



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



Ontogenia y distribución filogenética de tallos lobulados en
el género pantropical *Byttneria* Loefling (Malvaceae,
Byttnerioideae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A
P R E S E N T A:

LORENA LUNA MÁRQUEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. MARCELO RODRIGO PACE
Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 2022



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 de la alumna

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre
Universidad
Facultad
Carrera
Número de cuenta

1. Datos de la alumna

Luna
Márquez
Lorena
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
313174300

2. Datos del tutor

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

2. Datos del tutor

Dr.
Marcelo Rodrigo
Pace
-

3. Datos de la sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos de la sinodal 1

Dra.
Natalia Ivalú
Cacho
González

4. Datos de la sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos de la sinodal 2

Dra.
Teresa Margarita
Terrazas
Salgado

5. Datos de la sinodal 3

Grado
Nombre
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos de la sinodal 3

Dra.
Estela
Sandoval
Zapotitla

6. Datos de la sinodal 4

Grado
Nombre
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos de la sinodal 4

Dra.
Rebeca
Hernández
Gutiérrez

7. Datos del trabajo escrito

Título
Número de páginas
Año

7. Datos del trabajo escrito

Ontogenia y distribución filogenética de tallos
lobulados en el género pantropical *Byttneria*
Loefling (Malvaceae, Byttnerioideae)
102 pp
2022

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a la Facultad de Ciencias y al Instituto de Biología por las oportunidades brindadas para mi desarrollo en diferentes aspectos.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (UNAM-DGAPA-PAPIIT) por el financiamiento, a través de los proyectos del Dr. Marcelo R. Pace: IA200319, IA200521.

A mi asesor, Dr. Marcelo Rodrigo Pace, por ser guía, por todas tus enseñanzas, comprensión y apoyo. Marcelo me confió para su estudio las muestras de *B. divaricata* que él había colectado previamente en Brasil y después colectó muestras de *B. filipes* en Argentina. Procuró que tuviéramos acceso a literatura del s. XIX, me compartió fotos bonitas para algunas figuras de este escrito, revisó las *Byttneria* del TAN en Madagascar y también colectó muestras allá, aunque ya no estudié su anatomía para este trabajo, me sirvieron para observar caracteres morfológicos de los tallos. Siempre estuvo al pendiente de mis avances o retrocesos para encauzarme de nuevo y revisó incontables versiones de la tesis-artículo.

A las personas del laboratorio Pace, por sus aportes a este trabajo. Gracias a la Biól. Rosa C. Nejapa Mendoza y a la M. en C. Angélica Quintanar Castillo. También agradezco a la M. en C. Brenda Hernández Hernández.

A Rosa, porque al principio ambas estudiamos a *Byttneria* y *Wisteria* como parte de nuestro S. S. Gracias a Rosa pude consultar la revisión sobre *Ayenia*. En Argentina ella tomó fotos que salen en algunas figuras de este escrito y participó en la colecta de *B. filipes*. A Angélica, quien me ayudó principalmente en las reconstrucciones de estados ancestrales, compartiéndome *scripts* que fui modificando para hacer los análisis con el grupo ABRM. Brenda también me ayudó en este aspecto y ambas resolvían mis dudas o buscábamos las respuestas juntas. Las tres revisaron el artículo, este escrito, las presentaciones y/o los carteles parcial o totalmente en sus diferentes etapas.

A la Dra. Teresa Terrazas, quien generosamente nos abrió las puertas del laboratorio y nos enseñó sobre anatomía vegetal. A la Dra. Alicia Rojas, quien nos orientó sobre cómo funcionaba todo allí y nos enseñó técnicas de anatomía vegetal.

Al Dr. Pedro Mercado Ruaro y a la Biól. Susana Guzmán Gómez, responsables en el Laboratorio de Morfo-Anatomía y Citogenética y en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II), respectivamente, ambos del IBUNAM, por permitirnos usar los microscopios y *software* necesario para algunas fotomicrografías.

A la Dra. Carmen Lelia Cristóbal, especialista en malváceas, porque a través de sus meticulosos escritos pude conocer a las *Byttneria* spp. Por momentos mientras la leía creí darme cuenta de los cambios que se iban dando en su pensamiento sobre estas plantas, ojalá pudiera haberle preguntado. Gran parte de los resultados de esta tesis

se deben a su revisión taxonómica de *Byttneria* y a sus trabajos sobre grupos cercanamente relacionados al género.

A las personas involucradas en el manejo y mantenimiento del MEXU y de los herbarios cuyas versiones virtuales consulté (BR, COI, F, G, K, MEXU, MO, MPU, NY, P, RB, S, TAN, US, W), quienes hacen una labor enorme. Desarrollé buena parte de este trabajo durante el confinamiento por la pandemia de COVID-19, por lo que me fue de mucha utilidad la existencia de herbarios virtuales; ya sea para ver nuevamente los ejemplares que ya había revisado en físico o para acceder a ejemplares que se encuentran al otro lado del mundo.

Al Dr. Wyatt V. Sharber por compartir los resultados filogenéticos que obtuvo al estudiar las *Ayenia* spp., sin sus resultados no podría haber tomado en cuenta la incertidumbre filogenética y de tiempos de divergencia. Y a la Dra. Barbara A. Whitlock, quien me sugirió que tomara en cuenta dichos aspectos.

A la M. Sc. Gugu Gama y al Dr. Alexei A. Oskolski por compartir los resultados de su trabajo con *Grewia*, me hicieron darme cuenta de lo pequeño que es el mundo. A Gugu, quien estudió los *winged stems* de *Grewia* y a Alexei, quien me hizo valiosas observaciones, preguntas y sugerencias.

Al Dr. Pedro Acevedo-Rodríguez y al Dr. Pablo A. Cabanillas, quienes participaron en las colectas de *B. divaricata* en Brasil y de *B. filipes* en Argentina, respectivamente. Al Dr. Pedro Acevedo-Rodríguez, quien me autorizó a utilizar aquí varias fotografías de su sitio web sobre plantas trepadoras.

A las personas que desarrollan *software* libre, con el que edité imágenes e hice parte de los análisis filogenéticos. Usé sobre todo GIMP, Inkscape y R Studio. A Alexandra A. Elbakyan, esa heroína que nos permite acceder al conocimiento científico por medio de Sci-Hub.

Al jurado evaluador, Dra. Natalia Ivalú Cacho González, Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado, Dra. Estela Sandoval Zapotitla y Dra. Rebeca Hernández Gutiérrez, por sumar con sus observaciones y correcciones a este escrito. Muchas gracias por revisar este escrito a lo lejos y en medio de una pandemia.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi familia, por ayudarme a llegar en medio de las diferencias y dificultades. Gracias a Bubú, una mujer súper fuerte, tierna y amorosa. Francamente cualquier cosa que diga aquí se quedaría corta respecto a lo que eres para mí, gracias infinitas por todo. Eres una lucecita en la vida, te amo, mamá. A mi sobri el bebé Ian, quien me enseña nuevas formas de decir y ver las cosas.

A mis amistades. Las de hace tanto: Gala, Abejo, Demonio, Alix, Elideth. Las de la facultad: Amaro, Paulino, Itzelo, Zairo, Elsitita, Danicita, Marquitos, Karen, Danielo, Montse, Katy, Nastienka, Mariana, Paloma, Max, Vilchis. Las de la chinampa: Mali y Ary. Las de la alberca y otros lugares que me han traído felicidad. Gracias por todas las vivencias, qué hermoso conocerles. Gracias a Gala, Demonio, Alix, Elideth, Danicita, Mali y Ary, no sé si se daban cuenta, pero me sostuvieron en la etapa final de este trabajo, que fue una etapa difícil para mí. Les quiero mucho, gracias por *estar*.

Gala, ya llevamos más de la mitad de nuestras vidas de amistad. <3 Ojalá pudiéramos contarle a esas pequeñas de la primaria que las queremos, que ahí la llevamos y que sobrevivimos a Ciencias, *muchos abrazos*.

A Las Carnalinhas: Rosita y Anyélica, así como a Brennd, gracias por *estar* y por las palabras precisas que me han regalado. Me llena de dicha que dentro de un ambiente competitivo e individualista hemos creado una red de apoyo, primero cerquita y luego a la distancia, en la que nos levantamos mutuamente cuando sentimos que ya no podemos más y también en la que celebramos nuestros triunfos, chiquitos o grandotes. Las quiero mucho y las admiro. Espero con ansías el próximo chismecito con café, unos tamalitos, unos taquitos de canasta, unas pizzas o quecas nocturnas. ¡Gracias por la música y la literatura como forma de comunicación! Y claro, esta parte terminó siendo la más importante para mí, más que lo académico.

A Marcelo, que a Las Carnalinhas nos enseñó todo lo necesario (y un muchito más) para el desarrollo de la tesis-artículo, nos brindó oportunidades de todo tipo y una visita guiada por la academia. Mucho brigada Ma! Muchas gracias por todo tu apoyo, comprensión e infinita paciencia, eres un excelente asesor y guía, muchas veces me pregunté cómo era posible que me hubiera tocado un mentor así, tan chido. Gracias también por alzar la voz con tus pares sobre temas importantes como el colonialismo en la ciencia, por estar dispuesto a escuchar cómo ven el mundo tus alumxns. Y perdón por mis tropiezos.

A lxs profesorxs que me han mostrado puertas a mundos maravillosos: Paty Rangel, Armida López, Jorge Cruz, Abigail Ramírez, Álvaro Lerzundy, Gloria Garduño, Talia Cabrera, Rubí Bustamante, Sinué Fonseca, Sergio González, Miguel Ángel Torres, Álvaro Chaos, Carlos Ochoa, Amadeo Estrada, Arturo Becerra, Marco Miramontes. A todas las personas que me han enseñado y que me siguen enseñando en la vida, más allá de las cuestiones académicas.

A todxs lxs que han luchado para que la Universidad Nacional Autónoma de México se mantenga pública y gratuita, porque gracias a su lucha un montón de personas, entre las que me incluyo, pudimos tener acceso a la educación superior. A todas las personas que sostienen de alguna u otra forma esta universidad.

Dejé por escrito a las personas que fueron sumando para este trabajo en particular, que solita no podría haberlo hecho; así como en mi paso por la facultad u otros lugares y tiempos que me trajeron aquí. Pido disculpas si me faltó alguna.

Lorena en el 2022

DEDICATORIA

A Bubú

ÍNDICE

RESUMEN.....	ix
ABSTRACT	xi
LISTADO DE ABREVIATURAS	xiii
LISTADO DE FIGURAS Y APÉNDICES.....	xiv
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Antecedentes.....	1
<i>Distintas formas de crecimiento en plantas.....</i>	<i>1</i>
<i>Los tallos no-cilíndricos</i>	<i>5</i>
<i>Un género pantropical llamado Byttneria y géneros afines</i>	<i>8</i>
1.2. Planteamiento del problema de investigación	14
<i>Objetivos</i>	<i>14</i>
<i>Preguntas de investigación</i>	<i>15</i>
<i>Justificación del estudio</i>	<i>15</i>
II. MATERIALES Y MÉTODOS	16
2.1. Material vegetal.....	16
2.2. Procesamiento y análisis anatómicos	17
<i>Procesamiento anatómico</i>	<i>17</i>
<i>Análisis anatómico.....</i>	<i>18</i>
2.3. Nomenclatura adoptada.....	18
2.4. Análisis filogenéticos.....	20
<i>Reconstrucción de estados ancestrales</i>	<i>20</i>
III. RESULTADOS	23
3.1. Distribución filogenética de caracteres del tallo y sus estados ancestrales dentro del clado ABRM	23
<i>Forma de crecimiento</i>	<i>23</i>
<i>Forma del tallo joven</i>	<i>26</i>
<i>Forma del tallo adulto.....</i>	<i>26</i>
<i>Ausencia/presencia de aguijones.....</i>	<i>28</i>
3.2. Correlación de caracteres dentro del clado ABRM, con énfasis en Byttneria	30
3.3. Ontogenia de tallos lobulados en Byttneria.....	32
IV. DISCUSIÓN.....	40

4.1. Distribución filogenética de caracteres del tallo y sus estados ancestrales dentro del clado ABRM de Malvaceae	40
4.2. La evolución de los lóbulos se relaciona con el patrón vascular primario y los nudos del tallo en Byttneria	45
4.3. Los tallos lobulados de Byttneria tienen una actividad cambial diferencial entre las áreas fasciculares (lobulares) e interfasciculares (interlobulares)	47
4.4. Relación entre tallos lobulados, aguijones y raíces adventicias en Byttneria	48
4.5. Evolución convergente de tallos lobulados en Malvaceae	50
4.6. Los tallos de Byttneria pueden ser simétricos, aunque sean no-cilíndricos	51
4.7. Conclusiones	52
4.8. Perspectivas	53
REFERENCIAS	54
REFERENCIAS EN LÍNEA	62
APÉNDICES	63

RESUMEN

- **Antecedentes y objetivos:** *Byttneria* es un género pantropical compuesto en su mayoría de plantas trepadoras. Algunas de sus especies tienen tallos lobulados, un tipo de variante cambial. En este trabajo se abordaron dos preguntas principales: ¿cómo se desarrollan los tallos lobulados a nivel anatómico dentro del género? Y, ¿cuál es la relevancia de estos tallos dentro del contexto filogenético actual de *Byttneria* y géneros afines?
- **Métodos:** Se combinaron métodos anatómicos tradicionales con métodos filogenéticos comparativos. Para describir la ontogenia de tallos lobulados en *Byttneria* se emplearon como modelos a *B. divaricata* y *B. filipes*. Mediante la consulta de literatura, de herbarios y de algunas colectas preservadas en líquido de *Byttneria* y géneros afines se estudiaron cuatro caracteres del tallo (forma de crecimiento, forma del tallo joven y adulto, ausencia/presencia de aguijones). Se empleó la filogenia más reciente de *Byttneria* y géneros afines para dilucidar hipótesis acerca de la evolución de los tallos lobulados dentro del clado mediante máxima verosimilitud y métodos bayesianos. Además se aplicó una prueba de Pagel 94 para evaluar la evolución correlacionada entre la forma de los tallos adultos y aguijones.
- **Resultados principales:** Los tallos lobulados en *B. divaricata* y *B. filipes* son pentalobulados desde el inicio de su desarrollo, cada lóbulo coincide con uno de los cinco haces vasculares del tallo. Entre los lóbulos, se observan cordones individuales de floema primario. Por el aumento de la actividad del cámbium fascicular en los lóbulos acompañada de una actividad reducida del cámbium interfascicular en los interlóbulos, el crecimiento secundario acentúa la forma lobulada del tallo, ya presente durante el crecimiento primario. Dentro de *Byttneria* y géneros afines, los tallos lobulados jóvenes pudieron haber aparecido al menos tres veces, una vez en *Ayenia* y dos veces en el género no monofilético *Byttneria*. Los tallos lobulados adultos se conservaron sólo en *Byttneria s.s.* y en algunas especies se observan en combinación con tallos

cilíndricos adultos. Dentro de *Byttneria* s.s. se mostró que hay una correlación entre la evolución de los tallos lobulados adultos y los aguijones, ésta se sugiere como un mecanismo de ascenso novedoso dentro del grupo. En especies de un subclado arbustivo dentro de *Byttneria* s.s. los aguijones se perdieron una sola vez.

- **Conclusiones:** Se proporcionaron evidencias sobre una de las pocas variantes cambiales conocidas cuyo cuerpo secundario refleja directamente la vasculatura del cuerpo primario y se mostró que los tallos lobulados y los aguijones podrían tener una fuerte señal filogenética dentro de *Byttneria* y géneros afines.

Palabras clave: anatomía, lianas, métodos comparativos, plantas trepadoras, tallos no-cilíndricos, variante cambial.

ABSTRACT

- **Background and aims:** *Byttneria* is a pantropical genus composed mostly of climbing plants. Some *Byttneria* species have lobed stems, a type of cambial variant. Two main questions were addressed in this work: how do lobed stems develop at the anatomical level within the genus? And what is the relevance of these stems in the *Byttneria* and related genera group within their current phylogenetic context?
- **Methods:** Developmental anatomical work was combined with phylogenetic comparative methods. *B. divaricata* and *B. filipes* were used as models to describe the ontogeny of lobed stems in the genus. Four stem characters (growth form, young and adult stem shape, and absence/presence of prickles) were reviewed through a literature, herbaria and a few liquid preserved collections survey within the genus and allies. The most recent phylogeny of *Byttneria* and allies was used to elucidate how these stems evolved within the clade under Maximum Likelihood and Bayesian approaches. A Pagel 94 Test was also applied to evaluate the correlated evolution of lobed adult stems and prickles.
- **Key results:** Lobed stems in *B. divaricata* and *B. filipes* are 5-lobed from their developmental onset, each lobe coinciding with one of the five vascular bundles of the stem. Individual primary phloem strands were observed between lobes. By an augmented activity of the fascicular cambium in the lobes coupled with a reduced activity of the interfascicular cambium in the interlobes, secondary growth increases the lobed stem shape already present in primary growth. Within *Byttneria* and allies, lobed young stems may have appeared at least three times independently, once in *Ayenia* and twice in the non-monophyletic *Byttneria*. Lobed adult stems were conserved exclusively in species from *Byttneria* s.s. Some of these lobed species exhibit adult cylindrical stems as well. Within *Byttneria* s.s., lobed stems in combination to prickles were

shown to have evolved in correlation and are suggested as a novel climbing mechanism within the group. Prickles were lost once within *Byttneria* s.s., in species of a shrubby subclade.

- **Conclusions:** Our work evidences one of the few cambial variants known whose secondary body directly reflects the primary body vasculature. It was also shown that lobed stems and prickles may have a strong phylogenetic signal within *Byttneria* and allies.

Key words: anatomy, cambial variant, climbing plants, comparative methods, lianas, non-cylindrical stems.

LISTADO DE ABREVIATURAS

ABRM = *Ayenia*, *Byttneria*, *Rayleya* y *Megatritheca* = *Byttneria s.l.* = *Byttneria sensu lato*.

ABR = *Ayenia*, *Byttneria* y *Rayleya*.

Área f/l = área fascicular/lobular (lóbulo), se divide en un área f/l central y un área f/l periférica.

Área if/il = área interfascicular/interlobular (interlóbulo).

Byttneria s.l. = *Byttneria sensu lato* = *Ayenia*, *Byttneria*, *Rayleya* y *Megatritheca* = ABRM.

Byttneria s.s. = *Byttneria sensu stricto*.

MV = máxima verosimilitud.

IB = inferencia bayesiana.

PP = probabilidad posterior

LISTADO DE FIGURAS Y APÉNDICES

Figura 1. <i>Diferentes tipos de crecimiento secundario en plantas</i>	2
Figura 2. <i>Diversidad de tallos no-cilíndricos</i>	4
Figura 3. <i>Tallos no-cilíndricos en angiospermas leñosas</i>	6
Figura 4. <i>Relaciones entre las subfamilias de la familia Malvaceae s.l.</i>	9
Figura 5. <i>Filogenia del clado ABRM</i>	11
Figura 6. <i>Diversidad de tallos en especies trepadoras de Byttneria.</i>	13
Figura 7. <i>Terminología adoptada para la descripción anatómica de los tallos.</i>	19
Figura 8. <i>Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM: forma de crecimiento.</i>	25
Figura 9. <i>Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM: forma de tallos jóvenes y adultos.</i>	27
Figura 10. <i>Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM: ausencia/presencia de aguijones.</i>	29
Figura 11. <i>Correlación entre forma del tallo adulto y la ausencia/presencia de aguijones</i>	31
Figura 12. <i>Diversidad de tallos lobulados en especies no trepadoras y trepadoras de Byttneria</i>	33
Figura 13. <i>Los tres estadios ontogenéticos en los tallos lobulados de Byttneria divaricata</i>	36
Figura 14. <i>Detalles de la ontogenia en los tallos lobulados de Byttneria</i>	37
Figura 15. <i>Aguijones y raíces adventicias en Byttneria filipes</i>	38
Apéndice 1. <i>Compendio de angiospermas leñosas con tallos no-cilíndricos.</i>	63
Apéndice 2. <i>Delimitación de los estados de carácter.</i>	70
Apéndice 3. <i>Herbarios de ejemplares consultados.</i>	73
Apéndice 4. <i>Estados de carácter para el clado ABRM y el grupo externo.</i>	75
Apéndice 5. <i>Probabilidades obtenidas en las reconstrucciones de estados ancestrales</i>	83
Apéndice 6. <i>Valores obtenidos en la prueba de correlación Pagel 94 entre forma del tallo adulto y la ausencia/presencia de aguijones</i>	86
Apéndice 7. <i>Cartel</i>	87

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

Distintas formas de crecimiento en plantas

Una planta está en continuo crecimiento a lo largo de su vida, ya sea longitudinalmente, por la actividad de meristemas apicales o en anchura, por la actividad de meristemas laterales (Evert, 2006). Primero, durante la embriogénesis se origina el procámbium, un meristemo primario que en el crecimiento primario produce tejidos vasculares, es decir, xilema y floema primarios habitualmente organizados en haces vasculares separados por parénquima interfascicular (Evert, 2006). Más tarde durante el desarrollo se diferencia a partir del procámbium y del parénquima interfascicular el cámbium vascular, un meristemo secundario bidireccional que produce tejidos vasculares secundarios (Evert, 2006). El cámbium vascular es un rasgo que se ha originado varias veces a lo largo del tiempo geológico con características diferentes en el pasado, por ejemplo, en lepidodendráceas del carbonífero el cámbium era unidireccional y determinado (licofitas, Spicer y Groover, 2010). En lignofitas actuales el cámbium es el responsable del aumento en grosor de tallos y raíces en gimnospermas, eudicotiledóneas y magnólicas (Evert, 2006; Spicer y Groover, 2010). Durante el crecimiento secundario regular, el cámbium vascular diferenciado en un anillo continuo, concéntrico y cilíndrico, produce xilema secundario (madera) al interior y floema secundario (corteza interna) al exterior (Evert, 2006) (**Figura 1a**). Así, la mayoría de las plantas leñosas tienen tallos que son cilíndricos desde el crecimiento primario y conservan esta forma hasta el crecimiento secundario avanzado.

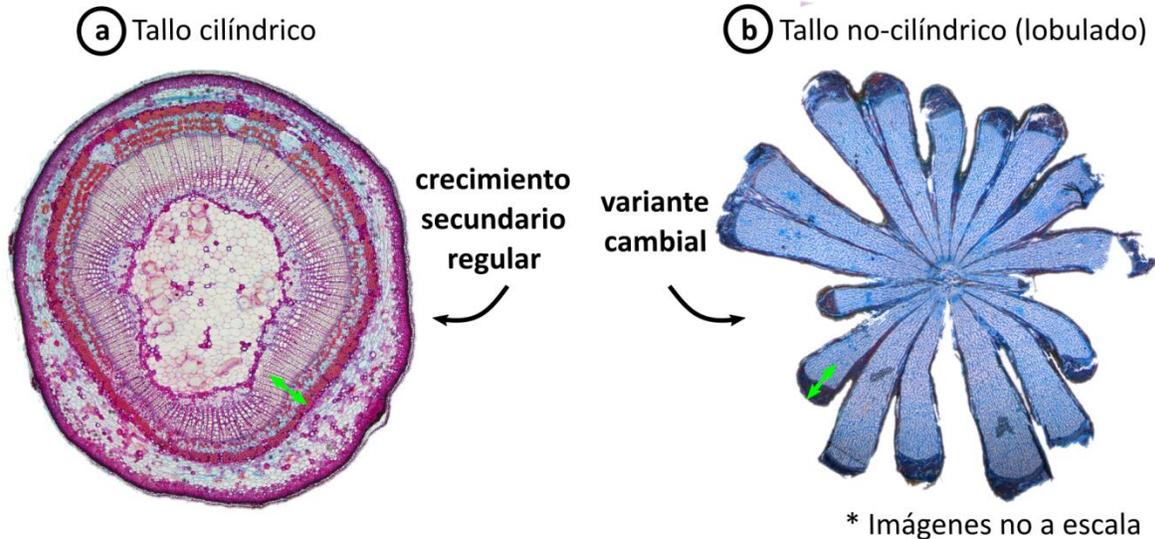


Figura 1. Diferentes tipos de crecimiento secundario en plantas. **(a)** En el crecimiento secundario regular se produce un tallo cilíndrico, como en *Tilia americana* L. (Malvaceae) un solo cámbium vascular concéntrico y continuo produce tejidos secundarios bidireccionalmente (flechas verdes), xilema hacia el interior y floema hacia el exterior. **(b)** Distintas variantes cambiales pueden producir tallos no-cilíndricos, como en *Begonia fruticosa* A. DC. (Begoniaceae) un cámbium vascular produce tejidos secundarios bidireccionalmente (flechas verdes), pero en diferentes proporciones alrededor del órgano, formando así un tallo lobulado. Fotografías cortesía de M.R. Pace.

Sin embargo, en muchos árboles, arbustos y sobre todo en plantas trepadoras, el crecimiento secundario difiere del patrón regular y produce variantes cambiales (**Figura 1b**, **Figura 2**), antes conocidas como “crecimiento secundario anómalo”; término no recomendado, ya que las variantes cambiales se desarrollan en patrones ordenados, no representan una “anomalía” dentro de ciertos taxones y pueden incluso tener valor adaptativo en plantas trepadoras (Carlquist, 2001; Angyalossy *et al.* 2012, 2015). Los diferentes tipos de variantes cambiales han sido nombradas y clasificadas según el contorno del tallo, el arreglo de sus tejidos y/o su respectivo desarrollo (p. ej., Schenck, 1893; Obaton, 1960; Carlquist, 2001; Angyalossy *et al.*, 2012, 2015; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante). Siguiendo la terminología empleada por Angyalossy *et al.* (2012, 2015), los cámbiumes sucesivos, las cuñas o arcos de floema, el xilema disperso o tallos fisurados y los cilindros vasculares compuestos son algunos tipos de variantes cambiales (**Figura 2**).

La presencia de variantes cambiales en plantas trepadoras se ha relacionado con el “síndrome vascular lianescente”, observado en diversos taxones cercana y lejanamente relacionados entre sí (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015). Este síndrome se compone de rasgos morfo-anatómicos que optimizan la capacidad de trepar, aumentando la flexibilidad, conductividad, almacenamiento y facilitando la reparación de heridas (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015). Así, cuando se comparan con plantas no trepadoras a nivel anatómico, las trepadoras usualmente tienen xilema con vasos muy amplios que pueden llegar a medir medio milímetro de diámetro, asociados a vasos angostos (dimorfismo de vasos), menos fibras, parénquima axial abundante y frecuentemente no lignificado, radios altos y anchos, y variantes cambiales (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015).

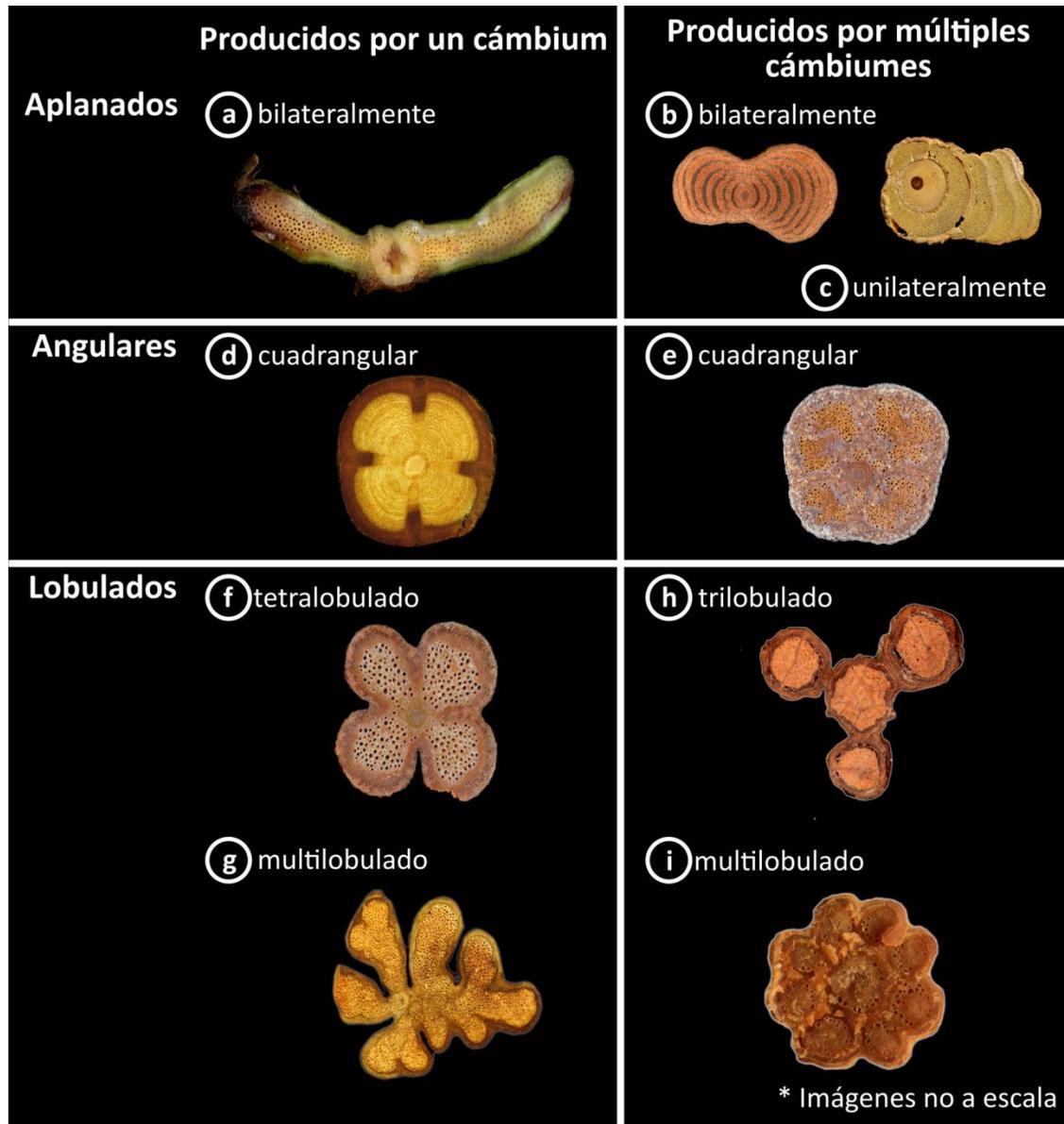


Figura 2. *Diversidad de tallos no-cilíndricos.* **(a-c)** Tallos aplanados, **(d, e)** angulares y **(f-i)** lobulados; producidos por uno o más cámbiumes. **(a)** *Schnella* sp. Raddi (Fabaceae). **(b)** *Salacia cordata* (Miers) Mennega (Celastraceae), con cámbiumes sucesivos. **(c)** *Wisteria floribunda* (Willd.) DC. (Fabaceae), con cámbiumes sucesivos. **(d)** *Fridericia candicans* (Rich.) L.G. Lohmann (Bignoniaceae), con cuñas de floema. **(e)** *Mezia mariposa* W.R. Anderson (Malpighiaceae), con xilema disperso o tallos fisurados. **(f)** *Stigmaphyllon blanchetii* C.E. Anderson (Malpighiaceae), con arcos de floema. **(g)** *Heteropterys bullata* Amorim (Malpighiaceae). **(h)** *Serjania ichthyctona* Radlk. (Sapindaceae), con cilindro vascular compuesto. **(i)** *Serjania tenuifolia* Radlk. (Sapindaceae), con cilindro vascular compuesto. Fotografías **(a)**, **(b)**, **(d)**, **(g)**, **(h)** e **(i)** tomadas de Acevedo-Rodríguez *et al.* (2015 en adelante); **(e)** y **(f)** cortesía de M.R. Pace y **(c)** cortesía de R. Nejapa. Agregadas con permiso de los respectivos autores.

Los tallos no-cilíndricos

Los tallos con contornos no-cilíndricos son un grupo de variantes cambiales (**Figura 2**) encontrado en diferentes grupos de plantas leñosas; incluidas gimnospermas trepadoras como *Ephedra* L. (Ephedraceae) (Cabanillas *et al.*, 2014), y numerosos linajes de angiospermas (**Figura 3**, ver compendio en **Apéndice 1**). Aún cuando los tallos no-cilíndricos son más comunes en trepadoras, también pueden presentarse en arbustos y árboles como *Aspidosperma* Mart. & Zucc. (Apocynaceae) y *Haematoxylum* L. (Fabaceae) (Schenck, 1893; Angyalossy *et al.*, 2012) y en muchos árboles con contrafuertes de regiones tropicales y subtropicales, en cuyo desarrollo pueden estar involucrados en mayor medida los tallos en árboles maduros con grandes contrafuertes (p. ej., *Tarrietia argyrodendron* Benth., Malvaceae) o las raíces en árboles jóvenes (Francis, 1924).

Por su contorno macroscópico los tallos no-cilíndricos se pueden dividir en tres categorías principales: (1) aplanados, unilaterales o bilaterales, ligeramente ovalados a marcadamente aplanados; (2) angulares, triangulares a hexagonales y (3) lobulados, bilobulados a multilobulados (Schenck, 1893; Obaton, 1960; Carlquist, 2001; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante) (**Figura 2**). En 1893 Schenck describió a los tallos no-cilíndricos como tallos que crecen de forma excéntrica, aplanada, en forma de banda, con costillas o alas. Más recientemente y siguiendo el mismo esquema general, Carlquist (2001) los clasificó dentro de un grupo de variantes cambiales en las que el cámbium vascular tiene una actividad bidireccional regular, “(...) pero en las que el cámbium tiene una forma tridimensional que no es cilíndrica, y puede ser simple o múltiple; si es múltiple, los cámbiumes sucesivos no están involucrados.” (Carlquist, 2001, p. 282).

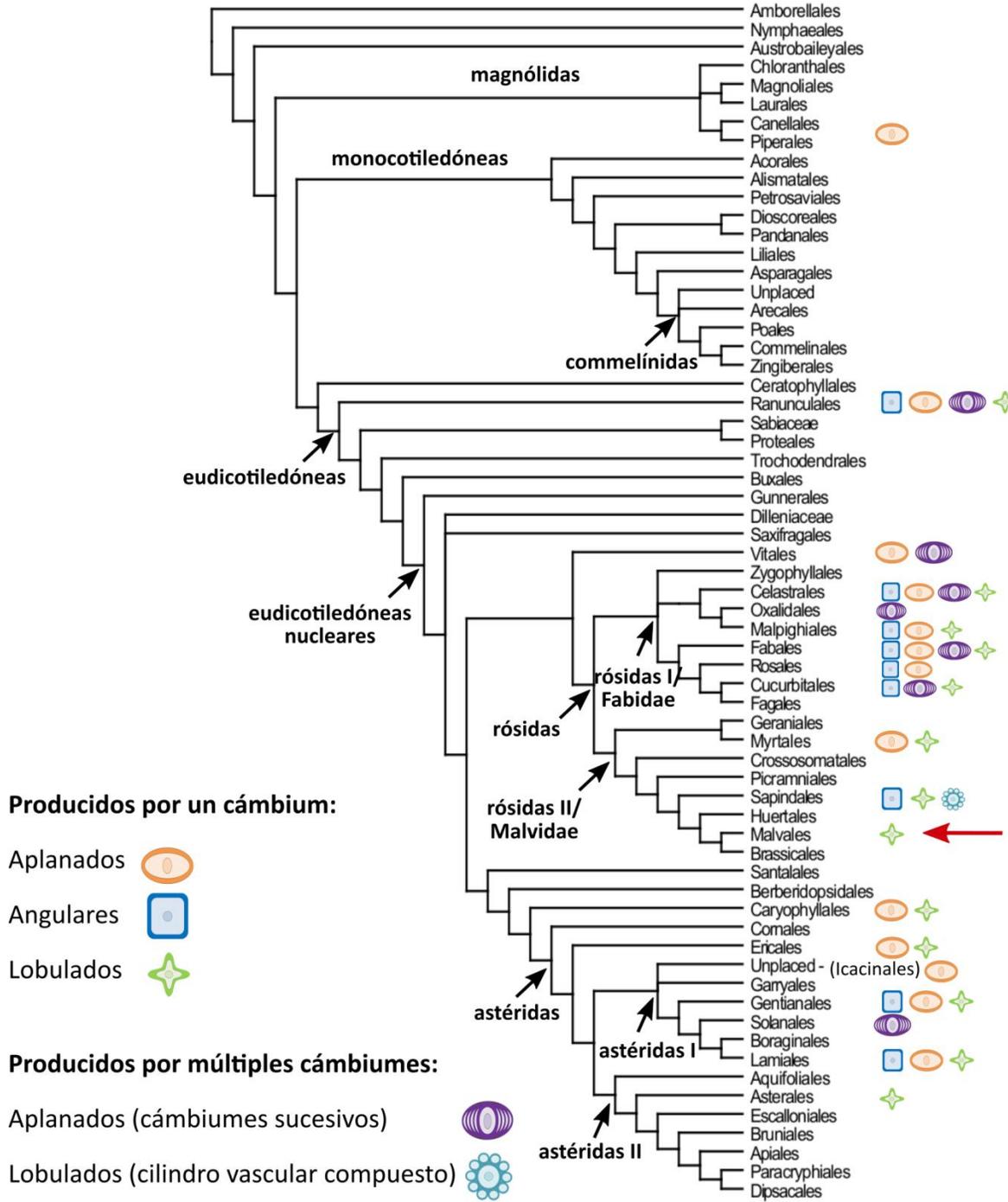


Figura 3. Tallos no-cilíndricos en angiospermas leñosas. Se reconocen tres categorías principales: aplanados, angulares y lobulados; uno o más cámbiums pueden estar involucrados en su desarrollo. En Malvales, los tallos lobulados sólo se han reportado en algunos géneros de Malvaceae; en *Byttneria*, *Gossypoides* Skovst. ex J.B. Hutch., *Gossypium* L. y *Grewia* L. (flecha roja). Topología tomada de Stevens (2001 en adelante), mapeo de los tallos con base en el **Apéndice 1**.

Los tallos no-cilíndricos pueden originarse de dos modos principales: (1) Por un solo cámbium con actividad desigual alrededor de la circunferencia del tallo (también se han referido a ellos como tallos cuyo cámbium tiene “actividad asimétrica” (Philipson *et al.*, 1971), "tallos con conformación irregular" en Angyalossy *et al.* (2012, 2015) o "tallos asimétricos" en Acevedo-Rodríguez *et al.* (2015 en adelante)). O (2) pueden derivarse de la actividad de múltiples cámbiumes.

Comúnmente los tallos no-cilíndricos tienen forma cilíndrica durante su crecimiento primario y así permanecen por un tiempo después de que se ha establecido el cámbium vascular. Sin embargo, posteriormente el cámbium deja de tener una actividad homogénea alrededor de su circunferencia. Algunas áreas comienzan a producir más madera y/o corteza que otras, lo que resulta en la formación de tallos no-cilíndricos. El caso más común es el de tallos no-cilíndricos originados por la actividad heterogénea de un solo cámbium. Tal es el caso en algunas especies de *Grewia* (Malvaceae) (Gama, 2020; Gama y Oskolski, 2021), en *Heteropterys* Kunth subsección *Aptychia* (Malpighiaceae) (Amorim, 2003; Pace, 2015), en plantas trepadoras de *Coccoloba* P. Browne (Polygonaceae) (Caballé, 1993) y en *Ephedra* (Ephedraceae) (Cabanillas *et al.*, 2014). En otros casos, los tallos son cruciformes o casi cilíndricos durante su crecimiento primario, más o menos cilíndricos al inicio del crecimiento secundario y marcadamente no-cilíndricos durante el crecimiento secundario avanzado, como en numerosas especies de *Schnella* Raddi (antes trepadoras de *Bauhinia* L.; Löffler, 1914; Wagner, 1946; Basson y Bierhorst, 1967; Fisher y Blanco, 2014). Y en muy pocas ocasiones, los tallos son no-cilíndricos desde que inicia su desarrollo, como en especies de *Serjania* Mill. (Johnson y Truscott, 1956; Cunha Neto *et al.*, 2017) o *Paullinia* L. (Cunha Neto *et al.*, 2017; Chery *et al.*, 2020b) (Sapindaceae). En estos dos géneros los lóbulos pueden mantenerse y encontrarse en los tallos adultos o pueden perderse una vez que el crecimiento secundario ha comenzado y progresa (Johnson y Truscott, 1956; Cunha Neto *et al.*, 2017; Chery *et al.*, 2020b). En *Paullinia* se ha mostrado que este fenómeno es importante durante la formación de tallos complejos en sapindáceas (Chery *et al.*, 2020b).

El segundo posible generador de tallos no-cilíndricos es la formación de múltiples cámbiumes en un solo tallo. Esto es aplicable tanto para taxones de tallos con cilindro vascular compuesto (*sensu* Tamaio y Angyalossy, 2009), una variante cambial exclusiva de la tribu Paullinieae (Sapindaceae) derivada de la actividad de múltiples cilindros procambiales dentro de un mismo estele en el ápice del tallo (Radlkofer, 1875; Schenck, 1893; Tamaio y Angyalossy, 2009; Chery *et al.*, 2020b), como para tallos con cámbiumes sucesivos, que también pueden formar tallos cilíndricos. Los cámbiumes sucesivos se originan por la formación de nuevos cámbiumes al exterior del cámbium original (Carlquist, 2007) y pueden derivarse de tejidos vasculares o fundamentales (Esau y Cheadle, 1969; Fahn y Zimmermann, 1982; Nair y Ram, 1990; Tamaio *et al.*, 2009). Los tallos no-cilíndricos formados por cámbiumes sucesivos pueden resultar en tallos aplanados, como en *Machaerium* Pers. (Caballé, 1993, Dias-Leme *et al.*, 2020) y *Rhynchosia* Lour. (Rajput *et al.*, 2012) (Fabaceae) o en tallos lobulados, como en *Argyreia* Lour. (Convolvulaceae; Rajput *et al.*, 2017). Distintas menispermáceas tienen tallos no-cilíndricos originados por cámbiumes sucesivos que pueden formar tallos lobulados o aplanados (Caballé, 1993; Jacques y De Franceschi, 2007). Estos taxones inicialmente tienen un tallo cilíndrico y posteriormente se vuelven no-cilíndricos cuando surgen nuevos cámbiumes únicamente en ciertas áreas del tallo (Rajput *et al.*, 2012; Rajput *et al.*, 2017; Dias-Leme *et al.*, 2020).

Sólo unos pocos trabajos han mostrado que los tallos no-cilíndricos son taxonómicamente informativos. Tal es el caso en algunas especies de *Heteropterys* subsección *Aptychia*, donde estos tallos son una característica diagnóstica (Amorim, 2003). Sin embargo, es posible que un estudio detallado muestre que en varios casos los tallos no-cilíndricos se encuentran filogenéticamente conservados.

Un género pantropical llamado Byttneria y géneros afines

Dentro del orden Malvales y la familia Malvaceae *s.l.*, la subfamilia Byttnerioideae es hermana de Grewioideae y ambas forman un clado hermano al resto de las subfamilias de Malvaceae *s.l.* (Alverson

et al., 1999; Whitlock *et al.*, 2001; Hernández-Gutiérrez y Magallón, 2019) (**Figura 4**). En la tribu Byttnerieae existe un clado compuesto por *Ayenia* L., *Byttneria* Loefl., *Rayleya* Cristóbal y *Megatritheca* Cristóbal (Cristóbal, 1960, 1965, 1976, 1981; Whitlock *et al.*, 2001; Bayer y Kubitzki, 2003; Whitlock y Hale 2011; Sharber, 2018), que aquí se llamará clado ABRM, por las iniciales de cada uno de sus géneros.

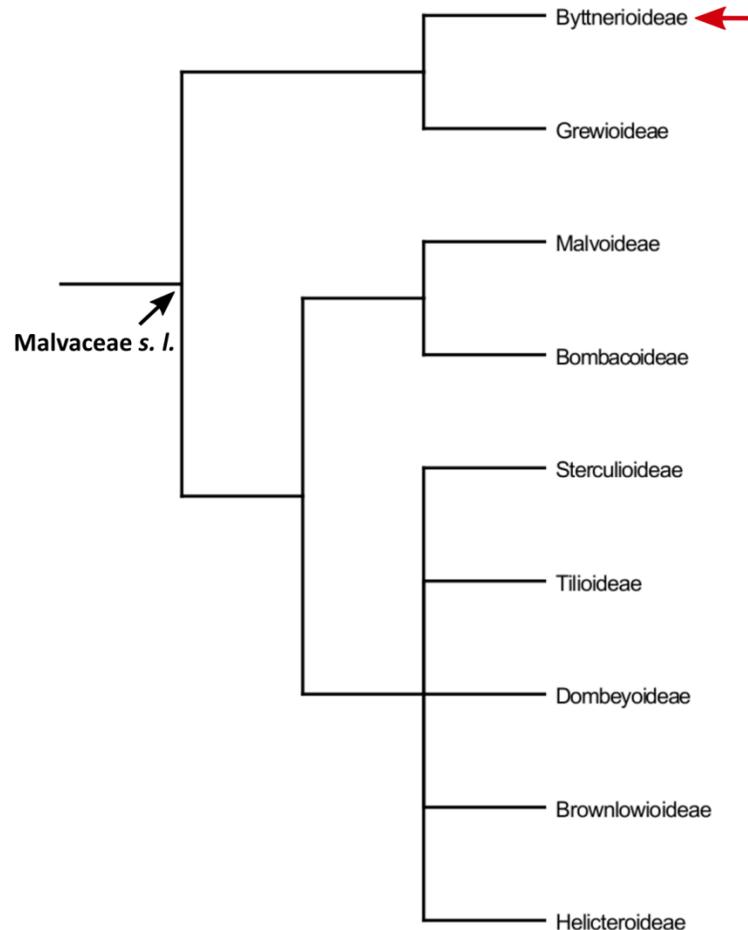


Figura 4. Relaciones entre las subfamilias de la familia *Malvaceae s.l.* *Byttneria* pertenece a la subfamilia Byttnerioideae. La subfamilia Byttnerioideae es hermana de Grewioideae y ambas forman un clado hermano al resto de las subfamilias de *Malvaceae s.l.* Topología tomada de Stevens (2001 en adelante).

Byttneria es un género pantropical y no monofilético (parafilético) (**Figura 5**) (Cristóbal, 1976; Whitlock y Hale, 2011; Sharber, 2018), compuesto por más de 130 especies con diversas formas de crecimiento, que incluyen: lianas inermes; arbustos de 1-8 m de altura, escandentes o apoyantes muy ramificados y

usualmente armados con aguijones; arbustos o subarbustos de hasta 2 m de altura, erectos o decumbentes y raramente; árboles pequeños (Cristóbal, 1976; Cristóbal, 1985; Barnett y Dorr, 1990). La mayoría de las especies de *Byttneria* pueden ser clasificadas como trepadoras, término que en sentido amplio engloba a lianas y arbustos escandentes o apoyantes (Cabanillas y Hurrell, 2012; Sperotto *et al.*, 2020). Sus hojas son simples y alternas, con filotaxis espiralada y algunas veces dística, tal es el caso en algunas ramificaciones de *B. filipes* Mart. ex K. Schum. (Cristóbal, 1976).

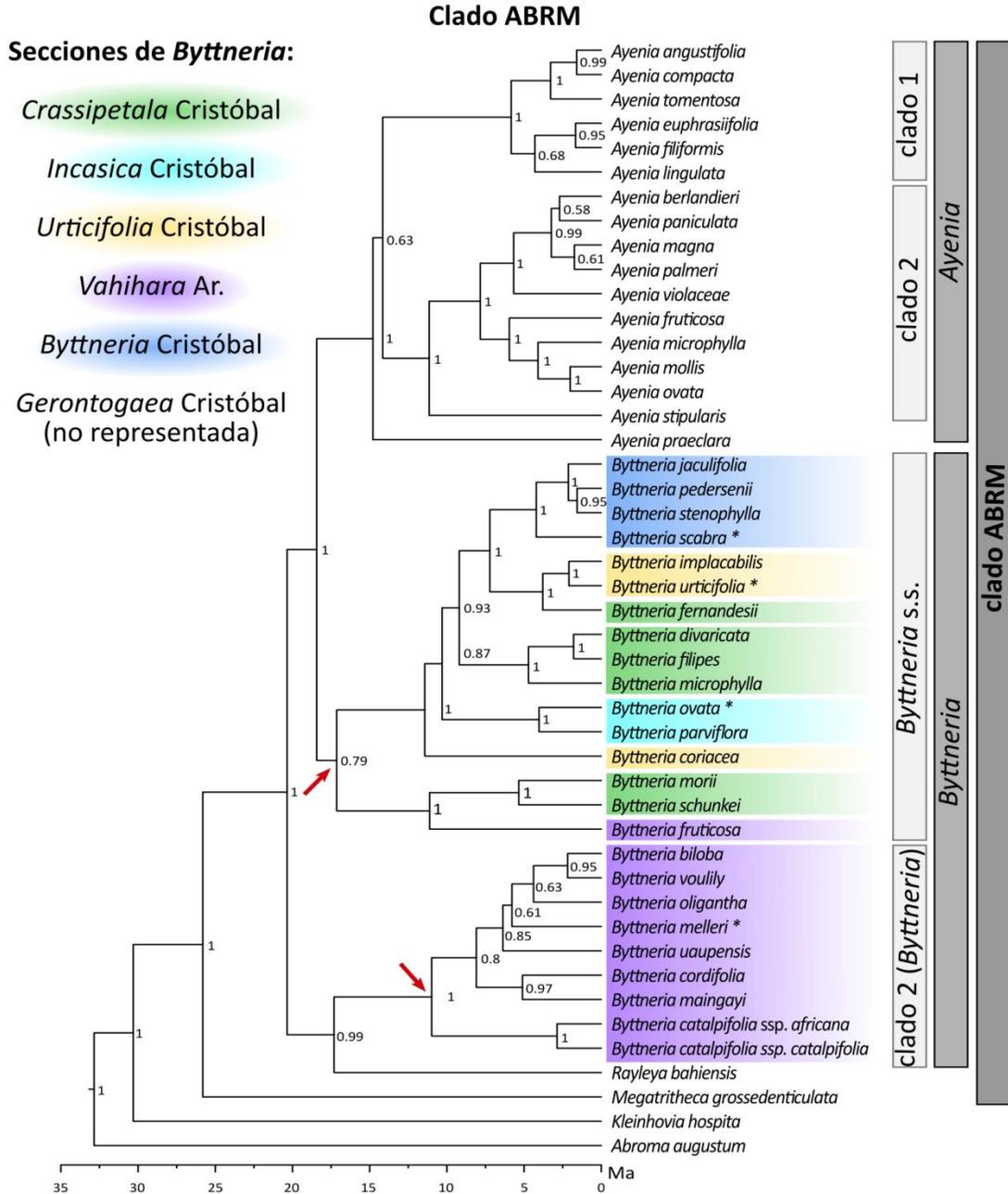


Figura 5. Filogenia del clado ABRM. *Byttneria* es un género no monofilético con especies dentro de dos clados (flechas rojas). Se representan cinco de las seis secciones de *Byttneria*. La especie tipo de cada sección se indica con un asterisco. *B. scabra* L. es la especie tipo del género, *B. aculeata* (Jacq.) Jacq. es la especie tipo de la sección *Crassipetala* y no está representada en esta filogenia. El género monofilético *Ayenia* es hermano del clado *Byttneria* s.s. y ambos son hermanos de otro linaje que incluye a *R. bahiensis* Cristóbal y al clado 2 de *Byttneria*. Cronograma consenso tomado de Sharber (2018), editado para agregar información sobre la taxonomía de *Byttneria*.

Los tallos en *Byttneria* pueden ser macizos o huecos; además diversas especies del género tienen tallos no-cilíndricos que presentan usualmente de cuatro a cinco lóbulos (p. ej., *B. aculeata*, *B. atrata* Bullock,

B. divaricata Benth., *B. filipes*) y raramente de cinco a seis lóbulos (Cristóbal, 1976) (**Figura 6c-e**). Estos tallos lobulados pueden observarse en numerosos especímenes de herbario e ilustraciones botánicas y su presencia dentro del género fue reportada en la literatura por Cristóbal (1976). Esta autora los nombró con diferentes términos, a menudo los describió como “tallos angulosos o canaliculados con aristas, costillas o cordones”, con menor frecuencia “tallos cuadrangulares, pentagonales con aristas, costillas o cordones” y muy raramente “tallos canaliculados con concavidades y convexidades”. La naturaleza de estas “costillas, aristas o cordones”, que aquí llamaremos “lóbulos”, se describió en algunas especies como colenquimatosa o esclerenquimatosa, por lo que Cristóbal (1976) no los reconoció como una variante cambial. Aunque existen estudios detallados sobre la arquitectura y anatomía de hojas y nectarios en *Byttneria* (Arbo, 1972, 1977); hasta ahora, sólo Schenck (1893) y Solereder (1908) han realizado observaciones anatómicas de los tallos del género; estos autores estudiaron el crecimiento secundario de *B. australis* A. St.-Hil. y *B. pilosa* Roxb. y concluyeron que en *Byttneria* no había variantes cambiales.

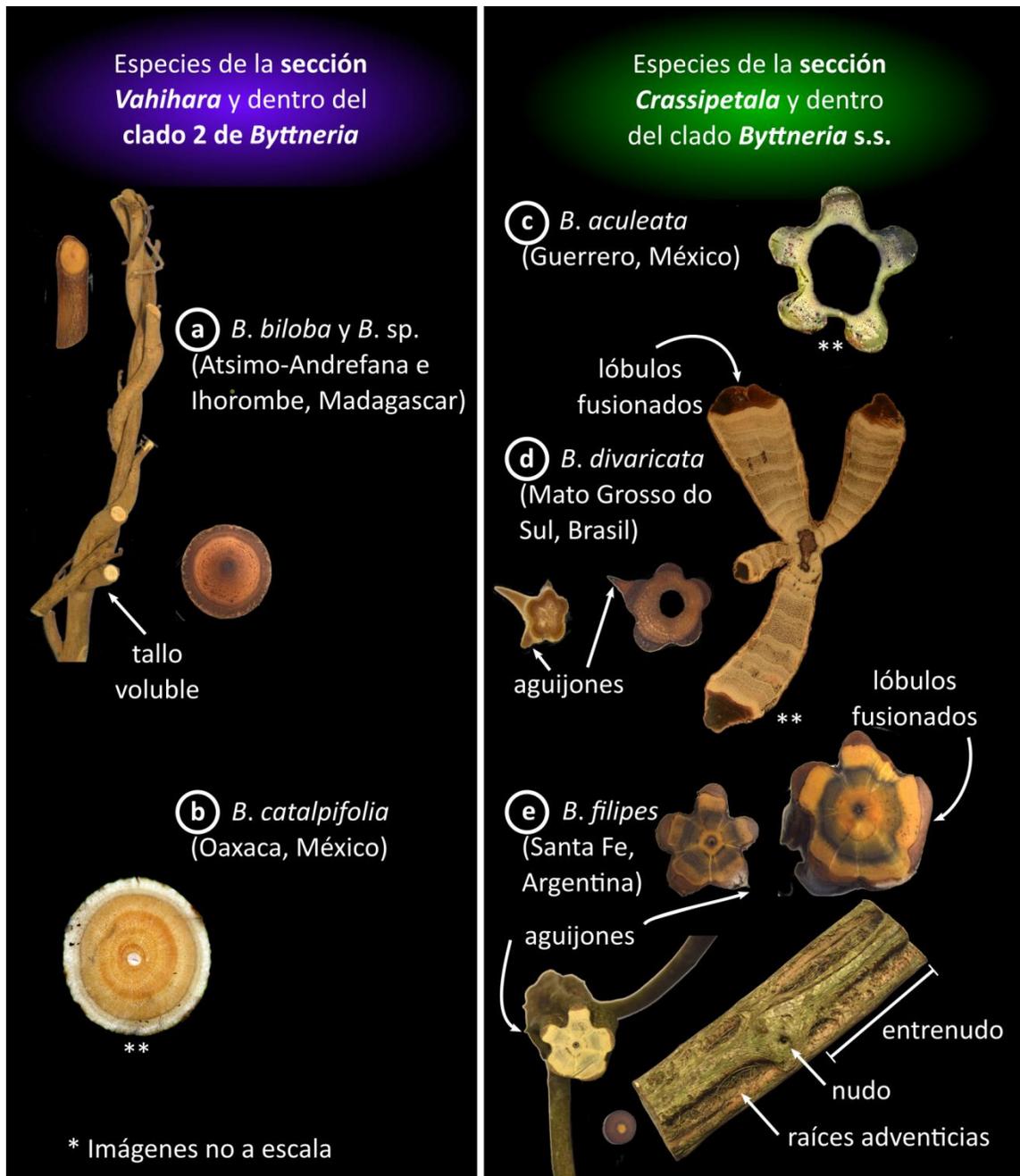


Figura 6. Diversidad de tallos en especies trepadoras de *Byttneria*. (a, b) Especies de tallos cilíndricos provenientes de Madagascar (Pace 1051 y Pace 1037) y México (Acevedo-Rodríguez 16352), respectivamente. (c, d, e) Especies de tallos lobulados provenientes de México (Acevedo-Rodríguez 16123), Brasil (Acevedo-Rodríguez 16697) y Argentina (Pace 1159), respectivamente. **Fotografías (b), (c) y (d) (el adulto tetralobulado) tomadas de Acevedo-Rodríguez *et al.* (2015 en adelante); agregadas con permiso del autor. Fotografías (a), (d) (tallos pentalobulados) y (e) tomadas por la autora de este trabajo.

Las dos especies estudiadas a nivel anatómico en este trabajo, *B. divaricata* y *B. filipes*, son dos especies sudamericanas de la sección *Crassipetala* cuya área de distribución incluye la cuenca amazónica, entre otros ríos; *B. divaricata* se distribuye desde el norte de Venezuela hasta Paraguay y *B. filipes* desde el noreste de Brasil, en buena parte de Argentina y cerca de la frontera con Bolivia (Cristóbal, 1976). Ambas son arbustos apoyantes armados con aguijones (Cristóbal, 1976). *B. filipes* tiene tallos que pueden ser huecos (Cristóbal, 1976) y ambas especies tienen tallos no-cilíndricos, tetralobulados a pentalobulados (Cristóbal, 1976; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante; este trabajo).

1.2. Planteamiento del problema de investigación

Objetivos

Este manuscrito tiene como objetivo general describir el desarrollo de los tallos lobulados en dos especies de *Byttneria*, así como explorar la evolución de tallos lobulados y de otros dos caracteres del tallo en el clado ABRM de Malvaceae.

Los objetivos particulares de este trabajo son los siguientes:

- Describir la ontogenia de los tallos lobulados en *Byttneria* desde una perspectiva anatómica, usando como modelos a *B. divaricata* y *B. filipes*.
- Delinear la distribución de cuatro caracteres del tallo (forma de crecimiento, forma del tallo joven, forma del tallo adulto, y ausencia/presencia de aguijones) en el clado ABRM de Malvaceae, con base en revisiones de literatura, especímenes de herbario y colectas preservadas en líquido.

- Realizar reconstrucciones de estados ancestrales (con enfoques de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana) para los cuatro caracteres bajo estudio y hacer una propuesta sobre la evolución (convergente, conservada) de los tallos lobulados en el clado ABRM de Malvaceae.

Preguntas de investigación

- ¿Cómo se desarrollan los tallos lobulados en *Byttneria* desde el punto de vista anatómico?
- En la filogenia más reciente del grupo ABRM, ¿cuál es la distribución de los tallos lobulados, de la forma de crecimiento de la planta y de la ausencia/presencia de aguijones en el tallo?
- ¿Cómo han evolucionado estos caracteres del tallo en el grupo ABRM?
- ¿Cuál es la posible relación de los tallos lobulados con la forma de crecimiento y la ausencia/presencia de aguijones en el tallo?

Justificación del estudio

Byttneria es un género pantropical compuesto principalmente por plantas trepadoras, algunas de las cuales tienen tallos lobulados. Aun cuando numerosos especímenes de herbario e ilustraciones botánicas basadas en especies de *Byttneria* exhiben tallos lobulados; se desconocen aspectos anatómicos de su desarrollo así como su distribución en la filogenia más reciente para el grupo ABRM. Este trabajo busca contribuir al conocimiento del desarrollo de los tallos de *Byttneria* a nivel anatómico, su distribución filogenética, evolución y posible relación con otros caracteres del tallo.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Material vegetal

Se colectaron muestras desde el ápice hasta la porción más gruesa del tallo de las especies en su hábitat natural. *Byttneria divaricata* Benth. se colectó a orillas del río Paraguay, en el norte de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, con un permiso de colecta, número 42351-4, otorgado por el Ministerio del Medio Ambiente de Brasil (MMA por sus siglas en portugués) y el Instituto Chico Mendes para la Conservación de la Biodiversidad (ICMBio) a M.R. Pace (voucher depositado en US y COR, Acevedo-Rodríguez 16697). *Byttneria filipes* Mart. ex K. Schum. se colectó a orillas del río Colastiné, en el sur de Colastiné, Santa Fe, Argentina (voucher depositado en CTES y MEXU, Pace 1159). Para su procesamiento anatómico, los tallos se fijaron en FAA 70 (5% formaldehído, 5% ácido acético glacial, 90% etanol 70) (protocolo modificado a partir de Johansen, 1940) y después de dos días se transfirieron a etanol 70% para su conservación.

Se estudiaron cuatro caracteres del tallo: forma de crecimiento, forma del tallo joven y adulto, ausencia/presencia de aguijones (ver **Apéndice 2** para detalles sobre la delimitación de estados), complementando diversas fuentes. Se consultaron ilustraciones y descripciones de *Ayenia* L. (Cristóbal 1960), *Byttneria* Loefl. (Cristóbal, 1976, 1985; Barnett y Dorr, 1990), *Rayleya* Cristóbal (Arbo, 1981; Cristóbal, 1981), *Megatritheca* Cristóbal (Cristóbal, 1965), así como del grupo externo, conformado por *Abroma augustum* (L.) L. f. y *Kleinhovia hospita* L. (Bayer y Kubitzki, 2003; Cheek y Dorr, 2007; Rahman *et al.*, 2012). Se estudiaron *in situ* todos los vouchers de *Byttneria* y *Ayenia* depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y todos los vouchers de *Byttneria* depositados en el Herbario de Tsimbazaza (TAN) en Antananarivo, Madagascar. Para las especies no encontradas en las colecciones de estos dos herbarios (varias *Ayenia* spp., *Byttneria* spp., *Rayleya bahiensis* Cristóbal, *Megatritheca grossedenticulata* (M. Bodard y Pellegr.) Cristóbal) y el grupo externo (*Abroma augustum* y *Kleinhovia*

hospita), con el fin de observar más de un espécimen por especie y con la ventaja de poder consultar especímenes con alguna forma de tipificación, se observaron herborizados digitalizados disponibles públicamente en versiones virtuales de diferentes herbarios: BR, COI, F, G, K, MO, MPU, NY, P, RB, S, US y W (acrónimos de acuerdo con Thiers, 2016). En primer lugar, se tomó como fuente de información la literatura y luego ésta se comparó con lo observado en especímenes de herbario; se citan algunos especímenes en los que uno o más caracteres se pueden observar claramente (ver información de los herbarios consultados en el **Apéndice 3** y los estados de carácter junto con las fuentes de información particulares en el **Apéndice 4**).

2.2. Procesamiento y análisis anatómicos

Procesamiento anatómico

Las muestras de diferentes regiones del tallo se incluyeron gradualmente en PEG 1500 (polietilén glicol) (Rupp, 1964). Las secciones histológicas (25-30 μm) se obtuvieron con un micrótopo de deslizamiento (American Optical Corp. 860 o Leica Hn40), se aplicó una capa de resina de poliestireno (espuma de poliestireno (unicel) disuelta en xileno o acetato de butilo) sobre el bloque del tallo incluido para garantizar que los tejidos blandos y rígidos permanecieran unidos y con la menor alteración posible (Barbosa *et al.*, 2010). El PEG 1500 se disolvió en agua después de la obtención de secciones. A las secciones histológicas se les aplicó una doble tinción de safrablau (1 safranina: 9 azul de astra en etanol 50; Bukatsch, 1972; modificado por Kraus y Arduin, 1997), y posteriormente se deshidrataron en una serie ascendente de etanol (50%, 70%, 96%, 100%). Se retiró la capa de poliestireno en xilol o acetato de butilo y se elaboraron preparaciones permanentes con resina sintética o bálsamo de Canadá. Las secciones de los aguijones se cortaron a mano alzada, siguiendo el mismo método desde la tinción hasta la elaboración de preparaciones, pero sin emplear resina de poliestireno.

Análisis anatómico

Se delimitaron tres etapas ontogenéticas en los tallos lobulados de *Byttneria*: crecimiento primario, crecimiento secundario inicial y crecimiento secundario avanzado. Estos estadios se analizaron bajo un microscopio compuesto (Velab prime VE-B50 y Leica DM2500). Las fotografías se tomaron con una cámara digital Nikon D3300 para la vista macroscópica de las especies y con diferentes cámaras y software acoplado a microscopios compuestos para las fotomicrografías. Las fotografías y figuras de este trabajo se editaron usando GIMP 2.10.18 (Kimball *et al.*, 1995-2020) e Inkscape 1.0 (Inkscape Developers, 2020). Dependiendo de la fuente de las topologías, éstas se obtuvieron usando RStudio 1.3.1093. (R Core Team, 2020; RStudio Team, 2020), Mesquite 3.61 (Maddison y Maddison, 2019), FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2006-2018) y/o GIMP 2.10.18 (Kimball *et al.*, 1995-2020), antes de agregar detalles en Inkscape 1.0 (Inkscape Developers, 2020). Las mediciones y conteos se realizaron usando ImageJ 1.53a (Schneider *et al.*, 2012) y de acuerdo con el comité de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA, por sus siglas en inglés) (IAWA Committee, 1989).

2.3. Nomenclatura adoptada

La producción de tejidos secundarios en los tallos cilíndricos (regulares) y no-cilíndricos (lobulados) de *Byttneria* sigue el mismo patrón bidireccional regular, según el cual un cámbium vascular produce xilema hacia el interior y floema hacia el exterior (**Figura 6, Figura 7**). Por lo anterior, y siguiendo la terminología estándar, una sección transversal durante el crecimiento secundario se compone de médula, xilema secundario y corteza (floema secundario, córtex y peridermis) (Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016) (**Figura 7**). Un tallo lobulado del tipo de *B. divaricata* y *B. filipes* se dividió en dos áreas principales: área fascicular o lobular (f/l) (**Figura 7b**, rectángulo con líneas punteadas) y área interfascicular o interlobular (if/il) (**Figura 7b**, rectángulo con líneas sólidas). Dentro de un área fascicular o lobular se reconocieron dos áreas más: un área central y un área periférica (**Figura 7b**, rectángulos con

líneas punteadas). Se prefiere el uso de la palabra “área” porque no existen límites bien definidos entre un lóbulo y un interlóbulo, sino una transición entre distintas áreas.

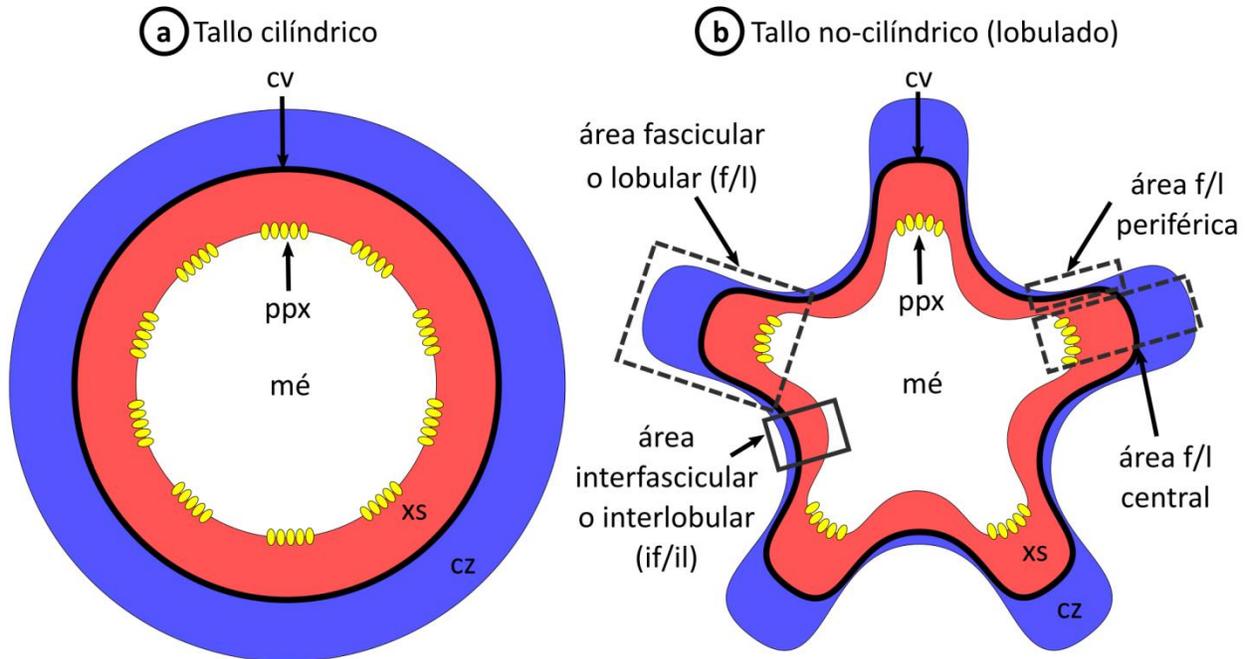


Figura 7. Terminología adoptada para la descripción anatómica de los tallos. **(a, b)** Crecimiento secundario. **(a)** Tallo regular. **(b)** Tallo lobulado del tipo de *B. divaricata* y *B. filipes*, con áreas fasciculares lobulares (f/l) (rectángulos con líneas punteadas) y áreas interfasciculares interlobulares (if/il) (rectángulo con líneas sólidas). El área f/l incluye un área central y un área periférica. El color azul corresponde a la corteza (cz), que incluye todos los tejidos al exterior del cambium vascular (cv, línea negra). El rojo corresponde al xilema secundario (xs); y el blanco a la médula (mé). Los óvalos amarillos representan los polos de protoxilema (ppx), que indican la localización de los haces vasculares durante el crecimiento primario.

En este trabajo se considera en sentido amplio a las plantas trepadoras como plantas que germinan en el suelo y sin ser capaces de sostenerse por sí mismas suben a un soporte (planta erecta u objeto inerte) en algún punto de su crecimiento, estas plantas conservan su conexión con el suelo al menos durante un tiempo y luego esta conexión puede perderse o mantenerse (Moreno, 1984; Font Quer, 2001; Cabanillas y Hurrell, 2012; Sperotto *et al.*, 2020). Así, considerando que las plantas trepadoras tienen diferentes mecanismos de ascenso, se incluyen a plantas con mecanismos “especializados” o “activos” (p. ej., tallos volubles), así como a plantas con mecanismos “no especializados” o “pasivos” (p. ej., aguijones) (Darwin, 1865; Schenck, 1893, Hurrell, 2000; Cabanillas y Hurrell, 2012; Sperotto *et al.*, 2020).

2.4. Análisis filogenéticos

Reconstrucción de estados ancestrales

Este trabajo se centra en *Byttneria*, un género no monofilético anidado dentro de un clado aquí llamado clado ABRM (Whitlock y Hale, 2011; Sharber, 2018), y correspondiente a lo que Bayer y Kubitzki (2003) llamaron *Byttneria s.l.* El clado ABRM se compone de cuatro linajes principales (**Figura 5**), dentro de los cuales el **clado *Byttneria s.s.*** es hermano del género monofilético *Ayenia*, y ambos son hermanos del linaje compuesto por *Rayleya bahiensis* y un clado de *Byttneria* con especies de la sección *Vahihara* únicamente. En este trabajo se hará referencia a las especies de *Byttneria* de este último grupo como el **clado 2 de *Byttneria*** (**Figura 5**). Todo este clado (*Ayenia/Byttneria s.s./clado de *Byttneria* 2/ *R. bahiensis**) es hermano de *Megatritheca grossedenticulata* (Sharber, 2018). Así, el clado ABRM se compone de cuatro géneros, y éstos son los que fueron considerados en los análisis realizados.

Con la información obtenida de diferentes fuentes (descritas en el apartado **2.1. Material vegetal**) se analizaron especies de *Byttneria* (cinco de las seis secciones), *Ayenia* (de sus tres secciones), *Rayleya bahiensis* (género monoespecífico), *Megatritheca grossedenticulata* (una de las dos especies del género) y el grupo externo (*Abroma augustum* y *Kleinhovia hospita*) empleado en la filogenia más reciente para el grupo ABRM, propuesta por Sharber (2018). Los análisis de este trabajo se realizaron sobre el cronograma consenso (árbol de máxima credibilidad de clados, MCC) para el clado ABRM y con una muestra post *burn-in* de 20,001 árboles obtenidos a partir de los análisis filogenéticos bayesianos de Sharber (2018). Sobre el cronograma consenso se realizaron análisis de reconstrucción de estados ancestrales para caracteres discretos, mediante el método de máxima verosimilitud (MV) (*Maximum Likelihood*) y bajo dos modelos de evolución implementados en Mesquite 3.61 (Maddison y Maddison, 2019): *Asymmetrical Markov k-state 2 parameter model* (AsymmMk), en el que se asumen tasas de cambio asimétricas, es decir, donde la probabilidad entre transiciones puede variar según la dirección

del cambio, y *Markov k-state 1 parameter model* (Mk1), en el que se asume que la tasa de cambio entre estados de carácter tiene la misma probabilidad (Lewis, 2001).

Para tomar en cuenta la incertidumbre filogenética y de tiempos de divergencia, en RStudio (R Core Team, 2020; RStudio Team, 2020), mediante la función *sample* de la librería *ape* 5.4-1 (Paradis y Schliep, 2019) se remuestraron 1,000 árboles al azar a partir de los 20,001 de Sharber (2018). Luego, en *BayesTraits* V3.0.2 (Pagel y Meade, 2019) se realizaron análisis de reconstrucción de estados ancestrales para cada carácter con la muestra de 1,000 árboles, bajo el modelo de evolución *Multistate* y el método de muestreo con cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC). Mediante inferencia bayesiana (IB), con el método de cadenas de Markov Monte Carlo de salto reversible (*reversible-jump Markov chains Monte Carlo*, rjMCMC) se realizó tres veces cada reconstrucción de estados de carácter con 10,000,000 iteraciones, un muestreo cada 1,000 generaciones y un *burn-in* del 10% (1,000,000) cada vez, especificando un *hyper-prior* con distribución exponencial con un intervalo de 0 a 10, a partir del cual se toman los valores de los *priors* (probabilidades previas) (*revjumphp exp 0 10*). Se especificó el mismo *hyper-prior* para todas las reconstrucciones, ya que en las exploraciones con MV, realizadas con el mismo programa, el promedio de las tasas de transición, bajo dos modelos diferentes, permaneció dentro del rango 0 a 10 en todos los estados de carácter. Se reconstruyeron los 45 nodos del árbol consenso ABRM (incluyendo al grupo externo), mediante el comando *AddNode*, el cual reconstruye nodos específicos, con lo que se obtiene la probabilidad de cada estado y la probabilidad de que el nodo de interés no exista dentro de la muestra de árboles. Se verificó la convergencia de cada corrida en *Tracer* v1.7.1. (Rambaut *et al.*, 2018), observándose que los valores del ESS (effective sample size) fueran mayores a 500, para cada carácter se seleccionó la corrida con el mayor ESS. Finalmente, sobre el cronograma consenso se graficaron las probabilidades promedio de cada estado obtenidas de la corrida seleccionada para cada carácter. Estos gráficos se obtuvieron en RStudio 1.3.1093. (R Core Team, 2020;

RStudio Team, 2020) mediante las librerías ape 5.4-1 (Paradis y Schliep, 2019), phangorn 2.5.5 (Schliep, 2011) y phytools 0.7-70 (Revell, 2012).

En ambos análisis, Mesquite y BayesTraits, se delimitaron los siguientes caracteres y estados de carácter: (1) forma de crecimiento (no-trepadora/trepadora), (2) forma del tallo joven (cilíndrico/lobulado), (3) forma del tallo adulto (cilíndrico/lobulado), (4) aguijones (ausentes/presentes) (ver **Apéndice 2** para detalles sobre la delimitación de estados y **Apéndice 4** para ver los estados de cada especie).

Para poner a prueba una posible correlación entre la forma de los tallos adultos y la ausencia/presencia de aguijones, se empleó una prueba de correlación en la evolución de caracteres discretos binarios (Pagel, 1994), implementada en Mesquite (Maddison y Maddison, 2019), en la que se ajustan los datos a un modelo de cambio independiente de los caracteres (modelo de cuatro parámetros) y a un modelo de cambio dependiente (modelo de ocho parámetros); si la diferencia entre ambas verosimilitudes es significativa, se rechaza la hipótesis de independencia y se puede inferir la evolución correlacionada (Pagel, 1994). Se buscó por cualquier efecto entre estos dos caracteres, se corrieron 100 iteraciones extra y 1,000 simulaciones para estimar el valor de P . Debido al polimorfismo en los tallos adultos de ocho especies (**Forma del tallo adulto** en **III. Resultados; Figura 9b**, especies con puntos rojos; **Apéndice 4**), la prueba de Pagel 94 se realizó con dos codificaciones de estados diferentes para dichas especies, como una manera de estimar los distintos escenarios y verificar posibles cambios en este análisis (**Apéndice 6**).

III. RESULTADOS

3.1. Distribución filogenética de caracteres del tallo y sus estados ancestrales dentro del clado ABRM

Los resultados obtenidos para los nodos indicados con puntas de flecha en las **Figuras 8-11** fueron congruentes mediante inferencia bayesiana (IB) y máxima verosimilitud (MV), por esta razón sólo se ilustran las reconstrucciones obtenidas con IB. Sin embargo, los resultados obtenidos para los nodos indicados con flechas pequeñas no fueron congruentes mediante ambos métodos en todos los casos (**Figura 8-11**). En el **Apéndice 5** se reportan los valores obtenidos con ambos métodos para todos los nodos indicados con puntas de flecha y flechas pequeñas en las **Figuras 8-11**. A continuación se describen los resultados de la reconstrucción de cada carácter, se presentan los valores de apoyo de nodos indicados obtenidos mediante IB (probabilidades posteriores que aquí se expresan en porcentaje, PP) y MV (verosimilitudes, %). En el caso de MV se presentan dos valores porque las reconstrucciones se hicieron bajo dos modelos de evolución implementados en Mesquite 3.61 (Maddison y Maddison, 2019) el primero valor corresponde al modelo AsymmMk y el segundo valor corresponde al modelo Mk1. En las **Figuras 8-11** se indican los dos estados de carácter con color turquesa y púrpura. En blanco se indican los nodos inexistentes, esto es aplicable sólo para las reconstrucciones hechas con IB, en donde los nodos con soportes muy bajos no existen en todas las filogenias posibles reconstruidas, por lo que esa posibilidad se representa como nodo inexistente, ya que no se puede reconstruir un estado de carácter si no hay un nodo sobre el cual hacerlo.

Forma de crecimiento (**Figura 8**). Los resultados indican que el estado en el nodo ancestral del clado ABRM era no trepador (**Figura 8**, nodo 1, 69PP con IB, 82% y 90% con MV). Las plantas trepadoras evolucionaron al menos dos veces de forma independiente dentro de dos clados diferentes de *Byttneria*, una vez en *Byttneria s.s.* (**Figura 8**, nodo 23, 97PP con IB, 97% y 96% con MV), en un clado compuesto de

arbustos escandentes o apoyantes; y una vez en el clado 2 de *Byttneria* (**Figura 8**, nodo 36, 99PP con IB, 96% y 95% con MV), en un clado compuesto por lianas de tallos volubles. Dentro de *Byttneria s.s.*, la forma de crecimiento trepadora se perdió una vez en el subclado de arbustos y subarbustos erectos compuesto por *B. jaculifolia* Pohl (erecta o decumbente), *B. pedersenii* Cristóbal, *B. stenophylla* Cristóbal y *B. scabra*. El resto de especies en *Byttneria s.s.* está formada por arbustos o árboles pequeños erectos en *B. morii* L.C. Barnett & Dorr, *B. schunkei* Cristóbal y *B. fruticosa* K. Schum. ex Engl. (especie con descripciones contradictorias, ver fuentes en **Apéndice 4**).

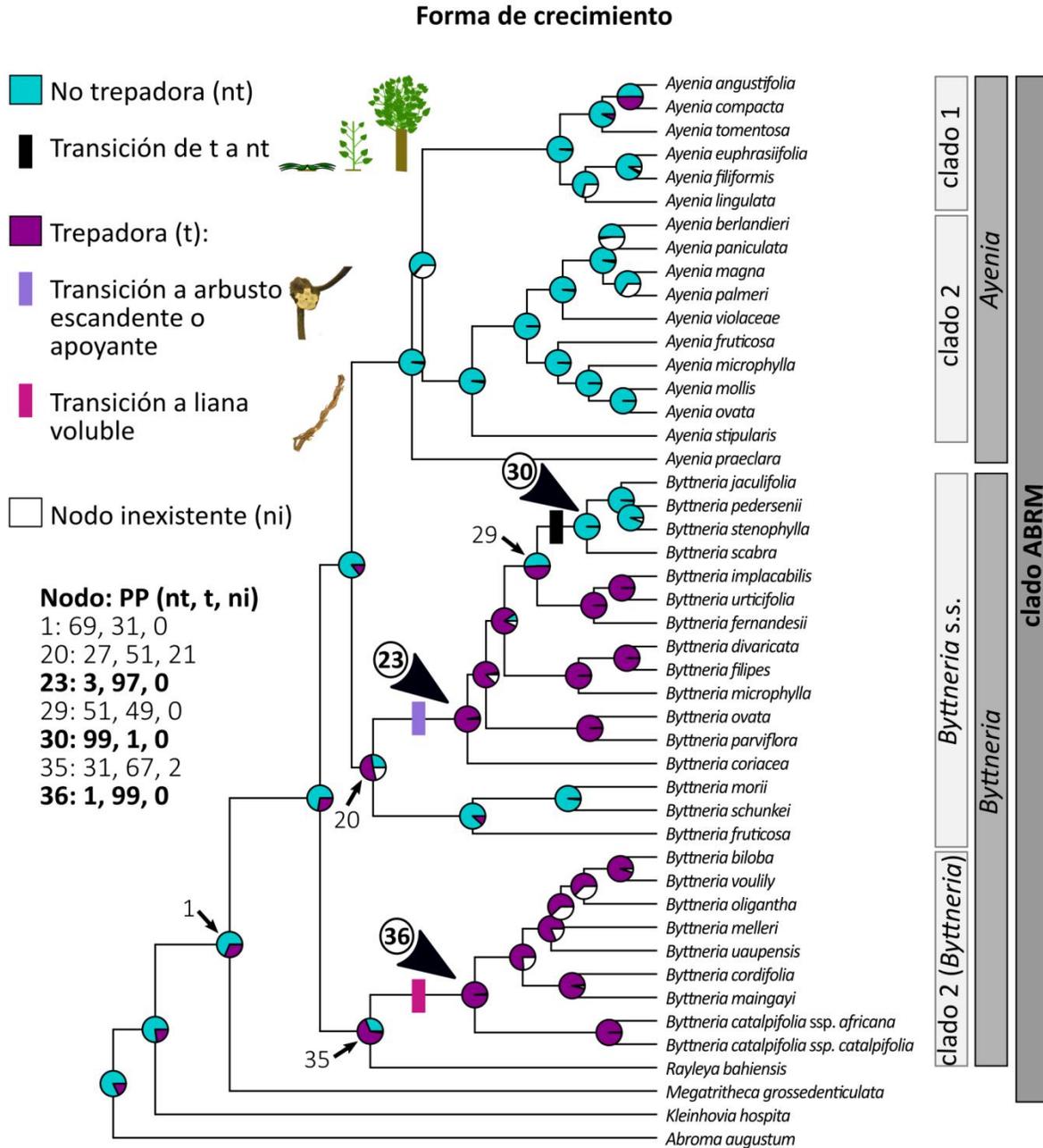


Figura 8. Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM: forma de crecimiento. En *Byttneria* las plantas trepadoras aparecieron al menos dos veces (nodo 23 y 36, puntas de flecha) y se perdieron al menos una vez (nodo 30, punta de flecha). Las flechas pequeñas indican el nodo ABRM (1) y nodos cercanos (20, 29 y 35) a aquellos con mayores probabilidades de aparición/desaparición de plantas trepadoras. Se indican con líneas de dos colores diferentes las transiciones de plantas no trepadoras a distintos tipos de plantas trepadoras, con lila la transición a arbustos escandentes o apoyantes y con rosa mexicano la transición a lianas volubles. La línea negra indica la transición planta trepadora a no trepadora. Los gráficos de pastel en cada nodo representan las PP obtenidas con IB (ver probabilidades desglosadas en Apéndice 5).

Forma del tallo joven (Figura 9a). Existen valores contradictorios respecto al estado en el nodo ancestral del clado ABRM (**Figura 9a**, nodo 1, 70PP cilíndrico con IB, 71% y 85% lobulado con MV). Alternativamente los tallos lobulados jóvenes pudieron haber aparecido al menos tres veces de manera independiente dentro del clado ABRM, una vez en *Ayenia* (**Figura 9a**, nodo 14, 99PP con IB, 98% y 99% con MV) y dos veces en *Byttneria*, en *Byttneria s.s.* (**Figura 9a**, nodo 23, 97PP con IB, 98% y 100% con MV) y en el nodo 36 (**Figura 9a**, nodo 36, 96PP con IB, 98% y 100% con MV) o en el nodo 35 (**Figura 9a**, nodo 35, 88PP con IB, 88% y 98% con MV), que incluye al clado 2 de *Byttneria* y a *Rayleya bahiensis*. Algunas de las especies con tallos lobulados en *Ayenia* son trilobuladas. Por otro lado, en *Byttneria s.s.* y en el clado 2 de *Byttneria*, aunque *B. scabra* puede tener más de cinco lóbulos, predominan las especies tetra a pentalobuladas. *Rayleya bahiensis* también es una especie con tallos lobulados jóvenes (**Figura 9a**).

Forma del tallo adulto (Figura 9b). Los resultados indican que el estado del tallo adulto en el nodo ancestral del clado ABRM era cilíndrico (**Figura 9b**, nodo 1, 97PP con IB, 100% y 100% con MV), lo cual implica que durante el desarrollo se perdió la forma lobulada presente en los tallos jóvenes. Dentro de los tres clados que presentan tallos lobulados jóvenes, sólo en *Byttneria s.s.* se conservaron los lóbulos en los tallos adultos (**Figura 9b**, nodo 24, 98PP con IB, 99% y 98% con MV). *Byttneria s.s.* incluye 12 especies en las que predominan los tallos lobulados, en su mayoría tetra a pentalobulados. Hasta donde se sabe, ocho de las 12 especies de este clado representadas en la filogenia conservan la forma cilíndrica en algunas porciones del cuerpo vegetal, por lo que un mismo individuo puede presentar tallos adultos lobulados y cilíndricos (**Figura 9b**, especies con puntos rojos; **Apéndice 4**).

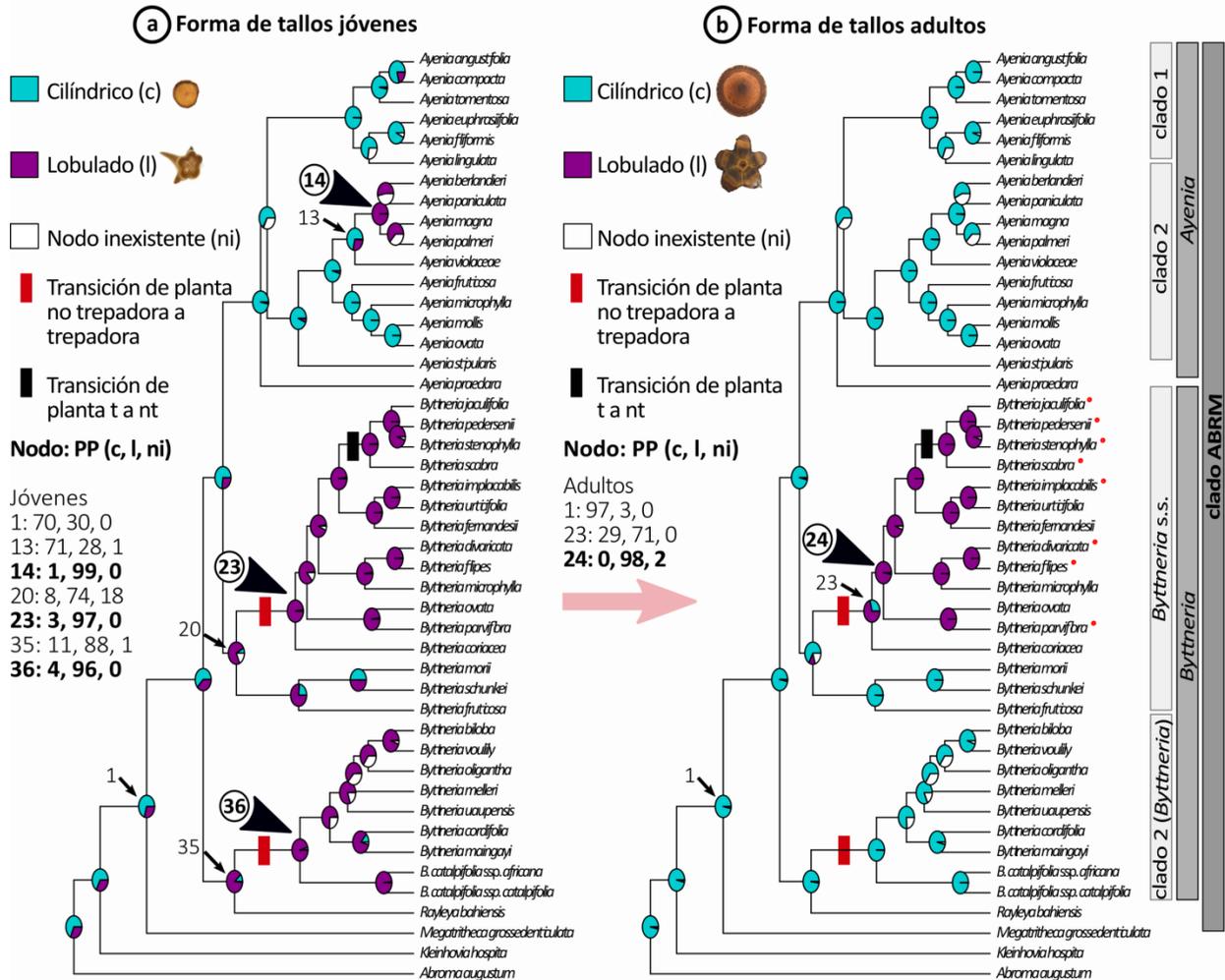


Figura 9. Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM: forma de tallos jóvenes y adultos. (a) En el clado ABRM los tallos lobulados jóvenes pudieron haber aparecido tres veces, una vez en *Ayeria* (nodo 14) y dos veces en *Byttneria* (puntas de flecha indican probabilidades más altas en el nodo 23 y 36, flechas pequeñas indican menor probabilidad en el nodo 20 y 35). (b) Los tallos lobulados adultos se conservaron únicamente en *Byttneria s. s.* (mayor probabilidad en el nodo 24 o con menor probabilidad en el 23). Se indican con puntos rojos las ocho especies de tallos adultos predominantemente lobulados que presentan tallos cilíndricos también. Las líneas rojas indican donde se produjeron las transiciones de plantas no trepadoras a plantas trepadoras. Las líneas negras indican la transición planta trepadora a no trepadora. Se indica con una flecha pequeña también el nodo ABRM (1). Los gráficos de pastel en cada nodo representan las PP obtenidas con IB (ver probabilidades desglosadas en Apéndice 5).

En el caso del subclado con arbustos y subarbustos erectos y raramente decumbentes formado por *B. jaculifolia*, *B. pedersenii*, *B. stenophylla* y *B. scabra* se observan tallos cilíndricos en las partes basales de las plantas. En el caso de los arbustos escandentes o apoyantes (p. ej., *B. divaricata*, *B. filipes*), se

observan tallos lobulados en el eje principal y tallos cilíndricos en algunas ramificaciones. La posición en la que se desarrollan los tallos cilíndricos en especies con tallos predominantemente lobulados, podría estar relacionada a la forma de crecimiento de cada una.

Ausencia/presencia de aguijones (Figura 10). Los resultados indican que el estado en el nodo ancestral del clado ABRM era inerme sin aguijones (**Figura 10**, nodo 1, 84PP con IB, 100% y 100% con MV). Los aguijones aparecieron una vez en *Byttneria s.s.* (**Figura 10**, nodo 23, 100PP con IB, 99% y 99% con MV) y se perdieron en un subclado de subarbustos formado por *B. jaculifolia*, *B. pedersenii* y *B. stenophylla* (**Figura 10**, nodo 31, 100PP con IB, 99% y 100% con MV).

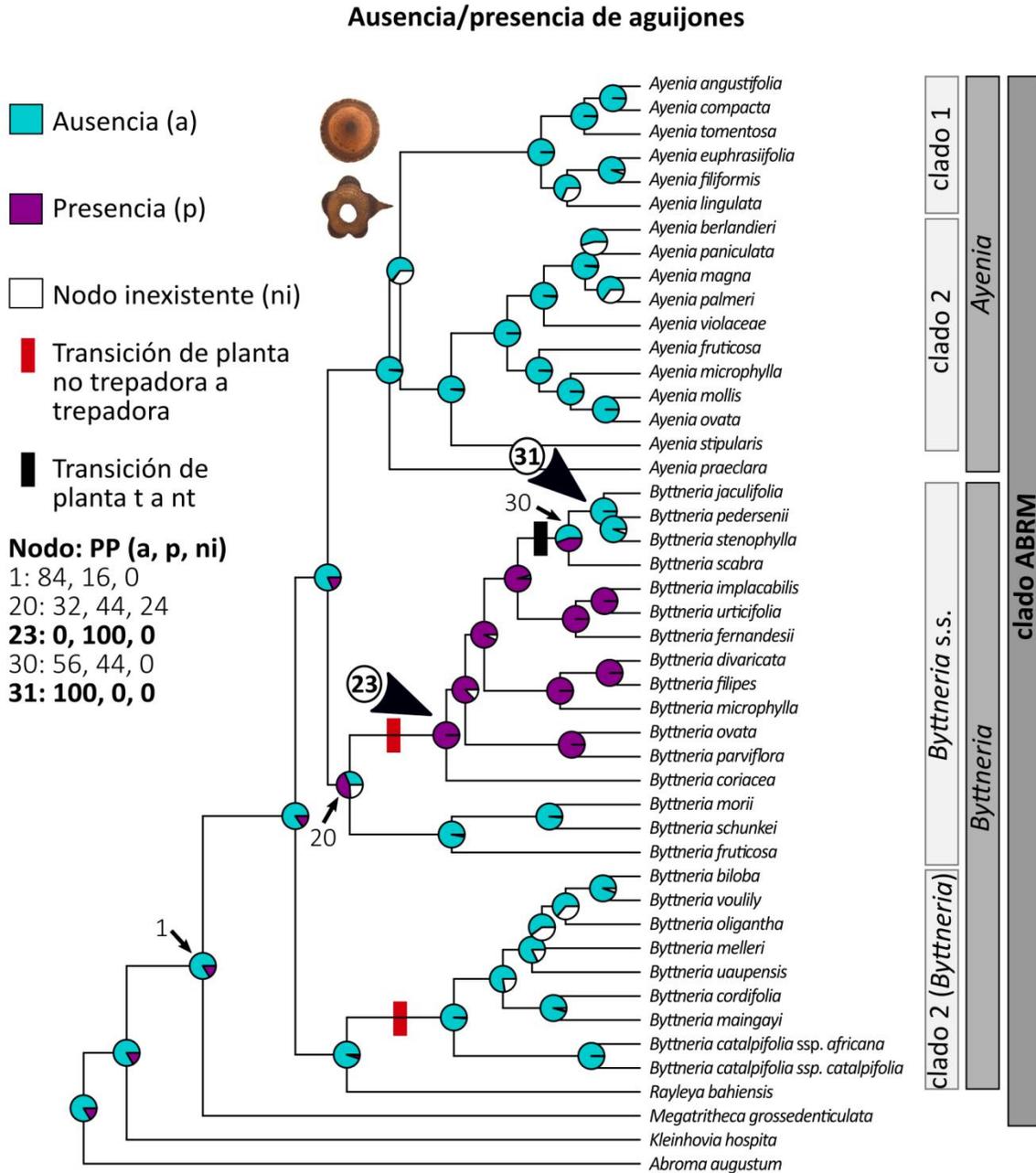


Figura 10. Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM: ausencia/presencia de agujones. En *Byttneria* las plantas armadas con agujones aparecieron al menos una vez (nodo 23, punta de flecha) y se perdieron al menos una vez (nodo 31, punta de flecha). Se indican con flechas pequeñas el nodo ABRM (1) y nodos cercanos (20 y 30) a aquellos con mayores probabilidades de aparición/desaparición de agujones. Las líneas rojas indican donde se produjeron las transiciones de plantas no trepadoras a plantas trepadoras. La línea negra indica la transición planta trepadora a no trepadora. Los gráficos de pastel en cada nodo representan las PP obtenidas con IB (ver probabilidades desglosadas en **Apéndice 5**).

3.2. Correlación de caracteres dentro del clado ABRM, con énfasis en *Byttneria*

En general, la forma de crecimiento trepadora se presenta en numerosas especies de *Byttneria* (**Figura 8**), pero con diferentes mecanismos de ascenso. Estas plantas tienen tallos cilíndricos adultos e inermes, como *B. catalpifolia* Jacq., *B. biloba* Baill. y la mayoría de especies dentro del clado 2 de *Byttneria*; o pueden tener tallos lobulados adultos armados con aguijones, como *B. divaricata*, *B. filipes* y la mayoría de especies dentro del clado *Byttneria s.s.* (**Figura 6, Figura 8, Figura 9**). Se mostró que la evolución de los tallos lobulados adultos se correlaciona con la ausencia/presencia de aguijones en el tallo, mientras que la distribución de tallos cilíndricos coincide con la ausencia de aguijones (**Figura 11; Apéndice 6, $P < 0.05$**).

Existen algunas excepciones a este patrón, *Byttneria coriacea* Britton es una especie trepadora (arbusto escandente o apoyante) con aguijones y tallos adultos cilíndricos; otras especies como *B. jaculifolia*, *B. pedersenii* y *B. stenophylla*, son inermes y tienen tallos adultos lobulados en la mayor parte del cuerpo vegetal, con tallos adultos cilíndricos cerca de porciones basales.

A continuación se describe la ontogenia de los tallos lobulados en *B. divaricata* y en *B. filipes*, ambas especies de la sección *Crassipetala*, perteneciente al clado *Byttneria s.s.* (**Figura 6d, e**).

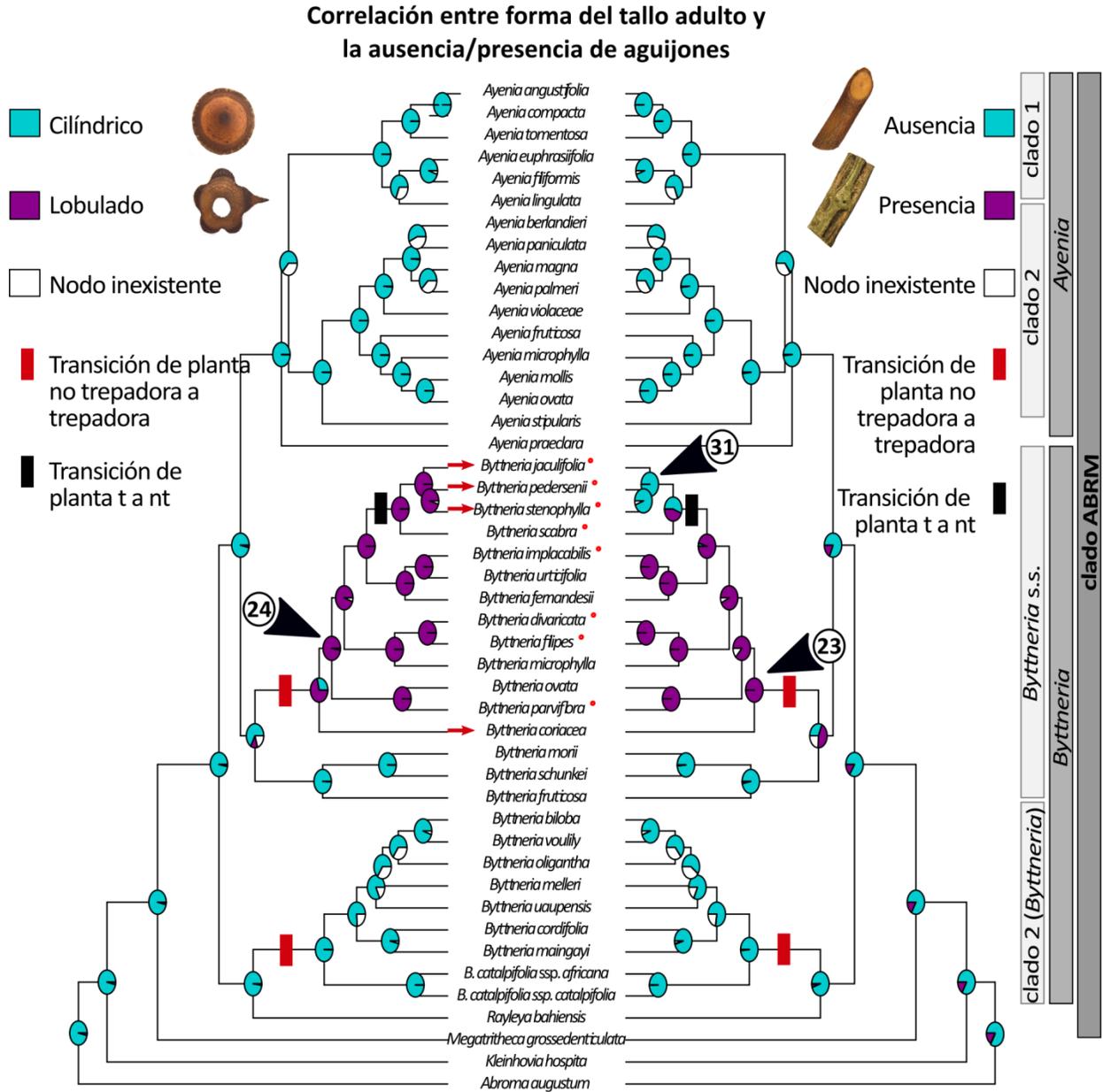


Figura 11. Correlación entre forma del tallo adulto y la ausencia/presencia de agujones. En general, las especies de tallos adultos lobulados tienden a presentar agujones, a diferencia de aquellas con tallos adultos cilíndricos. Se indican con puntos rojos las ocho especies de tallos adultos predominantemente lobulados que presentan tallos adultos cilíndricos también. Las líneas rojas indican donde se produjeron las transiciones de plantas no trepadoras a plantas trepadoras. Las líneas negras indican la transición planta trepadora a no trepadora.

3.3. Ontogenia de tallos lobulados en *Byttneria*

Existen tallos lobulados en *Byttneria* con diferentes morfologías, que cambian a lo largo de la vida de un individuo (**Figura 6, Figura 12**). La ontogenia aquí presentada corresponde únicamente a tallos lobulados del tipo de *B. divaricata* y *B. filipes* (**Figura 6d, e, Figura 12c, d**), que posiblemente representa a la mayoría de arbustos escandentes o apoyantes (p. ej., *B. aculeata*, **Figura 6c**) y dentro de las especies erectas, a los de *B. scabra* (**Figura 12b**). Sin embargo, es importante notar que la ontogenia aquí presentada no puede generalizarse a todos los tallos lobulados del género *Byttneria*, especialmente a los de algunas especies erectas o decumbentes (p. ej. *B. jaculifolia*, **Figura 12a**, *B. pedersenii*).

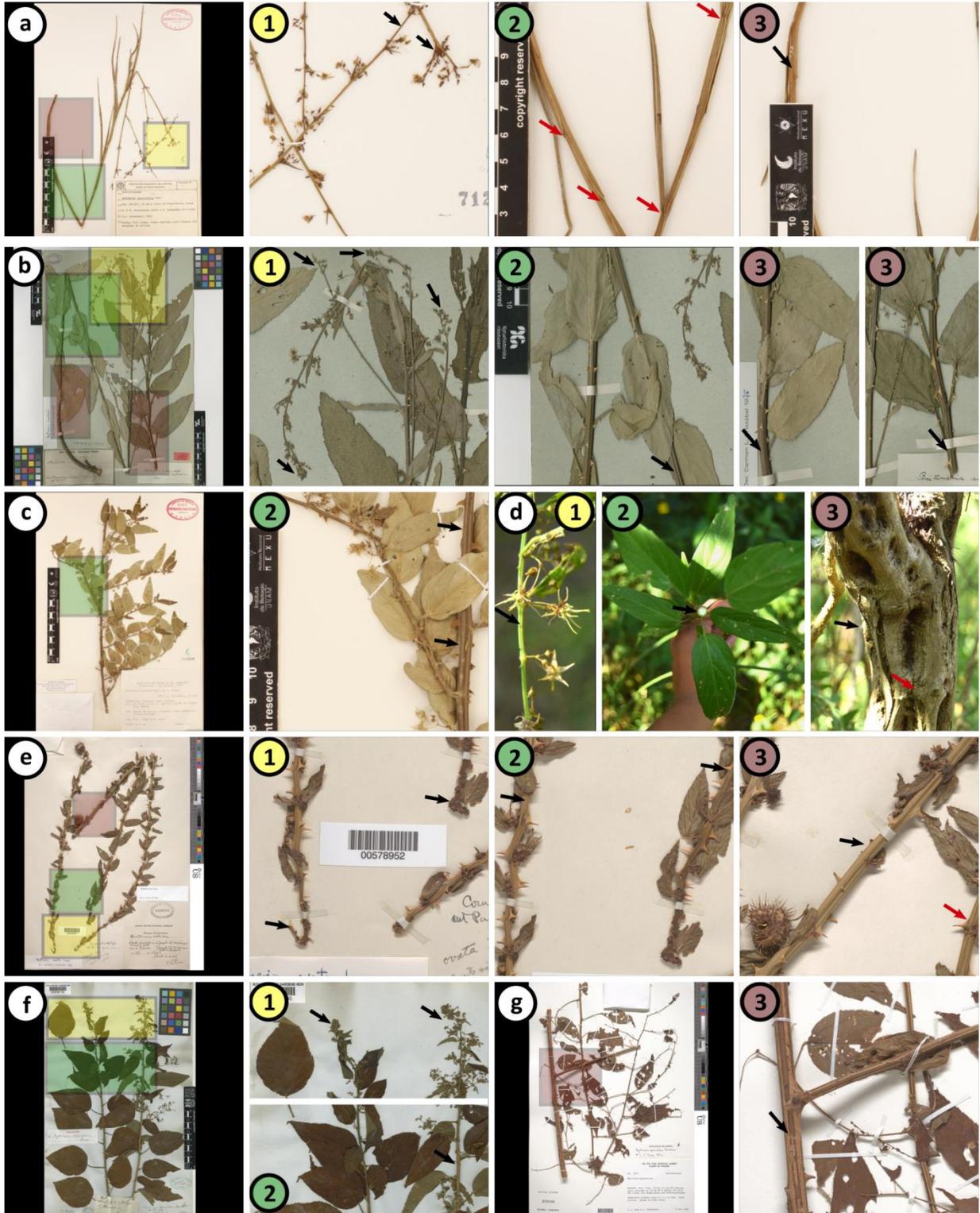


Figura 12. Diversidad de tallos lobulados en especies no trepadoras y trepadoras de *Byttneria*. (a, b) No trepadoras, (c-g) trepadoras. Se muestran seis especímenes (marcados con letras) y a su derecha, acercamientos a porciones de interés de los mismos (marcados con números). Los círculos de colores

numerados indican aproximadamente el estadio de crecimiento (señaladas en el espécimen con un recuadro del mismo color); esta numeración no equivale a la empleada en la ontogenia, es únicamente para ilustrar el cambio a lo largo de la vida de una planta. Las flechas negras indican la porción de tallo de cada estadio y las flechas rojas los nudos en los que dos lóbulos se unen. Los herborizados pueden consultarse en línea, se indica la especie (herbario del que se tomó la imagen, identificador (ver detalles para cada herbario en el **Apéndice 3**): colector(es) y número de colecta). **(a)** *B. jaculifolia* (MEXU virtual, 712567: Hatschbach 56283 *et al.*). **(b)** *B. scabra* (S virtual, S12-17528: Mosén 4027). **(c)** *B. filipes* (MEXU virtual, 784999: López 110 y Vanni). **(d)** *B. filipes* (fotografías cortesía de R. Nejapa, voucher depositado en CTES y MEXU: Pace 1159 *et al.*). **(e)** *B. ovata* Lam. (US virtual, 00578952: Firmin 218). **(f)** *B. parviflora* Benth. (K virtual, K000381160: Hartweg 641). **(g)** *B. parviflora* (US virtual, 00578969: Dorr 6497 y Valdespino).

El tallo de *B. divaricata* y *B. filipes* es pentalobulado desde el inicio de su desarrollo en el ápice caulinar (estadio 1, **Figura 13a**, **Figura 14a, b**). Ubicados por los polos de protoxilema, se observan cinco haces vasculares colaterales o una reunión de ellos, cuya distribución coincide con las cinco áreas fasciculares/lobulares (f/l) centrales (**Figura 13a**, **Figura 14a, b**, líneas amarillas); existe una mayor producción de células corticales en las áreas f/l centrales, respecto a las áreas interfasciculares/interlobulares (if/il) (**Figura 13a**, **Figura 14a, b, d-f**, asteriscos amarillos). En las áreas if/il se observan cordones individuales de floema primario (**Figura 13a**, **Figura 14d-f**, líneas amarillas). Se observan al menos tres tipos de tricomas diferentes y en *B. filipes* se observan drusas. Luego, un cámbium vascular continuo y concéntrico se establece, pero desde el inicio de su actividad se observa una marcada diferencia entre la producción de tejidos secundarios dentro del área f/l (derivada del procámbium) y el área if/il (originada por parénquima interfascicular) (estadio 2, **Figura 13b**, **Figura 14c**, asteriscos amarillos). Por consiguiente, los cinco lóbulos de los tallos coinciden con los cinco haces vasculares dentro de las áreas f/l del sistema vascular primario; mientras que las cinco áreas interlobulares coinciden con la distribución de los cordones de floema primario (**Figura 13**, **Figura 14**). En ocasiones, en el xilema primario, el parénquima de este tejido se dilata entre las filas de vasos, por esta razón, lo que inicialmente parecía un solo haz vascular colateral, más tarde se observa como varios haces vasculares muy próximos entre sí (**Figura 14b, c**). Los lóbulos se mantienen y su forma se acentúa

cada vez más conforme el crecimiento secundario continúa (estadio 3, **Figura 13c**, **Figura 14g-i**). Dentro de las áreas if/il y f/l periféricas la producción de floema secundario disminuye drásticamente y prácticamente se detiene (**Figura 14g, i**). Los tejidos secundarios de los lóbulos e interlóbulos son diferentes en cuanto a la proporción de su producción y características celulares. Los tejidos son similares dentro de las áreas if/il y f/l periféricas, y diferentes cuando se comparan con las áreas f/l centrales (**Figura 14g-i**, rectángulos). Por ejemplo, el diámetro tangencial de los vasos en *B. divaricata* es mayor dentro de las áreas f/l centrales ($106.07 \pm 33.22 \mu\text{m}$), con respecto a las áreas if/il ($29.29 \pm 11.36 \mu\text{m}$). También hay un número de vasos mayor dentro de las áreas if/il ($95/\text{mm}^2 \pm 34.13$) que dentro de las áreas f/l centrales ($38.2/\text{mm}^2 \pm 10.42$). Los radios se vuelven mucho más amplios en las áreas f/l periféricas y en la transición entre áreas f/l e if/il (**Figura 14i**, **Figura 15c, d**). La médula retiene ligeramente la forma pentalobular observada en el contorno del tallo a lo largo de su crecimiento (**Figura 13**). A la altura del nudo es común que dos de los cinco lóbulos iniciales se fusionen, quedando cuatro lóbulos en total, exactamente en donde surge una hoja y su rama axilar. Los lóbulos fusionados se separan enseguida después del nudo, reapareciendo cinco lóbulos en los entrenudos, pero algunas veces aún se pueden observar indicios de la fusión (**Figura 6d, e**, **Figura 13c, d**, flechas negras). Cuando un mismo tallo tiene lóbulos y aguijones, se observa que los aguijones crecen exclusivamente sobre los lóbulos (p. ej., *B. divaricata*, *B. filipes*) (**Figura 6d, e**, **Figura 15a**). En los tallos jóvenes, los aguijones están formados por una extensión epidérmica con células elongadas de parénquima cortical en el interior (**Figura 15a, b**). Contrario a los aguijones, las raíces adventicias se desarrollan en las áreas if/il o cerca de las áreas f/l periféricas (p. ej., *B. filipes*) (**Figura 6e**, **Figura 15c, d**). Estas raíces se originan a partir del cámbium vascular en regiones de radios amplios, ya sea del medio o de los bordes de éstos. El ápice radical desplaza al floema secundario y al córtex conforme emerge a través de la corteza (**Figura 15c, d**).

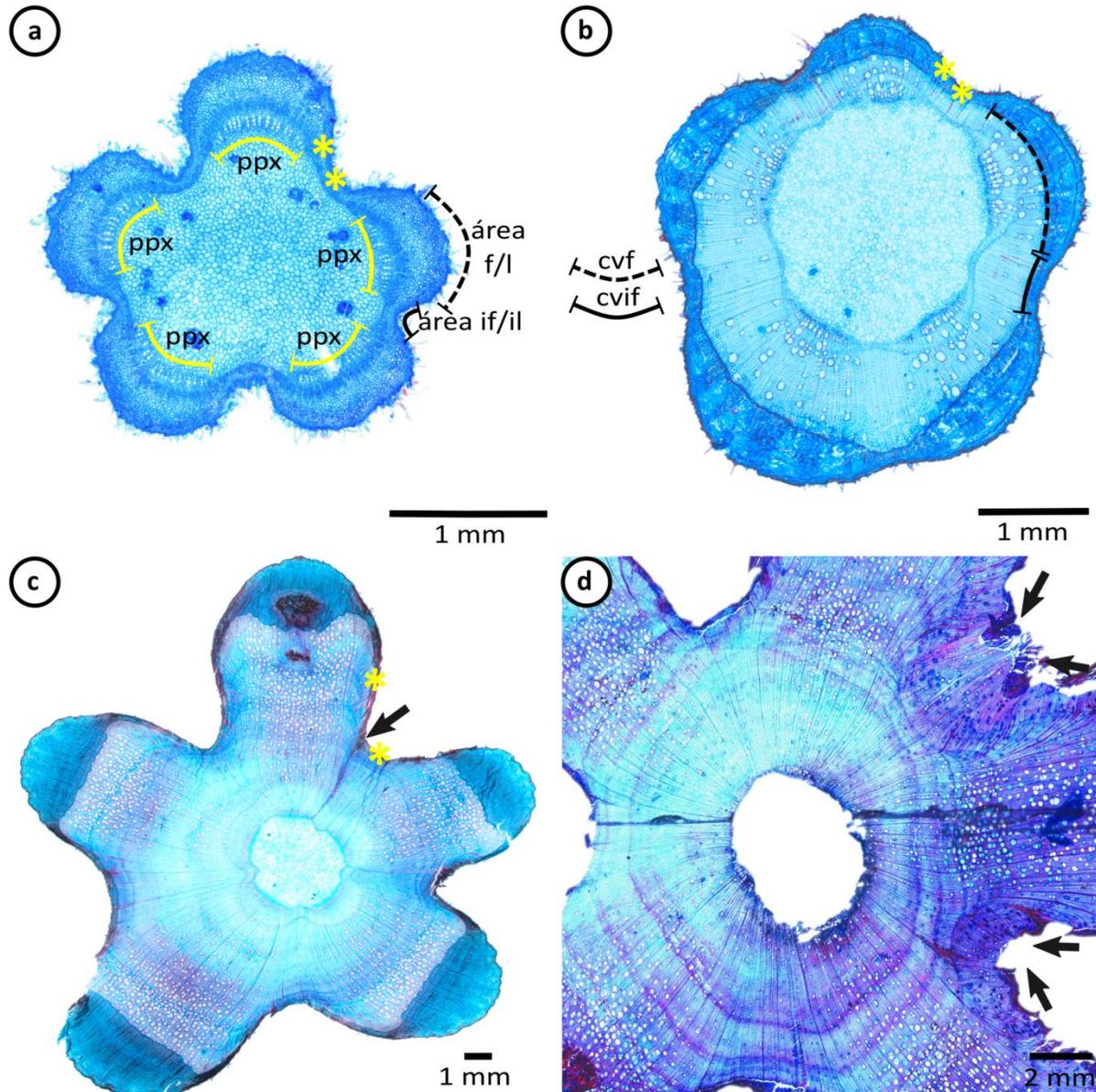


Figura 13. Los tres estadios ontogenéticos en los tallos lobulados de *Byttneria divaricata*. **(a)** Estadio 1, crecimiento primario. **(b)** Estadio 2, crecimiento secundario inicial. **(c, d)** Estadio 3, crecimiento secundario avanzado. área f/l = área fascicular o lobular, área if/il = área interfascicular o interlobular, cvf = cámbium vascular fascicular, cvif = cámbium vascular interfascicular, ppx = polos de protoxilema, asteriscos amarillos en las áreas f/l periféricas y en las áreas if/il, flechas negras en indicios sobre la unión de dos lóbulos.

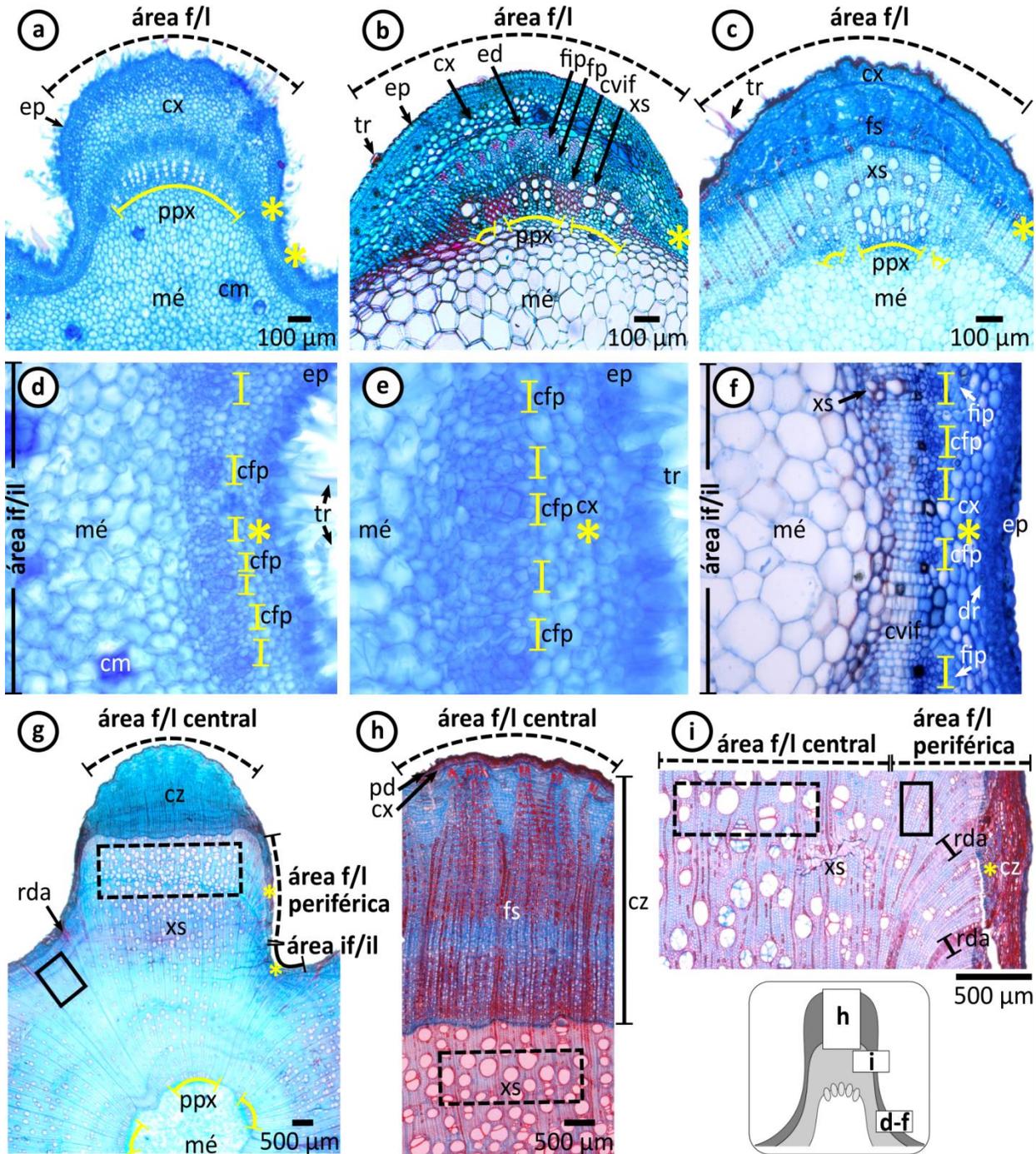


Figura 14. Detalles de la ontogenia en los tallos lobulados de *Byttneria*. **(a, c-e, g-i)** *B. divaricata*. **(b, f)** *B. filipes*. **(a, b)** Crecimiento primario en áreas f/l, los haces vasculares o una reunión de ellos, ubicados por los polos de protoxilema (líneas amarillas) coinciden con el área f/l central, en **(b)** hay crecimiento secundario incipiente. **(c)** Crecimiento secundario inicial en áreas f/l, los polos de protoxilema (líneas amarillas) se separan por la dilatación del parénquima en el xilema. **(d-f)** Crecimiento primario en áreas if/il, se observan cordones individuales de floema primario (líneas amarillas), **(e)** es un acercamiento a

(d), en (f) hay crecimiento secundario incipiente y drusas. (g-i) Crecimiento secundario avanzado, la producción de floema se detiene casi por completo en las áreas f/l periféricas y en las áreas if/il (asteriscos amarillos). En las áreas f/l centrales (rectángulo con líneas punteadas), el diámetro de los vasos es notablemente mayor con respecto a las áreas if/il y f/l periféricas (rectángulo con líneas sólidas). En el esquema sombreado se indica la posición de (d-f), (h) e (i) dentro de un tallo lobulado. área f/l = área fascicular/lobular, área if/il = área interfascicular/interlobular, tr = tricoma, ep = epidermis, dr = drusa, cx = córtex (que incluye ed = endodermis), fip = fibras pericíclicas, hv = haz vascular, cfp = cordones de floema primario, mé = médula, cm = célula mucilaginosa, cz = corteza, pd = peridermis, cx = córtex, fs = floema secundario, xs = xilema secundario, ppx = polo de protoxilema, rda = radio amplio.

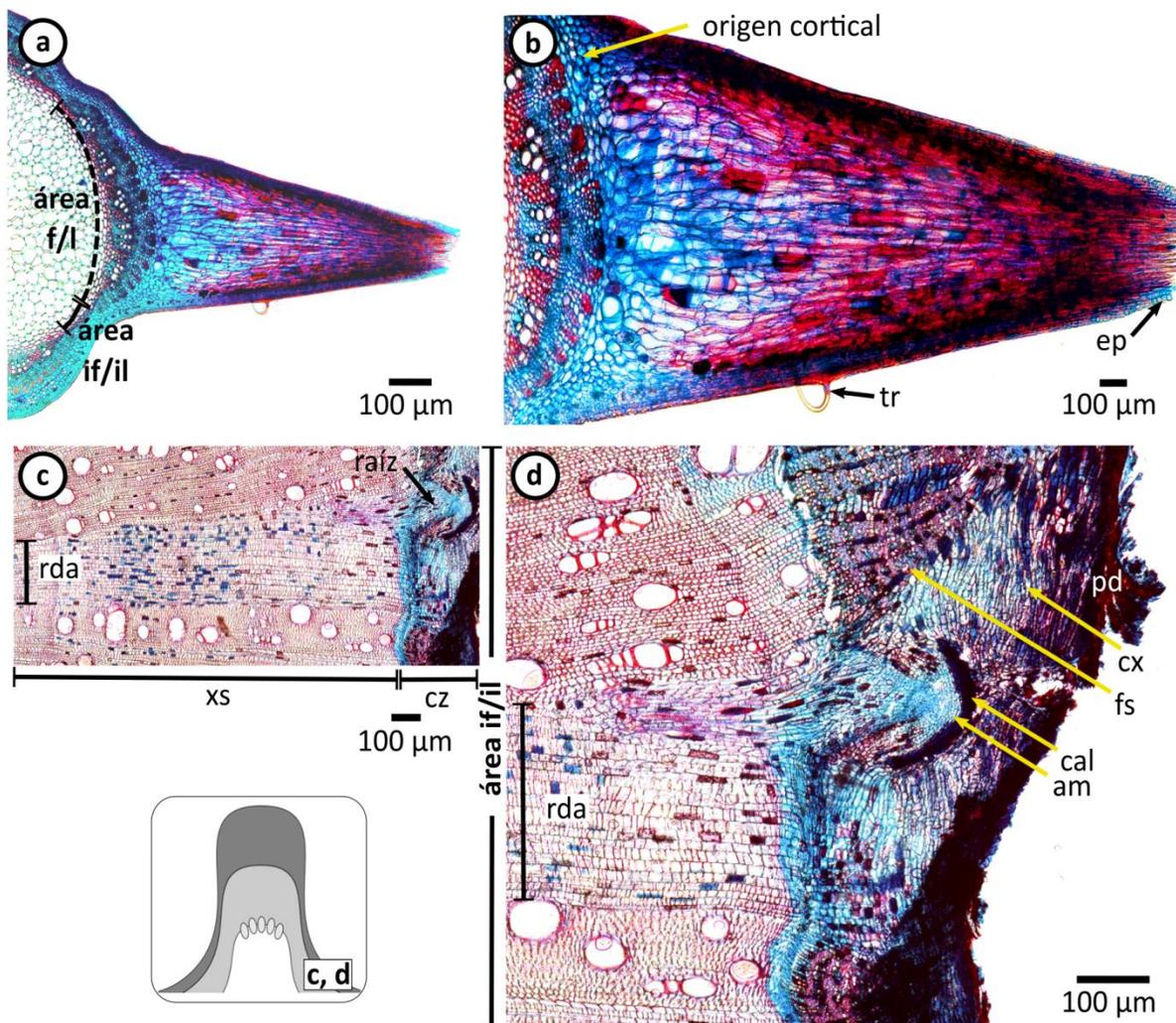


Figura 15. Agujones y raíces adventicias en *Byttneria filipes*. (a) Agujón sobre el área lobular. (b) Los agujones están formados por células corticales alargadas cubiertas por un estrato de células epidérmicas. (c) La raíz surge de un amplio radio dentro del área interlobular. (d) Cuando la raíz emerge

de los bordes de un radio, desplaza al floema secundario y al córtex. En el esquema sombreado se indica la posición de **(c)** y **(d)**. área f/l = área fascicular/lobular, área if/il = área interfascicular/interlobular, tr = tricoma, ep = epidermis, cz = corteza, pd = peridermis, cx = córtex, fs = floema secundario, xs = xilema secundario, rda = radio amplio, am = actividad meristemática, cal = caliptra.

IV. DISCUSIÓN

Dentro de un contexto filogenético, se encontró que la mayoría de plantas trepadoras en *Byttneria* tienen tallos lobulados jóvenes, algunas de las cuales evolucionaron dentro del clado *Byttneria* s.s. como trepadoras (arbustos escandentes o apoyantes) de tallos lobulados adultos armados con aguijones. Mientras que otras especies evolucionaron como trepadoras (lianas) de tallos cilíndricos adultos, volubles e inermes dentro del clado 2 de *Byttneria*. Aquí se discute la distribución filogenética de estos caracteres, posibles correlaciones en su evolución y la ontogenia de los tallos lobulados, usando como modelo a las especies *B. divaricata* y *B. filipes*.

4.1. Distribución filogenética de caracteres del tallo y sus estados ancestrales dentro del clado ABRM de Malvaceae

En Malvaceae existen especies de plantas trepadoras únicamente dentro de algunos géneros, mientras que hay estructuras punzantes, como aguijones y espinas, tanto en especies trepadoras, como en especies no trepadoras. En géneros de Malvoideae hay algunas especies trepadoras, dentro de *Gossypioideae* y *Malvaviscus* Fabr., así como algunas plantas con aguijones en *Wercklea* Pittier & Standl. (Bayer y Kubitzki, 2003). Los árboles con aguijones pueden encontrarse dentro de diferentes géneros de Bombacoideae, tales como *Bombax* L., *Ceiba* Mill., *Neobuchia* Urb., *Pachira* Aubl., *Pseudobombax* Dugand y *Spirotheca* Ulbr. (Roth, 1981; Bayer y Kubitzki, 2003; Angyalossy *et al.*, 2016; Guía-Ramírez *et al.*, 2021); estos aguijones son probablemente una plesiomorfía dentro del clado Kapok, uno de los tres linajes principales de la subfamilia (Carvalho-Sobrinho *et al.*, 2016). Respecto a otras subfamilias, existen plantas trepadoras en Grewioideae, hermana de Byttnerioideae, dentro de *Ancistrocarpus* Oliv., *Clappertonia* Meisn., *Grewia* y *Vasivaea* Baill. (Bayer y Kubitzki, 2003). En Byttnerioideae, las estructuras punzantes pueden encontrarse en árboles y arbustos de *Abroma* Jacq. y *Commersonia* J.R. Forst. & G.

Forst. (Bayer y Kubitzki, 2003). Hasta donde se sabe, los tallos lobulados dentro de la familia sólo han sido reportados en Malvoideae como “tallos acanalados, angulares o alados” en *Gossypioides* (Hutchinson, 1947; Bayer y Kubitzki, 2003); dentro del clado Grewioideae/Byttnerioideae con diferentes términos en *Byttneria* (Cristóbal, 1976; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante), y como “tallos alados” en *Grewia* (Gama, 2020; Gama y Oskolski, 2021).

Las trepadoras dentro del clado ABRM pueden ser, siguiendo los términos empleados por Cristóbal (1976): (1) lianas inermes de la sección *Vahihara* y (2) arbustos escandentes o apoyantes armados con aguijones sobre los lóbulos del tallo de las secciones *Crassipetala*, *Incasica*, y *Urticifolia*. Los tallos lobulados han sido reportados utilizando diversos términos dentro de *Byttneria* en las secciones *Crassipetala*, *Incasica*, *Urticifolia* y *Byttneria* (Cristóbal, 1976), pero como se mencionó en la introducción, Cristóbal (1976) no los consideró una variante cambial. Al ser menos frecuentes y más complejos, las lianas, los tallos lobulados y los aguijones fueron considerados “especializados” dentro del género y la tribu (sólo los aguijones) en la revisión taxonómica del género (Cristóbal, 1976).

Actualmente se sabe que *Byttneria* no es un género monofilético, pues representantes de cinco de sus seis secciones se distribuyen dentro de dos linajes diferentes del clado ABRM (Whitlock y Hale, 2011; Sharber, 2018). Mediante un mapeo de la forma de crecimiento en la filogenia del grupo ABR (*Ayenia*, *Byttneria*, *Rayleya*), se encontró que las plantas trepadoras evolucionaron al menos dos veces en diferentes clados, con transiciones de (1) árboles y arbustos erectos a lianas inermes y (2) árboles y arbustos erectos a arbustos semi escandentes o apoyantes (Whitlock y Hale, 2011). Estos resultados previamente publicados para el grupo ABR (Whitlock y Hale, 2011), se corroboraron en el presente trabajo para el grupo ABRM, las plantas trepadoras evolucionaron al menos una vez en *Byttneria* s.s. y otra vez en el clado 2 de *Byttneria*. Además, aquí se incorpora la relación de los tallos lobulados con el surgimiento de dos diferentes mecanismos de ascenso.

Antes de discutir la evolución de los tallos lobulados en el clado, hay que mencionar que este parece ser un carácter muy plástico que cambia entre especies y de acuerdo con la historia de vida de cada organismo, por lo que es difícil categorizarlos. Cristóbal (1976) los describió con una variedad de términos porque morfológicamente se observan varios tipos de “tallos lobulados adultos” (**Figura 12**). Algunos son apenas unas finas líneas amarillas que surcan el tallo (p. ej., *B. jaculifolia*, **Figura 12a**, *B. pedersenii*) que se continúan con las hojas; lo que podría representar un ejemplo de homeosis en sentido amplio, en el que los factores que operan sobre la formación de una estructura en cierta parte del cuerpo (lóbulos en tallo) se expresan en otra parte del cuerpo (continuación de lóbulos en hoja) (Sattler, 1988). Otros son lóbulos sobre los que hay finas líneas amarillas (p. ej., *B. ovata*, **Figura 12e**) y otros más son claramente lóbulos parecidos a los tallos cuya ontogenia se describió aquí (p. ej., *B. aculeata*, **Figura 5c**).

La ontogenia de *B. filipes* muestra que ésta es una especie con tallos lobulados jóvenes y tallos lobulados adultos producidos por la actividad diferencial del cámbium vascular. Sin embargo, pueden observarse especímenes de herbario de tallos adultos cilíndricos sobre los que hay líneas amarillas anchas (**Figura 12c**). Este tipo de tallo, también presente en *B. parviflora* (**Figura 12f**), se codificó como lobulado porque en especímenes de poblaciones naturales en donde se pueden observar partes más longevas de las plantas, es claro que este tipo de tallo puede desarrollar lóbulos sobresalientes (**Figura 12d**) que generalmente no se incluyen en los herborizados (comparar los tallos de *B. filipes* y de *B. parviflora*, **Figura 12c, f**). Este caso ejemplifica que los estudios basados en especímenes de herbario aportan información valiosa, pero también tienen limitaciones. En el caso de los tallos lobulados no se puede tener certeza sobre cómo se seguirían desarrollando en porciones más longevas de las plantas, porciones observables en campo. Quizá una especie que no muestra evidencias de tenerlos o que muestra señales vagas en un herborizado, sí los desarrolla en porciones mucho más longevas que no se

herborizan y que son claramente trepadoras, como lo explicado anteriormente en *B. filipes* (**Figura 12c, d**).

Además, existen otras limitaciones relacionadas con la caracterización de estados de carácter con base en observaciones de herbario, por ejemplo, al examinar las porciones de tallo más cercanas al ápice caulinar en los herborizados, la pubescencia y/o el aplastamiento pueden dificultar la codificación de la forma, entonces se codifica como “incierto” si no es posible hacer cortes transversales y no se encuentran otros herborizados en los que se observe claramente la forma. (ver **Apéndice 2**).

Los tallos lobulados jóvenes pudieron haber evolucionado al menos tres veces dentro del clado ABRM de Malvaceae. En contraste, los lóbulos en tallos adultos se conservaron solamente en *Byttneria s.s.*, donde es probable que hayan coevolucionado con los aguijones, lo que pudo constituir un mecanismo de ascenso novedoso dentro de la tribu. Todas las especies trepadoras dentro de *Byttneria s.s.* están armadas con aguijones como un medio para apoyarse y casi todas ellas tienen tallos lobulados adultos. La presencia de esta variante cambial, junto con el dimorfismo de vasos en los tallos lobulados de las dos especies trepadoras estudiadas, podrían constituir evidencias del síndrome vascular lianescente (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015), relacionadas con una mayor flexibilidad y facilidad para la reparación de heridas en los tallos; así como seguridad para mantener la conductancia, la columna de agua dentro de los vasos. Los lóbulos, por ejemplo, proporcionan planos longitudinales de ruptura a lo largo del tallo que pueden prevenir la ruptura de los mismos al doblarse o al menos, prevenir rupturas fatales para la supervivencia de la planta (Fisher y Ewers, 1989).

En general, las plantas armadas o con arquitecturas muy ramificadas, fueron clasificadas por Darwin (1865) como “trepadoras con ganchos”, por Schenck (1893) como plantas “que trepan con ramas dicotómicas” y más recientemente por Hurrell (2000) como “plantas apoyantes”. Sin importar el sistema de clasificación, los tallos no-cilíndricos y/o armados han evolucionado independientemente como un

mecanismo de ascenso dentro de *Schnella* (género de plantas trepadoras segregado de *Bauhinia*), *Machaerium* (Fabaceae) e incluso en cactáceas trepadoras como *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose (Bravo-Hollis, 1978; Fisher y Blanco, 2014; Soffiatti y Rowe, 2020; Dias-Leme *et al.*, 2020). En *Selenicereus* existe un mecanismo de ascenso en plantas con tallos en forma de estrella, espinas y raíces adventicias que crecen una vez que han encontrado un soporte; estos mecanismos han sido fuerte de inspiración en biomimética para la construcción de robots trepadores (Soffiatti y Rowe, 2020). Sin embargo, no existe evidencia de correlación entre un mecanismo de ascenso dado y la variante cambial presente en una planta que pueda justificar una generalización. De hecho, en un estudio comparativo con plantas trepadoras de regiones tropicales de América, África y Asia, no se encontró correlación entre mecanismo de ascenso y variante cambial (Lehnebach, 2012).

La mayoría de trepadoras dentro del clado 2 de *Byttneria* tienen tallos lobulados jóvenes que durante su desarrollo ontogenético y probablemente también evolutivo se volvieron cilíndricos y no desarrollaron aguijones (ver la reconstrucción en **Figura 9a** y en **III. RESULTADOS > 3.1. Distribución filogenética de caracteres del tallo y sus estados ancestrales dentro del clado ABRM > Forma del tallo joven**).

Sin embargo, en este clado hay especies trepadoras con tallos volubles. En algunas especies, hay porciones de tallos lobulados, delgados y enroscados que no están cerca del ápice caulinar y que probablemente ya tienen crecimiento secundario (p. ej., *Byttneria catalpifolia* subsp. *catalpifolia*, *B. cordifolia* Sagot). Estas plantas serían clasificadas como “plantas que se enroscan en espiral” por Darwin (1865), quien consideraba esta categoría como la condición más “simple y primordial”, mientras que Schenck (1893) consideró a las “plantas volubles” como una de las modificaciones “más complicadas y avanzadas” dentro de las plantas trepadoras. Más recientemente, Hurrell (2000) clasificó a las trepadoras con tallos volubles como “plantas escandentes” con mecanismos de ascenso “más o menos especializados”. Independientemente de las distintas clasificaciones, los tallos volubles constituyen el mecanismo de ascenso más común y extendido dentro de las plantas trepadoras (p. ej., Darwin, 1865;

Lehnebach, 2012; Parthasarathy *et al.*, 2015). Los tallos volubles usualmente son cilíndricos y la mayoría de ellos tienen crecimiento secundario regular, pero dentro de los que no tienen crecimiento regular, existe una diversidad considerable de variantes cambiales (Lehnebach, 2012).

Se ha propuesto que la forma de crecimiento trepadora se perdió una vez en el ancestro común de las especies de la sección *Byttneria* representadas dentro del clado ABR (Whitlock y Hale, 2011). En este trabajo se corroboran estos resultados dentro del clado ABRM, la forma de crecimiento trepadora se perdió una vez dentro de *Byttneria s.s.*, en un subclado de arbustos y subarbustos formado por *B. scabra*, *B. jaculifolia*, *B. pedersenii* y *B. stenophylla*. Estas especies tienen tallos lobulados jóvenes y tallos lobulados adultos, cilíndricos cerca de la parte basal. Los aguijones se perdieron en un linaje representado por tres especies erectas o raramente decumbentes, *B. jaculifolia*, *B. pedersenii* y *B. stenophylla*. Finalmente, otras especies no trepadoras (árboles pequeños, arbustos y subarbustos) dentro de *Byttneria s.s.*, es decir, *B. fruticosa*, *B. morii* y *B. schunkei* pueden o no tener tallos lobulados jóvenes, pero son inermes y con tallos adultos cilíndricos. Los tallos observados en las especies no trepadoras fortalecen la idea de que la presencia de tallos lobulados adultos y aguijones en este grupo se relaciona con la forma de crecimiento trepadora como un mecanismo de ascenso. En *Byttneria*, la mayoría de especies son plantas trepadoras con dos mecanismos diferentes de ascenso.

4.2. La evolución de los lóbulos se relaciona con el patrón vascular primario y los nudos del tallo en

Byttneria

Los tallos no-cilíndricos han evolucionado de forma repetida en las plantas trepadoras y son un mecanismo de ascenso común. Sin embargo, en la mayoría de los casos, adquieren la forma no-cilíndrica hasta el crecimiento secundario (p. ej., Cabanillas *et al.*, 2014). Por otra parte, es común encontrar correlaciones entre las hojas y la arquitectura de las variantes cambiales (Dobbins 1971, 1981; Pace *et al.*, 2011; Cabanillas *et al.*, 2017; Cabanillas, 2019; Gama, 2020; Gama y Oskolski, 2021).

Algunas sapindáceas (p. ej., *Serjania*) con cilindro vascular compuesto tienen cilindros relacionados con la vasculatura del cuerpo primario; además exhiben fusión de los cilindros a la altura de los nudos (Schenck, 1893; Johnson y Truscott, 1956; Tamaio y Angyalossy, 2009; Lopes *et al.*, 2017, Chery *et al.*, 2020b). En bignoniáceas trepadoras la variante cambial típica son las cuñas de floema; las primeras cuatro porciones en las que el cámbium desarrolla la actividad unidireccional que origina estas cuñas se localizan de forma opuesta a los cuatro o seis haces vasculares principales del tallo (p. ej., *Doxantha unguis-cati* (L.) Miers y *Clytostoma callistegioides* (Cham.) Bureau ex Griseb., respectivamente) y de forma alterna a las hojas generalmente decusadas (p. ej., *Doxantha unguis-cati*), que crecen en espiral a lo largo del tallo (Dobbins 1971, 1981; Pace *et al.*, 2009, 2011). En malpigiáceas (p. ej., *Callaeum* Small) las cuñas de floema se forman debajo de las hojas y constituyen el primer paso en la formación de sus tallos fisurados (Cabanillas *et al.*, 2017). Si bien en malváceas, en algunos cultivares de algodón hay cuatro lóbulos que coinciden con los cuatro principales haces vasculares (M. R. Pace, observación personal), esta especie domesticada no se relaciona cercanamente a *Byttneria*.

En este trabajo se mostró que en dos especies de *Byttneria s.s.*, el cuerpo primario del tallo es lobulado y que la distribución de los haces vasculares colaterales corresponde con las áreas fasciculares dentro de los lóbulos del cuerpo secundario. La vasculatura primaria se relaciona con la vasculatura secundaria y el cuerpo primario refleja la forma del cuerpo secundario. Además, es probable que exista algún tipo de influencia de las hojas sobre los tallos lobulados o viceversa, es un tema que requiere explorarse a fondo. La fusión en los nudos de dos de los lóbulos iniciales y su posterior separación en los entrenudos constituyen uno de los indicios más convincentes sobre esta relación. Podría esperarse algún tipo de control por auxina, hormona sintetizada por hojas jóvenes y transportada por medio de un flujo polar que pasa por el procámbium, cámbium y células de parénquima hacia las raíces, induciendo la diferenciación vascular (Aloni, 2021), por lo que se necesitan más estudios que describan este mecanismo de control en los tallos lobulados.

4.3. Los tallos lobulados de *Byttneria* tienen una actividad cambial diferencial entre las áreas fasciculares (lobulares) e interfasciculares (interlobulares)

Aunque se sabe que el cámbium vascular tiene dos orígenes, es decir, de procámbium y parénquima interfascicular (Evert, 2006) (considerado por algunos parénquima pericíclico, Onyenedum y Pace, 2021), es poco común que, como se observa en *Byttneria*, el cámbium exhiba una actividad diferencial entre ambas áreas, especialmente en tallos. Esta actividad diferencial ocurre en *Byttneria*, pero no es exclusiva del género. Por ejemplo, en piperáceas también existe una actividad cambial diferencial, aunque no está relacionada con la producción de lóbulos, sino con la producción de radios amplios y altos que solían llamarse “radios medulares” o “primarios” (Barghoorn, 1940), términos que dejaron de usarse cuando se mostró que todos los radios tienen un origen cambial secundario (Philipson *et al.*, 1971). Así, en las piperáceas las áreas interfasciculares producen sólo iniciales radiales que originan radios multiseriados amplios y altos; mientras que las áreas fasciculares sólo producen iniciales fusiformes, dando lugar a vasos, traqueidas, fibras y parénquima axial (Carlquist, 1990; Isnard *et al.*, 2012; Trueba *et al.*, 2015). De esta forma, estos tallos se caracterizan por amplios radios interfasciculares que separan claramente las áreas fasciculares. Por su parte, en *Thunbergia* Retz. (Acanthaceae) hay tallos con islas de floema interxilemáticas producidas exclusivamente por el cámbium interfascicular (Angyalossy *et al.*, 2015). Estos ejemplos muestran cómo los diferentes orígenes del cámbium fascicular e interfascicular pueden evidenciarse en sus productos, lo que puede dar lugar a la formación de variantes cambiales.

A nivel genético, no se sabe lo que ocasiona la actividad diferencial entre las áreas lobulares e interlobulares, por lo que una línea de investigación sobre la transcriptómica de las variantes cambiales podría contribuir a entender mejor el establecimiento, regulación y mantenimiento del crecimiento secundario; todo esto sin la necesidad de generar mutantes, ya que estas plantas desarrollan normalmente patrones de crecimiento secundario que difieren del patrón regular. En estudios con

mutantes de árboles de *Populus* L., se mostró que los mutantes de WOX4 tienen diámetros caulinares menores en comparación con las plantas silvestres y que muestran una disminución significativa en la producción de xilema secundario, pero no así en la producción de floema secundario (Kucukoglu *et al.*, 2017). Debido a que en las áreas interlobulares y lobulares periféricas de *Byttneria* se observa una reducción más pronunciada en la formación de floema secundario que de xilema secundario, se puede especular que entre las áreas lobulares e interlobulares, pueden existir diferencias en la regulación de la vía de señalización TDIF-PXY/TDR-WOX4. WOX4 ha sido asociado con la proliferación celular (ver revisiones sobre esta vía en *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. en Jouannet *et al.*, 2015; Etchells *et al.*, 2016), un fenómeno que se observó, produce tallos lobulados.

4.4. Relación entre tallos lobulados, aguijones y raíces adventicias en *Byttneria*

Las estructuras punzantes tienen diferentes orígenes y rasgos anatómicos. Los aguijones o acúleos (*prickles*), definidos como “extensiones puntiagudas de la corteza, sin tejido vascular” (Angyalossy *et al.*, 2016, p. 585) están presentes en diferentes taxones y pueden tener un origen epidérmico+cortical (derivados de la epidermis y el córtex) o peridérmico (derivados del felógeno) (Roth, 1981; Angyalossy *et al.*, 2016). En araliáceas los aguijones tienen características anatómicas similares entre sí, pero en algunas especies son de origen epidérmico+cortical (p. ej., *Polyscias mollis* (Benth.) Harms) y en otras de origen peridérmico (p. ej., *Aralia* L., *Eleutherococcus* Maxim., *Kalopanax* Miq., *Oplonanax* (Torr. & A. Gray) Miq.) (Kotina y Oskolski, 2010). Por otro lado, en árboles tropicales de rutáceas (p. ej., *Fagara* L.), euforbiáceas (p. ej., *Hura crepitans* L.) y fabáceas (p. ej., *Erythrina* L., *Machaerium*) se han reportado aguijones con diferentes morfologías y de origen peridérmico, derivados de felógeno que produce una mayor cantidad de células de felema, combinado con una ligera sobreproducción de felodermis en algunas especies (Roth, 1981).

En malváceas los aguijones pueden tener origen peridérmico en árboles tropicales de Bombacoideae (p. ej., *Ceiba*, *Pseudobombax*) (Roth, 1981; Angyalossy *et al.*, 2016; Guía-Ramírez *et al.*, 2021). Los distintos orígenes reportados para los aguijones podrían explicarse por los diferentes estadios del desarrollo en que fueron muestreados. Así, en un estudio con enfoque ontogenético sobre *Ceiba* se describieron aguijones de origen cortical+epidérmico en tallos jóvenes (*C. aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f.); de origen peridérmico en tallos adultos (*C. aesculifolia*, *C. pentandra* (L.) Gaertn.), estratificados (*C. aesculifolia*) y homogéneos (*C. pentandra*) (Guía-Ramírez *et al.*, 2021). Además, Guía-Ramírez *et al.* (2021) reportan que los aguijones de *C. aesculifolia* pueden unirse formando “pliegues” o “costillas evidentes” en los troncos.

La presencia de estructuras punzantes ha sido asociada a diversas funciones biológicas y no sólo como mecanismo de ascenso en plantas trepadoras. Por ejemplo, en árboles de *Acacia drepanolobium* Harms ex Y. Sjöstedt, *A. seyal* Delile, *A. xanthophloea* Benth. (Fabaceae) y *Balanites glabra* Mildbr. & Schltr. (Zygophyllaceae) la presencia de estructuras punzantes se ha asociado a la defensa contra herbívoros como cabras y jirafas (Milewski *et al.*, 1991).

En *Byttneria* los aguijones surgen únicamente sobre los lóbulos y son una extensión de la epidermis con parénquima cortical al interior. Estos aguijones crecen con un patrón opuesto a los haces vasculares colaterales, por lo que surgen sólo sobre los lóbulos. Con excepción de *B. scabra*, un arbusto erecto, los aguijones en *Byttneria* s.s. se encuentran únicamente en plantas trepadoras, en donde contribuyen en el anclaje a diferentes soportes. Estos aguijones han sido clasificados como un mecanismo de ascenso “no especializado”, ya que aumentan la fricción con la superficie de sostén, pero no se adhieren ni envuelven a su soporte (Cabanillas y Hurrel, 2012) o debido a las mismas consideraciones anteriores, como un “mecanismo de ascenso simple” dentro de los “mecanismos de ascenso pasivos” (Sperotto *et al.*, 2020).

Muchas especies de *Byttneria* s.s. crecen en las orillas de los ríos y como es común en las plantas que crecen en estas zonas, las raíces adventicias se producen en los tallos durante temporadas de inundación (ver revisión en Steffens y Rasmussen, 2015). Un ejemplo es *B. filipes*, que crece en zonas ribereñas (Cristóbal, 1976) y cuyas raíces adventicias se producen en las áreas interlobulares o cerca de las áreas periféricas de un lóbulo. En los órganos con crecimiento secundario es común que las nuevas raíces surjan a partir de zonas cambiales frente a los radios (p. ej., Bannan, 1941; Fink, 1982). En este trabajo se observó que los radios se vuelven más anchos en la transición entre áreas lobulares e interlobulares, lo que puede favorecer la formación de raíces dentro de las áreas interlobulares o cerca de áreas periféricas lobulares. Sin embargo, el ensanchamiento de los radios en la transición es probablemente una respuesta arquitectónica a la formación de los lóbulos, por la producción desigual de tejidos secundarios entre áreas lobulares e interlobulares.

Existen otras variantes cambiales establecidas por una actividad cambial diferencial, tal como sucede en la formación de cuñas de floema. En plantas con esta variante los amplios radios multiseriados han sido llamados radios limitantes (*begrenzenden Markstrahlen, bordering o limiting rays*) (Schenck, 1893; Dobbins, 1971, Pace *et al.*, 2009, Angyalossy *et al.*, 2015, Chery *et al.*, 2020a).

4.5. Evolución convergente de tallos lobulados en Malvaceae

La especie sudafricana *Grewia caffra* Meisn. (Grewioideae, Malvaceae) es una planta trepadora con “tallos alados” (Gama, 2020; Gama y Oskolski, 2021) o tallos lobulados, siguiendo la terminología empleada en este trabajo (**Figura 6**). En esta sección se discuten algunas similitudes y diferencias entre *B. divaricata*, *B. filipes* (este trabajo) y *G. caffra* (Gama, 2020; Gama y Oskolski, 2021). A primera vista, sus “sectores alados” y sus “sectores alternos o entre alas” parecerían equivalentes a las áreas fasciculares lobulares e interfasciculares interlobulares, respectivamente, mostradas en este trabajo (**Figura 6b**). Sin embargo, los “sectores alados” de *G. caffra* no corresponden con las áreas fasciculares o

lobulares de *Byttneria* porque el arreglo de los haces vasculares no coincide con los lóbulos del cuerpo secundario en *G. caffra* (Gama, 2020; Gama y Oskolski, 2021), como se mostró en *B. divaricata* y *B. filipes*. Los autores propusieron que en *G. caffra* la producción de lóbulos está determinada por la filotaxis dística de la planta, ya que los lóbulos crecen opuestos al plano donde crecen las hojas, a 45° del plano dístico. En las tres especies la producción de tejidos secundarios sigue el mismo patrón regular de crecimiento bidireccional y la forma lobulada del tallo aumenta por la actividad diferencial de un cámbium vascular continuo. En *B. divaricata* la producción de floema secundario casi se interrumpe dentro de las áreas interlobulares y lobulares periféricas, mientras que en *G. caffra*, de acuerdo con los autores, la producción de este tejido cesa por completo dentro de los “sectores alternos o entre alas”.

4.6. Los tallos de *Byttneria* pueden ser simétricos, aunque sean no-cilíndricos

Algunas veces se ha generalizado a los tallos no-cilíndricos como "tallos con conformación irregular" (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015) o "tallos asimétricos" (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante). A continuación se argumenta por qué en este trabajo estos nombres se consideran inapropiados y por qué para muchos de estos tallos el término apropiado sería no-cilíndrico, tal y como había sido sugerido por Carlquist (2001).

Cuando son vistos en una sección transversal, los tallos no-cilíndricos pueden ser aplanados (unilateral o bilateralmente), angulares (triangulares a hexagonales) o lobulados (bilobulados a multilobulados) (Schenck, 1893; Obaton, 1960; Carlquist, 2001; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante) (**Figura 2**).

Algunos biólogos matemáticos clásicos no considerarían simétrica a cualquier forma que no asemeje una esfera (Krishnamurthy *et al.*, 2019), como los estadios tempranos en algunos embriones de plantas y animales. Sin embargo, diferentes conceptos de simetría son usados ampliamente en plantas (Krishnamurthy *et al.*, 2019). Cuando se habla de tallos no-cilíndricos, se pueden aplicar términos como “simetría bilateral” y “simetría radial o rotacional”.

Los tallos no-cilíndricos pueden tener aproximadamente simetría bilateral, cuando es posible trazar un solo plano de simetría, tal es el caso de los tallos aplanados bilateralmente (p. ej., *Schnella* sp. y *Salacia cordata*, *Machaerium floribundum* Benth.) (**Figura 2a, b**). Alternativamente, los tallos no-cilíndricos pueden tener simetría radial o rotacional, si el tallo sigue teniendo aproximadamente la misma apariencia cuando se gira, como sucede con los tallos angulares (p. ej., *Fridericia candicans*, *Mezia mariposa*, *Pleonotoma tetraquetra* (Cham.) Bureau, *P. melioides* (S. Moore) A.H. Gentry, *Tynanthus polyanthus* (Bureau) Sandwith) (**Figura 2d, e**), o cuando la misma estructura se repite alrededor de un solo eje de simetría, como en el caso de los tallos lobulados (p. ej., *Byttneria* spp., *Stigmaphyllon blanchetii*, *Serjania ichthyctona*, *S. tenuifolia* y *S. multiflora* Cabess.) (**Figura 2f, h, i**), en los que la estructura que se repite es un lóbulo. No obstante, debe considerarse que cualquier tipo de simetría puede desaparecer fácilmente (p. ej., como resultado de la madera de reacción). A la pérdida de simetría se le conoce como simetría rota (*broken symmetry*) (Krishnamurthy *et al.*, 2019). Por otra parte, los tallos no-cilíndricos son asimétricos cuando no puede trazarse ningún plano o eje de simetría sobre ellos, como sucede en algunos tallos multilobulados (p. ej., *Heteropterys bullata*, *H. nordestina* Amorim) (**Figura 2g**).

4.7. Conclusiones

Las plantas trepadoras dentro del clado ABRM se distribuyen en dos clados, en *Byttneria* s.s. y en el clado 2 de *Byttneria*, lo que representa dos orígenes independientes de esta forma de crecimiento, con dos mecanismos de ascenso diferentes: tallos lobulados adultos armados con agujones y tallos cilíndricos adultos, inermes y volubles, respectivamente. Únicamente en *Byttneria* s.s. se conservaron los tallos lobulados adultos y aparecieron los agujones. En *Byttneria* la forma del cuerpo secundario refleja la forma del cuerpo primario en cuanto a los tallos lobulados. Los lóbulos coinciden con la distribución de los haces vasculares colaterales en el cuerpo primario, evidenciando una actividad

diferencial entre el cámbium vascular fascicular e interfascicular dentro del tallo. Los aguijones en *Byttneria* tienen un origen epidérmico y cortical, mientras que el patrón de crecimiento de las raíces adventicias está relacionado con los radios amplios, típicos de la transición entre áreas lobulares e interlobulares del tallo.

4.8. Perspectivas

Algunas limitaciones de este trabajo y que podrían ser puntos interesantes a desarrollar en estudios futuros sobre *Byttneria* son:

- Estudiar la anatomía de los tallos en el género, determinar cuáles rasgos se comparten con otras malváceas y su posible relevancia taxonómica, lo que podría contribuir al entendimiento de la falta de monofilia del género.
- Realizar un muestreo más amplio de tallos lobulados en poblaciones naturales y dilucidar si todos estos tallos en el género se desarrollan de manera similar.
- Describir la anatomía de los tejidos secundarios en tallos lobulados poniendo especial énfasis sobre las diferencias entre las áreas lobulares e interlobulares y dilucidar si estas diferencias son constantes en tallos de diferentes especies.
- Realizar un estudio comparativo sobre la anatomía de tallos lobulados y tallos cilíndricos de plantas trepadoras y determinar si existen características del síndrome vascular lianescente diferentes para cada tipo de tallo y cuáles serían éstas.
- Estudiar el origen y desarrollo de los aguijones en el género, los cuales presentan morfologías diferentes.
- A nivel genético, las especies de *Byttneria* podrían ser un buen modelo para estudiar a los genes y hormonas involucrados en las diferentes etapas del crecimiento secundario, ya que su cámbium vascular exhibe una actividad diferencial alrededor del tallo de forma natural.

REFERENCIAS

- Aloni R. 2021.** *Vascular differentiation and plant hormones*. Springer Nature.
- Alverson W.S., Whitlock B.A., Nyffeler R., Bayer C. y Baum D.A. 1999.** Phylogeny of the core Malvales: evidence from ndhF sequence data. *American Journal of Botany*, 86(10): 1474-1486.
- Amorim A.M. 2003.** The anomalous-stemmed species of *Heteropterys* subsect. *Aptychia* (Malpighiaceae). *Brittonia*, 55(2): 127-145.
- Angyalossy V., Angeles G., Pace M.R., Lima A.C., Dias-Leme C.L., Lohmann L.G. y Madero-Vega C. 2012.** An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology & Diversity*, 5(2): 167-182.
- Angyalossy V., Pace M.R. y Lima A.C. 2015.** Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. En: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE, eds. *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons, 253-287.
- Angyalossy V., Pace M.R., Evert R.F., Marcati C.R., Oskolski A.A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzoni-Viveiros S.C., Angeles G., Machado S.R., Crivellaro A., Rao K.S., Junikka L., Nikolaeva N. y Baas P. 2016.** IAWA List of microscopic bark features. *IAWA Journal*, 37(4): 517-615.
- Arbo M.M. 1972.** Estructura y ontogenia de los nectarios foliares del género *Byttneria* (Sterculiaceae). *Darwiniana*, 17: 104-158.
- Arbo M.M. 1977.** Venación foliar menor en *Byttneria* (Sterculiaceae). *Bonplandia*, 3(15): 211-267.
- Arbo M.M. 1981.** Anatomía de tallo y hoja de *Rayleya bahiensis* Cristóbal (Sterculiaceae). *Bonplandia*, 5(9): 51-62.
- Bannan M.W. 1941.** Vascular rays and adventitious root formation in *Thuja occidentalis* L. *American Journal of Botany*, 28(6): 457-463.
- Barbosa A.C., Pace M.R., Witovisk L. y Angyalossy V. 2010.** A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal*, 31(4): 373-383.
- Barghoorn E.S. 1940.** The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. *American Journal of Botany*, 27(10): 918-928.
- Barnett L.C. y Dorr L.J. 1990.** A new, arborescent species of *Byttneria* (Sterculiaceae) from French Guiana. *Brittonia*, 42(4): 271-275.
- Basson P.W. y Bierhorst D.W. 1967.** An analysis of differential lateral growth in the stem of *Bauhinia surinamensis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 94(5): 404-411.

- Bayer C. y Kubitzki K. 2003.** Malvaceae. En: Kubitzki K, Bayer C, eds. *Flowering plants · Dicotyledons: Malvales, Capparales and Non-betalain Caryophyllales*. The families and genera of vascular plants, vol 5, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 225–311.
- Bravo-Hollis H. 1978.** *Las cactáceas de México*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bukatsch F. 1972.** Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*, 61(8): 255.
- Caballé G. 1993.** Liana structure, function and selection: a comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 113(1): 41–60.
- Cabanillas P.A. y Hurrell J.A. 2012.** Plantas trepadoras: tipo biológico y clasificación. *Ciencias Morfológicas*, 14(2): 1–15.
- Cabanillas P.A., Borniego M.L. y Sáenz A.A. 2014.** Nueva variante cambial en el género *Ephedra* (Ephedraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49(2): 201–206.
- Cabanillas P.A., Pace M.R. y Angyalossy V. 2017.** Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IAWA Journal*, 38(1): 49–66.
- Cabanillas P.A. 2019.** *Actuopaleontología de lianas de la región rioplatense*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Carlquist S. 1990.** Wood anatomy and relationships of Lactoridaceae. *American Journal of Botany*, 77(11): 1498–1505.
- Carlquist S. 1991.** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. En: Putz FE, Mooney HA, eds. *The biology of vines*. New York: Cambridge University Press, 53–71.
- Carlquist S. 2001.** Cambial variants (anomalous secondary growth). En Carlquist S. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 271–295.
- Carlquist S. 2007.** Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 134(2): 301–332.
- Carvalho-Sobrinho J.G., Alverson W.S., Alcantara S., Queiroz L.P., Mota A.C. y Baum D.A. 2016.** Revisiting the phylogeny of Bombacoideae (Malvaceae): novel relationships, morphologically cohesive clades, and a new tribal classification based on multilocus phylogenetic analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101: 56–74.
- Cheek M. y Dorr L.J. 2007.** *Flora of Tropical East Africa: Sterculiaceae*. Kew: Royal Botanic Gardens, Kew
- Chery J.G., Cunha Neto I.L., Pace M.R., Acevedo-Rodríguez P., Specht C.D. y Rothfels C.J. 2020a.** Wood anatomy of the neotropical liana lineage *Paullinia* L. (Sapindaceae). *IAWA Journal*, 41(3): 278–300.

- Chery J.G., Pace M.R., Acevedo-Rodríguez P., Specht C.D. y Rothfels C.J. 2020b.** Modifications during early plant development promote the evolution of nature's most complex woods. *Current Biology*, 30(2): 237–244.
- Cristóbal C.L. 1960.** Revisión del género *Ayenia* (Sterculiaceae). *Opera Lilloana*, 4: 1–230.
- Cristóbal C.L. 1965.** *Megatritheca* (Sterculiaceae), género nuevo de África tropical. *Adansonia*, 5(3): 365–373.
- Cristóbal C.L. 1976.** Estudio taxonómico del género *Byttneria* Loefling (Sterculiaceae). *Bonplandia (Corrientes)*, 4(1): 1–428.
- Cristóbal C.L. 1981.** *Rayleya*, nueva Sterculiaceae de Bahía–Brasil. *Bonplandia (Corrientes)*, 5(8): 43–50.
- Cristóbal C.L. 1985.** Una nueva especie de *Byttneria* (Sterculiaceae) del Perú. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 24(1-2): 125–129.
- Crivellaro A. y Schweingruber F. 2015.** Stem anatomical features of dicotyledons: xylem, phloem, cortex and periderm characteristics for ecological and taxonomical analyses. Remagen-Oberwinter: Verlag Dr. Kessel Eifelweg.
- Cunha Neto I.L.D., Martins F.M., Somner G.V. y Tamaio N. 2017.** Successive cambia in liana stems of Paullinieae and their evolutionary significance in Sapindaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186(1): 66–88.
- Darwin C. 1865.** On the movements and habits of climbing plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 9: 1–118
- Dias-Leme C.L., Cunha Neto I.L.D. y Angyalossy V. 2020.** How the neotropical liana *Machaerium multifoliolatum* (Fabaceae) develop their distinctive flattened stems? *Flora*, 269: 1–7.
- Dobbins D.R. 1971.** Studies on the anomalous cambial activity in *Doxantha unguis-cati* (Bignoniaceae). II. A case of differential production of secondary tissues. *American Journal of Botany*, 58(8): 697–705.
- Dobbins D.R. 1981.** Anomalous secondary growth in lianas of the Bignoniaceae is correlated with the vascular pattern. *American Journal of Botany*, 68(1): 142–144.
- Esau K. y Cheadle V.I. 1969.** Secondary growth in *Bougainvillea*. *Annals of Botany*, 33(4): 807–819.
- Etchells J.P., Smit M.E., Gaudinier A., Williams C.J. y Brady S.M. 2016.** A brief history of the TDIF-PXY signalling module: balancing meristem identity and differentiation during vascular development. *New Phytologist*, 209(2): 474–484.
- Evert R.F. 2006.** *Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. Inc.
- Fahn A. y Zimmermann M.H. 1982.** Development of the successive cambia in *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae). *Botanical Gazette*, 143(3): 353–357.

- Fink S. 1982.** Adventitious root primordia - the cause of abnormally broad xylem rays in hard-and softwoods. *IAWA Bulletin*, 3(1): 31–38.
- Fisher J.B. y Blanco M.A. 2014.** Gelatinous fibers and variant secondary growth related to stem undulation and contraction in a monkey ladder vine, *Bauhinia glabra* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, 101(4): 608–616.
- Fisher J.B. y Ewers F.W. 1989.** Wound healing in stems of lianas after twisting and girdling injuries. *Botanical Gazette*, 150(3): 251–265.
- Font Quer P. 2001.** *Diccionario de botánica*. Barcelona: Ediciones Península.
- Francis W.D. 1924.** The development of buttresses in Queensland trees. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, 36(3): 21–37.
- Gama G.M. 2020.** *Structure, development and origin of winged stem in lianescent species of Grewia L. (Malvaceae): a new type of cambial variant*. Tesis de maestría, University of Johannesburg, Sudáfrica.
- Gama G. y Oskolski A. 2021.** Stem anatomy of *Grewia caffra* (Malvaceae): an uncommon cambial variant in the order Malvales. *Plant Systematics and Evolution*, 307(2): 1–14.
- Guía-Ramírez S., Terrazas T., Aguilar-Rodríguez S., Yáñez-Espinosa L. y Tejero-Díez J.D. 2021.** Desarrollo de la corteza: Estudio comparativo en dos especies de *Ceiba* (Malvaceae). *Acta Botanica Mexicana*, 128: e1781. <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1781>
- Hernández-Gutiérrez R. y Magallón S. 2019.** The timing of Malvales evolution: incorporating its extensive fossil record to inform about lineage diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 140(2019): 106606.
- Hurrell J.A. 2000.** Introducción. En: Lahitte HB, Hurrell JA, eds. *Biota Rioplatense V. Plantas trepadoras, nativas y exóticas*. Buenos Aires: L.O.L.A, 16–25.
- Hutchinson J.B. 1947.** Notes on the classification and distribution of genera related to *Gossypium*. *The New Phytologist*, 46(1): 123–141.
- IAWA Committee. 1989.** IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*, 10(3): 219–332.
- Isnard S. y Silk W.K. 2009.** Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. *American Journal of Botany*, 96(7): 1205–1221.
- Isnard S., Prosperi J., Wanke S., Wagner S.T., Samain M.S., Trueba S., Frenzke L., Neinhuis C. y Rowe N.P. 2012.** Growth form evolution in Piperales and its relevance for understanding angiosperm diversification: an integrative approach combining plant architecture, anatomy, and biomechanics. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6): 610–639.

- Jacques F.M. y De Franceschi D. 2007.** Menispermaceae wood anatomy and cambial variants. *IAWA Journal*, 28(2): 139–172.
- Johansen D.A. 1940.** *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Company, Inc.
- Johnson M.A. y Truscott F.H. 1956.** On the anatomy of *Serjania*. I. Path of the bundles. *American Journal of Botany*, 43(7): 509–518.
- Jouannet V., Brackmann K. y Greb T. 2015.** (Pro) cambium formation and proliferation: two sides of the same coin? *Current Opinion in Plant Biology*, 23: 54–60.
- Kotina E. y Oskolski A.A. 2010.** Survey of the bark anatomy of Araliaceae and related taxa. *Plant Diversity and Evolution*, 128(3-4): 455–489.
- Kraus J.E. y Arduin M. 1997.** *Basic manual of methods in plant morphology*. Seropédica, Rio de Janeiro: EDUR, UFRJ.
- Krishnamurthy K.V., Bahadur B., Ghose M. y Adams S.J. 2019.** The concepts of handedness, asymmetry, chirality, spirality, and helicity. En Bahadur B, Krishnamurthy KV, Ghose M, Adams SJ, eds. *Asymmetry in plants: biology of handedness*. Boca Raton, FL: CRC Press Taylor & Francis Group, 1–14.
- Kucukoglu M., Nilsson J., Zheng B., Chaabouni S. y Nilsson O. 2017.** *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 4 (WOX 4)*-like genes regulate cambial cell division activity and secondary growth in *Populus* trees. *New Phytologist*, 215(2): 642–657.
- Lehnebach R. 2012.** *Evolution et diversité des traits morpho-anatomiques chez les lianes tropicales*. Tesis de maestría, Université Montpellier II–Sciences et Techniques du Languedoc, Francia.
- Lewis, P.O. 2001.** A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50(6): 913–925.
- Löffler B. 1914.** Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Untersuchung des Stammes und der Uhrfederranken von *Bauhinia (Phanera)* spec: ein Beitrag zur Kenntnis der rankenden Lianen. Vienna: Staatsdruckerei.
- Lopes W.A.L., De Souza L.A. y De Almeida O.J.G. 2017.** Procambial and cambial variants in *Serjania* and *Urvillea* species (Sapindaceae: Paullinieae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 11(2): 421–432.
- Milewski A.V., Young T.P. y Madden D. 1991.** Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia*, 86(1): 70–75.
- Moreno N.P. 1984.** *Glosario botánico ilustrado*. Xalapa, Veracruz: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Nair M.N.B. y Ram H.M. 1990.** Structure of wood and cambial variant in the stem of *Dalbergia paniculata* Roxb. *IAWA Journal*, 11(4): 379–391.

- Obaton M. 1960.** Les lianes ligneuses a structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Annales des Sciences Naturalles, Botanique et Biologie Végétale; sér 12, tome I*: 1–220.
- Onyenedum J.G. y Pace, M.R. 2021.** The role of ontogeny in wood diversity and evolution. *American Journal of Botany*, 108(12): 2331–2355. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1801>
- Pace M.R., Lohmann L.G. y Angyalossy V. 2009.** The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution & Development*, 11(5): 465–479.
- Pace M.R., Lohmann L.G. y Angyalossy V. 2011.** Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, 98(4): 602–618.
- Pace M.R. 2015.** *Evolution of the vascular system in lineages that contain lianas*. Tesis de doctorado, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Pagel M. 1994.** Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 255(1342): 37–45.
- Paradis E., Schliep K. 2019.** ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3): 526–528.
- Parthasarathy N., Muthuramkumar S., Muthumperumal C., Vivek P., Ayyappan N. y Reddy M.S. 2015.** Liana composition and diversity among tropical forest types of peninsular India. En Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE, eds. *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons, 36–49.
- Philipson W.R., Ward J.M. y Butterfield B.G. 1971.** *The vascular cambium: its development and activity*. London: Chapman & Hall Ltd.
- Radlkofer L. 1875.** *Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania I-XVIII*. München: Verlag der K.B. Akademie.
- Rajput K.S., Nunes O.M., Brandes A.F.N. y Tamaio N. 2012.** Development of successive cambia and pattern of secondary growth in the stem of the Neotropical liana *Rhynchosia phaseoloides* (Sw.) DC. (Fabaceae). *Flora*, 207(8): 607–614.
- Rajput K.S., Lekhak M.M., Kapadane K.K. y Yadav S.R. 2017.** Formation of tri-lobed stem and development of successive cambia in the stems of *Argyreia hookeri* CB Clarke (Convolvulaceae). *Flora*, 233: 140–149.
- Rahman M., Hassan M., Mia M. y Huq A. 2012.** A synoptical account of the Sterculiaceae in Bangladesh. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 19(1): 63–78.
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G. y Suchard M.A. 2018.** Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5): 901–904.
- Revell L.J. 2012.** phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 217–223

- Roth I. 1981.** *Structural patterns of tropical barks. Encyclopedia of plant anatomy Vol. IX, Part 3.* Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers.
- Rupp P. 1964.** Polyglykol als Einbettungsmedium zum Schneiden botanischer Präparate. *Mikrokosmos*, 53: 123–128.
- Sattler R. 1988.** Homeosis in plants. *American Journal of Botany*, 75(10): 1606–1617.
- Schenck H. 1893.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II Teil, Beiträge zur Anatomie der Lianen. In Schimper AFW, ed. *Botanische Mitteilungen aus den Tropen*. Jena: Verlag von Gustav Fisher.
- Schliep K.P. 2011.** phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27(4): 592–593.
- Schneider C.A., Rasband W.S. y Eliceiri K.W. 2012.** NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7): 671–675.
- Sharber W.V. 2018.** *Systematics, evolution, and biogeography of Ayenia (Malvaceae subfamily Byttnerioideae)*. Tesis de doctorado, University of Miami, EE. UU.
- Soffiatti P. y Rowe N.P. 2020.** Mechanical innovations of a climbing cactus: functional insights for a new generation of growing robots. *Frontiers in Robotics and AI*, 7.
- Solereeder H. 1908.** *Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany, I.* Oxford: Clarendon Press.
- Spicer R. y Groover A. 2010.** Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *New Phytologist*, 186(3): 577–592.
- Sperotto P., Acevedo-Rodríguez P., Vasconcelos T.N. y Roque N. 2020.** Towards a standardization of terminology of the climbing habit in plants. *The Botanical Review*, 86(3): 180–210.
- Steffens B. y Rasmussen A. 2015.** The physiology of adventitious roots. *Plant Physiology*, 170(2): 603–617.
- Tamaio N. y Angyalossy V. 2009.** Variação cambial em *Serjania caracasana* (Sapindaceae): enfoque na adequação terminológica. *Rodriguésia*, 60(3): 651–666.
- Tamaio N., Vieira R.C. y Angyalossy V. 2009.** Origin of successive cambia on stem in three species of Menispermaceae. *Brazilian Journal of Botany*, 32(4): 839–848.
- Trueba S., Rowe N.P., Neinhuis C., Wanke S., Wagner S.T. y Isnard S. 2015.** Stem anatomy and the evolution of woodiness in Piperales. *International Journal of Plant Sciences*, 176(5): 468–485.
- Wagner K.A. 1946.** Notes on the anomalous stem structure of a species of *Bauhinia*. *The American Midland Naturalist*, 36(1): 251–256.

Whitlock B.A., Bayer C. y Baum D.A. 2001. Phylogenetic relationships and floral evolution of the Byttnerioideae ("Sterculiaceae" or Malvaceae s.l.) based on sequences of the chloroplast gene, *ndhF*. *Systematic Botany*, 26(2): 420–437.

Whitlock B.A. y Hale A.M. 2011. The phylogeny of *Ayenia*, *Byttneria*, and *Rayleya* (Malvaceae s.l.) and its implications for the evolution of growth forms. *Systematic Botany*, 36(1): 129–136.

REFERENCIAS EN LÍNEA

- Acevedo-Rodríguez P. et al. 2015 en adelante.** *Lianas and climbing plants of the neotropics: cross sections of liana stems*. < <https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics/lianas-cross-sections> >. Consultado desde finales de 2019 hasta finales de 2020.
- Rambaut, A. 2006-2018.** *FigTree v1.4.4*. (Programa informático). < <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> >. 9 de noviembre de 2020.
- Inkscape Developers. 2020.** *Inkscape*. (Programa informático). < <https://inkscape.org/> >. 25 de mayo de 2020.
- Kimball S., Mattis P. y The GIMP Development Team. 1995-2020.** *GIMP*. (Programa informático). < <https://www.gimp.org/> >. 7 de septiembre de 2020.
- Maddison W.P. y Maddison D.R. 2019.** *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61*. (Programa informático). < <http://www.mesquiteproject.org> >. 29 de mayo de 2020.
- Missouri Botanical Garden. 2021.** *Tropicos.org*. Saint Louis, Missouri, EE. UU. < <http://www.tropicos.org> >. Consultado desde finales de 2019 hasta principios de 2021.
- Pagel M. y Meade A. 2019.** *BayesTraits V3.0.2*. (Programa informático). < <http://www.evolution.rdg.ac.uk/BayesTraitsV3.0.2/BayesTraitsV3.0.2.html> >. 14 de septiembre de 2020.
- R Core Team. 2020.** *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing (Programa informático). < <https://www.R-project.org/> >. 17 de octubre de 2020.
- RStudio Team. 2020.** *RStudio: integrated development environment for R*. Boston, MA: RStudio, PBC. (Programa informático). < <http://www.rstudio.com/> >. 17 de octubre de 2020.
- Stevens P.F. 2001 en adelante.** *Angiosperm phylogeny website*. Versión del 14 de Julio de 2017 (y más o menos actualizado continuamente desde entonces). < <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> >. Consultado desde finales de 2019 hasta finales de 2020.
- Thiers B. 2016.** *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. < <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> >. Consultado durante el 2020.

APÉNDICES

Apéndice 1. *Compendio de angiospermas leñosas con tallos no-cilíndricos.* Se reconocen tres categorías principales: tallos de contorno aplanado, angular y lobulado. A menos que se especifique lo contrario, por ejemplo, cámbiumes sucesivos y cilindro vascular compuesto, los tallos no-cilíndricos son producidos por un solo cámbium vascular. Se indican las especies reportadas en la literatura, no necesariamente todas las especies de un género tienen tallos no-cilíndricos. Los contornos pueden variar de individuo a individuo e incluso dentro del mismo individuo (p. ej., un individuo puede tener un número diferente de lóbulos a lo largo de su desarrollo o perder la lobulación), por lo que no se puede asumir que todos los individuos de una especie tendrán las formas reportadas en la literatura. Órdenes y familias de acuerdo con Stevens (2001 en adelante), información sobre los contornos de acuerdo con la literatura, lo reportado en este estudio u observaciones personales de M.R. Pace.

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados
ASTERALES	Asteraceae			<i>Antennaria dioica</i> (tetralobulado) ⁹ .
CARYOPHYLLALES	Polygonaceae	<i>Atraphaxis</i> (ovalado) ^{6; 7} . <i>Coccoloba</i> (aplanado) ^{7; 19} .		<i>Coccoloba</i> : <i>C. marginata</i> (bilobulado) ¹ , <i>C. parimensis</i> (bilobulado) ¹ . <i>Eriogonum jamesii</i> (multilobulado) ⁹ .
CELASTRALES	Celastraceae	<i>Celastrus</i> (ovalado) ^{6; 7} . <i>Euonymus</i> (aplanado) ⁷ . <i>Salacia cordata</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ .	<i>Anthodon panamense</i> (cuadrangular) ¹ .	<i>Celastrus</i> (lobulado) ^{6; 7; 19} . <i>Euonymus</i> (lobulado) ⁷ . <i>Salacia nitida</i> (multilobulado) ¹⁵ .
CUCURBITALES	Begoniaceae			<i>Begonia fruticosa</i> (multilobulado) ¹⁷ .
	Cucurbitaceae	<i>Momordica charantia</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ .	<i>Cucumis sativus</i> (pentagonal) ⁹ .	<i>Momordica</i> (lobulado por cámbiumes sucesivos) ^{Pfeiffer, 1926 en 7} .
ERICALES	Marcgraviaceae	<i>Marcgravia</i> (ovalado) ^{6; 7; 19} .		<i>Marcgravia sintensii</i> (bilobulado) ¹ .
FABALES	Fabaceae	<i>Abrus</i> (marcadamente aplanado) ^{6; 7; 19} . <i>Machaerium</i> (aplanado) ¹⁹ , cámbiumes sucesivos ^{1; Pfeiffer,}	<i>Mimosa</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Schnella trichosepala</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Senna</i> (triangular a pentagonal) ¹ .	<i>Acacia</i> (lobulado) ¹⁹ : <i>A. pennata</i> (pentalobulado) ^{6; 7; 16} . <i>Mimosa</i> (pentalobulado) ¹ . <i>Schnella</i> :

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados
GENTIANALES		^{1926 en 6, 7}): <i>M. floribundum</i> (cámbiumes sucesivos) ³ , <i>M. madeirense</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ , <i>M. multifoliolatum</i> (cámbiumes sucesivos) ¹⁰ . <i>Milletia</i> (cámbiumes sucesivos) ^{6; 7} . <i>Rhynchosia</i> (marcadamente aplanado ^{6; 7} , cámbiumes sucesivos ¹): <i>R. erythroides</i> (aplanado) ¹ , <i>R. phaseoloides</i> (cámbiumes sucesivos) ^{4; 18} . <i>Schnella</i> (marcadamente aplanado ^{5; 6; 7; 19; 20} , cámbiumes sucesivos ¹): <i>S. filipes</i> (aplanado) ¹ , <i>S. glabra</i> (aplanado) ¹¹ . <i>S. surinamensis</i> ⁵ .	<i>Vicia sepium</i> (poligonal) ⁹ .	<i>S. glabra</i> (tetralobulado) ¹¹ , <i>S. guianensis</i> (bilobulado, tetralobulado) ¹ , <i>Schnella</i> sp. (tetralobulado) ²⁰ . <i>Senegalia westiana</i> (tetralobulado) ¹ .
	Polygalaceae	<i>Securidaca</i> (cámbiumes sucesivos) ^{Pfeiffer, 1926 en 6, 7; 19} . <i>S. diversifolia</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ , <i>S. virgata</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ .		
	Apocynaceae	<i>Landolphia owariensis</i> (marcadamente aplanado) ^{6; 7; 16} .		<i>Aspidosperma</i> ¹⁹ (pentalobulado) ³ . <i>Condylocarpon</i> sp. (multilobulado) ¹⁵ .
	Rubiaceae	<i>Manettia</i> (aplanado) ⁷ . <i>Sabicea</i> (aplanado) ⁷ .	<i>Diodia sarmentosa</i> (cuadrangular) ¹ . Tallos jóvenes de <i>Uncaria guianensis</i> (cuadrangular) ¹ .	<i>Canthium</i> (lobulado) ^{Francis, 1926 en 7} . <i>Chiococca alba</i> (tetralobulado) ¹ . <i>Mussaenda</i> (lobulado) ^{6; 7; 16} . <i>M. tristigmatica</i> (tetralobulado) ¹⁶ . <i>Randia</i>

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados		
ICACINALES				<i>cinerea</i> (tetralobulado) ¹ . <i>Sabicea</i> (lobulado) ¹⁹ .		
	Icacinaceae	<i>Iodes ovalis</i> (ovalado) ^{Bailey y Howard, 1941 en 6} .				
LAMIALES	Bignoniaceae		<i>Adenocalymma</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Amphilophium crucigerum</i> (cuadrangular y hexagonal) ¹ . <i>Bignonia diversifolia</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Cuspidaria convoluta</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Fridericia candicans</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Mansoa kerere</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Pleonotoma</i> : <i>P. jasminifolia</i> (cuadrangular) ¹ , <i>P. melioides</i> ^{M. R. Pace, observación personal} , <i>P. tetraquetra</i> ^{M. R. Pace, observación personal} , <i>Pyrostegia venusta</i> (hexagonal) ¹ . <i>Styzophyllum riparium</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Tynanthus polyanthus</i> ^{M. R. Pace, observación personal} .	<i>Amphilophium lactiflorum</i> (tetralobulado) ¹ .		
		Lamiaceae	Tallos jóvenes de <i>Aegiphila</i> (cuadrangular) ¹ .			
		Plantaginaceae	<i>Russelia lilacina</i> (cuadrangular) ¹ .			
		Verbenaceae	<i>Lantana</i> (ovalado) ^{6; 7} . <i>Lippia</i> (aplanado) ⁷ . <i>Petraea</i> (ovalado) ^{6; 7} .		<i>Lantana</i> (lobulado) ¹⁹ ; Bhambie, 1972 en 6, 7.	
		MALVALES	Malvaceae			<i>Byttneria</i> (lobulado en las secciones <i>Crassipetala</i> ,

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados
				<i>Incasica</i> y <i>Urticifolia</i>) ⁸ : p. ej., <i>B. aculeata</i> (pentalobulado ¹), <i>B. divaricata</i> (tetra a pentalobulado ¹ ; este trabajo), <i>B. filipes</i> (tetra a pentalobulado ^{este trabajo}). <i>Gossypoides</i> (lobulado) ¹⁴ . <i>Grewia</i> ^{12; 13} : <i>G. caffra</i> (tetralobulado), <i>G. flavescens</i> (tetralobulado). <i>Diplopterys</i> : <i>D. longialata</i> (hexalobulado) ¹ , <i>D. pubipetala</i> (multilobulado, con tallo fisurado) ¹⁷ . <i>Heteropterys</i> ¹⁹ : <i>H. bullata</i> (tri a multilobulado) ^{1; 4; 17} , <i>H. imperata</i> (tri a multilobulado) ^{1; 2; 17} , <i>H. nordestina</i> (tri a multilobulado) ^{2; 4; 17} , <i>H. patens</i> (lobulado) ¹⁷ . <i>Hiraea</i> (tetralobulado) ¹ . <i>Stigmaphyllon</i> (trilobulado) ¹ : <i>S. blanchetii</i> (tetralobulado) ^{1, 4} , (más de cuatro lóbulos) ¹⁷ .
MALPIGHIALES	Malpighiaceae	<i>Heteropterys</i> (aplanado) ^{6; 7} : <i>H. admirabilis</i> (aplanado) ² , <i>H. imperata</i> (aplanado) ² , <i>H. nordestina</i> (aplanado) ² . <i>Mascagnia cordifolia</i> (aplanado) ¹ .	<i>Carolus chasei</i> (cuadrangular) ¹ . <i>Heteropterys imperata</i> (triangular) ² .	
	Passifloraceae		<i>Passiflora</i> (triangular a pentagonal) ¹ .	<i>Passiflora</i> (pentalobulado) ¹ : <i>P. glandulosa</i> (trilobulado) ¹ , <i>P. coccinea</i> (trilobulado) ¹⁵ .
MYRTALES	Combretaceae	<i>Quisqualis</i> (ovalado) ^{van Vliet, 1979 en 6, 7} .		<i>Combretum dolichopetalum</i> (lobulado) ^{6; 7; 16} .
OXALIDALES	Connareaceae	<i>Santaloidella gilletii</i>		

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados
PIPERALES	Aristolochiaceae	(cámbiumes sucesivos) ¹⁵ . <i>Aristolochia</i> (marcadamente aplanado) ^{6; 7} . <i>Pararistolochia</i> (marcadamente aplanado) ⁶ ; ⁷ : <i>P. flos-avis</i> (aplanado) ¹⁶ , <i>P. mannii</i> (aplanado) ¹⁶ .		
	Piperaceae	<i>Piper</i> (ovalado) ^{6; 7} .		
RANUNCULALES	Menispermaceae	<i>Abuta</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ . <i>Anomospermum</i> (cámbiumes sucesivos) ^{Pfeiffer, 1926 en 7; 1; 19} : <i>A. bolivianum</i> (aplanado) ¹ . <i>Curarea tecunaru</i> m (cámbiumes sucesivos) ¹ . <i>Telitoxicum duckei</i> (cámbiumes sucesivos) ⁴ .		
	Ranunculaceae		<i>Atragene macropetala</i> (poligonal, antes <i>Clematis macropetala</i> ⁹).	<i>Clematis</i> (hexalobulado) ¹ .
ROSALES	Moraceae	<i>Ficus</i> (ovalado) ^{6; 7; 19} .		
	Rosaceae		<i>Rubus sanctus</i> (pentagonal) ⁹ .	
	Ulmaceae	<i>Celtis</i> (aplanado) ^{7; 19} .		
SAPINDALES	Urticaceae	<i>Ure</i> ra obovata (aplanado) ⁷ .		
	Sapindaceae		<i>Paullinia rugosa</i> (triangular a pentagonal) ¹ . <i>Serjania mexicana</i> (triangular a pentagonal) ¹ .	Cilindro vascular compuesto, exclusivo de dos géneros ¹ , <i>Paullinia</i> (16 de 122 especies ^{van der Walt et al., 1973 en 6, 7} , p. ej., 2-6 cilindros ¹ : <i>P. alata</i> , <i>P. alsmithii</i> , <i>P. largifolia</i> , <i>P.</i>

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados
				<p><i>pinnata</i>) y <i>Serjania</i> (91 de 172 especies ^{van der Walt et al., 1973 en 6, 7}, p. ej., 2-6 cilindros¹: <i>S. circumvallata</i>, <i>S. confertiflora</i>, <i>S. cuspidata</i>, <i>S. glabrata</i>, <i>S. grandiceps</i>, <i>S. ichthyoctona</i>, <i>S. nutans</i>, <i>S. obtusidentata</i>, <i>S. paniculata</i>, <i>S. paucidentata</i>, <i>S. scopulifera</i>, <i>S. seriana</i>, <i>S. unguiculata</i>. 5-12 cilindros¹: <i>S. clematidifolia</i>, <i>S. caracasana</i>, <i>S. crassifolia</i>, <i>S. laurotteana</i>, <i>S. lucida</i>, <i>S. multiflora</i>, <i>S. noxia</i>, <i>S. paniculata</i>, <i>S. perulacea</i>, <i>S. polyphylla</i>, <i>S. cf. pyramidata</i>, <i>S. tenuifolia</i>).</p> <p>Lobulado¹: <i>P. marginata</i> (bilobulado), <i>P. allenii</i> (trilobulado), <i>P. caloptera</i> (trilobulado), <i>P. fimbriata</i> (trilobulado), <i>P. obovata</i> (trilobulado), <i>P. caloptera</i> (pentalobulado), <i>P. stellata</i> (pentalobulado), <i>S. mexicana</i> (pentalobulado).</p> <p><i>Thinouia ventricosa</i> (lobulado por cámbiumes sucesivos)^{6: 7}.</p>

Orden	Familia	Tallos aplanados	Tallos angulares	Tallos lobulados
				<i>Urvillea</i> ¹ : <i>U. chacoensis</i> (bilobulado), <i>U. ulmacea</i> (trilobulado).
SOLANALES	Convolvulaceae	<i>Turbina</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ . <i>Maripa scandens</i> (cámbiumes sucesivos) ¹ .		
VITALES	Vitaceae	<i>Cissus</i> (marcadamente aplanado) ^{6; 7; 16} : <i>C. verticillata</i> (aplanado) ¹ . <i>Tetrastigma</i> (cámbiumes sucesivos) ⁷ .		

REFERENCIAS EMPLEADAS PARA EL APÉNDICE 1: (1) Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2015 en adelante. (2) Amorim, 2003. (3) Angyalossy *et al.*, 2012. (4) Angyalossy *et al.*, 2015. (5) Basson y Bierhorst, 1967. (6) Carlquist, 1991. (7) Carlquist, 2001. (8) Cristóbal, 1976. (9) Crivellaro y Schweingruber, 2015. (10) Dias-Leme *et al.*, 2020. (11) Fisher y Blanco, 2014. (12) Gama, 2020. (13) Gama y Oskolski, 2021. (14) Hutchinson JB. 1947. (15) Isnard y Silk, 2009. (16) Obaton, 1960. (17) Pace, 2015. (18) Rajput *et al.*, 2012. (19) Schenck, 1893. (20) Wagner, 1946.

Apéndice 2. *Delimitación de los estados de carácter.*

(1) Forma de crecimiento

Planta trepadora. “(...) carecen de un soporte mecánico autónomo en su estado adulto (no se mantienen erguidas por sí mismas), y en su crecimiento se encaraman sobre distintos soportes (plantas erguidas; o bien, soportes inertes), manteniendo la conexión con el suelo de forma permanente o temporal (a diferencia de las plantas epífitas) y, presentan vástagos rastreros en ausencia de soportes adecuados, que pueden devenir trepadores en presencia de aquellos (a diferencia de las plantas rastreras).” (Cabanillas y Hurrell, 2012, p. 4). Incluye especies descritas por Cristóbal (1960, 1976) como “arbusto escandente”, “arbusto apoyante”, “arbusto muy ramificado”, “arbusto trepador”, “liana”, “subarbusto (...) con numerosas ramas desde la base, decumbentes (...), o se elevan cuando encuentran apoyo en las rocas o en otras plantas, (...)” y otras descripciones con el adjetivo “decumbente”.

Planta no trepadora. Plantas cuya descripción no cumple con los criterios de *planta trepadora* mencionados arriba. Incluye especies descritas por Cristóbal (1960, 1976, 1981, 1985); Barnett y Dorr (1990); Bayer y Kubitzki (2003); Cheek y Dorr (2007); Rahman *et al.* (2012) como “árbol”, “árbol pequeño”, “arbusto”, “arbusto erecto”, “subarbusto”, “subarbusto erecto”, “hemicriptófito sufruticoso” y “caméfito sufruticoso”.

Los términos empleados por cada autor se interpretaron de acuerdo con diccionarios de botánica (Moreno, 1984; Font Quer, 2001) y de acuerdo con lo discutido por Cabanillas y Hurrell (2012) para clasificarlas como trepadoras y no trepadoras. Algunas veces las descripciones de herbario podían ser contradictorias entre especímenes o inexistentes, por lo que en general se siguieron las formas de crecimiento indicadas por la literatura y muy rara vez las de herbario. Otras veces, al existir tan pocas colectas de la especie, incluso los autores de la misma dudaban sobre su forma de crecimiento, esto llevaba a dejar el estado como “incierto” (p. ej., Cristóbal, 1965, sobre *Megatritheca grossedenticulata*).

(2) Tallo joven

Tallos con crecimiento primario. O en los herborizados, porciones cercanas a los ápices caulinares, parte del eje principal o de las ramas laterales, de preferencia antes de los cinco nudos y máximo antes de los diez nudos, porciones de tallo verde y/o con algún tipo de pubescencia o signos de cuerpo primario. No incluye a pecíolos. En la literatura, aunque algunas veces se habla de “ramas jóvenes”, no suele incluirse información sobre porciones de tallos tan cercanas a los ápices caulinares, por lo que la mayoría de estados se tomaron con base en lo observado en herborizados. La pubescencia y/o aplastamiento podía dificultar y confundir la observación sobre la forma del tallo, de manera que un tallo lobulado podría parecer cilíndrico y no notarse hasta después de revisar varios herborizados, esto condujo a dejar el estado como “incierto” cuando no se encontraban herborizados apropiados. No fue posible hacer cortes transversales de todas las especies, lo que constituye una limitación de este trabajo. Los estados para este carácter son *cilíndrico* y *lobulado*.

(3) Tallo adulto

Tallos con crecimiento secundario. O en los herborizados, porciones cercanas a la base y/o porciones con corteza, es decir, con peridermis visible. Parte del eje principal o de las ramas laterales, con signos de cuerpo secundario. En la literatura existe información sobre este carácter; por lo que se siguieron las formas del tallo indicadas por la literatura, se contrastó esta información con lo observado en herborizados y con base en ambas fuentes se codificaron los estados. No fue posible hacer cortes transversales de todas las especies, lo que constituye una limitación de este trabajo. Los estados para este carácter son *cilíndrico* y *lobulado*.

Cilíndrico. Tallos de contorno cilíndrico y superficie lisa, aunque no se descarta que estos tallos pudieran tener algún otro tipo de variante cambial.

Lobulado. Tallos de contorno no-cilíndrico con un número variable de lóbulos. Incluye tallos de *Byttneria* descritos por Cristóbal (1976) como “angulosos”, “canaliculados” “cuadrangulares”, “pentagonales”; con “aristas”, “costillas”, “cordones” o “concauidades y convexidades”. Al contrastar con los herborizados se notó que con las descripciones anteriores, Cristóbal (1976) a menudo se refería a lo que en este trabajo se consideró como tallos adultos. No se tiene certeza sobre si todos estos tipos se forman de la misma manera, ya que tienen morfologías diferentes y la naturaleza de algunos de ellos ha sido descrita como “colenquimatoso” o “esclerenquimatoso”. Se les incluye a todos dentro de la misma categoría porque tienen algunas similitudes entre sí (p. ej., dos “lóbulos” se unen a la altura de los nudos).

(4) Agujones o acúleos

Presencia o ausencia de agujones en el tallo. No incluye otro tipo de estructuras punzantes que podrían tener un origen diferente (p. ej., pelos punzantes de *Abroma augustum*). En la literatura es constante la información sobre este carácter, por lo que se usó la literatura como fuente primaria, misma que coincidió con los especímenes de herbario observados.

Apéndice 3. *Herbarios de ejemplares consultados.* Acrónimos de acuerdo con Thiers (2016), algunos herbarios fueron consultados también presencialmente durante el 2019, por L. Luna-Márquez (*) y M.R. Pace (**). Se indica la información que se proporciona en el **Apéndice 4** sobre los especímenes consultados de cada herbario, las citas de los catálogos virtuales y la fecha del último acceso.

Herbarios consultados en línea	En las fuentes del Apéndice 4 se indica entre paréntesis:	Cita de los catálogos virtuales
BR	Barcode: colector(es) y número de colecta	Meise Botanic Garden Herbarium. Meise, Bélgica. Disponible en Botanical Collections: < http://www.botanicalcollections.be/#/en/search/specimen >. 4 de febrero de 2021.
COI	COI number: colector(es) y número de colecta	Herbarium of the Faculty of Sciences and Technology, University of Coimbra. Coimbra, Portugal. Disponible en COI Catalogue: < https://coicatalogue.uc.pt/ >. 4 de febrero de 2021.
F	Barcode o IRN: colector(es) y número de colecta	The Field Museum of Natural History. Illinois, Chicago, EE. UU. Disponible en Botanical Collections: < https://collections-botany.fieldmuseum.org/list >. 6 de febrero de 2021.
G	Code-barras/barcode: colector(es) y número de colecta	Conservatoire & Jardin botaniques de la Ville de Genève. Genève, Suiza. Disponible en Catalogue des herbiers de Genève (CHG): < http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/chg/ >. 4 de febrero de 2021.
K	Barcode/id. no.: colector(es) y número de colecta	Royal Botanic Gardens. Kew, London, Inglaterra. Disponible en The Kew Herbarium Catalogue: < https://apps.kew.org/herbcat/gotoSearchPage.do >. 2 de febrero de 2021.
*MEXU	Número de catálogo o folio: colector(es) y número de colecta	Plantas Vasculares, Herbario Nacional de México, Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. Disponible en Portal de Datos Abiertos UNAM: < http://datosabiertos.unam.mx/biodiversidad/ >. 2 de febrero de 2021.
MO	Barcode: colector(es) y número de colecta	Missouri Botanical Garden Herbarium. Saint Louis, Missouri, EE. UU. Disponible en Tropicos: < http://legacy.tropicos.org/SpecimenSearch.aspx >. 6 de febrero de 2021.
MPU	Code barre: colector(es) y número de colecta	Herbier de Montpellier, Institut de Botanique, Université de Montpellier II (Sciences et Techniques du Languedoc). Montpellier, Francia. Disponible en Service du Patrimoine Historique, Base Herbier MPU: < https://collections.umontpellier.fr/collections/botanique/herbier-mpu/base-herbier-mpu >. 5 de febrero de 2021.
NY	Barcode: colector(es) y	New York Botanical Garden Steere Herbarium. Bronx, New York, EE. UU.

Herbarios consultados en línea	En las fuentes del Apéndice 4 se indica entre paréntesis:	Cita de los catálogos virtuales
	número de colecta	Disponible en C. V. Starr Virtual Herbarium: < http://sweetgum.nybg.org/science/vh/ >. 4 de febrero de 2021.
P	Numéro d'inventaire/catalog number: colector(es) y número de colecta	Plantes Vasculaires, Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, Francia. Disponible en Consultation des collections, Formulaire de recherche: < https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/search/form >. 6 de febrero de 2021.
RB	Código de barras: colector(es) y número de colecta	Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Instituto de Pesquisas JBRJ. Rio de Janeiro, Brasil. Disponible en JABOT, Banco de Dados da Flora Brasileira: < http://jabot.jbrj.gov.br/ >. Noviembre de 2020.
S	Registration number: colector(es) y número de colecta	Naturhistoriska riksmuseet. Stockholm, Suecia. Disponible en Botanical collection database, Herbarium Catalogue: < http://herbarium.nrm.se/search/specimens/ >. 6 de febrero de 2021.
**TAN	Colector(es) y número de colecta	Herbier du Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza. Antananarivo, Madagascar. Disponible en Tropicos: < http://legacy.tropicos.org/SpecimenSearch.aspx >. 6 de febrero de 2021.
US	Barcode: colector(es) y número de colecta	Smithsonian National Museum of Natural History. Washington, District of Columbia, EE. UU. Disponible en Department of Botany Collections: < https://collections.nmnh.si.edu/search/botany/ >. 3 de febrero de 2021.
W	Herbar #: colector(es) y número de colecta	The General Herbarium of Phanerogamic Plants, Naturhistorisches Museum Wien. Wien, Austria. Disponible en Virtual Herbaria JACQ: < https://herbarium.univie.ac.at/database/search.php >. 6 de febrero de 2021.

Apéndice 4. *Estados de carácter para el clado ABRM y el grupo externo.* Los nombres de las especies y su autoría se tomó de la literatura y se verificó en Tropicos (Missouri Botanical Garden, 2021). *Para caracteres discretos se pueden indicar situaciones particulares de los estados en Mesquite (<https://www.mesquiteproject.org/Characters%20%26%20Matrices.html#types>) y en BayesTraits (pp. 9 y 10 del manual: <http://www.evolution.rdg.ac.uk/BayesTraitsV3.0.2/Files/BayesTraitsV3.0.2Manual.pdf>), pero no hay equivalentes para todas las situaciones en ambos programas y los análisis de reconstrucción y/o correlación no pueden realizarse si se presentan algunas de ellas, por ejemplo, estado polimórfico (0&1) e incierto (0/1) en Mesquite. Para homogeneizar esta situación, en las reconstrucciones los estados se marcaron de la siguiente forma: cuando había dudas sobre el estado de cierto carácter (p. ej., información limitada sobre la forma de crecimiento de *Megatritheca grossedenticulata* y tallos jóvenes no lo suficientemente claros o inexistentes de otras especies) se marcó como estado incierto en BayesTraits (01) y en Mesquite (0/1). Existen ocho especies con tallos adultos predominantemente lobulados que pueden presentar tallos cilíndricos también (**Figura 10**, indicadas con puntos rojos; este **Apéndice**), estas especies se marcaron como lobuladas en las reconstrucciones y con dos estados diferentes en la Prueba de Pagel 94 (**Apéndice 6**). En las fuentes consultadas se indica primero la literatura y luego los especímenes de herbario, se señala con – cuando los especímenes no cuentan con cierta información.

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Aguijones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>Abroma augustum</i> (L.) L. f. No está claro si este es el nombre legítimo o es un sinónimo de <i>Abroma augusta</i> (L.) L. f.	0	incierto (es claro que <i>A. augusta</i> es lobulada, pero no está claro si es la misma especie que <i>A. augustum</i>)	0	0	Bayer y Kubitzki, 2003; Cheek y Dorr, 2007; Rahman <i>et al.</i> , 2012; P virtual (P04643748: Fosberg 47453); K virtual (K001045549: Takeuchi 17516 <i>et al.</i>)
<i>Ayenia angustifolia</i> A. St.-Hil. & Naudin	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (658804: Hatschbach 61996 <i>et al.</i> , 728273: Hatschbach 64195 <i>et al.</i>); US virtual (01872825: Fonseca 842 y Barros, 01872836: França 982 <i>et al.</i>)
<i>Ayenia berlandieri</i> S.	0	1	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (20176: Cringle 3309, 20180: Salazar –, 20182:

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Agujones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
Watson					Hinton 1489, 775183; Argüelles 2333)
<i>Ayenia compacta</i> Rose	1	1	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (941308: Epling – y Robinson, 1429539: Rzedowski 52113, 116660: Carter 4177 y Sharsmith); NY virtual (3874091: Keck 6172 <i>et al.</i>)
<i>Ayenia euphrasiifolia</i> Griseb.	incierto (descripciones contradictorias)	0	0	0	Cristóbal, 1960; US virtual (00102160: Wright 2083, 01110633: Correll 48182, 01110598: Axelrod 10249 <i>et al.</i>); NY virtual (3874102: Small 5045 y Small, 1402502: Ekman 15409)
<i>Ayenia filiformis</i> S. Watson	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (20173: Standley 1640, 975622: Lundell 13121 y Lundell, 505718: Tenorio 10277 <i>et al.</i>); US virtual (00102162: Palmer 292); NY virtual (3874128: Gilman 58)
<i>Ayenia fruticosa</i> Rose	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (20161: Miranda 2098); MEXU virtual (20150: Pringle 6743); US virtual (00102163: Pringle 6743)
<i>Ayenia lingulata</i> Griseb.	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; US virtual (03380958: Bartlett 19345); F virtual (IRN 230693: Hieronymus 332 y Lorentz)
<i>Ayenia magna</i> L.	0	1	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (360952: Ventura 3936); MEXU virtual (1124544: Pérez Lara 513); US virtual (01126524: Britton 3118 y Shafer)
<i>Ayenia microphylla</i> A. Gray	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (1291742: Henrickson 11294, 558420: Nesom 7391 y Mayfield, 990617: Guízar Nolzaco 4693 y

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Agujones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>Ayenia mollis</i> Brandegee	0	0	0	0	Miranda Moreno); US virtual (00896013: Palmer 114) Cristóbal, 1960; visita a MEXU (289556: Koch 79103 <i>et al.</i> , 20121: Miranda 2155, 354900: Rzedowski 34901); NY virtual (222161: Purpus 3314)
<i>Ayenia ovata</i> Hemsl.	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (361007: Rzedowski 12568, 787262: Panero 4048 y Calzada, 1030829: García Mendoza 6872 <i>et al.</i>)
<i>Ayenia palmeri</i> S. Watson	0	1	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (916494: Van Devender 98-1192 <i>et al.</i> , 1429549: Steinmann 1874); MEXU virtual (20144: Palmer 180)
<i>Ayenia paniculata</i> Rose	incierto (descripciones contradictorias)	1	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (20143: Gentry 4790); US virtual (00102172: Palmer 644, 03380938: Gentry 4890)
<i>Ayenia praeclara</i> Sandwith	0	incierto (no es claro)	0	0	Cristóbal, 1960; MEXU virtual (916451: Prance 24310 <i>et al.</i>); US virtual (01872855: Cid Ferreira 9705 <i>et al.</i> , 01872856: Farney 2028 y Batista); NY virtual (02102769: Cid Ferreira 9705 <i>et al.</i>)
<i>Ayenia stipularis</i> Triana & Planch.	0	incierto (no es claro)	0	0	Cristóbal, 1960; US virtual (03381024: Lawrance 402); F virtual (barcode V0318056F: Lawrance 402; IRN 230749: Triana –); G virtual (G00358308: Triana –)
<i>Ayenia tomentosa</i> L.	0	0	0	0	Cristóbal, 1960; visita a MEXU (221127: Hatschbach 36103 <i>et al.</i> , 728259: Hatschabach 64102 <i>et al.</i> , 1303397: Zardini

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Aguijones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>Ayenia violacea</i> Urb.	0	0	0	0	58393 y Rivas) Cristóbal, 1960; US virtual (00102181: Fuertes 1364, 00850184: Leonard 13004 y Leonard)
<i>Byttneria biloba</i> Baill.	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; observaciones en poblaciones naturales y colectas preservadas en líquido; visita a TAN (–: Andriamihajarivo 883 <i>et al.</i> , MO-1914831: Randrianaivo 968 <i>et al.</i> , –: Schatz 2985); K virtual (K000241683: Baron 4627, K000241686: Greve 218); US virtual (03380675: Randrianaivo 968 <i>et al.</i>); MO virtual (MO-1914912: Lorence 2074)
<i>Byttneria catalpifolia</i> Jacq. subsp. <i>africana</i> (Mast.) Exell & Mendonça	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; COI virtual (COI00074185: Gossweiler 4614, COI00074179: Gossweiler 4657)
<i>Byttneria catalpifolia</i> Jacq. subsp. <i>catalpifolia</i>	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (677809: Sandino 3787 y Martínez, 702227: Sandino 3697, 828096: Saldias 389, 1311348: Galeotti 7139)
<i>Byttneria cordifolia</i> Sagot	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; K virtual (K000381175: Sagot –); P virtual (P01900203: Perrottet –); US virtual (00695573: Prévost 3392)
<i>Byttneria coriacea</i> Britton	1	1	0	1	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (916754: Gentry 39636 y Emmons, 1309839: Grández 1167 y Ruíz); F virtual (V0389808F: Klug 2330); US virtual (00102126: Rusby

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Agujones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>Byttneria divaricata</i> Benth.	1	1	1 (puede presentar tallos cilíndricos)	1	2503); K virtual (K001213545: Krukoff 6175); NY virtual (2104818: Krukoff 6724) Cristóbal, 1976; observaciones en poblaciones naturales y colectas preservadas en líquido; G virtual (G00358340: Schomburgk 205, G00381068: Hassler 7162); US virtual (00517845: Acevedo-Rodríguez 3516 <i>et al.</i>)
<i>Byttneria fernandesii</i> Cristóbal	1	1	1	1	Cristóbal, 1976; K virtual (K001213510: Mori <i>et al.</i> 11233); NY virtual (609645: Anderson 9189 <i>et al.</i>)
<i>Byttneria filipes</i> Mart. ex K. Schum.	1	1	1 (puede presentar tallos cilíndricos)	1	Cristóbal, 1976; observaciones en poblaciones naturales y colectas preservadas en líquido; visita a MEXU (717100: Hatschbach 56586 <i>et al.</i> , 779899: Hatschbach 63138 <i>et al.</i> , 784999: López 110 y Vanni); G virtual (G00358344: Blanchet 2660)
<i>Byttneria fruticosa</i> K. Schum. ex Engl.	incierto (descripciones contradictorias)	1	0	0	Cristóbal, 1976; US virtual (03380694: Gereau 6810 <i>et al.</i>); BR virtual (BR0000018733136: Drummond 3126 y Hemsley, BR0000018733167: Drummond 3425 y Hemsley, BR0000018733174: Drummond 3529 y Hemsley)
<i>Byttneria implacabilis</i> Cristóbal	1	1	1 (puede presentar tallos cilíndricos)	1	Cristóbal, 1976; US virtual (00102136: Krapovickas 23074 <i>et al.</i>); S virtual (S-R-11329: Krapovickas 23074 <i>et al.</i>); P virtual (P02286193: Krapovickas 23074 <i>et al.</i>)
<i>Byttneria</i>	incierto	1	1 (puede	0	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (712567:

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Aguijones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>jaculifolia</i> Pohl	(descripciones contradictorias)		presentar tallos cilíndricos)		Hatschbach 56283 <i>et al.</i> , 655443: Hatschbach 59985 <i>et al.</i> , 969951: Hatschbach 70369 <i>et al.</i>); W virtual (0026556: Pohl 1118, 0026557: Pohl 1118)
<i>Byttneria maingayi</i> Mast.	1	incierto (no es claro)	0	0	Cristóbal, 1976; K virtual (K000671974: Griffith –); P virtual (P06698528: King 8126); US virtual (03380623: Sinclair 7373)
<i>Byttneria melleri</i> Baker	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; visita a TAN (– : Aridy 192, –: Razakamalala 2087 <i>et al.</i> , MO-1914723: Nicoll 591 <i>et al.</i>); K virtual (K000241675: Meller –); US virtual (03380715: Randrianasolo 572)
<i>Byttneria microphylla</i> Jacq.	1	1	1	1	Cristóbal, 1976; MPU virtual (MPU016461: Jacquín –); US virtual (00850141: Fuertes 85)
<i>Byttneria morii</i> L.C. Barnett & Dorr	0	incierto (no es claro)	0	0	Barnett y Dorr 1990; virtual K (K000381152: Mori 18473 y Hartley); virtual US (00324040: Mori 19160 <i>et al.</i>)
<i>Byttneria oligantha</i> Arènes	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; visita a TAN (– : Descoings 3610, –: Dorr 4154); P virtual (P00046700: Humbert 20088, P00046701: Humbert 20088, P06610490: Abraham 76)
<i>Byttneria ovata</i> Lam.	1	1	1	1	Cristóbal, 1976; MPU virtual (MPU016458: – –); US virtual (00578952: Firmin 218)
<i>Byttneria parviflora</i> Benth.	1	1	1 (puede presentar tallos cilíndricos)	1	Cristóbal, 1976; K virtual (K000381160: Hartweg 641); US virtual (00578969: Dorr 6497 y Valdespino; G virtual (G00358361: Hartweg 641, G00358362: Hartweg 641)
<i>Byttneria</i>	0	1	1 (puede	0	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (1266830:

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Agujones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>pedersenii</i> Cristóbal			presentar tallos cilíndricos)		Hatschbach 76467 <i>et al.</i>); US virtual (03380537: Pederson 3250)
<i>Byttneria scabra</i> L.	0	1	1 (puede presentar tallos cilíndricos)	1	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (396899: Tressens 1639 <i>et al.</i> , 869627: Gutiérrez 1637A <i>et al.</i> , 821727: Vanni 4069 <i>et al.</i>); S virtual (S12-17528: Mosén 4027, S12-17533: Mosén 4027); US virtual (01112538: Cowan 1295 y Forster); RB virtual (RB00432795: Duarte 9411)
<i>Byttneria schunkei</i> Cristóbal	0	incierto (no es claro)	0	0	Cristóbal, 1985; visita a MEXU (1296180: Dik 746); MO virtual (MO-309192: Schunke 6606); US (00773346: Cornejo 4486 <i>et al.</i>)
<i>Byttneria stenophylla</i> Cristóbal	0	1	1 (puede presentar tallos cilíndricos)	0	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (867029: Schinini 34420 y Dematteis); US virtual (00102147: Krapovickas 14004 <i>et al.</i>)
<i>Byttneria uaupensis</i> Spruce ex K. Schum.	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; visita a MEXU (732001: Prace 23827 <i>et al.</i>); US virtual (00695590: Smith 2863); F virtual (barcode V0389837F: Smith 2863); G virtual (G00358367: Spruce 2466)
<i>Byttneria urticifolia</i> K. Schum.	1	1	1	1	Cristóbal, 1976; US virtual (03380603: Montes 27378)
<i>Byttneria vaulleyi</i> Baill.	1	1	0	0	Cristóbal, 1976; visita a TAN (–: Randrianaivo 210 <i>et al.</i> , –: De Block 1120); K virtual (K000241679: Baillon –, K000241681: Greve 72); BR virtual (BR0000018733334: Humbert 19333)
<i>Kleinhovia</i>	0	1	0	0	Bayer y Kubitzki, 2003; Rahman <i>et al.</i> , 2012;

Especie	Forma de crecimiento (0 = no trepadora, 1 = trepadora, u otro*	Forma del tallo joven (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Forma del tallo adulto (0 = cilíndrico, 1 = lobulado, u otro*	Agujones (0 = ausencia, 1 = presencia	Fuentes consultadas
<i>hospita</i> L.					US virtual (00443340: Lau 1608); P virtual (P04694506: Evans 1400)
<i>Megatritheca grossedenticulata</i> (M. Bodard & Pellegr.) Cristóbal	incierto (descripciones contradictorias)	0	0	0	Cristóbal, 1965; US virtual (00977199: Breteler 14211 y Leal); G virtual (G00358471: Le Testu 7155); P virtual (P00842533: Breteler 14211 y Leal)
<i>Rayleya bahiensis</i> Cristóbal	0	1	0	0	Arbo, 1981; Cristóbal, 1981; US virtual (01872824: Giuliatti 7097 <i>et al.</i> , 00102149: Harley 18622 <i>et al.</i>); RB virtual (RB00544288: Harley 18622 <i>et al.</i>)

Apéndice 5. Probabilidades obtenidas en las reconstrucciones de estados ancestrales. De cada estado de carácter, se reportan las probabilidades posteriores (PP) resultantes del análisis en BayesTraits con IB (promedio de las iteraciones de las cadenas markovianas) y de Mesquite con MV (verosimilitudes proporcionales), bajo dos modelos de evolución. Ambos resultados graficados sobre el cronograma consenso. El número de los nodos enlistados aquí corresponde a aquellos de las **Figuras 7-10**, en donde se ilustraron las reconstrucciones con IB (inferencia bayesiana). Los nodos señalados con puntas de flecha en las **Figuras 7-10** se indican aquí con mayúsculas y los señalados con flechas pequeñas se indican con minúsculas. Se indica con negritas los valores más altos para cada nodo.

Carácter del tallo	Número de nodo en las Figuras 7-10	PP (probabilidad posterior) obtenida con IB (rjMCMC)	PP redondeada e indicada como porcentaje	Verosimilitud obtenida con MV (Asymm. 2 param.)	Verosimilitud indicada como porcentaje y redondeada	Verosimilitud obtenida con MV (Mk1)	Verosimilitud indicada como porcentaje y redondeada
Forma de crecimiento. Los valores de soporte se presentan en el orden de los estados: 0 = no trepadora, 1 = trepadora, nodo inexistente (si aplica).	nodo 1	0.685961310	69	0.81956066	82	0.8975483	90
		0.3140386899	31	0.18043934	18	0.1024517	10
		0.000000e+00	0	–	–	–	–
	nodo 20	0.273778722	27	0.78065322	78	0.87750908	88
		0.5128879451	51	0.21934678	22	0.12249092	12
		2.133333e-01	21	–	–	–	–
	NODO 23	0.025912398	3	0.03352432	3	0.04438646	4
		0.9740876023	97	0.96647568	97	0.95561354	96
		1.110223e-16	0	–	–	–	–
	nodo 29	0.509169668	51	0.03712112	4	0.04629984	5
		0.4908303323	49	0.96287888	96	0.95370016	95
		0.000000e+00	0	–	–	–	–
	NODO 30	0.993718157	99	0.93150079	93	0.94819966	95
		0.0062818428	1	0.06849921	7	0.05180034	5
		0.000000e+00	0	–	–	–	–
	nodo 35	0.312029756	31	0.69591029	70	0.80104912	80
		0.6660813553	67	0.30408971	30	0.19895088	20
		2.188889e-02	2	–	–	–	–
NODO 36	0.014987040	1	0.03734099	4	0.04516894	5	
	0.9850129600	99	0.96265901	96	0.95483106	95	
	0.000000e+00	0	–	–	–	–	
Forma del tallo	nodo 1	0.703079467	70	0.29343999	29	0.14611127	15

Carácter del tallo	Número de nodo en las Figuras 7-10	PP (probabilidad posterior) obtenida con IB (rjMCMC)	PP redondeada e indicada como porcentaje	Verosimilitud obtenida con MV (Asymm. 2 param.)	Verosimilitud indicada como porcentaje y redondeada	Verosimilitud obtenida con MV (Mk1)	Verosimilitud indicada como porcentaje y redondeada	
joven. Los valores de soporte se presentan en el orden de los estados: 0 =cilíndrico, 1 = lobulado, nodo inexistente (si aplica).		0.2969205329 0.000000e+00	30 0	0.70656001 —	71 —	0.85388873 —	85 —	
	nodo 13	0.712394524	71	0.92157115	92	0.82664101	83	
		0.2750499207 1.255556e-02	28 1	0.07842885 —	8 —	0.17335899 —	17 —	
	NODO 14	0.006252736 0.9929694867	1 99	0.01708508 0.98291492	2 98	0.00557522 0.99442478	1 99	
		7.777778e-04	0	—	—	—	—	
	nodo 20	0.078257993 0.7387420067	8 74	0.18605589 0.81394411	19 81	0.03548789 0.96451211	4 96	
		1.830000e-01	18	—	—	—	—	
	NODO 23	0.025511681 0.9744883186	3 97	0.01585795 0.98414204	2 98	0.00175756 0.99824244	0 100	
		0.000000e+00	0	—	—	—	—	
	nodo 35	0.111033901 0.8785216543	11 88	0.12404709 0.87595291	12 88	0.02076452 0.97923548	2 98	
		1.044444e-02	1	—	—	—	—	
	NODO 36	0.040359402 0.9596405980	4 96	0.01663729 0.98336271	2 98	0.00202615 0.99797385	0 100	
		1.110223e-16	0	—	—	—	—	
	Forma del tallo adulto. Los valores de soporte se presentan en el orden de los estados: 0 = cilíndrico, 1 = lobulado, nodo	nodo 1	9.675830e-01	97	0.99965853	100	0.99997273	100
			0.0324169746 0.000000e+00	3 0	0.00034147 —	0 —	0.00002727 —	0 —
		nodo 23	2.892495e-01 0.7107505350	29 71	0.66328786 0.33671214	66 34	0.85575456 0.14424544	86 14
			0.000000e+00	0	—	—	—	—
		NODO 24	3.125854e-04 0.9754651923	0 98	0.01070318 0.98929682	1 99	0.01591078 0.98408922	2 98
2.422222e-02			2	—	—	—	—	

Carácter del tallo	Número de nodo en las Figuras 7-10	PP (probabilidad posterior) obtenida con IB (rjMCMC)	PP redondeada e indicada como porcentaje	Verosimilitud obtenida con MV (Asymm. 2 param.)	Verosimilitud indicada como porcentaje y redondeada	Verosimilitud obtenida con MV (Mk1)	Verosimilitud indicada como porcentaje y redondeada
inexistente (si aplica).							
Aguijones. Los valores de soporte se presentan en el orden de los estados: 0 = ausencia, 1 = presencia, nodo inexistente (si aplica).	nodo 1	0.8365884188	84	0.99752897	100	0.99977708	100
		0.163411581	16	0.00247103	0	0.00022292	0
		0.000000e+00	0	–	–	–	–
	nodo 20	0.3151232744	32	0.96986502	97	0.99215606	99
		0.443987837	44	0.03013498	3	0.00784394	1
		2.408889e-01	24	–	–	–	–
	NODO 23	0.0012643423	0	0.00758994	1	0.01223624	1
		0.998735658	100	0.99241006	99	0.98776376	99
		0.000000e+00	0	–	–	–	–
	nodo 30	0.5570706040	56	0.0191793	2	0.03201259	3
		0.442929396	44	0.9808207	98	0.96798741	97
		0.000000e+00	0	–	–	–	–
NODO 31	0.9988387088	100	0.98899579	99	0.99690293	100	
	0.001161291	0	0.01100421	1	0.00309707	0	
	0.000000e+00	0	–	–	–	–	

Apéndice 6. Valores obtenidos en la prueba de correlación Pagel 94 entre forma del tallo adulto y la ausencia/presencia de aguijones. Existen ocho especies con tallos adultos predominantemente lobulados que pueden presentar tallos cilíndricos también (**Figura 10**, indicadas con puntos rojos; **Apéndice 4**), por esta razón se realizaron dos pruebas. En la primera prueba se codificaron como lobuladas estas ocho especies (primera fila). En la segunda prueba se codificaron como cilíndricas estas ocho especies (segunda fila). Ambas pruebas resultaron significativas ($P < 0.05$) y el modelo con verosimilitudes más altas resultó ser el dependiente (negritas). Existe una verosimilitud más alta del modelo dependiente en la primera prueba con respecto a la segunda prueba.

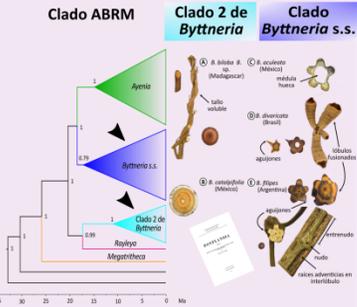
Parámetros en la prueba de Pagel 1994	Verosimilitud (<i>lnL</i>) bajo el modelo independiente (4 parámetros)	Verosimilitud (<i>lnL</i>) bajo el modelo dependiente (8 parámetros)	Diferencia entre verosimilitudes (<i>lnL</i> ratio)	Valor de <i>P</i> (a partir de 1000 simulaciones)
X: Forma del tallo adulto (lobulado en las ocho especies que también pueden presentar tallos cilíndricos) Y: Aguijones (ausencia o presencia) Testing: Any Effect	-16.11879	-12.57689	3.54190	0.01
X: Forma del tallo adulto (cilíndrico en las ocho especies que también pueden presentar tallos cilíndricos) Y: Aguijones (ausencia o presencia) Testing: Any Effect	-21.51150	-15.44499	6.06650	0.001

Apéndice 7. Cartel.

Ontogenia y distribución filogenética de tallos lobulados en *Byttneria* Loeffl. (Malvaceae, Byttnerioideae)

INTRODUCCIÓN

Byttneria Loeffl. es un género pantropical, con 6 secciones y > 130 spp., **no es monofilético**. Se compone en su mayoría de **plantas trepadoras**.



(Schenck 1893, Solereder 1908, Cristóbal 1976, Bayer y Kubitzki 2003, Whitlock y Hale 2011, Sharber 2018).

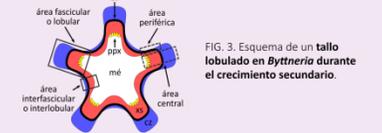
OBJETIVOS

- 1 Ontogenia de tallos lobulados en *Byttneria*.
- 2 Distribución de caracteres del tallo en ABRM.
- 3 Evolución de tallos lobulados en ABRM.

MATERIALES Y MÉTODOS

- 1 *Byttneria divaricata* var. *guaranitica* K. Schum. & Hassl. (Acevedo-Rodríguez 16697, US)
 - 2 *Byttneria filipes* Mart. ex K. Schum. (Pace 1159, CTES y MEXU)
 - 3 (1) Forma de crecimiento (2) Forma del tallo joven (3) Forma del tallo adulto (4) Ausencia/presencia de aguijones
- MESQUITE
- Byttneria filipes V.J. & H. (May 9 2003) (Pace, Fages) and Andrew Hesse (www.mesquite.com/reading/41-46)

Terminología



Abreviaturas (de afuera hacia adentro del órgano)

TALLO	RAÍZ
área f/l= área fascicular/lobular	cal= caliptra
área f/l central	am= actividad meristemática
área f/l periférica	cx= corteza (pd+cx+fs)
área interfascicular/interlobular	pd= peridermis
cx= cortex	cx= cortex
ed= endodermis	fs= floema secundario
fp= fibras periclasivas	cvc= cámbium vascular continuo (cvf+cvf)
hvs= haz vascular (fp+xp)	cvf= " " fascicular
fp= floema primario	cvf= " " interfascicular
xp= xilema primario	xs= xilema secundario
cm= célula mucilaginoso	rd= radio
md= médula	ppx= polos de protoxilema

RESULTADOS Ontogenia

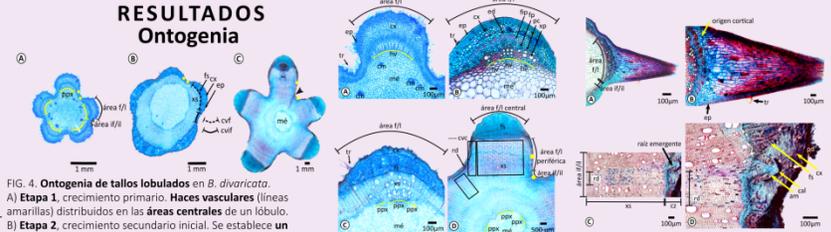
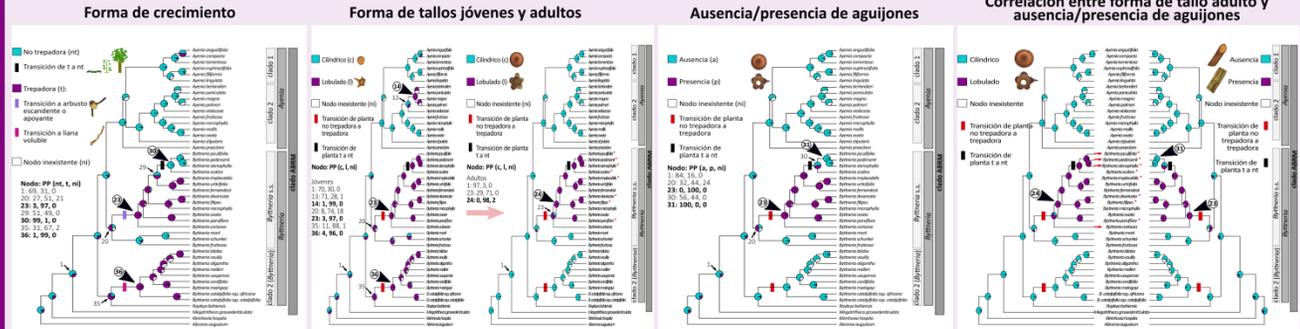


FIG. 5. **Detalles de la ontogenia**. A, C, D) *B. divaricata*; B) *B. filipes*. A) **Etap 1**. C) **Etap 2**, los **polos de protoxilema** (líneas amarillas) indican que un solo haz vascular pudo haberse fragmentado debido a la dilatación del parénquima del xilema primario. D) **Etap 3**, cambio drástico en la **producción de floema secundario**. El **diámetro de los vasos** notablemente **mayor** dentro de las **áreas centrales** de un lóbulo respecto a las demás áreas (rectángulos).

FIG. 6. **Aguijón y raíz adventicia** en *B. filipes*. A) **Aguijón** sobre el **área lobular**. B) **Aguijones** formados por **células corticales elongadas**, cubiertas por un estrato de **células epidérmicas**. C) **Raíz** surgiendo del **área interlobular**, de los márgenes de un **amplio radio**. D) La **raíz desplaza** el **floema secundario** y el **córtex** conforme emerge a través de la corteza.

Reconstrucción de estados ancestrales en ABRM



En *Byttneria*

- La forma del cuerpo secundario refleja la forma del cuerpo primario.
- Los **lóbulos** coinciden con la distribución de los haces vasculares en el cuerpo primario, evidenciando una actividad diferencial entre el cámbium fascicular e interfascicular en el cuerpo secundario.
- Los **aguijones** tienen un origen epidérmico y cortical.
- Las **raíces adventicias** se originan de los amplios radios observados entre las áreas lobulares e interlobulares.

CONCLUSIONES

- Las **plantas trepadoras** se originaron en dos clados de ABRM, con el surgimiento de un **mecanismo de ascenso** en cada uno.
- Uno de estos mecanismos se relaciona con la presencia de **aguijones** y de **tallos lobulados adultos**, observados únicamente dentro del clado *Byttneria* s.s.

En el clado ABRM