



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
Departamento de Botánica

EVOLUCIÓN DEL HÁBITO DE *TIDESTROMIA* STANDL.
(AMARANTHACEAE).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS
(Sistemática)

Presenta:

ALEJANDRO MEDINA ÁVILA

Directora de tesis: Dra. María Hilda Flores Olvera

MÉXICO, D.F.,

Octubre, 2007



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.

RECONOCIMIENTOS

La Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) se realizó gracias a la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) No. 189040 y la beca complementaria otorgada por la Dirección General de Estudios Profesionales (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradezco a la Dra. María Hilda Flores Olvera la dirección de la tesis.

Agradezco el apoyo académico y sugerencias durante el desarrollo de la tesis al comité tutorial que estuvo conformado por:

Dra. María Hilda Flores Olvera

Dra. Helga Ochoterena Booth

Dra. Teresa Terrazas Salgado

Dr. Thomas Borch

Agradezco la revisión y los comentarios al jurado integrado por:

Dra. Teresa Terrazas Salgado

Dr. Guillermo Pedro Ángeles Álvarez

Dra. María Hilda Flores Olvera

Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz

Dra. Helga Ochoterena Booth

Un reconocimiento especial a la Dra. Teresa Terrazas por facilitar el uso del laboratorio de Anatomía de maderas del Colegio de Posgraduados y al Dr. Pedro Mercado Ruaro por facilitar el uso del laboratorio de Fanerogamia del Instituto de Biología durante la realización del trabajo. Al Dr. Thomas Borsch por la revisión de manuscrito de la tesis y facilitar tallos fijados en campo de *Pedersenia cardenasii* Agradecimientos

A mi madre por el cariño y amor brindados durante mi vida y porque siempre ha sido mi ejemplo a seguir con todas sus palabras de aliento y esfuerzo para la superación académica y personal.

A mi padre que a pesar de los inconvenientes siempre ha estado conmigo y con mis hermanos para que juntos logremos las metas que nos hemos propuesto.

A mis hermanos Angélica, Sergio y Juan Carlos por el cariño y apoyo que he tenido de ellos y espero ser siempre un ejemplo para ellos a seguir y pongan su esfuerzo para que alcances sus metas.

A la UNAM por haberme acogido nuevamente en sus aulas para adquirir mis actuales conocimientos.

A Pedro Mercado Ruaro por su apoyo incondicional tanto en lo académico como en lo personal para desempeñar el trabajo de Tesis.

Al Dr. Fernando Chiang Cabrera por algunas sugerencias hechas durante el trabajo de Tesis.

A Calixto León Gómez por su apoyo académico y motivación en lo personal durante el trabajo de Tesis.

A mis amigos: Gabriel Gutiérrez, Tere Rodríguez, Barbara Estrada, Gabriel Olalde y sus hijos Yadira, Paris e Isaí, Estela Sandoval, Ale Vallejo y su hija, Silvia Sumaya, Patricia Hernández, Pedro Mercado, Fernando Chiang, Luis Pinzon, Don Ray, La Dra. Edna Naranjo, El Dr. Alfredo Pérez, Alberto Reyes, La Dra Cristina Mapes, Irene, etc. Por haberme brindado su amistad durante todo este tiempo, gracias a todos ellos

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	V
ABSTRACT.....	VI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES DEL GÉNERO.....	2
2.1 DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.....	7
2.2 ESTUDIOS ANATÓMICOS PARA AMARANTHACEAE.....	8
3. EL HÁBITO EN PLANTAS.....	11
3.1 CAMÉFITOS.....	14
3.1.1 PASIVO.....	14
3.1.2 ACTIVO.....	14
3.1.3 ALMOHADILLADO.....	14
3.1.4 SUFRUTESCENTE.....	15
3.2 CRIPTÓFITOS.....	15
3.2.1 RIZOMA.....	15
3.2.2 BULBO.....	16
3.2.3 TUBÉRCULO CAULINAR.....	17
3.2.4 TUBÉRCULO RADICAL O RAÍZ TUBEROSA.....	17
3.2.5 RAÍCES NAPIFORMES.....	18
4. OBJETIVOS.....	18
5. MÉTODO.....	19
5.1 ESPECIES ESTUDIADAS.....	19
5.2 TRABAJO DE CAMPO.....	19
5.3 TRABAJO DE HERBARIO.....	21
5.4 TRABAJO DE LABORATORIO.....	21
5.4.1 DETECCIÓN DE CONTENIDOS CELULARES.....	21
5.4.2 PROCESAMIENTO HISTOLÓGICO.....	21
5.4.2.1 CORTES ANATÓMICOS.....	21
5.4.2.2 CORTES EN MICRÓTOMO DE DESLIZAMIENTO.....	21
5.4.2.3 CORTES EN MICRÓTOMO DE ROTACIÓN.....	22
5.4.2.4 TINCIÓN Y MONTAJE.....	22
5.4.2.5 DISOCIADOS.....	23
5.5 DESCRIPCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS.....	23
5.6 EVALUACIÓN DE CARACTERES CUANTITATIVOS.....	23
5.7 ANÁLISIS CLADÍSTICOS.....	24
6. RESULTADOS.....	25
6.1 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL TALLO AÉREO DE <i>TIDESTROMIA</i>	25
6.1.1 TEJIDO DÉRMICO.....	25
6.1.2 TEJIDO FUNDAMENTAL.....	26
6.1.3 TEJIDO VASCULAR.....	26

6.2 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL TALLO AÉREO DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> , <i>IRÉSINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	32
6.2.1 TEJIDO DÉRMICO	32
6.2.2 TEJIDO FUNDAMENTAL.....	32
6.2.3 TEJIDO VASCULAR.....	32
6.3 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL RIZOMA DE <i>TIDESTROMIA</i>	36
6.3.1 PERIDERMIS	36
6.3.2 TEJIDO FUNDAMENTAL.....	36
6.3.3 TEJIDO VASCULAR.....	36
6.4 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL RIZOMA DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i>	38
6.4.1 PERIDERMIS.....	38
6.4.2 TEJIDO FUNDAMENTAL.....	38
6.4.3 TEJIDO VASCULAR.....	38
6.5 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LA RAÍZ DE <i>TIDESTROMIA</i>	40
6.5.1 PERIDERMIS.....	40
6.5.2 TEJIDO FUNDAMENTAL.....	40
6.5.3 TEJIDO VASCULAR.....	40
6.6 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LA RAÍZ DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> , <i>IRÉSINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	45
6.6.1 PERIDERMIS.....	45
6.6.2 TEJIDO FUNDAMENTAL.....	45
6.6.3 TEJIDO VASCULAR.....	45
6.7 ANÁLISIS DE CARACTERES CUANTITATIVOS.....	47
6.8 EL HÁBITO EN <i>TIDESTROMIA</i> Y OTROS TAXA RELACIONADOS	50
6.8.1 TERÓFITO.....	50
6.8.2 CRIPTÓFITO CON RIZOMA	50
6.8.3 CAMÉFITO SUFRUTESCENTE	56
6.8.4 NANOFANERÓFITO.....	58
6.9 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....	60
7. DISCUSIÓN.....	63
7.1 TAXONOMÍA	63
7.2 ANATOMÍA Y FUNCIÓN.....	64
7.3 ANATOMÍA Y AMBIENTE.....	66
7.4 CRECIMIENTO SECUNDARIO.....	67
7.5 ANÁLISIS CLADÍSTICOS Y OPTIMIZACIÓN DE CARACTERES ANATÓMICOS	68
8. CONCLUSIONES.....	70
9. LITERATURA CONSULTADA.....	71

ÍNDICE DE FIGURAS

FIG. 1. CLADOGRAMA DE <i>TIDESTROMIA</i> BASADO EN MORFOLOGÍA.....	4
FIG. 2. PARTE DEL CLADOGRAMA MOLECULAR DE LA SUBFAMILIA GOMPHRENOIDEAE	6
FIG. 3. CORTE TRANSVERSAL DE TALLO AÉREO DE <i>TIDESTROMIA</i>	30
FIG. 4. CORTE TRANSVERSAL Y LONGITUDINAL DE TALLO AÉREO DE <i>TIDESTROMIA</i>	31
FIG. 5. CORTE TRANSVERSAL DE TALLO AÉREO DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> , <i>IREGINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	34
FIG. 6. CORTE TRANSVERSAL Y LONGITUDINAL DEL TEJIDO VASCULAR DE TALLO AÉREO DE <i>ALTERNANTHERA</i> <i>CARACASANA</i> , <i>IREGINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	35
FIG. 7. CORTE TRANSVERSAL DE RIZOMA DE <i>TIDESTROMIA VALDESIANA</i>	37
FIG. 8. CORTE TRANSVERSAL DE RIZOMA DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i>	39
FIG. 9. CORTE TRANSVERSAL DE RAÍZ DE <i>TIDESTROMIA</i>	43
FIG. 10. CORTES TRANSVERSAL Y LONGITUDINAL DEL TEJIDO VASCULAR DE RAÍZ DE <i>TIDESTROMIA</i>	44
FIG. 11. CORTE TRANSVERSAL DE RAÍZ DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> E <i>IREGINE DIFFUSA</i>	46
FIG. 12. COMPARACIÓN DE LA DIMENSIÓN DE OCHO VARIABLES DEL TALLO AÉREO	48
FIG. 13. COMPARACIÓN DE LA DIMENSIÓN DE OCHO VARIABLES DE LA RAÍZ	49
FIG. 14. HÁBITO TEROFITO Y CRIPTÓFITO CON RIZOMA DE <i>TIDESTROMIA</i>	55
FIG. 15. HÁBITO CAMÉFITO SUFRUTESCENTE DE <i>TIDESTROMIA</i>	58
FIG. 16. HÁBITO DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> , <i>IREGINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	59
FIG. 17. CLADOGRAMA DE <i>TIDESTROMIA</i> BASADO EN MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA	63
FIG. 18. EVOLUCIÓN DEL HÁBITO DE <i>TIDESTROMIA</i> BAJO EL CRITERIO ACCTAN SOBRE LA FILOGENIA MOLECULAR DE GOMPHRENOIDEAE	64
FIG. 18. EVOLUCIÓN DEL HÁBITO DE <i>TIDESTROMIA</i> BAJO EL CRITERIO DELTRAN SOBRE LA FILOGENIA MOLECULAR DE GOMPHRENOIDEAE.....	65

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1. DATOS DE RECOLECTA DE LOS TAXA INCLUIDOS EN EL ESTUDIO	20
CUADRO 2. DIMENSIÓN DE LOS ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS DEL TALLO AÉREO DE <i>TIDESTROMIA</i>	29
CUADRO 3. ÁREA DEL XILEMA Y TEJIDO FUNDAMENTAL DEL TALLO AÉREO DE <i>TIDESTROMIA</i>	29
CUADRO 4. DIMENSIÓN DE LOS ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS DEL TALLO AÉREO DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> , <i>IREFINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	34
CUADRO 5. ÁREA DEL XILEMA Y PARÉNQUIMA DEL TALLO AÉREO DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> , <i>IREFINE DIFFUSA</i> Y <i>PEDERSENIA CARDENASII</i>	34
CUADRO 6. DIMENSIÓN DE ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS DEL RIZOMA DE <i>TIDESTROMIA RHIZOMATOSA</i> Y <i>T. VALDESIANA</i>	37
CUADRO 7. ÁREA DEL XILEMA Y TEJIDO FUNDAMENTAL DEL RIZOMA DE <i>TIDESTROMIA RHIZOMATOSA</i> Y <i>T. VALDESIANA</i>	37
CUADRO 8. DIMENSIÓN DE LOS ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS DEL RIZOMA DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i>	39
CUADRO 9. ÁREA DEL XILEMA Y PÁRENQUIMA DEL RIZOMA DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i>	39
CUADRO 10. DIMENSIÓN DE LOS ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS DE LA RAÍZ DE <i>TIDESTROMIA</i>	42
CUADRO 11. ÁREA DEL XILEMA Y TEJIDO FUNDAMENTAL DE LA RAÍZ DE <i>TIDESTROMIA</i>	42
CUADRO 12. DIMENSIÓN DE LOS ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS DE LA RAÍZ DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> E <i>IREFINE DIFFUSA</i>	46
CUADRO 13. ÁREA DE XILEMA Y PARÉNQUIMA EN LA RAÍZ DE <i>ALTERNANTHERA CARACASANA</i> E <i>IREFINE DIFFUSA</i>	46
CUADRO 14. VALORES DE F Y PROBABILIDAD DE F (P) DE LAS DIMENSIONES DEL XILEMA DE LOS TAXA ESTUDIADOS	47
CUADRO 15. CARACTERES ANATÓMICOS CUALITATIVOS DEL TALLO AÉREO DE LOS TAXA ESTUDIADOS	51
CUADRO 16. CARACTERES CUALITATIVOS ANATÓMICOS DEL RIZOMA DE TRES ESPECIES	53
CUADRO 17. CARACTERES CUALITATIVOS ANATÓMICOS DE LA RAÍZ DE LOS TAXA ESTUDIADOS	54

RESUMEN

Con el fin de conocer la anatomía del tallo aéreo y los órganos subterráneos y entender la evolución del hábito en *Tidestromia*, se realizó un estudio morfoanatómico de sus ocho taxa reconocidos. La anatomía fue fundamental para reconocer tres tipos de hábito: terófito en *T. carnosa* y *T. tenella*, caméfito sufrutescente en *T. lanuginosa* y *T. suffruticosa* y criptófito con rizoma en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*. Se sugieren algunos caracteres anatómicos con importancia funcional. La adición de 15 caracteres anatómicos (en lugar de la codificación del hábito) a la matriz morfológica previamente analizada, corrobora la monofilia del género y resulta en nueva evidencia que mejora la resolución del cladograma. Todas las sinapomorfías dentro del género corresponden a caracteres anatómicos, excepto por la textura de la hoja y el tallo sin parte de los involucros fructíferos. *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* se recupera como hermana de *T. suffruticosa* con sus dos variedades. *Tidestromia carnosa* y *T. tenella* se recuperan como hermanas, así como *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* y estas forman una politomía con *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*. La optimización caracteres anatómicos sobre un cladograma molecular, sugiere que la presencia de 3 a 6 estratos en el felema de la raíz y el floema continuo en tallo aéreo son sinapomorfías del género. Los caracteres anatómicos y los resultados del análisis cladístico cuestionan el reconocimiento de taxa a nivel de subespecies dentro de *T. lanuginosa* sugiriendo que podría tratarse de especies diferentes. También cuestionan la identidad de la población de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* proveniente de Ojinaga. La información filogenética potencial de los caracteres morfoanatómicos invita a continuar con la investigación de esta fuente de evidencia en Amaranthaceae y a realizar análisis cladísticos combinados.

ABSTRACT

A morphoanatomical study was conducted in order to describe aerial stems and subterranean organs of *Tidestromia* and to understand the habit evolution within the genus, including its eight recognized taxa. The anatomical study was fundamental to recognize three habit types: therophyte in *T. carnososa* and *T. tenella*, chamaephyte sufrutescent in *T. lanuginosa* and *T. suffruticosa* and criptophyte with rhizome in *T. rhizomatosa* and *T. valdesiana*. Some anatomical characters are suggested to have functional value. The addition of 15 anatomical characters (instead of habit) to the morphological matrix previously analyzed corroborates the monophy of the genus and results in more resolution of the cladogram. All the synapomorphyes within the genus correspond to anatomical characters except of the leaf texture and the lack of stem forming part of the floral involucres. *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* is recovered as sister to *T. suffruticosa* with its two varieties. *Tidestromia carnososa* and *T. tenella* are sister as well as *T. rhizomatosa* and *T. valdesiana* and the four form a polytomy with *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*. The optimization of anatomical characters onto a molecular cladogram suggests that the presence of 3 to 6 layers of root pith and the aerial stem continuous phloem are synapomorphyes of the genus. The anatomical characters and the results of the cladistic analysis question the recognition of taxa at subspecies level within *T. lanuginosa* suggesting that they could rather be different species. They also question the identity of the Ojinaga population of *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. The phylogenetically potentially informative information of anatomical characters invites to continue doing research in this lines within Amaranthaceae and to conduct combined phylogenetic analyzes.

1. INTRODUCCIÓN

Amaranthaceae, incluida en el orden Caryophyllales, tiene cerca de 70 géneros y aproximadamente 900 especies de distribución cosmopolita; aunque crecen en regiones tropicales, también suelen desarrollarse en climas templados (Borsch, 2001). Esta familia consiste principalmente de plantas herbáceas anuales o perennes, arbustos, árboles, trepadoras y rara vez acuáticas. La familia se caracteriza por tener inflorescencias cimosas complejas o cimas reducidas a una flor sustentada por una bráctea, dos bractéolas y tépalos escariosos. En la clasificación propuesta por Townsend (1993) se reconocen dos subfamilias, Amaranthoideae, con anteras tetraloculares, y Gomphrenoideae, con anteras biloculares. En esta última, se ubica el género *Tidestromia*, compuesto por seis especies, dos subespecies y dos variedades, y se distingue por tener tricomas ramificados e inflorescencia de tipo dicasio rodeada por dos brácteas (Sánchez-del Pino, 2001). El género se distribuye desde el centro de Estados Unidos hasta las Antillas; la mayor diversidad se encuentra en las regiones áridas del norte de México: cuatro de sus taxa son endémicos del Desierto Chihuahuense, con la mayor riqueza principalmente en el estado de Coahuila. La mayoría de los taxa reconocidos de este género se encuentran distribuidos en matorral xerófilo, creciendo principalmente sobre suelos salinos, calizos y yesosos, además de que algunos se desarrollan sobre estratos, arenas y arcillas.

Tidestromia cuenta con tratamientos sistemáticos recientes como el de Sánchez-del Pino (2001) quién realizó una revisión taxonómica y posteriormente, Sánchez-del Pino y Flores Olvera (2006) realizaron un análisis cladístico basado en caracteres morfológicos y palinológicos. Estas últimas autoras concluyeron que el género es monofilético, pero las relaciones entre los taxa no quedaron del todo resueltas. Para el hábito, dos estados de carácter fueron definidos (anual y perenne) según el aspecto de los tallos y raíces; el anual se caracterizó por tener órganos herbáceos y el perenne por los órganos leñosos. De esta manera, este trabajo se propone estudiar la morfología del tallo aéreo y los órganos subterráneos de *Tidestromia* incluyendo la anatomía para detectar posibles caracteres de importancia filogenética, permitiendo en última instancia, sugerir una hipótesis de la evolución del hábito en el género.

2 ANTECEDENTES DEL GÉNERO

En la revisión de *Tidestromia*, Sánchez-del Pino (2001) reporta que la primera especie del género fue descrita por Nuttall en 1820 dentro del género *Achyranthes* (*A. lanuginosa* Nutt.). Después la especie fue transferida al género *Alternanthera* por Moquín Tandon en 1849. En 1859, Torrey describió a *Alternanthera suffruticosa* Torr. y menciona que las flores están cubiertas por las ramas que le dan origen, por lo que el fruto también queda parcial o totalmente cubierto por las ramas. Watson, en 1880, describió el género *Cladothrix*, en el que incluyó a *Alternanthera lanuginosa* (Nutt.) Moq. y a *A. suffruticosa*. Posteriormente describió dos nuevos taxa: *Cladothrix oblongifolia* S. Watson y *Cladothrix cryptantha* S. Watson. En 1916, Standley propone el nombre *Tidestromia* para el género debido a que *Cladothrix* ya había sido utilizado por Conh (1875) dentro de Schyzomicetes. Standley aceptó a *T. lanuginosa* (Nutt.) Standl., *T. oblongifolia* (S. Watson) Standl. y *T. suffruticosa* (Torr.) Standl. como especies y reconoce el género por la presencia de flores aglomeradas y las hojas que cubren a las inflorescencias formando un involucre. Steyermark en 1932 describió dos variedades de *Cladothrix lanuginosa* (Nutt.) Nutt. ex S. Watson (*carnosa* y *lanuginosa*) pese a que el nombre de *Tidestromia* ya había sido aceptado. Este último autor distingue a las variedades por la pubescencia y succulencia de las hojas, tamaño y la pubescencia de las hojas involucrales y caulinares. En 1939, Johnston describió tres nuevas especies para el género (*T. gemmata*, *T. rhizomatosa* y *T. tenella*), reconoció *T. lanuginosa* var. *carnosa* como especie y sugirió dos variedades de *T. suffruticosa* (*coahuilana* y *suffruticosa*) diferenciándolas por el hábito, la pubescencia de los tallos, hojas y tépalos, la presencia de pecíolo en las hojas involucrales y la textura de los tallos (Sánchez-del Pino, 2001). Wiggins en 1950 describió dos nuevas subespecies para *T. oblongifolia* (Watson) Standl. (*cryptanta* y *oblongifolia*), que diferenció por la forma y tamaño de las hojas y la profundidad de los involucros. En su revisión taxonómica Sánchez-del Pino (2001) utilizó fuentes de evidencia morfológicas y palinológicas, reconociendo a *T. carnosa*, *T. lanuginosa*, *T. rhizomatosa*, *T. suffruticosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana*. Sánchez-del Pino y Flores Olvera (2002) describen *T. valdesiana* como una nueva especie por la presencia de tépalos lanceolados y dos hojas que cubren las inflorescencias y a *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* por presentar microespinas sobre el tectum de los granos de polen. También

proponen una nueva combinación para *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* basada en rasgos de las hojas e internodos de las ramas secundarias que sostienen a los involucros de los frutos.

Sánchez-del Pino y Flores Olvera (2006) realizaron un estudio filogenético para el cual incluyeron 18 terminales, ocho de *Tidestromia*: *T. carnosa* (Steud.) I.M. Johnst., *T. lanuginosa* (Nutt.) Standl. (con dos subespecies *lanuginosa* y *eliassoniana*), *T. rhizomatosa* I.M. Johnst., *T. suffruticosa* (Torr.) Standl. (con dos variedades *oblongifolia* y *suffruticosa*), *T. tenella* I.M. Johnst. y *T. valdesiana* Sánchez-del Pino y Flores Olvera. Además, incluyeron 10 especies como grupo externo: *Alternanthera laguroides* Standl., *A. sessilis* (L.) D.C., *A. pycnantha* Standl., *A. tenella* Colla, *Froelichia interrupta* (L.) Moq., *Gossypianthus lanuginosus* (Poir.) Moq., *Guilleminea densa* (Willd.) Moq., *Iresine alternifolia* S. Watson, *I. arbuscula* Uline & W. L. Bray, e *I. diffusa* Humb. & Bonpl. ex Willd. El análisis filogenético incluyó 19 caracteres morfológicos: hábito, sexo de los individuos, presencia y tipo de tricomas en los tépalos, filotaxia, textura de brácteas y nomófilas, presencia de involucro, estructuras que forman los involucros durante la fructificación, tipo de inflorescencia, apariencia de los tepálos, forma del ápice de los tépalos, tamaño de los estambres, presencia de apéndices interestaminales, apariencia de los estigmas, posición de papilas en el estigma, tipo de polen, número de poros del polen, forma del tectum del polen y forma del mesoporia del polen. Los resultados obtenidos por las autoras sugieren la monofilia de *Tidestromia* apoyada por tres sinapomorfías: filotaxia alterna (5-0), inflorescencias de tipo dicasio (9-0), mesoporia abovedados estrechamente (19-1) (Fig. 1).

Tidestromia valdesiana fue la primera especie en divergir y constituye el grupo hermano de los otros siete taxa (*T. carnosa*, *T. tenella* y *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* y subsp. *lanuginosa*, *T. rhizomatosa*, *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y var. *suffruticosa*) (Fig. 1). Estos taxa forman un grupo monofilético apoyado por la presencia de involucros endurecidos, connatos y subyacentes a las ramas de los glomérulos axilares. Dentro de este clado *T. carnosa*, *T. lanuginosa* (subespecies *eliassoniana* y *lanuginosa*) y *T. tenella* forman un subclado apoyado por el hábito anual y *T. carnosa* y *T. tenella* forman un subclado apoyado por las copas del involucro connatos a las bases de las hojas involucrales y algunas veces adnadas a las hojas verdaderas pero nunca con los tallos (Fig. 1). La relación del subclado apoyado por el hábito anual con *T. rhizomatosa* y las dos

variedades de *T. suffruticosa* considerados como perennes no quedó resuelta. Dentro del subclado apoyado por hábito anual, las dos subespecies de *T. lanuginosa* forman una politomía con el subclado constituido por *T. carnosa* y *T. tenella* (Fig. 1). Sánchez-del Pino y Flores Olvera (2006) utilizaron el hábito como un carácter para el cual distinguieron dos estados por el aspecto de los tallos y las raíces. Las anuales por tener tallos y raíces herbáceos, mientras que las perennes presentan tallos sufrutescentes, sufruticosos o rizomatosos.

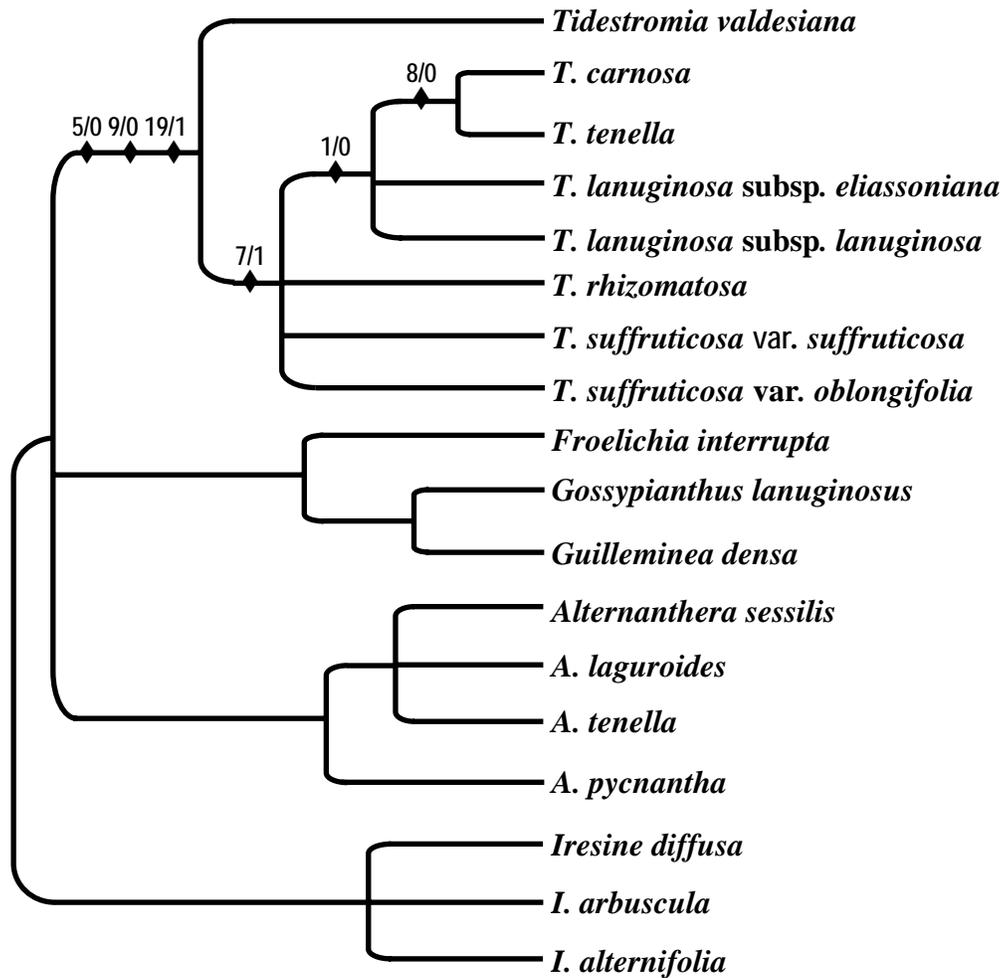


Fig. 1 Cladograma de *Tidestromia* basado en morfología (Sánchez-del Pino y Flores Olvera, 2006). 5/0= filotaxia alterna, 9/0= inflorescencia de tipo dicasio, 19/1= mesoporia con bóveda estrecha, 7/1= presencia de involucro, 1/0= hábito anual, 8/0= copas del involucro sin las bases de las hojas adnatas al tallo.

Sánchez Del-Pino *et al.* (enviado) realizó un estudio filogenético de la subfamilia Gomphrenoideae incluyendo un muestro amplio en el que incluye a los ocho taxa de *Tidestromia*. Este estudio apoya la monofilia de *Tidestromia* que es el hermano del clado que contiene a *Pederseniania* y *Alternanthera*. Dentro de *Tidestromia* divergen dos clados, uno que contiene a *T. valdesiana* y a *T. tenella* y el otro contiene a los restantes seis taxa del género. Dentro de este último clado diverge *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y es hermana de un clado que contiene a *T. carnosa*, las dos subespecies de *T. lanuginosa*. *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* y *T. rhizomatosa*. En este último clado *T. lanuginos* subsp. *eliassoniana* es hermana de un clado constituido por dos subclados: uno que contiene a *T. carnosa* y *T. lanuginos* subsp. *lanuginosa* y el otro a *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* y *T. rhizomatosa* (Fig 2).

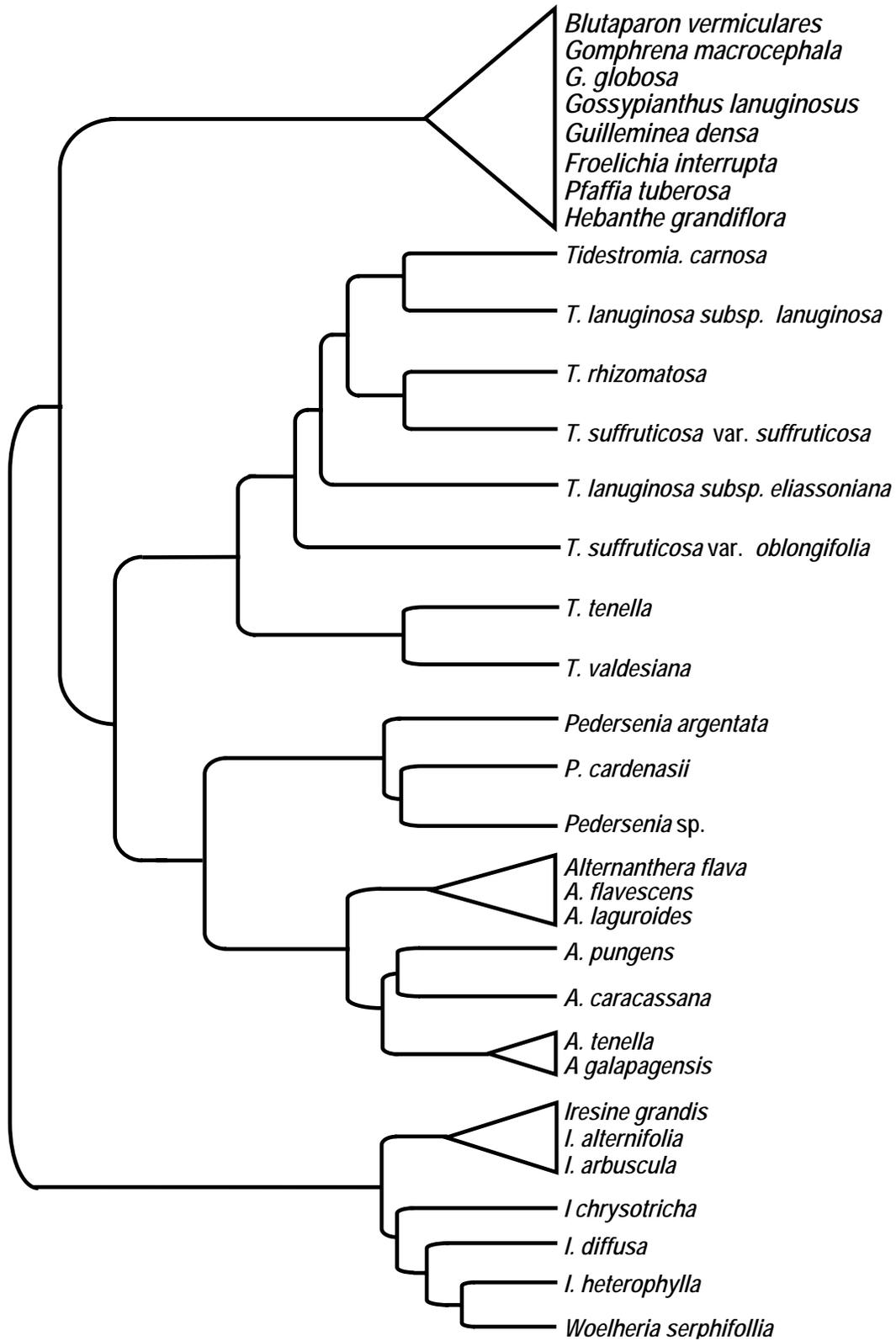


Fig. 2. Parte del árbol de consenso estricto de Gomphrenoideae basado en el análisis combinado de *tnrL-F* y *rp116* tomado de Sánchez Del-Pino *et al.* (enviado).

2.1. DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

Sánchez-del Pino (2001) reporta que *Tidestromia* se distribuye desde el centro de Estados Unidos hasta las Antillas y la mayor diversidad de los taxa se localiza en las regiones áridas de Norteamérica, principalmente en Coahuila, México. Cuatro de las especies son endémicas del Desierto Chihuahuense (*T. carnosa*, *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana*), varias especies conviven simpátricamente como *T. valdesiana* con *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* con *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*; otros como *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* y *T. suffruticosa* subsp. *oblongifolia* tienen una distribución más amplia desde los Estados Unidos en California, Utah y Arizona hasta México, en Baja California y Sonora. *Tidestromia carnosa* se distribuye en Estados Unidos en Texas; en México en Chihuahua sobre planicies rocosas y de grava, suelos salinos, arenosos, con caliza y yesosos en matorral xerófilo (Sanchez del-Pino, 2001). *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* se distribuye en Estados Unidos en Arizona, Colorado, Illinois, Kansas, Louisiana, Missouri, New Mexico, Oklahoma, Texas y Utah; en México en Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas, y en las Antillas en República Dominicana. Esta subespecie crece en suelos arenosos, arcillosos, salinos, calizos, calcáreos, de aluvión, yesosos, litosol, forestal rojizo, granito, en matorral xerófilo, dunas costeras y ruderal y pastizal halófito, bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas, compartiendo hábitat con algunas especies de varias familias (Sanchez del-Pino, 2001). *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassoniana* se distribuye en Estados Unidos en California, Utah, Arizona, New Mexico; en México en Baja California, Sinaloa, Sonora y Chihuahua. Crece sobre suelos ígneos, en matorral xerófilo, bosque espinoso, vegetación arvense y ruderal, bosque tropical caducifolio, matorral costero, compartiendo hábitat con algunas especies de varias familias (Sanchez del-Pino, 2001). *Tidestromia rhizomatosa* se distribuye en México en el estado de Coahuila, en matorral xerófilo, pastizal gipsófilo sobre suelos salinos y yesosos. *Tidestromia suffruticosa* var. *suffruticosa* se distribuye en Estados Unidos en Arizona, Nuevo México y Texas, en México en Chihuahua, Coahuila y Durango, en suelos de tipo rugosol, litosol, calizos con grava, yesosos, limosos, rocosos y aluvión de grava fina, en matorral xerófilo, matorral espinoso, matorrales desérticos rosetófilo, inerme y macrófilo. *Tidestromia suffruticosa* var. *oblongifolia* se distribuye en Estados Unidos en

California, Nevada, Utah, Arizona y Texas; en México, en Baja California y Sonora, crece sobre suelos basálticos, entisoles, arcillas con grava, márgenes yesosos y travertinosos, en matorral xerófilo. *Tidestromia tenella* se distribuye en México en Coahuila en matorral xerófilo sobre suelos salinos, yesosos, arcillosos-rojizos asociada a especies de matorral xerófilo. Por último, *T. valdesiana* se encuentra distribuida en México en Coahuila, en matorral xerófilo sobre suelos calizos y rocosos (Sanchez del-Pino, 2001).

2.2. ESTUDIOS ANATÓMICOS DE AMARANTHACEAE

Joshi (1937) comparó la estructura del tejido vascular del tallo y la raíz de *Alternanthera sessilis* (L.) D.C., *Pupalia lappacea* (L.) Juss. y varias especies de *Amaranthus* y *Achyranthes* (Amaranthaceae) y algunas especies de *Atriplex*, *Chenopodium* y *Suaeda* (Chenopodiaceae). El autor plantea como condición primitiva el crecimiento secundario con cámbiumes vasculares sucesivos (criterio basado en las teorías de recapitulación y conservación de órganos, a falta de evidencia fósil) basado en el grado de lignificación que alcanza el tejido vascular. De esta manera, el autor refiere como tejido conjuntivo a las regiones radiales y tangenciales que rodean a los elementos de conducción, el cual en *Achyranthes aspera* L. está más lignificado que en *Amaranthus*, *Alternanthera sessilis* y *Pupalia lappacea*. Así mismo, en las especies de Chenopodiaceae, el tejido conjuntivo está más lignificado que en las especies de Amaranthaceae. Concluyó que *Achyranthes aspera* tiene el tejido vascular más derivado de Amaranthaceae y que en las especies de Chenopodiaceae es más evolucionado que en las Amaranthaceae.

Metcalfe y Chalk (1950) recabaron las descripciones de anatomía de la hoja, el tallo y la raíz de varias especies de Amaranthaceae hechas por otros autores. Destacaron que el crecimiento secundario (atípico) en el tallo, lo constituyen haces vasculares colaterales distribuidos en arcos o anillos sucesivos en los que es difícil distinguir los elementos de conducción de las células del tejido parenquimatoso que los rodea. Observan este tipo de crecimiento en especies de *Achyranthes* L., *Acnida* L., *Aerva*, *Alternanthera* Forssk., *Amaranthus* L., *Bosea* L., *Celosia* L., *Chamissoa* Kunth., *Gomphrena* L. e *Iresine* P. Browne. Resumieron la estructura anatómica del tejido dérmico, fundamental (formado por colénquima y parénquima) y vascular (formado por vasos, fibras, y

parénquima). Reportan la acumulación de cristales en forma de arena o drusas en algunas células del tejido conjuntivo.

Balfour (1965) afirmó que el crecimiento secundario en las familias Amaranthaceae, Chenopodiaceae y Nyctaginaceae es producto de un sólo cámbium vascular que funciona de manera atípica a diferentes tiempos formando tejido vascular con floema de tipo foraminado (floema incluido). Con el estudio de *Chenopodium murale* L., *Bougainvillea spectabilis* Willd. e *Iresine* sp., generaliza que la acumulación del tejido vascular en las tres familias es por la misma variante del cámbium vascular, en donde los elementos de xilema y floema no se forman simultáneamente; primero se producen los elementos traqueales y después se producen los elementos de floema, dentro de la zona meristemática adyacente al xilema recién formado.

Recientemente, Rajput y Rao (1999) encontraron que el crecimiento secundario en *Pupalia lappacea* (Amaranthaceae) se construye por una variante del cámbium vascular constituida por varios cámbiums vasculares sucesivos, cada anillo cambial constituido por dos segmentos, el fascicular produce xilema: traqueidas, elementos de vaso, fibras (nucleadas en vista longitudinal) y parénquima axial en dirección centrípeta y en dirección centrífuga floema: células del miembro del tubo criboso, células acompañantes y células de parénquima. El segmento interfascicular produce fibras de manera centrípeta y células de parénquima de manera centrífuga. Menciona que cada cámbium vascular, después de un tiempo cesa su actividad para diferenciarse en elementos de xilema y floema y al mismo tiempo un nuevo cámbium vascular inicia su desarrollo a partir del tercer o cuarto estrato de células de parénquima axial del floema recién formado.

Rajput y Rao (2000) reportaron que el tejido vascular secundario en *Achyranthes aspera* L., y varias especies del género *Alternanthera* se produce por la misma variante del cámbium vascular observada en *Pupalia lappacea*, en donde la estructura y función de los cámbiums vasculares, así como el producto final de éstos son similares. Además, los autores resaltan que durante la acumulación del tejido vascular no se producen radios.

Costea y DeMason (2001) estudiaron la anatomía del tallo de 24 especies de las 70 reportadas para el género *Amaranthus* (Amaranthaceae). Estos autores estudiaron la anatomía del tallo aéreo para resolver los problemas taxonómicos del género. Evaluaron la forma, tamaño y tipo

de células epidérmicas (incluyendo estomas y tricomas), la variación de la filotaxia (durante la ontogenia) incluyendo las trazas vasculares de ramas y hojas y observaron dos tipos de haces vasculares primarios los que constituyen el anillo interno y dan origen a las trazas vasculares de hojas y ramas internas, y los que constituyen el anillo externo y dan origen a las trazas vasculares de las ramas externas. Señalaron que la acumulación del tejido vascular es por la variante del cámbium vascular de tipo foraminado o floema incluido (observado en la raíz y región basal del tallo). Concluyeron que los tricomas permiten diferenciar a *Amaranthus hybridus* L. de *A. powellii* S. Watson, y que la filotaxia de tejido vascular primario y el crecimiento secundario apoyan una nueva clasificación infragenérica.

Rajput (2001) estudiaron la estructura anatómica del tallo de *Celosia argentea* L. y *Aerva sanguinolenta* (L.) Blume, y encontró que el tejido vascular se desarrolla por una variante del cámbium vascular formada por varios cámbiums vasculares sucesivos, de manera que la estructura, función y producto final de los cámbiums vasculares es similar al reportado en sus trabajos anteriores. Sin embargo, destaca que en *Celosia argentea*, los radios se desarrollan a principios del periodo de floración, mientras que en *Aerva sanguinolenta* no hay formación de radios.

Rajput (2002) comparó la anatomía del tallo de 17 especies de nueve géneros de la familia Amaranthaceae. Señaló que todas las especies incluidas en el estudio son anuales, ramifican de manera abundante y alcanzan hasta 1.5 m de altura, en el tallo se desarrollan de tres a cinco cámbiums vasculares sucesivos que forman los mismos elementos celulares que reportaron en publicaciones previas. El floema y xilema secundario que producen son limitados y desarrollan grandes cantidades de tejido parenquimatoso. Además, explicó que los cámbiums vasculares están formados por células fusiformes iniciales y sólo en *Amaranthus*, *Celosia* y *Digera arvensis* Forssk. las células fusiformes iniciales experimentan numerosas divisiones que originan radiales fusiformes cortas que forman radios. Enfatizó que estos cámbiums vasculares tienen actividad limitada, que después de un tiempo cesa para diferenciarse en xilema y floema.

Carlquist (2003) describió la estructura anatómica del tallo de siete especies de Amaranthaceae (*Amaranthus caudatus* L., *Arthroerua leubnitziae* Schinz, *Bosea yervamora* L., *Celosia floribunda* A. Gray, *Charpentiera densiflora* Sohmer, *C. elliptica* A. Heller y *Nototrichium*

sandwicense Hillebr.). Señaló que en estas especies el cámbium vascular (con cámbiumes vasculares sucesivos), además de producir los elementos de xilema y floema, también podría estar relacionado con la formación de los radios. En el estudio, además, incluye las diferencias de los anillos del tejido vascular, como el número de vasos por grupo, la densidad y dimensión de los vasos, parénquima axial, radios vasculares y contenidos celulares (cristales en forma de arenas y drusas). Destaca que *A. caudatus* tiene los vasos de menor diámetro y *C. floribunda* los de mayor diámetro, así como la mayor densidad de vasos, *C. elliptica* presenta considerable variación en los radios y *A. leubnitziae* presenta los elementos de vaso de menor longitud y tiene drusas de gran tamaño en los radios.

Una característica anatómica comúnmente reportada para algunos miembros de la familia es el desarrollo del tejido vascular en el tallo construido por anillos concéntricos de haces vasculares. El género *Tidestromia* no ha sido estudiado por estos u otros autores en los trabajos anatómicos, por lo que actualmente no se cuenta con estudios anatómicos del tallo y la raíz, ni del tipo de contenidos celulares que pudiesen tener las especies del género para ser considerados en interpretaciones que conlleven otros enfoques con fines de clasificación, ecológicos o evolutivos.

3. EL HÁBITO EN PLANTAS

En general el hábito en las plantas refiere a la apariencia o aspecto que tienen sus órganos o estructuras como respuesta a determinados patrones y condiciones de crecimiento (Judd *et al.*, 1999). La presencia de estos patrones y su fenología están influenciadas directa o indirectamente por factores ambientales, principalmente climáticos, como el fotoperíodo, la temperatura, la humedad y la precipitación pluvial (Joshi y Janarthanam, 2004). Las características fisiográficas del suelo también juegan un papel importante en la adaptación de las plantas de acuerdo a los patrones fenológicos de los distintos tipos de hábitat (Phillips, 1937). En general se distinguen dos tipos de hábito, el perenne y el anual. El perenne incluye plantas que viven por un tiempo de vida largo, generalmente varios años, florecen y fructifican en repetidas ocasiones, tienen crecimiento leñoso en todo el organismo o una parte de él; en este tipo se incluye a los árboles, los arbustos, algunas trepadoras (lianas) y algunas plantas que tienen órganos subterráneos perdurables tales como los

rizomas, tubérculos caulinares, tubérculos radicales, bulbos o raíces napiformes. En estas plantas que tienen órganos subterráneos, las partes aéreas son caducas. El hábito anual que se caracteriza porque todos los órganos vegetativos y reproductivos, sobreviven durante un tiempo de vida corto (Strasburger *et al.*, 1994; Judd *et al.*, 1999).

Las plantas muestran distintos patrones de crecimiento en el tiempo y el espacio. A las formas de crecimiento vitales como respuesta a factores ambientales de las plantas se les denomina colectivamente formas vitales. Raunkiaer (1934) propuso un sistema de clasificación de las formas vitales basado en dos criterios funcionales, la posición y el grado de protección de los brotes o yemas de regeneración para su protección durante las estaciones de temperaturas congelantes más desfavorables, para que, al volver las condiciones ambientales favorables, estas yemas produzcan la nueva ramificación o el nuevo cuerpo vegetal superficial (Guillison y Carpenter, 1994; Batalha y Martins, 2004). La clasificación de las formas vitales consiste de cinco tipos principales de acuerdo con el incremento en la protección de los brotes.

Fanerófitos: son los árboles que tienen un tronco principal que ramifican por arriba de 50 cm. Los arbustos que son más cortos y por lo general ramifican aproximadamente a 50 cm, pero puede ser un poco menor, ambos tipos se caracterizan porque los brotes o yemas sobreviven al mismo nivel que ramifican, por lo que están expuestos a condiciones climáticas adversas, tales como el viento y el frío, con algunas diferencias por el grado de protección de los brotes (cubiertos o descubiertos) determinado por factores como la humedad del ambiente. Las lianas se distinguen porque además de poseer un hábito trepador su estructura morfológica es leñosa y muy resistente contra daños mecánicos como fracturas o agentes físicos como el viento. **Caméfitos:** Entre los árboles y las herbáceas se distingue un tipo intermedio, las plantas sufrutescentes reconocidas por tener la región basal del tallo leñosa, son los arbustos por debajo de un metro, se distinguen por poseer las yemas cerca del suelo, no excediendo los 25 cm de altura, algunas veces expuestas, pero la mayoría de las veces cubiertas durante las condiciones climáticas más severas, generalmente mejor protegidas que en los fanerófitos. **Hemicriptófito:** son las plantas que se caracterizan por poseer brotes o tejidos meristemáticos a nivel del suelo, protegidos por pequeñas hojas durante estaciones desfavorables, los órganos aéreos son caducos y las partes perennes

pueden ser cortas o largas; se extienden lateralmente y se conocen como estolones. Este tipo de forma vital esta presente en la fresa, numerosas gramíneas, el botón de oro (*Ranunculus repens* L.) o el diente de león (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.). **Criptófitos o geófitos:** son las plantas con órganos subterráneos perdurables que desarrollan tejidos para almacenar sustancias de reserva para sobrellevar períodos prolongados de vida en condiciones desfavorables tales como los rizomas, los tubérculos caulinares como la papa (*Solanum tuberosum* L.), los tubérculos radicales como los de *Ipomoea batatas* (L.) Lam., los bulbos como la cebolla (*Allium cepa* L.) y las raíces napiformes como en la zanahoria (*Daucus carota* L.). Los órganos subterráneos de estas plantas protegen los nuevos brotes o yemas bajo suelo durante las condiciones de clima extremo, mientras las partes aéreas son caducas. **Terófitos:** son las especies que no sobreviven a condiciones desfavorables, en general se les denomina anuales se caracterizan por tener dos etapas de desarrollo una en la que hibernan para sobrellevar como semillas las condiciones desfavorables por su bajo contenido de agua y que funcionan como reservorio de sustancias nutritivas para que el embrión germine y se desarrolle la segunda etapa que consiste en un periodo de crecimiento vegetativo que se distingue por una apariencia herbácea tanto en tallos como en raíces (Strasburger *et al.*, 1986; 1994) y un periodo breve de floración y fructificación que conlleva a la producción de las semillas. En este hábito se incluyen a las especies que viven uno o dos años (bianuales) (Strasburger *et al.*, 1986; Rowe y Speck, 2005).

El sistema de clasificación de Raunkiaer (1934), ha sido fuertemente criticado. Por ejemplo, Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) y Sarmiento y Monasterio (1983), señalan que sólo considera a plantas que protegen las yemas de regeneración bajo la nieve para evitar condiciones de climas muy fríos, mientras que, el clima en ambientes tropicales no representa un factor ecológico limitante para la protección de las yemas. Además, Guillison y Carpenter (1994) mencionan que el sistema de Raunkiaer (1934) contrasta con otros sistemas clasificatorios más complejos que comprenden más categorías, las cuales están más o menos correlacionadas con el clima e incluyen formas de vida de condiciones favorables. Sin embargo, el sistema de clasificación de Raunkiaer hasta la fecha sigue siendo el más claro y el más satisfactorio basado en la protección de las yemas y la respuesta de las plantas a condiciones de climas calientes y secos es muy similar a las que las plantas de climas

invernales pueden tener y reconoce formas de crecimiento tales como epifitas y lianas (Smith, 1913; MacDonald, 1937; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Batalha y Martins, 2004). Además el sistema de clasificación de Raunkiaer (1934) propone subcategorías para las cinco formas vitales basadas en la posición y desarrollo de los brotes y la apariencia vegetal. Burt (1922) señala que subarbutos que reconoce sufruticosos y plantas con rizoma que según este estudio podrían incluirse en las formas de vida caméfito y criptófita para la clasificación de Raunkiaer, colonizan con éxito ambientes de climas áridos. A continuación se describen los subtipos para estas dos formas vitales.

3.1 CAMÉFITOS

Estos tipos de plantas se subdividen de acuerdo con la posición y dirección de crecimiento de los meristemas vegetativos de los brotes de regeneración con respecto al suelo. Estos nuevos brotes generalmente quedan protegidos bajo la vegetación muerta (principalmente hojas) que cubre la base de los tallos (MacDonald, 1937).

3.1.1 Pasivo. Son las plantas denominadas caméfitos decumbentes, tienen los tallos frágiles y postrados sobre el suelo, derivados de brotes aéreos ortótopos a nivel del suelo que, aunque dan origen a los tallos en posición vertical, adquieren una postura horizontal durante su crecimiento, como la saxifraga estrellada o estrellita (*Saxifraga stellaris* L.), que es una planta de la familia de las saxifragáceas nativa del centro y norte de Europa (Smith, 1913; MacDonald, 1937).

3.1.2 Activo. Son plantas que desarrollan sus brotes a nivel del suelo en posición plagiótropa (horizontal) y los tallos crecen en esa posición durante todo su ciclo de vida. Ejemplo de este tipo se observa en *Empetrum nigrum* L., (Smith, 1913; MacDonald, 1937).

3.1.3 Almohadillado. En este tipo se encuentran las plantas pulviniformes, que crecen en regiones de alta montaña, así como en regiones esteparias y desérticas. Tienen el vástago muy ramificado y en forma de roseta el cual se arregla en densas almohadillas, algunas veces de gran tamaño que por su adaptación al suelo adquieren formas aplanadas o hemisféricas, todos los extremos de las ramas sostienen hojas pequeñas, siempre verdes, muy juntas entre sí por su distribución en la superficie de las almohadillas, las yemas se encuentran cerca del suelo debido a que los brotes son

muy pequeños. Ejemplo de este tipo se encuentran varias especies del género *Azorella* de las regiones Andinas (Strasburger *et al.*, 1986; MacDonald, 1937).

3.1.4 Sufrutescente. Son las plantas en las cuales las estructuras de perennación producen los nuevos brotes a nivel del suelo, una vez que la mayor parte de las estructuras aéreas han muerto antes de la estación desfavorable. Estas estructuras perennes corresponden a los tallos basales donde se originan nuevos brotes aéreos que por su carácter ortótropo dan origen a tallos en posición vertical. Este tipo se observa en especies de diversas familias que crecen en ambientes de tundra, de alta montañas y de regiones desérticas por ejemplo el tomillo (*Thymus vulgaris* L.) (Smith, 1913; MacDonald, 1937).

3.2 CRIPTÓFITOS

Se clasifican de acuerdo con el tipo de órgano de perennación que da origen a nuevos los brotes (rizomas, bulbos, tubérculos caulinares, tubérculos radicales y raíces napiformes). Esta condición les confiere una ventaja adaptativa a cambios climáticos desfavorables principalmente de temperatura, así como largos periodos de sequía (Smith, 1913; MacDonald, 1937).

3.2.1 Rizoma

Es un tallo subterráneo que crecen de manera indefinida, generalmente en posición horizontal, aunque también suelen crecer de forma vertical, tienen cicatrices foliares y desarrollan raíces en diferentes direcciones. Las hojas de los rizomas son poco perceptibles, con frecuencia son catáfilos escamosos y/o efímeros. Estos permiten la hibernación protegiendo las yemas de renovación bajo el suelo y producen tejidos que almacenan sustancias como reserva lo que les permite sobrevivir en condiciones desfavorables. Los rizomas son estructuras que tienen entrenudos cortos producto de distintos periodos de crecimiento, y tienen ramificaciones muy escasas. Los órganos rizomatosos viejos forman segmentos que mueren con el paso del tiempo, pero cada año produce nuevos brotes ápicales por multiplicación vegetativa que pueden llegar a desarrollar algunas ramificaciones que ocupan grandes superficies (Strasburger *et al.*, 1986; 1994).

Los rizomas se distinguen de las raíces por su origen, por la estructura de su punto vegetativo, es decir, que el ápice subterráneo carece de caliptra y anatómicamente puede diferenciarse por la posición periférica de los haces conductores, pero algunas veces desarrollan una endodermis alrededor, de los haces vasculares (Strasburger *et al.*, 1986; Mcmanus *et al.*, 2002). En algunas especies del género *Thypha* (monocotiledónea) el rizoma está formado por una epidermis uniseriada, un córtex constituido por una hipodermis periférica y una región de parénquima de tipo aerénquima, con pequeños haces vasculares separada de la región central por una endodermis la cual contiene la banda de Caspari (Mcmanus *et al.*, 2002). En cambio, en algunas dicotiledóneas como especies del género *Rhaponticum* (Asteraceae) y *Actaea* (Ranunculaceae) se desarrollan rizomas con un grosor desde uno hasta tres centímetros de diámetro con la superficie totalmente cubierta por hojas remanentes (yemas). Anatómicamente en *Rhaponticum*, el tejido protector se forma por la suberización de los estratos externos del córtex, mientras que en *Actaea racemosa* L. la peridermis se produce a partir de la epidermis; subyacente está el córtex formado por parénquima. El tejido vascular está constituido por uno (*Actaea racemosa*) o varios (*Rhaponticum*) anillos y está organizado en paquetes separados uno del otro por tejido parenquimático; cada haz vascular tiene xilema y floema y en el centro presentan una médula formada por células de parénquima (Lotocka y Geszprych, 2003).

3.2.2 Bulbo

Es un tallo subterráneo donde el eje caulinar es acortado como en muchos taxa de la familia Alliaceae, por ejemplo la cebolla (*Allium cepa* L.) y el ajo (*Allium longiscuspis* Regel). El almacenamiento de reserva se produce en los catafilos engrosados (carnosos) no verdes y no en el tallo. La masa principal del bulbo está formada por catafilas carnosas y por la base foliar tubuliforme de las nomófilas. Cuando el bulbo crece y se torna verde, los catafilas y las nomófilas forman un caulidio hueco a través del cual crece el eje florífero (Strasburger *et al.*, 1986; 1994). Anatómicamente el tallo consiste de un córtex formado por tejido parenquimático, el tejido vascular esta constituido por un estele el cual contiene haces vasculares anfibasales ramificados y anastomosados; en la región central hay una médula formada por parénquima. Además, hay un conjunto de haces vasculares peridemedulares dispuestos en anillos inmersos en una matriz de

parénquima, a los cuales se conectan a la mayoría de las trazas foliares. Las hojas asociadas al bulbo tienen una estructura interna formada por alrededor de 40 vainas; los haces vasculares están arreglados en la periferia de la hoja, adyacentes a los haces vasculares hay uno o varios estratos de tejido parenquimático del cual emergen las conexiones vasculares (Hoffman, 1933).

3.2.3 Tubérculo caulinar

Se origina por el engrosamiento primario o secundario del hipocótilo o de uno o varios entrenudos, el rábano (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*) y la remolacha roja (*Beta vulgaris* L. var. *conditiva*) desarrollan tubérculos caulinares a partir del hipocótilo. Por su parte, el colinabo (*Brassica oleracea* L. var. *gongylodes*) está formado solamente por segmentos foliosos elevados del tallo. Los tubérculos caulinares hipogeos como la papa (*Solanum tuberosum* L.) se originan del extremo de las ramas laterales subterráneas plagiotrópas (estolones) por el engrosamiento primario de varios entrenudos que sirven como tejido de reserva y ayudan a multiplicar a la planta madre. Los pequeños "orificios" que se observan distribuidos en la superficie de las papas son pequeñas yemas axilares. Los tubérculos caulinares tienen catafilas escamosas como los rizomas, pero se distinguen por su notable grosor, su limitado crecimiento, la carencia de raíces adventicias y sólo dura un periodo vegetativo en las especies perennes este es reemplazado por uno nuevo (Strasburger *et al.*, 1986, 1994). Anatómicamente tienen una peridermis en la cual sólo observan el felema, subyacente está el córtex formado por parénquima, la endodermis y una región interna de parénquima que conforma el periciclo como tejido de almacenamiento. El tejido vascular (puede ser de origen primario o secundario) forma un anillo de paquetes colaterales con xilema y floema dispersos en el parénquima perimedular. En el centro, la médula está formada por parénquima con gránulos de almidón (Allemann *et al.*, 2003; Salas *et al.*, 2003).

3.2.4 Tubérculo radical o raíz tuberosa

Tiene forma de esfera, desarrolla una caliptra, carece de cicatrices foliares y de raíces laterales, como *Ipomoea batatas* (L.) Lam. Algunas orquídeas terrestres tienen tubérculos ovoides y se originan de una raíz caulógena. Todos los tubérculos radicales realizan la función de almacenamiento en el parénquima del córtex engrosado durante el crecimiento primario (Strasburger *et al.*, 1986; 1994). La anatomía de este tipo de raíz difiere, pero en general, la superficie está

cubierta por una peridermis con células de paredes delgadas, subyace el córtex constituido por células de parénquima tangencialmente alargadas de paredes delgadas. El tejido vascular puede estar formado por paquetes separados uno del otro por una gran cantidad de parénquima interfascicular este parénquima es de almacenamiento, la médula central puede estar presente o no, debido a que cesa la actividad del procámbium que produce xilema y en su lugar se acumula parénquima (Wilson y Lowe, 1973; Berry *et al.*, 1988).

3.2.5 Raíz napiforme

Es un estructura principal (axonomorfa) engrosada total o parcialmente y los segmentos basales próximos al tallo (cuello de la raíz) e hipocótilo pueden participar en su formación. Es un órgano morfológicamente heterogéneo y a pesar de su semejanza aparente morfológica presentan diferencias en su estructura anatómica, ejemplos conocidos de este tipo de raíz son la zanahoria (*Daucus carota* L.) y la remolacha azucarera (*Beta vulgaris* L. var. *altissima*) (Strasburger *et al.*, 1986, 1994). Esta raíz está compuesta por un córtex parenquimático, adyacente presentan el floema formado por tubos cribosos, células acompañantes y algunas células de parénquima. Subyacen el xilema arreglado en hileras radiales y el tejido parenquimático que separa a las hileras radiales de xilema (Struckmeyer, 1963).

4. OBJETIVOS

Estudiar la morfología del tallo aéreo y los órganos subterráneos de *Tidestromia*, incluyendo la anatomía para detectar posibles caracteres de importancia filogenética, permitiendo en última instancia, plantear una hipótesis de la evolución del hábito en el género.

METAS

Describir la anatomía de la raíz y el tallo de los taxa de *Tidestromia*.

Definir el hábito de los taxa del género.

Realizar un análisis cladístico utilizando caracteres anatómicos.

5. MÉTODO

5.1 ESPECIES ESTUDIADAS

En este estudio se incluyeron ocho taxa de *Tidestromia*: *T. carnosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. rhizomatosa*, *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana*. Además, se consideraron dos especies de los dos géneros más relacionados con *Tidestromia* que constituyen el grupo hermano según Sánchez-del Pino et al. (enviado) (Fig. 2). Las especies fueron *Alternanthera caracasana* Kunth. y *Pedersenia cardenasii* (Standl.) Holub; además, se incluyó a *Iresine diffusa* Humb. & Bonpl. ex Willd. porque forma parte de un clado basal dentro de Gomphrenoideae (Fig. 2).

5.2 TRABAJO DE CAMPO

Para la recolecta de los taxa incluidos en el estudio, se realizaron tres salidas al campo. El primer viaje se llevó a cabo en el estado Coahuila, en septiembre del 2004, el segundo en los estados de Chihuahua, Coahuila y Nuevo León, en septiembre del 2005 y por último se hizo una salida a la zona cultural del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, en octubre del 2005. Se hicieron observaciones de campo de las características de las plantas tanto de partes subterráneas como aéreas, tales como el tipo de crecimiento, lignificación, coloración de los órganos, así como del tipo de suelo en el que crecen. Además, con la finalidad de mostrar la variabilidad de los taxa se recolectaron tres o más individuos de distintas poblaciones. Se hicieron ejemplares de respaldo y los datos de recolecta se presentan en el cuadro 1.

Durante la primera salida se recolectaron cinco taxa de *Tidestromia*: *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. rhizomatosa*, *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana* (cuadro 1). Al momento de recolectar las estructuras de perennación de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, se detectó la presencia contenidos celulares de consistencia líquida e incolora que al hacer contacto con el ambiente se oxidaban y tomaban una coloración rojiza translúcida. Se recolectaron muestras en fresco y otras se fijaron en F.A.A. (formaldehído-alcohol-ácido acético glacial-agua) para pruebas histoquímicas para la detección de contenidos celulares.

En el segundo viaje se recolectaron cinco taxa: *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. rhizomatosa*, *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, *T. valdesiana* y *Alternanthera caracasana* (Cuadro 1). En la zona cultural del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México se

recolectaron ejemplares de *Iresine diffusa*. Todos los ejemplares recolectados fueron depositados en MEXU con duplicados para intercambio.

Cuadro 1. Datos de recolecta de los ejemplares incluidos en el estudio de *Tidestromia*, *Alternanthera*, *Iresine* y *Pedersenina*. AM=Alejandro Medina, HF=Hilda Flores, SP=Sánchez del-Pino, TB=Thomas Borsch.

Taxón		Sitio de colecta
<i>T. carnosa</i>	SP 70 y SP 74	MÉXICO. Chihuahua: 6.4 Km S de Ojinaga en la carretera 16 hacia Chihuahua en el Mpio. Manuel Benavides a 2 Km de la desviación a M Benavides dirección Ojinaga-Camargo en el Ejido San Antonio.
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	HF 1465	MÉXICO. Baja California Sur: S de Mulegé sobre planicie arenosa en colinas atrás de la costa.
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	AM 1, AM 25	MÉXICO. Coahuila: Mpio. Ramos Arizpe, 6km sobre el camino de terracería, en la desviación a de la carretera a Hipólito, en el Km 10 de la desviación de la carretera libre de Saltillo-Torreón, 1139 msnm, 25°40.446' N, 101°28.211'W.
<i>T. rhizomatosa</i>	AM 6, AM21, AM22	MÉXICO. Coahuila: 3 Km al SW sobre la carretera de Cuatro Ciénegas-San Pedro de Las Colonias a 1 Km a orillas de las vías del tren, 735 msnm, 26°58.124'N, 102°05.738'W.
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	H F 1491 H F 1492	MÉXICO. Baja California: Mpio. Mexicali, sobre la carretera Tecate-Mexicali.
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	AM 2, AM 4, AM 19	MÉXICO. Coahuila: Km 6 de la carretera Torreón-Saltillo, a orillas de un camino cerca del Km 183 antes de la Virgen, 1094 msnm, 25°34.102' N, 102°42.629'W.
<i>T. tenella</i>	AM 3	MÉXICO. Coahuila: a 5 Km de Viesca a orillas del camino de terracería a Parras, sobre suelo yesoso, 1098 msnm, 25°21.301'N, 102°45.760'O (W).
<i>T. valdesiana</i>	AM 5, AM17, AM18	MÉXICO. Coahuila: Mesa, ejido el Durazno sobre cerros calizos al norte del ejido, 1684 msnm, 25°27.759' N, 102°06.450'W.
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i> /Ojinaga	AM 9, AM11, AM 12	MÉXICO. Chihuahua: 7 a 12 kms al sur de Ojinaga rumbo a Camargo sobre la carretera desde 835 hasta 878 msnm, 29°27'06" a 29°28'58" N, y 104°24'24" a 104°24'55" W.
<i>A. caracasana</i>	AM 26	MÉXICO. Nuevo León: Mpio. de Galeana, a orillas de un camino pedregoso muy cerca de San Francisco, 2656 msnm, 24°59' 102' N, 100°19' 56" W.
<i>I. diffusa</i>	AM 27	MÉXICO. Distrito Federal: en el centro cultural universitario, atrás de la Sala Nezahualcóyotl a un lado del camino que conduce a la sala, en una pendiente bajo la sombra, 2311 msnm, 19°18'53.4" N 99°11'05.8" W.
<i>P. cardenasii</i>	TB 3505	BOLIVIA

Material herborizado y fracciones de tallos y raíces fijados en F.A.A. de *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* y *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* fueron recolectadas por Hilda Flores (Cuadro 1). Las muestras del tallo aéreo de *T. carnosa* se obtuvieron de una recolecta de Ivonne Sánchez-del Pino. Además, se recibieron muestras del tallo aéreo de un individuo de *Pedersenina cardenasii* de parte de Tomas Borsch (Cuadro 1).

De los individuos pequeños se fijaron plantas completas y de los ejemplares de mayor tamaño se tomaron fragmentos de los tallos aéreos y órganos subterráneos principales que alcanzaron su madurez reproductiva. Después de 72 horas las muestras se lavaron en agua

corriente y se guardaron en recipientes con glicerina-alcohol etílico-agua 1:1:1 (G.A.A.) al menos por 15 días hasta su procesamiento.

5.3 TRABAJO DE HERBARIO

Se identificaron todos los ejemplares herborizados de respaldo recolectados durante las salidas de campo (Cuadro 1) siguiendo la clave de Sánchez-del Pino (2001). Se estudiaron todos los taxa, haciendo observaciones de los tallos aéreos y los órganos subterráneos, destacando su apariencia, consistencia, lignificación, morfología, coloración. Además, se hicieron observaciones de los ejemplares depositados en MEXU para distinguir la ramificación y apariencia exterior de las plantas.

5.4 TRABAJO DE LABORATORIO

5.4.1 DETECCIÓN DE CONTENIDOS CELULARES (TANINOS)

Para identificar el tipo de contenidos celulares detectados durante la recolecta de los ejemplares en campo, se realizó la prueba histoquímica para taninos hidrosolubles con el reactivo sulfato ferroso, para taninos condensados con vainillina y ácido clorhídrico 6M tanto en material fresco como fijado para los ocho taxa de *Tidestromia*, *Alternanthera caracasana*, *Iresine diffusa* y *Pedersenia cardenasii*. Otros componentes por considerar como la lignina, la pectina, la celulosa y la hemicelulosa que son constituyentes estructurales esenciales de las paredes celulares o contenidos como el almidón y los cristales (de oxalato de calcio), se detectaron por otros medios como la iluminación con microscopía de luz de campo claro (según Köhler), iluminación bajo contraste de fases y polarización (Sandoval, 2005).

5.4.2 PROCESAMIENTO HISTOLÓGICO

5.4.2.1 Cortes anatómicos

Del material conservado en alcohol al 70%, se seleccionaron fragmentos de los tallos y las raíces para obtener cortes tanto con micrótopo de deslizamiento como con rotatorio.

5.4.2.2 Cortes con micrótopo de deslizamiento (American Optical)

Este procedimiento se realizó para los individuos con los tallos aéreos y órganos subterráneos leñosos de *Tidestromia lanuginosa subsp. lanuginosa*, *T. lanuginosa subsp. lanuginosa* Ojinaga, *T. suffruticosa var. suffruticosa* y *var. oblongifolia*, órganos subterráneos delgados y engrosados de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, órganos subterráneos de *A. caracasana*, los tallos aéreos y órganos subterráneos de *I. diffusa* y el tallo aéreo de *P.*

cardenasii.

Con las muestras conservadas en G.A.A. por lo menos 15 días, se hicieron cortes en plano transversal y longitudinal con un micrótopo de deslizamiento (American Optical) a 30 μm de grosor, se colocaron entre portaobjetos en alcohol al 50% (por 48 horas o más) para proceder a su tinción.

5.4.2.3 Cortes con micrótopo de rotación (Américan Optical)

Este procedimiento se realizó para los individuos con los tallos aéreos y órganos subterráneos blandos (de apariencia herbácea) de *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. tenella*, tallos aéreos de *T. carnososa* y tallos aéreos y órganos subterráneos de *A. caracasana*.

Pequeños fragmentos del material preservado en F.A.A. fueron transferidos a recipientes de cristal se deshidrataron en series ascendentes de alcohol al 50%, 70%, 85%, 95% y 100% (mezclas de agua, alcohol etílico y alcohol butílico; Ruzin, 1999), alcohol butílico 100% y finalmente en la mezcla de alcohol butílico puro y aceite mineral (dos cambios, uno 40/60% y otro 60/40% respectivamente; Ruzin, 1999) permaneciendo 24 horas en cada concentración y después fueron trasladados a parafina fundida, colocando los recipientes dentro de una estufa a 58°C. Después de 24 horas se realizó un segundo cambio de parafina por 24 horas más para una mejor infiltración de parafina a los tejidos.

Se hicieron cortes en un micrótopo de rotación a un grosor de 25 μm , en los planos transversal y longitudinal tangencial colocándolos en portaobjetos y adheridos con adhesivo de Haupt, dejándolos secar durante 12 horas, previo a su tinción. Estos cortes fueron desparafinados en xileno y rehidratados nuevamente en una serie descendente de alcoholes graduales 100%, 96% 70% (mezclas de agua y alcohol etílico, Sandoval 2005) para su tinción (Johansen, 1940).

5.4.2.4 Tinción y montaje

Los cortes obtenidos con el micrótopo de deslizamiento y micrótopo de rotación fueron teñidos en safranina "O" durante 60 minutos. Después se lavaron con alcohol 96% y se bañaron con unas gotas de verde rápido, por 30 segundos o hasta lograr su tinción, se eliminó el exceso de colorante con etanol absoluto y enseguida se colocaron en xileno por una hora o más y se montaron en resina sintética. Se dejaron secar a temperatura ambiente durante 15 días (Ruzin, 1999) para su observación y evaluación en microscopía de luz.

5.4.2.5 Disociados

Se tomaron pequeñas astillas del tejido vascular de los tallos, las raíces u órganos principales de todas las especies incluidas en el estudio. Se colocaron en recipientes con solución de Jeffrey (mezcla de ácido crómico y ácido nítrico 1:1) por 24 horas o más para separar los elementos de xilema con agujas de disección bajo un microscopio estereoscópico. Se montaron en portaobjetos con agua para su observación y evaluación en microscopía de luz (Curtis, 1986; Medina, 2004).

5.5 DESCRIPCIÓN DE CARACTERES ANATÓMICOS Y MORFOLÓGICOS

Se observó, describió y comparó la estructura anatómica de los tejidos dérmico, fundamental y vascular del tallo aéreo y los órganos subterráneos con ayuda de un microscopio de luz Carl-Zeiss de acuerdo a la terminología de Mauseth (1988), Dickison (2000) y Carlquist (2001 y 2003) y los tricomas según los criterios de Sánchez-del Pino (2001) para *Tidestromia* y Hemambara *et al.* (1998) para *A. caracasana*.

5.5.1 Evaluación de caracteres cuantitativos

Se hicieron 50 mediciones de algunos caracteres de los elementos de xilema como el diámetro radial de fibras y elementos de vaso, tangencial de fibras y elementos de vaso en corte transversal y longitud de las fibras y elementos de vaso en elementos disociados. También se midió el área total de xilema y parénquima en algunos cortes transversales del tallo aéreo, la raíz y el rizoma. Las mediciones se hicieron en un analizador de imágenes (IMAGE-Pro Plus versión 3.1, Media Cybernetics 1997), adaptado a un microscopio Olympus BX-50. Estos resultados se concentraron en tablas comparativas para cada órgano y carácter. Con las evaluaciones resultantes se calculó el valor de la media más la desviación estándar. Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para eliminar el efecto de la altura de los individuos, con el programa Statistica versión 6.0 y se utilizó la prueba de Tukey HSD (honestly significant difference), para la comparación de medias con el propósito de evaluar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre los taxa.

5.6 ANÁLISIS CLADÍSTICOS

Análisis cladístico de caracteres morfo-anatómicos. Utilizando Winclada (Nixon, 2002) se codificaron 15 caracteres anatómicos, que se adicionaron a la matriz de los caracteres

morfológicos (anexo 1) que dió origen al cladograma publicado por Sánchez-del Pino y Flores Olvera (2006) excluyendo el tipo de hábito. Se realizó un análisis cladístico de la matriz combinada con el programa NONA (Goloboff, 1999) bajo el criterio de parsimonia. Para el análisis se realizó una búsqueda heurística con TBR sobre un total de 1000 secuencias de adición al azar, reteniendo 20 árboles en cada secuencia. Al finalizar ésta búsqueda se expandió la memoria a 100000 árboles y se hizo otro TBR (h 100000, mult* 1000 h/20;). Los resultados fueron observados y analizados con Winclada (Nixon, 2002).

Optimización de caracteres anatómicos sobre una filogenia molecular. Los caracteres anatómicos se optimizaron sobre un resumen del cladograma de consenso obtenido por Sánchez-del Pino *et al.* (enviado) (Fig. 2). Para ello, se hizo una matriz utilizando Winclada (Nixon, 2002) que incluyó los terminales en común entre el análisis molecular y el anatómico. En la interfase de Winclada se movieron las ramas con la opción "Edit Mouse Mode" "Move" hasta reconstruir la topología del árbol resumido de molecular. Se codificaron los 15 caracteres utilizados en el análisis previamente descrito, más dos caracteres del tallo aéreo: las papilas en la epidermis y el tipo de floema en el tallo aéreo. El primero, no resultaba informativo con el muestreo del análisis morfo-anatómico y el segundo no fue observado en los terminales del mismo (Anexo 2). Los caracteres anatómicos con optimización ambigua (con más de una optimización igualmente parsimoniosa) se analizaron considerando dos criterios FAST (según WinClada) o ACCTTRAN (optimización ambigua que favorece regresiones) y SLOW (según WinClada) o DELTRAN (optimización ambigua que favorece paralelismos) para discutir la variación en su interpretación evolutiva.

6. RESULTADOS

Las observaciones de campo, la revisión de los ejemplares de herbario depositados en MEXU y los estudios anatómicos permitieron caracterizar las raíces y los tallos aéreos de las especies estudiadas; además, en *T. rhizomatosa*, *T. valdesiana* y *Alternanthera caracasana* se caracterizaron tallos subterráneos. A continuación se describe la estructura anatómica de los taxa incluidos en este estudio por órgano y por tejido.

6.1 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL TALLO AÉREO DE *TIDESTROMIA*

6.1.1 Tejido dérmico

La cutícula es lisa y en *Tidestromia carnosa*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana*. En *T. carnosa* y *T. tenella* tiene grosor menor de 2 μm y en los otros tres taxa es mayor de 4 μm . En los individuos de estos cinco taxa la epidermis es simple con células de forma tubular o rectangular, presentan células papilosas (Fig. 3A) y tricomas ramificados hacia la base.

En *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, las dos variedades de *T. suffruticosa* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga la superficie está cubierta por peridermis. En *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga la peridermis es discontinua, sólo se presenta en algunas regiones del tallo y sustituye tempranamente a la epidermis (Fig. 3B); la constituyen tres a ocho estratos de felema, y la felodermis y el felógeno no se observan; en las regiones sin peridermis la cutícula tiene grosor de 4 a 5 μm y la epidermis es simple con células de forma tubular o rectangular. En *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* la peridermis cubre todo el tallo (Fig. 3C) en donde el felógeno se origina a partir de las células de parénquima subyacentes a la epidermis, en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* tiene de 3 a 8 estratos de felema y en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* de 7 a 15 estratos, en ambos taxa se desarrollan dos o tres estratos de felodermis, el felógeno no se observa.

En *Tidestromia suffruticosa* var. *suffruticosa* y var. *oblongifolia* hay pequeños cristales prismáticos de oxalato de calcio en algunas células del felema (Fig. 3 D y E).

6.1.2 Tejido fundamental

Córtex

Subyacente a la epidermis y/o peridermis se encuentra el córtex. En *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana* está formado por dos a tres estratos de colénquima angular y por parénquima con células de forma alargada (Fig. 3A), de paredes delgadas. En el resto de las especies del género el córtex está formado exclusivamente por parénquima con células de forma alargada y paredes delgadas.

Médula

En la médula únicamente se observa parénquima con células de forma poliédrica de paredes delgadas (Fig. 3F), excepto en *T. rhizomatosa*, que tiene las paredes celulares lignificadas. Tanto en el córtex como en la médula hay idioblastos que contienen drusas excepto en *T. tenella* y *T. valdesiana*. Cristales en forma de arena se presentan exclusivamente en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*.

6.1.3 Tejido vascular secundario

En ninguna de las especies de *Tidestromia* se observó tejido vascular primario. El tejido secundario tiene dos formas de acumulación derivadas del cámbium vascular: En uno, se forma un anillo continuo de xilema como en *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. tenella* (Fig. 4A), *T. valdesiana* y *T. rhizomatosa*; además en los tres primeros taxa se acumulan parches de fibras periféricos asociados al floema (Fig. 4B). En *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* y *T. tenella* un segundo anillo de tejido vascular es escaso y discontinuo (Fig. 4C).

La segunda forma de acumulación de tejido vascular lo constituyen un anillo continuo derivado del cámbium vascular originado del procámbium y dos o más anillos concéntricos de xilema y floema, originados de nuevos cámbiums vasculares vasculares (Fig. 4D) originados del parenquima floemático. Esta variante del cámbium vascular se presenta en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga, *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* y var. *oblongifolia*. En estos taxa una vez que el cámbium vascular originado de las células procambiales se diferencian en elementos de xilema y floema; un nuevo cámbium vascular se diferencia a partir de las células de los estratos de parénquima del floema colapsado más externo. De este modo el

parénquima de los estratos más externos del anillo de floema recién formado, se encargará de producir el nuevo cámbium vascular que formará el siguiente anillo de xilema y floema. Estos taxa llegan a acumular varios anillos concéntricos de tejido vascular.

Floema secundario

El floema secundario es casi continuo (Fig. 4E; Cuadro 6) y se distribuye en un sólo anillo en *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana* o varios anillos en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga y las dos variedades de *T. suffruticosa*, uno por cada anillo concéntrico de tejido vascular. En ambos casos, está formado por dos regiones una no colapsada y otra colapsada. La región no colapsada tiene células del tubo criboso, células acompañantes nucleadas de forma angulosa y pequeñas células de parénquima. La región colapsada tiene forma de domo, la constituyen células de parénquima de paredes delgadas con algunos tubos cribosos la mayoría de los cuales están colapsados.

Xilema secundario

El xilema secundario se arregla en uno o más cilindros y se distribuye de manera similar al floema en las especies. La descripción que se presenta a continuación, muestra las diferencias del xilema de *Tidestromia*. Una síntesis de los caracteres cuantitativos que constituyen el anillo más externo entre los taxa de *Tidestromia* se presenta en los Cuadros 2 y 3.

La porosidad es difusa en todas las especies (Fig. 4E) con densidad de vasos de 227 ± 68 vasos/mm² en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* hasta de 759 ± 259 y 768 ± 250 vasos/mm² en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* respectivamente. La mayoría de los vasos se arreglan en hileras radiales (Fig. 4E) y son pocos los vasos solitarios. Los vasos tienen forma circular o angular en corte transversal (Fig. 4E); el diámetro radial fluctúa en su media de 20.8 ± 5.4 µm en *T. rhizomatosa*, de 22.3 ± 3.9 µm en *T. valdesiana* a 43.7 ± 19.6 µm en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y el diámetro tangencial es de 17.3 ± 7.4 µm en *T. valdesiana*, de 19.4 ± 4.8 en *T. rhizomatosa* a 35.1 ± 11.1 µm en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*; algunos vasos cercanos al cámbium vascular de *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* presentan tílides (Fig. 4F). La longitud de los elementos de vaso varía de 100.4 ± 30.4 µm en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga hasta 229.2 ± 85.1 µm

en *T. rhizomatosa*. La placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares son alternas, areoladas y con apertura lenticular. Las fibras son libriformes, nucleadas, con punteaduras simples en la cara radial, tienen una longitud media de $172.8 \pm 40.3 \mu\text{m}$ en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga hasta $368.6 \pm 88.5 \mu\text{m}$ en *T. carnosae*, con un diámetro medio radial que fluctúa entre 13.9 ± 3.8 en *T. rhizomatosa* hasta $22.7 \pm 2.4 \mu\text{m}$ en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, un diámetro tangencial que varía entre $8.9 \pm 2.2 \mu\text{m}$ en *T. rhizomatosa* y $14.7 \pm 1.9 \mu\text{m}$ en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*. El parénquima axial es apotraqueal difuso. Los radios son pedomórficos tipo II de Carlquist (Fig. 4G), sin radios uniseriados. En *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* algunas células de los radios (Fig. 4G) y parénquima del xilema contienen drusas, algunos individuos de *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga tienen algunas células de parénquima de paredes lignificadas en los radios (Fig. 4H). El área del xilema es variable entre las especies; fluctúa de $0.5 \pm 0.3 \text{ mm}^2$ en *T. rhizomatosa* a $11.4 \pm 3.8 \text{ mm}^2$ en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*. El área del parénquima va de $1.7 \pm 0.8 \text{ mm}^2$ en *T. valdesiana* a $7.3 \pm 4.4 \text{ mm}^2$ en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*.

Cuadro 2. Dimensión (μm) de las fibras y los elementos de vaso del tallo aéreo de *Tidestromia*

Carácter Taxón	Longitud de fibras	Diámetro radial de fibras	Diámetro tangencial de fibras	Longitud de elementos de vaso	Diámetro radial de vasos	Diámetro tangencial de vasos	Densidad de vasos² (por mm²)
<i>T. carnosa</i>	368.6±88.5	14.1±2.8	11.9±2.5	202.2±49.9	26.2±4.2	24.2±4.6	553±152
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	317.0±91.9	19.1±3.4	13.9±2.5	160.8±53.5	33.3±9.7	33.5±9.0	399±138
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	223.4±47.6	18.7±2.5	13.2±2.2	128.5±38.1	34.0±7.3	30.2±6.2	535±123
<i>T. lanuginosa</i> subsp <i>lanuginosa/Ojinaga</i>	172.8±40.3	17.8±2.5	12.7±2.2	100.4±30.4	34.0±12.0	31.3±10.3	456±140
<i>T. rhizomatosa</i>	346.0±93.8	13.9±3.8	8.9±2.2	229.2±85.1	20.8±5.4	19.4±4.8	759±259
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	256.1±50.1	21.7±3.5	14.7±1.9	121.3±25.9	43.7±19.6	35.1±11.1	227±68
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	207.7±48.5	22.7±2.4	13.6±1.9	115.5±38.3	32.6±10.8	33.5±8.1	519±133
<i>T. tenella</i>	215.0±50.3	18.1±2.7	14±2.2	121.4±34.2	28.8±8.0	27.4±6.5	668±203
<i>T. valdesiana</i>	330.0±97.1	15.7±3.9	10±2	193.3±73.0	22.3±7.9	17.3±7.4	768±250

Cuadro 3. Área (mm^2) del xilema y parénquima en el tallo aéreo de *Tidestromia*

Carácter área Taxón	Xilema	Parénquima	Total
<i>T. carnosa</i>	0.60±0.4	1.74±0.47	2.34±0.51
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	2.4±1.2	6.8±2	9.2±3.3
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	6.7±3.6	7.3±4.4	13.±7.4
<i>T. lanuginosa</i> subsp <i>lanuginosa/Ojinaga</i>	2.8±1.3	5.5±2.6	8.3±3.8
<i>T. rhizomatosa</i>	0.5±0.3	1.2±0.4	1.8±0.5
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	11.4±3.8	7.3±3.4	18.7±6.2
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	6.3±3.3	6.6±3.1	13.2±6
<i>T. tenella</i>	0.8±0.3	3.7±1.1	4.6±1.5
<i>T. valdesiana</i>	0.56±0.15	1.7±0.8	2.3±0.9

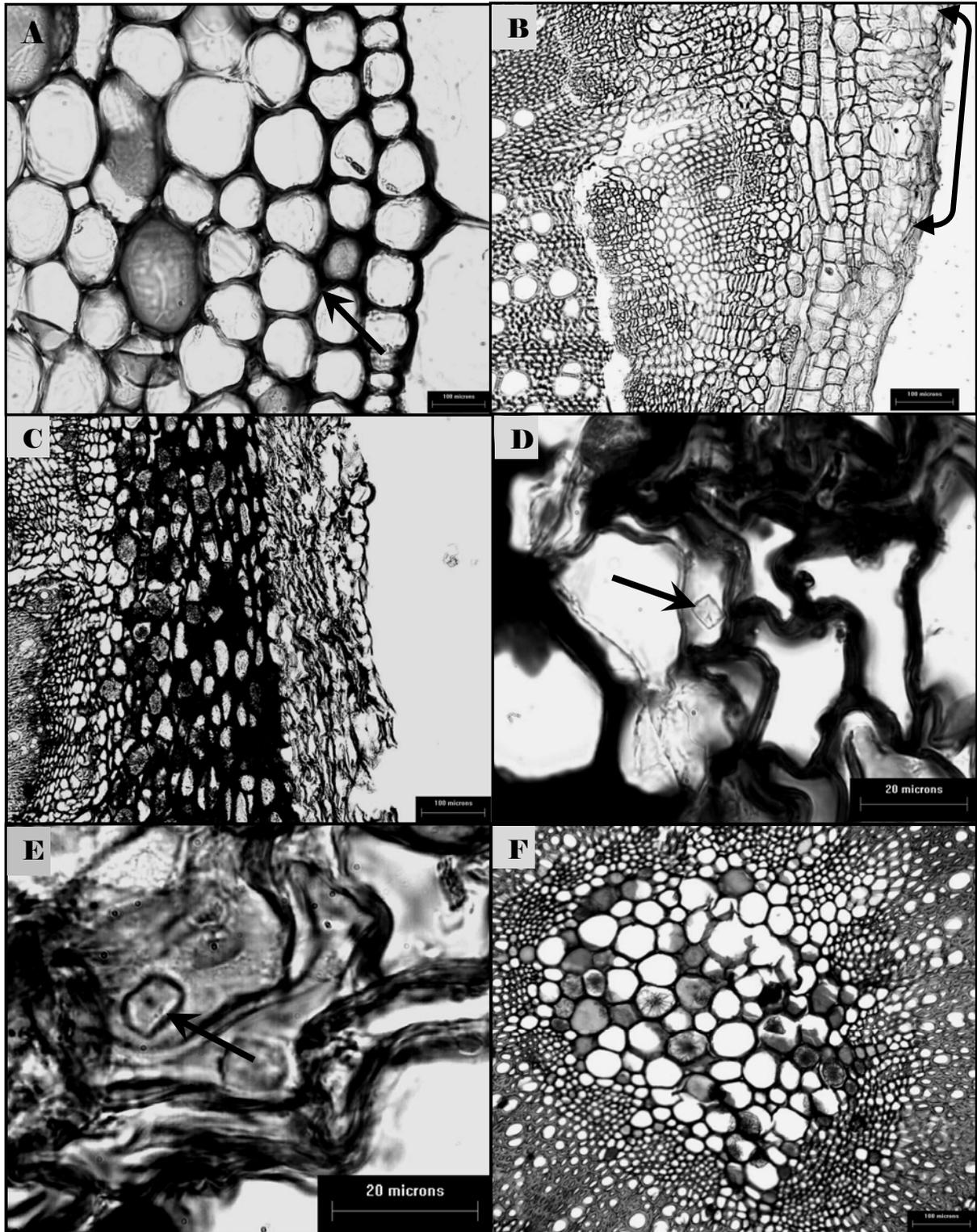


Fig. 3. Corte transversal de tallo aéreo. A. Epidermis con células papilosas y colénquima (flecha) en *T. tenella*. B. Peridermis discontinua en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* (flechas). C. Peridermis continua en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. D y E. Cristales prismáticos de oxalato en el felema en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* y var. *oblongifolia* (flechas). F. Médula con drusas en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*.

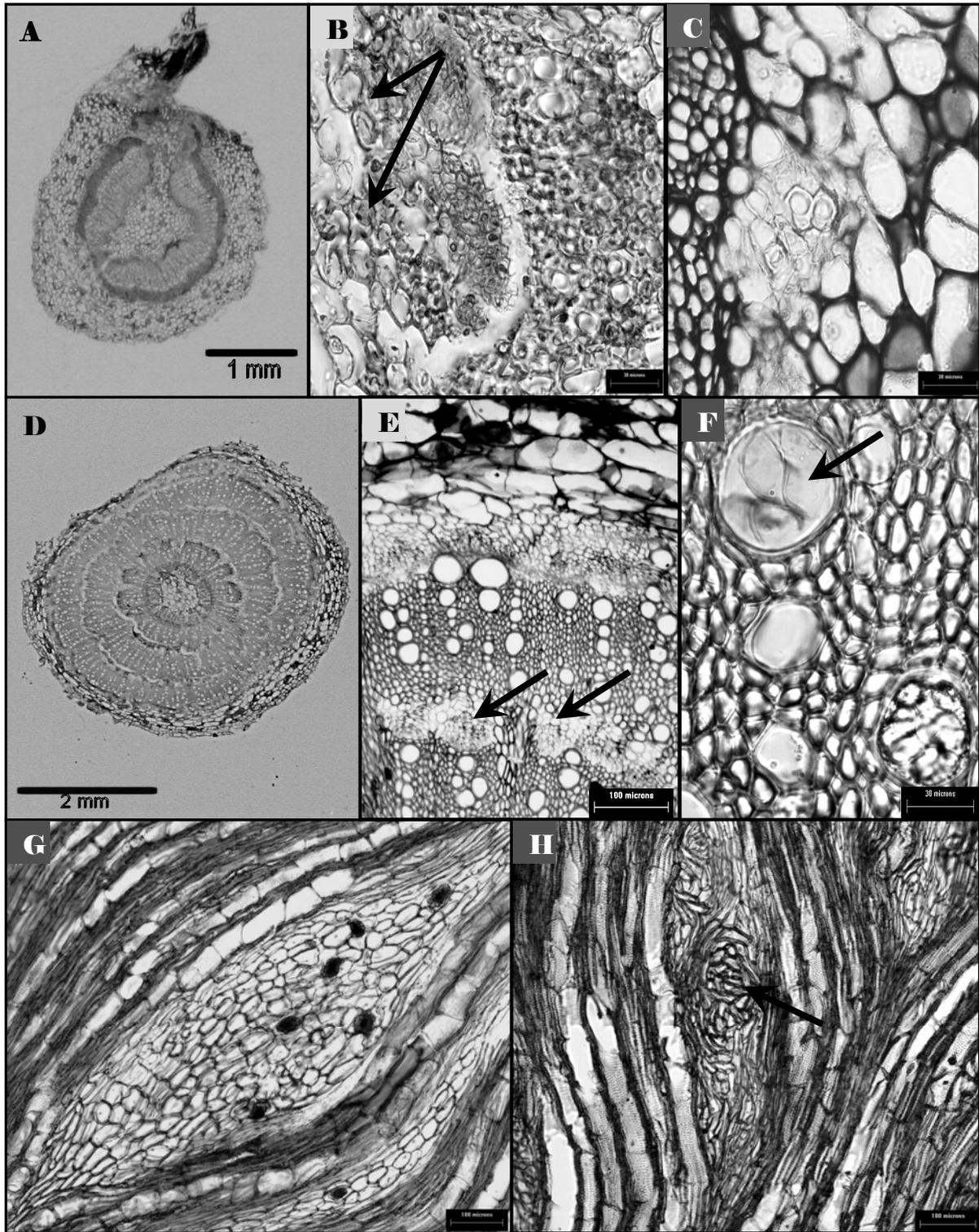


Fig. 4. Corte transversal (A-F) y longitudinal tangencial (G, H) de tallo aéreo. A. Tejido vascular en *T. tenella*. B. Parches de fibras periféricas externas al floema en *T. valdesiana* (flechas). C. Segundo anillo de tejido vascular discontinuo (escaso) en *T. tenella*. D. Tejido vascular constituido por más de dos anillos de xilema y floema en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. E. Floema casi continuo (flechas) y vasos distribuidos en hileras radiales en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. F. Tíldes en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* (flecha). G. radios pedomórficos con drusas en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*. H. radios pedomórficos con de células de paredes lignificadas en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga (flecha).

6.2. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL TALLO AÉREO DE *ALTERNANTHERA CARACASANA*, *IREGINE DIFFUSA* Y *PEDERSENIA CARDENASII*.

6.2.1 Tejido dérmico

En *Alternanthera caracasana* la cutícula es lisa con grosor de 6 a 8 μm . La epidermis es simple y está constituida por células obloides de paredes engrosadas (Fig. 5A), se observan tricomas filiformes cilíndricos uniseriados clavados. En *Iresine diffusa* (Fig. 5C) la peridermis sustituye tempranamente a la epidermis de donde se diferenciaron las células del felógeno y en *Pedersenía cardenasii* la peridermis deriva del parénquima subepidérmico. En los tallos aéreos jóvenes de *I. diffusa* la peridermis sólo cubre algunas regiones y está formada por 3 a 10 estratos de felema; el felógeno y la felodermis no se observan. En los tallos aéreos maduros de *I. diffusa* y *P. cardenasii* la peridermis cubre todo el tallo; en *I. diffusa* está formada por 6 a 12 estratos de felema y en *P. cardenasii* de 3 a 5 estratos, la felodermis y el felógeno no se observan.

6.2.2 Tejido fundamental

Córtex

Subyacente a la epidermis o peridermis se observa el córtex. En *A. caracasana* el córtex está formado por la hipodermis colenquimatoso (Fig. 5A) y por parénquima con células de forma isodiamétrica de paredes delgadas. En los tallos aéreos jóvenes de *I. diffusa* está formado por colénquima angular discontinuo (Fig. 5C) y por parénquima con células de forma elíptica de paredes delgadas. En los tallos maduros de *I. diffusa* y *P. cardenasii* el córtex está constituido sólo por células de parénquima de forma alargada de paredes delgadas. En algunas células de parénquima se observan drusas (Fig. 5A y D) y en *I. diffusa* tienen abundantes amiloplastos (Fig. 5D).

Médula

En las tres especies, sólo se observan células de parénquima de forma isodiamétrica, estas células son de paredes delgadas, en algunas se observan drusas y en *I. diffusa* hay amiloplastos en la mayoría de las células parenquimatosas.

6.2.3 Tejido vascular secundario

En este tejido no se observa crecimiento primario y el crecimiento secundario tiene dos formas de acumulación al igual que en *Tidestromia*. En *A. caracasana* lo constituyen fascículos

vasculares independientes formando un anillo con xilema y floema separados por tejido interfascicular (Fig. 6A y B). En *I. diffusa* (Fig. 6C) y *P. cardenasii* el crecimiento secundario en forma de anillos continuos de xilema y floema se produce por la presencia de cámbiumes vasculares sucesivos de manera similar que en *Tidestromia* en donde las células del floema colapsado del cámbium vascular que se origina de las células del procámbium, se desdiferencian y forman nuevas células meristemáticas para constituir un nuevo cámbium vascular. Este nuevo cámbium vascular produce el siguiente anillo de xilema y floema. De tal forma que estas dos especies llegan a acumular varios anillos concéntricos con xilema y floema.

Floema secundario

El floema secundario se distribuye discontinuo (Fig. 6D y Cuadro 6). En *A. caracasana* lo constituyen fascículos vasculares independientes junto con el xilema. En *I. diffusa* y *P. cardenasii* forma paquetes distribuidos entre los anillos vasculares, alternado con xilema. Está formado por dos regiones una no colapsada y otra colapsada. La región no colapsada tiene células del tubo criboso, células acompañantes nucleadas de forma angulosa y pequeñas células de parénquima. La región colapsada tiene forma de cono y la constituyen células de parénquima, de paredes delgadas. En *A. caracasana* se observan fibras sobre el floema (Fig. 6C).

Xilema secundario

El xilema secundario se arregla de dos maneras, en haces independientes con parches de fibras periféricos al floema en *A. caracasana* (Fig. 6A), más de dos anillos con haces vasculares medulares en *I. diffusa* y *P. cardenasii*. Las diferencias del xilema y la síntesis de los caracteres cuantitativos que constituyen el anillo más externo se detallan en los cuadros 4 y 5. La porosidad es difusa en las tres especies, con una densidad de 173 ± 39 vasos/mm² en *P. cardenasii* hasta 962 ± 311 vasos/mm² en *A. caracasana*. La mayoría de los vasos se arreglan en hileras radiales y pocos son solitarios. Los vasos tienen forma circular en corte transversal, el diámetro radial y tangencial fluctúa de 16.5 ± 3.6 μm y de 16.4 ± 3.2 μm en *A. caracasana*, respectivamente, hasta 41.7 ± 8.6 μm y 35.6 ± 6.6 μm en *P. cardenasii*. La longitud de los elementos de vaso varía de 127.3 ± 48.6 μm en *A. caracasana* hasta 157.9 ± 52.1 μm en *I. diffusa*. La placa de perforación es simple, las punteaduras intervascuales son alternas, areoladas y con apertura lenticular. Las fibras

son libriformes, nucleadas, con punteaduras simples en la cara radial, tienen longitud media de $217.2 \pm 67.5 \mu\text{m}$ en *A. caracasana* hasta $327.7 \pm 61.5 \mu\text{m}$ en *I. diffusa*, diámetro medio radial que fluctúa entre 13.5 ± 2.8 en *A. caracasana* y $20 \pm 4.3 \mu\text{m}$ en *I. diffusa*, diámetro tangencial que varía entre $10.8 \pm 3.4 \mu\text{m}$ en *A. caracasana* y $13.4 \pm 1.6 \mu\text{m}$ en *P. cardenasii*. El parénquima axial es apotraqueal difuso. Los radios son pedomórficos tipo II de Carlquist (Fig. 6G), sin radios uniseriados. El área del xilema fluctúa de $0.11 \pm 0.013 \text{ mm}^2$ en *A. caracasana* a $7.8 \pm 0.66 \text{ mm}^2$ en *P. cardenasii*; el área de parénquima entre $4.5 \pm 2.6 \text{ mm}^2$ en *P. cardenasii* y $7.1 \pm 2.1 \text{ mm}^2$ en *I. diffusa*.

Cuadro. 4. Dimensión (μm) de las fibras y los elementos de vaso del tallo aéreo de tres especies

Carácter Taxón	Longitud de fibras	Diámetro radial de fibras	Diámetro tangencia l de fibras	Longitud de elementos de vaso	Diámetro radial de vasos	Diámetro tangencia l de vasos	Densidad de vasos (por mm^2)
<i>Alternanthera caracasana</i>	217.2 ± 67.5	13.5 ± 2.8	10.8 ± 3.4	127.3 ± 48.6	16.5 ± 3.6	16.4 ± 3.2	962 ± 311
<i>Iresine diffusa</i>	327.7 ± 61.5	20 ± 4.3	12 ± 2.9	157.9 ± 52.1	31.4 ± 10.4	26.5 ± 7.4	350 ± 149
<i>Pedersenian cardenasii</i>	301 ± 37.5	20.8 ± 2.7	13.4 ± 1.6	138.5 ± 31	41.7 ± 8.6	35.6 ± 6.6	173 ± 39

Cuadro. 5. Área (mm^2) del xilema y parénquima en el tallo de tres especies

Carácter área Taxón	Xilema	Parénquima	Total
<i>Alternanthera caracasana.</i>	0.11 ± 0.013	4.5 ± 2.6	5 ± 3.1
<i>Iresine diffusa</i>	$4.5 \pm 2.$	7.1 ± 2.1	11.5 ± 3.7
<i>Pedersenian cardenasii</i>	7.8 ± 0.66	4.8 ± 0.53	12.5 ± 0.6

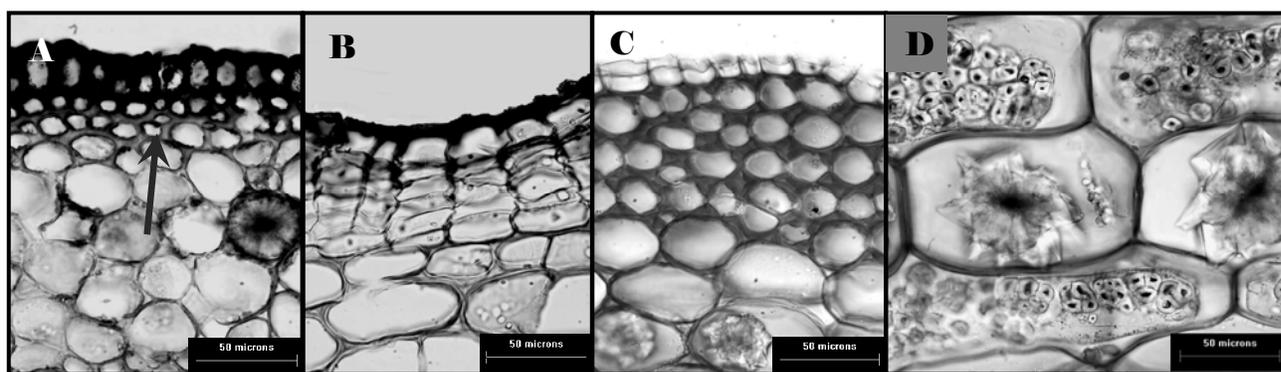


Fig. 5. A-D Corte transversal del tallo *Alternanthera caracasana* e *Iresine diffusa*. A. Epidermis e hipodermis (flecha) de *Alternanthera caracasana*. B. Peridermis en *Iresine diffusa*. C. Inicio del desarrollo peridérmico y colénquima en *Iresine diffusa*. D. Amiloplastos y drusas en *Iresine diffusa*.

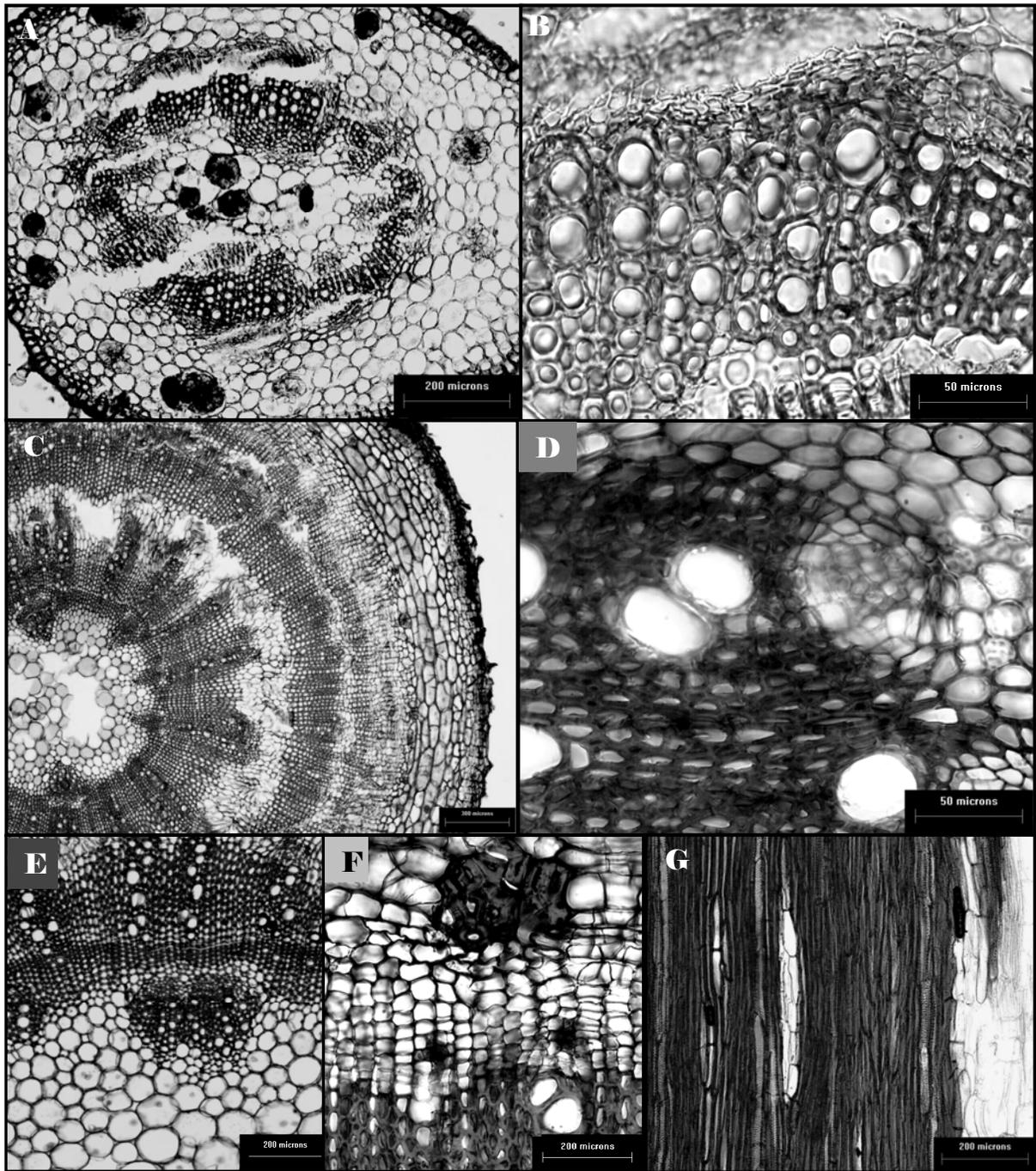


Fig. 6. Corte transversal (A-F) y longitudinal (G) del tejido vascular del tallo aéreo de *Alternanthera caracasana*, *Iresine diffusa* y *Pedersenias cardenassii*. A. Tejido vascular de *Alternanthera caracasana*. B. Haz vascular de *Alternanthera caracasana*. C. Tejido vascular de un tallo joven de *Iresine diffusa*. D. Floema de *Iresine diffusa*. E. Haz vascular medular de *Iresine diffusa*. F. Paquete de fibras periféricas externas al floema del anillo de tejido vascular más externo de *Pedersenias cardenassii*. G. Radio pedomórfico de *Iresine diffusa*.

6.3 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL RIZOMA DE *TIDESTROMIA*

El rizoma sólo se observa en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, se distingue por su crecimiento subterráneo, comúnmente en posición horizontal, tiene yemas de renovación en la superficie y tejido parenquimatoso que les permite almacenar sustancias de reserva, por ejemplo las células que contienen taninos que les permiten hibernar y perdurar por un largo tiempo.

A continuación se describe el tejido secundario y fundamental que es primario y quedó limitado entre los derivados de los dos meristemas laterales (cámbium vascular y felógeno).

6.3.1 Peridermis

La peridermis está constituida por 18 a 24 estratos de felema en *T. rhizomatosa* y por 27 a 32 (Fig. 7A) en *T. valdesiana*, con células de forma rectangular un poco colapsadas y de paredes suberizadas. En ninguna de las dos especies se observó felógeno y felodermis.

6.3.2 Tejido fundamental

Córtex

El córtex en los rizomas de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* (Fig. 7A), está formado por células de parénquima, la mayoría contienen taninos (Fig. 7C).

Médula

La médula es similar a la descrita para el tallo aéreo (Fig. 7B), pero la mayoría de las células de parénquima contienen taninos.

6.3.3 Tejido vascular secundario

Este tejido vascular en el rizoma de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* está formado por más de dos anillos concéntricos y se produce por la misma variante del cámbium vascular que ya fue descrita para los tallos aéreos de las dos subespecies de *T. lanuginosa* y las dos variedades de *T. suffruticosa*. Sin embargo, los anillos son discontinuos y están formados por fascículos vasculares independientes (Fig. 7D) inmersos en una matriz de tejido parenquimático con xilema y floema y forman radios homogéneos tipo II de Kribs, sin radios uniseriados. Los valores cuantitativos para el rizoma se sintetizan en los Cuadros 6 y 7 donde se observa que *T. valdesiana* tiene los elementos celulares que componen el xilema de mayor dimensión, así como la mayor densidad de vasos por mm² y mayor área del xilema del parénquima y total del rizoma en sección transversal.

Cuadro. 6. Dimensión (μm) de fibras y los elementos de vaso del rizoma en *Tidestromia*

Carácter Taxón	Longitud de fibras	Diámetro radial de fibras	Diámetro tangencial de fibras	Longitud de elementos de vaso	Diámetro radial de vasos	Diámetro tangencial de vasos	Densidad de vasos (por mm^2)
<i>T. rhizomatosa</i>	181.11 \pm 38	14.8 \pm 3.4	12.6 \pm 2.3	107.4 \pm 23.6	32.5 \pm 6.2	28.3 \pm 6.0	763 \pm 170
<i>T. valdesiana</i>	192.2 \pm 38.2	17.4 \pm 3.1	12.9 \pm 3.4	125.6 \pm 23.5	40.9 \pm 9.6	37.1 \pm 7.6	1169 \pm 152

Cuadro. 7. Área (mm^2) del xilema y parénquima en el rizoma en sección transversal *Tidestromia*

Carácter área Taxón	Xilema	Parénquima	Total
<i>T. rhizomatosa</i>	0.7 \pm 0.12	1.92 \pm 0.62	2.62 \pm 0.74
<i>T. valdesiana</i>	4.7 \pm 0.25	18.8 \pm 2.17	21.7 \pm 1.48

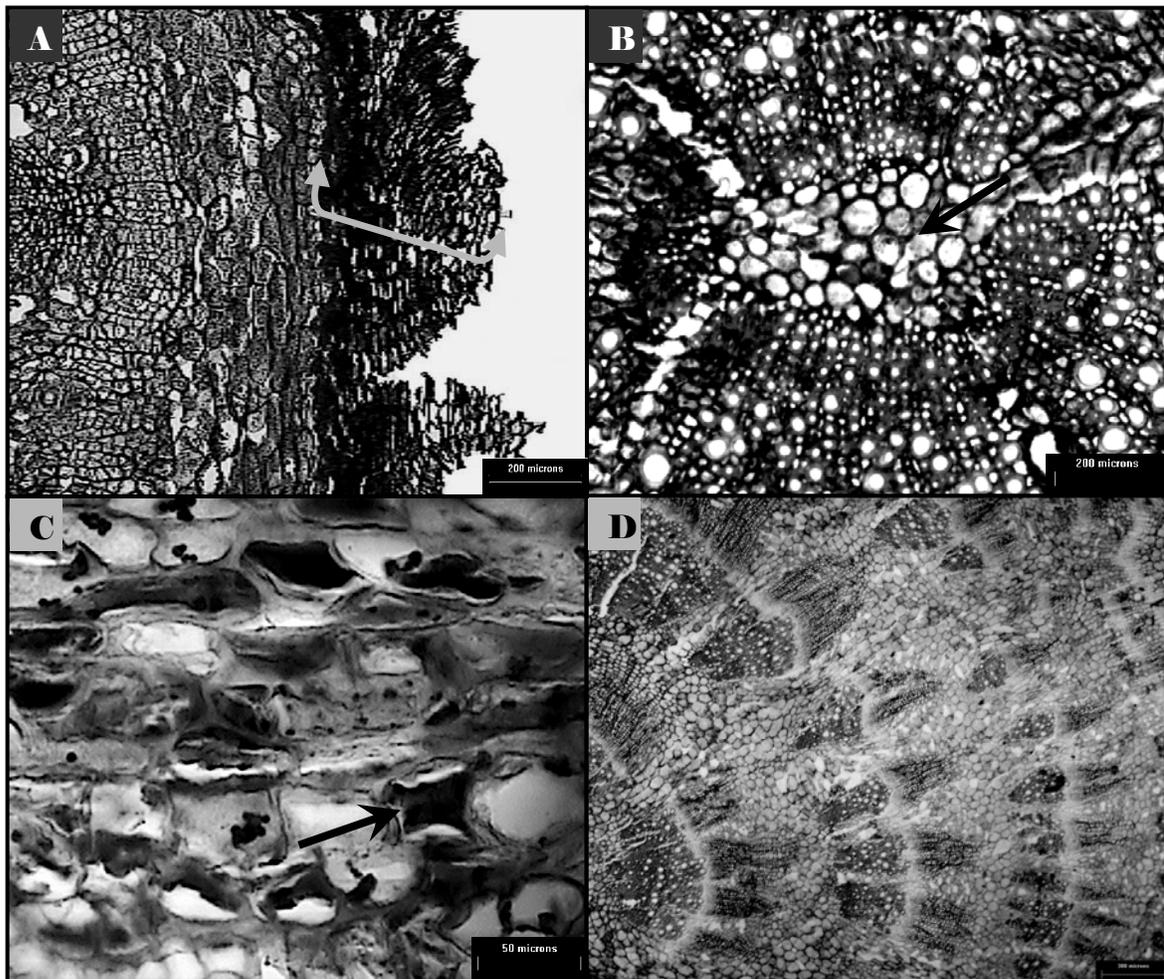


Fig. 7. A-D Corte transversal del rizoma de *T. valdesiana*. A. Grosor de la peridermis (flechas). B. Médula parenquimatosa (flecha). C. Célula que contienen taninos (flecha). D. Fascículos vasculares .independientes

6.4 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL RIZOMA EN *ALTERNANTHERA CARACASANA*

6.4.1 Peridermis

La peridermis está constituida por el felema; la felodermis y el felógeno no se distinguen (Fig. 8A). Las células del felema son de forma rectangular y de paredes suberizadas delgadas, estas células se distribuyen en 8 a 14 estratos celulares y tienen algunas células colapsadas.

6.4.2 Tejido fundamental

Córtex

Se encuentra subyacente a la peridermis y lo constituyen células de parénquima de forma isodiamétrica y paredes delgadas. Se observan algunos idioblastos que contienen drusas (Fig. 8B).

Médula

Se observa en la región central y la constituyen células de parénquima de forma isodiamétrica y paredes delgadas. Hay algunos idioblastos que contienen drusas.

6.4.3 Tejido vascular secundario

Al igual que en los rizomas de *Tidestromia*, el tejido vascular está formado por más de dos anillos discontinuos concéntricos constituidos por fascículos vasculares independientes (Fig. 8C). El crecimiento secundario en esta especie se produce por la presencia de la misma variante con cámbiumes vasculares sucesivos al igual que los rizomas de *Tidestromia*.

Floema secundario

El floema presenta los mismos tipos celulares que el tallo aéreo, pero se observan fibras las cuales se observan en diferentes grados de acumulación de pared secundaria y lignina sobre el floema de cada fascículo vascular (Fig. 8D).

Xilema secundario

El xilema consiste de los mismos elementos celulares que en el tallo aéreo. Sin embargo, sus dimensiones difieren. Los valores cuantitativos para el rizoma que incluyen la media y la desviación estándar se presentan en los Cuadros 8 y 9.

Cuadro. 8. Longitud y diámetro (μm) de las fibras y los elementos de vaso del rizoma de *Alternanthera caracasana*

Carácter Taxón	Longitud de fibras	Diámetro radial de fibras	Diámetro tangencial de fibras	Longitud de elementos de vaso	Diámetro radial de vasos	Diámetro tangencial de vasos	Densidad de vasos (por mm^2)
<i>A. caracasana.</i>	291 \pm 64	15.5 \pm 3.4	8.1 \pm 1.8	147.5 \pm 43.6	28.8 \pm 12.4	27.2 \pm 10.6	449 \pm 161

Cuadro. 9. Área (mm^2) del xilema y parénquima en sección transversal del rizoma de *Alternanthera caracasana*

Carácter area Taxón	Xilema	Parénquima	Total
<i>A. caracasana</i>	5.2 \pm 0.6	34. \pm 5.1	28.8 \pm 5

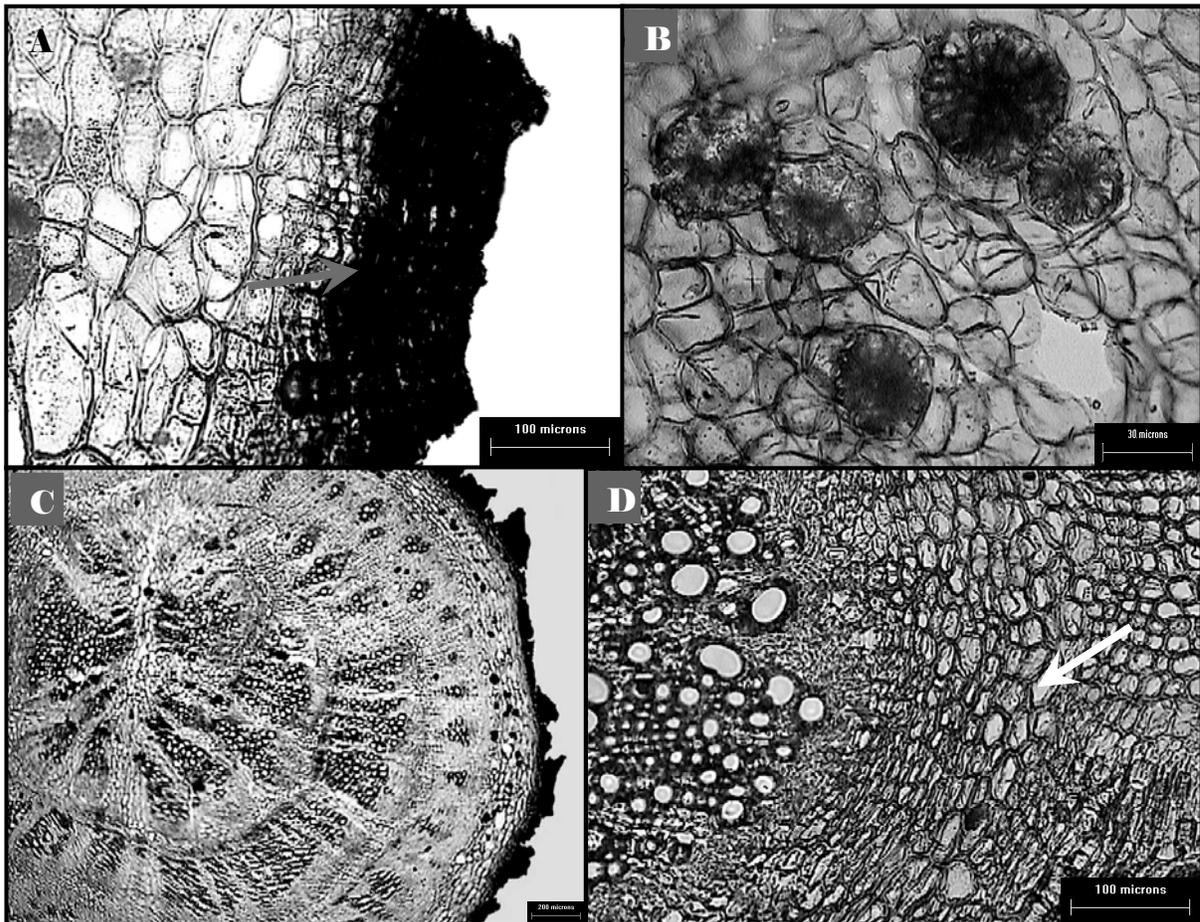


Fig. 8. A-D Corte transversal del rizoma de *Alternanthera caracasana*. A. Peridermis (flecha). B. Drusas en parénquima del córtex. C. Proporción de los fascículos de tejido vascular con relación al tejido fundamental. D Fascículo vascular con fibras periféricas asociadas floema (flecha).

6.5 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LA RAÍZ DE *TIDESTROMIA*

Este apartado no incluye a *T. carnososa* ya que no se consiguió material de esta especie.

6.5.1 Peridermis

En el material estudiado sólo se aprecia el felema que constituye la peridermis; el felógeno y la felodermis no se distinguen. El felema varía entre las especies en el número de estratos que lo conforman y el espesor de las paredes. Por ejemplo, en el felema las células son de forma rectangular, un poco colapsadas y de paredes suberizadas gruesas (Fig. 9A), excepto en *T. tenella*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* y *T. suffruticosa* subsp. *oblongifolia* en donde las células son de paredes suberizadas delgadas (Fig. 9B). En *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*, *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* las células de felema de los estratos internos y cercanos al córtex están ligeramente más colapsadas que las de estratos más externos. Se observaron de 20 a 30 estratos en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, de 12 a 18 estratos en *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Fig. 9A) y subsp. *oblongifolia* y entre tres y seis estratos en *T. tenella*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* y subsp. *eliassoniana* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga (Fig. 9B). En ambas subespecies de *T. suffruticosa* se observan pequeños cristales poligonales de oxalato de calcio en algunas células del felema cercanas al córtex (Fig. 9C).

6.5.2 Tejido fundamental

Está formado por células de parénquima que son de forma obloide con paredes delgadas. En *T. valdesiana* y *T. rhizomatosa* gran parte de este tejido contienen taninos (Fig. 9D).

6.5.3 Tejido vascular secundario

El tejido secundario en la raíz como en el tallo aéreo tiene dos formas de acumulación: en una se forma un cilindro continuo de xilema y floema y se observa en *T. tenella* (Fig. 9E), así como el segundo anillo incipiente (Figs. 9F y G). La otra forma de acumulación la presentan los taxa restantes de *Tidestromia* y se compone de varios anillos concéntricos alternantes de xilema y floema producto de la presencia de cámbiumes vasculares sucesivos. En *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (Fig. 10A) y subsp. *eliassoniana*, *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* y subsp. *oblongifolia* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga se observan anillos completos, pero en *T.*

rhizomatosa y *T. valdesiana* se disponen en paquetes independientes embebidos en una matriz de tejido parenquimático (Fig. 10C y D).

Floema y xilema secundarios

El floema y el xilema secundarios presentan el mismo arreglo y los mismos tipos celulares que el tallo aéreo, pero sus dimensiones varían, éstas se sintetizan en los Cuadros 12 y 13. En estos Cuadros se observa que la densidad de vasos fluctúa de 280 ± 80 vasos/mm² en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* hasta 830 ± 302 vasos/mm² en *T. tenella*. El diámetro radial de los vasos fluctúa en su media de 31.1 ± 7.4 en *T. tenella* o 31.2 ± 7.3 μm en *T. rhizomatosa* hasta 46.4 ± 11.6 μm en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* y el diámetro tangencial de 28.6 ± 7.8 μm en *T. tenella* o 29.2 ± 6.0 en *T. valdesiana* hasta 39.9 ± 10.3 μm en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*. La longitud de los elementos de vaso varía de 104.7 ± 28.0 en *T. tenella* o de 104.8 ± 26 μm en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga hasta 155.3 ± 31.4 μm en *T. valdesiana*. Las fibras tienen una longitud media de 183.3 ± 35.2 μm en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga hasta 263.5 ± 62.8 μm en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*, con un diámetro medio radial que fluctúa entre 14.3 ± 2.2 en *T. rhizomatosa* hasta 21.8 ± 3.9 μm en *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, el diámetro tangencial que varía entre 11.9 ± 2 μm en *T. rhizomatosa* y 14.5 ± 1.8 μm en *T. valdesiana*. El área del xilema es variable y fluctúa de 0.57 ± 0.12 mm² en *T. rhizomatosa* a 45.2 ± 22.9 mm² en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*. El área del parénquima es de 1.9 ± 0.29 mm² en *T. rhizomatosa* a 26.1 ± 12.1 mm² en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*. Además, en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* (cuadro 17) hay radios homogéneos tipo II de Kribs (Fig. 10E), sin radios uniseriados; mientras en las dos subespecies de *T. lanuginosa*, las dos variedades de *T. suffruticosa*, en *T. tenella* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga hay radios pedomórficos tipo II de Carlquist sin radios uniseriados (Fig. 10F).

Cuadro. 10. Dimensión (μm) de las fibras y los elementos de vaso de la raíz de *Tidestromia*

Carácter Taxón	Longitud de fibras	Diámetro radial de fibras	Diámetro tangencial de fibras	Longitud de elementos de vaso	Diámetro radial de vasos	Diámetro tangencial de vasos	Densidad de vasos (por mm^2)
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	215.1 \pm 44.0	20.2 \pm 2.9	13.4 \pm 2.4	126.2 \pm 38.0	36.1 \pm 9.3	29.9 \pm 6.4	398 \pm 107
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	224.9 \pm 67.4	18.5 \pm 2.8	13.1 \pm 2.1	121.8 \pm 23.4	38.5 \pm 9.9	30.6 \pm 7.0	521 \pm 126
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa/Ojinaga</i>	183.3 \pm 35.2	17.3 \pm 2.4	13 \pm 1.8	104.8 \pm 26.5	39.6 \pm 14.1	32.5 \pm 11.2	737 \pm 191
<i>T. rhizomatosa</i>	211.1 \pm 54.3	14.3 \pm 2.2	11.9 \pm 2	144.8 \pm 31.9	42.5 \pm 10.4	38.8 \pm 7.8	704 \pm 151
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	263.5 \pm 62.8	19.6 \pm 2.1	12.3 \pm 1.7	121.7 \pm 30.1	46.4 \pm 11.6	39.9 \pm 10.3	280 \pm 80
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	217.1 \pm 68.8	21.8 \pm 3.9	14.3 \pm 2	129.5 \pm 40.7	41.2 \pm 11.8	34.1 \pm 8.1	423 \pm 132
<i>T. tenella</i>	187.6 \pm 36.5	19.2 \pm 2.8	12.6 \pm 2.1	104.7 \pm 28.0	31.1 \pm 7.4	28.6 \pm 7.8	830 \pm 302
<i>T. valdesiana</i>	234.4 \pm 47.6	16.7 \pm 2.5	14.5 \pm 1.8	155.3 \pm 31.4	31.2 \pm 7.3	29.2 \pm 6.0	797 \pm 175

Cuadro. 11. Área (mm^2) del xilema y parénquima de la raíz de *Tidestromia*

Carácter área Taxón	Xilema	Parénquima	Total
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	7.3 \pm 5.7	7.4 \pm 4.1	14.7 \pm 10.9
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	4.1 \pm 0.12	4.7 \pm 0.32	8.8 \pm 0.26
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa /Ojinaga</i>	4.4 \pm 3.4	4.1 \pm 3.1	8.5 \pm 4.3
<i>T. rhizomatosa</i>	0.57 \pm 0.12	1.9 \pm 0.29	2.5 \pm 3.9
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	8.5 \pm 3.2	26.1 \pm 12.1	45.2 \pm 22.9
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	11.4 \pm 3.1	8.4 \pm 1.9	19.8 \pm 5.1
<i>T. tenella</i>	0.93 \pm 0.39	3.3 \pm 1.9	4.3 \pm 1.5
<i>T. valdesiana</i>	3.6 \pm 1.5	15.4 \pm 1.3	19 \pm 0.7

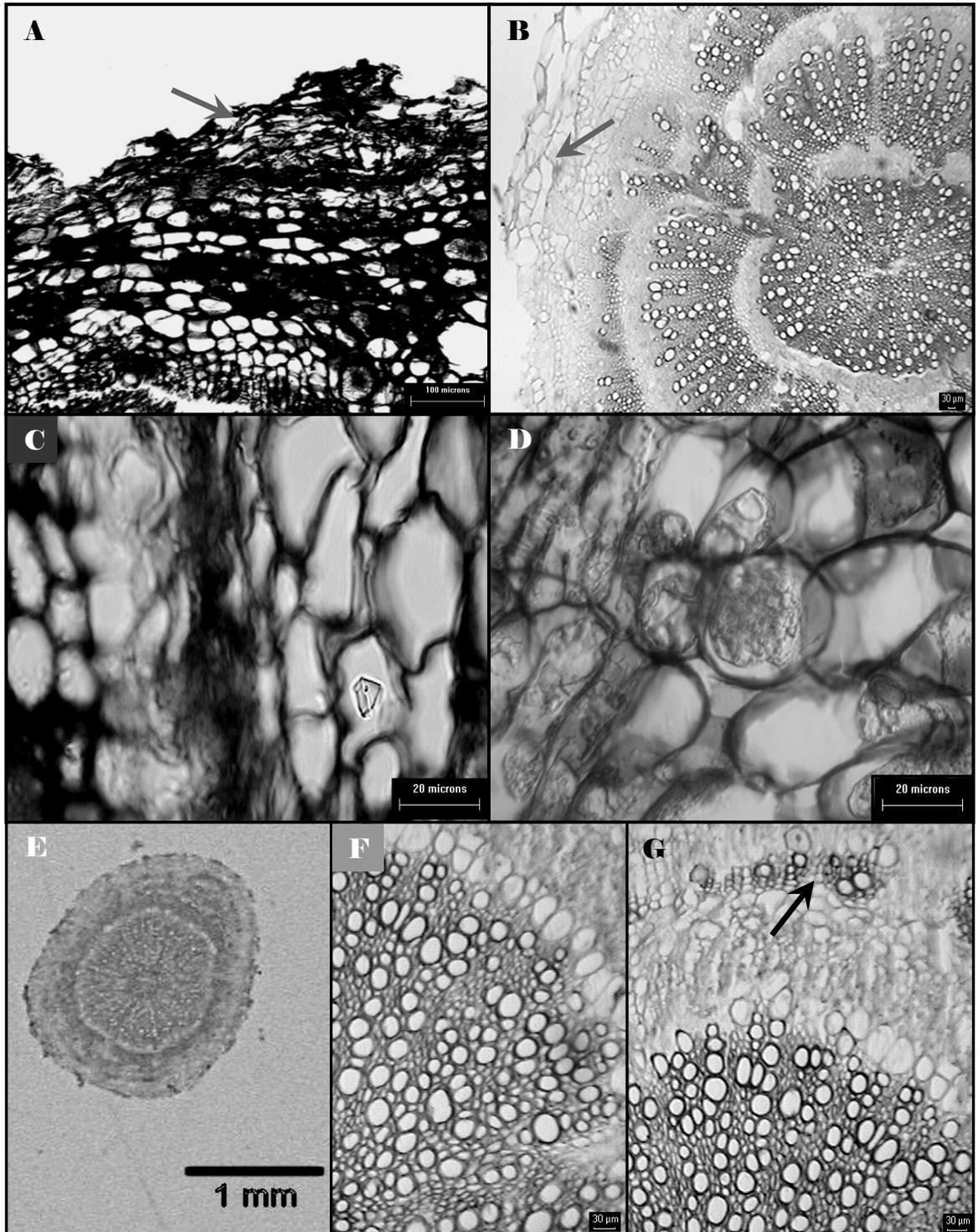


Fig. 9. A-G Corte transversal de la raíz de *Tidestromia*. A. Peridermis en *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (flecha) B. Peridermis de *T. tenella*. (flecha) C. Cristal prismático en el felema en *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*. D. Idioblastos taníferos en tejido parenquimatoso de *T. rhizomatosa*. E. Tejido vascular constituido por un cilindro de xilema en *T. tenella*. F. Cilindro vascular con actividad cambial. G. Anillo de xilema discontinuo (flecha) en *T. tenella*.

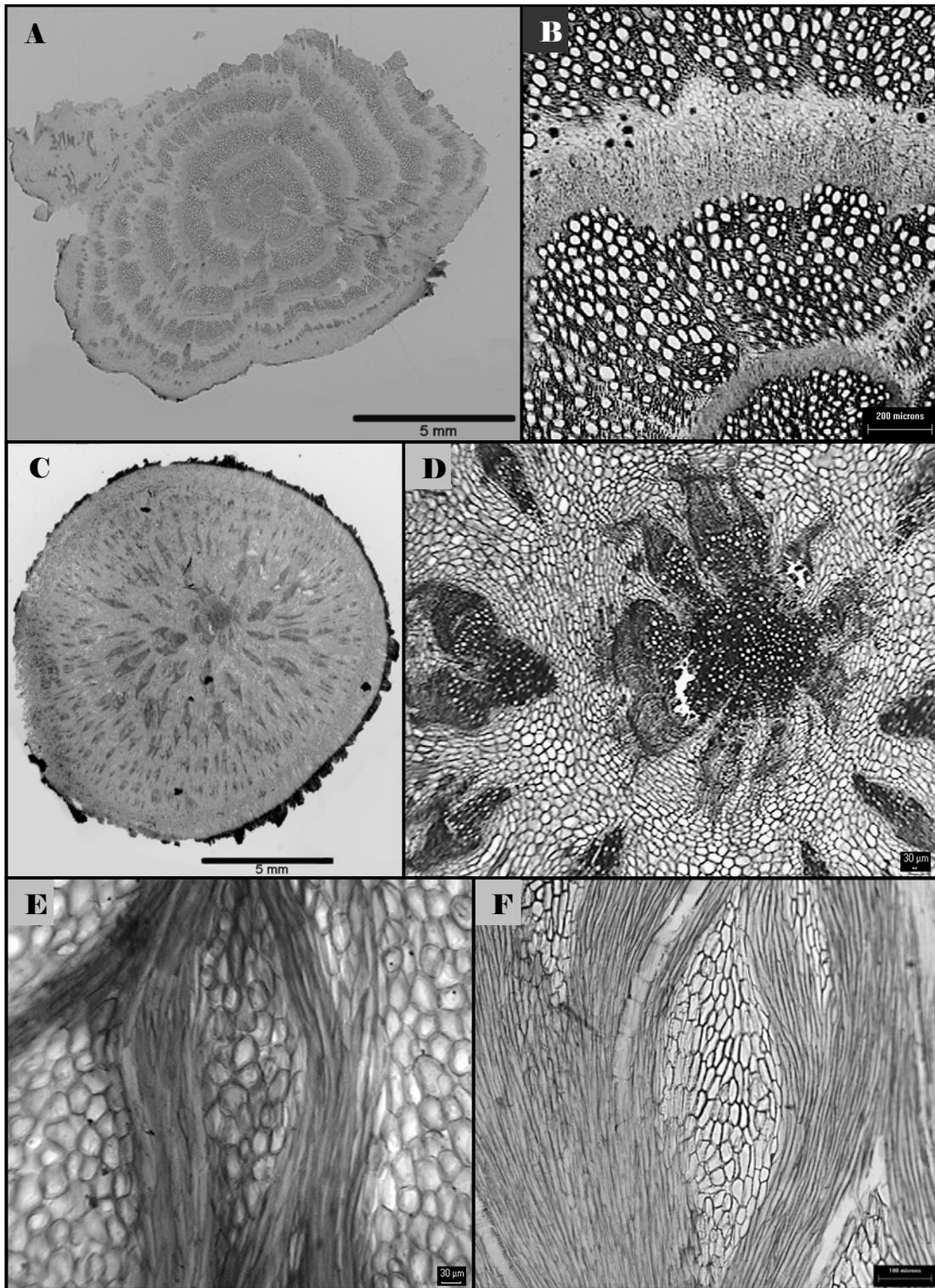


Fig. 10. Corte transversal de raíz (A-D) y corte longitudinal del tejido vascular (E, F) de *Tidestromia*. A. Tejido vascular compuesto por varios anillos en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. B. Anillos de tejido vascular continuo en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. C. Tejido vascular discontinuo en *T. valdesiana*. D. Fascículos vasculares independientes en *T. valdesiana*. E. Radio homogéneo en *T. valdesiana*. F. Radio pedomórfico en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*.

6.6 DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LA RAÍZ DE *ALTERNANTHERA CARACASANA* E *IREGINE DIFFUSA*

Sólo se describe la raíz para *A. caracasana* e *I. diffusa* ya que no se obtuvo material de *P. cardenasii*. En *A. caracasana* las raíces son tuberosas de apariencia engrosada y anatómicamente tienen abundante tejido parenquimatoso y poco tejido vascular.

6.6.1 Peridermis

Únicamente se observa el felema que constituye la peridermis; el felógeno y la felodermis no se distinguen. Las células del felema son de forma rectangular, un poco colapsadas y de paredes suberizadas delgadas, estas células están distribuidas en 6 a 12 estratos (Cuadro 16).

6.6.2 Tejido fundamental

Córtex

Se encuentra subyacente a la peridermis y lo constituyen células de parénquima de forma isodiamétrica con paredes delgadas. Hay idioblastos que contienen drusas. En *I. diffusa* algunas células contienen amiloplastos como material de reserva. En *A. caracasana* hay una gran acumulación de tejido parenquimático en la región central, a tal punto que el parénquima asociado al metaxilema se reactiva en su división para formar una médula parenquimatosa (Fig. 11A y B).

6.6.3 Tejido vascular secundario

La acumulación del tejido vascular es diferente en las dos especies. En *A. caracasana* se compone de dos anillos concéntricos discontinuos organizados en fascículos vasculares (inmersos en una matriz parenquimática), los contiguos al córtex son más pequeños, el xilema primario de la región central se distribuye formado 8 arcos (Fig. 11B). En *I. diffusa*, (Fig. 11C) se compone de más de dos anillos continuos concéntricos de xilema y floema secundario producto de la presencia de cámbiumes vasculares sucesivos, el xilema primario de la región central se distribuye formado dos arcos (Fig. 11D).

Floema y xilema secundario

En *A. caracasana* el floema secundario tiene forma de cono, se distribuye en paquetes independientes constituidos por células del tubo criboso, células acompañantes nucleadas de forma angulosa y pequeñas células de parénquima. El xilema lo componen fascículos vasculares sólo constituidos por vasos, las dimensiones del xilema se presentan los Cuadros 14 y 15. En *I.*

diffusa el floema y el xilema presentan los mismos tipos celulares que en el tallo aéreo, pero sus dimensiones difieren y se muestran los Cuadros 14 y 15.

Cuadro. 12. Dimensión (μm) de las fibras y los elementos de vaso de la raíz de *Alternanthera caracasana* e *Iresine diffusa*

Carácter Especie	Longitud de fibras	Diámetro radial de fibras	Diámetro tangencia l de fibras	Longitud de elementos de vaso	Diámetro radial de vasos	Diámetro tangencia l de vasos	Densidad de vasos (por mm^2)
<i>A. caracasana</i>	—	—	—	117.9 \pm 40	14.2 \pm 4.2	14.7 \pm 4.3	449 \pm 161
<i>I. diffusa</i>	351.1 \pm 85.6	17.2 \pm 5.7	10.4 \pm 2	169.7 \pm 46.9	24.5 \pm 7.5	18.7 \pm 4.8	764 \pm 193

Cuadro. 13. Área (mm^2) del xilema y parénquima en la raíz de *Alternanthera caracasana* e *Iresine diffusa*

Carácter área Especie	Xilema	Parénquima	Total
<i>A. caracasana.</i>	0.068 \pm 0.022	0.1 \pm 0.07	0.09 \pm 0.06
<i>I. diffusa</i>	2.3 \pm 0.6	7.8 \pm 1.4	5.7 \pm 0.4

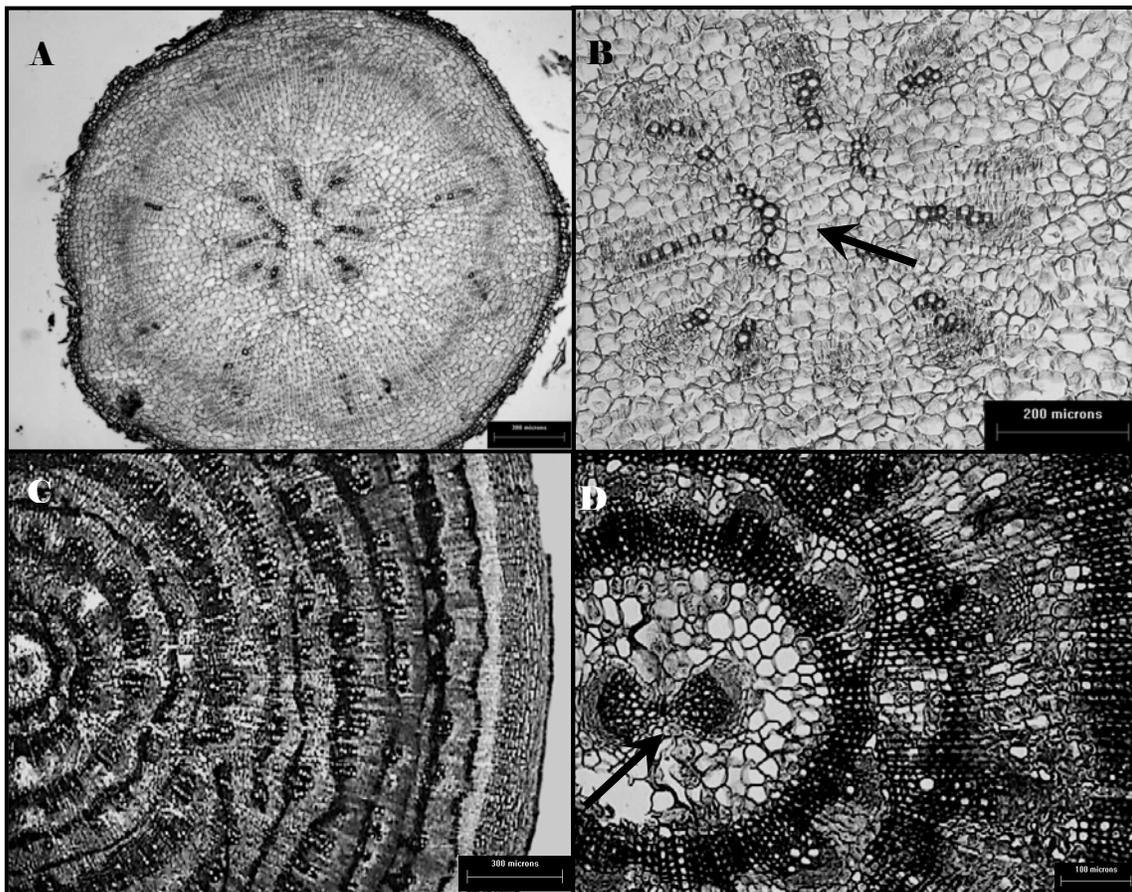


Fig. 11. A-D Corte transversal de la raíz. A. Tejido vascular con xilema poliarco de *Alternanthera caracasana*. B Médula de *Alternanthera caracasana* (flecha). C. Tejido vascular de *I. diffusa*. D. Xilema central diarco de *Iresine diffusa* (flecha).

6.7 COMPARACION DE CARACTERES CUANTITATIVOS

Los resultados del ANCOVA muestran que entre los taxa estudiados hay diferencias estadísticamente significativas para la mayoría de las dimensiones de los caracteres del tejido vascular analizados (Cuadro 14). Sin embargo, la comparación de medias con la prueba de Tukey (HSD) resuelve que las dimensiones de los elementos del tejido vascular no permiten establecer estados de carácter discretos para uno o más taxa debido a la variabilidad observada en las mediciones (Figs. 12 y 13).

Cuadro 14. Valores de F y probabilidad de F (P) de las dimensiones de algunos elementos de xilema de las especies estudiadas.

Carácter de xilema	F	GI	P
Tallo			
Longitud de fibras	2.426	10	0.040
Longitud de elementos de vasos	2.420	10	0.040
Diámetro radial de vasos	2.641	10	0.028
Diámetro tangencial de vasos	3.097	10	0.013
Área de xilema	2.554	10	0.032
Área de parénquima	4.255	10	0.002
Área total	3.755	10	0.005
Densidad de vasos	3.113	10	0.013
Raíz			
Longitud de fibras	2.425	10	0.040
Longitud de elementos de vasos	2.193	10	0.060
Diámetro radial de vasos	2.850	10	0.019
Diámetro tangencial de vasos	2.827	10	0.020
Área de xilema	4.208	10	0.002
Área de parénquima	4.343	10	0.002
Área total	6.935	10	0.0001
Densidad de vasos	4.335	10	0.002

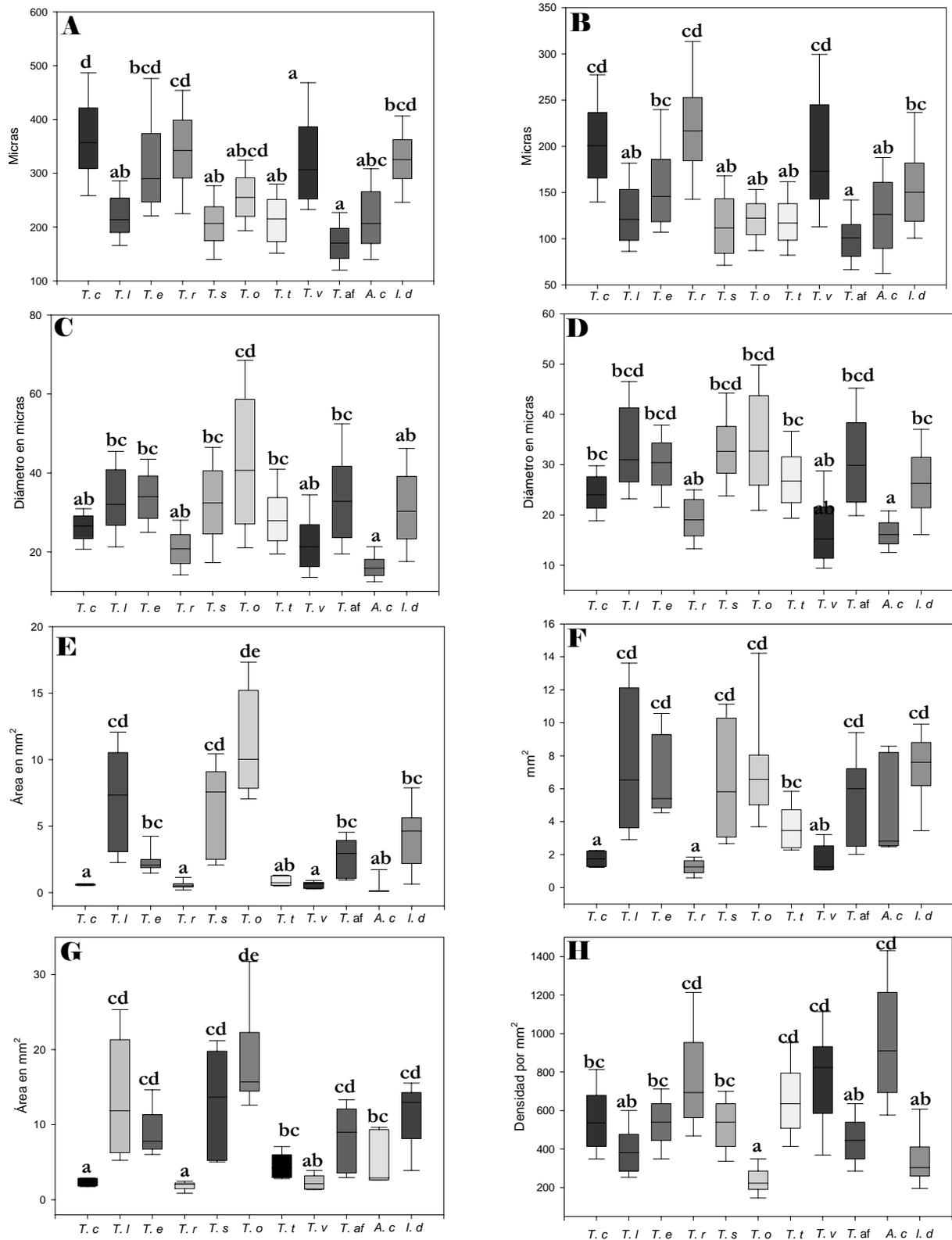


Fig. 12. Comparación de la dimensión de ocho variables del tallo aéreo: A. Longitud de fibras. B. Longitud de elementos de vaso. C. Diámetro radiadle vasos. D. Diámetro tangencial de vasos. E. Área del parénquima. F. Área de xilema. G. Área total. H. Densidad de vasos. (T.c.=*Tidestromia carnososa*, T.l.=*T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, T.e.= *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, T.r.=*T. rhizomatosa*, T.s.= *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, T.o.= *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*, T.t.=*T. tenella* T.v.=*T. valdesiana*, T.af.=*T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga, A.c.=*Alternanthera caracasana* e l.d.=*Iresine diffusa*. Las cajas muestran la amplitud, las barras muestran los valores mínimo y máximo y la línea central el valor de la media.

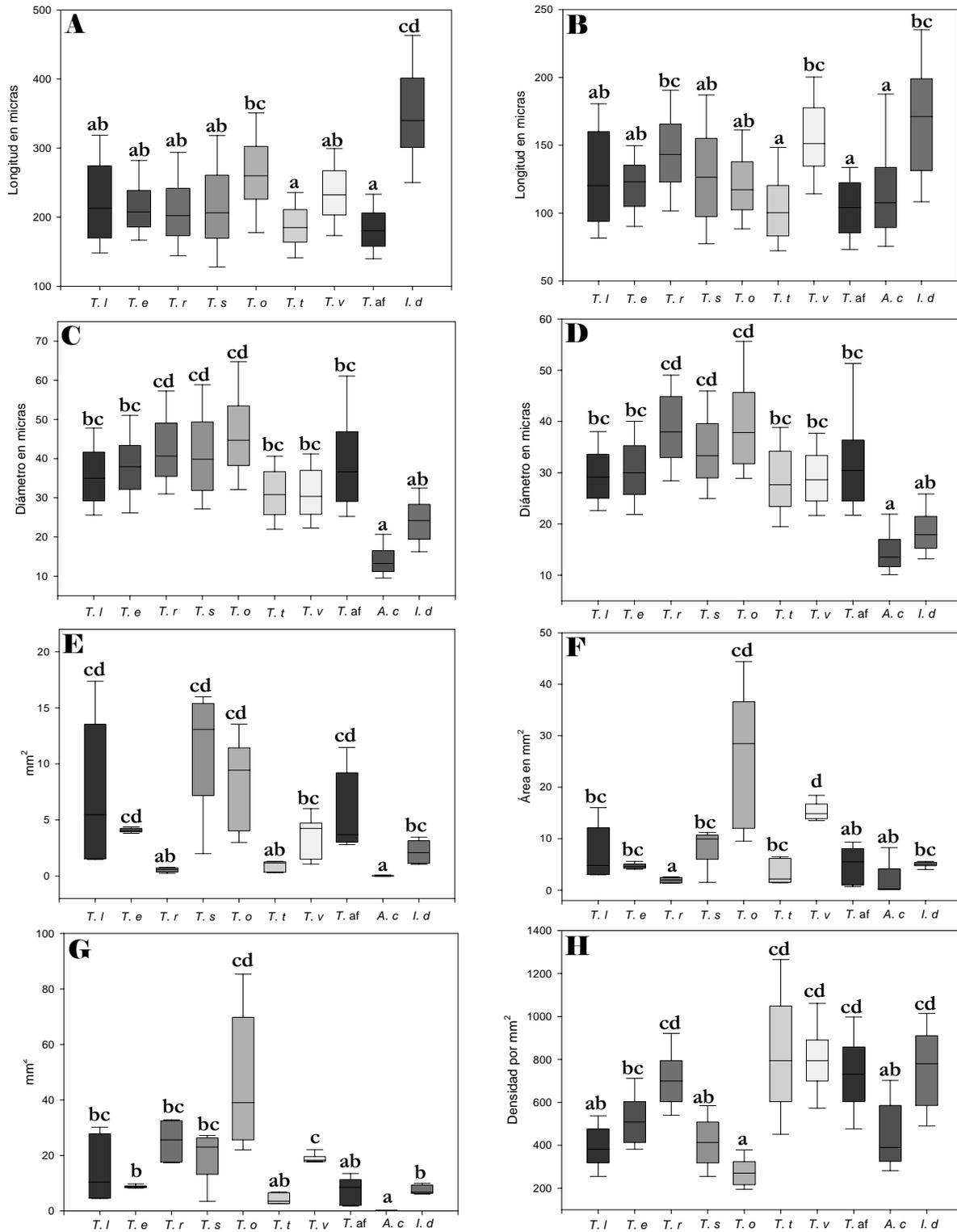


Fig. 13. Comparación de la dimensión de ocho variables de la raíz: A. Longitud de fibras. B. Longitud de elementos de vaso. C. Diámetro radial y D. tangencial de vasos. E. Área del parénquima. F. Área de xilema. G. Área total. H. Densidad de vasos. (T.l.=*T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, T.e.= *T. lanuginosa* subsp. *ellassoniana*, T.r.=*T. rhizomatosa*, T.s.= *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*, T.o.= *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*, T.t.=*T. tenella* T.v.=*T. valdesiana*, T.af.=*T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga, A.c.=*Alternanthera caracasana* e l.d.=*Iresine diffusa*). Las cajas muestran la amplitud, las barras muestran los valores mínimo y máximo y la línea central el valor de la media.

6.7 EL HÁBITO EN *TIDESTROMIA* Y OTROS TAXA RELACIONADOS.

En este trabajo se distinguen cuatro tipos de hábito para los taxa estudiados: el terófito (anual) en *Tidestromia carnososa* y *T. tenella*; el caméfito sufrutescente en *Iresine diffusa*, las dos subespecies de *T. lanuginosa* y las dos variedades de *T. suffruticosa*; el criptófito con rizoma en *Alternanthera caracasana*, *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, así como el nanofanerófito en *Pedersenia cardenasii*. A continuación se describen las características de los tipos de hábito.

6.7.1 Terófito (anual).

Tallo aéreo. *Tidestromia carnososa* y *T. tenella* (Fig. 14A y B) tienen tallos aéreos de apariencia frágil, de color verde amarillento, verde olivo a pardo, sin yemas en la base, ascendentes o decumbentes y muy ramificados desde la base. Los tallos aéreos están cubiertos por una cutícula que es la más delgada entre los taxa estudiados (Cuadro 15). La epidermis es uniestratificada y desarrolla células papilosas. El tejido vascular secundario está constituido por un anillo de floema y xilema continuo (Fig. 14C) y un segundo anillo poco desarrollado y discontinuo. El xilema de *T. carnososa* tiene las fibras más largas de las especies incluidas en el estudio (Fig. 12A). Además, en las dos especies hay parches de fibras periféricos al floema (Cuadro 15).

Raíz. *Tidestromia tenella* tiene raíces de apariencia frágil, de color pardo-amarillentas, axonomorfas, rectas, delgadas o moderadamente engrosadas, con la superficie lisa y textura suave. Se observan raíces secundarias muy delgadas y cortas; en algunos individuos se bifurcan cerca del ápice. La anatomía de la raíz en esta especie la constituyen la peridermis con pocos estratos de felema no colapsados (Cuadro 17), y el córtex formado por parénquima. El tejido vascular secundario se acumula formando un cilindro, y el xilema tiene la mayor densidad de vasos y los elementos de vaso son los más cortos de los once taxa estudiados.

6.7.2 Criptófito con rizoma.

En *Alternanthera caracasana*, *Tidestromia rhizomatosa* y *T. valdesiana* (Fig. 14D y G) el hábito criptófito con rizoma se distingue por la presencia de tallos subterráneos que crecen de manera indefinida, generalmente en posición horizontal (debido al plegamiento experimentado durante su crecimiento), y algunas veces crecen de forma vertical; son de color pardo oscuro o pardo cenizo.

Cuadro. 15. Caracteres cualitativos anatómicos del tallo aéreo entre los taxa incluidos en este estudio. Los caracteres utilizados para el análisis filogenético se marcan con un asterisco.

Taxón	Carácter	*Grosor de cutícula (µm)	Presencia de papilas en la epidermis	*Tejido que cubre la superficie	*Origen de la peridermis	Número de estratos de felema	*Presencia de colénquima	*Presencia de cristales prismáticos y en arenas	Médula con células de parénquima de paredes lignificadas	Floema	Número de anillos del crecimiento vascular secundario	*Presencia de tilides en vasos	Presencia de células lignificadas en radios	*Presencia de drusas en xilema
<i>T. carnosa</i>		1-2	Si	epidermis	—	—	si	No	no	continuo	un anillo con parches de fibras	no	no	no
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>		4-5	Si	epidermis	—	—	si	No	no	continuo	un anillo e inicio de otro con parches de fibras	no	no	no
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>		Ausente	No	Peridermis continua	del parénquima subepidérmico	3 - 8	no	No	no	continuo	más de dos anillos	no	no	si
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i> Ojinaga		4-5	No	Peridermis discontinua	de la epidermis	3 - 8	no	No	no	continuo	más de dos anillos	no	si/no	si
<i>T. rhizomatosa</i>		4-5	Si	epidermis	—	—	si	No	si	continuo	un anillo	no	no	no
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>		4-5	No	Peridermis discontinua	de la epidermis	3 - 8	no	prismáticos en felema	no	continuo	más de dos anillos	si	si/no	no
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>		Ausente	No	Peridermis continua	del parénquima subepidérmico	7 - 15	no	prismáticos en felema y de arena en córtex	no	continuo	más de dos anillos	si	no	si
<i>T. tenella</i>		1-2	Si	epidermis	—	—	si	No	no	continuo	un anillo e inicio de otro con parches de fibras	no	no	no
<i>T. valdesiana</i>		4-5	Si	epidermis	—	—	si	No	no	continuo	un anillo con parches de fibras	no	no	no
<i>A. caracasana</i>		6-8	No	epidermis	—	—	no	No	no	discontinuo	un anillo con parches de fibras	no	no	no
<i>I. diffusa</i>		Ausente	No	Peridermis continua	de la epidermis	5 - 12	si	No	no	discontinuo	más de dos anillos	no	no	no
<i>P. cardenasii</i>		Ausente	No	Peridermis continua	del parénquima subepidérmico	5 - 12	no	No	no	discontinuo	más de dos anillos con parches de fibras	no	no	no

Los rizomas tienen yemas a lo largo de la superficie, característica que los distingue de las raíces y que anatómicamente se definen por la presencia del ápice de brote y los primordios foliares laterales (Fig. 14F). En algunos individuos de *A. caracasana* y *T. valdesiana* (Fig. 14C) las yemas sólo se observan a varios centímetros de profundidad, o no se observan, debido a que son desplazadas por la peridermis que se está desarrollando. Además, en *A. caracasana* los rizomas de almacenamiento y las raíces tuberosas se originan a nivel de los nudos de los tallos aéreos postrados (Figs. 16A y B).

La peridermis de los rizomas de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* tiene más de 18 estratos de felema (Cuadro 16). El córtex y la médula lo constituyen en su mayor parte idioblastos taniníferos y no acumulan drusas (Cuadro 16). El tejido vascular secundario lo componen dos o más anillos discontinuos constituidos por fascículos vasculares (Fig. 9D). El xilema tiene una alta densidad de vasos, tiene los elementos de vaso más cortos (Cuadro 6) y desarrolla radios homogéneos tipo II de Kribs. A diferencia de los rizomas de *A. caracasana* que se caracterizan por tener la peridermis con menos de 16 estratos de felema no colapsado (Cuadro 16), tienen drusas en córtex y médula, y tienen fibras asociadas al floema de los haces vasculares, estos haces están dispuestos en dos o más anillos discontinuos inmersos en parénquima (Cuadro 16, Fig. 9D). Además, en el xilema los elementos de vaso tienen el diámetro más pequeño (Cuadro 6).

Tallo aéreo. En *Tidestromia rhizomatosa* y *T. valdesiana* los tallos aéreos son delgados, ascendentes o ligeramente postrados, de color verde olivo, verde grisáceo a cenizo, mientras que en *A. caracasana* son postrados o procumbentes y de color verde pálido a intenso. En las tres especies se observan yemas en la región basal de los tallos aéreos cercana al suelo. En *T. valdesiana* y *A. caracasana*, la ramificación de los tallos aéreos es cercana al suelo, mientras, en *T. rhizomatosa* es escasa y alrededor de un centímetro por arriba del suelo. La anatomía de los tallos aéreos de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* es muy similar a la descrita para los tallos aéreos de *T. carnosa* y *T. tenella*, ya que tienen epidermis con células papilosas. El córtex está formado por uno o dos estratos de colénquima y varios estratos de parénquima (Cuadro 15). El tejido vascular secundario se acumula formando un anillo continuo con crecimiento secundario. En *T. rhizomatosa* las células de la médula tienen paredes lignificadas. En *A. caracasana* la epidermis no tiene células papilosas, el córtex está constituido por hipodermis colenquimatosa y varios estratos

Cuadro. 16. Comparación de los caracteres anatómicos del rizoma de tres especies

Carácter Especie	# de estratos de felema	Presencia de células de parénquima con taninos	Presencia de drusas en parénquima del córtex, médula	Presencia de fibras periféricas al floema	Acumulación del tejido vascular secundario	Tipo de radios
<i>T. rhizomatosa</i>	18 – 24	si	no	no	más de dos anillos concéntricos discontinuos	homogéneos tipo II
<i>T. valdesiana</i>	27 – 32	si	no	No	más de dos anillos concéntricos discontinuos	homogéneos tipo II
<i>A. caracasana</i>	10 – 16	no	si	si	más de dos anillos concéntricos discontinuos	medulares

de parénquima (Fig. 5A) y el tejido vascular se acumula formando un anillo discontinuo de fascículos vasculares.

Respecto al tejido vascular secundario, en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* (Cuadro 15), el floema es continuo (al igual que en *T. carnosa* y *T. tenella*). En *Alternanthera caracasana* y *T. valdesiana* (Cuadro 15) hay parches de fibras periféricos externos al floema y tienen los vasos de menor diámetro. *Alternanthera caracasana* tiene el área menor de xilema (Fig. 12E y G), los elementos de vaso más cortos y en mayor densidad (Fig. 12H).

Raíz. Las raíces son muy largas, crecen de manera indefinida, generalmente en posición horizontal, algunas veces de manera vertical; son de color pardo oscuro o pardo cenizo; en *T. rhizomatosa* son ligeramente engrosadas y muy engrosadas en *A. caracasana* y *T. valdesiana*. La estructura anatómica del tejido dérmico, fundamental y vascular secundario de las raíces de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* es similar a la de los rizomas (cuadro 17), excepto por la ausencia de yemas en la superficie y de médula en la raíz. Además, las raíces de estas dos especies tienen la peridermis más gruesa de las especies estudiadas. El xilema en *A. caracasana* acumula gran cantidad de tejido parenquimático, desarrolla vasos de diámetro pequeño (Fig. 13C y D) los radios se forman desde la médula y tiene el área menor de xilema en sección transversal de las especies estudiadas.

Cuadro. 17. Caracteres cualitativos anatómicos de la raíz entre los taxa incluidos en este estudio. Los caracteres utilizados para el análisis filogenético, se marcan con un asterisco.

Carácter Taxón	*Presencia de células de felema colapsadas	*Núm. de estratos de felema	*Presencia de cristales prismáticos en el felema	*Presencia de células de parenquima con taninos	*Número de anillos de crecimiento vascular secundario	Presencia de tílides en vasos	*Presencia de drusas en radios	Presencia de células lignificadas en radios	*Tipo de radios
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	no	3 - 6	no	no	más de dos anillos continuos	No	no	no	pedomórficos tipo II
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	si	3 - 6	no	no	más de dos anillos continuos	No	si	no	pedomórficos tipo II
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i> /Ojinaga.	no	3 - 6	no	no	más de dos anillos continuos	No	si	si/no	pedomórficos tipo II
<i>T. rhizomatosa</i>	si	20 - 29	no	si	más de dos anillos discontinuos	No	no	no	homogéneos tipo II
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	si	12 - 18	si	no	más de dos anillos continuos	Si	no	si/no	pedomórficos tipo II
<i>T. suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	si	12 - 18	si	no	más de dos anillos continuos	Si	si	no	pedomórficos tipo II
<i>T. tenella</i>	no	3 - 6	no	no	un anillo vascular	No	no	no	pedomórficos tipo II
<i>T. valdesiana</i>	si	24 - 30	no	si	más de dos anillos discontinuos	No	no	no	homogéneos tipo II
<i>A. caracasana</i>	no	6 - 12	no	no	más de dos anillos continuos	No	no	no	medulares
<i>I. diffusa</i>	no	6 - 12	no	no	más de dos anillos continuos	No	no	no	pedomórficos tipo II

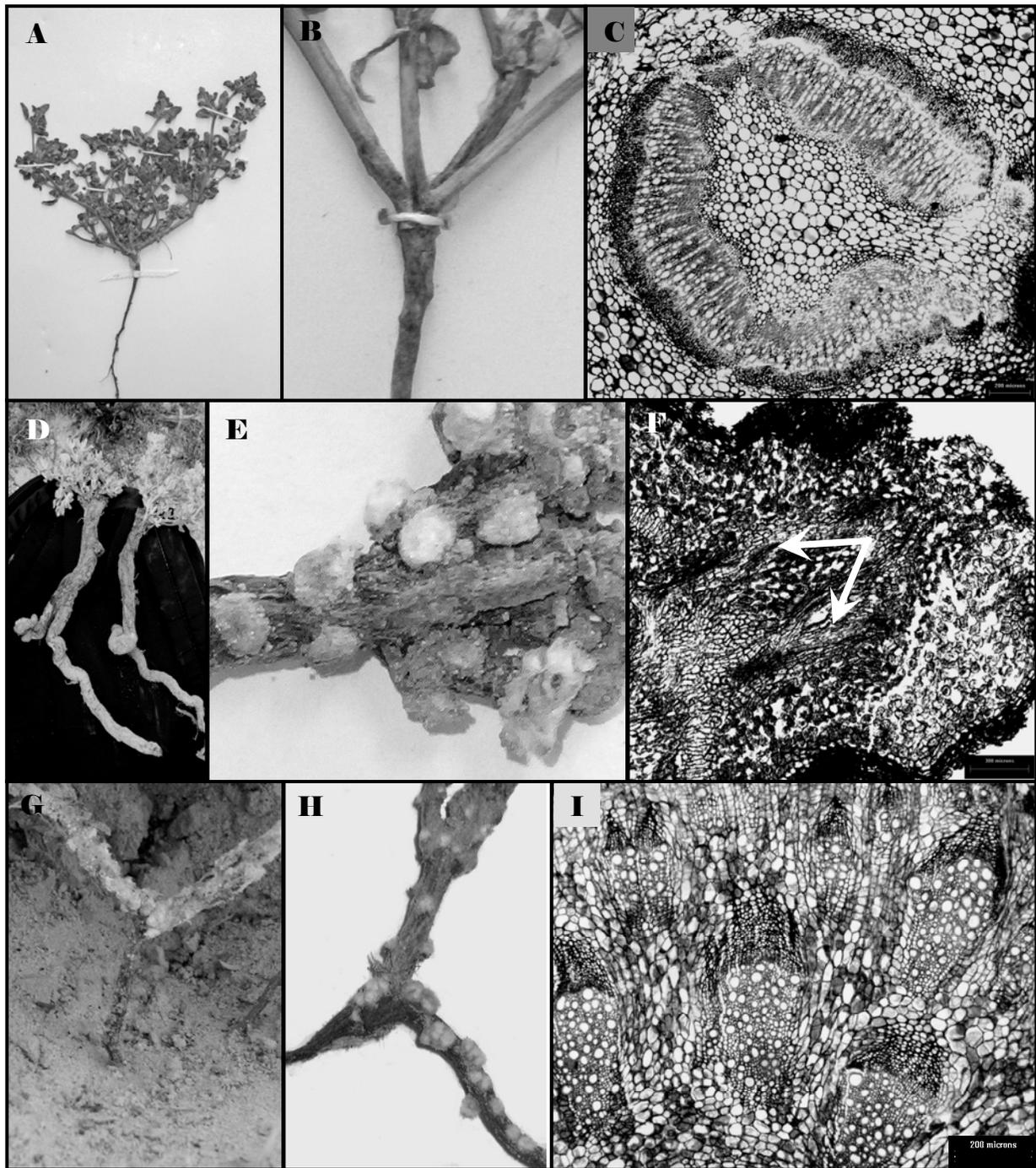


Fig. 14. Caracteres morfológicos y anatómicos de *Tidestromia*. A y B. Hábito terófito de *T. tenella*. C. Anatomía caulinar de *T. tenella*. D. Hábito criptófito con rizoma de *T. valdesiana*. E. Yemas del rizoma de *T. valdesiana*. F. Corte transversal de una yema de *T. valdesiana* mostrando el ápice vegetativo y los primordios foliares (flechas). G. Rizoma de *T. rhizomatosa*. H. Yemas del rizoma de *T. rhizomatosa*. I. Tejido vascular secundario del rizoma de *T. rhizomatosa*.

6.7.3 Caméfito sufrutescente.

Este hábito se observa en *I. diffusa*, las dos subespecies de *T. lanuginosa*, *T. lanuginosa*/Ojinaga y las dos variedades de *T. suffruticosa*. Se caracteriza por tener la región basal de los tallos aéreos principales leñosa. Estos tallos dan origen a nuevos brotes en posición ortótropa por lo que adquieren una posición vertical, aunque a veces crecen de manera ascendente durante su ciclo de vida.

Tallo aéreo. En estos seis taxa se pueden distinguir dos subtipos del hábito caméfito sufrutescente: el sufruticoso y el sufruticulososo (Fig. 15A y B).

El sufruticoso observado en las dos variedades de *T. suffruticosa*, se distingue porque la región basal leñosa de los tallos aéreos principales se extiende hacia las ramas, más allá de la base; en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* la región basal de los tallos es ligeramente menos lignificada. Los tallos aéreos son ascendentes, de coloración verde olivo o verde grisáceo, ramifican y producen nuevas yemas en la base cerca del suelo.

El subtipo sufruticulososo (Fig. 15C) se observa en *I. diffusa*, las dos subespecies de *T. lanuginosa* y *T. lanuginosa*/Ojinaga. Se caracteriza porque la lignificación en la base de los tallos aéreos es limitada y difícil de distinguir. En *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (Fig. 15D) se observan brotes en la base de los tallos aéreos cercanos al suelo, mientras que en las demás no se observan. En *I. diffusa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* y *T. lanuginosa*/Ojinaga los tallos aéreos ramifican desde la base cerca del suelo, mientras que en *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* ramifican a dos o tres centímetros sobre el nivel del suelo. En *I. diffusa* los tallos aéreos son de coloración verde olivo o verde pajizo, ascendentes y erectos, mientras que en las dos subespecies de *T. lanuginosa* y *T. lanuginosa*/Ojinaga son de coloración pardo claro, verde olivo a rojizos, decumbentes, ascendentes o postrados.

La superficie de los tallos aéreos de los taxa sufrutescentes está cubierta por una peridermis (excepto en *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, quizá aún no desarrollada) que se origina de distintos tejidos. En *I. diffusa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga y *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* la epidermis es sustituida tempranamente por la peridermis, en tanto que en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* se produce del parénquima

subyacente a la epidermis (Cuadro 15). Las dos variedades de *T. suffruticosa* acumulan cristales prismáticos dentro de las células del felema cercanas al córtex (Cuadro 15).

En el tejido vascular formado por más de dos anillos (Fig. 15C y F), así como en el formado por un anillo y un segundo en desarrollo (*T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*), el floema es continuo, excepto en *I. diffusa*. El xilema de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga tiene las fibras más cortas (Fig. 12A); ésta y *A. caracasana* tienen los elementos de vaso más cortos de las especies estudiadas. *Tidestromia suffruticosa* var. *oblongifolia* tiene los vasos de mayor diámetro (Fig. 12C y D) y la menor densidad de vasos (Fig. 7H), así como el mayor área de xilema (Fig. 12E y G) de las especies estudiadas. Las dos variedades de *T. suffruticosa* desarrollan tílides en algunos vasos (Cuadro 15) mientras que *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* (Cuadro 15) presentan células de paredes lignificadas en los radios.

Raíz. En los seis taxa las raíces son axonomorfas, ásperas, fibrosas y tienen crecimiento secundario (Figs. 15B); en algunos individuos de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* ramifican a lo largo de su trayectoria o bifurcan cerca del ápice y tienen raíces secundarias delgadas y en *I. diffusa* ramifican desde que inician su desarrollo en diferentes direcciones. En *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (Fig. 15C) y *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* las raíces son gruesas o ligeramente robustas; en *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana* y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* son delgadas y en *I. diffusa* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga son ligeramente engrosadas. En *I. diffusa*, las dos subespecies de *T. lanuginosa* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga las raíces son de color pardo claro o pardo opaco y en las dos variedades de *T. suffruticosa* son de color pardo oscuro.

La superficie de las raíces en los seis taxa está cubierta por la peridermis. En las dos subespecies de *T. lanuginosa* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga el número de estratos de felema es menor que en *I. diffusa*, en esta última es menor que en las dos variedades de *T. suffruticosa*. Al igual que en el tallo aéreo, las raíces de las dos variedades de *T. suffruticosa* acumulan cristales prismáticos en las células del felema cercanas al córtex (Cuadro 17), el tejido vascular secundario acumula más de dos anillos de floema y xilema. El xilema de *T. lanuginosa*

subsp. *lanuginosa*/Ojinaga tiene las fibras y elementos de vaso más cortos (Figs. 13C y D) y *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* tiene la menor densidad de vasos (Fig. 13D) de las especies incluidas en este estudio. En las dos variedades de *T. suffruticosa* se observan tílides en algunos vasos (Cuadro 17). Por último, al igual que en el tallo aéreo, en la raíz de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* los radios tienen células de paredes lignificadas.

6.7.4 Nanofanerófito.

Pedersenia cardenasii tiene hábito nanofanerófito por ser arbustiva trepadora (Fig. 16E). La anatomía del tallo aéreo consiste de peridermis, tejido vascular secundario formado por más de cinco anillos, paquetes periféricos de fibras externos al floema y floema discontinuo (Fig. 16F) como en *Alternanthera caracasana* e *Iresine diffusa*.

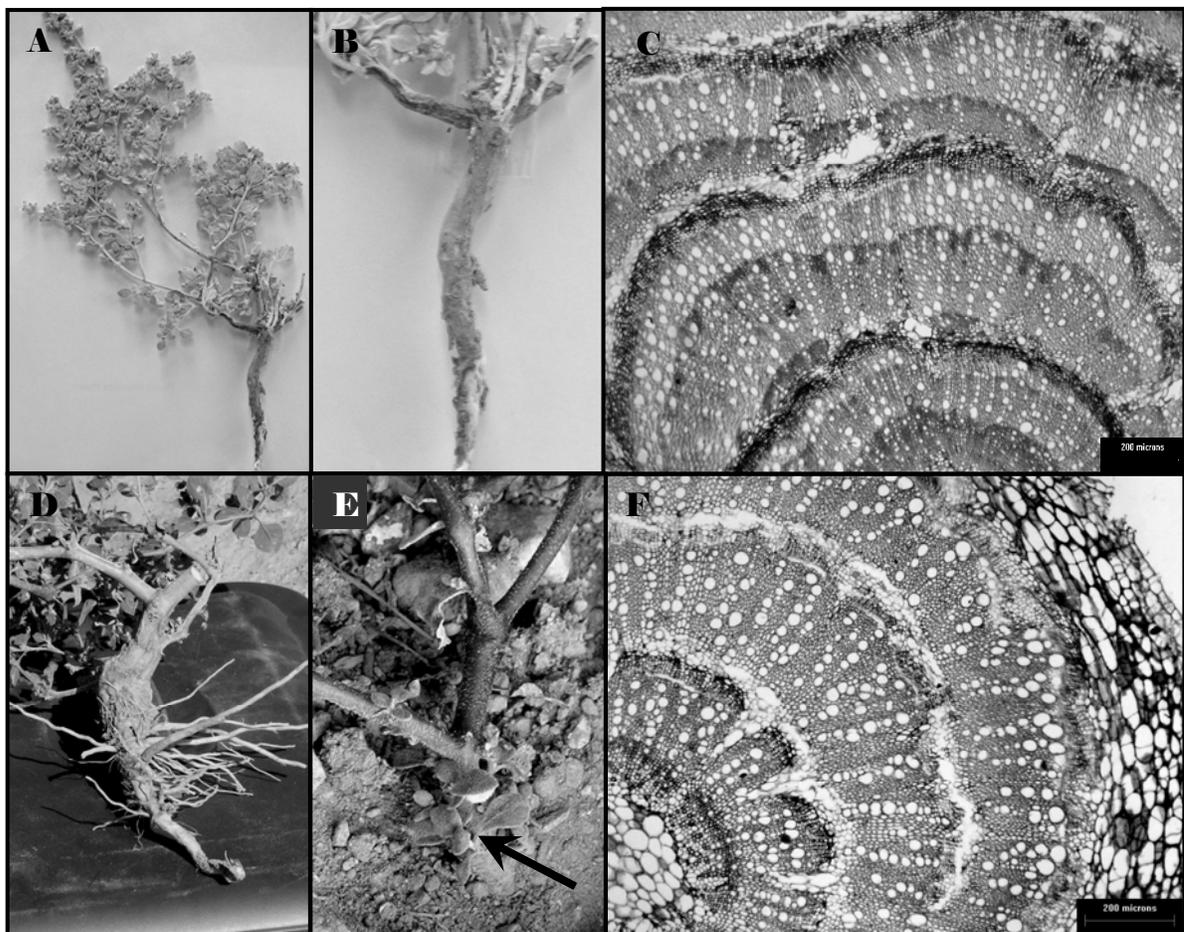


Fig. 15. Caracteres morfológicos y anatómicos de *Tidestromia*. A y B Hábito caméfito sufrutescente de *T. suffruticosa* var. *oblongifolia*. C. Anatomía caular de *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*. D. Tallo aéreo de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. E. Brotes en el tallo aéreo de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (flecha). F. Anatomía caular de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*.

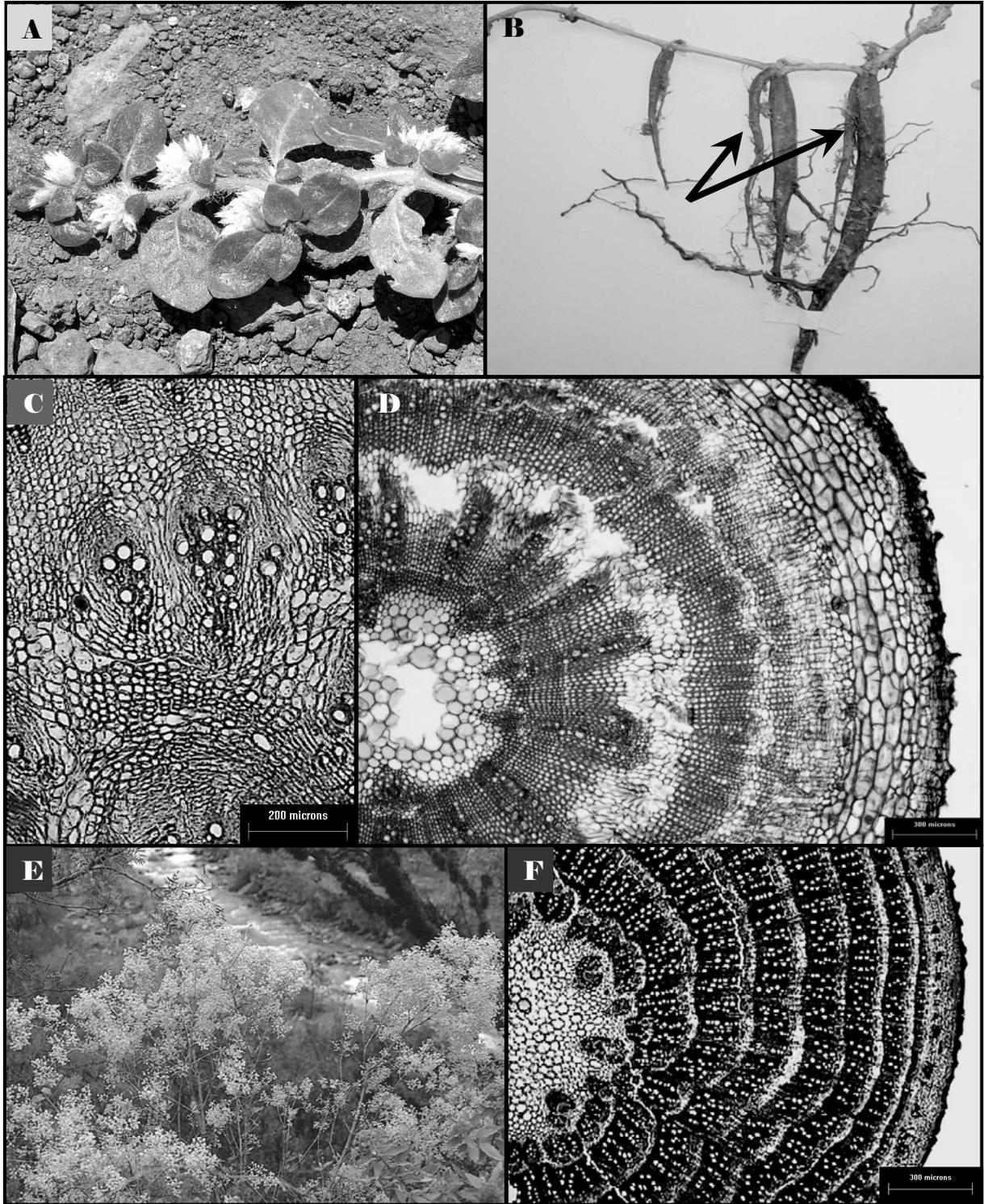


Fig. 16. Caracteres morfológicos y anatómicos de *Alternanthera caracasana*, *Iresine diffusa* y *Pedersenias cardenasii*. A. Tallo postrado de *Alternanthera caracasana*. B. Morfología del rizoma y la raíces tuberosas (flechas) de *Alternanthera caracasana*. C. Tejido vascular secundario y parénquima del rizoma de *Alternanthera caracasana*. D. Anatomía caulinar de *Iresine diffusa*. E. Hábito nanofanerófito de *Pedersenias cardenasii*. F. Anatomía caulinar de *edersenia cardenasii*.

6.8 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.

Del análisis de la matriz que contiene 33 caracteres (18 morfológicos y 15 anatómicos) (Anexo 1) se obtuvo un sólo cladograma con una longitud (L) de 60 e índices de consistencia (Ci) de 0.73 y de retención (Ri) de 0.81. Estos resultados son diferentes a los obtenidos cuando se analizan solamente los caracteres morfológicos. Los resultados más notorios son la posición de *Tidestromia valdesiana*, que ya no se interpreta como la especie más tempranamente diversificada del género, y el aumento en la resolución del cladograma. El un clado común a ambos análisis es el de *T. carnososa* y *T. tenella*.

En el análisis combinado, *Tidestromia* se recupera como monofilético, apoyado por cinco sinapomorfías morfológicas (3/1= tricomas dendríticos en tépalos, 4/0= filotaxia opuesta, 6/1= presencia de involucre, 8/0= inflorescencia tipo dicasio 18/1= presencia de mesoporia) y ninguna anatómica (Fig. 17). Dentro del clado que contiene al género, se forman dos sub-clados. Uno contiene a *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* y las dos variedades de *T. suffruticosa*, apoyado por una sinapomorfía anatómica que es el colénquima ausente en los tallos aéreos (30/0). *Tidestromia suffruticosa* se recupera como monofilética en un clado que incluye a sus dos variedades, apoyado por cuatro sinapomorfías anatómicas, el felema de la raíz formado por 12 a 18 estratos (20/2), la acumulación de cristales prismáticos en el felema de la raíz (25/1), la presencia de cristales el tallo aéreo (31/1) y la presencia de tílides en los vasos del tallo aéreo (32/1). El otro clado contiene a *T. carnososa*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana* y está apoyado por una sinapomorfía anatómica: la epidermis el tallo aéreo (27/0). *Tidestromia carnososa* y *T. tenella* forman un clado apoyado por dos caracteres morfológicos: textura succulenta de la hoja (5/0) y tallo carente de involucre fructífero (7/0), y un carácter anatómico: la cutícula de 1-2 μm de grosor en el tallo (28/0). *Tidestromia rhizomatosa* y *T. valdesiana* se recuperan como un clado apoyado por cinco sinapomorfías anatómicas: el tejido vascular de la raíz con más de dos anillos discontinuos (19/2), el felema de la raíz formado por 20-30 estratos (20/3), los taninos contenidos en células de parénquima (21/1), los radios homogéneos en la raíz (22/1), y la presencia de tallo subterráneo (26/1). *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassoniana* tiene una posición ambigua dentro de este clado por lo que ocasiona una politomía.



Figura 17. Cladograma de *Tidestromia* derivado del análisis combinado de la morfología y la anatomía, (L= 60 Ci=0.73 Ri= 0.81). Los ovalos rellenos representan estados de carácter sinapomórficos y los ovalos vacíos representan estados homoplásicos.

OPTIMIZACIÓN DE CARACTERES ANATÓMICOS SOBRE UNA FILOGENIA MOLECULAR.

La optimización no ambigua de los caracteres anatómicos sobre el resumen del cladograma molecular solamente permite interpretar dos caracteres como sinapomorfías, el felema de la raíz formado por 3 a 6 estratos (2/0) y el floema continuo en el tallo aéreo (17/1).

En la optimización FAST dos caracteres más se pueden interpretar como sinapomorfías del género: las papilas en la epidermis (11/1) y felema de la raíz con células colapsadas (5/1). Además, la presencia de drusas en los radios de la raíz (6/1) apoya el clado que incluye a *T. carnosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. rhizomatosa* y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa*.

7. DISCUSIÓN.

7.1 Taxonomía.

En este estudio se observaron algunos caracteres anatómicos que permiten distinguir algunos taxa:

- 1) el floema continuo caracteriza al género *Tidestromia*.
- 2) la médula con células de parénquima con paredes lignificadas es un carácter único en *T. rhizomatosa*.
- 3) el córtex constituido por una hipodermis colenquimatosa, el tejido vascular secundario acumulado en un anillo discontinuo de fascículos vasculares, la acumulación de gran área de tejido parenquimatoso son característicos de *Alternanthera caracasana*.

Anatómicamente, las dos subespecies de *Tidestromia lanuginosa* son diferentes, lo que cuestiona su reconocimiento taxonómico como categorías infraespecíficas dentro de la misma especie. De esta manera, en la subespecie *lanuginosa* no se observan papilas epidérmicas, la peridermis se origina del parénquima subepidérmico y se forma alrededor de todo el tallo; además, no hay colénquima subepidérmico y se observa acumulación de drusas en los radios. Por su parte, en la subespecie *eliassoniana* se observan papilas epidérmicas y colénquima subepidérmico; además, no se observa peridermis ni acumulación de drusas en los radios.

De la misma forma, las dos variedades de *T. suffruticosa* son cuestionadas por sus características anatómicas. En la variedad *oblongifolia* la peridermis es discontinua, se origina de la epidermis y está constituida por 3 a 8 estratos; además, hay acumulación de drusas y lignina en algunas células de los radios. En la variedad *suffruticosa* la peridermis es continua, se origina del parénquima subepidérmico y está constituida por 7 a 15 estratos; además, no hay acumulación de drusas ni lignina en células de los radios.

Un punto importante en este estudio es la variación anatómica observada entre los individuos de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* provenientes de las poblaciones de Coahuila y San Luís Potosí, con respecto a los provenientes de las poblaciones de Ojinaga, Chihuahua (referidos como *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga). Esta variación consiste en que la peridermis de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* cubre todo el tallo y se origina de las células de parénquima

subepidérmico, mientras que en *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga sólo cubre algunas regiones y se origina de la epidermis (Cuadro 6). Además, el tejido vascular secundario del tallo aéreo y de la raíz de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* es continuo, en tanto que en *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga es discontinuo, debido a que el tejido vascular se interrumpe por parénquima. Por otro lado, en el xilema de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga las fibras y los elementos de vaso son más cortos (Figs. 7 y 13, A y B) y hay mayor densidad de vasos en la raíz (Figs. 7 y 13 H). Esta variación anatómica puede deberse a cualquiera de tres factores: edad de los individuos, plasticidad de los caracteres anatómicos debido a factores ambientales o variación interespecífica. Se sugiere hacer un estudio para comparar la estructura anatómica que incluya tanto individuos de diferentes etapas de desarrollo (edades) como de diferentes poblaciones en distintos hábitats (como tipos de suelo). Por último, para saber si son dos especies distintas, se sugiere realizar estudios aplicando otros métodos (por ej. moleculares).

En los tallos y las raíces de las dos variedades de *T. suffruticosa* se observaron cristales prismáticos en las células del felema cercanas al córtex (Cuadro 6) y drusas en el córtex y médula en los tallos aéreos y raíces de casi todas las especies estudiadas excepto en los tallos aéreos de *Tidestromia tenella* y *T. valdesiana*, los rizomas y las raíces de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*. Franceschi y Nakata (2005) mencionan que grandes cantidades de calcio en las plantas pueden ser precipitadas como oxalatos formando cristales fisiológica y osmóticamente inactivos, probablemente como una estrategia para evitar acumular el calcio en el apoplasto de células en desarrollo que interfieran con su crecimiento celular. También estos autores refieren que la forma de los cristales depende de los procesos químicos y características genéticamente determinadas de las células que les dan origen.

7.2 Anatomía y función.

Transporte. El floema continuo en todos los taxa de *Tidestromia* (Cuadro 6) podría representar una mayor área de transporte de fotosintatos a diferencia del floema discontinuo de los otros tres taxa estudiados en este trabajo de *Alternanthera*, *Iresine* y *Pedersenina*.

Soporte. Algunas características anatómicas del tallo aéreo observadas en algunas especies están relacionadas con soporte mecánico. Tal es el caso de los parches de fibras periféricos externos al floema del tejido vascular (Cuadro 6) observados en *Alternanthera caracasana*, *Tidestromia carnososa*, *T. tenella* y *T. valdesiana*. En los tallos aéreos de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* el colénquima del córtex (Cuadro 6) provee flexibilidad y soporte mecánico; según Esau (1977) y Mauseth (1988) es una cualidad que confiere este tejido a las plantas. *Tidestromia carnososa* tiene fibras de diferentes dimensiones pero es la especie con fibras más largas lo que podría conferirle mayor soporte; Carlquist (2001) ha reportado que esta característica está relacionada con esta función.

Reserva. Zucker (1983) sugiere que los taninos de los órganos aéreos (tallos y hojas) juegan un papel importante para desnaturalizar e inhibir la función digestiva de algunas proteínas y enzimas para retardar el proceso de descomposición de estos órganos para conservarlos como recursos nutricios. Aunque en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* las células de parénquima que contienen taninos se encuentran en los órganos subterráneos (rizomas y raíces), estos podrían realizar una función similar para proveer más recursos nutricios para hibernar bajo el suelo y perdurar por un tiempo largo, sobre todo por las condiciones ambientales de los climas desérticos en donde estas plantas sobreviven. Según Seigler y Price (1976) y Zucker (1983) los taninos juegan un papel importante para producir compuestos químicos junto con las paredes celulares como mecanismo de defensa contra la herbivoría.

La gran acumulación de tejido fundamental (tejido parenquimatoso) principalmente distribuido en el córtex y la médula sin idioblastos taníferos que caracterizan el rizoma de *Alternanthera caracasana* comparado con los rizomas de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, sugieren una función relacionada con el almacenamiento hídrico, que les permite hibernar bajo el suelo.

Los amiloplastos (células que almacenan gran cantidad de almidón) observados solamente en el córtex y la médula de *I. diffusa* probablemente nutrirán a los nuevos brotes que serán originados.

Todas las taxa incluidos en este estudio desarrollan radios pedomórficos, compuestos por células verticales, producto de las células iniciales fusiformes (Carlquist, 2001, 2003) Este autor

explica que las células verticales son el proceso de transición entre las células de parénquima axial y radial, y se caracterizan por su lento desarrollo evolutivo. Carlquist (2003) reporta que las células de paredes lignificadas se desarrollan por la expansión de los radios primarios, además sugiere que estas células pudieran tener una función de retención de agua y otros contenidos (ej. almidón). Este tipo de células fue observado en los radios del tallo y las raíces de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga y *T. suffruticosa* var. *suffruticosa* (Cuadro 6).

7.3 Anatomía y ambiente.

Algunas características anatómicas de las raíces y de los tallos observadas en los taxa estudiados confieren ventajas adaptativas para resistir el ambiente árido en el que estos crecen entre las que destacan las siguientes.

En *Tidestromia carnososa*, *T. suffruticosa* subsp. *elissoniana*, *T. tenella* y *T. valdesiana*, las células papilosas en la epidermis de los tallos aéreos podrían conferir protección, ya que según Mauseth (1988) estas células y la cutícula protegen a las plantas de los rayos solares debido a que los dispersan y los refractan.

La peridermis que se desarrolla principalmente en la base de los tallos aéreos, donde se originan las nuevas yemas, de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*, *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*/Ojinaga, las dos variedades de *T. suffruticosa* e *I. diffusa*, provee mayor protección a las plantas que la epidermis contra agentes físicos y biológicos para evitar daños y lesiones; esta función fue propuesta por Esau (1977) y Mauseth (1988). La peridermis del rizoma y la raíz de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* se caracterizan por el mayor número de estratos de felema.

Los tallos aéreos de *A. caracasana* tienen hipodermis colenquimatosa en el córtex (Fig. 5A) que está relacionada con la disminución de la pérdida de agua. Según Benzing (1990) la hipodermis colenquimatosa permite a las plantas de ambientes xéricos retener el agua en los tejidos internos.

Algunas características del tejido vascular secundario mejoran el flujo de agua y solutos en las plantas, por ejemplo la mayor densidad de vasos, observada en los tallos aéreos de *A. caracasana* (Fig. 7H), en los rizomas de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*, así como en la raíz de *T. tenella*.

El diámetro de los vasos en *Tidestromia*, como en un gran número de dicotiledóneas (Carquist, 1988), tiende a ser más amplio en las raíces que en los tallos aéreos; sin embargo en *A. caracasana* e *I. diffusa* es al contrario. Los elementos de vaso de diámetro estrecho en los tallos aéreos y los rizomas de *A. caracasana*, *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* (Fig. 12C y D; Cuadros 6 y 8) aseguran la conducción hídrica y de solutos ya que según Carlquist (2001) reduce más eficientemente la formación de embolismos.

La longitud de los elementos de vaso en las especies estudiadas es inverso respecto a un gran número de dicotiledóneas (Carquist, 1988), ya que tiende a ser más corta en las raíces que en los tallos aéreos, excepto en *A. caracasana*, *I. diffusa* y las dos variedades de *T. suffruticosa*. De los taxa incluidos en este estudio, los elementos de vaso cortos observados en la raíz de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga (Figs. 13C y D) y *T. tenella*, en los tallos aéreos de *A. caracasana* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga (Fig 7B) y en los rizomas de *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana* podrían ser adaptativos en condiciones de aridez como sugirió Carlquist (2001) para estos elementos por ubicar mejor el embolismo del aire. Es decir, a una distancia mayor con respecto a los que se forman en los vasos constituidos por elementos largos, minimizando el daño que pudieran causar estos embolismos.

Las tílides observadas en algunos vasos en raíces y tallos de las dos variedades de *Tidestromia suffruticosa* (Cuadro 6), podrían ser una respuesta a daños que pudieran sufrir las plantas debido a factores ambientales o como un mecanismo fisiológico de obstrucción de los vasos de mayor diámetro para hacer más eficiente la conducción como fue propuesto por Carlquist (2001) para estas células.

7.4 Crecimiento secundario.

Balfour (1965) reporta que el crecimiento secundario en las familias Amaranthaceae, Chenopodiaceae y Nyctaginaceae es producto de un sólo cámbium vascular que funciona de manera atípica a diferentes tiempos para desarrollar el tejido vascular secundario con floema incluido. Este mismo tipo de crecimiento secundario fue reportado por Costea y DeMason (2001) para varias especies del género *Amaranthus*. Sin embargo, otros autores como Joshi (1937), Rajput (1999, 2001 y 2002) Rajput y Rao (2000, 2001) y Carlquist (2003) consideran que el crecimiento secundario para

otras especies de la familia Amaranthaceae es producto de cámbiumes vasculares sucesivos. Explican que el cámbium vascular que es desarrollado para formar cada uno de los anillos vasculares funciona por un tiempo y después cesa su actividad cambial (división celular) para que las células que lo constituyen se diferencien en elementos de xilema y floema. No obstante, en este estudio se observó que el cámbium vascular originado del procámbium, así como los otros cámbiumes vasculares que se desarrollan concéntricamente y de manera sucesiva, no detienen su actividad cambial y siguen funcionando durante la acumulación del tejido vascular secundario (Figs. 10F y G).

7.5. Análisis cladísticos y optimización de caracteres anatómicos.

La diferencia en los resultados al combinar datos anatómicos y datos morfológicos (Sánchez del Pino y Flores Olvera, 2006), revela el potencial que puede tener la anatomía como fuente de evidencia filogenética. Éste sólo puede ser evaluado cuando las observaciones anatómicas comparadas se traducen a hipótesis de homología y tiene mayor rigor cuando estas se incluyen de manera simultánea en los análisis cladísticos. Aunque en este caso, los datos anatómicos no aportan nuevas sinapomorfías para el reconocimiento de *Tidestromia* en el análisis morfoanatómico, sí reflejan sinapomorfías potenciales adicionales (de 3-6 estratos de felema en la raíz y floema continuo en el tallo aéreo) al optimizarse sobre la filogenia molecular. La inclusión de caracteres anatómicos le da mayor robustez a la hipótesis de que *Tidestromia* es un grupo natural.

Los caracteres anatómicos y los resultados del análisis cladístico combinado cuestionan el reconocimiento de taxa a nivel de subespecies dentro de *T. lanuginosa* sugiriendo que podría tratarse de especies diferentes. También cuestionan la identidad de la población de *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* proveniente de Ojinaga.

El estudio anatómico de raíces y tallos permitió definir de una manera alternativa el hábito en *Tidestromia* planteando hipótesis de homología más precisas y al mismo tiempo permitió codificar más apropiadamente las características relacionadas con el hábito para cada una de las especies. Es interesante que en el análisis morfológico, en donde se incluyó un carácter para reconocer el hábito, la condición perenne se interpretó como la plesiomórfica dentro del género. Al redefinir este

carácter y recodificar a las especies, la condición perenne se debe interpretar como derivada y las especies con rizoma (carácter no incluido como tal en el análisis) forman un grupo monofilético (*T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*). Al mismo tiempo, las dos especies que se podrían definir como terófitas (anuales) se recuperan como hermanas (*T. carnososa* y *T. tenella*).

Algunos caracteres anatómicos no se incluyeron en los análisis de evolución por diferentes causas. Los caracteres anatómicos cuantitativos no fueron útiles ya que no fue posible establecer estados de carácter discretos debido a la variabilidad observada en las mediciones. Las tílides están presentes tanto en los vasos de la raíz como en los del tallo aéreo de las dos subespecies de *T. suffruticosa*. Por tal motivo se codificó su presencia en ambas estructuras. Un muestreo de terminales diferentes deberá corroborar si su presencia en ambas estructuras verdaderamente está correlacionada. Solamente *Tidestromia suffruticosa* var. *oblongifolia* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* Ojinaga presentan células lignificadas en los radios de las raíces y los tallos aéreos de algunos individuos. La condición polimórfica de este carácter resultó en falta de información filogenética y puede explicarse como resultado de la expansión de los radios medulares. Las papilas se observaron en la epidermis de *T. carnososa*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassoniana*, *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesiana*, pero no se observaron en *T. suffruticosa* var. *oblongifolia* que tiene epidermis discontinua, por lo que este carácter no fue informativo en el análisis morfoanatómico. Sin embargo, el diferente muestreo de terminales en el análisis molecular, reveló que este carácter sí tiene información filogenético potencial.

Las discrepancias observadas entre la relación de los taxa de *Tidestromia* así como la evolución de los caracteres entre las filogenias morfoanatómica y molecular indican la necesidad de seguir realizando estudios anatómicos en la familia y de integrar sus resultados en análisis cladísticos combinados.

8. CONCLUSIONES.

✿ Con base en estudios morfoanatómicos se redefinió el hábito en los taxa de *Tidestromia* y se reconocen tres tipos: el terófito en *T. carnososa* y *T. tenella*, el caméfito sufrutescente en las dos subespecies de *T. lanuginosa* y las dos variedades de *T. suffruticosa* y el criptófito con rizoma en *T. rhizomatosa* y *T. valdesiana*.

✿ El hábito criptófito con rizoma está correlacionado con algunos caracteres anatómicos de la raíz como: el tejido vascular secundario con más de dos anillos discontinuos, el felema formado por 20 a 30 estratos, la presencia de células de parénquima que contienen taninos, la presencia de radios homogéneos. Solamente con los estudios anatómicos se pudo confirmar de manera definitiva la presencia de un tallo subterráneo característico de los rizomas. El hábito caméfito sufrutescente está correlacionado con la acumulación de tejido vascular secundario con más de dos anillos continuos en la raíz, mientras que el terófito solo tiene un anillo.

✿ Los datos anatómicos proveen información filogenética que en este caso corroboró la monofilia del género *Tidestromia* y resultó en una mejor resolución en la hipótesis de las relaciones entre sus taxa.

✿ La información filogenética potencial de los caracteres morfoanatómicos invita a continuar con la investigación de esta fuente de evidencia en *Amaranthaceae* y a realizar análisis cladísticos combinados.

ANEXO 1. Matriz y lista de caracteres morfológicos (1-18) y caracteres anatómicos (19-33) utilizados en el análisis filogenético de *Tidestromia*.

	1	6	11	16	21	22	31
<i>Iresine diffusa</i>	1	A0	1B0	31	10	11	1011101110110000002-01000
<i>Iresine arbuscula</i>	A0	-120	31	111110	1110	????????????????	????????????????
<i>Iresine alternifolia</i>	11	0AB0	31	111110	1110	????????????????	????????????????
<i>Alternanthera pycnantha</i>	01	0120	-212	1100	1010	????????????????	????????????????
<i>Alternanthera sessilis</i>	00	-120	-112	0100	1010	????????????????	????????????????
<i>Alternanthera laguroides</i>	01	0120	-C12	0100	1010	????????????????	????????????????
<i>Alternanthera tenella</i>	01	2120	-110	0100	1010	????????????????	????????????????
<i>Froelichia interrupta</i>	01	0120	-401	1110	1012	????????????????	????????????????
<i>Gossypianthus lanuginosus</i>	01	0120	-110	0011	0200	????????????????	????????????????
<i>Guilleminea densa</i>	01	0120	-101	0011	0200	????????????????	????????????????
<i>Tidestromia carnosa</i>	01	1001	0011	11A1	0001	1?????????000	-1000
<i>Tidestromia lanuginosa subsp. lanuginosa</i>	01	10D1	1011	11A1	0001	1100011002	-10001
<i>Tidestromia lanuginosa subsp. eliassoniana</i>	01	10D1	1011	11A1	0101	11000000001	-1000
<i>Tidestromia rhizomatosa</i>	01	1011	1011	1111	0001	12311100101	-1000
<i>Tidestromia suffruticosa var. suffruticosa</i>	01	1021	1011	11A1	0011	1120011102	-10111
<i>Tidestromia suffruticosa var. oblongifolia</i>	01	1021	1011	11A1	0001	1120010101100110	
<i>Tidestromia tenella</i>	01	2001	0011	11A1	0001	10000000000	-1000
<i>Tidestromia valdesiana</i>	01	2020	-010	1A1	0001	12311100101	-1000

LISTA DE CARACTERES

1. SEXUALIDAD: hermafrodita = 0; unisexual = 1
2. PRESENCIA DE TRICHOMAS EN TÉPALOS: no = 0; si = 1
3. TIPO DE TRICOMAS EN TÉPALOS: simples = 0; dendríticos = 1; barbados = 2
4. FILOTAXIA: alterna = 0; opuesta = 1
5. TEXTURA DE LA HOJA: succulenta = 0; incrasada = 1; cartácea = 2; gruesa = 3
6. INVOLUCRO: ausente = 0; presente = 1
7. TALLO PORTANDO PARTE DE LOS INVÓLUCROS FRUCTIFEROS: ausente = 0; presente = 1
8. INFLORESCENCIA: dicasio = 0; espiga simple = 1; espiga arreglada en tirso = 2; inflorescencia paniculada = 3; inflorescencia racemosa = 4
9. TÉPALOS: fusionados = 0; libres = 1
10. ÁPICE DE LOS TÉPALOS: aristado = 0; agudo a obtuso = 1; mucronado = 2
11. TAMAÑO DE LOS ESTAMRES EN RELACIÓN CON EL PISTILO: el mismo tamaño o ligeramente más pequeño = 0; más largo = 1
12. PRESENCIA DE PSEUDOESTAMINODIOS: no = 0; si = 1
13. ESTIGMA: entero = 0; bilobado = 1
14. DISTRIBUCIÓN DE LAS PAPILAS EN LA ESTIGMA: ampliamente distribuidas = 0; internamente distribuidas = 1
15. POLEN: psilado = 0; ornamentado = 1
16. NÚMERO DE POROS EN POLEN: 12-14 = 0; 24-28 = 1; 74-189 = 2
17. TECTUM: incompleto = 0; completo = 1
18. PRESENCIA DE MESOPORIA: no = 0; si = 1
19. NÚMERO DE ANILLOS DE CRECIMIENTO VASCULAR SECUNDARIO EN RAIZ: un anillo = 0; dos anillos continuos = 1; dos anillos discontinuos = 2
20. NÚMERO DE ESTRATOS DE FELEMA EN RAIZ: 3-6 = 0; 6-12 = 1; 12-18 = 2; 20-30 = 3
21. PRESENCIA DE CELULAS CON TANINOS EN RAIZ: no = 0; si = 1
22. TIPO DE RADIOS EN RAIZ: pedomórficos = 0; homogéneos = 1
23. PRESENCIA DE CÉLULAS COLAPSADAS EN FELEMA DE RAIZ: no = 0; si = 1
24. PRESENCIA DE DRUSAS EN RAIZ: no = 0; si = 1
25. PRESENCIA DE CRISTALES PRISMÁTICOS EN FELEMA DE RAIZ: no = 0; si = 1

26. PRESENCIA DE TALLO SUBTERRÁNEO: no = 0; si = 1
27. TEJIDO DÉRMICO EN TALLO AÉREO: epidermis = 0; peridermis discontinua = 1; peridermis continua = 2
28. GROSOR DE LA CÍCULA EN TALLO AÉREO: 1-2 = 0; 4-5 = 1
29. ORIGEN DE LA PERIDERMIS EN TALLO AÉREO: epidérmico = 0; subepidérmico = 1
30. PRESENCIA DE COLÉNQUIMA EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
31. PRESENCIA DE CRISTALES PRISMÁTICOS EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
32. PRESENCIA DE TÍLIDES EN VASOS EN RAÍZ Y EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
33. PRESENCIA DE DRUSAS EN XILEMA DE TALLO AÉREO: no = 0; si = 1

ANEXO 2. Matriz y lista de los 11 terminales y 16 caracteres morfoanatómicos utilizados para la optimización sobre una filogenia molecular

	1	5	10	15
<i>Iresine diffusa</i>	1	1	0	0
<i>Alternanthera caracasana</i>	2	1	0	0
<i>Pedersenianthus cardenasii</i>	2	0	1	0
<i>Tidestromia carnososa</i>	0	1	0	0
<i>Tidestromia lanuginosa</i> subsp. <i>eliassoniana</i>	0	0	0	0
<i>Tidestromia lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	1	0	0	0
<i>Tidestromia rhizomatosa</i>	2	3	1	0
<i>Tidestromia suffruticosa</i> var. <i>suffruticosa</i>	1	2	0	1
<i>Tidestromia suffruticosa</i> var. <i>oblongifolia</i>	1	2	0	1
<i>Tidestromia tenella</i>	0	0	0	0
<i>Tidestromia valdesiana</i>	2	3	1	0

1. NÚMERO DE ANILLOS DE CRECIMIENTO VASCULAR SECUNDARIO EN RAÍZ: un anillo = 0; dos anillos continuos = 1; dos anillos discontinuos = 2
2. NÚMERO DE ESTRATOS DE FELEMA EN RAÍZ: 3-6 = 0; 6-12 = 1; 12-18 = 2; 20-30 = 3
3. PRESENCIA DE CÉLULAS CON TANINOS EN RAÍZ: no = 0; si = 1
4. TIPO DE RADIOS EN RAÍZ: pedomórficos = 0; homogéneos = 1
5. PRESENCIA DE CÉLULAS COLAPSADAS EN EL FELEMA DE RAÍZ: no = 0; si = 1
6. PRESENCIA DE DRUSAS EN LOS RADIOS DE RAÍZ: no = 0; si = 1
7. PRESENCIA DE CRISTALES PRISMÁTICOS EN FELEMA DE RAÍZ: no = 0; si = 1
8. PRESENCIA DE TALLO SUBTERRÁNEO: no = 0; si = 1
9. TEJIDO DERMICO: EN TALLO AÉREO epidermis = 0; peridermis discontinua = 1; peridermis continua = 2
10. GROSOR DE LA CÍCULA EN TALLO AÉREO: 1-2 = 0; 4-5 = 1; 6-8 = 2
11. PRESENCIA DE PAPILAS EN EPIDERMIS EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
12. ORIGEN DE LA PERIDERMIS EN TALLO AÉREO: epidérmico = 0; subepidérmico = 1
13. PRESENCIA COLÉNQUIMA EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
14. PRESENCIA DE CRISTALES PRISMÁTICOS EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
15. PRESENCIA DE TÍLIDES EN VASOS EN RAÍZ Y EN TALLO AÉREO: no = 0; si = 1
16. PRESENCIA DE DRUSAS EN XILEMA DE TALLO AÉREO: no = 0; si = 1

9. LITERATURA CONSULTADA

- Allemann J., Robbertse y P.J., Hammes P.S. 2003. Organographic and anatomical evidence that the edible storage organs of *Plectranthus esculentus* N.E.Br. (Lamiaceae) are stem tubers. *Field Crops Research* 83: 35–39
- Balfour, E. 1965. Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Amaranthaceae and Nyctaginaceae. *Phytomorphology* 15: 111-122.
- Batalha, M. A. y Martins, F. R. 2004. Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a cerrado site. *Brazilian Journal of Biology* 64(2): 203-209.
- Benzing H. D. 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge University 372 p.
- Berry E. P., Stein A. B., Carlquist S y Nowicke J. T. 1988. *Fuchsia pachyrriza* (Onagraceae), a tuberous new species and section of *Fuchsia* from western Peru. *Systematic Botany* 13: 483-492.
- Borsch, T. 2001. Amaranthaceae. En. Stevens, W. D., Ulloa U. C., Amy, P. y Montiel O. *Flora de Nicaragua* Tomo I: 56-83 Missouri Botanical Garden, St Louis, Missouri.
- Burt, D. J. 1922. The suffrutescent habit as an adaptation to environment. *The Journal of Ecology* 10 (2): 211-219.
- Carlquist S. 2001. Comparative wood anatomy. Ecological and evolutionary aspects of dicotyledoneous wood. Second edition. T. E. Timell Editor. New York. 448 p.
- Carlquist, S. 2003. Wood and stem anatomy of woody Amaranthaceae s.s.: ecology, systematics and the problems of defining rays in dicotyledons. *Botanical Journal of the Linnean Society* 143:1-19.
- Costea M. y DeMason, D. A. 2001. Stem morphology and anatomy in *Amaranthus* L. (Amaranthaceae) taxonomic significance. *Journal of the Torrey Botanical Society* 128: 254-281.
- Curtis, P. J. 1986. Microtecnia vegetal Trillas. México, DF.103 p.
- Dickison, C. W. 2000. Integrative Plant Anatomy. Harcourt Academic Press, San Diego. 533 p.
- Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. Second edition. John Wiley. New York. 576 p.
- Franceschi, R. V. y Nakata, A. P. 2005. Calcium oxalate in plants: Formation and Function. *Annual review of Plant Biology* 56: 41-71
- Guillison, N. A. y Carpenter, G. 1994. A generic plant functional attribute set and grammar for vegetation description and analysis. *Center for International Forestry Research Working Paper* 3: 1-12

- Goloboff, P.** 1999. NONA. Versión 2 publicado por el autor. Tucumán Argentina.
- Hemambara R. M., Ramma, R. S. N. y Ventaka R. R.** 1998. Structure distribution and taxonomic importance of trichomes in the tribe Gomphreneae (Amaranthaceae) *Journal of Indian Botanical Society* 77: 235-236.
- Hoffman A., C.** 1933. Developmental morphology of *Allium cepa*. *Botanical Gazette* 95: 279-299
- Johansen, D. A.** 1940. Plan microtechnique. McGraw Hill, New York. 491 p.
- Joshi, B. D.** 1937. Some salient points in the evolution of the secondary cylinder of Amaranthaceae and Chenopodiaceae. *American Journal of Botany* 24: 3-9.
- Joshi, C. V. y Janarthanam, M. K.** 2003. The diversity of life-form type, habitat preference and phenology of the endemics in the Goa region of the western Ghats, India. *Journal of Biogeography* 31: 1227-1237.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A. y Stevens, P. F.** 1999. Plant systematics: A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Inc Publishers. Massachusetts. pp. 45-50.
- Lotocka, B., Geszprych, A.** 2003. Anatomy of the vegetative organs and secretory structures of *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 207-233.
- Mauseth, D. J.** 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings, Publishing Company, Menlo Park California 560 p.
- McDonald S. E.** 1937. The life forms of the flowering plants of Indiana. *American Midland Naturalist* 18: 687- 773.
- Mcmanus, H. A., Sesgo, J. L. y Mar L. C.** 2002. Epifluorescence and histochemical aspect of shoot anatomy of *Typha latifolia* L. *Typha angustifolia* L. *Typha glauca* Godr. *Annals of Botany* 90:489-493.
- Medina, Avila. A.** 2004. Descripción anatómica vegetativa de tres cultivares de *Amaranthus cruentus* L. y cuatro de *A. hypochondriacus* L. cultivadas en Montecillo Estado de México. Tesis Licenciatura FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. De México, D.F. 130 p.
- Metcalf, C. R. y Chalk L.** 1950. Anatomy of the dicotyledons Vol. 2. Clarendon Press, Oxford. 1500 p.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H.** 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Willey and Sons. New York. 547 p.
- Nixon, K. C.** 2002. Winclada versión 1.00.08. Publicado por el autor. Ithaca New York.

- Phillips, W. A. 1937. Life forms and leaf size classes of certain plant communities of the Cincinnati region. *Ecology* 8: 13-17.
- Rajput, K. S. 2001. Secondary growth of the stem of *Celosia argentea* L. y *Aerva sanguinolenta* (L.) Blume (Amaranthaceae). *Phyton* 41: 169-177.
- Rajput, S. K. 2002. Anatomy of Amaranthaceae: Rayless nature of xylem. *Flora* 197: 224-232.
- Rajput, S. K. y Rao. S. K. 1999. Structural and developmental studies on cambial variant in *Pupalia lappacea* A. Juss. (Amaranthaceae). *Annales Botanici Fennici* 36: 137-141.
- Rajput, S. K. y Rao. S. K. 2000. Secondary growth in the stem of some species of *Alternanthera* and *Achyranthes aspera* L. (Amaranthaceae) *AIWA Journal* 21: 417-424.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford. 600 p.
- Rowe, N. y Speck T. 2005. Plants growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166:61-72
- Ruzin, E. S. 1999. Plant Microtechnique and Microscopy. Oxford University Press, New York. 322 p.
- Salas J. E., Mogollón N. J. y Sanabria M. E.,. 2003. Anatomy of the vegetative structure and origin of stolons, microtubers and adventitious roots of in vitro potato (*Solanum tuberosum* L.) plants cv Granola. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*. 20: 131-143.
- Sánchez-Del Pino, I. 2001. Sistemática del género *Tidestromia* Standl. (Amaranthaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 162 pp.
- Sánchez-Del Pino, I., Borsch T., Motley T. J. (enviado). Non-coding *rp16* y *trnL-F* sequence data reveal tree major clades within the monophyletic Gomphrenoideae (Amaranthaceae). New York, New York.
- Sánchez-Del Pino I. y Flores Olvera H. 2002. New taxa and a new combination in *Tidestromia* (Amaranthaceae) from North America. *Systematic Botany* 31: 689-701.
- Sánchez-Del Pino I. y Flores Olvera H. 2006. Phylogeny of *Tidestromia* (Amaranthaceae, Gomphrenoideae) based on morphology. *Novon* 12: 399-407.
- Sandoval E. Z. 2005. Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal. Cuadernos del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp 113-152.
- Sarmiento, G. y Monasterio, M. 1983. Life forms and phenology. En. F. Burlière. *Ecosystems of the world: tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam. pp 79-108.
- Seigler, D. y Price, P. W. 2004. Pattern formation in the vascular system of monocot and dicot plant species. *New Phytologist* 164: 209-242.

- Smith G. W. 1913. Raunkiaer's "life forms" and statistical methods. *The Journal of Ecology*. 1: 16-26.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. y Schimper, A. F. 1986. Tratado de botánica. 7ª edición. Editorial Marín Barcelona. pp 201-207.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. y Schimper, A. F. 1994. Tratado de botánica. 8ª edición. Ediciones Omega, Barcelona. pp 186-189.
- Struckmeyer, B., E. 1963. The anatomic responses of *Daucus carota* to de aster yellows virus. *American Journal of Botany* 50: 959-963.
- Townsend C. C. 1993. Amaranthaceae en Families and genera of vascular plants. Vol. 2 Springer, Berlin. pages 70 -91
- Wilson L. A. y Lowe S. B. 1973. The anatomy of the root system in west Indian sweet potato (*Ipomea batatas* [L.] Lam.) cultivars. *Annals of Botany* 37: 633-943.
- Zucker, W. V. 1983. Tannins: Does structure determine function? An ecological perspective. *The American Naturalist* 121: 335-365.