



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

CARRERA DE BIOLOGÍA

Anatomía foliar comparativa de algunas
especies de *Yucca* spp. (Asparagaceae,
Agavoideae)

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:

Andrea Verde Herrera

Director: M. en C. Héctor Serrano Casas

Asesora: Dra. Ana María Soriano Martínez

Asesora: M. en C. María Magdalena Ayala Hernández

Sinodal: M. en C. Balbina Vázquez Benítez

Sinodal: M. en C. Florencia Becerril Cruz



CIUDAD DE MÉXICO

SEPTIEMBRE 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*Dedico este trabajo a mi mamá Mirna,
que siempre me ha brindado su amor y
apoyo, sin ella no lo habría logrado.*

*A mi hermana Vale por animarme y
confiar en mí siempre.*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la máxima casa de estudios la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, por abrirme sus puertas y formarme como profesional.

Al Dr. Eloy Solano Camacho † quiero agradecerle por darme la oportunidad de ser parte de su laboratorio de investigación, por todos los conocimientos que me brindó y por haber creído en mí para realizar este trabajo.

Al M. en C. Héctor Serrano Casas simplemente gracias por todo, por su paciencia, por confiar y creer en mí, incluso cuando yo dudaba, por escucharme y darme ánimos cuando lo necesitaba, pero sobre todo por todos los conocimientos que me enseñó sobre anatomía, sin usted no lo habría logrado.

A la Dra. Ana María Soriano Martínez por confortarme y compartir sus conocimientos conmigo, por ayudarme con sus observaciones y comentarios para mejorar el trabajo.

A la M. en C. María Magdalena Ayala Hernández por inspirar en mí el interés hacia la botánica, por todas sus aportaciones a la investigación, por compartir conmigo sus conocimientos, por su atención al darme su retroalimentación y por darme ánimos.

A la M. en C. Balbina Vázquez Benítez y a la M. en C. Florencia Becerril Cruz por revisar este trabajo con dedicación y por darme sus comentarios y consejos con el fin de mejorar el trabajo.

A Estefanía, por brindarme su amistad y compartir conmigo muchas aventuras y experiencias bonitas durante la carrera, por escucharme, comprenderme y apoyarme cuando lo necesité.

A mis incondicionales Daniela y Fernando que siempre han confiado en mí, en que podría lograrlo, gracias por todos sus consejos, su amor y por reconfortarme siempre.

A mi familia, que es mi red de apoyo, gracias por todo el cariño que me dan, por los consejos y por animarme a seguir adelante siempre.

A mi mamá Mirna, por su paciencia y por darme todo el amor, por los consejos, por reconfortarme y apoyarme para poder lograr esta meta, gracias por no dejarme caer nunca.

A mi hermana Vale por ser mi compañera de vida, por creer en mí, apoyarme y aconsejarme cuando lo necesito, gracias por todo el cariño.

A mis amigas Montse, Jennifer y Griss, por su amistad que me brindan después de tantos años, gracias por creer en mí.

A Lana por desvelarse conmigo en las noches de estudio durante la carrera, por siempre brindarme su compañía y demostrarme su amor con solo una mirada.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	1
I INTRODUCCIÓN	2
II ANTECEDENTES	4
2.1 características morfológicas e importancia económica	6
III HIPÓTESIS	8
IV OBJETIVO	8
4.1 Objetivo general	8
4.2 Objetivos particulares	8
V MATERIAL Y MÉTODOS	8
VI RESULTADOS	15
6.1 <i>Yucca carnerosana</i> (Trel.) McKelvey	15
6.2 <i>Yucca endlichiana</i> Trel.	18
6.3 <i>Yucca filifera</i> Chabaud	20
6.4 <i>Yucca lacandonica</i> Gómez Pompa & J. Valdés	22
6.5 <i>Yucca linearifolia</i> Clary	24
6.6 <i>Yucca madrensis</i> Gentry	26
6.7 <i>Yucca mixtecana</i> García-Mend.	28
6.8 <i>Yucca periculosa</i> Baker	30
6.9 <i>Yucca potosina</i> Rzed.	32
6.10 <i>Yucca queretaroensis</i> Pina	34
6.11 <i>Yucca schidigera</i> Ortgies	36
6.12 <i>Yucca torreyi</i> Shafer	38
6.13 <i>Yucca treculeana</i> Carrière	40
6.14 <i>Yucca rigida</i> (Engelm.) Trel.	42
6.15 <i>Yucca rostrata</i> Engelm. ex Trel.	44
6.16 <i>Hesperoyucca whipplei</i> (Torr.) Baker ex Trel.	46
VII DISCUSIÓN	55
VIII CONCLUSIONES	62
IX REFERENCIAS	63

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Fotografías de las plantas de <i>Yucca</i>	12
Figura 2. Fotografías de las plantas de <i>Yucca</i>	13
Figura 3. Fotografías de las plantas de <i>Yucca</i>	14
Figura 4. <i>Yucca carnerosana</i> (Trel.) McKelvey	17
Figura 5. <i>Yucca endlichiana</i> Trel.	19
Figura 6. <i>Yucca filifera</i> Chabaud	21
Figura 7. <i>Yucca lacandonica</i> Gómez Pompa & J. Valdés	23
Figura 8. <i>Yucca linearifolia</i> Clary	25
Figura 9. <i>Yucca madrensis</i> Gentry	27
Figura 10. <i>Yucca mixtecana</i> García-Mend.	29
Figura 11. <i>Yucca periculosa</i> Baker	31
Figura 12. <i>Yucca potosina</i> Rzed.	33
Figura 13. <i>Yucca queretaroensis</i> Pina	35
Figura 14. <i>Yucca schidigera</i> Ortgies	37
Figura 15. <i>Yucca torreyii</i> Shafer	39
Figura 16. <i>Yucca treculeana</i> Carrière	41
Figura 17. <i>Yucca rigida</i> (Engelm.) Trel.	43
Figura 18. <i>Yucca rostrata</i> Engelm. ex Trel.	45
Figura 19. <i>Hesperoyucca whipplei</i> (Torr.) Baker ex Trel.	48

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Especies de <i>Yucca</i> estudiadas en su anatomía foliar	10
Cuadro 2. Características morfológicas de las hojas de <i>Yucca</i>	49
Cuadro 3. Resumen de las características anatómicas foliares de <i>Yucca</i>	51

RESUMEN

En el presente estudio se evaluaron y describieron las características anatómicas foliares de 15 especies del género *Yucca* y una del género *Hesperoyucca* para determinar si existen caracteres útiles en su delimitación taxonómica. Se utilizaron hojas de ejemplares adultos de las siguientes especies: *Yucca carnerosana*, *Y. endlichiana*, *Y. filifera*, *Y. lacandonica*, *Y. linearifolia*, *Y. madreensis*, *Y. mixteca*, *Y. periculosa*, *Y. potosina*, *Y. queretaroensis*, *Y. rigida*, *Y. rostrata*, *Y. schidigera*, *Y. torreyi*, *Y. treculeana* y *Hesperoyucca whipplei*; las cuales fueron recolectadas en varias localidades de México.

Las secciones histológicas fueron obtenidas mediante la microtecnica convencional. A partir de la observación se encontraron características compartidas con géneros cercanamente emparentados como *Agave*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Hesperoyucca*, *Hesperaloe*, *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*. Por ejemplo, la presencia de papilas y tricomas; el tipo de lámina, anfiestomática; el estoma de tipo tetracítico y paracítico; los engrosamientos de cutina en las células oclusivas de los estomas; el mesófilo diferenciado en parénquima en empalizada y esponjoso; la presencia de estiloides y rafidios; haces vasculares colaterales rodeados por fibras y vainas de parénquima, así como grupos de fibras distribuidos en el mesófilo.

Entre las especies estudiadas también se observaron diferencias anatómicas, tales como la forma del perfil; el grosor y la ornamentación de la cutícula; la disposición y forma de las células epidérmicas; la presencia de micropapilas, papilas y tricomas; tipo de complejo estomático y posición de los estomas. Estos caracteres combinados con otros apoyan la delimitación taxonómica de las especies evaluadas.

I INTRODUCCIÓN

El género *Yucca* ha sido colocado en diferentes familias desde que fue propuesto por Linnaeus en 1753, entre ellas Liliaceae y Agapanthaceae (Jussieu, 1789; Dumortier, 1829; Voigt, 1850). Engelman (1873) lo ubicó en Liliaceae y con base en el tipo de fruto lo dividió en tres secciones: *Chaenoyucca*, *Clistoyucca* y *Sarcoyucca*. Propuesta que mantuvieron con algunas modificaciones en el nivel subgenérico, Baker (1881), Bentham y Hooker (1883), separando *Yucca* a *Hesperoyucca*. Trelease (1902) reconoce la tribu *Yuceae* e incluye cinco géneros: *Hesperaloe* Engelm., *Hesperoyucca* (Engelm.) Baker., *Clistoyucca* (Engelm.) Trel., *Yucca* L. y *Samuela* Trel; a su vez subdividió *Yucca* en tres secciones. Sargent (1905) reagrupa *Samuela* en el género *Yucca*.

Hutchinson (1934) transfirió *Yucca* a Agavaceae, clasificación que fue apoyada por Dahlgren *et al.* (1985). Esta clasificación se mantuvo hasta principios del siglo XXI. McKelvey (1938;1947) estudió las yucas del suroeste de Estados Unidos de América incluye *Hesperoyucca*, *Clistoyucca* y *Samuela* en *Yucca*; y subdivide este último género en cuatro secciones *Chaenocarpa*, *Clistocarpa*, *Hesperoyucca* y *Sarcocarpa*; y nueve series. APG II (2003) circunscribió Agavaceae como la subfamilia Agavoideae en Asparagaceae, propuesta que apoyaron APG III (2009), Chase *et al.* (2009) y APG IV (2016).

Clary (1997) realizó un estudio sobre la filogenia y biogeografía de *Yucca*, donde reconoció la sección *Sarcocarpa* como *Yucca*, posteriormente Clary (2001), separó *Hesperoyucca* y lo propuso como género distinto de *Yucca*, con base en caracteres morfológicos, fenológicos y del tipo de polinizador, así como consideraciones biogeográficas y de moléculas del marcador ITS.

El número de especies de *Yucca* varía en función de los criterios que se han utilizado en su delimitación, se reconocen de 35 a 52 especies (Espejo-Serna y López-Ferrari,1992; Verhoek-Williams, 1998; Pellmyr *et al.*,2007; POWO, 2023). El género se distribuye desde el sur de Canadá, Estados Unidos de América hasta Panamá (Rocha *et al.*, 2006; POWO,2023), 19 especies son endémicas de México

(POWO, 2023). Estas plantas habitan principalmente en los matorrales xerófilos y sólo *Yucca lacandonica* es epífita y se encuentra en las selvas tropicales de Chiapas, Campeche, Oaxaca, Tabasco y Veracruz (Matuda y Piña, 1980).

Existen pocos estudios sobre la anatomía foliar del género *Yucca*, por lo que es necesario analizarla, para observar y describir los caracteres anatómicos que proporcionen evidencias y permitan la delimitación de sus especies; ya que es un género complejo. Por lo tanto se estudiaron 15 especies de *Yucca* y *Hesperoyucca whipplei*, para contestar las siguientes preguntas: ¿La anatomía foliar de *Yucca* es similar a la de otros géneros de monocotiledóneas cercanamente emparentados?, ¿Existen diferencias anatómicas foliares entre las especies de *Yucca*?, ¿En qué células y tejidos se observan estas diferencias? y ¿Hay caracteres taxonómicos útiles para delimitar las especies?

II ANTECEDENTES

Algunos estudios han aportado información sobre la anatomía de algunas especies de *Yucca*, entre ellos los de Bell y King (1944), quienes además del género analizado en el presente estudio, identificaron las fibras de las hojas en *Agave*, *Dasyilirion* y *Nolina*. Estos autores describieron que las fibras en las hojas de *Yucca glauca*, *Y. thompsoniana*, *Y. elata*, *Y. torreyi*, *Y. carnerosana* y *Y. baccata* están asociados a los haces vasculares, indicaron también que, en sección transversal, éstas se disponen en grupos hacia ambos polos de los haces vasculares y otros más se ubican dispersos en el mesófilo.

Eagan (1969) describió comparativamente la anatomía de la hoja de *Yucca campestris*, comparó las características de ejemplares recolectados en diferentes sitios, los resultados indicaron que las hojas tenían caracteres en común, como la cutícula gruesa, células epidérmicas esclarificadas en forma de pera, estomas hundidos, cámaras subestomáticas profundas, parénquima en empalizada isobilateral con presencia de rafidios, parénquima esponjoso isodiamétrico con espacios intercelulares grandes y haces vasculares colaterales con casquetes de fibras adyacentes, rodeados por una vaina parenquimatososa.

Blunden y Binns (1970) estudiaron la anatomía foliar de *Yucca glauca* y consideraron que los caracteres diagnósticos de esta especie son entre otras, la presencia de idioblastos con cristales aciculares de oxalato de calcio en el parénquima, células epidérmicas papilosas y fibras de los haces vasculares parcialmente lignificadas.

Simpson (1975) analizó la anatomía y morfología de *Yucca brevifolia* (árbol de Joshua), encontró características foliares xeromórficas, como estomas hundidos y haces vasculares fibrosos y al igual que otras monocotiledóneas esta especie tiene haces invertidos en la zona adaxial, lo cual contribuye a una anatomía equifacial, también observó que solo una fracción de los haces vasculares de la hoja se extienden a lo largo de esta, la mayoría surgen de manera independiente o de otros haces.

Álvarez de Zayas (1990) investigó la epidermis foliar adulta de Agavaceae sensu Dalhgreen *et al.* (1985), en su trabajo incluyó *Y. aloifolia*, *Y. baccata*, *Y. elata*, *Y. elephantipes*, *Y. filamentosa*, *Y. gloriosa*, *Y. treculeana* y *Hesperoyucca whipplei*, donde observó que presentan tendencias adaptativas como el desarrollo de células epidérmicas alargadas, cutícula gruesa, desarrollo de papilas y estomas complejos, en *Hesperoyucca* encontró criptas estomáticas longitudinales.

Kanwal *et al.* (2012) estudiaron la anatomía foliar de algunas Agavaceas y de *Yucca aloifolia*, *Y. aloifolia* var. *marginata*, *Y. elephantipes* y *Y. gloriosa*, para evaluar las modificaciones estructurales de estas especies en relación con el ambiente en que se distribuyen y cultivan, encontraron un patrón variable en la anatomía foliar, sin embargo, en *Yucca aloifolia* y *Y. elephantipes* la cutícula y la epidermis son más gruesas, lo que les confiere una mayor adaptabilidad a climas secos.

Heyduk *et al.* (2016) también analizaron la anatomía foliar de *Yucca aloifolia*, *Y. filamentosa* y *Y. gloriosa*, con el fin de comprender las relaciones entre las características anatómicas y el metabolismo ácido crasuláceo CAM; posteriormente Heyduk *et al.* (2020) analizaron la correlación de la anatomía foliar con la función del metabolismo ácido crasuláceo en *Yucca gloriosa*.

Sánchez Manzo (2020) realizó un análisis anatómico foliar comparativo en la cutícula y epidermis de algunas especies de *Yucca* a través de microscopia láser confocal, registró características que diferencian a las especies, como el relieve y ornamentación de la cutícula, tipo de complejo estomático y la presencia de papilas y tricomas.

Jolly *et al.* (2021) investigaron la variación en la fisiología, morfología y anatomía en las hojas de *Hesperoyucca whipplei* y *Yucca brevifolia* en sitios con diferentes microclimas en el desierto de Mojave, encontraron como resultados que la conductancia estomática no se relaciona con el contenido de agua en la hoja, sino con la variación del número de venas por mm² en *H. whipplei* y en el ancho de la hoja de *Y. brevifolia*; por lo que *H. whipplei* muestra una mejor estrategia de conservación de agua que *Y. brevifolia*.

2.1 Características morfológicas e importancia económica

Las especies del género *Yucca* son perennes, rosetófilas, acaules o caulescentes con tallos simples o ramificados. Hojas sésiles, generalmente dispuestas en el ápice del tallo o de las ramas, linear-lanceoladas o lineares, margen entero o denticulado, córneo. Las inflorescencias en panículas, erectas o péndulas, con brácteas, blanquecinas, pedúnculo corto o extendido más allá de las hojas, pubescente o glabro. Flores hermafroditas, campanuladas o globosas, blanquecinas, a veces con tintes verdosos, rojizos o purpúreos; pedicelos con una bracteóla basal; tépalos seis, libres o connados en la base; estambres seis, insertos en la base de los tépalos, filamentos claviformes, planos u oblongo-cilíndricos, papilosos o lisos, anteras basifijas; ovario súpero, 3-locular, estilo corto o ausente, estigma 3 lobado. Fruto una cápsula o baya, dehiscentes o indehiscentes; semillas prismáticas, orbiculares o globulares, negras, opacas, con endospermo ruminado (McVaugh, 1989; García-Mendoza, 2011).

Las yucas son unas de las plantas suculentas más representativas de las zonas áridas y semiáridas de México y Estados Unidos de América donde llegan a ser especies dominantes, estas contribuyen a la defensa del suelo contra la erosión, favoreciendo la retención de agua e incrementando el contenido de materia orgánica; además de proporcionar alimento y protección a otros organismos (Matuda y Piña, 1980; Hess y Robbins, 1996).

La mayoría de las especies arborescentes se cultivan en varias partes del mundo como plantas ornamentales por sus flores vistosas de color blanquecino. En el Altiplano Mexicano es común consumirlas como alimento, se hacen diversos guisados con las flores ya que estas tienen un alto contenido de nutrientes, como proteínas, carbohidratos y vitamina C; los frutos que son conocidos como dátiles se consumen como golosinas o en conservas y atoles; el pedúnculo floral también se emplea para alimentar al ganado; las hojas se usan para techar casas y extraer sus fibras para elaborar diversos utensilios de jarriería y cordelería; los troncos sirven para construir casas y corrales; las raíces se utilizan como jabón. Además de ser un recurso potencial en la obtención industrial de pastas celulósicas para la

elaboración de papel, también se han realizado estudios para conocer los fitoquímicos presentes en las yucas, donde se encontró que prácticamente todas las partes de la planta contienen saponinas esteroidales, yucaoles y resveratrol, estos son principios activos en innumerables acciones biológicas, por lo que son útiles en la elaboración de fármacos ya que tienen propiedades antioxidantes, antiinflamatorias, antiartríticas, anticancerígenas, antidiabéticas, antimicrobianas, antifúngicas e hipocolesterolémicas (Cheeke *et al.*,2006; García-Mendoza, 2011; Matuda y Piña, 1980; Mora-Olivo *et al.*, 2009; McVaugh, 1989; Patel, 2018; Tanaka *et al.*, 1996).

III HIPÓTESIS

Con base en estudios anatómicos anteriores en Agavoideae, las hojas de *Yucca* presentan mayor variación en tejidos como la cutícula, epidermis y estomas, estos caracteres tienen valor taxonómico, ya que permiten la separación o agrupamiento de las especies.

IV OBJETIVO

4.1 Objetivo general

Analizar comparativamente la anatomía foliar de 15 especies de *Yucca* y una de *Hesperoyucca* para identificar caracteres estructurales con valor taxonómico.

4.2 Objetivos particulares

Observar y describir las células y tejidos que constituyen las hojas de *Yucca* y *Hesperoyucca*.

Comparar las características anatómicas de las hojas entre especies para encontrar diferencias.

V MATERIAL Y MÉTODO

Se realizaron salidas al campo a diferentes localidades de México donde se distribuyen *Yucca carnerosana*, *Y. endlichiana*, *Y. filifera*, *Y. lacandonica*, *Y. linearifolia*, *Y. madrensis*, *Y. mixteca*, *Y. periculosa*, *Y. potosina*, *Y. queretaroensis*, *Y. rigida*, *Y. rostrata*, *Y. schidigera*, *Y. torreyi*, *Y. treculeana* y *Hesperoyucca whipplei*.

De las especies anteriores se recolectaron y herborizaron especímenes botánicos que fueron identificados taxonómicamente en el herbario FEZA (Cuadro 1). Además de los especímenes botánicos, durante las salidas al campo se tomaron hojas adultas, y de la parte media de cada lámina se cortaron fragmentos de 5 cm en sentido transversal, enseguida se fijaron con FAA, (50% alcohol etílico al 96%,

5% de ácido acético glacial, 10% de formol y 35% de agua). Permanecieron en dicha solución por una a dos semanas. Las muestras se lavaron a chorro de agua para eliminar el fijador por 15 minutos y se almacenaron en GAA (45% alcohol etílico, 30% glicerina y 25% agua) (Johansen, 1940; Curtis Patiño, 1986).

El material fue ablandado con etilendiamina al 4% (Carlquist, 1982). Se realizó la microtecnica convencional, posteriormente se obtuvieron secciones transversales y paraderrales de 10 a 12 μm de grosor con un micrótopo de rotación marca Leica modelo RM2125RT, enseguida se realizó la tinción con safranina y verde rápido para montarlas en forma permanente con resina sintética (Johansen, 1940 y Curtis Patiño, 1986).

Las laminillas fueron observadas en un microscopio óptico (Nikon, eclipse E200). Se tomaron fotografías las cuales fueron analizadas con el programa ImageJ, para medir la cutícula y contar las fibras. A partir de las observaciones se realizaron las descripciones correspondientes, se tomaron en cuenta características como la ornamentación y tamaño de la cutícula; disposición y forma de las células epidérmicas; tipo de complejo estomático; forma de las células del mesófilo; tipo de haces vasculares; arreglo y cantidad de fibras; y tipos y ubicación de idioblastos.

Cuadro 1. Especies analizadas en la anatomía foliar

Especie	Número de recolecta y recolector	Tipo de vegetación	Estado
<i>Yucca carnerosana</i> (Trel.) McKelvey	1868 RRG	Matorral xerófilo	Tamaulipas
	1869 RRG	Matorral xerófilo	Tamaulipas
<i>Y. endlichiana</i> Trel.	1888 RRG	Matorral xerófilo	Coahuila
	1889 RRG	Matorral xerófilo	Coahuila
<i>Y. filifera</i> Chabaud	4978 ESC	Bosque tropical caducifolio	Tamaulipas
	1866 RRG	Matorral xerófilo	Tamaulipas
<i>Y. lacandonica</i> Gómez Pompa & J. Valdés	5638 ESC	Bosque mesófilo de montaña	Veracruz
	5640 ESC	Bosque tropical subcaducifolio	Oaxaca
<i>Y. linearifolia</i> Clary	1870 RRG	Matorral xerófilo	Nuevo León
	1871 RRG	Matorral xerófilo	Nuevo León
<i>Y. madrensis</i> Gentry	5604 ESC	Bosque de encino-pino	Chihuahua
	5605 ESC	Bosque de encino-pino	Chihuahua
<i>Y. mixtecana</i> García- Mend.	5585 ESC	Matorral xerófilo	Puebla
<i>Y. periculosa</i> Baker	5584 ESC	Matorral xerófilo	Puebla
<i>Y. potosina</i> Rzed.	4962 ESC	Matorral xerófilo	San Luis Potosí
<i>Y. queretaroensis</i> Pina	1855 RRG	Matorral xerófilo	Querétaro
	1856 RRG	Matorral xerófilo	Querétaro
<i>Y. schidigera</i> Ortgies	1851 RRG	Matorral xerófilo	Baja California
	5920 ESC	Matorral xerófilo	Baja California

<i>Y. torreyii</i> Shafer	5598 ESC	Matorral xerófilo	Chihuahua
	5599 ESC	Matorral xerófilo	Chihuahua
<i>Y. treculeana</i> Carrière	4966 ESC	Bosque tropical caducifolio	San Luis Potosí
	5594 ESC	Matorral xerófilo	Chihuahua
<i>Y. rigida</i> (Engelm.) Trel.	1877 RRG	Matorral xerófilo	Coahuila
	5596 ESC	Matorral xerófilo	Chihuahua
<i>Y. rostrata</i> Engelm. ex Trel.	1886 RRG	Matorral xerófilo	Coahuila
<i>Hesperoyucca whipplei</i> (Torr.) Baker ex Trel.	1846 RRG	Matorral xerófilo	Baja California

En el cuadro uno se enlistan las especies estudiadas, donde se muestra el número de recolecta, recolector (ESC=Eloy Solano Camacho, RRG=Ramiro Ríos Gómez), tipo de vegetación y el estado donde se recolectó.

En las figuras uno, dos y tres se muestran fotografías de las plantas de *Yucca* incluidas en este trabajo.

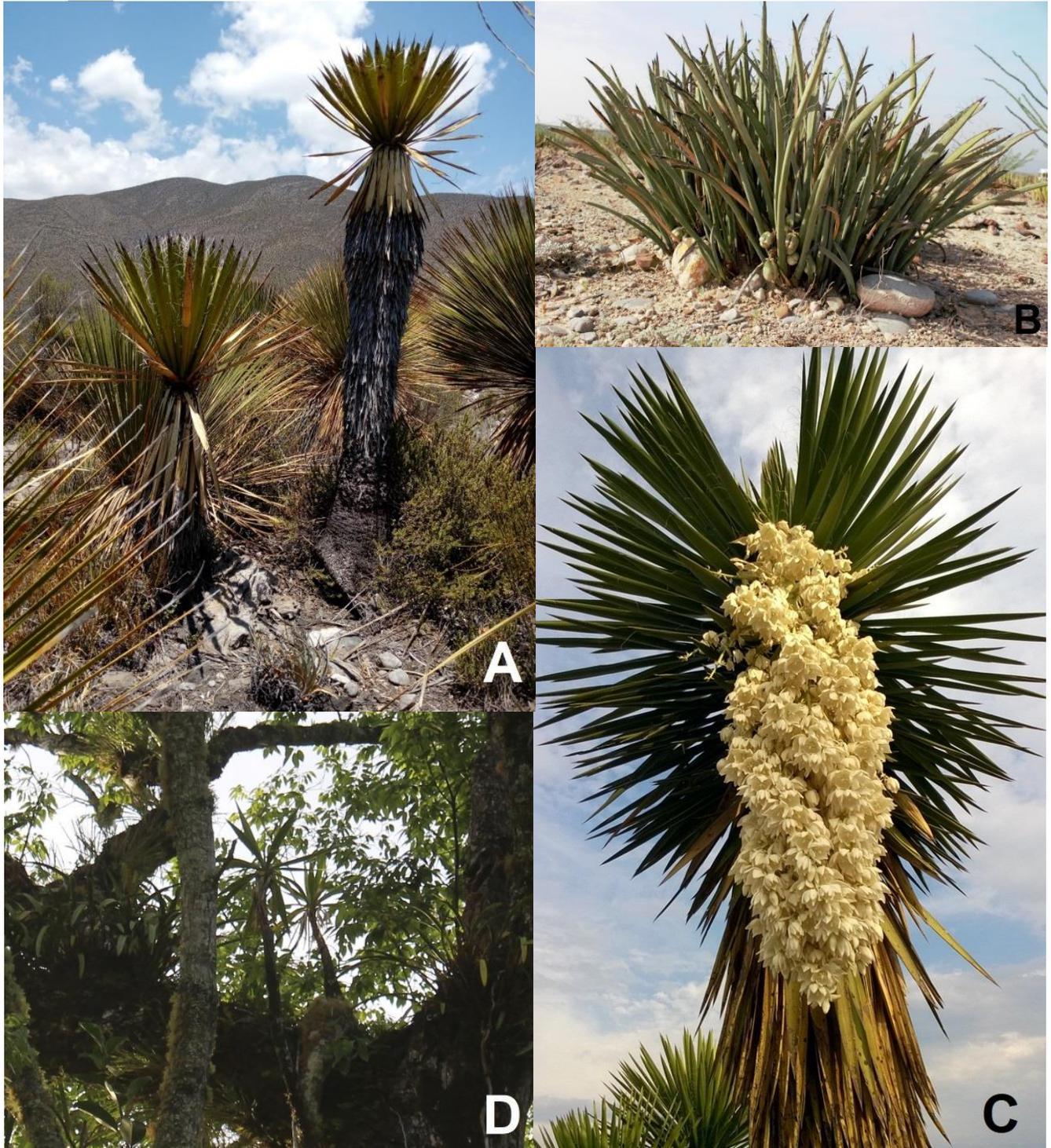


Figura 1: Plantas de *Yucca*. **A.** *Yucca carnerosana*. **B.** *Y. endlichiana*. **C.** *Y. filifera*. **D.** *Y. lacandonica*

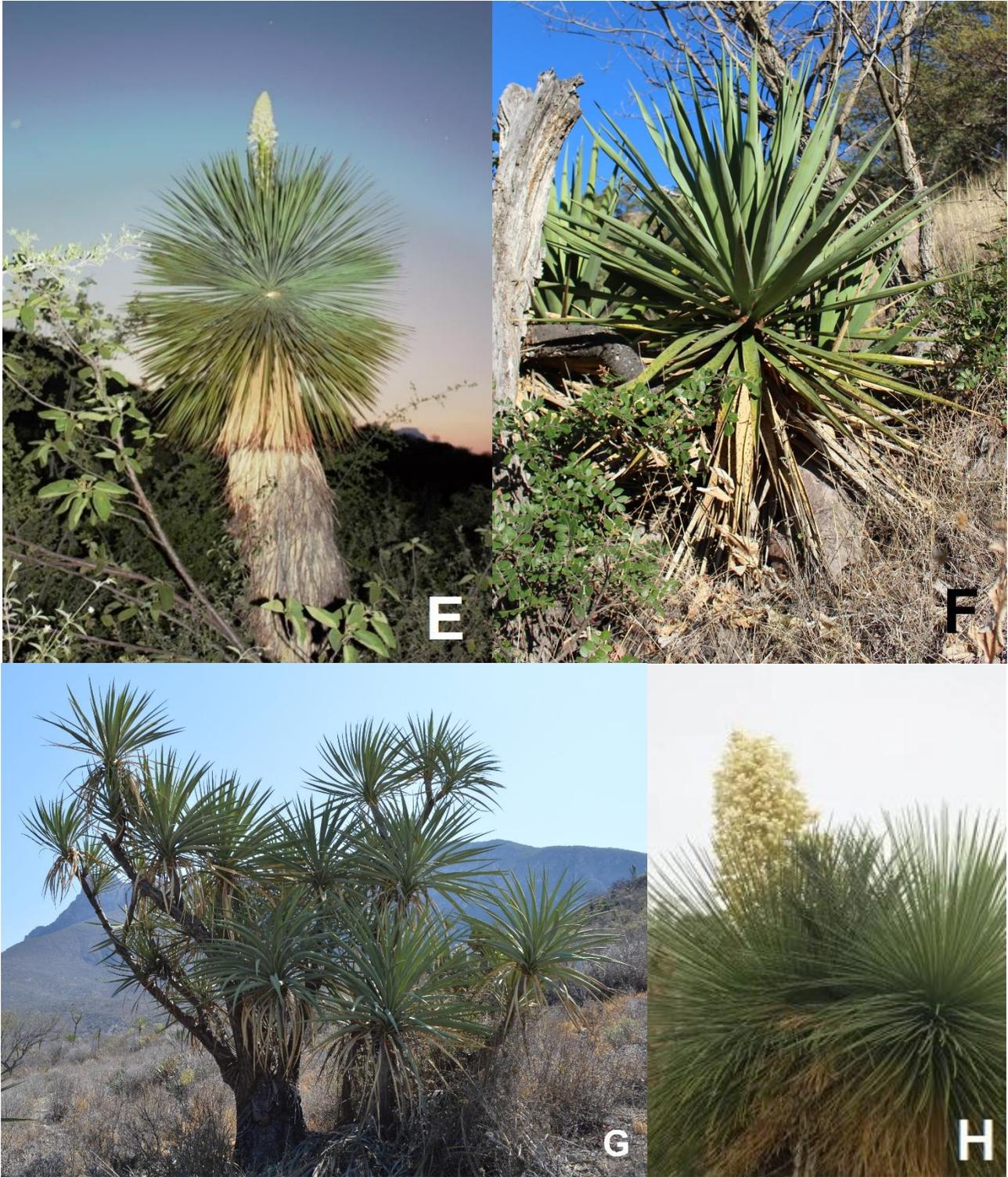


Figura 2: Plantas de *Yucca*. **E.** *Yucca linearifolia*. **F.** *Y. madrensis*. **G.** *Y. mixtecana* (Fotografía tomada por Abisai García-Mendoza). **H.** *Y. queretaroensis*



Figura 3: Plantas de *Yucca*. **I.** *Yucca schidigera* y *Hesperoyucca whipplei*. **J.** *Yucca treculeana*. **K.** *Y. rigida*. **L.** *Y. rostrata*

VI RESULTADOS

Sección Sarcocarpa

6.1 *Yucca carnerosana* (Trel.) McKelvey

En sección transversal la hoja presenta forma que de “v” o “u” abierta (Fig. 1A). La cutícula es lisa y mide de 60.58 μm a 95 μm (Fig. 1B). La epidermis consta de una capa de células con tamaño y forma irregulares, éstas últimas son anchas y redondeadas en su base, y estrechas en la parte distal, piriformes (Fig. 1B). Los estomas son paracíticos, están en ambas superficies de la hoja y se encuentran al mismo nivel de la epidermis. (Fig.1C). Las células oclusivas tienen engrosamientos de cutina con forma de gancho, tanto en la región anterior como posterior; debajo de los estomas hay cámaras subestomáticas (Fig. 1B).

El mesófilo está diferenciado en parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 1D). En la superficie adaxial el parénquima en empalizada consta de 5 a 8 capas de células en las zonas cercanas a los márgenes, y por 10 a 13 capas en la zona central; en la cara abaxial varían entre 6 a 9 estratos de células y de 13 a 14 hileras, cerca del margen y la parte central respectivamente. El parénquima esponjoso está en mayor proporción que el parénquima en empalizada, presenta células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares en el centro del mesofilo (Fig. 1D).

En el mesófilo, cerca de la epidermis y de las fibras de los haces vasculares, hay abundantes estiloides cuboidales o prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos a cuadrados, solitarios o agrupados. En esta misma región también hay rafidios en menor cantidad que los estiloides (Fig.1B).

Los haces vasculares son colaterales, libres, se distribuyen en 8 a 11 líneas, los de mayor tamaño se encuentran en el centro de la lámina. Poseen una vaina constituida por células elípticas a irregulares que se distinguen del clorénquima (Fig. 1D). Presentan fibras con forma poliédrica de paredes gruesas en números de entre 60 a 170, dispuestas en forma de casquetes hacia los extremos del xilema y floema (Fig. 1E), algunos haces solo tienen un casquete o incluso pueden carecer de fibras;

hacia la región periférica se observaron grupos de fibras en numero de 30 a 102 (Fig.1D). Con base en la disposición de sus tejidos, estas hojas son isobilaterales.

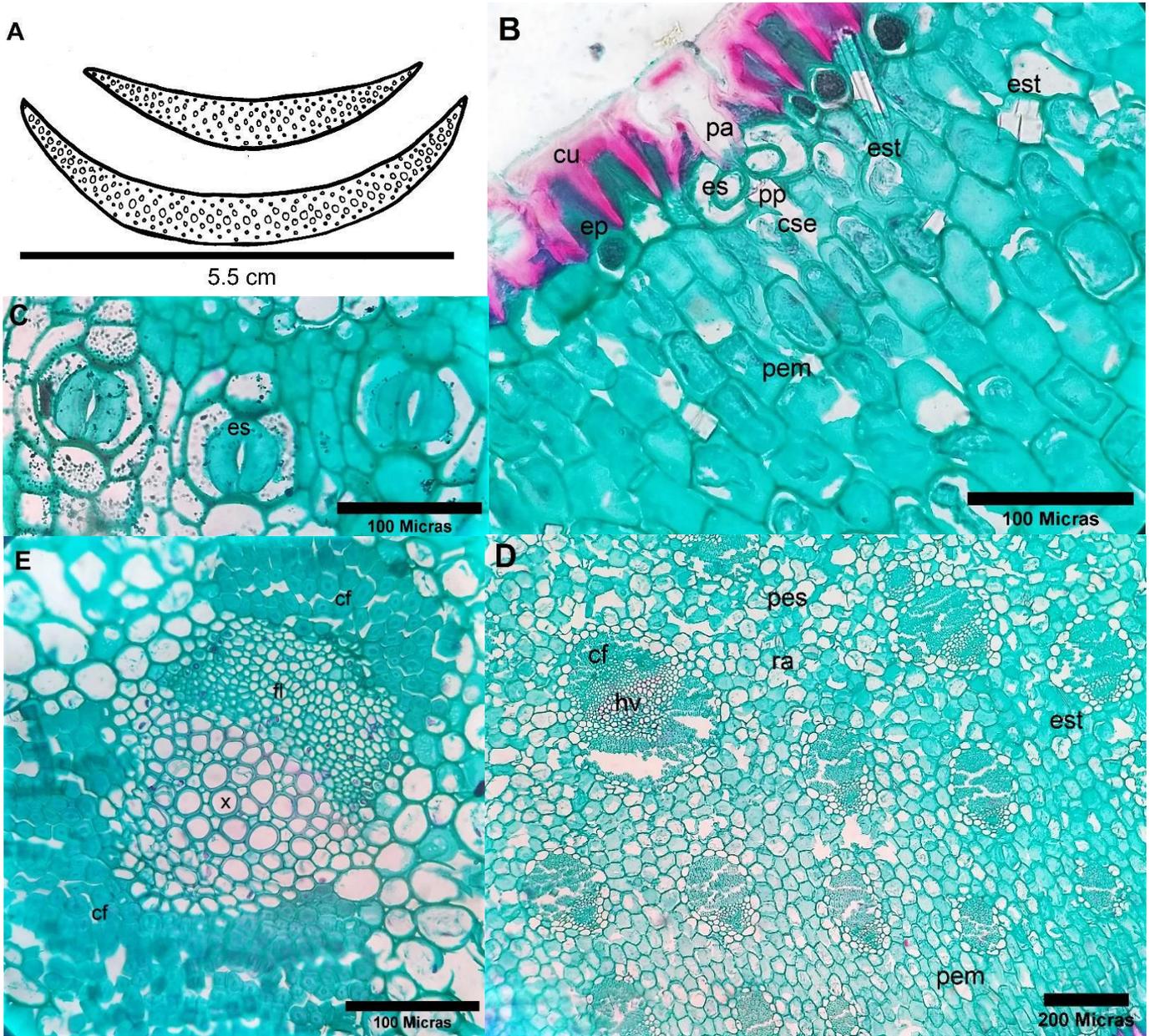


Figura 4: *Yucca carnerosana*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas parásitos. **D.** (ST) Vista general del mesófilo. **E.** Haz vascular colateral. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; SP: sección paradermal; ST: sección transversal; SP: sección paradermal; x: xilema.

6.2 *Yucca endlichiana* Trel.

La lámina foliar es depresa obovada asimétrica izquierda (Fig. 2A). La cutícula es ondulada irregular, con pequeñas protuberancias, mide de 24.16 μm a 99.30 μm (Fig. 2B). La epidermis es uniestratificada, sus células son piriformes irregulares (Fig. 2B). La hoja es anfiestomática, los estomas son tetracíticos y se disponen al mismo nivel de la epidermis; las células oclusivas presentan engrosamientos en las regiones anterior y posterior, en donde la cutina tiene forma de gancho; también se observan cámaras subestomáticas (Fig.2B).

El mesófilo se compone por parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 2B y C). El parénquima en empalizada está constituido por siete a 20 estratos de células en ambas caras; el parénquima esponjoso predomina, se conforma por células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares. Hay abundantes estiloides, solitarios o en grupos, cuboidales a prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, se distribuyen en el mesófilo y en la epidermis. Los rafidios son más abundantes que los estiloides, se localizan en el mesófilo, principalmente en el parénquima en empalizada, la epidermis y cerca de las fibras.

Los haces vasculares son colaterales principalmente y pocos son laterales. Estos presentan una vaina constituida por células elípticas, a elongadas o irregulares. Adyacentes al xilema y floema hay uno o dos casquetes con 116 a 567 fibras, los casquetes localizados hacia el envés tienen un mayor número de fibras; los solitarios cuentan con 215 a 723 fibras. Hay grupos de 40 a 250 fibras presentes en la periferia de la cara adaxial (Fig. 2C y D). Con base en la distribución de sus tejidos, estas hojas son isobilaterales.

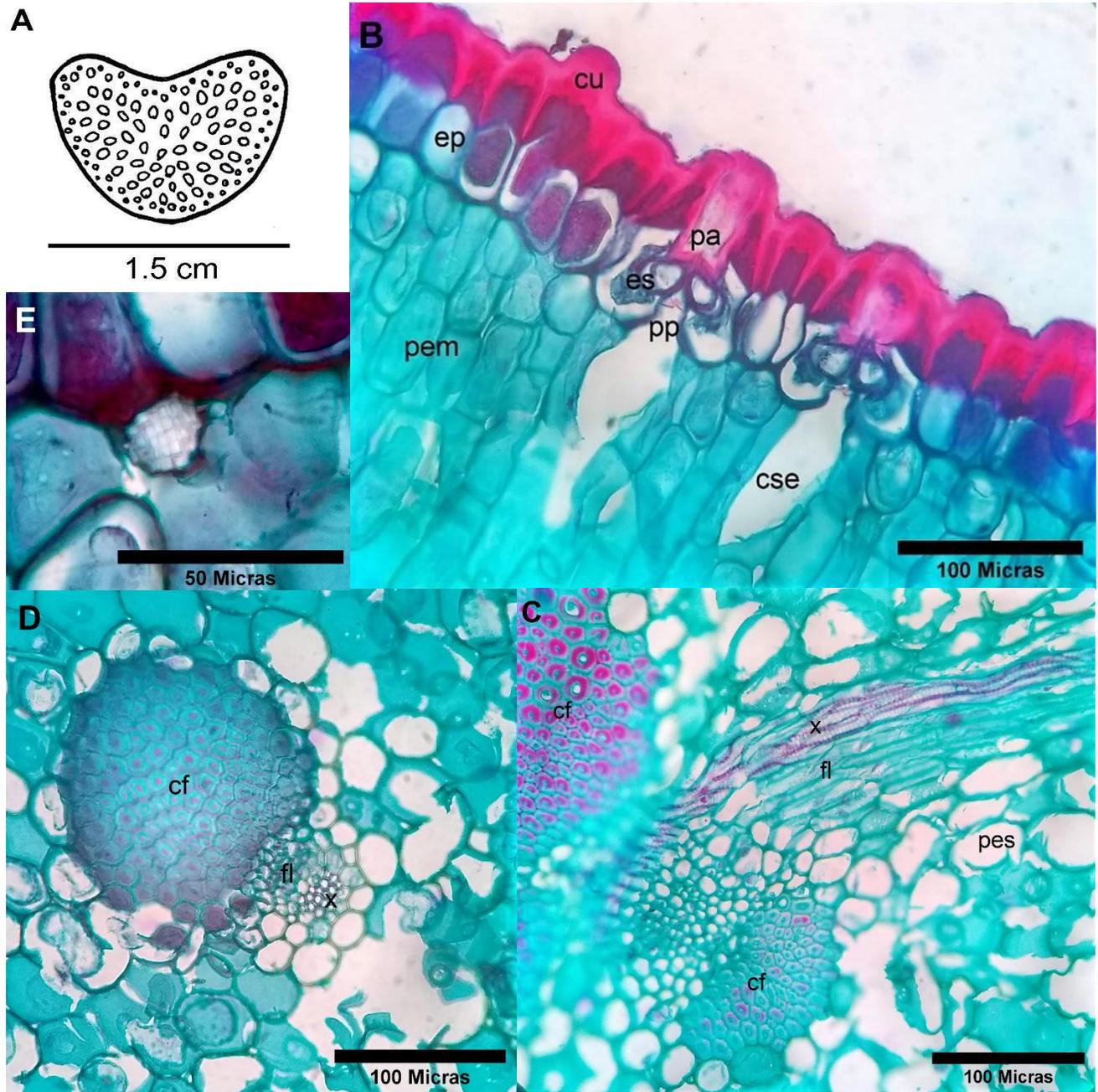


Figura 5: *Yucca endlichiana*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** Haz vascular visto longitudinalmente. **D.** Haz vascular colateral con abundantes fibras. **E.** Estiloides. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; fl: floema; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ST: sección transversal; x: xilema.

6.3 *Yucca filifera* Chabaud

En sección transversal, el perfil de la hoja tiene forma de “v” abierta (Fig. 3A). La cutícula es lisa con ondulaciones irregulares, mide de 42.45 μm a 80.42 μm (Fig. 3B). La epidermis consta de una sola capa de células piriformes con el extremo distal agudo (Fig. 3B). La lámina foliar es anfiestomática, los estomas son paracíticos y superficiales (Fig. 3C). Las células oclusivas están engrosadas en sus regiones anterior y posterior en donde la cutina tiene forma de gancho; por debajo de los estomas se observan las cámaras estomáticas (Fig. 3B).

El mesófilo está conformado por parénquima en empalizada y esponjoso (Fig. 3B y F). En la cara adaxial el tejido en empalizada tiene de tres a cuatro estratos de células, cerca del margen de la lámina y hasta ocho capas en la región central de la hoja; y hacia el envés cuenta hasta con seis capas en la parte central de la hoja. El parénquima esponjoso se encuentra en mayor cantidad, está formado por células isodiamétricas o irregulares, además de abundantes espacios aéreos intercelulares en el centro de la hoja. Los estiloides son numerosos en el parénquima en empalizada y la epidermis; estos cristales son variables en su forma, que va desde cuboidal a prismáticos con los extremos agudos a cuadrados, solos o en grupos. Por otro lado, los rafidios están distribuidos por todo el mesófilo aunque en menor cantidad (Fig. 3B, C y D).

Los haces vasculares son colaterales, rodeados de una vaina de células elípticas, elongadas e irregulares que se distinguen del clorénquima (Fig. 3E); en plano transversal también se observaron haces vasculares laterales. Las fibras están agrupadas en paquetes de 80 a 200 fibras, adyacentes al xilema y al floema, pueden ser uno o dos (Fig. 3E y F), hay grupos de 35 a 100 fibras, distribuidas por todo el mesófilo (Fig. 3F). Los haces vasculares están dispuestos en forma lineal en número de 5 a 7 filas, los más grandes se encuentran en el centro. Según la distribución de sus tejidos estas hojas son isobilaterales

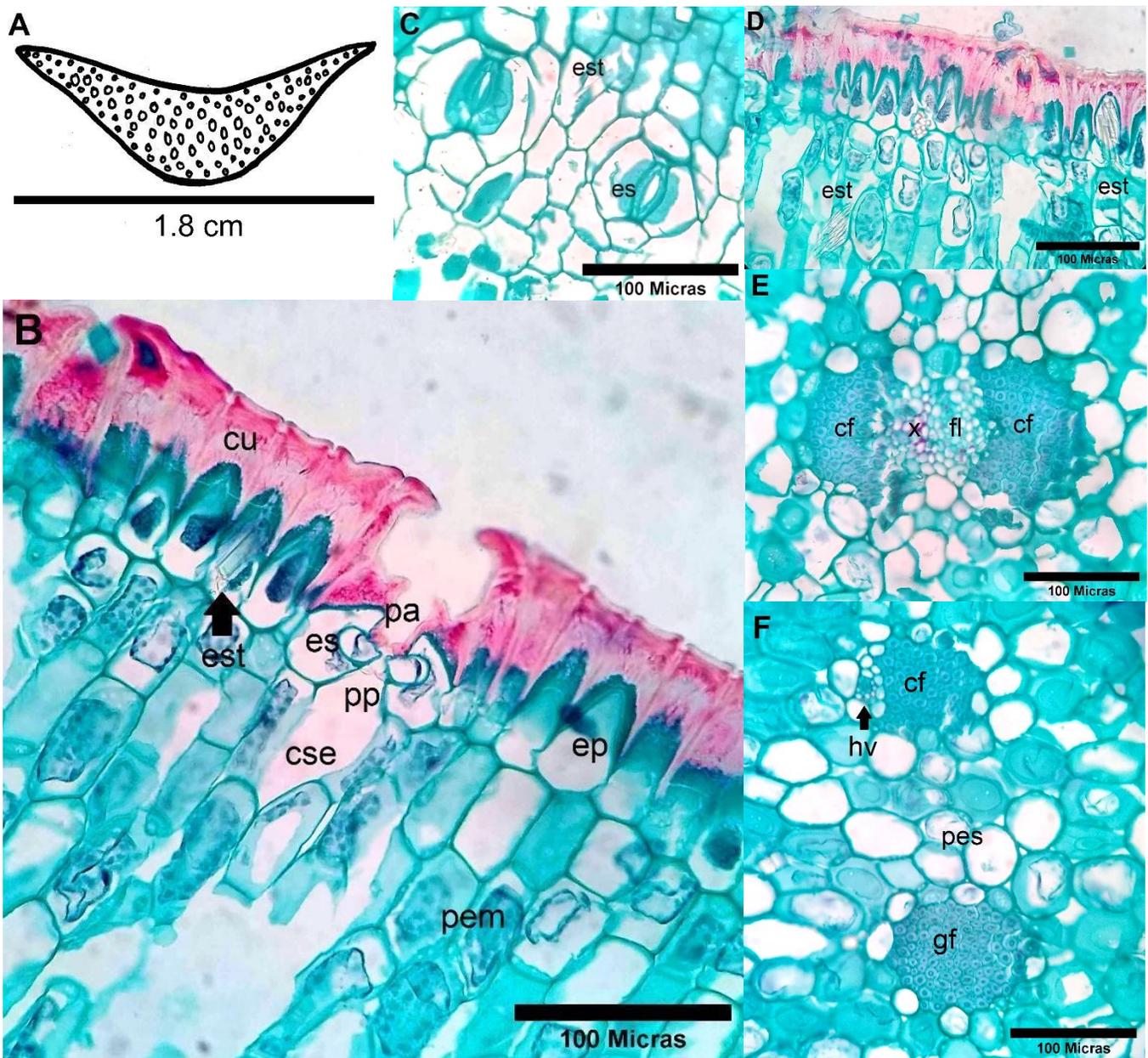


Figura 6: *Yucca filifera*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas parásitos. **D.** (ST) Estiloides. **E.** Haz vascular colateral. **F.** Casquete y grupo de fibras. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; SP: sección paradermal; ST: sección transversal; x: xilema.

6.4 *Yucca lacandonica* Gómez Pompa & J. Valdés

El perfil de la lámina presenta forma de “u” abierta (Fig. 4A). La cutícula mide 15.22 μm a 36.40 μm ; en el haz la cutícula es lisa, en el envés es ondulada (Fig. 4B, C y E). La epidermis es uniestratificada, esta se dispone en forma recta en el haz y ondulada en el envés; se compone por células de forma irregular, que van de piriformes a ligeramente rectangulares (Fig. 4B, C y E). La lámina foliar es anfiestomática, los estomas son tetracíticos, se observan al mismo nivel en la epidermis adaxial y ligeramente hendidos en la cara abaxial; hay engrosamientos de cutina con forma de gancho en la región anterior y posterior de las células oclusivas (Fig. 4B), y por debajo de éstas se encuentran las cámaras subestomáticas.

El mesófilo se compone de una a dos capas de parénquima en empalizada en ambas caras, predomina el parénquima esponjoso, el cual está formado por células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares en el centro (Fig. 4B, C y E). Se encuentran estiloides y rafidios, ambos abundantes; los primeros varían en número y forma, cuboidal y prismática, se distribuyen en el mesófilo, epidermis y cerca de las fibras de los haces vasculares (Fig. 4B y D). Los rafidios se localizan en el mesófilo (Fig. 4C y E).

Los haces vasculares son colaterales, los de mayor tamaño se encuentran en el centro de la hoja, están rodeados por una vaina de células diferentes al clorénquima, elípticas, elongadas e irregulares. También se observan haces laterales. Las fibras forman casquetes junto al xilema y floema (Fig. 4B), pueden ser dos paquetes de 39 a 118 fibras o un casquete de 17 a 70 fibras. También hay grupos que contienen de 29 a 84 fibras, localizados hacia la periferia de la hoja (Fig. 4C y E). Según la distribución de los tejidos, estas hojas son isobilaterales.

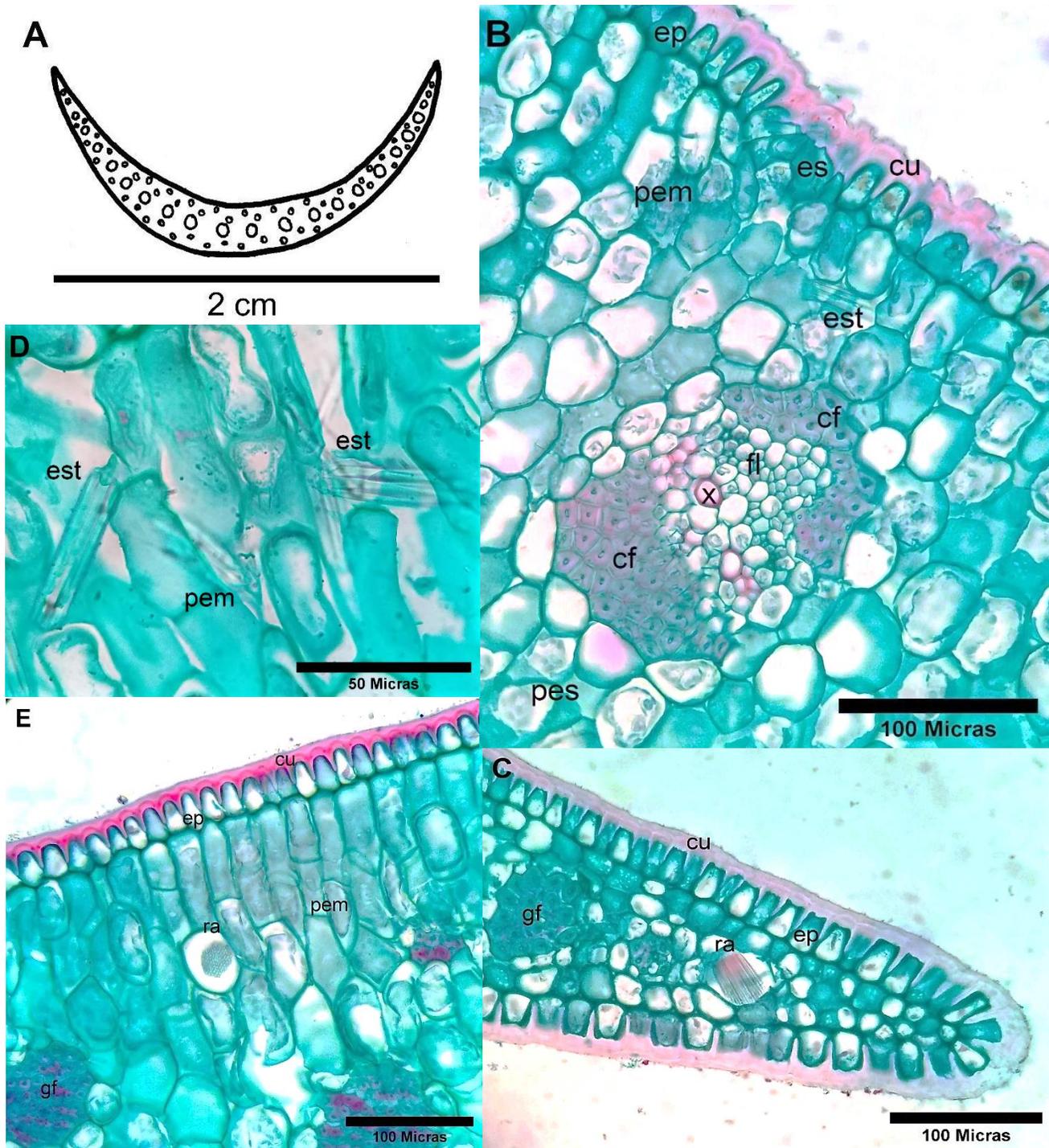


Figura 7: *Yucca lacandonica*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis, parénquima en empalizada y haz vascular. **C.** Vista del extremo cercano al margen de la hoja. **D.** Estiloides en el mesófilo. **E.** Parénquima en empalizada con rafidio; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; ra: rafidios; ST: sección transversal; x: xilema.

6.5 *Yucca linearifolia* Clary

La hoja tiene forma transversalmente elíptica (Fig. 5A). La cutícula mide de 19.46 μm a 44.57 μm , en la cara adaxial es ondulada con escasas protuberancias, en la cara abaxial es ondulada con abundantes protuberancias (Fig. 5B y C). La epidermis se compone por una capa de células de forma variable, isodiamétricas, piriformes y otras que tienen papilas estrechas, rectas y puntiagudas (Fig. 5B); este tejido se dispone en forma ondulada. La hoja es anfiestomática, los estomas son tetracíticos hendidos, las células oclusivas presentan engrosamientos de cutina en las regiones anterior y posterior; debajo de los estomas hay cámaras subestomáticas (Fig. 5B).

El mesófilo está conformado por parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig.5C); el parénquima en empalizada presenta de tres a cinco capas de células en la región cercana al margen de la hoja y por cuatro a siete capas en el centro. El parénquima esponjoso es más abundante, posee células isodiamétricas y espacios aéreos intercelulares hacia la parte central del mesófilo. Los rafidios son abundantes, se distribuyen en el mesófilo y cerca de la epidermis (Fig. 5B). Los estiloides en menor cantidad, están solos o en paquetes; sus formas son variadas van de prismática cuadrangular con los extremos cuadrados y agudos, a cuboidales, se localiza en todo el mesófilo y cerca de las fibras (Fig. 5B).

Los haces vasculares son colaterales, rodeados de una vaina de células distintas al clorénquima, son irregulares, elípticas y elongadas, (Fig. 5D). Las fibras se observan poliédricas, con paredes gruesas, agrupadas en casquetes con 26 a 109 fibras, estas se disponen a lado del xilema y floema (Fig. 5C y D); también se arreglan en grupos de 27 a 70 fibras (Fig. 5C). Los haces vasculares se distribuyen en 5 a 8 líneas a lo largo del perfil de la hoja, los de mayor tamaño se encuentran en el centro. Con base en la distribución de sus tejidos, las hojas son isobilaterales.

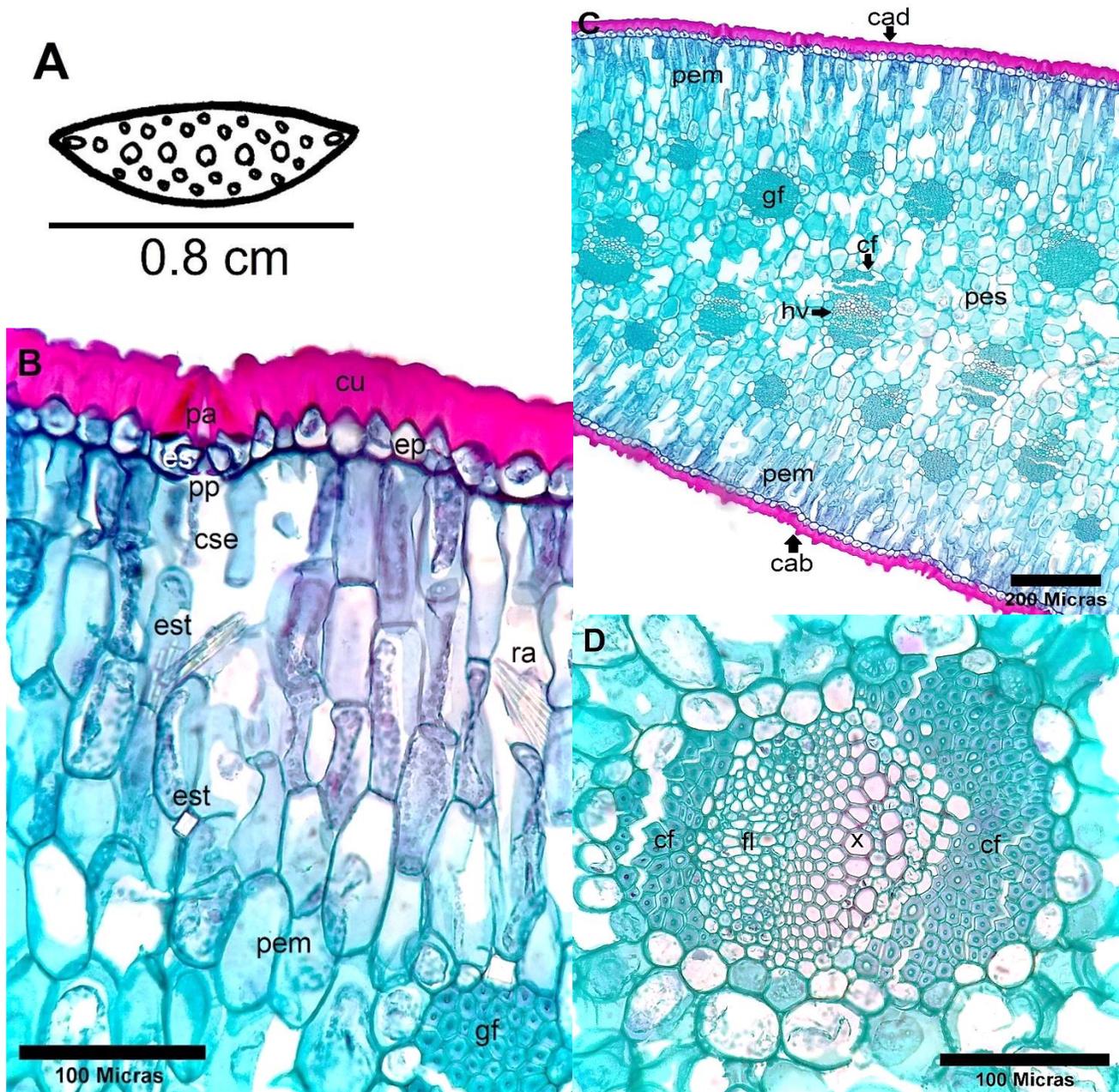


Figura 8: *Yucca linearifolia*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** Parénquima, haces y fibras en la hoja. **D.** Haz vascular colateral. cab: cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; ST: sección transversal; x: xilema.

6.6 *Yucca madrensis* Gentry

El perfil de la hoja tiene una silueta que varía de “u” a “v” abierta (Fig. 6A). La cutícula mide de 8.48 μm a 42.22 μm , es ondulada en el haz, en el envés es ondulada con protuberancias a lo largo de la lámina (Fig. 6B y D). La epidermis se conforma por un estrato que se dispone de manera ligeramente ondulada; las células tienen diferentes formas, isodiamétricas y piriformes, unas tienen papilas estrechas, rectas y puntiagudas (Fig. 6B). La hoja es anfiestomática, sus estomas son de tipo paracítico, algunos son superficiales, otros son hendidos (Fig. 6B y C). En sección transversal las células oclusivas presentan engrosamientos en ambas regiones; anterior y posterior en donde la cutina tiene forma de gancho. También se observan por debajo las cámaras subestomáticas (Fig. 6B).

El mesófilo está constituido por parénquima en empalizada y esponjoso. El primero se conforma por dos a cinco capas de células en la región cercana al margen de la hoja, hacia la parte central aumentan a siete estratos de células en ambas caras. El parénquima esponjoso predomina y está formado por células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares en la zona central (Fig. 6B y D). Los rafidios son abundantes, se encuentran en todo el mesófilo y cerca de las fibras (Fig. 6E); también los estiloides son abundantes, se observan solos o en paquetes, cuboidales y prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos y cuadrados, se encuentran en el mesófilo y cerca de la epidermis (Fig. 6B, E y F).

En sección transversal los haces vasculares se observan colaterales, contenidos en una vaina de células diferentes al clorénquima, irregulares, elípticas y elongadas (Fig. 6D y E); también hay haces vasculares laterales. Las fibras forman casquetes de 158 a 264 fibras los cuales están adyacentes al xilema y floema (Fig. 6B, D y E), también hay grupos con 71 a 117 fibras distribuidas cerca de la cara adaxial (Fig. 6D). Los haces se disponen formando de dos a cinco líneas a lo ancho de la hoja, los más grandes se localizan en el centro. Según la distribución de sus tejidos, las hojas son isobilaterales.

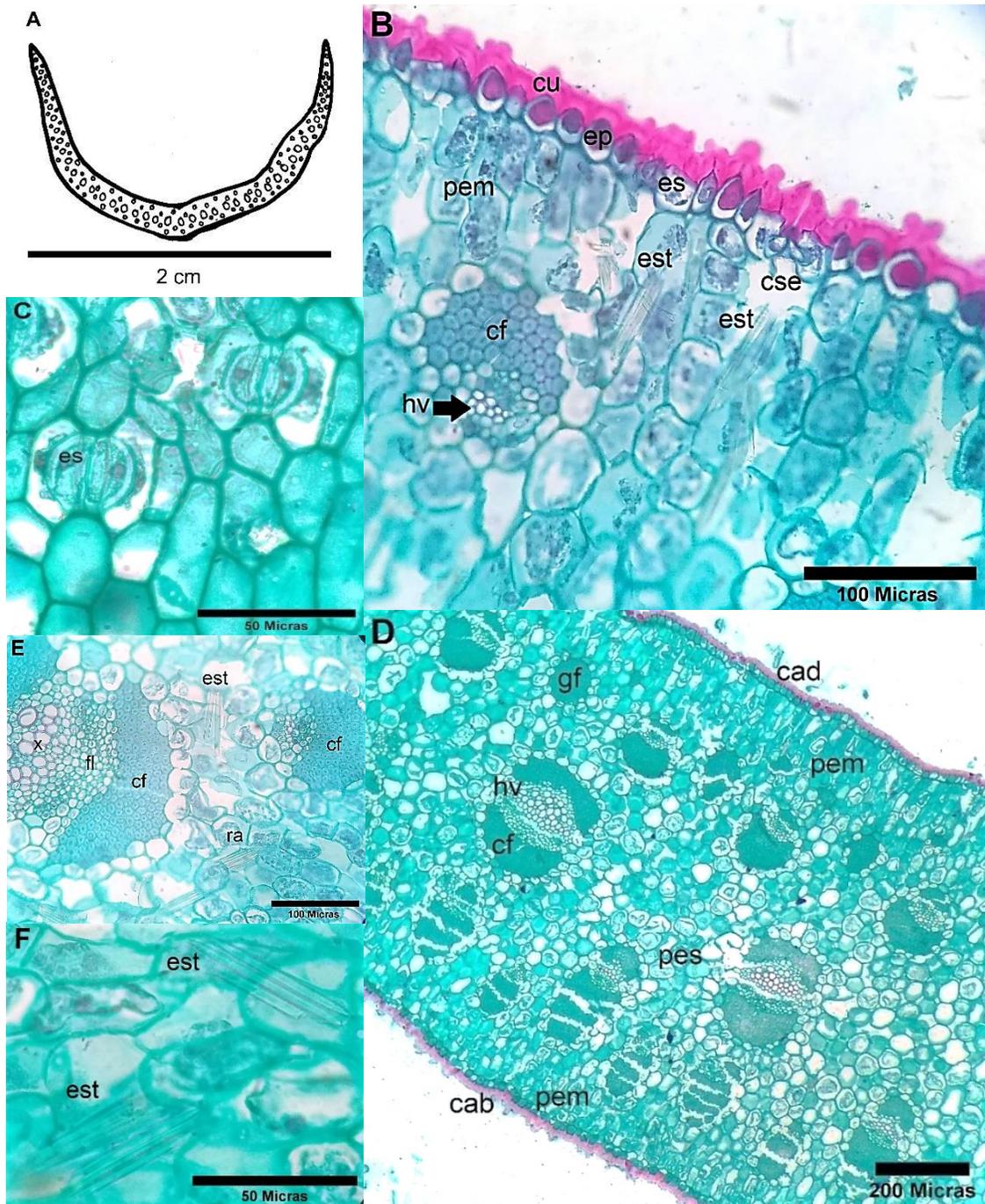


Figura 9: *Yucca madrensis*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas paracíticos. **D.** (ST) Vista general de la hoja. **E.** Haz vascular colateral y fibras. **F.** Estiloides. cab: cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; ra: rafidios; SP: sección paradermal; ST: sección transversal; x: xilema.

6.7 *Yucca mixtecana* García-Mend.

En plano transversal la hoja tiene forma de “v” abierta (Fig. 7A). La cutícula es ondulada y mide de 24.56 μm a 39.41 μm (Fig. 7B). La epidermis es uniestratificada y ondulada, las células epidérmicas son piriformes con papilas agudas (Fig. 7B). La lámina foliar es anfiestomática, los estomas son de tipo paracítico (Fig. 7C), se encuentran ligeramente hendidos (Fig. 7B); las células oclusivas tienen engrosamientos de cutina en las regiones anterior y posterior. Se observan cámaras subestomásticas (Fig. 7B).

El mesófilo está compuesto por parénquima en empalizada y parénquima esponjoso. El parénquima en empalizada de ambas caras se conforma por siete a diez estratos de células en la región cercana al margen de la hoja, hacia la zona central aumenta a 12 capas (Fig. 7B). El parénquima esponjoso está formado por células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares en la parte central de la lámina (Fig. 7D). Se observaron estiloides y rafidios, éstos son muy abundantes, los primeros se pueden presentar solos o en grupos, son cuboidales y prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, se distribuyen por todo el mesófilo, en la epidermis y cerca de las fibras (Fig. 7B, C y E). Los rafidios se encuentran en el mesófilo y cerca de las fibras (Fig. 7E).

Los haces vasculares tienen un arreglo colateral, los de mayor tamaño se distribuyen en el centro de la lámina foliar, algunos son laterales; están rodeados por una vaina de células elípticas, elongadas e irregulares, son distintas al clorénquima (Fig. 7D), el xilema y el floema están acompañados por casquetes que tienen de 70 a 106 fibras (Fig. 7D), a veces sólo se presenta un casquete; sin embargo en ocasiones no se observan paquetes de fibras. Hay grupos con 32 a 80 fibras que se distribuyen en la región periférica de la hoja. Las hojas son isobilaterales con base en la distribución de sus tejidos.

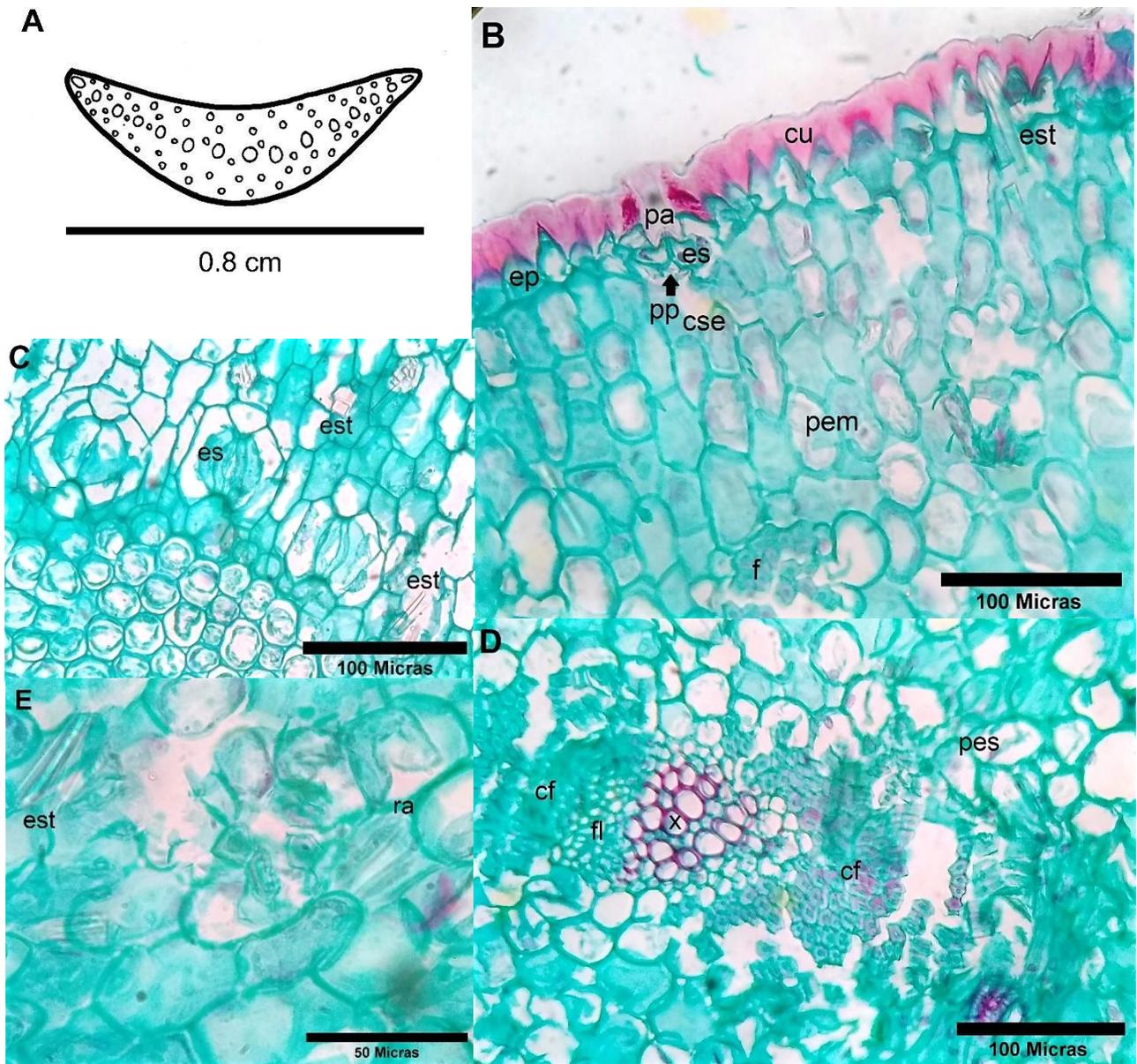


Figura 10: *Yucca mixteca*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas paracíticos. **D.** (ST) Haz vascular colateral. **E.** Estiloides y rafidios. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; f: fibras; fl: floema; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; SP: Sección paradermal; ST: sección transversal; x: xilema.

6.8 *Yucca periculosa* Baker

La lámina foliar tiene una silueta de “v” abierta (Fig. 8A). La cutícula es lisa en el haz, en el envés es lisa con ondulaciones irregulares, mide de 20.29 μm a 42.57 μm (Fig. 8B, C y D). La epidermis está formada por un estrato de células que se disponen en forma ligeramente ondulada. Las células epidérmicas son piriformes y algunas con papilas estrechas y puntiagudas (Fig. 8B y C). La hoja es anfiestomática, los estomas son tetracíticos, posicionados al mismo nivel que la epidermis; se observa que las células oclusivas presentan engrosamientos de cutina en forma de gancho en las regiones anterior y posterior. También presentan cámaras subestomáticas (Fig. 8B).

El mesófilo está conformado por parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 8 D). El parénquima en empalizada de ambas caras está constituido por 5 a 10 capas de células en la región cercana al margen de la hoja, hacia el centro aumenta a 12 estratos (Fig. 8C). El parénquima esponjoso presenta células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares hacia el centro (Fig. 8E). Se exhiben abundantes estiloides y rafidios, los primeros están aislados o en grupos, varían en forma, de cuboidales a prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, distribuidos en el mesófilo, la epidermis y en células cercanas a las fibras (Fig. 8B y C). Los rafidios se encuentran en el mesófilo y próximos a las fibras.

En sección transversal los haces vasculares tienen un arreglo colateral, los más grandes se encuentran en el centro, están contenidos dentro de una vaina de células diferentes al clorénquima, irregulares, elípticas y elongadas, en este mismo plano también se pueden observar haces laterales. Las fibras son muy abundantes, regularmente forman dos casquetes adyacentes al xilema y floema con 18 a 125 fibras, en algunas ocasiones solo se presenta un casquete de 70 fibras aproximadamente; también pueden agruparse en paquetes con 26 a 69 fibras, los cuales se distribuyen a lo largo de la periferia de la hoja (Fig. 8D y E). Conforme la distribución de los tejidos estas hojas son isobilaterales.

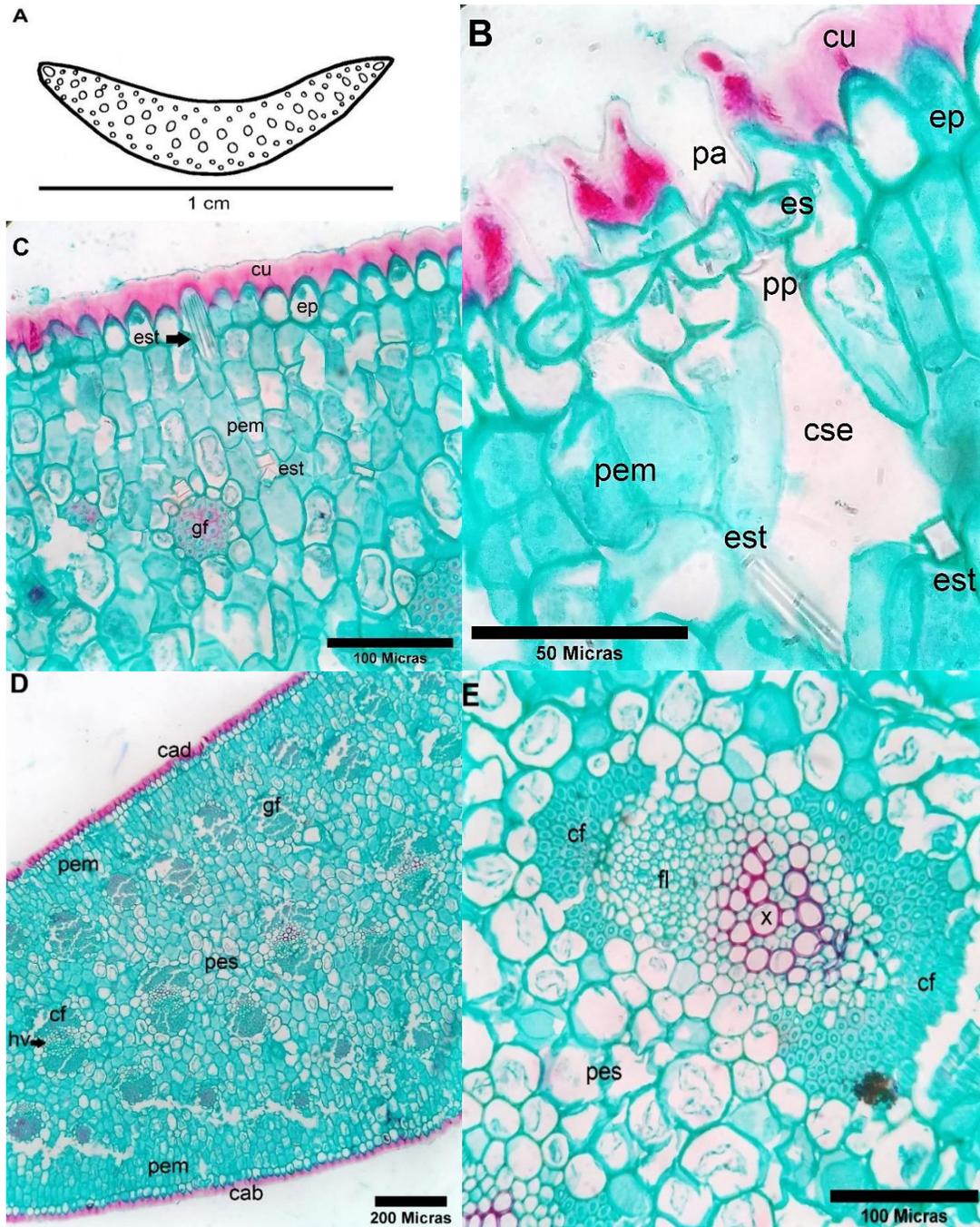


Figura 11: *Yucca periculosa*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** Cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **D.** Parénquima, haces y fibras distribuidos en la hoja. **E.** Haz vascular colateral. cab: cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ST: sección transversal; x: xilema.

6.9 *Yucca potosina* Rzed.

En sección transversal la hoja puede presentar forma “v” abierta a casi recta (Fig. 9A). La cutícula es lisa con ondulaciones irregulares, mide de 34.17 μm a 95.42 μm (Fig. 9B y C). La epidermis es uniestratificada, las células epidérmicas son piriformes irregulares, algunas muestran el extremo distal agudo (Fig. 9B). La lámina foliar es anfiestomática, los estomas son paracíticos hendidos. Las células oclusivas poseen engrosamientos de cutina en forma de gancho, en la región anterior y posterior. También se observan cámaras subestomáticas (Fig. 9B y C).

El mesófilo está constituido por parénquima en empalizada y parénquima esponjoso. El parénquima en empalizada de ambas superficies se compone por cinco a ocho capas de células en la región marginal de la hoja, en la región central hay hasta 13 estratos. Las células del parénquima esponjoso son isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares amplios en el centro (Fig. 9B, D y E).

Se presentan estiloides y rafidios, los primeros son más abundantes algunos están solos, otros forman paquetes; varían en forma, cuboidales y prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, se distribuyen en todo el mesófilo, pero principalmente en el parénquima en empalizada y en la epidermis (Fig.9B y C). Los rafidios en menor cantidad se localizan en el mesófilo, principalmente en el parénquima esponjoso (Fig.9E).

Los haces vasculares tienen un arreglo colateral, pueden tener o no casquetes de fibras, asimismo están rodeados por una vaina de células diferentes al clorénquima, irregulares, elípticas, elongadas (Fig. 9D). La mayoría del xilema y floema están rodeados por dos casquetes de 64 a 209 fibras, a veces sólo hay un paquete de fibras adyacente, este puede contener de 46 a 114 fibras (Fig. 9B y D). Estas últimas también forman grupos con 30 a 67 fibras, distribuidos hacia la periferia de la lámina. Los haces vasculares de mayor tamaño se distribuyen hacia el centro de la hoja. Con base en la disposición de sus tejidos estas hojas son isobilaterales.

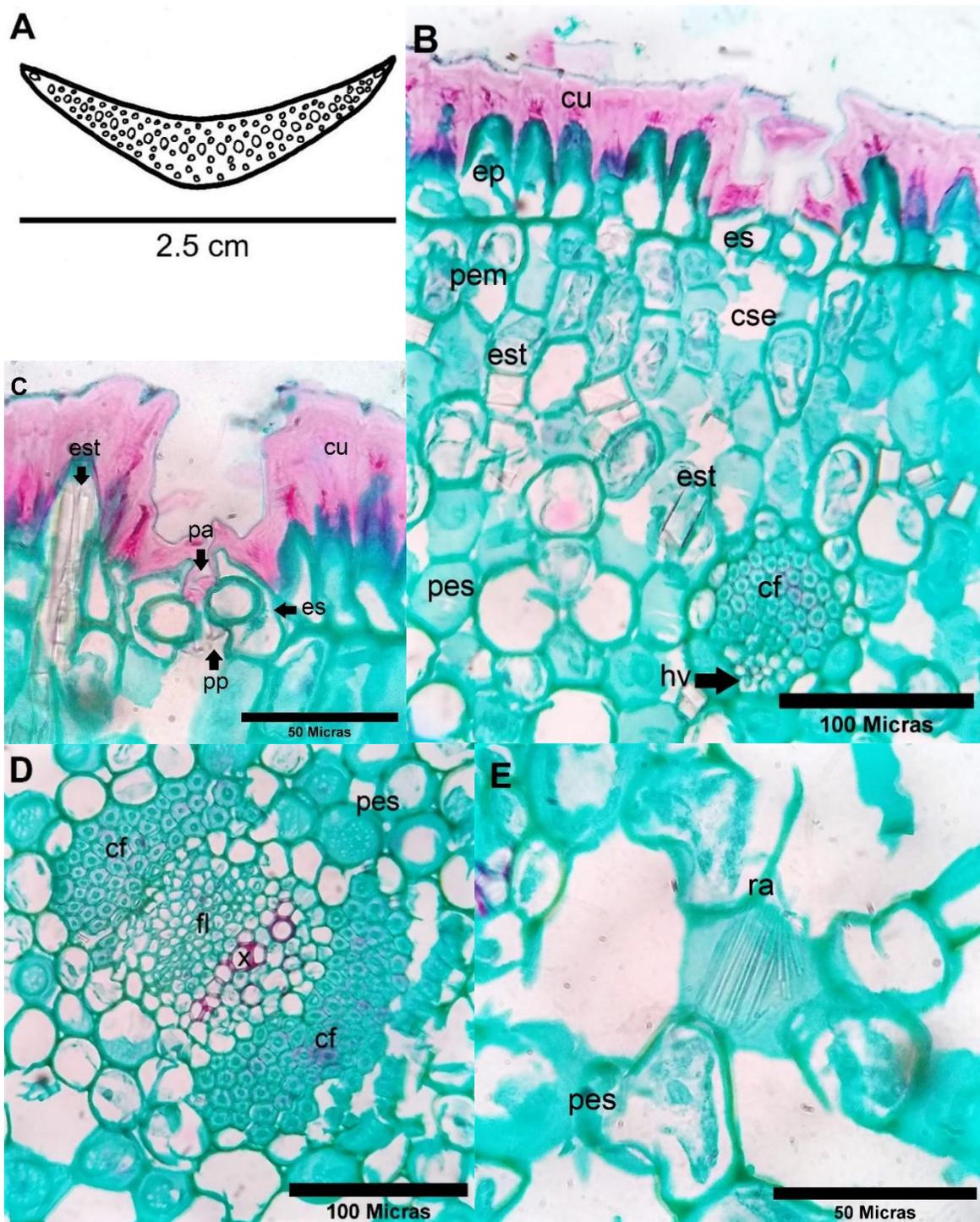


Figura 12: *Yucca potosina*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** Estoma hendido. **D.** Haz vascular colateral. **E.** Rafidios. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; ST: sección transversal; x: xilema.

6.10 *Yucca queretaroensis* Pina

El perfil de la hoja es transversalmente elíptica con los extremos agudos (Fig. 10A). La cutícula mide de 20.62 μm a 46.97 μm , en la cara adaxial se observa lisa con algunas protuberancias, en la cara abaxial la cutícula es irregular con abundantes protuberancias (Fig. 10B y C). La epidermis consta de una capa de células piriformes y papilosas, sus papilas son algo anchas, en algunas células se encuentran 2 papilas (Fig. 10B, C y E). La hoja es anfiestomática, sus estomas son tetracíticos, se posicionan en la superficie; las células oclusivas exhiben engrosamientos de cutina con forma de gancho, en ambas regiones anterior y posterior (Fig. 10B). Se observan cámaras subestomáticas pequeñas debajo de los estomas.

El mesófilo está diferenciado en parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, aunque en un individuo sólo se observó parénquima esponjoso (Fig. 10 B). El parénquima en empalizada se conforma por 3 a 4 estratos en ambas caras de la hoja. Las células del parénquima esponjoso son isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares grandes en la zona central del mesófilo (Fig. 10D). Los rafidios y estiloides son abundantes (Fig. 10B, C, D y E); los primeros se distribuyen en el mesófilo; los estiloides pueden estar solos, o formar grupos; son cuboidales y prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos y cuadrados, se localizan en la epidermis y en el mesófilo.

Los haces vasculares tienen arreglo colateral, están contenidos dentro de una vaina de células distintas al clorénquima, elípticas, elongadas e irregulares (Fig. 10D). Las fibras son poliédricas con paredes gruesas, forman casquetes de 34 a 165 fibras a los lados del xilema y floema (Fig. 10D), también se presentan grupos con 36 a 117 fibras hacia la periferia de la lámina (Fig. 10B y C). Los haces vasculares se distribuyen en 11 a 13 líneas a lo largo del perfil de la hoja, los más grandes se localizan en el centro. Esta hoja es de tipo isobilateral.

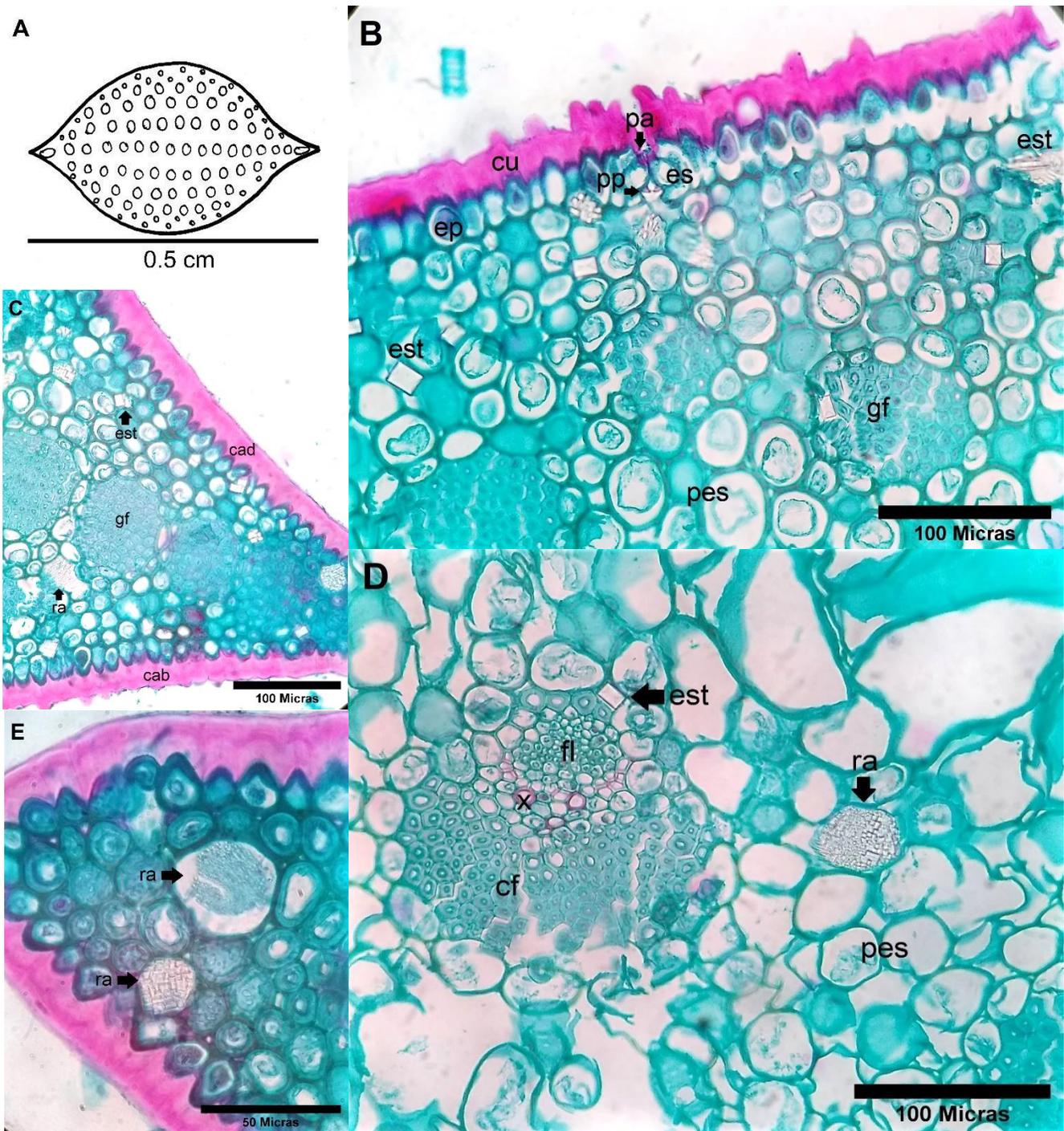


Figura 13: *Yucca queretaroensis*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis, parénquima esponjoso y fibras. **C.** Vista general de la hoja. **D.** Haz vascular colateral. **E.** Rafidios. cab: cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; pa: proyecciones anteriores de cutina; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; ST: sección transversal; x: xilema.

6.11 *Yucca schidigera* Ortgies

El perfil de la hoja puede tener forma de “u” o “v” abierta (Fig. 11A). La cutícula tiene una ornamentación ondulada pronunciada, mide de 35.69 μm a 93.71 μm , tanto la cutícula como la epidermis se disponen de manera ondulada, debido a la posición de los estomas (Fig. 11B). La epidermis es uniestratificada, sus células son piriformes de tamaño y forma variable (Fig. 11B). Los estomas están presentes en ambas caras, son de tipo paracítico (Fig. 11C), se localizan hendidos, las células oclusivas muestran engrosamientos de cutina en la región anterior y posterior. También se observan cámaras subestomáticas (Fig. 11B).

El mesófilo presenta parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 11B, D y E). En el haz, el parénquima en empalizada que está cercano al margen de la hoja está constituido por 5 a 15 estratos de células, hacia el centro hay de 8 a 15 capas, en el envés el parénquima cercano al margen tiene de 8 a 12 estratos, hacia la zona central hay entre 8 y 13 capas de células. El parénquima esponjoso está compuesto por células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares amplios en el centro de la hoja.

Se observan estiloides y rafidios, ambos cristales son abundantes (Fig. 11B y D). Los estiloides solos o en paquetes, varían en forma, pueden ser cuboidales o prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, se distribuyen por todo el mesófilo, en la epidermis o en células cercanas a esta, también se observan próximos a las fibras. Los rafidios se distribuyen en el mesófilo junto a las fibras.

Los haces vasculares de mayor tamaño se distribuyen en el centro de la lámina, son colaterales y están rodeados por una vaina de células diferentes al clorénquima, irregulares, elípticas y elongadas (Fig. 11E), en corte transversal también se observan haces laterales. El xilema y el floema pueden estar solos o acompañados por un casquete que contiene de 131 a 440 fibras o dos paquetes con 90 a 319 fibras (Fig. 11E); también hay grupos con 42 a 193 fibras hacia la periferia de la hoja. Conforme la distribución de sus tejidos, las hojas son isobilaterales.

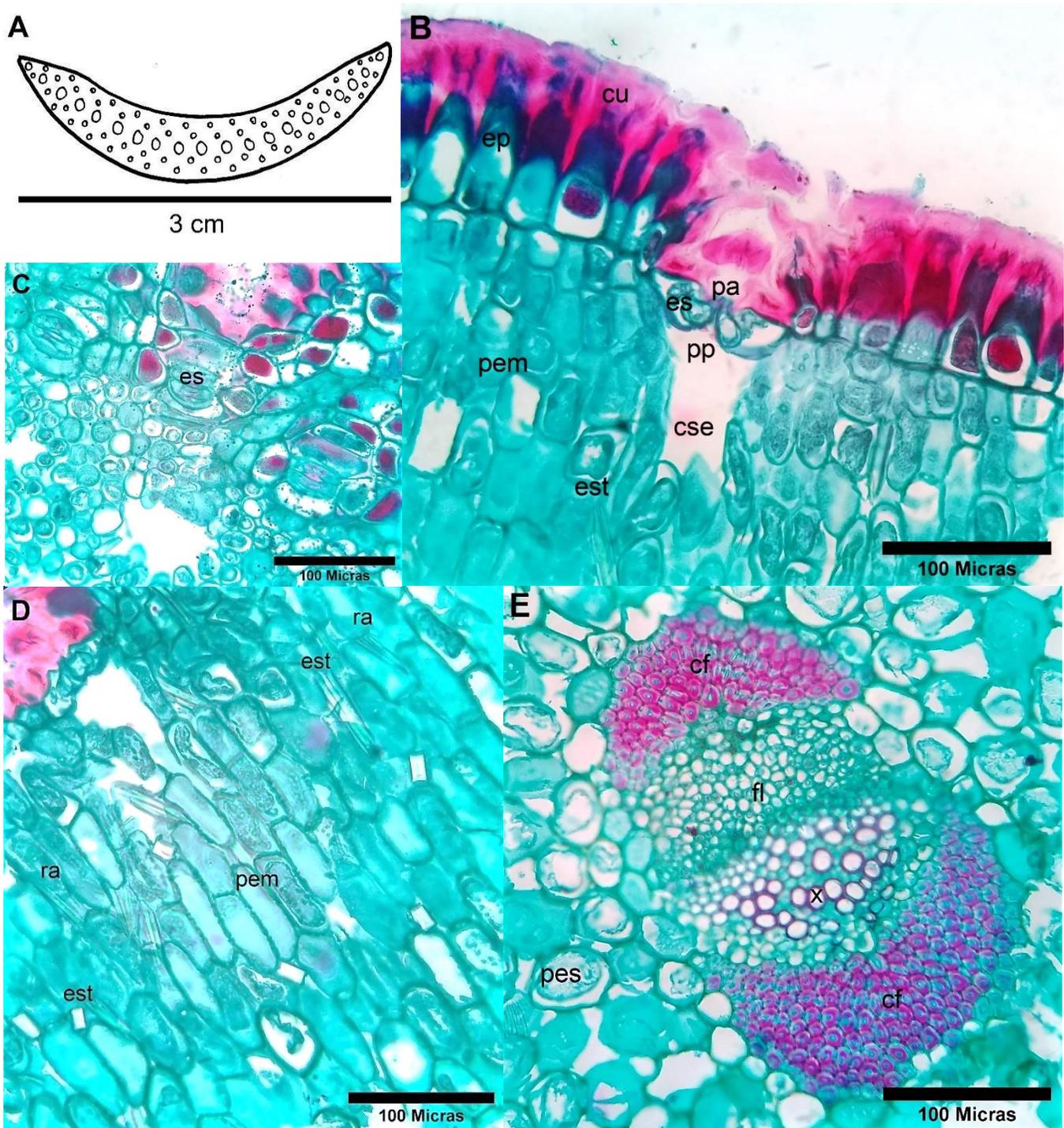


Figura 14: *Yucca schidigera*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas paracíticos. **D.** (ST) Vista general del mesófilo. **E.** Haz vascular colateral. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; SP: sección paradermal; ST: sección transversal; x: xilema.

6.12 *Yucca torreyii* Shafer

El perfil de la hoja varia en forma de “u” a “v” abierta (Fig. 12A). La cutícula es de forma irregular, ondulada con abundantes protuberancias a lo largo del haz y envés, mide de 31.62 μm a 131.91 μm (Fig. 12B, C y D). La epidermis posicionada de manera ligeramente ondulada está compuesta por una sola capa de células, piriformes, unas con papilas estrechas y otras con tricomas, delgados, rectos y puntiagudos, con forma de espina (Fig. 12B, C). La hoja es anfiestomática, los estomas son de tipo tetracítico, están algo hendidos; se observa que las células oclusivas presentan engrosamientos de cutina en forma de gancho, en las regiones anterior y posterior. También tienen cámaras subestomáticas (Fig. 12B).

Se encontró parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 12D). El parénquima en empalizada en ambas caras, adaxial y abaxial, se compone de cuatro a cinco estratos cerca de los márgenes de la hoja y en la región central se compone por ocho a nueve capas (Fig. 12B y C). Las células del parénquima esponjoso son isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares amplios en el centro (Fig. 12E). Hay rafidios abundantes en el mesófilo, principalmente en el parénquima en empalizada (Fig. 12C). Los estiloides están en menor cantidad que los rafidios, se pueden observar solos o en paquetes, variando en forma, cuboidal o prismática cuadrangular con los extremos agudos y cuadrados, también se distribuyen en el mesófilo y se concentran principalmente en el parénquima en empalizada (Fig. 12C).

Los haces vasculares se disponen en cuatro a ocho líneas a lo largo de la hoja, los más grandes se encuentran en el centro, son colaterales, los cuales están rodeados por una vaina de células diferentes al clorénquima, son irregulares, elípticas y elongadas (Fig. 12D y E), también se observan haces laterales. Las fibras son abundantes, se agrupan y disponen en casquetes de 170 a 438 fibras (Fig. 12D y E), un casquete junto al xilema y el otro adyacente al floema, también forman grupos con 117 a 297 fibras los cuales se ubican en la periferia de la hoja (Fig. 12D). Según la distribución de sus tejidos estas hojas son isobilaterales.

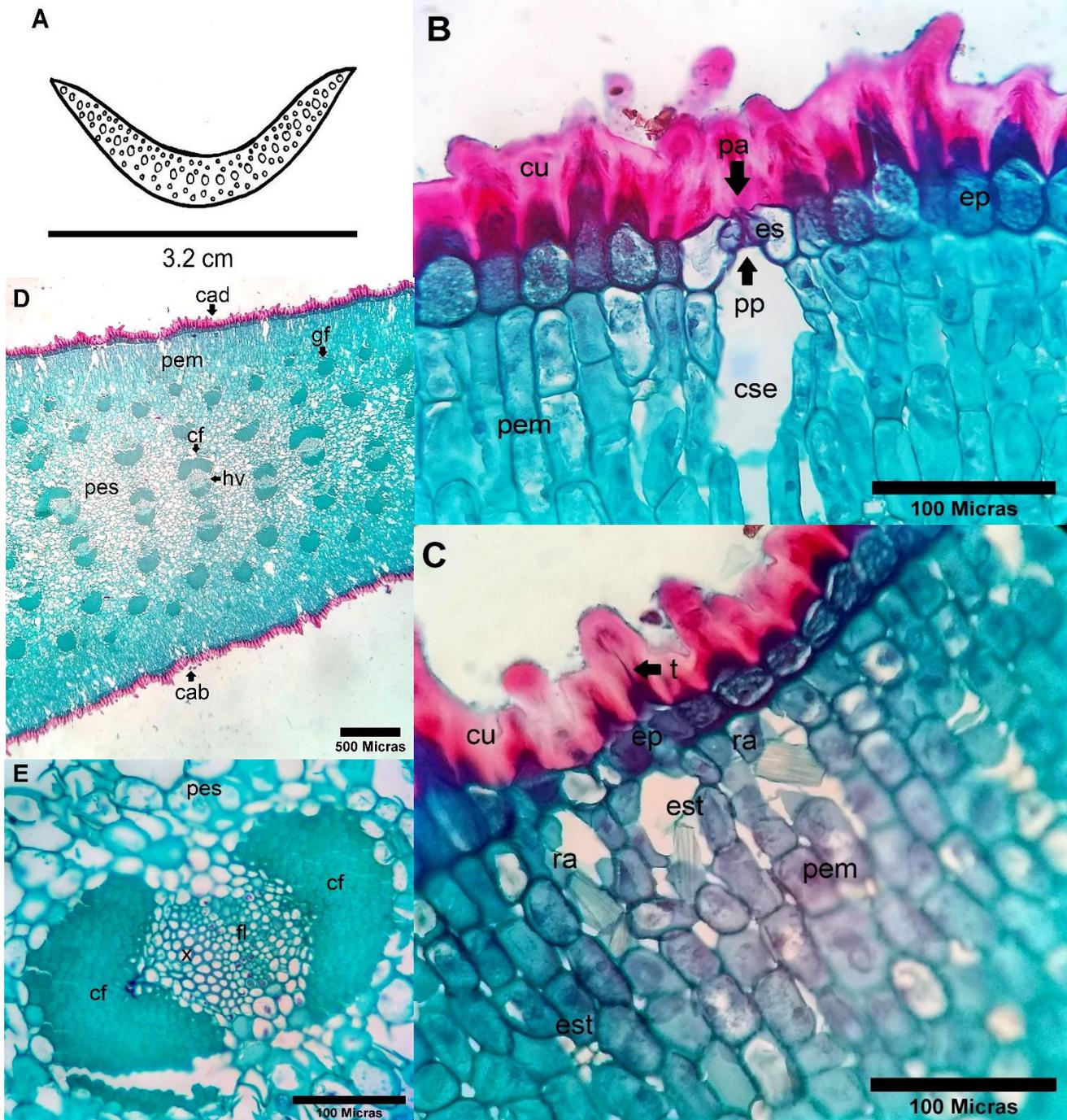


Figura 15: *Yucca torreyi* **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C** Vista de la cutícula, epidermis, parénquima en empalizada e idioblastos. **D.** Vista general de la hoja. **E.** Haz vascular colateral. cab: cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; ST: sección transversal; t: tricoma; x: xilema.

6.13 *Yucca treculeana* Carrière

En plano transversal la hoja tiene silueta de “u” abierta (Fig. 13A). La cutícula mide de 18.28 μm a 129.117 μm , su ornamentación es ondulada irregular con protuberancias (Fig. 13B). La epidermis se conforma por una capa de células dispuestas de manera ondulada, difieren en tamaño y forma; piriformes irregulares, algunas con papilas estrechas y otras con tricomas, delgados, rectos y puntiagudos, parecidos a espinas (Fig. 13B). Hay estomas en la cara adaxial y abaxial, son de tipo paracítico hendidos (Fig. 13B y C); las células oclusivas tienen proyecciones de cutina con forma de gancho en las regiones anterior y posterior; debajo de los estomas se observan cámaras subestomáticas (Fig. 13B).

El mesófilo consta de parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 13B y E). El parénquima en empalizada en ambas superficies se compone de 2 a 9 estratos cerca de los márgenes de la lámina, en la región central hay de 4 a 8 estratos de células. Las células del parénquima esponjoso son isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares amplios hacia el centro. Los rafidios son abundantes, se distribuyen por todo el mesófilo, concentrándose en mayor cantidad en el parénquima en empalizada (Fig. 13B y F). Los estiloides se presentan aislados o en grupos, cuboidales y prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, son abundantes, algunos se encuentran en la epidermis, la mayoría se distribuyen en el mesófilo, principalmente en el parénquima en empalizada (Fig. 13B y G).

Los haces vasculares forman de cinco a 10 líneas a lo largo del perfil de la hoja, los de mayor tamaño se sitúan en el centro del mesófilo, tienen un arreglo colateral, están contenidos en una vaina de células diferentes al clorénquima, irregulares, elípticas y elongadas; asimismo se observan haces laterales (Fig. 13D y E), las fibras forman dos casquetes de 46 a 255 fibras adyacentes al xilema y floema (Fig. 13D), también hay paquetes de 37 a 190 fibras que se encuentran en la periferia de la hoja. Las hojas son isobilaterales según la distribución de sus tejidos.

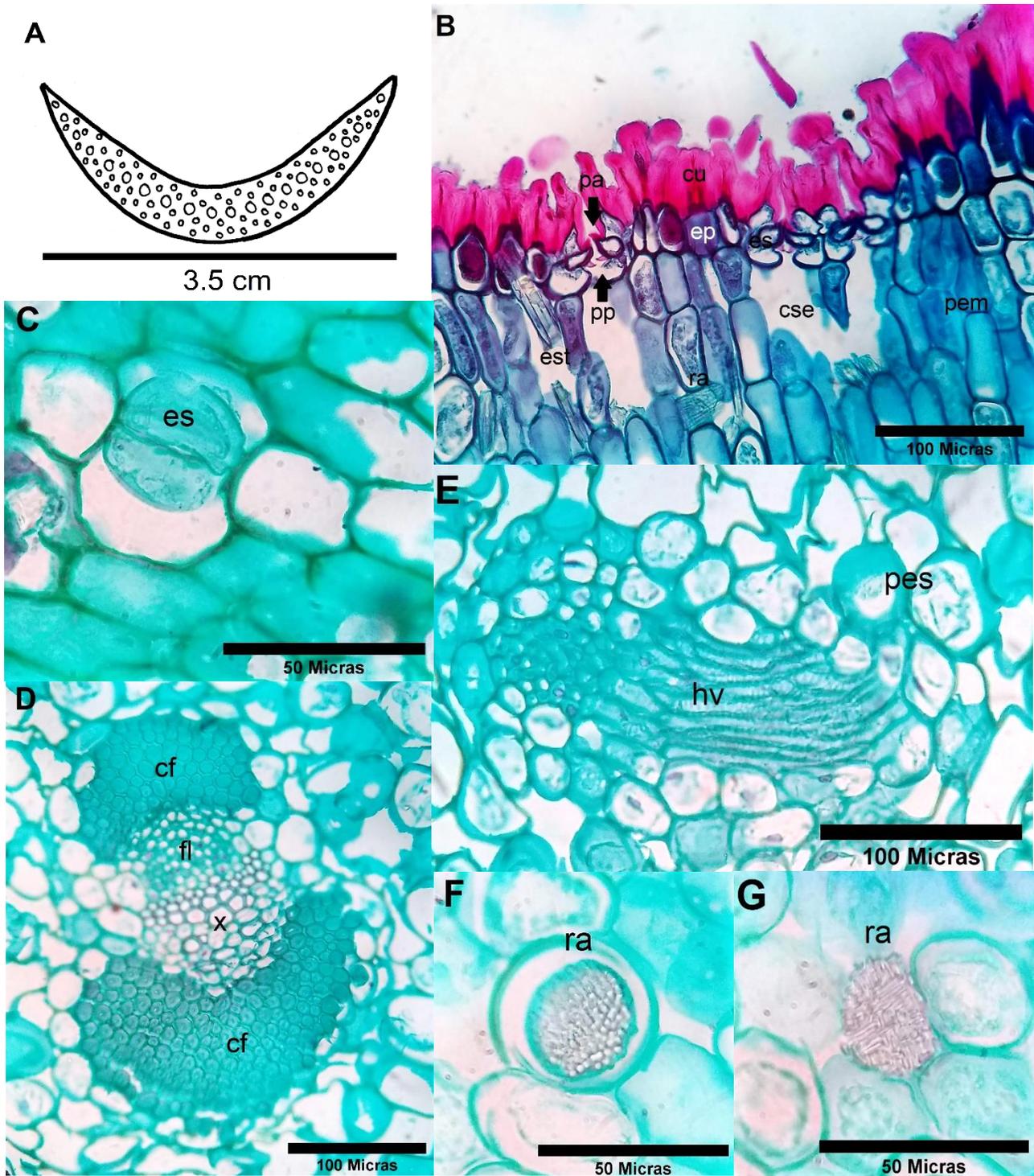


Figura 16: *Yucca treculena*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas parásitos. **D.** (ST) Haz vascular colateral. **E.** Haz vascular visto longitudinalmente. **F** y **G.** Rafidios. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; SP: sección paradormal; ST: sección transversal; x: xilema.

Sección *Chaenocarpa*

6.14 *Yucca rigida* (Engelm.) Trel.

La lámina foliar presenta un perfil de forma recta o de “u” abierta (Fig. 14A). La cutícula es irregular, ondulada con protuberancias, puede ser lisa con protuberancias en el envés, mide de 5.48 μm a 47.42 μm (Fig. 14B, C y D). La epidermis es uniestratificada, sus células son piriformes y rectangulares o pentagonales, estas últimas con micropapilas estrechas (Fig. 14B y C). La hoja es anfiestomática (Fig. 14 B), los estomas son de tipo paracítico, se localizan hendidos; las células oclusivas poseen engrosamientos de cutina en forma de gancho en las regiones anterior y posterior. También hay cámaras subestomáticas.

El mesófilo se diferencia en parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 14D). El primero conformado por 2 a 5 estratos de células a lo largo la hoja, en el haz y envés. El parénquima esponjoso tiene células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares grandes en el centro. Hay estiloides y rafidios. Los primeros son menos abundantes que los rafidios, pueden estar aislados o en grupos, son cuboidales y prismáticos con los extremos agudos o rectos, se distribuyen en el mesófilo y cerca de las fibras. Los rafidios se distribuyen en el mesófilo y cerca de la epidermis (Fig. 14B).

Los haces vasculares tienen un arreglo colateral, contenidos por una vaina de células que se diferencian del clorénquima, son irregulares, elípticas y elongadas (Fig. 14B y D), también se observan haces laterales. Las fibras forman un casquete con 20 a 225 fibras o dos con 46 a 521 fibras adyacentes al xilema y floema (Fig. 14B y D), hay haces que no se rodean de fibras. Los haces vasculares más grandes se localizan en el centro de la lámina. Con base en la distribución de sus tejidos las hojas son isobilaterales.

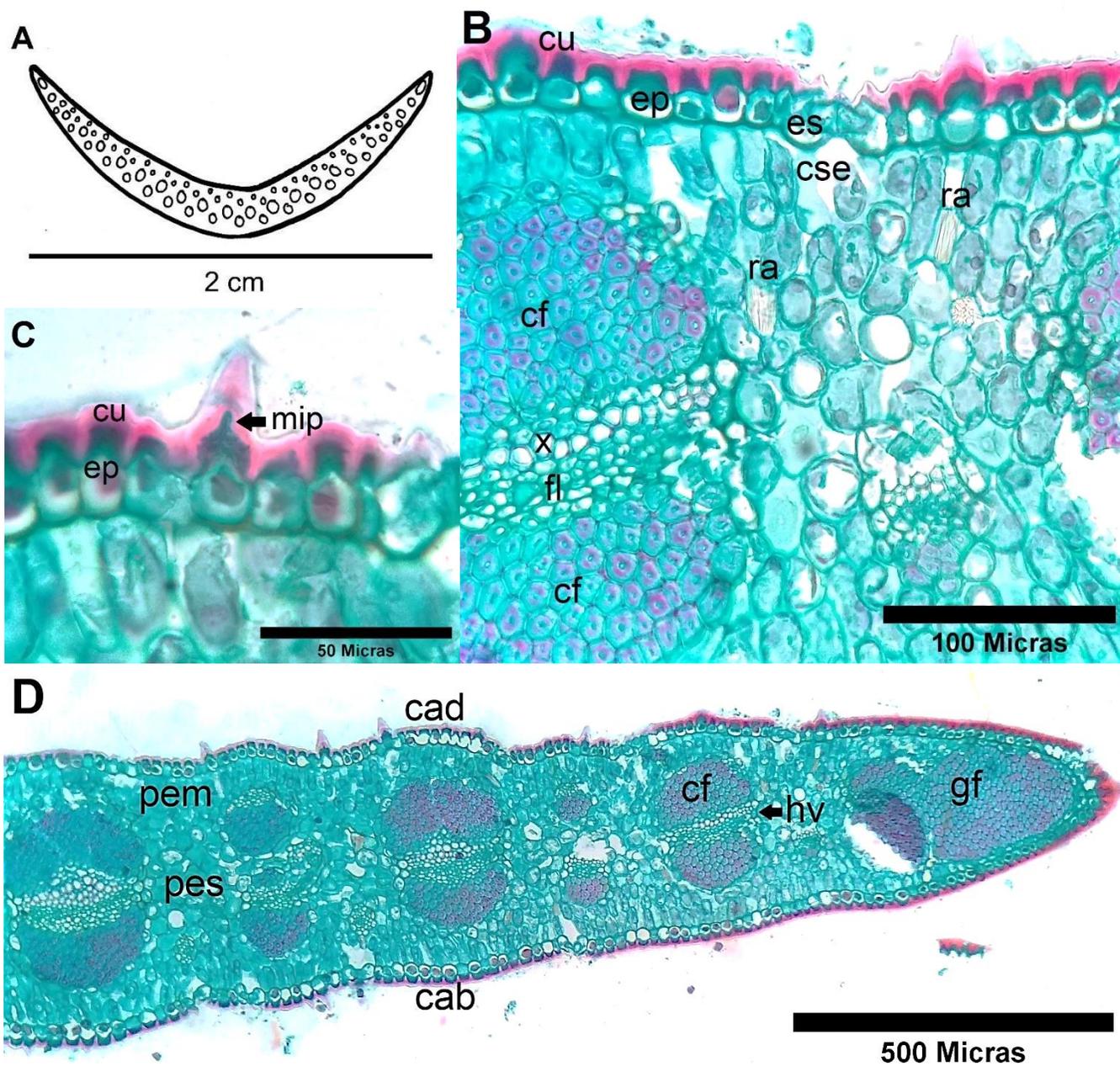


Figura 17: *Yucca rigida*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis, parénquima en empalizada y haz vascular colateral. **C.** Vista de cutícula, epidermis y micropapila. **D.** Vista general de la hoja. cab: cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; mip: micropapila; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; ra: rafidios; ST: sección transversal; x: xilema.

6.15 *Yucca rostrata* Engelm. ex Trel.

El perfil de la hoja es estrechamente elíptica transversalmente (Fig. 15A). La cutícula es ondulada, mide de 23.14 μm a 38.85 μm (Fig.15B). La epidermis se conforma por una capa de células isodiamétricas y piriformes (Fig. 15B). La lámina es anfiestomática, los estomas son paracíticos hendidos (Fig. 15B y C); las células oclusivas tienen engrosamientos de cutina anteriores y posteriores. Debajo se encuentran las cámaras subestomáticas (Fig. 15B).

El mesófilo presenta parénquima en empalizada en haz y envés (Fig. 15B), y parénquima esponjoso en el centro. El parénquima en empalizada tanto de la cara abaxial y adaxial, en la región cercana al margen se compone por 2 a 3 estratos y en la parte central aumenta a 4 estratos. El parénquima esponjoso consta de células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares grandes hacia el centro. Los estiloides y rafidios son abundantes. Los estiloides se observan solos o en paquetes, cuboidales y prismáticos cuadrangulares con extremos agudos y cuadrados, están presentes en el mesófilo, cerca de las fibras y en la epidermis (Fig. 15B, C, E y F). Los rafidios se encuentran en el mesófilo, principalmente se concentran en el parénquima en empalizada (Fig. 15B).

Los haces vasculares se distribuyen en cuatro líneas a lo largo del perfil de la hoja, los de mayor tamaño están en el centro del mesófilo, son colaterales y están rodeados por una vaina de células diferentes al clorénquima, irregulares, elípticas y elongadas (Fig. 15 B y D). Las fibras son abundantes, tienen forma poliédrica y sus paredes son gruesas, forman un casquete o dos con 143 a 210 fibras los cuales están adyacentes al xilema y floema (Fig. 15D), los casquetes que se orientan hacia la cara abaxial tienen mayor cantidad de fibras; también hay grupos que tienen aproximadamente 53 fibras. Las hojas son isobilaterales.

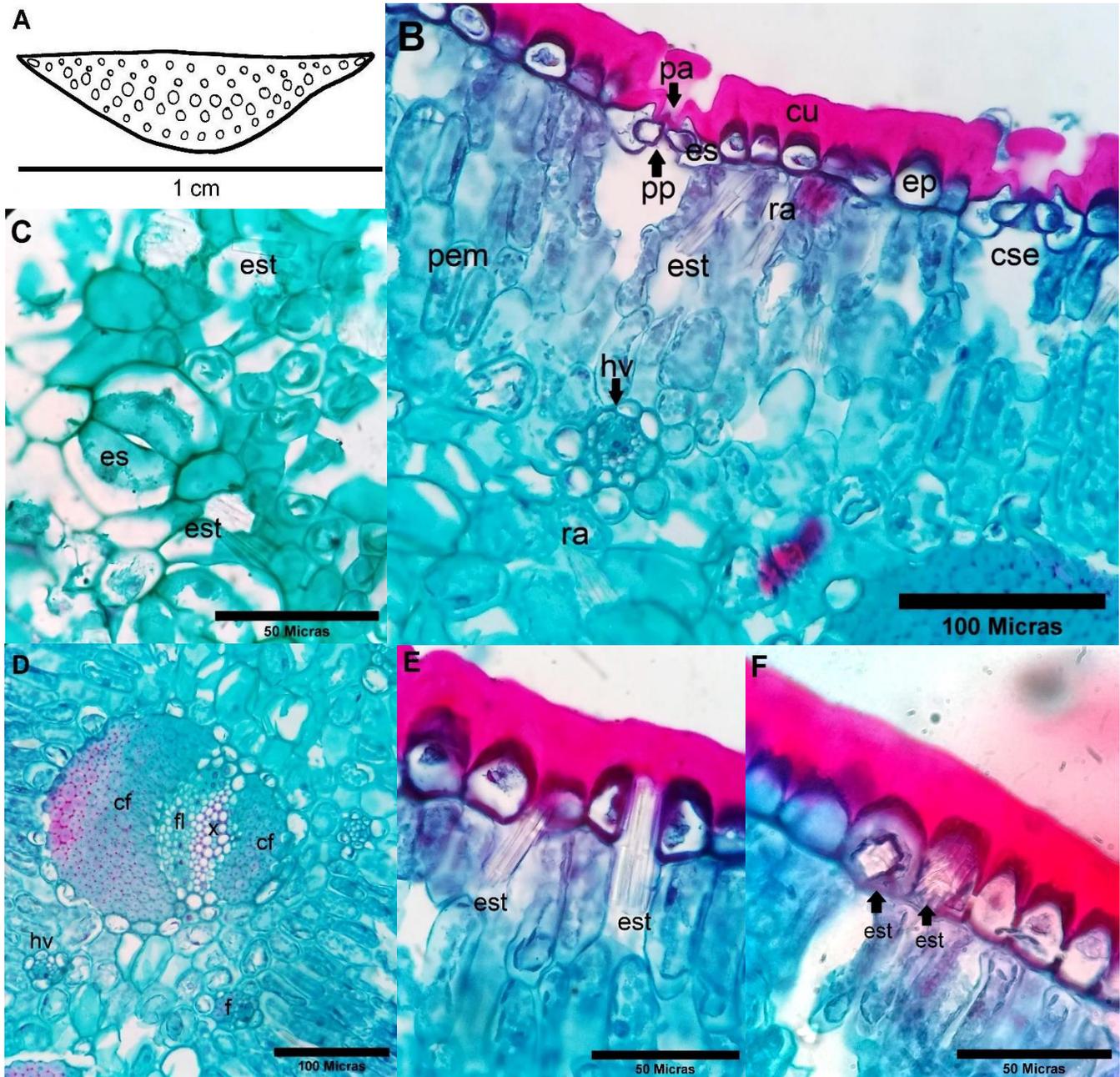


Figura 18: *Yucca rostrata*. **A.** (ST) Forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** Vista de la cutícula, epidermis y parénquima en empalizada. **C.** (SP) Estomas paracíticos. **D.** (ST) Haz vascular colateral. **E y F.** Estiloides. cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; f: fibras; fl: floema; hv: haz vascular; pa: proyecciones anteriores de cutina; pem: parénquima en empalizada; pp: proyecciones posteriores de cutina; ra: rafidios; SP: sección paradermal; ST: sección transversal; x: xilema.

***Hesperoyucca* (Engelm.) Baker**

6.16 *Hesperoyucca whipplei* (Torr.) Baker ex Trel.

En sección transversal la lámina foliar es estrechamente elíptica (Fig. 16A). La cutícula es ondulada con algunas protuberancias, mide de 11 μm a 53.9 μm (Fig. 16B y D). La epidermis es sinuosa, forma invaginaciones y está compuesta por una capa de células elípticas dispuestas en sentido periclinal, otras con forma cónica, las cuales tienen tricomas delgados, rectos y puntiagudos, con forma de aguijón (Fig. 16B y C). La hoja es anfiestomática, los estomas están hendidos en los costados de las invaginaciones (Fig. 16B).

El mesófilo presenta parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (Fig. 16D). El parénquima en empalizada en ambas caras se compone por dos a tres estratos de células; en éste se encuentran haces vasculares colaterales acompañados de abundantes fibras dispuestas en forma de casquetes, se localizan hacia la epidermis justo entre las invaginaciones de la epidermis. El parénquima esponjoso tiene células isodiamétricas con espacios aéreos intercelulares grandes (Fig. 16E y F).

Hay estiloides y rafidios abundantes. Algunos estiloides están solos, otros en paquetes; varían en su morfología, pueden observarse cuboidales o prismáticos cuadrangulares con los extremos agudos o cuadrados, se distribuyen en el mesófilo, principalmente en la epidermis o cerca de ésta, también cerca de las fibras y haces vasculares (Fig. 16B, C y F). Los rafidios se encuentran en menor cantidad, se distribuyen en el mesófilo (Fig. 16F).

Los haces vasculares son colaterales, rodeados por una vaina de células distintas al clorénquima, irregulares, elípticas y elongadas (Fig. 16B, D y E); también se observan haces laterales. Las fibras forman casquetes debajo de la epidermis (Fig. 16B y D), contienen de 310 a 430 fibras, estos casquetes están adyacentes a poca cantidad de xilema y floema. En el mesófilo las fibras forman dos casquetes de 71 a 176 fibras (Fig. 16D y E), los cuales están junto al xilema y floema; asimismo hay xilema y floema que no está rodeado de fibras. Hay paquetes con fibras que

tienen 50 a 173 elementos (Fig. 16F). Las hojas son isobilaterales debido a la distribución de sus tejidos.

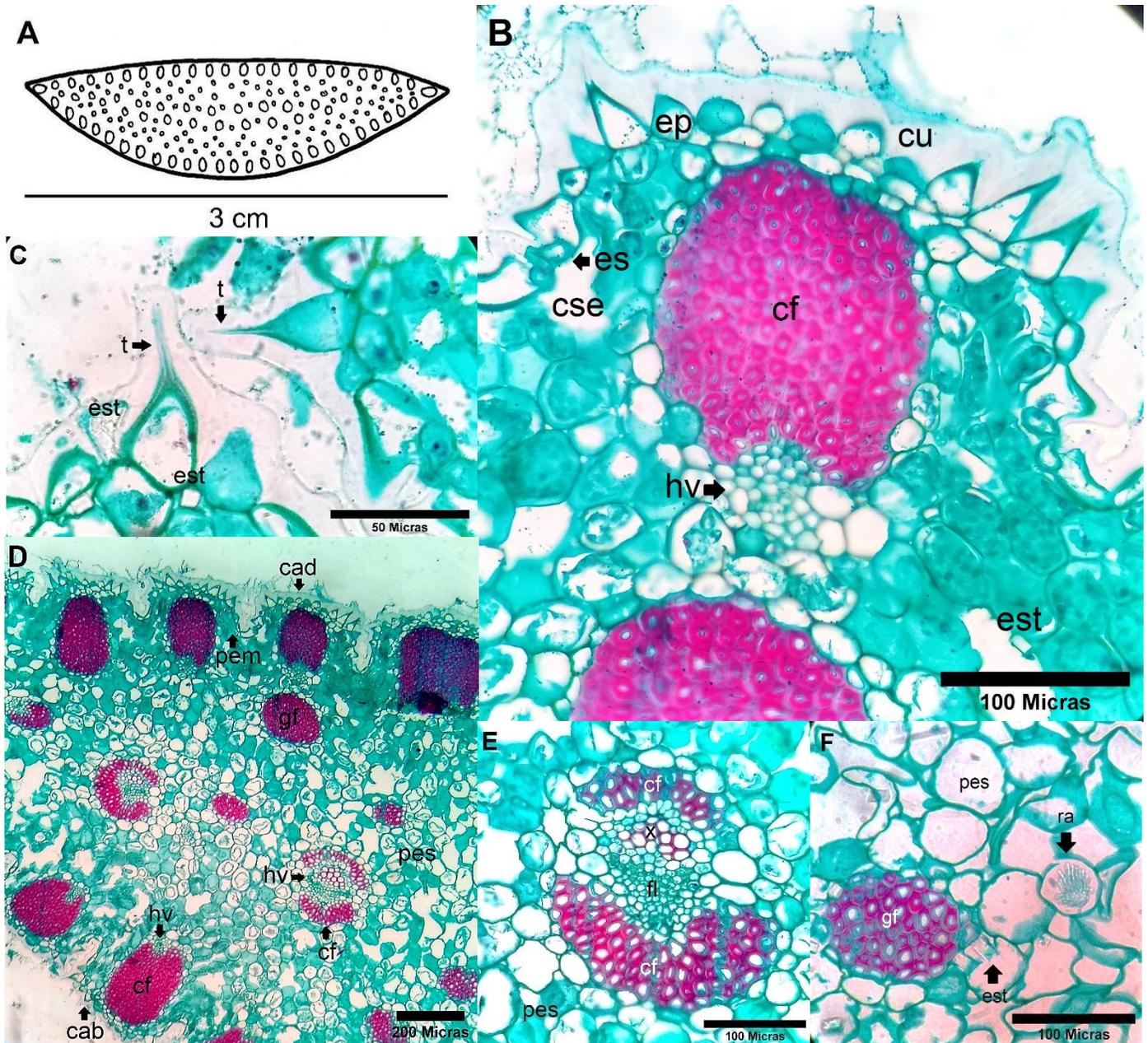


Figura 19: *Hesperoyucca whipplei*. **A.** (ST), forma de la lámina foliar, distribución de haces vasculares y fibras. **B.** vista de la cutícula, epidermis, haz vascular y grupo de fibras. **C.** vista de cutícula, epidermis y tricomas. **D.** vista general de la hoja. **E.** haz vascular colateral. **F.** grupo de fibras e idioblastos. cab; cutícula abaxial; cad: cutícula adaxial; cu: cutícula; cf: casquete de fibras; cse: cámara subestomática; ep: epidermis; es: estoma; est: estiloides; fl: floema; gf: grupo de fibras; hv: haz vascular; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; ra: rafidios; ST: sección transversal; t: tricoma; x: xilema.

Cuadro 2. Características morfológicas de las hojas de *Yucca*

Espece	Perfil de la hoja	Ancho de la hoja	Grosor de la hoja
Sección <i>Sarcocarpa</i>			
<i>Yucca carnerosana</i>	u" o "v" abierta	5.5 cm	0.3 cm
<i>Y. endlichiana</i>	Extensamente depressa obovada asimétrica izquierda	1.5 cm	0.8 cm
<i>Y. filifera</i>	"v" abierta	1.8 cm	0.4 cm
<i>Y. lacandonica</i>	"u" abierta	2 cm	0.1 cm
<i>Y. linearifolia</i>	Transversalmente elíptica	0.8 cm	0.2 cm
<i>Y. madrensis</i>	"u" o "v" abierta	2 cm	0.2 cm
<i>Y. mixtecana</i>	"v" abierta	0.8 cm	0.2 cm
<i>Y. periculosa</i>	"v" abierta	1 cm	0.2 cm
<i>Y. potosina</i>	"v" abierta o recta	2.5 cm	0.3 cm
<i>Y. queretaroensis</i>	Transversalmente elíptica con extremos agudos	0.5 cm	0.4 cm
<i>Y. schidigera</i>	"v" abierta	3 cm	0.5 cm
<i>Y. torreyii</i>	"u" abierta	3.2 cm	0.3 cm
<i>Y. treculeana</i>	"v" abierta	3.5 cm	0.5 cm
Sección <i>Chaenocarpa</i>			
<i>Y. rigida</i>	"u" abierta o recta	2 cm	0.1 cm
<i>Y. rostrata</i>	Estrechamente elíptica transversalmente	1 cm	0.1 cm
<i>Hesperoyucca</i>			
<i>Hesperoyucca. whipplei</i>	Estrechamente elíptica	3 cm	0.3 cm

El cuadro número dos refiere a un resumen de las características morfológicas de las especies estudiadas, en el cual se indica el perfil, el ancho y el grosor de las hojas. El perfil más frecuente es el de forma de “u” y “v” abierta, el más raro es el de la lámina de *Yucca endlichiana*, la cual es extensamente depresa obovada asimétrica izquierda. La hoja más ancha es la de *Y. carnerosana*, la más estrecha corresponde a *Y. queretaroensis*; en cuanto al grosor de las láminas foliares *Y. endlichiana* es la más gruesa y *Y. lacandonica*, *Y. rigida* y *Y. rostrata* son las más delgadas.

Cuadro 3. Resumen de las características anatómicas foliares de *Yucca*

Especie	Cutícula		Epidermis			Estomas		Cristales	
	Forma	Grosor	Tipo de células	Tipo de papilas	Tipo de tricomas	Disposición de la epidermis	Tipo		Localización
Sección Sarcocarpa									
<i>Yucca carnerosana</i>	Lisa	60.5 a 95 μm	Piriformes irregulares	---	---	Recta	Paracíticos	Superficiales	E > R
<i>Y. endlichiana</i>	Ondulada irregular con protuberancias	24.1 a 99.3 μm	Piriformes irregulares	---	---	Recta	Paracíticos	Superficiales	E < R
<i>Y. filifera</i>	Lisa con ondulaciones irregulares	42.45 a 80.42 μm	Piriformes irregulares	---	---	Recta	Paracíticos	Superficiales	E = R Abundantes
<i>Y. lacandonica</i>	Lisa en el haz. Ondulada en el envés.	15.22 a 36.40 μm	Piriformes irregulares a rectangulares	---	---	Recta en el haz. Ondulada en el envés	Tetracíticos	Superficiales en el haz. Hendidos en el envés.	E = R Abundantes
<i>Y. linearifolia</i>	Ondulada irregular con protuberancias	19.46 a 44.57 μm	Isodiamétricas, piriformes y papilosas	Estrechas, rectas y puntiagudas	---	Ligeramente ondulada	Tetracíticos	Hendidos	E < R
<i>Y. madrensis</i>	Ondulada en el haz, en el envés es ondulada con protuberancias.	8.48 a 42.22 μm	Isodiamétricas, piriformes y papilosas	Estrechas, rectas y puntiagudas	---	Ondulada	Paracíticos	Algunos superficiales, otros hendidos	E = R Abundantes
<i>Y. mixtecana</i>	Ondulada	24.56 a 39.41 μm	Papilosas	Agudas	---	Ondulada	Paracíticos	Ligeramente hendidos	E = R Abundantes
<i>Y. periculosa</i>	Lisa en el haz, lisa con ondulaciones irregulares en el envés	20.29 a 42.57 μm	Piriformes y papilosas	Estrechas y puntiagudas	---	Ligeramente ondulada	Tetracíticos	Superficiales	E = R Abundantes

Continúa Cuadro 3.

Especie	Cutícula		Epidermis			Estomas		Cristales	
	Forma	Grosor	Tipo de células	Tipo de papilas	Tipo de tricomas	Disposición de la epidermis	Tipo		Localización
<i>Y. potosina</i>	Lisa con ondulaciones irregulares	34.17 a 95.42 μm	Piriformes irregulares	---	---	Recta	Paracíticos	Hendidos	E > R
<i>Y. queretaroensis</i>	Lisa con algunas protuberancias en el haz. Irregular con más protuberancias en el envés.	20.62 a 46.97 μm	Piriformes y papilosas	Anchas, a veces bifurcadas	---	Recta	Tetracíticos	Superficiales	E = R Abundantes
<i>Y. schidigera</i>	Ondulada, dispuesta en forma ondulada.	35.69 a 93.71 μm	Piriformes irregulares	---	---	Ondulada	Paracíticos	Hendidos	E = R Abundantes
<i>Y. torreyii</i>	Ondulada irregular con abundantes protuberancias	31.62 a 131.91 μm	Piriformes, papilosas y con tricomas	Estrechas	Delgados, rectos y puntiagudos (forma de espina)	Ondulada	Tetracítico	Ligeramente hendidos	E = R Abundantes
<i>Y. treculeana</i>	Ondulada irregular con protuberancias	18.28 a 129.11 μm	Piriformes, papilosas y con tricomas	Estrechas	Delgados, rectos y puntiagudos (forma de espina)	Ondulada	Paracíticos	Hendidos	E = R Abundantes

Continua Cuadro 3.

Especie	Cutícula		Epidermis			Estomas		Cristales	
	Forma	Grosor	Tipo de células	Tipo de papilas	Tipo de tricomas	Disposición de la epidermis	Tipo		Localización
Sección Chaenocarpa									
<i>Y. rigida</i>	Es irregular, ondulada con protuberancias, a veces lisa con protuberancias en el envés	5.48 a 47.42 µm	Piriformes, rectangulares y pentagonales papilosas	Micropapilas estrechas	---	Ondulada	Paracíticos	Hendidos	E < R
<i>Y. rostrata</i>	Ondulada	23.14 a 38.85 µm	Isodimétricas y piriformes	---	---	Recta	Paracíticos	Hendidos	E = R Abundantes
Hesperoyucca									
<i>H. whipplei</i>	Ondulada con protuberancias	11 a 53.9 µm	Elípticas en sentido periclinal y cónicas con tricomas	---	Delgados, rectos y puntiagudos (forma de agujón)	Sinuosa, forma invaginaciones	*****	Hendidos en los costados de las invaginaciones	E > R

E = Estiloides, R = Rafidios. --- = Ausencia.

El cuadro número tres resume las características anatómicas más relevantes en las hojas de *Yucca* analizadas, como la forma y el grosor de la cutícula, donde ésta presenta diferencias, se muestran las especies que tienen cutícula lisa, lisa con ondulaciones irregulares, lisa con protuberancias, ondulada, ondulada irregular con protuberancias. Algunas especies presentan dos diferentes formas de cutícula en la misma lámina foliar.

La especie que presenta la cutícula más delgada es *Yucca lacandonica*, con un rango de 15.22 a 36.40 μm ; en contra parte *Y. torreyii* tiene la cutícula más gruesa con un intervalo de 31.62 a 131.91 μm , este último valor corresponde a las protuberancias observadas. La epidermis de algunas especies se dispone en forma ondulada; esto se puede deber a que los estomas se encuentran hendidos. Incluso en la epidermis de *Hesperoyucca whipplei* se observa una forma sinuosa más pronunciada.

Las células epidérmicas presentan diferentes formas, son isodiamétricas, elípticas, rectangulares, pentagonales y piriformes; la epidermis de algunas especies está constituida por más de un tipo de forma celular. En una especie se observaron micopapilas, en siete hay papilas, las cuales pueden tener formas estrechas, agudas, rectas, puntiagudas, anchas y en algunos casos son bifurcadas; dos especies además de presentar papilas también tienen tricomas rectos y puntiagudos, con forma de espinas. En *Hesperoyucca whipplei* se observaron tricomas con forma de agujón.

Se identificaron dos tipos de estomas, paracítico y tetracítico, predomina el primero; en varias especies los estomas se encontraron superficiales en otras se observaron hendidos, únicamente en *Hesperoyucca whipplei* los estomas se encontraron hendidos en los costados de las invaginaciones.

VII DISCUSIÓN

En *Yucca* se advierten diferencias en el perfil de la hoja, predomina la forma de “u” o “v” abierta, excepto en *Yucca endlichiana* que es extensamente depresa obovada asimétrica izquierda, *Y. linearifolia* es transversalmente elíptica, *Y. queretaroensis* es transversalmente elíptica con extremos agudos, *Y. rostrata* y *Hesperoyucca whipplei* son estrechamente elípticas, este carácter tiene valor taxonómico, coincide con Rudall y Mathew, 1993, donde plantean que en las monocotiledóneas el perfil de la lámina abierta de las hojas maduras es un carácter diagnóstico a nivel de especie. En relación con las formas de “U” y “V”, Ellis (1976) indica que el plegamiento o enrollamiento varía según las condiciones ambientales; Solano *et al.* (2013) consideran que el perfil de la hoja también está en función del grado de desarrollo.

Como lo han descrito Álvarez de Zayas (1990); Blunden y Binns (1970); Muriillo *et al.* (2018) y Solano *et al.* (2017), la cutícula de las especies de *Yucca* y otros géneros de Agavaceae son gruesas, como una adaptación a climas xerófilos, esto corresponde con lo registrado en las especies estudiadas ya que todas son gruesas.

Chavez-Güitrón *et al.* 2019 proponen que la edad de la planta, los patrones genéticos y ambientales determinan las diferencias entre espesor y estructura de la cutícula; y que las temperaturas altas y el estrés hídrico promueven que las cutículas de las plantas que se encuentran en zonas áridas sean más gruesas ya que se modifica la estructura de los cordones de cera en la epidermis (Jordan *et al.*, 1984; Mauseth, 1988). *Yucca lacandonica* presentó la cutícula menos gruesa, en contra parte *Y. torreyi* tuvo la cutícula más gruesa, lo cual confirma lo anterior ya que la primera especie se desarrolla en una vegetación con clima tropical o templado y la segunda crece en un ambiente más xerófilo.

La cutícula presenta diferentes formas, puede ser lisa, ondulada con o sin protuberancias; en algunas especies en la misma lámina foliar la cutícula es distinta en haz y en el envés, siendo más irregular en la cara abaxial, en algunos casos

debido a la presencia de protuberancias, las cuales corresponden a la presencia de papilas y tricomas en la epidermis.

Los resultados de este estudio concuerdan con otros autores quienes observaron que en *Yucca glauca* la cutícula es lisa (Blunden y Binns, 1970); en otros géneros como en *Furcraea* la cutícula es uniforme en el haz, en el envés tiene plegamientos y protuberancias (Murrillo-Serna, 2018); también se ha registrado que en *Bravoa*, *Hosta*, *Manfreda*, *Polianthes*, *Prochnyanthes* y *Pseudobravoa* es lisa y estriada (Álvarez de Zayas, 1990; Solano *et al.*, 2013, 2017).

La epidermis en todos los ejemplares estudiados es uniestratificada. En algunas especies la epidermis es plana, en otros ejemplares las células epidérmicas se disponen en forma ondulada; debido a que los estomas se encuentran hendidos. Incluso en la epidermis de *Hesperoyucca whippleii* se observa una forma sinuosa más pronunciada, presenta lo que Álvarez de Zayas (1990), denomina criptas. En *Agave franzosini* y otras especies reportadas por Blunden y Jewers (1973) la epidermis tiene aspecto sinuoso por el alargamiento de las células epidérmicas.

En sección transversal la epidermis de las especies estudiadas presenta diferentes formas celulares, isodiamétricas, elípticas, rectangulares, pentagonales y piriformes; también en algunas especies se encontraron papilas con forma estrecha, agudas, rectas y puntiagudas, algunas anchas y bifurcadas; micropapilas estrechas y tricomas rectos y puntiagudos con forma de espina. La epidermis en varias especies no es homogénea ya que presentan más de una forma celular, esto coincide con Álvarez de Zayas (1990), que plantea que en las hojas xeromorfas de *Yucca* la epidermis es desigual, por los complejos estomáticos, la presencia de papilas, células isodiamétricas y células prismáticas. Blunden y Jewers (1973) consideran que los caracteres epidérmicos en monocotiledóneas suelen ser importantes para distinguir entre las especies, como la forma celular, el tipo de papilas y los caracteres estomáticos.

Las papilas han sido registradas en las venas de *Beschorneria*, *Prochnyanthes*, *Hesperaloe* y *Hesperoyucca* (Verhoek- Williams, 1998; Álvarez de Zayas, 1990), también en las láminas de *Agave*, *Polianthes* y *Manfreda* (Solano *et al.*, 2013; Giraldo-Cañas, 2017; Solano *et al.*, 2017). Blunden y Jewers (1973) mencionan que las papilas anchas y en algunos casos bifurcadas es una característica que puede depender de la edad de la hoja.

Los tricomas son poco comunes en la familia Agavaceae (Verhoek-Williams, 1998). También fueron observados en la lámina de *Polianthes graminiflora* (Solano *et al.*, 2013); así como en *Manfreda pubescens* (Solano *et al.*, 2017). Sepulveda (2013) explica que los tricomas son protuberancias que se encuentran en la epidermis de muchas especies, los cuales permiten tolerar condiciones de estrés abiótico como alta radiación solar y sequía.

En todas las hojas de las especies revisadas en el presente estudio se observaron estomas en ambas caras de la lámina foliar, este carácter es común en *Yucca* y en otros géneros como *Agave*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Manfreda* y *Polianthes* (Álvarez de Zayas, 1990). Se encontraron dos tipos de complejos estomáticos, paracítico y tetracítico, predominando el primero, estos rasgos anatómicos coinciden con otros estudios de géneros cercanos donde reportan estomas paracíticos (Álvarez de Zayas, 1990; Solano *et al.*, 2013, 2017) y tetracíticos (Blunden y Jewers, 1973; Gentry y Sauck, 1978; Álvarez de Zayas, 1990; Murillo-Serna *et al.*, 2018). En el caso de *Yucca treculeana*, Álvarez de Zayas (1990) señala que sus estomas son tetracíticos, pero en este trabajo se coincide con Sánchez Manzo (2020) que son paracíticos.

En algunos casos los estomas se observaron hendidos, lo que le confiere a la hoja un aspecto ondulado, esta característica es una adaptación de las hojas xerófilas para hacerle frente a las condiciones adversas en las que se desarrollan; este rasgo Álvarez de Zayas (1990) lo describe en varias especies que desarrollan epidermis zonada con la eventual o definitiva estructuración de criptas en las que los estomas quedan confinados rodeados por papilas, asegurando una protección contra la evaporación durante los periodos más secos.

En sección transversal, los estomas de todas las especies estudiadas presentan engrosamientos de cutina con forma de gancho en la región anterior y posterior de sus células oclusivas; éste carácter es considerado como una adaptación de muchas agaváceas a condiciones severas de sequía, su función está relacionada con el control de la pérdida de agua (McCledon, 1908 y Roux-López, 1964). Esta característica también ha sido observada en *Manfreda escabra*, *M. variegata*, *Furcraea cabuya*, *F. gigantea*, *F. macrophylla* (Álvarez de Zayas, 1990; Solano *et al.*, 2017; Murillo-Serna *et al.*, 2018).

Los estomas anfiestomáticos se comunican internamente con el parénquima por medio de cámaras subestomáticas amplias, algunos autores afirman que estas características se encuentran en muchas plantas xerofitas, ya que el desarrollo de estomas en ambas caras de las hojas reducen la limitación de la difusión y captación de CO₂, contribuyendo al aumento del proceso fotosintético; y que las cámaras subestomáticas largas establecen un gradiente de difusión largo y superficial entre el clorénquima y el ambiente, así como una alta resistencia a la pérdida de agua (Fahn y Cutler, 1992; Lopes Da Cunha Neto; Machado Martins, 2012).

El mesófilo es diferenciado e isolateral, se observó parénquima en empalizada en ambas caras y parénquima esponjoso con espacios intercelulares en todas las especies estudiadas, excepto en un individuo de *Yucca queretaroensis* en donde solo se observó parénquima esponjoso, probablemente debido a la edad de la hoja. Francisco-Francisco *et al.* (2016) indican que el parénquima en empalizada aumenta con la edad en la hoja de *Dasyilirion cedrosanum*. En el estudio de Blunden y Binns (1970) reportan parénquima en empalizada y esponjoso en *Yucca glauca*, sin embargo, el parénquima en empalizada estaba ausente en algunas regiones de la hoja. En las hojas de Agavaceae el parénquima en empalizada puede o no estar presente, como se ha confirmado para *Beschorneria*, *Polianthes*, *Manfreda* y *Furcraea* donde sólo hay parénquima esponjoso (Blunden y Jewers, 1973; García- Mendoza, 1987; Solano *et al.*, 2013, 2017; Murillo-Serna *et al.*, 2018). Goldblatt (1990) señala que en Iridaceae el mesófilo indiferenciado es un estado plesiomorfo.

En el presente trabajo se encontró que *Yucca endlichiana* exhibe mayor cantidad de parénquima en empalizada, en cambio en *Yucca lacandonica* hay menor cantidad de este tejido. Andersen *et al.* (2006) mencionan que la presencia de mesófilo isolateral con varias capas de parénquima en empalizada y pocos espacios intercelulares, son un indicio de alta actividad fotosintética debido a la fuerte radiación que las plantas reciben y que es una clara adaptación para sobrevivir en climas áridos.

En cuanto a los espacios aéreos intercelulares en el parénquima esponjoso, se observaron de diversos tamaños, en algunas especies de *Yucca* se encontraron espacios más amplios que en otras, Heyduk *et al.* (2021) sugieren que hay conjuntos de rasgos que se relacionan para maximizar la fotosíntesis, en especies con metabolismo ácido crasuláceo (CAM) las células son grandes y tienen pequeños espacios aéreos intercelulares para minimizar la fuga de CO₂ a la atmósfera, en cuanto a las plantas con fotosíntesis C3 las células son pequeñas y tienen espacios aéreos intercelulares muy grandes para facilitar la difusión de CO₂ a los sitios de carboxilación de la Rubisco.

Los haces vasculares son colaterales en todas las especies estudiadas; este carácter se comparte con otros géneros de Asparagaceae como *Manfreda*, *Furcraea*, *Polianthes* y *Dracaena* (Solano *et al.*, 2013, 2017; Klimko *et al.*, 2018; Murillo-Serna *et al.*, 2018). En esta investigación se observó que los haces vasculares presentan vainas parenquimatosas. Ellis en 1976 indica que las vainas que rodean los haces vasculares son muy importantes desde un punto de vista anatómico comparativo, ya que aportan información taxonómica importante en Poaceae. Estas vainas de células largas longitudinalmente también han sido observadas en otros ejemplares de Asparagaceae, por ejemplo en *Agave*, *Dracaena*, *Manfreda pringlei*, *Yucca glauca* y *Hesperoyucca whipplei* (Blunden y Binns, 1970; Blunden y Jewers, 1973; Solano *et al.*, 2017; Klimko *et al.*, 2018; Jolly *et al.*, 2021), en esta última se observaron extensiones de la vaina del haz, se tiene la hipótesis de que estas vainas podrían permitir una penetración más profunda de

la luz en el mesófilo y por lo tanto favorecer la fotosíntesis en las células a lo largo de la sección transversal.

Bell y King (1944) reconocen que en *Yucca* la relación del tejido vascular con las fibras acompañantes es característico del género y no se puede discernir entre especies; tal es el caso del presente estudio, ya que se observó que las fibras son muy abundantes en todas las especies analizadas, conformando casquetes adyacentes al xilema y floema, sin embargo, a veces sólo se presenta uno; también se encontraron haces en donde predominan las fibras, estos se distribuyen por todo el mesófilo. En *Hesperoyucca whipplei* se presentan grupos de fibras hipodérmicas, las cuales se distribuyen a lo largo del perfil de la hoja; estas fibras también se han observado en *Dracaena draco*, *D. tamaranae*, *D. jayniana*, *D. kaweesakii* (Klimko *et al.*, 2018).

Otros géneros como *Manfreda* y *Polianthes* pueden presentar casquetes de fibras cercanos al xilema y floema (Solano *et al.*, 2013, 2017); en *Furcraea* las fibras además de asociarse al tejido vascular, también forman paquetes aislados distribuidos en el mesófilo como se registró en *Furcraea cabuya*, *F. gigantea* y *F. macrophylla* en el estudio de Murillo-Serna *et al.* (2018).

Los rafidios son las inclusiones minerales más comunes en las monocotiledóneas (Nicholson, 1960; Grayum, 1990; Prychid y Rudall, 1999); esta característica fue observada en *Polianthes* y *Manfreda*, donde únicamente están ausentes en *Polianthes densiflora* y en la raíz de *Manfreda hauniensis*; también se han descrito en el mesófilo de *Yucca glauca* (Blunden y Binns, 1970; Serrano *et al.*, 2011; Solano *et al.*, 2013, 2017); en el presente trabajo se corrobora esta generalización, ya que los rafidios y estiloides están presentes en todas las especies estudiadas de *Yucca*, son abundantes, en algunas especies predominan los estiloides, como en *Yucca carnerosana*, *Y. potosina* y *Hesperoyucca whipplei*, en otras son más abundantes los rafidios por ejemplo *Y. endlichiana*, *Y. linearifolia* y *Y. rigida*.

Los estiloides pueden encontrarse solos o en paquetes, tienen formas cuboidales, prismáticos, cuadrangulares con extremos agudos o cuadrados; se

pueden localizar en la epidermis, cerca de ésta, en el mesófilo y asociados a las fibras. En las hojas de *Agave potatorum* hay estiloides en la epidermis, estos rodean los complejos estomáticos, se observó que pueden reflejar una parte de la luz visible y otra parte la dispersan hacia el mesófilo para favorecer el proceso fotosintético (León-Martínez y Ortiz, 2022).

En este estudio se incluyó *Hesperoyucca whipplei*, especie que anteriormente era incluida en la sección *Hesperoyucca* del género *Yucca*; este taxón comparte caracteres con *Yucca* y *Hesperaloe*, por tanto ha sido estudiada sistemáticamente a partir de análisis morfológicos y moleculares de ADN del cloroplasto, en donde se concluyó que *Hesperoyucca* comparte más caracteres con *Hesperaloe*, formando un clado hermano de *Yucca* (Clary y Simpson, 1995); las características aquí observadas apoyan esta propuesta ya que únicamente en esta especie la epidermis es sinuosa pronunciada y también hay casquetes de fibras hipodérmicas.

VIII CONCLUSIONES

A través de la anatomía comparativa se observó que las hojas del género *Yucca* comparten características con otros géneros de la subfamilia Agavoideae, entre estos *Agave*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Hesperoyucca*, *Hesperaloe*, *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*, los caracteres que comparten son la presencia de papilas y tricomas; la lámina de tipo anfiestomática; el complejo estomático tetracítico y paracítico; la presencia de engrosamientos de cutina en las células oclusivas de los estomas; el mesófilo diferenciado en parénquima empalizada y esponjoso; la presencia de estiloides y rafidios; haces vasculares colaterales rodeados por fibras y vainas de parénquima, así como grupos de fibras distribuidos en el mesófilo .

Sin embargo existen diferencias anatómicas entre las especies de *Yucca* estudiadas tales como la forma del perfil; el grosor y la forma de la cutícula que puede ser lisa, ondulada, o con protuberancias; la forma de las células epidérmicas que son piriformes, isodiamétricas, rectangulares y pentagonales y su disposición recta u ondulada, la presencia de papilas con formas anchas o agudas, estrechas, rectas y puntiagudas; micropapilas estrechas y tricomas delgados, rectos y puntiagudos; los estomas que son de dos tipos; paracítico y tetracítico, además de la posición de los estomas, que en algunos ejemplares se ubican al mismo nivel de las células epidérmicas y en otros están hendidos. Todas estas características tienen valor taxonómico, ya que se observó variación de estos caracteres en las especies estudiadas, esta evidencia en conjunto con otros estudios apoyarán en la delimitación de las especies en este género.

IX REFERENCIAS

- APG II. (2003). An update of Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141 (4),399-436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III. (2009). An update of Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161 (2), 105-121. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG IV. (2016). An update of Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181 (1),1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Álvarez de Zayas, A. (1990). El complejo estomático en la familia Agavaceae II. *Feddes Repertorium*,101 (3-4),113-134. <https://doi.org/10.1002/fedr.19901010304>
- Andersen, A., Lucchini, F., Moriconi, J. y Fernández, E. A. (2006). Variabilidad en la morfoanatomía foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). *Phyton*, 75, 137-143.
- Baker, J. G. (1881). A synopsis of *Aloineae* and *Yuccoideae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 18 (108), 148-194. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1880.tb00663.x>
- Bell, W. H. y King C. J. (1944). Methods for the Identification of the Leaf Fibers of Mescal (*Agave*), *Yucca* (*Yucca*), Beargrass (*Nolina*) and Sotol (*Dasyilirion*). *American Antiquity*, 10 (2), 150-160. <https://doi.org/10.2307/275111>

- Bentham, G. y Hooker, J.D. (1883). *Genera Plantarum*. L. Reeve & Co., 3.
- Blunden, G. y Binns, W. W. (1970). The leaf anatomy of *Yucca glauca* Nutt., *Botanical Journal of the Linnean Society*, 63 (2), 133-141. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1970.tb02545.x>
- Blunden, G. y Jewers, k. (1973). The comparative leaf anatomy of *Agave*, *Beschorneria*, *Doryanthes* and *Furcraea* species (Agavaceae: Agaveae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 66 (2), 157-179. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1973.tb02167.x>
- Carlquist, S. (1982). The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. *Stain Technology*, 57, 31-37.
- Chase, M.W., Reveal, J.L. y Fay, M.F. (2009). A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161 (2), 132-136. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x>
- Chávez-Güitrón, L. E., Salinas-Pérez, F. D. C., Pérez-Salinas, E. A., Caballero, J., Vallejo-Zamora, A. y Sandoval-Zapotitla, E. (2019). Variación de caracteres epidérmico-foliares de *Agave salmiana* subsp. *salmiana* (Asparagaceae) en el centro de México. *Botanical Sciences*, 97(4), 711-724. DOI: 10.17129/botsci.2159
- Cheeke, P. R., Piacente, S., y Oleszek, W. (2006). Anti-inflammatory and anti-arthritic effects of *Yucca schidigera*: a review. *Journal of inflammation*, 3(1), 1-7. <https://doi.org/10.1186/1476-9255-3-6>

- Clary, K.H. (1997). *Phylogeny, character evolution, and biogeography of Yucca L. (Agavaceae) as inferred from plant morphology and sequences of the internal transcribed spacer (ITS) region of the nuclear ribosomal DNA*. University of Texas.
- Clary, K.H. (2001). The genus *Hesperoyucca* (Agavaceae) in the western United States and Mexico: new nomenclatural combinations. *SIDA*, 19 (4), 839-847.
- Clary, K.H. y Simpson B.B. (1995). Systematics and character evolution of the genus *Yucca L.* (Agavaceae): Evidence from morphology and molecular analyses, *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56, 77-88. DOI: 10.17129/botsci.1466
- Curtis Patiño, J. (1986). *Microtecnia Vegetal*. Editorial Trillas.
- Dahlgren, R.M., Clifford, H.T., y. Yeo, F.T. (1985). *The families of the monocotyledons*. Springer-Verlag.
- Dumortier, B.C. (1829). *Analyse des Familles de Plantes*. Ainé.
- Eagan, A. R. (1969). *Comparative anatomy of the leaves of Yucca campestris McKelvey* [Doctoral dissertation]. Texas Tech University.
- Ellis, R. P. (1976). A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section, *Bothalia*, 12 (1), 65-109.
- Engelman, G. (1873). Notes on the Genus *Yucca*. *Transactions of the Academy of Science of St. Louis*, 13, 44-46.
- Espejo Serna, A. y López Ferrari, A. R. (1992). *Las Monocotiledóneas mexicanas: Una sinopsis florística. Parte 1. Agavaceae, Alismaceae, Alliaceae, Alstroemeriaceae y Amaryllidaceae*. Consejo Nacional de la Flora de México, A. C.

- Fahn, A. y Cutler, D. F. (1992). *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger.
- Francisco- Francisco, N., García-Osuna, H. T., Benavides-Mendoza, A., Hernandez-Juárez, A. y Ramírez, F. (2016). Morfología y anatomía foliar de *Dasyilirion cedrosanum* en diferentes etapas de desarrollo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 7 (7), 1679-1687.
- García-Mendoza, A. (1987). *Monografía del género Beschorneria Kunth (Agavaceae)*. [Tesis de maestría]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Mendoza, A. (2011). *Agavaceae. Fasc.88. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gentry, H. S. y Sauck, J. R. (1978). The stomatal complex in Agave: groups Deserticolae, Campaniflorae Umbelliflorae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 41(16), 371–387.
- Giraldo-Cañas, D. (2017). Una nueva especie de Agave (Asparagaceae) de Colombia y una clave taxonómica para las especies sudamericanas. *Caldasia*, 39(1), 33-49. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v39n1.63318>
- Goldblatt, P. (1990). Phylogeny and classification of Iridaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 77, 607-627.
- Grayum, M.H. (1990). Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 77(4), 628–697.

Hess, W. J., y Robbins, R. L. (1996). *Yucca* Linnaeus. En *Flora of North America* Editorial Committee (Ed.), *Flora of North America* (Vol. 26, pp. 423–439). Oxford University Press.

Heyduk, K., Burrell, N., Lalani, F. y Leebens-Mack J. (2016). Gas exchange and leaf anatomy of a C₃-CAM hybrid, *Yucca gloriosa* (Asparagaceae). *Journal of Experimental Botany*, 67(5),1369–1379. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv536>

Heyduk, K., Ray, J.N. y Leebens-Mack J. (2020). Leaf anatomy is not correlated to CAM function in a C₃ +CAM hybrid species, *Yucca gloriosa*. *Annals of Botany*, 127(4), 437-449. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa036>

Hutchinson, J. (1934). *The Families of Flowering Plants, Vol. II. Mono-Cotyledons*. The McMillan Co.

Johansen, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill Book Company.

Jolly, A.R., Zailaa, J., Farah, U., Woojuh, J., Libifani, F.M., Arzate, D., Caranto, C.A., Correa, Z., Cuba, J., Calderon, J.D., Garcia, N., Gastelum, L., Gutierrez, I., Haro, M., Orozco, M., Pinlac, J.L., Miranda, A., Nava, J., Nguyen,... y Scoffoni, C. (2021). Leaf venation and morphology help explain physiological variation in *Yucca brevifolia* and *Hesperoyucca whipplei* across microhabitats in the Mojave desert, CA. *Frontiers in Plant Science*, 11:578338. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.578338>

Jordan, W. R., Shouse, P. J., Blum, A., Miller, F. R. y Monk, R. L. (1984). Environmental physiology of Sorghum. II. Epicuticular wax load and cuticular transpiration 1. *Crop Science*, 24(6),1168-1173.

<https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400060038x>

- Jussieu, A.L. (1789). *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita juxta methodum in horto regio Parisiensi exaratam*. Veuve Herissant.
- Kanwal, H., Hameed, M., Nawaz, T., Ahmad, M.S.A. y Younis, A. (2012). Structural adaptations for adaptability in some exotic and naturalized species of Agavaceae. *Pakistan Journal of Botany*, 44,129-134.
- Klimko, M., Nowińska, R., Wilkin, P. y Wiland-Szymańska, J. (2018). Comparative leaf micromorphology and anatomy of the dragon tree group of *Dracaena* (Asparagaceae) and their taxonomic implications. *Plant Systematics and Evolution*, 304, 1041–1055. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1530-3>
- León-Martínez, F.M, Ortiz-Hernandez, Y.D. (2022). Microscopical observations of crystal deposits on the epidermis of leaves of *Agave potatorum*. *Micron*, 154, 103201. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2021.103201>
- Linnaeus, C.V. (1753). *Species plantarum*. 2 vols. Salvius.
- Lopes Da Cunha Neto, I. y Machado Martins, F. (2012). Anatomia dos órgãos vegetativos de *Agave sisalana* Perrine ex En-Gelm (Agavaceae). *Revista Caatinga*, 25(2), 72-78.
- Matuda, E. y Piña-Lujan, I. (1980). *Las plantas mexicanas del género Yucca*. Colección Miscelánea Estado de México.
- Mauseth, J. D. (1988). *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummings.
- Mora-Olivo, A., Hurtado-González, M., Gaona-García, G., & Treviño-Carreón, J. (2009). Chochas: Las flores comestibles del desierto. *CienciaUAT*, 4(2), 10-13.

- Murillo-Serna, J. S., Rincón-Barón, E. J. y Alzate-Guarín, F. (2018). Anatomía foliar comparativa de tres especies de *Furcraea* (Asparagaceae: Agavoideae). *Hoehnea* 45(4), 607-615. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-06/2018>
- McClellon, J. F. (1908). On xerophytic adaptations of leaf structure in *Yucca*, *Agave* and *Nolina*. *American Naturalist*, 42, 306–308.
- McKelvey, S. D. (1938-1947). *Yuccas of the Southwestern United States*. Part. I y II. Arnold Arboretum of Harvard University Press.
- McVaugh, R. (1989). Liliaceae. En W.R. Anderson (Ed.) *Flora Novo-Galiciana*. (Vol. 15, pp.120–293). The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor.
- Nicholson, D. H. (1960). The occurrence of trichoscleroids in the Monsteroideae (Araceae). *American Journal of Botany*, 47, 598–602.
- Patel, S. (2018). *Yucca*: A medicinally significant genus with manifold therapeutic attributes. *Natural products and bioprospecting*, 2(6), 231-234. <https://doi.org/10.1007/s13659-012-0090-4>
- Pellmyr, O., Segraves, K.A., Althoff, D.M., Balcázar-Lara, M. y Leebens-Mack, J. (2007). The phylogeny of yuccas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 493-501.
- Prychid, C. J. y Rudall, P. J. (1999). Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. *Annals of Botany*, 84(6), 725–739. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0975>
- Rocha, M., Good-Ávila, S.V., Molina-Freaner, F., Arita, H., Castillo, A., García-Mendoza, A., Silva-Montellano, A., Gaut, B.S., Souza, V. y Eguiarte, L. (2006). Pollination

biology and adaptative radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*, *Aliso*, 22(1), 329-344.

Roux-López, J. (1964). *Estudio morfológico de la epidermis de algunas xerofitas mexicanas* [Tesis doctoral]. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Rudall, P. y Mathew, B. (1993). Leaf anatomy of the bulbous Irises. *Botanische Jahrbücher für Systematik. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 115, 63–76.

Sánchez Manzo, A. (2020). *Ornamentación y composición química de la cutícula foliar de Yucca (Asparagaceae, Agavoideae)* [Tesis de licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Sargent, C. (1905). *Manual of trees of North America*. The Riverside Press, Cambridge.

Sepúlveda C., (2013). *Evaluación de la función de los tricomas de *Astrophytum myriostigma* (Cactaceae)* [Tesis de maestría]. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica.

Serrano-Casas, H., Solano, E. y Terrazas, T. (2011). Anatomía floral comparativa del género *Polianthes* (Agavaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(1), 145-152.

Simpson, P. G. (1975). *ANATOMY AND MORPHOLOGY OF THE JOSHUA TREE (YUCCA BREVIFOLIA): AN ARBORESCENT MONOCOTYLEDON*. University of California.

- Shah, G. y Gopal, B. (1970). Structure and development of stomata in the vegetative and floral organs of some Amaryllidaceae. *Annals of Botany*, 34(3), 737–749. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084406>
- Solano, E., Terrazas, T. y González-Becerril, A. (2013). Comparative anatomy of the stem, leaf, and inflorescence basal axis of *Polianthes* L (Asparagaceae, Agavoideae) species. *Feddes Repertorium*, 124, 105–115. <https://doi.org/10.1002/fedr.201300017>
- Solano, E., Terrazas, T., Reyes-Rivera, J. y Serrano-Casas, H. (2017). Anatomía comparativa de raíz, tallo, hoja y base del pedúnculo de *Manfreda* (Asparagaceae: Agavoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 899-911. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.019>
- Tanaka, O., Tamura, Y., Masuda, H., & Mizutani, K. (1996). Application of saponins in foods and cosmetics: Saponins of Mohave yucca and *Sapindus mukurossi*. *Saponins used in Food and Agriculture*, 1-11. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0413-5_1
- Trelease, W. (1902-1911). *The Yuccaceae*. An. Rep. Mo. Bot. Gard. 13.
- Verhoek-Williams, S. (1998). Agavaceae. En K. Kubitz (Ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants: Flowering Plants, Monocotyledons*. (Vol.3, pp.60-70). Springer.
- Voigt, F.S. (1850). *Geschichte des Pflanzenreichs*. 2 Vols. Mauke.