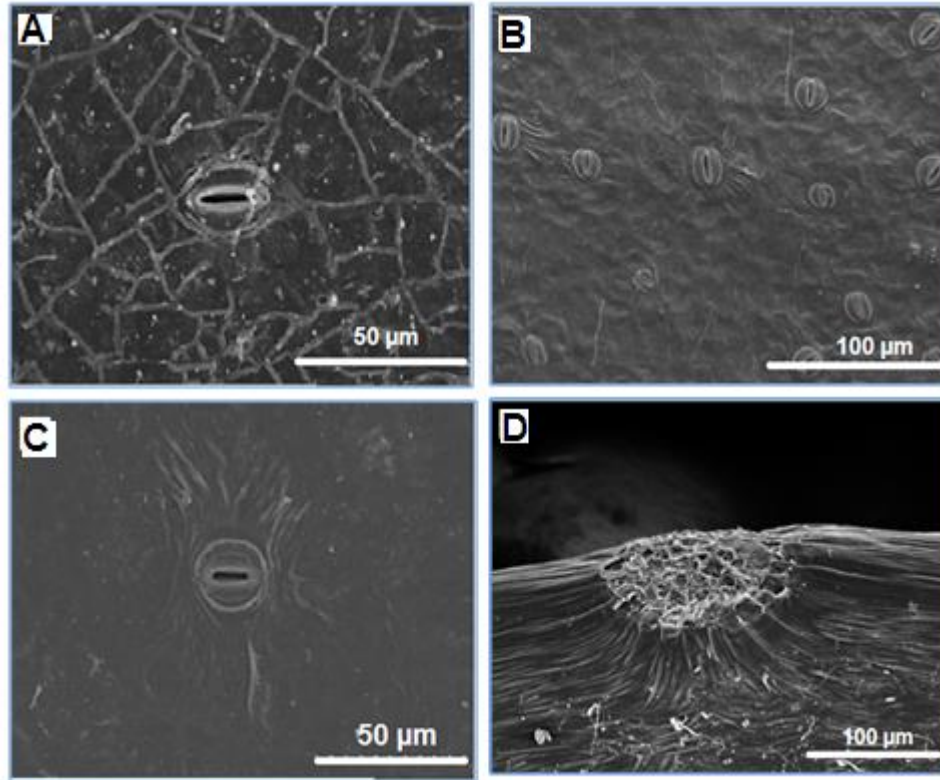


Figura 13. Micromorfología foliar de *T. sylvatica*. **A.** Cera epicuticular y cutícula con patrón reticular estriado en la superficie adaxial. **B, C.** Estoma anomocítico y dimorfismo estomático de la superficie abaxial. **D.** Detalle interior de la marca de la glándula foliar decidua correspondiente al margen de la hoja.

DISCUSIÓN

Arquitectura foliar

Con base a la información bibliográfica recopilada, el presente estudio es el primero en describir la arquitectura foliar completa de especies del género *Ternstroemia*, por lo que implica una significativa contribución a la taxonomía de dicho género, considerada muy complicada y con problemas en la delimitación de sus especies, dado que es un género sumamente heterogéneo (Luna-Vega y Ochoterena, 2004).

La morfología de la hoja para *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* coincide con lo reportado por Carranza (1999) para el Bajío y regiones adyacentes, Luna-Vega y Alcántara (2002) para la flora de Guerrero y Bartholomew y McVaugh (1997) para *T. lineata* ssp. *lineata*; sin embargo, a pesar de que todos los ejemplares se colectaron en bosques mesófilos de montaña, la lámina foliar muestra una variación entre especies de la misma población, no importando la localidad donde se encuentren (**Anexo 1**). Por ello se describió una lámina oblanceolada a obovada en *T. lineata* ssp. *lineata* y de angosto-elíptica a obovada en *T. sylvatica*.

De acuerdo con Weitzman *et al.* (2004) la venación más común de las Ternstroemiaceae es broquidódroma y algunas veces reticulódroma. En *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* se observó un patrón de venación broquidódromo festoneado, tal y como describen Hickey y Wolf (1975) para las hojas de *Ternstroemia tepezapote* de Belize, Centroamérica.

Se observó que la textura de la hoja depende del número de esclereidas/mm², no del grosor de la cutícula, porque la cutícula no presenta diferencias significativas entre especies. Las hojas de *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* presentaron una textura coriácea y se observaron 27.77 ± 12.41 esclereidas/mm², mientras que en las hojas de *T. sylvatica*, de textura ligeramente coriácea, se observaron 20.68 ± 10.90 esclereidas/mm², mostrando diferencias estadísticas significativas en la abundancia de esclereidas/mm². Es importante señalar que la abundancia de esclereidas en cada individuo es variable, no importando la localidad y la especie a la que pertenezca.

Weitzman *et al.* (2004) y Stevens *et al.* (2004) señalan que la presencia de un diente glandular “teoide” son característicos de Ternstroemiaceae y Theaceae, pero las glándulas son deciduas en la primera y permanentes en la segunda. No obstante, en este estudio no se

observó, en ninguna especie, la presencia de un diente, por no encontrar ninguna relación vascular con las proyecciones del margen foliar. Royer *et al.* (2005) y Ellis *et al.* (2009) señalan que los dientes son proyecciones del margen de la hoja y tienen alguna asociación con el sistema vascular. Por lo tanto, se describió como un margen serrado-glandular, de glándulas deciduas, cuyas marcas son frecuentes, en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* y poco frecuentes en *T. sylvatica*.

Anatomía de la lámina foliar

Dickison (2000) señala que las hojas de plantas que se desarrollan en bajas condiciones de luz (en teoría como las especies de *Ternstroemia*) presentan caracteres histológicos mesomórficos, v. gr. cutícula delgada, mesofilo con escaso parénquima en empalizada y abundantes espacios intercelulares en el parénquima esponjoso, descripción que coincide con las características observadas en las dos especies de *Ternstroemia* estudiadas, pertenecientes a bosques húmedos de montaña.

Se observó una cutícula muy delgada en ambas superficies, incluso poco visible por no lograrse teñir posiblemente por sus propiedades fisicoquímicas, al contrario de la cutícula gruesa descrita por Herat y Theobald (1977) para la superficie adaxial de *Ternstroemia emarginata* y *T. japonica*. Boeger y Wisniewski (2003) también describen una cutícula muy gruesa en ambas superficies de la hoja de *Ternstroemia brasiliensis*, algo que no ocurre con las dos especies de *Ternstroemia* del presente estudio. Por otra parte, el grosor de la cutícula no muestra diferencias significativas en *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*.

Los estomas observados para *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* son anomocíticos, tal y como reportan Keng (1962), Herat y Theobald (1977), Zhang y Zhuang (2004) y Weitzman *et al.* (2004) para otras especies del género y al nivel de las células epidérmicas ordinarias. Keng (1962), Herat y Theobald (1977) y Weitzman *et al.* (2004), señalan que los estomas de *Ternstroemia* spp. se encuentran confinados a una de las superficies, generalmente a la superficie abaxial; pero en el presente trabajo se observaron estomas en “ambas” superficies de la hoja (hoja anfiestomática), rodeados por cuatro a cinco células vecinas, tal y como reportaron Herat y Theobald (1977) para algunas especies

de *Ternstroemia*. Por otra parte, la altura de las células oclusivas difieren significativamente entre *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*. Se observó que el índice estomático *sensu* Salisbury (1927), es considerablemente significativo entre las dos especies, siendo de 5.68 ± 1.02 estomas/mm² en *T. sylvatica* y 10.76 ± 0.34 estomas/mm² en *T. lineata* ssp. *lineata*.

En el caso de la epidermis, Keng (1962) comenta que el tamaño y la forma de las células epidérmicas y la naturaleza de sus paredes anticlinales (rectas u onduladas) pueden ser de valor para la identificación de género y especies de la familia. En *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* se observó una epidermis simple, uniestratificada en ambas superficies, tal y como reportan Keng (1962), Herat y Theobald (1977), Boeger y Wisniewski (2003) y Zhang y Zhuang (2004) para otras especies del género. Tanto en vista superficial como transversal, se registraron diferencias entre las células epidérmicas de las dos especies de *Ternstroemia* estudiadas. En vista superficial, las células epidérmicas típicas de la epidermis adaxial y de la abaxial son de tamaño variable y de forma tetragonal en *T. sylvatica*, y tetragonal y poligonal, de lados irregulares, en *T. lineata* ssp. *lineata*. Además, tienen paredes anticlinales rectas o levemente curvadas, de extremos redondeados en ambos casos y de paredes engrosadas en *T. lineata* ssp. *lineata*. En sección transversal, las células típicas de *T. lineata* ssp. *lineata* son rectangulares, alargadas, de tamaño variable, con paredes anticlinales y periclinales, cóncavas y engrosadas, mientras que las células epidérmicas de la superficie abaxial son idénticas, pero de menor tamaño. En el caso de *T. sylvatica*, las células epidérmicas adaxiales son rectangulares alargadas de extremos redondos pero con paredes periclinales cóncavo-convexas, debido a un enorme depósito de celulosa más frecuente en su extremo adaxial, característica nunca antes descrita para alguna especie de planta con base en la información bibliográfica recopilada, y paredes anticlinales rectas y delgadas, y con células epidérmicas abaxiales idénticas a las de *T. lineata* ssp. *lineata*. Sin embargo, no se presentaron diferencias estadísticas significativas en las células epidérmicas, adaxiales y abaxiales, de ambas especies de *Ternstroemia* estudiadas.

Asimismo, en otros estudios de *Ternstroemia* spp. se reportan algunas similitudes y diferencias con respecto a las características descritas para la epidermis de *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*. Boeger y Wisniewski (2003), describen en *T. brasiliensis*, células epidérmicas adaxiales de mayor tamaño en comparación a las de la superficie abaxial, pero

de forma poligonal y de paredes engrosadas, las anticlinales onduladas y las periclinales convexas. Por otra parte, Herat y Theobald (1977) describen en *T. emarginata*, células adaxiales de forma cuadrada, de paredes rectas y anticlinalmente alargadas; mientras que para *T. japonica* reportan células epidérmicas pequeñas, de paredes rectas y periclinalmente alargadas.

El mesofilo bifacial, diferenciado en empalizada y esponjoso, en *Ternstroemia sylvatica* y en *T. lineata* ssp. *lineata*, también se reporta en otras especies del género, por Herat y Theobald (1977), Cao (2000) y Boeger y Wisniewski (2003). Weitzman *et al.* (2004) señala que en la familia, el tejido en empalizada consiste en un número variable de capas. Keng (1962) considera que el tamaño y forma del parénquima en empalizada, en sección transversal, es menos variable en el número de capas. Por su parte, Metcalfe y Chalk (1972) señalan que el número de capas de tejido en empalizada son de algún valor para la identificación de géneros y especies de la familia; mientras Herat y Theobald (1977) indican que el número de capas de empalizada podría ser usado para asegurar el límite de diferenciación entre géneros, reportando de una a cuatro capas en diferentes especies de *Ternstroemia*; Cao (2000) reporta un estrato de parénquima en empalizada en *T. aneura* y Boeger y Wisniewski (2003) dos estratos en *T. brasiliensis*. En las dos especies estudiadas, el parénquima en empalizada es cerrado y está constituido, generalmente, por un estrato en *T. sylvatica* y de uno a dos estratos en *T. lineata* ssp. *lineata*, cabe señalar que el número de estratos en *T. lineata* ssp. *lineata* es variable en cada individuo, no importando la localidad a la que pertenezca. En cambio, el parénquima esponjoso es muy abierto, por tener amplios espacios intercelulares y ocupar más de dos tercios del grosor de la lámina; tal y como describen Herat y Theobald (1977) para *T. emarginata* y *T. japonica*, reportando un número variable de capas, aun entre especies y con amplios espacios aéreos. *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* presentaron diferencias estadísticas significativas en varios caracteres de la lámina *v. gr.* grosor de la lámina, parénquima en empalizada y esponjoso.

En el mesofilo de *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* es común la abundancia de esclereidas idioblásticas muy ramificadas o astroesclereidas, de distintos tamaños, generalmente grandes y distribuidas de manera irregular entre las células del parénquima en empalizada y esponjoso. Nuestras observaciones coinciden con lo reportado para la familia y subfamilia, por varias compilaciones (Keng, 1962; Metcalfe y Chalk,

1972; Weitzman *et al.*, 2004; Stevens, 2018), donde señalan que la familia Ternstroemiaceae se caracteriza por la presencia de idioblastos esclerificados en el mesofilo; además de que las esclereidas son muy ramificadas (astroesclereidas) *sensu* Stevens (2018). Se observó que las esclereidas están concentradas hacia el margen, esto no coincide con lo reportado por Stevens (2018), donde señala, que en el caso de la subfamilia Ternstroemieae, las esclereidas pueden estar densamente agrupadas alrededor de las venas o esparcidas uniformemente en toda la hoja

Herat y Theobald (1977) observaron, al igual que en las dos *Ternstroemia* estudiadas, que el tamaño de las esclereidas varía dentro de la misma hoja, en distintas especies de la familia; *sensu* Keng (1962) las esclereidas, formadas durante el desarrollo temprano de la hoja son pequeñas, al contrario de las que se forman después; también señala que las esclereidas son de valor para la delimitación de los taxa a nivel genérico.

También en varios estudios, donde se analizan algunas especies del género *Ternstroemia* de manera particular, se comparten ciertas similitudes con *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, v. gr. Rao (1951a; 1951b), describen esclereidas muy grandes y ramificadas en el mesofilo, entre las células del tejido de empalizada y esponjoso de *T. japonica* y *T. stellate*; Herat y Theobald (1977) observan esclereidas muy ramificadas, de distintos tamaños y con terminaciones puntiagudas en *T. emarginata* y *T. japonica*. Cao (2000) reporta como carácter diagnóstico, la presencia notable de esclereidas en *T. aneura*. Boequer y Wisniewski (2003), describen esclereidas grandes y ramificadas que se encuentran en el mesofilo. Nuestras observaciones concuerdan con lo postulado por De Roon (1967), debido a que se observaron esclereidas muy ramificadas (astroesclereidas) y con terminaciones puntiagudas, semejantes a las descritas para la familia Marcgraviaceae.

Azcárraga-Rosette (2010), señala que es usual que la epidermis adaxial o las capas internas a la hoja (mesofilo), contengan pigmentos que contribuyan a captar la luz. En *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* se observó la presencia de taninos, ocluyendo de manera significativa el lumen de las células del parénquima en empalizada y esponjoso y con menos frecuencia las de la epidermis adaxial y abaxial. Con relación a su función, los taninos se consideran como sustancias que protegen al protoplasto contra la desecación, la putrefacción y protección contra depredadores; así como una reserva relacionada con el metabolismo del almidón, en la formación y transporte de azúcares,

como antioxidante y como coloides protectores, que mantienen la homogeneidad del citoplasma, *sensu* Bonfil-Campos (2010). La presencia de taninos ha sido reportada por Metcalfe y Chalk (1972), Herat y Theobald (1977), Stevens (2018) y Boeguer y Wisniewski (2003) en *Ternstroemia* spp.

Metcalfe y Chalk (1972) reportan células de corcho, con taninos, en la superficie abaxial en *Ternstroemia* y otros tres géneros más de Ternstroemiaceae. En ambas especies se observaron células suberíficas o de corcho, en vista transversal, correspondientes al margen serrado de glándulas deciduas, cuyas marcas son frecuentes en *T. lineata* ssp. *lineata* y poco frecuentes en *T. sylvatica*.

Se encontraron idioblastos con mucílago entre las células del mesofilo de ambas especies; la presencia de mucílago en la familia ha sido reportado por Keng (1962), solo en las epidermis, además de Metcalfe y Chalk (1972), Herat y Theobald (1977), Weitzmann *et al.* (2004) y Stevens (2018). No se observó la presencia de cristales solitarios y/o agrupados en el mesofilo, descritos por otros trabajos *v.gr.* Metcalfe y Chalk (1972) y Welle (1976), para algunas especies del género y familia, a pesar de utilizar la técnica de polarización.

El tejido vascular de *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* coincide con lo observado por Metcalfe y Chalk (1972) y Herat y Theobald (1977) en algunas especies de *Ternstroemia*, pero los haces vasculares son colaterales cerrados, cilíndricos y de distintos tamaños, y con floema y xilema escaso, orientado, este último, hacia la cara adaxial, y rodeados completamente por fibras perivasculares lignificadas y de lumen cerrado. Cabe señalar que en ambas especies, la presencia de estas fibras perivasculares y las astroesclereidas dificultarán la disección de las hojas y muy posiblemente influyen en la textura de la hoja.

Pocos son los estudios sobre la vena media de *Ternstroemia* spp., siendo el presente trabajo el primer estudio detallado del tejido dérmico, fundamental y vascular de esta región de la lámina. Herat y Theobald (1977), reportan que, en la vena media de *T. emarginata* y *T. japonica*, los haces vasculares son colaterales y el haz tiene una vaina de esclerénquima. Sin embargo, señalan que, la forma de los haces vasculares varía dentro del género, pero son bastante consistentes dentro de las especies debido a que encontraron que en *T. emarginata* el haz vascular tienen forma de U, mientras que en *T. japonica* presentan una forma de U hundida. En *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, el tejido vascular de la

vena media está representado por un prominente haz vascular colateral cerrado, en forma de arco, en ambas especies, con el xilema externo hacia la superficie adaxial, y al igual que en *T. emarginata* y *T. japonica*, rodeado por fibras perivasculares. Adicionalmente, Herat y Theobald (1977), observaron que los vasos del xilema, de todas las especies, están interrumpidos con radios cuyas células contienen taninos. Además, registraron células parenquimáticas taníferas dispersas en el tejido del floema de algunas especies. En cambio, en *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* no se observó la presencia de taninos en el xilema, solo se observó que el xilema está compuesto por vasos de diferente amplitud entre hileras radiales de fibras y posiblemente algunos radios. En el floema, de igual manera, no se observó la presencia de taninos, solo se reconocieron elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima sin taninos. A nivel de la vena media se observaron diferencias significativas en la altura de las células epidérmicas abaxiales.

Anatomía del pecíolo

Existen pocos estudios sobre el pecíolo de *Ternstroemia* spp., el presente trabajo es el primer estudio detallado del tejido dérmico, fundamental y vascular de esta región de la hoja. Herat y Theobald (1977), reportan para *T. emarginata* y *T. japonica* una cutícula relativamente gruesa y de células epidérmicas pequeñas en comparación a las de su lámina foliar. En el caso de *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, la cutícula y la epidermis es similar y con el mismo arreglo que en la vena media para cada especie.

Esau (1985) señala que el tejido de sostén del pecíolo es colénquima o esclerénquima, pudiendo también disponerse de manera similar a la del tallo. Herat y Theobald (1977) indican que el tejido fundamental que conforma el córtex del pecíolo de *Ternstroemia* es el parénquima. En cambio en *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, el córtex está constituido por colénquima angular a lagunar en *T. sylvatica* y colénquima angular en *T. lineata* ssp. *lineata*. También el córtex presentó amplios espacios intercelulares, células mucilaginosas y astrosclereidas, reportadas por Rao (1951a) en el pecíolo de *Ternstroemia*, al igual que en el mesofilo de la lámina de cada especie. No se registró la presencia de cristales solitarios y/o agrupados en el pecíolo descritos por Metcalfe y Chalk (1972) para algunas especies de la familia, a pesar de utilizar la técnica de polarización.

Howard (1979) indicó que la anatomía del pecíolo puede ser de utilidad como carácter taxonómico. En el presente trabajo se encontraron diferencias significativas entre ambas especies y a distinto nivel del pecíolo. Se observó que, dependiendo de la sección, extremo distal, región media y extremo proximal, el pecíolo muestra cierta variación en el sistema vascular. Metcalfe y Chalk (1972) comentaron algo al respecto, al señalar que “en sección transversal, el pecíolo de varios géneros de la familia Ternstroemiaceae es caracterizado por un haz vascular, pero en algunos casos, pequeños haces laterales están presentes”. Esta interpretación posiblemente se debió a la región del corte. Con base en nuestro estudio, en *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, se observó que entre más cerca a la lámina foliar (extremo proximal) el pecíolo está ligeramente alado y se aprecian tres haces vasculares. Hay un prominente haz vascular, con el mismo arreglo de la vena media, rodeado por fibras perivasculares y dos haces laterales cilíndricos. Este arreglo también se registró en la región media del pecíolo y entre más lejos de la base de la lámina (extremo distal) se observó solo un haz vascular.

Los trabajos de Keng (1962), Metcalfe y Chalk (1972) y Weitzmann *et al.* (2004), coinciden con lo observado al señalar que el pecíolo de las ternstroemiáceas, en el extremo distal, exhibe un haz vascular en forma de arco, U o V; y rodeado por fibras *sensu* Beauvisage (1920) y Metcalfe y Chalk (1972). Weitzmann *et al.* (2004) señalan que los haces laterales de la hoja divergen desde el fin de la traza y hay desde uno a cinco haces laterales en el pecíolo de Ternstroemiaceae. Asimismo, Herat y Theobald (1977) señalan que en *Ternstroemia emarginata* y *T. japonica* las características de la lámina y pecíolo de la hoja fueron similares, reportando un haz vascular colateral cerrado que tiene forma de U y rodeado por fibras perivasculares. Se encontraron diferencias significativas en el área del pecíolo, con una media y desviación estándar respectiva, de $7.35 \pm 0.88 \text{ mm}^2$ en *T. sylvatica* y $8.21 \pm 0.13 \text{ mm}^2$ para *T. lineata*.

Micromorfología de la superficie foliar

El presente estudio, es el primer trabajo sobre la micromorfología de una estructura de alguna especie del género *Ternstroemia* y de la familia Ternstroemiaceae. Por medio de la microscopía electrónica de barrido (MEB) se encontraron en *T. sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* caracteres que a través de la microscopía convencional no se pudieron observar.

Koch *et al.* (2009), señalan que, desde la introducción de la MEB a la botánica, se han descrito una gran diversidad de microestructuras de las plantas, siendo algunas características para un grupo especial de plantas y son rasgos útiles a diferentes niveles jerárquicos de la clasificación.

En la lámina foliar de *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, se observaron estomas anomocíticos con un claro patrón de dimorfismo estomático pero en la misma lámina foliar. Este carácter no aparece descrito en ningún trabajo, ni en compilaciones actualizadas *v. gr.* Stevens (2018) de Missouri Botanical Garden, para alguna especie, género y/o familia. También, los estomas presentan estrías arregladas en sentido radial de las células guarda y a manera de bandas extendidas en los de mayor tamaño, siendo más pronunciadas en *T. lineata* ssp. *lineata*, muy parecidas a las descritas por Wilkinson (1979) para *Nyssa sylvatica* (Nyssaceae).

Para Wilkinson (1979), la ornamentación cuticular es un carácter diagnóstico de especies y géneros. Con la MEB se logró observar en *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, una cutícula con un patrón reticulado, estriado, de estrías delgadas y valles abiertos. En el caso del pecíolo, una cutícula con un patrón reticulado de estrías gruesas y valles muy cerrados. Arreglo que no es posible visualizar en los cortes transversales con la microscopía fotónica.

La cera epicuticular es importante para la funcionalidad y estructuración de la cutícula (Koch *et al.*, 2009). Para los taxónomos, la morfología de la cera es particularmente utilizada como un carácter diagnóstico adicional *sensu* Wilkinson (1979). La cera epicuticular *sensu* la terminología de Barthlott *et al.* (1997), sigue un patrón de depósito a manera de escamas en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* y a manera de gránulos en *T. sylvatica*, distribuida de manera uniforme y escasa en la superficie abaxial de la lámina de ambas especies.

En el margen de la hoja se observaron a detalle las marcas de las glándulas deciduas, registradas en la arquitectura foliar y cortes transversales de la lámina foliar, en forma de domo y con una gran depresión en el centro, distintas al resto del margen de la lámina en ambas especies. En el caso del pecíolo, se encontraron por primera vez, protuberancias diferentes con respecto a las del margen de la lámina, observándose solo en *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*, no vistas mediante los cortes transversales de pecíolo.

CONCLUSIONES

La arquitectura foliar y el estudio anatómico realizado sobre la hoja de *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata*, tanto de manera cualitativa y cuantitativa, revelan ciertas semejanzas y diferencias entre ellas y con otras especies de *Ternstroemia*, que pueden contribuir en la separación de especies o género, a pesar de los pocos trabajos de anatomía y arquitectura foliar de *Ternstroemia* en el mundo. La micromorfología de la hoja de *Ternstroemia* sp. es descrita por primera vez y puede contribuir en la resolución de problemas de índole taxonómico. Se documentaron nuevos caracteres y se detallan varias características con base en la terminología utilizada actualmente.

Se reporta por primera vez la presencia de un margen serrado de glándulas deciduas, patrón de dimorfismo estomático en la misma lámina, células epidérmicas adaxiales con paredes periclinales cóncavo-convexas, debido a un enorme depósito de celulosa; las cuales son un carácter nunca antes descrito para alguna especie de planta con base en la información bibliográfica recopilada.

La anatomía foliar de las especies estudiadas presenta algunos rasgos típicos de plantas de ambientes húmedos v. gr. cutícula delgada, mesofilo con escaso parénquima en empalizada y abundantes espacios intercelulares en el parénquima esponjoso, y pigmentos que contribuyen a captar la luz y ser de protección como los taninos.

El presente trabajo recupera algunas características registradas para el género *Ternstroemia* v. gr. el patrón de venación broquidódromo festonado, presencia de taninos en el mesofilo, esclereidas muy ramificadas (astroesclereidas), estoma anomocítico, haz vascular colateral cerrado rodeado por fibras perivasculares, células suberíficas o de corcho (correspondientes al margen serrado de glándulas deciduas), entre otras.

Los caracteres diacríticos, que permiten distinguir a *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata* y *T. sylvatica* (**Anexo 3**) son: la morfología de la hoja, el número de esclereidas/mm², número de estomas/mm², altura de células oclusivas, tipo de células epidérmicas a nivel de lámina y vena media, grosor de la lámina y del parénquima en empalizada y esponjoso, frecuencia en las marcas correspondientes al margen serrado de

las glándulas deciduas, tipo de colénquima del córtex del pecíolo, área del pecíolo, presencia de protuberancias peciolares, diferentes con respecto a las del margen de la lámina, y patrón de depósito de cera epicuticular.

Se rechazan varias conclusiones para el género, debido a que se encontraron estomas en “ambas” superficies de la hoja (anfiestomática), no se observó la presencia de cristales en el mesofilo, ni la presencia de taninos en el xilema, ni mucílago en la epidermis. Se concluye que la textura de la hoja depende del número de esclereidas/mm² y de las abundantes fibras perivasculares, que dificultaban la disección de las hojas, no del grosor de la cutícula como se creía, porque la cutícula es muy delgada y no presenta diferencias significativas entre especies. Además no se observó, en ninguna especie, la presencia de un diente, por no encontrar ninguna relación vascular con las proyecciones del margen foliar, describiendo un margen serrado glandular de glándulas deciduas. Se pudo observar que entre más cerca a la lámina foliar, el pecíolo está ligeramente alado y se observan tres haces vasculares rodeados por fibras perivasculares y entre más lejos de la base de la lámina se observa, solo, un prominente haz vascular.

A pesar de que las localidades de *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* ssp. *lineata* corresponden a bosques templados húmedos de montaña, el género es sumamente heterogéneo, por ejemplo, la morfología de la hoja varía entre individuos de la misma población no importando la localidad donde se encuentre, lo mismo ocurre con el número de estratos de parénquima en empalizada, número de esclereidas/mm² y número de estomas/mm².

El presente trabajo es pionero en el estudio de la anatomía, arquitectura foliar y micromorfología de Ternstroemiaceae en México, logrando contribuir con información básica sobre *Ternstroemia* mexicanas y apoyar, de alguna manera, con datos que pueden ser empleados con fines taxonómicos o de identidad, para dos especies de *Ternstroemia* sp. que están incluidas en la “Red List of Mexican cloud forest trees” y Regiones Terrestres Prioritarias para la Conservación (RPT), de la CONABIO.

LITERATURA CITADA

Aguilar, A., Camacho, J., S. Chino, P. Jacquez y M. López. 1994. *Herbario Medicinal del Instituto Mexicano del Seguro Social. IMSS*, México, D.F. 253 p.

- Aguilar-Rodríguez, S., L. Abundiz-Bonilla y J. Barajas-Morales. 2001. Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. *An. Inst. Biol.* 72(2): 187-193.
- Aguilar-Rodríguez, S. y J. Barajas-Morales. 2005. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. *Bol. Soc.Bot. Méx.* 77: 51-58.
- Aguilar-Rodríguez, S. y J.B. Castro-Plata. 2006. Anatomía de la madera de doce especies del bosque mesófilo de montaña del Estado de México. *Madera y Bosques* 12(1):95-115.
- Alcántara-Ayala, O. En proceso. *Variación geográfica y límite de especies en Ternstroemia lineata DC. y Ternstroemia tepezapote Schltld. et Cham. (Ternstroemiaceae)*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Alcántara-Ayala, O., I. Luna-Vega, y A. Velázquez. 2002. Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera. *Pl. Ecol.* 161: 167-174.
- Anderberg, A.A., C. Rydin y M. Kallersjo. 2002. Phylogenetic relationships in the order Ericales s.l.: analyses of molecular data from five genes from the plastid and mitochondrial genomes. *Am. J. Bot.* 89: 677-687.
- Azcárraga-Rossette, M. 2010. Hoja. En: Azcárraga, M., P. Jacquez, A. Bonfil y E. Sandoval. (eds.) *Atlas de anatomía vegetal*. Facultad de Estudios Superiores Cuatitlán, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 177-201.
- Baretta-Kuipers, T. 1976. Comparative wood anatomy of Bonnetiaceae, Theaceae and Guttiferae. *Leiden Bot. Ser.* 3: 76-101.
- Barthlott, W., C. Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen y H. Wilhelmi. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc.* 126: 237-260.
- Bartholomew, B. y R. McVaugh. 1997. Identification and typification of *Ternstroemia lineata* de Candolle (Theaceae). *Novon* 7:14-16.
- Beauvisage, L. 1920. *Contribution a l'Étude Anatomique de la Famille des Ternstroemiaceées*. E. Arrault, Tours, France. 470 p.

- Boeger, M.R. y C. Wisniewski. 2003. Comparação da morfologia foliar de especies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Rev. Brasil. Bot.* 26(1): 61-72.
- Bonfil-Campos, A, M. 2010. Célula vegetal. En: Azcárraga, M., P. Jacquez, A. Bonfil y E. Sandoval. (eds.) *Atlas de anatomía vegetal*. Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 9-13
- Bozukov, V. y E. Palamarev. 1995. On the Tertiary history of the Theaceae in Bulgaria. *Fl. Medit.* 5: 177-190.
- Bruijnzeel, L.A., F.N. Scatena y L.S. Hamilton. 2010. *Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Can. J. Bot.* 78 (10): 1245-1253.
- Carlquist, S. 1984. Wood anatomy and relationships of Pentaphylacaceae: significance of vessel feature. *Phytomorphology* 34: 84-90.
- Carranza, E. 1999. *Theaceae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Instituto de Ecología A. C. Fascículo 73. Pátzcuaro, Michoacán. 16 p.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. CONABIO-Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Sierra Madre. México.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias*. Escala 1: 1, 000,000 México.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Curtis, J. 1986. *Microtecnia vegetal*. Trillas, México, D.F.
- De Roon, A. C. 1967. Foliar sclereids in the Marcgraviaceae. *Acta Bot. Neerl.* 15: 585-623.
- De Vogel, E.F. 1980. *Seedling of dicotyledons: structure, development, types*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC), Wageningen, Netherlands. 465 p.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Academic Press. A Harcourt Science and Technology Company. San Diego, California. 779 p.

- Dilcher, D. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev. (Lancaster)* 40: 1-157.
- Dilcher, D. y T.A. Lott. 2005. A middle Eocene fossil plant assemblage (Powers Clay Pit) from western Tennessee. *Bull. Florida Museum Nat. Hist.* 45(1): 1-43.
- Ellis, B., D. Daly, L. Hickey, K. Johnson, J. Mitchell, P. Wilf y S. Wings. 2009. *Manual of leaf architecture*. The New York Botanical Garden Press y Cornell University Press. Ithaca, New York. 190 p.
- Fahn, A. 1985. *Anatomía vegetal*. Ed. Pirámide. Madrid, España. 643 pp.
- González-Espinosa, M., J.Meave, F. Lorea-Hernández, G. Ibarra-Manríquez y A. Newton. 2011. *The red list of Mexican cloud forest trees*. FFI-BGCI-Global Trees Campaign-IUCN, Cambridge, U.K. 149 p.
- Hagerup, O. 1953. The morphology and systematic of the leaves in Ericales. *Phytomorphology* 3: 459-464.
- Herat, T.R. y W.L. Theobald. 1977. Comparative studies of vegetative anatomy in the Theaceae of Sri Lanka. *Bot. J. Linn. Soc.* 75: 375-386.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.). *Anatomy of the dicotyledons, systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*, 2nd. ed. Vol. I. pp. 25-39. Clarendon Press. Oxford.
- Hickey, L.J. y J.A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.
- Hitzemann, C.E.F. 1886. *Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Ternstroemiaceen, Dilleniaceen, Dipterocarpaceen und Chlaenaceen*. Doctoral dissertation. Universitat Kiel.
- Howard, R.A. 1979. The petiole. In: C.R. Metcalfe y L. Chalk. (eds.). *Anatomy of the dicotyledons, systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*, 2da ed. Vol. I. pp. 88-96. Clarendon, Oxford.
- Hwang, S.K. 1962. *The anatomy of some important Taiwan woods*. Master of Forestry Thesis. University British Columbia. 82 p.

- IUCN. 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2017-2. <www.iucnredlist.org>. Consulta: 30 de agosto de 2018
- Jansen, S., T. Watanabe, P. Caris, G. Geuten, F. Lens, N. Pyck y E. Smets. 2004. The distribution and phylogeny of aluminium accumulating plants in the Ericales. *Plant Biol.* 6: 498-505.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York. 253 p.
- Judd, W.S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg, P.F. Stevens y M.J. Donoghue. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA. 576p.
- Keng, H. 1962. Comparative morphological studies in Theaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 33: 269-384.
- Kim, S.S. y J.H. Lee. 1993. A systematic study of the Theaceae, 6 species en Korea. *Jour. Korean For. Soc.* 82(4): 431-440.
- Kobuski, C.E. 1942. Studies in the Theaceae, XIII. Notes on the Mexican and Central American species of *Ternstroemia*. *Journ. Arnold Arb.* 23: 464-478.
- Koch, K., B. Bushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Prog. Mat. Sci.* 54: 137-178.
- Kvacek, Z. y H. Walther. 1984. Nachweis tertiärer *Theaceen* Mitteleuropas nach blatt - epidermalen Untersuchungen. I. Epidermal Merkmalskomplexe rezenter Theaceae. *Fed. Rep. Berlin* 95(4): 209-227.
- Lens, F., J. Schonenberger, P. Baas, S. Jansen y E. Smets. 2007. The role of wood anatomy in phylogeny reconstruction of Ericales. *Cladistics* 23: 229-254.
- León, W. y N. Espinosa. 1999. Parénquima radial, disyuntivo y filogenia. *Rev. Forest. Venez.* 43 (2):137-146.
- Liang, D. y P. Baas. 1991. The wood anatomy of Theaceae. *IAWA Bull.* 12(3): 333-353.
- Luna-Vega, I. 1997. *Relaciones filogenéticas de los géneros de la familia Theaceae*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 97 p.
- Luna-Vega, I. y J. Villaseñor. 1996. Géneros de Theaceae: aspectos taxonómicos y nomenclaturales. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 59: 81-96.

- Luna-Vega, I. y H. Ochoterena. 2004. Phylogenetic relationships of the genera of Theaceae based on morphology. *Cladistics* 20(3): 223-270.
- Luna-Vega, I. y O. Alcántara-Ayala. 2002. Theaceae. En: Diego-Perez, N. y R. M. Fonseca (eds.). *Flora de Guerrero*. Las Prensas de Ciencias. Número 12. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 1-24. México.
- Luna-Vega, I. y O. Alcántara-Ayala. 2008. Theaceae (Dicotiledóneas). En: Ocegueda, S. y J. Llorente-Bousquets (coords.), Catálogo taxonómico de especies de México. En: *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. México, D.F. CD 1.
- Luna-Vega, I. y R. Contreras-Medina. 2000. Distribution of the genera of Theaceae (Angiospermae: Theales): A panbiogeographic analysis. *Biogeographica* 76: 79-88.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala y R. Contreras-Medina. 2004. Patterns of diversity, endemism and conservation: an example with Mexican species of Ternstroemiaceae Mirb. ex DC. (Tricolpates: Ericales). *Biodiversity Conserv.* 13(14): 2723-2739.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, R. Contreras-Medina y C. Ríos-Muñoz. 2012. Ecological niche modeling on the effect of climatic change and conservation of *Ternstroemia lineata* DC. (Ternstroemiaceae) in Mesoamérica. *Botany* 90: 637-650.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, R. Contreras-Medina y A. Ponce. 2006. Biogeography, current knowledge and conservation of threatened vascular plants characteristics of Mexican temperate forests. *Biodiversity Conserv.* 15(12): 3773-3799.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, J. Morrone y D. Espinosa. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Divers. Distrib.* 6: 137-143.
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y H. Ochotorena. 2007. Leaf architecture of *Hamelieae* (Rubiaceae). *Feddes Repert.* 118: 286-310.
- Matsumoto, H., E. Hirasawa, S. Morimura y E. Takahashi. 1976. Localization of absorbed aluminium in tea leaves. *Plant Cell Physiol.* 17: 627-631.
- Media Cybernetics. 2006. Image-Pro Plus. Version 6.1.0.346 from Windows 2000/ XP Professional. Silver Spring, Maryland.
- Metcalf, C.R. y L. Chalk. 1972. 50. Theaceae y 57. Pentaphragaceae. In: *Anatomy of the dicotyledons. Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on*

- economic uses*. 2da. Vol. II. pp. 181-191 y 206-207. Clarendon, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Metcalf, C.R. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*. Vol. I. Clarendon, Oxford. 294 p.
- Müller, K. 1882. *Vergleichende untersucheng der anatomischen verhaltinisse der clusiaceen, hypericaceen, dipterocarpaceen und ternstroemiaceen*. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 41 p.
- Núñez, J.C. 1987. *Las plantas medicinales y su uso tradicional en la Cuenca del Río Balsas: Estados de Michoacán y Guerrero*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 231 p.
- Osawa, H., S. Ikeda y T. Tange. 2013. The rapid accumulation of aluminum is ubiquitous in both the evergreen and deciduous leaves of Theaceae and Ternstroemiaceae plants over a wide pH range in acidic soils. *Plant Soil* 363: 49-59.
- Pekelharing, N.R. 1908. *Systematisch-anatomische Untersuchungen des Baues der Blattspreite in der Familie der Theaceae*. Thesis. M. de Waal. Groningen. 116 p.
- Prince, L.M. y C.R. Parks. 2001. Phylogenetic relationships of Theaceae inferred from chloroplast DNA data. *Am. J. Bot.* 88: 2309-2320.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.5.1. R Foundation for Statistical Computing <<https://www.r-project.org>>.
- Rao, A.N. 1974. Heteroblastic condition and two types of sclereids in *Adinandra dumosa* Jack. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad. Part. B Biol. Sci.* 40(1): 30-37.
- Rao, T.A. 1951a. Studies on foliar sclereids in dicotyledons. IV. Structure and development of sclereids in the leaf of *Ternstroemia japonica* L. *L. Proc. Nat. Inst. Sci. India* 18(3): 233-239.

- Rao, T.A. 1951b. Studies of foliar sclereids. A preliminary survey. *J. Indian Bot. Soc.* 30: 28-39.
- Record, S.J. 1942. American woods of the family Theaceae. *Trop. Woods* 70: 23-33.
- 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. *Am. J. Bot.* 92(7): 1141–1151.
- Ruzin, S. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, New York, USA. 322 p.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, 432 p.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.* 35:25-44.
- Rzedowski, G.C. y J. Rzedowski. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2a. ed. Instituto de Ecología A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento Uso de la Biodiversidad. Patzcuaro, Michoacán. 1406 p.
- Salisbury, E.J. 1927. On the causes and ecological significance stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Phil. Trans. R. Soc.* 216B: 1-65.
- Savolainen, V., M.F. Fay, D.C. Albach, A. Backlund, M. Vanderbank, K.M. Cameron, S.A. Johnson y *et al.* 2000b. Phylogeny of the eudicots: A nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. *Kew Bull.* 55: 257-309.
- Schofield, E.K. 1968. Petiole anatomy of the Guttiferae and related families. *Mem. New York Bot. Gard.* 18: 1-55.
- Schönenberger, J., A.A. Anderberg y K.J. Sytsma. 2005. Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *Inter. J. Plant Sci.* 166: 265-288.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial, México, D.F.
- Soh, W.Y. y B.Y. Sun. 1986. Systematic studies on some Korean woody plants—a comparative wood anatomy of Theaceae. *Korean J. Bot.* 29: 317-328.

- Soltis, D.E., P.S. Soltis, M.W. Chase, M.E. Mort, T.D. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W.H. Hahn, S.B. Hoot, M.F. Fay, M. Axtell, 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. *Bot. J. Linn. Soc.* 133(4): 381-461.
- Stevens, P.F. 2018. *Angiosperm Phylogeny Website*, 2001-2018. Versión 14, Julio 2017. <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Consulta: 31 de diciembre de 2018.
- Stevens, P.F., S. Dressler y A.L. Weitzman. 2004. Theaceae. In: Kubitzki. (ed). *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants, dicotyledons, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*. Pp. 463-471. Berlin, Springer-Verlag.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York. 643 p.
- Tsou, C.H. 1995. Embryology of Theaceae-anther and ovule development of *Adinandra*, *Cleyera* and *Eurya*. *J. Pl. Res.* 108: 77-86.
- Weitzman, A.L. 1987. *Systematics of Freziera Willd. (Theaceae)*. Doctor of Philosophy Dissertation, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 323 p.
- Weitzman, A.L. 1987b. Taxonomic studies in *Freziera* (Theaceae), with notes on reproductive biology. *J. Arnold Arbor.* 68: 323-334.
- Weitzman, A.L., S. Dressler y P.F. Stevens. 2004. Ternstroemiaceae. In: K. Kubitzki (ed.). *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants, Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*. Pp. 450-460. Springer, Berlin.
- Welle, B.J.H. 1976. Silica grains in woody plants of the Neotropics, specially Surinam. In: Baas, P., A.J. Bolton y D.M. Catling (eds.). *Wood structure in biological and technological research*. pp. 107-142. Leiden Botanical Series 3. Leiden University Press, Leiden, The Netherlands.
- Wilkinson, P.H. 1979. The plant surface (mainly leaf). En: Metcalfe, C. R. y L. Chalk. (eds). *Anatomy of the dicotyledons*. 2da. ed. Vol. I. pp. 97-165. Oxford Clarendon Press. Nueva York.
- Zhang, H. y X. Zhuang. 2004. Study on leaf epidermis of some plants of Theaceae. *J. South China Agri. Univ.* 25(3): 87-93.

ANEXOS

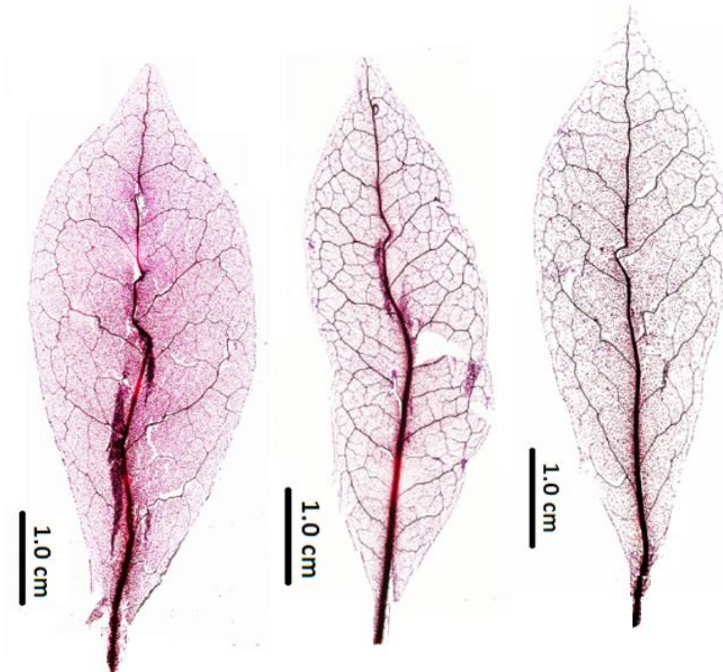
Anexo 1. Hojas aclaradas de ejemplares de *Ternstroemia sylvatica* y *T.lineata* ssp.*lineata* por localidad.

Ternstroemia sylvatica

Gómez Farías, TAMAULIPAS



Zacualtipán, HIDALGO

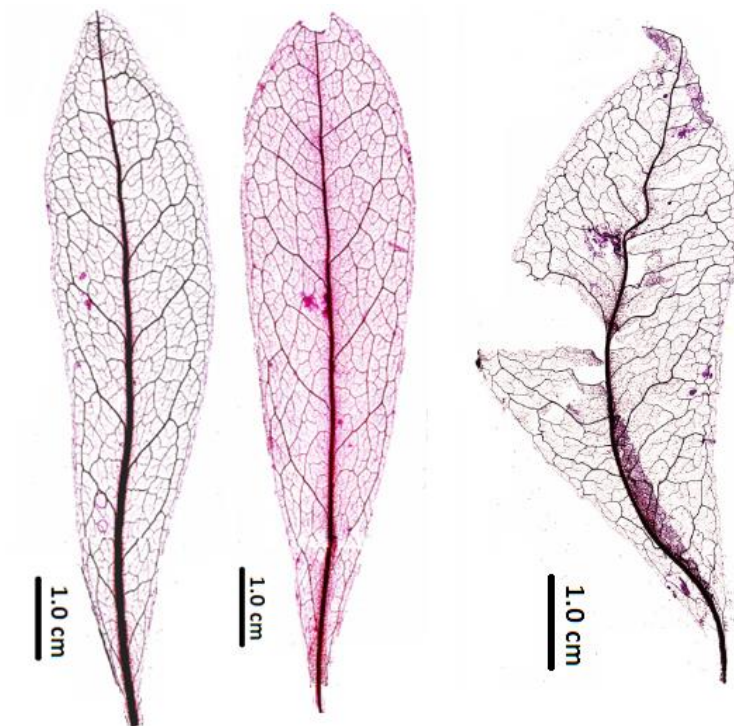


Capulálpam, OAXACA



Ternstroemia lineata ssp. *lineata*

La Concordia, SINALOA



Ocuilan, ESTADO DE MÉXICO



Tuxtla Gutiérrez, CHIAPAS



Anexo 2. Valores de la media de caracteres de la lámina de *Ternstroemia sylvatica* y *T. lineata* spp. *lineata*, y diferencias mediante la prueba de *t de Student**

Carácter	<i>T. sylvatica</i>	<i>T. lineata</i> spp. <i>lineata</i>
Grosor de la cutícula (µm)	1.75 ± 0.33 ^a	1.89 ± 0.41 ^a
Altura célula epidérmica adaxial (µm)	18.33 ± 3.02 ^a	18.20 ± 1.43 ^a
Altura célula epidérmica abaxial (µm)	12.49 ± 1.79 ^a	10.04 ± 1.89 ^a
Grosor de la lámina (µm)	233.86 ± 40.73 ^a	281.80 ± 73.58 ^b
Grosor del parénquima en empalizada (µm)	40.04 ± 2.92 ^a	57.81 ± 7.25 ^b
Grosor del parénquima esponjoso (µm)	193.82 ± 37.77 ^a	223.99 ± 66.33 ^b
Altura de células oclusivas (µm)	18.58 ± 3.11 ^a	20.71 ± 2.41 ^b
Altura de la célula epidérmica abaxial de la vena media (µm)	16.21 ± 2.48 ^a	20.37 ± 3.98 ^b
Número de estomas/mm ² (abaxial)	5.68 ± 1.02 ^a	10.76 ± 0.34 ^b
Número de esclereidas/mm ²	20.68 ± 10.90 ^a	27.77 ± 12.41 ^b
Área del pecíolo (mm ²)	7.35 ± 0.88 ^a	8.21 ± 0.13 ^b

*Letras diferentes en superíndice indican diferencias significativas (*t de Student*, $p < 0.05$) por fila.

Anexo 3. Cuadro comparativo de caracteres diacríticos que permiten distinguir a *Ternstroemia sylvatica* y *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*

Caracteres diacríticos	Especie o subespecie	
	<i>Ternstroemia sylvatica</i>	<i>Ternstroemia lineata</i> ssp. <i>lineata</i>
Morfología de la hoja	Textura ligeramente coriácea, de forma angosto-elíptica a obovada; ápice ligeramente acuminado a recto y terminación no retusa aparentemente; margen entero.	Textura coriácea, de forma oblanceolada a obovada; ápice de recto a redondo y terminación retusa; margen diminutamente serrado.
Número de esclereidas/mm²	20.68 ± 10.90	27.77 ± 12.41
Número de estomas/mm² (abaxial)	5.68 ± 1.02	10.76 ± 0.34
Altura de células oclusivas (µm)	18.58 ± 3.11	20.71 ± 2.41
Tipo de células epidérmicas a nivel de lámina (vista superficial)	Forma tetragonal; paredes anticlinales rectas o levemente curvadas, de extremos redondeados.	Forma tetragonal y poligonal, de lados irregulares; paredes anticlinales rectas o ligeramente curvadas, de extremos redondeados y de paredes engrosadas.
Tipo de células epidérmicas a nivel de lámina (sección transversal)	Células epidérmicas adaxiales rectangulares, alargadas, de extremos redondos con paredes periclinales cóncavo-convexas, debido a un enorme depósito de celulosa más frecuente en su extremo adaxial, y paredes anticlinales rectas y delgadas. Células epidérmicas abaxiales idénticas a las de <i>T. lineata</i> spp. <i>lineata</i> .	Células adaxiales rectangulares, alargadas, con paredes anticlinales y periclinales cóncavas y engrosadas. Células epidérmicas de la superficie abaxial idénticas, pero de menor tamaño.

Tipo de células epidérmicas a nivel de vena media	Las células adaxiales son semejantes a las de la lámina, pero en la superficie abaxial, las células típicas son rectangulares y convexas, debido a un depósito de celulosa en su pared periclinal externa, pero no la interna o las anticlinales.	Las células adaxiales son semejantes a las de la lámina, pero en la superficie abaxial, las células típicas son casi cuadradas y convexas, debido a un depósito de celulosa en su pared periclinal externa.
Grosor de la lámina (µm)	233.86 ± 40.73	281.80 ± 73.58
Grosor del parénquima empalizada (µm)	40.04 ± 2.92	57.81 ± 7.25
Grosor del parénquima esponjoso (µm)	193.82 ± 37.77	223.99 ± 66.33
Frecuencia en las marcas correspondientes al margen serrado de las glándulas deciduas	Poco frecuentes	Muy frecuentes
Tipo de colénquima del córtex del pecíolo	Uno a tres estratos continuos de colénquima angular a lagunar de células delgadas y alargadas	Tres a cinco estratos de colénquima angular de células isodiamétricas
Tipo de células epidérmicas del pecíolo	Con el mismo tipo de células que tiene la vena media en su superficie abaxial	Con el mismo tipo de células que tiene la vena media en su superficie abaxial
Área del pecíolo (mm²)	7.35 ± 0.88	8.21 ± 0.13
Protuberancias peciolares	Ausentes	Presentes
Patrón de depósito de la cera epicuticular	A manera de gránulos, distribuida de manera uniforme	A manera de escamas, distribuida de manera uniforme